



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES
IZTACALA

400282



61060

**LOS INSECTOS COLÉMBOLOS Y LA SUCESIÓN
SECUNDARIA DEL BOSQUE MESÓFILO
DE LA RESERVA DE LA BIÓSFERA
"EL CIELO" TAMAULIPAS**

TESIS

que para obtener el título de:

Biólogo

presenta:

Mendoza Arviso María Silvia

**Director: Dr. Francisco Javier
Villalobos Hernández**

MÉXICO, D.F.

1995



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.

R E C O N O C I M I E N T O S .

La presente tesis fue realizada como parte de los proyectos Biosistemática de Insectos y Biología de suelos llevados a cabo por el Instituto de Ecología, A. C. y el proyecto Catálogo de Colémbolos de México del Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos de la Facultad de Ciencias, UNAM.

El trabajo de campo fue posible gracias a la participación de Humberto Corona, Santiago Corona y Carlos Cruz miembros del Ejido Lázaro Cárdenas; en la reserva de la biosfera "El Cielo", quienes aportaron información valiosa acerca de las características y localización de la zona de estudio.

La Biól. Aurora Reyes hizo la identificación taxonómica "in situ" de las especies vegetales reportadas en el presente estudio.

El M. en C. Daniel Muñoz y el Biól. Francisco López hicieron gran parte de los análisis edafológicos e identificaron el tipo de suelo muestreado.

Los Drs. José G. Palacios-Vargas y Lubomir Kováč (Academia de Ciencias de Rep. Eslovaca) corroboraron y auxiliaron en la identificación taxonómica del material de colémbolos.

El Dr. Carlos Fragoso, la Dra. Isabelle Barois y la Biól. Gema Quintero brindaron gran apoyo logístico en esta investigación.

El Dr. Rodolfo Cárdenas y el P. de B. Alberto Morales permitieron el uso de las instalaciones del laboratorio de histología y el laboratorio de zoología de la ENEP-I para el procesamiento de gran parte del material.

La Biól. Gabriela Castaño que amablemente ayudó a la edición de la tesis, y el Arq. Guido G. Orozco, auxilió en la presentación de las figuras, además los Bióls. Antonio Gómez, Blanca Mejía y Alex Cadena compartieron su experiencia y conocimientos en el escrito final.

El Jurado dictaminador estuvo integrado por M. en C. Jorge Padilla R., M. en C. Pilar Villeda C., Bióls. Sergio Stanford C. y Francisco López G.; y el Dr. Francisco Javier Villalobos quien también fue director de la tesis. Y además como asesor del trabajo el Dr. José Palacios-Vargas.

Finalmente quiero agradecer a mis amigos que de alguna manera u otra contribuyeron en el desarrollo y culminación de la tesis, a Benji, Carmen, Roberto, Ricardo, Lourdes, Claudia, Itzel, Susana, Olivia, Norma y Leonor.

Con dedicatoria a...

Ma. de los Angéles G. Franco
mi tía... por su ejemplo
de lucha constante de
superación

Loreto Barranco Rosas
mi abuelita... por el
infinito amor a su
familia

Mónica y Charito mis
hermanas... por su
fortaleza

Manuel, Isaac, Daniel, Hugo
y Carlos mis hermanos... por
su apoyo y cariño.

Al Dr. Francisco J. Villalobos Hdz. por su
infinita paciencia, enseñanzas y
apoyo.....Gracias

A mis padres porque encuentren
su camino a la paz y
felicidad.... sinceramente

A ti Gianni...

ÍNDICE

	Pág.
I. INTRODUCCIÓN	
1.1. Reservas de la Biosfera.....	2
1.1.1. <i>La reserva de la biosfera "El Cielo".....</i>	<i>3</i>
1.1.2. <i>Importancia de "El Cielo" en la conservación del bosque mesófilo.....</i>	<i>4</i>
1.2. La sucesión de la vegetación secundaria.....	5
1.2.1. <i>La sucesión secundaria del bosque Mésófilo.....</i>	<i>8</i>
1.2.2. <i>La sucesión secundaria y los invertebrados.....</i>	<i>9</i>
1.3. La sucesión secundaria y los colémbolos.....	11
1.3.1. <i>Generalidades.....</i>	<i>12</i>
1.3.2. <i>Importancia ecológica.....</i>	<i>14</i>
1.3.3. <i>Implicaciones prácticas de la relación colémbolos-sucesión vegetal secundaria.....</i>	<i>14</i>
1.4. Objetivos.....	16
1.5. Hipótesis.....	16
II. MEDIO AMBIENTE	
2.1. Características generales de la Reserva "El Cielo"...	17
2.1.1. <i>Ubicación.....</i>	<i>17</i>
2.1.2. <i>Topografía.....</i>	<i>18</i>
2.1.3. <i>Geología.....</i>	<i>20</i>
2.1.4. <i>Suelos.....</i>	<i>20</i>
2.1.5. <i>Condiciones ambientales.....</i>	<i>22</i>
2.1.6. <i>Vegetación.....</i>	<i>23</i>
2.1.7. <i>Actividades humanas.....</i>	<i>26</i>

III. METODOLOGÍA

- 3.1. Extracción, conteo y determinación taxonómica de Colémbolos.....27**
- 3.2. Medición de los parámetros ambientales del suelo.....30**
- 3.3. Tratamiento estadísticos de los datos.....30**

IV. RESULTADOS Y DISCUSIONES

- 4.1. Estructura espacio-temporal de la comunidad de colémbolos.....35**
- 4.1.1. *Densidad total de colémbolos.....35*
- 4.1.2. *Heterogeneidad temporal.....37*
- 4.1.3. *Heterogeneidad espacio-temporal.....40*
- 4.1.4. *Frecuencia relativa de los subórdenes de colémbolos.....43*
- 4.2. Parámetros específicos de la comunidad de colémbolos.....45**
- 4.2.1. *Abundancia y frecuencia relativa de las especies.....45*
- 4.2.2. *Riqueza específica de la comunidad de Colémbolos..49*
- 4.2.3. *Dominancia de colémbolos.....52*
- 4.2.4. *Diversidad y equitatividad de Collembola.....53*
- 4.3. Efecto de los factores edáficos en la comunidad de colémbolos.....56**
- 4.4. El patrón sucesional de la comunidad de colémbolos..60**
- 4.4.1. *La similitud de colémbolos y el gradiente sucesional.....60*
- 4.4.2. *Especies bioindicadoras de la sucesión vegetal secundaria derivada de la actividad agrícola.....64*
- 4.4.3. *Los subórdenes de colémbolos y su carácter*

<i>bioindicador</i>	70
V. DISCUSIÓN GENERAL	79
VI. CONCLUSIONES	82
VII. LITERATURA CITADA	85
Apéndice A. Distribución de frecuencias.....	94
Apéndice B. Lista de especies de colémbolo encontradas en el bosque Mésófilo y sus etapas serales...95	
Apéndice C. Historia Agrícola de los sitios estudiados...98	
Apéndice D. Vegetación predominante en los sitios estudiados.....	99

I. INTRODUCCION.**1.1. Reservas de la biosfera.**

Las reservas de la biosfera conforman una red internacional de zonas representativas de los principales ecosistemas naturales y modificados. Estas se encuentran bajo los lineamientos del programa "El hombre y la biosfera" (MAB). Sus principales funciones son la de preservar la diversidad de especies vegetales y animales. Su idea es hacer de ellas un laboratorio natural donde se pueda desarrollar investigación y formar personal capacitado en la tarea de la conservación. Las reservas de la biosfera también buscan el mejor aprovechamiento de la tierra y los recursos en beneficio de los pobladores de la región promoviendo un ecodesarrollo integral (PNUMA, 1985). Estos lineamientos no son un esquema único de reserva sino una serie de postulados y objetivos base que se deben ajustar a la realidad socio-económica y política particular de cada país (Halffter, 1984a).

Las reservas de la biosfera en México han seguido la concepción general del programa MAB-UNESCO. En ellas se ha incorporado la problemática socioeconómica local y nacional a la general de la conservación del germoplasma en áreas protegidas a

largo plazo (Halffter et al., 1980).

Para México, las reservas de la biosfera han sido el instrumento mediante el cual se ha logrado, con cierto éxito, contrarrestar el deterioro indiscriminado de los recursos bióticos (Halffter, 1984b).

En las últimas dos décadas se han designado en el país una serie de reservas de la biosfera con los más diversos tipos de vegetación. En esta labor, es primordial que las áreas consideradas como reservas tengan la extensión suficiente para garantizar la conservación del conjunto de comunidades más que la protección de algunas especies en particular.

1.1.1. *La reserva de la biosfera "El Cielo".*

En 1985, después de realizar los estudios prospectivos, ecológicos y los trámites legales correspondientes, se inicia y desarrolla "El Cielo", quinta reserva de la biosfera en México. De acuerdo con Bracho y Sosa (1986), esta reserva se encuentra localizada al suroeste de Tamaulipas, con 144,530 hectáreas de extensión. Esta posee diferentes tipos de vegetación como son: matorral xerofito, bosque tropical subcaducifolio, bosque tropical caducifolio, bosque de pino-encino y bosque mesófilo de montaña. "El Cielo" se encuentra situado entre dos zonas biogeográficas

(Neártica y Neotropical). Esta característica confiere a la zona, como se observa principalmente en el bosque mesófilo, una mezcla de especies tanto tropicales como de afinidades templadas. Además, algunas de estas especies son endémicas de la República Mexicana. lo cual contribuye a una notable expresión de la biodiversidad en este tipo de vegetación (Toledo, 1988).

Es la existencia del bosque mesófilo, una de las principales justificaciones para la creación de la reserva. De hecho, la reserva de la biosfera "El Cielo" constituye la primera área protegida dedicada a este tipo de vegetación. Vale la pena resaltar que como resultado de prácticas agrícolas intensivas, se ha visto disminuido el porcentaje (menos del 1%) que ocupa el bosque mesófilo en el territorio nacional. Esto ha traído como consecuencia la desaparición de un sinnúmero de especies endémicas, tanto animales como vegetales, de un gran interés científico (Sosa, 1987).

1.1.2. *Importancia de "El Cielo" en la conservación del bosque mesófilo.*

Las investigaciones realizadas en el bosque mesófilo de la reserva "El Cielo" se han encaminado al conocimiento profundo de este tipo de ecosistema. Estos estudios han abordado la composición florística y estructura tanto de la vegetación primaria como

secundaria (Reyes y Breceda, 1985 y 1990; Puig *et al.*, 1987); las estrategias de regeneración de la estructura vegetal (Arriaga, 1987); la ecofisiología de especies vegetales (Ponce de León, 1987). Por otra parte se encuentran los estudios sobre la fauna de vertebrados (Hernández, 1989) y las interacciones que se presentan entre la fauna del suelo y la cobertura vegetal (Vázquez, 1987; Barois *et al.*, 1992; Villalobos 1989, 1990).

1.2. La sucesión de la vegetación secundaria.

Cuando un bosque es sometido a una perturbación continua ya sea por actividades agrícolas o por explotación de sus recursos bióticos, tiene lugar una alteración en el medio. Cuando se comparan las especies presentes en un bosque primario con las de un bosque alterado (acahual) se pueden observar diferencias notables (Reyes y Breceda, 1985).

Durante décadas se ha tratado de dilucidar el patrón que siguen las comunidades vegetales después de una alteración, en un intento de regresar al bosque primario. El establecimiento de la vegetación original se da mediante una larga sucesión ecológica denominada sucesión secundaria. Dicha sucesión atraviesa por una serie de estadios intermedios denominados etapas serales. Las etapas serales están definidas por una asociación de especies

características. Sin embargo, la pregunta de cómo se da el proceso subyacente a la sucesión, todavía no ha sido contestada satisfactoriamente (Colinvaux, 1980).

Para proponer estrategias de manejo y conservación de recursos bióticos es fundamental conocer y comprender los procesos centrales que se desarrollan en la dinámica de los ecosistemas (Pelaéz y Sánchez 1989, Maas y Martínez-Yrizar 1990). Clements (1916), propuso el concepto de sucesión o teoría del monoclímax, en el cual se concibe a las comunidades como un conjunto de poblaciones de animales y plantas. Dichas poblaciones interaccionan formando entidades integradas que se desarrollan gradual y progresivamente como un superorganismo.

En años posteriores, diversos ecólogos han retomado esta teoría añadiendo nuevos elementos para definir la sucesión. Whittaker (1953), Margalef (1968) y Odum (1969) han propuesto que la sucesión es una serie de cambios ordenados, predecibles y direccionales. El curso de la sucesión, según estos autores, termina en un estado clímax, en el cual las comunidades se mantienen relativamente estables y en equilibrio con el ambiente.

Por otra parte, Gleason (1926) cuestionó el modelo de Clements, proponiendo que las comunidades están formadas por poblaciones con arreglos aleatorios, producto de los patrones de

distribución. Es decir, que cada especie tiene una distribución individual, y las comunidades son el resultado de la incorporación al azar de varias poblaciones con una distribución común.

Drury y Nisbet (1973), hacen una revisión de las principales tendencias en el estudio de la sucesión vegetal. Estos autores definen a la sucesión como: "La secuencia de cambios en la composición de especies de la comunidad, la cual está asociada con una serie de cambios en sus propiedades funcionales y estructurales". Esta es la definición de "sucesión" adoptada en el presente trabajo.

Connell y Slatyer(1977) y Botnik(1981) (in Pelaéz y Sánchez, 1989.) han propuesto cuatro mecanismos distintos de las interacciones que se dan entre las especies durante la sucesión:

a) Modelo de facilitación.- Propone que después de una perturbación las especies tempranas preparan el medio para nuevas especies.

b) Modelo de tolerancia.- En este modelo se sugiere que, tanto especies tempranas como tardías, se establecen simultáneamente, pero sólo estas últimas presentan incorporación de nuevos individuos a la población en los estadios avanzados.

c) Modelo de inhibición.- Considera que se establecen tanto especies tempranas como tardías simultáneamente, pero sólo aquellas que aseguren espacio y otros recursos podrán incorporar nuevos individuos. Estas especies pueden inhibir el desarrollo de otras especies de ese estadio o de otros subsecuentes. El reemplazo se da cuando las especies de colonización temprana, están debilitadas o mueren por el efecto de algún factor ambiental.

d) Modelo de la neutralidad.- Señala que la sucesión es consecuencia de las diferencias en los ciclos de vida de plantas y en el comportamiento de las especies. La estructura de la comunidad está determinada por influencias mutuas, como son la competencia, la facilitación, la tolerancia y la inhibición.

1.2.1. *La sucesión secundaria del bosque mesófilo.*

Para el bosque mesófilo son escasas las investigaciones sobre la estructura y desarrollo de la vegetación secundaria derivada de la actividad agrícola en México. Reyes y Breceda (1985) realizaron en "El Cielo" un análisis de la composición florística y estructura de la vegetación secundaria, del bosque mesófilo. Este trabajo ha proporcionado las bases del presente estudio.

1.2.2. La sucesión secundaria y los invertebrados.

Las asociaciones específicas en las etapas serales han sido principalmente descritas para las comunidades vegetales. Sin embargo, poco se ha hecho, en cuanto a la sucesión de comunidades animales. Se han observado ciertas asociaciones específicas de insectos con las etapas serales de las comunidades vegetales (Chevin, 1966 in Price, 1975).

El papel activo que desempeñan los insectos en la dinámica de la sucesión ha sido inferida con base en su biología, teniendo primordial importancia aquellas especies que tienen requerimientos edáficos (Price, *op. cit.*).

Es bien sabido que las plantas tienen un efecto en las comunidades animales presentes en un gradiente sucesional (Luken, 1990). Sin embargo, los animales y en cierto grado los invertebrados, ejercen también una influencia en la composición y estructura de las comunidades vegetales. Aunque esta idea no es generalmente aceptada, se ha reconocido que los organismos de alguna u otra manera interaccionan con la rizosfera. Estas interacciones constituyen una de las fuerzas que dirigen el curso de la sucesión en algunos habitats (Brussaard com. pers). Curry y Good (1992) sugieren algunas formas en que la herbivoría podría influenciar la tasa de crecimiento, la tasa de mortalidad, la

competitividad y la composición botánica de comunidades vegetales. Además, de los efectos directos de la herbivoría causada por los invertebrados sobre la distribución de las plantas. Estos invertebrados tienen algunas formas indirectas de incidir en la sucesión vegetal. Estos mecanismos indirectos incluyen la diseminación de fitopatógenos, la polinización, la dispersión o depredación de semillas y la dinámica de reciclaje de la materia orgánica (Brown y Gange, 1990). Estos efectos son generalmente pequeños en términos cuantitativos pero Redell (1977 in Curry y Good, *op. cit.*) considera que en un largo plazo podrían tener una influencia significativa sobre el ciclo de nutrimentos en praderas. Las excretas de los invertebrados fitófagos son ricas en nutrimentos (Andrzejewska, 1979 en Curry y Good, *op. cit.*) y podrían influenciar la regeneración de plantas que siguen a los períodos de ataques severos de las plagas (Mattson y Addy, 1975 in Curry y Good, *op. cit.*). Algunos autores atribuyen un papel importante a los invertebrados herbívoros por su influencia en el ciclo de nutrimentos y les atribuyen efectos reguladores en los procesos que operan a nivel de ecosistema. Sin embargo, todas estas ideas todavía se debaten y requieren un mayor soporte experimental.

1.3. La sucesión secundaria y los colémbolos.

Los colémbolos como grupo han sido sugeridos como pioneros de zonas perturbadas (Palacios-Vargas, 1985). Estos insectos juegan un papel central en la formación de condiciones favorables para el desarrollo posterior de la sucesión vegetal. No obstante no se sabe en que forma se lleva a cabo el establecimiento gradual de sus especies y si hay variación en la frecuencia relativa de la forma de vida en las especies que se van estableciendo.

Las tendencias que se han seguido para conocer los procesos sucesionales son dos. La primera consiste en seguir a través del tiempo los cambios en una zona perturbada. La segunda consiste en estudiar en una misma zona ecológica donde la sucesión comenzó a diversos intervalos de tiempo conocidos. El presente estudio se basa en la segunda y en la idea de que las diferencias en el tipo de suelo son menos importantes que las variables relativas a la vegetación secundaria.

La magnitud en que los colémbolos modifican directa o indirectamente en el curso de la sucesión, o la cuestión de si este grupo enteramente responde a los cambios de la vegetación son aspectos que rebasan los objetivos del presente trabajo. Sin embargo, la descripción del patrón seguido por la comunidad de colémbolos en el gradiente sucesional derivado de la actividad

agrícola en el bosque mesófilo, constituye una fase preliminar para el surgimiento de hipótesis de trabajo en este sentido.

1.3.1. *Generalidades de los colémbolos.*

Los colémbolos son una clase perteneciente a los Hexapoda: Apterygota (Palacios-Vargas, 1994). Este es uno de los grupos edáficos que mayor interés ha despertado por sus características de indicadores de condiciones ecológicas en agroecosistemas por parte de ecólogos y taxónomos (Villalobos, 1989; Stork y Eggleton, 1992). De los grupos de la fauna edáfica, los colémbolos ocupan el segundo lugar numéricamente después de los ácaros, aunque algunas veces, por diversos factores, llegan a superar a estos últimos (Rapoport, 1959; 1966 y 1970; Najt, 1976). Datan del Devónico medio y se cree que sus antecesores fueron los precursores en la evolución de la línea Insecta; la cuál invadió posteriormente el medio aéreo (Christiansen, 1964; Hale, 1971). Su distribución geográfica es cosmopolita, como resultado de su antigüedad y de su habilidad para dispersarse fácilmente. Habitan en altitudes elevadas y climas muy variados: árticos, antárticos, tropicales y templados. Aparentemente los factores limitantes principalmente son la temperatura y la humedad (Palacios-Vargas, 1983). Estos insectos ocupan los espacios existentes en el suelo que a veces no exceden de los 3 mm de diámetro. Sin embargo, algunos colémbolos de la superficie y de los horizontes superficiales del suelo pueden ser

más grandes, de 6-7 mm (Christiansen, 1964; Rapoport, 1970). Se ha observado que estos insectos ingieren esporas de hongos, estructuras de plantas verdes, restos vegetales, hojarasca y madera en descomposición, rotíferos y cadáveres de otros artrópodos (Christiansen, 1992).

