

00343 3
24



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

259658

ECOLOGIA DE COLLEMBOLA (HEXAPODA: APTERYGOTA)
DE CHAMELA, JALISCO, MEXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGIA ANIMAL)

P R E S E N T A
JOSE ANTONIO GOMEZ ANAYA

DIRECTOR DE TESIS: DR. JOSE GUADALUPE PALACIOS VARGAS

1998



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

A la Universidad Nacional Autónoma de México

A la Facultad de Ciencias, UNAM

A mis padres, Guadalupe Anaya Jaramillo

y Mario Gómez Alvarez

A todos mis hermanos

Para todos ustedes maestros y amigos

Especialmente a ti...donde quiera que estes...

RECONOCIMIENTOS

Este trabajo se realizó en el Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos de la Facultad de Ciencias de la UNAM, como parte del desarrollo del proyecto denominado "Efectos del Uso del Suelo de una Selva Baja Caducifolia Sobre la Fauna de Artrópodos" (DGAPA IN-2078/91), bajo la dirección del Dr. José G. Palacios Vargas a quien estoy enormemente agradecido.

Los Drs. Zenón Cano Santana y Francisco Javier Villalobos Hernández, miembros del comité tutorial, realizaron importantes sugerencias y comentarios al manuscrito final con lo cual se logró mejorar la calidad del mismo.

El jurado revisor estuvo integrado por los Drs. José G. Palacios Vargas, Zenón Cano Santana, Francisco J. Villalobos Hernández, Nora Elizabeth Galindo Miranda y Norma Eugenia García Calderón y por los M. en C. Enrique González Soriano y Roberto Terrón Sierra, cuya revisión y sugerencias enriquecieron el trabajo original.

El Dr. Alfonso Pescador Rubio apoyó incondicionalmente durante la primera fase del análisis de datos.

Los análisis edafológicos se realizaron en el Laboratorio de Edafología de la Facultad de Ciencias, UNAM, por la Biól. Luz María Gurrola Paz, bajo la dirección del M. en C. Nicolás Aguilera Herrera.

Las M. en C. Rosa Gabriela Castaño Meneses y Blanca Estela Mejía Recamier apoyaron durante el desarrollo del trabajo de campo y aportaron valiosas sugerencias sobre el análisis de los datos.

El Dr. José G. Palacios Vargas, responsable del citado laboratorio, apoyó incondicionalmente el trabajo de campo y de laboratorio.

El M. en C. Felipe Noguera, jefe de la Estación de Chamela brindó todas las facilidades para el trabajo de campo.

La Biól. Alicia Rodríguez Palafox, compañera durante dos años en colectas en la Estación de Biología, Chamela.

Asimismo agradezco al Dr. Rodolfo Novelo Gutiérrez por su valioso apoyo para poder continuar en la Biología, y al M. en C. Vicente Hernández Ortiz por todas las facilidades brindadas para poder concluir este trabajo en el Instituto de Ecología, Xalapa.

CONTENIDO

RESUMEN.....	1
1. INTRODUCCIÓN	2
1.1. El suelo como entidad viviente	2
1.2. Estudios ecológicos	2
1.3. Generalidades de los Collembola	4
1.3.1. Sistemática	4
1.3.2. Distribución ecológica	5
1.3.3. Reproducción y desarrollo	5
1.3.4. Alimentación	6
1.3.5. Los colémbolos como presas u hospederos	7
1.3.6. Evolución	8
1.3.7. Importancia ecológica de los Collembola	8
1.3.8. Clasificación	9
1.3.9. Respiración y balance hídrico y de sales	10
2. ANTECEDENTES	11
3. OBJETIVOS	13
4. AREA DE ESTUDIO	15
5. MATERIALES Y METODOS	17
5.1. Muestreo.....	17
5.2. Análisis edafológicos	18
5.3. Análisis de datos	19
6. RESULTADOS	21
6.1. Comparación edáfica de las cuencas	21
6.2. ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE COLLEMBOLA.....	30
6.2.1. Riqueza y composición	30
6.2.2. Abundancia y densidad	30
6.2.3. Fluctuación temporal de la densidad de los Collembola	37
6.2.4. Efecto de los factores edáficos sobre la densidad de los Collembola	46

6.3. ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE LOS PODUROMORPHA	
6.3.1. Riqueza y composición	50
6.3.2. Densidad	51
6.3.3. Fluctuación de la densidad	54
6.3.4. Abundancia relativa	56
6.3.5. Rareza	56
6.3.6. Frecuencia	56
6.3.7. Equitatividad	57
6.3.8. Diversidad	58
6.3.9. Efecto de los factores edáficos sobre la densidad delosPoduromorpha.....	60
6.3.10. Efecto de los factores edáficos sobre la diversidad, equitatividad y riqueza de los Poduromorpha	63
6.3.11. Similitud faunística entre las comunidades de Poduromorpha	63
7. DISCUSIÓN	65
7.1. Factores que afectan la densidad	65
7.2. Densidad: comparación con otros estudios	69
7.3. Riqueza y composición	72
7.4. Diversidad y similitud	74
8. CONCLUSIONES	75
9. LITERATURA CITADA.....	77
10. APENDICE (Tablas I a X)	90

RESUMEN

Se realizó un estudio de las comunidades de colémbolos de hojarasca y suelo de la selva baja caducifolia en la Estación de Biología Tropical de Chamela (EBCh) IBUNAM, Jalisco. El estudio comprendió colectas sistemáticas de ambos biotopos durante el período julio-1991 a junio-1992 en dos cuencas hidrológicas denominadas 1 y 4. Las muestras de los dos biotopos fueron procesadas mediante embudos de Berlese-Tullgren en la misma EBCh y el material fue preservado en alcohol 96% para su traslado y estudio en el Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos de la Facultad de Ciencias, UNAM. Parte del material obtenido se montó en líquido de Hoyer para su estudio taxonómico. De los Poduromorpha, se montó el total de material de varios géneros mientras que de otros solo parcialmente. Se midieron 17 variables a cada una de las muestras de suelo procesadas con el fin de establecer correlaciones con la fauna de colémbolos. Los análisis edáficos demostraron, mediante ANDEVAs multifactoriales, que ambas cuencas son diferentes en el 65% de sus variables. Respecto a la fauna de Collembola, se registraron 54 especies de 42 géneros incluidos en 15 familias, de estas especies, 20% resultan nuevas para la ciencia, 27% fueron nuevos registros para el país y 68% fueron nuevos registros para Jalisco. Las familias Isotomidae y Entomobryidae resultaron las dominantes y más constantes a través del año, constituyendo el 57% de la abundancia total. Se analizó la fluctuación espacio-temporal de la densidad a nivel de familia y de Collembola global, relacionando ésta con la fluctuación de los diferentes factores edáficos mediante regresiones. El análisis de regresión demostró que la humedad relativa es el factor más importante en cuanto a la distribución y abundancia de los Collembola y de la mayoría de las familias de este grupo (excepto Hypogastruridae). La mayoría de los modelos propuestos para las diferentes familias sólo explicaron un bajo porcentaje de la variación de la abundancia. El trabajo enfatizó la estructura de la comunidad de los Collembola de la sección Poduromorpha, la cual se describió en términos de densidad, riqueza, composición, diversidad, equitatividad y N2 de Hill, frecuencia de las especies y rareza. La riqueza de los Poduromorpha estuvo integrada por 28 especies dentro de 21 géneros y 6 familias, de estas, la familia Hypogastruridae tuvo la mayor riqueza específica. El suelo presentó la mayor riqueza, la cual fue mayor en temporada de lluvias. En diciembre se registró un descenso de la riqueza en las cuatro comunidades. La diversidad disminuyó también drásticamente en diciembre, probablemente por la reducción de la riqueza. En general, la rareza fue de más del 50% para todas las comunidades. Dentro de los Poduromorpha las especies dominantes y más frecuentes a través del año resultaron los hipogastrúridos *Xenylla humicola* y *Tafallia insularis*, las cuales, en conjunto constituyeron el 77.9% de la abundancia de este grupo. No hubo diferencias significativas en cuanto a la densidad de los Poduromorpha entre las cuencas, pero si las hubo entre los biotopos y en relación a los meses de colecta. No hubo especies euconstantes en ninguna comunidad. La similitud fue mayor entre las comunidades de suelo y después entre los dos biotopos de la cuenca 4; la menor similitud estuvo entre las comunidades hojarasca de la cuenca 1 y suelo de la cuenca 4. El análisis de regresión demostró que, de las variables edáficas, la humedad relativa, fracción gruesa y % de arcilla, afectan de manera significativa a la diversidad, equitatividad y riqueza de los Poduromorpha.

1. INTRODUCCION

1.1 El suelo como entidad viviente. El suelo es un complejo formado por elementos bióticos y abióticos, y es quizá, el hábitat con mayor abundancia y riqueza de especies (Rapoport, 1970). Un cálculo a grosso modo hecho por este mismo autor indica que en 1 m³ existen entre 42 y 215 especies, de las cuales, entre 20 y 120 pertenecen a los Arthropoda. Los grupos que se pueden encontrar en el suelo son muy diversos: protozoarios, nematodos, oligoquetos, hongos, algas verdes y cianobacterias (Pankurst, 1994).

Con base en el tamaño, los organismos del suelo han sido clasificados en: microfauna (< 2 mm; protozoarios, nematodos, etc.), mesofauna (2-10 mm; enquitreidos, microartrópodos), macrofauna (> 10 mm; oligoquetos, termitas, etc.) y microorganismos (bacterias y hongos; ver Cuadro 1).

1.2 Estudios ecológicos. En general, los estudios ecológicos de los microartrópodos han seguido dos líneas complementarias de investigación. Por una parte, existen investigaciones sobre la estructura y el comportamiento de las poblaciones en relación con los factores microambientales, y por la otra, se ha considerado el efecto de estas poblaciones en el movimiento de materia por el sistema suelo-vegetación, es decir, la acción y reacción de una comunidad en los procesos de transferencia de nutrientes (Najt, 1976).

Con el tiempo los estudios ecológicos han contemplado aspectos cada vez más particulares, por ejemplo de "ecofisiología", que a su vez pueden incluir tanto aspectos fisiológicos como etológicos de los organismos para evitar condiciones abióticas extremas; los aspectos de "ecotoxicología" abordados fuertemente en los últimos 15 años comprenden el efecto potencial o adverso de diferentes agentes químicos derivados de actividades humanas sobre las comunidades naturales de colémbolos; autores como Hopkin *et al.*, 1985; Hunter *et al.*, 1987; Colinas *et al.* 1994 y Filser 1994, entre otros, apuntan que tal influencia de los contaminantes producen efectos sobre la estructura de la dominancia, diversidad y riqueza en las comunidades de Collembola.

Particularmente los estudios ecológicos que se refieren a la estructura de comunidades de ambientes no perturbados relativamente pocos. Estos trabajos se constituyen como un marco de referencia para futuros estudios de impacto ambiental de zonas con diferente grado de alteración.

En general, las investigaciones que se refieren a diversos aspectos de la ecología de los colémbolos provienen principalmente de zonas templadas y son el resultado de un mayor número de especialistas trabajando en esas zonas, se citan, por ejemplo, los trabajos de Rapoport (1970), Choudhuri y Roy (1971), Serafino y Merino (1978), Tanaka *et al.* (1978), Bhattacharya y Raychaudhuri (1979), Prat y Massoud (1980), Vegter *et al.* (1988a, b), Hagvar (1982), Takeda (1987), Lucíañez y Simón (1991), Mateos (1991), Kovác (1994), Pankhurst (1994), Sousa y da Gama (1994) y el de Betsch y Cancela da Fonseca (1995). Para las zonas tropicales la cantidad de investigaciones es menor y el tema principal ha sido el de los factores que controlan la abundancia de este grupo, autores como Bullock (1967), Takeda (1981), Holt (1985), Arbea y Jordana (1985), y Díaz y Najt (1990), entre otros, indican que la reducción en la humedad relativa durante la estación de secas es lo que más afecta a las poblaciones edáficas. El efecto del uso del suelo sobre la fauna de colémbolos se ha documentado en algunas ocasiones (Huhta *et al.*, 1967; Clemen y Pedigo, 1970; Izarra y Boo, 1980; Jordana *et al.*, 1987; Arbea y Jordana, 1988; Gamma (1991) señalando que las prácticas agrícolas producen una ruptura del equilibrio de las comunidades edáficas.

Cuadro 1. Composición representativa de la biomasa edáfica en zonas templadas y tropicales (Tomado de Pankhurst, 1994).

Clasificación de los organismos por tamaño	Biomasa (Kg/ha peso vivo)	
	Zonas templadas	Zonas tropicales
Microfauna (<2mm)	50	0.5
Mesofauna (2-10mm)	20	20
Macrofauna (>10mm)		
- lombriz de tierra	900	300
- termitas	-	15
Microorganismos	20,000	?

Actualmente se conocen cerca de 600 especies de colémbolos de México (Palacios-Vargas, 1996). En nuestro país, el estudio sobre este grupo ha sido principalmente taxonómico. Los estudios ecológicos han sido muy escasos, entre los que se hallan el de Lavelle *et al.* (1981), para el suelo de la región de Laguna Verde, Veracruz, en el que se contempla a los colémbolos como grupo; el de Palacios-Vargas (1985) para diferentes biotopos del volcán Popocatepetl, los de Villalobos (1989 y 1990) y Mendoza (1995) para el bosque mesófilo de montaña en la reserva de la biosfera "El Cielo", el de Miranda y Palacios-Vargas (1992) para un bosque de *Abies religiosa* y un cultivo de haba *Vicia faba* en Texcoco, Mex.

Un mejor entendimiento de la función de estos organismos en cualquier ecosistema debe estar basado en el conocimiento de su abundancia y composición específica en diferentes hábitats como también de su distribución vertical y la relación con los elementos del medio (Díaz, 1989), con lo cual es posible proponer estrategias de manejo y conservación de recursos bióticos (Peláez y Sánchez, 1989; Maass y Martínez-Yrizar, 1990).

1.3 GENERALIDADES DE LOS COLLEMBOLA

1.3.1 Sistemática. Una de las características más obvias de los Collembola es la fúrcula (aunque ausente en algunos grupos como la mayoría de los Onychiuridae y muchos Neanuridae), que se supone desarrolló a partir de un par de apéndices ventrales en el cuarto segmento abdominal (Hopkin, 1997). La presencia del colóforo o tubo ventral como característica autapomórfica los ratifica como un grupo monofilético. Este órgano, que desarrolló a partir de un par de apéndices ventrales en el primer segmento abdominal, es importante en el balance de líquidos pero puede también funcionar como un apéndice adherente sobre las superficies (Brackenbury, 1990). Estos pequeños hexápodos son ápteros, su tamaño adulto varía en general de 0.5 a 8 mm (aunque algunas especies pueden ser mayores), presentan un par de antenas, seis segmentos abdominales (muchas especies con fusión de los últimos segmentos, como muchos Isotomidae y principalmente los Symphypleona) y carecen de ojos verdaderos (Christiansen, 1992).

1.3.2 Distribución ecológica. Estos hexápodos viven en una gran variedad de hábitats y aproximadamente 6 500 especies han sido registradas a nivel mundial. En el suelo, junto con los caros, constituyen la mayor parte de la fauna de artrópodos. Se encuentran prácticamente en todas partes, excepto en mar abierto. Son más comunes y abundantes en la capa de hojarasca. En los desiertos se restringen a las zonas más húmedas y son extremadamente abundantes en los climas fríos, donde su abundancia se incrementa conforme baja la temperatura (Hopkin, 1997). Muchas especies pasan toda su vida en el suelo donde se les puede encontrar incluso a profundidades mayores de 150 cm (Gunn y Cherrett, 1993).

1.3.3 Reproducción y desarrollo. Los colémbolos presentan sexos separados y una transferencia indirecta del esperma, el tamaño del esperma es variable entre las especies, $64\mu\text{m}$ en *Anurida maritima*, lo mismo que el tamaño del espermatóforo, $45\mu\text{m}$ de diámetro en *Dicyrtomina ornata*, conteniendo cerca de 600 espermatozoos (Dallai, 1975). El número de cromosomas es, en general, menor de $n=9$ (número haploide), excepto en *Podura acuatika* donde $n=11$ (Hemmer, 1990). Los machos de algunas especies como *Orchesella cincta* ponen en promedio 5 espermatóforos por día a 20°C . Los espermatóforos son depositados sobre el sustrato o directamente sobre la abertura genital de la hembra y están protegidos contra la desecación por una cubierta resistente (Klauer, 1975), la cual puede ser muy fina o no existir en aquellas especies en las que la hembra acepta el espermatóforo sólo poco después de que este se ha producido (Blancquaert y Mertens, 1977). En la mayoría de las familias de Collembola el dimorfismo sexual conspicuo es raro, es difícil sexar colémbolos sin atender al plano genital que sólo se puede observar a gran aumento (Betsch-Pinot 1974a,b). Algunas especies exhiben caracteres sexuales secundarios sutiles durante la época reproductiva, como sedas más largas o más cortas que las hembras en el cuerpo o, espinas extra en las patas (Mari Mutt, 1981). Algunos machos de Sminthurididae presentan antenas conspicuamente modificadas a manera de órganos sujetadores (Fjellberg, 1989). Respecto a la conducta reproductiva, esta incluye un amplio rango de variantes que puede ir desde que el macho deposite el espermatóforo y la hembra lo encuentre azarosamente hasta una conducta elaborada antes de que el macho deposite el espermatóforo sobre la abertura genital de la hembra (Betsch,

1974). El número de huevos puestos varía entre las especies, p. ej., 10 000 en una sola puesta de *Proisotoma minuta* en laboratorio (Massoud y Betsch-Pinot, 1974) y 400 huevos que es la fecundidad total de *Sinella curviseta* (Nijima, 1973). El desarrollo embriológico está positiva y fuertemente correlacionado con la temperatura como ha sido demostrado para *Orchesella cincta* y *Tomocerus minor* (Mertens y Blancquert, 1980; Van Straalen y Joosse, 1985) y para *Entomobrya aino* (Hisamatsu *et al.*, 1986) observándose diferentes tasas de desarrollo entre las especies. Los juveniles empiezan a alimentarse tan pronto como emergen del huevo. El número de instars varía entre 5-8 con lo cual alcanzan la madurez sexual, sin embargo, algunas especies como *Mesaphorura krausbaueri* la alcanzan en 3 instars y otras como, *Orchesella cincta* en 11-13 instars. Después de alcanzar la madurez continua mudando, algunas especies 40 veces o poco más (Mari Mutt y Soto-Adames, 1987). La longevidad es variable siendo la mayor registrada en laboratorio de 5 años y 7 meses para *Pseudosinella impediens* (Barra, 1976). La partenogénesis ocurre sólo en hembras cuyos huevos no fertilizados se desarrollan como descendencia viable. La especie partenogenética mejor conocida es *Folsomia candida*, aunque esta demostrado que otras como *Willemia anophthalma*, *Mesaphorura krausbaueri*, *M. macrochaeta*, *Isotomiella minor*, *Isotoma notabilis* y *Megalothorax minimus* utilizan este tipo de reproducción. Petersen (1980) considera que la mayoría de las especies partenogenéticas son euedáficas.

1.3.4 Alimentación. Los colémbolos consumen una gran variedad de alimentos, especialmente hifas de hongos. Algunos experimentos recientes con especies euedáficas sugieren que los colémbolos del suelo son importantes estimulantes o supresores de simbiontes microbianos de las raíces de plantas (Klironomos y Kendrick, 1995; Lussenhop, 1993, 1996). El mejor beneficio de la actividad alimenticia de los colémbolos es la promoción de la descomposición que puede ser directa, alimentándose de la materia vegetal muerta y de hifas de hongos, o indirecta, estimulando a los microorganismos involucrados en la descomposición. La mayoría de los colémbolos euedáficos y hemiedáficos son generalistas, y parecen ingerir hongos, líquenes, materia vegetal descompuesta o detritus (Fjellberg, 1985; Schultz, 1991), mientras que las formas epiedáficas pueden alimentarse de vegetales vivos, polen y algas (Petersen, 1971;

Kato, 1995). Algunas especies de Collembola muestran preferencias definitivas por algún tipo de alimento, sin embargo, la tendencia general es a preferir las hifas de hongos sobre cualquier otro alimento (Broady, 1979). Los colémbolos raspan las hifas de los hongos de diferentes superficies como hojas en descomposición, heces fecales, partículas del suelo y, varias especies están asociadas con hongos venenosos (Palacios-Vargas y Gómez-Anaya, 1991). Muchos colémbolos ingieren accidentalmente nematodos junto con los hongos (Walter, 1987). Gilmore (1970) ha sugerido que los colémbolos se alimentan deliberadamente de nematodos patógenos de plantas y que pueden ser benéficos en su control. También se sabe que muchos colémbolos se alimentan con frecuencia de animales muertos, aunque consumen principalmente la capa de hongos (Payne *et al.*, 1968). Otros colémbolos consumen fragmentos de otros animales incluyendo otros colémbolos (Tosi, 1977). No existen muchos ejemplos de colémbolos exclusivamente carnívoros, sin embargo, se sabe que algunas especies de *Friesea* se alimentan de los huevos de otros colémbolos (Petersen, 1971), también pueden consumir tardígrados y rotíferos (Palacios-Vargas y Vidal-Acosta, 1994).

1.3.5 Los colémbolos como presas u hospederos. Existe una buena cantidad de información que apoya la importancia de algunos vertebrados como aves (Betts, 1955) y pequeños reptiles como depredadores de colémbolos. Sin embargo, la gran mayoría de los colémbolos son depredados por otros artrópodos como opiliones, arañas cazadoras, pseudoescorpiones, avispas, caros, algunos Staphyllinidae, carábidos y hormigas. El parasitismo externo es muy raro entre los Collembola, sin embargo, Miles (1971) observó nematodos atacando la superficie externa de *Orchesella villosa* y el mismo autor observó dos Protura con sus partes bucales incluidas en el tejido de *Isotoma viridis*. Los hongos ectoparásitos también están presentes en algunos colémbolos cavernícolas (Christian, 1990). Los endoparásitos son más comunes, como los Microsporidia y otros Protozoa que han sido encontrados en una gran variedad de especies (Maddox *et al.*, 1982). Varias especies de colémbolos, principalmente de la familia Cyphoderidae, han sido encontrados en nidos de insectos eusociales, termitas (Ashraf, 1969) y hormigas (Hölldobler y Wilson, 1990). Existe evidencia de que los colémbolos liberan y detectan feromonas. Las feromonas de agregación son producidas por especies como *Sinella*

coeca (Tosi *et al.*, 1977), *Orchesella cincta* (Mertens *et al.*, 1979), *Heteromurus nitidus* (Krool y Brauer, 1987) e *Hypogastrura viatica* (Mertens y Bourgoigne, 1977).

1.3.6 Evolución. Los colémbolos son actualmente considerados como una Clase del Phylum Artopoda, sin embargo, su posición taxonómica exacta es aún objeto de debate. Debido a que los colémbolos, como otros grupos de organismos de cuerpo blando, han dejado pocos fósiles, la reconstrucción de la filogenia debe hacerse con base en las formas vivientes, siendo un acuerdo común entre los taxónomos que la cladística es el mejor medio para tal efecto (Disney, 1983, 1994). Está bien aceptado que los Collembola son un grupo monofilético, sin embargo, su posición respecto a otros grupos es aún cuestionable. Algunas características de los Collembola apoyan la idea de una relación cercana con los Crustacea (Paulus, 1972; Tamarelle, 1984). El fósil hexápodo más antiguo es *Rhyniella praecursor* del Devónico Inferior, mientras que, el colémbolo más antiguo que se conoce preservado en ámbar es *Protentomobrya walkeri* de depósitos del Cretácico (Delamare Deboutteville and Massoud, 1968). La mayor evidencia derivada de la biología molecular sugiere que el ancestro de los colémbolos fue probablemente una forma de crustáceo primitivo, multisegmentado (Paulus, 1972; Tamarelle, 1984). Durante el Cámbrico estos organismos colonizaron las manchas de algas y cianobacterias litorales y en estuarios donde se alimentaban de hifas y líquenes (Gray y Shear, 1992).

1.3.7 Importancia ecológica de los Collembola. En la mayoría de las zonas templadas, la biomasa de los animales del suelo comprende la mayor parte de la producción secundaria (Pankurst, 1994; Cuadro 1), y son de gran importancia en cuanto a la formación y fertilidad de los suelos, por lo que es importante el estudio de su distribución, abundancia y carácter de su actividad, ya que además sus actividades pueden influir en los niveles de la producción primaria del ecosistema (Ghilarov, 1965; Edwards, 1967; Najt, 1976; Tanaka *et al.*, 1978). A pesar de que los colémbolos son numéricamente un grupo de elevada proporción dentro de la micro y mesofauna edáfica, cuyas densidades pueden variar de 10^4 - $10^5/m^2$ (Petersen y Luxton, 1982), constituyen una pequeña medida dentro de la biomasa total, 0.16 g/m² peso seco en ecosistemas templados (Petersen, 1980), y 40 mg/m² peso seco para algunos agroecosistemas

(Hendrix *et al.*, 1986). A pesar de su poca biomasa, son de gran importancia en la formación de algunos suelos con profundidad de 15-20 cm, que pueden estar constituidos completamente por heces fecales de colémbolos (Rusek, 1975). Los colémbolos consumen más del 1% de la producción microbiana anual en el suelo, y también se sabe que en ciertas densidades su acción sobre las micorrizas en las raíces puede estimular el crecimiento de los simbioses y promover el crecimiento de las plantas (Lussenhop, 1996). Por otro lado, los Collembola pueden reducir enfermedades al consumir hongos patógenos como *Fusarium oxysporum* que es consumido por *Sinella curviseta* (Nakamura *et al.*, 1992). Algunos autores han señalado a los colémbolos como importantes indicadores de diferentes grados de perturbación en el suelo (Rapoport, 1968; Loring *et al.*, 1981; Perdue y Crossley, 1990; Koehler, 1992). Por su densidad, ocupan generalmente, el segundo lugar después de los caros, aunque bajo determinadas circunstancias, pueden ser más numerosos de éstos (Rapoport, 1959; Najt, 1973).

1.3.8 Clasificación. En 1929 Krausse hizo una clasificación de la fauna del suelo por su grado de adaptación a este medio en **epiedafón**: el conjunto de animales que habitan la superficie del suelo como *Lepidocyrtus* spp., y que son especies ágiles, con muchas sedas y escamas en el cuerpo, con gran desarrollo de antenas, patas y fúrcula; **hemiedafón**: los animales del suelo orgánico como *Proisotoma minuta*, que presenta reducción de las antenas, fúrcula y número de pelos, y **euedafón**: animales habitantes del suelo mineral como *Mesaphorura krausbaueri* que son habitantes permanentes de intersticios del suelo y que presentan ausencia de fúrcula, ojos y pigmento y, reducción notable de la cubierta de pelos y del tamaño de las patas y antenas. En 1940 Jacot realizó una clasificación por el grado de fidelidad al suelo en **geobiontes**: especies que pasan toda su vida dentro del suelo (Oligoquetos, diplopodos, caros, Collembola) y **geófilos**: especies que sólo pasan parte de su vida en el suelo (Dípteros, protozoos, rotíferos). Sin duda que la clasificación más utilizada es la de Christiansen (1964) quien retomó la clasificación de Krausse y agregó a ésta dos categorías más **trogloformas** y **sinecomorfas**, estas formas se encuentran en cuevas y en nidos de insectos eusociales respectivamente. De las formas anteriores las de mayor interés como bioindicadores de actividades agrícolas son las formas hemiedafonas y euedafonas (Palacios-Vargas, 1983).

1.3.9 Respiración y balance hídrico y de sales. En los colémbolos el intercambio gaseoso toma lugar a través de la cutícula y por la superficie húmeda del tubo ventral, y sólo en algunos casos por vía traqueal como ocurre en especies de Actaletidae y de la subfamilia Sminthurinae (Betsch y Vannier, 1977). Las especies epiedáficas tienen mayor consumo de oxígeno que las especies euedáficas, lo cual está en relación con la actividad que es mayor en las primeras (Petersen, 1981). El sitio principal para perder agua y sales en los Collembola es la superficie apical del tubo ventral (Sedlag, 1952), cuya superficie está provista de pelos mecanorreceptores y sensilas quimiorreceptoras que son sensibles al agua, sales y pH extremo (Jaegar y Eisenbeis, 1984). También se pierde agua a través de la superficie del cuerpo, aunque en baja proporción, principalmente en las especies de ambientes secos (Harrison *et al.*, 1990, 1991).

2. ANTECEDENTES

Antes de la realización del presente trabajo la Estación de Biología Tropical Chamela (EBCh) y la región aledaña contaban con un total de 12 especies de Collembola registradas. Palacios-Vargas y Thibaud (1985) describieron la especie *Acherontiellina mac* de la Isla Cocinas, frente a las costas de Chamela. Al año siguiente Najt y Palacios-Vargas (1986) describieron a *Rapoportella sigwalti* y posteriormente Palacios-Vargas y Mejía (1988) describieron dos especies nuevas de zonas aledañas: *Friesea filli* y *F. jaliscoensis* anexando en este último trabajo el registro de otras siete: *Xenylla humicola*, *Ceratophysella denticulata*, *Brachystomella* gr. *parvula*, *Appendisotoma dubia*, *Lepidocyrtus pallidus*, *Pseudosinella sexoculata* y *Sminthurinus quadrimaculatus*. Vásquez y Palacios-Vargas (1990) citaron la presencia de *Tafallia insularis* en Chamela.

Por otro lado, en la EBCh se han realizado estudios detallados sobre la estructura y algunos aspectos funcionales de la vegetación de la selva baja caducifolia (Martínez-Yrizar y Sarukán, 1990; Patiño, 1990). Durante los últimos diez años, en el laboratorio de Ecosistemas del Instituto de Ecología, UNAM, se han estudiado algunos aspectos de la productividad primaria y reciclaje de nutrientes en cinco cuencas hidrológicas utilizando el método de "cuencas pareadas" (Hewlett, 1982). El método mencionado permite modificar una o varias de las cuencas y estudiar los efectos de la perturbación.

