

# Actividad de *Ommatoiulus cervinus* (Diplopoda) en la descomposición de hojarasca de *Quercus pyrenaica* en la Sierra de Gata (provincia de Salamanca, España)

María E. Rodríguez

Instituto de Ecología y Sistemática, Ministerio de Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente  
La Habana. Cuba

Cristina Vicente

Universitat Autònoma de Barcelona. Facultat de Ciències  
08193 Bellaterra (Barcelona). Spain

Juan F. Gallardo Lancho<sup>1</sup>

Consejo Superior de Investigaciones Científicas  
Aptartado de Correos 257, 37071 Salamanca, Spain  
jgallard@gugu.usal.es

Manuscrito recibido en diciembre de 1997

## Resumen

Se encontró que la distribución y densidad del diplópodo *Ommatoiulus cervinus* en rebollares de *Quercus pyrenaica* de la Sierra de Gata (provincia de Salamanca, España) parece estar relacionada con el retorno potencial de Ca por la hojarasca y la disponibilidad de Ca de cambio en el suelo. Se determinó *in vitro* el consumo de hojas de rebollo y la producción de excretas de esta especie. Durante el periodo otoñal estudiado los diplópodos consumieron 91 g m<sup>-2</sup> y 453 g m<sup>-2</sup> de hojarasca, haciendo un aporte de 45 y 176 g m<sup>-2</sup> de excretas en las parcelas forestales de Navasfrías y Fuenteguinaldo respectivamente. Un cálculo aproximado del consumo de la población media durante el periodo representó el 12 % y el 37 % del desfronde anual en las citadas parcelas de Navasfrías y Fuenteguinaldo, respectivamente.

**Palabras clave:** descomposición de hojarasca, *Ommatoiulus cervinus*, diplópodos, *Quercus pyrenaica*, Rebollares.

**Abstract.** Litter consumption of *Ommatoiulus cervinus* in deciduous (*Quercus pyrenaica*) oak coppices located at the Sierra de Gata mountains (province of Salamanca, Western Spain)

The distribution and abundance of the diplopod *Ommatoiulus cervinus* in deciduous oak (*Quercus pyrenaica*) coppices at the Sierra de Gata mountains (province of Salamanca, Western Spain) were determined; those seem to be related to the Ca potential return by litter and the soil exchangeable Ca. The consumption of *Q. pyrenaica* litter and faecal pellets production by this diplopod species was also measured. During the studied autumn period the mean litter consumption *in vitro* of diplopods was 91 g m<sup>-2</sup> and 453 g m<sup>-2</sup>, and

their mean faecal production was 45 to 176 g m<sup>-2</sup>, referred to Navasfrías and Fuenteguinaldo experimental plots, respectively. Diplopods consumed about 12 % and 37 % of the annual litter fall in the studied stands of Navasfrías and Fuenteguinaldo, respectively.

**Key words:** Litter decomposition, *Ommatoiulus cervinus*, Diplopoda, *Quercus pyrenaica*, Deciduous oak forests.

---

## Introducción

La importancia de los diplópodos como descomponedores primarios ha sido demostrada tanto en bosques caducifolios de climas templados (Bignell, 1989; David, 1982, 1987; Gère, 1956; McBrayer, 1973; Monrozier & Robin, 1988; Striganova, 1971, 1975; entre otros) como en bosques tropicales (Poboszny et al., 1992; Rodríguez & Reinés, 1985; Rodríguez & Rodríguez, 1988). Striganova (1975) señaló que tres especies de la familia *Iulidae* descomponen de 0.96 a 1.18 g día<sup>-1</sup> de hojarasca en bosques mixtos (*Querceto-Fagetum*) de las estribaciones de los Cárpatos Orientales, donde los diplópodos tenían una elevada densidad (entre 30 y 87 individuos m<sup>-2</sup>) en las parcelas de estudio.

El presente trabajo se realizó en rebollares de *Quercus pyrenaica* Willd. de la Sierra de Gata (Oeste español), en parcelas forestales permanentes estudiadas por Gallardo et al. (1998). Estas parcelas forestales están situadas en la comarca de «El Rebollar» (provincia de Salamanca, España), donde se observó que los diplópodos constituyen el componente principal en densidad y, probablemente en biomasa de la macrofauna descomponedora de la hojarasca de estos rebollares y donde la presencia de bolitas fecales de diplópodos se hizo evidente en una primera exploración, suponiendo del 2 al 15 % del peso total del mantillo.

El objetivo del presente trabajo fue determinar *in vitro* el consumo de hojas y la producción de excretas por los diplópodos capturados en bosques de rebollo (*Q. pyrenaica*) de la Sierra de Gata, para así poder estimar el papel que tienen aquéllos en la descomposición de la hojarasca en estos ecosistemas. También se determinó la abundancia de diplópodos en dichos ecosistemas forestales.

## Material y métodos

### *Situación y descripción de las áreas*

El área de estudio se encuentra en la comarca salmantina de «El Rebollar» (vertiente norte de la Sierra de Gata, oeste español; 40° 2' N y 3° 0' O). Las parcelas experimentales forestales se encuentran en los municipios de Navasfrías (NF), Villasrubias (VR) y Fuenteguinaldo (FG). Dichas parcelas obedecen a un gradiente altitudinal y de precipitaciones (tabla 1) y han sido ya ampliamente descritas por Gallardo et al. (1998), Martín et al. (1995), Moreno et al. (1996a, 1996b), Quilchano et al. (1995), Salgado et al. (1997) y Turrión et al. (1997), entre otros; se trata de montes medios de *Q. pyrenaica* (rebollares) que poseen una baja carga ganadera o se restringe a sólo parte del año.

**Tabla 1.** Datos climáticos de la zona de estudio.

Parcelas	Navasfrías (NF)	Villasrubias (VR)	Fuenteguinaldo (FG)
Precipitación anual media (L/m <sup>2</sup> , referidos a 23 años)	1580	872	720
Temperatura media anual (°C, referidos a 23 años)	11.3	12.0	13.3
Temperaturas medias (°C)			
Agosto de 1993	19.0	N.d.	20.0
Septiembre de 1993	15.5	N.d.	18.5
Octubre de 1993	8.8	N.d.	10.2
Noviembre de 1993	5.0	N.d.	6.2
Precipitación (L/m <sup>2</sup> )			
Verano de 1993	166	65	60
Otoño de 1993	536	484	391
Total 1993	1269	1056	858

(N.d.: Sin datos).