La reproducción sexual en los colémbolos tiene lugar, mediante espermatóforos que depositan los machos y que posteriormente recogen las hembras (Cassagnau, 1971). Algunas especies presentan partenogénesis (Christiansen, 1992).

Los colémbolos se han clasificado ecológicamente de acuerdo a características cualitativas y cuantitativas. Según Christiansen (1964) se clasifican en formas epigeas, hemiedafonas, euedafonas, troglomorfas y sinecomorfas. Las formas epigeas se encuentran sobre plantas en desarrollo, tienen ocho pares de ocelos, antenas y fúrcula bien desarrolladas. Las formas hemiedafonas que se encuentran en la superficie del agua, hojarasca del suelo, musgos y cortezas; tienen antenas moderadamente largas, ocelos y pigmento. Las euedafonas tienen ocelos reducidos, antenas cortas, pigmento ausente o limitado a los ocelos se hallan en las capas profundas del suelo. Finalmente las troglomorfas y sinecoformas se encuentran en cuevas y nidos de hormigas respectivamente. De las formas anteriores las de mayor interés como bioindicadoras de actividades agrícolas son las formas hemiedafonas y euedafonas.

Estas formas poseen características morfológicas adaptativas, para sobrevivir en la hojarasca y capas profundas del suelo (Palacios-Vargas, 1983).

1.3.2. *Importancia ecológica*

En el ecosistema terrestre existe un gran número de artrópodos con requerimientos edáficos. Entre estos organismos están los involucrados en los procesos de descomposición. Estos, a su vez, se encuentran organizados en distintas comunidades de descomponedores. La composición de estas comunidades y en particular la de los colémbolos, ha sido poco relacionada con la comunidad vegetal (Wallwork, 1970; Hagvar 1982). La abundancia y diversidad de los colémbolos varían en relación a estados sucesionales de la vegetación (Hermosilla, 1978 y 1982; Takeda, 1987; Vegter et al. 1988a), textura del suelo (Choudhuri y Roy, 1971; Vegter et al., 1988b; Anderson, 1988), fertilidad del suelo y tipo de humus (Ponge y Prat, 1982; Ponge, 1983; Amelsvoort et al., 1988).

1.3.3. *Implicaciones prácticas de la relación colémbolos-sucesión vegetal secundaria.*

El carácter indicador de los colémbolos de las condiciones del suelo ha sido previamente documentado por Rapoport (1968) y

Delamare-Deboutteville (1951) entre otros. Estas características han sido retomadas por diversos autores para hacer una diagnosis de las condiciones del suelo (Najt, 1976); potencialidad agrícola (Stork y Eggleton, 1992); indicadores de acidificación (Straalen *et al.*, 1988); toxicidad por metales pesados (Humbert y Barra, 1979; Straalen *et al.*, 1987) y fertilidad en suelos forestales (Hagvar, 1982).

En México los estudios realizados sobre colémbolos, se han basado principalmente en aspectos taxonómicos. Los enfoques bioecológicos han sido escasamente abordados en ecosistemas naturales (Palacios-Vargas, 1985; Villalobos, 1989;1990). Para el estado de Tamaulipas, sólo se encuentran citadas algunas especies de colémbolos (Palacios-Vargas, 1983). De la fauna cavernícola se conocen pocas especies y existe un inventario taxonómico realizado en el bosque mesófilo (Najt y Palacios-Vargas, 1986; com. pers.). Para la reserva "El Cielo" existe un listado preliminar de las especies involucradas en este estudio (Villalobos, *op. cit.*).

Por lo anterior la necesidad de estudios que describan la relación que existe entre las comunidades de colémbolos y la degradación de los suelos agrícolas en áreas protegidas es urgente y su conocimiento puede aportar información valiosa con miras a optimizar su plan de manejo.

1.4. Objetivos

1) Enriquecer el inventario taxonómico de Colémbolos para el bosque mesófilo de montaña en la reserva de la biosfera "El Cielo", Tamaulipas.

2) Evaluar la densidad, abundancia relativa, diversidad y similitud de colémbolos, presentes en el suelo del bosque mesófilo de montaña de la reserva de la biosfera y sus acahuales.

3) Con base a los parámetros aludidos en el inciso anterior se discutirá si el patrón que siguen los colémbolos apoya alguno de los modelos de sucesión propuestos para la vegetación secundaria.

4) Comparar las características bioindicadoras de diferentes grupos de colémbolos.

1.5. Hipótesis

Las dos principales hipótesis nulas que se plantearon para el presente proyecto son:

H_{01} = La abundancia, diversidad y similitud son parámetros, que carecen de valor como indicadores de la perturbación del suelo

provocado por la actividad agrícola en el bosque mesófilo de la reserva "El Cielo.

Ho₂= No existen diferencias entre los grupos de colémbolos en cuanto a su carácter indicador de esta perturbación.

II. AMBIENTE

2.1. Características generales de la Reserva "El Cielo"

2.1.1. Ubicación

La localización de la zona de estudio y de los sitios de muestreo está representada en la Figura 1. El área de estudio se ubica al suroeste del estado de Tamaulipas, en la vertiente este de la Sierra Madre Oriental, conocida como Sierra de Cucharas. Comprende gran parte del municipio de Gómez Farías y parte de su extensión norte incluye los municipios de Jaumave y Llera. Está limitada por los paralelos 23°12' y 23°03' N, el meridiano 99°18' W y la curva de nivel de los 200 msnm al este (Puig *et al.*, 1987).

La vía de comunicación principal, es la carretera 85 Ciudad Mante-Ciudad Victoria, de donde entronca la carretera que comunica con el poblado de Gómez Farías. De este punto sube un camino maderero estrecho y accidentado que va hacia el "Rancho del Cielo".

Los sitios de estudio quedan incluidos, dentro del bosque mesófilo de montaña, en las proximidades del "Rancho del Cielo". Este bosque tiene un área de 100 km², y forma una franja que está delimitada al norte por la región de Montecarlo y al sur por Altacima. Esta área se localiza entre los 800 y 1400 msnm (Reyes y Breceda, 1985).

2.1.2. Topografía

De acuerdo con Reyes y Breceda (1985) la topografía está determinada por los procesos que forman la Sierra Madre Oriental. Dicha sierra tiene una longitud de 350 km, con un promedio de 80 km de ancho y corre de S-N. Posee una serie de anticlinales que se reducen gradualmente, dándole una apariencia escalonada. La cadena montañosa de mayor elevación es la Sierra de Cucharas (anteriormente conocida como Sierra de Guatemala). En estas montañas tiene lugar un inmenso anticlinal que varía abruptamente de pendiente. En menos de 7 km, este anticlinal va de los 300 a los 2,100 msnm dando forma a una meseta boscosa. La sierra presenta en gran parte de su extensión, formas kársticas, como son uvalas, cuevas, dolinas y hundimientos de varios metros de diámetro (Puig et al., 1987). Estos accidentes de relieve se han originado por la erosión de la roca caliza, y rellenadas por aluviones del cuaternario.

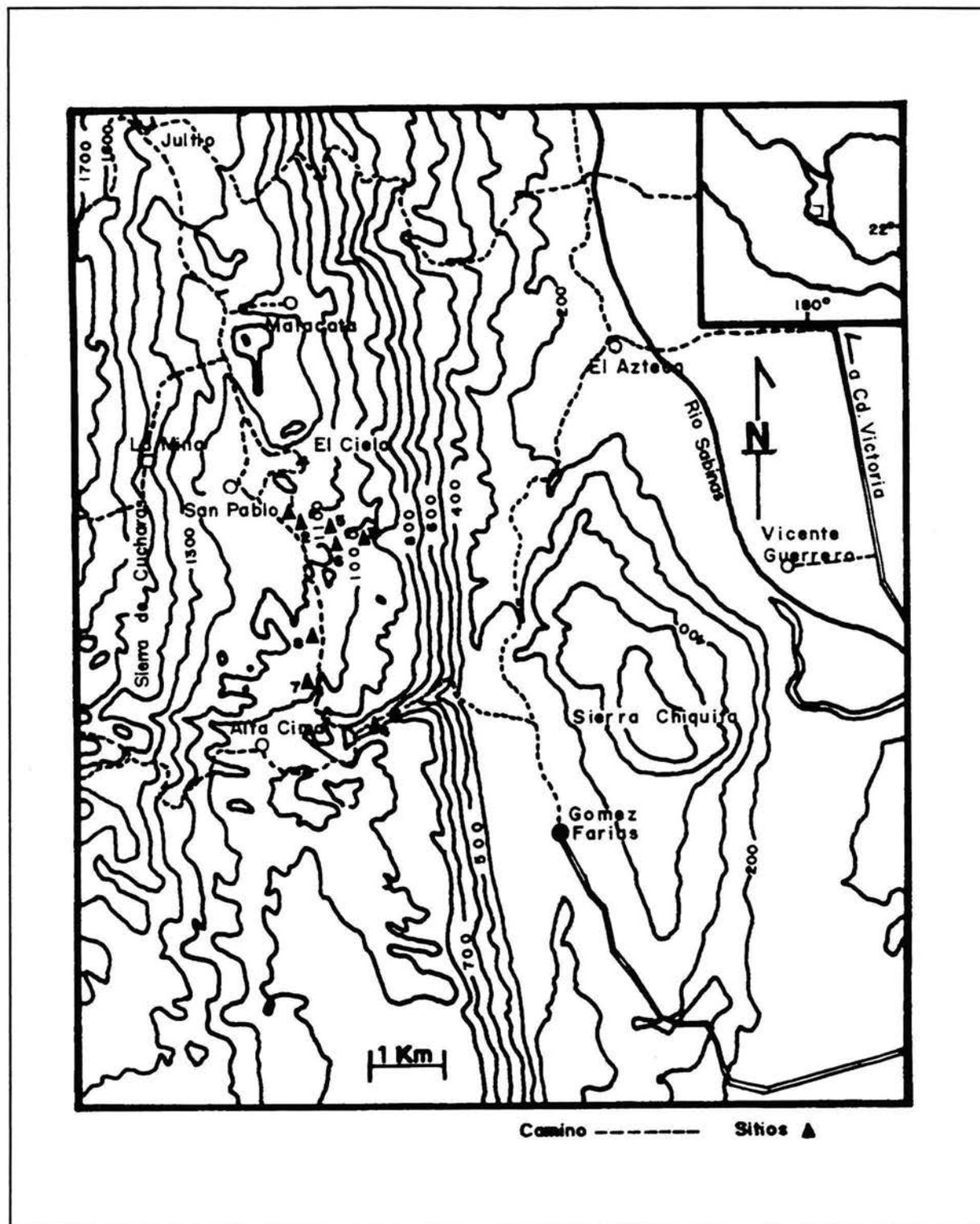


Fig. 1. Ubicación de las parcelas estudiados. (mapa modificado de Reyes y Breceda, 1985).

2.1.3. Geología.

La Sierra Madre Oriental, se encuentra constituida por masas calcáreas secundarias del Crétacico Inferior de origen sedimentario (Puig *et al.*, 1987). Las rocas sedimentarias que se presentan en la zona de estudio, son biógenas formadas por calizas masivas cremas y grises con variaciones laterales de calcarenitas y calizas con estratificaciones gruesas de 50 a 800 m (Reyes y Breceda, 1985).

En la región, se encuentran algunos minerales (calcita, barita, fluorita y marmolita), que en décadas pasadas fueron explotadas y su agotamiento, en años recientes, ha originado la búsqueda de nuevas minas.

2.1.4. Suelos

Existe una notable variación en los tipos de suelo presentes dentro de la reserva. En la zona de la sierra predominan suelos derivados de la disolución de calizas. Dentro del bosque mésofilo que empieza a los 800 msnm, existe la asociación de tres unidades de suelos: redzinas y litosoles que cambian su color de negro a pardo-rojizo y otros suelos rojos y profundos de mayor desarrollo. Los litosoles son semejantes a las redzinas. Están limitados por roca dura coherente y con espesor máximo de 10 cm. La textura va

de migajón-arenosa a migajón-arcillosa. El drenaje es rápido en relación con su escaso espesor, tiene colores que van del negro, pardo negruzco, pardo oscuro al pardo rojizo oscuro. Los dos últimos tipos de suelo se encuentran en los bosques mésofilo y de pino-encino. Estos tienen estructura granular y migajosa de tamaño y desarrollo medios, con gravas y piedras en su perfil somero. Las redzinas, tienen un espesor entre 10 y 40 cm. Tienen una textura que va de arcillosa a migajón arcillosas; un drenaje interno moderado; y un color que van del café-negruzco al café oscuro, hasta negro. En el perfil de los suelos denominados redzinas se observan obstrucciones de diferentes tamaños de gravas, guijarros y piedras (Sosa, 1987).

Los suelos luvisoles se encuentran asociados lateralmente con los litosoles y las redzinas pardo-rojizas así como los afloramientos de calizas. Los suelos profundos y de mayor desarrollo en el perfil, presentan horizontes A y B. El horizonte con concentración aluvial de arcillas silíceas. Estos suelos, taxonómicamente considerados luvisoles y acrisoles, son ácidos, y sus bases minerales están bastante lavadas. Los luvisoles son fértiles y menos ácidos.

2.1.5. *Condiciones ambientales.*

La proximidad al Trópico de cáncer de la reserva, le confiere la influencia de los vientos alisios y en menor grado de los vientos de oeste. Los alisios son vientos húmedos y dan origen a la estación de lluvias en verano. Durante la mitad fría del año, los vientos alisios "dan paso" a los vientos del oeste. Estos últimos son incursiones de masas polares, que dan lugar a una disminución de la temperatura y a algunas precipitaciones pluviales en los meses de invierno.

La incidencia de ciclones es alta en esta región, de hecho, el estado de Tamaulipas ocupa el segundo lugar en incidencia ciclónica de todo el país. Los ciclones tienen un gran efecto sobre la zona debido a que inciden mayormente sobre la Sierra Madre Oriental. Esta sierra forma una gran barrera que permite el debilitamiento de la presión de los vientos del vórtice y disminuye la magnitud de su avance (Jáuregui, 1967 in Puig y Bracho, 1987).

La temperatura promedio anual registrada en el "Rancho del Cielo" es de 13.8°C. Las temperaturas máximas extremas se registran al finalizar la estación seca (27.9°C) y las promedio se observan de abril a septiembre. Los meses más fríos van de noviembre a febrero registrando, durante estos, temperatura promedio de 0.83°C. En este período hay frecuentes heladas que limitan el

establecimiento de taxas tropicales propios del bosque tropical subcaducifolio (Puig y Bracho, 1987).

La variación de la precipitación pluvial es mayor durante la estación húmeda que en la seca; aumentando en intensidad durante los meses de mayo a septiembre de 218 mm a 667 mm.

2.1.6. Vegetación

La composición florística y estructura de la vegetación primaria fue estudiada en el área del bosque mesófilo sin perturbación por Puig *et al.*, (1987). A continuación se hace un breve resumen de sus principales observaciones.

En la localidad del "Rancho del Cielo", se encuentra un bosque denso en el estrato arbóreo. El estrato arbóreo que se diferencia de acuerdo a su altura, en cuatro subestratos: (1) el primer substrato o dosel de una altura entre 18 y 30 m está constituido por *Liquidambar styraciflua*, *Clethra pringlei*, *Quercus germana* y *Q. sartorii* y en pequeñas áreas localizadas *Fagus mexicana*; (2) el segundo tiene una altura entre 12 a 18 m, y se caracteriza por la presencia de *Carya ovata*, *Magnolia schiedana*, *Ostrya virginiana*, *Podocarpus reichei* y *Tilia boughi*; (3) el tercer substrato está constituido principalmente por *Meliosma oxacana* y *Turpinia occidentalis* (8 y 12 m); (4) el último substrato presenta árboles

bajos o arbustos altos, de los cuales sobresalen *Eugenia capuli*, *Rapanea myricoides* y *Ternstroema sylvatica*.

El estrato arbustivo, es poco abundante en lugares conservados pero presenta una alta riqueza específica. Esta constituido principalmente por las familias Solanaceae, Rubiaceae y Asteraceae. Algunas de las especies presentes en él son: *Solanum* spp., *Hoffmania strigillosa* y *Psychotria erythrocarpa*.

El estrato herbáceo presenta baja riqueza específica. Entre las principales especies presentes en él están: *Peperomia blanda*, *Peperomia collocata*, las cuales generalmente son epífitas. Algunas gramíneas y plantas ruderales, que alguna vez están presentes dentro del bosque son: *Pavonia spinifex*, *Desmodium grahami*, *Elephantopus mollis* y *Tripograndia* aff. *palmeri*, además de helechos de los géneros *Asplenium*, *Polypodium*, selaginelas y musgos.

A diferencia de otros bosques mesófilos, en la localidad hay pocas especies de epífitas y las que existen pertenecen a las familias Orchideaceae y Bromeliaceae. Entre las trepadoras que alcanzan el dosel arbóreo destacan, *Oyedacea ovalifolio* y *Vitis berlandieri*.

En la vegetación secundaria, derivada de la actividad agrícola. Se encuentran 90 (56%) de los géneros y 51 (32%) de las especies reportadas para el bosque primario (Reyes y Breceda, 1985). Muchas de las especies dominantes en el bosque primario se encuentran en las zonas perturbadas. Entre ellas destacan: *Quercus germana*, *Q. sartorii*, *Cercis canadensis*, *Clethra pringlei* y *Liquidambar styraciflua*.

Las especies secundarias, son aquellas que se ven favorecidas con la perturbación del bosque y se establecen desde los primeros años de haber sido abierto el terreno. Estas especies presentan un rápido desarrollo en altura y en número de individuos y entre ellas se encuentran: *Trema micrantha*, *Myriocarpa cordifolia*, *Bocconia frutescens*, *Buddleis cordata*, *Cratageus mexicana*, *Cnidoscolus multilobus*, *Robisonella* sp. y *Lonchocarpus rugosus*.

También existen una variedad de especies que han sido reportadas como secundarias tanto para el bosque mesófilo como para la selva. Entre ellas se encuentran: *Cestrum laxum*, *Solanum* sp., *Bidens pilosa*, varias de *Eupatorium*, *Stellaria ovata*, *Passiflora incarnata* y *Rubus* sp..

2.1.7. *Actividades Humanas*

Sosa (1987) menciona que los estudios arqueológicos sugieren una ocupación humana en la región desde hace milenios. Esta ocupación tuvo lugar probablemente antes de la era cristiana. Los primeros pobladores utilizaron la caza. Posteriormente, alrededor de los años 5,500-7,000 ac. comenzó la agricultura con el cultivo de maíz, la calabaza, frijol y chile.

La actividad humana se ha ido intensificado en los últimos 40 años. La explotación maderera y la actividad agrícola han sido preponderantes en la región. La preparación del bosque para el cultivo, se lleva a cabo mediante el sistema de "roza, tumba y quema", principalmente en las faldas de los cerros, y en las planicies denominadas localmente como "joyas". Las "joyas" son zonas de cultivo más extensas y aquí es donde se concentra principalmente la actividad agrícola y ganadera.

El sistema común de cultivo se realiza mediante el uso de "coa" y en los lugares de mayor afloramiento de rocas se utiliza el arado jalado por mulas. Se siembra principalmente maíz y frijol de manera simultánea. Esta combinación confiere un mayor soporte al frijol durante su crecimiento y un enriquecimiento de nitrógeno en el suelo, vía fijación biológica. En los terrenos utilizados para siembra, frecuentemente se dejan tocones de

Liquidambar styraciflua de más de 50 cm de altura y algunos árboles que proporcionan sombra.

El período de cultivo de un terreno de estas características es de 3 años consecutivos, dándole posterior "regeneración" mediante el abandono. Esta estrategia requiere que con frecuencia se abran nuevos terrenos al cultivo en períodos de elevada presión demográfica. El tiempo de abandono varía de uno a 15 años. Los terrenos con mayor tiempo de abandono se encuentran en las faldas de los cerros y los de menor tiempo en las "joyas" localizadas por arriba de los 900 msnm.

