

**U' NIVERSIDAD DE COSTA RICA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGIA**

**Estructura y composición de la comunidad de mantillo, en un
bosque tropical de encinos de crecimiento secundario, en
Frailes de Desamparados, Costa Rica.**

TESIS PARA OPTAR AL GRADO DE
LICENCIADO EN BIOLOGIA

**Wilberg G. Sibaja Castillo
1978**

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGIA

TESIS PRESENTADA A LA ESCUELA DE BIOMATRIA

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

**Estructura y composición de la comunidad de mantillo, en un
bosque tropical de encinos de crecimiento secundario, en
Frailas de Desamparados, Costa Rica.**

Carlos E. Valencia B., Ph.D.

Director de Tesis

Carlos E. Valencia B., Ph.D.

Miembro del Tribunal

Carlos E. Valencia B., Ph.D.

TESIS PARA OPTAR AL GRADO DE
LICENCIADO EN BIOLOGIA

Miembro del Tribunal

Carlos E. Valencia B., Ph.D.

Miembro del Tribunal

Carlos E. Valencia B., Ph.D.

Miembro del Tribunal

Wilberg G. Sibaja Castillo
1978

Estructura y composición de la comunidad de mantillo, en un bosque tropical de encinos de crecimiento secundario, en Frailes de Desamparados, Costa Rica.

TESIS PRESENTADA A LA ESCUELA DE BIOLOGIA

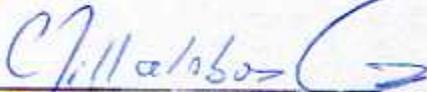
UNIVERSIDAD DE COSTA RICA.

Aprobada:



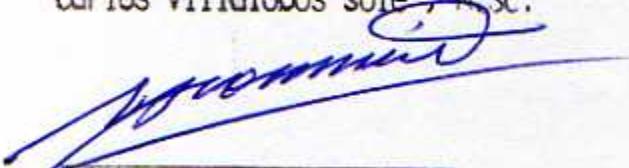
Carlos E. Valerio G., Ph.D.

Director de Tesis



Carlos Villalobos Solé, M.Sc.

Miembro del Tribunal


Luis A. Fournier O., Ph.D.

Miembro del Tribunal



Douglas C. Robinson, Ph.D.

Miembro del Tribunal


Gary Stiles Hurd, Ph.D.

Miembro del Tribunal

DEDICATORIA

A mi madre, Srta. E. Victoria S., Directora de la
Escuela Normal y Directora de la Sección de
Educación de este Estado de Sonora.

A mi hermana Srta. E. Victoria S., Directora de
Escuela Normal y Directora de la Sección de
Educación de este Estado de Sonora.

A mi hijo Sr. E. Victoria S., Directora de
Escuela Normal y Directora de la Sección de
Educación de este Estado de Sonora.

A Ana Isabel,
A Wilberth Alexander, y
A Ana Laureen.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Carlos E. Valerio G., Director de Tesis ,
quién con su amistad y abnegación hizo posible la pre-
paración de este trabajo de investigación.

A los doctores Luis A. Fournier O., Douglas C. -
Robinson, Carlos Villalobos Solé y Gary Stiles Hurd -
miembros del Tribunal, quienes en todo momento me
brindaron su sabio consejo.

También hago extensivo mi eterno agradecimiento -
al Lic. Luis F. Jirón por su valiosa colaboración -
prestada en aquellos aspectos entomológicos, así como
a los compañeros Laurito Gómez por su valiosa ayuda -
en la clasificación de la flora local, y a David A.
Chaverri B. por su desinteresada cooperación en el
análisis de la muestras del suelo. Al amigo Rafael A.
Ortiz C. por acompañarme en las actividades de campo.

CONTENIDOS

	<u>Página No.</u>
1.- INTRODUCCION.	1
2.- REVISION DE LITERATURA.	4
3.- MATERIALES Y METODOS.	11
4.- FITOGEOGRAFIA DEL AREA EN ESTUDIO.	15
5.- RESULTADOS Y DISCUSION:	
Algunos aspectos de tipo climático y edáfico.	18
1- <u>El suelo.</u>	18
2- <u>La precipitación.</u>	20
3- <u>La temperatura.</u>	23
Variación y composición de una comunidad de Invertebrados.	26
Análisis de la entomofauna.	32
Análisis de la aracnofauna.	37
6.- CONCLUSIONES.	51
7.- RESUMEN.	54
8.- LITERATURA CITADA.	57

LISTA DE FIGURAS

Figura No.

- | | | |
|---|---|----|
| 1 | Tarbaca (1962-1970). Distribución de la lluvia mensual, así como sus valores máximos y mínimos. | 22 |
| 2 | Distribución de la temperatura ambiental (TA) y del mantillo (T _M), en el área de estudio. Frailes de Desamparados, San José, Costa Rica. | 25 |
| 3 | Variación mensual en el número de especies, de individuos y en la biomasa en la entomofauna de mantillo, en un bosque de encinos a la sombra. | 36 |
| 4 | Variación mensual en el número de individuos de la aracnofauna de mantillo (excepto seudoescorpiones), en un bosque de encinos a la sombra. | 41 |
| 5 | Variación mensual en el número de especies, de individuos y de biomasa en la comunidad de arañas de mantillo en un bosque de encinos a la sombra. | 47 |
| 6 | Variación mensual en el Índice de Diversidad de Shannon y Wiener de la comunidad de arañas e insectos de mantillo, en un bosque de encinos a la sombra. | 49 |

LISTA DE CUADROS

<u>Cuadro No.</u>		<u>Página No.</u>
1	Abundancia promedio de los principales grupos de artrópodos por $10^3/m^2$, en tres tipos de biotopos.	9
2	Distribución cuántica de pequeños invertebrados de suelo, en Carolina del Norte.	9
3	Algunas características físicas y químicas del suelo - en un bosque premontano húmedo de encinos, en Frailes de Desamparados, San José, Costa Rica. 1977	19
4	Distribución por clases de la comunidad de invertebrados de mantillo, en un bosque de encinos en Frailes de Desamparados.	28
5	Distribución de la comunidad de mantillo por su régimen alimentario, basados en su morfología.	31
6	Frecuencia, abundancia y número de individuos (por órdenes) de la comunidad de mantillo, en un bosque de encinos, Frailes de Desamparados, San José, Costa Rica.	33
7	Distribución por órdenes de la clase arachnida, en un bosque de encinos en Frailes de Desamparados, San José, Costa Rica.	39
8	Algunos valores relativos a las diferentes familias de falángidos y arañas de mantillo, en un bosque de encinos a la sombra.	44

INTRODUCCION

La literatura sobre Ecología Animal, ofrece gran información referente a la distribución y abundancia de los organismos en determinado sistema ecológico, de las relaciones que se establecen a nivel de individuo, de población y de comunidad, así como los posibles factores ambientales que tienden a modificar las interrelaciones entre dichos organismos (Colinvaux, 1973 ; Odum, 1969; Allee et al., 1949).

Las causas de la distribución y abundancia de los organismos pueden ser analizadas a nivel de comunidad (Krebs, 1972), ya que los mismos factores afectan a ambos parámetros.

Si consideramos a una comunidad como un conjunto de poblaciones cuyo nivel de sobrevivencia es relativamente independiente de otros conjuntos adyacentes, los individuos que componen una comunidad no son unidades aisladas (Colinvaux, 1973). Su existencia es posible por la presencia de otras especies, estableciéndose un nexo trófico de consecuencias inevitables. La continua demanda y excesiva actividad de los organismos está seguida por un período de exhaustación y muerte. Los períodos de recuperación son usualmente acompañados por períodos de relativa inactividad, durante los cuales los organismos responden de diferente manera a los estímulos externos.

La formación de una comunidad puede ser considerada como el resultado de una selección ecológica (Allee et al., 1949), es decir, una unidad natural de organización en donde el cambio sufrido en el número variable de es

pecies, ocupa una porción del ambiente fisicobiológico, en el cual los elementos de una comunidad son continuamente reemplazados a diferentes tasas y niveles de importancia.

Uno de los principios más generales en la organización de la comunidad ecológica, lo constituye la estratificación horizontal o vertical que exhiben los organismos de acuerdo con su capacidad de adaptación y tolerancia específica ante un ambiente también estratificado. En la mayoría de los casos las barreras ecológicas no son fácilmente discernibles, ya que en gran parte la estructura es una concurrencia obligatoria de muchos organismos para poder sobrevivir.

De acuerdo con la complejidad del ecosistema, los organismos adquieren un alto grado de especialización (Hanson, 1964), ya que la complejidad del nicho depende de los organismos mismos en una condición tal que el factor abiótico y biótico son inseparables e interactuantes. Esta variación en el número de especies conjuntamente con los procesos reguladores biocenóticos, determinan un tipo especial de dinámica cuantitativa (Luzack, 1959), de tal manera que el papel que desempeña una especie en un estrato en particular influye en la distribución de las otras especies, con base en su habilidad en aprovechar las variaciones del medio ambiente y sus fluctuaciones energéticas.

Odum (1969) considera a una comunidad como una unidad funcional precisa, con estructura trófica y diversos tipos de flujos energéticos característicos, así como una unidad taxonómica por cuanto existe cierta posibilidad de

que algunas especies aparezcan juntas. Sin embargo, las especies hasta cierto punto son sustituidas en el espacio y el tiempo de modo que comunidades funcionalmente similares podrán presentar composición distinta en cuanto a aquellas.

En esta investigación se pretende precisamente analizar las fluctuaciones de una comunidad de mantillo, en un bosque de encinos de crecimiento secundario, así como la interpretación de algunos factores de tipo climático y edáfico que puedan actuar en el componente biótico. Pero aún así, este estudio no deja de ser exploratorio y cubrirá aspectos generales, en espera de que las observaciones derivadas del mismo suministren la información básica, para que en investigaciones futuras se pueda ahondar más sobre aspectos específicos.

REVISION DE LITERATURA

Estudios realizados sobre la composición de una comunidad y sus cambios a través del tiempo, se han concentrado en determinados grupos taxonómicos, dando en algunos casos una leve descripción de otros grupos menores-presentes, sobre lo que Elton (según Andrewartha, 1973) escribió: "... después de estudiar las circunstancias en que se realizan estas acciones y, lo que es más importante de todo, debemos de estudiar los factores limitantes- que evitan que puedan hacer otras cosas. Resolviendo estos problemas, podemos llegar a descubrir el número de organismos en la naturaleza."

Cada ecosistema tiene sus especies características de plantas y animales, a menudo dominadas por unas pocas especies con gran número de individuos (Jessop, 1975; Kimball, 1975), pero con asociaciones tan típicas como las de las especies presentes con mayor variedad y menor número (Phillips, 1976), es decir, el ecosistema constituye así la culminación de las adaptaciones morfológicas y fisiológicas de las especies a sus ambientes abióticos y bióticos. Es de esperar que el número de especies permanezca relativamente constante a través del año, pero los cambios climáticos pueden alterar el equilibrio, favoreciendo el desarrollo de algunas especies y sustituyendo otras tanto en la flora como en la fauna. A veces estas fluctuaciones ocurren entre límites amplios en un sistema ecológico aparentemente estable. Dichas fluctuaciones pueden ser más o menos cíclicas en tanto que en otras especies las variaciones pueden ser más irregulares, esporádicas con periodos de relativa estabilidad (Phillips, 1976).

Homeostáticamente, todos los procesos fisiológicos se coordinan para mantener un estado de equilibrio en el que los organismos son capaces de percibir un punto final, al que se ajustan sus actividades. Este ajuste está dado por los mecanismos reguladores por medio de los cuales los seres minimizan los efectos internos de los cambios ambientales (Jessop, 1975; Colinvaux, 1973).

En los diferentes tipos de comunidades existe una tendencia de los organismos a interactuar dentro de ciertos límites de tolerancia, así como a desarrollar un potencial ecológico específico. La variación en el número de especies conjuntamente con los procesos reguladores biocenóticos, determinan un tipo especial de dinámica (Luzack, 1959). El papel que desempeña una especie en un estrato en particular influye en la distribución de las otras especies, como la capacidad en aprovechar mejor las fluctuaciones del medio ambiente, y la variación en el flujo energético.

El primer gradiente biológico lo constituye la vegetación como una reacción a los gradientes fisicoquímicos, tales como la intensidad lumínica, la temperatura, la humedad, etc. El cambio que sufre la vegetación así como la variación en intensidad y magnitud de los factores abióticos, produce un cambio en el segundo gradiente, incluyendo a la fauna, la cual se adapta estructuralmente a las exigencias de habitat. Dependiendo de los componentes del sistema edáfico, es importante valorar algunas de sus propiedades que tienen relación directa con los organismos que crecen en el suelo, siendo un ejem -

plo típico la deposición y descomposición de la materia orgánica sobre el suelo, así como el tejido animal (aunque en menor grado) contribuyen en la formación de la materia orgánica, permitiendo el establecimiento de una flora y fauna con cierto grado de diversidad organísmica. La vegetación y el clima son colaboradores en la formación del suelo; gran parte de la estructura de la superficie del suelo es un fiel reflejo de la vegetación que agrupa (Colinvaux, 1973).

Kulnelt (1963) señaló que muchos organismos contribuyen a estos ciclos de remineralización, aunque no completen su ciclo de vida en el mantillo, como por ejemplo los visitantes esporádicos o las especies que sólo vivan temporalmente en ese sustrato.

Ahora, si el equilibrio dinámico en un sistema ecológico no es alterado, el contenido y composición de la materia orgánica en el suelo permanecerá aproximadamente constante, por lo que Nikiforoff (según Blasco, 1970) expresó que la cantidad de humus presente sobre un sustrato, se comporta como la suma algebraica en la descomposición de la materia orgánica.

El suelo actúa como una barrera natural por ser un ambiente altamente especializado (Burgess, 1971), sirviendo de filtro a cierto tipo de fauna que pueda sobrevivir bajo condiciones especiales. Cada uno de los estratos del suelo suelen tener una fauna característica en base al cambio que sufre en el tiempo y el espacio el componente fitocenológico, influyendo directamente en los invertebrados (especialmente en los artrópodos) que se distribuyen por todo el sistema.

Muchas especies presentan movimientos verticales lo que revela una adherencia relativamente notable en relación a las características fisicoquímicas de la biota del suelo, y aún en organismos que presentan una amplia movilidad manifiestan una estratificación bastante pronunciada, especialmente en aquellos ambientes donde hay cierto número de especies similares y a menudo afrentadas en competencia potencia (Allee et al., 1949).