La climatología del área de estudio es mediterráneo húmedo-templado (Moreno et al., 1996a). La parcela situada en NF está a mayor altitud (960 m s.n.m.), recibe una mayor precipitación anualmente (alrededor de 1580 L m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup>) y posee una temperatura media anual más baja (11.3 °C); mientras que la de FG está a menor altitud (870 m) y tiene una climatología más seca (720 L m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup>) y algo más cálida (13.3 °C); la parcela de VR tiene características intermedias entre las dos situaciones anteriores (tabla 1).

### *Perfiles y subhorizontes edáficos*

Los suelos dominantes son *Cambisoles húmicos* (F.A.O. 1990), aunque en VR abundan *Leptosoles úmbricos*, dada su menor profundidad; en todo caso, estos suelos son ricos en materia orgánica edáfica, sobre todo el horizonte  $A_{hl}$  (0-20 cm; tabla 2).

Debido a que los diplópodos son saprófagos por excelencia se considera que las características del horizonte holorgánico (*O*), donde realizan su actividad, son muy importantes para determinar la presencia, densidad y dinámica de sus poblaciones en los ecosistemas forestales donde habitan.

En el horizonte *O* (hojarasca superficial) se pueden distinguir, en general, tres subhorizontes: *L*, *F* y *H* (Brethes et al. 1995; Duchaufour, 1984).

En el área de estudio el subhorizonte *L* comprende hojas frescas, amarillentas, poco atacadas por la fauna y de consistencia más dura, mientras que el sub-

**Tabla 2.** Características generales de las parcelas y suelos forestales.

Parcelas	Navasfrías (NF)	Villasrubias (VR)	Fuenteguinaldo (FG)
Altura (m s.n.m)	960	900	870
Pendiente media (%)	Entre 6 y 12	Entre 6 y 12	2
Orientación	Este	Noroeste	Sudeste
Geología	Esquistos	Esquistos	Granitos
Suelos (FAO 1990)	<i>Cambisol húmico</i>	<i>Leptosol úbrico</i>	<i>Cambisol húmico</i>
Horizonte O	Hojarasca continua estacional (<3 cm), bien humificada, poco estratificada, raicillas en FH, con micelios.	Hojarasca discontinua (<2 cm), bien humificada, con pocas raicillas.	Hojarasca continua estacional (<10 cm), bien estratificada, estera radical, con abundantes micelios fúngicos.
Tipo de humus	<i>Mull forestal</i>	<i>Mull forestal distrófico</i>	<i>Mull forestal mesotrófico</i>
Horizonte Ah <sup>1</sup> (0-20 cm)			
pH	4.9	4.6	5.4
C orgánico (g/kg)	105	67	42
Capacidad total cambio catiónico (meq/kg)	361	251	237
Ca <sup>2</sup> + cambio (meq/kg)	14	1.0	82
Razón Ca <sup>2</sup> + /Mg <sup>2</sup> + (cambio)	2.0	0.02	6.0
Saturación bases (%)	7.5	5.2	43
Calcio asimilable (kg/ha)	294	294	676
Estrato arbóreo		<i>Quercus</i>	<i>pyrenaica</i>
Estrato arbustivo	Helechos	Helechos, gramíneas	Rosáceas, leguminosas
Densidad (árboles/ha)	820	1043	738
Altura media árbol (m)	13.5	9.0	12.5
Diámetro medio a 1.3 m (cm)	15.2	11.0	16.5
Área basal (m <sup>2</sup> /ha)	15.6	13.5	21.2
Biomasa aérea (Mg/ha)	64.5	63.8	98.0
Producción hojarasca media (Mg/año)	2.60	2.83	4.09
Contenido foliar en N (mg/g)	11.5	8.5	10.5
Contenido foliar en Ca (mg/g)	5.7	2.8	5.1
Retorno potencial de Ca por hojarasca (kg/ha, año)	18.0	15.0	33.0
Valoración de biomasa de hojarasca edáfica de septiembre a diciembre, 1993 (Mg/ha)	6.86-7.89	6.61-8.57	8.72-9.66
K descomposición hojarasca (año <sup>-1</sup> )	0.33	0.33	0.47
Manejo forestal	Limpieza y aclareo cada diez años	Limpieza y aclareo cada diez años; actividad ganadera	Limpieza y aclareo cada diez años; actividad ganadera

horizonte *F* contiene hojas en estado más avanzado de descomposición, unas de color pardoamarillento, más suaves y con signos de ataque por la mesofauna (*f*); más otras de color pardo oscuro, fuertemente atacadas por la fauna, incluso con bolitas fecales adheridas y, a veces, con micelios de hongos (*d*). Se denominarán a las hojas, en estos tres estadios, *l* (pertenecientes al subhorizonte *L*), *f* y *d* (pertenecientes al subhorizonte *F*), respectivamente. Estas hojas, en sus distintos grados de descomposición, se utilizaron para determinar la preferencia por los diplópodos *in vitro* por los diferentes estadios de descomposición foliar.

Por último, se revisó el subhorizonte *H* del mantillo (material humificado donde ya no se reconocen las estructuras foliares) en el que, con frecuencia, se refugian los diplópodos, lo que se evidenció por la presencia de sus excretas.

El horizonte *O* de la parcela de FG se encontró, durante la época de estudio (septiembre a noviembre de 1993), bien desarrollado y tenía frecuentemente de 5 a 10 cm de espesor, siendo los subhorizontes *L*, *F* y *H* (Duchaufour, 1984) perfectamente distinguibles, aunque posiblemente estacionales. El último subhorizonte (*H*) aparecía surcado de raíces finas formando una estera radical (esto es, una trama superficial de raíces que suelen aparecer en los bosques esclerófilos como un mecanismo de conservación de nutrientes) del tipo  $ER_f$  (Herrera & Rodríguez, 1988). En los subhorizontes *F* y *H* existían abundantes micelios de hongos. Este suelo es poco ácido en superficie, pero el pH disminuye bruscamente en profundidad. El roquedo de esta parcela es granítico (Martín et al., 1995), mientras que los contenidos de  $Ca^{2+}$  y  $Mg^{2+}$  de cambio en superficie son los más altos de las tres parcelas (tabla 2), con una forma de humus que se puede clasificar como *Mull* forestal, intergrado entre mesotrófico y eutrófico (Delecour, 1980). Ese mayor contenido en cationes de cambio en FG hay que atribuirlo a una menor pluviometría anual (Moreno et al., 1996b) y un mayor retorno potencial de bases, debido a su mayor productividad aérea (Gallardo et al., 1998).

