

UNIVERSIDAD LAVAL

Facultad de Ciencias Forestales y Geomática
Departamento de Ciencias de la Madera y del Bosque

Grupo de Coordinación sobre la Madera Rameal

Separata de la revista

AGROSOL

Ministerio de la Agricultura, de las Pesquerías y de
la Alimentación

**«PAPEL DE LA MESOFAUNA EN LA
DINÁMICA DE LA TRANSFORMACIÓN
DE LA MATERIA LEÑOSA
APLICADA AL SUELO»**

por

L. Larochelle, F. Pagé, G.J. Beauchamp y G. Lemieux

mayo 1998

Publicación n° 91

versión española: Profesor José Marcano

<http://forestgeomat.for.ulaval.ca/brf>

reeditado por el

Grupo de Coordinación sobre la Madera Rameal

UNIVERSIDAD LAVAL

Departamento de Ciencias Forestales y del Bosque

Québec G1K 7P4

QUÉBEC Canadá

PAPEL DE LA MESOFAUNA EN LA DINÁMICA DE TRANSFORMACIÓN DE LA MATERIA LEÑOSA APLICADA AL SUELO

L. Larochele¹, F. Pagé², C.J. Beauchamp³ y G. Lemieux⁴

RESUMEN

La mesofauna es principalmente fungívora y la materia leñosa pasa necesariamente por un estado de ataque fúngico cuando ella es aplicada al suelo. Estos hongos lignolíticos actúan sobre el substrato solamente por debajo de un umbral nitrogenado, pero sólo son consumidos y mineralizados por la mesofauna en la medida que ellos contengan un contenido aceptable de proteínas. La presencia de una mesofauna fungívora abundante permite volver a reciclar el nitrógeno y a hacerlo disponible para las plantas. Ella también favorece la participación de otras cadenas tróficas en el seno de los procesos de mineralización y de humificación de la materia orgánica leñosa. Así, la actividad de la mesofauna puede reflejar la cantidad y la calidad de los hongos que crecen sobre las materias leñosas y puede servir como indicadora de la dinámica de mineralización y de humificación de la materia leñosa en el suelo. El aporte al suelo de madera rameal fragmentada facilita el acceso a los hongos lignolíticos y permite el desarrollo de una mesofauna fungívora, activando el proceso de mineralización y de humificación.

Palabras claves:

pedofauna, mesofauna, microartrópodos, colémbolos, ácaros, hongos, lignina, nitrógeno, mineralización, humificación, madera rameal fragmentada.

INTRODUCCIÓN

Generalmente, se definen los organismos del suelo por su papel ecológico de «descomponedores». Entre ellos, la mesofauna, constituida por organismos cuya talla varía entre 0.1 y 2 mm, juega un papel importante en la transformación de la materia orgánica del suelo, el reciclaje de nutrientes de las plantas, y el mejoramiento de las propiedades físicas del suelo [Swift et al., 1979]. La mesofauna incluye los ácaros, los colémbolos, los enquitréidos y los isópteros. Los ácaros y los colémbolos, llamados también «microartrópodos», son típicos del sistema trófico llamada «mesotrofo». De hecho, ellos son organismos confinados a los macroporos del suelo o al interior de los residuos orgánicos, ahí donde crecen preferencialmente las poblaciones fúngicas. Se encuentran sobre todo en las capas superficiales del suelo, las más ricas en residuos vegetales, pero también

¹ L. Larochele, Departamento de suelos, Universidad Laval, Quebec.

² F. Pagé, Servicio de Suelos, MAPAQ, Sainte-Foy.

³ C.J. Beauchamp, Departamento de suelos, Universidad Laval, Quebec.

⁴ G. Lemieux, Departamento de ciencias forestales, Universidad Laval, Quebec.

en las profundidades próximas a los residuos de raíces. La morfología de las diversas especies de colémbolos y de ácaros se ha desarrollado en función de los microhábitats y de su profundidad en el suelo [Butcher et al., 1971]. Ellos no tienen la capacidad de las lombrices de tierra de ingerir la materia mineral y así modificar directamente, de manera importante, la estructura del suelo mineral. El papel de la mesofauna se ejerce principalmente sobre la transformación de los residuos orgánicos y el reciclaje de los nutrientes [Seastedt, 1984].

La densidad de microartrópodos varía de 50,000 m⁻² o menos en los trópicos [Seastedt, 1984], a cerca de 300,000 m⁻² en numerosos bosques templados [Winter et al., 1990] y boreales [Seastedt, 1984]. Los suelos agrícolas, menos ricos en residuos orgánicos y sujetos a diversos tipos de labores, ven su número reducirse cuando se compara con el suelo forestal original [Ghilarov, 1975; Winter et al., 1990].

Analizaremos, a la luz de los trabajos de numerosos investigadores, el papel de la mesofauna y, más particularmente de los colémbolos y ácaros, sobre la descomposición de la materia orgánica, pero sobre todo de la materia leñosa. Igualmente, se discutirá sus roles en el reciclaje de los elementos nutritivos, muy particularmente el del nitrógeno, y su influencia sobre la actividad microbiana. Siendo un hecho el que la densidad de los microartrópodos ha sido positivamente correlacionada con el mejoramiento de la calidad de la fuente, además de con la productividad foliar, radicular y microbiana [Heal y Dighton, 1985; Seastedt, 1984; Seastedt et al., 1988], igualmente trataremos de ver de que manera la mesofauna podría contribuir a aumentar la fertilidad de los suelos agrícolas.

