

**BIODIVERSIDAD DE CILIADOS Y SU CONTRIBUCIÓN A LA
PRODUCTIVIDAD SECUNDARIA EN BRIÓFITOS DEL BOSQUE ESTATAL
DE TORO NEGRO, PUERTO RICO**

Por:

Yudy Azucena Camacho Garzón

Tesis sometida en cumplimiento parcial de los requisitos para el grado de

MAESTRO EN CIENCIAS

En:

BIOLOGÍA

UNIVERSIDAD DE PUERTO RICO
RECINTO UNIVERSITARIO DE MAYAGÜEZ
2008

Aprobado por:

Inés Sastre de Jesús, Ph.D.
Miembro, Comité Graduado

Fecha

Carlos J. Santos Flores, Ph.D.
Miembro, Comité Graduado

Fecha

Dimaris Acosta-Mercado, Ph.D.
Presidente, Comité Graduado

Fecha

David Sotomayor, Ph.D.
Representante, Estudios Graduados

Fecha

Lucy B. Williams, Ph.D.
Directora del Departamento

Fecha

RESUMEN

Durante las últimas dos décadas se ha examinado la controversial observación de que a mayor diversidad vegetal mayor productividad primaria neta y retención de nutrientes. Sin embargo, se desconoce si un aumento en la diversidad de plantas redundaría en un aumento en la diversidad y productividad de otros niveles tróficos, e.g., ciliados. Los briófitos representan un sistema ideal para estudiar esta relación, dadas sus condiciones microambientales intermedias entre un sistema acuático y uno terrestre promueven la actividad y biodiversidad a escalas microbianas. Si el microhábitat que conforman los briófitos genera heterogeneidad morfológica y espacial, entonces un aumento en la riqueza de briófitos estimulará la diversidad de ciliados y en consecuencia su aportación a la productividad secundaria. Se establecieron microcosmos con cuatro niveles de riqueza (combinaciones aleatorias de 1, 3, 5 y 8 especies de briófitos). Se registró un total de 77 morfoespecies de ciliados distribuidos en siete clases: Colpodea, Oligohymenophorea, Spirotrichea, Litostomatea, Nassophorea, Prostomatea y Phyllopharyngea. No se encontró un efecto de la diversidad de briófitos sobre la riqueza ($p > 0.34$) y abundancia ($p > 0.05$) de los ciliados, es decir, un aumento en la riqueza de plantas aparentemente no tiene un efecto en la diversidad de ciliados. Por otra parte, hubo un efecto de la diversidad de briófitos sobre la productividad secundaria de los ciliados ($p > 0.01$). Por lo tanto la mayor productividad anual de ciliados se presentó en el microcosmo con ocho especies de briófitos ($0.53 \text{ kJ g sustrato}^{-1} \text{ año}^{-1}$), mientras que la menor se reportó para el microcosmo con una especie de briófito ($0.23 \text{ kJ (g sustrato año)}^{-1}$). La contribución de ciliados a la productividad secundaria en briófitos de bosques tropicales es menor a la reportada para de suelos tropicales y ecosistemas acuáticos, solo aumenta cuando se añade materia orgánica a los microcosmos.

ABSTRACT

During the last two decades there has been an evaluation regarding the controversial observation that as plant diversity and biomass increases, net primary productivity and retention of nutrients also increases. It is still unknown whether an increase in plant diversity leads to an increase in the diversity and productivity of other trophic levels such as ciliates. Bryophytes represent an ideal system for studying this relationship since their microenvironmental conditions are intermediate between an aquatic and terrestrial system and thus promoting microbial biodiversity and activity. If bryophyte microhabitats generate morphological and spatial heterogeneity, then an increase in bryophyte species richness will stimulate ciliate diversity and consequently their contribution to secondary productivity. Microcosms were established with four levels of richness (random combinations of 1, 3, 5 and 8 bryophyte species). A total of 77 morphospecies of ciliates were found distributed among seven classes: Colpodea, Oligohymenophorea, Spirotrichea, Litostomatea, Nassophorea, Prostomatea and Phyllopharyngea. There was no effect of bryophyte diversity on ciliates species richness ($p > 0.34$) and abundance ($p > 0.05$), that is, an increase in plant species richness apparently does not have an effect on ciliate diversity. And the other hand, there was an effect of bryophyte diversity on the secondary productivity of ciliates ($p > 0.01$). Hence, the highest annual ciliate productivity was found in microcosms with eight species of bryophytes ($0.53 \text{ kJ (g substrate yr)}^{-1}$), whereas the lowest in microcosm one ($0.23 \text{ kJ (g substrate yr)}^{-1}$). The contribution of ciliates to secondary productivity in bryophytes of tropical ecosystems is lower than reported for tropical soils and aquatic ecosystems only increasing when organic matter was added to the microcosm. Despite the fact the bryophyte diversity does not seem to enhance ciliate diversity it stimulates ciliate secondary productivity.

“Lo importante en ciencia no es tanto obtener nuevos hechos
como descubrir nuevas formas de pensar sobre ellos.”

William Lawrence Bragg

A Dios
A mis adorados padres “José Hugo y Lucía”
A mis queridos hermanos “Felipe y Lucero”

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi gratitud a los directivos del Recinto Universitario de Mayagüez, que me brindaron apoyo con una ayudantía de cátedra. Así mismo, al Centro de Investigación y Desarrollo del RUM (CID) por sufragar el costo de algunos materiales para esta investigación.

Mi más sincero agradecimiento a todos los miembros del comité graduado, a la Dra. Dimaris Acosta Mercado (presidente), por su paciencia, colaboración y sus consejos que siempre llegaron en el mejor momento. A la Dra. Inés Sastre de Jesús y al Dr. Carlos Santos Flores, por sus sugerencias, orientación y corrección del manuscrito. Al Dr. David Sotomayor por aceptar ser el representante de Estudios Graduados.

De igual manera, le agradezco a Donato Seguí por acompañarme en los viajes de campo. A José Almodóvar por la orientación en el uso de equipos. A Doralis Villanueva, por su valiosa colaboración con la identificación de los briófitos y el préstamo de sus libros. A Giovanni Guarín y Jenny Bolívar por su ayuda en la colección de muestras y sus palabras de aliento.

Finalmente, quiero agradecerle a mi familia por su apoyo incondicional, especialmente a mis padres a quienes debo lo que soy y cuyas enseñanzas y ejemplo han sido mi guía y mi fortaleza.

TABLA DE CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN.....	2
2. REVISIÓN DE LITERATURA.....	6
2.1. Ciliados en ecosistemas edáficos.....	6
2.2. Briófitos como microcosmos naturales para estudiar la regresión diversidad-productividad de ciliados.....	9
2.3. Relación diversidad productividad.....	13
2.4. Contribución de ciliados a la productividad secundaria.....	14
3. OBJETIVOS.....	17
4. HIPÓTESIS.....	17
5. MÉTODOS.....	18
5.1. Área de estudio.....	18
5.2. Selección de briófitos.....	19
5.3. Preparación de los microcosmos y tratamientos.....	25
5.4. Colección de ciliados.....	31
5.5. Determinación de la humedad relativa de los microcosmos.....	32
5.6. Determinación de la tasa promedio de crecimiento de ciliados.....	33
5.7. Determinación de la productividad secundaria relativa.....	34
5.7.1. Extrapolación a un ambiente natural de la contribución de ciliados a la productividad secundaria relativa.....	35
5.8. Diseño experimental.....	35
6. RESULTADOS.....	37
6.1. Riqueza de ciliados.....	37
6.2. Abundancia de ciliados.....	46
6.3. Contribución de ciliados a la productividad secundaria asociada a ocho especies de briófitos.....	55
6.3.1. Extrapolación a un ambiente natural de la contribución de ciliados a la productividad secundaria asociada a ocho especies de briófitos.....	62
7. DISCUSIÓN DE RESULTADOS.....	64
7.1. Diversidad de ciliados asociados a briófitos.....	64
7.2. Productividad secundaria de ciliados asociados a briófitos.....	70
CONCLUSIONES.....	74
RECOMENDACIONES.....	76
LITERATURA CITADA.....	77
APÉNDICES.....	85
Apéndice 1.....	85
Apéndice 2.....	85
Apéndice 3.....	85
Apéndice 4.....	88
Apéndice 5.....	96
Apéndice 6.....	92
Apéndice 7.....	93
Apéndice 8.....	94
Apéndice 9.....	96

Apéndice 10.....	97
Apéndice 11.....	99
Apéndice 12.....	100
Apéndice 13.....	104
Apéndice 14.....	104

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. <i>Pteropsiella frundiformis</i>	20
Figura 2. <i>Lophocolea bidentata</i>	20
Figura 3. <i>Marchantia chenopoda</i>	21
Figura 4. <i>Pogonatum tortile</i>	22
Figura 5. <i>Fissidens polypodioides</i>	22
Figura 6. <i>Pyrrhobryum spiniforme</i>	23
Figura 7. <i>Leucomium strumosum</i> ..	24
Figura 8. <i>Paracromastigium pachyrhizum</i>	25
Figura 9. Ejemplo de un microcosmos natural para establecer la relación diversidad productividad de ciliados.....	26
Figura 10. Diseño de los microcosmos naturales para establecer la relación diversidad-productividad de ciliados.....	30
Figura 11. Distribución de los microcosmos naturales en bloques completamente al azar.....	31
Figura 12. Monocultivos de las ocho especies de briófitos para determinar la humedad relativa y la tasa de crecimiento.....	33
Figura 13. Ubicación de los microcosmos en un diseño en bloques completamente aleatorizados.....	36
Figura 14. Clases dominantes de ciliados.....	337
Figura 15. Variación temporal de la riqueza promedio de ciliados Ind (g sustrato mes) ⁻¹ en cada microcosmo.....	41
Figura 16. Tendencia entre la riqueza promedio de ciliados Ind (g sustrato año) ⁻¹ y la diversidad vegetal.....	42
Figura 17. Variación temporal de la riqueza promedio de la clase Oligohymenophorea Ind (g sustrato mes) ⁻¹ en cada microcosmo.....	45
Figura 18. Abundancia promedio de ciliados por Ind (g sustrato año) ⁻¹ por clase en cada microcosmo.....	46
Figura 19. Variación temporal de la abundancia total de ciliados Ind (g sustrato mes) ⁻¹ en cada microcosmo por mes de muestreo.....	49

Figura 20. Variación temporal de la abundancia promedio de ciliados Ind (g sustrato mes) ⁻¹ entre los microcosmos.....	50
Figura 21. Tendencia entre la abundancia promedio de ciliados Ind (g sustrato año) ⁻¹ y la diversidad vegetal.....	51
Figura 22. Tendencia entre la abundancia de la clase Colpodea Ind (g sustrato año) ⁻¹ y diversidad de briófitos en cada microcosmo..	52
Figura 23. Variación temporal de la abundancia de la Clase Oligohymenophorea Ind (g sustrato mes) ⁻¹ en cada microcosmo. .	53
Figura 24. Tendencia entre la abundancia de la clase Oligohymenophorea Ind (g sustrato año) ⁻¹ y la diversidad de briófitos en cada microcosmo.....	54
Figura 25. Variación temporal de la contribución mensual de ciliados kJ (g sustrato mes) ⁻¹ a la productividad secundaria.....	56
Figura 26. Tendencia de la contribución anual de ciliados a la productividad secundaria kJ (g sustrato año) ⁻¹ , en cada microcosmo antes y después de añadir materia orgánica (microcosmos en proceso de estabilización y microcosmos estables, respectivamente).....	58
Figura 27. Tendencia de la contribución anual de colpodidos y oligohymenoforos a la productividad secundaria kJ (g sustrato año) ⁻¹	61
Figura 28. Contribución anual de ciliados a la productividad secundaria kJ (g sustrato año) ⁻¹ en cada especie de briófito.....	62
Figura 29. Tendencia de la extrapolación a un ambiente natural de la productividad secundaria anual de ciliados kJ (g sustrato año) ⁻¹	63

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Número y composición de especies de briófitos en los microcosmos naturales (tratamientos y réplicas).....	28
Tabla 2. Composición de especies de ciliados por clases	38
Tabla 3. Variación temporal de la dominancia de géneros de ciliados en cada microcosmos.....	39
Tabla 4. Análisis de varianza de medidas repetidas.....	41
Tabla 5. Medidas de resumen para la riqueza promedio Ind (g sustrato año) ⁻¹ de ciliados en cada microcosmos.	42
Tabla 6. Análisis de varianza de medidas repetidas para la clase Colpodea.....	43
Tabla 7. Medidas de resumen para la riqueza de la clase Colpodea Ind (g sustrato año) ⁻¹ en cada microcosmo.	43
Tabla 8. Análisis de varianza de medidas repetidas para la clase Oligohymenophorea.....	44
Tabla 9. Medidas de resumen para la riqueza de la clase Oligohymenophorea Ind (g sustrato año) ⁻¹ en cada microcosmo.	44
Tabla 10. Análisis de varianza de medidas repetidas para los monocultivos de briófitos...	46
Tabla 11. Medidas de resumen para la abundancia promedio de ciliados Ind (g sustrato año) ⁻¹ , por clase en cada microcosmo.....	47
Tabla 12. Medidas de resumen para la abundancia Ind (g sustrato año) ⁻¹ de ciliados en cada microcosmos.. ..	51
Tabla 13. Medidas de resumen para la abundancia de la clase Colpodea Ind (g sustrato año) ⁻¹ en cada microcosmo.....	52
Tabla 14. Medidas de resumen para la abundancia de la clase Oligohymenophorea Ind (g sustrato año) ⁻¹ en cada microcosmo.	54
Tabla 15. Medidas de resumen de la contribución anual de ciliados kJ (g sustrato año) ⁻¹ para los microcosmos.....	557
Tabla 16. Medidas de resumen de la contribución de la clase Colpodea a la productividad secundaria kJ (g sustrato año) ⁻¹ antes y después de la adición de material organica.....	59
Tabla 17. Medidas de resumen de la contribución de la clase Oligohymenophorea a la productividad secundaria kJ (g sustrato año) ⁻¹ antes y después de la adición de material organica.....	60

Tabla 18. Medidas de resumen de la extrapolación a un ambiente natural de la productividad secundaria anual de ciliados $\text{kJ (g sustrato año)}^{-1}$ después de la adición de material orgánica. 63

1. INTRODUCCIÓN

Los métodos taxonómicos tradicionales y moleculares sugieren que la diversidad de microorganismos es extremadamente amplia tanto en sistemas acuáticos como terrestres y que la diversidad de microorganismos sobrepasa la diversidad de macroorganismos (Finlay 1997). Dicha diversidad microbiana tiene un efecto determinante en la magnitud de la macrodiversidad y en los procesos del ecosistema (Bonkowski 2004; Clarholm 2005; Schönborn 1992). Por ejemplo, a mayor diversidad de micorrizas y de especies bacterianas mayor mineralización y absorción de nutrientes por las plantas y por ende hay mayor proliferación vegetal (Clarholm 2005; Corliss 2004). Datos recientes sugieren que la presencia de ciertos protozoos podría estimular la biomasa vegetal (Bonkowski 2004; Clarholm 2005) ya que promueven la proliferación de bacterias amonificadoras. A su vez, un aumento en el metabolismo de la amonificadoras promueve la circulación de nutrientes (relación suelo-microbio-planta-atmósfera) (Bonkowski y Brandt 2002; Bonkowski 2004; Clarholm 2005).

De la diversidad de organismos microbianos edáficos, los protozoos representan uno de los grupos menos estudiados. Esto se debe, particularmente en ciliados, a dificultades metodológicas impuestas por su capacidad de formar quistes por largos periodos de tiempo (hasta 10 años) (Finlay *et al.* 1996), por la presencia de especies hermanas que dificultan su cuantificación e identificación (Clarholm 2005) y por el hecho de que algunas especies no son cultivables bajo condiciones de laboratorio. A pesar de las dificultades metodológicas, se estima que la riqueza total de especies de ciliados en ambientes terrestres figura entre

3,000 (Finlay 1997; 1998) y 30,000 especies (Foissner 1987). Sólo 643 especies son endémicas de suelo (Finlay 1997). La tasa a la cual se describen nuevas especies de ciliados de suelo sugiere que poseen un papel importante en ambientes terrestres.

Los ciliados de suelo promueven el reciclaje de nutrientes mediante la estimulación de bacterias amonificadoras y mediante la depredación de la biomasa microbiana (Clarholm 2005). Como producto de la depredación se transforman los elementos orgánicos contenidos en la biomasa bacteriana a moléculas inorgánicas (NO_3^- y NH_4^+) (Clarholm 2005). Aunque dicha excreción de nitrato y amonio podría estimular la biomasa vegetal y la productividad primaria, Bonkowski (2004) encontró que la presencia de amebas estimula la ramificación del sistema radical de plantas de arroz (*Oryza sativa*) y por ende la productividad primaria.

En adición al efecto que tienen los ciliados en el reciclaje de nutrientes (Bonkowski 2004 y Clarholm 2005), éstos participan en la productividad secundaria, ya que sostienen niveles tróficos más altos. Los ciliados pueden alimentarse de bacterias y de otros protozoos o microorganismos y a la vez ser presa de microinvertebrados como nemátodos, rotíferos, tartígrados y microcrustáceos en general, sirviendo como enlace entre distintos niveles tróficos (Schönborn 1992). Por lo tanto, los ciliados se consideran heterótrofos importantes dentro de las redes tróficas microbianas (Clarholm 2005; Schönborn 1992; Yasindi *et al.* 2002).

La diversidad, abundancia, biomasa y productividad de ciliados ha sido ampliamente estudiada en sistemas acuáticos (marinos y dulces). Por ejemplo,

Gilron *et al.* (1991), para aguas marinas en Jaimaca, estimaron una contribución a la productividad secundaria de 37.4 kJ/ m². año, mientras que en diferentes ríos en Alemania, Schönborn (1981) reportó 18.5 kJ/ m². año. Sin embargo, existen pocos estudios que examinen de forma simultánea éstos parámetros en ambientes terrestres. Esto es importante para entender el desempeño y la interacción de éstos microorganismos dentro del gancho microbiano edáfico.

Dentro de los reportes de productividad secundaria de ciliados en ambientes terrestres, se encuentran los estudios realizados por Ryan (1977), quien registró 1.4 kJ/m². año para suelos árticos. Mientras que Schönborn (1992) reportó 26.2 kJ/m². año en suelos templados y Acosta-Mercado (2003) encontró 1.1 kJ/m². año para suelos subtropicales. Estos resultados indican diferencias en la contribución secundaria, pero a nivel general sugieren que los ciliados poseen una participación no significativa.

Un ecosistema que podría esclarecer la variabilidad observada en términos de productividad secundaria de ciliados son los briófitos. Estos representan un microcosmo natural óptimo, ya que se caracterizan por estar expuestos a la varianza natural del medio ambiente y por contener una combinación natural de especies (Srivastava *et al.* 2004; Srivastava & Lawton 1998). Sus condiciones microambientales de humedad, nutrientes y heterogeneidad espacial los hace promotores de biodiversidad microbiana particularmente para especies de protozoos (Mitchell *et al.* 2003).

Los estudios llevados a cabo hasta el momento acerca de la relación briófito-protozoos se refieren primordialmente a reportes de diversidad de ciliados

y amebas testadas; sin embargo, la relación entre la diversidad de la brioflora y la diversidad y productividad secundaria de los ciliados se desconoce. Estos microcosmos aportarán datos acerca de la contribución de los ciliados a la productividad secundaria de ecosistemas tropicales terrestres y podrán aumentar el conocimiento acerca de la relación diversidad-productividad de los ciliados.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

Los bosques tropicales son fuente de recursos naturales con valor incalculable. Se caracterizan por su productividad primaria y formación de recursos hídricos, entre otros. Infortunadamente, dichos bosques han sido sometidos a diversos efectos antrópicos (quemadas, pastoreo, tala y agricultura) que han generado pérdidas en diversidad y de conocimiento acerca del funcionamiento de los ecosistemas tropicales (Sastre y Tan 1995).

Actualmente, diferentes organizaciones y agencias como la NSF (National Science Foundation), IUCN (The World Conservation Union), FWS (Fish and Wild Life Service), DRNA (Departamento de Recursos Naturales y Ambientales de Puerto Rico), están apoyando estudios encaminados al conocimiento, protección y restauración de ecosistemas a nivel mundial. Para desarrollar e implementar estrategias adecuadas de conservación y restauración, se deben comprender en primera instancia los mecanismos que regulan y median la estabilidad, productividad y tiempo de recuperación de los ecosistemas. Los estudios de Hector *et al.* (1999), Naeem *et al.* (1994) y Tilman *et al.* (1997 a y b) sugieren que la riqueza y composición de las especies, principalmente los desarrollados por los microorganismos como bacterias, ciliados y amebas podrían tener un rol importante en dichos procesos.

2.1. Ciliados en ecosistemas edáficos

Los ciliados corresponden al super grupo: Chromalveolata; primer rango: Alveolata; segundo rango: Ciliophora (Doeflein 1901; Adl *et al.* 2005) y se distinguen del resto de protozoos por su dimorfismo nuclear y por poseer una

infraciliatura oral y somática. Poseen cinetodesmos que son fibrillas finas estriadas que conectan los cinetosomas, que a su vez forman una infraciliatura de gran complejidad (sistema infraciliar). Estas estructuras ciliares funcionan como organelos locomotores y para la obtención de alimento en algún momento de su ciclo de vida (Patterson 2003). Casi todos los ciliados poseen citostoma o boca celular, precedido por una cámara preoral (vestíbulo cubierto por cilios simples y en ciliados superiores, por organelos ciliares compuestos) que puede ser desde una ligera depresión hasta un embudo profundo con el citostoma en la base. Este carácter morfológico es fundamental para su identificación (Lee *et al.* 2000). Poseen un macronúcleo vegetativo que regula el metabolismo celular (funciones de nutrición, metabólicas y crecimiento) y un micronúcleo reproductivo (funciones genéticas, reproductoras y regenerativas del macro-núcleo) (Lee *et al.* 2003; Patterson 2003).

La forma del cuerpo es generalmente asimétrica o con simetría radial. Aunque la mayor parte son nadadores libres, existen formas sésiles como *Vorticella* spp., *Stentor* spp. y *Acineta* spp. Con menor frecuencia pueden presentar una lóricas (cubierta de tipo cinturón, compuesta por proteínas) como algunos tintínidos, peritricos, heterotricos y suctorios (Lynn y Small 1989).

Los ciliados poseen diferentes hábitos alimenticios. Algunos son depredadores hábiles como *Spathidium* spp., *Dileptus* spp., *Didinium* spp. y *Acineta* spp. que depredan otros protozoos como flagelados y ciliados; mientras que otros son herbívoros como *Nassula* spp. La gran mayoría de los ciliados de suelo son bacterívoros como *Colpoda* spp., *Halteria* spp. y sticotricos. En menor proporción,

otras especies son mixotróficas (se alimentan de partículas en suspensión) como los miembros de Hymenostomatidae (*Tetrahymena* spp., *Paramecium* spp.) y Spirotrichia (*Stentor* spp., *Spirostomum* spp. y *Euplotes* spp.).

Se han descrito aproximadamente 8,000 morfoespecies de ciliados (Paulin 1996) de las cuales 4,300 son de vida libre. Sin embargo, Finlay (1997) sugiere que el número de especies de ciliados de vida libre no sobrepasa las 3,744 especies. De éstas, aproximadamente 2,163 habitan con mayor frecuencia en sedimentos marinos y agua dulce (Finlay *et al.* 1996), las restantes (1,581) se encuentran en sistemas edáficos. Las inconsistencias en términos del número de especies totales se debe, entre varios factores, a la falta de una definición clara del concepto de especie en este grupo de protozoos, a la falta de especialistas y de ecólogos (Foissner 1987). Por ejemplo, se han presentado dos tendencias contrarias generadas por los taxónomos y ecólogos. Los taxónomos utilizan diferencias mínimas para crear nuevas especies ocasionando la formación de especies hermanas, mientras que los ecólogos estiman que puede existir gran variación dentro de los individuos de una misma especie (Olmo 1998).

Un ejemplo de dicha variación intraespecífica es la que se observa al cuantificar el número de macronúcleos dentro de una misma especie expuestos a distintos medios de cultivos. Sin embargo, el número de macronúcleos ha sido el criterio utilizado por Foissner (1996) para establecer la presencia de *Sterkiella thompsoni*, una de las cinco especies que describió. Ésta presenta 3 macronúcleos en lugar de 2 (*S. histriomuscorum*) o de 4 (*S. cavicola*), aunque el mismo autor encontró ejemplares con 2 ó 4 macronúcleos. Así mismo, para diferenciar a

Notohymena antarctica de *N. australis* empleó únicamente el número de cirros caudales, 3 en lugar de 6-8. Además, usó la presencia y color de gránulos corticales como criterio de separación entre *Urosomoida granulifera* y *U. agiliformis*. A pesar de las inconsistencias taxonómicas, la diversidad de los ciliados es amplia y se desarrolla básicamente en cualquier lugar donde exista agua (Olmo 1998).

2.2. Briófitos como microcosmos naturales para estudiar la relación diversidad-productividad de ciliados

Los briófitos son componentes principales de los bosques tropicales conformando una parte significativa de la biomasa vegetal (Gradstein *et al.* 2001) y desempeñan varias funciones importantes en dichos ecosistemas. Son amortiguadores de la erosión, ya que mantienen la humedad relativa del suelo gracias a su capacidad de albergar agua y son los primeros colonizadores de sustratos desnudos. Participan en el desarrollo del suelo y en la formación de cuerpos de agua (Gradstein *et al.* 2001).