En VR y NF aparecieron sólo algunos lugares de acumulación de hojarasca, al presentar ambas parcelas mayor pendiente, no superando nunca el mantillo los 4 cm de espesor; el suelo es ácido a muy ácido, con bajo contenido de Ca asimilable (tabla 2); la forma de humus es *Mull* forestal, que en VR se puede considerar distrófico y en NF mesotrófico (Delecour, 1980). El roquedo en ambas parcelas son esquistos.

En NF el horizonte *O* formaba una capa de hojarasca discontinua y poco estratificada, en la que sólo se separó bien el subhorizonte *L*, existiendo luego un fino subhorizonte *FH*, en el que aparecieron numerosas raicillas y micelios de hongos.

La parcela de VR poseyó la menor profundidad de suelo (*Leptosoles*), que pocas veces superaba los 40 cm.

La metodología analítica ha sido expuesta anteriormente (Martín et al., 1995 y Turrión et al., 1997), aunque merece precisarse que el C orgánico edáfico fue determinado mediante un Carmhograph Wösthoff (vía seca).

### Muestreo in situ

Para conocer la densidad de aparición de diplópodos se realizaron cinco muestreos durante el periodo de máxima caída de hojarasca, concretamente desde septiembre a noviembre de 1993 (13/septiembre; 4/octubre; 20/noviembre; 11/noviembre; y 26/noviembre). En esta época del año se produce un cambio notable, pasándose desde la sequía estival a las lluvias otoñales con temperaturas suaves; ello afecta positivamente a la aparición y actividad de los descomponedores de la hojarasca, como los diplópodos aquí estudiados.

En cada parcela se tomaron en cada fecha de cuatro a cinco muestras (dependiendo de la existencia de áreas con neto horizonte *O*) en marcos de 22 cm x 22 cm, recolectando todos los diplópodos presentes en el mantillo (horizonte holorgánico *O*, separándose siempre que fuera posible los subhorizontes *L*, *F* y *H*) junto con muestras de hojarasca. Se juntaron todos los diplópodos recolectados en el muestreo por cada parcela forestal y se hizo un cálculo medio (expresándose como individuos  $m^{-2}$ ).

Los valores de densidad de diplópodos encontrados en octubre y noviembre se promediaron para caracterizar la actividad en estos meses. Se separaron los ejemplares adultos, por sexos (bien diferenciables) de los juveniles (inmaduros, por lo que no se pudo determinar su sexo). En septiembre el escaso número de individuos encontrados imposibilitó obtener promedios y obligó a reunir todos los ejemplares para realizar las experiencias *in vitro*.

### Experiencias in vitro

Para evaluar el consumo de hojas (expresado en peso seco de hojas consumidas) y la producción de excretas (expresada en % de peso seco respecto a lo consumido) de los diplópodos se utilizó el método de las pesadas (Breymer & Brzozowska, 1970), con corrección de la pérdida de peso acacia durante el periodo de incubación por las mismas hojas, sin utilizar, como control.

Con estos experimentos se quiso saber si los diplópodos muestran preferencias de consumo según edad y sexo, teniendo en cuenta que sufren variaciones sensibles de actividad durante el periodo de experimentación.

Inicialmente (septiembre) se determinó la preferencia de los diplópodos en relación con el grado de descomposición de las hojas (*l*, *f*, *d*), recolectando éstas de dos subhorizontes del mantillo (*L* y *F*) y ofreciéndoselas a los diplópodos en cápsulas Petri de 15 cm de diámetro. En las citadas cápsulas se marcó una línea divisoria que separaba los diferentes tipos de hojas (entre 0.5 y 1.0 g de peso seco equivalente), proporcionándoselas de dos en dos los tres tipos de hojas u ofreciéndoselas por separado. Por tanto, en el muestreo de septiembre se mezclaron tanto los individuos recolectados, como cada tipo de hoja (*l*, *f* o *d*), procedentes de NF y FG.

Los ensayos de consumo por sexo se realizaron con los diplópodos recolectados en cada parcela en cada uno de los tres meses de muestreo. Se utilizaron ejemplares adultos bien diferenciados sexualmente (hembras: H; machos: M) y

juveniles (de 2.0 a 2.5 cm de largo; J). En todo caso, los individuos se pesaron en fresco al inicio y al final del tratamiento en balanza analítica, siempre después de ser comprimidos suavemente varias veces entre dos papeles de filtro.

En los muestreos de octubre y noviembre las hojas *f* y *d* (subhorizonte *F*) se proporcionaron conjuntamente.

Las hojas de *Q. pyrenaica* se utilizaron tal y como se recogieron en las parcelas, previa limpieza de partículas sólidas extrañas con sacudidas suaves y aire a baja presión; el material recogido de las parcelas en cada muestreo se reunió en sólo una muestra. Para hallar el peso seco equivalente de hoja se secó, en cada caso, una submuestra en estufa a 105 °C durante 2 h, correspondiente a diferentes subhorizontes edáficos.

Las hojas, una vez secas y pesadas, se mojaron con agua destilada y se colocaron en cápsulas Petri. Se colocaron tres individuos por cápsula, uno de cada sexo o del mismo sexo, resultando dos tipos de experimentos según el factor estudiado fuera el sexo o las hojas, respectivamente.

Las cápsulas, con hojas y diplópodos, se mantuvieron en incubadora con ambiente húmedo a 20 °C. La duración de los ensayos fue de 4 a 6 días, con 3 a 5 réplicas, de acuerdo a la disponibilidad de un número suficiente de diplópodos.

Con los valores de consumo y material fecal producido se calculó la tasa de consumo; ésta puede expresarse de dos formas: como tasa de consumo por individuo, es decir, cantidad de material vegetal consumido por ejemplar diariamente (en  $\text{mg individuo}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ) y como tasa de consumo específica, es decir, cantidad de material vegetal consumido por g de ejemplar y por día ( $\text{mg g-individuo}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ).

La tasa de asimilación se calculó teniendo en cuenta la cantidad de material vegetal consumido y restando la producción fecal, refiriéndose a mg asimilados de vegetal por g de ejemplar y día ( $\text{mg g-individuo}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ).