III.METODOLOGÍA

3.1. Extracción, conteo y determinación taxonómica de colémbolos

Para la descripción del patrón de la comunidad de colémbolos del bosque mesófilo, se muestrearon diferentes etapas serales de la vegetación. Los sitios de muestreo fueron los mismos que los elegidos en el trabajo realizado por Reyes y Breceda (1985) para la descripción de la sucesión de la vegetación secundaria. Se estudiaron 8 zonas dentro del bosque mesófilo que representan etapas serales que varían entre 1 y 15 años. Estas zonas fueron durante un tiempo cultivadas por los lugareños, con el sistema de "roza, tumba y quema", y posteriormente abandonadas (Apéndice C).

Para tener una idea de la comunidad de colémbolos asociada al clímax se muestreó la parcela "C" de Bracho y Sosa (1987); su edad de abandono es mayor a 40 años y probablemente no ha sido previamente utilizada para cultivos intensivos.

Los acahuales están próximos al camino que conecta al poblado de Gómez Farías con el "Rancho del Cielo", en las laderas del barlovento. La ubicación altitudinal varió entre los 760 a 1,250 msnm, quedando las nueve parcelas dentro del bosque mésofilo (Apéndice D).

El muestreo contempló las dos épocas del año principales (lluviosa y seca). Se realizaron 5 muestreos (julio, septiembre, noviembre de 1987 y enero, marzo de 1988) de la siguiente manera: En cada parcela se tomaron 4 unidades muestrales por colecta para los colémbolos. Los sitios se eligieron con base en el método de intercepción en una línea de Canfield, que consistió en trazar dos líneas perpendiculares de forma similar a Reyes y Breceda (1985), existiendo una distancia de 15 m entre cada unidad de muestra. Durante la primera colecta se hicieron observaciones sobre la composición vegetal.

Las unidades muestrales tuvieron una dimensión de 125 cm³ (5X5X5), y consideraron exclusivamente suelo del horizonte "A". La hojarasca fue excluida lo cual permitió enfocar el estudio a las

especies hemiedáficas con mayor sensibilidad a los cambios provocados por la actividad agrícola.

Las unidades muestrales se extrajeron los colémbolos mediante embudos de Berlese-Tullgren sin fuente calorífica. La extracción de la fauna se realizó a temperatura ambiente en un área cerrada durante 7 días. De las muestras fijadas en alcohol etílico al 96%, se separaron y cuantificaron manualmente los colémbolos a nivel de suborden siguiendo la clasificación utilizada por Mari-Mutt y Bellinger (1990), con ayuda de un microscopio estereoscópico. Simultáneamente se hicieron preparaciones siguiendo la técnica de Christiansen & Bellinger (1980), que consiste en: a) aclarar el colémbolo en potasa (KOH) al 5% b) lavarlo en agua destilada c) sumergirlo en lactofenol hasta que se aclare el organismo (si es necesario se repite toda la operación) y finalmente d) colocar el colémbolo con una gota de líquido de hoye entre un portaobjetos y cubreobjetos, dejando secar a temperatura ambiente de 2 a 3 semanas antes de rebordearlas con barniz transparente. Para la determinación a nivel específico se utilizó un microscopio compuesto de contraste de fases, y las claves de Stach (1947), Christiansen-Bellinger (1980) y Jordana & Arbea (1989). Las determinaciones de colémbolos fueron posteriormente corroboradas por especialistas.

3.2. Medición de los parámetros ambientales del suelo

Además de las unidades muestrales utilizadas para la extracción de colémbolos, se tomó un grupo extra de muestras de suelo, para determinar el pH, materia orgánica y la textura. Para medir el pH se realizó una determinación potenciométrica en una relación suelo agua 1:25. La materia orgánica se determinó por el método de Walkey y Black (1934). La textura se estimó por el método de Boyoucos (1951). También se registraron la temperatura (termómetro YSI modelo 400) y humedad (mediante el método del peso diferencial) en cada sitio de muestreo durante la colecta. La hora del día promedio en que realizó la colecta fue $13:40 \pm 1:30$ hr. y el rango varió de 9:00 a 18:00 hr. En junio de 1989 se realizó una salida para determinar el tipo de suelo presente en cada sitio.

3.3. Tratamiento estadístico de los datos.

Para ajustar los datos registrados de la densidad total de colémbolos a una distribución normal se realizaron transformaciones logarítmicas y cuadráticas (ver Apéndice A).

Para saber si la diferencia entre las medias obtenidas para cada uno de los sitios fue significativa se realizó un ANOVA bifactorial y la prueba estadística LSD (Least significant

difference) realizada en el programa para computadora denominado Minitab.

Los parámetros de la comunidad de colémbolos se midieron con base en los datos obtenidos del muestreo de noviembre de 1988. Hay dos razones por las cuales se utilizaron los colémbolos colectados en noviembre de 1987 para hacer el análisis de la riqueza específica y la diversidad. La primera es que la abundancia en el número de individuos fue menos variable y superior en comparación a otras fechas de muestreo. La segunda es que se asume que este pico en la abundancia está asociado a una riqueza específica representativa que permita tener una buena idea de la estructura de la comunidad.

Para evaluar la diversidad y equitatividad de la comunidad de Collembola se utilizaron los siguientes índices:

a) Los índices de diversidad fueron el de Shannon-Wiener (1949 in Ludwig y Reynolds, 1988) mediante la siguiente ecuación:

$$H_i = -\sum_{i=0}^S p_i \log_2 p_i$$

donde:

H^i = Índice de Shannon-Wiener

S = Número de especies.

$i=0$

p_i = Número de individuos de cada especie.

b) Para dominancia se consideró la serie de números de Hill (1973 in Ludwig y Reynolds, 1988) que se calcula mediante la siguiente ecuación:

$$NA = \sum_{i=1}^S (p_i)^{1/(1-A)}$$

donde:

NA = Número de diversidad

p_i = proporción de individuos de la especie i

S = Número total de especies

$i=1$

A = Nivel de abundancia de especies

Esta ecuación nos muestra tres niveles de abundancia de las especies en cuanto diversidad: $A = \{ 0, 1 \text{ y } 2 \}$. Sus unidades están dadas en número de especies.

Número 0: $N_0 = S$

donde S es el número total de especies (riqueza específica)

Número 1: $N_1 = e^{H'}$

donde:

H' = Índice de Shannon-Wiener

e = base de los logaritmos naturales.

Este número de Hill nos dice el número de especies abundantes.

Número 2:
$$N2=1/\lambda$$

donde lambda es el índice de Simpson (1949 in Ludwig y Reynolds, 1988) que esta definido por la ecuación:

$$\lambda = \sum_{i=0}^s D_i^2$$

Este N2 nos indica el número de especies muy abundantes.

b) La equitatividad fue determinada mediante la ecuación de Pielou (1977 in Ludwig y Reynolds, *op. cit.*):

$$J' = \frac{H'}{\ln(S)}$$

donde:

J' = Índice de equitatividad

S = número de especies

H' = Índice de Shannon-Wiener

Este valor nos indica que tan bien están distribuidas las abundancias de las especies en la comunidad.

Para medir la similitud de la composición específica entre las parcelas se utilizó el índice de similaridad de Morisita-Horn (1966 in Wolda, 1981) que se calcula mediante la siguiente ecuación:

$$C_{\lambda} = \frac{2\sum n_j n_k}{(\lambda_1 + \lambda_2) N_j N_k}$$

donde:

$$\lambda_1 = \frac{\sum n_j (n_j - 1)}{N_j (N_j - 1)}$$

n_j = número de individuos de la especie i en la comunidad j

n_k = número de individuos de la especie i en la comunidad k

N_j = Número total de individuos en la comunidad j

N_k = Número total de individuos en la comunidad k

Se realizaron correlaciones simples y múltiples para buscar relación entre los factores edáficos y los parámetros de la comunidad de colémbolos, utilizando el programa Statgraphics 4.0

Se utilizaron tres criterios diferentes para explorar el carácter indicador de las especies o grupos de colémbolos del grado de perturbación producido por la actividad agrícola. (1) mediante dendogramas se compararon la similitud de las faunas en los diferentes sitios muestreados; (2) por el método propuesto por Hagvar (1994) utilizando un histograma de distribución de frecuencias en una escala logarítmica para detectar especies sometidas a "stress" ecológico, se consideran raras aquellas

especies que no rebasan el 2% (Categorías VI a la VIII) y (3) mediante la comparación de la diversidad, equitatividad y similitud de los Poduromorpha y Entomobryomorpha.

IV. RESULTADOS Y ANÁLISIS.

4.1. Estructura espacio-temporal de la comunidad de Colémbolos.

4.1.1. Densidad total de Colémbolos

La densidad promedio y el intervalo de confianza al 95% para μ del número total de colémbolos durante el presente estudio fue de $9,400 \pm 4,500$ ind/m². Los valores promedio obtenidos después de la transformación cuadrática fueron 93 ± 20 (Tabla 1). Tanto los datos en bruto como los transformados representan un promedio más realista de la densidad total de colémbolos que el obtenido en un estudio previo por Villalobos en 1990. Las razones de esto son: a) por haber sido ajustados a una distribución normal (ver apéndice A), b) por basarse en un mayor número de muestras y c) por abarcar diferentes épocas del año. Villalobos (1990) sobreestimó la densidad promedio de colémbolos para la zona de estudio en noviembre de 1987 ($16,560 \pm 6,340$ ind/m²). Esto se debe principalmente a que los datos utilizados por este

Tabla 1. Promedio, transformación cuadrática e intervalo de confianza (95% para μ) de la densidad (D i/m²) total de Collembola en los sitios muestreados.

Edad de abandono	D(i/m ²) $\bar{x} \pm Z \left(\frac{\sigma}{\sqrt{n}} \right)$	\sqrt{D} $\bar{x} \pm \left(\frac{\sigma}{\sqrt{n}} \right)$
< 1	8,020 ± 4,575	85.0 ± 41.64
2	3,400 ± 1,440	56.49 ± 20.04
4	14,220 ± 11,345	104.8 ± 75.78
8	17,080 ± 7,16	126.7 ± 43.86
9	5,840 ± 3,630	69.4 ± 44.41
10	7,240 ± 5,181	77.0 ± 50.24
11	4,680 ± 2,428	64.5 ± 31.36
15	4,900 ± 2,826	64.4 ± 38.03
> 40	19,500 ± 11,220	131.0 ± 67.17
\bar{x}	9,400	93
LSD ($P < 0.05$) = 24.804		

LSD= least significant difference (menor diferencia significativa)

autor pertenecen a un muestreo puntual. Sin embargo tanto las estimaciones de la densidad total de colémbolos del presente estudio como las previamente realizadas en el área de estudio se encuentran dentro del rango citado (2,500-25,1000 i/m²) para

bosques templados caducifolios con temperatura media anual de 14°C (Petersen y Luxton, 1982). Densidades mayores de colémbolos a las observadas en el presente estudio, fueron registradas en varias localidades por Curry y Good (1992).

Para estimar con mayor precisión la densidad de colémbolos se recomienda tomar un mayor número de muestras. Para el muestreo realizado en noviembre, se calculó una estimación del número de unidades muestrales requeridas para obtener un intervalo de confianza equivalente al 10% de la media. Se requieren 18 muestras en una misma salida para lograr dicho nivel de precisión. Una estimación precisa de la densidad de colémbolos en el bosque mesófilo es deseable pero rebasa los objetivos del presente proyecto. Dado que el costo asociado al procesamiento y análisis de dicho tamaño de muestra es alto, se reconoce que es posible sacrificar precisión al tomar arbitrariamente un número menor de muestras, en favor de tener una estimación medible de la densidad total observada en el bosque mesófilo estudiado.

4.1.2. *Heterogeneidad temporal*

La densidad de colémbolos en noviembre fue significativamente ($P < 0.05$) mayor en comparación a la observada en septiembre cuando se registró la menor densidad (Figura 2). Esto tuvo lugar en casi todos los sitios con excepción del sitio con 2 años de abandono. La densidad registrada en marzo fue también significativamente

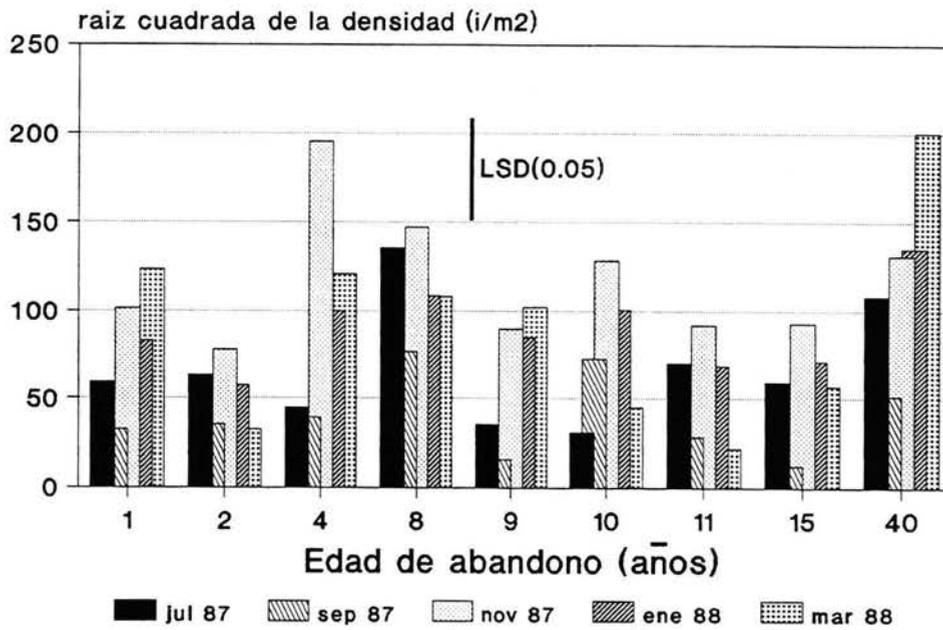


Fig. 2. Variación de la abundancia de colémbolos (transformación cuadrática de la $D i/m^2$) en las 5 fechas de muestreo de un gradiente sucesional de la vegetación en el Bosque Mesófilo de la reserva de la biosfera "El Cielo".

($P < 0.05$) mayor en los sitios de 1, 4, 9, y >40 años de abandono que la densidad registrada en septiembre.

Puig y Bracho (1987), afirman que, en la zona, los meses de abril y noviembre, se caracterizan por ser transicionales en el patrón de lluvias que recibe el bosque mesófilo. En abril se inicia la época de lluvias y termina la de secas y en noviembre se observa el patrón inverso. Esta estacionalidad determina la producción y caída de hojarasca, la cual está íntimamente asociada al crecimiento poblacional de los colémbolos. Tanto marzo como noviembre son considerados meses con una alta productividad de hojarasca en la zona (Bracho y Puig, 1987). El crecimiento de la población de colémbolos observado en marzo, podría estar también vinculado con la presencia de especies univoltinas que encuentran las condiciones más favorable para su reproducción en primavera. Takeda (1987) menciona que algunas especies de colémbolos tienen ciclos de vida univoltinos con un período de diapausa en el verano. Hagvar (1982) registró las densidades más altas de colémbolos durante el otoño y la primavera en un bosque de coníferas. Wallwork (1970) y Christiansen (1964) documentan numerosos casos sobre la existencia de dos picos bien definidos en la densidad de colémbolos en localidades europeas y norteamericanas, uno tiene lugar de febrero a junio y el otro de agosto a diciembre. A juzgar, por este patrón, la zona estudiada se comporta de manera similar a los bosques del hemisferio norte.

Por otra parte, la humedad y la temperatura ejercen una influencia directa son el crecimiento de las poblaciones de colémbolos (Butcher et al, 1971; Najt, 1976; Christiansen, 1992), sin embargo, cualquier extremo de humedad y temperatura afecta negativamente su densidad (Rapoport, 1959; Hale, 1967).

En septiembre se registró una reducción significativa ($P < 0.05$) de la densidad de colémbolos en comparación a lo observado en otros meses (Figura 2). El bosque mesófilo durante gran parte del año presenta un porcentaje de humedad por arriba del punto de marchitez (Vázquez, 1987). Sin embargo, durante la época lluviosa (mayo-octubre) la precipitación que recibe el suelo puede ser muy alta. Esta cantidad de agua puede ser desfavorable para las poblaciones de colémbolos, al saturar los poros existentes en el suelo que es su hábitat natural (Rapoport, 1959; Wallwork, 1970), o bien al promover migraciones verticales u horizontales.

4.1.3. *Heterogeneidad espacio-temporal*

Considerando el gradiente sucesional, los sitios con mayor densidad promedio para el total de colémbolos fueron el de 8 (17,080 ind/m²) y >40 años de abandono (19,500 i/m²) (Tabla 1). Estos sitios presentaron densidades de colémbolos significativamente ($P < 0.05$) superiores al resto de las parcelas (Tabla 1). Por el contrario, el sitio que presentó la menor

densidad fue el de 2 años de abandono (3,400 i/m²). Lo anterior indica que no existe una relación lineal entre la densidad total de colémbolos y la edad de abandono. Probablemente existe una estrecha relación entre la calidad y cantidad de la materia orgánica del suelo (incluida la hojarasca) y la densidad de estos insectos. Llama la atención el hecho de que el sitio <1 año de abandono presentó una densidad de colémbolos significativamente ($P < 0.05$) mayor al sitio de 2 años de abandono (Tabla 1). El efecto de la incorporación de nutrientes al suelo pudo ser determinante en el incremento de la densidad de los colémbolos como ha sido observado en otros lugares (Edwards y Lofty, 1969; Lopes y da Gama, 1994). Con la práctica de la roza, tumba y quema tiene lugar un incremento de materia orgánica en el suelo proveniente de la parte aérea de la vegetación que puede favorecer la proliferación de algunas especies de colémbolos. Ha sido demostrado que residuos orgánicos incrementan la densidad de colémbolos en un corto plazo (Edward y Lofty, 1969; Gisin, 1955 en Rapoport, 1968; Kovac, com. pers.). Al agotarse esta materia orgánica por efecto del cultivo las poblaciones de colémbolos disminuyen (Curry y Good, 1992). Esto explicaría el hecho de que el sitio recién perturbado (<1 año de abandono) no presentara una disminución tan drástica en la densidad de colémbolos en comparación al sitio con 2 años de abandono.

El sitio de 8 años de abandono presenta una elevada densidad total de colémbolos con respecto a los demás sitios (Tabla 1). Este sitio está sobre los 760 msnm y es el punto más alejado en la zona de estudio (Figura 1 y Apéndice D). Esto lo sitúa en la zona de transición entre el bosque mesófilo y el bosque tropical subcaducifolio (Barois et al., 1992). Este sitio presenta, por lo tanto, una combinación de elementos florísticos tanto del bosque tropical como del bosque mesófilo (Reyes y Breceda, 1985). Por otro lado, la mayor densidad de colémbolos que presenta este sitio podría estar relacionada también con su elevado contenido de materia orgánica. Rapoport (1968), sugiere que la cantidad y calidad de materia orgánica del suelo es un factor determinante en la abundancia de colémbolos hemiedáficos.

La elevada densidad total de colémbolos en la parcela de >40 años de abandono (Tabla 1) puede estar asociada a la producción y acumulación de hojarasca en este sitio. Bracho y Puig (1987) estimaron una producción de hojarasca relativamente importante para este sitio (5.6 ton/ha/año). Takeda (1987) concluye que las abundancias totales de colémbolos que colonizaron bolsas de hojarasca dependen directamente de la cantidad de hojarasca utilizada.

4.1.4. Frecuencia relativa de los subórdenes de Collembola

Los subórdenes mejor representados durante el presente estudio fueron Entomobryomorpha (42-71%) y Poduromorpha (27-54%). Los subórdenes Eusymphyleona y Neelipleona representan menos del 1%. Por su escasez ambos subórdenes fueron considerados conjuntamente (orden Symphypleona) en el presente estudio y excluidos de la Figura 3.