PAPELES DE LA MESOFAUNA

Conminución de los residuos orgánicos

En primer lugar, los microartrópodos del suelo influyen sobre la descomposición de la materia orgánica, principalmente gracias a la conminución de los substratos orgánicos [Parkinson, 1982]. La conminución es la fragmentación y la reestructuración física de la materia orgánica por la masticación. En efecto, la mayoría de los colémbolos y de los ácaros oribatos y astigmatos no parásitos tienen piezas bucales capaces de fragmentar los residuos orgánicos, nutriéndose al mismo tiempo de los microorganismos adheridos a sus superficies (microfitófagos). Solamente los ácaros prostigmatos y los mesostigmatos no pueden ingerir partículas grandes de alimentos porque sus piezas bucales está adaptadas a perforar los tejidos [Butcher et al., 1971]. Estos dos últimos grupos son micófagos o depredadores de la microfauna (<0,1 mm) y de la mesofauna [Seastedt, 1984], y juegan un papel menos importante en los procesos de conminución.

Las bolitas fecales, de 50 a 100 μm de diámetro, resultados de la ingestión de residuos por la mesofauna responsable de la conminución, se aglomeran individualmente en el suelo en agregados de 1 mm o más de diámetro [Pagé y Guillet, 1991]. Este fenómeno, que restringe la accesibilidad de las hifas fúngicas a la superficie de los agregados, tiende a inhibir la actividad fúngica al interior de ellos y a favorecer la actividad bacteriana [Hanlon, 1981]. Sin embargo, estas hifas serían, con los polisacáridos, el factor de formación de agregados mayores, actuando los agregados fecales pequeños como núcleos de los agregados del suelo [Tisdall y Oades, 1982]. La conminución, por el hecho de aumentar la unidad de superficie del substrato, favorece la actividad bacteriana y así facilita una descomposición más avanzada de los residuos [Swift et al. 1979; Anderson, 1988].

Diseminación microbiana

Los microartrópodos actúan, igualmente, por cosecha regular de los hongos presentes sobre los residuos orgánicos. Ellos así aseguran una regulación de las poblaciones fúngicas en el suelo. Además, dada su gran movilidad, aseguran una diseminación del micelio, de las esporas fúngicas y de las bacterias, permitiendo así la infección más rápida de zonas todavía poco atacadas [Touchot et al., 1982]. Pherson y Beattie (1979) demostraron que este papel es importante para la diseminación de los hongos (gracias a la extracción de ácaros y colémbolos de una gran variedad de hábitats). Ellos encontraron sobre los microartrópodos de cada uno de los hábitats una veintena de especies de hongos, los cuales reflejaban generalmente los géneros más comunes de esos hábitats.

Composición de la microflora

El “ramoneo” de los hongos por los ácaros y colémbolos puede afectar la composición de la microflora. Las experiencias en laboratorio generalmente han demostrado un “ramoneo” preferencial de los hongos por los ácaros [Mitchell y Parkinson, 1976] y los colémbolos [Newell, 1984]. Igualmente, ellos demostraron que entre los hongos, ellos tenían preferencias por ciertas especies. En un estudio en el microcosmo sobre hojarasca de *Populus tremuloides*, la actividad de “ramoneo” selectivo de los hongos por los colémbolos disminuyó la actividad del hongo de tipo colonizador, favoreciendo a un basidiomiceto poseedor del potencial lítico de transformar la hojarasca [Parkinson et al., 1979]. El “ramoneo” selectivo de los hongos en las primeras etapas de sucesión fúngica permite acelerar estas etapas de sucesión [Visser, 1985].

Elkins y Whitford (1982) demostraron que una densidad moderada de colémbolos permite el aumento de la actividad fúngica, mientras que densidades altas producen el efecto contrario, sugiriendo una aparente densidad óptima “ramoneo” sobre la actividad fúngica. Cuando se “ramonea” moderadamente, el hongo pasa de un crecimiento lento y agazapado a uno rápido y aerícola [Hedlund et al., 1991]. Este segundo tipo de desarrollo de las hijas también es “ramoneado”

preferencialmente por los colémbolos. Por el contrario, bajo ciertas condiciones, un “ramoneo” intensivo ocasiona una desaceleración de su crecimiento, permitiendo así que las bacterias tengan una ventaja competitiva [Hanlon y Anderson, 1979].

Mineralización del nitrógeno

Es gracias a la descomposición de la materia orgánica que los organismos saprófitos se procuran la energía y los nutrientes requeridos para mantener su crecimiento y su reproducción [Dommergues y Mangenot, 1970]. La actividad de estos organismos está directamente ligada a la disponibilidad del nitrógeno en la materia orgánica [Anderson e Ineson, 1983]. En el curso de los procesos de descomposición, el nitrógeno es inmovilizado por los organismos edáficos hasta que la relación carbono/nitrógeno (C/N) del recurso disminuye y alcanza la de los tejidos microbianos, que generalmente es entre 10 y 20, según los organismos y las condiciones de crecimiento. Es dentro de este tenor que el nitrógeno es mineralizado y sirve para el aprovisionamiento de las plantas superiores. Durante esta etapa, el nitrógeno es liberado de los tejidos microbianos por autólisis, y hasta por lisis, gracias a la acción de otros organismos, o bajo la acción de procesos abióticos cíclicos «humectación - desecación» (higroturbación) y «hielo - deshielo» (crioturbación) [Witkamp y Frank, 1970]. Entre tanto, Edmonds (1987), estudiando la descomposición del mantillo de ramitas, conos y ramas en cuatro ecosistemas forestales, ha concluido que el umbral crítico de inmovilización del nitrógeno se alcanza con relaciones $C/N > 100$ para las ramitas y de > 300 para las ramas y el tronco. En efecto, él notó que la tasa de descomposición de la materia leñosa varía de manera inversamente proporcional a la relación lignina/nitrógeno. A medida que esta relación aumenta, el umbral de inmovilización, evaluado por la relación C/N, aumenta.