Con los valores obtenidos de tasas de asimilación, más la densidad media en cada mes en cada parcela, se calculó la actividad descomponedora teórica de las poblaciones de diplópodos durante el período de estudio (David, 1987; Rodríguez & Rodríguez, 1988, Striganova, 1975).

### *Proceso de datos*

En las parcelas experimentales se muestrearon tres subparcelas consideradas como parte alta, media y baja, no habiéndose encontrado previamente diferencias significativas entre esas subparcelas (Martín et al. 1995).

Los datos fueron procesados estadísticamente mediante análisis de la varianza para cada factor (sexo y tipo de hoja). Las comparaciones posteriores entre grupos fueron corroboradas utilizando las pruebas del t de Student y de rango múltiples de Duncan (F).

## Resultados

### *Observaciones de campo*

Todos los individuos recolectados en las áreas de FG, VR y NF pertenecieron a una sola especie, identificada como *Ommatoiulus cervinus* (Verhoeff, 1910).

En la parcela forestal de VR se evidenció un escaso número de diplópodos, ya que se recolectó un solo individuo juvenil durante el mes de octubre, a pesar de que en el mantillo se observaron bolitas fecales. Sería quizás conveniente, en este caso, hacer muestreos intensivos sistemáticos durante todo el año que incluyan los árboles, pues en algunos períodos se han encontrado diplópodos subidos en los troncos (G. Moreno, comunicación personal).

En la tabla 3 se muestra la dinámica de las poblaciones de *O. cervinus* en FG, diferenciándose estadios adultos y juveniles, y NF durante el período de estudio. En FG se encontró la mayor acumulación de excretas de diplópodos, lo cual concuerda con el mayor número encontrado durante el período de estudio. La densidad más alta en ambas parcelas se obtuvo en el segundo muestreo de octubre. En este mes de octubre también se observó una mayor cantidad de excretas en el mantillo de FG y era evidente, por los restos de hojas consumidas, que los diplópodos estaban en plena actividad. Incluso los individuos recolectados en este mes entraban frecuentemente en cópula en las cápsulas Petri los días soleados expuestos a la luz solar al comenzar las experimentaciones.

Después de comenzar las lluvias a finales de septiembre y mantenerse las temperaturas templadas (tabla 1) se produjo una explosión de la densidad y la actividad de los diplópodos (tabla 3). Estos resultados concuerdan con observaciones de otros autores, como Striganova (1976) y Vicente & Serra (1992) sobre la dinámica de las poblaciones de este grupo en distintos tipos de bosques europeos.

El peso medio de los diplópodos varía (además de por sexo y edad) dependiendo del mes de muestreo, según puede desprenderse de la tabla 4.

**Tabla 3.** Diplópodos recolectados en los muestreos de las parcelas.

Fechas	Fuenteguinaldo					Navasfrías
	Adultos (Individuos/m <sup>2</sup> )	%	Juveniles (Individuos/m <sup>2</sup> )	%	Total (Individuos/m <sup>2</sup> )	Total (Individuos/m <sup>2</sup> )
13/9/93	9	70	4	30	13	8
4/10/93	17	68	8	32	13	8
20/10/93	30	16	155	84	185	12
11/11/93	4	25	13	75	17	0
26/11/93	9	68	4	32	13	4
<b>Total período</b>	<b>69</b>	<b>27</b>	<b>184</b>	<b>73</b>	<b>253</b>	<b>28</b>

**Tabla 4.** Peso medio de los diplópodos recolectados en diferentes épocas y subhorizontes y usados en la experimentación *in vitro* ( $\pm$  desviación estándar). Letras iguales indican ausencia de diferencias significativas ( $p < 0.001$ ;  $n = 3$ ; prueba de Duncan).

Pesos (mg individuo <sup>-1</sup> ) Parcelas	Sexo	Septiembre	Octubre (medias)	Noviembre
Fuenteaguinaldo (FG)	J	0.28a $\pm$ 0.09**	0.10a $\pm$ 0.01***	N.d
	M	0.68 $\pm$ 0.12**	0.52b $\pm$ 0.06***	N.d.
	H	1.1c $\pm$ 0.3**	1.3c $\pm$ 0.2***	N.d.
Navasfrías (NF)	J	0.28	0.12a $\pm$ 0.01	0.17 $\pm$ 0.03***
	M	0.68	0.56b $\pm$ 0.03***	N.d.
NF + FG (mezclados)	H + M + J	0.63 $\pm$ 0.25*	N.d.	N.d.

(J: Juvenil; M: Macho; H: Hembra; H + M + J: mezcla de estadios; N.d.: Sin datos).

\*, \*\*, \*\*\* niveles de significación:  $p < 0.05$ ,  $p < 0.001$ ,  $p < 0.001$ , respectivamente.

#### Experimentación en cápsulas Petri

La tabla 5 muestra las preferencias de los diplópodos (en diferentes estadios conjuntamente) recolectados durante septiembre (FG + NF) por las hojas en proceso de descomposición (*f* y *d*) procedentes del subhorizonte *F* del mantillo. Las hojas (*l*) del subhorizonte *L* no fueron completamente rechazadas, pero tuvieron un bajo consumo (un 11 % del material ofrecido).

El consumo por sexo (tabla 6) mostró que las hembras (H) consumieron mayor proporción de hojas. Las hojas *d* fueron las más consumidas por los diplópodos en sus diferentes estadios, no habiendo diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) entre hojas *l* y *f*. Los valores muestran que, en general, los diplópodos tienen preferencia en el consumo por las hojas en mayor estado de descomposición. Las tasas de consumo de J y M no fueron significativamente diferentes ( $p < 0.05$ ).

Si se consideran conjuntamente los tres estadios (J + M + H) se observan diferencias significativas en la tasa de consumo entre hojas *l*, *f* y *d* (tabla 5).

La tabla 7 muestra los resultados de NF con individuos y hojas recolectados en octubre. No se incluyen individuos H, ya que sólo se encontraron diplópodos M y J. Tampoco se pudieron separar las hojas *f* y *d*, por lo que se dispusieron juntas. El consumo de las hojas *l* se incrementó con relación a septiembre y la preferencia por las hojas más descompuestas se mantuvo. La tasa de consumo específico de los individuos J con hojas *F* llegó a ser 0.72 g g-individuo<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>, cuatro veces mayor que para los M en este mes. La producción media de excretas fué del 42 % del consumo de *L* y del 50 % del de *F* (tabla 7).