Desde 1982 se han monitoreado varios aspectos de este ecosistema. Entre los que se encuentran: el comportamiento hidrológico de las cuencas (Cervantes *et al.*, 1988), la producción primaria en raíces (Kummerow *et al.*, en prensa), la producción de hojarasca (Martínez-Yrizar y Sarukán, 1990) y la variación espacio-temporal de la producción de hojarasca (Patiño, 1990). Además, se conoce la fluctuación estacional de algunos elementos minerales (Na, K, Z, Cd y Cu).

En el presente trabajo se estudian algunos aspectos ecológicos referentes a la estructura de la comunidad de colémbolos de hojarasca y suelo de dos zonas de pendiente similar de la EBCh. Los Collembola que aquí se estudian son parte del material biológico colectado durante

la realización del proyecto denominado "Efectos del Uso de una Selva Baja Caducifolia Sobre la Fauna de Artrópodos" (clave IN2078/91) financiado por la Dirección General de Asuntos del Personal Académico, UNAM.

Por otro lado, el trabajo enfatiza la estructura de la comunidad de los Collembola de la sección Poduromorpha que comprende varias familias, Hypogastruridae, Odontellidae, Neanuridae, Anuridae, Brachystomellidae, Onychiuridae, entre otras, debido a que es dentro de estas familias donde se encuentran la mayoría de las especies de interés como indicadores de condiciones edáficas en actividades agrícolas y forestales (Najt, 1976; Ponge, 1983).

3. OBJETIVOS

1. Describir el ambiente edáfico de Chamela y analizar la fluctuación anual de sus diferentes variables edáficas.

2. Conocer la riqueza y composición de los Collembola de suelo y hojarasca de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco, México.

3. Conocer la fluctuación de la densidad de las diferentes familias de Collembola de suelo y hojarasca de dos cuencas (denominadas 1 y 4).

4. Comparar ambas cuencas y biotopos respecto a su abundancia.

5. Evaluar el efecto de las características físicas y químicas del suelo sobre la densidad de las diferentes familias de Collembola.

6. Describir la composición y estructura de cuatro comunidades de Collembola (Poduromorpha) de Chamela, Jalisco, a saber, hojarasca cuenca 1 (HC1), hojarasca cuenca 4 (HC4), suelo cuenca 1 (SC1) y suelo cuenca 4 (SC4).

7. Comparar las comunidades de Poduromorpha respecto a sus diferentes parámetros ecológicos (diversidad, riqueza, equitatividad y densidad).

8. Conocer la fluctuación de los parámetros ecológicos de las comunidades de Poduromorpha.

9. Evaluar el efecto de las características físicas y químicas del suelo sobre la diversidad, riqueza, equitatividad y densidad de las especies más abundantes y frecuentes de Poduromorpha.

Hipótesis

1) Las cuencas 1 y 4 son iguales desde el punto de vista edáfico, asimismo los patrones de fluctuación de las diferentes variables.

2) Las comunidades de Collembola a nivel familia y de Poduromorpha se comportan igual en ambas cuencas debido a que éstas zonas son similares en cuanto a su producción de

hojarasca, pendiente, tipo de suelo, vegetación y régimen de lluvias.

3) La variación espacio temporal de las comunidades de Collembola esta asociada con las diferentes variables edáficas

4) Las comunidades de colémbolos de un mismo biotopo de las dos cuencas son más similares que las comunidades que se establecen en hojarasca y suelo de una misma cuenca, debido a que cada biotopo ofrece condiciones particulares para el establecimiento de una comunidad.

ÁREA DE ESTUDIO

La Estación de Biología Chamela (BCh) pertenece al Instituto de Biología de la UNAM (IBUNAM), localizada en el municipio de la Huerta, Edo. de Jalisco (Fig. 1). Se encuentra ubicada a los 19° 30' de N y 105° 03' de W. Esta reserva tiene 1,600 ha y comprende una parte de la costa del estado de Jalisco, localizada entre los Ríos San Nicolás y Cuitzmala (Bullock, 1988).

La Estación no tiene corrientes de agua permanentes. Su topografía es de lomeríos bajos y pequeñas cañadas, de las cuales, algunas confluyen en arroyos hasta desembocar en el Arroyo Chamela. Las pendientes en sus laderas están entre 21° y 34°. La mayor parte del terreno no sobrepasa los 150 m de altitud, pero éste puede variar de 10 a 580 m. El suelo es arenoso, con un pH cercano a 7 y poca materia orgánica en los lomeríos, el cual ha sido clasificado como entisol o feozem háplico (Bullock, 1988). El clima de Chamela es tropical con una marcada estacionalidad. La temporada de lluvias dura en promedio cuatro meses y generalmente ocurre entre julio y octubre, de acuerdo con los datos obtenidos entre 1979 y 1988 Bullock, (1986) (Fig. 2).

En esta Reserva el tipo de asociación vegetal predominante es el Bosque Tropical Caducifolio (*sensu* Rzedowski, 1978 o Selva Baja Caducifolia *sensu* Miranda y Hernández-X., 1963). Aunque el Bosque Tropical Subperennifolio o Selva Mediana Subcaducifolia también está presente en algunas partes. Entre los géneros de árboles importantes están: *Lonchocarpus*, *Caesalpinia*, *Croton*, *Jatropha* y *Cordia*. Existen fuertes diferencias florísticas entre lomeríos y arroyos (Rzedowski y MacVaugh, 1966; Lott *et al.*, 1987), por lo que parece probable que haya diferencias en las faunas residentes entre los lomeríos y los arroyos.

La flora de la Estación sobrepasa las 780 especies agrupadas en 107 familias; las familias con mayor diversidad son Leguminosae, Euphorbiaceae, Compositae, Convolvulaceae, Rubiaceae, Bromeliaceae, Malvaceae y Acanthaceae (Bullock, 1988). La selva en los lomeríos tiene entre 4 y 15 m de altura, mientras que en los arroyos puede tener desde 8 hasta 25 m. Son abundantes y diversas las epifitas, entre las que destaca *Tillandsia* (Magaña, 1986). Los

Collembola de Chamela

en los lomeríos tiene entre 4 y 15 m de altura, mientras que en los arroyos puede tener desde 8 hasta 25 m. Son abundantes y diversas las epífitas, entre las que destaca *Tillandsia* (Magaña, 1986). Los líquenes cubren los troncos de muchos árboles.

La frecuencia de árboles con duramen oscuro, duro y resinoso o con cristales es alta (Barajas, 1985), así como la diversidad específica en familias conocidas como productoras de látex. Por la precipitación tan baja y variable, una de las características más importantes de la selva es la cantidad de árboles y ramas muertas, con un escaso volumen de duramen en árboles vivos. Se puede suponer que la dispersión y tamaño físico de este recurso, tanto como su abundancia y diversidad química, influyen sobre la diversidad de artrópodos, que lo explota. Aproximadamente las dos terceras partes de la materia vegetal muerta están en pie, esto es, son ramas y troncos muertos que aún permanecen en el estrato arbóreo (J. M. Maass, com. pers.).

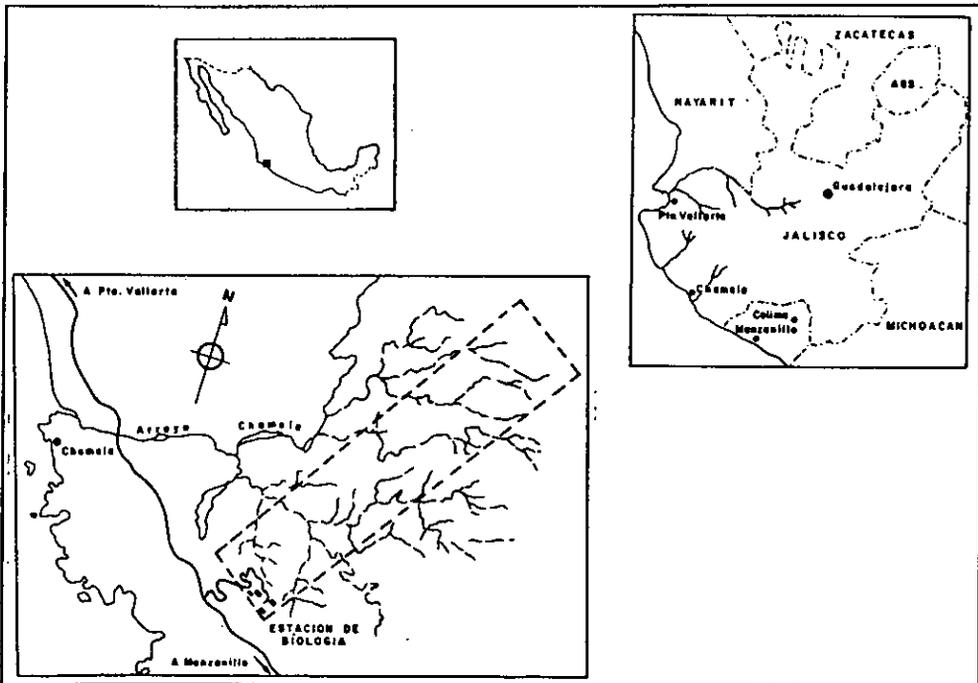


Figura 1. Ubicación de la Estación de Biología Chamela.

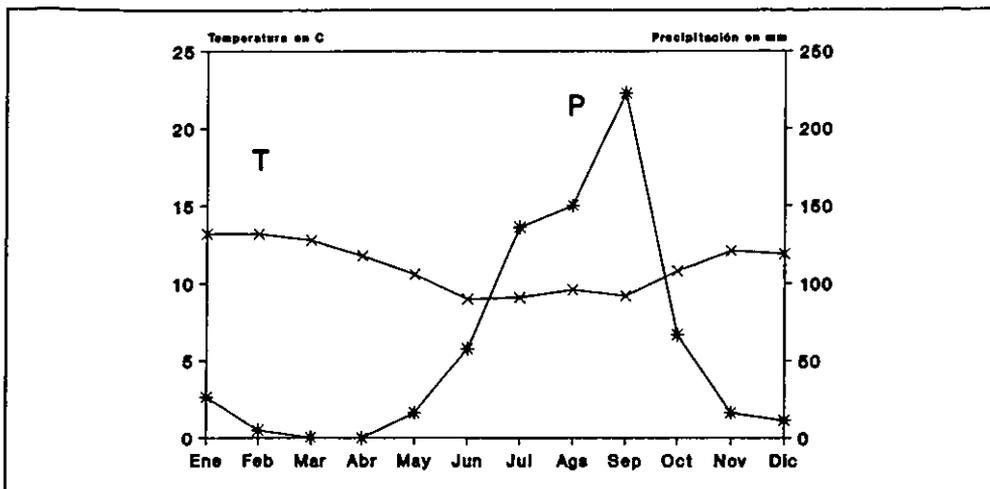


Figura 2. Patrón climático promedio de la Estación de Biología Chamela. T, temperatura; P, precipitación (modificado de Bullock, 1988).

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Muestreo. Se realizaron muestreos mensuales de hojarasca y suelo hasta una profundidad de 5 cm, en dos cuencas hidrológicas de la localidad (las cuencas 1 y 4) durante el período comprendido entre julio de 1991 y junio de 1992. Cada mes se tomaron 10 muestras de hojarasca y 10 de suelo por cuenca. Las muestras de suelo se tomaron con un nucleador de 11 cm de diámetro por 5 cm de profundidad, las de hojarasca con el mismo nucleador por el espesor de la capa de hojarasca en el punto a muestrear. Los puntos exactos de colecta se obtuvieron mediante un sistema de números aleatorios. Las muestras fueron tomadas entre las 8:00-10:00 am. Para extraer la fauna, las muestras fueron colocadas en embudos de Berlese-Tullgren sometiéndolas 3 días sin fuente calorífica a temperatura ambiente y 3 días con un foco de 25 watts por embudo. La fauna se colectó en frascos de 90 ml con alcohol etílico al 96%.

Los colémbolos extraídos fueron cuantificados primero a nivel de familia con ayuda de un microscopio estereoscópico y posteriormente, los Poduromorpha, fueron cuantificados a

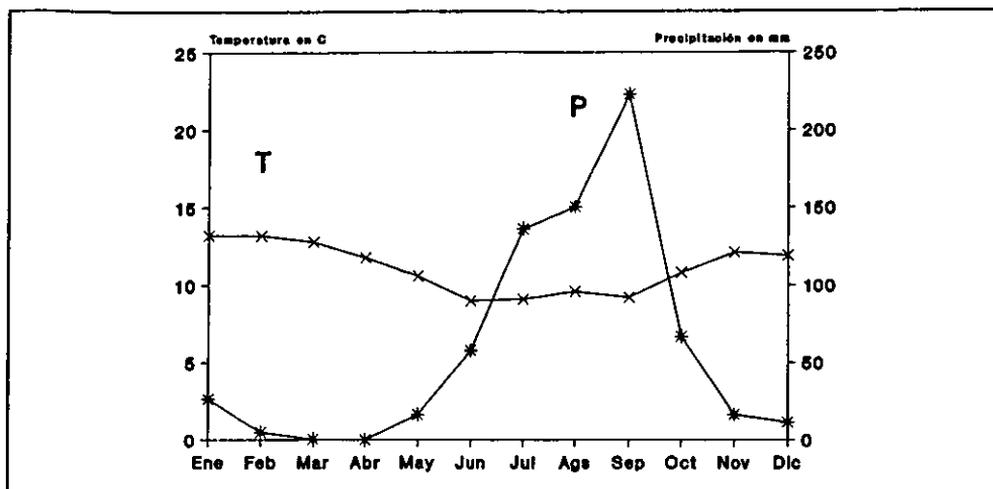


Figura 2. Patrón climático promedio de la Estación de Biología Chamela. T, temperatura; P, precipitación (modificado de Bullock, 1988).

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Muestreo. Se realizaron muestreos mensuales de hojarasca y suelo hasta una profundidad de 5 cm, en dos cuencas hidrológicas de la localidad (las cuencas 1 y 4) durante el periodo comprendido entre julio de 1991 y junio de 1992. Cada mes se tomaron 10 muestras de hojarasca y 10 de suelo por cuenca. Las muestras de suelo se tomaron con un nucleador de 11 cm de diámetro por 5 cm de profundidad, las de hojarasca con el mismo nucleador por el espesor de la capa de hojarasca en el punto a muestrear. Los puntos exactos de colecta se obtuvieron mediante un sistema de números aleatorios. Las muestras fueron tomadas entre las 8:00-10:00 am. Para extraer la fauna, las muestras fueron colocadas en embudos de Berlese-Tullgren sometiénolas 3 días sin fuente calorífica a temperatura ambiente y 3 días con un foco de 25 watts por embudo. La fauna se colectó en frascos de 90 ml con alcohol etílico al 96%.

Los colémbolos extraídos fueron cuantificados primero a nivel de familia con ayuda de un microscopio estereoscópico y posteriormente, los Poduromorpha, fueron cuantificados a

nivel de especie. Solamente se realizaron preparaciones con parte de todo este material, con el cual, se caracterizó la fauna de Collembola de EBCh y sirvió como apoyo para la cuantificación a nivel de familia. Para los Poduromorpha (casi 5 000 ejemplares), se montó todo el material de aquellos géneros cuya separación específica requirió del microscopio de contraste de fases, como *Acherontides*, *Pseudachorutes*, *Neotropiella*, *Aethiopella*, *Paleonura*, *Paranura*, etc., (generalmente estos géneros contenían muy pocos ejemplares) o de la mayoría de los ejemplares de algunos géneros como *Odontella* y *Willemia*. De aquellos géneros monoespecíficos como *Tafallia* sólo se montó parte del material.

Para las preparaciones se siguió la técnica de Christiansen y Bellinger (1980-81), que consiste en: a) aclarar al ejemplar en potasa (KOH) al 5%, b) aclarar al colémbolo en lactofenol (si es necesario se repite la operación para depigmentar y aclarar más) y c) colocar al colémbolo en una gota de líquido de Hoyer entre porta y cubreobjetos, dejándolo secar primero a temperatura ambiente y posteriormente en un horno a baja temperatura durante varios días para que el secado sea gradual y se evite la formación de burbujas en la preparación.

Para el arreglo sistemático de los Collembola de Chamela se siguieron los criterios de Mari Mutt y Bellinger (1990) y de Palacios-Vargas (1991).

5.2 Análisis edafológicos. Se llevaron a cabo análisis físicos y químicos de las muestras de suelo de las cuales se obtuvo la fauna, en el Laboratorio de Edafología de la Facultad de Ciencias, UNAM, con el fin de estimar los siguientes parámetros. Las fracciones gruesa (> 2 mm) y fina (< 2 mm) mediante el tamizado en seco con malla de abertura de 2.0 mm. El color en seco y húmedo se determinó utilizando las cartas de color de Munsell (1992). La densidad aparente (DA) se determinó por el método de la probeta, en tanto que la densidad real (DR) se midió con un picnómetro. La porosidad se determinó como cociente DA/DR. Por su parte, la textura se midió mediante el método del hidrómetro de Bouyoucos (1961). El Ph (proporción 1:2.5 suelo-agua destilada) fue medido con un potenciómetro Corning (Modelo 7). El contenido de materia orgánica fue determinada con el método de Walkley y Black (Jackson, 1982). El calcio y magnesio intercambiables fueron determinados por el método de extracción de acetato de amonio y su valoración con arsenato (Jackson, 1982). Por otro lado, el sodio y potasio

intercambiables se determinaron con el método de extracción con acetato de amonio 1N pH 7 y determinación con fotómetro de llama Cornig 400 (Jackson, 1982). Finalmente, la capacidad de intercambio catiónico total (CICT), se determinó por el método de saturación con CaCl_2 , lavado con etanol al 96% y elusión con NaCl 1N Ph 7 (Jackson, 1982). El humedad relativa (H%), para cada muestra, se calculó mediante la aplicación de la siguiente fórmula: $H\% = (\text{PH} - \text{PS}) * 100 / \text{PH}$, donde: PH = Peso húmedo y PS = Peso seco

5.3 Análisis de datos. De las variables edáficas se analizó la fluctuación temporal de los valores medios mensuales y se realizaron ANDEVAs para conocer el efecto de las cuencas, biotopos y meses de colecta. Con los pesos de las muestras de hojarasca se compararon las cuencas mediante ANDEVAs y se analizó la fluctuación temporal.

A nivel de familia de Collembola se analizó principalmente la fluctuación de la densidad de aquellas familias que resultaron más abundantes y frecuentes y se realizaron regresiones simples y múltiples entre las densidades y los parámetros edáficos con el fin de encontrar modelos con un alto valor explicativo.

Los datos de riqueza y abundancia relativa de los Poduromorpha fueron manejados de acuerdo con Ludwig y Reynolds (1988) para conocer los siguientes parámetros de cada comunidad:

- a) La riqueza específica (S).
- b) La diversidad (H') con la ecuación de Shannon-Wiener.

$$H' = - \sum_{i=1}^S (p_i * \log_{10} p_i)$$

donde p_i es la abundancia relativa de la especie i y S es la riqueza.

- c) El número N_2 de diversidad y la equitatividad de Hill con las siguientes fórmulas:

$$N_2 = 1/\lambda$$

$$E = \frac{(1/\lambda) - 1}{e^{H'}}$$

donde:

$$\lambda = \sum_{i=1}^S p_i^2$$

d) La frecuencia (F) para cada comunidad con la siguiente ecuación:

$$F = \left(\frac{M_i}{M} \right) * 100$$

donde M_i es el número de muestras donde aparece el taxón i y M es el número total de muestras. En función de este valor se han clasificado los taxa en cuatro categorías siguiendo el criterio de Tischles (Mateos, 1992): especies euconstantes, $75\% < F < 100\%$; especies constantes, $50\% < F < 75\%$; especies accesorias, $25\% < F < 50\%$ y especies accidentales con $F < 25\%$

e) Se calculó el índice de similitud faunística de Bray-Curtis para comparar dos comunidades entre si de acuerdo con la siguiente ecuación (Ludwing y Reynolds, 1988):

$$PD = [(2W/A + B)] * 100$$

donde

$$W = \sum_{i=1}^S [\min(X_{ij}, X_{ik})]$$

$$A = \sum_{i=1}^S X_{ij}$$

$$B = \sum_{i=1}^S X_{ik}$$

X_{ij} es la abundancia de la sp_i en la comunidad A.

X_{ik} es la abundancia de la sp_i en la comunidad B.

f) La rareza (R) se calculó con la siguiente ecuación:

donde S_r es el número de especies con abundancias inferiores al 1% de la densidad total.

g) La abundancia relativa (Ar). En función de este valor se ha establecido una

$$R = \frac{S_r}{S} * 100$$

clasificación de los taxa en tres categorías, utilizando la delimitación de Krogerus (Mateos, 1992) a) dominantes, $Ar > 5\%$; b) medianamente dominantes, $5\% > Ar > 2\%$; c) poco dominantes, $Ar < 2\%$ (dentro de esta categoría se denominan raras las especies con $Ar < 1\%$).

Con los datos de densidad se analizaron los patrones de fluctuación temporal de los Poduromorpha y de las especies más abundantes y frecuentes para cada comunidad. Asimismo se compararon las densidades entre las cuatro comunidades usando ANDEVAs múltiples. Por otro lado, las variables edáficas se correlacionaron de manera simple y múltiple con los datos de densidad, diversidad, equitatividad y riqueza de las comunidades.

6. RESULTADOS

6.1 Comparación edáfica de las cuencas. El suelo de ambas cuencas presentó un mayor porcentaje de fracción fina $< a 2 \text{ mm}$ (67.5%), mientras que la fracción gruesa $> a 2 \text{ mm}$ fue de 32.5%. El suelo de la cuenca 1 presentó un 37.2% de fracción gruesa y un 62.8% de fracción fina, mientras que para el de la cuenca 4 fue 28% de fracción gruesa y 72% de fracción fina (Fig. 3). La textura resultó, en general, de consistencia migajón-arenoso en un 58%, y, de consistencia arena-migajón en un 42%. De manera particular, se tuvo para el suelo de la cuenca 1 un 62.1% migajón-arenoso y un 37.9% arena-migajón, mientras que el suelo de la cuenca 4 presentó 54.1% migajón-arena y 45.9% arena-migajón. El porcentaje de porosidad para el suelo de la cuenca 1 fue de 53.4%, mientras que para el de la cuenca 4 resultó de 52.6%. La distribución de esta variable es similar en los dos suelos, pues presentaron varianzas de 2.73 y 2.68 respectivamente. El suelo de la cuenca 1 presentó un 72.1% de arena, mientras que el de la cuenca 4 tuvo un 73.7%. En el suelo de la cuenca 4 esta variable presentó una distribución más homogénea ($s^2 = 64.8$), mientras que esta fue más irregular en el suelo de la cuenca 1 ($s^2 = 123.9$). El limo se presentó en un 16.8% en el suelo de la cuenca 1, y en un 17.9% en el de la cuenca 4. En ambas cuencas su distribución fue similar, 14.7 y 10.1, fueron

$$R = \frac{S_r}{S} * 100$$

clasificación de los taxa en tres categorías, utilizando la delimitación de Krogerus (Mateos, 1992) a) dominantes, $Ar > 5\%$; b) medianamente dominantes, $5\% > Ar > 2\%$; c) poco dominantes, $Ar < 2\%$ (dentro de esta categoría se denominan raras las especies con $Ar < 1\%$).

Con los datos de densidad se analizaron los patrones de fluctuación temporal de los Poduromorpha y de las especies más abundantes y frecuentes para cada comunidad. Asimismo se compararon las densidades entre las cuatro comunidades usando ANDEVAs múltiples. Por otro lado, las variables edáficas se correlacionaron de manera simple y múltiple con los datos de densidad, diversidad, equitatividad y riqueza de las comunidades.

6. RESULTADOS

6.1 Comparación edáfica de las cuencas. El suelo de ambas cuencas presentó un mayor porcentaje de fracción fina < 2 mm (67.5%), mientras que la fracción gruesa > 2 mm fue de 32.5%. El suelo de la cuenca 1 presentó un 37.2% de fracción gruesa y un 62.8% de fracción fina, mientras que para el de la cuenca 4 fue 28% de fracción gruesa y 72% de fracción fina (Fig. 3). La textura resultó, en general, de consistencia migajón-arenoso en un 58%, y, de consistencia arena-migajón en un 42%. De manera particular, se tuvo para el suelo de la cuenca 1 un 62.1% migajón-arenoso y un 37.9% arena-migajón, mientras que el suelo de la cuenca 4 presentó 54.1% migajón-arena y 45.9% arena-migajón. El porcentaje de porosidad para el suelo de la cuenca 1 fue de 53.4%, mientras que para el de la cuenca 4 resultó de 52.6%. La distribución de esta variable es similar en los dos suelos, pues presentaron varianzas de 2.73 y 2.68 respectivamente. El suelo de la cuenca 1 presentó un 72.1% de arena, mientras que el de la cuenca 4 tuvo un 73.7%. En el suelo de la cuenca 4 esta variable presentó una distribución más homogénea ($s^2 = 64.8$), mientras que esta fue más irregular en el suelo de la cuenca 1 ($s^2 = 123.9$). El limo se presentó en un 16.8% en el suelo de la cuenca 1, y en un 17.9% en el de la cuenca 4. En ambas cuencas su distribución fue similar, 14.7 y 10.1, fueron

las varianzas para las cuencas respectivamente. La arcilla se presentó en bajo porcentaje en el suelo de ambas cuencas, 6.8% y 7.5%, respectivamente para las cuencas 1 y 4. Su distribución fue poco más homogénea en el suelo de la cuenca 4 ($s^2 = 64.8$) mientras que en el de la cuenca 1 tuvo una distribución más irregular ($s^2 = 123.9$). El contenido de materia orgánica fue también bajo y similar en ambas cuencas. El suelo de la cuenca 1 tuvo un 7%, y el de la cuenca 4 un 7.5%. Su distribución resultó similar, 7.6 y 5.2, fueron las varianzas respectivamente. El porcentaje de carbono fue poco mayor en el suelo de la cuenca 1 con 4.1%, mientras que en el de la cuenca 4 resultó de 3.1%; este elemento, tuvo una distribución poco más homogénea en el suelo de la cuenca 1 ($s^2 = 1.7$), mientras que en el de la cuenca 4 fue de 2.56. El Ph (Fig. 4), en general, resultó ácido, y presentó un rango de variación en el suelo de la cuenca 1 de 4.50 a 7.90; alcanzó su menor acidez en julio (6.62) y la mayor en diciembre (6.04), la mayor variación se presentó en enero ($s^2=0.77$) y la menor en diciembre ($s^2=0.24$). En el suelo de la cuenca 4 el rango estuvo entre 5.10 y 6.49; el valor menos ácido se dio también en julio (7.09), y el más ácido en diciembre y enero (6.26). La mayor variación del Ph estuvo en enero ($s^2=0.92$), y la menor en noviembre ($s^2=0.19$).

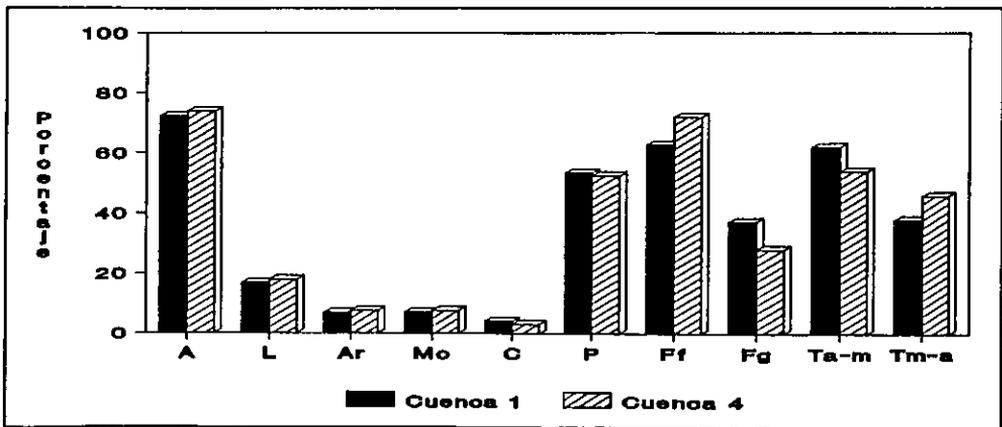


Figura 3. Comparación edáfica de las cuencas 1 y 4 de la EBCh, Jalisco. A, arena; L, limo; C, carbono; P, porosidad; Ar, arcilla; Mo, materia orgánica; Ff, fracción fina; Fg, fracción gruesa; Ta-m, textura arena-migajón; Tm-a, textura migajón-arenoso.

La concentración del ion calcio (Ca^{++}) presentó mayor variación en el suelo de la cuenca 1, este elemento alcanzó sus máximos en octubre (14.6 meq/100g), abril (13.39 meq/100g) y junio (13.4 meq/100g), mientras que los valores mínimos se registraron en agosto (6.11 meq/100g), enero (7.1 meq/100g) y mayo (7.4 meq/100g). En el suelo de la cuenca 4 su fluctuación fue más gradual y tuvo sus máximos en julio (13.5 meq/100g) y mayo (12.1 meq/100g), mientras que su valor mínimo se alcanzó en enero (8.0 meq/100g, Fig. 5). El patrón fluctuacional del ion magnesio (Mg^{++}) resultó muy similar en el suelo de ambas cuencas y exhibió poca variación.

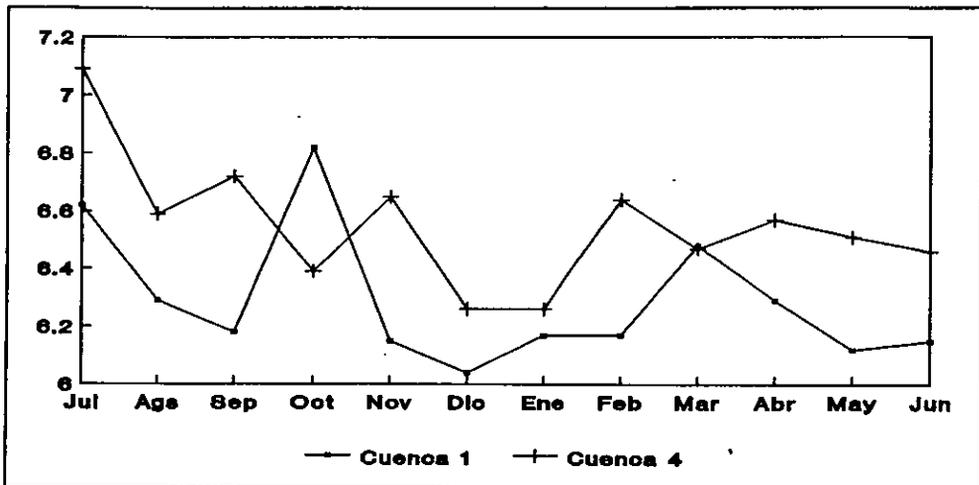


Figura 4. Variación temporal del pH en el suelo de las cuencas 1 y 4 de la EBCh, Jalisco.