France (citado por Kulnelt, 1963) usa por primera vez el término de "edafón" para referirse a la biota del suelo, incluyendo a los artrópodos que comprenden una buena porción del mismo. Es un sistema en el cual se establece una intrincada relación ecológica, debido a la forma en que los organismos hacen uso y movilizan el flujo energético a lo largo de la cadena alimenticia. Kulnelt (1963) concluyó en sus estudios que el 95% de los artrópodos para sobrevivir dependen del suelo mostrando valores significativos, a pesar de que la actividad metabólica varía en los individuos aún dentro de límites amplios.

Diversos estudios han sido llevados a cabo con el objeto de conocer la estructura de las diferentes comunidades, pero aún así pocos han tratado de interpretar las características biocenóticas de una comunidad de mantillo.

Williams (1941) describió la fauna del suelo de una pluvisilvia en la Isla de Barro Colorado, Panamá. En conjunto fueron determinadas 289 especies, constituyendo los ácaros, colémbolos y formícidos más del 80% del total de organismos hallados. A su vez, esta diversidad fue analizada conside

rando los factores abióticos como la precipitación, la temperatura y humedad relativa que afectan a la Isla.

En 1925 y 1927 Danmermann (citado por Williams, 1941 y Herrera, 1977) , realizó estudios de la fauna tropical en las antillas obteniendo 700 individuos/m², con valores máximos de colecta en los intervalos de máxima precipitación.

Los muestreos llevados a cabo por Beebe (1916) en un bosque lluvioso en el Brasil indicaron 4000 individuos/m², de los cuales el 30% de las colectas eran hormigas en tanto que los valores porcentuales más bajos eran precedidos por ácaros y colémbolos. Graff y Scheffer-Urlich ct. 4 (según Blasco, 1970) determinaron la abundancia promedio de los principales grupos de invertebrados del suelo (Cuadro 1). Pearse (citado por Odum, 1969) utilizó la técnica de Berlese y estimó para pequeños invertebrados del suelo en un campo de Carolina del Norte (Cuadro 2), sus valores cuantitativos/m².

Los trabajos realizados por Janzen (1973) en las regiones tropicales indican que las arañas e himenópteros parásitos presentan densidades mayores con relación al resto de las poblaciones presentes. Por otro lado, recientes estudios en tres estados de sucesión en Costa Rica, Herrera (1977), determinó que más del 70% de los invertebrados del mantillo son ácaros, hormigas y coleópteros. Observó un aumento en la diversidad conforme avanza la fase de sucesión hacia el estado de clímax.

CUADRO 1 -. ABUNDANCIA PROMEDIO DE LOS PRINCIPALES GRUPOS DE
ARTROPODOS POR $10^3/m^2$, EN TRES TIPOS DE BIOTOPOS,
(TOMADO Y MODIFICADO DE BLASCO, 1970).

BIOTOPO	INSECTOS Y LARVAS	COLEBOLOS	ACAROS
BOSQUE	3,0	4,0	8,0
PRADERA	4,5	2,0	4,0
CULTIVO	1,0	1,0	1,0

CUADRO 2 -. DISTRIBUCION CUANTICA DE PEQUEÑOS INVERTEBRADOS
DE SUELO, EN CAROLINA DEL NORTE. (TOMADO Y
MODIFICADO DE ODUM, 1969).

ANIMALES EXTRAIDOS POR EL EMBUDO DE BERLESE	NUMERO DE INDIVIDUOS m^2	PORCENTAJE
ACAROS	22,1	72,1
COLEBOLOS	6,9	22,6
ARACNIDOS	.1	.3
HORMIGAS	.2	.7
INSECTOS-LARVAS-	.2	.7
OTROS INVERTEBRADOS	1,2	3,9

Los invertebrados de mantillo están estrechamente asociados al suelo y a la vegetación. Alcanzan su mayor complejidad y abundancia en habitats - tranquilos y en situaciones en las cuales el clima, la vegetación y el tipo de suelo son tales que la humedad, la temperatura y el suministro de alimento son adecuados (Raw, 1971).

MATERIALES Y METODOS

El trabajo de campo se inició en marzo de 1976 y finalizó en febrero de 1977, en un encinal de crecimiento secundario en Frailes de Desamparados, según se describe en la sección de fitogeografía. En dicho ambiente se tomaron colectas tanto a la sombra (bajo cobertura arbórea) como al sol (sin cobertura), practicándose un total de 24 muestras ($6m^2$) bajo cobertura a intervalos de 15 días y siete muestras al sol ($1.75m^2$) tomadas cada 30 días.

El muestreo se llevó a cabo en cuadrículas de 50 cm x 50 cm ($0.25m^2$), - cada una de las cuales incluyó la base de un encino, lo que permite escoger al azar el árbol y no la parcela. Con el objeto de determinar el porcentaje que ocupa dicha base en cada una de las cuadrículas, se midieron 100 árboles al azar obteniéndose un perímetro promedio de 37.78 cm. ($113,04 m^2$), o sea, el 4.5% del área total en cada cuadrícula.

Previo a la remoción del sotobosque y toma del mantillo, se llevó un registro de la temperatura ambiental y del mantillo. La temperatura ambiental se tomó a dos metros sobre el nivel del suelo, en cuatro puntos diferentes - para calcular el promedio.

Una vez removida la cubierta del sotobosque, se recogió el mantillo en bolsas de polietileno de 40 cm x 60 cm. Todos aquellos individuos que quedaron sueltos fueron capturados por medio de un succionador y preservados directamente en alcohol a 70%. La muestra del mantillo se distribuyó en varios embudos plásticos de 20 cm. de diámetro utilizando el método de extrac-

ción de Berlese, en su forma más simplificada contando para ello con un embudo, una pequeña malla de cedazo y un frasco colector en el extremo inferior del embudo. Por otro lado, la fuente de calor del sistema consistió en un bombillo de 60 vatios.

El período de extracción en todas las colectas fue de tres días, ya que algunas pruebas preliminares indicaron que a los dos días se obtienen rendimientos mayores al 80%, siendo mínimo en el tercer día y nulo en días sucesivos.

En los recipientes colectores del presente estudio se utilizó como sustancia preservante ácido pícrico, disuelto en agua, por ser una mezcla inodora y preservante a su vez. Posteriormente, la totalidad del producto extraído fue transferido a frascos conteniendo alcohol 70^o para su identificación posterior. Además, de las colectas de mantillo practicadas bajo cobertura y al sol, se instalaron un total de 10 trampas distribuidas al azar con el objeto de averiguar si alguna especie o especies no aparecen en las muestras tratadas con la técnica de Berlese antes descrita. Lilly (1956), indica que con el uso de trampas, se obtienen diferencias cuantitativas en las poblaciones del mantillo.

Las trampas consistieron en recipientes de 8 cm. de diámetro y 12 cm. de altura con ácido pícrico, enterrados hasta el borde superior de manera de que no fueran obstáculo para animales deambuladores.

Se colectaron durante los primeros días de cada mes y se recogieron ocho días después (a través de todo el período de observación), para un to

tal de 12 muestras, es decir, en conjunto las diez forman una sola muestra. Los especímenes fueron depositados en alcohol 70^o como preservante permanente. Estos especímenes conjuntamente con los de sombra y sol se consideraron como un prisma rectangular (paralelepípedo) cuyo volumen fue dado en mm³. A su vez, esta medida de volumen se considera como un indicador de biomasa.

Se averiguó el coeficiente de diversidad para la entomofauna como para la aracnofauna, utilizando para ello el Índice de Diversidad de Shannon-Wiener.

Los correspondientes valores están dados por las fórmulas (Krebs, 1972):

$$1) \quad H_{\max} = -S \frac{1}{S} \log_2 \frac{1}{S} = \log_2 S; \quad y$$

$$2) \quad E = \frac{H}{H_{\max}}$$

Por otra parte, se confeccionó una lista de los principales taxos de invertebrados de mantillo colectados, se clasificaron hasta nivel de familia. Sin embargo, para efectos estadísticos se identifican las diferentes especies de insectos y arañas.

Todos aquellos aspectos relacionados con la nomenclatura y taxonomía necesarios en la elaboración del respectivo listado, se basó en las clasificaciones propuestas por Borror & DeLong (1964); Barnes (1970); Chu (1949); Jacques (1947); Cockrum & McCauley (1967); Kaston (1972); Levi (1968);

Weygoldt (1969); Williams (1941); Wilson (1975); Darlington y Smith (1972); Brues, C.T. et al. (1954).

Con relación a la proporción de hembras y machos en la aracnofauna, se utilizó la "relación sexual" propuesta por Silveira (1976), cuyos valores están dados por la fórmula:

$$Rs = \frac{\text{Número de hembras}}{\text{Número hembras} + \text{Número machos}}$$

También se recolectó muestras de la flora local, para su debida identificación, a cargo del señor Laurito Gómez, encargado del Herbario de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica.

Se llevó a cabo un estudio de las características físicas y químicas del suelo con base en seis muestras en diferentes gradientes en la esta-ción seca (febrero de 1977). El análisis fue efectuado en el Laboratorio de Edafología de la Facultad de Agronomía de la Universidad de Costa Rica. En la determinación textural del suelo se contó con la técnica de la Soil-Survey Staff (Anexo 2, cuadro No. 2B). En la determinación de los componentes químicos se emplearon las técnicas propuestas por Jacobs y Reed (1964); Jachica (1964); Barshad (1951) y Jackson (1958).

La información sobre la precipitación se obtuvo de la Estación Metereológica de Tarbaca (1965-1970), contenidos en el Informe Anual del Instituto Meteorológico Nacional de Costa Rica (1976), por presentar condiciones muy parecidas a la zona en estudio y por tener un largo período de observación.

FITOGEOGRAFIA DEL AREA.

El distrito de Frailes del cantón de Desamparados se encuentra a unos 1600 metros de altura sobre el nivel del mar. Por sus características fisiográficas y climatológicas se ubica en la Subregión Montañosa del Sur, perteneciente a la Región Pacífico Sur o Pacífico Húmedo (Dirección General de Estadística y Censo de Costa Rica, 1976).

Posee un clima fresco y una temperatura promedio anual de 19°C (Mora, 1964). De acuerdo a la división que ofrece Wercklé (1909) para la "Subregión fitogeográfica costarricense", pertenece a la región fría que comprende cimas superiores a los 1500 metros de altura, presentando una flora hidrófita exuberante excepto algunos cerros del lado Pacífico y de la zona de Dota, que presentan formas xerófitas entre otras.

Según Tosi (1969) y de acuerdo al sistema de Holdridge (1967), esta área se clasifica como un bosque húmedo de premontano, en donde se ha medido una precipitación promedio anual que varía entre los 2500 y 3000 mm. (Dirección General de Estadística y Censos de Costa Rica, 1976), aumentando dicha pluviosidad conforme se avanza hacia el Sur de la Subregión.

Mora (1964) describe con bastante acierto las características fisiográficas de la zona, expresando "... el centro de la población está ubicada en una pequeña altiplanicie de unos dos kilómetros cuadrados, en una de las estribaciones de los Cerros de Bustamante. El resto de su territorio son laderas con vertientes al Río Candelaria y hacia el sur con la vertiente del

Río Tarrazú. Estos ríos de suficiente caudal de agua, no se han podido aprovechar en beneficio de la población por correr en el fondo de profundos cañones.

Los suelos de la zona muestran un alto grado de erosión, como consecuencia de una deforestación sin método a que han sido sometidos los encinales - explotados para la fabricación del carbón. La producción agrícola está limitada al café y a la cabuya.

El primero se cultiva desde hace unos 50 años y la cabuya fue introducida por la Sociedad San Cristóbal Ltda. hace unos 30 años. Se han dado especial importancia a métodos modernos de cultivo y elaboración de ambos.... En pequeña escala se cultiva la caña de azúcar, que no abastece siquiera el consumo local...."

El suelo es arcilloso bastante meteorizado con una baja capacidad de infiltración en el invierno. En el verano el terreno se agrieta reteniendo poca humedad. Las hojas de encino sufren una descomposición lenta debido a su textura coriácea por lo que se acumula formando un sobrepiso duro (mantillo).

El sotobosque está constituido en un 98% por Melinis minutiflora Beauv, (calingüero, mielcilla o florcilla) el cual cubre un estrato inferior producto de la defoliación del Quercus seemannii Liemb, (encino). El restante 2% del componente vegetal está constituido por Vernonia argyropappa Buek., Desmodium barbatum (L.) Benth. & Oerst, e individuos dispersos de Pteridium sp. - (helecho macho, más abundante en las áreas asoleadas), Rubus, Gnaphalium, -

etc., que sobresalen en el sotobosque ofreciendo una ventaja para el establecimiento de Leucage venusta (Arachnida: Araneae).

La neblina es un factor climático que es importante resaltar aunque en forma breve. Estos períodos son más frecuentes entre las 16:00 y las 20:00 horas, excepto en las áreas superiores a los 1800 metros sobre el nivel del mar en que la exposición es mucho más larga. En la estación seca este factor físico presenta uno o dos períodos de corta intensidad entre las 7:00 y las 13:00 horas.

La zona está cubierta por un bosque secundario compuesto totalmente por Quercus Seemannii Liemb, con una altura promedio de 7-8 metros. La distribución altitudinal de encinos se establece entre los 1400 y 2400 metros sobre el nivel del mar. Las flores masculinas son abundantes en noviembre y diciembre, y las bellotas maduran en los meses de abril a agosto (Burger, 1977).

RESULTADOS Y DISCUSION

ALGUNOS ASPECTOS DE TIPO EDAFICO Y CLIMATICO.

1) El suelo.

El suelo suministra en parte los nutrimentos y el sostén que necesitan las plantas al contener las cantidades apropiadas de aire y agua (Fassbender, 1975). El suelo es un sistema natural que se desarrolla en base a la mezcla que sufren los minerales y los restos orgánicos bajo la influencia del clima y el medio biológico.

La naturaleza mineralógica de las partículas es importante en la fertilidad del suelo (Burges, 1971), así como la cantidad de materia orgánica, la cual disminuye con la profundidad del suelo (Allee et al., 1949).

En el Cuadro 3 se presenta un resumen de las principales características edafológicas del ambiente en estudio.

Del análisis llevado a cabo se desprende que dicha fracción posee:

Una textura de tipo franco-arcilloso, presentándose el componente arcilloso muy meteorizado con un alto porcentaje de coalinita y material amorfo (volcánico). Esta relación textural de la fracción mineral permite que el intercambio de cationes (C.I.C.) presente valores bajos, es decir, una baja capacidad.