En la Tabla 8, con individuos y hojas recolectados en FG en octubre, el consumo porcentual de las hojas del subhorizonte *L* siguió el siguiente orden: H > M > J, mostrando la tasa de consumo por individuo diferencias significativas entre esos tres estadios ( $p < 0.05$ ). El consumo específico de J y M tuvo el valor más alto, siendo significativamente mayor (más del doble) que el de H ( $p < 0.05$ ).

**Tabla 5.** Preferencia en el consumo de hojas de *Q. pyrenaica* por *O. cervinus* en diferentes estadios y sexo conjuntamente, *in vitro*, según su grado de descomposición. Muestreo de septiembre (individuos procedentes de NF y FG, mezclados). Letras iguales indican ausencia de diferencias significativas ( $p < 0.05$ ;  $n = 3$ ; prueba de Duncan).

Subhorizontes	Individuos	Consumo		Tasa de consumo	Producción fecal	
		6 días				
Tipos de hojas	(Sexos)	Peso seco (% hojas)	Por individuo (mg ind. <sup>-1</sup> día <sup>-1</sup> )	Específico (mg g-ind. <sup>-1</sup> día <sup>-1</sup> )	(% consumo)	
L	<i>l</i>	J + M + H	10.5b ± 0.2	3c	6b	36.9b
F	<i>f</i>	J + M + H	52a ± 4.5	89b	102a	50.1a
F	<i>d</i>	J + M + H	55a ± 5.3	171a	151a	57.2a

NF: Navasfrías; FG: Fuenteguinaldo; J + M + H: tres estadios —juveniles, machos, hembras— mezclados.

**Tabla 6.** Preferencia en el consumo de hojas de *Q. pyrenaica* por *O. cervinus*, según sexo, *in vitro*. Muestreo de septiembre. Hojas e individuos procedentes de NF y FG mezclados. Letras iguales indican ausencia de diferencias significativas ( $p < 0.001$ ;  $n = 3$ ; prueba de Duncan).

Subhorizontes	Individuos		Tasa de consumo	
	Tipos de hojas	(Sexos)	Por individuo (mg ind. <sup>-1</sup> día <sup>-1</sup> )	Específica (mg g-ind. <sup>-1</sup> día <sup>-1</sup> )
L	<i>l</i>	J	1	—
F	<i>f</i>	J	21	—
F	<i>d</i>	J	90	—
	Media	J	37b	132a
L	<i>l</i>	M	6	—
F	<i>f</i>	M	14	—
F	<i>d</i>	M	165	—
	Media	M	61b	89b
L	<i>l</i>	H	162	—
F	<i>f</i>	H	165	—
F	<i>d</i>	H	328	—
	Media	H	218a	194a
L	<i>l</i>	Media	56b	—
F	<i>f</i>	Media	67b	—
F	<i>d</i>	Media	194a	—

Factores de variación (F): Tratamientos, 10.6\*\*\*; sexo, 24.4\*\*\*; tipos de hojas, 15.5\*\*\*; interacción sexo por tipo de hojas, 0.66 (no significativo).\*\*\*; nivel de significación:  $p < 0.001$ .

NF: Navasfrías; FG: Fuenteguinaldo; J: Juvenil; M: Macho; H: Hembra.

**Tabla 7.** Consumo de hojas de *Q. pyrenaica* procedentes de Navasfrías por *O. cervinus* ( $\pm$  desviación estándar), *in vitro*. Muestreo de octubre. Letras iguales no difieren de forma significativa para  $p < 0.001$  ( $n = 12$ ; prueba de Duncan).

Subhorizontes	Individuos (Sexo)	Consumo			Producción fecal (% consumo)	Tasa de asimilación (mg g ind. <sup>-1</sup> día <sup>-1</sup> )	
		4 días (%)	Tasa de consumo (mg ind. <sup>-1</sup> día <sup>-1</sup> ) (g g-ind. <sup>-1</sup> día <sup>-1</sup> )				
L	<i>l</i>	J	30.1	30b $\pm$ 4	0.25b $\pm$ 0.01	40.4	148
	<i>l</i>	M	36.9	37b $\pm$ 7	0.48a $\pm$ 0.04	43.7	273
	<i>l</i>	Media (J + M)	34 $\pm$ 5	33b $\pm$ 4	0.37b $\pm$ 0.02	42.1	210
	<i>f + d</i>	J	67.1	87a $\pm$ 6	0.72a $\pm$ 0.02	47.8	376
F	<i>f + d</i>	M	74.4	96a $\pm$ 4	0.17b $\pm$ 0.01	52.2	83
	<i>f + d</i>	Media (J + M)	71 $\pm$ 5	92a $\pm$ 6	0.45a $\pm$ 0.02	50.0	223

Factores de variación (F): Tratamientos, 118\*\*\*; sexo, 9.67\*\*\*; tipos de hojas, 346\*\*\*; interacción sexo por tipo de hojas, 0.50 (no significativo). \*\*\* nivel de significación:  $p < 0.001$

J: juvenil indiferenciado; M: macho; J + M: mezcla de jóvenes y machos.

**Tabla 8.** Consumo de hojas de *Q. pyrenaica* procedentes de Fuenteguinaldo por *O. cervinus* ( $\pm$  desviación estándar), *in vitro*. Muestreo de octubre. Letras iguales no difieren de forma significativa para  $p < 0.001$  ( $n = 5$ ; prueba de Duncan).

Subhorizontes	Individuos (Sexo)	Consumo			Producción fecal (% consumo)	Tasa de asimilación (mg g ind. <sup>-1</sup> día <sup>-1</sup> )	
		4 días (%)	Tasa de consumo (mg ind. <sup>-1</sup> día <sup>-1</sup> ) (g g-ind. <sup>-1</sup> día <sup>-1</sup> )				
L	<i>l</i>	J	2.0	1c ( $\pm$ 1)	59a $\pm$ 2	N.d.	N.d.
L	<i>l</i>	M	19.4	20b $\pm$ 3	43a $\pm$ 4	26.6	37
L	<i>l</i>	H	23.5	31a $\pm$ 5	25b $\pm$ 1	29.3	18
L	<i>f</i>	Media (J + M + H)	15	17	42	27.9	31
F	<i>f + d</i>	J	53.5	87a $\pm$ 5	915a $\pm$ 70	2.3	894
F	<i>f + d</i>	M	25b.0	25 $\pm$ 7	43c $\pm$ 6	42.1	25
F	<i>f + d</i>	H	57.3	98a $\pm$ 2	85b $\pm$ 2	31.1	65
F	<i>f + d</i>	Media (J + M + H)	45	70	348	36.6	221

Factores de variación (F): Tratamientos, 1190\*\*\*; sexo, 715\*\*\*; tipos de hojas, 3139\*\*\*; interacción sexo por tipo de hojas, 692\*\*\*. \*\*\* nivel de significación:  $p < 0.001$

J: Juvenil; M: Macho; H: Hembra; J + M + H: Mezcla de tres estadios; N.d.: Sin datos.