Debido a las condiciones microambientales de los briófitos (intermedio entre un sistema acuático y uno terrestre) representan focos de actividad y biodiversidad a escalas microbióticas y macrobióticas (Kerckvoorde *et al.* 2000). Por ejemplo, en zonas de turba se han registrado ciliados como *Colpoda acaudala*, *C. steinii*, *C. inflata*, *Pseudocyrtilophosis* sp., (Foissner 1996; Mitchell *et al.* 2000) y tardígrados como *Echiniscus* sp., *Klasesenund* sp., que toleran periodos de deshidratación extrema pasando a un estado de latencia anabiótico o criptobiótico. Otros ejemplos de organismos presentes en los musgos son los nemátodos y

gastrotricos (Barnes 1989). Dicha microdiversidad podría desempeñar un papel importante en la constitución de cadenas tróficas y en el reciclaje de nutrientes del ecosistema (Clarholm 2005). Sin embargo, el estudio de los microorganismos y su relación o interacción con los procesos biológicos que se desarrollan dentro del brio-ecosistema es un campo poco investigado. Los estudios se han enfocado básicamente en descripciones taxonómicas y algunas relaciones ecológicas de ciliados o amebas testadas en *Sphagnum* spp., como los aportes de Foissner (1996), Ledeganck *et al.* (2003), Glorière (1977), Mitchell *et al.* (2003), Mitchell *et al.* (2000) y Warner (1987) entre otros. A pesar de que ninguno de estos estudios ha examinado el desempeño de ciliados desde una perspectiva mecánica, estas investigaciones son importantes ya que sugieren que los briófitos en zonas tropicales podrían sostener un mayor número de especies microbianas y por ende aportar, en mayor proporción, a la productividad del sistema. Fuera de reportes descriptivos como los mencionados anteriormente, se desconoce el mecanismo por el cual el briófito estimula la diversidad de comunidades microbianas y cómo el microcosmo puede representar un foco de alta actividad trófica.

En el Ártico y únicamente en *Sphagnum* spp., Foissner (1996) reportó 64 especies de ciliados, 12 especies más que las reportadas por Smith (1978) y Sudzuki (1964) para ciliados terrestres de la misma zona. Cinco de las especies representaron nuevas especies para la ciencia (*Notohymena antarctica*, *Sterkiella thompsoni*, *Pleroplitoides smithi*, *Urosomoida granulifera* y *Urosomoida antarctica*). Entre las especies frecuentemente asociadas a musgos se encuentran: *Colpoda acaudala*, *C. steinii*, *C. inflata*, *Pseudocyrtolophosis alpestris*,

Pseudoplatyophrya nana, *Cylidium muscicola*, *Oxytricha lanceolata* y *Bryum argenteum* entre otras.

En el trópico se han registrado cerca de 4,000 especies de briófitos. Luego de Sur América (1,300-1,700 spp.) y de América Central (300-1,400 spp.), las Antillas Mayores representan el tercer foco de diversidad con alrededor de 120-500 especies (Gradstein *et al.* 2001; Schofield 1985). En Puerto Rico, los bosques del Yunque, Toro Negro y Maricao representan las áreas con mayor diversidad y biomasa de briófitos. De éstos, Toro Negro (menor diversidad y mayor cobertura) representa un intermedio en términos de riqueza y abundancia de especies en comparación con el Yunque (mayor diversidad y cobertura) y Maricao (mayor diversidad y menor cobertura) (Sastre y Buck 1993).

En el Bosque Estatal de Toro Negro se encuentran especies de briófitos con diversas formas de crecimiento y heterogeneidad morfológica que podrían estimular la biodiversidad de ciliados. Por ejemplo, *Fossombronia* sp. posee crecimiento postrado que podría permitir la migración de los ciliados del suelo a la planta. Ésta puede albergar gotitas de agua entre los pliegues de sus filidios, constituyendo un hábitat óptimo para el establecimiento de microorganismos. La presencia de lóbulos en los filidios (*Lejeunea* spp.) y anfigastos a lo largo del caudilio (*Bazzania* spp., y *Calypogeia* spp., *Paracromastigium* spp.) puede brindar a los ciliados variedad de nichos y favorecer su establecimiento. Otras especies dominantes de musgos con caracteres morfológicos que podrían estimular la diversidad microbiana son: *Campylopus fragilis*, *Dicranella harrisii*, *Pogonatum tortile*, *Fissidens asplenioides*, entre otras. *Cephaloziosis intertexta*, *Kurzia*

capilaris, *Telaranea nematodes*, *Marchantia inflexa*, y *Dumortiera hirsuta* son ejemplos de las hepáticas que se pueden encontrar en este bosque y que pueden generar heterogeneidad espacial.

La función ecológica que desempeñan los ciliados en los brio-ecosistemas se desconoce; sin embargo, al extrapolar sus roles de ambientes terrestres se puede inferir que están envueltos en la formación de raíces de las plantas y en la mineralización del nitrógeno. Aunque los briófitos no poseen raíces y lo que tienen son rizoides que los anclan al sustrato; la absorción de nutrientes se hace a través de la epidermis de los filidios y el caulidio (Schofield 1985). Los ciliados podrían desempeñar un papel similar al que desempeñan en las plantas vasculares al facilitar la absorción de nutrientes para el briófito. Esto los ubica como participantes indirectos de la productividad primaria al intervenir en la producción de biomasa vegetal (Bonkowski 2004). De igual manera aumentan la respiración del suelo y por otra parte mantienen los cultivos de bacterias (Clarholm 1985). La depredación de la microflora por parte de los ciliados y otros protozoos devuelve el carbono derivado de la descomposición a los niveles tróficos superiores (el 50% de carbono generado se deriva de este proceso) (Coleman y Crosseley 1996). Los ciliados también intervienen en la absorción, fijación y mineralización del nitrógeno, fósforo y azufre, para el caso del nitrógeno éste es mineralizado durante la descomposición y es simultáneamente inmovilizado por los microorganismos (Coleman y Crosseley 1996). La relación C:N disminuye hasta que el sustrato sea habilitado nuevamente por acción microbiana (Coleman y Crosseley 1996), de esta

forma se facilita su asimilación por parte de las plantas (Bonkowski *et al.* 2000; Coleman y Crosseley 1996; Clarholm 1985).

Dentro del gancho microbiano del suelo los ciliados conforman un eslabón primordial en las redes tróficas, son el enlace entre bacterias y microinvertebrados actuando como alimento para rotíferos, otros protistas e incluso otros ciliados. Por lo cual sostienen niveles tróficos más altos al ser predados por organismos de igual o mayor biomasa (Bonkowski 2004; Clarhom 2005; Coleman y Crossley 1996; Griffiths *et al.* 1999).

2.3. Relación diversidad productividad

Durante las pasadas dos décadas se ha examinado la controversial observación de Héctor *et al.* (1999) y Tilman *et al.* (1997a) de que a mayor diversidad (biomasa vegetal) mayor productividad primaria neta y retención de nutrientes. Esta respuesta del ecosistema se puede conceptualizar considerando la “complementariedad de recursos”; es decir, distintas especies de plantas se diferenciarán en sus requisitos nutricionales y espaciales y coexistirán de forma complementaria (en términos de riqueza de especies) utilizando de forma óptima los recursos (Hooper y Vitousek 1997). Por ejemplo, plantas que desarrollan diferentes sistemas radiculares pueden espacialmente captar los nutrientes disponibles en el suelo a diferentes profundidades, de acuerdo a sus necesidades fisiológicas.

Los experimentos han sido dirigidos primordialmente a la relación entre la diversidad y la productividad en comunidades de plantas (Hector *et al.* 1999; Hooper y Vitousek 1997; Tilman *et al.* 1997a y b) y en general la relación se

acomoda a cuatro modelos básicos: lineal positivo, lineal negativo, sigmoide e idiosincrático (neutro).

En cuanto a la relación diversidad – productividad de briófitos es positiva pero en función de la disponibilidad de humedad y la densidad. Rixen y Mulder (2005) encontraron en microcosmos conformados por combinaciones de diferentes especies de musgos del Ártico (1, 2, 4 y 8 especies), que a mayor riqueza de briófitos y capacidad de retención de agua hay mayor productividad primaria. Los anteriores concluyeron que la riqueza y la productividad dependen de la disponibilidad de humedad y la densidad de los briófitos. En musgos de zonas templadas Mulder *et al.* (2001) encontró una relación opuesta.

Sin embargo, se desconoce si un aumento de la diversidad de plantas redundará en un aumento en la diversidad y productividad de otros niveles tróficos, e.g., ciliados. Esta relación es importante, desde la perspectiva de la restauración ecológica y manejo de bosques, puesto que los briófitos son los primeros colonizadores de sustratos y por ende, pueden promover la diversidad y la productividad de los microorganismos y desde allí ser la base de la productividad de organismos de mayor biomasa. Dado el aumento en complementariedad de nichos con un aumento en la diversidad vegetal (briófitos), hipotetizo que se estimulará la diversidad de ciliados y en consecuencia habrá mayor productividad secundaria.

2.4. Contribución de ciliados a la productividad secundaria

La complementariedad de nichos en los brio-ecosistemas (i.e. variables físico-químicas y heterogeneidad espacial) sugiere un mayor aprovechamiento de

los recursos, mayor productividad primaria y mayor biodiversidad. Este aumento en la composición de los niveles tróficos, incrementará las interacciones de depredación y por ende la productividad secundaria. La última se define como biomasa acumulada por parte de los organismos heterótrofos por unidad de tiempo. Es decir, la cantidad de carbono y energía que una célula es capaz de transferir a un nivel trófico inmediatamente superior se mide en términos de la cantidad de carbono por por unidad de tiempo (μgC ó $\text{kJ/m}^2 \text{ año}$) (Krebs 1985). La contribución de los ciliados a la productividad secundaria, es fundamental para comprender la cantidad de carbono disponible para los procesos del ecosistema.

En ecosistemas acuáticos tropicales, Yasindi *et al.* (2002) reportó que la contribución de ciliados a la productividad secundaria en el Lago Nakuru en Kenya fué de $256 \text{ kJ m}^{-3} \text{ año}^{-1}$. Madoni (1987) reportó que en el Río Saale (Alemania), los ciliados contribuyen con $471 \text{ kJ m}^{-2} \text{ mes}^{-1}$, siendo ésta última muy importante y el reporte más alto. Sin embargo, en diferentes ríos en Alemania, Schönborn (1981) reportó una productividad secundaria de ciliados correspondiente a $18.5 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. Por otra parte, en aguas marinas neríticas cercanas a Kingston, Jamaica, Gilron *et al.* (1991) estimó que la contribución por parte de ciliados tintínidos fue de $37.4 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (ó $1.38 \text{ kJ/m}^3 \cdot \text{año}$) mientras que Lynn *et al.* (1991) y Sherr *et al.* (1986) registraron un aporte similar para zonas templadas de 34.4 y $40 \text{ kJ m}^{-3} \cdot \text{año}^{-1}$ respectivamente. Sin embargo, estos datos contrastan con los obtenidos por Montagnes *et al.* (1988) para aguas cercanas a las Islas de Shoals, en el Golfo de Maine donde estimó $162 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (ó $6.5 \text{ kJ m}^{-3} \cdot \text{año}^{-1}$) describiendo una baja participación en la productividad secundaria de los ciliados para esta zona.

Montagnes *et al.* (1988) sugiere que aunque la contribución de los ciliados a la productividad secundaria es baja, ésta podría tener un rol importante solamente en épocas de afloramientos. Los resultados anteriores indican que los ciliados tienen un rol variable en el flujo de energía de estos sistemas.

En menor proporción se hallan estudios realizados en sistemas edáficos. Schönborn (1992) reportó que la contribución de ciliados a la productividad secundaria en suelos templados fue de $26.2 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, mientras que Ryan (1977) registró $1.4 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ para suelos árticos. Recientemente, Acosta-Mercado (2003) determinó que la productividad secundaria de ciliados asociados a la rizósfera de plantas vasculares en el bosque húmedo subtropical de Cambalache en Puerto Rico fue de $1.1 \text{ kJ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. Estos datos sugieren que la contribución de los ciliados a la productividad secundaria edáfica es también baja y variada. Antes de generalizar esta observación es necesario aumentar el número de ecosistemas edáficos estudiados.

3. OBJETIVOS

Los objetivos de este estudio son:

- a) Conocer la diversidad de ciliados en briófitos de ecosistemas tropicales.

- b) Determinar la contribución de los ciliados a la productividad secundaria de ocho especies de briófitos del Bosque Estatal Toro Negro (Puerto Rico).

- c) Determinar si un aumento en la diversidad de briófitos estimula la riqueza, abundancia y productividad secundaria de ciliados.

4. HIPÓTESIS

Dado que el microhábitat que conforman los briófitos genera heterogeneidad morfológica y espacial, entonces un aumento en la riqueza de briófitos estimulará la diversidad de ciliados y en consecuencia, su aportación a la productividad secundaria.

5. MÉTODOS

5.1. Área de estudio

El Bosque Estatal de Toro Negro tiene un área de 2,777 ha y está localizado en la región central de Puerto Rico, entre los Municipios de Orocovis, Jayuya, Ponce, Juana Díaz y Ciales. Su elevación máxima alcanza los 1,338 msnm (metros sobre el nivel del mar) en el Cerro Punta y éste representa el pico más alto de Puerto Rico. La precipitación anual es de 2,573 mm y los meses de mayor precipitación son septiembre y mayo. El periodo seco comprende los meses de diciembre a marzo. La temperatura promedio anual es de 18.4°C con un promedio máximo mensual de 19.8°C en los meses de julio y agosto y un mínimo de 16.7°C en enero. La temperatura promedio anual es de 23.2°C en el sur y de 25°C al norte del bosque (DNRA 2005).

El bosque está constituido por dos zonas de vida de Holdrige: Bosque muy húmedo subtropical (31.0%) y Bosque muy húmedo montano bajo (69.0%). Abundan las palmas de Sserra y los helechos arbóreos. Las familias vegetales vasculares más representativas son Melastomaceae, Lauraceae y Myrtaceae (DNRA 2005). En términos de especies dominantes de briófitos (musgos) en particular se encuentran: *Campylopus fragilis*, *Dicranella harrisii*, *Fissidens asplenioides*, *Pogonatum tortile* y *Thuidium urceolatum*, entre otras. Las hepáticas dominantes incluyen *Kurzia capilaris*, *Telaranea nematodes*, *Marchantia inflexa* y *Dumortiera* sp. (Gradstein 1989).

El bosque posee suelos profundos de grano fino, derivados de roca ígnea volcánica, con altas cantidades de arcilla permeable, hierro y aluminio, con poco

contenido de arena, limo y sílice (Beinroth *et al.* 2003). Los suelos superficiales son ácidos y friables mientras que el subsuelo es ácido y permeable (Beinroth *et al.* 2003).

5.2. Selección de briófitos

A través de estudios preliminares se escogieron ocho especies de plantas no vasculares. El área de muestreo correspondió al talud de la vereda “La piscina” (Carr. Núm. 143, Km 32.4) del Bosque Estatal de Toro Negro. Los criterios de selección morfológicos fueron la presencia de lóbulos o anfigastos que posiblemente brindan un ambiente adecuado de humedad para los ciliados y por ende sirven como refugio. En adición, las especies se seleccionaron de acuerdo a su predominancia en el bosque y forma de crecimiento y que a su vez se encontraran bajo condiciones similares de luz (bajo sombra), humedad relativa (55-60%), pH (5-5.5) y tipo de suelo. Los briófitos seleccionados incluyen a *Pteropsiella frundiformis* Spruce (Fig. 1), *Pogonatum tortile* Sw. ex Brid (Fig. 4), *Fissidens polypodioides* Hedw (Fig. 5), *Lophocolea bidentata* (L) Dumort (Fig. 2), *Pyrrhobryum spiniforme* (Hedw) Mitt (Fig. 6), *Leucomium strumosum* (Hornsch.) Mitt. (Fig. 7), *Marchantia chenopoda* L. (Fig. 3), y *Paracromastigium pachyrhizum* (Ness) Fulford, Mem (Fig. 8). La identificación de las plantas se realizó con las claves de Gradstein y Pinheiro (2003) y Gradstein *et al.* (2001; 1989).

Pteropsiella frundiformis es una hepática talosa de crecimiento rastrero, con talos de 1-3 cm de largo y 3-5 mm de ancho, posee foliolos intercalados centralmente y el talo es de margen entero o dentado, presenta agrupamiento de los

filidios (ramas) que podrían favorecer la presencia de ciliados (Fig. 1). *Lophocolea bidentata*, es una hepática foliosa pequeña de crecimiento rastrero, con foliolos súcubos de 1-2 mm de ancho, intercalados lateral o centralmente, margen entero, dentado o ciliado, posee anfigastos libres o conectados a las hojas. Este último carácter puede ser atractivo para la permanencia de comunidades de ciliados (Fig. 2).



Figura 1. *Pteropsiella frundiformis*. Talos agrupados pueden favorecer la presencia de ciliados.

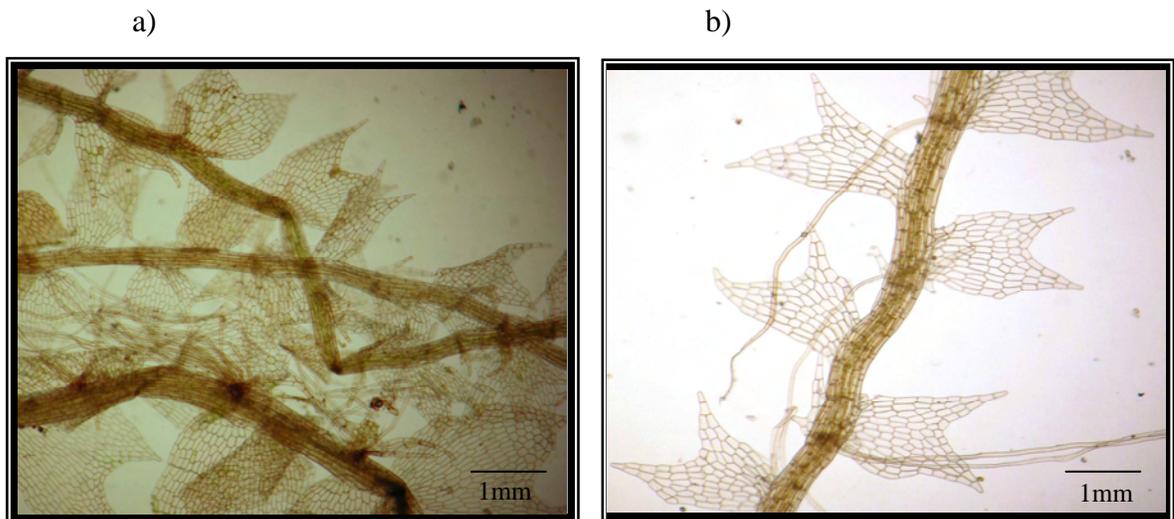


Figura 2. *Lophocolea bidentata*. Entre los foliolos y filidios se acumula agua y esto promueve la permanencia de ciliados. a) Vista general de la planta. b) Vista de un solo filidio.

Marchantia chenopoda, es una hepática talosa de crecimiento rastrero, su tamaño varía de 3-20 cm de largo y 2-3 cm de ancho, tiene la superficie dorsal del talo finamente reticulado, con poros interconectados por pequeñas cámaras de aire (Fig. 3). *Pogonatum tortile*, es un musgo de crecimiento erecto de foliolo oblongo con limbo oblongo-lanceolado y margen dentado, con lamela que se extiende sobre la lámina y la costa (Fig. 4). *Fissidens polypodioides* es un musgo erecto o decurrente con hojas de 5 o más pares, oblongo-lanceoladas y margen aserrado o crenulado. El borde dentado con una lámina vaginante puede servir como refugio para especies de ciliados u otros microorganismos (Fig. 5).



Figura 3. *Marchantia chenopoda*. El talo ancho y la forma de crecimiento rastrero puede favorecer la migración de ciliados del suelo a la planta.



Figura 4. *Pogonatum tortile*. Los foliolos envainantes forman un “saco” que alberga agua.



Figura 5. *Fissidens polyodioides*. El agrupamiento de filidios acumula agua que estimula la presencia de ciliados.

Pyrrhobryum spiniforme, es un musgo de crecimiento erecto, filidios lanceolados de 4-8 mm de largo, que tienden a agruparse lo que podría convenir para el establecimiento de comunidades de ciliados (Fig. 6). *Leucomium strumosum*, es un musgo de crecimiento rastrero con filidios densos complanados, oblogo-lanceolados, ápice acuminado y margen entero, sus filidios tienden a solaparse y pueden acumular agua y por ende promover la permanencia de ciliados (Fig. 7).

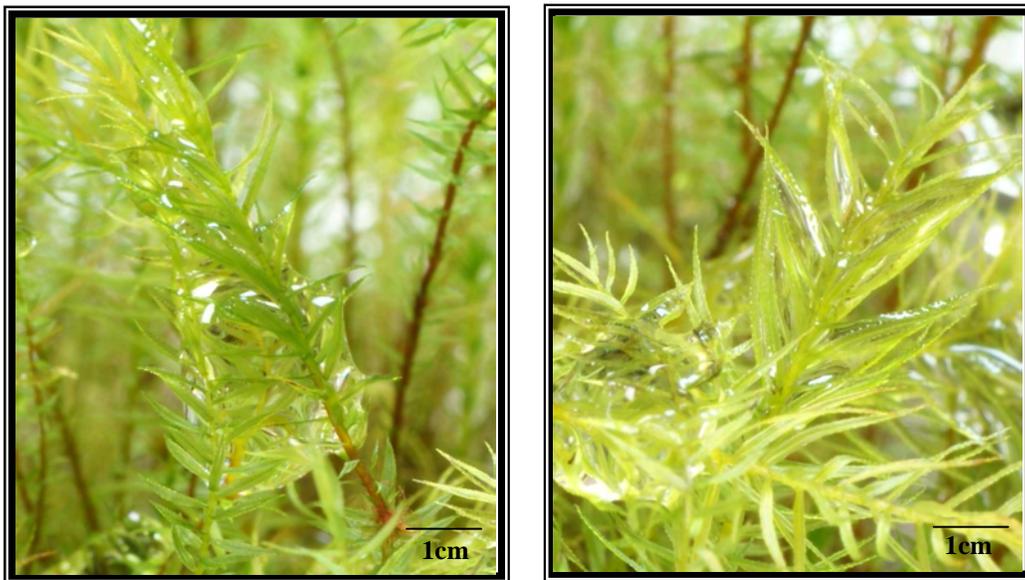


Figura 6. *Pyrrhobryum spiniforme*. Se forma una película de agua entre los foliolos y los filidios que puede mantener ciliados temporalmente.

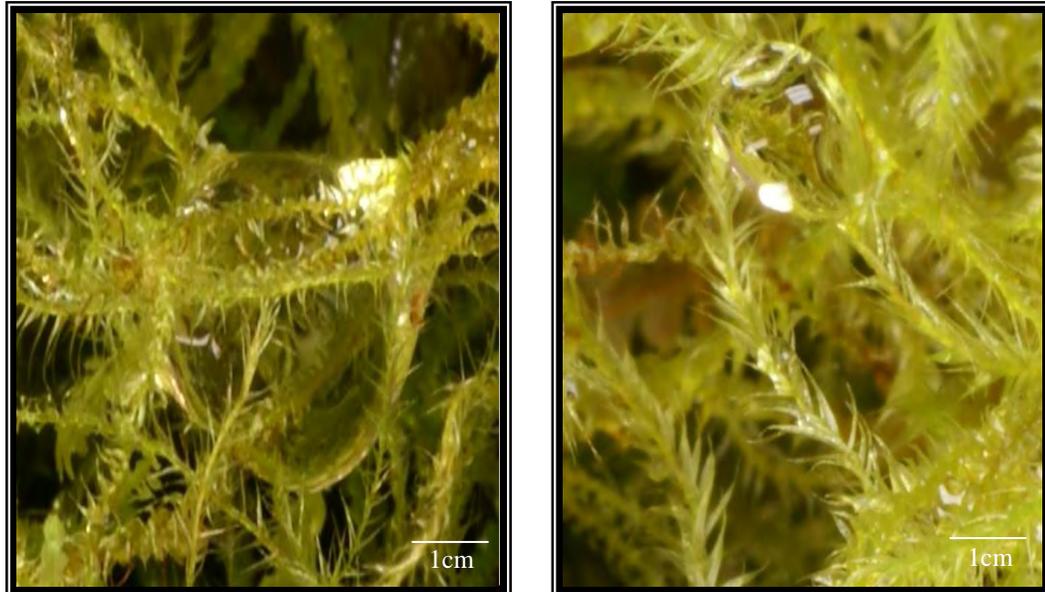


Figura 7. *Leucomium strumosum*. El crecimiento rastrero y la capacidad que posee para mantener el agua entre los foliolos y filidios puede generar un ambiente adecuado para el sostenimiento de ciliados.

Paracromastigium pachyrhizum, es una hepática foliosa muy pequeña de 1-1.5 mm de ancho. Su crecimiento rastrero formando una malla, sus filidios bífidos de base lobada y pequeños (anfigastos) ventrales pueden favorecer la presencia de ciliados (Fig. 8).



Figura 8. *Paracromastigium pachyrhizum*. Los foliolos forman una malla que acumula agua y su crecimiento rastrero puede favorecer la permanencia de ciliados.

5.3. Preparación de los microcosmos y tratamientos

Se diseñaron microcosmos naturales (Srivastava *et al.* 2004; Srivastava & Lawton 1998) para entender la relación diversidad-productividad de los ciliados y conocer su importancia dentro del ecosistema. Los microcosmos se caracterizaron por contener una combinación de las especies real a las que coexisten en el campo y aportaron datos acerca de la diversidad, abundancia, biomasa y contribución a la productividad secundaria del brio-ecosistema por parte de los ciliados.

Se recolectó suelo de las áreas de muestreo (talud de la vereda “La piscina” del Bosque Estatal de Toro Negro). Una vez en el laboratorio, con el fin mantener uniformidad de sustrato el suelo se homogenizó mezclándolo con una espátula. Se añadieron porciones de 20 g de suelo en platos plásticos de 15.2 cm y se realizó la siembra de los briófitos al azar, asignando un número a cada especie para determinar cual o cuáles conformarían cada microcosmos (tratamientos) (Fig. 9; Tabla 1).



Figura 9. Ejemplo de un microcosmos natural para establecer la relación diversidad productividad de ciliados. Microcosmo con cinco especies: *Pyrrhobryum spiniforme*, *Fissidens polypodioides*, *Pteropsiella frundiformis*, *Leucomium strumosum* y *Paracromastigium pachyrhizum*. La distribución de las especies fue al azar en cada microcosmo.

El área de cada microcosmo se distribuyó equitativamente entre las plantas, donde el microcosmo o tratamiento 1 (monocultivo) constó de un parche de 6 cm^2 de una sola especie, es decir ésta cubrió el área total. El microcosmo 3 estuvo conformado por tres especies donde cada planta ocupó 2 cm^2 en el microcosmo. El microcosmo 5 constó de cinco especies distribuidas aleatoriamente, de modo que cada una ocupó un área aproximada de 1.2 cm^2 y el microcosmo 8 constó de ocho especies distribuidas aleatoriamente donde cada una ocupó un área aproximada de 0.75 cm^2 (Fig. 9; Tabla 1).