Según Burgess (1971), la capacidad de intercambio se asocia a las cargas negativas de la superficie de las partículas de arcilla, aunque la materia org

CUADRO 3 - . ALGUNAS CARACTERISTICAS FISICAS Y QUIMICAS DEL SUELO EN UN BOSQUE PREMONTANO HUMEDO DE ENCINOS, EN FRAILES DE DESAMPARADOS, SAN JOSE, COSTA RICA. 1977.*

MEG /100 GRS.			Z S	PPM. PO_4^-	NOMBRE TEXTURAL	CIC.	PH	PORCENTAJE		R_2O_3
Ca	K	Mg						Mn	%	
2.8	2.44	2.9	.64	.2	18	29.73	5.6	.052	6.5	20.0

* Para mayor información ver Anexo 2, Cuadro 2A.

gánica está también interesada en dicho intercambio. Este tipo de textura sugiere que el área en mención presenta un buen drenaje. Cludsley-Thompson (1974) sugiere que los organismos que forman parte de la fauna de la hojarasca, son más abundantes en aquellos suelos bien drenados, a través de los cuales se pueden mover exhibiendo mecanismos etológicos reflejos, manteniendo así un ambiente favorable.

Un suelo "medianamente ácido" de acuerdo con la clasificación de Schaffer y Schachschabel, en cuanto a su pH (KCl) y un suelo de "acidez media" por su pH (H₂O) de acuerdo con Troug (Fassbender, 1975). Burges (1971) observó que en los suelos ácidos los restos de ácaros y algunos otros artrópodos son abundantes, y que sus exoesqueletos se van a depositar entre el mantillo y la fracción mineral. Las diferentes partes corporales sufren una descomposición diferencial siendo mayor ésta en las partes blandas.

Tanto el nitrógeno como la cantidad de materia orgánica disponibles muestran valores porcentuales altos, así como un suelo relativamente ácido sugiere el establecimiento de una fauna microbiana abundante. Por otro lado, las disponibilidades de calcio, potasio y magnesio, así como la del hierro y aluminio, indican relaciones porcentuales altas, tan importante en el desarrollo normal del componente vegetal. Sin embargo, la cantidad relativa del hierro y del aluminio (altos valores de sexquióxidos), así como la del calcio reducen el contenido de fósforo, el cual es fijado.

2) La precipitación.

Los organismos que integran una comunidad son sensibles a las variacio-

nes de lluvia, y manifiestan un comportamiento específico a las variaciones reales. Las especies desde luego, no responden a los valores promedios por lo que las conclusiones basadas en ellos no son muy significativas. Los promedios mensuales observados para la Estación de Tarbaca, ocultan valores muy dispersos entre los mínimos y los máximos. Ante la dificultad de estudiar año a año la variación en el número de especies por largos periodos de observación, debe al menos en un estudio considerarse las precipitaciones máximas y mínimas, y así poder llegar a establecer la posible relación de la comunidad con este factor climatológico.

En la figura 1 se observa que los meses de junio, agosto, setiembre y octubre fueron los más lluviosos. Los meses de enero, febrero y marzo fueron secos. El mes de julio presenta una situación interesante ya que se observa un visible descenso en la precipitación con respecto a junio, y aún más con relación al mes de agosto. Este descenso en la pluviosidad es producto del inicio del período de los veranillos y de la canícula.

Aparentemente, los organismos presentes en este ambiente responden favorablemente a periodos lluviosos, con dos máximas densidades, siendo junio, setiembre y noviembre los meses de mayor abundancia.

Durante la estación seca y aún en aquellos periodos críticos, las poblaciones mantienen más o menos densidades constantes. Es posible que los breves periodos de neblina sobre la zona en el verano, permita el establecimiento de un microclima con humedad adecuada en el mantillo. Dicha humedad se acumula debido a la disposición de la cubierta del sotobosque, así como al

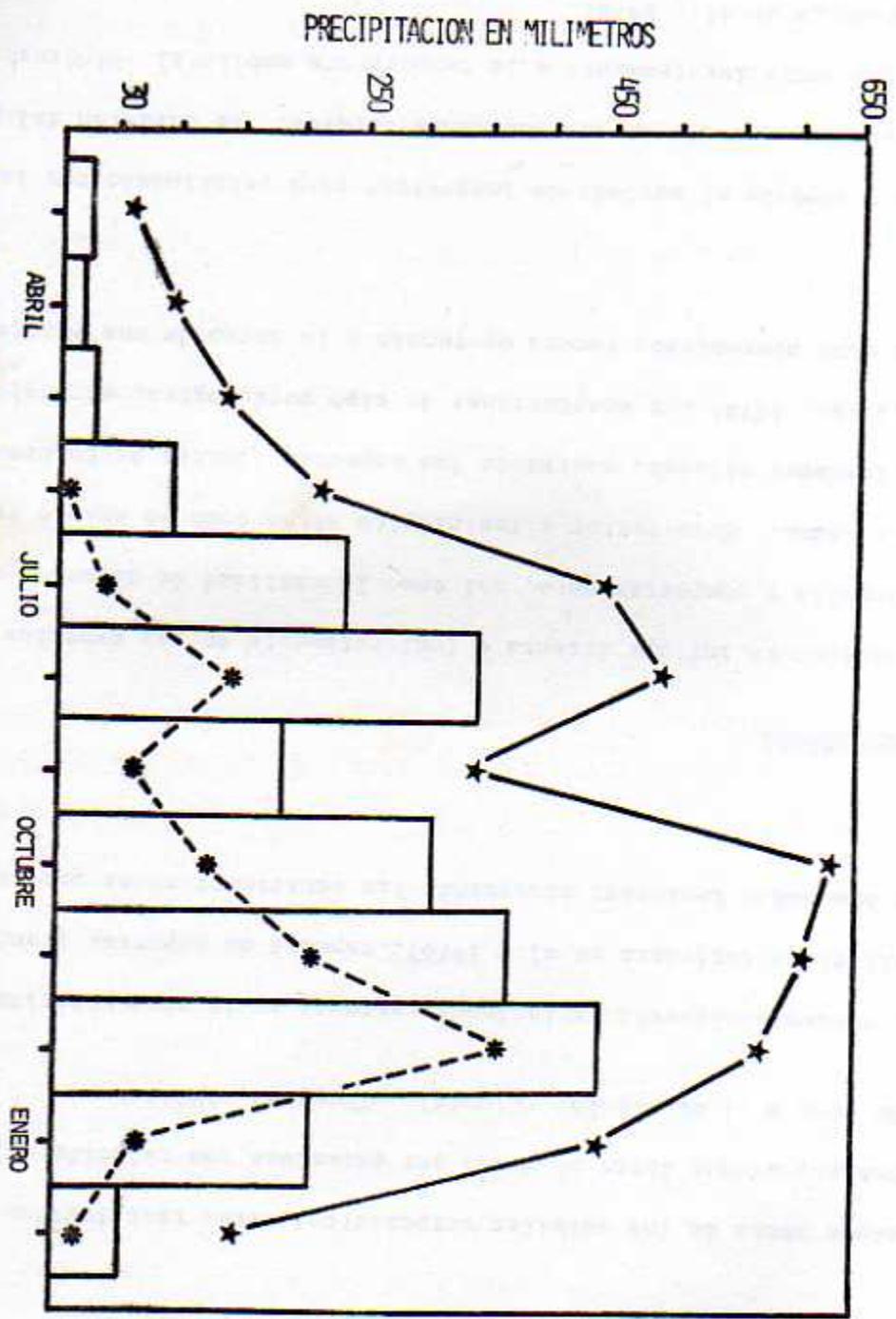


FIGURA 1 --. TABACA (1962- 1970), DISTRIBUCION DE LA LUVIA MENSUAL, ASI COMO SUS VALORES EXTREMOS MAXIMOS Y MINIMOS

material foliar (encinales) de textura coriácea acumuladas debajo de la cubierta de calingüero.

La mayor parte de los animales criptozoicos están restringidos a condiciones húmedas, aunque éstas no deben ser excesivas con relación a la sobresaturación como a la desecación (Cloudsley-Thompson, 1974).

Este ambiente presenta variaciones extremas en la precipitación, con especies euhídricas (Silveira et al., 1976), capaces de soportar grandes variaciones de humedad e inclusive alternando las estaciones secas con las lluviosas.

3) La temperatura.

La temperatura influye directa e indirectamente en las especies afectando su desarrollo y comportamiento, así como la cantidad de alimento disponible en el sistema. Este factor climatológico actúa como un agente regulador de las actividades vitales, mostrando las especies límites de tolerancia óptimos (Phillips, 1976) con adaptaciones de tipo morfológico, ecológico y etológico así como presentando formas de reposo a lo largo de una gradiente térmica.

En cada especie el período de longevidad está relacionado con la actividad biológica dependiendo de una constante térmica. La duración del período de desarrollo varía inversamente a la temperatura ambiental -Hipótesis de Rubner- (Silveira et al., 1976).

En la figura 2 se indican los valores observados para la temperatura am

biental (T_a) y para la del mantillo (T_m). En la ambiental el valor promedio anual es de 23.6 °C y 22.2 °C en el mantillo.

En los diferentes períodos de observación ambas curvas térmicas mantienen oscilaciones bastante paralelas entre sí, pero mostrando a pesar de ello diferencias más notables en la época lluviosa, especialmente en las colectas números 14, 16, 19 y 21.

Posiblemente, diferencias tan marcadas se deban al denso follaje que presentan los encinales, como a una mejor retención de humedad en los horizontes superiores del suelo. Por otro lado, mayores cantidades de calingue-ro y mantillo sobre el suelo, permiten que éste último alcance temperaturas próximas a la ambiental. Al respecto Cloudsley-Thompson (1974) indicó que el mantillo entre más grueso sea, tiende a conservar la humedad y a igualar las temperaturas.

En términos generales, este ambiente de bosque secundario no muestra marcadas variaciones térmicas, las cuales nunca fueron mayores a 3.6 °C. Es posible ubicar a los miembros colectados en este ambiente, como especies eutérmicas, de acuerdo con la clasificación que para tales efectos ofrece Silveira et al., (1976).

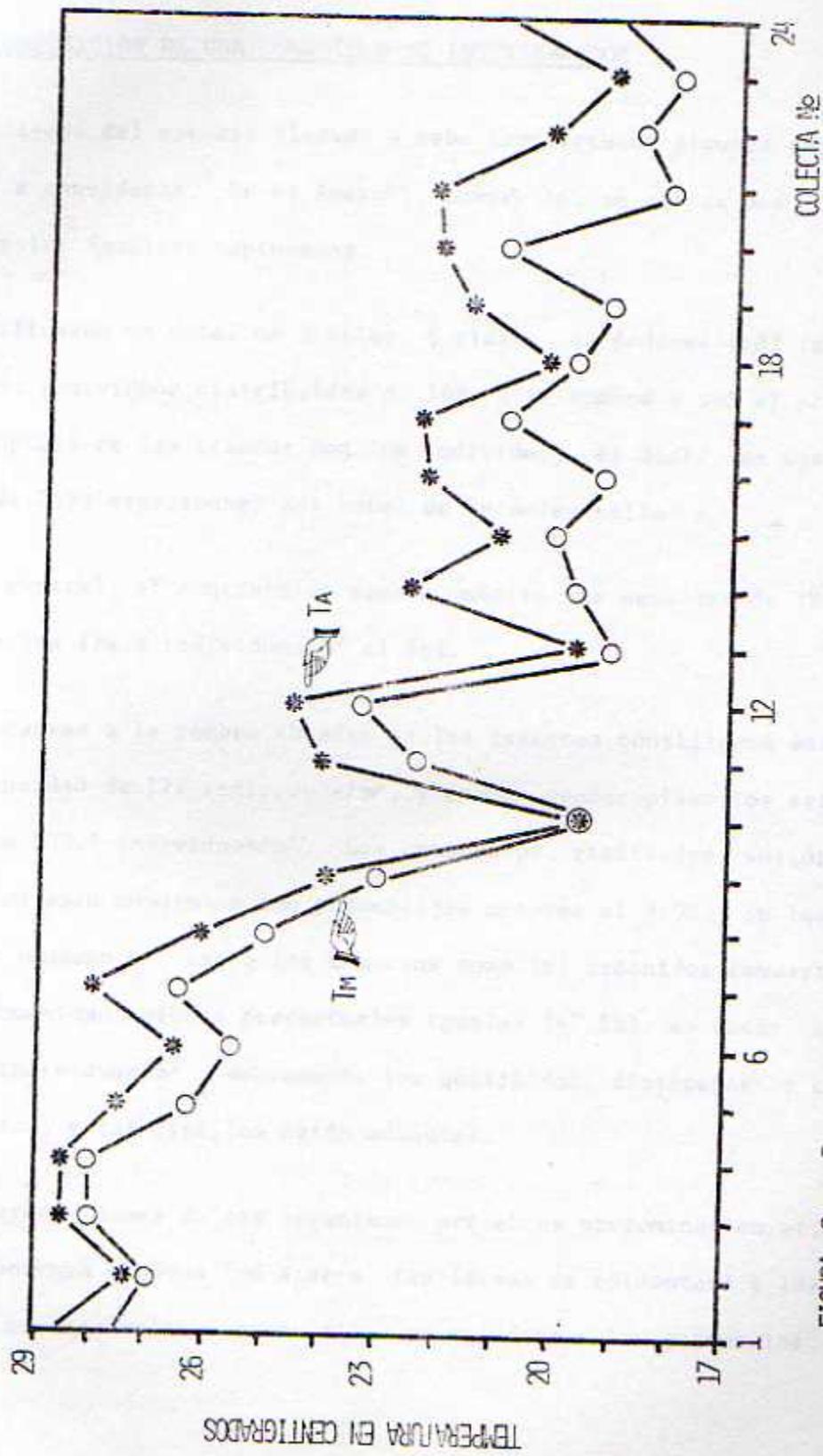


FIGURA 2 - , DISTRIBUCION DE LA TEMPERATURA AMBIENTAL (Ta) Y DEL MANTILLO (Tm), EN EL AREA DE ESTUDIO. FRATILES DE DESAMPARADOS, SAN JOSE, COSTA RICA.

VARIACION Y COMPOSICION DE UNA COMUNIDAD DE INVERTEBRADOS.

Los resultados del estudio llevado a cabo proporcionan algunos caracteres generales a considerar. En el Anexo 1, Cuadro 1A, se esboza una lista de las principales familias capturadas.

Se identificaron un total de 3 filos, 8 clases, 22 órdenes y 82 familias sobre 1991 individuos distribuidos en 1686 a la sombra y 305 al sol, así como la captura de las trampas con 708 individuos, es decir, se analizaron un total de 2699 especímenes del total de animales hallados.