**Tabla 9.** Consumo de hojas de *Q. pyrenaica* y producción de excretas por *O. cervinus* ( $\pm$  desviación estándar), *in vitro*. Muestreo de noviembre. Material procedente de NF y FG. Letras iguales no difieren de forma significativa para  $p < 0.001$  ( $n = 5$ ; prueba de Duncan).

Parcela	Subhorizontes y tipo de hojas		Individuos Sexo	Consumo 4 días (%)	Tasa de consumo		Producción fecal (% consumo)	Tasa de asimilación (mg g-ind. <sup>-1</sup> día <sup>-1</sup> )
					Por individuo (mg ind. <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> )	Específico (mg ind. <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> )		
NF	<i>L</i>	<i>l</i>	J	22.5	6b $\pm$ 4	50b $\pm$ 18	28.3	37
	<i>F</i>	<i>f + d</i>	J	68.1	40a $\pm$ 9	339a $\pm$ 71	22.0	265
FG	<i>L</i>	<i>l</i>	M + H	58.5	86a $\pm$ 5	110a $\pm$ 3	17.5	91
	<i>F</i>	<i>f + d</i>	M + H	69.5	92a $\pm$ 8	120a $\pm$ 20	51.6	71

Factores de variación (F): Tratamientos, 261\*\*\*; sexo, 688\*\*\*; tipos de hojas, 63.2\*\*\*; interacción sexo por tipo de hojas, 31.0\*\*\*. \*\*\* nivel de significación:  $p < 0.001$

NF: Navasfrías; FG: Fuenteguinaldo; J: Juvenil; M + H: Mezcla de machos y hembras; *f + d*: Mezclas de hojas.

El aporte de excretas fue semejante en M y H cuando se nutrieron con hojas *L*. Los individuos J también presentaron el valor más alto ( $0.92 \text{ g g-individuo}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ) en el consumo específico de hojas *F*, equivalente a 10 veces el peso ingerido por individuo y día, dado el bajo aporte de excretas; este valor fue significativamente diferente ( $p < 0.001$ ) del observado para M y H. La cantidad de excretas de estos últimos fueron similares, habida cuenta que los diplópodos pueden ingerir, de nuevo, los excrementos producidos (coprofagia). La interacción entre tipo de hoja y sexo fue, por tanto, altamente significativa ( $p < 0.001$ ) en este mes.

En la tabla 9 los valores de consumo en el muestreo de noviembre para NF y FG muestra que se mantiene la misma tendencia observada en octubre. En NF los individuos J tuvieron preferencia marcada por las hojas *F*.

## Discusión

### *Densidad de los diplópodos y disponibilidad de calcio*

En FG parecen existir las mejores condiciones para esta especie de diplópodo, puesto que allí no sólo se recolectó un mayor número, sino en todos los estadios de desarrollo (aunque con dominancia de estadios J; tabla 3) y los más robustos encontrados, mientras que en NF sólo se recolectaron J y M, con menores tamaños.

Los datos de la tabla 2 indican que el suelo de las áreas de NF, VR y FG tiene una capacidad de cambio catiónico (CCC) alta, pero mientras en las dos primeras parcelas existe una fuerte acidez y baja saturación catiónica, en FG el suelo se encuentra saturado en Ca al 43 % y posee menor acidez; además, esta última parcela presenta una mayor disponibilidad de Ca (asimilable), una relación de cationes de cambio  $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$  mucho más elevada y, también, un contenido de Ca en las hojas y hojarasca mucho más alto (Martín et al., 1995), por lo que retorna potencialmente más Ca anualmente a través de la hojarasca (Gallardo et al., 1998).

Estas características edáficas divergentes, motivadas por el transecto pluviométrico, según se dijo anteriormente pudieran explicar las diferencias encontradas entre parcelas forestales en la densidad de aparición de diplópodos. Reichle et al. (1969) encontraron que las cenizas constituyen el 50 % del peso de los diplópodos y, de éstas, el 50 % es Ca, que forma la matriz del exoesqueleto de esta fauna. Es interesante la relación positiva encontrada en la Sierra de Gata entre el contenido de  $\text{Ca}^{2+}$  de cambio edáfico y la relación  $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ , con la densidad media de diplópodos en las parcelas. Por tanto, este factor Ca edáfico parece ser importante en la abundancia y distribución de este grupo en los rebollares estudiados. Al tener VR el suelo más distrófico, es decir, más delgado y ácido, con un bajo retorno potencial de Ca por la hojarasca a causa de su bajo contenido foliar (Gallardo et al. 1998), es consecuente la escasa presencia de diplópodos en esta parcela forestal.

En un estudio realizado sobre la comunidad de carábidos en estas mismas parcelas Salgado et al. (1997) encontraron también en VR la densidad más baja, aunque una más alta diversidad del mencionado grupo faunístico, que también pudiera estar propiciada por la actividad ganadera en los alrededores de la parcela y que pudiera influir en la estructura y diversidad de las comunidades de la fauna epígea. Por otra parte, David (1990) encontró que factores como pH, textura y humedad de la superficie del suelo (0-5 cm de profundidad) son importantes en la distribución y composición de las comunidades de diplópodos por las hojas en descomposición (subhorizonte F).

### *Consumo in vitro de los diplópodos*

La comparación entre los valores obtenidos de las tasas y el origen del material ingerido no indica proporcionalidad entre ellas (ni tampoco con la producción fecal). Por tanto, cada estadio o sexo de *O. cervinus* tiene sus preferencias alimenticias y una diferente asimilación de lo digerido. En este sentido, la tabla 3 señala que las H suelen pesar el doble que los M y éstos dos veces más que los J. David (1982, 1987) señaló que los diplópodos intensifican el consumo especialmente después de la muda, que en este caso pudo ocurrir en agosto (como está demostrado para otras especies), y que las H aumentan el consumo en otoño, ya que tienen que reponer la reserva de ovocitos antes que llegue el invierno.