La capacidad de intercambio catiónico total (CICT, Fig. 6) presentó mayor fluctuación en el suelo de la cuenca 1, alcanzando los valores máximos en los meses de julio (21.0 meq/100g), septiembre (20.7 meq/100g), octubre (22.5 meq/100g), noviembre (20.8 meq/100g) y junio (21.8 meq/100g), mientras que los valores mínimos se alcanzaron en los meses de diciembre (14.9 meq/100g) y enero (13.9 meq/100g). En el suelo de la cuenca 4 el CICT fluctuó poco y alcanzó su máximo en mayo (20.5 meq/100g), mientras que el valor mínimo resultó en enero (13.1 meq/100g).

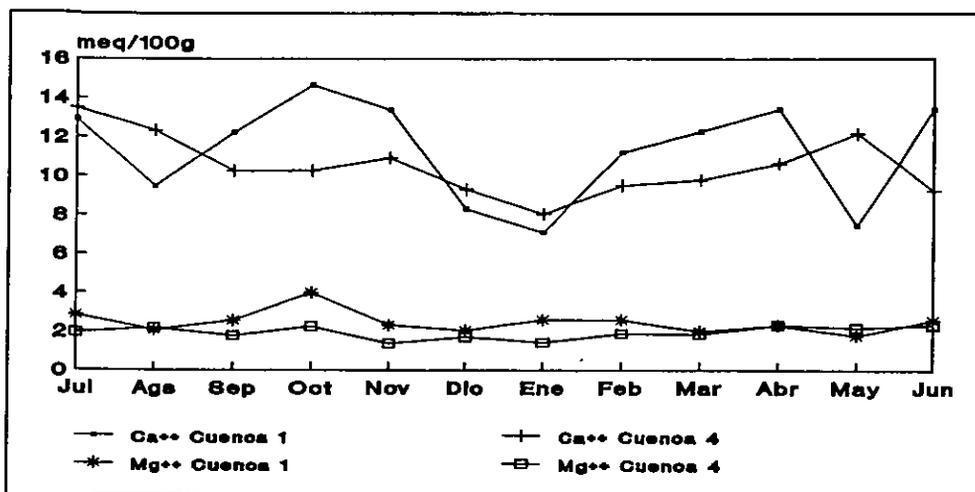


Figura 5. Variación temporal del Ca⁺⁺ y Mg⁺⁺ en el suelo de las cuencas 1 y 4 de la EBCh, Jalisco.

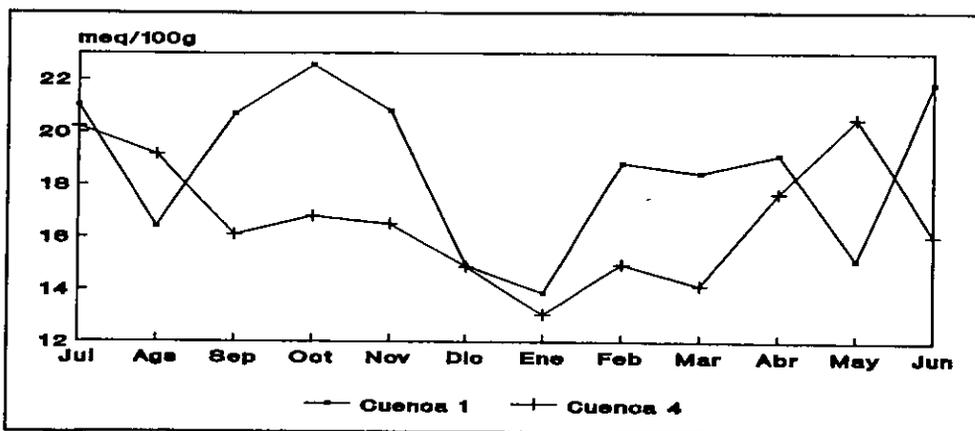


Figura 6. Variación de la capacidad de intercambio catiónico (CICT) en el suelo de las cuencas 1 y 4 de la EBCh, Jalisco.

Respecto a los iones potasio (K⁺) y sodio (Na⁺) intercambiables (Fig. 7), el potasio (K⁺) se presentó más constante a través del año en el suelo de la cuenca 4, donde alcanzó su valor mínimo en enero y febrero (0.63 meq/100g), mientras que los máximos estuvieron en agosto (0.81 meq/100g) y junio (0.87 meq/100g). En la cuenca 1 hubo mayor fluctuación y los

valores máximos estuvieron en noviembre (0.90 meq/100g) y mayo (0.94 meq/100g), mientras que los mínimos en septiembre (0.72 meq/100g) y febrero (0.69 meq/100g). El sodio (Na^+), siguió también un patrón similar al del K^+ de fluctuación en ambas cuencas. En el suelo de la cuenca 1 descendió gradualmente desde agosto (0.85 meq/100g) hasta febrero (0.20 meq/100g) donde alcanzó su valor mínimo, mientras que en la cuenca 4 el patrón fue similar pero descendió más gradualmente hasta febrero (0.19 meq/100g) donde también tuvo su valor mínimo para después ascender bruscamente hasta marzo (0.71 meq/100g).

La producción de hojarasca resultó muy similar en ambas cuencas. De un total de 240 muestras de hojarasca colectadas para ambas cuencas se obtuvieron 3,638.91 g de hojarasca, 1,810.74 g (49.76%) fueron de la cuenca 1 y 1,828.17 g (50.24%) de la cuenca 4. El patrón de fluctuación de la hojarasca (Fig. 8), mostró mayores oscilaciones en la cuenca 1 con sus valores máximos en noviembre y marzo; mientras que en la cuenca 4 el patrón osciló poco y aumentó gradualmente desde septiembre hasta mayo donde tuvo su valor máximo. De acuerdo con el ANDEVA para la producción de hojarasca no existieron diferencias significativas entre las cuencas ($F=0.28$; $gl=2, 236$; $P>>0.05$). No obstante a lo anterior, el ANDEVA para la producción de hojarasca en relación al tiempo mostró diferencias significativas en la cuenca 4 ($F=2.53$; $gl=9, 183$; $P<0.01$), mientras que en la cuenca 1 no hubo diferencias significativas ($F=1.27$; $gl=9, 183$; $P=>0.05$).

No hubo diferencias significativas entre los valores de humedad relativa de las cuencas ($F=0.52$; $gl=2, 236$; $P>0.05$), mientras que el ANDEVA para este factor en los diferentes meses del año fue significativamente diferente (cuenca 1: $F=30.05$; $gl=9, 87$; $P<<0.001$; cuenca 4: $F=54.01$; $gl=9, 89$; $P<<0.001$).

El porcentaje promedio de humedad relativa para la cuenca 1 resultó de 4.05%, mientras que para la cuenca 4 fue de 3.75%, sus varianzas fueron 6.41 y 6.36 respectivamente, lo cual indica que ambos suelos presentaron el mismo grado de variación anual. El patrón de variación de la humedad relativa (Fig. 9) mostró una gran similitud en el suelo de ambas cuencas. Diciembre fue el mes más seco, mientras que los picos de mayor humedad relativa estuvieron en noviembre y enero. Las lluvias atípicas y abundantes de enero incrementaron la humedad relativa notablemente, a partir de lo cual, se verificó una baja gradual hasta junio.

Se encontraron diferencias significativas en la mayoría de las variables edáficas entre las cuencas, sin embargo, algunas variables como los contenidos de arena, de limo, de arcilla, humedad relativa, la concentración de iones calcio (Ca^{++}), sodio (Na^+) y la producción de hojarasca resultaron estadísticamente iguales (Cuadro 2). Por otro lado, los ANDEVAs practicados a las diferentes variables edáficas en cada cuenca respecto a su fluctuación temporal mostraron discrepancias interesantes. Sólo tres variables edáficas presentaron variación significativamente diferente en el suelo de la cuenca 4, mientras que la mayoría (11) de estas presentaron diferencias significativas en el suelo de la cuenca 1 (Cuadro 3).

No hubo diferencias significativas en la fluctuación de cinco variables edáficas en el suelo de ambas cuencas. Todas las interacciones cuenca x mes para los diferentes factores edáficos resultaron no significativas, excepto, la del ion magnesio (Mg^{++}) ($F=2.32$; $gl=9, 173$; $P<0.02$). Así las cuencas se comportaron diferentes respecto a la fluctuación de sus variables edáficas.

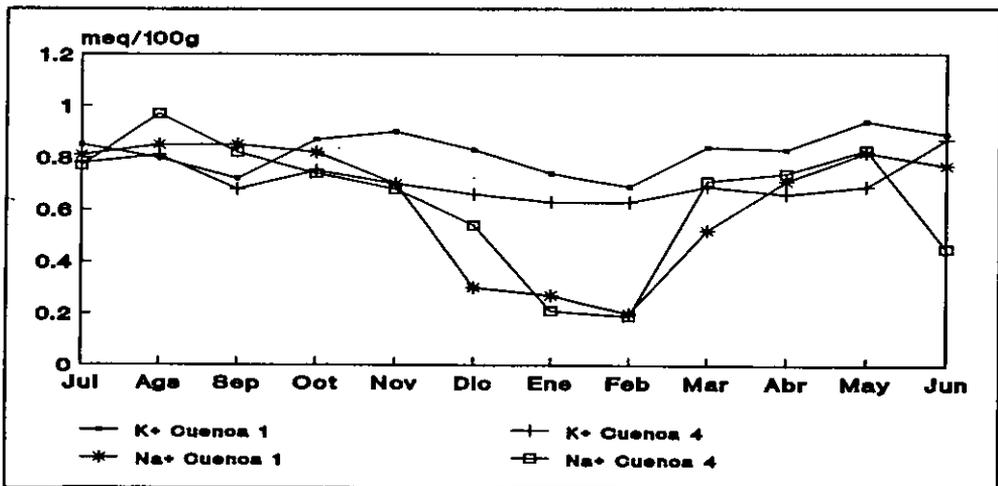


Figura 7. Variación de los promedios de los iones Na^+ y K^+ intercambiables en el suelo de las cuencas 1 y 4 de la EBCh, Jalisco.

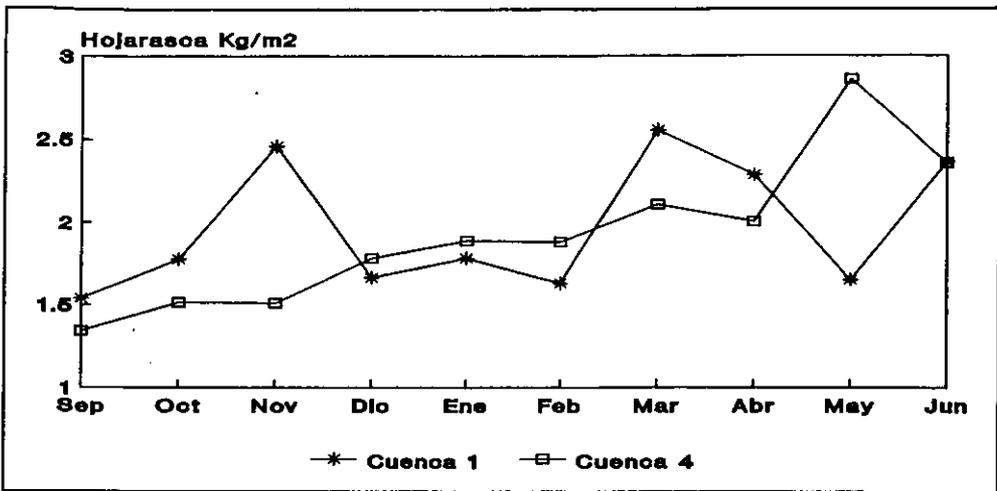


Figura 8. Variación temporal de la producción de hojarasca en las cuencas 1 y 4 de la EBCh, Jalisco.

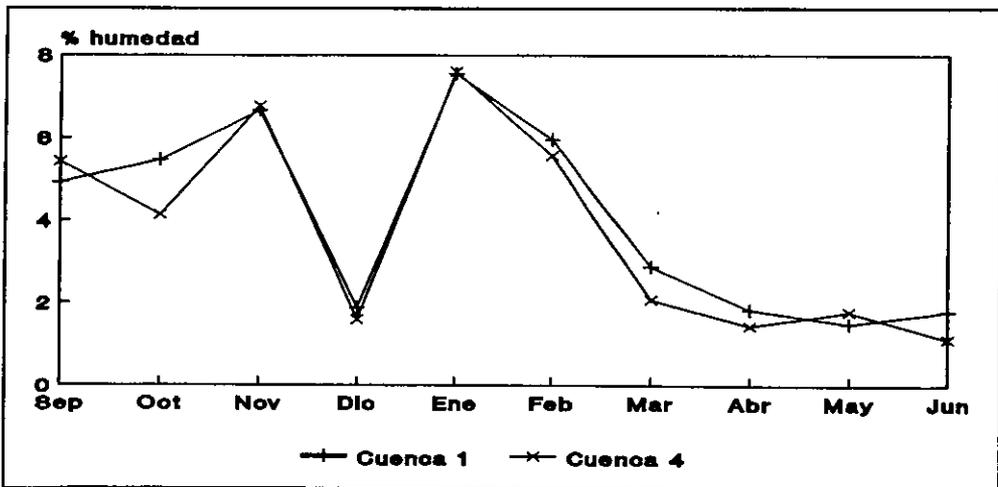


Figura 9. Patrones de fluctuación de la humedad relativa en ambas cuencas de la EBCh, Jalisco.

Cuadro 2. Intervalos de confianza al 95% y análisis de varianza de una vía para los diferentes rasgos edáficos de las cuencas 1 y 4 de la EBCh, Jalisco.

Factor	Cuenca 1	Cuenca 4	F	P
Fración gruesa >2mm	123.7 ± 15.8	95.4 ± 15.6	6.26	<0.02
Fración fina <2mm	209.8 ± 12.0	242.0 ± 11.9	13.8	<<0.001
D.A. g/cm ³	1.1 ± 0.02	1.2 ± 0.02	14.6	<<0.001
D.R. g/cm ³	2.4 ± 0.01	2.5 ± 0.01	20.8	<<0.001
Ph H ₂ O 1:2.5	6.3 ± 0.12	6.6 ± 0.12	8.4	<0.005
% porosidad	53.2 ± 0.47	52.4 ± 0.46	6.6	<0.02
% arena	75.1 ± 0.56	74.9 ± 0.55	0.05	n.s.
% limo	17.1 ± 0.50	18.2 ± 0.50	1.2	n.s.
% arcilla	7.1 ± 0.87	7.7 ± 0.86	0.8	n.s.
% materia orgánica	6.6 ± 0.41	5.4 ± 0.41	18.0	<0.001
% carbono	3.9 ± 0.24	3.1 ± 0.23	21.0	<0.0001
% humedad	4.1 ± 0.5	3.75 ± 0.5	0.52	n.s.
CICT meq/100g	18.7 ± 1.25	16.6 ± 1.47	5.5	<0.02
Ca ⁺⁺ meq/100g	11.1 ± 0.95	10.2 ± 0.93	1.4	n.s.
Mg ⁺⁺ meq/100g	2.4 ± 0.18	1.9 ± 0.17	17.1	<0.0001
Na ⁺ meq/100g	0.6 ± 0.31	0.84 ± 0.31	0.92	n.s.
K ⁺ meq/100g	0.8 ± 0.03	0.7 ± 0.03	20.51	<0.0001
Hojarasca g/95cm ²	18.7 ± 2.10	18.3 ± 1.70	0.28	n.s.

Cuadro 3. ANDEVA para las variables edáficas medidas en relación con el tiempo en las cuencas 1 y 4 de la EBCh, Jalisco. (gl= 9, 183 para todos los casos).

Factor	Cuenca 1		Cuenca 4	
	F	P	F	P
Fracción gruesa >2mm	1.33	n.s.	0.95	n.s.
Fracción fina <2mm	1.32	n.s.	3.43	<<0.05
D.A. g/cm ³	2.46	<0.02	1.16	n.s.
D.R. g/cm ³	2.11	<0.04	0.94	n.s.
Ph H ² O 1:2.5	1.18	n.s.	0.53	n.s.
% porosidad	2.70	<<0.01	1.10	n.s.
% arena	2.58	n.s.	1.56	n.s.
% limo	0.97	n.s.	1.84	n.s.
% arcilla	8.05	<<0.001	2.67	<0.01
% materia orgánica	3.03	<<0.01	1.30	n.s.
% carbono	3.01	<<0.01	1.38	n.s.
% humedad	30.05	<<0.001	54.01	<<0.001
CICT meq/100g	2.36	<0.02	1.69	n.s.
Ca ⁺⁺ meq/100g	2.43	<0.02	0.75	n.s.
Mg ⁺⁺ meq/100g	3.60	<0.001	1.57	n.s.
Na ⁺ meq/100g	28.01	<<0.001	1.03	n.s.
K ⁺ meq/100g	1.53	n.s.	0.75	n.s.
Hojarasca g/95cm ²	1.27	n.s.	2.53	<0.01

6.2 ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE LOS COLLEMBOLA

6.2.1 Riqueza y composición. En el muestreo se registraron 54 especies, de ellas, al menos diez resultaron nuevas: *Acherontides bullocki* (Palacios-Vargas y Gómez-Anaya, 1996), *Odontella* (*Superodontella*) gr. *gladiolifer*, *Xenyllodes* sp. nov., *Friesea nauimetzli* (Palacios-Vargas y Vidal-Acosta, 1994), *Micramurida* sp. nov., *Paleonura pescadorius* (Palacios-Vargas y Gómez-Anaya, 1995), *Paranura* sp. nov., *Isotomodes alexius* (Palacios-Vargas y Kovac, 1995), *Pseudosinella* sp. nov. y *Deuterostminthurus maassius*, las cinco con nombre específico fueron descritas recientemente. De algunos géneros como *Pseudachorutes*, *Pseudosinella* y otros, principalmente del Suborden Symphypleona, aún no han podido ser asignados a ninguna especie conocida y es posible que varios de ellos representen nuevos taxa. Esto indica que cuando menos entre un 15 y un 20 % de las especies colectadas en este estudio resultaron nuevas para la ciencia. En total se encontraron 22 registros nuevos para el Estado de Jalisco y 15 representan nuevas citas para el país (Cuadro 5). De las 54 especies registradas en este trabajo, 44 pertenecen al suborden Arthropleona, reunidas en 32 géneros y 9 familias; las restantes 10 especies correspondieron al Suborden Symphypleona agrupadas en 10 géneros y 6 familias. De las 54 especies, 21 (37.73%) se encontraron exclusivamente en suelo, 4 (7.55%) solamente en hojarasca y 29 (54.72%) fueron encontradas en ambos biotopos (Cuadro 4).

6.2.2 Abundancia y densidad. Durante los muestreos realizados en hojarasca y suelo en la EBCh entre julio de 1991 y junio de 1992, se colectaron un total de 24 253 colémbolos. En el biotopo hojarasca se colectaron un total de 10 923 individuos. Ambas comunidades de hojarasca presentaron abundancias totales y porcentuales muy similares de colémbolos; 5 493 (50.29%) individuos para la hojarasca de la cuenca 1, y 5 430 (49.71%) para la hojarasca de la cuenca 4. En el suelo se obtuvieron un total de 13 330 individuos, de los cuales 6 919 (51.9%) fueron del suelo de la cuenca 1, y 6 511 (48.8%) del suelo de la cuenca 4. La densidad media anual de colémbolos en la hojarasca de la cuenca 1 fue de 4 842 m⁻² y, para la hojarasca de la cuenca 4 resultó de 4 737 m⁻². En el suelo de la cuenca 1 la densidad fue de

6 105 m⁻² y en el suelo de la cuenca 4 fue 5 579 m⁻². Las medidas anteriores mostraron que ambas cuencas son extremadamente similares en abundancia y densidad para biotopos iguales. En general, en el biotopo hojarasca se encontraron 13 familias (Cuadros I y II del Apéndice); en la hojarasca de la cuenca 1 se registraron 12 familias, de las cuales, las más importantes por su abundancia fueron: Isotomidae (25%), Sminthuridae (22%) y Entomobryidae (21%), estas familias constituyeron el 68% de la abundancia total; mientras que en la hojarasca de la cuenca 4 se registraron las 13 familias (Paronellidae fue la excepción en la cuenca 1), y de manera similar las familias dominantes fueron Isotomidae (35%), Sminthuridae (28%) y Entomobryidae (17%) que conformaron el 80%. En las dos comunidades de suelo se registraron 13 familias de colémbolos (Cuadros III y IV del Apéndice). De manera similar a la hojarasca de la cuenca 1, los Paronellidae fueron la excepción en el suelo de esta cuenca 1 también, en esta comunidad las familias dominantes fueron: Entomobryidae (36%), Isotomidae (23%) e Hypogastruridae (15%) que juntas constituyeron el 74% de la abundancia total. En el suelo de la cuenca 4 estas mismas familias fueron las dominantes con abundancias porcentuales de 36%, 33% y 9% respectivamente, que en conjunto constituyeron el 78% de la abundancia total de esta comunidad. No se encontraron diferencias significativas de la abundancia entre las cuencas, entre los biotopos, interacción cuenca x biotopo, interacción cuenca x mes ni en la interacción cuenca x mes x biotopo, pero si las hubo entre en los diferentes meses de colecta y en la interacción biotopo x mes: (cuenca: $F=0.17$; $gl=1$, 432; $P>0.60$; biotopos: $F=3.01$; $gl=1$, 432; $P>0.08$; mes: $F=27.44$; $gl=11$, 432; $P<<0.001$; interacción biotopo x mes: ($F=6.51$; $gl=11$, 432; $P<<0.001$ (Cuadro 5). En cuanto a la densidad de las familias de colémbolos, no hubo diferencias significativas entre las cuencas ni entre los biotopos, pero si las hubo entre las familias y entre los meses de colecta: cuencas, $F=0.04$, $gl=1$, 622; $P>0.80$; biotopos, $P=0.68$; $gl=1$, 622; $P>0.40$; familias: $F=13.50$; $gl=11$, 612; $P<<0.0001$; meses: $F=6.85$; $gl=11$, 612; $P<<0.001$). La mayoría de las interacciones resultaron no significativas: cuenca x biotopo: $F=0.023$; $gl=1$, 620; $P>0.80$; cuenca x mes: $F=0.45$; $gl=11$, 600; $P>0.90$; cuenca x familia: $P=0.33$; $gl=12$, 598; $P>0.90$. Se encontró que la densidad de las diferentes familias tiene una distribución significativamente diferente entre biotopos y entre los meses de colecta. Al analizar el comportamiento de la abundancia de cada familia dentro de cada cuenca, en relación a los

biotopos, meses de colecta e interacción biotopo x mes se encontró que la abundancia de los Hypogastruridae y Anurididae presentaron diferencias significativas entre los biotopos de la cuenca 1 pero no entre los biotopos de la cuenca 4, la abundancia del resto de las familias se comportó igual entre los biotopos. La fluctuación de la abundancia de los Anurididae en la cuenca 1 presentó

diferencias significativas, mientras que lo mismo ocurrió con la de los Dycirtomidae en la cuenca 4 (Cuadro 6). No se encontraron diferencias significativas de la abundancia de cada familia entre las dos cuencas, solo la densidad de los Hypogastruridae fue marginalmente significativa ($F=3.74$; $gl=1, 478$; $P= 0.054$).

Cuadro 4. Lista sistemática y distribución de las especies en los biotopos en la EBCh, Jalisco, México.

		suelo	hojarasca
Clase Collembola			
Orden Arthropleona			
Suborden Poduromorpha			
Superfamilia Hypogastruroidea			
Familia Hypogastruridae			
1	*	<i>Acherontides potosinus</i> Bonet, 1946	x
2	&	<i>Acherontides bullocki</i> Palacios-Vargas & Gómez-A. 1996	x
3		<i>Ceratophysella</i> cf. <i>denticulata</i> (Bagnall, 1941)	x
4	*	<i>C. gibbosa</i> (Bagnall, 1940)	x
5	@	<i>Hypogastrura</i> ca. <i>oregonensis</i> Yosii, 1960	x
6		<i>Tafallia insularis</i> Bonet, 1947	x x
7	@	<i>Willemia</i> cf. <i>buddenbrocki</i> Hüther, 1959	x x
8	*	<i>W. persimilis</i> Bonet, 1945	x
9		<i>Xenylla humicola</i> (Fabricius, 1780)	x x
Familia Onychiuridae			
10	@	<i>Onychiurus</i> ca. <i>opus</i> Christiansen & Bellinger, 1980	x x
11	@	<i>Tullbergia</i> ca. <i>duops</i> Christiansen & Bellinger, 1980	x x
Superfamilia Neanuroidea			
Familia Anurididae			
12	*	<i>Arlesia</i> ca. <i>albipes</i> (Folsom, 1927)	x x
13	@	<i>Neotropiella</i> ca. <i>vanderdrifti</i> Massoud, 1963	x
14	*	<i>Neotropiella quinqueoculata</i> (Denis, 1931)	x
15	*	<i>Pseudachorutes</i> ca. <i>subcrassoides</i> Mills, 1934	x x
16	@	<i>Pseudachorutes</i> sp. 2	x
17	@	<i>Pseudachorutes</i> sp. 3	x
Familia Neanuridae			
18	*	<i>Aethiopella</i> sp.	x
19	&	<i>Friesea nauimetzli</i> Palacios-V. & Vidal-Acosta, 1994	x x
20	&	<i>Micranurida</i> sp. nov.	x
21	&	<i>Paleonura pescadorius</i> Palacios-V. & Gómez-Anaya, 1995	x x
22	&	<i>Paranura</i> sp. nov.	x
Familia Brachystomellidae			
23		<i>Brachystomella</i> gr. <i>parvula</i> (Schaeffer, 1886)	x x
24		<i>Rapoportella sigwalti</i> Palacios-Vargas & Najt, 1987	x x
Familia Odontellidae			
25	*	<i>Odontella</i> (<i>Superodontella</i>) <i>cornifer</i> Mills, 1934	x
26	&	<i>Odontella</i> (<i>S.</i>) gr. <i>gladiolifer</i>	x
27	*	<i>Pseudostachia xicoana</i> Palacios-Vargas & Najt, 1985	x x
28	&	<i>Xenyllodes</i> sp. nov.	x x
Suborden Entomobryomorpha			
Superfamilia Entomobryoidea			
Familia Paronellidae			
29	@	<i>Salina banksi</i> MacGillivray, 1894	x

Cuadro 4. Lista sistemática y distribución de las especies en los biotopos en la EBCh, Jalisco, México. (continúa)

			suelo	hojarasca
	Familia Entomobryidae			
30	*	<i>E. (Drepanura) ca. californica</i> Schött, 1891	x	x
31	*	<i>Lepidocyrtus gr. lanuginosus</i> (Gmelin, 1790)	x	x
32	@	<i>Pseudosinella ca. alba</i> (Packard, 1873)	x	
33	@	<i>P. ca. espana</i> Christiansen, 1960	x	
34	*	<i>P. octopunctata</i> Börner, 1901	x	x
35	&	<i>Pseudosinella</i> sp. nov.	x	x
36	@	<i>Seira dubia</i> Christiansen & Bellinger, 1980	x	x
37	@	<i>S. knowltoni</i> (Wray, 1953)	x	x
38		<i>S. bipunctata</i> (Packard, 1873)	x	x
	Familia Isotomidae			
39	*	<i>Ballistura cf. laticauda</i> Folsom, 1937		x
40	*	<i>Cryptopygus thermophilus</i> (Axelson, 1900)	x	x
41	*	<i>Folsomides americanus</i> Denis, 1931	x	x
42	*	<i>Isotomiella minor</i> (Schäffler, 1896)	x	
43	&	<i>Isotomodes alexius</i> Palacios-Vargas & Kovac, 1996	x	
44	*	<i>Isotomurus palustris</i> Müller, 1776	x	x
	Orden Symphypleona			
	Suborden Neelipleona			
	Superfamilia Neeloidea			
	Familia Neelidae			
45	*	<i>Megalothorax minimus</i> Willem, 1900	x	x
	Suborden Eusymphypleona			
	Superfamilia Sminthuroidea			
	Familia Dicyrtomidae			
46	*	<i>Dicyrtoma</i> sp.	x	
47	@	<i>Dicyrtomina</i> sp.	x	x
48	@	<i>Ptenothrix ca. texensis</i> (Packard, 1873)	x	x
	Familia Sminthuridae			
49	*	<i>Sphaeridia pumilis</i> (Krausbauer, 1898)	x	
	Familia Sminthuridae			
50	@	<i>Sphyrotheca ca. mucroserrata</i> Snider, 1978	x	x
51	*	<i>Neosminthurus ca. clavatus</i> (Banks, 1897)	x	x
	Familia Arrophalitidae			
52	*	<i>Collophora cf. quadrioculata</i> (Denis, 1933)	x	x
	Familia Bourletiellide			
53	*	<i>Bourletella</i> sp.		x
54	&	<i>Deuterosminthurus maassius</i> Palacios-V. & González, 1995		x

*= Nuevo registro para Jalisco, @= Nuevo registro para el País, &= Nuevo taxa para la ciencia.

Cuadro 5. Análisis multifactorial para las abundancias de Collembola encontrados en hojarasca y suelo de las cuencas hidrológicas 1 y 4 en Chamela, Jalisco, Mex.

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	P
EFFECTOS PRINCIPALES					
A: biotopo	12070.1	1	12070.1	3.01	0.08
B: mes	1208480.4	11	109861.9	27.44	0.00
C: cuenca	679.4	1	679.2	0.17	0.68
INTERACCIONES					
AB	286616.6	11	26056.1	6.51	0.00
AC	412.55	1	412.5	0.10	0.75
BC	80582.3	11	7325.7	1.83	0.05
ABC	76287.8	11	6935.2	1.73	0.06
RESIDUAL	1729784.7	432	4004.13		
TOTAL	33949113.6	479			

Cuadro 6. Comparación entre las cuencas respecto de la abundancia de las familias de Collembola biotopos, meses e interacción.