En forma general, el ambiente de sombra muestra una densidad de 281 individuos/m² contra 174.3 individuos/m² al sol.

En las muestras a la sombra (Cuadro 4) los insectos constituyen más del 60% con una densidad de 172 individuos/m², y en un segundo plano los arácnidos (35.8%) con 100.7 individuos/m². Los crustáceos, sinflidos, quilópodos y diplópodos son poco numerosos con porcentajes menores al 3.0%. En las áreas asoleadas (Cuadro 4), tanto los insectos como los arácnidos comparten dentro de la comunidad valores porcentuales iguales (47.5%), es decir, densidades de 82.9 individuos/m². Nuevamente los quilópodos, diplópodos y crustáceos son escasos y los sintilos están ausentes.

Al considerar órdenes de los organismos presentes predominan en el ambiente bajo cobertura arbórea los ácaros, las larvas de coleóptera y los himenópteros con niveles relativamente altos en relación a los colémbolos, en

tanto que las arañas y falángidos presentan niveles intermedios. Desde otro punto de vista, la comunidad de mantillo está dominada por especies de tamaño corporal pequeño. Esto es particularmente cierto para los microartrópodos como los ácaros y colémbolos cuya distribución debe depender, entre otros factores, del tamaño de los poros en los diferentes niveles del suelo (Raw, 1971; Hale, 1971).

A razón de construir una pirámide de tamaño corporal, su base estaría ocupada por más del 70.0% del total de artrópodos con talla corporal pequeña (menor de 1.0 mm^3) integrada especialmente por ácaros, colémbolos, sinfilidos, psocópteros, tisanópteros, áfidos, cóccidos e himenópteros, así como por unos pocos coleópteros y hemípteros. Los niveles superiores, es decir, el vértice de la pirámide estarían relegados a tallas mayores (4.0 mm^3 o más), pero con un menor número de individuos, siendo miembros dominantes las arañas adultas, los coleópteros, las larvas de lepidóptera, los ortópteros así como los isópodos, oligoquetos y moluscos, aunque con un menor número de individuos.

En el Cuadro 5 se presenta un resumen de los principales tipos de dieta en una fauna de mantillo, en la cual las especies carnívoras constituyen más del 55.0% precedidas por las que presentan régimen omnívoro, y por último las que se alimentan de materia vegetal viva o muerta.

Especies carnívoras como los arácnidos y algunas larvas de coleóptera son los grupos más importantes en este nivel trófico, mientras que las cucu-

CUADRO 4 -. DISTRIBUCION POR CLASES DE LA COMUNIDAD DE INVERTEBRADOS DE MANTILLO, EN UN BOSQUE DE ENCINOS EN FRAILES DE DESAMPARADOS.*

CLASE	A LA SOMBRA					AL SOL						
	NUMERO DE INDIVIDUOS Y PORCENTAJES	DENSIDAD m ²	NUMERO ORDENES	NUMERO FAMILIAS	NUMERO DE INDIVIDUOS Y PORCENTAJES	DENSIDAD m ²	NUMERO ORDENES	NUMERO FAMILIAS	NUMERO DE INDIVIDUOS Y PORCENTAJES	DENSIDAD m ²	NUMERO ORDENES	NUMERO FAMILIAS
ARACHNIDA	604 (35.8)	100.7	4	34	145 (47.5)	82.9	3	12				
CRUSTACEA	15 (.9)	2.5	1	1	3 (1.0)	1.7	1	1				
INSECTA	1032 (61.2)	172.0	11	43	145 (47.5)	82.9	8	17				
SYMPHILA	6 (.4)	1.0	1	1	-	-	-	-				
CHILOPODA	18 (1.0)	3.0	2	2	7 (2.4)	4.0	2	2				
DIPLOPODA	11 (.9)	1.8	1	1	5 (1.6)	2.8	1	1				
TOTAL	1686 (100.0)	281.0	20	82	305 (100.0)	174.3	15	33				

* Para mayor información ver Anexo I. Cuadro IA.

rachas (Blattidae) y las hormigas (Formicidae) son colectivamente abundantes como omnívoras. Los formícidos presentan densidades altas, tanto al sol como a la sombra (ver entomofauna).

Los colémbolos (esmin túridos y entomóbridos, principalmente este último) constituyen el principal grupo de saprófagos, así como los diplópodos y algunos coleópteros, precedidos por los homópteros (coccidos y áfidos), así como por algunos hemípteros con dieta fitófaga.

Davies y Agrell (citados por Hale, 1971), determinaron que el factor más importante que influye en la distribución de los colémbolos es la humedad, y es posible usarlos como indicadores de las condiciones hídricas del suelo (microdistribución). Presentan una proporción numérica elevada conjuntamente con los ácaros, aunque su biomasa es pequeña en proporción a la biomasa total de la fauna. La mayoría de los investigadores coinciden que los colémbolos son una fuente de alimento relativamente poco importante para los depredadores.

Las corrientes de aire, el agua y algunos animales mayores (por ejemplo las patas de las aves), favorecen su rápida dispersión por el medio (Hale, 1971). Clark & Grant (1968) encontraron que una vez que se ha removido las arañas del habitat, se nota un incremento en el número de colémbolos.

En el orden de los coleópteros, se nota que sus miembros presentan un variado régimen alimentario, con especies predatoras, algunos omnívoros, así como algunos otros asociados con la materia orgánica en descomposición. An-

te tan variada conducta alimentaria que exhibe este grupo, y ante la dificultad de agruparlos en una sola categoría dietaria, fue necesario repartirlos en las tres primeras clases.

Los dípteros constituyen el mayor grupo con especies hematófagas, siendo los ceratopogónidos (Heleidae) los más abundantes. En el mantillo las formas dípteras adultas no presentan densidades altas, a pesar que algunas especies lo son durante sus estados inmaduros. Es posible que la presencia de adultos se deba a formas retenidas en el mantillo que en estado último de pupa, se transformen en formas adultas debido a un aceleramiento en su fisiología, como consecuencia del calor por el método de extracción. En términos generales, muchos insectos son habitantes temporales del suelo durante las fases de hibernación o de pupación.

Varios individuos de anélidos y moluscos fueron capturados únicamente mediante el método de trampa, lo que posiblemente esté relacionado a hábitos nocturnos como respuesta a un descenso en la temperatura ambiental. De acuerdo con Satchell (1971) las diferentes especies de lombrices presentan una actividad en el ambiente marcadamente estacional. La tolerancia a la desecación es un factor limitante en la ecología de las lombrices de tierra.

Por otro lado, Newell (1971) determinó que el tiempo y la humedad son factores codominantes que determinan la distribución de los moluscos, así como la concentración de calcio en los horizontes del suelo. Agrega además, que la producción de mucoproteínas (mucus) producida tanto en los moluscos

CUADRO 5 -. DISTRIBUCION DE LA COMUNIDAD DE MANTILLO POR SU REGIMEN ALIMENTARIO, BASADOS EN SU MORFOLOGIA.

REGIMEN ALIMENTARIO	A LA SOMBRA		AL SOL	
	NUMERO DE INDIVIDUOS	PORCENTAJE	NUMERO DE INDIVIDUOS	PORCENTAJE
CARNIVOROS	993	58.9	176	57.7
OMNIVOROS	345	20.5	80	26.2
FITO-SAPROFAGOS	336	19.9	47	15.4
HEMATOFAGOS	12	.7	2	.7
TOTALES	1686	100.0	305	100.0

y lombrices de tierra, contenida en las heces como al desplazarse sobre el sustrato contribuyen en la formación del suelo, es decir, la formación de agregados bien definidos, en base a pequeñas partículas minerales dispersas - especialmente sobre el horizonte superior.

ANALISIS DE LA ENTOMOFAUNA.

Se identificaron 11 órdenes y 43 familias (Cuadros 1A y 4) con capturas de 1032 a la sombra y 145 al sol. En la figura 3 se observa la variación en el número de individuos capturados a la sombra a través del año, mostrando - una abundancia en los meses lluviosos, aunque con oscilaciones pronunciadas.

A la sombra (Cuadro 6) los himenópteros y larvas de coleópteros son los grupos más abundantes en el mantillo con valores porcentuales mayores al - 27.0%, precedidos en orden de importancia por los colémbolos, ortópteros, coleópteros adultos y hemípteros con porcentajes entre 7.0% y el 11.0%. Los - restantes grupos (11 órdenes) presentan porcentajes menores al 4.2%, sobresaliendo entre ellos el grupo de las larvas de lepidóptera con un 4.1%. En las áreas asoleadas el único grupo dominante es el de los himenópteros con un 51.7% representados casi exclusivamente por las hormigas (Formicidae).

Los formícidos desempeñaron un papel muy importante en las colectas tanto al sol como a la sombra, con capturas de 283 individuos a la sombra y 72 al sol. Son formidables predadoras al capturar gran variedad de insectos - (presas), por lo que Kajak, Breymeyer y Petal (1971) indican que forman el -

CUADRO 6 -. FRECUENCIA, ABUNDANCIA Y NUMERO DE INDIVIDUOS (POR ORDENES) DE LA COMUNIDAD DE MANTILLO, EN UN BOSQUE DE ENCINOS, FRATILES DE DESAMPARADOS, SAN JOSE, COSTA RICA.

CLASE	ORDENES	A LA SOMBRA			AL SOL		
		NUMERO DE INDIVIDUOS	ABUNDANCIA EN %	FR. Y PORCENT. EN 24 COLECTAS	NUMERO DE INDIVIDUOS	ABUNDANCIA EN %	FR. Y PORCENT. EN 7 COLECTAS
ARACHNIDA	PSEUDOSCORPIONES	18	3.0	5 (20.8)	-	-	-
	PHALANGIDA	167	27.6	24(100.0)	13	9.0	7(100.0)
	ACARTHA	238	39.4	22(91.7)	120	82.8	7(100.0)
	ARANEAE	181	30.0	24(100.0)	12	8.2	5(85.7)
		604	100.0	-	145	100.0	-
CRUSTACEA	ISOPODA	15	100.0	5(20.8)	3	100.0	2(28.6)
INSECTA	COLLEMBOLA	109	10.7	18(75.0)	14	9.7	6(85.7)
	PSOCOPTERA	1	.1	1(4.2)	-	-	-
	ZORAPTERA	1	.1	1(4.2)	-	-	-
	THYSANOPTERA	15	1.5	3(12.5)	-	-	-
	HOMOPTERA	19	1.8	8(33.3)	-	-	-
	ORTHOPTERA	80	7.8	18(75.0)	10	6.9	6(85.7)
	HEMIPTERA	77	7.5	17(70.8)	5	3.4	4(57.1)
	HYMENOPTERA	288	27.8	20(83.3)	7	51.7	7(100.0)
	COLEOPTERA	78	7.6	21(87.5)	14	9.7	5(71.4)
	COLEOPTERA-LARVAS-	286	27.6	21(87.5)	7	9.7	7(100.0)
	DIPTERA	17	1.6	9(37.5)	3	2.0	3(42.9)
	DIPTERA -LARVAS-	19	1.8	11(45.8)	10	6.9	5(71.4)
	LEPIDOPTERA -LARVAS-	42	4.1	12(50.0)	-	-	-
	1032	100.0		145	100.0		
CHILOPODA	LITHOBIDMORPHA	14	77.8	9(37.5)	5	71.4	4(57.1)
	SCUTIGEROMORPHA	4	22.2	4(16.7)	2	28.6	2(28.6)
		18	100.0	-	7	100.0	-
SYMPHILA		6	100.0	3(12.3)	-	100.0	-
DIPLOPODA	POLYDESMIDMORPHA	11	100.0	2(8.3)	5	100.0	4(57.1)

primer eslabón de la cadena predadora, cazando dípteros después de la metamorfosis limitando con ello la cantidad de alimento disponible, especialmente para las arañas. También obtienen nectar de flores y nectarios extraflorales. Numéricamente las hormigas son las más abundantes con una gran variedad de géneros y especies, aún combinando a los otros grupos sociales. Sus colonias mantienen una amplia distribución geográfica y se establecen preferentemente en el suelo o en el mantillo, lo que considera Wilson (1975) como una ventaja inicial para la colonización de los más variados microhabitats.

Este comportamiento social que exhiben los formicidos, introduce en los diferentes muestreos resultados artificiosos con relación al número total de artrópodos capturados. Herrera (1977) encontró que un alto porcentaje de los invertebrados de mantillo en los tres estados de sucesión, eran hormigas. En el presente estudio, las hormigas son consideradas como un aspecto de discusión, sin llegar a formar parte del análisis estadístico de la entomofauna.

En el orden de los ortópteros, los blátidos están bien representados por un gran número de miembros sexualmente inmaduros, a las ninfas que constituyen aproximadamente el 80% del total capturado. En áreas soleadas, son poco frecuentes. En cuanto a los grillos su tasa captura fue baja, debido a su gran capacidad de movimiento.

Especies de psocópteros, tisanópteros, homópteros, zorápteros así como larvas de lepidóptera no se colectaron bajo condiciones de sol, lo cual posiblemente esté relacionado a la menor disposición de nutrientes como una conse

cuencia de una menor cantidad de mantillo (formado especialmente por los restos del calingero), o la poca resistencia de estas especies a la exposición más directa a los rayos solares. En este ambiente los colémbolos, larvas de coleóptera y díptera y los coleópteros adultos constituyen los grupos con una abundancia no menor al 9.7%, en tanto que los dípteros adultos y heminópteros presentan valores inferiores al 3.4%. En las capturas con trampa (Anexo , Cuadro) se obtuvo un incremento en la captura de grillos, te-tigónidos y dípteros adultos con relación a sombra. Por otro lado, los himenópteros y hemípteros sufren una reducción en su tasa de captura.

Esta entomofauna contiene un alto número de individuos (Figura 3) con oscilaciones bastante pronunciadas a través del año, así como un reducido número de especies que fluctúa poco en ese lapso. La variación en el número de individuos coincide con una variación en la biomasa mostrando valores bajos en los meses de diciembre, enero y febrero, es decir, durante la estación seca. Ambas curvas presentan patrones algo semejantes, sin embargo, es menos fluctuante la de la biomasa (Figura 3), encontrando que el valor promedio anual para la biomasa fue de $21.8\% \text{ mm}^3$, con un máximo de 38.0 mm^3 en junio y un mínimo de 11.0 mm^3 en los meses de enero y marzo.

Se reconocieron un total de 52 especies de hexápodos, cuyo índice de diversidad fue de -0.57 (Figura 6), es decir, una comunidad de insectos con una diversidad baja mostrando grupos con un alto número de individuos (Figura 3).