Igualmente, el nitrógeno puede ser mineralizado en relaciones C/N relativamente elevadas, gracias a la acción de “ramoneo” de la microflora por los microartrópodos. De hecho, esta actividad de “ramoneo” permite un reciclaje rápido de una parte importante del nitrógeno [Seastedt, 1984]. Con su alimentación de la microflora, la mesofauna responde a la necesidad de mantener su actividad metabólica. En el curso de este proceso, el nitrógeno no usado por el organismo es regresado al suelo por medio de sus excrementos. Estos contienen de 200 a 300 veces más bacterias vivas y un número mayor de bacterias amonificatrices que el suelo circundante. Igualmente, ellos contienen una fuerte concentración de amonio proveniente en parte de la amonificación de las hifas ingeridas por los microartrópodos. La inmovilización bacteriana de estas fuentes de nitrógeno es limitada en razón de la débil concentración en carbono disponible [Anderson et al., 1983].

De una manera general, bajo condiciones climáticas templadas, la mineralización del nitrógeno por los procesos bióticos es más importante que por los procesos abióticos [Shields et al., 1973]. Aún más, las experiencias en microcosmos realizadas por Anderson et al. (1981), Anderson y Ineson (1983), Anderson et al. (1985), Persson (1989) y Verhoef y Brussaard (1990) sugieren un papel importante para la mesofauna del suelo en la mineralización del nitrógeno. En los suelos ácidos de los bosques de pinos de Suecia, Persson (1983) ha estimado que la fauna, a razón de una biomasa de 1 a 7 g peso seco m^{-2} (en comparación a 120 g/m^{-2} de hongos y 39 g/m^{-2} de bacterias), contribuye entre 10 y 49% de la mineralización neta anual del nitrógeno. Setenta por ciento de esta contribución es través de las excreciones de los bacterívoros y fungívoros. Además, una experiencia sobre la hojarasca de un bosque de pinos negros (*Pinus nigra*) fue realizada a fin de evaluar el efecto de los colémbolos sobre la dinámica del nitrógeno. Excluyendo los colémbolos de la pedofauna original, se observa de dos a tres veces menos nitrógeno liberado [Verhoef y Goede, 1985].

EFFECTO DE LA CALIDAD DE LA MATERIA ORGÁNICA LEÑOSA SOBRE LA MESOFAUNA

Cuando se trabaja un suelo virgen, los horizontes superficiales son destruidos y desaparece la hojarasca. Por consecuencia, una parte de los organismos que dependen de la hojarasca y del humus, no encontrando más las condiciones necesarias para su existencia luego de las labores y los otros trabajos de puesta en cultivo, desaparecen rápidamente [Ghilarov, 1975]. Esta es la razón por la que los suelos cultivados apenas poseen de 25 a 50% de las especies de la fauna de los suelos forestales [Karg, 1967].

En medio agrícola, la materia orgánica fresca en "compostage" de superficie, en comparación a la aplicación de "compost", se caracteriza por un aporte energético más elevado. Es de esta materia orgánica fresca que los organismos del suelo se alimentarán, ocasionando así su mineralización y su humificación lo mismo que un mejoramiento de las propiedades físicas del suelo. Los elementos nutritivos son así mantenidos en circulación. La materia orgánica fresca es, entonces, percibida como alimento, y a este mismo título podrá ser más o menos sávida para ciertos grupos de organismos.

Los restos vegetales y animales que se encuentran en el suelo representan el recurso inicial sobre la cual se desarrollan las estructuras tróficas del suelo (organización de la cadena alimentaria del suelo). La calidad de este recurso influencia el tipo y el ritmo de crecimiento de la microflora y, por lo tanto, de la fauna "rameadora" que de él se nutre. La calidad de la materia orgánica es así selectiva de una flora saprófita que se puede acomodar a ella y, a su vez, se desarrolla una fauna característica de esta microflora [Parkinson, 1988]. La calidad alimentaria de las materias leñosas para los organismos del suelo se puede definir

por su contenido en lignina, la concentración en nutrientes, la presencia de compuestos fenólicos y, en fin, por su ordenamiento físico.

La materia leñosa

La lignina es una sustancia aromática que resulta de la polimerización de fenil propanoides. Esta molécula compleja sirve de enlace entre las membranas celulares y confiere a las plantas su rigidez. Además, ella disminuye la permeabilidad de los tejidos, reduciendo así su susceptibilidad a los patógenos. La unidad estructural de base de la lignina esta formada de un anillo aromático que puede estar ligado a un grupo metoxilo (alcohol coniferílico) que produce la lignina guayacil de las Gimnospermas, o estar ligado a dos grupos metoxilos (alcohol sinapílico) formando la lignina siringuil típica de las Angiospermas leñosas. La lignina de las plantas herbáceas está compuesta, mayormente, de monómeros fenil propanoides, sin grupos metoxilos (alcohol cumarílico).

De manera general, se admite que los azúcares, la celulosa y las proteínas son utilizados con fines nutricionales y energéticos, lo que ocasiona una pérdida importante del carbono inicial bajo la forma de CO₂. Cuando son favorables el pH, la riqueza en bases y la humedad, los microorganismos utilizan solamente una parte del carbono de la lignina para asegurar los procesos de respiración y de nutrición [Martin et al., 1980], siendo la otra parte descompuesta en diversas sustancias carbonadas. Estas últimas formarán sustancias húmicas estables bajo la acción de procesos fisico-químicos adecuados [Dommergues y Mangenot, 1970; Statt et al., 1983; Hopkins et Shiel, 1991].