Solamente en los sitios de 9, 15 y >40 años de abandono, el porcentaje de Entomobryomorpha supera el 60%. Este patrón sugiere una preferencia de los Entomobryomorpha a etapas serales avanzadas. Rusek (1994) observó que las formas de vida euedafobiontes (hemiedáficas y euedáficas) de gran tamaño y con fúrcula son dominantes en etapas serales avanzadas. Existen dos posibles mecanismos para explicar este fenómeno: por un lado, existe una influencia positiva de la cantidad y la calidad de hojarasca en las poblaciones de colémbolos habitantes del suelo mineral de los primeros 5 cm. Esto es particularmente notable en el sitio con > 40 años de abandono. Por otra parte, algunas especies epiedáficas asociadas, a la parte aérea de la vegetación o la hojarasca recién caída, pueden refugiarse y/o reproducirse en la zona de suelo muestreada en etapas serales avanzadas. Independientemente del mecanismo involucrado, el porcentaje de Entomobryomorpha puede ser indicador del grado de recuperación de un suelo después del

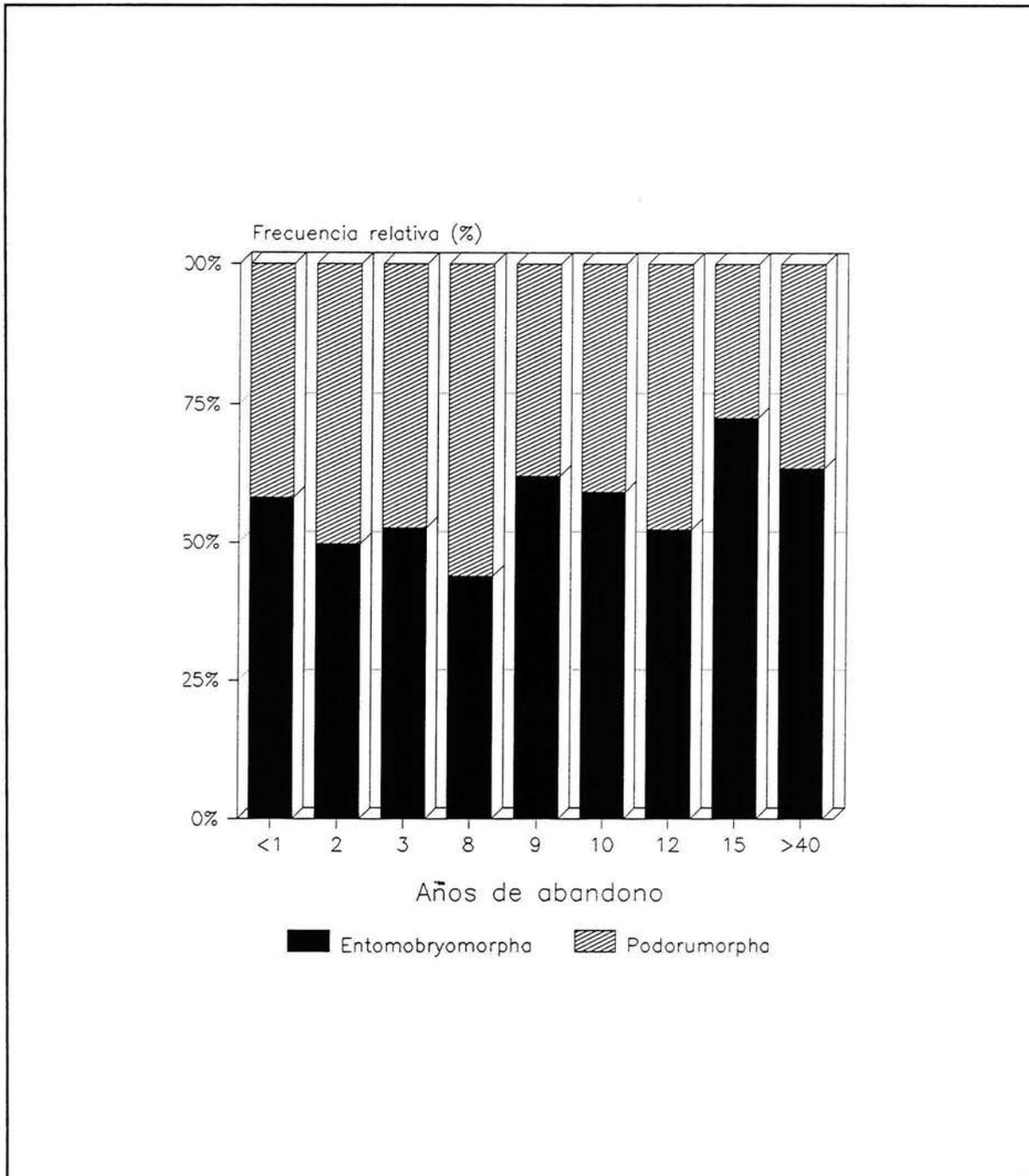


Fig. 3. Frecuencia relativa (FR) en porcentaje de los subórdenes Entomobryomorpha presentes en el suelo del bosque mesófilo y sus acahuales.

abandono en la zona de estudio. El porcentaje de Entomobryomorpha es próximo al 60% en el sitio < 1 año de abandono y esto podría también deberse al incremento de materia orgánica en suelos de sitios recién perturbados. Esta información podría tener implicaciones en la toma de decisiones en futuros planes de manejo en la reserva.

4.2. Parámetros específicos de la comunidad de colémbolos .

4.2.1. Abundancia y frecuencia relativa de las especies.

Las especies con mayor frecuencia relativa fueron *Onychiurus* sp. y *Pseudosinella* cf. *hirsuta* con 25% y 17% respectivamente (Tabla 2). El 73% (46) del número de especies representaron valores menores al 1%. El 47% de las especies que presentaron frecuencias relativas mayores del 1% pertenecen a géneros reportados como de amplia valencia ecológica. De acuerdo con Palacios-Vargas (1985) estas especies son aquellas que pueden ser encontradas en diversas zonas biogeográficas. Este patrón puede estar relacionado con alteraciones antropogénicas relacionadas con la agricultura. En otros lugares se ha observado que las especies de colémbolos del bosque primario se ven desplazadas por especies cosmopolitas (Dunger, 1986; en Miranda, 1992).

Las especies de *Symphyleona* representaron menos del 2% en noviembre de 1987. Cabe destacar que dichas especies fueron raras en todas las fechas de colecta. Esto confirma observaciones previas que sugieren que la presencia de *Symphyleona* en los primeros centímetros del suelo es poco frecuente (Villalobos, 1990; Palacios-Vargas com. pers.). Sin embargo un patrón diferente ha sido observado en un suelo forestal en Loire-et- Cher, Francia donde los *Neelipleona* pueden alcanzar valores de frecuencia relativa del 29.5% y los *Eusymphyleona* 2.5% (Prat y Massoud, 1980).

De las especies con mayor frecuencia relativa de colémbolos se encuentran dos especies pertenecientes a la familia Onychiuridae, *Onychiurus* sp. (25.68%) y *Onychiurus* (P.) grupo *armatus* (2.11%). La presencia de la Onychiuridae ha sido señalada como indicador de perturbación en la estratificación de la vegetación (Arbea y Jordana, 1985).

Entre las especies encontradas para el bosque mesófilo hay una especie considerada cosmopolita: *Isotomiella minor* (Tabla 2). Esta especie tiene una amplia tolerancia a hábitats con árboles o arbustos (Selga, 1967; Hagvar, 1982).

Folsomina onychiurina presentó una frecuencia relativa de 8.07% (Tabla 2), presentandose frecuentemente tanto en el bosque

mesófilo como en sus acahuales. Esta especie fue encontrada en sitios tanto cultivados como no cultivados en India (Hazra y Coudhuri, 1983). Sin embargo, llama la atención que la densidad más alta de esta especie se registró en el sitio > 40 años de abandono, por lo que podría ser dominante en sitios no alterados.

Ceratothysella gibbosa se presentó en todos los sitios de muestreo con una frecuencia relativa de 7.16%. Esta especie tiene origen paleártico. Se describió originalmente de Inglaterra (Christiansen y Bellinger 1980) y es una especie que se encuentra en los primeros centímetros del suelo (Palacios-Vargas, 1981; Palacios-Vargas y Gómez-Anaya, 1993). Su densidad más alta se registró en el sitio con 11 años de abandono y su menor densidad en el sitio > 40 años de abandono.

Entre las especies de mayor frecuencia relativa se encuentran *Pseudosinella* cf. *hirsuta*, *Entomobrya* sp., *Lepydocyrtus* sp. 1 y 3 (Tabla 2). Todas fueron colectadas como organismos juveniles en diferentes estadios de desarrollo. Esta observación sugiere que el muestreo de noviembre de 1987 coincide con un pico de crecimiento poblacional para estas especies como fue señalado anteriormente (Sección 4.1.3).

TABLA 2. Promedio de la abundancia y frecuencia relativa de las especies más importantes de Collembola de los sitios muestreados. Datos de Noviembre 1987.

Especie	Abundancia (ind/m ²)	Frecuencia (%)
<i>Onychiurus sp.</i>	36,600	25.68
<i>Pseudosinella cf. hirsuta</i>	25,200	17.68
<i>Folsomina onychiurina</i>	11,500	8.07
<i>Ceratophysella gibbosa</i>	10,200	7.16
<i>Cryptopygus thermophilus</i>	8,800	6.17
<i>Nahuanura ce</i>	4,000	2.81
<i>Harlomillsia oculata</i>	3,900	2.74
<i>Entomobrya sp.</i>	3,200	2.25
<i>Onychiurus (P.) gpo. armatus</i>	3,000	2.11
<i>Cryptopygus cf. benhami</i>	2,700	1.89
<i>Isotoma (Desoria) trispinata</i>	2,600	1.82
<i>Lepidocyrtus sp.1</i>	2,600	1.82
<i>Lepidocyrtus sp.3</i>	2,400	1.68
<i>Mesaphorura aff. yosii</i>	2,100	1.47
<i>Isotomiella minor</i>	1,800	1.26
<i>Folsomides centralis</i>	1,600	1.12
<i>Xenyllodes aff. armatus</i>	1,600	1.12
Otras	18,300	13.12

Otras= se incluyen especies cuya frecuencia relativa es < 1%.

De las 17 especies que presentaron una frecuencia relativa >1% (Tabla 2) la mayor parte son hemiedáficas (Kováč com. pers.). La distribución vertical de estas especies está confinada a los primeros centímetros del suelo que son los más cercanos a la capa

de hojarasca. Esta capa de hojarasca es la que provee de refugio y alimento a las especies hemiedáficas (Cancela da Fonseca y Poinso-Balaguer, 1983) y son sensibles a los cambios producidos por la actividad agrícola.

4.2.2 *Riqueza específica de la comunidad de colémbolos*

Para noviembre de 1987 se colectaron en total, 1416 colémbolos. Se determinaron 24 géneros y 63 especies (Apéndice B). En el bosque mesófilo de montaña de la reserva "El Cielo" y sus acahuales hasta ahora se han registrado el mayor número de especies en comparación a otros estudios similares. En otras áreas forestales del mundo se han reportado valores de riqueza específica de colémbolos que van de 19 a 60 especies (Villalobos, 1990).

La riqueza específica por sitio de muestreo varía de 13 a 24 especies (Tabla 3.). Los sitios con menor riqueza fueron los de menor edad de abandono. La mayor parte de las especies encontradas son hemiedáficas y probablemente, tanto por su abundancia como por su riqueza específica, son negativamente afectadas por la roza, tumba y quema. Un efecto similar ha sido observado en otros lugares como resultado de diversas prácticas agrícolas (Edward y Loftty, 1969; Mateos, 1992; Curry y Good, 1992).

TABLA 3. Riqueza específica y dominancia de colémbolos en un gradiente sucesional de la vegetación del bosque mesófilo de la reserva de la biosfera "El Cielo". Datos de Noviembre 1987			
Años de abandono	Riqueza específica (S)	Número de especies abundantes (N1)	Número de especies muy abundantes (N2)
< 1	14	11	10
2	13	9	7
4	24	9	5
8	21	4	2
9	21	15	14
10	19	10	8
11	16	7	5
15	16	8	5
>40	22	8	5
GLOBAL	63	16	8

S-N1-N2= Serie números de Hill (ver Ludwig y Reynolds, 1986 para mayor detalle)

Las especies pertenecientes a los Entomobryomorpha y Symphypleona, en su mayoría fueron nuevos registros para Tamaulipas (Ver Apéndice B). Con estos registros se enriqueció el inventario taxonómico de los colémbolos del suelo para la zona de estudio. Cabe resaltar que el número de especies encontradas en el bosque mesófilo puede ser todavía mayor. Muestreos en biotopos, tales como, dosel, partes aéreas de la vegetación, suelos suspendidos,

cavernas, hojarasca, y estratos profundos del suelo podrían elevar el número de especies nuevas y de registros para el área de estudio.

El número de especies en un sitio determinado depende del número y tamaño de las muestras (Hagvar, 1982). Por lo que una comparación del número de especies con otros estudios es difícil. Palacios-Vargas y Gómez-Anaya (1993), realizaron un estudio de los colémbolos en una selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. Estos autores colectaron colémbolos de hojarasca y suelo; además de dosel mediante fumigaciones y trampas de Malaise. En Chamela fueron registrados un total de 46 géneros y 62 especies. En el suelo superficial (0-5 cm.) y hojarasca registraron 53 especies y este estudio abarca muestreos mensuales durante un año.

Aún cuando el número de géneros encontrados en Chamela (46) es mayor a los encontrados en "El Cielo" (24), la riqueza específica en el suelo de este último es mayor. Probablemente esto se debe a que el bosque mesófilo presenta una mezcla de elementos de afinidad tropical y templada. Por otra parte algunas especies endémicas contribuyen a incrementar esta riqueza. Además, el fondo de cañadas y laderas protegidas le confieren al bosque mesófilo una gran heterogeneidad biótica (Reyes y Breceda, 1985). Estas consideraciones sugieren una riqueza específica de Collembola excepcional para la reserva de la biosfera "El Cielo". Cabe señalar

que los géneros son diferentes y la presencia incluso de endemismos en "El Cielo".

4.2.3. Dominancia de colémbolos

El número de especies dominantes de colémbolos varía en los diferentes sitios (Tabla 3). Sitios con una equitatividad elevada presentan un número similar de especies abundantes (N1) y muy abundantes (N2). Este es el caso de los sitios de < 1, 9 y 10 años de abandono. La elevada equitatividad en la parcela de < 1 año de abandono es el resultado de la presencia de pocas especies y abundancias similares, que se ven favorecidas con la preparación del cultivo. Como es el caso de *Cryptopygus thermopilus* considerada especie oportunista (Kováč com. pers.). Así como también la presencia de *Mesaphorura* aff. *yosii* y *Onychiurus* grupo *armatus*, que al desaparecer especies del bosque primario aumentan su abundancia (Arbea y Jordana, 1985).

En la parcela de ocho años de abandono el número de especies dominantes (N2=2) está dado principalmente por *Onychiurus* sp. y *Pseudosinella* cf. *hirsuta*. Los sitios con mayor edad de abandono tienen una tendencia a presentar el mismo número de especies dominantes (N2=5) pero tienen una composición específica distinta. Esto sugiere que el suelo del sitio con mayor edad de abandono, la

estructura de la comunidad de colémbolos tiende a alcanzar un equilibrio dinámico. Las especies dominantes del gradiente sucesional de la vegetación estudiado coincidieron con las especies que presentaron una frecuencia relativa superior al 7% (Tabla 2.).

4.2.4. *Diversidad y equitatividad de los colémbolos*

La diversidad global de colémbolos en sitios muestreados fue de 2.81 unidades de información (Tabla 4). Llama la atención que solamente el sitio con 8 años de abandono presentó un valor menor a 2 bits (Tabla 4). Díaz y Najt (1990) mencionan que valores superiores a 2 bits han sido registrados por varios autores para comunidades de microartrópodos en zonas tropicales. Kovác (1994) encontró diversidades de colémbolos también superiores a 2 bits en diferentes tipos de suelo de agrosistemas en la República Eslovaca. Las comparaciones de estos valores con los obtenidos en otros estudios son difíciles por sus diferencias en el método de muestreo y extracción de la fauna.

La diversidad y equitatividad más baja ($H'=1.49$ y $J'=0.466$) fue registrada en la parcela de ocho años (Tabla 4). Esta diferencia con respecto a los otros sitios, puede ser explicada, por una parte, por el incremento en la proporción de individuos de una sola especie en el sitio de ocho años (*Onychiurus* sp.). Por otra parte, este sitio presenta el tercer lugar en porcentaje de

materia orgánica (11.3%). Covarrubias (1966; in Díaz, 1989) menciona que en algunos lugares la acumulación de materia orgánica se ve reflejada en una baja diversidad y altas densidades de colémbolos.

TABLA 4. Diversidad, equitatividad y abundancia de colémbolos en un gradiente sucesional de la vegetación del bosque mesófilo de la reserva biosfera "El Cielo". Datos de noviembre 1987.

Años de abandono	Diversidad Shannon-Wiener (H')	Abundancia (No. ind. colectados)	Equitatividad Pielou (J')
< 1	2.373	102	0.899
2	2.183	59	0.851
4	2.178	360	0.685
8	1.419	307	0.466
9	2.733	76	0.879
10	2.344	169	0.796
11	2.055	79	0.744
15	2.111	101	0.761
>40	2.136	163	0.691
GLOBAL	2.814	1,416	0.679

Llama la atención el hecho de que el sitio con > 40 años de abandono presentó una menor diversidad que algunos sitios perturbados. Kovác (com pers) observó una situación similar, en un gradiente de suelos dedicados a la actividad agrícola en la República Eslovaca. Takeda (1987) afirma que la heterogeneidad de

la hojarasca no modifica significativamente la diversidad y la equitatividad de la comunidad de colémbolos en suelos forestales del Japón. Sin embargo estima que es un factor importante en la composición de las especies de la comunidad. Aparentemente esto también se cumple en el presente estudio. La actividad agrícola no se refleja tan drásticamente en la diversidad como en la composición de especies en los sitios estudiados.

Cabe resaltar el hecho de que el sitio < 1 año de abandono presenta un valor de diversidad mayor que el sitio de > 40 años (Tabla 4). Díaz (1989) menciona que puede ocurrir un incremento de la diversidad de colémbolos en la primera etapa de la sucesión (ambientes recién creados).

La diversidad más alta que se registró fue para el sitio de 9 años (2.733). Esto puede deberse a que el sitio ha tenido una historia agrícola menos intensa (Apéndice C). Reyes y Breceda (1985) encontraron que este sitio presentaba una serie de características en la composición florística de la vegetación secundaria que la apartaba del resto de los lugares. La existencia de una composición florística distinta puede también verse reflejada de forma indirecta sobre la fauna de colémbolos (Rapoport, 1968).

4.3. Efecto de los factores edáficos en la comunidad de Colémbolos.

Los promedios de los factores edáficos estimados durante el presente estudio para los sitios de muestreo se presentan en la Tabla 5. El tipo de suelo de acuerdo a la clasificación de la FAO en la zona de estudio es Luvisol crómico. En general, la textura es franco arenosa con tendencia a ser franca. La textura del suelo en los sitios de muestreo presenta una tendencia al aumento de arcillas en sitios con mayor abandono. Lo anterior debido tal vez a la influencia del desarrollo vegetal. El pH es ligeramente ácido y oscila alrededor de seis. Estos suelos son considerados ácidos pero fértiles (Duchaufour, 1984). El contenido de materia orgánica del suelo es de aproximadamente 10%. El promedio de temperatura en el suelo es de 17°C y la humedad promedio fluctuó entre el 50 y 60%. La capacidad de intercambio cationico total (CICT) registró una heterogeneidad entre sitios siendo su promedio de 36.2 (Meq/100 gr.). Esta variación puede deberse a la acción del clima, debido al tipo de suelo que presenta una tendencia al lavado de sus bases en el primer horizonte. Vázquez (1987) observó patrones similares en los factores edáficos medidos en el presente trabajo.

Los factores edáficos medidos para noviembre de 1987 están representados en la tabla 6. Los sitios que presentaron un mayor porcentaje de materia orgánica en el suelo fueron los sitios de <1, 8 y 9 años. El porcentaje de humedad más alto se registró en el

sitio de 8 años y la menor en el sitio de 2 años de abandono. El valor de pH en el suelo más básico lo presento el sitio de < 1 año y el más ácido en el sitio de 10 años de abandono. La temperatura del suelo varió entre 16 y 18°C.

Tabla 5. Algunos parámetros edáficos estimados para las parcelas estudiadas. Intervalo de confianza al 95% para μ .	
Tipo de suelo	Luvisol-crómico
Textura	Franco-arenosa
Arenas (%)*	63.3 ± 11.8
Limos (%)*	22.0 ± 5.5
Arcillas (%)*	17.1 ± 8.8
pH	6.1 ± 0.4
Materia orgánica (%)	9.0 ± 1.2
C.I.C.T. (Meq/100gr.) *	36.2 ± 12.7
Humedad (%)	56.3 ± 9.5
Capacidad de campo (%) *	45.9 ± 5.4
Porosidad (%)*	59.05 ± 2.17
Temperatura °C	17.0 ± 0.5

* Datos tomados de Muñoz y López (com. pers.)