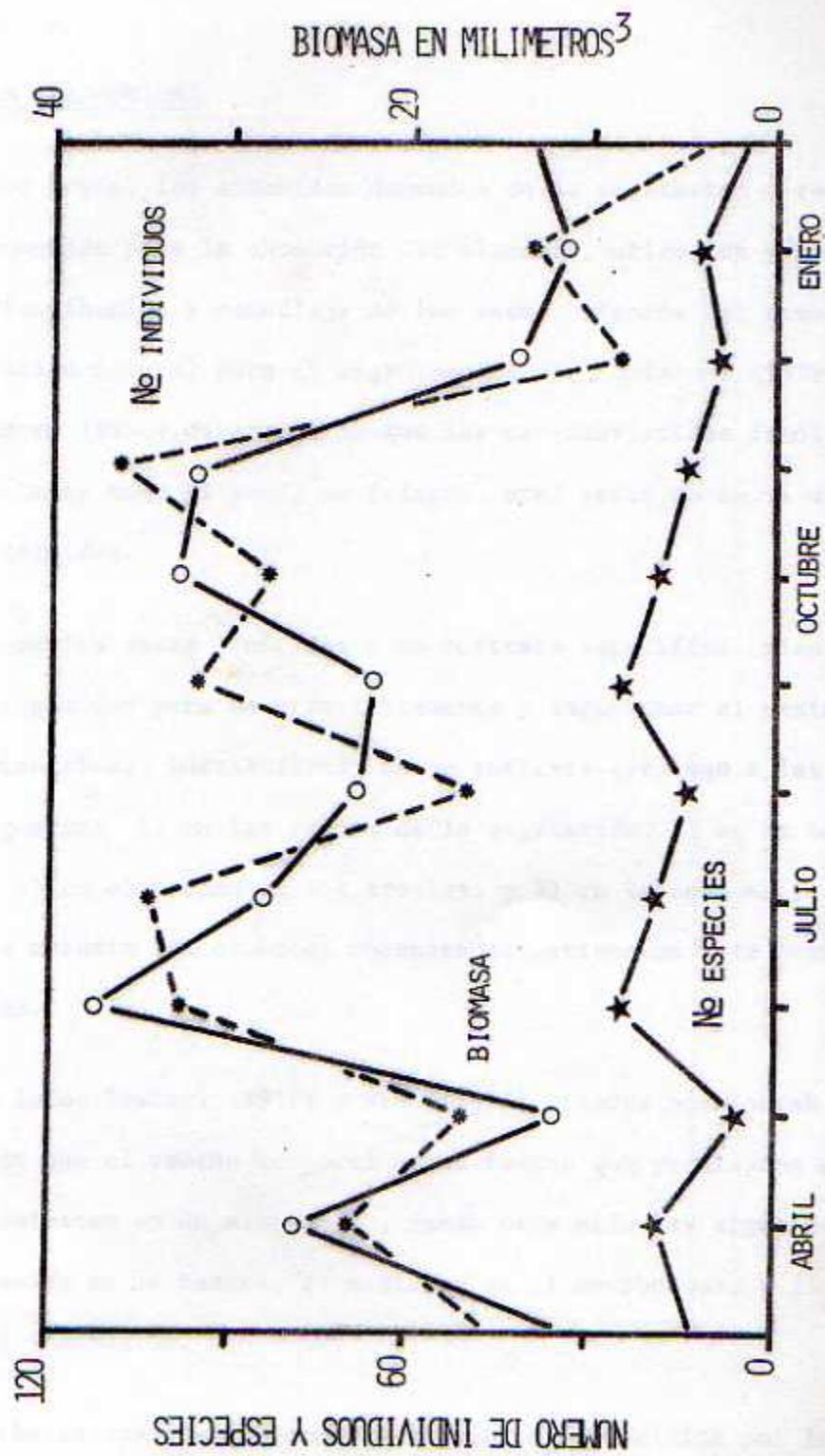


FIGURA 3 - , VARIACION MENSUAL EN EL NUMERO DE ESPECIES, DE INDIVIDUOS Y EN LA BIOMASA EN LA ENTOMOFAUNA DE MANTILLO, EN UN BOSQUE DE ENCINOS A LA SOMBRA.

ANALISIS DE LA ARACNOFAUNA.

En un alto grado, los arácnidos dependen de la vegetación y requieren de un ambiente adecuado para la obtención del alimento, ubicación y construcción de la tela, distribución y camuflaje de los sacos ovíferos así como una condición de protección natural para el organismo en sí. Bristowe (1929), Knulle (1953) y Palmgren (1972) determinaron que las características fenológicas de la vegetación tales como el peso, morfología, etc. influyen en la distribución de los arácnidos.

Muchas especies están limitadas a un sustrato específico, mientras que otras tienen capacidad para moverse libremente y aprovechar al máximo las variaciones ambientales. Luczak (1959) en su análisis catalogó a las arañas en cinco categorías: 1) en las raíces de la vegetación, 2) en la basura, 3) en la hierba, 4) en el tronco de los árboles, y 5) en la copa de los árboles. En el presente estudio las especies encontradas pertenecen a la segunda y tercera categorías.

Por otro lado, Tretzel (1952) y Vité (1953) citados por Luczak (1959) han considerado que el tamaño corporal es un factor que predispone a que las arañas se establezcan en un nivel dado, dando para ello las siguientes categorías: 1) pequeñas en la basura, 2) medianas en el sotobosque, y 3) grandes en los árboles y arbustos.

El mantillo es considerado como un microclima específico por lo que

Huhta (1965) señaló que las tallas menores son más abundantes generalmente en este ambiente, sin embargo, Ksiazek-Nikulska (también citado por Luczak, 1953) estableció una comparación entre las arañas de mantillo y las del sotobosque, encontrando en ambos grupos relaciones similares, aunque es obvio que no debe de sobreestimarse el comportamiento particular de las otras especies (Luczak, 1966).

En el presente trabajo se reconocieron cuatro órdenes y 34 familias (Cuadros 4 y 7) con capturas de 604 individuos a la sombra (55.8%) y 145 al sol (52.5%), es decir, un total de 749 (37.6%) analizados con relación a la población total capturada. Es evidente que el ambiente bajo cobertura arbórea (a la sombra) permite el establecimiento de poblaciones más estables a través del tiempo en cuanto al número de individuos, biomasa y número de especies comparativamente con un ambiente expuesto directamente a la insolación, lo cual se nota muy bien en la ausencia de pseudoescorpiones en las muestras al sol.

Se identificaron dos nuevas especies de pseudoescorpiones aún no descritas pertenecientes a los géneros Mycrobisium y Pachychitra (determinados por el Dr. W. Muchmore, Universidad de Rochester, Nueva York). El mayor número de ejemplares se capturaron durante la época seca, lo que representa más del 80.0% del total. No se obtuvieron ejemplares por el método de trampa. En vista que el grupo está constituido por un escaso número de especímenes capturados (18 en total), estadísticamente no son tomados en cuenta.

CUADRO 7 -. DISTRIBUCION POR ORDENES DE LA CLASE ARACHNIDA, EN UN BOSQUE DE ENCINOS EN
 FRILES DE DESAMPARADOS, JOSE, COSTA RICA.

ORDENES	A LA SOMBRA				AL SOL			
	NUMERO DE INDIVIDUOS	PORCENTAJE	NUMERO DE ESPECIES	NUMERO DE FAMILIAS	NUMERO DE INDIVIDUOS	PORCENTAJE	NUMERO DE ESPECIES	NUMERO DE FAMILIAS
SEUDOESCORPIONES	18	3.0	2	1	-	-	-	-
PHALANGIDA	167	27.6	3	1	12	8.2	3	1
ARANEAE	181	30.6	33	19	13	9.0	9	9
ACARTINA	238	39.4	15	13	120	82.8	5	5
TOTAL	604	100.0	53	34	145	100.0	17	15

En la Figura 4 se observa la variación en el número de arañas, falángidos y ácaros a la sombra. Estos grupos presentan densidades bastante regulares a través del año, excepto los ácaros.

En la curva de los ácaros la oscilación es bastante acentuada, presentando picos de mayor densidad en los meses de setiembre y noviembre (máxima), así como un valor mínimo en febrero. El efecto de una máxima densidad de ácaros en esos meses se debe posiblemente entre otros factores, a un incremento en la tasa reproductiva del grupo, condicionada a un descenso en la pluviosidad durante octubre (Figura 1). Este incremento también se repitió en las colectas al sol, mostrando ambos ambientes capturas muy parecidas.

Se identificaron dos órdenes de ácaros (acariformes y parasitiformes) subdivididos en cuatro subórdenes, siendo los criptostigmatos y mesostigmatos los más abundantes, no así los prostigmatos y los astigmatos que están escasamente representados. Fueron identificadas trece familias dentro de las cuales los mesoplofóridos y orabatélidos están bien representados, en tanto que los acáridos, damaéidos, podocnidos, parasítidos, aractacáridos y áscidos son poco abundantes. Aún menos abundantes lo son los anístidos, orabatúlidos, galumnidos y rodocáridos (determinados por el Dr. Luis A. Salas, Facultad de Agronomía, Universidad de Costa Rica).

Sin entrar en detalles taxonómicos, se observa que los ácaros presentan una gran diversidad morfológica. Krantz (1970) indicó que dicha diversidad es más que comparada por el variado comportamiento que exhibe la sub-

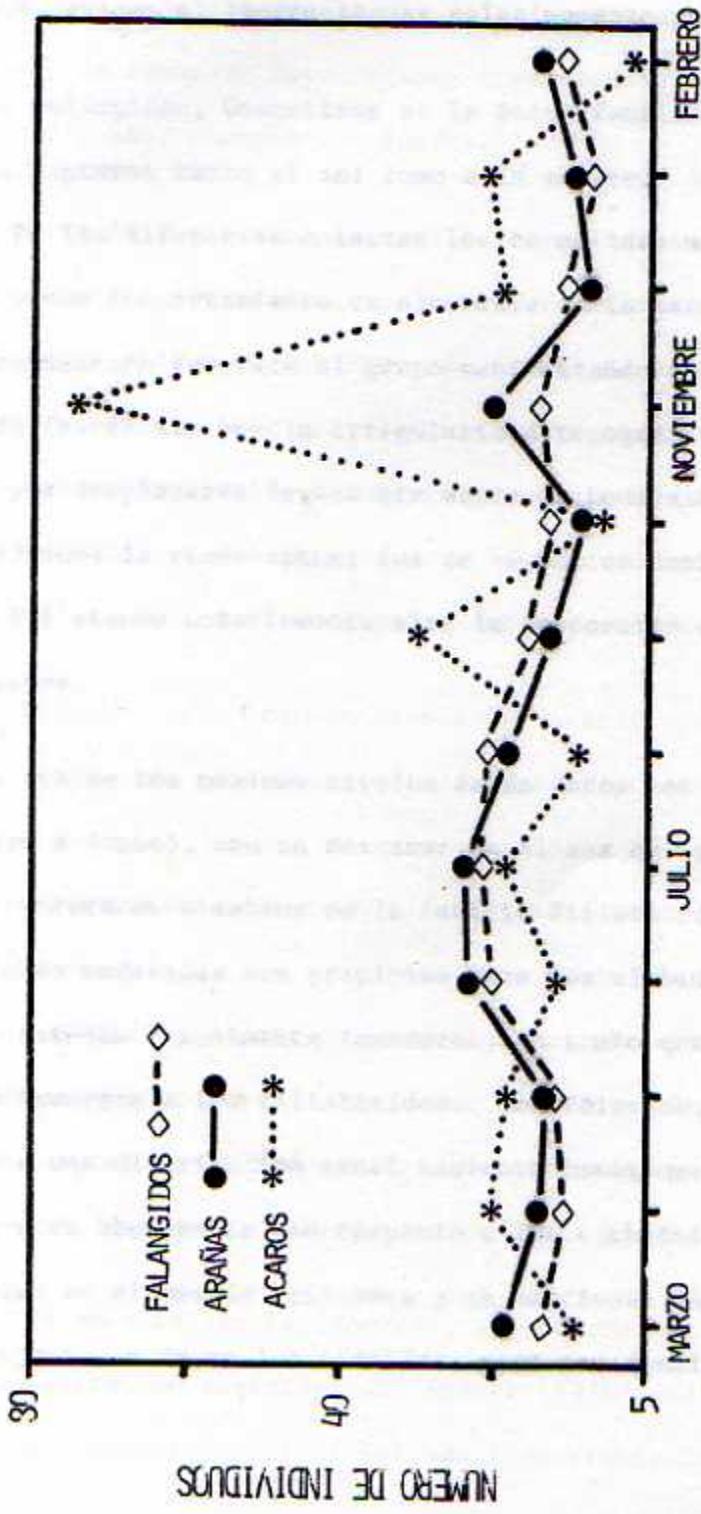


FIGURA 4 - , VARIACION MENSUAL EN EL NUMERO DE INDIVIDUOS DE LA ARACNOFAUNA DE MANTILLO (EXCEPTO SEUDOESCORPIONES), EN UN BOSQUE DE ENCINOS A LA SOMBRA.

a noviembre), aunque el incremento es relativamente pequeño (Figuras 1 y 4).

En los falángidos, Cosmetidae es la única familia y está bien representada en las capturas tanto al sol como a la sombra. Se reconocieron tres especies. En las diferentes colectas los cosmétidos mostraron una conducta gregaria. Dicho comportamiento es elocuente en la base de los encinales, lo que aparentemente favorece al grupo manifestando una actitud de defensa y protección favorecida por la irregularidad topográfica alrededor de la base, además por desplazarse lentamente entre la hojarasca. Se encontró que en los cosmétidos la razón sexual fue de -0.90, es decir, presentan una relación de 9:1 siendo notablemente alta la proporción de hembras con respecto a los machos.

En las arañas los máximos niveles están dados por la familia Clubionidae (de marzo a junio), con un descenso en el mes de agosto cuando se logró una máxima captura de miembros de la familia Filistatidae. Aparentemente precipitaciones moderadas son propicias para los clubiónidos con una alta densidad de estados sexualmente inmaduros, en tanto que un incremento en la pluviosidad favorece a los filistátidos. Los fólcidos, saltícidos y linfidos tienden a una distribución anual bastante homogénea, con variaciones muy leves y poca abundancia con respecto a los clubiónidos. Los licósidos son abundantes en el mes de setiembre y se mantienen hasta febrero. Una situación semejante se da en los cténidos, pero con densidades más fluctuantes.

clase, y a su vez se nota una especialización estructural. Las formas libres comprenden un vasto y complejo grupo de subórdenes, excepto en los mesostigmatos.