Para eliminar el efecto del muestreo (Houston 1997), es decir la probabilidad de incluir la misma especie (muy productiva) en cada microcosmo (tratamiento), se seleccionaron las especies al azar. Por ejemplo, dos repeticiones del microcosmo 5 podían estar constituidas por ejemplares diferentes, pero siempre por cinco especies. Para controlar el efecto individual de cada especie de briófito y asegurarse que todas las especies se presentaran en monocultivo se ensamblaron como experimento aparte monocultivos con 6 réplicas, de cada una de las 8 especies de plantas (el número total de monocultivos fue 48) *Pteropsiella frundiformis*, *Pogonatum tortile*, *Fissidens polypodioides*, *Lophocolea bidentata*, *Pyrrhobryum spiniforme*, *Leucomium strumosum*, *Marchantia chenopoda*, y *Paracromastigium pachyrhizum*.

Con el fin de preservar cada microcosmo y generar un ambiente homogéneo, se introdujo cada plato en bolsas plásticas (Ziplock® o Reynolds® de 26.9 x 27.8 cm), cada una soportada por una estructura de alambre de 19 cm de largo y 4.5 cm de alto (Fig. 10).

Tabla 1. Número y composición de especies de briófitos en los microcosmos naturales (tratamientos y réplicas).

Réplicas	Tratamientos			
	1	3	5	8
1	<i>Paracromastigium pachyrhizum</i>	<i>Leucomium strumosum</i> <i>Lophocolea bidentata</i> <i>Pogonatum tortile</i>	<i>Leucomium strumosum</i> <i>Lophocolea bidentata</i> <i>Pogonatum tortile</i> <i>Pyrrhobryum spiniforme</i> <i>Paracromastigium pachyrhizum</i>	Todas las especies en cada réplica
2	<i>Pogonatum tortile</i>	<i>Leucomium strumosum</i> <i>Lophocolea bidentata</i> <i>Paracromastigium pachyrhizum</i>	<i>Fissidens polypodioides</i> <i>Lophocolea bidentata</i> <i>Pyrrhobryum spiniforme</i> <i>Pteropsiella frundiformis</i> <i>Paracromastigium pachyrhizum</i>	
3	<i>Pogonatum tortile</i>	<i>Leucomium strumosum</i> <i>Pyrrhobryum spiniforme</i> <i>Paracromastigium pachyrhizum</i>	<i>Fissidens polypodioides</i> <i>Lophocolea bidentata</i> <i>Marchantia chenopoda</i> <i>Pyrrhobryum spiniforme</i> <i>Pteropsiella frundiformis</i>	
4	<i>Paracromastigium pachyrhizum</i>	<i>Pogonatum tortile</i> <i>Pyrrhobryum spiniforme</i> <i>Paracromastigium pachyrhizum</i>	<i>Lophocolea bidentata</i> <i>Marchantia chenopoda</i> <i>Pogonatum tortile</i> <i>Pyrrhobryum spiniforme</i> <i>Pteropsiella frundiformis</i>	
5	<i>Pyrrhobryum spiniforme</i>	<i>Leucomium strumosuz</i> <i>Lophocolea bidentata</i> <i>Pogonatum tortile</i>	<i>Fissidens polypodioides</i> <i>Lophocolea bidentata</i> <i>Leucomium strumosum</i> <i>Pyrrhobryum spiniforme</i> <i>Pteropsiella frundiformis</i>	

Continuación Tabla 1.

Réplicas	Tratamientos			
	1	3	5	8
6	<i>Leucomium strumosum</i>	<i>Lophocolea bidentata</i> <i>Pyrrhobryum spiniforme</i> <i>Paracromastigium pachyrhizum</i>	<i>Fissidens polypodioides</i> <i>Lophocolea bidentata</i> <i>Pyrrhobryum spiniforme</i> <i>Pteropsiella frundiiformis</i> <i>Paracromastigium pachyrhizum</i>	Todas las especies en cada réplica
7	<i>Lophocolea bidentata</i>	<i>Pogonatum tortile</i> <i>Pyrrhobryum spiniforme</i> <i>Paracromastigium pachyrhizum</i>	<i>Lophocolea bidentata</i> <i>Marchantia chenopoda</i> <i>Pyrrhobryum spiniforme</i> <i>Pteropsiella frundiiformis</i> <i>Paracromastigium pachyrhizum</i>	
8	<i>Leucomium strumosum</i>	<i>Leucomium strumosum</i> <i>Lophocolea bidentata</i> <i>Pogonatum tortile</i>	<i>Lophocolea bidentata</i> <i>Marchantia chenopoda</i> <i>Pogonatum tortile</i> <i>Pyrrhobryum spiniforme</i> <i>Paracromastigium pachyrhizum</i>	
9	<i>Pyrrhobryum spiniforme</i>	<i>Lophocolea bidentata</i> <i>Pogonatum tortile</i> <i>Pyrrhobryum spiniforme</i>	<i>Fissidens polypodioides</i> <i>Leucomium strumosum</i> <i>Lophocolea bidentata</i> <i>Pogonatum tortile</i> <i>Pyrrhobryum spiniforme</i>	



Figura 10. Diseño de los microcosmos naturales para establecer la relación diversidad-productividad de ciliados. Con el fin de mantener un ambiente en igualdad de condiciones y proteger al briófito, cada plato plástico se introdujo en bolsas plásticas soportadas por alambre.

Los microcosmos se dejaron por un mes en proceso de aclimatación. Cada bolsa ó microcosmo se mantuvo cerrada y para mantener las plantas y la actividad de los microorganismos, estas se abrían dos veces al mes para permitir la circulación de aire, la inyección de 2 mL^{-1} de agua filtrada de río del Bosque de Toro Negro y finalmente para la colección de 2 mL^{-1} de muestra.

Los microcosmos (tratamientos) se distribuyeron en nueve bloques (repeticiones), cada uno conformado por cuatro microcosmos (tratamientos) en un arreglo al azar (el número total de muestras fue de 36) (Fig. 11).



Figura 11. Distribución de los microcosmos naturales en bloques completamente al azar. Un total de 9 bloques, cada uno conformado por cuatro tratamientos (microcosmos) de 1, 3, 5 y 8 especies de briófitos.

5.4. Colección de ciliados

Durante ocho meses se realizaron muestreos mensuales, removiendo 2 mL^{-1} del agua en suspensión de cada microcosmo. Se usó 1 mL^{-1} de la muestra para realizar observaciones “in vivo” y luego se depositó el total de la muestra (2 mL^{-1}) en vasos de centrifuga.

Posteriormente, se fijaron los 2.0 mL^{-1} de la muestra en 8.0 mL^{-1} de fijador Bouin's (7.4 mL^{-1} agua destilada, 0.1 mL^{-1} de ácido acético glacial, 0.5 mL^{-1} Bouin's concentrado), por un mínimo de 48 h. Luego, se tiñeron las muestras según el protocolo edáfico de tinción cuantitativa con protargol (EQPS por sus siglas en

inglés) Acosta-Mercado y Lynn (2003). La identificación y cuantificación del número de morfoespecies de ciliados se realizó mediante un microscopio Olympus BH2-RFCA y se empleó la clave de Lee *et al.* (2000) y Paterson (2003).

Al tercer mes de muestreo se realizó un análisis preliminar del total de los datos “in vivo” (tres meses) y teñidos (dos meses). Se observó que la riqueza de ciliados decreció considerablemente y se produjo un enquistamiento de las especies debido probablemente a la disminución de la biomasa bacteriana asociada al suelo de los microcosmos. Por esta razón, se colectó humus de las zonas de muestreo en el Bosque Estatal de Toro Negro, añadiendo 20 g a cada microcosmo. Para evitar la presencia o inoculación de nuevos organismos (ciliados) del humus a los microcosmos, se depositaron 100 g de humus en platos Petri y se irradiaron en un microondas tres veces por un minuto (Wang *et al.* 2003).

Para tener un mayor control sobre los posibles cambios que se presentaran en cuanto a la riqueza de especies de ciliados, se realizaron quincenalmente observaciones “in vivo” de 1 mL^{-1} del agua en suspensión en los microcosmos.

5.5. Determinación de la humedad relativa de los microcosmos

En un experimento aparte se ensamblaron monocultivos de cada una de las ocho especies de briófitos (tres réplicas) (Fig. 12). La masa de cada microcosmo fue de 80 g entre suelo y planta. Tres semanas después de aclimatados al ambiente del laboratorio, se introdujeron en un horno a 100°C por 24 horas para obtener el peso seco de las muestras. La humedad relativa de los microcosmos se obtuvo por la fórmula $\Theta\% = \frac{\text{BFg} - \text{BSg}}{\text{BFg}} (100)$. Donde, $\Theta\%$ es la humedad relativa, BFg es el peso fresco del briófito y BS es el peso seco del briófito.



Figura 12. Monocultivos de las ocho especies de briófitos para determinar la humedad relativa y la tasa de crecimiento.

Posteriormente se determinó el peso real de los microcosmos (PM) mediante la fórmula $PM = (\Theta\%BFg \times 100) / (100 + \Theta\%BSg)$. Donde $\Theta\%BFg$ $\Theta\%BS$ son el promedio del peso fresco y peso seco de las ocho especies de briófito repectivamente. Este dato se usó para establecer el valor correspondiente a la extrapolación de la abundancia (ES), a su vez necesario para obtener el valor de productividad secundaria de los ciliados (ver secc. 5.7).

5.6. Determinación de la tasa promedio de crecimiento de ciliados

Los monocultivos ensamblados para establecer la humedad relativa de los microcosmos, fueron también usados para calcular la tasa promedio de crecimiento (r) de los ciliados. Dicha tasa fue estimada solo para las especies de ciliados más comunes. Se extrajo 2 mL^{-1} de agua en suspensión de cada microcosmo y se realizaron conteos “in vivo” durante siete días. La tasa promedio de crecimiento de

los ciliados fue calculada con la ecuación de Gilron y Lynn (1989): $r=1/2 \log e$ (Nt/No) ; donde, No es la abundancia al día 2 y Nt es la abundancia al día 4, ya que con estos días se registró la mayor la tasa de crecimiento.

5.7. Determinación de la productividad secundaria relativa

Los estimados de biomasa se basan en los estudios de producción de carbono estándar en sistemas marinos desarrollados por Putt y Stoecker (1989), quienes encontraron que $1 \mu\text{m}^3$ de protoplasma celular contenía 0.14 pg C. Por lo tanto, la biomasa se puede estimar empleando éste valor de conversión y la medida de biovolumen (Bv). Este es dado en base a medidas geométricas (largo, ancho y profundidad) y se utilizaron los datos estandarizados de Acosta-Mercado (2003).

Se determinó para cada morfoespecie de ciliado la extrapolación de la abundancia (ES) mediante la fórmula $ES= S(FC)$. Dónde S es la abundancia de la morfoespecie y FC es el factor de corrección; éste a su vez estableció usando la fórmula $FC= (S/2\text{mL})x(2\text{mL}/\text{PM})$. Dónde 2mL corresponden a la cantidad de muestra y PM es el peso real de los microcosmos.

El biovolúmen total (V_t) se determinó usando la fórmula $V_t=ESxB_v$. Dónde ES es la extrapolación de la abundancia y B_v es el biovolúmen. La biomasa total (B_t) se estimó multiplicando el biovolúmen total de cada morfoespecie por 0.14 pg C ($B_t=V_t \times 0.14$). La productividad mensual (P_m) por especie se determinó tomando en cuenta la biomasa total de cada especie y la tasa promedio de crecimiento poblacional (r_m) ($P_m = B_t \times r_m$). Seguidamente se estimó la productividad mensual total: $P_{mt} = \sum P_m \times d_{SA}$; donde, $\sum P_m$ es la sumatoria de la productividad mensual de todas las especies de ciliados y d_{SA} es el número de días

que sobrepasan la saturación de agua. En el caso de este experimento en laboratorio el d_{SA} fue de 30 días (en campo éste no es un escenario típico), ya que los microcosmos se encuentran permanentemente húmedos.

Finalmente para obtener la productividad relativa anual se utilizó la fórmula $P_a = P_m \times 12$ meses; donde, P_m es el promedio de la productividad mensual correspondientes a los 8 meses de muestreo.

5.7.1. Extrapolación a un ambiente natural de la contribución de ciliados a la productividad secundaria relativa

Con los datos de biomasa total (B_t) y tasa promedio de crecimiento poblacional (r_m) hallados en este experimento, se hizo un estimado de la productividad secundaria de ciliados en condiciones naturales. Para establecer los días que sobrepasan la saturación de agua (d_{SA}) al mes, se usaron los registros de precipitación diaria del Bosque Estatal de Toro Negro, desde septiembre del 2006 hasta abril del 2007 (datos facilitados por la “National Climatic Data Center” (NCDC) y “National Oceanic and Atmospheric Administration” (NOAA) de los Estados Unidos).

5.8. Diseño experimental

Los microcosmos se acomodaron en un diseño en bloque completamente al azar (DBCA). Cada bloque estuvo conformado por cuatro tratamientos (microcosmos) en combinaciones al azar de 1, 3, 5 y 8 especies (Fig. 13). De aquí en adelante cada vez que se haga referencia a un tratamiento se denominará como microcosmo 1,3,5 ó 8.

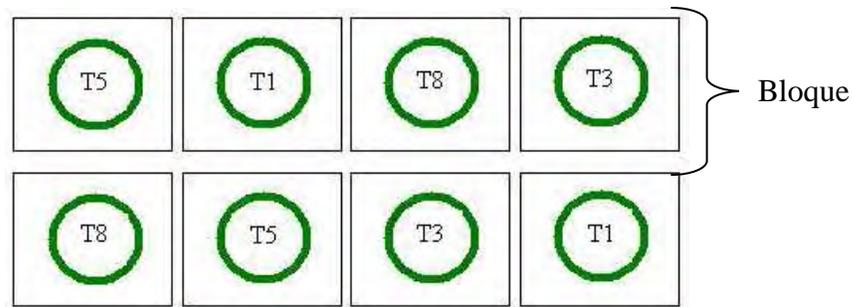


Figura 13. Ubicación de los microcosmos en un diseño en bloques completamente aleatorizados. Los números indican la cantidad de especies que conformaron cada microcosmo o tratamiento (T).

Para determinar si existen diferencias significativas en riqueza, abundancia y productividad secundaria de ciliados entre las especies de briófitos se realizó un ANOVA de medidas repetidas. La hipótesis nula fue que el aumento en la diversidad de briófitos no tendría efecto en la productividad secundaria de ciliados. Para determinar el efecto que tiene el aumento en la diversidad de plantas (complementariedad de nichos) en la productividad secundaria de ciliados se realizó un análisis de varianza con contrastes (Tukey-Kramer). Finalmente todos los análisis estadísticos se realizaron con los paquetes de SAS 9.1. y Excel 2003. El Error Tipo I (α) se fijó a 0.05.

6. RESULTADOS

6.1. Riqueza de ciliados

Se registró un total de 77 morfoespecies de ciliados distribuidos en siete clases: Colpodea, Oligohymenophorea, Spirotrichea, Litostomatea, Nassophorea, Prostomatea y Phyllopharyngea. En general, la clase más diversa fue la Colpodea, seguida por Oligohymenophorea, Litostomatea, Spirotrichea y Nassophorea. Las clases Prostomatea y Phyllopharyngea representan grupos menos frecuentes (Fig. 14; Tabla 2).

La clase Colpodea constó de 30 morfoespecies dominada por *Colpoda steinii*, *C. cucullus*, y *C. maupassi*. La clase Oligohymenophorea, con 14 especies, estuvo principalmente representada por *Tetrahymena* sp. y scuticociliados. En la clase Litostomatea se registraron los géneros *Amphilemptus* sp. y *Lagynophrya* sp. De otra parte en la clase Spirotrichea, que estuvo conformada por 7 especies, se encontró el genero *Strombidium* sp. que hasta el momento solo se había reportado para medios marinos. Finalmente, la clase Phyllopharyngea se presentó con una especie *Trithigmostoma cucullus* (Fig. 14; Tabla 2).

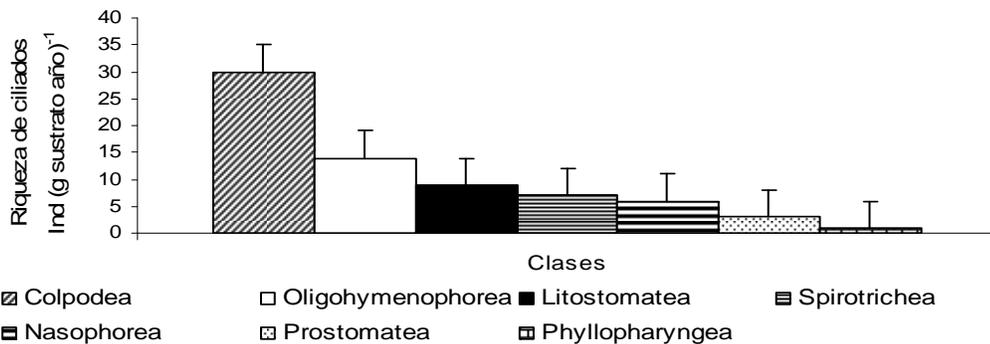


Figura 14. Clases dominantes de ciliados. La clase más diversa fue la Colpodea, seguida de Oligohymenophorea y Litostomatea. Las barras representan el error estándar.

Tabla 2. Composición de especies de ciliados por clases. La clase más diversa fue la Colpodea (30 morfoespecies), seguida de la Oligohymenophorea (14 morfoespecies). Los números indican organismos por identificar.

Colpodea	Oligohymenophorea	Litostomatea	Misceláneos
<i>Colpoda cucullus</i>	<i>Tetrahymena</i> sp.	<i>Amphileptus</i> sp.	17
<i>Colpoda maupassi</i>	Scuticocilado 38	<i>Lagynophrya</i> sp.	33
<i>Colpoda steinii</i>	Scuticocilado 52	3	44
<i>Grossglockneria</i> sp.	Scuticociliado 43	5	45
<i>Speudoplatyophrya nana</i>	3	6	49
<i>Bryophryida</i> sp.	4	7	51
<i>Dragescozoon terricola</i>	8	9	56
<i>Platyophrydes</i> sp.	10	34	
Colpoda 1	14	55	
Colpoda 2	42	Nasophorea	
Colpoda 15	47	Drepanomona 18	
Colpoda 25	48	Drepanomona 36	
Colpoda 28	57	<i>Furgasonia</i> sp.	
Colpoda 29	58	<i>Parafurgasonia</i> sp.	
Colpoda 50	Spirotrichea	2	
Colpoda 53	<i>Aspidisca</i> sp.	16	
Colpoda 54	<i>Strombidium</i> sp.	Prostomatea	
Colpoda 59	<i>Euplotes</i> sp.	7	
Colpoda 60	<i>Gonostomum strenua</i>	6	
Colpoda 61	<i>Metopus</i> sp.	9	
Colpoda 62	<i>Halteria</i> sp.	Phyllopharyngea	
Colpoda 63	<i>Urostyla</i> sp.	<i>Trithigmostoma cucullus</i>	
Colpoda 64			
Colpoda 65			
Colpoda 92			
Colpoda 93			
Colpoda 94			
Colpoda 95			
Colpoda 97			
Colpoda 98			

En cada microcosmo los géneros dominantes fueron similares en cada muestreo (Tabla 3). En general, las especies más dominantes fueron *Colpoda steinii*, seguida de *C. maupassi* y *Tetrahymena* sp.

Tabla 3. Variación temporal de la dominancia de géneros de ciliados por microcosmos. *Colpoda steinii* fue la especie más dominante en todos los microcosmos, seguida de *C. maupassi* y *Tetrahymena* sp.

† Microcosmo	Morfoespecie	Tiempo de muestreo							
		1	2	3	4	5	6	7	8
1	Clase Colpodea								
	<i>Colpoda steinii</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
	" <i>Colpoda_24</i> "		+	+	+	+			+
	<i>Colpoda cocculus</i>		+	+	+				
	<i>Colpoda maupassi</i>	+	+		+		+		
	Clase Oligohymenophorea								
	<i>Tetrahymena</i> sp.	+			+	+	+	+	+
	Clase Spirotrichea								
	<i>Euplotes</i> sp.		+	+		+			+
	<i>Halteria</i> sp.							+	
	<i>Urostyla</i> sp.			+					
	Clase Nassophorea								
	<i>Drepanomona</i> sp.	+		+			+	+	
	Clase Litostomatea								
	<i>Amphileptus</i> sp.							+	+
3	Clase Colpodea								
	<i>Colpoda steinii</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Colpoda maupassi</i>			+	+	+	+		
	<i>Colpoda cocculus</i>		+	+	+				
	" <i>Colpoda_24</i> "			+					
	Clase Spirotrichea								
	<i>Euplotes</i> sp.		+			+	+	+	+
	<i>Halteria</i> sp.	+	+		+				
	<i>Urostyla</i> sp.			+					
	Clase Oligohymenophorea								
	<i>Tetrahymena</i> sp.	+		+	+	+	+	+	
	Clase Nassophorea								
	<i>Drepanomona</i> sp.	+		+	+				+
	Clase Litostomatea								
	<i>Amphileptus</i> sp.								

Continuación Tabla 3.

† Microcosmo	Morfoespecie	Tiempo de muestreo							
		1	2	3	4	5	6	7	8
5	Clase Colpodea								
	<i>Colpoda steinii</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Colpoda maupassi</i>	+	+				+	+	+
	<i>Colpoda cocculus</i>	+				+	+	+	
	" <i>Colpoda_24</i> "			+					
	Clase Spirotrichea								
	<i>Euplotes</i> sp.	+		+	+		+	+	+
	<i>Halteria</i> sp.								
	<i>Urostyla</i> sp.								
	Clase Oligohymenophorea								
	<i>Tetrahymena</i> sp.	+	+	+		+		+	+
	Clase Nassophorea								
	<i>Drepanomona</i> sp.	+			+		+	+	
	Clase Litostomatea								
<i>Amphileptus</i> sp.									
8	Clase Colpodea								
	<i>Colpoda steinii</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Colpoda maupassi</i>	+	+	+	+	+		+	+
	<i>Colpoda_24</i>			+			+		
	<i>Colpoda cocculus</i>								
	Clase Oligohymenophorea								
	<i>Tetrahymena</i> sp.	+	+		+	+	+	+	+
	Clase Spirotrichea								
	<i>Urostyla</i> sp.			+					
	<i>Euplotes</i> sp.			+	+	+			+
	<i>Halteria</i> sp.								+
	Clase Nassophorea								
	<i>Drepanomona</i> sp.								
	Clase Litostomatea								
<i>Amphileptus</i> sp.									

† Los números 1, 3, 5 y 8 representan el número de especies de briófitos que conforman cada microcosmo.

En términos generales, casi todos los microcosmos en el tercer mes de muestreo presentaron la mayor riqueza, donde el microcosmo uno tuvo la mayor composición de especies en promedio (7 morfoespecies) con *Colpoda maupassi*, *Gonostomum strenua* y *Euplotes* sp., entre otros. Seguido estuvo el microcosmo

cinco con 6 morfoespecies y ejemplares como *Grossglockneria* sp. y *C. steinii* entre otros.

De acuerdo a los efectos fijos (diversidad de briófitos y tiempo) del análisis de varianza de medidas repetidas (Tabla 4), hubo interacción entre la riqueza de ciliados y la diversidad de briófitos en el tiempo ($p < 0.01$) en el cuarto mes de muestreo ($p < 0.01$) (Apedice 1, Tabla A). Con la prueba de Tukey-Kramer ($p < 0.05$) se detectó que fueron diferentes los microcosmos con una y ocho especies de briófitos (Fig. 15; Apéndice 1, Tabla B).

Tabla 4. Análisis de varianza de medidas repetidas. Test tipo 3 de efectos fijos.

Efecto	Riqueza	Abundancia	Productividad
Briofito	0.3464	0.0570	0.0109
Tiempo	<0.0001[†]	<0.0001	<0.0001
Tiempo*Briofito	0.0008	0.0001	0.0087

[†]Se resaltan en negrilla las diferencias significativas ($p > 0.05$)

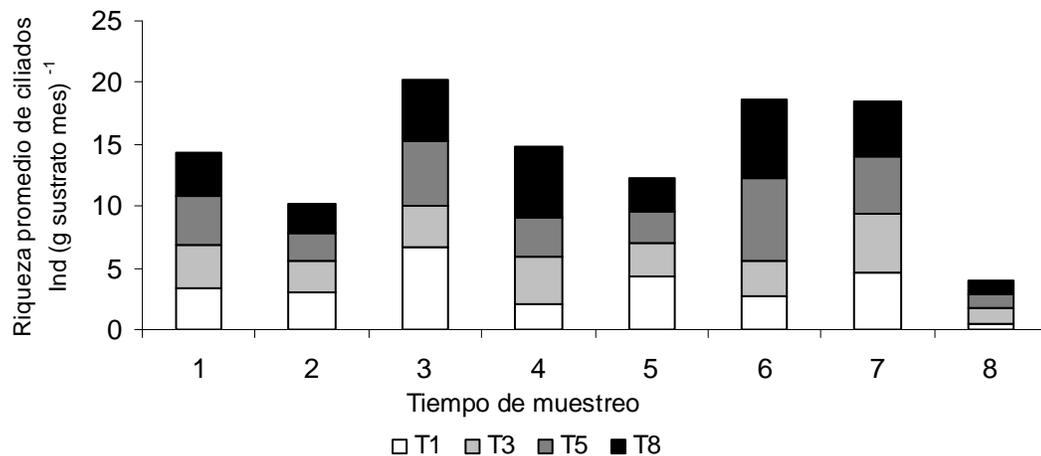


Figura 15. Variación temporal de la riqueza promedio de ciliados $\text{Ind (g sustrato mes)}^{-1}$ en cada microcosmo. Hay diferencias entre los microcosmos con una y ocho especies de briófitos en el cuarto mes ($p < 0.01$). Los números 1-8 corresponden a los meses de muestreo. Las letras T1, T3, T5 y T8 representan los microcosmos con 1, 3, 5 y 8 especies de briófitos.

Aunque no hubo diferencias significativas en la riqueza de ciliados entre los microcosmos, la mayor variación en riqueza Ind (g sustrato año)⁻¹ se presentó en el microcosmos cinco, seguido del uno, del ocho y finalmente el tres (Tabla 5). Así mismo, al graficar los datos y omitiendo el microcosmo con tres especies de briófitos se observa que la riqueza tiende a un modelo lineal positivo (Fig. 16).