No obstante, la lignina es más refractaria al ataque microbiano que los hidratos de carbono que ella rodea, necesitando una microflora particular a fin de asegurar la mineralización y la humificación. En el caso de las Angiospermas leñosas, la descomposición de los hidratos de carbono no puede efectuarse antes que la de la lignina. De hecho, ésta está distribuida en la membrana celular secundaria y en la lamela media (región intercelular y membrana primaria). Ella está dispuesta en espirales e íntimamente ligada a la hemicelulosa, las dos rodeando a las fibras de celulosa [Rayner y Boddy, 1988]. Su despolimerización es más eficazmente hecha por los hongos de pudriciones blancas, pertenecientes mayoritariamente a los Basidiomicetos [Tate, 1987; Rayner y Boddy, 1988; Erikson et al., 1990]. Los otros grupos de hongos, como los de pudriciones marrones y de pudriciones blandas, lo mismo que los actinomicetos y bacterias, tienen igualmente la capacidad de mineralizar parcialmente la lignina [Erikson et al., 1990] pero a una intensidad menor y bajo condiciones particulares. En el caso de las Gimnospermas, la conformación de la lignina limita su descomposición a las pudriciones marrones. La descomposición de la lignina es, en este caso, más lenta y con frecuencia incompleta. En las herbáceas, la lignina no está tan estrechamente asociada a la hemicelulosa, como es el caso de las Angiospermas

leñosas y de las Gimnospermas. La descomposición de la paja en este caso está, por lo tanto, menos limitada por la presencia de la lignina.

La deestructuración de la lignina depende de la acción enzimática. Esta acción permite la formación de núcleos bencénicos que, por condensación con otras moléculas orgánicas, dan origen a las sustancias húmicas. El grado de condensación de estas moléculas varía en función del número, de la naturaleza y de la posición de los radicales libres, es decir de los grupos carboxilos aceptores de electrones (-COOH) y de los grupos donantes de electrones, hidroxilos (-OH) y metoxilos (-OCH₃). Los grupos metoxilos son los más favorables a la formación de complejos húmicos condensados (ácidos húmicos), mientras que los grupos carboxilos son los menos favorables (Lehman y Cheng, 1987). Recordemos que la lignina de las Angiospermas leñosas contiene más grupos metoxilos que la de Gimnospermas, mientras que la de las Angiospermas herbáceas no contiene de ellos. La acción enzimática de los hongos de pudriciones blancas responsables de la transformación de la lignina de las Angiospermas leñosas es menos desmetoxilantes que la de las pudriciones marrones [Kirk, 1984]. Los productos de transformación de la lignina, en las Angiospermas leñosas, serían entonces más favorables para la formación de ácidos húmicos que los de las Gimnospermas y de las Angiospermas herbáceas. La presencia de la lignina no es suficiente para inducir a la ligninasa o lignina peroxidasa [Leisola y Waldner, 1988]. Con frecuencia se observa, para numerosas especies de hongos de pudriciones blancas, que la lignolisis se inhibe en presencia de una concentración demasiado alta o demasiado baja de hidratos de carbono, lo mismo que con ciertos elementos como el azufre y el nitrógeno [Rayner y Boddy, 1988; Erikson et al., 1990]. Así, el agregar abonos amoniacales al suelo podría inhibir el sistema lignolítico. Los nitratos son una fuente débilmente usada por los microorganismos, y no parece interferir con la lignolisis [Rayner y Boddy, 1988].

Los elementos nutritivos

La abundancia de la fauna en un suelo está determinada por la calidad del recurso y, más específicamente, por la producción de tejidos microbianos de buena calidad que le sirva de alimento [Swift et al., 1979]. La fauna del suelo, si bien menos especializada en su modo de alimentación que la microflora, se alimentará de esta última en la medida que ella sea sávida o «digerible». Esta sapidez está determinada por el tipo de microflora (ciertas especies o géneros no siendo consumidos) y por su calidad nutricional. Así se define el «status nutricional» de la materia orgánica.

Si la materia orgánica es pobre en nutrientes, particularmente en nitrógeno como es el caso de ciertas pajas y aserrines, los microorganismos, y más específicamente los hongos, tendrán un bajo contenido proteico. Esta productividad secundaria no constituirá una fuente de alimento favorable para la fauna [Hanlon, 1981; Booth y Anderson, 1979; Parkinson, 1988]. Los hongos,

siendo poco o nada consumidos por la pedofauna del nivel trófico superior, podrán continuar explotando la fuente, pero los nutrientes inmovilizados en el seno de sus tejidos serán de menor disponibilidad para la planta en función del tiempo. Cuando la fuente es rica en nutrientes, la depredación intensa de la mesofauna hace disponible más rápidamente los nutrientes y estimula la actividad fúngica, acelerando así su mineralización y su humificación.

El contenido en nitrógeno de la materia leñosa varía según la planta, la edad de la planta, los tejidos que la componen, el estado de desarrollo y el medio ambiente. Generalmente, hay más nitrógeno y nutrientes en los tejidos de las Angiospermas que en los de Gimnospermas. Lo mismo para las ramas en relación con los troncos [Hendrickson, 1987]. Igualmente se constata diferencias tanto en los tejidos periféricos (cambium y xilema activo) que en la albura [Merrill y Crowling, 1966]. El nitrógeno es igualmente más abundante en los tejidos al inicio de la estación de crecimiento que al final [Grigal et al., 1976], y en medios fértiles que en medios pobres.

Los compuestos fenólicos

La actividad y el comportamiento de los organismos edáficos están igualmente influenciados por otros compuestos de la materia orgánica lo mismo que por su contenido en nutrientes y su fuente energética. Ciertos compuestos, llamados metabolitos secundarios, producidos por los vegetales como estrategia alelopática o en respuesta al estrés, pueden modificar su calidad alimenticia en relación con los organismos del suelo. Globalmente, es posible diferenciar entre tres grandes clases de metabolitos secundarios: los compuestos aromáticos o fenólicos, los terpenoides y esteroides, y los alcaloides. Entre ellos, los compuestos fenólicos, y particularmente los taninos, son tenidos como responsables de la débil sapidez para la fauna de ciertas hojarasca [Swift et al., 1979]. Los terpenoides presentes en los tejidos de las Gimnospermas son igualmente una fuente antibiótica considerable contra los organismos del suelo.