Familia	biotopos		meses		biotopo x mes	
	F (gl=1,216)	P	F (gl=11,216)	P	F (gl=11,216)	P
CUENCA 1						
Onychiuridae	2.09	n.s.	7.65	<<0.001	2.38	<<0.01
Hypogastruridae	4.34	<0.04	1.46	n.s.	1.06	n.s.
Brachystomellidae	5.80	<0.02	4.87	<<0.001	1.44	n.s.
Odontellidae	1.29	n.s.	1.2	n.s.	0.79	n.s.
Anurididae	12.9	<<0.001	3.94	<<0.001	3.34	<<0.001
Neanuridae	6.60	<0.01	4.53	<<0.001	2.48	<<0.01
Isotomidae	0.34	n.s.	15.39	<<0.001	9.93	<<0.001
Entomobryidae	40.68	<<0.001	10.86	<<0.001	2.32	<0.01
Neelidae	1.78	n.s.	3.76	<<0.001	1.79	n.s.
Dycirtomidae	0.40	n.s.	5.2	<<0.001	0.35	n.s.
Sminthuridae	2.76	n.s.	12.50	<<0.001	2.92	<0.01
Sminthuridae	2.76	n.s.	11.99	<<0.001	3.95	<0.001
CUENCA 4						
Onychiuridae	0.28	n.s.	03.06	<<0.000	0.12	n.s.
Hypogastruridae	1.54	n.s.	0.90	n.s.	1.26	n.s.
Brachystomellidae	4.39	<0.03	2.58	<0.004	2.43	<<0.000
Odontellidae	0.36	n.s.	1.8	n.s.	0.97	n.s.
Anurididae	3.83	n.s.	0.70	n.s.	0.93	n.s.
Neanuridae	13	<<0.001	8.46	<<0.001	3.55	<<0.001
Isotomidae	0.17	n.s.	16.04	<<0.001	3.69	<<0.001
Entomobryidae	41.31	<<0.001	11.46	<<0.001	2.21	<<0.008
Neelidae	1.75	n.s.	5.77	<<0.001	2.29	<0.01
Dycirtomidae	0.08	n.s.	1.28	n.s.	0.75	n.s.
Sminthuridae	2.31	n.s.	11.72	<<0.001	1.48	n.s.
Sminthuridae	2.84	n.s.	6.48	<<0.001	2.49	<0.006

6.2.3 Fluctuación temporal de la densidad de los Collembola. El patrón de fluctuación de la densidad fue similar en ambos biotopos a través del año, aunque fue más parecido entre las dos comunidades de suelo (Fig. 10). Los picos de mayor y menor abundancia se presentaron como sigue: (hojarasca cuenca 1: diciembre 27 m^{-2} y enero $1\ 621 \text{ m}^{-2}$; hojarasca cuenca 4: diciembre 10 m^{-2} y enero $2\ 853 \text{ m}^{-2}$; suelo cuenca 1: diciembre 103 m^{-2} y enero $1\ 126 \text{ m}^{-2}$; suelo cuenca 4: diciembre 37 m^{-2} y enero $1\ 045 \text{ m}^{-2}$). Se observó en el suelo mayor densidad de colémbolos tanto en lluvias como en secas. Las lluvias atípicas de enero produjeron aumentos notables de la densidad de colémbolos en la hojarasca. La densidad de colémbolos en las comunidades de hojarasca presentaron mayor variación que las de suelo. El descenso de la densidad en el suelo de enero-abril resultó más gradual que en la hojarasca. El incremento de la densidad de colémbolos en la hojarasca de la cuenca 1 coincide con el aumento en la disponibilidad de este biotopo (Fig. 8) y con el incremento también de la humedad relativa del suelo (Fig. 9) produciendo un medio adecuado para un mejor establecimiento de las poblaciones. En diciembre se registró un descenso drástico de la densidad, por un lado producida por una moderada disponibilidad del biotopo (Fig. 8) pero principalmente producida por un gran descenso de la humedad relativa del suelo (Fig. 9). La correlación múltiple de la hojarasca y la humedad explicaron mejor la variación de la densidad de los colémbolos que cada una de estas variables por separado ($r= 0.55$, $N= 190$, $P< 0.05$).

Al analizar el patrón temporal de cambio de la densidad de los Collembola pertenecientes a las familias más constantes y abundantes a través del ciclo anual se encontró lo siguiente: la densidad de los Onychiuridae osciló siempre por abajo de los 500 m^{-2} , excepto en enero donde alcanzó densidades hasta de 1500 m^{-2} (Fig. 11). Se apreciaron las menores densidades en las cuatro comunidades a partir de marzo de 1992. Los Hypogastruridae presentaron patrones erráticos de fluctuación temporal de la densidad en las cuatro comunidades (Fig. 12). Sin embargo, se apreciaron los valores máximos de densidad en el suelo en febrero, marzo y junio. La densidad de hipogastrúridos en la comunidad hojarasca de la cuenca 1 presentó sus valores máximos en noviembre y febrero. El patrón temporal de la densidad de la familia Isotomidae se apegó bien al de la humedad relativa del suelo. La oscilación de la densidad estuvo generalmente por abajo de los $6\ 000 \text{ m}^{-2}$, se observaron las mayores densidades en el mes de

enero en la hojarasca de la cuenca 4 (Fig. 13). A partir de marzo de 1992 la densidad decreció drásticamente en las cuatro comunidades. Los valores máximos de densidad se observaron en noviembre y enero, mientras que los de menor estuvieron a partir de marzo y hasta junio. El patrón temporal de la densidad de la familia Entomobryidae (Fig. 14), a diferencia de la mayoría de las familias, no presentó incremento en enero donde, por el contrario, la densidad fue una de las más bajas en todas las comunidades. En agosto se dio un contraste de densidades entre suelo y hojarasca. En octubre se observaron las mayores densidades para la hojarasca, mientras que en este mismo mes y en febrero se dieron los máximos valores para el suelo. El incremento en la densidad de la mayoría de las familias de Collembola es una respuesta casi inmediata al incremento en la humedad relativa del suelo. En la figura 9 se aprecia que los meses con mayor humedad relativa fueron noviembre y enero, así como el mes mas seco fue diciembre y esto coincide con las mayores y menores densidades, sin embargo, la densidad de los Entomobryidae parece tener una respuesta mas bien estacional dándose las mayores densidades en los meses de lluvia (julio–octubre), y existe también un efecto no inmediato de la humedad relativa sobre la densidad de esta familia que se aprecia en el mes de febrero que precedió al mes con mayor humedad relativa. La fluctuación de la densidad de la familia Brachystomellidae (Fig. 15) osciló por abajo de 200 m^{-2} , observándose incrementos mayores en septiembre y febrero en el suelo de la cuenca 4, y en enero en la cuenca 1.

La densidad de la familia Neelidae (Fig. 16) osciló por abajo de 400 m^{-2} , teniendo lugar los mayores incrementos en noviembre en la hojarasca de la cuenca 1, y en enero en la hojarasca de la cuenca 4.

El patrón temporal de la densidad de la familia Sminthuridae (Fig. 17), osciló por abajo de $4\ 000 \text{ m}^{-2}$, observándose incrementos notables de la densidad en noviembre en la hojarasca de la cuenca 1, y en enero en la hojarasca de la cuenca 4. Respecto a la densidad de la familia Sminthurididae (Fig. 18) ésta sólo existió en noviembre y principalmente en enero (mes más húmedo), el resto de los meses fue nula.

La dominancia de las familias mostró que son los Isotomidae y los Entomobryidae quienes dominan en las cuatro comunidades (Figs. 19 a 22). En diciembre no hubo dominancia de ninguna familia. Los Hypogastruridae y los Entomobryidae dominan en el suelo durante la

época de secas. En la hojarasca, de marzo a junio, no se apreció dominancia de ninguna familia. En el suelo los Isotomidae y Entomobryidae dominaron durante las lluvias; en enero (lluvias atípicas abundantes) los Isotomidae incrementaron su densidad pero sólo parece una respuesta puntual a las lluvias ya que a partir de febrero su abundancia fue prácticamente nula (también en el suelo), a partir de lo cual los Entomobryidae continuaron la dominancia junto con los Hypogastruridae. Esta última familia tuvo su mayor dominancia en el suelo durante la época de secas. Algunas familias parecen reaccionar bien al incremento de la humedad relativa, sin embargo, otras parecen más bien estacionales. Los Sminthurididae (formas bien relacionadas con los ambientes acuáticos) incrementaron su abundancia casi exclusivamente en noviembre y enero.

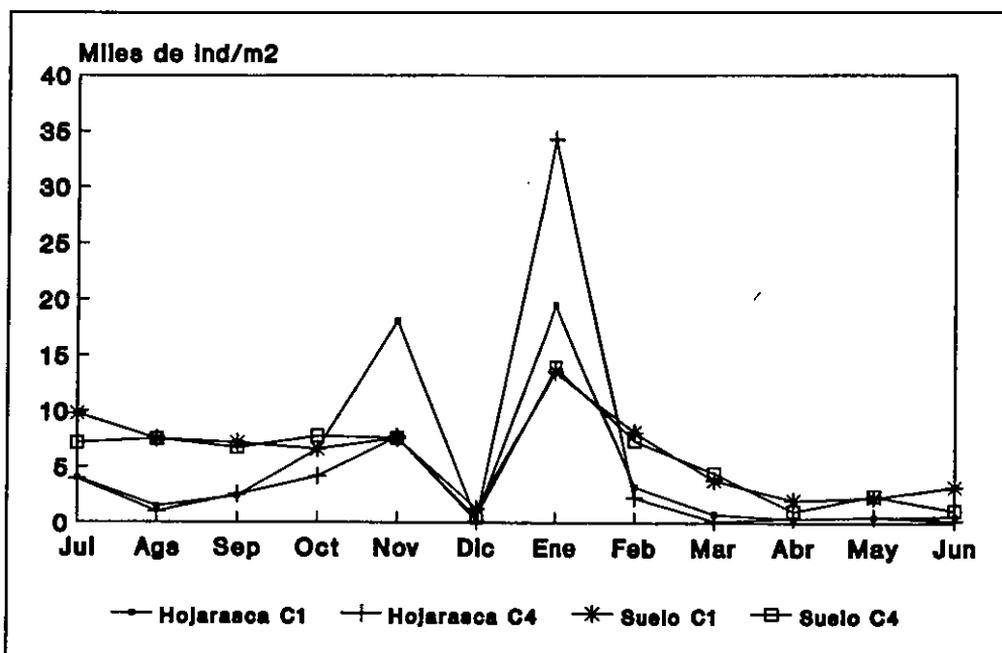


Figura 10. Variación temporal de la densidad de los Collembola en las cuatro comunidades de la EBCh, Jalisco.

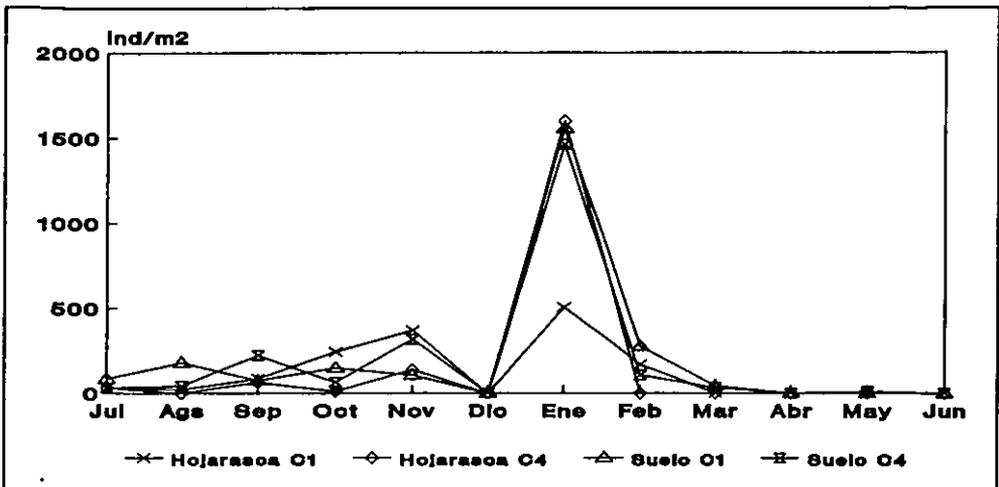


Figura 11. Variación temporal de la densidad de los Onychiuridae en las cuatro comunidades de la EBCh, Jalisco.

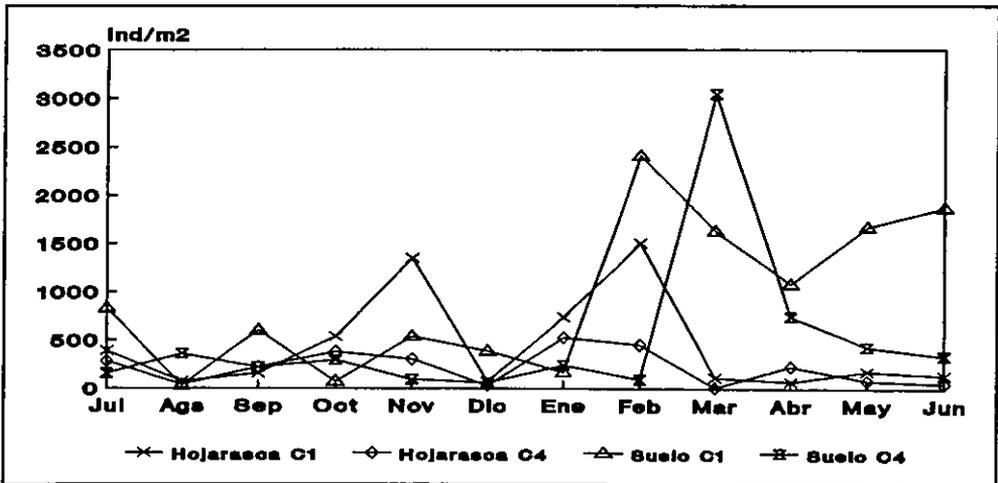


Figura 12. Variación temporal de la densidad de los Hypogastruridae en las cuatro comunidades de la EBCh, Jalisco.

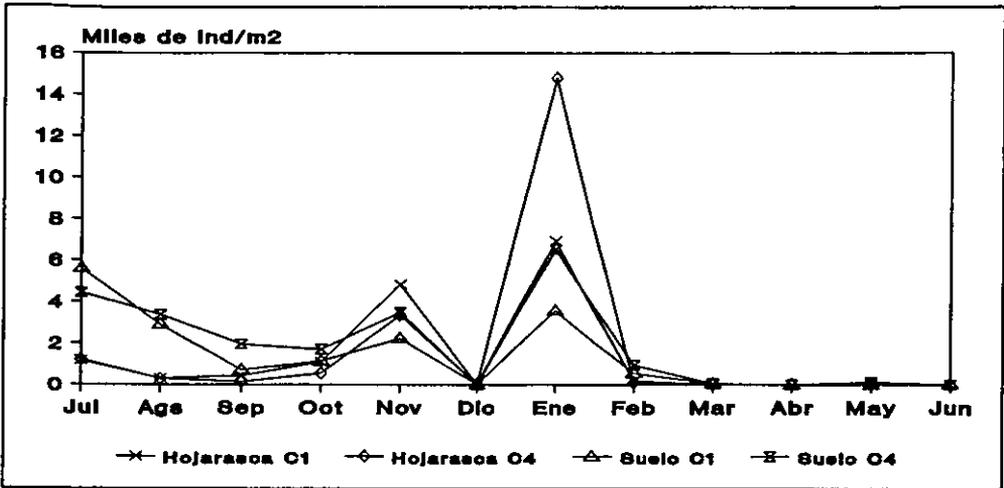


Figura 13. Variación de la densidad de los Isotomidae en las cuatro comunidades de la EBCh, Jalisco.

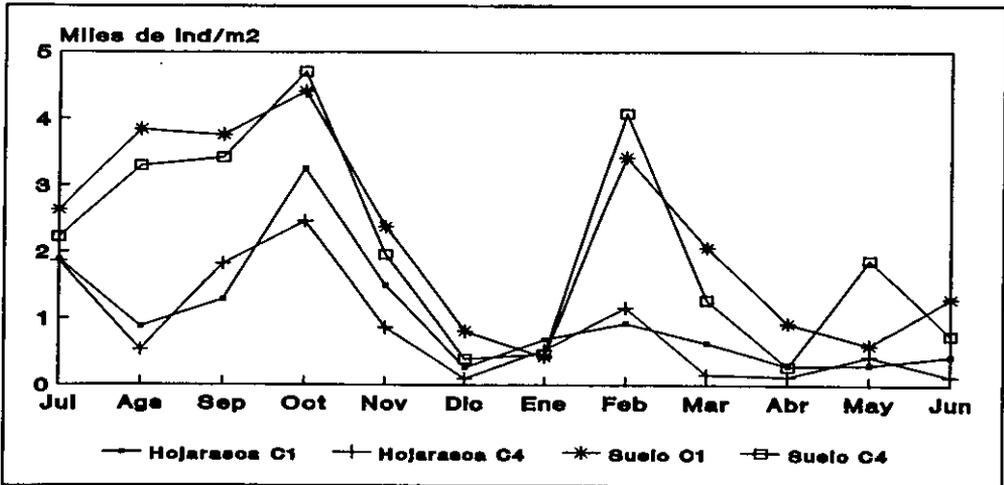


Figura 14. Variación de la densidad de los Eutomobryidae en las cuatro comunidades de la EBCh, Jalisco.

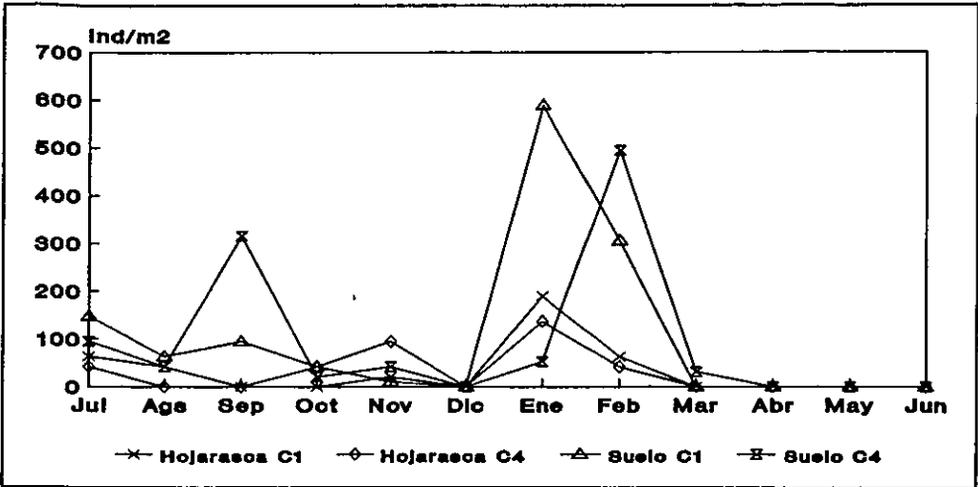


Figura 15. Patrón temporal de la densidad de los Brachystomellidae en las cuatro comunidades de la EBCh, Jalisco.

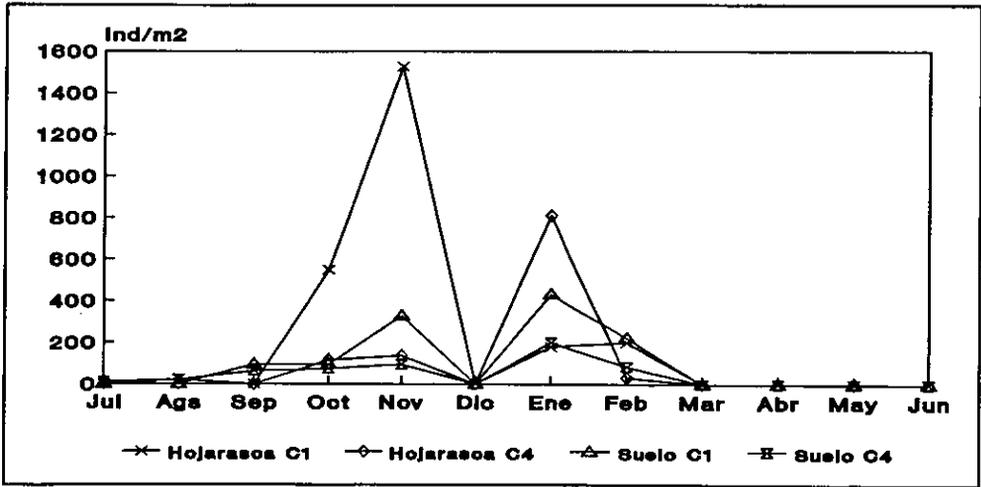


Figura 16. Variación temporal de la densidad de los Neelidae en las cuatro comunidades de la EBCh, Jalisco.

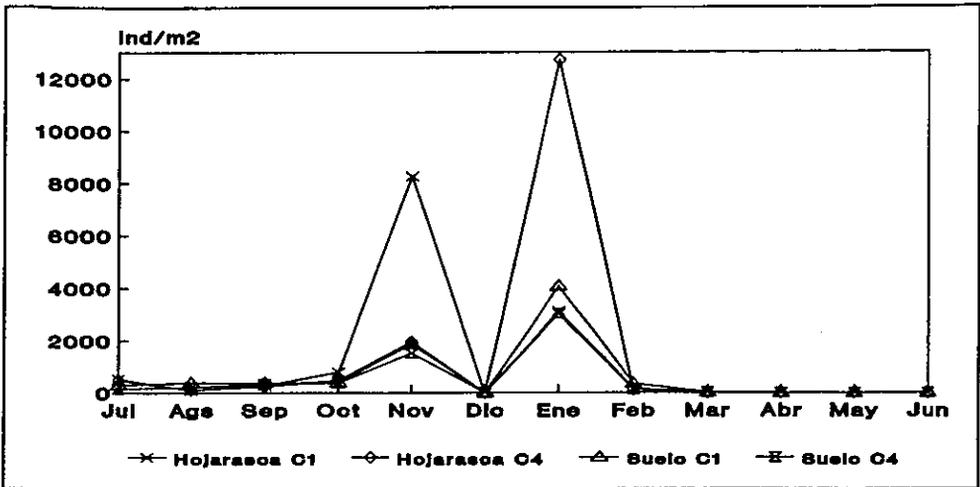


Figura 17. Variación temporal de la densidad de la familia Sminthuridae en las cuatro comunidades de la EBCh, Jalisco.

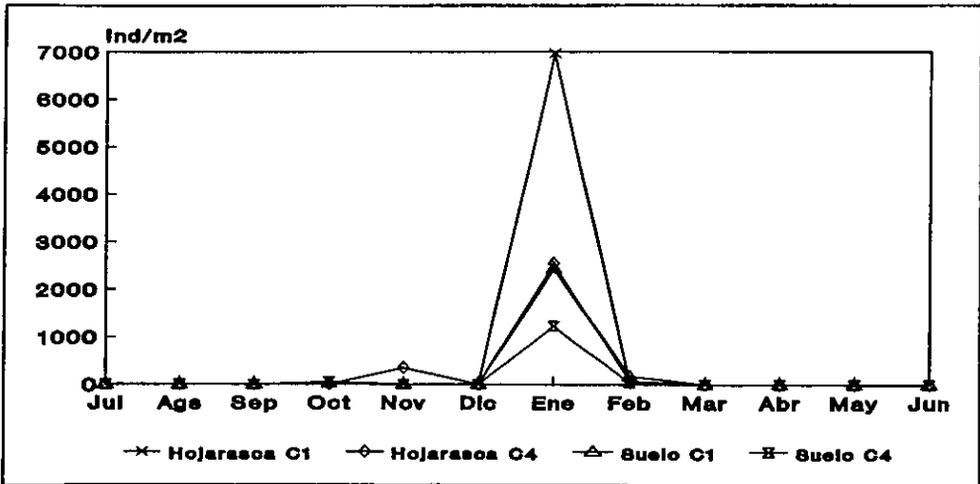


Figura 18. Variación de la densidad de la familia Sminthuridae en las cuatro comunidades de la EBCh, Jalisco.

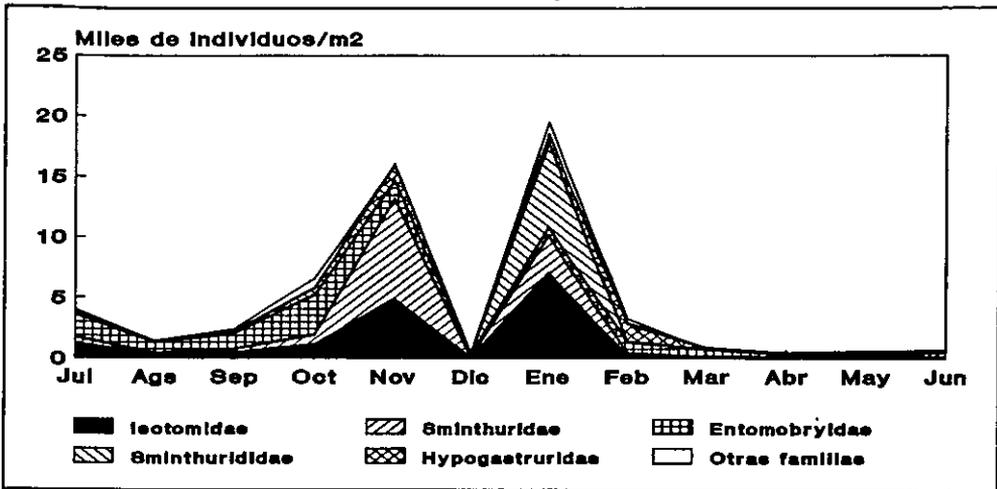


Figura 19. Variación temporal de la densidad de las familias dominantes de Collembola de la comunidad hojarasca cuencial.

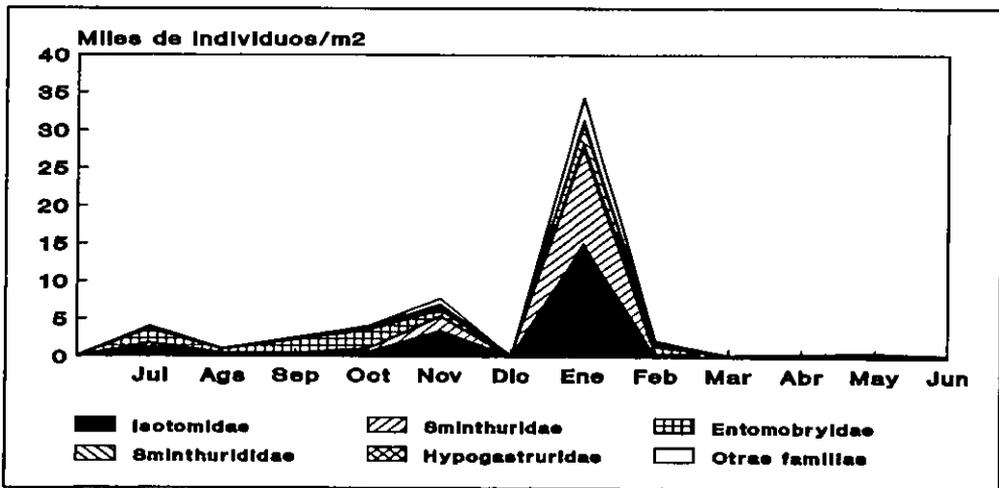


Figura 20. Variación temporal de la densidad de las familias dominantes de Collembola de la comunidad hojarasca cuencia 4.

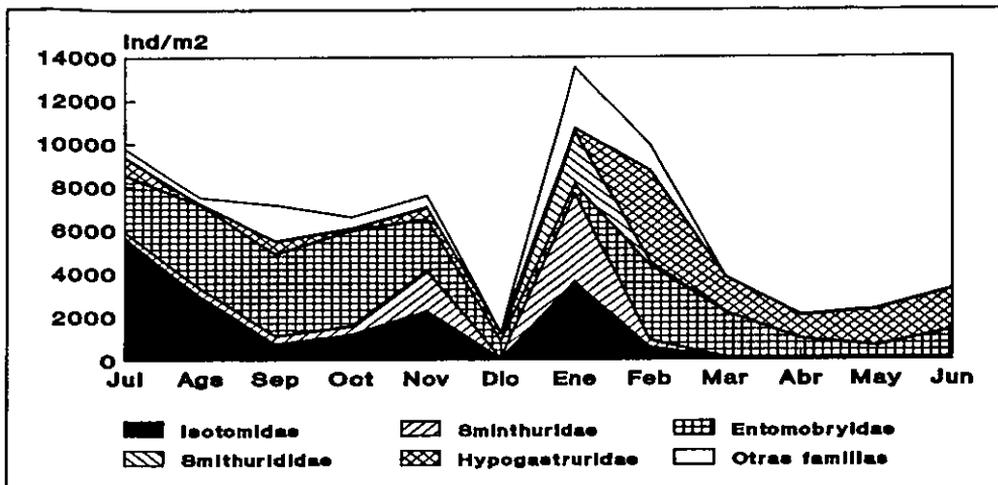


Figura 21. Variación temporal de la densidad de las familias más abundantes de Collembola de la comunidad suelo de la cuenca 1.

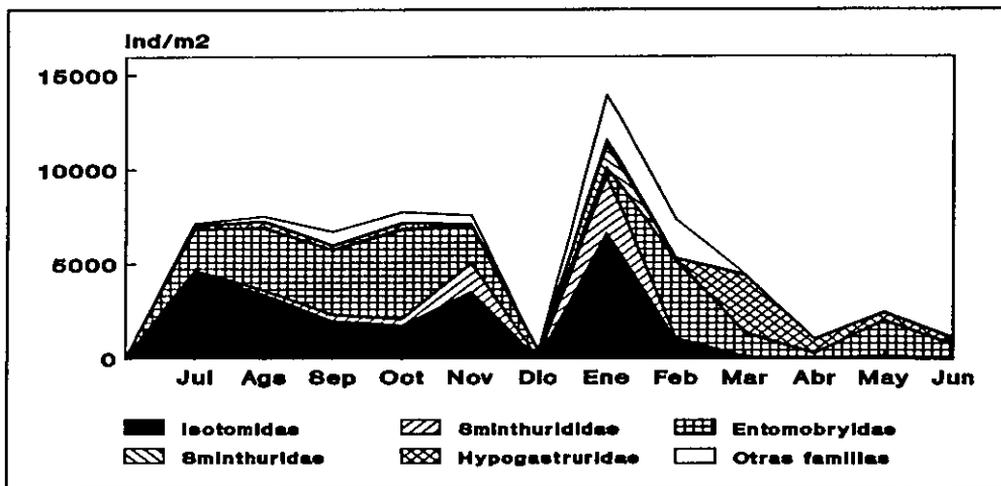


Figura 22. Variación temporal de la densidad de las familias más abundantes de Collembola de la comunidad suelo de la cuenca 4.