Tabla 5. Medidas de resumen para la riqueza promedio Ind (g sustrato año)⁻¹ de ciliados en cada microcosmos. El menor coeficiente de variación se presentó en el microcosmo 3. La mayor riqueza numéricamente, la presentó el microcosmo 8.

†Microcosmo	Med.	Mín.	Máx.	CV
5	3.70	0	26	99
1	3.37	0	22	86
8	3.90	0	20	78
3	3.11	0	8	55

† Los números 1, 3, 5 y 8 representan el número de especies de cada microcosmo; Med.: mediana; Mín.: Valor mínimo; Máx.: Valor máximo; CV: Coeficiente de variación.

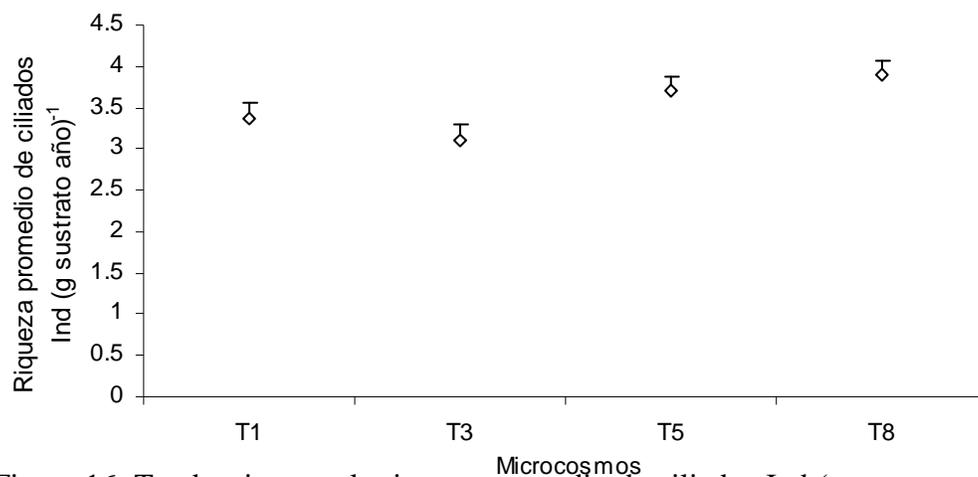


Figura 16. Tendencia entre la riqueza promedio de ciliados Ind (g sustrato año)⁻¹ y la diversidad vegetal. Las letras T1, T3, T5 y T8 representan los microcosmos con 1, 3, 5 y 8 especies de briófitos. Las barras indican el error estándar.

Dado que las clases Colpodea y Oligohymenophorea corresponden a las más dominantes en todos los microcosmos, las pruebas estadísticas se analizaron por separado, únicamente para estas clases. Para la clase Colpodea, en los efectos fijos del análisis de varianza (Tabla 6) solo se presentó un efecto del tiempo sobre la riqueza de los colpodidos. Este efecto se observó en el segundo mes de muestreo ($p < 0.01$) (Apéndice 2, Tabla A). Aunque, la comparación de medianas con Tukey-Kramer ($p < 0.05$) no reveló diferencia en la riqueza de los colpodidos entre los microcosmos (Apéndice 2, Tabla B), el que presentó la mayor variación en riqueza fue el cinco, seguida del uno, del ocho y por último del tres (Tabla 7).

Tabla 6. Análisis de varianza de medidas repetidas para la clase Colpodea. Test tipo 3 de efectos fijos.

Efecto	Riqueza	Abundancia	Productividad
Briófito	0.7255	0.6063	0.4744
Tiempo	<0.0001[†]	<0.0001	<0.0001
Tiempo*Briófito	0.1126	0.4203	0.0326

[†]Se resaltan en negrilla las diferencias significativas ($p < 0.05$)

Tabla 7. Medidas de resumen para la riqueza de la clase Colpodea Ind ($\text{g sustrato año}^{-1}$) en cada microcosmo. El menor coeficiente de variación se presentó en el microcosmo 3.

†Microcosmo	Med.	DS	Mín.	Máx.	CV
5	1.76	2.56	0	21	145
1	1.43	1.11	0	8	77
8	1.58	1.14	0	5	72
3	1.43	0.99	0	5	69

[†] Los números 1, 3, 5 y 8 representan el número de especies de cada microcosmo; DS: desviación estándar; Med.: mediana; Mín.: Valor mínimo; Máx.: Valor máximo; CV: Coeficiente de variación.

Para la clase Oligohymenophorea (Tabla 8), se presentó interacción entre el tiempo y la diversidad de briófitos sobre la riqueza de los oligohimenoforos ($p < 0.01$) y hubo un efecto del tiempo sobre la riqueza de oligohimenoforos en el sexto mes, con la prueba de Tukey-Kramer ($p < 0.05$) se detectó diferencias en los microcosmos con una y ocho especies de briófitos (Fig. 17; Apéndice 3, Tabla A). En general, la comparación de medianas con Tukey-Kramer ($p > 0.05$) no reveló diferencia en la riqueza de los oligohimenoforos entre los microcosmos (Apéndice 3, Tabla B); en términos de variación, el microcosmo que presentó el mayor coeficiente en riqueza fue el uno, seguido del ocho, del cinco y por último del tres (Tabla 9).

Tabla 8. Análisis de varianza de medidas repetidas para la clase Oligohymenophorea. Test tipo 3 de efectos fijos.

Efecto	Riqueza	Abundancia	Productividad
Briófito	0.4729	0.6889	0.6601
Tiempo	<0.001[†]	0.0014	<0.001
Tiempo*Briófito	0.0035	0.0019	0.0039

[†]Se resaltan en negrilla las diferencias significativas ($p < 0.05$)

Tabla 9. Medidas de resumen para la riqueza de la clase Oligohymenophorea Ind ($\text{g sustrato año}^{-1}$) en cada microcosmo. El menor coeficiente de variación se presentó en el microcosmo 3 y 5.

[†] Microcosmo	Med.	Mín.	Máx.	CV
1	0.3	0	5	204
8	0.2	0	2	183
5	0.4	0	3	142
3	0.3	0	1	142

[†] Los números 1, 3, 5 y 8 representan el número de especies de cada microcosmo; Med.: mediana; Mín.: Valor mínimo; Máx.: Valor máximo; CV: Coeficiente de variación.

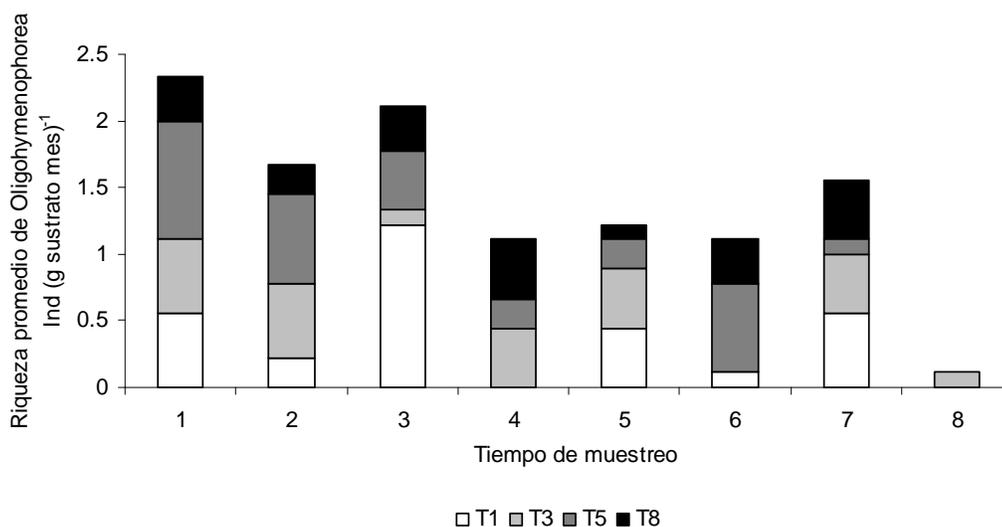


Figura. 17. Variación temporal de la riqueza promedio de la clase Oligohymenophorea Ind (g sustrato mes)⁻¹ en cada microcosmo. Hay diferencia en los microcosmos con una y ocho especies de briófitos en el sexto mes ($p < 0.001$). Las letras T1, T3, T5 y T8 representan los microcosmos con 1, 3, 5 y 8 especies de briófitos; los números del 1-8 indican los meses de muestreo.

Finalmente, en los monocultivos de cada especie de briófito (Tabla 10) en los efectos fijos (especie de briófito y tiempo) del análisis de varianza, únicamente se presentó un efecto del tiempo sobre la riqueza de ciliados ($p < 0.01$) en el sexto mes (Apéndice 4, Tabla A).

Mediante la comparación de medianas con Tukey-Kramer ($p > 0.05$), no se detectaron diferencias en la riqueza de ciliados entre cada una de las especies de briófitos estudiadas (Apéndice 4, Tabla B). Aunque no hubo diferencias significativas, la mayor riqueza de ciliados numéricamente se presentó en *Pogonatum tortile*, seguida de *Paracromastigium pachyrhizum* y *Leucomomium strumosum*. Mientras que la mayor variación de riqueza la presentó *Lophocolea bidentata* (CV= 85.64) seguida de *Leucomomium strumosum* y *Paracromastigium*

pachyrhizum y la menor variación la presentó *Pteropsiella frundiformis* (CV= 62.08).

Tabla 10. Análisis de varianza de medidas repetidas para los monocultivos de briófitos. Test tipo 3 de efectos fijos.

Efecto	Riqueza	Abundancia	Productividad
Especie de briófito	0.3904	0.1774	0.6289
Tiempo	<0.0001[†]	<0.0001	<0.0001
Tiempo*Especie de briófito	0.1982	0.1890	0.9990

†Se resaltan en negrilla las diferencias significativas (p<0.05)

6.2. Abundancia de ciliados

Al observar la abundancia promedio de los ciliados por clases en cada microcosmo durante el estudio, la clase Colpodea fue la más abundante en todos los microcosmos. Su mayor abundancia fue en el microcosmo tres con 388 Ind (g sustrato año)⁻¹ y la mínima en el microcosmo cinco con 193 Ind (g sustrato año)⁻¹. Las demás clases presentaron abundancias distintas pero considerablemente más bajas en todos los microcosmos (Figura 18; Tabla 11).

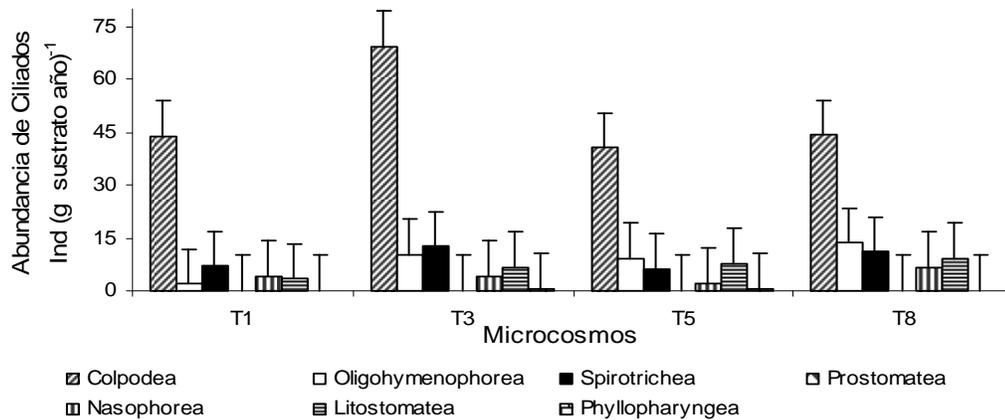


Figura 18. Abundancia promedio de ciliados por Ind (g sustrato año)⁻¹ por clase en cada microcosmo. Las clases Colpodea y la Oligohymenophorea fueron en promedio las más abundantes en todos los microcosmos. Las letras T1, T3, T5 y T8 representan los microcosmos con 1, 3, 5 y 8 especies de briófitos; las barras representan el error estándar.

Tabla 11. Medidas de resumen para la abundancia promedio de ciliados Ind (g sustrato año)⁻¹, por clase en cada microcosmo. La clase Colpodea fue la más abundante en todos los microcosmos, seguida por la clase Spirotrichea para los microcosmos uno y tres y por la clase Oligohymenophorea en los microcosmos cinco y ocho.

†Microcosmo	Clase	Ŷ	Mín.	Máx	CV
1	Colpodea	43.815	6	261	200
	Spirotrichea	6.914	0	40	194
	Nassophorea	4.160	0	13	99
	Litostomatea	3.445	0	10	99
	Oligohymenophorea	1.875	0	6	125
	Phyllopharyngea	0.125	0	1	282
	Prostomatea	0	0	0	0
3	Colpodea	69.447	4.5	388	187
	Spirotrichea	12.566	0	73	198
	Oligohymenophorea	10.145	0	63	214
	Litostomatea	6.770	0	37	187
	Nassophorea	4.148	0	22	188
	Phyllopharyngea	0.5	0	3	213
	Prostomatea	0	0	0	0
5	Colpodea	31.174	0	193	212
	Oligohymenophorea	10.012	0	63	217
	Litostomatea	6.625	0	31	155
	Spirotrichea	4.7	0	21	145
	Nassophorea	2.791	0	10	163
	Phyllopharyngea	1.25	0	6	175
	Prostomatea	0.687	0	3.5	177
8	Colpodea	41.213	0	131	112
	Oligohymenophorea	14.214	0	73	186
	Spirotrichea	10.460	2	40	132
	Litostomatea	9.321	0	47	181
	Nassophorea	6.166	0	30	182
	Prostomatea	0.285	0	1	170
	Phyllopharyngea	0	0	0	0

† Los números 1, 3, 5 y 8 representan el número de especies de briófitos de cada microcosmos; Ŷ= promedio; Mín= valor mínimo= Máx= valor máximo= CV= coeficiente de variación.

Al observar la abundancia de clases de ciliados por cada mes de muestreo, en general, la clase Colpodea fue la más abundante en los microcosmos. Su

dominancia disminuyó en los últimos muestreos del estudio (meses 5, 6 y 7) y su abundancia máxima fue en el microcosmo tres en el tercer muestreo, con 388 Ind (g sustrato mes)⁻¹, mientras que la mínima se presentó en el microcosmo cinco en el octavo muestreo con 3 Ind (g sustrato mes)⁻¹. Las clases Prostomatea y Phyllopharyngea representan grupos poco frecuentes y sólo se observaron cuatro individuos. La primera clase se reportó al principio del estudio (primer y segundo muestreo) en los microcosmos cinco y ocho, mientras que la segunda se registró a mitad del estudio (sexto muestreo) para el microcosmo cinco y se registró nuevamente al final del estudio (séptimo muestreo) en los microcosmos uno, cinco y tres (Fig. 19).

En el tercer mes de muestreo luego de la adición de materia orgánica, presumiblemente se produjo un desenquistamiento considerable de los ciliados o un aumento en su tasa de reproducción, por lo cual en este mes todas las clases de ciliados presentaron la mayor abundancia en promedio en todos los microcosmos (Fig. 19). En este muestreo el microcosmo tres fue el de mayor abundancia, representado por la clase Colpodea [388 Ind (g sustrato mes)⁻¹], Oligohymenophorea [62 Ind (g sustrato mes)⁻¹], Spirotrichea [73 Ind (g sustrato mes)⁻¹], Nasophorea [22 Ind (g sustrato mes)⁻¹], Litostomatea [37 Ind (g sustrato mes)⁻¹] y Phyllopharyngea [3 Ind (g sustrato mes)⁻¹]. Mientras, en el microcosmo uno se presentaron las clases Colpodea [161 Ind (g sustrato mes)⁻¹] y Spirotrichea [40 Ind (g sustrato mes)⁻¹] únicamente.

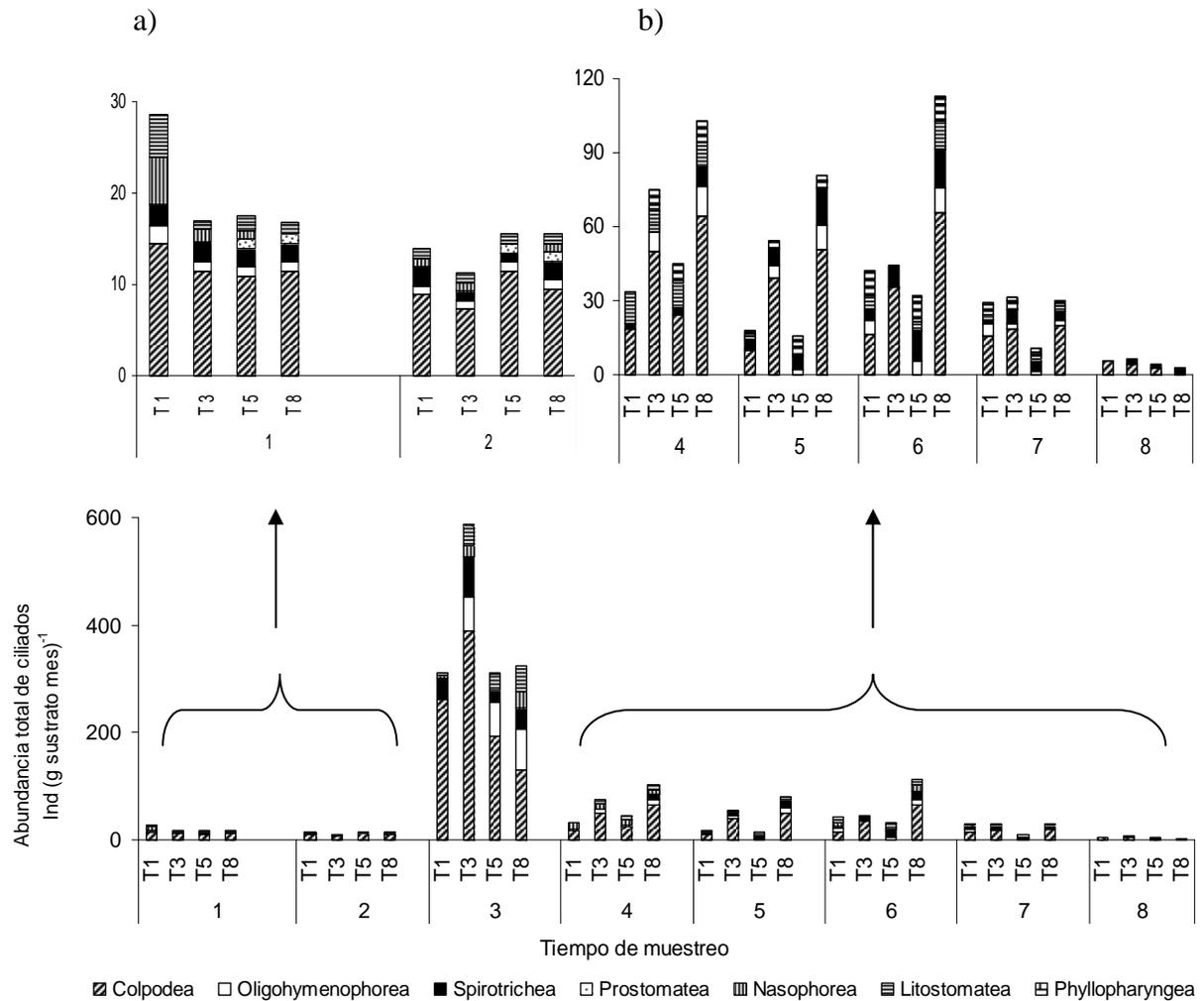


Figura 19. Variación temporal de la abundancia total de ciliados Ind (g sustrato mes)⁻¹ en cada microcosmo por mes de muestreo. a) Ampliación de los dos primeros muestreos, donde la clase Prostomatea solo se presentó en los microcosmos 8 y 5 b) Ampliación apartir del cuarto muestreo, la clase Phyllopharyngea se presentó en el sexto muestreo en el microcosmos 5 y volvió a encontrarse en el séptimo muestreo en los microcosmos 1, 5 y 3. Las letras T1, T3, T5 y T8 representan los microcosmos con 1, 3, 5 y 8 especies de briófitos.

De acuerdo a los efectos fijos del análisis de varianza (Tabla 4) se presentó un efecto del tiempo sobre la abundancia de ciliados ($p < 0.01$) y hubo una interacción entre la diversidad de briófitos y el tiempo sobre la abundancia de

ciliados ($p < 0.01$), en el cuarto mes de muestreo (Fig. 20; Apéndice 5, Tabla A). Al analizar los datos con Tukey-Kramer ($P < 0.05$) se detectaron diferencias en la abundancia de ciliados entre los microcosmos con una y ocho especies de briófitos, donde la mayor abundancia se presentó en el microcosmo ocho y la menor en el microcosmo uno (Apéndice 5, Tabla B).

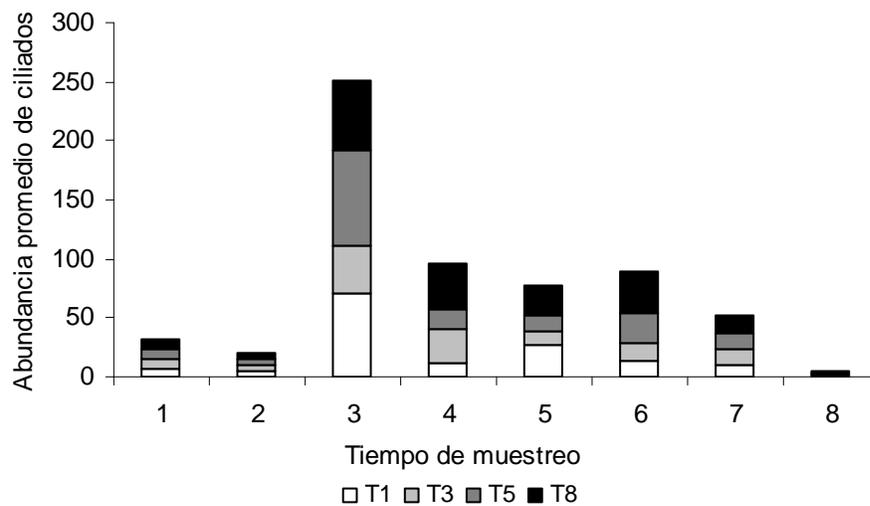


Figura 20. Variación temporal de la abundancia promedio de ciliados Ind (g sustrato mes)⁻¹ entre los microcosmos. La abundancia de ciliados en los microcosmos fue diferente ($p < 0.01$) en el cuarto mes entre el tratamiento con una y ocho especies de briófitos. Las letras T1, T2, T3 y T8 representan los microcosmos con 1, 3, 5 y 8 especies de briófitos; los números del 1-8 indican el tiempo de muestreo.

Aunque no hubo diferencias significativas ($p > 0.05$) entre los microcosmos (Apéndice 5, Tabla C), en términos generales el microcosmo ocho presentó el menor coeficiente de variación, seguido por el microcosmo cinco (mayor coeficiente de variación), del uno y finalmente del microcosmo tres. Así mismo, al graficar estos datos se observa que la abundancia de los ciliados en los

microcosmos tiende a un modelo lineal positivo cuando la diversidad de briófitos es de cinco u ocho (Tabla 12; Fig. 21).

Tabla 12. Medidas de resumen para la abundancia promedio Ind (g sustrato año)⁻¹ de ciliados en cada microcosmos. El menor coeficiente de variación y la mayor abundancia se presentó en el microcosmos 8.

†Microcosmo	Med.	Mín.	Máx.	CV
8	23	0	212	142
5	20	0	417	261
1	18	0	205	160
3	15	1	196	165

† Los números 1, 3, 5 y 8 representan el número de especies de cada microcosmos; Med: mediana; Mín.: Valor mínimo; Máx.: Valor máximo; CV: Coeficiente de variación.

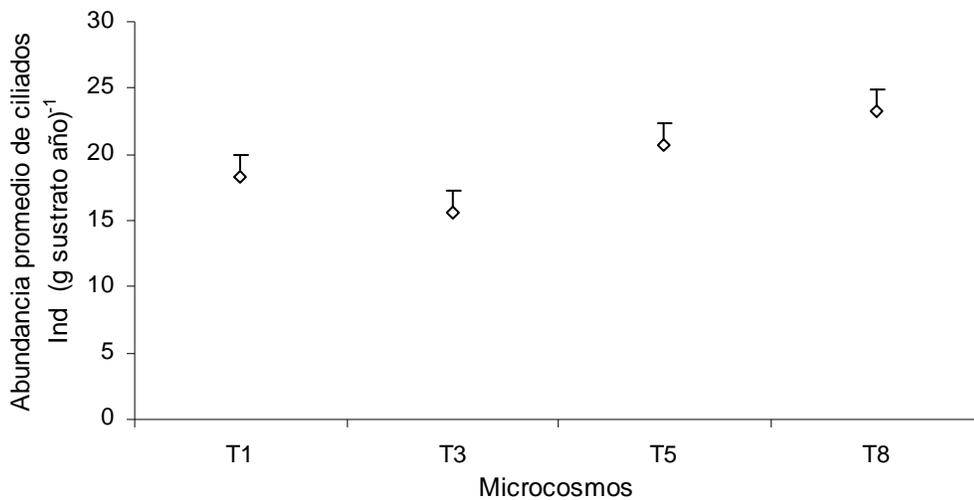


Figura 21. Tendencia entre la abundancia promedio de ciliados Ind (g sustrato año)⁻¹ y la diversidad vegetal. El menor coeficiente de variación se presentó en el microcosmos ocho. Las letras T1, T2, T3 y T8 representan los microcosmos con 1, 3, 5 y 8 especies de briófitos; las barras representan el error estándar.

Al analizar las pruebas para las clases Colpodea y Oligohymenophorea, que corresponden a los dos grupos más dominantes del estudio, se observó que para los

colpodidos (Tabla 6) solo hubo un efecto del tiempo sobre su abundancia ($p < 0.01$). La prueba de Tukey-Kramer ($P > 0.05$) reveló que no hubo diferencias significativas en la abundancia de colpodidos entre los microcosmos (Apéndice 6, Tablas A; B). Sin embargo, al graficar estos datos la abundancia de los colpodidos en los microcosmos tienden a un modelo lineal positivo, donde la menor variación se presentó en el microcosmo ocho, seguida del uno, del cinco y del tres (Tabla 13; Fig. 22).