Los compuestos fenólicos son sustancias que poseen un núcleo aromático que lleva uno o más grupos hidroxilos. Ellos son sintetizados por las células senescentes del parénquima a partir de los hidratos de carbono precursores que provienen de células vivas más superficiales, para enseguida difundirse en las membranas celulares del duramen.

La presencia de metabolitos secundarios puede limitar la disponibilidad de un substrato de alta calidad [Heal y Dighton, 1985]. Existe una correlación inversa entre la actividad de la mesofauna y la concentración en compuestos fenólicos de las hojas de Angiospermas en función del tiempo. La hojarasca que cae al suelo en el otoño puede contener fuertes concentraciones de compuestos fenólicos [Sauvesty et al., 1993]. La lixiviación y la descomposición de estos compuestos por los microorganismos suceden sobre todo en el otoño y durante los meses de

invierno [Heath y King, 1964; King y Heath, 1967]. Esta es la razón por la cual numerosos animales del suelo no comen de ellos hasta la primavera. De todas formas, hay que precisar que la calidad, más que la cantidad, de los compuestos fenólicos determina la no sapidez de los residuos orgánicos para la fauna (es decir, el ácido gálico y protocatéico) [Heath y King, 1964]. Además de afectar específicamente la comunidad bioedáfica, los compuestos fenólicos están implicados en numerosos procesos fisico-químicos de quelación de los metales, participando así a la podsolización [Bloomfield, 1957].

Probablemente sea en relación con la descomposición de la madera que los compuestos fenólicos tengan la mayor influencia sobre los descomponedores. Aún cuando el bajo contenido en nutrientes y en carbono soluble y el alto contenido en lignina jueguen un papel en la resistencia de la madera a la descomposición, la principal fuente de resistencia se atribuye a los compuestos fenólicos del duramen [Sheffer y Cowling, 1966].

Los compuestos fenólicos son producidos en mayores cantidades y de composiciones más diversificadas por las plantas que crecen en suelos pobres y ácidos que las que crecen en suelos fértiles y neutros [Muller et al., 1987; Sauvesty et al., 1992, 1993]. Ellos forman con las proteínas unos complejos llamados taninos tanto más resistentes cuando los suelos son pobres y ácidos [Swift et al., 1979].

Las propiedades físicas de la materia leñosa

Las propiedades físicas de la materia leñosa presentan variaciones que pueden influenciar su accesibilidad a los organismos del suelo. La textura de la superficie externa, la porosidad y la superficie disponible de contacto parecen ser los más determinantes. La superficie cerosa, los tejidos suberificados, las gomas y las resinas cubren con frecuencia la superficie externa de las plantas leñosas, y representan un obstáculo al ataque de los tejidos vivos por los patógenos. En contacto con el suelo, esta superficie externa permanece durante un cierto tiempo como una barrera a la penetración en el sustrato por los organismos saprófitos.

La porosidad axial de la madera (vasos y traqueidas) constituye la vía de penetración preferencial de las hifas de los hongos [Rayner y Boddy, 1988]. Esta porosidad varía de una especie a otra (30-500 μm), y puede ser objeto de selección de parte de los hongos colonizadores de la madera. Por ejemplo, las esporas de ciertos hongos, demasiado voluminosas, no podrían penetrar en las maderas (ejemplo: *Armillaria mellea* para las coníferas) [Hintikka, 1982]. A medida que los tejidos se degradan, la porosidad aumenta lo mismo que el número de nichos físicos disponibles para la pedofauna [Swift, 1976].

La distribución de los poros y la porosidad total de la madera influencia igualmente el equilibrio entre la difusión de gases y humedad, lo que es crítico

para el crecimiento de los hongos lignícolas. Este equilibrio depende, sin embargo, de la temperatura, como lo ha demostrado Boddy (1993) para las ramas de poco diámetro de *Fagus sylvatica*. A una temperatura de 15°C, un contenido en agua de 150 a 170%, sobre una base de peso seco, provoca una respiración fúngica máxima, mientras que a 5°C el contenido óptimo de agua es de 250% para mantener una tasa elevada de respiración.

La relación entre la superficie y el volumen de las partículas de un recurso influencia su descomposición. La «superficie de ataque» de los fragmentos de la materia leñosa condiciona el modelo de colonización, favoreciendo los organismos unicelulares que crecen en la superficie del sustrato, por oposición a las formas con micelios penetrantes (e. g.: bacteria vs. hongos).

En laboratorio, la fragmentación de la hojarasca estimula la respiración fúngica [Hanlon, 1978, citado en Swift et al., 1979], mientras que, bajo condiciones naturales, agregar estas partículas pequeñas podría, por el contrario, limitar la difusión de los gases y crear condiciones anaerobias [Griffin, 1972, citado en Swift et al., 1979]. Además, las partículas cuyas tallas permitan una cierta humedad, lo mismo que una buena difusión de los gases, constituirían un ambiente más estable para los hongos. Entonces, ellos estaría mejor protegidos contra el “ramoneo” excesivo de la mesofauna [Anderson y Ineson, 1983].

La madera rameal

La madera rameal proviene de ramas, de árboles o arbustos vivos, que tengan un diámetro inferior a 7 cm. La fragmentación e incorporación en la capa superficial de los suelos agrícolas de estas ramitas fragmentadas es una aplicación privilegiada de la madera rameal [Lemieux et al., 1988]. Es en las ramas o el tronco de pequeños diámetros que se encuentran los contenidos mayores en nutrientes, y la concentración aumenta de manera exponencial con la disminución del diámetro [Henrickson, 1987]. También es en estas ramas de pequeño diámetro que está más concentrada la lignina [Edmonds, 1987] y donde están en su menor nivel los compuestos fenólicos [Sheffer y Cowling, 1966]. Estas características particulares de la «madera rameal fragmentada» o «MRF» determinan que sea una enmienda de buena calidad, favoreciendo a la vez la mineralización gradual de los nutrientes en el suelo, y la humificación de una fracción importante del carbono [Lemieux et al., 1988].