En la Tabla 7 puede verse que las correlaciones lineales simples efectuadas entre la abundancia y diversidad de colémbolos con la humedad y temperatura del suelo fueron significativas ($P < 0.05$). La humedad se correlacionó positivamente con la

Tabla 6. Parámetros edáficos registrados en los sitios de muestreo. Valores para noviembre de 1987.

Edad de abandono	Temperatura °C	Humedad (%)	Materia orgánica (%)	pH
< 1	17.5	59.23	12.3	7.63
2	18	29.43	6.1	5.98
4	16	68.52	7.2	6.8
8	16	88.86	11.3	5.86
9	16	39.06	12	5.72
10	17	62.85	6.4	4.96
11	17	48.74	10.3	5.54
15	18	59.71	7.3	6.51
> 40	17.5	50.22	9.2	6.36

TABLA 7. Coeficiente de correlación (r) para parámetros ambientales contra años de abandono, abundancia y diversidad de la comunidad de Collembola estudiada. Datos de noviembre 1987.

PARÁMETROS	Años de abandono	Abundancia	Diversidad (H')
pH	-0.0248 (n.s)	0.1063 (n.s)	-0.1785 (n.s)
Humedad (%)	-0.0648 (n.s)	0.7726*	-0.6638*
Materia orgánica (%)	-0.0248 (n.s)	-0.1083 (n.s)	0.2116 (n.s)
Temperatura	0.2120 (n.s)	-0.8350*	0.6652*

* significancia al 95%
n.s.= no significativo

(H')= Shannon-Wiener

abundancia pero negativamente con la diversidad. Por su parte, la temperatura tiene un efecto inverso sobre la abundancia de colémbolos ($P < 0.05$) pero directo sobre la diversidad ($P < 0.05$). La

humedad y la temperatura no se correlacionan tan fuertemente con la diversidad en comparación a lo observado con la abundancia de colémbolos. Lo anterior confirma lo observado por otros autores que señalan tanto a la temperatura como a la humedad como principales reguladores de la población de colémbolos (Najt, 1976; Bhattacharya y Raychaudhuri, 1979; Takeda, 1987).

La correlación múltiple de todos los factores edáficos medidos y la abundancia de colémbolos fue significativa ($P < 0.01$). Sin embargo, la ecuación que mejor describe la abundancia de colémbolos del suelo en el bosque mesófilo es:

$$\text{Abundancia} = - 69.318 (T) + 3.875 (\%H) - 18.45 (\%M.O.).$$

Esto significa que los factores edáficos como son la temperatura y el porcentaje de materia orgánica tienen influencia negativa sobre la abundancia de colémbolos. Por el contrario el porcentaje de humedad presenta una influencia positiva en la abundancia. Cuando se elimina el pH de los factores que se asocian con la abundancia de colémbolos la correlación sigue siendo significativa en menor porcentaje ($P < 0.05$). Al suprimir más de dos factores edáficos en la correlación múltiple se pierde la significancia. Díaz (1989) sugiere que los cambios que experimenta la fauna del suelo responden a la influencia acumulativa de las variaciones de distintos factores. Esta respuesta es mayor que la que tendrían grandes cambios de un solofactor. Lo anterior explica porque el porcentaje de materia orgánica no tiene un grado de asociación alto con la abundancia y si cuando lo asociamos con los otros factores.

4.4. El patrón sucesional de la comunidad de colémbolos

4.4.1. *La similitud de colémbolos y el gradiente sucesional.*

En el dendograma representado en la Figura 4 se pueden comparar los índices de similitud (Morisita, 1959 en Wolda, 1981) obtenidos para la composición específica de colémbolos de cada uno de los sitios muestreados. Llama la atención que, los sitios cercanos en edad de abandono difieren más entre si que sitios más distanciados temporalmente. Este patrón confirma lo observado por Villalobos (1989) para los Poduromorpha utilizando el índice de Gower y Morisita.

Los sitios con mayor similitud en la composición específica tienden a presentar valores cercanos a uno. Su similitud se basa tanto en el número de especies que comparten como en la abundancia de cada especie. Los sitios de 4 y 10 años son los que mayor similitud específica presentaron, le siguen los sitios de 2 y 9 años. Los cuatro sitios anteriores junto con el sitio de 15 años forman un grupo que se separa del resto de los sitios. El sitio de 8 años presenta la composición específica menos parecida de todos los sitios.

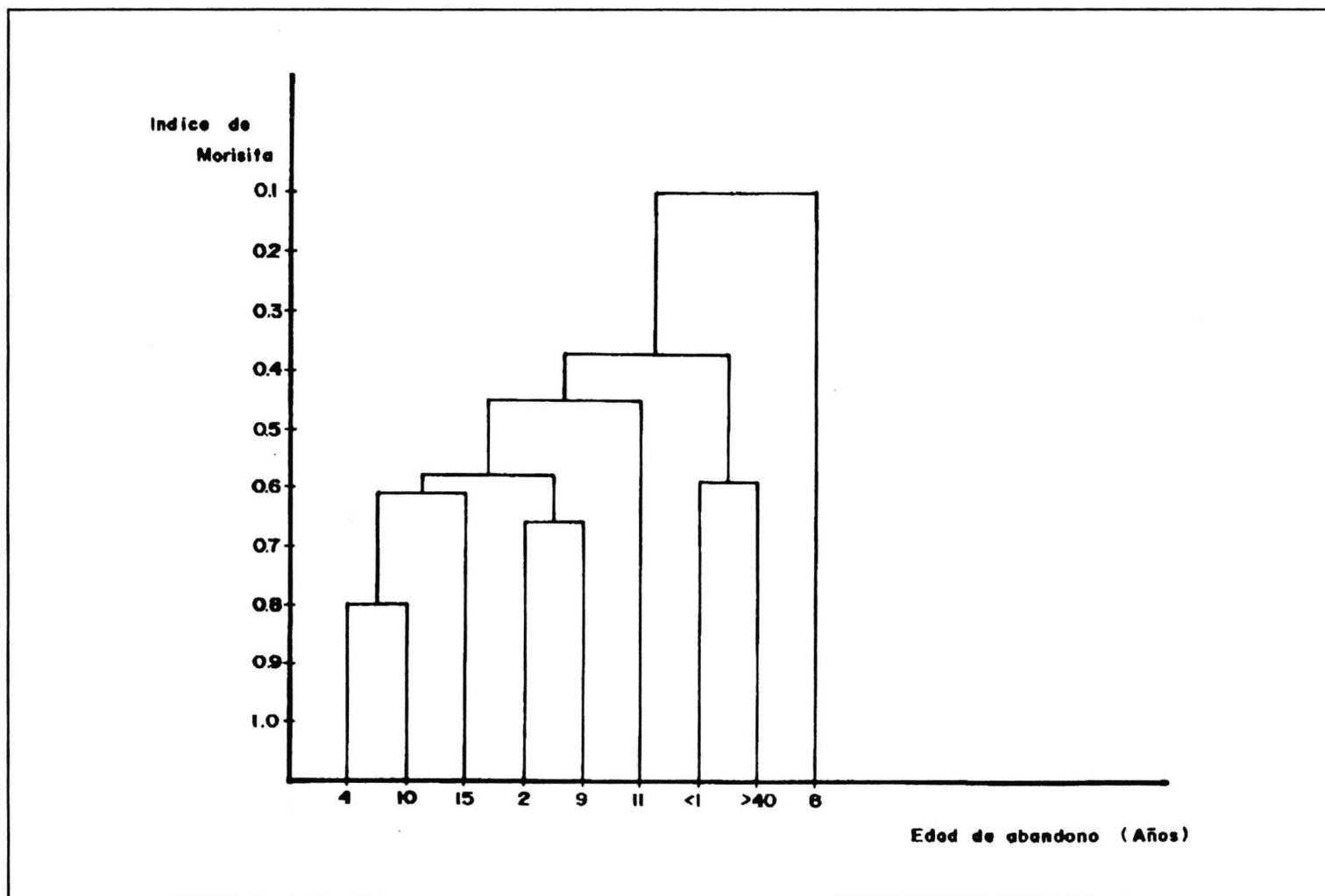


Fig. 4. Dendrograma que representa los índices de similitud de Morisita para la comunidad de colémbolos en el gradiente sucesional de la vegetación secundaria del bosque mesófilo de la reserva de la biosfera "El Cielo". Datos de noviembre de 1897.

Los sitios de <1 y >40 años de abandono forman un grupo independiente que es parecido entre si. La parcela de >40 años presentó especies que no se encontraron en otros sitios. Hagvar (1994) menciona que los sitios que presentan una comunidad estable se caracteriza por tener varias especies raras y unas pocas especies abundantes. La composición específica de Collembola de esta parcela, que representa la comunidad clímax, se aleja en similitud a la mayoría de los acahuales. La similitud que tiene con el sitio <1 año de abandono puede deberse a la colonización de especies procedentes del remanente de bosque mesófilo aledaño después de haber ocurrido la perturbación (ver Apéndice C). La acumulación de materia orgánica en el sitio <1 año, como resultado de la preparación para el cultivo, puede favorecer la colonización. Miranda (1992) encontró una situación similar entre un bosque de *Abies* y un cultivo de haba cercano al bosque.

El sitio con 11 años de abandono presentó una composición específica que lo sitúa de forma independiente en el dendograma (Fig. 4). Esta composición específica puede estar influenciada por la vegetación que presenta (Apéndice C). Esta consiste en la presencia de especies arbóreas introducidas (aguacate y naranja) que de forma indirecta podrían influenciar a la comunidad de colémbolos.

La composición de especies de colémbolos que presenta el sitio con 8 años de abandono es la más peculiar en comparación a todos demás acahuales. Esta diferencia puede deberse a la ubicación del sitio en la zona de transición de bosque mesófilo y bosque tropical subcaducifolio (Apéndice C). Anteriormente se mencionó que el patrón que sigue la densidad de colémbolos a través del tiempo en este sitio es muy diferente del resto de las parcelas.

La diferencia en la composición específica que presentan los sitios está dada principalmente por la abundancia que presentan las especies comunes. Algunas especies de colémbolos son raras en unos sitios, mientras que en otros son abundantes. Por ejemplo, *Ceratophysella gibbosa* que es una especie abundante en la mayoría de los sitios a excepción del sitio de > 40 años de abandono. El índice de similitud de Morisita resta importancia a las especies raras, siendo de suma importancia las especies abundantes.

Debe tomarse en cuenta que cuatro unidades muestrales pueden dar solo una imagen parcial de la diversidad de colémbolos. En el sitio > 40 años de edad de abandono, el 53% (9 spp) del total de especies Poduromorpha colectadas en un ciclo anual (17; n=28 unidades muestrales) fueron colectadas en noviembre (Villalobos, 1989). Por lo tanto, se recomienda hacer este análisis con un mayor número de muestras para confirmar estos patrones y detectar otras especies indicadoras.

4.4.2. Especies bioindicadoras de la sucesión vegetal secundaria derivada de la actividad agrícola.

Se utilizó el método propuesto por Hagvar (1994), que considera puede la distribución de frecuencias relativas de la comunidad de colémbolos como una forma de detectar especies bioindicadoras (Figs. 5a y 5b). Ejemplos de especies que son raras en el sitio que representa la comunidad clímax y que aparentemente son beneficiadas por la perturbación son: *Lepidocyrtus* sp. 3 (pasó de la categoría VII en el sitio >40 años a la XI en el sitio de 2 años de abandono), *Harlomillsia oculata* (es relativamente abundante en los sitios de 4, 9, 10 y 15 años de abandono) y *Mesaphorura* aff. *yosii* (pasó de la categoría VIII en el sitio de >40 años a las XI y IX en los sitios de < 1 y 11 años respectivamente).

Especies que son abundantes en etapas serales avanzadas y cuya abundancia relativa disminuye con la perturbación son: *Ceratophysella* aff. *prattorum* (sp.4) y *Xenyllodes* aff. *armatus* que se encuentran exclusivamente en el suelo de la comunidad clímax, alcanzando la categoría X.

Una especie abundante en todas las etapas serales es *Folsomina onychiurina* (sp.40) que es rara en los sitios de 4 y 10 años de abandono (cae en la categoría VII en ambos). Sin embargo en los demás sitios su frecuencia relativa se localiza en las

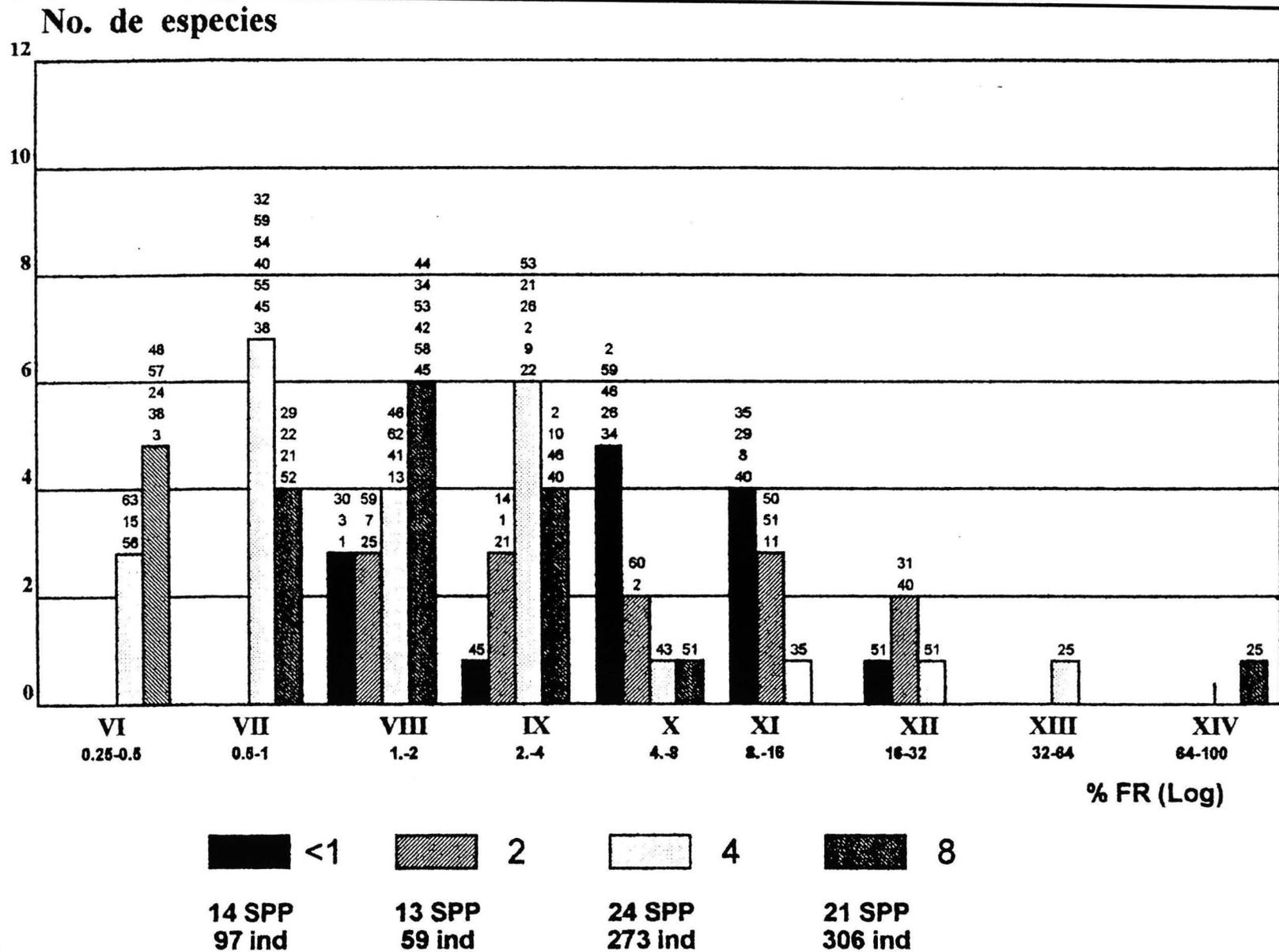
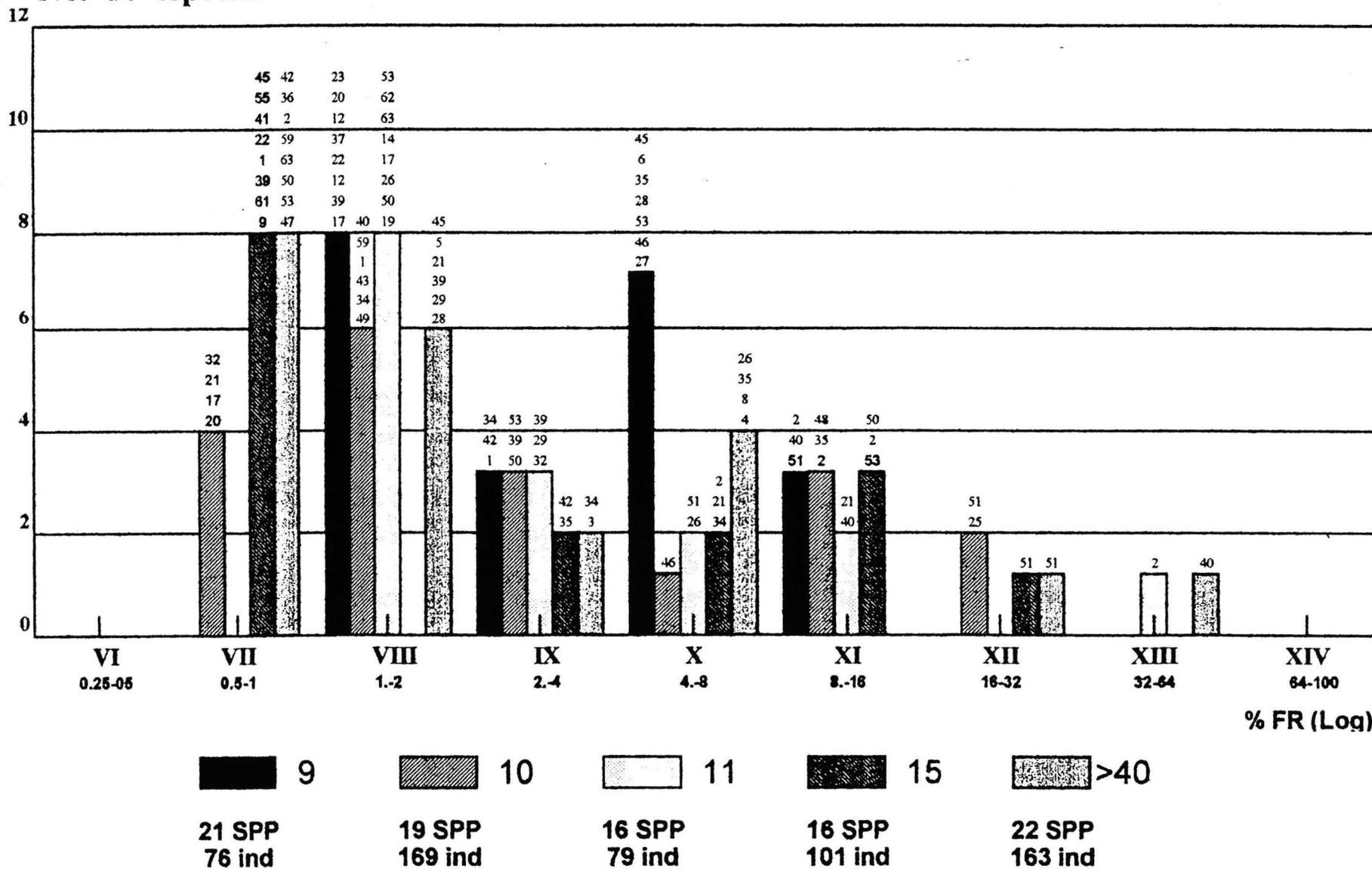


Fig. 5. Distribución de las frecuencias relativas (F%) de colémbolos en escala logarítmica, de un gradiente sucesional de la vegetación del bosque mesófilo de la reserva de la Biosfera "El Cielo". Datos de noviembre de 1987. Ver Apéndice B para la correspondencia del número presentado en la gráfica con la especie de Collembola. A.- parcelas de <1 a 8 años de abandono. B.- parcelas de 9 a >40 años de abandono.