Según Wallwork (1971) los ácaros presentan una distribución vertical, que varía con la profundidad del suelo. La forma de los depósitos orgánicos en los horizontes del suelo hacen que influyan también en la distribución. A su vez, indica que los ácaros son formas primariamente hemiedáficas (estrato superior del suelo con características semejantes al mantillo), aunque ciertas especies muy activas y tolerantes se pueden localizar aún en el estrato epigeo (zona de vegetación), o bien en el eudáfico (zona profunda del suelo). Este mismo autor en base a recientes estudios, indica que los ácaros contribuyen al metabolismo total del suelo (considerando entre los grupos a los prostigmatos y mesostigmatos), asociados a las primeras fases de la descomposición del mantillo. Por otro lado, juegan un papel muy importante en la diseminación de esporas de hongos adheridos al exoesqueleto o bien al ser transportados por el intestino.

En los tres estados de sucesión en Ciudad Colón, Costa Rica, Herrera (1977) encontró que los ácaros representan un buen porcentaje en las capturas, y conforme el sistema ecológico avanza hacia un estado de madurez (climax) hay un aumento en la complejidad morfológica. Durante el estado de baja pluviosidad (de enero a junio) las arañas mantienen densidad más alta que los falángidos, para reponerse estos últimos en la época lluviosa (de agosto

CUADRO 8 -. ALGUNOS VALORES RELATIVOS A LAS DIFERENTES FAMILIAS DE FALANGIDOS
Y ARAÑAS DE MANTILLO, EN UN BOSQUE DE ENCINOS A LA SOMBRA.

FAMILIAS	TOTAL DE INDIVIDUOS	ABUNDANCIA EN %	FRECUENCIA Y %	SEXO			TOTAL DE ESPECIES
				♂	♀	Juv.	
COSMETIDAE	167	48.0	23(95.8)	15	143	9	3
CLUBIONIDAE	56	16.0	15(62.5)	1	6	49	4
PHOLCIDAE	22	6.3	12(50.0)	2	15	5	1
SALTICIDAE	14	4.0	11(45.8)	1	6	7	3
LINYPHIDAE	11	3.2	8(33.3)	2	5	4	3
THERIIDAE	7	2.0	3(12.5)	1	1	5	2
DYSDERIDAE	6	1.7	3(12.5)	1	5	-	2
THOMISIDAE	4	1.2	3(12.5)	-	4	-	2
MIMETIDAE	1	.3	1(4.2)	-	1	-	1
DYCTYNIDAE	1	.3	2(8.3)	1	-	-	1
AMAUROBIIDAE	2	.6	1(4.2)	-	2	-	1
HAHNIIDAE	1	.3	1(4.2)	-	1	-	1
OECOBIIDAE	3	.8	1(4.2)	-	1	2	1
GNOPHOSIDAE	3	.8	3(12.5)	-	3	-	1
OONOPIDAE	1	.3	1(4.2)	-	1	-	1
FILISTATIDAE	12	3.5	2(8.3)	-	3	9	1
LYCOSIDAE	17	4.9	9(37.5)	4	4	9	3
ARANEIDAE	11	3.2	5(20.8)	-	6	5	3
CTENIDAE	9	2.6	6(25.0)	2	6	1	2
TOTAL	348	100.0	-	30	213	105	36

Los disdéricos, miméticos, dictínicos, amauróbidos, hahnidos, oecóbi - dos, gnafósidos, terfídidos, disdéricos, oonópidos y tomísidos están represen - tados por un escaso número de ejemplares. De la familia Scytodidae sólo un ejemplar fue capturado bajo condiciones de sol, y dos de la familia Ageleni - dae fueron obtenidos mediante el método de trampa.

Con relación a los tomísidos sólo fueron capturados cuatro hembras, de - bido posiblemente a que presentan hábitos relacionados con flores y vegeta - ción expuesta, y por lo tanto poco relacionados con el mantillo. Su presen - cia en este ambiente se debe al posible efecto que ejercen las corrientes de aire en la dispersión de la población, así como también al efecto que ejer - cen los animales mayores e inclusive el hombre en dicha dispersión, permi - tiendo que especies de un hábito específico se localicen en otros ambientes - aledaños, lo que se podría clasificar como un grupo incidental de acuerdo - con Silveira et al. (1976). A su vez, Allee et al. (1949) expresó que las arañas juveniles frecuentemente viajan a determinadas distancias a aquellas - áreas donde las corrientes de aire fluye suavemente, siendo trasladadas de - un lugar a otro.

En el cuadro 8 se indica la frecuencia con que aparecen cada familia en el total de muestras practicadas, así como la densidad de población, número - de individuos por sexo y el de especies. Siguiendo la clasificación propues - ta por Bodenheiner (según Silveira et al., 1976), la aracnofauna del presen - te estudio se cataloga como:

- 1) Familias Constantes (mayor 50.0%) - cosmétidos, clubiónidos, fólcidos.
dos.
- 2) Familias Accesorias (25-49%) - salticidos, licósidos, linífidos y
Cténidos.
- 3) Familias Casuales (menos 25%) - araneidos, terfidos, tomfidos, gna
fósidos, dictfnidos, filistátidos, mimétidos, hahnidos,
oecóbidos y amauróbidos.

Tretzel citado por Huhta (1965), determinó que los machos son menos fre
cuentes que las hembras, y estableció una relación sexual de 3:1 y en algu
nos casos hasta 10:1 (Resemier, 1951). Para las arañas del mantillo en cues
tión, se obtuvo una razón sexual de -0.82. Este valor concuerda con las ob
servaciones de Tretzel y Resemier, pero en este caso en particular la rela
ción fue de 5:1.

Los estados inmaduros representan en el total de la población capturada
el 53.0%, siendo los clubiónidos los mejor representados con un porcentaje -
mayor al 50.0%. Corresponde el mayor número de ejemplares capturados duran
te la estación seca. En las siguientes familias (ocho) no se encontraron ta
llas juveniles, y en las restantes nueve familias el promedio fue de 5.2 es
tando bien representados los filistátidos y licósidos (Cuadro 8).

En la Figura 5 se observa como varía a través del tiempo una comunidad
de arañas en relación al número de individuos, de especies y en cuanto a la
biomasa.

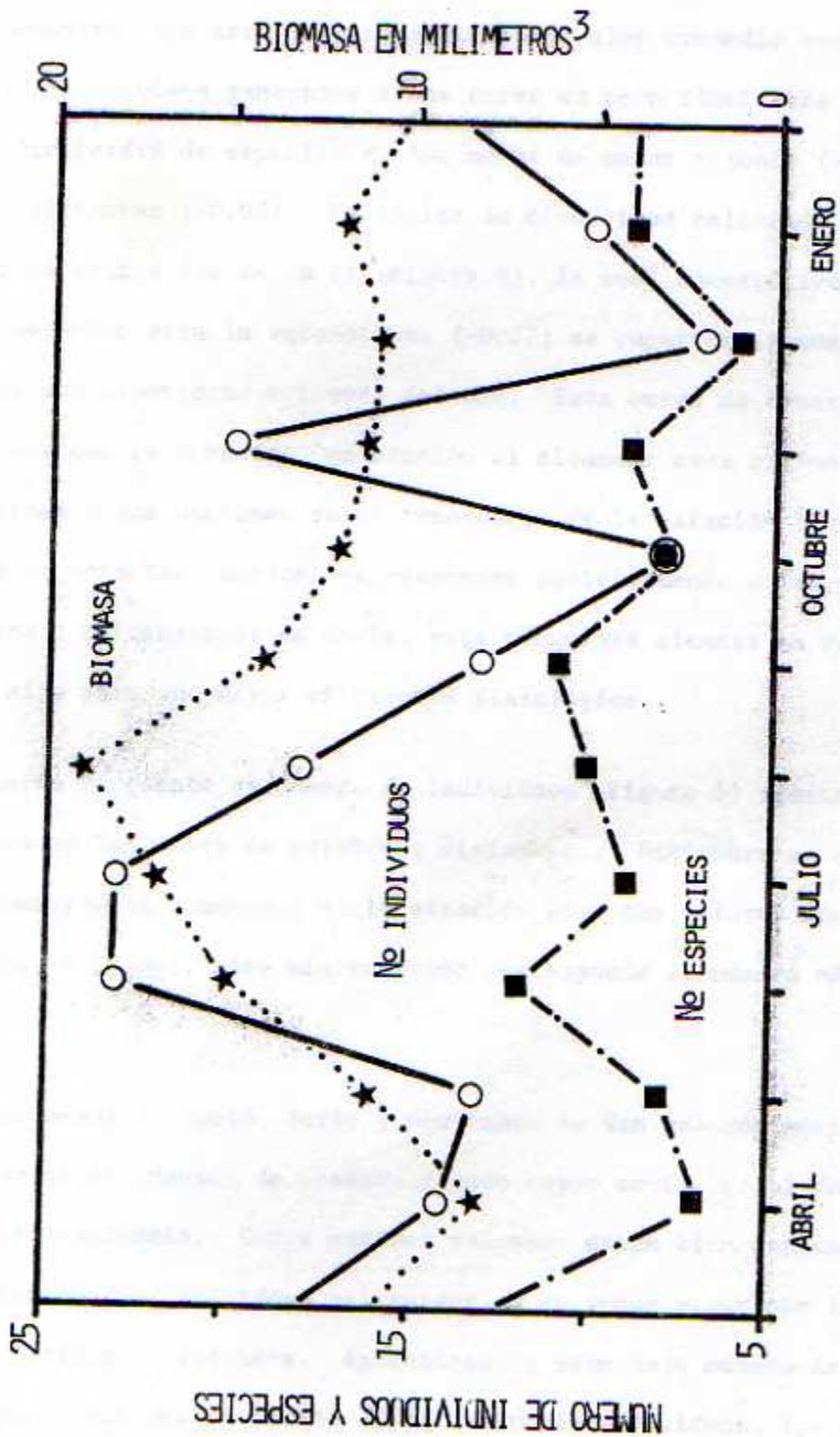


FIGURA 5 -. VARIACION MENSUAL EN EL NUMERO DE ESPECIES, DE INDIVIDUOS Y DE BIOMASA EN LA COMUNIDAD DE ARANAS DE MANTILLO EN UN BOSQUE DE ENCINOS A LA SOMBRA.

Se encontró que esta comunidad tiene un valor promedio anual de 8.5 especies. En términos generales dicha curva es poco fluctuante alcanzando la mayor diversidad de especies en los meses de marzo y junio (-0.08), y la mínima en diciembre (-0.05). El índice de diversidad calculado para esta comunidad de arañas fue de -0.81 (Figura 6), la cual comparativamente con el valor obtenido para la entomofauna (-0.57) es superior, y aún así mostrando valores superiores a través del año. Esta curva de diversidad obtenida sugiere que la comunidad en mención al alcanzar esos máximos valores en diversidad logra mantener en el transcurso de la estación lluviosa un alto número de especies, capaces de responder positivamente a las variaciones intrínsecas y extrínsecas, es decir, esta comunidad alcanza un valor de diversidad alto para una mayor eficiencia fisiológica.

La curva referente al número de individuos (Figura 5) muestra dos valores mínimos en los meses de octubre y diciembre. Diciembre es el más bajo, para recuperarse la comunidad en la estación seca con valores más o menos intermedios, a su vez, este mínimo valor corresponde al número más bajo de especies.

En los meses de junio, julio y noviembre se dan valores máximos, es decir, una mayor abundancia de arañas, siendo mayor noviembre el de los tres el de menor abundancia. Estos máximos valores están bien representados por los clubiónidos, fólcidos, salticidos, y en menor grado por los cténidos, filistátidos y licósidos. Aparentemente este bajo número de especies se complementa con una variación en el número de individuos, los cuales

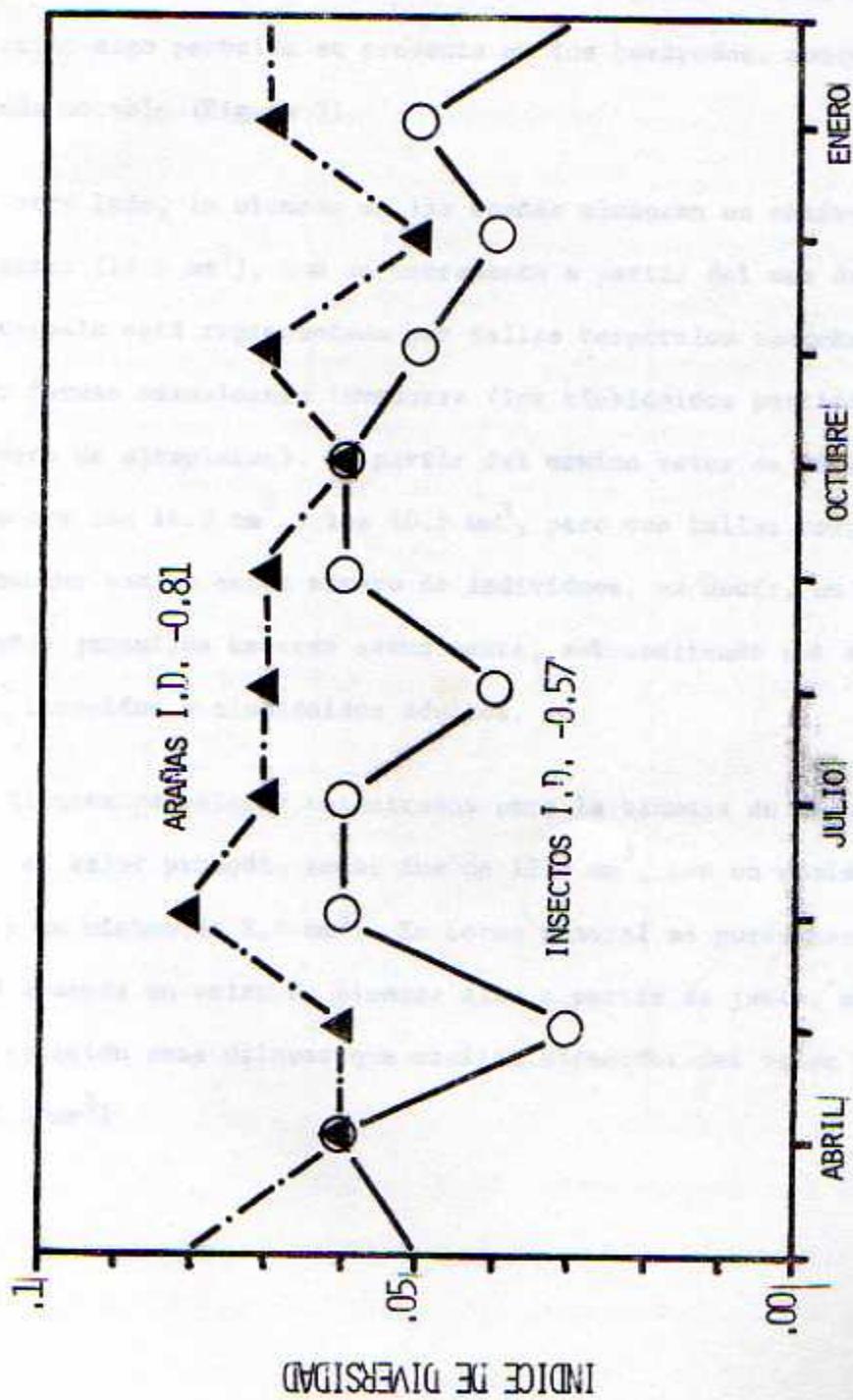


FIGURA 6 - VARIACION MENSUAL EN EL INDICE DE DIVERSIDAD DE SHANNON Y WIENER DE LA COMUNIDAD DE ARAÑAS E INSECTOS DE MANTILLO, EN UN BOSQUE DE ENCINOS A LA SOMBRA.

van a depender en sumo grado de la estructura y productividad del sistema. Una situación algo parecida se presenta en los hexápodos, aunque dicha variación es más notable (Figura 3).