6.2.4 Efecto de los factores edáficos sobre la densidad de los Collembola. Los análisis de regresión mostraron que la densidad de la mayoría de las familias está positiva y significativamente correlacionado con la humedad relativa del suelo (Cuadro 7). el grado de correlación difirió entre las familias demostrando que la dependencia de cada familia respecto a la humedad relativa es diferente, p. ej., la correlación entre densidad de la familia Isotomidae y la humedad relativa tuvo una $r=0.66$, $N= 195$, $P<0.05$, mientras que la densidad de las familias Brachystomellidae y Entomobryidae tuvieron una $r=0.26$, $N= 195$, $P<0.05$, lo cual muestra que el grado de dependencia de los Isotomidae respecto a la humedad relativa es mayor que para las otras familias por este factor. El cuadrado de r es el coeficiente de determinación e indica la cantidad de variación de la densidad que está siendo explicado por la(s) variable(s) independiente(s). La humedad relativa no tuvo efectos significativos sobre la densidad de la familia Hypogastruridae. Otras variables que tuvieron correlación significativa (positiva o negativa) con la densidad de la mayoría de las familias fueron: materia orgánica, CICT, % de carbono, concentración del ion calcio (Ca^{++}). Las familias cuya densidad resultó afectada por un mayor número de variables edáficas (entre paréntesis) fueron: Entomobryidae (9), Isotomidae (8), Sminthuridae (7), mientras que la densidad de los Odontellidae sólo resultó afectada por la humedad relativa y la de los hypogastrúridos por ninguna. Algunas variables edáficas tuvieron efecto antagónico sobre la densidad de diferentes familias, p. ej., la porosidad, materia orgánica, CICT, % carbono y concentración del ion calcio sobre Isotomidae y Entomobryidae, o el efecto de la porosidad sobre la densidad de Isotomidae y de Sminthuridae (ver Cuadro 7).

La densidad de los Collembola se correlacionó con la humedad relativa y la densidad real (DR) (ver Cuadro 7). Por regresión múltiple se encontró el modelo:

$$\text{Densidad de Collembola} = 13.47(\% \text{humedad}) + 6.22(\text{DR}) - 16.89$$

este modelo sólo explicó el 32.9% ($P<0.05$) de la variación de la densidad.

La densidad de los Brachystomellidae sólo se correlacionó con la humedad relativa. El modelo planteado con base en esta variable fue:

$$\text{Densidad de Brachystomellidae} = 0.35(\% \text{humedad}) - 0.44$$

el modelo sólo explicó el 7% ($P<<0.001$) de la variación de la densidad.

La densidad de los Onychiuridae se correlacionó con la humedad relativa, la densidad

aparente (DA), la porosidad, la materia orgánica, el CICT y la cantidad de carbono. La regresión múltiple planteó el siguiente modelo:

$$\text{Densidad de Onychiuridae} = 1.14(\% \text{humedad}) + 15.65(\text{DA}) - 20.58$$

este modelo sólo explicó el 21.4% ($P < 0.05$) de la variación de la densidad.

La densidad de los Entomobryidae se correlacionó con la humedad relativa, el Mg^{++} , la y la densidad aparente. Se planteó el siguiente modelo por regresión múltiple que explicó un 15.5% ($P < 0.05$) de la variación de la densidad.

$$\text{Densidad de Entomobryidae} = 2.09(\% \text{humedad}) + 2.93(\text{Mg}^{++}) - 85.42(\text{DA}) - 1.72(\% \text{ mat. orgánica}) + 114.5$$

El mejor modelo planteado por regresión múltiple para la densidad de los Isotomiidae y que explicó el 36.6% ($P < 0.05$) de la variación en la densidad fue:

$$\text{Densidad de Isotomidae} = 5.15(\% \text{humedad}) + 4.2(\text{DR}) - 0.84(\text{CICT}) - 5.36$$

Por su parte, el mejor modelo de regresión múltiple para la densidad de los Anurididae y que tuvo un bajo porcentaje de explicatividad (6%, $P < 0.05$) fue:

$$\text{Densidad de Anurididae} = 0.029(\% \text{humedad}) + 0.047(\% \text{C}) - 0.18$$

Para la densidad de los Neelidae el mejor modelo fue:

$$\text{Densidad de Neelidae} = 0.38(\% \text{humedad}) + 0.74(\text{DR}) + 1.7(\text{K}) - 3.9$$

el modelo explicó el 40% ($P < 0.05$) de la variación de la densidad.

Finalmente, el modelo planteado para la densidad de los Sminthuridae fue:

$$\text{Densidad de Sminthuridae} = 3.23(\% \text{humedad}) - 0.61(\text{CICT}) + 3.87$$

este modelo sólo explicó el 23.4% ($P < 0.05$) de la variación de la densidad.

La precipitación media mensual se correlacionó con la densidad media mensual de colémbolos (hojarasca: $r = 0.84$, $N = 12$, $P < 0.05$; suelo: $r = 0.75$, $N = 12$, $P < 0.05$; densidad total: $r = 0.85$, $N = 12$, $P < 0.05$), sin embargo, no existió correlación significativa con la temperatura ambiental (hojarasca: $r = -0.38$, $N = 12$, $P > 0.05$; suelo: $r = 0.24$, $N = 12$, $P > 0.05$; densidad total: $r = -0.35$, $N = 12$, $P > 0.05$).

Cuadro 7. Coeficientes de correlación de Pearson (r) entre la densidad de las diferentes familias de Collembola de la EBCh, y los diferentes factores edáficos. N=196, * = $P < 0.05$

Factor edáfico/familia	Hypog	Entom	Isotom	Sminth	Neel	Odont	Anur
% humedad	-0.10	0.26*	0.66*	0.44*	0.39*	0.42*	0.26*
Fracción gruesa >2mm	0.10	0.02	-0.18*	-0.16*	-0.07	-0.09	0.06
Fracción fina <2mm	-0.02	-0.15*	0.02	0.05	-0.03	0.07	-0.12
DA g/cm ³	-0.10	-0.27*	0.13	0.18*	-0.03	0.04	-0.17*
DR g/cm ³	-0.10	0.006	0.27*	0.13	0.49*	0.003	-0.03
% porosidad	0.06	0.20*	-0.17*	-0.18*	-0.04	-0.03	0.08
pH 1:2.5	-0.09	0.13	-0.04	0.07	0.017	-0.05	0.09
% arena	0.05	-0.18	-0.04	-0.01	-0.04	0.02	-0.08
% limo	-0.02	0.03	0.07	0.03	0.08	0.003	0.009
% arcilla	-0.05	0.003	-0.04	-0.04	-0.02	-0.03	0.02
% materia orgánica	-0.02	0.15*	-0.17*	-0.16*	-0.09	-0.07	0.17*
CICT meq/100mg	-0.002	0.18*	-0.18*	-0.18*	-0.08	-0.10	0.18*
% carbono	0.10	0.15*	-0.17*	-0.16	-0.08	-0.07	0.18*
Ca++ meq/100mg	-0.01	0.18*	-0.16*	-0.17*	-0.09	-0.11	0.18*
Mg++ meq/100mg	0.01	0.22*	-0.14	-0.13	0.006	-0.09	0.11
Na+ meq/100mg	-0.02	-0.05	-0.06	-0.06	-0.05	-0.02	-0.04
K+ meq/100mg	0.05	0.004	-0.10	0.02	0.15*	-0.002	0.04

Cuadro 7. Coeficientes de correlación de Pearson (r) entre la densidad de las diferentes familias de Collembola de la EBCh, y los diferentes factores edáficos. N=196, gl=1,195, * = $P < 0.05$ (Continúa)

Factor edáfico/familia	Onych	Brach	Collembola
% humedad	0.42*	0.26*	0.56*
Fracción gruesa >2mm	-0.11	-0.13	-0.11
Fracción fina <2mm	0.02	0.02	-0.03
DA g/cm ³	0.21*	0.06	0.03
DR g/cm ³	-0.02	0.006	0.16*
% porosidad	-0.23*	0.10	-0.10
pH 1:2.5	0.07	0.10	0.008
% arena	-0.01	0.02	-0.05
% limo	0.06	0.006	0.06
% arcilla	-0.05	-0.04	-0.07
% materia orgánica	-0.017*	-0.07	-0.09
CICT meq/100mg	-0.16*	-0.09	-0.13
% carbono	-0.17*	-0.07	-0.08
Ca++ meq/100mg	-0.13	-0.06	-0.12
Mg++ meq/100mg	-0.08	-0.02	-0.16
Na+ meq/100mg	-0.07	-0.05	-0.09
K+ meq/100mg	-0.04	-0.11	-0.07

6.3 ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE LOS PODUROMORPHA

6.3.1 Riqueza y composición. La riqueza específica de los Poduromorpha de Chamela estuvo representada por 28 especies, de 21 géneros, incluidos en 6 familias (Cuadro 8). La familia Hypogastruridae tuvo el mayor número de especies (9); dos del género *Acherontides*, de las cuales, una resultó nueva para la ciencia (*A. bullocki*; Palacios-Vargas & Gómez-Anaya, 1996), la otra fue *A. potosinus*. Del género *Ceratophysella* se registraron dos especies: *C. cf. denticulata* y *C. gibbosa*. Del género *Willemia* se registraron *W. cf. buddenbrocki* y *W. persimilis*, *Hypogastrura ca. oregonensis*, así como *Tafallia insularis* y *Xenylla humicola*.

De la familia Odontellidae se encontraron dos especies del género *Odontella* (*Superodontella*): *O. (S.) cornifer* y *O. (S.) gr. gladiolifer*, se registraron también *Pseudostachia xicoana* y *Xenyllodes* sp. nov.

De la familia Brachystomellidae se registró *Rapoportella sigwalti*, *Brachystomella minimucronata* y *B. gr. parvula*.

De los Neanuridae las tres especies resultaron nuevos registros para la ciencia: *Paleonura pescadorius* (Palacios-Vargas & Gómez-Anaya, 1995), *Friesea nauimetzli* (Palacios-Vargas & Vidal-Acosta, 1994) y *Paranura* sp. nov.

La familia Anurididae resultó la más rica en especies y la mayoría de éstas resultaron nuevos registros: *Micranurida* sp. nov., *Aethiopella* sp., *Arlesia ca. albipes*, *Neotropiella ca. vanderdrifti*, *N. quinqueoculata*, *Pseudachorutes ca. subcrassoides*, *P. sp. 2* y *P. sp. 3*.

Finalmente, de los Onychiuridae se registraron dos especies: *Onychiurus opus* y *Tullbergia duops*.

Las riquezas específicas de las comunidades de suelo fueron iguales (23), mientras que en las de hojarasca variaron ligeramente, 17 y 15 para la cuenca 1 y 4, respectivamente. Pese a la gran similitud en la riqueza entre las cuatro comunidades existieron algunas diferencias a nivel de la composición; *Ceratophysella denticulata*, *Neotropiella quinqueoculata* y *N. vanderdrifti* sólo se registraron del suelo de la cuenca 4; *Hypogastrura oregonensis*, *Acherontides bullocki* y *Micranurida* sp. nov. sólo del suelo de la cuenca 1; la hojarasca no presentó especies exclusivas, de tal manera que la riqueza y composición de la hojarasca se

encontró también en suelo. También se dieron diferencias importantes en la composición entre los biotopos: *Ceratophysella gibbosa*, *C. denticullata*, *Hypogastrura oregonensis*, *Acherontides bullocki*, *Odontella (Superodontella) cornifer*, *Pseudachorutes* sp3., las dos especies de *Neotropiella* y *Micranurida* sp. nov. sólo se registraron en el suelo. Doce especies se registraron en las cuatro comunidades (aunque con densidades diferentes) mostrando algunas de ellas una clara afinidad por un biotopo o un mejor establecimiento en una cuenca como fue el caso de *Xenylla humicola* que tuvo mayor densidad en hojarasca y suelo de la cuenca 1 (283 m⁻² y 577 m⁻² respectivamente) y *Onychiurus opus* que tuvo también su mayor densidad en ambos biotopos de la cuenca 1 (hojarasca: 55 m⁻², suelo: 43 m⁻² respectivamente), *Odontella (Superodontella.)* gr. *gladiolifer* presentó mayor densidad en ambos biotopos de la cuenca 4 (hojarasca: 32 m⁻², suelo: 10 m⁻² respectivamente) ; las especies *Tafallia insularis*, *Rapoportella sigwalti* y *Friesea nauimeztli* con densidades notablemente mayores en el suelo de ambas cuencas (cuenca 1: 347 m⁻², cuenca 4: 441 m⁻²; cuenca 1: 108 m⁻², cuenca 4: 70 m⁻² y cuenca 1: 33 m⁻², cuenca 4: 62 m⁻² respectivamente). Otras como *Willemia buddenbrocki*, *Pseudachorutes subcrassoides*, *Arlesia albipes* y *Tullbergia duops* también estuvieron presentes en las cuatro comunidades aunque con densidades variables.

La riqueza fue mayor en las comunidades de suelo de julio a noviembre (Fig. 23), en diciembre se registró una reducción de este parámetro en las cuatro comunidades. Posteriormente hubo un aumento de la riqueza en enero (lluvias atípicas abundantes) y a partir de este mes disminuyó de manera gradual en las cuatro comunidades. La riqueza no solo fue mayor en las comunidades de suelo, también fue menos variable, indicando así que el suelo es un medio más estable que la hojarasca.

6.3.2 Densidad. Dentro de los Poduromorpha, los Hypogastruridae presentaron la mayor densidad media anual (DMA: 531 m⁻²). Dentro de esta familia las dos especies más abundantes y constantes a través del año fueron *Xenylla humicola* y *Tafallia insularis* con densidades medias anuales de 248 m⁻² y 267 m⁻², respectivamente (cuadros V a VIII del Apéndice. El resto de los hipogastrúridos presentaron densidades medias anuales inferiores a 70 m⁻². La Familia Odontellidae tuvo una densidad media anual de 135 m⁻², *Xenyllodes* sp. tuvo la mayor densidad

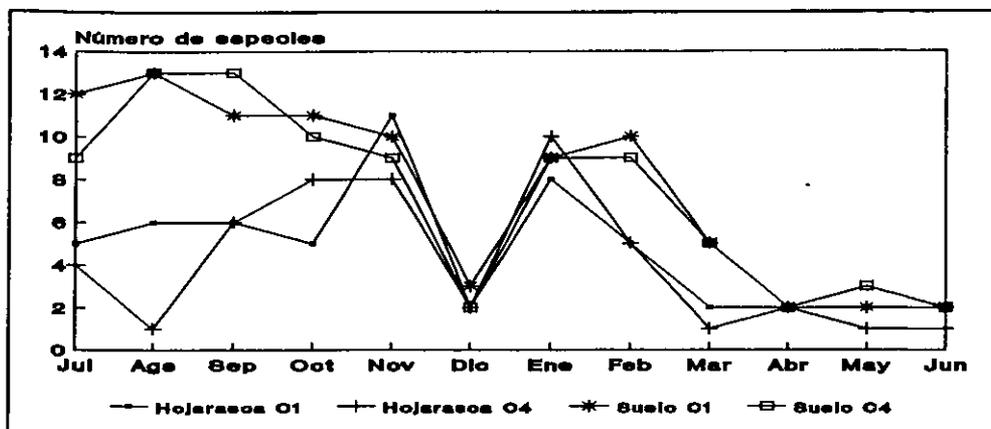


Figura 23. Variación temporal de la riqueza específica en las cuatro comunidades de la EBCh, Jalisco.

media mensual (108 m^{-2}). La DMA de los Brachystomellidae fue de 65 m^{-2} y la especie más abundante fue *Rapoportella sigwalti* con 59 m^{-2} . Los Neanuridae tuvieron una DMA de 38 m^{-2} , de esta familia las especies con mayor densidad fueron *Friesea nauimeztl* con 25 m^{-2} y *Paleonura pescadorius* con 8 m^{-2} . Por su parte los Anurididae tuvieron una DMA de 7 m^{-2} . Finalmente la DMA de los Onychiuridae fue de 165 m^{-2} y la especie con mayor densidad fue *Tullbergia duops* con 136 m^{-2} .

No se encontró un efecto significativo de la abundancia de los Poduromorpha en ambas cuencas ($F=1.55$; $gl=1, 431$; $P>0.05$), ni de las interacciones cuenca x mes, cuenca x biotopo, biotopo x mes y cuenca x mes x biotopo, pero si del biotopo ($F=11.93$; $gl=1, 431$; $P<<0.001$) y del mes de colecta ($F=4.22$; $gl=11, 431$; $P<<0.001$) sobre las densidades de Poduromorpha (Cuadro 9).

Cuadro 8. Riqueza y composición de los Poduromorpha por comunidad.

Especie/Comunidad	HC1	HC4	SC1	SC4	Clave
<i>Ceratophysella gibbosa</i>			x	x	Cgi
<i>C. denticulata</i>				x	Cde
<i>Hypogastrura oregonensis</i>			x		Hor
<i>Xenylla humicola</i>	x	x	x	x	Xhu
<i>Acherontides potosinus</i>	x		x	x	Apo
<i>A. bullocki</i>			x		Abu
<i>Willemia buddenbrocki</i>	x	x	x	x	Wbu
<i>W. persimilis</i>	x	x	x		Wpe
<i>Tafallia insularis</i>	x	x	x	x	Tin
<i>Odoniella (S.) cornifer</i>			x	x	Oco
<i>O. (S.) gr. gladiolifer</i>	x	x	x	x	Ogl
<i>Pseudostachia xicoana</i>		x	x	x	Pxi
<i>Xenyllodes sp. nov.</i>	x	x	x	x	Xen
<i>Brachystomella gr. parvula</i>	x	x		x	Bpa
<i>Rapoportella sigwalti</i>	x	x	x	x	Rsi
<i>Friesea nauimeztli</i>	x	x	x	x	Fna
<i>Pseudachorutes subcrassoides</i>	x	x	x	x	Psu
<i>P. sp. 2</i>	x			x	Psp2
<i>P. sp. 3</i>			x	x	Psp3
<i>Arlesia albipes</i>	x	x	x	x	Aal
<i>Aethiopella sp.</i>		x	x	x	Aet
<i>Neotropiella quinqueoculata</i>				x	Nqu
<i>N. ca. vanderdrifti</i>				x	Nva
<i>Paleomura pescadorius</i>	x	x	x	x	Ppe
<i>Micranurida sp. nov.</i>			x		Mic
<i>Paranura sp. nov.</i>	x		x		Par
<i>Onychiurus opus</i>	x	x	x	x	Oop
<i>Tullbergia duops</i>	x	x	x	x	Tdu
Total	17	16	23	23	

HC1= Hojarasca cuenca 1; HC4= Hojarasca cuenca 4; SC1= Suelo cuenca 1;
SC4= Suelo cuenca 4.

Cuadro 9. Análisis de varianza multifactorial para la abundancia de los Poduromorpha de Chamela, Jalisco, Mex. ns= no hubo diferencias significativas con $P < 0.05$

Fuente de variación	SC	gl	CM	F	P
EFFECTOS PRINCIPALES					
A: cuenca	618.9	1	618.9	1.55	ns
B: mes	18569.7	11	1688.2	4.21	<0.001
C: biotopo	4774.9	1	4774.9	11.93	=0.001
INTERACCIONES					
AB	3761.5	11	341.9	0.85	ns
AC	343.2	1	343.2	0.85	ns
BC	6692.4	11	608.4	1.52	ns
ABC	2626.7	11	238.8	0.59	ns
RESIDUAL	172449.5	431	400.1		
TOTAL	209839.5	478			

6.3.3. Fluctuación de la densidad. Se registraron las mayores densidades de Poduromorpha durante las lluvias atípicas de enero y, posteriormente a ellas, hasta marzo en las comunidades de hojarasca y hasta abril en las de suelo. Durante los meses de lluvia (julio–octubre) la densidad osciló por abajo de los 1000 m^{-2} , excepto en septiembre (suelo: 2242 m^{-2}) y noviembre (hojarasca: 1989 m^{-2}) de la cuenca 1 (Fig. 24). *Xenylla humicola* presentó una oscilación de la densidad generalmente por abajo de los 500 m^{-2} , observándose incrementos en noviembre (1253 m^{-2}) y febrero (1105 m^{-2}) en la comunidad hojarasca de la cuenca 1; y en los meses de febrero (2210 m^{-2}), marzo (1231 m^{-2}), abril (642 m^{-2}), mayo (821 m^{-2}) y junio (1305 m^{-2}) en la comunidad suelo de la cuenca 1 (Fig.25). La densidad de *Tafallia insularis* osciló también por abajo de los 500 m^{-2} , observándose incrementos de la densidad en las dos comunidades de suelo a partir de abril (Fig. 26).

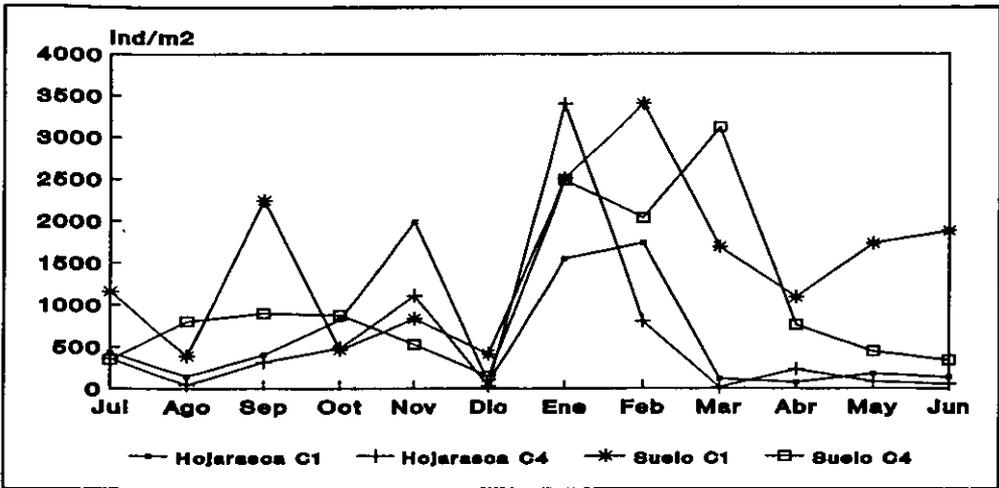


Figura 24. Variación temporal de la densidad de los Poduromorpha en las cuatro comunidades de la EBCh, Jalisco.

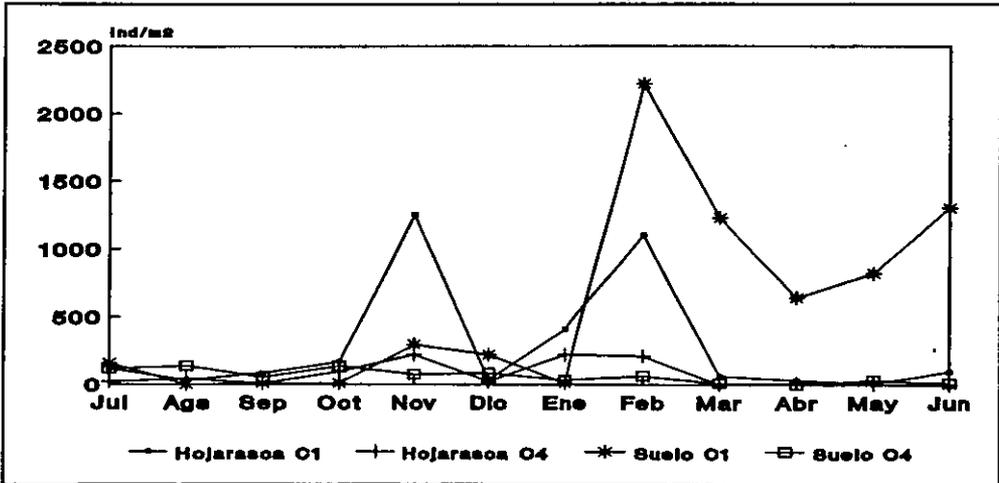


Figura 25. Fluctuación de la densidad de *Xenylla humicola* en las cuatro comunidades de la EBCh, Jalisco.

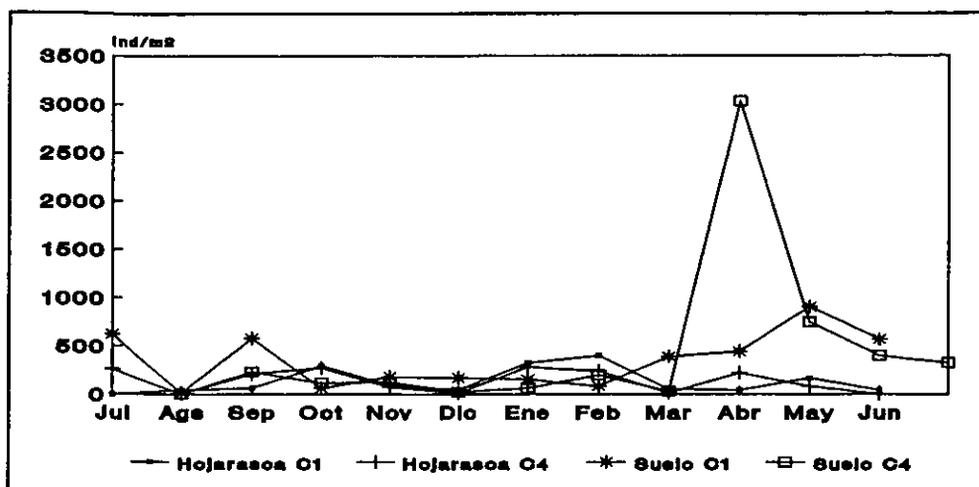


Figura 26. Fluctuación de la densidad de *Tafallia insularis* en las cuatro comunidades de la EBCh, Jalisco.

6.3.4 Abundancia relativa. Las especies dominantes fueron: para la hojarasca de la cuenca 1: *Xenylla humicola*, *Tafallia insularis*, *Tullbergia duops* y *Onychiurus opus*; para la hojarasca y suelo de la cuenca 4: *Xenylla humicola*, *Tafallia insularis*, *Tullbergia duops* y *Xenyllodes* sp. nov., para el suelo de la cuenca 1 *Tafallia insularis*, *Tullbergia duops*, *Xenyllodes* sp. nov. (Figs. 27 A-D y Cuadro IX del Apéndice). La especie dominante en la hojarasca fue *Xenylla humicola* mientras que en el suelo fue *Tafallia insularis*. Estas especies alternaron la dominancia en ambos biotopos. La abundancia relativa en el suelo fue mayor que en la hojarasca, 67.72% y 32.27% respectivamente.

6.3.5. Rareza. Los datos de rareza registrados fueron los siguientes: hojarasca de la cuenca 1: 52.94%; hojarasca de la cuenca 4, 56.25%; suelo de la cuenca 1, 65.22% y suelo de la cuenca 4, 60.86%.

6.3.6. Frecuencia. No se encontraron especies euconstantes en ninguna comunidad. Sólo *Tafallia insularis* presentó tendencia a serlo en el suelo de la cuenca 1, *Xenylla humicola* resultó una especie accesoria en suelo y hojarasca de la cuenca 1, mientras que *Tafallia insularis* lo fue en ambos biotopos de las dos cuencas. *Rapoportella sigwalti* fue una especie accesoria en el suelo

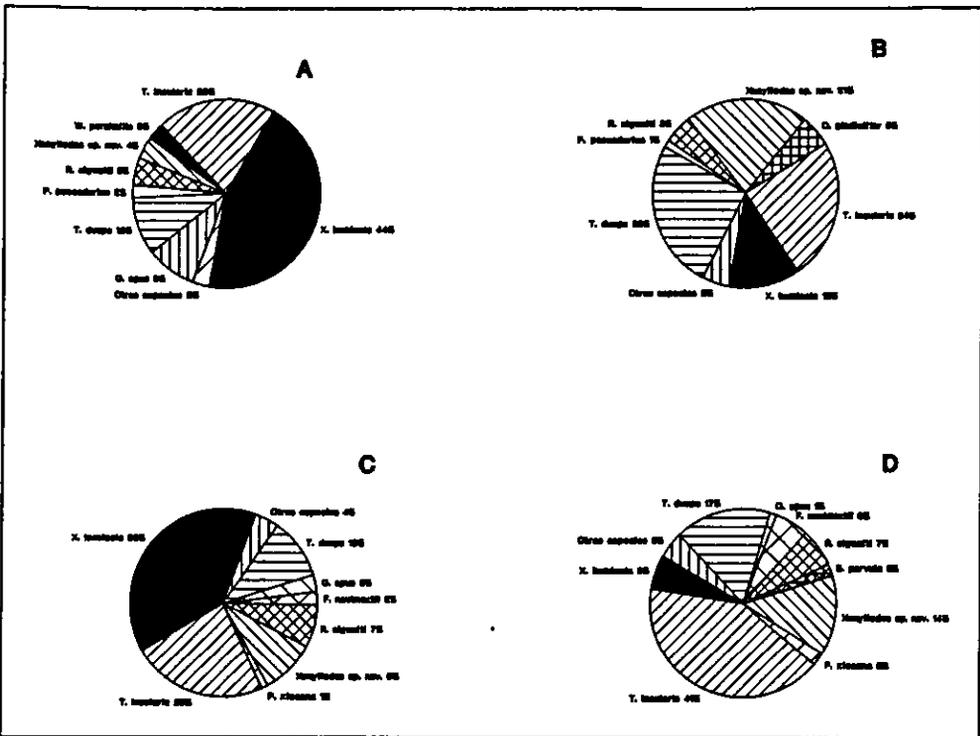


Figura 27. Abundancia relativa de las especies más abundantes en las comunidades A, hojarasca de la cuenca 1; B, hojarasca de la cuenca 4; C, suelo de la cuenca 1 y D, suelo de la cuenca 4.

de la cuenca 1. El resto de las especies resultaron accidentales (Fig. 28A-D y Cuadro X del Apéndice).