No. de especies



categorías IX a XII. Su frecuencia relativa es mayor en el sitio de > 40 y 2 años de abandono (categorías XIII y XII respectivamente). La elevada contribución a la frecuencia relativa de esta especie en el sitio de < 1 año podría estar asociada a la previa incorporación de materia orgánica al cultivo. Esto explicaría que esta especie se vuelva rara (categoría VII en la Fig. 5a) en el sitio que presentó el menor porcentaje de materia orgánica. Un patrón similar fue observado para *Pseudosinella* cf. *hirsuta* (sp.51) que es abundante en todos los sitios (su % FR cae en las categorías X a XII). Esto sugiere que esta especie posee un amplio rango de tolerancia a los cambios de su entorno. Por lo que la utilización de su abundancia no es la adecuada para medir el impacto de la agricultura en el suelo. Selga (1968) menciona la necesidad de utilizar especies que presenten cierta sensibilidad hacia cambios del habitat para ser utilizadas como indicadoras.

Como puede apreciarse en la Figura 5a y 5b el porcentaje de frecuencia relativa de *Cryptopygus thermophilus* (sp.35) cae en las categorías IX a XI en los sitios con <1, 4, 9, 10, 15 y > 40 años de abandono. Esta especie es oportunista (Kováč com. pers.). Este es otro Entomobryomorpha cuyo patrón se apega a los casos anteriores.

Ceratophysella gibbosa (sp.2) es una especie introducida que abunda en todos los sitios pero que es rara en el sitio con >40

años de abandono. Esta especie de Poduromorpha puede ser un buen indicador del grado de perturbación de las especies nativas de colémbolos. Llama la atención el hecho de que su contribución a la abundancia relativa es muy alta en los sitios de 9, 10, 11 y 15 años. En algunos de estos sitios se han introducido especies arbóreas de importancia económica (Apéndice C) a las que podría estar asociada esta especie. El establecimiento de *Ceratophysella gibbosa* en la edad considerada como clímax podría deberse a una baja capacidad competitiva con otras especies nativas del mismo género, tal como *Ceratophysella* aff. *pratorum*. Algunos experimentos de exclusión entre ambas especies podrían dar información valiosa en este sentido.

Onychiurus sp. (sp.26) presenta su mayor porcentaje de abundancia (su presencia alcanza las categorías de XII a XV) en los sitios de 4, 8, y 10 años de abandono después del cultivo (Fig. 5a y 5b). Como se menciono anteriormente esta especie ha sido registrada como indicadora de cambios en los estratos de la vegetación. Esto parece confirmarse al observar que hay ausencia de esta especie en sitios pocos perturbados como son el sitio de 9 y >40 años de edad de abandono. La presencia de *Onychiurus* sp. puede, por lo tanto, ser considerada como indicador de etapas serales intermedias de la sucesión.

Algunas especies como *Nahuanura ce* (sp.21) aparentemente no siguen un patrón definido (rara en 8, 10 y >40 y abundante en 2, 4, 11 y 15 años de abandono).

Los cambios en la abundancia de especies características de la fase madura, así como la aparición de especies exclusivas de etapas intermedias (Figs. 5a y 5b) sugieren que la sucesión de estos insectos depende de la composición inicial de especies. En esta sucesión se establecen tanto especies tempranas como tardías y estas últimas no dependen de las modificaciones creadas en el ambiente por acción de las especies tempranas (Drury y Nisbet, 1973). En el presente estudio, la comunidad de colémbolos se apega a una combinación de los modelos propuestos por Connell y Slayter (1977) y Botnik (1981) para la vegetación. Este último modelo propone que la sucesión es producto de las diferencias en los ciclos de vida y de el comportamiento de las especies. Además de que la estructura está determinada por influencias mutuas, como son competencia, la facilitación, la tolerancia y la inhibición. Reyes y Breceda (1985) encontraron un patrón similar en la sucesión vegetal.

Curry y Good (1992) sugieren que la velocidad y extensión de la colonización de especies de la fauna natural de cada sitio particular depende de un número de factores relacionados con la naturaleza de la perturbación del sitio. Además de la

disponibilidad y atributos de los colonizadores potenciales, las diferencias en composición específica observadas entre los acahuales podría resultar de un proceso multifactorial. Por una parte, el distanciamiento de la similitud faunística entre sitios está dado por las características edáficas que le confiere la historia agrícola a cada sitio en particular. Por otra parte, el patrón sucesional seguido por estos insectos está relacionado con el establecimiento de especies que presentan diferentes grados de tolerancia hacia los cambios inherentes al cultivo o una habilidad diferencial a la colonización a partir de áreas forestales contiguas.

4.4.3. *Los subórdenes de colémbolos y su carácter bioindicador.*

Una discusión detallada del patrón seguido por los Poduromorpha ha sido previamente realizada por Villalobos (1989). Por lo tanto, en esta sección se analizarán los resultados concernientes a los Entomobryomorpha principalmente.

En noviembre de 1987 se identificaron 26 especies de Entomobryomorpha. El mayor número de especies están dentro de las familias Isotomidae (15) y Entomobryidae (6).

La riqueza específica de Entomobryomorpha es más heterogénea en

comparación a lo observado en Poduromorpha (Fig. 6). El número de especies de Entomobryomorpha es menor que el de Poduromorpha en los sitios con >1, 2, 9 y 11 años de abandono y superior en los sitios de 4, 8, 10, 15 y >40 años de abandono. El mayor número de especies de Poduromorpha en los sitios < 1 y 2 años, puede deberse al efecto negativo de la perturbación sobre los Entomobryomorpha epígeos. Las formas hemiedáficas y euedáficas dentro de las cuales se encuentran los Poduromorpha son menos sensibles a estos cambios (Luciañez y Simon, 1992). Odum (1969) menciona que los organismos de la fauna del suelo tienden a presentar tallas pequeñas en los primeros estadios de la sucesión y a presentar mayor talla en la zona clímax.

El número de especies muy abundantes de Entomobryomorpha (N2) fue mayor que el de Poduromorpha en los sitios de 4 a 15 años de abandono (Tabla 8.). En los sitios < 1, 2 años y >40 años de edad de abandono, el valor de N2 para Entomobryomorpha es igual o menor al de Poduromorpha. Lo anterior muestra que tanto en sitios recién perturbados como en sitios que han permanecido por largo tiempo sin alteración por prácticas agrícolas, el predominio de las especies de Entomobryomorpha sobre las de Poduromorpha disminuye. Esto sugiere que son pocas las especies

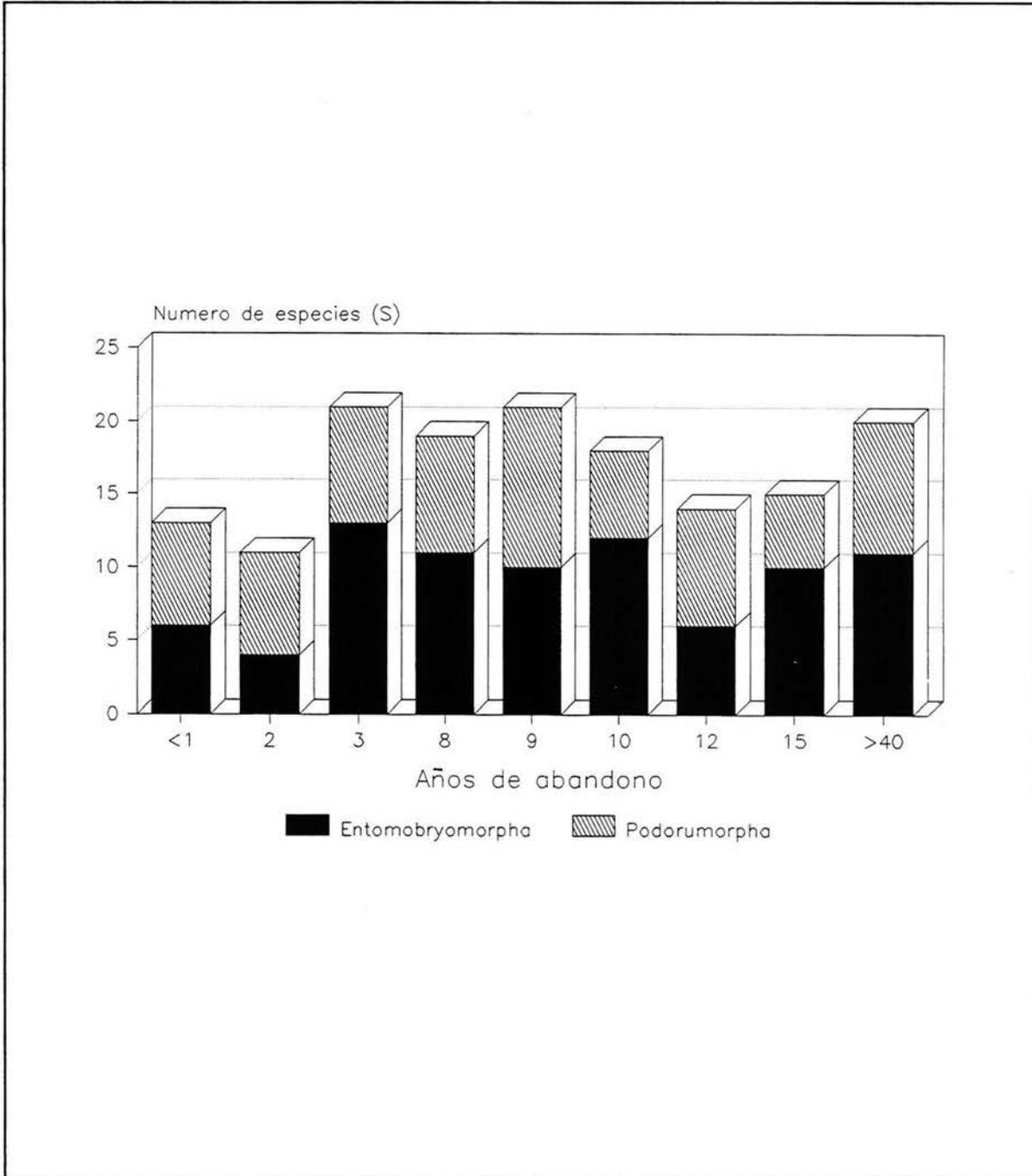


Fig. 6. Riqueza específica (S) total y de los dos subórdenes más abundantes en el gradiente sucesional estudiado. Datos de noviembre de 1987.

Tabla 8. Riqueza específica y dominancia para los subórdenes de Entombryomorpha (E) y Poduromorpha (P) en un gradiente sucesional de la vegetación del bosque mesófilo de la reserva de la biosfera "El Cielo". Datos de noviembre de 1987.

AÑOS DE ABANDONO	Riqueza específica (S)		Número de especies abundantes (N1)		Número de especies muy abundantes (N2)	
	E	P	E	P	E	P
< 1	6	7	5	5	5	5
2	4	7	4	6	4	7
4	13	8	5	3	3	2
8	11	8	8	2	7	1
9	10	11	8	7	8	6
10	12	6	7	3	6	2
11	6	8	4	4	4	3
15	10	5	5	3	4	3
> 40	11	9	4	7	3	8

de colémbolos que pueden soportar los cambios inmediatos asociados a la alteración y que las especies que tienen la capacidad de iniciar la colonización y que predominan en áreas recién perturbadas (<1 año) pueden pertenecer a ambos subórdenes. Al año siguiente el número de especies abundantes de poduromorpha aumenta en comparación a las de Entombryomorpha, lo cual probablemente esté relacionado con la pérdida del mantillo causada por el cultivo, en estas condiciones el suelo mineral es probablemente más benigno para los Poduromorpha. En el sitio con > 40 años de

abandono, el valor de N2 para Entomobryomorpha (3) y para Poduromorpha (8) alcanza su mínimo y máximo respectivamente en comparación al resto de los sitios (Tabla 8). Esto indica que probablemente el suelo mineral en este sitio tiene la mayor capacidad de carga para los Poduromorpha. Por otro lado, a pesar de que existe una elevada riqueza específica de Entomobryomorpha. En este sitio, la proliferación de la especie *Folsomina onychiurina* ha tenido un efecto en la notable reducción del valor de N2 de Hill. Dicha pérdida de equitatividad se discute más adelante en esta misma sección, y probablemente obedezca a diferencias en los ciclos reproductivos entre los Entomobryomorpha.

El índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') para Entomobryomorpha fue también heterogéneo. Este suborden presentó su mayor diversidad en los sitios de 8 y 9 años de abandono (Fig.7a). La diversidad en el sitio de 8 años de abandono presenta la diferencia más grande entre los dos subórdenes. La notable reducción de la diversidad de Poduromorpha en este sitio está asociada a un incremento en la abundancia de *Onychiurus* sp. (Villalobos, 1989). El sitio de 9 años presentó una diversidad, equitatividad y riqueza específica casi similar entre ambos subórdenes. Cabe destacar que este sitio fue el que presentó la mayor diversidad total de colémbolos. Probablemente la historia agrícola menos intensa de este sitio es el factor que le confiere una composición florística diferente en comparación a los demás

sitios. El patrón observado en la vegetación por Reyes y Breceda (1985) se refleja en la composición específica de colémbolos.

La diversidad de Entomobryomorpha en el sitio de 2 y > 40 años de abandono es notablemente menor en comparación a la obtenida en los Poduromorpha (Figura 7a). Este efecto, que sólo se presenta en estos sitios, está probablemente ligado con la proliferación de algunas especies de Isotomidae como *Folsomina onychiurina*. La equitatividad de Entomobryomorpha fue heterogénea al igual que la de Poduromorpha. Sin embargo en los sitios de 8 y > 40 años de abandono Entomobryomorpha presentó una equitatividad contraria a la de Poduromorpha (Fig. 7b). En el sitio de 8 años de abandono la equitatividad de Entomobryomorpha fue mayor a la de Poduromorpha. Esto se debe a que los Poduromorpha en este sitio tuvieron un gran número de individuos de *Onychiurus* sp.

La similitud en la composición específica de Entomobryomorpha de los diferentes sitios separa algunos grupos independientes (Figura 8b). La mayor afinidad faunística la presentaron los sitios de 11 y >40 años de abandono. La similitud de especies de Entomobryomorpha en estos sitios obedece a que comparten 11 de las 17 especies con mayor frecuencia relativa. Llama la atención el hecho de que, en ambos sitios los Isotomidae son los más abundantes. Serafino y Fraile Merino (1978) observaron una

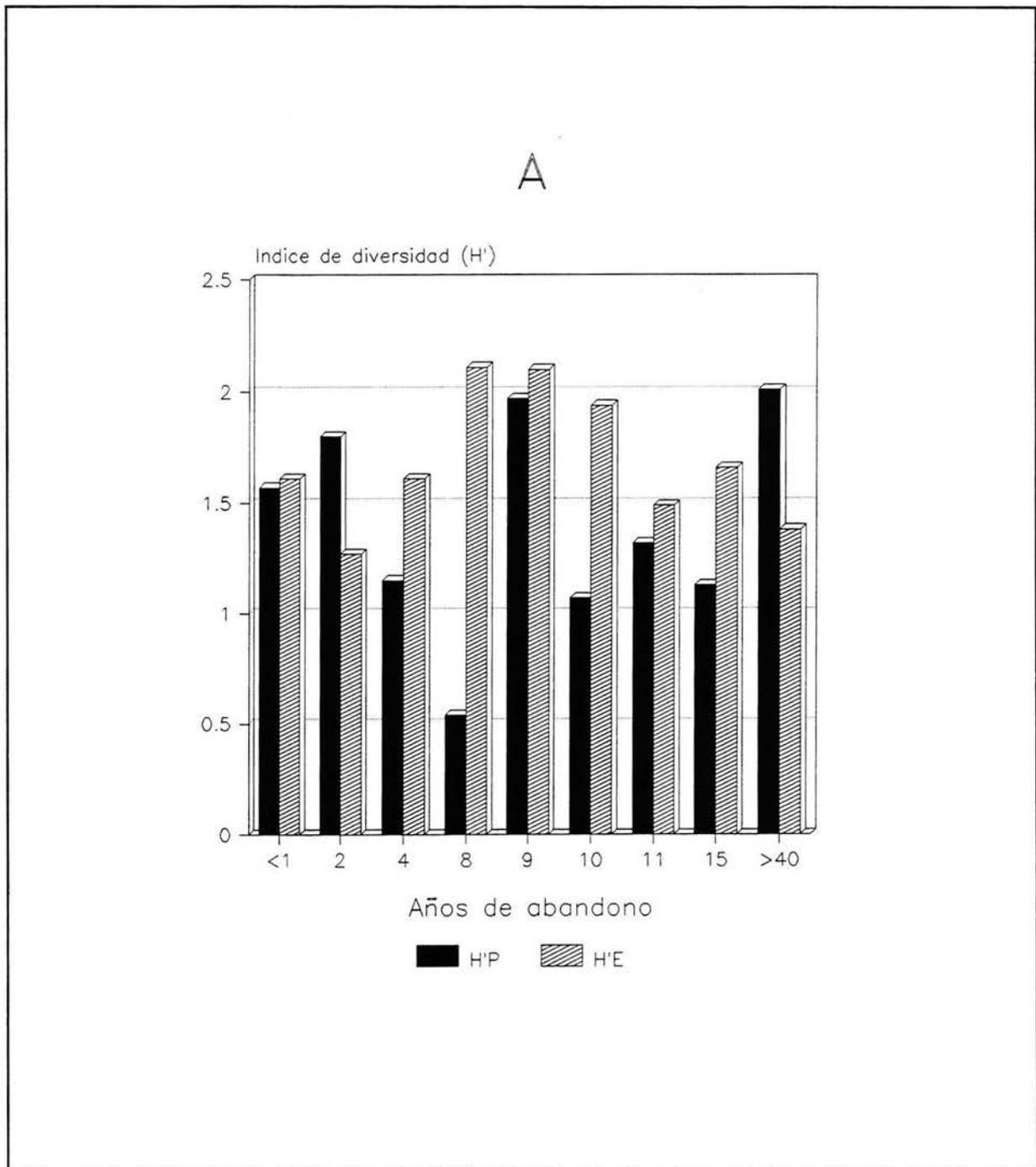
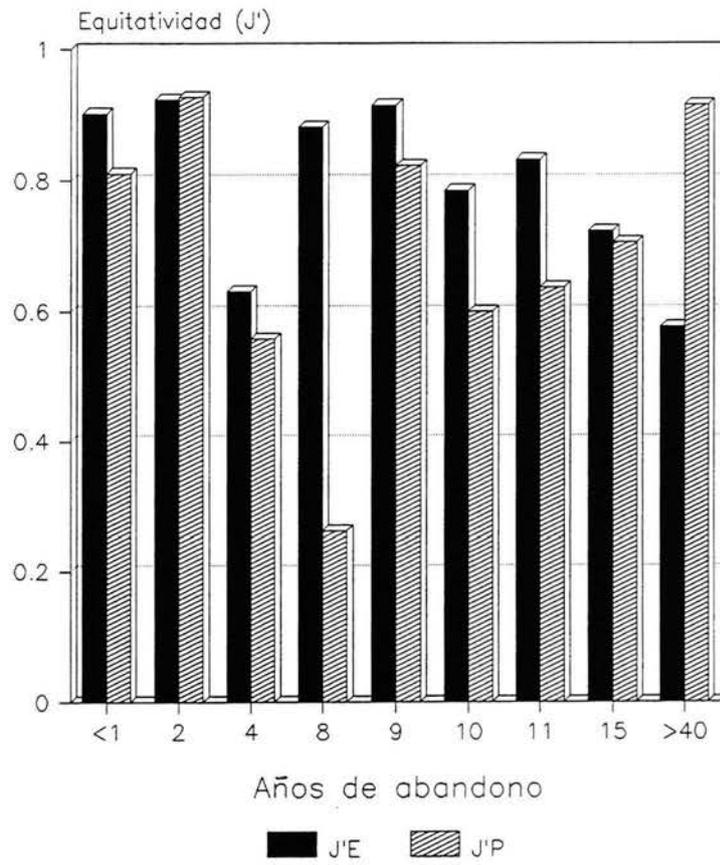


Fig. 7A.- Índice de diversidad Shannon-Wiener (H') de los dos subórdenes más abundantes de colémbolos en el gradiente sucesional estudiado 7B.- Índice de Equitatividad (J') para las mismas comunidades. Datos de noviembre de 1987. H'E=Diversidad Entomobryomorpha. H'P=Diversidad Poduromorpha. J'E=Equitatividad Entomobryomorpha. J'P=Equitatividad Poduromorpha.