Por otro lado, la biomasa en las arañas alcanzan un máximo nivel en el mes de agosto (19.0 mm^3), con un incremento a partir del mes de mayo. Este corto intervalo está representado por tallas corporales pequeñas, especialmente por formas sexualmente inmaduras (los clubiónidos participaron con el mayor número de ejemplares). A partir del máximo valor de biomasa, la curva fluctúa entre los 14.0 mm^3 y los 10.5 mm^3 , pero con tallas corporales más grandes aunque con un menor número de individuos, es decir, un buen porcentaje de arañas juveniles maduran sexualmente, sobresaliendo por su talla los cténidos, licósidos y clubiónidos adultos.

Los diferentes valores encontrados para la biomasa de la aracnofauna indican que el valor promedio anual fue de 12.6 mm^3 , con un máximo valor de 19.0 mm^3 y un mínimo de 8.0 mm^3 . En forma general se puede asegurar que la comunidad alcanza un valor de biomasa alto a partir de junio, manteniendo durante la estación seca valores que oscilan alrededor del valor promedio anual (12.6 mm^3).

CONCLUSIONES

- 1) Este bosque premontano húmedo de crecimiento secundario formado especialmente por encinales y calingüero, aportan al sistema una cantidad de materia orgánica capaz de soportar una comunidad de artrópodos con un alto grado de diversidad. Factores abióticos tales como la humedad, temperatura, acidez del suelo y la abundancia relativa de ciertos elementos químicos favorecen que en este ambiente específico se establezcan una microfauna, y muy especialmente una entomofauna y aracnofauna con cierta diversidad.
- 2) Los breves períodos de neblina que se presentan durante la estación seca, permite que el mantillo retenga cierto grado de humedad aceptable para los organismos. Por otro lado, la disposición del sotobosque (calingüero) con una mayor densidad del follaje bajo cobertura arbórea, permite que las poblaciones presentes no fluctúen grandemente, así como la descomposición gradual que sufre la hojarasca hasta incorporarse al suelo, permite una sucesión de cambios en la fauna.
- 3) En general, la comunidad de artrópodos está compuesta en más de un 70% por miembros con talla corporal pequeña. Las especies contienen un alto número de individuos sobresaliendo los ácaros, sinflidos, colémbolos, psocópteros, cóccidos, áfidos, tisamópteros y algunos himenópteros. Las otras especies (con un menor número de miembros) presentan tallas más grandes como por ejemplo las arañas, isópodos, etc. Otros son importantes tal vez por su abundancia porque están bien repartidos, o bien por

que sus actividades están ligadas a la vegetación, al suelo o a los de más miembros de la fauna.

- 4) Es evidente que la fauna bajo cobertura arbórea es más diversa que la del sol. En este caso, la cantidad de mantillo es mucho menor a aquellas, así como la poca resistencia de muchas especies a largos períodos de exposición al sol (por ejemplo los colémbolos y pseudoescorpiónidos), motivan que la tasa de captura sea baja y en muchos casos nula.
La utilización de trampas colaboran con la técnica de Berlese en la obtención de aquellas especies más deambuladoras, siendo un buen ejemplo el de los grillos, así como un método para determinar cuales especies presentan actividades diurnas y cuales nocturnas (por ejemplo las lombrices de tierra, los agelénidos).
- 5) La medida de biomasa observada para los hexápodos es alto en comparación a la de los arácnidos que es baja, pero aún así, tanto la curva para insectos como para arañas no alcanzan valores muy bajos aún en aquellas épocas de escasa pluviosidad. Este aspecto concuerda con lo expresado en el punto número 2.
- 6) Se observa que los carnívoros constituyen más del 50%, lo que sugiere que en los ambientes subtropicales y tropicales la relación trófica no se establece en forma de cadenas simples, sino más bien que existe una intrincada relación en cada uno de los niveles tróficos, o sea, que en este caso, hay que concluir necesariamente que muchas especies de carnívoros dependen de otros carnívoros para su subsistencia.

- 7) El índice de diversidad de arañas fue alto (-.81) en comparación a los-insectos (-.57). Esa alta diversidad en las arañas se complementa con un bajo número de individuos mientras que los hexápodos presentan un al to número de individuos con variaciones algo bruscas. El equilibrio de esta fauna de artrópodos se establece al mantener un número constante - de especies, es decir, la fauna de mantillo presenta como "estrategia" sustituir unas especies por otras, sin variar el número de especies, - fluctuando únicamente el número de individuos en cada especie.
- En términos generales, la variación de la comunidad se dio casi exclusi vamente en el número de individuos presentes.

RESUMEN

En esta investigación se estudió la variación que sufre una comunidad de artrópodos de mantillo, a lo largo de un período de observación de 12 meses, en Frailes de Desamparados, San José, Costa Rica.

Esta localidad se encuentra situada a 1600 metros de altura sobre el nivel del mar, con un clima de tipo Pacífico Húmedo, con una precipitación superior a los 2500 mm anuales, y una temperatura promedio anual de 19°C. La estación seca es bastante severa, pero aún así dada su localización y ubicación se presentan 2 ó 3 períodos de neblina. En duración e intensidad este factor durante la estación lluviosa es más evidente.

Para el estudio se empleó un bosque de crecimiento secundario constituido por encinales (Quercus seemanni) de 7-8 metros de altura. El sotobosque está formado en un 98% por calingüero (Melinis minutiflora). El suelo del área posee un pH medianamente ácido, de textura franco arcilloso una baja capacidad en el intercambio de cationes, altos valores de sexquiñidos, de nitrógeno, calcio, potasio y magnesio. El contenido de fósforo es bajo, y la cantidad de materia orgánica disponible muestra valores porcentuales altos.

La comunidad de artrópodos varía con el tiempo, mostrando oscilaciones poco pronunciadas. Tanto la aracnofauna como la entomofauna mantienen un número de especies algo constante, o sea, que la estrategia de las comunidades sustituir unas especies por otras, pero siempre manteniendo el mismo número de especies. La estabilidad de cada una de las poblaciones intactuan-

tes se logra mediante un alto número de individuos, sobresaliendo aquellos grupos con individuos de tallas corporal pequeña. Hay un mayor número de individuos que presentan dieta carnívora, lo que pone en evidencia que en este ambiente específico se establece un comportamiento alimentario con características de "red trófica". Posiblemente en el nivel de los carnívoros se pueden llegar a distinguir hasta carnívoro cuarto o quinto.

Los grupos mejor representados en el mantillo fueron: los ácaros, hormigas, coleópteros adultos, larvas de coleóptera, arañas, cosmétidos y colémbolos. Todos estos grupos mantienen un alto grado de diversidad, excepto los colémbolos y los cosmétidos, así como los otros grupos menos representativos (como por ejemplo los trips).

La biomasa en la entomofauna así como el número de individuos fluctúan ambas curvas muy parecidos. En cambio en las arañas la biomasa tiende a ser más constante, con una curva para número de individuos que presenta oscilaciones constantes.

Por otro lado, el uso de trampas permitió la captura de especies que no fueron obtenidas por el método tradicional de Berlese (por ejemplo los agelénidos), así como una mayor captura de gríllidos y tetigónidos. Se observa una menor captura de himenópteros y hemípteros.

Los resultados obtenidos de esta investigación indican claramente que las capturas bajo cobertura arbórea (a la sombra), muestra una diversidad -

mayor a aquellas al sol. A pesar de ello, los formicidos están presentes en ambos ambientes introduciendo resultados artificiosos, debido a su comportamiento social y a su forma de colonizar los microhabitats disponibles en una área dada.

LITERATURA CITADA

- Allee, W. C. et al., 1949. Principles of animal ecology. W. B. Saunders Co. Philadelphia. 837 p.
- Andrewartha, H.G. 1973. Introducción al estudio de poblaciones animales . - Traducción: Salas, Esteban. Ed. Alhambra, S.A., Barcelona, - 322 p.
- Barnes, R.D. 1969. Zoología de los Invertebrados. 2a. Ed. Traducción: Colchero, Fernando. Ed. Interamericana, S.A., México. 761 p.
- Barshad, M. 1951. Cation exchange in soils. I Ammonium fixation and its relations potassium fixation and to determination of amonium exchange capacity. Soil Sc. 72:368-371.
- Borror, D.J. y DeLong, D.M. 1964. An introduction to the study of insects. 2nd. Ed. Holt, Rinehart and Wiston, New York. 819 p.
- Borror, D.J. y White, R.E. 1970. A field guide to the insects of North American and Mexico. Peterson Field Guide Series. Houghton Mifflin, Co., Boston, 404 p.
- Brues, C.T.; Melander, A.L. & Carpenter, F.M. 1954. Classification of insects. Keys to the living and extinct families of insects, and to the living families of others terrestrial arthropods. Bull. Mes. Comp. Zool., 108. Cambridge, Mass. pp. 774-775.
- Burger, W. 1977. Flora costarricensis. Fieldiana Botany 40: 77-79.
- Burges, A. y Raw, F. 1971. Biología del suelo. Traducción: Mensua, J. L. y Lliuana, D. X. Ed. Omega, S.A., España. 596 p.
- Burges, A. 1971a. El sistema del suelo. En: Burges, A. y Raw, F. (eds.) . Biología del suelo. Aspectos microbiológicos, botánicos y zoológicos. Ed. Omega, S.A. España. pp. 11-26.
- Burges, A. 1971b. La descomposición de la materia orgánica en el suelo. En: Burges, A. y Raw, F. (eds.). Biología del suelo. Aspectos microbiológicos, botánicos y zoológicos. Traducción: Mensua, J. L. y Lliuana, D.X. Ed. Omega, S.A., España, pp 557-574.
- Clarke, R.D. y Grant, P.R. 1968. An experimental study of the role of spiders in a forest litter community. Part I. Ecology 49:1152 - 1154.

- Blasco, M. 1970. Microbiología de suelos. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la O.E.A., Turrialba, Costa Rica. 240 p.
- Cloudsley-Thompson, J.L. 1974. Microecología. Ed. Omega, S.A., España. 51 p.
- Cockrum, E.L. y McCauley, W.J. 1969. Zoología. Editorial Interamericana S. - A., México. 713 p.
- Colinvaux, A.P. 1973. Introduction to ecology. John Willey & Sons, Inc. Toronto. 621 p.
- Costa Rica, Dirección General de Estadística y Censos. 1975. Anuario Estadístico de Costa Rica 1975. Ministerio de Economía, Industria y Comercio. San José, Costa Rica. 202 p.
- Darlington, A. y Smith, J.C. 1972. Claves de determinación de pequeños organismos del suelo, el mantillo y las charcas. Traducción: Terradas, J. Ediciones Omega, S.A., España, 27 p.
- Delcheu, K. y Kajak, A. 1974. Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny Mountains (The Carpathians) XVI. Effect of pasture management on the number and biomass of spiders (Araneae), in two climatic regions (The Pieniny and the Sredna Gora Mountains). - Ekologia Polska 22 (3/4): 693-710.
- Elton, C. 1946. Ecología animal. Traducción: Ringuelet R. Monografías sobre temas biológicos. ACME Agency Sco. de Resp. Ltda. Argentina. - 128 p.
- Fassbender, H.W. 1975. Química de los suelos con énfasis en suelos de América Latina. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la O.E.A., Turrialba, Costa Rica. Ed. IICA, S.A. 389 p.
- Fournier, L.A. y Camacho, Lucía. 1973. Producción y descomposición del mantillo en un bosque secundario húmedo premontano. Rev. Biol. Trop. 21: 59-67.
- Hale, W. G. 1971. Colémbolos. En: Burges, A. y Raw, F. (eds.). Biología del suelo. Aspectos microbiológicos, botánicos y zoológicos. Traducción: Mensua, J.L. y Lliuana, D.X. Ed. Omega, S.A., España pp - 463-480.
- Hanson, E.D. 1964. Animal diversity . 2nd. Ed. Prentice Hall, Inc. Englewood Cliffs, N.J. 118.

- Herrera, María Eugenia. 1977. La producción, descomposición del mantillo, - cambios en el biota del suelo en varias etapas de sucesión en Ciudad Colón. Tesis. Universidad de Costa Rica. 73 p.
- Holdridge, L.R. 1967. Life zone cology. 2nd. Ed. Tropical Science Center, - San José, Costa Rica. 206 p.
- Huhta, V. 1965. Ecology of the spiders in the soil and litter of Finnish - Forest. Ann. Zool. Fennici 2: 260-308.
- Huhta, V. 1971. Succession in the spider communities of the forest floor after clear-cutting and prescribed burning. Ann. Zool. Fennici 8: 483-542.
- Huhta, V. 1972. Efficiency of different dry funnell techniques in extrancting arthropoda form raw humus forest soil. Ann. Zool. Fennici-9: 42-43.
- Jachica, M. 1964. Determination of sulphur in plant material. Analiptic 89: 61-66.
- Jackson, M.L. 1958. Soil chemical analysis. Prentice-Hall, Inc. Englewood - Cliffs, New Jersey. pp. 182-183.
- Jacobs, H.S. 1964. Soil laboratory exercercise source book. American Soc. of Agronomy :85-89.
- Janzen, D. H. 1973 a. Sweep samples of tropical foliage insects: descriptions of study sites, with data on species abundance and size distribution. Ecology 54: 659-686.
- Janzen, D.H. 1973b. Sweep samples of tropical foliage insects: effect of - seasons, vegetation types, elevation, time of the day and insularity. Ecology 54: 687-708.
- Jaques, H. E. 1947. How to know the insects. 2nd. Ed. W.M.C. Brown Co. Du buque, Iowa. 205 p.
- Jessop, N. M. 1975. Biosfera. Los seres vivos y su ambiente. Traducción : Fontdevilla, A. y Rivera, Luisa. Ediciones Omega, S.A. 954 p.
- Kajak, A.; Breymeyer, A. y Petal J. 1971. Productivity investigations of two types of meadows the Vistula Valley. Predatory arthropods (XI). Ekologia Polska XII (17): 223-233.