Las diferencias pequeñas en la distribución de las condiciones que hacen posible el establecimiento de las diferentes especies se reflejan en su frecuencia de hallazgo. En general las condiciones que brindan la hojarasca y suelo de ambas cuencas no son del todo adecuadas para un mayor tamaño de las poblaciones.

6.3.7. Equitatividad. Los valores de equitatividad para las cuatro comunidades oscilaron entre 0.5 y 1.0 en su mayoría (Fig. 29). La equitatividad alcanzó valores mayores en las comunidades de hojarasca. En diciembre se verificó una tendencia al incremento de la equitatividad en las

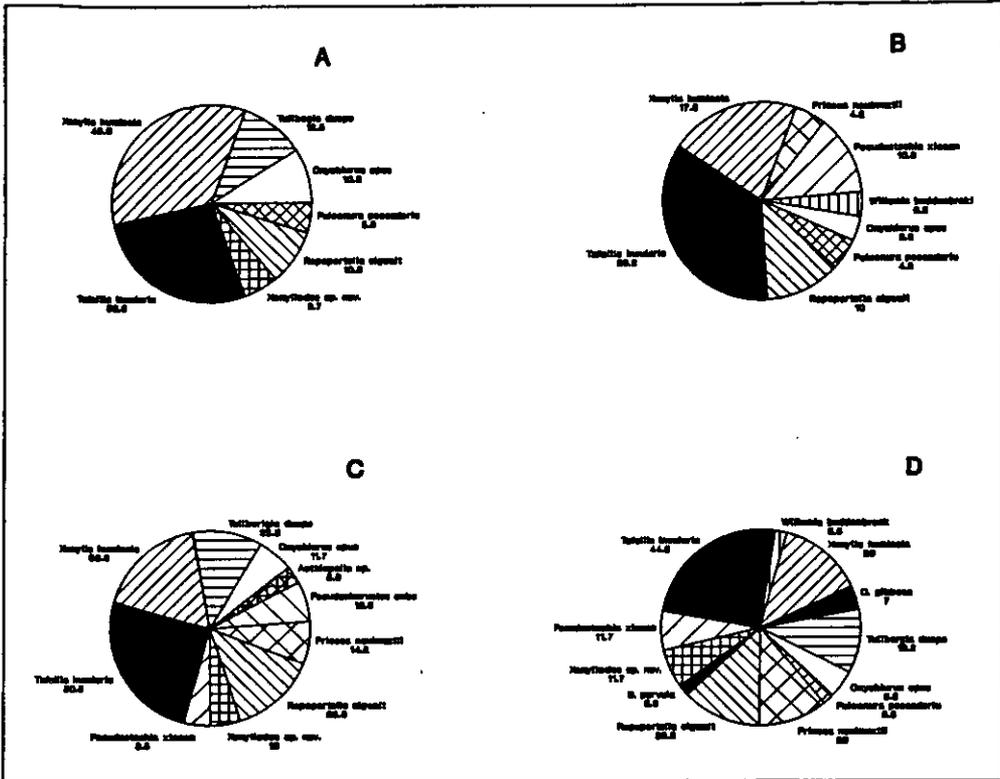


Figura 28. Representación de las especies con mayor índice de frecuencia en las comunidades A, hojarasca cuenca 1; B, hojarasca cuenca 4; C, suelo cuenca 1 y D, suelo cuenca 4.

cuatro comunidades, que coincidió con una baja notable de la humedad relativa y de la densidad de los Poduromorpha en las comunidades. Los valores máximos de equitatividad se registraron en la comunidad hojarasca de la cuenca 4 en agosto (1.70), diciembre (2.25), marzo (1.70), mayo (1.7) y junio (1.7); mientras que los valores menores en la comunidad suelo de la cuenca 4 en marzo (0.33), abril (0.38) y junio (0.44).

6.3.8. Diversidad. Se registró la mayor diversidad entre julio y noviembre y una baja de la misma a partir de febrero y hasta junio en las cuatro comunidades, excepto en agosto en la comunidad hojarasca de la cuenca 4 (Fig. 30). En diciembre ocurrió una baja notable de este

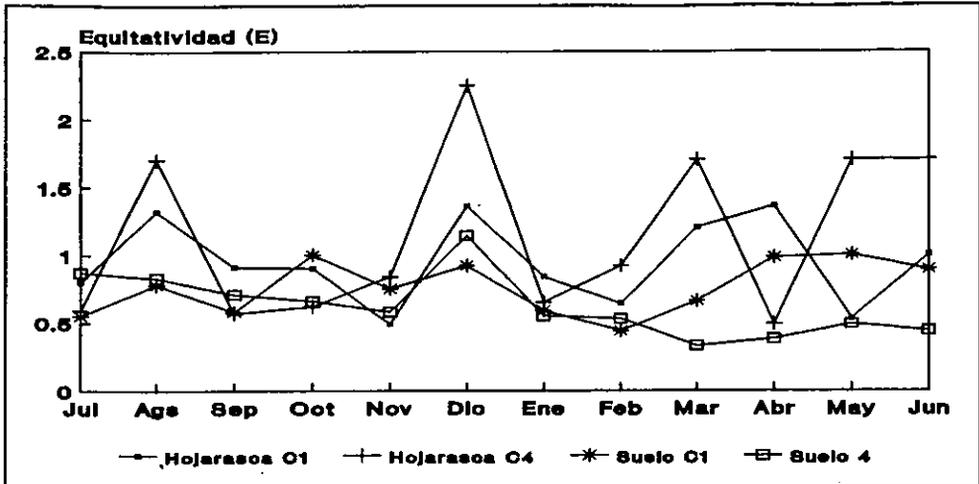


Figura 29. Variación temporal de la equitatividad en las cuatro comunidades de la EBCh, Jalisco.

parámetro en las cuatro comunidades, a partir de lo cual ésta se incrementó de nuevo y se mantuvo principalmente en el suelo. La diversidad en un biotopo está correlacionada con la diversidad del otro biotopo dentro de la misma cuenca. Así, fueron más similares en diversidad las comunidades de hojarasca y suelo de la cuenca 4 ($H' = 1.88$ y $H' = 1.89$ respectivamente) y por su parte las comunidades de hojarasca y suelo de la cuenca 1 ($H' = 1.74$ y $H' = 1.81$ respectivamente). Las características del suelo de cada cuenca influyen directamente en las características de la hojarasca inmediatamente por encima, de tal manera que existe una migración de la riqueza del suelo y en proporción hacia la hojarasca y viceversa (cuando las condiciones son desfavorables en este último biotopo), y esto produce valores de diversidad muy similares. El número de diversidad N_2 de Hill, mostró que las comunidades de hojarasca y suelo son iguales con 5 especies muy abundantes cada una. Aunque la estructura de la dominancia resultó cuantitativamente igual, se apreciaron diferencias cualitativas siendo diferentes las especies muy abundantes de cada biotopo. En la hojarasca las 5 especies dominantes fueron: *Xenylla humicola*, *Tafallia insularis*, *Tullbergia duops*, *Xenyllodes* sp. nov. y *Onychiurus opus*, mientras que para el suelo fueron: *Tafallia insularis*, *Xenylla humicola*, *Tullbergia duops*, *Xenyllodes* sp. nov. y *Rapoportella sigwalti*.

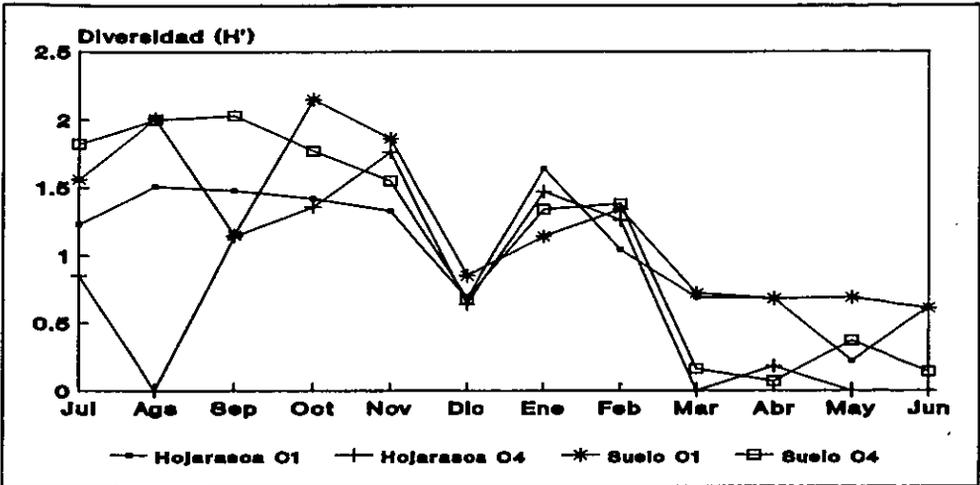


Figura 30. Variación temporal de la diversidad (H') en las cuatro comunidades de la EBCh, Jalisco.

6.3.9. Efecto de los factores edáficos sobre la densidad de los Poduromorpha. Las especies de Poduromorpha más abundantes y frecuentes a través del año resultaron afectadas (positiva o negativamente) por algún(os) factores edáficos (Cuadro 10). La humedad relativa no tuvo efecto significativo sobre la densidad de algunas especies tales como *Xenylla humicola*, *Tafallia insularis* y *Onychiurus opus*, mientras que ésta sí se correlacionó significativamente con la abundancia de *Rapoportella sigwalti*, de *Tullbergia duops*, de *Friesea nauimetzli* y de *Xenyllodes* sp. nov.

La abundancia de *Xenylla humicola* se correlacionó con la fracción gruesa, la densidad real, el Ph y el % de C. Sin embargo, la regresión múltiple indicó que sólo el Ph, DR y la fracción gruesa se combinan produciendo efectos significativos sobre la abundancia. De acuerdo con estos factores el mejor modelo fue: $\text{Abundancia de } Xhu = -7.13(\text{Ph}) - 36.6(\text{DR}) + 0.032(\text{fracción gruesa}) + 136.12$; este modelo sólo explica la variación del 12.13% de la abundancia.

La abundancia de *Onychiurus opus* estuvo correlacionada significativamente con la fracción fina, la capacidad de intercambios catiónico y la concentración de Ca^{++} . Sin embargo, en la regresión múltiple sólo el CICT tuvo efecto significativo.

La abundancia de *Tullbergia duops* se correlacionó significativamente con la humedad relativa, la densidad aparente, la porosidad, el CICT, la cantidad de materia orgánica y la concentración de Ca⁺⁺. La regresión múltiple indicó que el mejor modelo de acuerdo a estos factores es: **Abundancia de *Tdu* = 1.13(humedad) - 0.27(CICT) + 2.21**, este modelo sólo explicó el 22% de la variación en la abundancia ($r= 0.47$, $P<<0.001$). La abundancia de los Poduromorpha se correlacionó significativamente con la mayoría de los factores edáficos, obteniéndose el valor mayor con la humedad relativa ($r= 0.24$; $N= 188$; $P<0.05$).

Cuadro 10. Coeficientes de correlación* de Pearson (r) entre la densidad de las especies mas abundantes y frecuentes de Poduromorpha y los diferentes factores edáficos. N= 188, *P<0.05

Factor edáfico/especie ^b	Xhu	Tin	Rsi	Fna	Xen	Oop	Tdu	Poduromorpha
% humedad	-0.04	-0.10	0.24*	0.37*	0.17*	0.09	0.40*	0.24*
Fracción gruesa >2mm	0.21*	-0.05	0.13	0.04	-0.08	0.10	-0.14	0.03
Fracción fina <2mm	-0.08	0.04	0.07	-0.17*	0.07	-0.16*	0.06	-0.30
DA g/cm ³	-0.14	-0.02	0.04	0.05	0.02	-0.11	0.23*	0.21*
DR g/cm ³	-0.19*	-0.02	0.07	-0.04	0.04	-0.11	0.12	0.20*
% porosidad	0.07	0.02	-0.09	-0.09	-0.01	0.08	-0.25*	0.16*
Ph 1:2.5	-0.25*	0.10	0.11	-0.05	-0.06	0.14	0.03	0.20*
% arena	0.07	0.01	-0.01	-0.14	0.02	-0.10	0.02	0.17*
% limo	-0.25	-0.03	0.03	0.18	-0.02	0.05	0.04	0.17*
% arcilla	-0.06	-0.01	-0.03	-0.03	-0.03	0.02	-0.06	0.17*
% materia orgánica	0.14*	0.01	-0.06	-0.02	-0.05	0.12	-0.20*	0.21*
CICT meq/100mg	-0.36	0.03	-0.08	0.02	-0.09	0.22*	-0.22*	0.09
% carbono	0.14*	0.01	-0.06	-0.02	-0.05	0.12	-0.20*	0.21*
Ca++ meq/100mg	-0.08	0.06	-0.06	0.04	-0.10	0.21	-0.19*	0.11
Mg++ meq/100mg	-0.04	0.01	-0.02	0.005	-0.08	0.12	-0.12	0.20*
Na+ meq/100mg	-0.02	-0.004	-0.04	-0.03	-0.01	-0.02	-0.06	0.19*
K+ meq/100mg	-0.04	-0.09	-0.08	0.01	-0.06	-0.03	0.20*	

* Los datos correlacionados son los de cada muestra de suelo

^b Clave de las especies en la Cuadro 9

6.3.10. Efecto de los factores edáficos sobre la diversidad, equitatividad y riqueza de los Poduromorpha. La diversidad (H') y la riqueza se correlacionaron positiva y significativamente con la humedad relativa y con el % de arcilla, obteniéndose coeficientes de correlación altos. La fracción gruesa (> 2 mm) también se correlacionó con ambos parámetros pero mostró un efecto inverso. La equitatividad (E) se correlacionó negativamente con la humedad y la fracción gruesa, y positivamente con el contenido de Na^+ y de K^+ en el suelo (Cuadro 11).

Por otro lado, se realizó la correlación entre diversidad, equitatividad y riqueza con la S^{50} que es el número de especies con las que se alcanza el 50% de la abundancia y se encontró significancia entre la diversidad y este parámetro, el cual, ha sido propuesto por Mateos (1991) como un estimador de la diversidad de fácil cálculo.

Cuadro 11. Coeficientes de correlación de Pearson (r) entre los parámetros de las comunidades de Collembola y los diferentes factores edáficos de la EBCh, Jalisco. N= 24, *P<0.05

Factor edáfico/parámetro ^a	H'	E	R
% humedad	0.77*	-0.21	0.87*
Fración gruesa >2mm	-0.68*	-0.49*	-0.53*
Fración fina <2mm	-0.26	0.07	-0.32
DA g/cm ³	-0.20	-0.39	-0.01
DR g/cm ³	0.29	0.05	0.19
% porosidad	0.06	0.40	-0.17
Ph 1:2.5	0.21	-0.25	0.27
% arena	0.01	0.17	-0.05
% limo	0.10	0.21	0.19
% arcilla	0.50*	-0.13	0.47*
% materia orgánica	-0.05	0.20	-0.11
ClCT meq/100mg	0.17	0.16	-0.09
% carbono	-0.04	0.13	0.08
Ca ⁺⁺ meq/100mg	0.21	0.18	0.12
Mg ⁺⁺ meq/100mg	0.22	0.16	0.18
Na ⁺ meq/100mg	-0.12	0.52*	-0.12
K ⁺ meq/100mg	-0.02	0.50*	-0.10
S^{50}	0.73*	0.29	0.72*

6.3.11. Similitud faunística entre las comunidades de Poduromorpha. Fueron más similares las comunidades de suelo que las de hojarasca. Dichas comunidades resultaron 100% similares en riqueza, de las 28 especies que se presentaron en el suelo las comunidades compartieron un

64.28% de ellas, en términos de equitatividad fueron 93.65% similares y 95.76% de similitud en términos de diversidad. Por su parte las comunidades de hojarasca fueron 94.1% similares en riqueza, de las 19 especies que se presentaron compartieron un 73.68%, en términos de equitatividad fueron 88.23% similares y 92.55% de similitud en términos de diversidad.

La mayor similitud se encontró entre las comunidades de suelo de ambas cuencas, después entre las dos comunidades (hojarasca y suelo) de la cuenca 4. La mayor diferencia estuvo entre las comunidades de hojarasca de la cuenca 1 y la de suelo de la cuenca 4, en el resto de las comparaciones el porcentaje de similitud osciló alrededor del 50% (Cuadro 16).

Cuadro 16. Coeficientes de similitud faunística de Bray-Curtis entre las cuatro comunidades de la EBCh, Jalisco.

	C4H	C1S	C4S
C1H	57	56	40
C4H		53	66
C1S			68

7. DISCUSIÓN

7.1 Factores que afectan la densidad. El 60% de las variables edáficas resultaron estadísticamente iguales entre las cuencas (ver Cuadro 2). Entre las variables que fueron diferentes se encontró la humedad relativa, las cantidades de arena, limo y arcilla, el Ca^{++} , Na^{+} y la producción de hojarasca. Estas variables pueden tener un efecto decisivo en el establecimiento de las poblaciones de colémbolos. El ANDEVA para los rasgos edáficos de cada cuenca mostró que el suelo de la cuenca 1 es más variable que el de la cuenca 4, ya que presentó variación temporal estadísticamente significativa en poco más del 60% de sus variables (Cuadro 3), mientras que el suelo de la cuenca 4 sólo presentó variación temporal significativa en poco más del 20% de las variables. Las cuencas se comportan diferente a través del tiempo respecto a algunas variables. Un ambiente edáfico más heterogéneo presentará también mayor heterogeneidad en la estructura de la comunidad de existir correlación significativa entre la mayoría de sus rasgos edáficos y la densidad de los Collembola.

La humedad relativa presentó variación temporal significativa en el suelo de ambas cuencas, mientras que la producción de hojarasca sólo presentó variación temporal significativa en la cuenca 4. Aunado a esto se esperaría que si los diferentes rasgos edáficos en los que difieren las cuencas estuvieran significativamente correlacionados con la distribución y abundancia de los Collembola (familias o especies) las cuencas resultarían iguales en cuanto a esta fracción de la productividad secundaria. La humedad relativa estuvo positiva y significativamente correlacionada con la densidad de la mayoría de las familias de Collembola, con la densidad de los Poduromorpha y con varias especies de esta sección. La densidad de todas las familias resultó afectada por la humedad relativa (Cuadro 7), excepto la de los Hypogastruridae, de la misma manera, ninguna de las dos especies con mayor densidad de esta familia *Xenylla humicola* y *Tafallia insularis* resultaron correlacionadas significativamente con este factor (Cuadro 10).

La variación de la cantidad de hojarasca en el piso del bosque de Chamela se correlacionó significativamente con la densidad de colémbolos. La interacción biotopo x mes fue significativa (Cuadro 6), lo cual significa que cuando menos en algunos meses existe una

diferencia significativa de la densidad en ambos biotopos. La producción temporal de la hojarasca resultó muy similar en ambas cuencas, sin embargo, este biotopo sólo se compara en densidad de colémbolos con el suelo cuando se combina con la humedad relativa en algunos meses. Así, la distribución y abundancia de los Collembola de Chamela no depende exclusivamente de un factor, sino de la combinación de varios (sin duda no medidos en este trabajo) produciendo así una gama de variación en espacio y tiempo. Esto causa aumentos y bajas en la densidad y mayores o menores grados de agregación de la fauna.

En un estudio realizado por Usher (1969) encontró que 12 especies de colémbolos podían presentar los tres patrones de dispersión (en sentido vertical u horizontal) en la siguiente proporción: distribución uniforme (0.9%), distribución azarosa (27.4%) y distribución agregada 71.7%. Los colémbolos pueden formar agregados por alguna de las siguientes razones, porque son atraídos por la condición ideal de humedad (Jossee, 1971), alimento (Barra y Christiansen, 1975) o porque el suelo y hojarasca presenten una porosidad de un determinado diámetro (Kamplichler y Hauser, 1993). En ambientes difíciles los colémbolos están obligados a agregarse en aquellos sitios donde las fluctuaciones de temperatura y humedad son menos extremas, como pueden ser bajo la corteza de los árboles, en grietas o epífitas, en los márgenes de arroyos y en las raíces de los manchones de pasto (Hertzberg *et al.* 1994). Otra razón por la que los colémbolos forman agregados es por la producción de feromónas que puede estar relacionado con la reproducción en algunas especies (Vegter *et al.* 1988). La desecación del suelo es un proceso gradual que comienza por aquellas áreas donde las condiciones edáficas son menos adecuadas para la retención de agua, la fauna edáfica debe entonces limitarse a ocupar los sitios más adecuados gradualmente, con lo cual modifica su patrón de dispersión hacia la mayor agregación, cada especie con mayor o menor fuerza dependiendo de su tolerancia a la desecación. El grado de dispersión de las diferentes poblaciones de una comunidad es también una variable que fluctúa a través del tiempo. La distribución de los colémbolos en una superficie no está estrictamente limitada a la distribución de la humedad, ya que esperaríamos conteos con varianza pequeña en una superficie con humedad homogénea y un patrón azaroso de distribución, sin embargo, aun dentro de una superficie con humedad homogénea la distribución de la materia orgánica donde se produce el alimento (hongos) puede ser heterogénea y esto

producirá un efecto en la distribución de los colémbolos. El incremento en la densidad de la mayoría de las familias es una respuesta casi inmediata al incremento de la humedad en el suelo, sin embargo, la densidad de los Entomobryidae parece tener una respuesta mas bien estacional.

Con respecto a las lluvias atípicas y abundantes registradas en enero de 1992 se puede apreciar lo siguiente: es muy probable que tales lluvias no acareen la fauna (principalmente las formas epiedáficas) debido a que enero fue el mes con mayor abundancia de colémbolos y casi todas las familias tuvieron también sus mayores abundancias en este mes (ver Cuadros I a VIII del Apéndice), sin embargo, es difícil asegurar que esto ocurre debido a que los Entomobryidae (formas epiedáficas) disminuyeron su densidad en enero. Una alta precipitación no debe significar una alta tasa de mortalidad, ni tampoco un alta tasa de natalidad, de ser cierto esto último se esperaría que los conteos de colémbolos durante la temporada de lluvias estuvieran constituidos principalmente de formas juveniles.

La correlación entre densidad y humedad no significa, necesariamente, que la humedad produce una alza en la tasa de natalidad, esto puede sólo ser un efecto indirecto del grado de agregación. Por otro lado, la humedad debe también producir un efecto sobre la natalidad por disponibilidad de recursos alimenticios. La densidad de los Collembola y de la mayoría de las familias se correlacionó significativamente con varios rasgos edáficos (Cuadro 7), asimismo, la densidad de algunos poduromorfos (Cuadro 10). La humedad relativa es uno de los factores que más afectan la distribución y abundancia de los colémbolos; nuestros resultados, son congruentes con lo reportado por Mendoza-Arviso (1995, Tesis Lic.) quien encontró correlación significativa entre la densidad de colémbolos y la humedad ($r= 0.77^*$) pero no con el Ph ($r= 0.11$ n.s.) ni con el % materia orgánica ($r= -0.09$ n.s.) coincide también con lo reportado por Bhattacharya y Daychaudhuri (1979) quienes reportan correlación significativa con la humedad relativa ($r= 0.55^*$). Sin embargo, en este último trabajo se reporta correlación significativa con el Ph ($r= -0.59^*$); en Chamela, se encontró esta correlación exclusivamente con la densidad de *Xenylla humicola* (Cuadro 10). Algunas razones que ayudan a explicar este hecho están relacionadas con la morfología y fisiología de los grupos y/o especies y por los hábitats particulares en que se encuentran. Por otro lado, en Chamela se encontró correlación positiva

y significativa entre la humedad relativa, la diversidad y riqueza, y negativa entre estos rasgos edáficos y la equitatividad. La primera de estas correlaciones también coincide con lo reportado por Arviso (-0.66*). La correlación negativa entre la fracción gruesa y estos tres parámetros de la comunidad muestra que un suelo con un alto porcentaje de fracción gruesa (> 2mm) también produce una baja de la riqueza (afectando así a la composición) y por consiguiente produce un establecimiento diferente de cada población (equitatividad), quizá esta sea la razón por la que en suelos de cultivo, generalmente, la riqueza disminuye dando lugar a que pocas especies se establezcan bien. Resultaría interesante realizar la correlación entre la riqueza de cada familia y la fracción gruesa (> 2mm), ya que es muy posible que la reducción ésta, en un suelo de cultivo, se centre más en algunas familias y no de manera equitativa. El tamaño del poro en hojarasca y suelo ha sido considerado como otra (además de la humedad) variable importante en el establecimiento y abundancia de los colémbolos (Kamplichler y Hauser, 1993).

La densidad de una de las especies más importantes de Poduromorpha en Chamela por su elevada abundancia *Tafallia insularis* (Cuadro IX del Apéndice) no se correlacionó con ninguna variable edáfica. Sin duda, que su distribución y abundancia están determinados por otras variables no consideradas en este estudio.

La mayoría de los estudios ecológicos de Collembola reportan correlaciones con pocas variables edáficas o de otro tipo. En el presente trabajo se pretendía (como parte de los objetivos), con base en 17 variables edáficas, construir modelos matemáticos con un alto porcentaje de explicación y que ayudaran a hacer predicciones sobre la comunidad de Collembola. Es importante incluir en la elaboración de estos modelos variables de otro tipo, como la cantidad y disponibilidad de alimento y el tamaño de las poblaciones de depredadores. Aunque estrictamente correspondía aplicar la técnica de correlación a los datos (por la naturaleza de las variables) se considera que de alguna manera la densidad de los Collembola "depende" de las características intrínsecas del suelo, por lo que se aplicó la técnica de regresión que además permite la construcción de modelos matemáticos que es finalmente un objetivo de los estudios cuantitativos de las comunidades.

Los colémbolos presentan una amplia gama de hábitos alimenticios, el tipo de alimento no sería un factor limitante en su distribución, sino más bien la cantidad y disponibilidad de

este. Cuantificar la cantidad de alimento disponible para los colémbolos (hongos principalmente) de las muestras es una tarea difícil, sin embargo, ésta es una variable importante que puede ayudar mucho para entender el grado de dispersión de las poblaciones de colémbolos en prácticamente cualquier tipo de ambiente. Por otro lado, la microflora depende para su desarrollo de la humedad, la correlación entre humedad relativa del suelo y la densidad de colémbolos puede ser sólo un efecto indirecto. La cantidad de agua que un colémbolo puede contener está determinada por la osmolaridad de la orina y la cantidad de agua y sales absorbidas o perdidas por el tubo ventral, la cutícula del cuerpo y el volumen de agua ingerido por la boca. Los colémbolos son aparentemente incapaces de evitar la pérdida de agua. Para evitarla, utilizan varias estrategias conductuales o fisiológicas o una combinación de ellas. Los estados fisiológicos inactivos, tanto en juveniles como adultos denominados ecomórfosis y anhidrobiósis y que son rápidamente reactivados con nueva humedad son estrategias para resistir los periodos críticos de baja humedad. La agregación es por si misma una estrategia para evitar pérdida de agua. Una población puede persistir en una región donde la lluvia es poco frecuente pasando un ciclo de vida activa rápido. Los adultos y juveniles son, en este caso, las formas más vulnerables por lo que pasan la mayor parte de su vida en un estado de huevo resistente a la desecación (Greeslade, 1981). Es también posible que en Chamela, en la temporada de secas cuando las poblaciones son casi inexistentes, las especies se encuentren en esta fase de resistencia.

7.2 Densidad: comparación con otros estudios. Los estudios realizados en diversos biotopos del mundo muestran que la densidad de colémbolos puede ir desde 100 m^{-2} en el desierto de California, hasta $670 \times 10^3 \text{ m}^{-2}$ en un suelo siempre húmedo en Sigrey Island (Antártica), recubierto del alga *Prasidia crista* (Petersen, 1982). En bosques, las mayores densidades se han registrado en abetales de Noruega, con un máximo de $244 \times 10^3 \text{ m}^{-2}$. Los valores obtenidos en el presente trabajo (hojarasca: 3610 m^{-2} , suelo: 5822 m^{-2}) son superiores a los reportados por Brey Meyer (1978) en una sabana de Panamá (1280 m^{-2}), a los de Athias (1974) reportados para la sabana húmeda de Lamto (1780 m^{-2}) y a los de Covarrubias *et al.* (1964) en Chile (1700 m^{-2}); y comparables a los de Ryke y Loots (1967) de varios medios herbáceos de Africa del Sur

(750-9000 m²) y a los de los autores citados por Peterson (1972) de selvas tropicales húmedas (770-13700 m²). Sin embargo, son inferiores a los reportados para ecosistemas templados de la región paleártica (15000-20000 m², Ahias-Henriot, 1972) y muy inferiores a los 100000 m² reportados por Persson y Lohom (1977) de Suecia.

EL cuadro 13 muestra las comparaciones de la densidad entre el presente estudios y otros realizados en diferentes comunidades vegetales de México. Resulta interesante la comparación con el trabajo de Lavelle *et al.* (1981) quienes reportan para un pastizal y una selva baja caducifolia en la región de Laguna Verde en el Estado de Veracruz, México, densidades de colémbolos de 3005-4383 m² y 6257-7025 m² respectivamente. La densidad de Isotomidae de Chamela es muy inferior, e incluso está fuera del rango de la de Laguna Verde; la de Onychiuridae esta en el rango y la de Entomobyidae es ligeramente mayor. La densidad de Onychiuridae de Chamela y Laguna Verde es inferior a la del Pastizal de esta última localidad, mostrando así un mejor establecimiento en los suelos perturbados. No existe una tendencia general a que la densidad sea mayor en suelo que en hojarasca en las distintas asociaciones vegetales, esto depende en gran medida de que tan estable sea el biotopo hojarasca y del espesor de su horizonte. La diferencia en el tamaño y número de las muestras puede producir apreciaciones erróneas de la densidad (y la riqueza por ende). La gran similitud entre las densidades de las familias anteriores puede estar relacionada con el tipo de ambiente muestreado ya que en ambos casos se trata de selva baja caducifolia. Desafortunadamente, el trabajo de Lavelle no trata sobre la riqueza y composición de los Collembola, con lo cual, se podrían establecer comparaciones más finas.

Cuadro 13. Comparación de la densidad de Collembola de algunas localidades de México.