Tabla 13. Medidas de resumen para la abundancia de la clase Colpodea Ind (g sustrato año)⁻¹ en cada microcosmo. El menor coeficiente de variación se presentó en el microcosmo 8.

†Microcosmo	Med.	Mín.	Máx.	CV
8	10	0	94	127
1	10	0	96	147
5	10	0	106	161
3	10	0	158	194

† Los números 1, 3, 5 y 8 representan el número de especies de cada microcosmo; Med.: mediana; Mín.: Valor mínimo; Máx.: Valor máximo; CV: Coeficiente de variación.

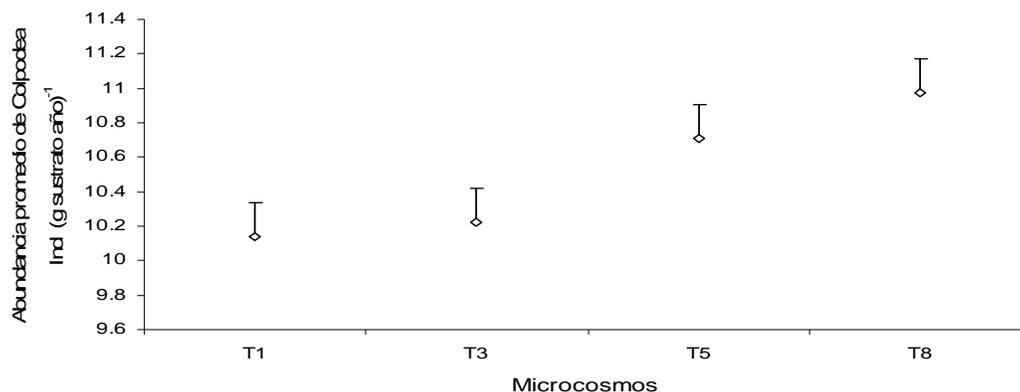


Figura 22. Tendencia entre la abundancia de la clase Colpodea Ind (g sustrato año)⁻¹ y diversidad de briófitos en cada microcosmo. No se presentan diferencias significativas entre los microcosmos (Tukey-Kramer $P < 0.05$). Las letras T1, T2, T3 y T8 representan los microcosmos con 1, 3, 5 y 8 especies de briófitos; las barras representan el error estándar.

Para la clase Oligohymenophorea, de acuerdo a los efectos fijos del análisis de varianza de medidas repetidas (Tabla 8), se presentó un efecto del tiempo sobre la abundancia de oligohymenoforos ($p < 0.01$), y hubo interacción entre el tiempo y la diversidad de briófitos sobre la abundancia de los oligohymenoforos ($p < 0.01$). Esta diferencias se dieron dentro de los microcosmos con una, tres y cinco especies de briófitos en los meses tres, cuatro y sexto ($p < 0.05$) (Fig. 23; Apéndice 7, Tabla A). Por ejemplo, los microcosmos uno, cinco y ocho presentaron su mayor abundancia en el tercer muestreo, mientras que el microcosmo tres presentó la mayor abundancia en el cuarto muestreo. Todos los microcosmos presentaron abundancia de cero durante el último mes de muestreo ($\hat{Y} = 0.1$; mín= 0; máx= 0.1; CV= 300).

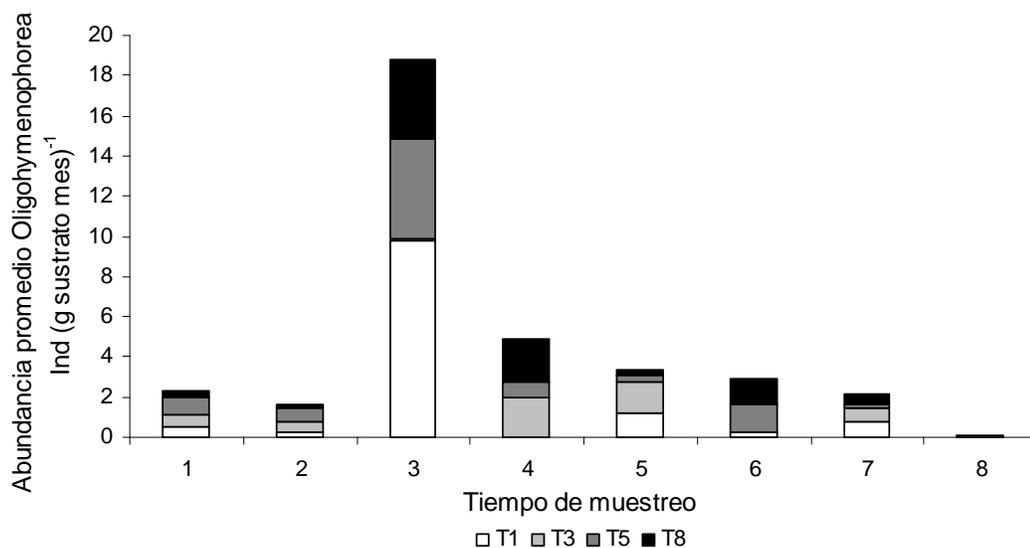


Figura 23. Variación temporal de la abundancia de la Clase Oligohymenophorea Ind (g sustrato mes)⁻¹ en cada microcosmo. Los microcosmos con una tres y cinco especies de briófitos fueron diferentes en los meses 3, 4 y 6 fueron diferentes ($p < 0.05$). Las letras T1, T2, T3 y T8 representan los microcosmos con 1, 3, 5 y 8 especies de briófitos; los números del 1-8 indican el tiempo de muestreo.

Aunque la prueba de Tukey-Kramer reveló que no hubo una diferencia estadística en la abundancia de los oligohimenoforos entre los microcosmos (Apéndice 7, Tabla B). La menor variación se presentó en el microcosmo tres, seguido de ocho, del uno y del cinco. Así mismo al graficar los datos, no se detectó una tendencia clara en la abundancia de los oligohimenoforos entre la diversidad de briófitos (Tabla 14; Fig. 24).

Tabla 14. Medidas de resumen para la abundancia de la clase Oligohymenophorea Ind (g sustrato año)⁻¹ en cada microcosmo. El menor coeficiente de variación se presentó en el microcosmo 3.

†Microcosmo	Med.	Mín.	Máx.	CV
3	0.69	0	10	238
8	1.05	0	18	262
1	2	0	36	341
5	1.1	0	41	417

† Los números 1, 3, 5 y 8 representan el número de especies de cada microcosmo; Med.: mediana; Mín.: Valor mínimo; Máx.: Valor máximo; CV: Coeficiente de variación.

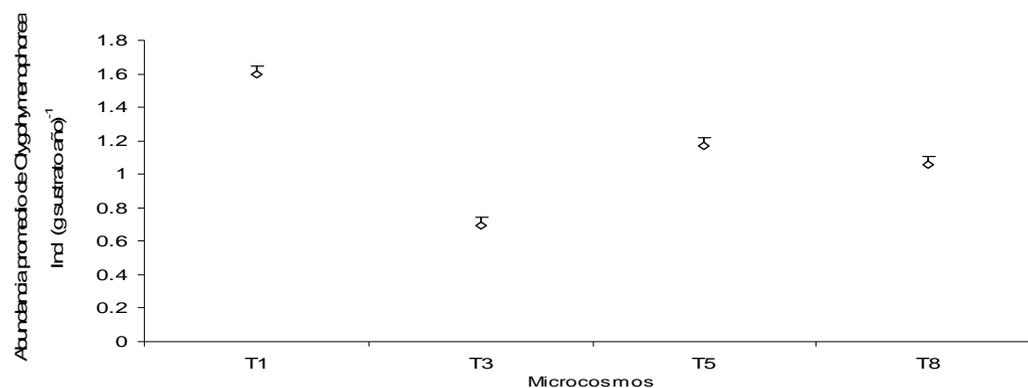


Figura 24. Tendencia entre la abundancia de la clase Oligohymenophorea Ind (g sustrato año)⁻¹ y la diversidad de briófitos en cada microcosmo. No se presentaron diferencias significativas entre los microcosmos (Tukey-Kramer P<0.05). La menor variación se presentó en el microcosmo tres y la mayor en el cinco. Las letras T1, T2, T3 y T8 representan el microcosmo con 1, 3, 5 y 8 especies de briófitos; las barras representan el error estándar.

Finalmente, para los monocultivos de cada especie de briófito, en los efectos fijos (especie de briófito y tiempo) del análisis de varianza (Tabla 10), solo se presentó un efecto del tiempo sobre la abundancia de ciliados en las especies de briófitos en el tercer mes de muestreo (Apéndice 8, Tabla A). Con la comparación de medianas con Tukey-Kramer ($P < 0.05$), no se revelaron diferencias en la abundancia de ciliados entre las especies de briófitos (Apéndice 8, Tabla B).

6.3. Contribución de ciliados a la productividad secundaria asociada a ocho especies de briófitos

La productividad secundaria estimada en este experimento corresponde a la productividad esperada en un ambiente natural, cuando se encuentra en el periodo de máxima actividad de los ciliados. Dicha actividad se presenta cuando el microambiente está saturado de agua, que en un ambiente natural correspondería a todos los días que presentaran una precipitación máxima.

Se presentó una interacción entre la diversidad de briófitos y el tiempo sobre la productividad de los ciliados ($p < 0.01$) (Tabla 4). Además, hubo un efecto del tiempo sobre la productividad secundaria de los ciliados en el cuarto, séptimo y octavo mes de muestreo entre los microcosmos con una y ocho especies de briófitos (Apéndice 9, Tabla A, B). Esto se expresa en que la productividad mensual reportada para los distintos microcosmos fue variable a través de los meses y decayó considerablemente en el cuarto y quinto muestreo; en el séptimo muestreo se incrementó nuevamente y disminuyó en el último muestreo (octavo) (Fig. 25). Cabe anotar que el tercer mes fue el más productivo debido a la adición

de la materia orgánica, donde la mayor productividad mensual se dió en el microcosmo uno [$0.974 \text{ kJ (g sustrato mes)}^{-1}$], seguido del cinco [$0.773 \text{ kJ (g sustrato mes)}^{-1}$], tres [$0.597 \text{ kJ (g sustrato mes)}^{-1}$] y ocho [$0.523 \text{ kJ (g sustrato mes)}^{-1}$]. Esto sugiere que en momentos de ingreso de suelo orgánico, el medio que mejor responde en términos de productividad secundaria es el microcosmo con menor diversidad de briófitos. Por otra parte, en el segundo pico presentado en el séptimo muestreo el microcosmo más productivo numéricamente fue el ocho con $0.121 \text{ kJ (g sustrato mes)}^{-1}$, seguido del cinco con $0.110 \text{ kJ (g sustrato mes)}^{-1}$, luego el microcosmo tres con $0.088 \text{ kJ (g sustrato mes)}^{-1}$ y por último, el microcosmo uno con $0.060 \text{ kJ ((g sustrato mes)}^{-1}$. Al final del experimento, es decir para el octavo muestreo (cinco meses después de la adición de la materia orgánica), los microcosmos reportaron productividades cercanas a cero (Fig. 25).

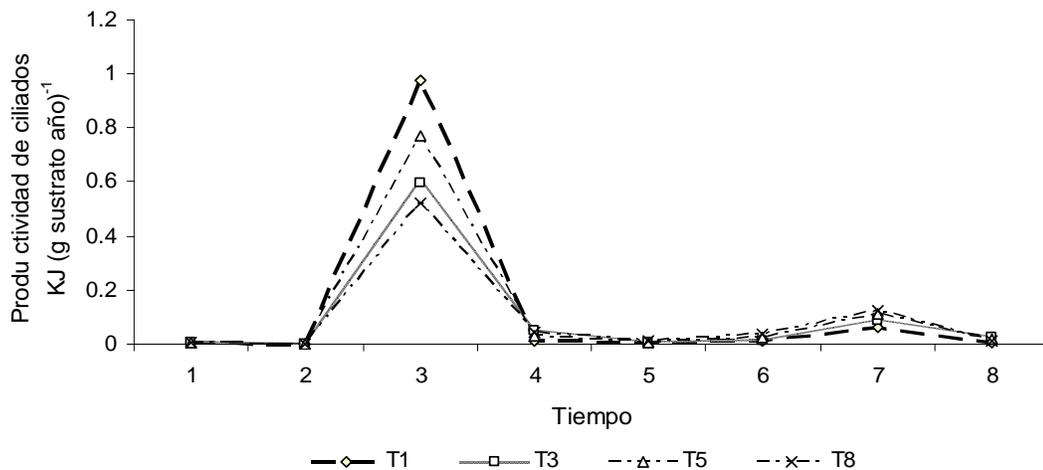


Figura 25. Variación temporal de la contribución mensual de ciliados $\text{kJ (g sustrato año)}^{-1}$ a la productividad secundaria. hubo un efecto del tiempo en el cuarto, séptimo y octavo mes de muestreo entre los microcosmos con una y ocho especies de briófitos ($p < 0.05$). Nótese un máximo de productividad de todos los microcosmos en el tercer mes de muestreo con un segundo pico en el séptimo. Las letras T1, T2, T3 y T8 representan el microcosmo con 1, 3, 5 y 8 especies de briófitos; los números del 1-8 indican los meses de muestreo.

Hay una clara respuesta de la contribución a la productividad secundaria de los ciliados en los microcosmos en el momento en que se añadió la materia orgánica, estas diferencias se pueden apreciar en la productividad anual antes (hasta el tercer mes de muestreo, microcosmos no estabilizados) y después de la adición de materia orgánica (cuarto mes de muestreo en adelante, microcosmos estabilizados). De modo que al preparar una gráfica de los datos cuando se han estabilizado los microcosmos (luego de la adición de materia orgánica), se detectó que el microcosmo más productivo fue el ocho $0.5340 \text{ kJ (g sustrato año)}^{-1}$, seguido del tres $0.4500 \text{ kJ (g sustrato año)}^{-1}$, del cinco $0.4400 \text{ kJ (g sustrato año)}^{-1}$ y finalmente el uno $0.2360 \text{ kJ (g sustrato año)}^{-1}$. Así mismo, se acomoda a un patrón lineal positivo (Tabla 15 ; Fig. 26).

Tabla 15. Medidas de resumen de la contribución anual de ciliados ($\text{kJ g sustrato}^{-1} \text{ año}^{-1}$) para los microcosmos estabilizados (luego de la adición de materia orgánica).

†Microcosmo	Med.	Mín.	Máx.	CV
8	0.0445	0	0.2084	6.03^{-5}
3	0.0375	0	0.1044	6.54^{-5}
5	0.0366	0	0.1530	5.49^{-5}
1	0.0196	0	0.1206	7.08^{-5}

† Los números indican el número de especies de briófitos de cada microcosmo; Med= Mediana de la productividad mensual promedio; Mín.= Valor mínimo; Máx.=valor máximo; CV= Coeficiente de variación.

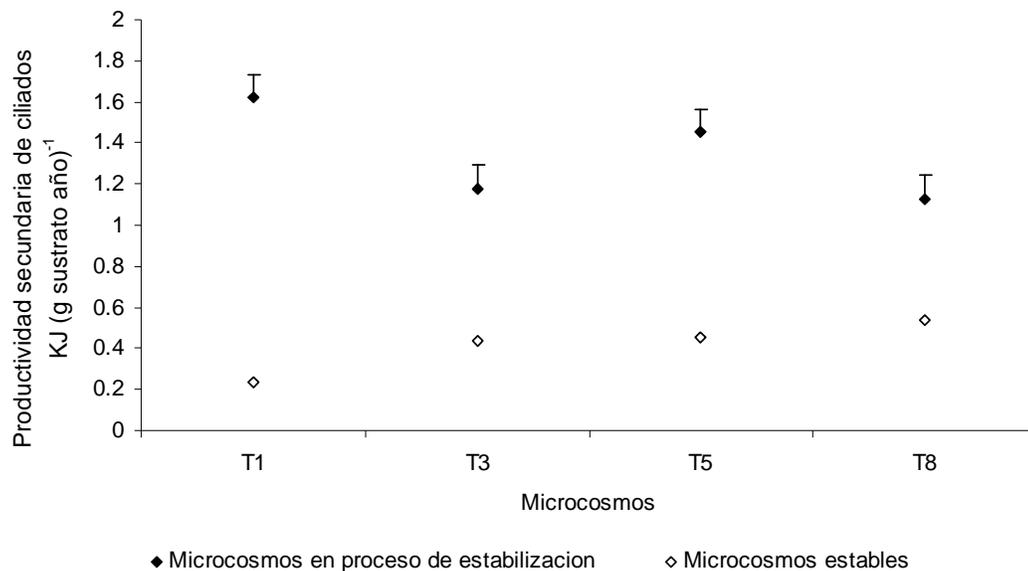


Figura 26. Tendencia de la contribución anual de ciliados a la productividad secundaria $\text{kJ (g sustrato año)}^{-1}$, en cada microcosmo antes y después de añadir materia orgánica (microcosmos en proceso de estabilización y microcosmos estables, respectivamente). Una vez estabilizados, el microcosmo ocho es el más productivo, los microcosmos tres y cinco reportan contribuciones similares. Son diferentes los microcosmos uno, tres y ocho Tukey Kramer ($P < 0.05$). Las letras T1, T2, T3 y T8 corresponden a los microcosmos con 1, 3, 5 y 8 especies de briófitos; las barras representan el error estándar.

Sin embargo, una situación inversa se presentó al graficar los datos de la productividad cuando los microcosmos no se han estabilizado ya que el microcosmo uno tuvo la mayor contribución con $1.617 \text{ kJ (g sustrato año)}^{-1}$, seguido del cinco $1.450 \text{ kJ (g sustrato año)}^{-1}$, del tres $1.180 \text{ kJ (g sustrato año)}^{-1}$ y por último el ocho $1.128 \text{ kJ (g sustrato año)}^{-1}$ (Fig. 26).

Particularmente, para los colpodidos (uno de los grupos dominantes) en los efectos fijos (Tabla 6) se observó un efecto del tiempo y la diversidad de briófitos sobre la productividad de los colpodidos ($p < 0.01$). La prueba de Tukey-Kramer

reveló que en el octavo mes las diferencias se dieron entre el microcosmo con una y tres especies de briófitos ($p < 0.01$), pero no detectaron diferencias en la productividad secundaria de los ciliados entre los microcosmos en el tiempo (Apéndice 10, Tablas A, B, C).

No obstante, los colpodidos presentaron una productividad secundaria anual importante tanto para los microcosmos antes y después de la adición de materia orgánica y además su productividad es inversa en estos escenarios (Fig. 27). Por ejemplo, una vez estabilizados los microcosmos (un mes luego de la adición de materia orgánica) la mayor contribución a la productividad secundaria dada por los colpodidos se presentó en el microcosmo ocho, seguido del cinco, del tres y finalmente del uno (Tabla 16). Mientras en el proceso de estabilización de los microcosmos (antes de la adición de materia orgánica) el microcosmo que reportó la mayor productividad fue el uno, seguido del microcosmo tres, del cinco y por último, del microcosmo ocho (Fig. 27; Tabla 16).

Tabla 16. Medidas de resumen de la contribución de la clase Colpodea a la productividad secundaria $\text{kJ (g sustrato año)}^{-1}$ antes y después de la adición de material orgánica.

Antes de materia orgánica					Después de materia orgánica				
†Microcosmo	Ŷ men	Mín	Máx	CV	Microcosmo	Ŷ men	Mín	Máx	CV
1	0.0837	0	1.5407	0.0001	8	0.0289	0	0.2020	$7.38 \cdot 10^{-5}$
3	0.0766	0	2.3709	0.0001	5	0.0247	0	0.1570	$7.95 \cdot 10^{-5}$
5	0.0517	0	1.1340	0.0001	3	0.0244	0	0.1153	$6.18 \cdot 10^{-5}$
8	0.0512	0	1.3036	0.0001	1	0.0146	0	0.1128	$8.12 \cdot 10^{-5}$

†Los números indican el número de especies de briófitos de cada microcosmo; Ŷ men= productividad mensual promedio; Mín.= Valor mínimo; Máx.=valor máximo; CV= Coeficiente de variación.

Para la clase Oligohymenophorea de acuerdo a los efectos fijos (Tabla 8) se presentó interacción entre el tiempo y la diversidad de briófitos sobre la productividad de los oligohymenoforos ($p < 0.01$) (Apéndice 11, Tabla A).

Con la prueba de Tukey-Kramer no se detectaron diferencias en la productividad secundaria de los oligohymenoforos entre los microcosmos en el tiempo (Apéndice 11, Tabla B).

Aunque los Oligohymenoforos tuvieron una productividad anual más baja que los colpodidos en cada microcosmo (Fig. 27) su mayor contribución a la productividad secundaria antes y después de la adición de la materia orgánica se presentó en el microcosmo tres, seguida del cinco y del uno con contribuciones similares, y finalmente la menor productividad se dió en el microcosmo con ocho especies de briófitos (Tabla 17; Fig. 27).

Tabla 17. Medidas de resumen de la contribución de la clase Oligohymenophorea a la productividad secundaria $\text{kJ (g sustrato año)}^{-1}$ antes y después de la adición de material orgánica.

†Microcosmo	AMO	DMO	\hat{Y} men	Mín	Máx	CV
3	0.0580	0.0018	0.0048	0	0.3371	0.0004
5	0.0214	0.0007	0.017	0	0.11040	0.0003
1	0.0214	0.0010	0.0017	0	0.0321	0.0001
8	0.0164	0.0031	0.0013	0	0.0484	0.0002

†Los números indican el número de especies de briófitos de cada microcosmo; \hat{Y} men= productividad mensual promedio; AMO, DMO= productividad secundaria antes y después de la adición de materia orgánica; Mín.= Valor mínimo; Máx.=valor máximo; CV= Coeficiente de variación.

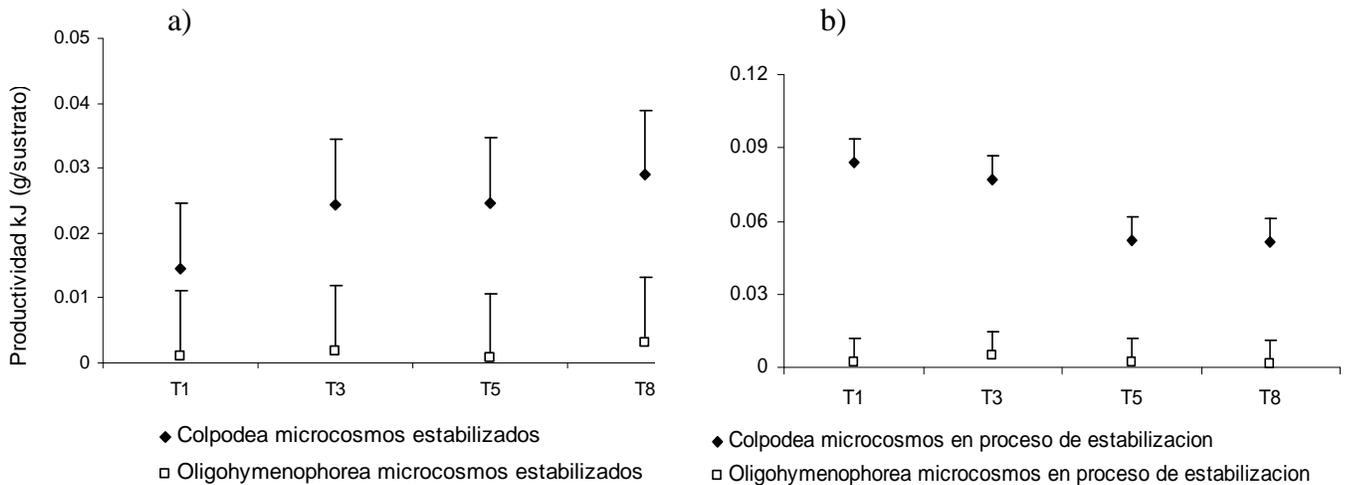


Figura 27. Tendencia de la contribución anual de colpodidos y oligohymenoforos a la productividad secundaria (kJ (g sustrato año)⁻¹). a) microcosmos estabilizados y b) proceso de estabilización de los microcosmos. Nótese la productividad inversa de los colpodidos. Las letras T1, T2, T3 y T8 corresponden a los microcosmos con 1, 3, 5 y 8 especies de briófitos; las barras representan el error estándar.

Finalmente, en los monocultivos de cada especie de briófito en estudio, en los efectos fijos del análisis de varianza (Tabla 10) hubo un efecto del tiempo sobre la productividad de los ciliados ($p < 0.01$), pero ni fue detectable con la prueba de Tukey-Kramer ($p < 0.05$), ni se detectaron diferencias en la productividad secundaria de ciliados entre las ocho especies de briófitos (Fig. 28; Apéndice 12, Tabla A, B). La productividad más alta (numéricamente) se presentó en *Pogonatum tortile* con un contribución anual de $0.6690 \text{ kJ (g sustrato año)}^{-1}$ [\hat{Y} mensual= 0.0557 ; mín= 0.0001 máx= 0.2482 ; $CV = 6.69^{-5}$], seguida de *Paracromastigium pachyrhizum* con $0.5557 \text{ kJ (g sustrato año)}^{-1}$ [\hat{Y} mensual= 0.0461 ; mín= 0 máx= 0.2637 ; $CV = 7.12^{-5}$], y *Marchantia chenopoda* con $0.5153 \text{ kJ (g sustrato año)}^{-1}$ [\hat{Y} mensual= 0.0431 ; mín= 0 máx= 0.3087 ; $CV = 8.38^{-5}$]. La menor productividad se presentó en

Pyrrhobryum spiniforme con $0.2989 \text{ kJ (g sustrato año)}^{-1}$ [\hat{Y} mensual= 0.0249 ; mín= 0 máx= 0.1389 ; CV= 7.65^{-5}] (Fig. 28).