- Kaston, B. J. 1972. How to know the spiders. W.C.M. Brown Co. 2nd. ed. - Publishers, Dubuque, Iowa. 289 p.
- Kimball, J.M. 1975. Biología. Traducción: Mora-Osejo. 3a. Edición. Editorial Fondo Educativo Interamericano S.A., México. 762 p.
- Krants, G.W. 1970. An manual of acarology. O.S.U. Book Stores, Inc. Ohio - State University. 335 p.
- Krebs, C.J. 1972. Ecology. The experimental analysis of distribution and - abundance. Harper & Row Publishers, New York. 694 p.
- Kühnelt, W. 1963. Soil inhabiting arthropoda. Ann. Review of Entomology 8: 115-136.
- Lilly, J.H. 1956. Soil insects and their control. Ann. Review of Entomology 1: 203-222.
- Luczak, J. 1959. The communities of spiders of the ground flora of the pine forest. Ekologia Polska VII: 285-315.
- Luczak, J. 1963. Differences in the structure of communities of web spiders - in the type of environment (young pine forest). Ekologia Polska XI: 159-221.
- Luczak, J. 1966. The distribution of wandering spiders indifferent layers - of the environment as a result of interspecific competition. - Ekologia Polska XIV: 233-244.
- Mora, J.J. 1964. Memorias del Centenario de Desamparados. Editado por la Co - misión del Centenario, San José, Costa Rica. 239 p.
- Newell, P.F. 1971. Moluscos. En: Burges, A. y Raw, F. (eds.) Biología del - suelo. Aspectos microbiológicos, botánicos y zoológicos. Tra - ducción: Mensua, J.L. y Lliuana, D.X. Editorial Omega, S.A. - pp. 481-504.
- Odum, E.P. 1969. Ecología. 2a. Ed. Traducción: Gershard, G. Editorial Inte - ramericana, S.A., México. 412 p.
- Palmgren, P. 1972. Studies on the spiders populations of the surroundings - of the Tvärminne Zoological Station, Finland Societas Scientia - tum Fennica. 133 p.
- Phillips, J.G. 1976. Fisiología ecológica. Traducción: García F.H. Blume E - diciones, S.A. España. 248 p.

- Raw, F. 1971. Artrópodos (excepto ácaros y colémbolos). En: Burges, A. y Raw, F. (eds.) *Biología del suelo. Aspectos microbiológicos, botánicos y zoológicos*. Traducción: Mensua, J.L. y Lliuana, D.X. Editorial Omega, S.A., España. pp 379-423.
- Satchel, J. E. 1971. Lumbrícidos. En: Burges, A. y Raw, F. (eds.) *Biología del suelo. Aspectos microbiológicos, botánicos y zoológicos*. Traducción: Mensua, J.L. y Lliuana, D.X. Editorial Omega, S.A., España. pp 308-375.
- Silveira, S.; Nakano, O.; Barbin, D. y Villa, N.A. 1976. *Manual de ecología dos insetos*. Editora Agronómica Ceres Ltda., Sao Paulo, Brasil. 419 p.
- Tosi, J.A. 1969. República de Costa Rica. Mapa Ecológico. Tropical Science Center, San José, Costa Rica.
- Wallwork, J.A. 1971. Acaros. En: Burges, A. y Raw, F. *Biología del suelo. Aspectos microbiológicos, botánicos y zoológicos*. Traducción: Mensua, J.L. y Lliuana, D.X., Editorial Omega, S.A., España . pp 425-462.
- Wercklé, C. 1970. La subregión fitogeográfica costarricense. *Sociedad Nacional de Agricultura de Costa Rica*. Reimpreso por O'Bios de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica. 55 p.
- Weygoldt, P. 1969. *The biology of pseudoscorpions*. Harvard University Press. Cambridge, Mass. 145p.
- Wilson, E.O. 1975. *Sociobiology. The New synthesis*. Belknap Press of Harvard University, Cambridge, Mass. 697 p.

ANEXO 1

CUADRO 1A.- Lista de las familias de invertebrados de mantillo obtenidas por el método de Berlese, en un bosque de encinos (Quercus seemanni, Liemb.) de crecimiento secundario. Frailes de Desamparados, San-José, Costa Rica.

Filo Annelida

Clase Oligochaeta

Orden Opisthopora

Familia Lumbricidae

Filo Mollusca

Clase Gastropoda

Subclase Pulmonata

Orden Stylommatophora

Familia (no determinada)

Filo Arthropoda

Subfilo Chelicerata

Clase Arachnida

Orden Pseudoscorpionidea (= Chelonethida)

Suborden Heterosphyromida (= Chthoniinea)

Superfamilia Chthonioidea

Familia Chthoniidae

Suborden Monosphyronidea (= Cheliferinea)

Superfamilia Cheliferoidea (=Cheliferides)

Familia Chernetidae

Orden Araneae

Suborden Labidognatha

Familia Pholcidae

Familia Theridiidae

Familia Araneidae

Familia Linyphiidae

Familia Agelenidae

Familia Lycosidae

Familia Thomisidae

Familia Salticidae

Familia Dysderidae

Familia Mimetidae

Familia Scytodidae

Familia Hahniidae

Familia Amaurobiidae

Familia Oecobiidae

Familia Filistatidae

Familia Oonopidae

Familia Gnaphosidae
Familia Dictynidae
Familia Ctenidae
Familia Clubionidae

Orden Opiliones (= Phalangida)
Familia Cosmetidae

Subclase Acari

Orden Acariformes

Suborden Prostigmata

Superfamilia Anystoidea

Familia Anystidae

Suborden Astigmata

Superfamilia Acaroidea

Familia Acaridae

Suborden Cryptostigmata

Superfamilia Mesoplophoroidea

Familia Mesoplophoridae

Superfamilia Oribatulidae

Familia Oribatuloidae

Familia Parasitidae

Superfamilia Carabodoidea

Familia Carabodoidae

Superfamilia Damaeidea

Familia Damaeidae (= Belbidae)

Superfamilia Oritatelloidea

Familia Oritellidae

Superfamilia Galumnoidea

Familia Galumnidae

Orden Parasitiformes

Suborden Mesostigmata

Superfamilia Parasitoidea

Familia Parasitidae

Familia Arctacaridae

Familia Podocinidae

Familia Rhodocaridae

Familia Ascidae

Familia Veigalidae

Subfilo Mandibulata

Clase Crustacea

Subclase Malacostraca

Serie Eumalocostraca

Superorden Peracarida

Orden Isopoda

Suborden Oniscoidea

Familia (no determinada)

Clase Insecta (= Hexapoda)
 Subclase Apterygota
 Orden Collembola
 Familia Sminthuridae
 Familia Entomobryidae
 Subclase Pterygota (= Neoptera)
 Superorden Exopterigota (= Hemimetabola)
 Orden Orthoptera
 Familia Mantidae
 Familia Gryllidae
 Familia Tettigonidae
 Familia Blattidae
 Orden Psocoptera (= Corredentia)
 Familia Psocidae
 Orden Zoraptera
 Familia Zoratypidae
 Orden Thysanoptera
 Familia Thripidae
 Orden Hemiptera
 Familia Miridae
 Familia Reduviidae
 Familia Lygaeidae
 Familia Aradidae
 Familia Cydnidae
 Familia Pentatomidae
 Familia Pyrrhocoridae
 Orden Homoptera
 Familia Aphididae (= Aphidae)
 Familia Coccidae
 Superorden Endopterigota (= Holometabola)
 Orden Coleoptera
 Familia Nitidulidae
 Familia Carabidae
 Familia Staphylinidae
 Familia Lampyridae
 Familia Elateridae
 Familia Tenebrionidae
 Familia Ptinidae
 Familia Scarabaeidae
 Familia Chrysomelidae
 Familia Curculionidae
 Familia Scolytidae

 Orden Lepidoptera (sólo larvas)

 Orden Diptera
 Familia Ceratopogonidae
 Familia Psychodidae
 Familia Muscidae
 Familia Tachinidae

Familia Sciaridae
Familia Tipulidae
Familia Ptychopteridae
Familia Cecidomyidae (=Cecidomyiidae)
Familia Drosophilidae

Orden Hymenoptera

Familia Braconidae
Familia Chalcididae
Familia Formicidae

Clase Diplopoda

Subclase Chilognatha

Superorden Proterandria (= Helminthomorpha)

Orden Lithobiomorpha

Familia Lithobionidae

Orden Scutigermorpha

Familia Scutigeridae

Clase Symphyla

Familia (no determinada)

ANEXO 2

CUADRO 2 A -. PRINCIPALES CARACTERISTICAS FISICAS Y QUIMICAS DEL SUELO, EN UN BOSQUE PREMONTANO HUMEDO DE CRECIMIENTO SECUNDARIO DE ENCINOS (QUERCUS SEMPERVIRENS), EN FRAILES DE DESAMPARADOS, SAN JOSE, COSTA RICA.

MUESTRA	Med 1:10 ars.				% S total	% m. p _{0.1} total	% arcilla	% arena	% limo	NOMBRE TEXTURAL	CIC.	pH		% M.O.	% N total	Fe y Al (P ₂ O ₅)
	Ca	K	Mg	Mn								H ₂ O	KCl			
1	2.0	1.76	2.15	.69	.2	18	35.0	24.0	40.0	franco-arcilloso	71.32	6.0	5.10	6.63	.039	20
2	4.0	2.73	3.75	.70	.2	18	37.0	24.3	38.1	franco-arcilloso	29.69	5.9	5.10	5.88	.046	20
3	3.1	2.90	3.15	.80	.2	18	35.4	24.6	40.0	franco-arcilloso	30.19	6.1	5.10	6.36	.038	20
4	2.6	2.40	3.14	.50	.2	18	37.0	28.6	34.6	franco-arcilloso	30.0	6.0	5.10	6.06	.046	20
5	2.4	2.60	3.15	.69	.2	18	37.6	24.4	38.0	franco-arcilloso	30.1	5.9	5.00	7.00	.065	20
6	2.5	2.20	3.00	.76	.2	18	36.0	24.0	40.0	franco-arcilloso	29.1	6.0	5.10	6.14	.077	20

ANEXO 2

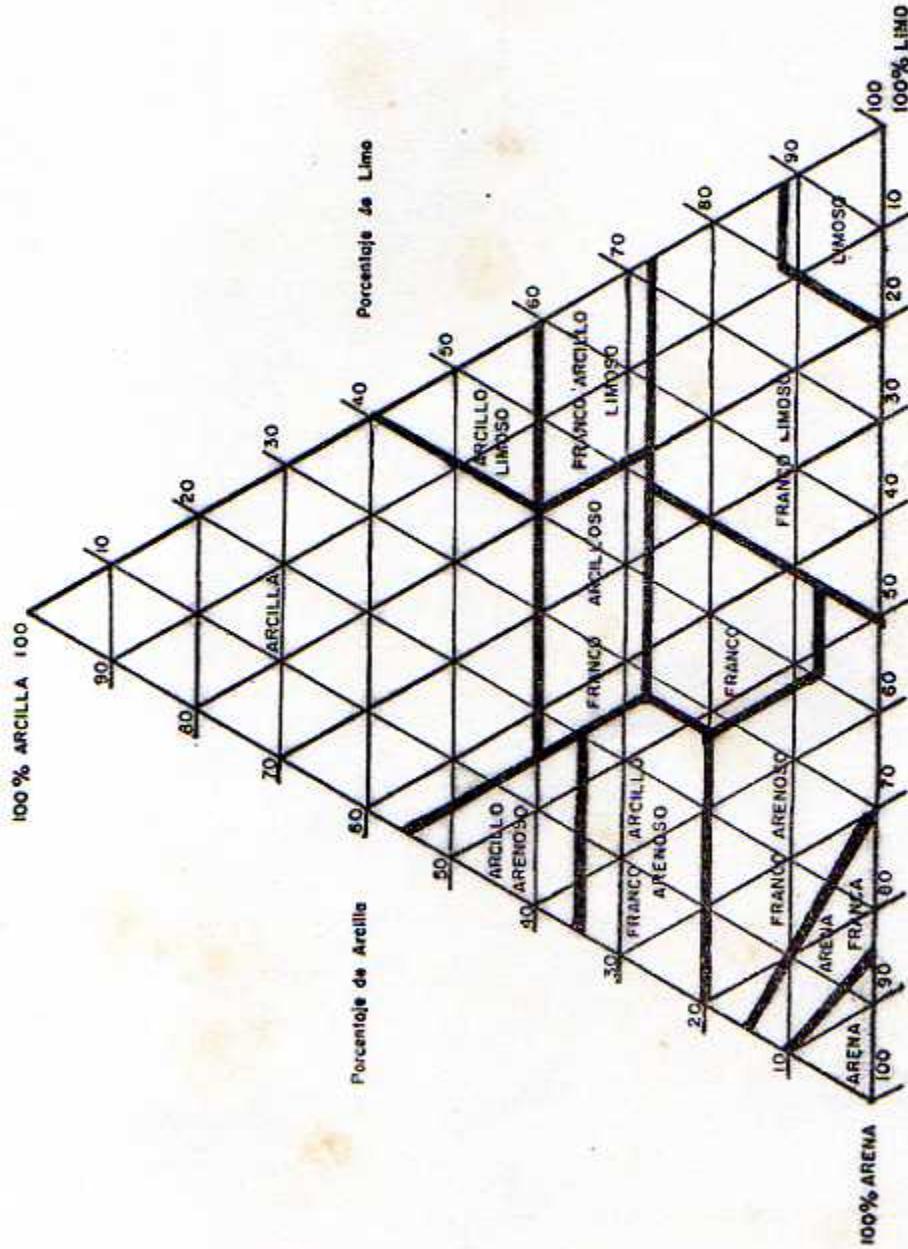


FIGURA 2B. Guía para determinar los nombres Texturales del suelo (Porcentajes de Arcilla, Limo y Arena en las clases Texturales básicas) Soil Survey Staff, 1951, Soil Survey Manual, Agriculture Handbook 10, USDA, 209.