La lignina de las maderas constituye de 25-36% de sus pesos en las Gimnospermas, 18-25% en las Angiospermas leñosas y 10% en las Angiospermas herbáceas [Erikson et al., 1990]. Ya que las Gimnospermas tienen una lignina difícilmente degradable y un elevado contenido en productos antibióticos, se usan las Angiospermas leñosas y las herbáceas en agricultura para mantener, o aún para aumentar, la cantidad de materia orgánica del suelo. Se utiliza de preferencia la madera rameal de las Angiospermas porque ella no solamente posee una tasa

más elevada de lignina que la paja sino que también sus contenidos, en porcentaje por peso seco, de: N (0,25-2,5), P (0,05-0,5), K (0,1-2,0), Ca (0,2-1,5) y Mg (0,05-0,1), según la especie, edad, estación y el diámetro considerado [Hendrickson, 1987; Sauter et al., 1989; Grigal et al., 1976].

CONCLUSIÓN

Los procesos de mineralización y humificación de la madera leñosa, y más específicamente de la madera rameal, son activados en el suelo por un gran número de organismos. Ya que la MRF está constituida por madera fragmentada, ella facilita así el acceso a los hongos lignolíticos, usuarios primarios de este recurso. Ellos, que obtienen beneficio del substrato, serán a su vez selectivos de los organismos depredadores.

El aporte de MRF en el suelo permite, entonces, el desarrollo de cadenas tróficas. Es la mesofauna fungívora, «rameadora» de micelios que será favorecida. Así, ella podrá servir como indicadora de la intensidad de los procesos de mineralización y humificación. Ella permitirá, igualmente, evaluar la capacidad de una enmienda para mantener una gran diversidad biológica. La mesofauna, por la conminución de la materia orgánica y su transformación en las vías digestivas, el “ramoneo” de los microorganismos y la transmisión del inóculo microbiano a través del suelo, interviene en la transferencia y la conservación de los nutrientes en el suelo.

La depredación y la diseminación de los microorganismos son las formas primarias del mutualismo no simbiótico entre los microartrópodos y los hongos. Cuando las condiciones nutricionales y el ambiente físico son favorables, la depredación de los hongos por la mesofauna provoca un aumento de la densidad de los hongos o de su actividad metabólica.

La abundancia y la diversidad de la mesofauna, luego de una incorporación de MRF por ejemplo, sería el reflejo de las condiciones físico-químicas y de la actividad biológica del medio, y más particularmente la de los hongos lignolíticos. La abundancia y diversidad de la mesofauna permite igualmente evaluar la importancia de la formación de un nuevo recurso vía las deyecciones de ella. Ellas encierran nutrientes utilizables por las plantas y por otros sistemas tróficos como el de las bacterias - protozoarios - lombrices de tierra.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Señor J.P. Tétrault del Ministerio de Bosques por la lectura del texto y sus notas constructivas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anderson, J.M. 1988.** Spatio-temporal effects of invertebrates on soil processes. *Biol. Fertil. Soils* 6:216-227.
- Anderson, J.M., Huish, S.A., Ineson, P., Leonard, M. A. and Splatt, P. R. 1985.** Interaction of invertebrates, microorganisms and tree roots in nitrogen and mineral element fluxes in deciduous woodland soil. *In: Fitter, A.H., ed., Ecological interactions in soil.* Blackwell Scientific Publication. pp. 377-392.
- Anderson, J.M. and Ineson, P. 1983.** Interactions between soil arthropods and microorganisms in carbon, nitrogen and mineral element fluxes from decomposing leaf litter. *In: Lee, J.E., McNeill, S. and Ronson, J.H., red., Nitrogen as an Ecological Factor.* Blackwell Scientific Publication, Oxford. pp. 413-432.
- Anderson, J.M., Ineson, P. and Huish, S.A. 1983.** Nitrogen and cation mobilisation by soil fauna feeding on leaf litter and soil organic matter from deciduous woodland. *Soil Biol. Biochem.* 15(4):463-467.
- Anderson, J.M., Leonard, M. A., Ineson, P. and Huish, S. 1985.** Faunal biomass: a key component of a general model of nitrogen mineralization. *Soil Biol. Biochem.* 17(5):735-737.
- Anderson, R. V., Coleman, D.C. and Cole, C.V. 1981.** Effects of saprotrophic grazing on net mineralization. *In: Clark, F.E., Rosswall, T., eds., Terrestrial nitrogen cycles.* Ecol. Bull. Stockholm 33:201-216.
- Bloomfield, C. 1957.** The possible significance of polyphenols in soil formation. *J. Sc. Food and Agric.* 7:389-392.
- Boddy, L. 1983.** Carbon dioxide release from decomposing wood: effect of water content and temperature. *Soil Biol. Biochem.* 15(5):501-510.
- Booth, R.G. and Anderson, J.M. 1979.** The influence of fungal food quality on growth and fecundity of *Folsomia candida* (Collembola: Isotomidae). *Oecologia* 38:317-323.
- Butcher, J.W., Snider, R., Snider, R. J. 1971.** Bioecology of edaphic Collembola and Acarinas. *Ann. Rev. Entomol.* 16:249-88.
- Dommergues, Y. et Manganot, F. 1970.** *Écologie microbienne du sol.* Masson et Cie., édit. Paris, 796 pp.
- Edmonds, R.L. 1987.** Decomposition rates and nutrient dynamic in small-diameter woody litter in four forest ecosystems in Washington, U.S.A.. *Can. J. For. Res.* 17:499-509.
- Elkins, N.Z. and Whitford, W.G. 1982.** The roles of microarthropod and nematodes in decomposition in semiarid ecosystem. *Oecologia* 55:303-310.
- Erikson, K.E.L., Blanchette, R.A. and Ander, P. 1990.** Microbial and enzymatic degradation of wood and wood components. Springer-Verlag Pub., Berlin, 407 pp.
- Ghilarov, M. S. 1975.** General trends of changes in soil animal populations of arable land. *In: Jan Vanek, ed. Progress in Soil Zoology,* pp. 31-39.
- Grigal, D.F., Ohmann, L.F. and Brander, R.B. 1976.** Seasonal dynamics of tall shrubs in northeastern Minnesota: biomass and nutrient element changes. *Forest Sc.* 22:195-367.
- Hanlon, R.D.G. 1981.** Influence of grazing by collembola on the activity of senescent fungal colonies grown on media of different nutrient concentrations. *Oikos* 36:362-367.