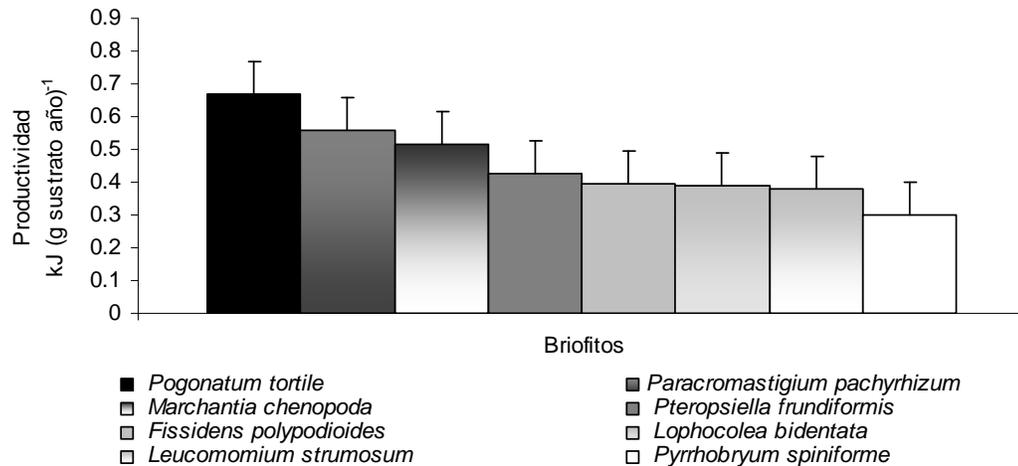


Figura 28. Contribución anual de ciliados a la productividad secundaria $\text{kJ (g sustrato año)}^{-1}$ en cada especie de briófito. Aunque no hubo diferencias la productividad más alta numéricamente se presentó en *P. tortile* y las más baja en *P. spiniforme*.

6.3.1. Extrapolación a un ambiente natural de la contribución de ciliados a la productividad secundaria asociada a ocho especies de briófitos

Una vez los microcosmos se estabilizaron (un mes después de la adición de materia orgánica), hubo una tendencia en la productividad secundaria, ya que la mayor contribución se presentó en el microcosmo con ocho especies de briófitos con $0.3066 \text{ kJ (g sustrato año)}^{-1}$, seguido del microcosmos tres con $0.2710 \text{ kJ (g sustrato año)}^{-1}$, después el microcosmo cinco con $0.2551 \text{ kJ (g sustrato año)}^{-1}$ y finalmente en microcosmos uno con $0.1311 \text{ kJ (g sustrato año)}^{-1}$ (Tabla 18; Fig. 29). Esta productividad es posible si se considera que el ambiente del microcosmo

simula los días de mayor saturación de precipitación en campo. En este escenario aparentemente se observaría el mismo patrón que el de los microcosmos en laboratorio, es decir cuando se presente una entrada de materia orgánica, la contribución a la productividad secundaria de los ciliados será mayor (Figs. 26, 29).

Tabla 18. Medidas de resumen de la extrapolación a un ambiente natural de la productividad secundaria anual de ciliados $\text{kJ} (\text{g sustrato año})^{-1}$ después de la adición de material orgánica.

†Microcosmo	Men.	Mín.	Máx.	CV
8	0.032	0	0.014	$5.22 \cdot 10^{-5}$
3	0.003	0	0.014	$5.22 \cdot 10^{-5}$
5	0.004	0	0.020	$6.66 \cdot 10^{-5}$
1	0.004	0	0.022	$6.74 \cdot 10^{-5}$

†Los números indican el número de especies de briófitos de cada microcosmo; Med= mediana de la productividad mensual promedio; Mín.= Valor mínimo; Máx.=valor máximo; CV= Coeficiente de variación.

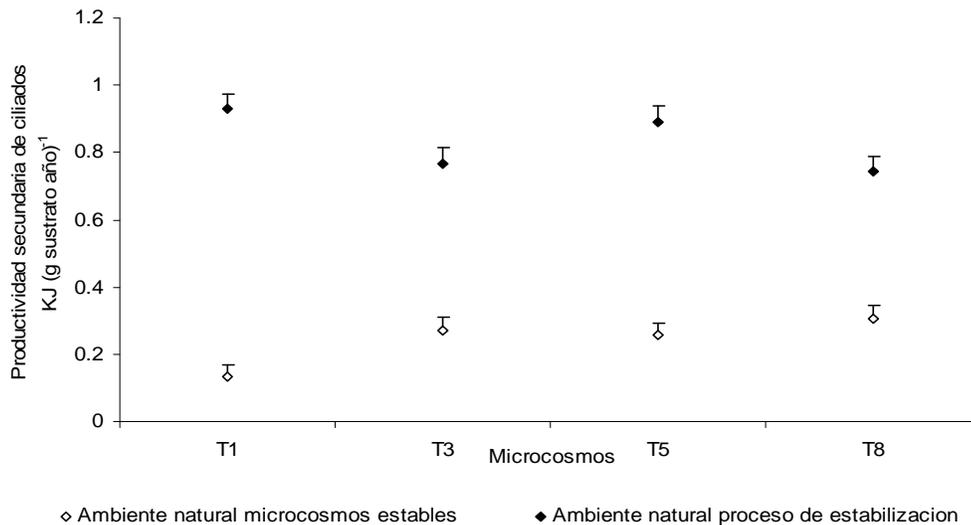


Figura 29. Tendencia de la extrapolación a un ambiente natural de la productividad secundaria anual de ciliados $\text{kJ} (\text{g sustrato año})^{-1}$. En el proceso de estabilización hay mayor productividad. Las letras T1, T2, T3 y T8 corresponden a los microcosmos con 1, 3, 5 y 8 especies de briófitos; las barras representan el error estándar.

7. DISCUSIÓN DE RESULTADOS

7.1. Diversidad de ciliados asociados a briófitos

En general, los microcosmos tuvieron una riqueza [desde 0 hasta 26 morfoespecies (g sustrato año)⁻¹] y abundancia baja de ciliados [desde 0 hasta 447 Ind (g sustrato año)⁻¹] y se registró un total de 77 morfoespecies. En contraste, Bamforth (2007) reportó para el bosque lluvioso de Luquillo en Puerto Rico una abundancia de ciliados entre 1,000-8,000 ind (g suelo seco)⁻¹ y un total de 80 especies. Así mismo, para ciliados edáficos en el el bosque de Cambalache Acosta-Mercado y Lynn (2004) reportaron una riqueza de 119 especies (g suelo seco)⁻¹. De otra parte, al comparar con estudios de latitudes altas la diversidad de ciliados fue mayor en este estudio que la reportada por Foissner (1996) y Smith (1978) en musgos del Ártico (64 y 52 especies, respectivamente).

De otra parte, el que la diversidad de briófitos no haya afectado ni la riqueza ni la abundancia de los ciliados (Tabla 4; Figs. 15, 20; Apéndices 1, 5), pero que se haya presentado un efecto del tiempo y la diversidad de briófitos sobre la riqueza y abundancia de los ciliados en el cuarto mes, se debe a que en dicho mes se presentó una mayor variabilidad en términos de riqueza y abundancia de ciliados, lo que sugiere la gran susceptibilidad que presentan los ciliados a la formación de quistes. Incluso, aunque se encuentren en un medio con condiciones óptimas, a este fenómeno Foissner (1987) llamó ciliatostasis.

En términos generales el microcosmo en el que hubo la mayor tendencia en riqueza y abundancia (Figs. 16, 21) y a su vez en términos de coeficiente de variación, la menor variabilidad en abundancia se presentó en el microcosmo ocho

(142%; Tabla 12). La menor variabilidad en riqueza (55% Tabla 5) la tuvo el microcosmo tres. La mayor variabilidad, tanto en riqueza (99%) como en abundancia (261%), se reportó en el microcosmo cinco. Los valores bajos en variación pueden ser indicadores de estabilidad en el microsistema. Por ejemplo, el microcosmo ocho presentó el menor coeficiente de variación para abundancia, sugiriendo que una mayor riqueza de especies de briófitos da mayor estabilidad en la diversidad de ciliados pues se proveen de mejores condiciones para sustentar una comunidad más robusta. Sin embargo, esta tendencia no se demuestra en la riqueza de ciliados cuya menor variabilidad se presentó en el microcosmo tres. De otra parte, que el microcosmo cinco haya presentado la mayor variabilidad tanto en riqueza como abundancia se debe probablemente a la variación en la composición de especies de briófitos, ya que sus réplicas presentaron diferentes condiciones morfológicas (dadas por diferentes especies) en cada microcosmos (Tabla 1), lo que probablemente influyó en el ensamblaje de las comunidades de ciliados, presumiblemente por migración del suelo a la planta.

Se registraron especies (Tabla 2 y 3), como *Colpoda steinii*, *C. cucullus*, *Tetrahymena* sp., *Euplotes* sp., *Halteria* sp., etc. El hecho de que las clases más dominantes (en términos de riqueza y abundancia; Fig. 14 y 17; Tabla 11) fueran la Colpodea, Oligohymenophorea y Spirotrichea se debe a que son grupos estrechamente asociados al suelo y por lo general, donde se encuentran colpodidos usualmente se observan oligohimenoforos particularmente scuticociliados (Foissner 1996; Finlay 1997). Dadas la condiciones de los microcosmos (un ambiente controlado, principalmente sin vientos fuertes o variaciones de humedad y pH),

se estimula la migración de los ciliados del suelo a la planta y favorecen su permanencia. Por su parte la clase Spirotrichea, particularmente *Halteria* sp., posee cilios bastante largos ($> 10 \mu\text{m}$) con respecto a su cuerpo pequeño. Por lo cual hipotetizo que estas estructuras les permiten migrar con mayor facilidad del sustrato al briófito. Además, puede ser que el ambiente generado en los microcosmos favoreció la dominancia de estos grupos dadas las condiciones constantes de temperatura, humedad y pH del suelo. Por lo cual se sugiere realizar un experimento similar pero extrayendo las muestras directo del campo para observar si hay una cronosecuencia de especies.

En general no se cuenta con una base de datos de estudios a largo plazo, sobre la riqueza y abundancia de ciliados asociados a briófitos y por otra parte son pocos los estudios realizados en sistemas edáficos tropicales. Las especies de ciliados de este estudio coinciden con las reportadas para sistemas edáficos tropicales en Puerto Rico en el bosque de Cambalache por Acosta-Mercado y Lynn (2002; 2004) y Acosta-Mercado (2003) y asociadas a suelo y briófitos epífitos de suelo y troncos en el bosque de Luquillo por Bamforth (2007). Entre las cuales se encuentran algunas especies en común como por ejemplo, algunos colpodidos como *Pseudoplatyophrya nana*, *Bryophryida* sp., *C. steinii*, y *C. maupassi*, entre otros. Sin embargo, que en esta investigación se haya reportado el género *Strombidium* sp. típicamente propio de sistemas marinos, se debe probablemente a que sus quistes fueron transportados por el viento desde el medio marino al terrestre, encontrándose asociado a los briófitos.

La baja riqueza (Fig. 15) y abundancia (Figs. 19, 20) de los ciliados en los microcosmos antes del tercer mes de muestreo y al finalizar el estudio, se debe probablemente a la disminución en la disponibilidad de sustratos utilizables por microorganismos (Flemming *et al.* 2002; Gutiérrez *et al.* 2001). Así mismo, las condiciones ambientales de los microcosmos probablemente afectaron la comunidad de bacterias y hongos en el suelo de los mismos, provocando una disminución de la biomasa bacteriana y en consecuencia se produjo el enquistamiento de los ciliados al disminuir su principal fuente de alimentación. Sin embargo, se sugiere desarrollar un experimento similar controlando la cantidad de oxígeno disuelto en los microcosmos para conocer con exactitud si se presentó una disminución de este que probablemente también contribuyó al enquistamiento de los ciliados.

El patrón de riqueza y abundancia de los ciliados tropicales en los microcosmos en función del tiempo (Figs. 15, 20) indica que en condiciones de laboratorio, éstos se encuentran activos por un periodo de tiempo limitado (tres meses en este caso). Luego de la adición de materia orgánica (tercer muestreo), se observó un afloramiento seguido de una estabilización de las comunidades de ciliados en los microcosmos desde el cuarto al séptimo muestreo y una disminución de la abundancia al octavo mes (Fig. 19).

En el tercer muestreo (Figs. 15, 19, 20), luego de la adición de materia orgánica se presentó un afloramiento considerable de los ciliados, por lo que se sugiere que el ingreso de material orgánico fresco estimula la actividad microbiana (Flemming *et al.* 2002; Clarholm 1985). Éste es el típico escenario en el campo

con entradas esporádicas de hojarasca que en adición al patrón de precipitación hacen disponible una fuente de energía para organismos heterotróficos, que también favorece el desenquistamiento.

Por otro lado, en este estudio longitudinal no se encontró un efecto de la diversidad de plantas sobre la riqueza y abundancia de los ciliados en el tiempo (Tabla 4). Es decir, un aumento en la riqueza de plantas aparentemente no tiene un efecto específico sobre la diversidad de ciliados en el tiempo, por lo cual se acepta la hipótesis nula de este estudio. Sin embargo, de acuerdo al estudio espontáneo o sinóptico (muestreo de una sola vez) del efecto de la planta sobre la composición de ciliados, si se observó diferencia en riqueza y composición de ciliados entre las especies de briófitos, inclusive se pueden asociar los briófitos de acuerdo a su composición de ciliados, donde *Fissidens* sp. y *Pogonatum* sp. representaron los grupos más similares (Apéndice 13). Lo expuesto anteriormente demuestra que un estudio longitudinal tiene mayor resolución y en este caso refutó interpretaciones iniciales. En términos generales, el efecto de la diversidad de plantas sobre la riqueza y abundancia de organismos de suelo ha sido frecuentemente impredecible (Hooper *et al.* 2002; Wardle *et al.* 1999) y la mayoría de estudios experimentales no muestran o enseñan efectos inconsistentes (Hooper y Vitousek 1997; Wardle y Nicholson 1996).

Se observó una tendencia a mayor riqueza y abundancia de los ciliados en los microcosmos con cinco y ocho especies de briófitos (Figs. 16, 21). La tendencia positiva entre la diversidad de plantas y la riqueza y abundancia de organismos edáficos ha sido explicada por la calidad y cantidad de sustrato de los

microhábitats. En cuanto a riqueza, esta relación la observó Gerlinde *et al.* (2004) en nemátodos, donde la identidad y diversidad de las plantas estimulan la abundancia de niveles tróficos bajos (bacterias) y en menor proporción la diversidad de nemátodos. De otra parte, Ledeganck *et al.* (2003) observó que la densidad de especies de amebas testadas se incrementa siempre y cuando el grupo funcional de plantas sea fijo.

Aunque en ninguna de las dos clases Colpodea y Oligohymenophorea dominantes en términos de riqueza y abundancia se presentó un efecto de la diversidad de briófitos en el tiempo y dado que la clase Oligohymenophorea, presentó una interacción entre la diversidad de briófitos y el tiempo en el sexto mes en riqueza y en el tercer, cuarto y sexto muestreo en abundancia (Figs. 17, 23; Tablas 7, 8), se debió probablemente a su tasa de reproducción más baja que los colpodidos, que además puede explicar la menor riqueza y abundancia de los oligohimenoforos en contraste con los colpodidos. Esto se refleja en la abundancia de la clase Colpodea (Fig. 22) que presentó una tendencia lineal positiva, que sugiere que a mayor diversidad de plantas mayor abundancia de colpodidos, mientras que en los oligohimenoforos no se observó una tendencia clara (Fig 24). Esto se debe probablemente también a la susceptibilidad de los oligohimenoforos de formar quistes y a la competencia tanto inter como intra específica, sugiriendo que los colpodidos se comportan como estrategias r, este tipo de competencia ha sido ampliamente estudiada en comunidades vegetales (Tilaman *et al.* 1997 a y b). Así mismo, en ninguna de las dos clases se presentó un efecto de la diversidad de briófitos sobre la riqueza y abundancia de ciliados en el tiempo (Tablas 7, 8).

Respecto a los monocultivos, el que se haya presentado un efecto del tiempo sobre la riqueza pero que las interacciones no sean significativas sugiere que son otros factores los que determinan la abundancia y riqueza de los ciliados (Tabla 10), el hecho de que *Marchantia chenopoda* presentara la mayor riqueza (Apéndices 4, 8) y *Pogonatum tortile* la mayor abundancia, se podría explicar por el efecto de la morfología en la capacidad del briófito de almacenar agua. En *M. chenopoda* se observa un talo ancho de buen tamaño y área uniforme que podría favorecer la diversidad de ciliados, facilitando su migración del suelo a la planta; mientras que la forma de crecimiento erecta con foliolos envainantes de *P. tortile* (Fig. 4), que albergan gotitas de agua, puede favorecer la abundancia de especies específicas de ciliados. Además, algún nutriente liberado por las plantas podría estimular la diversidad de distintas especies de ciliados. Por ejemplo, se ha comprobado que el nitrógeno que se encuentra disuelto fuera de las células de algunos musgos y hepáticas es asimilado por la microflora asociada a su superficie (Coxon 1990; Startev y Lieffers 2006), este escenario también lo ha observado Mitchell *et al.* (2003; 2003) en *Sphagnum* sp. al comparar la estructura de comunidades microbianas y de amebas testadas con la química del agua y el dióxido de carbono atmosférico. Sin embargo, el proceso de cómo la microflora interviene en la liberación o en la reabsorción es desconocido.

7.2. Productividad secundaria de ciliados asociados a briófitos

Como aporte a la contribución anual de ciliados en briófitos se usó el valor reportado en el microcosmo con ocho especies de briófitos (una vez los microcosmos se estabilizaron), ya que se presenta una combinación natural de las

especies. Es decir, en este estudio la productividad secundaria de ciliados en briófitos correspondió a $0.53 \text{ kJ (g sustrato año)}^{-1}$ y al extrapolar este valor a un ambiente natural (es decir empleando los días de saturación de agua que se presentarían en el bosque de Toro Negro) fue de $0.30 \text{ kJ (g sustrato año)}^{-1}$ (Tablas 15, 17; Figs 26, 29).

Es difícil realizar una interpretación de estos resultados, debido a que no se cuenta con datos sobre la productividad secundaria de ciliados en briosistemas. En términos generales, al comparar estos resultados con la producción anual reportada por Acosta (2003) para ciliados de suelos tropicales ($1.1 \text{ kJ m}^2 \text{ año}^{-1}$), por Ryan (1977) para suelos árticos ($1.4 \text{ kJ m}^2 \text{ año}^{-1}$) y Schönborn (1992) para suelos templados ($26.2 \text{ kJ m}^2 \text{ año}^{-1}$) se puede inferir que la producción aportada por los ciliados en los briófitos fue más baja.

De otra parte, la interacción (Tabla 4) que se presentó entre la diversidad de briófitos y el tiempo sobre la productividad de los ciliados en el cuarto, séptimo y octavo mes de muestro (Fig. 25; Apéndice 9), sugiere que en dichos tiempos un aumento en la diversidad de briófitos redundaba en un incremento en la productividad de ciliados. Sin embargo, la prueba de Tukey reveló diferencias en productividad sólo entre los microcosmos con una y ocho especies de briófitos (Apéndice 9, Tabla B), que sugiere relaciones positivas con la productividad secundaria únicamente cuando hay un aumento considerable en la diversidad de briófitos. No obstante, en este experimento se observó dicha tendencia luego de la adición de materia orgánica, es decir, una vez estabilizados los microcosmos tienden a un modelo lineal positivo (Fig. 26).

Es difícil establecer comparaciones de esta tendencia, ya que no existen estudios que relacionen productividad secundaria de organismos con diversidad de plantas. La mayoría de estudios se han enfocado en relaciones entre diversidad de plantas vasculares y la productividad primaria mostrando relaciones lineales positivas (Héctor *et al.* 1999; Tilman *et al.* 1997a). Sin embargo, Rixen y Mulder (2005), reportaron relaciones positivas entre la productividad primaria de musgos solo cuando los sometían a periodos de sequías cortos.

El hecho de que la productividad secundaria de los ciliados variara en los microcosmos en el tiempo (cuarto, séptimo y octavo mes) (Apéndice 9, Tabla A) se puede explicar por que ésta depende de la secuencia y ensamblaje de las especies de ciliados presentes (Fukami y Morin 2003). De aquí, que la diferencia en la productividad entre los grupos más dominantes del estudio como los colpodidos y los oligohymenoforos en los cuales hubo interacción entre la productividad en el tiempo y la diversidad de briófitos en el octavo y sexto mes respectivamente (Tablas 6, 8; Apéndices 10, 11), se puede explicar por su biovolumen. Por ejemplo, la mayoría de los ejemplares que representaron a los oligohymenoforos son más pequeños que los colpodidos por lo cual aunque fueron dominantes presentaron una productividad más baja. Así mismo, la contribución inversa a la productividad secundaria que presentaron los colpodidos en los microcosmos en proceso de estabilización (mayor) y una vez estabilizados (menor) demuestra la susceptibilidad de este grupo a cambios en el suelo, la respuesta de los colpodidos a diferentes cambios en el sustrato ha sido reportada por Foissner (1987), Acosta-Mercado y Lynn (2004) entre otros.

Si se comparan los estimados de este estudio con la producción de amebas testadas, se tiene que para suelos europeos Schönborn (1981) reportó para *Euglypha* sp. una contribución de $12 \text{ kJ m}^2 \text{ año}^{-1}$. Así mismo en turberas dominadas por *Sphagnum* sp., Rogerson (1992) encontró $49.7 \text{ kJ m}^2 \text{ año}^{-1}$. Siendo mucho mayor estos estimados de productividad que la reportada en este estudio y otros para ciliados de sistemas edáficos y acuáticos en general. Por lo cual presumo que en términos de productividad secundaria las amebas testadas asociadas a los briófitos debe ser mayor.

Respecto a los monocultivos no hubo un efecto claro del tiempo sobre la productividad secundaria (Tabla 10; Apéndice 12), debido probablemente a que esta se explica por otros factores ambientales. Sin embargo, la mayor productividad numéricamente la presentó *P. tortile* con $0.66 \text{ kJ (g sustrato año)}^{-1}$ que también fue la que contó con la mayor abundancia de ciliados, seguida de *P. pachyrhizum* con $0.55 \text{ kJ (g sustrato año)}^{-1}$ (Fig. 28).

Es importante mencionar que los estimados de producción de ciliados son difíciles de establecer por su sensibilidad a la tasa de crecimiento y a factores ambientales (Lynn *et al.* 1991; Schönborn 1992). Antes de concluir que la productividad de ciliados asociados en briófitos es menor que la reportada para ciliados de suelos tropicales, es necesario realizar más estudios similares tanto en condiciones naturales como en laboratorio.

CONCLUSIONES

- Se registró una diversidad de ciliados mayor (77 morfoespecies) que la reportada para ambientes templados y árticos (64 y 52 especies respectivamente).
- El reporte de *Strombidium* sp. (ciliado marino) asociado a los briófitos, se debe probablemente al transporte de los quistes de este organismo desde el medio marino al terrestre.
- Las clases dominantes fueron Colpodea seguida de Oligohymenophorea y Spirotrichea. Las clases menos dominantes fueron Litostomatea, Nassophorea, Prostomatea y Phyllopharyngea.
- La baja riqueza y abundancia de los ciliados en los microcosmos antes de la adición de materia orgánica y al finalizar el estudio, se debió probablemente a la disminución de la biomasa bacteriana que constituye la principal fuente alimenticia de los ciliados.
- Aunque las condiciones de agua sean constantes se presentó ciliatostasis.
- El efecto del tiempo y la diversidad de briófitos sobre la riqueza y abundancia de los ciliados depende del tiempo.
- Un aumento en la diversidad de briófitos no incrementó la diversidad de ciliados. Sin embargo, un aumento considerable en la diversidad de briófitos aparentemente estimula un aumento en la productividad secundaria de los ciliados en el tiempo.

- No se detectaron diferencias en la diversidad de ciliados entre los monocultivos, ni un efecto de la especie de briófito sobre la productividad de ciliados en el tiempo. Sin embargo, *Marchantia chenopoda*, presentó la mayor riqueza numéricamente y *Pogonatum tortile* la mayor abundancia y la mayor productividad.
- En este estudio la productividad de ciliados asociados a briófitos [$0.53 \text{ kJ (g sustrato.año)}^{-1}$] es menor que la reportada para ciliados de suelos tropicales y de latitudes altas.
- El efecto de la diversidad de briófitos sobre la productividad secundaria de los ciliados en el tiempo sugiere que un aumento considerable en la diversidad de plantas estimula la productividad de ciliados.
- En general, exceptuando la productividad secundaria de los ciliados en el microcosmo cinco, esta tiende a un modelo lineal positivo. Una mayor diversidad de especies redundante en mayor productividad.
- El patrón de abundancia y productividad de los ciliados en los microcosmos, indican que en condiciones de laboratorio, éstos se encuentran activos por tres meses.

RECOMENDACIONES

- Realizar estudios similares (edáficos y en briófitos) bajo condiciones naturales en diferentes bosques tropicales, zonas estuarinas, manglares, agrosistemas y mantener experimentos de control en laboratorio.
- Realizar estudios sobre la diversidad y productividad secundaria de amebas testadas en briófitos de sistemas tropicales para poder hacer inferencias con respecto a la contribución por parte de los ciliados.
- Hacer mediciones de liberación de nutrientes (NH_4^+ y NH_3 , P, etc.) de los briófitos en cada microcosmo, para poder explicar posibles diferencias en las comunidades de ciliados.
- Hacer estudios a nivel bioquímico de las plantas con el fin de relacionar las condiciones fisiológicas de las plantas con la diversidad de protozoos.
- Realizar investigaciones similares que evalúen la cantidad de oxígeno disuelto en los micocosmos, para analizar su incidencia sobre el enquistamiento de los ciliados.
- Hacer experimentos que involucren la adición controlada de especies de ciliados, para establecer posibles relaciones entre el ensamblaje de las comunidades y la productividad secundaria de los ciliados.
- Observar la actividad bacteriana en los microcosmos, para relacionarlas con el ensamblaje de las comunidades de ciliados.