B



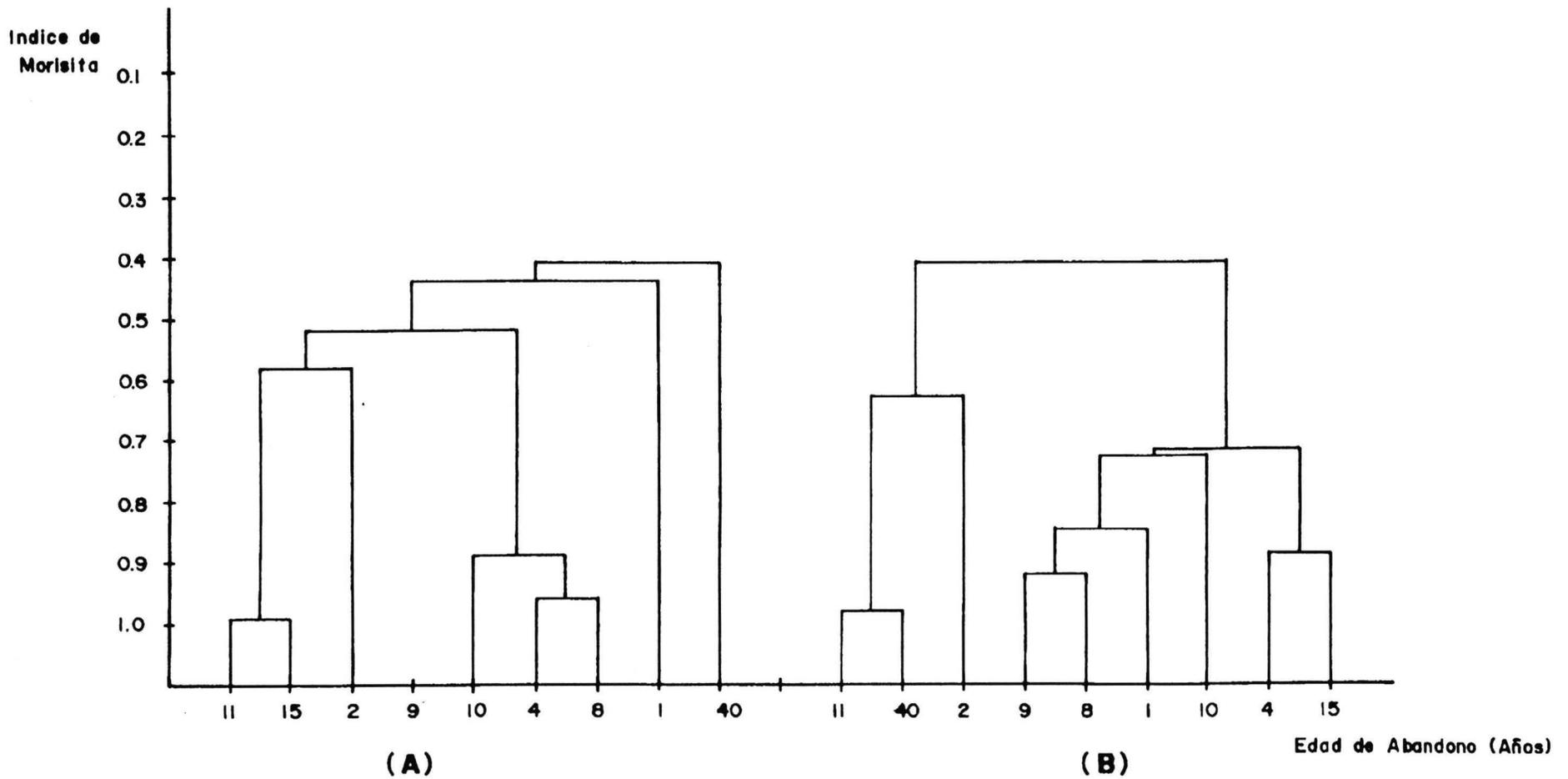


Fig. 8. Dendrograma que representa los índices de similitud de Morisita para los dos subórdenes más abundantes en el gradiente sucesional estudiado. (A) suborden Poduomorpha (datos tomados de Villalobos, 1989) y (B) suborden Entomobryomorpha.

situación similar en los Isotomidae al comparar las faunas de colémbolos de cultivos de maíz y de un bosque tropical.

La similitud de la comunidad de Entomobryomorpha entre sitios temporalmente distanciados puede ser menor a la observada en sitios cercanos en el tiempo. El mismo patrón se observó en los Poduromorpha (Villalobos, 1989). Dado que todos los sitios se encuentran bajo un mismo tipo de suelo (Luvisol crómico) debe indagarse la influencia de otros factores en la explicación de estos patrones.

V. DISCUSIÓN GENERAL

La tendencia que siguen los parámetros de la comunidad de colémbolos a través del gradiente sucesional es la siguiente:

En el primer y segundo año de abandono se observa un decremento de la densidad de colémbolos. Así como una disminución de la diversidad (índice Shannon-Wiener) y número de especies. Esta disminución es más evidente en el segundo año, debido principalmente a la reducción en el contenido de materia orgánica del suelo. En el sitio de 2 años de abandono se observó una disminución de 100% en el porcentaje de materia orgánica (6.1%) en comparación al sitio recién perturbado (12.3%) y al acahual de 9 años de abandono. Uvarov (1994) menciona que existe una disminución en la densidad y en la diversidad de los colémbolos en el primer

estadio de la sucesión, debido a la disminución de materia orgánica en el suelo. Hermosilla (1978) menciona que el número de colémbolos aumentan a medida que avanza la sucesión.

Después de la perturbación las especies colonizadoras pueden ser las especies que sobrevivieron al fuego y/o las especies que migraron ya sea de estratos más profundos del suelo o de áreas forestales aledañas.

En años posteriores la comunidad de colémbolos parece no seguir un patrón predecible. La abundancia, diversidad y número de especies no necesariamente siguen un patrón ascendente hasta alcanzar un valor máximo en la fase madura o clímax. Al parecer en la comunidad de colémbolos se presenta un patrón similar al observado en las comunidades vegetales donde éstas alcanzan sus valores máximos de diversidad, no en la fase madura de relativa estabilidad sino en los estadios intermedios de la sucesión. Lo anterior sucede en la composición florística del bosque mesófilo (Sarukhán, 1968 en Reyes y Breceda, 1985). En el caso de los colémbolos los sitios de 4 y 9 años de abandono presentaron el mayor número de especies y la mayor diversidad respectivamente. En los sitios de 10, 11 y 15 años de abandono se observó una disminución tanto en diversidad como en riqueza específica en comparación a sitios más jóvenes. Sin embargo, deben considerarse las características intrínsecas de cada acahual, para explicar este

patrón. El sitio de 8 años de abandono, por ejemplo, presenta una diversidad, densidad y composición específica de colémbolos muy peculiar.

Como se mencionó en la sección 1.3.1. la clasificación ecológica de los colémbolos define las formas de vida que pueden ser consideradas bioindicadoras. Estas son las formas hemiedáficas y euedáficas. Esta clasificación se da con base en características morfológicas de las especies que están relacionadas con el estrato del suelo en que viven. El suborden de colémbolos que es considerado hemiedáfico y euedáficas es Poduromorpha (Villalobos, 1989). Aunque Entomobryomorpha es considerado epígeo tiene una familia con especies hemiedáficas como es Isotomidae. El tamaño puede ser una forma de vida indicadora de recuperación de un suelo, teniendo en cuenta que en los primeros años de la sucesión está marcada por el predominio de formas pequeñas (Poduromorpha) y en los sitios más cercanos al clímax por formas grandes (Entomobryomorpha) (Casarini y Camerini, 1991).

Pankhurst (1994) menciona la necesidad de conocer de que forma puede ser medida y utilizada más rápidamente la biodiversidad para saber el estado de deterioro de un suelo. La dificultad que presenta el hecho de que se desconoce un gran número de especies de colémbolos de suelos tropicales puede ser superada al usar categorías más amplias tales como los subórdenes o las familias de

colémbolos. Las proporciones de estas pueden ser utilizadas para determinar la recuperación de un suelo que ha sido cultivado por medio del sistema de "roza, tumba y quema."

La fauna de colémbolos puede aportar información valiosa y puede constituir una forma de determinar rápida y fácilmente la estabilidad y sustentabilidad del recurso suelo.

VI. CONCLUSIONES.

Con base en los datos obtenidos podemos concluir que:

La densidad de colémbolos estimada para el bosque mesófilo y sus acahuales se encuentra en el rango citado para los bosques templados con una temperatura media anual de 14°C.

La densidad de colémbolos edáficos no presentó una relación lineal con la edad de abandono.

Los subórdenes de colémbolos predominantes en el bosque mesófilo y sus acahuales son Entomobryomorpha y Poduromorpha. Los Eusymphyleona y Neelipleona ocupan menos del 2% de la frecuencia relativa y por tanto se consideran como raros.

Los colémbolos Poduromorpha son predominantes en los primeros años de abandono y la abundancia relativa de Entomobryomorpha aumenta gradualmente en etapas serales más avanzadas.

Se encontraron 63 especies de colémbolos en los sitios de estudiados y se considera a este estudio como el que más especies ha registrado en comparación a estudios similares.

Los factores ambientales (temperatura, porcentaje de materia orgánica y porcentaje de humedad) actuando en conjunto tienen un efecto directo sobre la abundancia de los colémbolos de la zona estudiada. De estos factores, la temperatura y el porcentaje de humedad presentaron un efecto significativo sobre abundancia y diversidad de colémbolos al analizar los factores ambientales por separado.

Se observó una mayor similitud de Entomobryomorpha entre sitios distanciados temporalmente en comparación a sitios temporalmente cercanos, lo cual confirma, los resultados obtenidos para los Poduromorpha.

El modelo que sigue la sucesión al que se ajusta la comunidad de colémbolos es el propuesto por Connell y Slayter (1977) y Botnik (1981). Este modelo de sucesión es similar al que sigue la composición vegetal del bosque mesófilo.

Ejemplos de especies que son indicadoras de etapas serales son: (a) para las etapas tempranas e intermedias de la sucesión *Onychiurus* sp. y *Ceratophysella gibbosa*, (b) para las etapas avanzadas o clímax: *Ceratophysella* aff. *pratorum* y *Xenyllodes* aff. *armatus*, (c) especies abundantes en todo el gradiente: *Folsomina onychiurina* y *Pseudosinella* cf. *hirsuta*. (d) especies que no siguen un patrón claro: *Nahunaura* ce.

La proporción de la abundancia y la diversidad de los subórdenes Entomobryomorpha y Poduromorpha varía de forma heterogénea en el gradiente sucesional. Tanto en sitios recién perturbados como en sitios que han permanecido por largo tiempo sin alteración por prácticas agrícolas, hay un predominio de Entomobryomorpha sobre los de Poduromorpha, que disminuye. Por lo que las especies que tienen la capacidad de iniciar la colonización y que predominan en áreas perturbadas pueden pertenecer ambos subórdenes.

La comunidad de colémbolos puede aportar información para estrategias de manejo y conservación del suelo del bosque mesófilo. Como en que parte de la sucesión se encuentra un acahual después de haber sido abandonado, si este sitio puede volver a usarse para el cultivo o si necesita un mayor tiempo de recuperación.

VII. LITERATURA CITADA

- AMELSVOORT V.P.A.M., DONGEN V.M. & P.A. VAN DER WERFF (1988). The impact of Collembola on humification and mineralization of soil organic matter. Pedobiología. 31: 103-111.
- ANDERSON M. J. (1988). Spatiotemporal effects of invertebrates on soil processes. Biology and Fertility of Soils. 6: 189-203.
- ARBEA, J. I. Y R. JORDANA (1985). Efecto de una repoblación con coníferas en un robledal de Navarra sobre los colémbolos edáficos. Bol. Sooc. Port. Ent. (Sup I) 2:227-288.
- ARRIAGA, L. (1987). Perturbaciones naturales por la caída de árboles Cap. VII En: H. Puig y R Bracho editores El bosque Mesófilo de Montañas Pub. Inst. Ecol. Méx. 134-152.
- BHATTACHARYA T. Y D.N. RAYCHAUDHURI (1979) Monthly variation in the density of soil microarthropods in relación to some climatic and edaphic factors. Entomon 4 (4): 313-318
- BAROIS, I., F.X. VILLALOBOS, C. FRAGOSO & C. GONZALEZ (1992). Patterns of soil macrofauna along an altitudinal gradient from tropical to temperate forests in Northeast México. Advances in management and conservation of soil fauna. G.K.K. Veeresh (eds.) pp. 829-835.
- BOUYOCOS, G.J.A. (1951). Directing for making mechanical analysis of soil by hydrometer. Soil Science. 42: 225-230.
- BRACHO, R. Y V. SOSA (1986). Desarrollo y estrategias de establecimiento de la reserva "El Cielo" en Tamaulipas. (Ponencia) 1er. Simposio internacional sobre áreas protegidas en México. ENEP IZTACALA, UNAM. del 3 al 7 Nov.:10pp.
- BRACHO, R., Y H. PUIG (1987). Producción de hojarasca y fenología de ocho especies importantes del estrato arbóreo. C. V. en R. Bracho y Puig editores. El bosque mesófilo de montaña. Publ. Inst. Ecol. Méx.: 81-106pp.
- BRACHO, R., Y V. SOSA (1987). Edafología C. II en R. Bracho y Puig editores. El bosque mesófilo de montaña. Publ. Inst. Ecol. Méx.: 29-37 pp.
- BRECEDA, C. S. A. Y G.G. REYES (1990). Composición florística de la

vegetación secundaria inducida por actividades agrícolas en el bosque mesófilo de montaña de la reserva de la biosfera "El Cielo", Tamaulipas, México. BIOTAM, 2(3): 30-41

- BROWN, V. K. Y A. C. GANGE (1990). Insect herbivory below ground. In: Advances in Ecological Research (20): 1-58.
- BUTCHER, J. W. SNIDER, R. Y R. J. SNIDER (1971) Bioecology of edaphic collembola and Acarina. Departament of Entomology, Michigan State University, East Lansing, Michigan: 249-288pp.
- CANCELA DA FONSECA, J. P. Y N. POINSOT-BALAGUER (1983). Les regimes alimentaires des microarthropodes du sol en relation avec la descomposition de la matiere organique. Bull. Soc. zool. Fr. 108: 371-388.
- CASARINI P. & G.CAMERINI (1993). Biological Indicators of agriculture of influence on Poplar groves, vineyards, and sugar beets. In: Ch.(11) Lewis Publishers (eds.): 123-131pp.
- CASSAGNAU, P. (1971). Biologie de *Bilobella grassei* (Denis) dans la region toulousaine (Collembola Neanuridae). Bulletin de la Société d'Historie naturelle de Toulouse. 107(1-2): 279-294.
- CHOUDHURI, D.K. & 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., Calcuta. 24: 33-39pp.
- CHRISTIANSEN, K. (1964). Bionomics of Collembola. Ann. Rev. Entomol. 9: 147-178 pp.
- CHRISTIANSEN, K. & P. BELLINGER (1980). The collembola of North America: North of Rio Grande (A taxonomic analysis). Grinnell College. Grinnell, IOWA.
- CHRISTIANSEN, K. (1992). Springtails. The Kansas School Naturalist. 39(1): 16pp.
- CLEMENTS, F.E. (1916). Plant Succesion: an Analysis of the development of Vegetation. Carnegie Inst. Washington Pub.. 242: 512pp.
- COLINVAUX, A. P. (1980). Introducción a la Ecología. C. 6 y 40. Ed. Limusa, Méx. 673 p.
- CURRY J. P. Y J. A. GOOD. (1992) Soil Faunal Degradation and

- Restoration. In: Advances in Soil Science. Springer-Verlag New York Inc. Volume 17:171-215pp.
- DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, C. (1951). Microfaune du sol. Des pays tempérés et tropicaux. Vie et Milieu. Suppl. 1: 360pp.
- DIAZ, 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.
- DIAZ, A. Y J. NAJT (1990). Étude des peuplements de microarthropodes dans deux Páramos de l'État de Mérida (Venezuela). II.- Structure des peuplements. Rev. Ecol. Biol. Sol, 27(3):331-340.
- DRURY, H. W. & I. C. T. NISBET (1973). Succesion. The Arnold Arbor. J. 54(3): 331-368.
- DUCHAUFOR, P. (1984). Edafogénesis y clasificación. Masson, S. A. Barcelona, 493pp.
- EDWARDS, C. A. & J. R. LOFTY (1969). The influence of agricultural practice on soil micro-artropod populations. In: Systematics Asociation Publication No. 8. The soil ecosystem. Edited by J. G. Sheals. 191-197 pp.
- GLEASON, H.A. (1926). The individualistic concept of the plant association. Torrey Bot. Club Bull. 53: 7-26.
- HAGVAR, S. (1982). Collembola in Norwegian coniferous forest soils I. Relations to plant communities and soil fertility. Pedobiología. 24: 255-296.
- HAGVAR, S. (1994). Log-normal distribution of dominance as an indicator of stressed soil microarthropod communities?. Acta Zool. Fennica. 195: 71-80
- HALE, W.G. (1967). Collembola. Ch. 12 In: Soil Biology, A. Burges & F. Raw (eds.). Academic Press, London-N.Y. 397-409.
- HALFFTER, G. (1984a). Las reservas de la biosfera: conservación de la naturaleza para el hombre. Acta Zool. Mex. (ns), 5: 44 pp.
- HALFFTER, G. (1984b). The Mapimí Biosphere Reserve: Local participation in conservation and development. Ambio. 10(2-3): 93-96 pp.

- HALFFTER, G., REYES-CASTILLO, P., MAURY, M. E., GALLINA, S. y E.
EZCURRA (1980). La conservación del germoplasma: soluciones en México. Folia Entomol. Mex. 46: 26-64 pp.
- HAZRA, A.K. Y D.K. CHOUDHURI (1983). A study of Collembola communities in cultivated and uncultivated sites of West Bengal in relation to three major soil factors. Rev. Ecol. Biol. Sol, 20(3): 385-401.
- HERMOSILLA, W. (1978). Evolución mesofaunística de una Sucesión Ecológica Secundaria Antrópica. BRENEZIA. 14-15: 267-277.
- HERMOSILLA, W. (1982). Sukzession und diversitat der Collebolefauna eines rekultivierten Ackers. I. Rev. Ecol. Biol. Sol. 19(2): 225-236.
- HERNANDEZ, A (1989). Importancia de la reserva "El Cielo" para los mamíferos de Tamaulipas. Biotam. 1:13-20
- HUMBERT ET J.A. BARRA (1979). Les Collemboles: un modele d'étude de L'absorption intestinale de L'excretion et la detoxication de queleues metaux lourds. Bull. Soc. Ecophysiol. 4(2): 117-121.
- JORDANA, R. & J.I. ARBEA (1989). Clave de Identificación de los géneros de Colémbolos de España (Insecta: Collembola). Serie Zoológica. Pub. de Biol. de la Univ. de Navarra. 19: 1-16.
- KOVAC, L. (1994). Effects of soil type on collembolan communities in agroecosystem. Acta Zool. Fennica. 195: 89-93p.
- LOPES, C. M. Y M. M. DA GAMA (1994). The effect of fire on collembolan population of mata da Margarasa (Portugal). Eur. J. Soil Biol. 30(3):133-141.
- LUCIAÑEZ M.J. Y J.C. SIMON (1993) Estudio en la dinámica estacional de las poblaciones de colémbolos de Suelos de Ranas en la provincia de Guadalajara. La rana en España y Portugal: 343-351
- LUDWIG J.A Y J.F REYNOLDS (1988) Statistical Ecology: a primer on methods and computing. A Wiley-intersciencie publication John Wiley Sons (eds.): 337pp
- LUKEN, J. O. (1990). Animals and sucesion. In: Directing Ecological Sucesion. Chapman & Hall, N.Y.: 151-178pp.