- Hanlon, R.D.G. and Anderson, L. M. 1979.** The effect of collembola grazing on microbial activity in decomposing leaf litter. *Oecologia* 38:93-99.
- Heal, O.W. and Dighton, J. 1985.** Resource quality and trophic structure in soil system. *In: A.H. Fitter, ed. Ecological Interactions in Soil. Blackwell Scientific Publication, pp. 339-354.*
- Heath, G.W. and King, H.G.C. 1964.** Litter breakdown in deciduous forest soil. 4th Int. Congr. Soil Sci. 3:879-987.
- Hedlund, H, Boddy, L. and Preston, C. M. 1991.** Mycelial responses of the soil fungus, *Mortierella isabella*, to grazing by *Onychiurus asmmatus* (Collembola). *Soil Biol. Biochem.* 23(4):361-366.
- Hendrickson, O. 1987.** Winter branch nutrients in northern conifers and hardwoods. *Forest Science* 33:1068-1074.
- Hintikka, V. 1982.** The colonisation of litter and wood by basidiomycetes in Finnish forest. *In: Frankland, J.C., Hedger, J.N. and Swift, M.J., eds., Decomposer basidiomycetes, their biology and ecology. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 227-239.*
- Hopkins, D.W. and Shiel, R. S. 1991.** Spectroscopic characterization of organic matter from soil with Mor and Mull humus forms. *In: Wilson, W. S., red., Advances in soil organic matter research. Cambridge, pp. 71-78.*
- Karg, V.W. 1967.** Synökologische untersuchungen von bodenmilben aus forstwirtschaftlich und landwirtschaftlich genutzten böden. *Pedobiologia* 7:198-214.
- King, H.G.C. and Heath, G.W. 1967.** The chemical analysis of small samples of leaf material and the relationship between the disappearance and composition of leaves. *Pedobiologia* 7:192-197.
- Kirk, T.K. 1984. Degradation of lignin.** *In: Paul, E.A. & McLaren, A. D., eds., Soil Biochemistry* 4:399-437.
- Lehman, R.G. and Cheng, H.H. 1987.** Reactivity of phenolic acids in soil and formation of oxidation products. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 52:1304-1309.
- Leisola, M. and Waldner, R. 1988.** Production, characterization and mechanism of lignin peroxidases. *In: Zadrazil, F. & Reiniger, P., eds., Treatment of lignocellulosics with white rot fungi. Elsevier Appl. Sci. Pubs., New York, pp. 37-42.*
- Lemieux, G., Lachance, L. et Lapointe, A.R. 1988.** L'importance du bois raméal dans la «synthèse» de l'humus. Groupe de coordination sur les bois raméaux, edit., Ministère de l'énergie et des ressources et Fac. de For. Univ. Laval, publ. pp. 29.
- Martin, J.P., Haider, K. and Kasim, G. 1980.** Biodegradation and stabilization after 2-years of specific crop, lignin and polysaccharides in soils. *Soil Sci. Soc. Amer. J.* 44:12150-12155.
- Merrill, W. and Cowling, E.B. 1966.** Nitrogen in wood and its role in wood deterioration. *Can. J. Bot.* 44:1539-1554.
- Mitchel, M.J. and Parkinson, D. 1976.** Fungal feeding of oribatid mites (Acari: Cryptostigmata) in an aspen woodland soil. *Ecology* 57:302-312.
- Muller, R.N., Kalisz, P.J., Kimmerer, T.W. 1987.** Intraspecific variation in production of astringent phenolics over a vegetation resource availability gradient. *Oecologia* 72:211-215.