La tasa de asimilación en la especie estudiada fue variable, pudiendo llegar a ser muy alta; así, varió durante el período estudiado entre 18 y 894 mg g-individuo<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>, estando probablemente relacionada con el ciclo biológico de crecimiento de los diplópodos (estadios, mudas, etc.).

Los valores encontrados en la tasa de consumo (mg g-individuo<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>) fueron, en general, más altos que los registrados por otros autores en bosques templados, por ejemplo, que los obtenidos por Striganova (1975) para bosques mixtos de los Cárpatos orientales. También fueron más altos que los obtenidos para la especie tropical *Trigonoilulus lumbricinus* (Poboszny et al., 1992), probablemente porque los valores obtenidos en este trabajo correspondan al período de mayor actividad en el ciclo anual de la especie (otoño).

Los resultados también indican que el papel de los individuos J no puede despreciarse en esta especie, al menos a partir de 2 cm de largo (usados en las experimentaciones *in vitro*), pues tanto en el porcentaje consumido como en la tasa de consumo de hojas L y de F, así como en la producción de excretas, su incidencia en la descomposición de la hojarasca es importante.

#### *Extrapolación de resultados obtenidos in vitro*

Swift et al. (1979) señalaron que el funcionamiento de los bosques depende, en gran medida, de la cadena y actividad de los descomponedores. David (1987), Rodríguez & Rodríguez (1988) y Striganova (1971), entre otros, destacaron la importancia de la actividad de los diplópodos en la descomposición y humificación de la hojarasca en diversos sistemas forestales.

Se puede realizar un cálculo global de la actividad descomponedora de *O. cervinus* en las parcelas estudiadas a partir de los datos obtenidos *in vitro*, teniendo en cuenta la densidad encontrada de diplópodos en las parcelas. Ello, evidentemente, no es un cálculo exacto, sino tan sólo una primera aproximación que permitirá obtener un orden de magnitud de la cantidad de la hojarasca producida anualmente (Gallardo et al., 1998) que sería potencialmente transformada por estos diplópodos durante el periodo otoñal, pues hay que tener en cuenta que la actividad desarrollada *in vitro* (condiciones controladas y óptimas) no necesariamente corresponden a la que pudiera desarrollarse *in situ*. Por tanto, es posible que los datos ofrecidos se encuentren sobreestimados.

De los datos anteriores se calcula que en NF los diplópodos supuestamente consumieron una media de 91 g m<sup>-2</sup> de hojas (13 % del horizonte O), mientras que en FG consumieron 453 g m<sup>-2</sup> de hojas (47 % del horizonte O), referidos tales valores a los tres meses de estudio y a los datos del horizonte O aportados por Martín et al. (1997) y suponiendo un consumo medio de unos 100 mg individuo<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> en la comarca de El Rebollar.

El consumo medio por hectárea de los diplópodos durante el periodo otoñal calculado fue de 0.30 Mg ha<sup>-1</sup> para NF y de 1.51 Mg ha<sup>-1</sup> para FG, lo cual representa, respectivamente, el 12 % y el 37 % del desfronde anual de estas parcelas (Gallardo et al., 1998). Precisamente el período otoñal coincide en estos ecosistemas forestales con el máximo de caída de hojarasca (Gallardo et al., 1998), lo que significa la entrada de abundante variedad y cantidad de material nutritivo al suelo y a la cadena de los descomponedores, por lo que ésto, unido a unas condiciones climáticas óptimas (suaves temperaturas y humedad asegurada), puede explicar la mayor actividad de los diplópodos durante el mes de octubre, matizada por la disponibilidad de Ca foliar y/o edáfico en FG (tabla 2).

También se calculó que en NF los diplópodos aportaron 45 g m<sup>-2</sup> de excretas (6.5 % del horizonte O), mientras que en FG fue de 176 g m<sup>-2</sup> de excretas (18% del horizonte O), durante los citados tres meses. De ahí que el aporte de excretas al suelo supone un paso muy importante en el proceso de humificación y reciclado de materia orgánica y de bioelementos en estos ecosistemas forestales.

## Conclusiones

La especie *O. cervinus* se muestra como una descomponedora muy activa en los rebollares de *Quercus pyrenaica* de la Sierra de Gata (oeste español), lo que afecta al reciclado de la materia orgánica y de bioelementos de los ecosistemas forestales estudiados.

La interacción de sexo del individuo y grado de descomposición de las hojas de alimentación tienen importancia significativa en el consumo efectivo de la hojarasca forestal.

La distribución de la especie *O. cervinus* en estos rebollares parece estar relacionada con la disponibilidad edáfica de Ca y, posiblemente, también, con el retorno potencial de Ca y la relación  $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$  intercambiables edáficos, lo cual está condicionado a su vez por la pluviometría (una menor precipitación implica un menor lavado de bases del suelo).

Cálculos estimativos señalan que durante el período otoñal (suponiendo un consumo medio de  $100 \text{ mg individuo}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ) se produce un consumo medio del 12 % en NF y del 37 % en FG del desfronde medio anual.

## Agradecimientos

Se hace constar el agradecimiento de los autores a la Dra. B. Turrión, al Dr. K. Schneider y a D. J. Hernández por su colaboración en el trabajo de campo; al Dr. G. Moreno sus observaciones sobre el comportamiento de los diplópodos en las áreas de estudio; y a D.J. Sánchez su ayuda en el proceso estadístico de datos. También a la C. I. C. y T. la concesión de un período sabático a uno de los autores (Dra. María E. Rodríguez); a la Junta de Castilla y León por la cesión de los montes públicos donde se ubicaron las parcelas experimentales; y a la D. G. XII/U. E. la ayuda financiera mediante el Proyecto *MEDCOP/AIR*.