LITERATURA CITADA

- Acosta-Mercado D. y Lynn D. 2002. A preliminary assessment of spatial patterns of soil ciliate diversity in two subtropical forests in Puerto Rico and its implications for designing an appropriate sampling approach. *Soil Biology & Biochemistry* 34: 1517–1520
- Acosta-Mercado D. 2003. Ecology of Soil Ciliates in a Subtropical Moist Forest in Puerto Rico. Doctoral Thesis. University of Guelph, Canada.
- Acosta-Mercado D. y Lynn D. 2003. The Edaphic Quantitative Protargol Stain: A Simpling Protocol for Assessing Soil Ciliate Abundance and Diversity. *Journal of Microbiological Methods* 53: 365-375
- Acosta-Mercado D. y Lynn D. 2004. Soil Ciliate Species Richness and bundance Associated with the Rhizosphere of Different Subtropical Plant Species. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 51: 582–588
- Adl S., Simpson A., Farmer M., Andersen R., Andersen O., Barta J., Bowser S., Brugerolle G., Fensome R., Frederico s., James T., Karpov S., Kugrens P., Krug J., Lane C., Lewis L., Lodge J., Lynn D., Mann D., Mccourt R., Mendoza L., Moestrup Ø., Monzley-Standridge S., Nerad T., Shearer C., Smirnov A., Spiegel F y Taylor J. 2005. The new higher level Classification of Eukaryotes with Emphasis on the Taxonomy of Protists. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 52: 399-451.
- Bamforth S. 2007. Protozoa from aboveground and ground soils of a tropical rain forest in Puerto Rico. *Pedobiologia* 50: 515-525
- Barnes R. 1989. Zoología de los invertebrados. 5 Edición. Editorial Interamericana. México D.F.
- Bonkowski M. 2004. Protozoa and Plant Growth: The Microbiana Loopin in Soil Revisited. *New Phytologist* 162: 617-631
- Bonkowski M. y Brandt F. 2002 Do soil protozoa enhance plant growth by hormonal effects. *Soil Biology & Biochemistry* 34: 1709–1715.
- Bonkowski M., Cheng W., Griffiths B., Alpehi J. y Scheu S. 2000. Microbiana-faunal interactions in the rhizosphere and effects on plant growth. *Europe Journal Soil Biology* 36: 135-147
- Beinroth F., Engel R., Lugo J., Santiago C., Ríos S. y Brannon G. 2003. Updated taxonomic classification of the soils of Puerto Rico, 2002. Bulletin 303. february 2003. University of Puerto Rico. Mayagüez Campus. College of

- Agricultural Sciences. Agricultural Experiment Station. San Juan. Puerto Rico. 1- 73 pp.
- Clarholm M. 2005. Soil Protozoa: An Under Researched Microbiana Group Gaining Momentum. *Soil Biology and Biochemistry* 37: 811-837.
- Clarholm, M., 1985. Interactions of bacteria, protozoa and plants leading to mineralization of soil nitrogen. *Soil Biology & Biochemistry* 17: 181-187. En: Clarholm M. 2005. Soil Protozoa: An Under Researched Microbiana Group Gaining Momentum. *Soil Biology and Biochemistry* 37: 811-837.
- Coleman D., y Crossley D. 1996. *Fundamentals of Soil Ecology*. Academic Press. California. Estados Unidos.
- Corliss, J., 2004. Why the world need protists. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 51, 8-22. En: Clarholm M. 2005. Soil Protozoa: An Under Researched Microbiana Group Gaining Momentum. *Soil Biology and Biochemistry* 37: 811-837.
- Coxson, D. 1990. Nutrient release from epiphytic bryophytes in tropical montane rain forest (Guadeloupe). *Canada Journal of Botany* 69: 2122-2129.
- DNRA. Departamento de Recursos Naturales de Puerto Rico. Mayo de 2005. <http://www.gobierno.pr/DRNA/ReservasNaturales>
- Finlay B. 1998. The Global Diversity of Protozoa and other Small Species. *International Journal for Parasitology* 28: 29-48.
- Finlay B. 1997. The diversity and ecological role of the Protozoa in fresh water. The water microbiological quality of water. *Freshwater Biological Association Special Publications*. Ed. D.W. Sutcliffe, 108-125. En: Olmo J. 1998. Diversidad local y global de los protozoos ciliados de hábitats de agua dulce. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. España
- Finlay B., Corliss J., Esteban G. y Frenchet T. 1996. Biodiversity at the microbiana level: the number of free-living ciliates in the biosphere. *Quart. Rev. Biol.* 71: 221-237. En: Olmo J. 1998. Diversidad local y global de los protozoos ciliados de hábitats de agua dulce. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. España.
- Flemming E., Helle F. y Regin R. 2002. Population Dynamics of Active and Total Ciliate Populations in Arable Soil Amended with Wheat. *Applied And Environmental Microbiology* 68: 10096-1101.

- Foissner W. 1996. Faunistics, Taxonomy and Ecology of Moss and Soil Ciliates (Protozoa, Ciliophora) from Antarctica, with Description of new Species, Including *Pleuroplitoides smithi* gen. n. sp.n. *Acta Protozoológica* 35: 95-123.
- Foissner W. 1987. Soil Protozoa: Fundamental problems, ecological significance, adaptations in ciliates and testaceans, bioindicators, and guide to the literature. *Progr. Protistol* 2: 69-212. En: Foissner W. 1996. Faunistics, Taxonomy and Ecology of Moss and Soil Ciliates (Protozoa, Ciliophora) from Antarctica, with Description of new Species, Including *Pleuroplitoides smithi* gen. n. sp.n. *Acta Protozoológica* 35: 95-123.
- Fukami T. y Morin P. 2003. Productivity–biodiversity relationships depend on the history of community assembly. *Nature* 424: 24.
- Gerlinde B., Raaijmakers C., Ruijven J., Berende F y Putten W. 2004. Plant species identity and diversity effects on different trophic levels of nematodes in the soil food web. *Oikos* 106: 576-586.
- Gradstein R. y Pinheiro D. 2003. The Hepaticae and Anthocerotae of Brazil. *Memoirs of the New York Botanical Garden* V. 87. Ed. Board. Published by the New York Botanical Garden Press.
- Gradstein R., Churchill S., Salazar-Allen N. 2001. Guide to the Bryophytes of tropical America. Ed. Board. Published by the New York Botanical Garden Press and Commission of the European Communities (DGI). Bronx. New York. USA.
- Gradstein R. 1989. A key to the Hepaticae and Anthocerotae of Puerto Rico and the Virgin Island. *The Bryologist* 92: 329-348.
- Griffiths, B., Bonkowski, M., Dobson, G., Caul, S., 1999. Changes in soil microbiana community structure in the presence of microbiana-feeding nematodes and protozoa. *Pedobiologia* 43: 297–304.
- Gilron G., Lynn D. y Roff C. 1991. The Annual Cycle of Biomass and Production of Tintinnine Ciliates in a Tropical neritic Region Near Kingston, Jamiaca. *Marina microbiana Foss Webs*. 5: 95-113.
- Gilron G., Lynn D. 1989. Assuming a 50% cell occupancy of the lorica overestimates tintinnine ciliate biomass. *Marine Biology* 103: 413-416.
- Glorière C. 1977. Contribution a l'étude des ciliés des sphaignes: II Dynamique des populations. *Protistologica* 3:335-352. En: Acosta-Mercado D. 2003.

Ecology of Soil Ciliates in a Subtropical Moist Forest in Puerto Rico.
Doctoral Thesis. University of Guelph, Canada

- Gutiérrez J., Callejas S., Borniquel S., Benítez L., Martín A. 2001. Ciliate cryptobiosis: A microbial strategy against environmental starvation. *Int Microbiology* 4: 151-157.
- Hector A., Schmid B., Beierkuhnlein C., Caldeira M., Diemer M., Dimitrakopoulos P., Finn J., Freitas H., Giller P., Good J., Harris R., Hogberg P., Huss-Danell K., Joshi J., Jumpponen A., Körner C., Leadley P., Loreau M., Minns A., Mulder C., O'Donovan G., Otway S., Pereira J., Prinz A., Read D., Scherer-Lorenzen M., Schulze E., Siamantziouras A., Spehn E., Terry A., Troumbis A., Woodward F., Yachi S., Lawton J. 1999. Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grassland. *Science* 286: 1123-1127
- Hooper D., Solan M., Symstad A., Díaz S., Gressner M., Buchmann N., DeGrange V., Grime P., Hulot F., Mermillod-Blondin F., Roy J., Spehn E., Van Peer L. 2002. Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning. En: Ledeganck P., Nijs I. y Beyens L. 2003. Plant Functional Group Diversity Promotes Soil Protist Diversity. *Arch.Protistenk* 154: 239-249.
- Hooper D. y Vitousek P. 1997. The Effects of Plant Composition and Diversity on Ecosystem Processes. *Science* 277: 1302-1306.
- Houston M. 1997. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* 110: 449-460.
- Kerckvoorde A., Trappeniers K., Chardez D., Nijs I., y Beyens L. 2000. Testate amoeba Communities from Terrestrial Moss Habitats in the Zackenberg Area (North-East Greenland). *Acta Protozoológica* 39: 27-33.
- Krebs C. 1985. Ecología. Estudio de la distribución y la abundancia: Parámetros de las comunidades p.413-424. (ed. 2). Instituto ecológico de Recursos Animales. Universidad de Columbia Británica. Harper y Row, Publishers. Inc. NY. USA.
- Ledeganck P., Nijs I. y Beyens L. 2003. Plant Functional Group Diversity Promotes Soil Protist Diversity. *Arch.Protistenk* 154: 239-249.
- Lee J., Leedale G., Bradbury P. (Eds) 2000. An illustrated guide to the protozoa. Society of the protozoologists. Second edition. Special Publ. Allen Press. Lawrence, Kansas. pp. 371-655.
- Lynn D, Roff J. y Hopcroft R. 1991. Annual abundance of loricate ciliates in tropical neritic waters of Kingston Jamaica. *Marine Biology and Ecology*:

- 110: 437-448. En: Yasindi A., Lynn D., y Taylor W. 2002. Ciliated Protozoa in Lake Nakuru, a Shallow Alkaline-Saline Lake in Kenya: Seasonal Variation, Potential Production and Role in the Food Web. *Arch. Hydrobiol.* 154: 311-325.
- Lynn D y Small E. 1989. Phylum Ciliophora Doflein, 1901. En: Lee, J., Leedale G., Bradbury P. (Eds) 2000. An illustrated guide to the protozoa. Society of the protozoologists. Second edition. Special Publ. Allen Press. Lawrence, Kansas. pp. 371-655.
- Madoni P. 1987. Estimation of Production and respiration rates by the Ciliated protozoa community in an experimental ricefield. *Hydrobiologia* 114: 113-120. En: Schönborn W. 1992. Comparative Studies on the Production Biology of Protozoan Communities in Freshwater and Soil Ecosystems. *Arch.Protistenk* 141: 187-214.
- Mitchell E., Gilbert D., Buttler A., Amblard C., Grosvernier P., y Gobat J. 2003. Structure of Microbial Communities in Sphagnum Peatlands and Effect of Atmospheric Carbon Dioxide Enrichment. *Microbiological Ecology* 46: 187-199.
- Mitchell E., Buttler A., Grosvernier Ph., Rydin H., Albinsson C., Greenup A., Heijmans M., Hoosbeek M. y Saarinen T. 2000. Relationships Among Testate Amoeba (Protozoa), Vegetation and Water Chemistry in Five Sphagnum dominated Peatlands in Europe. *New Phytologist*.140: 95-106
- Montagnes D., Lynn D., Roff J., y Taylor W. 1988. The Annual Cycle of the Heterotrophic Planktonic Ciliates in the Waters Surrounding the Isles of Shoals, Gulf of Maine: an Assessment of their Trophic role. *Marine Biology* 99: 21-30.
- Mulder CPH., Uliassi DD., Doak DF. 2001. Physical stress and diversity-productivity relationships: the role of positive interaction. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 98:6704-6708. En: Rixen C., Mulder CPH. 2005. Improved water retention links high species richness with increased productivity in arctic tundra moss communities. *Oecologia*. 146:287-299.
- Naeem S., Thompson L., Lawler S., Lawton J., Woodfin R. 1994. Declining Biodiversity can Alter the Performance of Ecosystems. *Nature* 368: 734-737
- National Climatic Data Center” (NCDC) y “National Oceanic and Atmospheric Administration” (NOAA) de los Estados Unidos. Estación del Bosque de

Toro Negro. Ciudad: Ponce. País: Puerto Rico. Datos de Observaciones climáticas. Septiembre de 2006- Abril de 2007.

Olmo J. 1998. Diversidad local y global de los protozoos ciliados de hábitats de agua dulce. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. España.

Paulin J. 1996. Morphology and Cytology of Ciliates. En: Olmo J. 1998. Diversidad local y global de los protozoos ciliados de hábitats de agua dulce. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. España.

Patterson D. 2003. Free Living Freshwater Protozoa. Manson Publishing. Washington D.C.

Putt M., Stoecker D., 1989. An experimentally Determined Carbon: Volume Ratio for Marine "oligotrichous" Ciliates from Estuarine and Coastal Waters. *Limnology and Oceanography*. 34: 1097-1103. En: Acosta-Mercado D. 2003. Ecology of Soil Ciliates in a Subtropical Moist Forest in Puerto Rico. Thesis. University of Guelph. Canada.

Rixen C., Mulder C. 2005. Improved water retention links high species richness with increased productivity in arctic tundra moss communities. *Oecologia*. 146:287-299.

Rogerson A. 1982. An Estimate of the Annual production and Energy Flow of the Large Naked Amoeba Population inhabiting a Sphagnum Bog. *Arch. Protistenkd.* 126: 145-149. En: Schönborn W. 1992. Comparative Studies on the Production Biology of Protozoan Communities in Freshwater and Soil Ecosystems. *Arch. Protistenk* 141: 187-214.

Ryan J. 1977. Invertebrates of Truelove Lowland. In: Bliss, L. (Ed.) Truelove Lowland, Devon Island, Canada: A high Arctic Ecosystem. The University of Alberta press, pp. 323-361. En: Acosta-Mercado D. 2003. Ecology of Soil Ciliates in a Subtropical Moist Forest in Puerto Rico. Thesis University of Guelph. Canada.

Sastre I. y Tan B. 1995. Problems of Bryophyte Conservations in the Tropics: a Discussion, with Case Example from Puerto Rico and the Philippines. *Caribbean Journal of Science*. 31: 200-206.

Sastre I. y Buck W. 1993. Annotated Checklist of the Mosses of Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science* 29: 226-234.

Schoefield W. 1985. Introduction of the Briology. Ed. Macmillan Publishing Company. New York. USA.

- Schönborn W. 1992. Comparative Studies on the Production Biology of Protozoan Communities in Freshwater and Soil Ecosystems. *Arch.Protistenk* 141: 187-214.
- Schönborn W. 1981. Die Ziliatenproduktion eines Baches. *Limnologica* (Berlin) 17: 203-212 En: Schönborn W. 1992. Comparative Studies on the Production Biology of Protozoan Communities in Freshwater and Soil Ecosystems. *Arch.Protistenk* 141: 187-214.
- Sherr E., Sherr B., Fallon R., Newell S. (1986). Small aloricate ciliates as a major component of the marine heterotrophic nanoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 31: 177-183. En: Montagnes D., Lynn D., Roff J., y Taylor W. 1988. The Annual Cycle of the Heterotrophic Planktonic Ciliates in the Waters Surrounding the Isles of Shoals, Gulf of Maine: an Assessment of their Trophic role. *Marine Biology* 99: 21-30.
- Smith H. 1978. The distribution and ecology of terrestrial protozoa of sub-Antarctic and maritime Antarctic islands. *Br. Antarctic. Surv. Sci. Rep.* 95: 1-104. En: Foissner 1996. Faunistics, Taxonomy and Ecology of Moss and Soil Ciliates (Protozoa, Ciliophora) from Antarctica, with Description of new Species, Including *Pleuroplitoides smithi* gen. n., sp.n. *Acta Protozoologica* 35: 95-123.
- Srivastava D., Kolasa J., Bengtsson J., Gonzáles A., Lawler P., Millar T., Munguia P., Romanuk T., Schneider C., y Trzcinski K. 2004. Trends in Ecology and Evolution 19: 88-95.
- Srivastava D., y Lawton H. 1998. Why More Productive Sites Have More Species: An Experimental Test of Theory Using Tree- Hole Communities. *The American Naturalist* 152: 94-115.
- Startev N., y Lieffers V. 2006. Dynamics of mineral nitrogen released from feathermosses after dehydration or handling stress. *The Bryologist* 109: 551-559.
- Sudzuki M. 1964. On the microfauna of the Antarctic region I. Moss-water community at Langhovde. *Jare Sci. Rep. Biol.* 19E: 1-41. En: Foissner 1996. Faunistics, Taxonomy and Ecology of Moss and Soil Ciliates (Protozoa, Ciliophora) from Antarctica, with Description of new Species, Including *Pleuroplitoides smithi* gen. n., sp.n. *Acta Protozoologica* 35: 95-123.
- Tilman D., Clarence M. Lehman C. y Thomson K. 1997a. Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations *Proc. National Academy Science USA.* *Ecology* 94:1857–1861.

- Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie y E. Siemann. 1997b. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277: 1300-1302.
- Wardle D., Bonner K., Barker G., Yeates G., Nicholson K., Bargett R. Watson R. Ghani A. 1999. Plant removals in perennial grassland: vegetation dynamics, decomposers, soil biodiversity, and ecosystem properties. *Ecol. Monogr* 69: 535-568. En: Ledeganck P., Nijs I. y Beyens L. 2003. Plant Functional Group Diversity Promotes Soil Protist Diversity. *Arch. Protistenk* 154: 239-249.
- Wardle D., Nicholson K. 1996. Synergistic effects of grassland plant species on soil microbial biomass and activity: implications for ecosystem-level effects of enriched plant diversity. *Funct Ecol* 10: 410-416. En: Tilman D., Clarence M. Lehman C. y Thomson K. 1997a. Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations *Proc. National Academy Science USA. Ecology* 94:1857-1861.
- Warner B. 1987. Abundance and diversity of Testate Amoeba (Rhizopoda, Testaceae) in Sphagnum Peatlands in Southwestern Ontario, Canada. *Arch. Protistenkd* 133:173-189.
- Wang W, Dalal R. y Moody P. 2003. Evaluation of the Microwave Irradiation Method for Measuring Soil Microbial Biomass. *Soil Science Society of America Journal* 67: 676-677.
- Yasindi A., Lynn D., y Taylor W. 2002. Ciliated Protozoa in Lake Nakuru, a Shallow Alkaline-Saline Lake in Kenya: Seasonal Variation, Potential Production and Role in the Food Web. *Arch. Hydrobiol* 154: 311-325.

APÉNDICES

Apéndice 1

Riqueza de ciliados en los microcosmos.

Tabla A. Análisis de varianza de medidas repetidas. Partición por tiempo.

†Tests of Effect Slices						
Effect	T	Trt	DF	Den DF	F Value	Pr > F
Tiempo*Tratamiento	1		3	224	0.58	0.6280
Tiempo*Tratamiento	2		3	224	1.65	0.1785
Tiempo*Tratamiento	3		3	224	1.39	0.2470
Tiempo*Tratamiento	4		3	224	6.91	0.0002
Tiempo*Tratamiento	5		3	224	2.35	0.0734
Tiempo*Tratamiento	6		3	224	2.07	0.1054
Tiempo*Tratamiento	7		3	224	0.11	0.9555
Tiempo*Tratamiento	8		3	224	1.41	0.2406
Tiempo*Tratamiento	1	7		224	23.34	<.0001
Tiempo*Tratamiento	3	7		224	15.84	<.0001
Tiempo*Tratamiento	5	7		224	15.98	<.0001
Tiempo*Tratamiento	8	7		224	19.94	<.0001

†T= tiempo, Trt= microcosmo, los números 1, 3, 5 y 8 representan los microcosmos con una, tres, cinco y ocho especies de briófitos; DF= grados de libertad. Se resaltan en negrilla las diferencias significativas ($p < 0.05$).

Tabla B. Comparación de medianas con Tukey-Kramer ($P < 0.05$) para la riqueza de ciliados en el cuarto mes de muestreo.

†T	Trt	Est	ES	
4	8	226.33	22.2664	A
4	3	173.78	22.2664	AB
4	5	144.00	22.2664	AB
4	1	86.1667	22.2664	B

†T= tiempo, 4= cuarto muestreo; Trt= microcosmo, los números 1, 3, 5 y 8 representan los microcosmos con una, tres, cinco y ocho especies de briófitos; Est= estimado de la mediana de la riqueza; ES= error estándar. Letras distintas indican diferencias.

Apéndice 2

Riqueza de la clase Colpodea

Tabla A. Análisis de varianza de medidas repetidas. Partición por tiempo.

Tests of Effect Slices						
Effect	T	Trt	DF	Den DF	F Value	Pr > F
Tiempo*Tratamiento	1		3	224	0.73	0.5347
Tiempo*Tratamiento	2		3	224	2.93	0.0345
Tiempo*Tratamiento	3		3	224	0.20	0.8931
Tiempo*Tratamiento	4		3	224	0.84	0.4739
Tiempo*Tratamiento	5		3	224	0.46	0.7077
Tiempo*Tratamiento	6		3	224	2.52	0.0585
Tiempo*Tratamiento	7		3	224	1.51	0.2115
Tiempo*Tratamiento	8		3	224	1.38	0.2508
Tiempo*Tratamiento		1	7	224	3.51	0.0014
Tiempo*Tratamiento		3	7	224	2.25	0.0314
Tiempo*Tratamiento		5	7	224	4.01	0.0004
Tiempo*Tratamiento		8	7	224	4.80	<.0001

†T= tiempo, Trt= microcosmo, los números 1, 3, 5 y 8 representan los microcosmos con una, tres, cinco y ocho especies de briófitos; DF= grados de libertad. Se resaltan en negrilla las diferencias significativas ($p < 0.05$).

Tabla B. Comparación de medianas con Tukey-Kramer ($P < 0.05$) para la riqueza de la clase Colpodea entre los microcosmos. Aunque no hubo diferencias significativas el microcosmo que presenta la mayor riqueza de colpodidos es el cinco.

†Trt	Est	ES
5	150.74	7.0520 A
8	145.42	7.0520 A
1	141.39	7.0520 A
3	140.46	7.0520 A

†Trt: microcosmo, los números 1, 3, 5 y 8 representan los microcosmos con una, tres, cinco y ocho especies de briófitos; Est: estimado de la mediana de la abundancia; ES: error estándar. Letras distintas indican diferencias ($p < 0.05$).

Apéndice 3

Riqueza de clase Oligohymenophorea

Tabla A. Análisis de varianza de medidas repetidas. Partición por tiempo.

Tests of Effect Slices						
Effect	T	Trt	DF	Den DF	F Value	Pr > F
Tiempo*Tratamiento	1		3	224	2.40	0.0686
Tiempo*Tratamiento	2		3	224	2.40	0.0686
Tiempo*Tratamiento	3		3	224	2.49	0.0614
Tiempo*Tratamiento	4		3	224	2.07	0.1049
Tiempo*Tratamiento	5		3	224	1.01	0.3875
Tiempo*Tratamiento	6		3	224	3.89	0.0097
Tiempo*Tratamiento	7		3	224	1.26	0.2872
Tiempo*Tratamiento	8		3	224	0.14	0.9352
Tiempo*Tratamiento		1	7	224	3.03	0.0046
Tiempo*Tratamiento		3	7	224	2.30	0.0278
Tiempo*Tratamiento		5	7	224	4.69	<.0001
Tiempo*Tratamiento		8	7	224	0.98	0.4451

†T= tiempo, Trt= microcosmo, los números 1, 3, 5 y 8 representan los microcosmos con una, tres, cinco y ocho especies de briófitos; DF= grados de libertad. Se resaltan en negrilla las diferencias significativas (p<0.05).

Tabla B. Comparación de medianas con Tukey-Kramer (P<0.05) para la riqueza de la clase Oligohymenophorea entre los microcosmos. Aunque no hubo diferencias significativas el microcosmo que presentó la mayor riqueza fue el cinco.

†Trt	Est	ES
5	153.15	7.7529 A
1	146.67	7.7529 A
3	141.97	7.7529 A
8	136.21	7.7529 A

†Trt= microcosmo, los números 1, 3, 5 y 8 representan los microcosmos con una, tres, cinco y ocho especies de briófitos; Est= estimado de la mediana de la abundancia; ES= error estándar. Letras distintas indican diferencias.

Apéndice 4

Riqueza de ciliados en los monocultivos de briófitos

Tabla A. Análisis de varianza de medidas repetidas. Partición por tiempo.

Tests of Effect Slices						
Effect	T	Trt	DF	Den DF	F Value	Pr > F
Tiempo*Tratamiento	1		7	160	1.04	0.4088
Tiempo*Tratamiento	3		7	160	0.91	0.5022
Tiempo*Tratamiento	4		7	160	0.80	0.5856
Tiempo*Tratamiento	6		7	160	3.37	0.0022
Tiempo*Tratamiento	8		7	160	0.15	0.9936
Tiempo*Tratamiento	1		4	160	3.62	0.0075
Tiempo*Tratamiento	2		4	160	2.55	0.0413
Tiempo*Tratamiento	3		4	160	2.89	0.0239
Tiempo*Tratamiento	4		4	160	5.27	0.0005
Tiempo*Tratamiento	5		4	160	9.76	<.0001
Tiempo*Tratamiento	6		4	160	7.10	<.0001
Tiempo*Tratamiento	7		4	160	8.56	<.0001
Tiempo*Tratamiento	8		4	160	6.25	0.0001

†T= tiempo, Trt= microcosmo, 1= *Fissidens polyodioides*; 2= *Pyrrhobryum spiniforme*; 3= *Pteropsiella frundiformis* 4= *Leucomonium strumosum* 5= *Lophocolea bidentata*; 6= *Marchantia chenopoda*; 7= *Pogonatum tortile* y 8= *Paracromastigium pachyrhizum* DF= grados de libertad. Se resaltan en negrilla las diferencias significativas (p<0.05).

Apéndice 4

Riqueza de ciliados en los monocultivos de briófitos

Tabla B. Comparación de medianas con Tukey-Kramer ($P < 0.05$) para la riqueza de ciliados entre las especies de briófitos. No hubo diferencias en la riqueza de ciliados entre las especies de briófitos. La mayor riqueza se presentó en *Pogonatum tortile*, seguida de *Paracromastigium pachyrhizum*.

†Bri- Sp.	Est	ES
7	134.22	11.4866 A
8	130.75	11.4866 A
4	128.15	11.4866 A
6	123.53	11.4866 A
3	119.32	11.4866 A
1	118.68	11.4866 A
5	112.93	11.4866 A
2	96.4167	11.4866 A

†T= tiempo; Bri-sp. = especie de briófitos, donde 1= *Fissidens polypodioides*; 2= *Pyrrhobryum spiniforme*; 3= *Pteropsiella frundiformis* 4= *Leucomonium strumosum* 5= *Lophocolea bidentata*; 6= *Marchantia chenopoda*; 7= *Pogonatum tortile* y 8= *Paracromastigium pachyrhizum*; Est= estimado de la mediana de la riqueza; ES= error estándar; G= grupo= Letras distintas indican diferencias.