- Newell, K. 1984.** Interaction between two decomposer basidiomycetes and a collembolan under stika spruce: distribution, abundance and selective grazing. *Soil Biol. Biochem.* 16(3):227-233.
- Pagé, F. and Guillet, B. 1991.** Formation of loose and cemented B horizons in podzolic soils: evolution of biological actions from micromorphological features, C/N values and C datings. *Can. J. Soil Sci.* 71:485-494.
- Parkinson, D. 1982.** Functional relationships between soil organisms. *In: Lebrun, Ph. et al, eds. New trends in soil biology, 8th Int. Coll. Soil Zool.* pp. 153-165.
- Parkinson, D. 1988.** Linkage between resource availability, microorganisms and soil invertebrates. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 24:21-32.
- Parkinson, D, Visser, S. and Whittaker, J.B. 1979.** Effect of collembolan grazing on fungal colonization of leaf litter. *Soil. Biol. Biochem.* 11:529-535
- Persson, T. 1983.** Influence of soil animal on nitrogen mineralization in a northern Scots pine forest. *In: Lebrun, Ph. et al, eds. New trends in soil biology, 8th Int. Coll. Soil Zool.* pp. 117-126.
- Persson, T. 1989.** Role of soil animals in C and N mineralization. *Plant and soil* 115:241-245.
- Pherson, D. A. and Beattie, A.J. 1979.** Fungal loads of invertebrates in beech leaf litter. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 16:325-335.
- Rayner, A.D.M. and Boddy, L. 1988.** Fungal decomposition of wood: its biology and ecology. Wiley-Interscience Pub., Chichester. 587 p.
- Sauter, J.J., van Cleve, B. and Wellenkamp, S. 1989.** Ultrastructural and biochemical results on the localization and distribution of storage proteins in a poplar tree and twigs of other tree species. *Holzforschung* 43(1):1-6.
- Sauvesty, A., Pagé, F. et Giroux, M. 1992.** Importance du milieu pédologique dans la compréhension du phénomène du dépérissement des érables à sucre. *Compte rendu du colloque: La recherche sur le dépérissement; un premier pas vers le monitoring des forêts.* Ministère des Forêts, Québec. pp. 57-66.
- Sauvesty, A. Pagé, F. et Giroux, M. 1993.** Impacts des milieux pédologiques en bosses et creux sur les teneurs en composés phénoliques et en éléments minéraux dans les feuilles d'érables à sucre en dépérissement du Québec. *Can. J. For. Res.* 23:190-198.
- Sheffer, T. and Cowling, E.B. 1966.** Natural resistance of wood to microbial deterioration. *Ann. Rev. Phytopatho.* 4:147-170.
- Seastedt, T.R. 1984.** The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. *Ann. Rev. Entomol.* 29:25-46.
- Seastedt, T.R., James, S. W. and Todd, T.C. 1988.** Interactions among soil invertebrates, microbes and plant growth in the tallgrass prairie. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 24:219-228.
- Shields, J. A., Paul, E.A., Lowe, W. E. and Parkinson, D. 1973.** Turnover of microbial tissues in soil under field conditions. *Soil Biol. Biochem.* 5:753-764.
- Statt, D. E., Kassim, G., Jarrell, M, Martin, J.P. and Haider, K. 1983.** Stabilisation and incorporation into biomass of specific plant carbons during biodegradation in soil. *Plant and Soil* 70:15-26.

- Swift, M.J. 1976.** Species diversity and structure of microbial communities. *In*: The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes, ed. J.M. Anderson, D. J. and A. MacFaden, Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 185-222.
- Swift, M.J., Heal, O.W. and Anderson, J.M. 1979.** The influence of resource quality on decomposition processes. *In*: Anderson, D. J., Greig-Smith, P. and Pitelka, F.A., eds., Studies in Ecology, vol 5, Decomposition in Terrestrial Ecosystems, University of California Press, Berkeley.
- Tate, R.L. 1987.** Soil organic matter: biological and Ecological Effects. Wiley-Interscience Publishers, New York. 291 p.
- Tisdall, J.M. and Oades, J.M. 1982.** Organic matter and water-stable aggregates in soils. *J. Soil Sci.* 34:141-163.
- Touchot, F., Kilbertus, G. et Vanier, G. 1982.** Rôle d'un collembole (*Folsomia candida*) au cours de la dégradation des litières de charmes et de chênes, en présence ou absence d'argile. *In*: Lebrun, Ph. et al., ed. New trends in soil biology, 8th. Int. Coll. Soil Zool. pp. 269-280.
- Verhoef, H. A. and Brussaard, L. 1990.** Decomposition and nitrogen mineralization in natural and agro-ecosystems: the contribution of soil animals. *Biogeochemistry* 11:153-174.
- Verhoef, H. A. and Goede, R.M.G. 1985.** Effect of collembolan grazing on nitrogen dynamic in a coniferous forest. *In*: Fitter, A.H., ed. Ecological Interaction in Soil. Blackwell Scientific Publication, York Univ., U.K.. pp. 367-376.
- Visser, S. 1985.** Role of soil invertebrates in determining the composition of soil microbial community. *In*: Fitter, A.H., ed. Ecological Interaction in Soil. Blackwell Scientific Publication, York Univ., U.K.. pp. 296-317.
- Winter, J.P., Voroney, R. P. and Ainsworth, D. A. 1990.** Soil microarthropods in long-term no-tillage and conventional tillage corn production. *Can. J. Soil Sci.* 70:641-653.
- Witkamp, M. and Frank, M. L. 1970.** Effect of temperature, rainfall and fauna on transfer of Cesium-137, K, Mg and mass in consumer-decomposer microcosms. *Ecology* 51:465-474.

ISBN: 2-921728-37-0 (version espagnole)

Dépôt légal: Bibliothèque nationale du Québec: mai 1998

NOTA: Esta es traducción del “RÔLE DE LA MÉSOFAUNE DANS LA DYNAMIQUE DE LA TRANSFORMATION DE LA MATIÈRE LIGNEUSE APPLIQUÉE AU SOL” del L. Larochelle, F. Pagé, C.J. Beauchamp y G. Lemieux. No es una traducción oficial ya que no se ha hecho las revisiones cuidadosas debidas; su única función es para que sirva como información adicional a estudiantes.

José E. Marcano M.
Departamento de Recursos Naturales
Universidad Nacional Pedro Henríquez Ureña
Santo Domingo, R. D.
Enero 1998

Mayo1998
Editario por
Grupo de Coordinación sobre Madera Rameal
Departamento de la Madera y Ciencias Forestales
Facultad de Ciencias Forestales y Geomática
Universidad Laval
Québec G1K 7P4
QUÉBEC
Canada
e. mail
gilles.lemieux@sbf.ulaval.ca
<http://forestgeomat.for.ulaval.ca/brf>
FAX 418-656-3177
tel. 418-656-2131 poste 2837
ISBN: 2-921728-37-0 (version espagnole)