## Bibliografía

- Brethes, A.; Brun, J.J.; Jabiol, B.; Ponge, J.; Toutain, F. 1995. Classification of forest humus forms: A French proposal. *Ann. Sci. For.*, 52: 535-546.
- Bignell, D.E. 1989. Relative assimilation of  $\text{C}^{14}$  labelled microbial tissues and  $\text{C}^{14}$  plant fiber ingested with leaf litter by the millipede *Glomeris marginata* under experimental conditions. *Soil. Biol. Biochem.*, 21: 819-827.
- Breymeyer, A.; Brzozowska, D.; 1970. Density, activity and consumption of *Isopoda* on a *Stellario-Deschamsietum* meadow. En: J. Phillipson (ed.) *Methods of study in soil ecology*. UNESCO, París, p. 225-230.
- David, J.F. 1982. Variability dans l'espace et dans le temps des cycles de vie de deux populations de *Cylindroiulus nitidus* Verhoeff (*Iulidae*). *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 19: 411-425.
- 1987. Consommation annuelle d'une litière de chêne par une population adulte du diplopode *Cylindroiulus nitidus*. *Pedobiologia*, 30: 299-310.
- 1990. Habitat dimensions of *Diplopoda* in a temperate forest on acid soils. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 27: 95-112.
- Delecour, F. 1980. Essai de classification pratique des humus. *Pedobiologia*, 30: 225-241.
- Duchaufour, Ph. 1984. *Edafología: Edafogénesis y clasificación*. Masson, Barcelona. 493 p.

- F.A.O. (1990): *Mapa mundial de suelos: Leyenda revisada*. F.A.O., Roma. 142 p.
- Gallardo, J.F.; Martín, A.; Santa Regina, I. 1998. Nutrient cycling in deciduous forest ecosystems of the Sierra de Gata mountains: Aboveground litter production and potential nutrient return. *Ann. Sci. For.*, 55: 749-769.
- Gère, G. 1956. The examination of the feeding biology and the humificative function of *Diplopoda* and *Isopoda*. *Acta Biol. Hung.*, 6: 257-271.
- Herrera, R.A.; Rodríguez, M.E. 1988. Clasificación funcional de los bosques tropicales. En: R.A. Rodríguez, L. Menéndez, M.E. Rodríguez & E.E. García (ed.) *Ecología de los bosques siempreverdes de la Sierra del Rosario*. Proyecto MAB 1, 1974-1987. ROS-TLAC, Montevideo. 27: 191-626.
- Martín, A.; Gallardo, J.F.; Santa Regina, I. 1995. Interaction between litter and soil epipedons in forest ecosystems of the Sierra de Gata mountains, Province of Salamanca, Spain. *Arid Soil Res. Rehabil.*, 9: 299-305
- 1997. Long-term decomposition process of leaf litter from *Quercus pyrenaica* forest across a rainfall gradient (Spanish Central system). *Ann. Sci. For.*, 54: 191-202.
- Mcbrayer, J.F. 1973. Exploitation of deciduous leaf litter by *Apheloria montana* (*Diplopoda: Euridesmidae*). *Pedobiologia*, 13: 90-98.
- Monrozier, L.J.; Robin, A.M. 1988. Action de la fauna du sol sur une litière des feuillus: Application des techniques pyrolytiques l'étude des modifications subies par les feuilles de charme (*Carpinus betulus*) ingérées par *Glomeris marginata*. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 25: 203-214.
- Moreno, G.; Gallardo, J.F.; Ingelmo, F.; Cuadrado, S & Hernández, J. 1996a. Soil water budget in four *Quercus pyrenaica* forests across a rainfall gradient. *Arid Soil Res. Rehabil.*, 10: 65-84
- Moreno, G.; Gallardo, J.F.; Schneider, K.; Ingelmo, F. 1996b. Water and bioelement fluxes in four *Quercus pyrenaica* forests along a pluviometric gradient. *Ann. Sci. For.*, 53: 625-639
- Pobozsny, M.; González-Oliver, R.; Rodríguez, M.E. 1992. The role of *Trogoniulus lumbricinus* Gerst. (*Diplopoda*) in the decomposition of leaf litter in some plant communities of Cuba. *Opusc. Zool. Budapest*, 25: 89-93.
- Quilchano, C.; Egido, J.A.; González, M.I. 1995. Comparative soil study in a Mediterranean ecosystem of *Quercus pyrenaica* Willd. *Geomicrobiol.*, J. 13: 265-279.
- Reichle, D.E.; Shanks, M.H.; Crosley, D.A. 1969. Calcium, potassium, and sodium content of forest floor arthropods. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 62: 57-62.
- Rodríguez, C.; Reines, M. 1985. Dinámica poblacional y biomasa de *Rhinocricus duvernoyi* (*Diplopoda: Rhinocricidae*) en un área boscosa de Artemisa, Cuba. *Poeyana*, 292: 1-14.
- Rodríguez, M.E.; Rodríguez, M. 1988. Observaciones sobre el consumo de hojarasca y mineralización de carbono en *Rhinocricus duvernoyi* Karsch. (*Diplopoda: Rhinocricidae*). *Ciencias Biol.*, 19-20: 62-74.
- Salgado, J.M.; Gallardo, J.F.; Santa Regina, I & Rodríguez, M.E. 1997. Ecosociological relations of groundbeetle communities in several oak forests of Western Spain (*Coleoptera: Carabidae*). *Entomol. Gener.*, 22: 29-43.
- Striganova, B.R. 1971. Significance of diplopod's activity in the leaf litter decomposition. En: *Organisms du sol et production primaire*. *Ann. Zool. Ecol. Animale I.N.R.A.*, 71, París. 7: 409-415.
- Striganova, B.R. 1975. Dispersion patterns of diplopods and their activity in the litter decomposition in the Carpatian foothills. En: *Progress in Soil Zoology*. *Procee. V Intern. Coll. Soil Zool.*, Akademia Publ. House. Budapest. 167-173.

- Striganova, B.R. 1976. Influence of temperature on the consumption and assimilation of food in invertebrates inhabiting forest litter. *Ekologiya*, 5: 79-84.
- Swift, H.J.; Heal, O.W.; Anderson, J.M. 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems*. University of California Press, Berkeley. 372 p.
- Turrión, B.; Gallardo, J.F.; González, M.I. 1997. Nutrient availability in forest soils as measured with anion-exchange membranes. *Geomicrobiol. J.* 14: 51-64.
- Vicente, M.C.; Serra, A. 1992. Etude des communautés des *Myriapodes* des pâturages supraforestières Pyrenéens (Huesca, Espagne), VII. *Int. Congress of Myriapodology*, Suppl. Ber. Nat. Med. Verein, Innsbruck. 10: 219-230.