Apéndice 5

Abundancia de ciliados

Tabla A. Análisis de varianza de medidas repetidas. Partición por tiempo.

Tests of Effect Slices						
Effect	T	Trt	DF	Den DF	F Value	Pr > F
Tiempo*Tratamiento	1		3	224	0.89	0.4491
Tiempo*Tratamiento	2		3	224	0.31	0.8150
Tiempo*Tratamiento	3		3	224	1.69	0.1698
Tiempo*Tratamiento	4		3	224	6.03	0.0006
Tiempo*Tratamiento	5		3	224	3.40	0.0185
Tiempo*Tratamiento	6		3	224	3.88	0.0099
Tiempo*Tratamiento	7		3	224	1.03	0.3801
Tiempo*Tratamiento	8		3	224	2.30	0.0787
Tiempo*Tratamiento	1	7	7	224	39.77	<.0001
Tiempo*Tratamiento	3	7	7	224	30.09	<.0001
Tiempo*Tratamiento	5	7	7	224	37.71	<.0001
Tiempo*Tratamiento	8	7	7	224	51.28	<.0001

†T= tiempo, Trt= microcosmo, los números 1, 3, 5 y 8 representan los microcosmos con una, tres, cinco y ocho especies de briófitos; DF= grados de libertad. Se resaltan en negrilla las diferencias significativas (p<0.05).

Tabla B. Comparación de medianas con Tukey-Kramer (P<0.05) para la abundancia de ciliados en el cuarto mes de muestreo. Son diferentes los microcosmos uno y ocho. La abundancia más importante se presentó en el microcosmo ocho seguida del tres.

†T	Trt	Est	ES	
4	8	249.78	21.0925	A
4	3	214.50	21.0925	AB
4	5	164.11	21.0925	AB
4	1	133.39	21.0925	B

†T= tiempo, 4= cuarto muestreo; Trt= microcosmo, los números 1, 3, 5 y 8 representan los microcosmos con una, tres, cinco y ocho especies de briófitos; Est= estimado de la mediana de la abundancia; ES= error estándar. Letras distintas indican diferencias.

Apéndice 5

Abundancia de ciliados

Tabla C. Comparación de medianas con Tukey-Kramer ($P < 0.05$) para la abundancia de ciliados en el cuarto mes de muestreo. Son diferentes los microcosmos uno y ocho. La mayor abundancia se presentó en el microcosmo ocho seguida del cinco.

\ddagger Trt	Est	ES	
8	161.44	7.2059	A
5	144.33	7.2059	A
1	137.69	7.2059	A
3	134.53	7.2059	A

\ddagger Trt= microcosmo, los números 1, 3, 5 y 8 representan los microcosmos con una, tres, cinco y ocho especies de briófitos; Est= estimado de la mediana de la abundancia; ES= error estándar. Letras distintas indican diferencias.

Apéndice 6

Abundancia de la clase Colpodea

Tabla A. Análisis de varianza de medidas repetidas. Partición por tiempo.

Tests of Effect Slices						
Effect	T	Trt	DF	Den DF	F Value	Pr > F
Tiempo*Tratamiento	1		3	224	0.54	0.6579
Tiempo*Tratamiento	2		3	224	0.29	0.8359
Tiempo*Tratamiento	3		3	224	0.57	0.6364
Tiempo*Tratamiento	4		3	224	2.48	0.0617
Tiempo*Tratamiento	5		3	224	1.86	0.1376
Tiempo*Tratamiento	6		3	224	0.70	0.5529
Tiempo*Tratamiento	7		3	224	1.25	0.2910
Tiempo*Tratamiento	8		3	224	0.18	0.9111
Tiempo*Tratamiento	1	7	7	224	7.64	<.0001
Tiempo*Tratamiento	3	7	7	224	6.55	<.0001
Tiempo*Tratamiento	5	7	7	224	7.53	<.0001
Tiempo*Tratamiento	8	7	7	224	8.45	<.0001

†T= tiempo, Trt= microcosmo, los números 1, 3, 5 y 8 representan los microcosmos con una, tres, cinco y ocho especies de briófitos; DF= grados de libertad. Se resaltan en negrilla las diferencias significativas (p<0.05).

Tabla B. Comparación de medianas con Tukey-Kramer (P<0.05) para la abundancia de la clase Colpodea entre los microcosmos. Aunque no hubo diferencias significativas el microcosmo que presenta la mayor abundancia de colpodidos es el ocho.

†Trt	Est	ES	
8	151.61	7.8021	A
5	147.35	7.8021	A
3	141.14	7.8021	A
1	137.90	7.8021	A

†Trt= microcosmo, los números 1, 3, 5 y 8 representan los microcosmos con una, tres, cinco y ocho especies de briófitos; Est= estimado de la mediana de la abundancia; ES= error estándar. Letras distintas indican diferencias.

Apéndice 7

Abundancia de la clase Oligohymenophora

Tabla A. Análisis de varianza de medidas repetidas. Partición por tiempo.

Effect	Tests of Effect Slices					
	T	Trt	Num DF	Den DF	F Value	Pr > F
Tiempo*Tratamiento	1		3	224	1.79	0.1494
Tiempo*Tratamiento	2		3	224	1.79	0.1494
Tiempo*Tratamiento	3		3	224	3.43	0.0178
Tiempo*Tratamiento	4		3	224	2.90	0.0359
Tiempo*Tratamiento	5		3	224	1.02	0.3853
Tiempo*Tratamiento	6		3	224	4.17	0.0068
Tiempo*Tratamiento	7		3	224	1.02	0.3838
Tiempo*Tratamiento	8		3	224	0.11	0.9568
Tiempo*Tratamiento	1	1	7	224	2.93	0.0059
Tiempo*Tratamiento	3	3	7	224	2.14	0.0408
Tiempo*Tratamiento	5	5	7	224	3.59	0.0011
Tiempo*Tratamiento	8	8	7	224	1.60	0.1361

†T= tiempo, Trt= microcosmo, los números 1, 3, 5 y 8 representan los microcosmos con una, tres, cinco y ocho especies de briófitos; DF= grados de libertad. Se resaltan en negrilla las diferencias significativas ($p < 0.05$).

Tabla B. Comparación de medianas con Tukey-Kramer ($P < 0.05$) para la abundancia de la clase Oligohymenophorea entre los microcosmos. Aunque no hubo diferencias significativas el microcosmo que presenta la abundancia más importante es el uno, seguida del cinco.

†Trt	Est	ES
1	151.61	7.5595 A
5	145.49	7.5595 A
8	140.90	7.5595 A
3	140.01	7.5595 A

†Obs= observación; T= tiempo; Trt= microcosmo, los números 1, 3, 5 y 8 representan los microcosmos con una, tres, cinco y ocho especies de briófitos; Est= estimado de la mediana de la abundancia; ES= error estándar. Letras distintas indican diferencias.

Apéndice 8

Abundancia de ciliados en los monocultivos de briófitos

Tabla A. Análisis de varianza de medidas repetidas. Partición por tiempo.

Tests of Effect Slices						
Effect	T	Trt	DF	Den DF	F Value	Pr > F
Tiempo*Tratamiento	1		7	160	0.81	0.5791
Tiempo*Tratamiento	3		7	160	3.07	0.0047
Tiempo*Tratamiento	4		7	160	0.76	0.6189
Tiempo*Tratamiento	6		7	160	1.61	0.1375
Tiempo*Tratamiento	8		7	160	0.36	0.9215
Tiempo*Tratamiento	1		4	160	7.97	<.0001
Tiempo*Tratamiento	2		4	160	7.44	<.0001
Tiempo*Tratamiento	3		4	160	10.73	<.0001
Tiempo*Tratamiento	4		4	160	14.03	<.0001
Tiempo*Tratamiento	5		4	160	10.81	<.0001
Tiempo*Tratamiento	6		4	160	9.40	<.0001
Tiempo*Tratamiento	7		4	160	5.63	0.0003
Tiempo*Tratamiento	8		4	160	10.24	<.0001

†T= tiempo, Trt= microcosmo, 1= *Fissidens polypodoides*; 2= *Pyrrhobryum spiniforme*; 3= *Pteropsiella frundiformis* 4= *Leucomonium strumosum* 5= *Lophocolea bidentata*; 6= *Marchantia chenopoda*; 7= *Pogonatum tortile* y 8= *Paracromastigium pachyrhizum* DF= grados de libertad. Se resaltan en negrilla las diferencias significativas (p<0.05).

Apéndice 8

Abundancia de ciliados en los monocultivos de briófitos

Tabla B. Prueba de comparación de medianas con Tukey-Kramer ($P < 0.05$) para la abundancia de ciliados entre las especies de briófitos. La mayor abundancia la presentó *Marchantia chenopoda*, seguida de *Lophocolea bidentata*

†Bri- sp.	Est	ES	
6	130.00	10.0603	A
5	127.90	10.0603	A
8	126.63	10.0603	A
7	125.57	10.0603	A
3	123.85	10.0603	A
1	119.65	10.0603	A
4	119.57	10.0603	A
2	90.8333	10.0603	A

†Bri-sp. = especie de briófitos, dónde 1= *Fissidens polypodioides*; 2= *Pyrrhobryum spiniforme*; 3= *Pteropsiella frundiformis* 4= *Leucomonium strumosum* 5= *Lophocolea bidentata*; 6= *Marchantia chenopoda*; 7= *Pogonatum tortile* y 8= *Paracromastigium pachyrhizum*; Est= estimado de la mediana de la riqueza; ES= error estándar; G= grupo= Letras distintas indican diferencias.

Apéndice 9

Productividad de los ciliados en los microcosmos

Tabla A. Análisis de varianza de medidas repetidas. Partición por tiempo.

Effect	Tests of Effect Slices				F Value	Pr > F
	T	Trt	Num DF	Den DF		
Tiempo*Tratamiento	1		3	224	0.64	0.5884
Tiempo*Tratamiento	2		3	224	0.30	0.8245
Tiempo*Tratamiento	3		3	224	0.20	0.8943
Tiempo*Tratamiento	4		3	224	3.63	0.0138
Tiempo*Tratamiento	5		3	224	1.34	0.2638
Tiempo*Tratamiento	6		3	224	2.47	0.0625
Tiempo*Tratamiento	7		3	224	2.70	0.0463
Tiempo*Tratamiento	8		3	224	4.37	0.0051
Tiempo*Tratamiento		1	7	224	88.01	<.0001
Tiempo*Tratamiento		3	7	224	94.62	<.0001
Tiempo*Tratamiento		5	7	224	88.10	<.0001
Tiempo*Tratamiento		8	7	224	99.36	<.0001

†T= tiempo, Trt= microcosmo, los números 1, 3, 5 y 8 representan los microcosmos con una, tres, cinco y ocho especies de briófitos; DF= grados de libertad. Se resaltan en negrilla las diferencias significativas (p<0.05).

Tabla B. Prueba de comparación de medianas con Tukey-Kramer (P<0.05) para la productividad secundaria de ciliados entre los microcosmos. Hay diferencias entre el microcosmo ocho y uno.

†Trt	Est	ES	
8	152.06	5.2998	A
3	150.85	5.2998	A
5	146.88	5.2998	AB
1	128.22	5.2998	B

†T= tiempo; Trt= microcosmo, los números 1, 3, 5 y 8 representan los microcosmos con una, tres, cinco y ocho especies de briófitos; Est= estimado de la mediana de la productividad; ES= error estándar. Letras distintas indican diferencias.

Apéndice 10

Clase Colpodea

Tabla A. Análisis de varianza de medidas repetidas. Partición por tiempo.

Tests of Effect Slices						
Effect	T	Trt	DF	Den DF	F Value	Pr > F
Tiempo*Tratamiento	1		3	224	0.47	0.7042
Tiempo*Tratamiento	2		3	224	0.90	0.4417
Tiempo*Tratamiento	3		3	224	0.05	0.9869
Tiempo*Tratamiento	4		3	224	1.90	0.1298
Tiempo*Tratamiento	5		3	224	2.37	0.0713
Tiempo*Tratamiento	6		3	224	0.71	0.5493
Tiempo*Tratamiento	7		3	224	0.78	0.5034
Tiempo*Tratamiento	8		3	224	5.24	0.0016
Tiempo*Tratamiento	1	7	7	224	30.72	<.0001
Tiempo*Tratamiento	3	7	7	224	42.17	<.0001
Tiempo*Tratamiento	5	7	7	224	35.83	<.0001
Tiempo*Tratamiento	8	7	7	224	38.44	<.0001

†T= tiempo, Trt= microcosmo, los números 1, 3, 5 y 8 representan los microcosmos con una, tres, cinco y ocho especies de briófitos; DF= grados de libertad. Se resaltan en negrilla las diferencias significativas (p<0.05).

Tabla B. Prueba de comparación de medianas con Tukey-Kramer (P<0.05) para la productividad secundaria de colpodidos en el octavo mes de muestreo. Hay diferencias entre el microcosmo uno y tres.

†T	Trt	Est	ES	
8	3	179.83	25.7190	A
8	5	107.44	25.7190	AB
8	8	90.3889	25.7190	AB
8	1	37.2222	25.7190	B

†T= tiempo, 8= octavo muestreo; Trt= microcosmo, los números 1, 3, 5 y 8 representan los microcosmos con una, tres, cinco y ocho especies de briófitos; Est= estimado de la mediana de la abundancia; ES= error estándar. Letras distintas indican diferencias.

Apéndice 10

Clase Colpodea

Tabla C. Prueba de comparación de medianas con Tukey-Kramer ($P < 0.05$) para la productividad secundaria de los colpodidos entre los microcosmos.

\dagger Trt	Est	ES	
3	149.77	6.1351	A
8	147.43	6.1351	A
5	144.04	6.1351	A
1	136.76	6.1351	A

\dagger T= tiempo; Trt= microcosmo, los números 1, 3, 5 y 8 representan los microcosmos con una, tres, cinco y ocho especies de briófitos; Est= estimado de la mediana de la abundancia; ES= error estándar. Letras distintas indican diferencias.

Apéndice 11

Clase Oligohymenophorea

Tabla A. Análisis de varianza de medidas repetidas. Partición por tiempo.

Tests of Effect Slices						
Effect	T	Trt	DF	Den DF	F Value	Pr > F
Tiempo*Tratamiento	1		3	224	2.18	0.0911
Tiempo*Tratamiento	2		3	224	2.10	0.1014
Tiempo*Tratamiento	3		3	224	1.09	0.3554
Tiempo*Tratamiento	4		3	224	2.19	0.0901
Tiempo*Tratamiento	5		3	224	0.58	0.6316
Tiempo*Tratamiento	6		3	224	4.45	0.0046
Tiempo*Tratamiento	7		3	224	1.35	0.2588
Tiempo*Tratamiento	8		3	224	1.00	0.3919
Tiempo*Tratamiento	1	7		224	3.81	0.0006
Tiempo*Tratamiento	3	7		224	2.93	0.0059
Tiempo*Tratamiento	5	7		224	6.30	<.0001
Tiempo*Tratamiento	8	7		224	2.24	0.0323

†T= tiempo, Trt= microcosmo, los números 1, 3, 5 y 8 representan los microcosmos con una, tres, cinco y ocho especies de briófitos; DF= grados de libertad. Se resaltan en negrilla las diferencias significativas (p<0.05).

Tabla B. Prueba de comparación de medianas con Tukey-Kramer (P<0.05) para la productividad secundaria de oligohymenoforos entre los microcosmos.

†Trt	Est	SE	
5	150.60	8.5033	A
3	149.14	8.5033	A
1	139.29	8.5033	A
8	138.97	8.5033	A

†T= tiempo; Trt= microcosmo, los números 1, 3, 5 y 8 representan los microcosmos con una, tres, cinco y ocho especies de briófitos; Est= estimado de la mediana de la abundancia; ES= error estándar. Letras distintas indican diferencias.

Apéndice 12

Productividad de ciliados en los monocultivos de briófitos

Tabla A. Análisis de varianza de medidas repetidas. Partición por tiempo.

Effect	Tests of Effect Slices					
	T	Trt	Num DF	Den DF	F Value	Pr > F
Tiempo*Tratamiento	1		7	160	0.30	0.9516
Tiempo*Tratamiento	3		7	160	0.65	0.7163
Tiempo*Tratamiento	4		7	160	0.81	0.5799
Tiempo*Tratamiento	6		7	160	0.38	0.9126
Tiempo*Tratamiento	8		7	160	0.14	0.9946
Tiempo*Tratamiento	1		4	160	4.46	0.0019
Tiempo*Tratamiento	2		4	160	3.63	0.0074
Tiempo*Tratamiento	3		4	160	4.37	0.0022
Tiempo*Tratamiento	4		4	160	5.50	0.0004
Tiempo*Tratamiento	5		4	160	4.03	0.0038
Tiempo*Tratamiento	6		4	160	6.06	0.0001
Tiempo*Tratamiento	7		4	160	8.41	<.0001
Tiempo*Tratamiento	8		4	160	7.45	<.0001

†T= tiempo, Trt= microcosmo, 1= *Fissidens polyodioides*; 2= *Pyrrhobryum spiniforme*; 3= *Pteropsiella frundiformis* 4= *Leucomonium strumosum* 5= *Lophocolea bidentata*; 6= *Marchantia chenopoda*; 7= *Pogonatum tortile* y 8= *Paracromastigium pachyrhizum* DF= grados de libertad. Se resaltan en negrilla las diferencias significativas (p<0.05).

Apéndice 12

Productividad de ciliados en los monocultivos de briófitos

Tabla B. Comparación de medianas con Tukey-Kramer ($P < 0.05$) para la productividad de ciliados entre las especies de briófitos. No hubo diferencias en la riqueza de ciliados entre las especies de briófitos.

†Bri- sp.	Est	ES	
7	6.97^{-05}	11.3618	A
8	6.38^{-05}	11.3618	A
6	6.30^{-05}	11.3618	A
1	6.14^{-05}	11.3618	A
4	5.98^{-05}	11.3618	A
3	5.84^{-05}	11.3618	A
5	5.48^{-05}	11.3618	A
2	5.46^{-05}	11.3618	A

†Bri-sp. = especie de briófitos, dónde 1= *Fissidens polypodioides*; 2= *Pyrrhobryum spiniforme*; 3= *Pteropsiella frundiformis* 4= *Leucomonium strumosum* 5= *Lophocolea bidentata*; 6= *Marchantia chenopoda*; 7= *Pogonatum tortile* y 8= *Paracromastigium pachyrhizum*; Est= estimado de la mediana de la riqueza; ES= error estándar; G= grupo= Letras distintas indican diferencias.

Apéndice 13

4.1. Riqueza de ciliados en tres especies de briófitos en el Bosque Estatal de Toro Negro Puerto Rico.

La relación entre diversidad, niveles tróficos y reciclaje de nutrientes es un tópico controversial en las investigaciones ecológicas. Dadas las condiciones microambientales que caracterizan los briófitos (heterogeneidad morfológica y espacial), los hace promotores de diversidad microbiana y estimuladores de niveles tróficos mayores (Mitchell *et al* 2003). Es importante describir esta asociación para tener un mejor entendimiento de los procesos de productividad y reciclaje de nutrientes en dichos microhábitats. Si diferentes especies de briófitos estimulan distintas especies de ciliados entonces el tipo de briófito tiene un efecto sobre la diversidad de ciliados. Se colectó 1 g de la parte vegetativa de *Lejeunea* sp., *Pogonatum* sp. y *Fissidens* sp. (8 réplicas), se realizaron observaciones en vivo a intervalos de 24 h. Se registró un total de 30 morfoespecies de ciliados, primordialmente de la subclase Stichotrichia y la clase Nassophorea. *Lejeunea* sp. presentó la mayor riqueza de ciliados, seguida de *Fissidens* sp. y *Pogonatum* sp. Se encontraron diferencias significativas ($F_{(2,21)} = 4.32$, $P = 0.027$, $n = 24$) (Fig. a) entre la riqueza de especies de ciliados en *Pogonatum* sp. y *Lejeunea* sp., debido posiblemente a la heterogeneidad morfológica de las especies de briófitos. El análisis de conglomerados (Fig. b) sugiere que *Fissidens* sp. y *Pogonatum* sp. representan los grupos más similares, mientras que *Lejeunea* sp. posee una comunidad distinta siendo la más disimilar. Se concluye que las características morfológicas de los briófitos pueden influenciar la riqueza de ciliados.

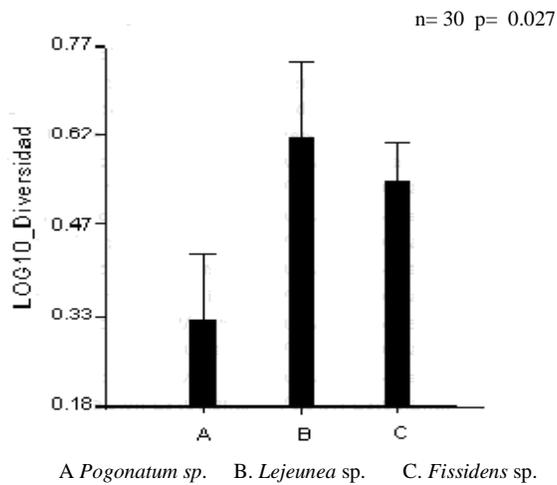


Figura a. Diversidad de ciliados ($\text{Ind}/\text{ml}^{-3}$) en función a las tres especies de briófitos. La n representa el número total de especies de ciliados. La mayor diversidad se observa en *Lejeunea* sp. Seguida por *Fissidens* sp. y *Pogonatum* sp.

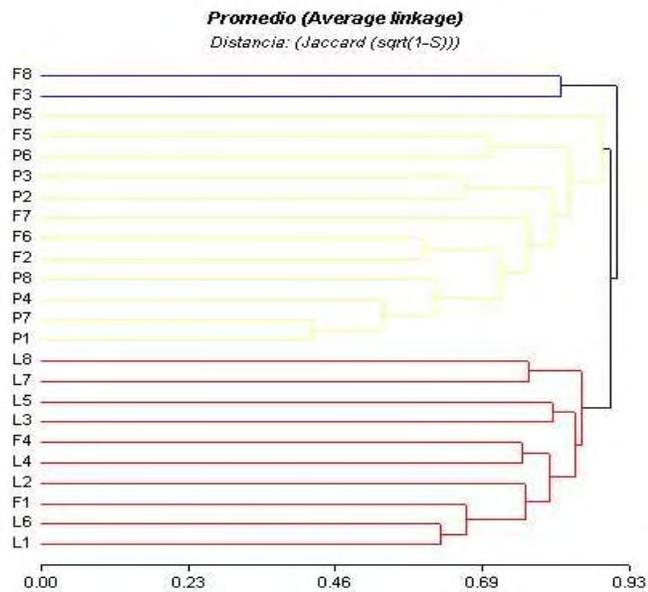
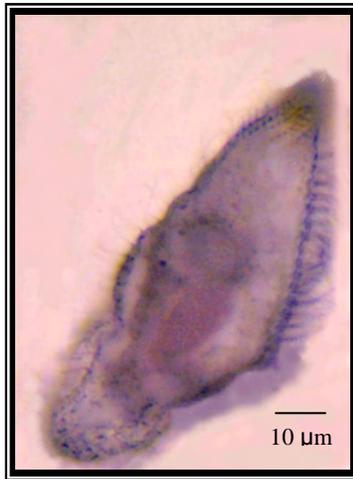


Figura b. Análisis de conglomerados de los briófitos de acuerdo a la riqueza de especies de ciliados, *Fissidens* sp. y *Pogonatum* sp. representan los grupos más similares, mientras que *Lejeunea* sp. posee una comunidad distinta siendo las más disimilar. (F: *Fissidens* sp., L: *Lejeunea* sp., P: *Pogonatum* sp.)

Apéndice 14

Composición de ciliados en briófitos

Clase Spirotrichea



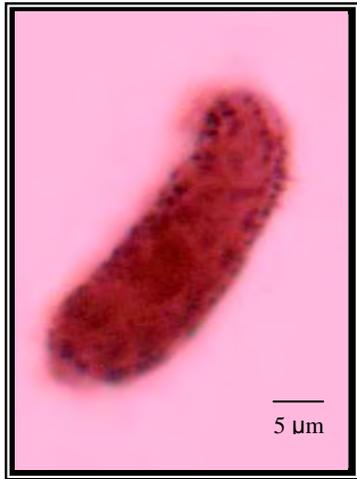
Stichotrico 2



Strombidium sp.



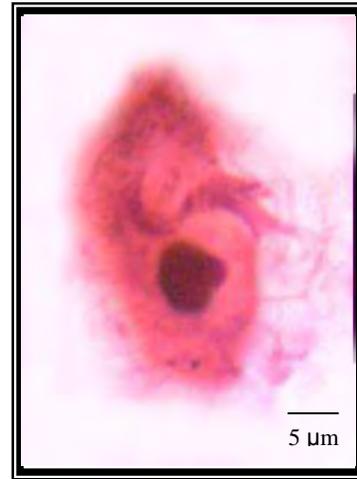
Gonostomum strenua



Urostyla sp.



Aspidisca sp.

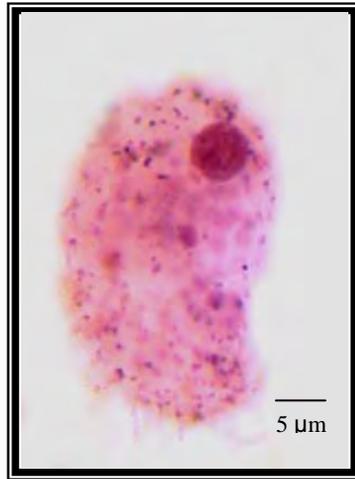


Spirotrichea

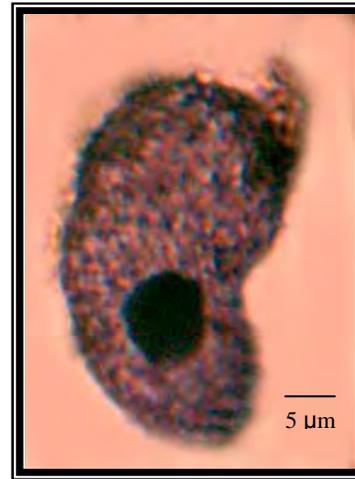
Clase Colpodea



Platyophrydes sp.



Colpoda steinii



Colpoda cucullus

Clase Phyllopharyngea



Trithigmostoma cucullulus

Clase Litostomatea



Litostomate 55