Lugar/Asociación vegetal	Grupo	densidad m ⁻²	biotopo ¹	Autor(es)
México, Texcoco				Miranda y Palacios-Vargas, 1992
Bosque de <i>Abies religiosa</i>	Collembola	9320	suelo (50x10)	
	Collembola	1000	hojarasca (64)	
Cultivo de <i>Vicia faba</i>	Collembola	4160	suelo (50x10)	
	Collembola	5400	hojarasca (64)	
Tamaulipas, Est. Biol. El Cielo				
Bosque mesófilo	Collembola	15560	suelo* (25x5)	Mendoza-Arviso, 1995
	Collembola	9400	suelo** (25x5)	Villalobos, 1990
México-Puebla (Popocatepetl)				Palacios-Vargas, 1985
Bosque altimontano	Collembola	3610	suelo (25x5)	
	Collembola	5822	hojarasca (25x5)	
Veracruz, Laguna Verde				Lavelle <i>et al.</i> , 1981
Selva baja caducifolia	Collembola	6257-7025	suelo (225x15)	
	Isotomidae	3994-5453	suelo (225x15)	
	Onychiuridae	193-473	suelo (225x15)	
	Entomobryidae	181-1784	suelo (225x15)	
Pastizal	Collembola	3005-4383	suelo (225x15)	
	Isotomidae	1733-2467	suelo (225x15)	
	Onychiuridae	756-1953	suelo (225x15)	
	Entomobryidae	75-244	suelo (225x15)	
Jalisco, Est. Biol. Chamela				Presente trabajo
Selva baja caducifolia	Collembola	6715	suelo (95x5)	
	Isotomidae	1642	suelo (95x5)	
	Onychiuridae	198	suelo (95x5)	
	Entomobryidae	2135	suelo (95x5)	
	Collembola	5462	hojarasca (95x5)	
	Isotomidae	1475	hojarasca (95x5)	
	Onychiuridae	135	hojarasca (95x5)	
	Entomobryidae*	936	hojarasca (95x5)	

¹ biotopo (tamaño de muestra en cm)

* densidad estimada sólo con datos de noviembre de 1987, ** densidad estimada sólo con datos de noviembre/1992

7.3. Riqueza y composición. En relación con el total de la fauna de colémbolos hasta ahora registrados, posiblemente existe un endemismo cercano al 10% de las especies, sin detectarse, hasta el momento, ningún género endémico. Un porcentaje muy elevado de las especies tienen filiación claramente neártica y otras, en cantidad menor, filiación neotropical. Por otro lado, el número total de especies que se conocen actualmente de Chamela (incluyendo los de la literatura, así como los registros para otros ambientes como el dosel y estrato arbustivo, suman 69) y es considerable, teniendo en cuenta que solamente se han registrado del país poco más de 600 especies. A la lista actual deben sumarse las especies: *Acherontiellina mac*, *Friesea filli*, *F. jaliscoensis*, *Appendisotoma dubia*, *Isotomodes sp.*, *Archisotoma interstitialis*, *Folsomina onychiurina*, *Pseudachorutes cf. americanus*, *Lepidocyrtus pallidus*, *Pseudosinella sexoculata*, *Sminthurinus quadrimaculatus*, *Sminthurinus (Polikatianna) radiculatus*, *S. ca. conchyliatus*, *S. ca. latimaculosus*, *Sphyroteca ca. mucroserrata*, *Lepidocyrtus finus*, *Calvatomina rufescens*, *Sminthurus ca. butcheri* y *Temeritas macroceros*.

Al analizar la cantidad de taxa que se conocen actualmente en otras localidades mexicanas con distinto tipo de vegetación, se observa que la riqueza específica es mayor en la Selva Baja Caducifolia de Chamela 62 especies (Palacios-Vargas y Gómez-Anaya, 1993) durante la realización del proyecto incluyendo las especies del dosel, en comparación con lo encontrado en el Bosque Altimontano del Popocatepetl, donde solamente se hallaron 38 especies de diferentes ambientes (Palacios-Vargas, 1985), e incluso mayor que en el Bosque de Pino-Encino de la Sierra de La Laguna, donde con muestreos extensivos se obtuvieron 45 especies (Vásquez y Palacios-Vargas, 1990), pero resulta similar si se compara con el Bosque Mesófilo de Montaña de la Reserva "El Cielo", Tamaulipas (México), de donde Villalobos (1990) ha registrado 61 especies en un año de colectas sistemáticas, y en el cual existen varias especies nuevas y cuando menos dos géneros endémicos. Si se compara con otras regiones del mundo, la riqueza específica es también similar con la del Bosque de Hayas de Hestehave, Dinamarca, de donde se conocen 60 especies (Petersen, 1980 in Villalobos, 1990), con la de Hayedo (*Faus silvatica*) en Monte Zaraun, Navarra, España, donde se registraron 67 especies (Arbea y Jordana, 1985; Cuadro 14).

Cuadro 14. Comparación de la riqueza de Collembola de algunas partes del mundo.

Lugar	Riqueza(biotopo)	Asociación vegetal	Autor
Navarra, España	67	Hayedo (<i>Fagus silvatica</i>)	Arbea y Jordana, 1985
Gredos, España	56	Pinar (<i>Pinus pinaster</i>)	Luciañez, 1990
Gredos, España	55	Robledal (<i>Quercus pyrenaica</i>)	Luciañez, 1990
Catluña, España	46(suelo)	Encinar (<i>Quercus ilex</i> + <i>Pinus halepensis</i>)	Mateos, 1991
Popocatepetl, México	38*	Pino	Palacios-Vargas, 1985
Tamaulipas, México	61(suelo)	Bosque mesófilo	Villalobos, 1990
Sierra de la Laguna, México	45(suelo)	Pino-encino	Vásquez y P-Vargas, 1990
Texcoco, México	58**	Bosque de <i>Abies religiosa</i> y cultivo de <i>Vicia faba</i>	Miranda y P-Vargas, 1992
Chamela, Jalisco, México	62***	Selva Baja Caducifolia	presente trabajo

* suelo+hojarasca+musgo+Arenaria bryoides, ** suelo y hojarasca de ambos, *** suelo y hojarasca

Mediante este trabajo ha sido posible constatar que las diferencias finas que se dan entre zonas cercanas repercuten significativamente en la estructura de la comunidad de los Collembola. Solo si las condiciones son homogéneas dentro de una cierta área se puede esperar que la comunidad sea también homogénea, un cambio brusco en la zona (p. ej. mayor pendiente) producirá a su vez que las condiciones edáficas varíen, pedregosidad, acumulación de hojarasca y por tanto de materia orgánica, humedad relativa, lo cual llevará consigo una variación de la comunidad; alguna(s) especies desaparecen, otras se establecen mejor y la dominancia puede variar entonces, la densidad cambia. Todo lo anterior produce que en zonas cercanas, no obstante que están sometidas a un mismo clima, tipo de vegetación, altitud, latitud, régimen de lluvias, tipo de suelo, se produzcan variaciones que pueden ser estadísticamente significativas. De tal manera que podríamos decir que una comunidad (la zona donde realizamos el estudio) presenta una gama de variantes de su estructura en sus zonas vecinas, algunas de las cuales pueden ser contrastantemente diferentes.

Las diferencias pequeñas en cuanto a riqueza y composición que se aprecian entre las comunidades de suelo y entre las de hojarasca no se hubieran hecho evidentes si el muestreo se hubiera concentrado en una sola cuenca. Si el número y/o tamaño de las muestras se hubiera reducido en el muestreo las diferencias entre las cuencas hubieran sido mayores, algunas especies como *Micranurida* sp. nov., *Neotropiella quinqueoculata* y *N. vanderdrifti* e incluso

la familia Paronellidae (*Salina banksi*) no se hubieran contemplado dentro de la riqueza. Las diferencias pequeñas en riqueza y composición pueden también explicarse por los requerimientos ecológicos de estas especies, (que resultaron tan raras) y tales requerimientos están pobremente representados en una u otra cuenca y permitan el establecimiento limitado de algunas especies. Una tercera razón de estas diferencias sería que las especies que estas especies raras no son típicas de suelo ni hojarasca, su medio (y donde pueden ser muy abundantes) puede ser en troncos en descomposición, cortezas, follaje, epífitas, etc. Esta última explicación funciona bien para *Salina banksi*, especie altamente dominante en el dosel de la selva.

7.4 Diversidad y similitud. Las comunidades de Poduromorpha exhibieron patrones diferentes y erráticos de equitatividad (Fig. 35). La pérdida de la diversidad en el mes de diciembre (Fig. 36) puede ser debido a la baja en la riqueza (Fig. 23) que se observa en el mismo mes en todas las comunidades como lo ha apuntado Villalobos (1989), ya que la equitatividad es alta en todas las comunidades en este mes.

La similitud faunística entre las comunidades muestra que las poblaciones de colémbolos tienen un establecimiento diferencial tanto en hojarasca como en suelo. En términos de riqueza, las comunidades son aún más similares, lo que produce la disimilitud es la estructura de la dominancia. Una especie puede establecerse bien en un determinado biotopo de una cuenca pero no de la misma manera en la otra cuenca. Estas diferencias producen que la similitud faunística fluctue alrededor del 50% en todas las comunidades.

8. CONCLUSIONES

- 1) Las cuencas resultaron diferentes en el 65% de sus rasgos edáficos, algunas variables edáficas presentaron una fluctuación estadísticamente diferente en una cuenca y no en la otra.
 - 2) Las cuencas resultaron estadísticamente iguales en su densidad de Collembola, los biotopos fueron marginalmente diferentes y los meses de colecta mostraron densidades diferentes de Collembola.
 - 3) Para varias familias de Collembola la fluctuación temporal mostró patrones definidos en hojarasca y/o suelo o entre las cuatro comunidades, sin embargo, algunas de ellas, como Hypogastruridae y Brachystomellidae se mostraron diferentes en las cuatro comunidades.
 - 4) Las familias dominantes y más constantes de Collembola fueron Entomobryidae, Isotomidae e Hypogastruridae.
 - 5) No hubo diferencias significativas de la densidad de Poduromorpha entre las cuencas, pero si entre los biotopos y en los diferentes meses de colecta.
 - 6) La fluctuación de la densidad y equitatividad de los Poduromorpha mostró patrones erráticos en todas las comunidades mientras que la diversidad siguió patrones similares en las cuatro comunidades.
 - 7) La mayoría de las variables edáficas no estuvieron significativamente correlacionadas con la densidad de Collembola, por lo que los modelos planteados por regresión simple y/o múltiple son poco explicativos.
 - 8) La mayoría de las familias mostraron influencia del incremento de la humedad relativa de manera inmediata, mientras que los Entomobryidae mostraron un efecto retardado.
 - 9) La densidad de las familias Entomobryidae, Isotomidae y Sminthuridae fueron afectadas por un mayor número de variables. Como contraste la densidad de los Hypogastruridae no resultaron afectados por la variación de ninguna variable edáfica.
 - 10) Debido a que la humedad relativa no tuvo efectos significativos sobre la densidad *Xenylla humicola* el modelo se construyó con otras variables pero resultó poco explicativo. La densidad de *Tafallia insularis* no resultó afectada por ninguna variable edáfica.
-

- 11) En general, la humedad relativa, fracción gruesa (>2 mm) y el % de arcilla fueron los factores que más afectaron al mayor número de especies de la comunidad de Poduromorpha. La humedad relativa y % de arcilla de manera positiva y la fracción gruesa de manera negativa.
 - 12) Los factores edáficos que más afectaron la diversidad y riqueza de los Poduromorpha de Chamela fueron la húmeda, la fracción gruesa (>2mm) y el % de arcilla.
 - 13) Fueron más similares las comunidades de suelo y la mayor diferencia estuvo entre la comunidad hojarasca de la cuenca 1 y el suelo de la cuenca
 - 14) Se registraron 54 especies de los ambientes hojarasca y suelo, con lo cual, la riqueza de Collembola se incrementó en un 350% para el estado de Jalisco. Aproximadamente el 20% de las especies resultaron nuevas para la ciencia, el 27% fueron nuevos registros para el país, y el 68% fueron nuevos registros para el estado de Jalisco.
 - 15) El suelo presentó la mayor riqueza, 50 especies, mientras que la hojarasca presentó solo 33 especies. Ambos biotopos compartieron el 54% de las especies.
 - 16) Diciembre fue el mes con menor densidad, riqueza y diversidad.
 - 17) La riqueza de los Poduromorpha fue mayor en el suelo y particularmente en la comunidad suelo de la cuenca 4, la hojarasca de la cuenca 4 presentó la menor riqueza.
 - 18) Las cuatro comunidades de Poduromorpha perdieron riqueza drásticamente en diciembre.
 - 19) La rareza fue en todas las comunidades mayor al 50%, lo cual equivale a decir que en todas las comunidades poco más del 50% de las especies tuvieron abundancias relativas inferiores al 1%
 - 20) No hubo especies euconstantes en ninguna comunidad, sólo *Tafallia insularis* lo fue marginalmente en el suelo de la cuenca 1.
 - 21) Las especies dominantes y más constantes de Poduromorpha resultaron *Xenylla humicola* y *Tafallia insularis*.
-

9. LITERATURA CITADA

- Arbea, J.I. y R. Jordana 1985. Estudio ecológico de la colembofauna de los suelos del Macizo de Quinto Real (Pirineos Occidentales) y descripción de dos especies nuevas: *Anurida flagellata* sp. n. y *Onychiurus subedinensis* sp. n. (Insecta, Collembola). Boletín de la Estación Central de Ecología, 28:57-80.
- Arbea, J.I. y R. Jordana 1988. Efectos de la repoblación con Alerce (*Larix kaempferi*) en la zona norte de Navarra, sobre la estructura de las poblaciones de colémbolos edáficos. *Actas del Congreso de Biología ambiental*, Tomo II:253-265.
- Ashraf, M. 1969. Studies on the biology of Collembola. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 6:337-47.
- Athias, F. 1974. Les Microarthropodes du sol. In: Analyse d'un écosystème tropical humide: la savane de Lamto (Cote d'Ivoire). V Les organismes endogés. *Bull. Liais. Cher. Lamto, no. spécial 1974:55-89*.
- Athias-Henriot, C. 1972. Inventaire des Microarthropodes pédognétiques de la prairie permanente de Borcuolo en Normandie (Participation française au PBI, section P.T. Prairie). I. Echantillonnage préparatoire au protocole expérimental. *Rev. Soc. Sav. Hie. Normandie: 5-21*.
- Barajas-Morales, J. 1985. Wood structural differences between trees of two tropical forests in México. *IAWA Bull, n. s. 6:355-314*.
- Barra, J.A. 1976. Le développement postembryonnaire de *Pseudosinella decipiens* et *P. impediens* sous certaines conditions expérimentales. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 13:285-97.
- Barra, J.A. y Christiansen K, 1975. Experimental study of aggregation during the development of *Pseudosinella impediens* (Collembola, Entomobryidae). *Pedobiologia 15:343-7*.
- Betsch, J.M. 1974. Contribution à l'étude de la reproduction chez les Bourletiellinae (Collemboles, Symphypléones). *Pedobiologia, 14:179-81*.
- Betsch, J.M. y J.P. Cancela da Fonseca 1995. Changes in edaphic factors and microarthropod communities after clearing and burning in a tropical rain forest in French Guyana. *Acta Zool. Fennica, 196:142-145*.
-

- Betsch-Pinot, M.C. 1974a. Développement post-embryonnaire de la plaque génitale de la femelle de *Proisotoma minuta* (Tullberg, 1871) (Collembole, Isotomidae). *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 11:2113-18.
- Betsch-Pinot, M.C. 1974b. Développement post-embryonnaire de la plaque génitale du male de *Proisotoma minuta* (Collembola, Isotomidae). *Pedobiologia*, 14:269-72.
- Betsch, J.M. y Vannier, G. 1977. Caractérisation des deux phases juvéniles d'*Allacma fusca* (Collembola, Symphypleona) par leur morphologie et leur écophysiologie. *Zeitschrift für Zoologische Systematic und Evolutionsforschung*, 15:124-41.
- Betts, M.M. 1955. Food of titmice in oak woodland. *Journal of Animal Ecology*, 24:282-323.
- Bhattacharya, T. y D.N. Raychaudhuri 1979. Monthly variation on the density of soil microarthropods in relation to some climatic and edaphic factors. *Entomon*, 4(4):313-318.
- Blancquaert, J.P. y Mertens, J. 1977. Mating behaviour in *Sphaeridia pumilis* (Collembola). *Pedobiologia*, 17:343-9.
- Bayoucos, G. V. 1961. Directions for making mechanical analysis of soil by hydrometer method. *Soil Sci.*, 42:25-35.
- Brackenbury, J. 1990. A novel method of self-righting in the springtail *Sminthurus viridis* (Insecta, Collembola) *Journal of Zoology*, 27:1117-19.
- Breymeyer, A. 1978. Analysis of the trophic structure of some grassland exosystems. *Pol. Ecol. Stud.* (4)2:55-128.
- Broady, P.A. 1979. Feeding studies on the collembolan *Cryptopygus antarcticus* Willem at Signy Island, South Orkney Islands. *British Antarctic Survey Bulletin*, 48:37-46.
- Bullock, J.A. 1967. The arthropods of tropical soils and leaf litter. *Trop. Ecol.*, 8:74-87.
- Bullock, S.H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. *Arch. Met. Geoph. Biocl. ser. B.* 36:297-316.
- Bullock, S.H. 1988. Rasgos del ambiente físico y biológico de Chemela, Jalisco, México. *Folia Entomol. Mex.*, 77:5-17.
-

- Cervantes, L., J. M. Maass y R. Domínguez 1988. Relación lluvia-escurrimiento en un sistema pequeño de cuencas de selva baja caducifolia. *Ing. Hidraul. Mex. Segunda Epoca*. III.(1):30-42.
- Choudhuri, D. K. y S. Roy 1971. The Collembola (Insecta) of the uncultivated fields in Burdwan district (West Bengal), with remarks on correlation between monthly population and certain soil factors. *Proc. Zool. Soc., Calcutta* 24:33-39.
- Christian, E. 1990. Ein nicht-myzelialer Pilz (Amphoromorpha) als Ektoparasit an Hoehlen-Collembolen. *Carinthia II, Klagenfurt*, 180/100:373-80.
- Christiansen, K. 1964. Bionomics of Collembola. *Annu. Rev. Entomol.*, 9:147-178.
- Christiansen, K. y P. Bellinger 1980. *The Collembola of North America and North of the Rio Grande. A taxonomic analysis*. Grinnell College, Iowa, USA, 1-4:1-1322.
- Christiansen, K. 1992. Springtails. *The Kansas School Naturalist*. 39(1):1-16.
- Colinas, C., Inghram, E., y Molina, R. 1994. Population response of target and non-target forest soil organisms to selected biocides. *Soil Biology and Biochemistry*, 26:41-7.
- Clemen, R. B. y L. P. Pedigo 1970. Collembola populations from selected arable fields. *Proc. North Cent. Brach. Entomol. Soc. Am.* 25:115-119.
- Covarruvas, R., F. Rubio y F. Dicastri 1964. Observaciones ecológico-cuantitativas sobre la fauna edáfica de zonas semiáridas del norte de Chile. *Monogr. Ecol. Biogeogr. Chile, Univ. Chile Bol. Prod. Animal Ser. A.*, 2:1-109.
- Cummerow, J., J. Castellanos, M. Maass y A. Larigauderie. Production and seasonality of fine-root growth in a Mexican deciduous dry forest. *Vegetation*, (en prensa).
- Dallai, R. 1975. Ultrastructural and polarized light microscope studies on spermatophores of *Dicyrtoma ornata* (Insecta, Collembola). *Journal of Ultrastructural Reserch*, 50: 355-61.
- Delamare-Deboutteville, C. y Massoud, Z. 1968. Révision de *Protentomobrya walkeri* Folsom, Collembole du Crétacé, et remarques sur sa position systématique. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 4:619-30.
- Díaz, A. 1989. Composición y estructura de la comunidad de colémbolos (Insecta) en el Paramo de Piedras Blancas (Merida-Venezuela). Univ. de los Andes Facultad de Ciencias, Depto. de Biología. Ecología Animal. 182pp.

- Díaz, A. y J. Najt 1990. Étude des peuplements de microarthropodes dans deux Páramos de l'État de Mérida (Venezuela). II. Structure des peuplements. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 27(3):331-340.
- Disney, R.H.L. 1983. A synopsis of the taxonomist's tasks, with particular attention to phylogenetic cladism. *Field Studies*, 5:841-65.
- Disney, R.H.L. 1994. Defending cladistics. *Atenna*, 18:108-9.
- Edwards, C. A. 1967. Relationships between weights, volumens and numbers of soil animals. In: *Progress in Soil Biology*, (ed. O. Craff and J. E. Statchell), Amsterdam, 585-594pp.
- Fjellberg, A. 1985. Recent advances and future needs in the study of Collembola biology and systematics. *Quaestiones Entomologicae*, 21:559-70.
- Fjellberg, A. 1989. Redescription of *Mackenziella psocoide* Hammer, 1953 and discussion of its systematic position (Collembola, Mackenziellidae). In *Third International Seminar on Aperygota* (ed. R. Dallai), pp.93-105. University of Siena, Siena.
- Filser, J. 1994. The effects of the systemic fungicide Aktuan on Collembola under field conditions. *Acta Zoologica Fennica*. 195:32-4.
- Gamma, M.M. da, A. Nogueira y A.F.A. Múrias 1991. Effects du reboisement par *Eucalyptus globulus* sur les Collemboles édaphiques. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 28(1):9-18.
- Ghilarov, M. S. 1965. Some practical problems in soil Zoology. *Pedobiologia*, 5:189-205.
- Gilmore, S.K. 1970. Collembola predation on nematodes. *Search-Agriculture*, 1(3):1-12.
- Gray, J. y Shear, W. 1992. Early life on land. *American Scientist*, 80:444-56.
- Greenslade, P- 1981. Survival of Collembola in arid environments: observations in South Australia and the Sudan. *Journal of Arid Environments*, 4:241-56.
- Gunn, A. y Cherrett, J.M. 1993. The exploitation of food resources by soil meso and macro invertebrates. *Pedobiologia*, 37:303-20.
- Harrison, P.M., Block, W. y Worland, M.R. 1990. Moisture and temperature dependent changes in the cuticular permeability of the Antarctic springtail *Parisotoma*
-

- octoculata* (Willem). *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 27:435-48.
- Harrison, P.M., Rothery, P. y Block, W. 1991. Drying processes in the Antarctic collembolan *Cryptopygus antarcticus* (Willem). *Journal of Insect Physiology*, 37:883-90.
- Hagvar, S. 1982. Collembola in Norwegian coniferous forest soils I. Relations to plant communities and soil fertility. *Pedobiologia* 24:255-296.
- Hemmer, W. 1990. Karyotype differentiation and chromosomal variability in springtails (Collembola, Insecta). *Biology and Fertility of Soils*, 9:119-25.
- Hertzberg, K., Leinaas, H.P., y Ims, R.A. 1994. Patterns of abundance and demography: Collembola in a habitat patch gradient. *Ecography*, 17:249-59.
- Hewlett, J. D. 1982. Principles of Forest Hydrology. University of Georgia Press, Georgia, USA.
- Hisamatsu, M., Itoh, R., y Takahashi, T. 1986. Life cycle of a collembolan species *Entombrya aino* (Matsumura et Ishida) *Daigaki Kyoyubu Kiyo*, 17:63-70.
- Holt, J. A. 1985. Acari and Collembola in the litter and soil of three north Queensland rain forest. *Aust. J. Ecol.* 10:57-65.
- Hölldobler, B. y Willson, E.O. 1990. *The ants*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Hopkin, S. P. 1997. Biology of the springtails (Insecta: Collembola). Oxford University Press, N. Y. 330 pp.
- Huhta, V., Karppinen, E., Nurminen, M. y A. Valpas 1967. Effect of silvicultural practices upon arthropods, annelid and nematode populations in coniferous forest soil. *Ann. Zool. Fenn.*, 4:87-135.
- Hunter, B.A., Johnson, M.S., y Thompson, D.J. 1987. Ecotoxicology of copper and cadmium in a contaminated grassland ecosystem. II. Invertebrates. *Journal of Applied Ecology*, 24:587-99.
- Izarra, D. C. y R. Boo 1980. Los efectos de una reforestación con plantas introducidas sobre los microatrópodos del suelo. *ISSN*. 5:59-70.
- Jackson, M.L. 1982. *Análisis Químicos de Suelos*. 4a. ed. Omega, Madrid. 662pp.
-

- Jaegar, G. y Eisenbeis, G. 1984. pH-dependent absorption of solutions by the ventral tube of *Tomocerus flavescens* (Tullberg, 1871) (Insecta, Collembola). *Revue d'Ecologie et de Biologie du sol*, 21:519-31.
- Joose, E. N. G. 1971. Ecological aspect of aggregation in Collembola. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 8(1):91-97.
- Jordana, R., Arbea, J.I., Moraza, L., Montenegro, E., Mateo, M.D., Hernández, M.A. y Herrera, L. 1987. Effect of reafforestation by conifers in natural biotopes of middle and south Navarra (Northern Spain). *Revue Suisse de Zoologie*, 94(3): 491-502.
- Kamplichler, C. y Hauser, M. 1993. Roughness of soil pore surface and its effect on available habitat space of microarthropods. *Geoderma*, 56:223-32.
- Kato, M. 1995. The aspidistra and the amphipod. *Nature*, 377:293.
- Klauer, E. 1975. Some aspects of the reproductive biology of *Bourletiella* (*Cassagnaudiella*) *pruinosa* (Tullberg, 1871) (Collembola; Sminthuridae). *Bulletin Zoologisch Museum, Universitet van Amsterdam*, 4(20):1979-86.
- Klironomos, J.N. y Kendrick, B. 1995. Relationships among microarthropods, fungi, and their environment. *Plant and Soil*, 170:183-97.
- Kovac, L. 1994. Effects of soil type on collembolan communities in agroecosystems. *Acta Zool. Fennica* 195:89-93.
- Krool, S. y Brauer, T. 1987. Reproduction, development and pheromone secretion in *Heteromurus nitidus* Templeton, 1835 (Collembola, Entomobryidae). *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 24:187-95.
- Lavelle, P., E. Maury y V. Serrano 1981. Estudio cuantitativo de la fauna del suelo en la región de Laguna Verde, Veracruz. Epoca de lluvias. En: P. Reyes (Ed.) *Estudios Ecológicos en el Trópico Mexicano*. Inst. de Ecología A.C., México. 105 pp.
- Loring, S.J., Snider, R.J., y Robertson, L.S. 1981. The effects of three tillage practices on Collembola and Acarina populations. *Pedobiologia*, 22:172-84.
- Lott, E.J. 1985. *Listados florísticos de México. III*. La Estación de Biología Chamela, Jalisco. Inst. Biología, U.N.A.M., México, D.F.
-

- Luciañez, M.J. y J.C. Simón 1991. Estudio de la variación estacional de la colembofauna en suelos de alta montaña en la Sierra de Guadarrama (Madrid). *Misc. Zool.*, 15:103-113.
- Ludwing, J.A. y J.F. Reynolds 1988. *Statistical Ecology. A Primer Methods and Computing*. A. Wiley Interciencia Publication. Nueva York. 337 pp.
- Lussenhop, J. 1993. Effects of Collembola species on nodule occupancy by two *Bradyrhizobium japonicum* strains. *Soil Biology and Biochemistry*, 25:775-80.
- Lussenhop, J. 1996. Collembola as mediators of microbial symbiont effects to soybeans. *Soil Biology and Biochemistry*, 28:363-9.
- Maass, J. M. y A. Martínez-Yrizar 1990. Los ecosistemas: definición, origen e importancia el concepto. *Ciencias*. 4:10-20.
- Maddox, J.V., Mari Mutt, J.A.M. y Brunjes, V. 1982. Microsporidia from 5 species of entomobryid Collembola. *Journal of Invertebrate Pathology*, 40:340-9.
- Magaña-Rueda, P. 1986. *La familia Bromeliaceae en la costa de Jalisco*. Tesis de Licenciatura, Fac. Ciencias, U.N.A.M., México, D.F.
- Massoud, Z. y Betsch-Pinot, M.C. 1974. Observation sur la ponte de *Proisotoma minuta* (Collemboles, Isotomidae). *Pedobiologia*, 14:208-12.
- Mari Mutt, J.A. 1981. Redescription of *Willowsia jacobsoni* (Boerner), and entomobryid with conspicuous sexual dimorphism (Insecta: Collembola). *Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico*, 65:361-73.
- Mari Mutt, J.A. y P. F. Bellinger 1990. A catalog of the Neotropical Collembola. Flora y Fauna Handbook No. 5. Sandhill Crane Press. 237 pp.
- Mari Mutt, J.A.M. y Soto-Adames, F.N. 1987. Molting, fecundity, and longevity in *Willowsia jacobsoni* (Collembola: Entomobyidae). *Caribbean Journal of Science*, 23:298-304.
- Martínez-Yrizar, A. y J. Sarukhán 1990. Letterfall patterns in a tropical deciduous forest in over a five-year period. *Biotropica*, 19:226-235.
- Mateos, E. 1991. Diversidad de las comunidades de colémbolos en suelos de encinar mediterráneo. *Studia OEcologica*, 8:219-231.
-

- Mateos, E. 1992. *Colémbolos (Collembola, Insecta) edáficos de encinares de la Serra de L'Obacy la Serra de Prades (Sierra Prelitoral Catalana). Efectos de los incendios forestales sobre estos artrópodos*. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona.
- Mendoza-Arviso, M. S. 1995. Los insectos colémbolos y la sucesión secundaria del bosque mesófilo de la reserva de la biósfera "El Cielo", Tamaulipas. Tesis de Licenciatura. ENEP-Iztacala, UNAM. 92pp.
- Mertens, J. y Blancquaert, J.P. 1980. Population dynamics of *Orchesella cincta* (Collembola) in experimental conditions. *Pedobiologia*, 20:301-8.
- Mertens, J., Blancquaert, J.P. y Bourgoigne, R. 1979. Aggregation pheromone in *Orchesella cincta*. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 16:441-7.
- Mertens, J. y Bourgoigne, R. 1977. Aggregation pheromone in *Hypogastrura viatica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2:44-8.
- Miles, P.M. 1971. Nematodes associated with *Orchesella villosa* (Geoff.) (Collembola, Entomobryidae). *Entomologist's Monthly Magazine*, 107:193-4.
- Miranda, F., y Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 28:29-179.
- Miranda, R. A. y J. G. Palacios-Vargas 1992. Estudio comparativo de las comunidades de colémbolos edáficos de bosque de *Abies religiosa* y cultivo de haba (*Vicia faba*). *Agrociencia*, serie Protección Vegetal. 3(4):7-18.
- Munsell. 1992. *Soil Chart*. Munsell Color Co. Baltimor, E.U.A. Department of Agriculture. Hand Book 18. Soil survey Manual.
- Najt, J. 1976. Algunos conceptos sobre la biología de los suelos como ciencia de nuestro tiempo. *IDIA Supl.* 29:97-105.
- Najt, J. y J. G. Palacios-Vargas 1986. Nuevos Brachystomellinae de México (Collembola: Neauridae). *Nouv. Rev. Ent. (N.S.)* 3(4):457-471.
- Nakamura, Y., Matsuzaki, I., y Itakura, J. 1992. Effect of grazing by *Sinella curviseta* (Collembola) on *Fusarium oxysporum* f.sp. *curvumerinum* causing cucumber disease. *Pedobiologia*, 36:168-71.
- Nijjima, K. 1973. Experimental studies on the life history, fecundity and growth of *inella curviseta* (Aperygota, Collembola). *Pedobiologia*, 13:186-204.
-

- Pankhurst, C. E. 1994. Biological Indicators of Soil Health and Sustainable Productivity. In: Soil Resilience and Sustainable Land Use Ch. (20). D. J. Greeland and Szaboics (Eds.) CAB International. 331-351pp.
- Payne, J.A., King, E.W., y Beinhart, G. 1968. Arthropod succession and decomposition of buried pigs. *Nature*, 219:1180-1.
- Palacios-Vargas, J.G. 1981. Collembola asociados a *Tillandsia* (Bromeliacea) en el Derrame lávico del Chichinautzin, Morelos, México. *Southwestern Entomologist*, 6(2):87-98.
- Palacios-Vargas, J.G. 1983. Catálogo de los colémbolos mexicanos. *Ann. Esc. Nac. Cienc. Biol. Mex.* 27:97-105.
- Palacio-Vargas, J.G. 1985. Los Microartrópodos del Popocatepetl. Aspectos ecológicos y biogeográficos de los Oribátidos (Acarida) y los colémbolos (Apterigota). Tesis doctoral. Fac. Ciencias UNAM. 114 pp.
- Palacios-Vargas, J.G. 1991. Introducción a los insectos sin alas. (Protura, Diplura, Collembola, Thysanura). Manuales y Guias para el estudio de microartrópodos. Depto. de Biología, Fac. Ciencias, UNAM. 23pp.
- Palacios-Vargas, J.G. 1996. Catálogo de los Collembola de México. Facultad de Ciencias, UNAM. 1a Ed. 102 pp.
- Palacios-Vargas, J.G. y B.E. Mejía 1988. Colémbolos de Jalisco, con descripción de nuevas *Friesea* (Collembola: Neanuridae) y clave para determinar especies. *Folia Entomol. Mex.*, 77:19-31.
- Palacios-Vargas, J. G. y J. A. Gómez-Anaya 1991. Los colémbolos y su relación con los hongos. Memorias de I Simposio Nacional sobre la interacción Insecto-Hongo. *Soc. Mex. Entomol.*, 99-114.
- Palacios-Vargas, J. G. y J. A. Gómez-Anaya 1993. Los Collembola (Hexapoda: Apterigota) de Chamela, Jalisco, México (Distribución Ecológica y Claves). *Folia Entomol. Mex.*, 89:1-34.
- Palacios-Vargas, J. G. y J. A. Gómez-Anaya 1994. Lista actualizada de colémbolos micetofílos de México (Hexapoda:Entognatha). *Folia Entomol. Mex.* 92:21-30.
- Palacios-Vargas, J. G. y J. A. Gómez-Anaya 1995. Two new mexican species of *aleonura* (Collembola: Neanuridae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 68(1):95-102.
-

- Palacios-Vargas, J.G. y J.A. Gómez-Anaya 1996. Three new species of *Acherontides* from México. *Caribbean J. Science*. 32(4):375-381.
- Palacios-Vargas, J.G. y L. Kovac. 1995. A new Mexican species of Isotomodes (Collembola: Isotomidae). *Southwestern Entomol.*, 4:501-505.
- Palacios-Vargas, J. G. y J. M. Thibud 1985. Nuevos Hypogastruridae anoftalmos (Collembola) de cuevas y suelos de México. *Folia Entomol. Mex.* 66:3-16.
- Palacios-Vargas, J. G. y M. V. Vidal-Acosta. 1994. Nuevas especies de *Friesea* (Collembola: Neanuridae) de reservas biológicas de México. *Southeastern Entomologist*, 19(3):291-299.
- Patiño, M. C. 1990. Variación espacial y temporal de la capa de hojarasca (mantillo) en una selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco, México. Tesis profesional, Fac. Ciencias, UNAM, México.
- Paulus, H.F. 1972. Zum Feinbau der Komplexaugen einiger Collembolen. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung (Insecta, Apterygota). *Zoologische Jahrbucher fur Anatomie*, 89:1-116.
- Peláez, J. E. and L. R. Sánchez-Velásquez 1989. La sucesión forestal: fundamento ecológico de la silvicultura. *Ciencia y desarrollo*. XIV(84):33-43.
- Persson, T. y U. Lohm, 1977. Energetical significance of the annelids and Arthropods in Swedish grassland soil. *Ecological Bulletins* 23:1-211.
- Petersen, H. 1971. Methods for estimation of growth in Collembola in cultures and in the fiels, exeplyfied by preliminary results for *Onychiurus furcifer* (Boerner). *Annales de Zoologie, Ecologie Animale*, 1971:235-54.
- Petersen, H. 1981. The respiratory metabolism of Collembola species from a Danish beechwood. *Oikos*, 37:273-86.
- Petersen, H. 1980. Population dynamics and metabolic characteriaton of Collembola species in a beech forest ecosystem. In *Soil biolgy as related to land use practices* (ed. D.L. Dindal). pp, 806-33. Environmental Protection Agency, Washington, D.C.
- Petersen, H. 1982. Structure and size of soil animal populations. *Oikos*, 39(3):306-329.
- Petersen, H. y Luxton M. 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos*, 39:287-388.
-

- Peterson, A.J. 1971. Population studies on the antarctic Collembola *Gomphiocephalus hodgsoni* (Carpenter). *Pacific Insects Monographs*, 25:75-98.
- Ponge, J. F. y B. Prat 1982. Les collemboles, indicateurs du mode d'humification dans les peuplements résineux, fevillus et mélangés: résultats obtenues en forêt d'Orleans. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 19(2):237-250.
- Ponge, J.F. 1983. Les collemboles, indicateurs du type d'humus in milieu forestier. *Résultats obtenue au Sud de Patis. Ecol. General*, 4(4):359-374.
- Pozo, J. 1986. Ecological factors affecting Collembola populations. Ordination of communities. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 23(3):299-311.
- Pozo, J., D. Selga y J. C. Simon 1986. Studies on the Collemboles populations of several plant communities of the Basque Country (Spain). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 23(2):215-232.
- Prat, B. y Z. Massoud 1980. Etude de la communauté des Collemboles dans un sol forestier. I. Structure du peuplement. *Rev. Ecol. Biol. Sol*. 17(2):199-216.
- Rapoport, E.H. 1959. Algunos aspectos de la biología de suelos. *Ext. Cult. Univ. Sur Bahía Blanca*: 1-23pp.
- Rapoport, E.H. 1966. Comentarios sobre la diataxis de algunos animales del suelo, con especial referencia a su distribución espacial. In E. H. Rapoport (ed.). *Progresos en Biología del suelo*. (UNESCO) Montevideo 288-297pp.
- Rapoport, E.H. 1968. La fauna edáfica y sus aplicaciones en la caracterización de los suelos In: *Progresos en Biodinámica e Productividad de solo*. II Cong. Lat. Amer. Biología do solo. Univ. Sta. María Brasil, 155-169.
- Rapoport, E.H. 1970. Fauna del suelo: Algunos datos sobre su abundancia y distribución. En: *La ciencia en Venezuela. Universidad de Carabobo*. 469-481pp.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa, México. D.F.
- Rzedowski, J. y McVaugh. 1966. La vegetación de Nueva Galicia. *Contrib. Univ. Michigan Herb*. 9:1-123.
- Rusek, J. 1975. Die Bodenbildende Funktion von Collembolen und Acarina. *Pedobiología*, 15:299-302.
-

- Ryke, P. A. y G. C. Loots, 1967. The composition of the microarthropods fauna in South African soil; *in*: Progress in soil biology. O. Graff et J. E. Satchell ed., Fried. Vieweg and Sohn, North Holland Publ., Braunschweig, Amsterdam: 538-546.
- Schults, H.J. 1991. Further contribution to the Collembola fauna of the Hiddensee Island (Insecta, Collembola) *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Gorlitz*, 65:(7):3-9.
- Sedlag, U. 1952. Untersuchungen über den Ventraltubus der Collembolen. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Martin-Luther-Universität Halle-Witterburg*, 1:93-127.
- Serafino, A. y J. F. Merino 1978. Poblaciones de microartrópodos en diferentes suelos de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 26(1):139-151.
- Sousa, J. P. y M. M. da Gama 1994. Rupture in a Collembola community structure from a *Quercus rotundifolia* Lam. forest due to the reafforestation with *Eucalyptus globulus* Labill. *Eur. J. Soil Biol.* 30(2):71-78.
- Tamarelle, M. 1984. Transient rudiments of second antennae on the intercalary sement of embryos of *Anurida maritima* Guer (Collembola, Arthroplena) and *Hypantiria cunea* Drury (Lepidoptera, Arctiidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 13:331-6.
- Tanaka, M., Y. Sugi, S. Tanaka, Y. Mishima y R. Hamada, 1978. Biological Production in a warm-temperate evergreen oak forest of Japan. JIBP Synthesis, Japanese Committee for the International Biological Program. 18:147-165.
- Takeda, H. 1981. Effects of shifting cultivation on the soil meso-fauna with special reference to collembolan population in the north-east Thailand. *Memoirs of the College of Agriculture, Kyoto Univ.* 118:45-60.
- Takeda, H. 1987. Dynamics and maintenance of collembolan community structure in a forest soil system. *Res. Pop. Ecol.* 29(2):291-346.
- Tosi, L. 1977. Alimenti animali nelle diete di alcune specie di collemboli: ricerche preliminari sul cannibalismo in *Sinella coeca* (Schoett). *Ateneo Parmense, Acata Naturi*, 13:445-55.
- Tosi, L., Parisi, V., y Nieder, L. 1977. Analysis of the feeding behaviour of *Sinella caeca* (Schoett) (Collembola). *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 14:483-92.
-

- Usher, M.B. 1969. Some properties of the aggregation of soil arthropods: Collembola. *Journal of Animal Ecology*, 38:607-22.
- Van Straalen, N.M. y Joosse, E.N.G. 1985. Temperature responses of egg production and egg development in two species of Collembola. *Pedobiologia*, 28:265-73
- Vázquez, M. M. y J. G. Palacios-Vargas. 1990. Nuevos registros y aspectos biogeográficos de los colémbolos de la Sierra de La Laguna, Baja California Sur, México. *Folia Entomol. Mex.*, 78:5-22.
- Vegter, J. J., P. De Bie y H. Dop 1988a. Distribution ecology of forest floor Collembola (Entomobryidae) in the Netherlands. *Pedobiología* 21:65-78.
- Vegter, J. J., Joosse E. N. G. y G. Ernsting 1988b. Community structure, distribution and population dynamics of Entomobryidae (Collembola). *Journal of Animal Ecology* 57:971-981.
- Villalobos, F. J. 1989. Los colémbolos Poduromorpha (Apterygota: Insecta) y la sucesión secundaria del Bosque Mesófilo de Montaña. *Biotam*, UAT, Tamaulipas, México. 1:45-52.
- Villalobos, F. J. 1990. Estudio preliminar sobre la abundancia y diversidad de los Collembola (Apterygota) de un bosque tropical del Noreste de México. *Folia Entomol. Mex.*, 80:5-29.
- Walter, D.E. 1987. Trophic behaviour of "myucophagous" microarthropods. *Ecology*, 68:226-9.
-

APÉNDICE (Cuadros I a X)

Cuadro I. Densidad (individuos/m²) para las familias de Collembola de la hojarasca de la cuenca 1 (Jul-91/Jun-92).

Familia/mes	Jul	Ags	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	DMA
Onychiuridae	32	21	84	242	368	-	505	168	-	-	-	-	118
Hypogastruridae	337	74	158	537	1347	74	737	1505	116	74	179	137	439
Brachystomellidae	63	42	-	-	21	-	189	63	-	-	-	-	32
Odontellidae	-	-	158	74	74	-	74	-	-	-	-	-	32
Anuridae	-	11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Neanuridae	-	-	-	-	179	-	42	-	-	-	-	-	18
Isotomidae	1168	305	432	1095	4832	-	6937	200	-	-	-	-	1247
Eptomobryidae	1884	874	1284	3253	1495	263	684	926	632	284	305	432	1026
Neeidae	-	21	-	547	1526	-	179	200	-	-	-	-	206
Dycirtomidae	-	-	21	-	-	-	63	11	-	-	-	-	8
Sminthuridae	-	-	-	53	-	-	6968	32	-	-	-	-	1103
Sminthuridae	526	84	274	789	8263	-	3116	158	21	-	-	-	588
DMM	4011	1432	2411	6589	18105	337	19495	3263	768	358	484	568	4818

DMA: Densidad Media Anual; DMM: Densidad Media Mensual

Cuadro II. Densidad (individuos/m²) para las familias de Collembola de la hojarasca de la cuenca 4 (Jul-91/Jun-92).

Familia/mes	Jul	Ags	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	DMA
Onychiuridae	32	-	63	11	137	-	1600	-	-	-	-	-	154
Hypogastruridae	284	42	221	379	305	32	526	453	11	232	84	53	218
Brachystomellidae	42	-	-	42	95	-	137	42	-	-	-	-	30
Odontellidae	-	-	11	32	495	-	432	305	-	-	-	-	106
Anuridae	-	-	-	-	-	-	11	-	-	-	-	-	1
Neanuridae	-	-	21	21	-	-	105	-	-	-	-	-	12
Paronellidae	-	-	-	-	32	-	-	-	-	-	-	-	3
Isotomidae	1211	295	137	558	3337	-	14789	95	-	-	-	-	1702
Eptomobryidae	1863	526	1821	2463	863	95	526	1158	158	126	432	126	846
Neeidae	-	-	-	116	137	-	811	32	-	-	-	-	91
Dycirtomidae	-	-	-	53	-	-	74	-	-	-	-	-	11
Sminthuridae	11	-	-	-	347	-	2547	74	-	-	-	-	1341
Sminthuridae	484	105	242	484	1958	-	12716	105	-	-	-	-	248
DMM	3926	968	2516	4158	7705	126	34274	2263	168	358	516	179	4763

DMA: Densidad Media Anual; DMM: Densidad Media Mensual

Cuadro III. Densidad (individuos/m²) para las familias de Collembola del suelo de la cuenca 1 (Jul-91/Jun-92).

Familia/mes	Jul	Ags	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	DMA
Gnychyriidae	84	179	74	147	105	-	1558	274	42	-	-	-	205
Hypogastridae	832	32	600	74	537	389	168	2411	1632	1084	1674	1874	942
Brachystomellidae	147	63	95	42	11	-	589	305	-	-	-	-	104
Odontellidae	11	21	1400	126	32	-	158	211	-	-	-	-	163
Anuridae	11	53	11	11	-	21	-	95	-	-	-	-	17
Neanuridae	179	32	21	147	116	-	32	74	11	-	-	-	51
Isotomidae	5600	2895	716	1137	2221	21	3568	547	53	11	-	42	1401
Eptomobryidae	2632	3842	3758	4411	2379	811	421	3421	2063	926	600	1295	2213
Neelidae	-	-	95	95	326	-	432	221	-	-	-	-	97
Dycirtomidae	-	-	11	-	-	-	84	42	-	-	-	-	11
Smynthuridae	-	-	-	21	-	-	2442	179	-	-	-	-	644
Smynthuridae	284	379	379	389	1863	-	4074	337	21	-	-	-	220
DMM	9779	7495	7158	6600	7589	1242	13526	8116	3821	2021	2274	3211	6067

DMA: Densidad Media Anual; DMM: Densidad Media Mensual

Cuadro IV. Densidad (individuos/m³) para las familias de Collembola del suelo de la cuenca 4 (Jul-91/Jun-92).

Familia/mes	Jul	Ags	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	DMA
Gnychyriidae	32	42	221	63	316	-	1463	105	32	-	11	-	190
Hypogastridae	158	358	221	295	95	63	242	95	3042	747	432	337	507
Brachystomellidae	95	42	316	21	42	-	53	495	32	-	-	-	91
Odontellidae	32	21	53	400	-	-	221	1284	-	-	-	-	168
Anuridae	-	11	21	21	21	-	-	11	-	-	-	-	7
Neanuridae	11	147	42	53	53	-	463	42	11	11	-	-	69
Paronellidae	-	-	63	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5
Isotomidae	4432	3368	1947	1705	3474	-	6547	947	53	-	116	-	1882
Eptomobryidae	2221	3295	3421	4705	1958	389	463	4074	1274	274	1874	747	2058
Neelidae	11	21	63	74	95	-	200	84	-	-	-	-	46
Dycirtomidae	-	-	-	-	-	-	32	63	-	-	-	-	8
Smynthuridae	-	-	-	53	-	-	1232	32	-	-	-	-	482
Smynthuridae	158	211	347	368	1526	-	3032	126	21	-	-	-	110
DMM	7147	7516	6716	7758	7579	453	13947	7358	4463	1032	2432	1084	5624

DMA: Densidad Media Anual; DMM: Densidad Media Mensual

Cuadro V. Densidad (individuos/m²) de las especies de Poduromorpha de la comunidad hojarasca cuenca 1 (Jul-91/Jun-92).

Sp/nes	Jul	Ags	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	DMA
Xhu	116	32	84	168	1253	32	411	1105	63	32	11	95	283
App	-	-	-	74	-	-	-	-	-	-	-	-	6
Whu	-	-	11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Wpe	221	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	18
Tin	-	42	63	295	95	42	326	400	53	42	168	42	131
Ogl	-	-	-	-	53	-	-	-	-	-	-	-	4
Xen	-	-	158	42	21	-	74	-	-	-	-	-	25
Bpa	11	-	-	-	11	-	-	-	-	-	-	-	2
Rsil	53	42	-	-	11	-	189	63	-	-	-	-	30
Fna	-	-	-	-	11	-	-	-	-	-	-	-	1
Psu	-	11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Aal	-	-	-	-	21	-	-	-	-	-	-	-	2
Ppe	-	-	-	-	147	-	21	-	-	-	-	-	14
Par	-	-	-	-	-	-	21	-	-	-	-	-	2
Oop	32	-	11	242	263	-	32	84	-	-	-	-	55
Tdu	-	21	74	-	105	-	474	84	-	-	-	-	63
DMM	432	147	400	821	1989	74	1547	1737	116	74	179	137	638
S	5	6	6	5	11	2	8	5	2	2	2	2	17
H'	1.23	1.51	1.48	1.42	1.33	0.68	1.64	1.04	0.69	0.68	0.22	0.62	1.74
E	0.8	1.32	0.91	0.9	0.49	1.36	0.84	0.64	1.2	1.36	0.53	1	0.6

Clave de las especies en Cuadro 8

DMA= Densidad Media Anual; DMM= Densidad Media Mensual; S= Riqueza; H'= Diversidad; E= Equitatividad

Cuadro VI. Densidad (individuos/m²) de las especies de Poduromorpha de la comunidad hojarasca cuenca 4 (Jul-91/Jun-92).

Sp/mes	Jul	Ags	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	DMA
Xhu	21	42	11	95	221	21	221	211	-	11	-	-	71
Wbu	-	-	-	11	11	-	21	-	-	-	-	-	4
Wpe	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4
Tin	263	-	211	274	74	11	284	242	11	221	84	53	139
Ogl	-	-	-	-	379	-	-	-	-	-	-	-	32
Pxi	-	-	-	-	-	-	53	-	-	-	-	-	4
Xen	-	-	11	32	158	-	968	305	-	-	-	-	123
Bpa	-	-	-	-	-	-	-	11	-	-	-	-	1
Rsi	42	-	-	42	95	-	137	32	-	-	-	-	29
Fna	-	-	-	-	-	-	63	-	-	-	-	-	5
Psu	-	-	21	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
Aal	-	-	-	-	-	-	11	-	-	-	-	-	1
Aet	-	-	-	11	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Ppe	-	-	-	11	32	-	42	-	-	-	-	-	7
Oop	32	-	32	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5
Tdu	-	-	32	11	137	-	1600	-	-	-	-	-	148
DMM	358	42	316	484	1105	32	3400	800	11	232	84	53	576
S	4	1	6	8	8	2	10	5	1	2	1	1	16
H'	0.85	0	1.14	1.36	1.76	0.64	1.47	1.26	0	0.18	0	0	1.88
E	0.59	1.7	0.57	0.62	0.84	2.25	0.65	0.92	1.7	0.49	1.7	1.7	0.76

Clave de las especies en Cuadro 8

DMA= Densidad Media Anual; DMM= Densidad Media Mensual; S= Riqueza; H'= Diversidad; E= Equitatividad

Cuadro VII. Densidad (individuos/m²) de las especies de Poduromorpha de la comunidad suelo cuenca 1 (Jul-91/Jun-92).

Sp/mes	Jul	Ags	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	DMA
Cgi	11	21	11	-	11	-	-	-	-	-	-	-	4
Hor	-	-	11	-	21	-	-	-	-	-	-	-	3
Xhu	158	-	11	11	295	221	11	2221	1232	642	821	1305	577
Apo	-	-	-	-	-	-	-	105	11	-	-	-	10
Abu	32	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
Wbu	-	11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Wpe	-	-	-	-	32	-	-	-	-	-	-	-	3
Tin	621	11	579	63	179	168	158	84	389	442	905	568	347
Oco	11	-	-	21	-	-	-	-	-	-	-	-	3
Ogl	-	-	-	21	-	-	63	-	-	-	-	-	7
Pxi	11	11	53	11	-	-	84	32	-	-	-	-	17
Xen	-	11	1379	74	32	-	11	179	-	-	-	-	140
Rsi	158	63	95	53	42	-	579	305	-	-	-	-	108
Fna	42	11	21	105	116	-	32	74	-	-	-	-	33
Psu	11	53	11	11	-	21	-	-	-	-	-	-	9
Aal	-	-	-	-	-	-	11	126	-	-	-	-	11
Act	-	11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Ppe	11	-	-	42	-	-	-	-	-	-	-	-	4
Mic	-	11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Par	-	-	-	-	-	-	-	-	11	-	-	-	1
Oop	21	137	21	53	32	-	-	211	42	-	-	-	43
Tdu	74	42	53	-	74	-	1558	63	-	-	-	-	155
DMM	1158	389	2242	463	832	411	2505	3400	1684	1084	1726	1877	1481
S	12	13	11	11	10	3	9	10	5	2	2	2	23
H'	1.56	2.01	1.15	2.15	1.86	0.85	1.14	1.34	0.72	0.68	0.69	0.61	1.81
E	0.55	0.78	0.58	1	0.75	0.92	0.59	0.44	0.66	0.98	1	0.89	0.64

Clave de las especies en Cuadro 8

DMA= Densidad Media Anual; DMM= Densidad Media Mensual; S= Riqueza; H'= Diversidad; E= Equitatividad

Cuadro VIII. Densidad (individuos/m²) de las especies de Poduromorpha de la comunidad suelo cuenca 4 (Jul-91/Jun-92).

Sp/mes	Jul	Ags	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	DMA
Cej	53	32	42	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
Xhu	116	137	53	137	74	84	32	63	11	-	32	11	62
Apo	-	-	11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Wbu	-	11	-	32	-	-	-	-	-	-	-	-	4
Tln	-	232	116	126	21	63	200	32	3032	747	400	326	441
Oco	-	-	-	-	-	-	63	-	-	-	-	-	5
Ogl	21	-	-	-	-	-	84	-	-	-	-	-	9
Pki	-	-	63	42	-	-	116	74	-	-	-	-	25
Xen	21	126	11	379	-	-	11	1211	-	-	-	-	146
Bpa	11	-	-	-	21	-	-	221	-	-	-	-	21
Rji	84	42	316	21	21	-	53	274	32	-	-	-	70
Fna	-	116	21	42	53	-	463	42	11	-	-	-	62
Pju	-	11	11	21	-	-	-	-	-	-	-	-	4
Aal	-	21	11	-	-	-	-	11	-	-	-	-	4
Aet	11	-	-	-	-	-	-	-	-	11	-	-	2
Nqu	-	-	-	-	11	-	-	-	-	-	-	-	1
Nva	-	-	-	-	11	-	-	-	-	-	-	-	1
Ppe	-	32	21	11	-	-	-	-	-	-	-	-	5
Opp	21	-	95	-	32	-	-	-	-	-	-	-	12
Tdu	11	42	126	63	284	-	1463	105	32	-	11	-	178
DMM	347	800	895	874	526	147	2484	2032	3116	758	442	337	1067
S	9	13	13	10	9	2	9	9	5	2	3	2	23
H'	1.82	2	2.03	1.77	1.55	0.68	1.34	1.30	0.16	0.07	0.37	0.14	1.89
E	0.87	0.83	0.71	0.66	0.58	1.14	0.55	0.53	0.33	0.38	0.49	0.44	0.59

Clave de las especies en Cuadro 8

DMA= Densidad Media Anual; DMM= Densidad Media Mensual; S= Riqueza; H'= Diversidad; E= Equitatividad

Cuadro IX. Abundancia relativa de las especies de Poduromorpha en las cuatro comunidades.

Especie/comunidad	C1H	C4H	C1S	C4S
<i>Ceratophysella gibbosa</i>	-	-	0.3	0.99
<i>C. denticulata</i>	-	-	-	0.16
<i>Hypogastrura oregonensis</i>	-	-	0.18	-
<i>Xenylla humicola</i>	44.4	12.3	39	5.83
<i>Acherontides postosinus</i>	0.96	-	0.65	0.08
<i>Acherontides bullocki</i>	-	-	0.18	-
<i>Willemia buddenbrocki</i>	0.14	0.61	0.06	0.33
<i>W. persimilis</i>	2.88	0.76	0.18	-
<i>Tafallia insularis</i>	20.5	24.2	23.4	41.3
<i>Odontella (Sup.) cornifer</i>	-	-	0.18	0.49
<i>O. (Sup.) gr. gladiolifer</i>	0.69	5.48	0.47	0.82
<i>Pseudostachia xicoana</i>	-	0.76	1.12	2.3
<i>Xenyllodes</i> sp. nov.	3.85	21.3	9.47	13.7
<i>Brachystomella gr. parvula</i>	0.27	0.15	-	1.97
<i>Rapoportella sigwalti</i>	4.67	5.02	7.28	6.57
<i>Friesea nauimetzli</i>	0.14	0.91	2.25	5.83
<i>Pseudachorutes subcassoides</i>	0.14	0.3	0.53	0.16
<i>Pseudachorutes</i> sp. 2	0.14	-	-	0.16
<i>Pseudachorutes</i> sp. 3	-	-	0.12	0.25
<i>Arlesia albipes</i>	0.27	0.15	0.77	0.33
<i>Aetiopella</i> sp.	-	0.15	0.06	0.16
<i>Neotropiella quinqueoculata</i>	-	-	-	0.08
<i>N. vaderdrifti</i>	-	-	-	0.08
<i>Paleonura pescadorius</i>	2.2	1.22	0.3	0.49
<i>Micranurida</i> sp. nov.	-	-	0.06	-
<i>Paranura</i> sp. nov.	0.27	-	0.06	-
<i>Onychyurus opus</i>	8.65	0.91	2.9	1.15
<i>Tullbergia duops</i>	9.89	25.7	10.5	16.7
Total	100	100	100	100

C1H, Hojarasca cuenca 1; C4H, Hojarasca cuenca 4; C1S, Suelo cuenca 1; C4S, Suelo cuenca 4.

Cuadro X. Frecuencia de las especies de Poduromorpha en las cuatro comunidades.

Especie/comunidad ¹	C1H	C4H	C1S	C4S
<i>Ceratophysella gibbosa</i>	-	-	4	7
<i>C. denticulata</i>	-	-	-	0.8
<i>Hypogastrura oregonensis</i>	-	-	1.6	-
<i>Xenylla humicola</i>	40.8	17.5	35.8	25
<i>Acherontides potosinus</i>	0.8	-	2.5	-
<i>A. bullocki</i>	-	-	0.8	-
<i>Willemia buddenbrocki</i>	0.8	3.3	0.8	3.3
<i>W. persimilis</i>	-	-	0.8	-
<i>Tafallia insularis</i>	32.5	29.2	50.8	44.2
<i>Odontella (S.) cornifer</i>	-	-	1.6	0.8
<i>O. (S.) gr. gladiolifer</i>	0.8	1.6	1.6	2.5
<i>Pseudostachia xicoana</i>	-	10.8	8.3	11.7
<i>Xenyllodes sp. nov.</i>	6.7	1.8	10	11.7
<i>Brachystomella gr. parvula</i>	1.7	0.8	-	3.3
<i>Rapoportella sigwalti</i>	10.8	10	28.3	23.3
<i>Friesea nauimeztli</i>	0.8	4.2	14.2	20
<i>Pseudachorutes subcrassoides</i>	0.8	-	13.3	2.5
<i>P. sp. 2</i>	0.8	-	-	0.8
<i>P. sp. 3</i>	-	-	0.8	1.7
<i>Arlesia albipes</i>	1.7	0.8	5.8	2.5
<i>Aethiopella sp.</i>	-	0.8	0.8	1.7
<i>Neotropiella quinqueoculata</i>	-	-	-	0.8
<i>N. vanderdriffi</i>	-	-	-	0.8
<i>Paleonura pescadorius</i>	5.8	4.2	1.7	3.3
<i>Micranurida sp. nov.</i>	-	-	0.8	-
<i>Paranura sp. nov.</i>	0.8	-	0.8	-
<i>Onychiurus opus</i>	10.8	3.3	11.7	8.3
<i>Tullbergia duops</i>	12.5	0.8	22.5	19.2
Total	100	100	100	100

¹ La misma nomenclatura que para el Cuadro IX.