- MAASS, J.M. & A. MARTINEZ-YRIZAR (1990). Los ecosistemas: definición, origen e importancia el concepto. Ciencias. 4: 10-20.
- MARGALEF, R. (1968). Perspectives in Ecological Theory. Univ. of Chicago Press., Chicago. 111 pp.
- MARI MUTT, J.A P.F. BELLINGER (1990) A catalog of the Neotropical Collembola. Flora y Fauna Handbook No. 5. Sandhill Crane Press. 237 pp.
- MATEOS E. (1992) Colémbolos (COLLEMBOLA, INSECTA) edáficos de encinares de la serra de L'obac y la serra de Padres (Sierra prelitoral catalana). Efectos de los incendios forestales sobre estos artrópodos. Tesis doctoral Universidad de Barcelona. 403pp.
- MIRANDA R. A. (1992) Estudio ecológico de los colémbolos del suelo de dos zonas del municipio de Texcoco Edo. de Méx. Tesis de Maestría en Ciencias. Univ. Nac. Aut. de Méx.:39pp.
- NAJT, J. (1976). Algunos conceptos sobre la biología de los suelos como ciencia de nuestro tiempo. IDIA Supl. 29: 97-105 p
- NAJT, J. Y J. G. PALACIOS-VARGAS (1986). Nuevos Brachystomelline de México (Collembola: Neanuridae). Nouv. Rev. Ent. (N.S.) 3: 457-471.
- ODUM, P. E. (1969).The Strategy of Ecosystem Development. Science 164: 262-270.
- 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 pp.
- PALACIOS-VARGAS, J. G. (1985). Microartópodos del Popocatépetl (Aspectos ecológicos y biogeográficos de los ácaros oribátidos e insectos colémbolos). Tesis Doctoral Fac. de Ciencias, UNAM. México. 132pp.
- PALACIOS-VARGAS, J. G. Y J.NAJT (1986) Collembola de las reservas de la Biosfera Mexicana (I). Neanurinae, Folia Entomolo, Méx. 68:5-27
- PALACIOS-VARGAS, J. G. Y J. A. GOMEZ-ANAYA (1993). Los collembola

- (Hexapoda:Apterygota) de Chamella, Jalisco, México (Distribución ecológica y claves). Folia Entomológica Mexicana. 89:1-34pp.
- PALACIOS-VARGAS, J. G. (1994). Problemas en la taxonomía de algunos artrópodos: Hexápoda (apterygota) in J. Llorente E. e I. Luna (Eds). UNAM-Fondo de Cultura Económica. 397-418pp.
- 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. 331-351 pp.
- PELAEZ, J. E. & L. R. SÁNCHEZ-VELÁSQUEZ (1989). La sucesión forestal: fundamento ecológico de la silvicultura. Ciencia y desarrollo. XIV(84): 33-43p.
- PETERSEN, H. & M. LUXTON (1982). A comparative analysis of soil fauna populations an their role in descomposition processes. Oikos. 39: 287-388 pp.
- PONCE DE LEÓN, L. (1987). Germinación y primeras etapas de crecimiento de una especie del sotobosque: *Hoffmania strilligosa* Hemsl. Rubiaceae. En: H. Puig y R. Bracho editores. El Bosque Mesófilo de Montaña. Publ.Inst. Ecol. Mex.: 153-173p.
- PONGE, J.F. (1983). Les collemboles, indicateurs du type d'humus en milieu forestier. Résultats obtenus au Sud de París. Acta Oecologica. Ecol. Gener. 4(4): 359- 374.
- PONGE, J.F. ET B. PRAT (1982). Les collemboles, indicateurs du mode d'humification dans les peuplements résineux, feuillus et mélangés: résultats obtenus en forêt d'Orléans. Rev. Ecol. Biol. Sol. 19(2): 237-250.
- PRAT B. Y Z. MASSOUD (1980) Etúde de la communauté des Collemboles dans on sol forestier I. Structure du peuplement. Rev. Ecol. Biol. Sol 17(2): 199-216.
- PRICE, W. P. (1975). Insect Ecology. Awiley interscience publication U.S.A. 336-346 pp.
- PNUMA, FAO, UICN, MAB (1983). Plan de acción para las reservas de la biósfera. La naturaleza y sus recursos. XIX(4): 1-12 pp.
- PUIG, H. Y R. BRACHO (1987). Climatología. Cap.III. En: H. Puig y R. Bracho editores. El Bosque Mesófilo de Montaña. Publ. Inst.

- Ecol. Mex.: 39-54.
- PUIG, H., BRACHO, R. y V. SOSA (1987). El bosque mesófilo de montaña: composición florística y estructura. En: H. Puig y R. Bracho editores. El Bosque Mesófilo de Montaña. Publ. Inst. Ecol. Mex.: 55-80 pp.
- RAPOPORT, E. H. (1959). Algunos aspectos de la biología de suelos. Ext. Cult. Univ. Sur Bahía Blanca: 1-23 pp.
- 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 suelos. In: Progressos em Biodinamica e Productividade do solo II Cong, Lat. Amer. Biologia do solo. Sta. Maria Brasil, 155-169 pp.
- RAPOPORT, E. H. (1970). Fauna del suelo: algunos datos sobre su abundancia y distribución. En: La ciencia en Venezuela. Universidad de Carabobo. 469-481pp.
- REYES, G. G. y A. M. S. C. BRECEDA (1985). Análisis de la composición florística y estructura de la vegetación secundaria derivada de un bosque mesófilo de montaña en Gómez Farías, Tamps. Tesis Profesional. Fac. Ciencias UNAM. México. 168 pp.
- RUSEK, J. (1994). Succession of Collembola and some ecosystem components on a pingo in the Mackenzie River Delta, N. W. T., Canada. Acta Zool. Fennica. 195: 119-123.
- SERAFINO A. & J. FRAILE MERINO. (1978). Poblaciones de microártropodos en diferentes suelos de Costa Rica. Rev. Biol. Trop., 26(1): 139-151 pp.
- SELGA, D. (1968). The ecology of the three communities of soil Collembola. In: Progress in soil Biology. Procc. Coll. Dyn. Soil Comm. Otto Graff and E. Satchel (Eds.) North Holland Pub. Co. Amsterdam. 569-574 pp.
- SOSA, J. V. (1987). Generalidades de la región de Gómez Farías. C. I. en R. Bracho y Puig editores. El bosque mesófilo de montaña. Publ. Inst. Ecol. Méx.: 15-28pp.
- STACH, J. (1947). The apterygotan fauna of polard in relation to the world-fauna of this group of insects (family:

- Isotomidae). Acta Monographica musei historiae naturalis: 488pp.
- STORK, E. N. Y P. EGGLETON (1992). Invertebrates as determinants and indicators of soil quality. American Journal of alternative Agriculture, 7(1-2): 38-47.
- STRAALEN VAN N. M., BURGHOUTS T.B.A., DOORNHOF M.J., GROOT G.M., JANSSEN M.P.M., JOOSE E.N.G., MEERENDONK VAN J.H., THEEUWEN J.P.J.J., VERHOEF H.A. Y H.R. ZOOMER, (1987). Efficiency of lead and cadmium excretion in populations of *Orchesella cincta* (Collembola) from various contaminated forest soils. Journal of Applied Ecology, 24: 953-968pp.
- STRAALEN VAN N. M., KRAAK M. H. S. & C. A. J. DENNEMAN (1988). Soil mocoarthropods as indicators of soil acidification and forest decline in the Veluwe area, the Netherlands. Pedobiología. 32: 47-55.
- TAKEDA, H. (1987). Dinamics and maintenance of collembolan community structure in a forest soil system. Res. Pop. Ecol. 29(2): 291-346.
- TOLEDO, V. A. (1988). La diversidad biológica de México. Ciencia y desarrollo 14(81): 17-30.
- UVAROV, V. A. (1994). Succession dynamics of Collembola in the course of descomposition of clover remains in soil. Acta Zool. Fennica 195:132-134.
- VEGTER, J.J., P. DE BIE & H. DOP, (1988a). Distributional ecology of forest floor Collembola (Entomobryidae) in Netherlans. Pedobiología. 31(1-2):65-73 pp.
- VEGTER, J. J., JOOSSE E. N. G. & G. ERNSTING (1988b). Community structure, distribution and population dynamics of Entomobryidae (Collembola). Journal of Animal Ecology. 57: 971-981.
- VAZQUEZ, F. J. (1987). Estudio cuantitativo de la macrofauna del suelo de la región de Gómez Farías, Tamaulipas. Tesis. E.N.E.P. Iztacala UNAM. México. 82pp.
- VILLALOBOS, F. J. (1989). Los colémbolos Poduromorpha (Apetrygota:Insecta) y la sucesión secundaria del Bosque Mesófilo de Montaña. Biotam, UAT Tamaulipas, Mexico. 1: 45-52
- VILLALOBOS, F. J. (1990). Estudio preliminar sobre la abundancia y

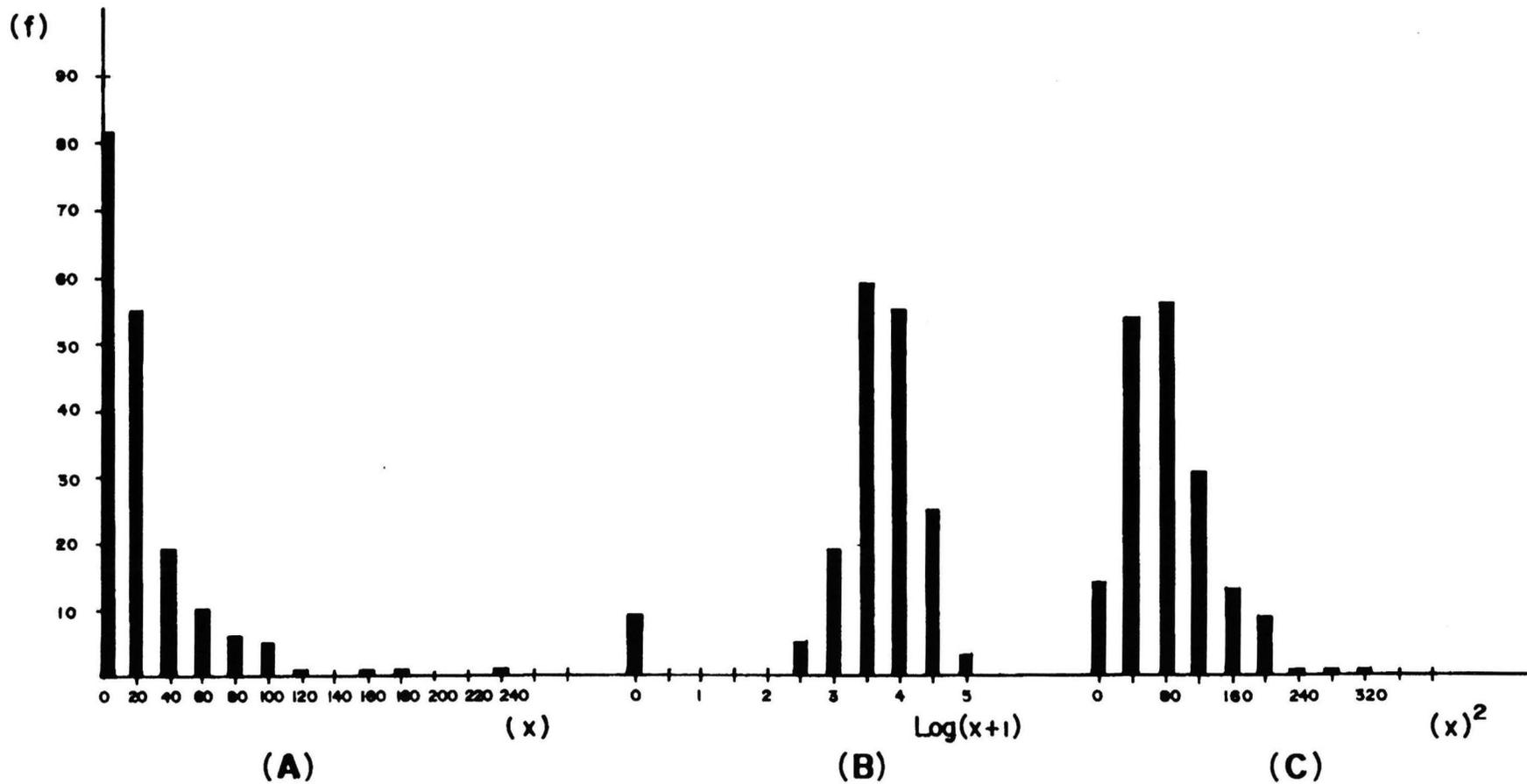
diversidad de los Collembola (Apterygota) de un bosque tropical del Noreste de Mexico. Folia. Entomol. Mex. 80: 5-29

WALKEY, A. & I. A. BLACK (1934). An examinations of the method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid trititation method. modified by Walkey (1947). Soil Science. 37: 29-38.

WALLWORK, J. A. (1970). Apterygota. Ch.8 In: Ecology of soil Animals. Ed. McGraw-Hill: 127-149.

WHITTAKER, R. H.(1953). A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. Ecol. Mon. 23: 41-78.

WOLDA, H. (1981). Similarity Indices, Sample Size and diversity. Oecología, 50: 296-302.



Apéndice A. Gráficas de distribución de frecuencias de la abundancia de colémbolos, contemplando las 5 fechas de colecta. (A) abundancias totales; (B) conversión de las abundancias $\text{Log}(x+1)$ y (C) conversión cuadrática.

APENDICE B.

Lista de especies de Collembola asociadas al suelo del Bosque Mésófilo de Montaña en la Reserva de la Biosfera "El cielo". La clasificación utilizada se basó en el trabajo de Mari-Mutt & Bellinger (1990).

Clase Collembola**Orden Arthropleona****Suborden PODUROMORPHA**

FAMILIA HYPOGASTRURIDAE

- 1) Hypogastrurinae gen. nov.
- 2) *Ceratophysella gibbosa* (Bagnall, 1940)
- 3) *Ceratophysella aff-16 ocellata* (Yosii, 1942)
- 4) *Ceratophysella aff. pratorum* (Packard, 1973)
- 5) *Microgastrura minutissima* (Mills, 1934)
- 6) *Willemia similis* (Mills, 1934)

FAMILIA ODONTELLIDAE

- 7) *Odontella (Superodontella) sp.*
- 8) *Pseudostachia xicoana* (Palacios-Vargas y Najt, 1985)
- 9) *Pseudostachia sp. nov.*
- 10) *Xenyllodes aff. armatus* (Axelson, 1903)

FAMILIA BRACHYSTOMELLIDAE

- 11) *Brachystomella 7-parvula* (Schaffer, 1936)
- 12) *Brachystomella 7-oculata* (Denis, 1931)
- 13) *Brachystomella aff. stachi* (Mills, 1934)

FAMILIA NEANURIDAE

- 14) *Friesea tzontli* (Palacios-Vargas y Vidal, 1994)

FAMILIA ANURIDIDAE

- 15) *Pseudachorutes aff. complexus* (MacGillivray, 1983)
- 16) *Pseudachorutes sp. nov. 1*
- 17) *Pseudachorutes sp. nov. 2*
- 18) *Pseudachorutes sp. nov. 3*
- 19) *Pseudachorutes sp. nov. 4*
- 20) *Microanurida sp. nov.*

FAMILIA NEANURIDAE

- 21) *Nahuanura* ce (Palacios-Vargas y Najt, 1986)
- 22) *Nahuanura* sp.nov.1
- 23) *Nahuanura* sp.nov.2
- 24) *Nahuanura* sp.nov.3

FAMILIA ONYCHIURIDAE

- 25) *Onychiurus* sp.
- 26) *Protaphorura* gpo.armatus
- 27) *Mesaphorura* aff.granulata (Mills, 1934)
- 28) *Mesaphorura* aff.mexicana (Handschin, 1928)
- 29) *Mesaphorura* aff.yosii (Rusek, 1967)
- 30) *Mesaphorura* sp

Suborden ENTOMOBRYOMORPHA

FAMILIA ISOTOMIDAE

- 31) *Folsomides centralis* (Denis, 1931)*
- 32) *Folsomides parvulus* (Stach, 1922)*
- 33) *Folsomides* sp.nov.**
- 34) *Cryptopygus* cf.benhami (Christiansen y Bellinger, 1980)*
- 35) *Cryptopygus termophilus* (Axelson, 1900)*
- 36) *Folsomia* cf.hoffi (Scott, 1961)*
- 37) *Folsomia* cf.nivalis (Packard, 1873)*
- 38) *Folsomia* sp. juv.
- 39) *Folsomia* sp. nov.
- 40) *Folsomia onychiurina* (Denis, 1931)*
- 41) *Isotomorus palustris* (Müller, 1776)*
- 42) *Isotoma trispinata* (MacGillivray, 1896)*
- 43) *Isotoma* (D.) cf. uniens (Christiansen y Bellinger, 1980)
- 44) *Isotoma* sp. juv.
- 45) *Isotomiella minor* (Schaffer, 1986)

FAMILIA ENTOMOBRYIDAE

- 46) *Entomobrya* sp. juv.
- 47) *Sinella* sp.
- 48) *Lepidocyrtus* sp. 1*
- 49) *Lepidocyrtus* sp.2 *
- 50) *Lepidocyrtus* sp.3 *
- 51) *Pseudosinella* cf. hirsuta (Delamare, 1949)*

FAMILIA CYPHODERIDAE

- 52) *Cyphoderus cf. similis* (Folsom, 1927)*

FAMILIA ONCOPODURIDAE

- 53) *Harlomillsia oculata* (Mills, 1937)*

FAMILIA TOMOCERIDAE

- 54) *Tomocerus ca. flavescens* (Tullberg, 1871)
55) *Tomocerus* sp.1 *
56) *Tomocerus* sp.2

Orden Symphypleona**Suborden EUSYMPHYPLEONA**

FAMILIA SMINTHURIDAE

- 57) *Arrophalites ca. caecus* (Tullberg, 1871)*
58) *Dycyrtoma (D.) aurata* (Mills, 1936)*
59) *Sminthurus* sp.*
60) *Neosminthurus aff. clavatus* (Banks, 1897)*

Suborden NEELIPLEONA

FAMILIA NEELIDAE

- 61) *Neelus murinus* (Folsom, 1896)*
62) *Megalothorax cf. minimus* (Willem, 1900)*
63) *Neelides* sp. *

* Nuevo registro para Tamaulipas

Apéndice C. Características sobresalientes de la historia agrícola de los sitios estudiados. Los sitios del 1 al 8 son los mismos considerados por Reyes y Breceda (1985). El sitio 9 se encuentra en la parcela "C" de Puig y Bracho (1987).

Sitio	Primer año de desmonte	E.A. Feb. 1984	E.A. Jul. 1987 ³	Observaciones
1	1976	1	4	En nov.87 se observó un frijolar probablemente natural
2	1976	2	< 1	En 1986 fue sembrado con maíz, rodeado por bosque mesófilo.
3	1978	3	2	Después de 5 años de abandono fue talado para cultivo
4	--	5	8	Sitio que presenta la mayor pendiente (28°) y se encuentra en la transición del bosque tropical subcaducifolo y del bosque mesófilo ¹
5	1977	6	9	Sitio sometido a una historia agrícola menos intensa y su vegetación sigue un patrón peculiar ²
6	1972	7	10	Sitio que conservaba algunos árboles de <i>Liquidambar styraciflua</i> y en mar.88 fue talado
7	1971-72	8	11	Una parte de este sitio fue sembrada con aguacates y naranjos
8	1964	12	15	Sitio que presenta 70% afloramiento de rocas.
9	--	--	> 40	Se encuentra en la zona núcleo de la reserva y según los pobladores probablemente nunca ha sido perturbado con fines agrícolas.

1= Barois et al.(1992)

2= Reyes y Breceda (1985)

3= Edad considerada en el presente estudio

E.A.= Edad de abandono

Apéndice D. Relación de las parcelas de estudio, altitud y algunas de sus características botánicas más notables.

AÑOS DE ABANDONO	ALTITUD (msnm)	VEGETACIÓN
< 1	1035	<i>Cersis canadiensis</i> , <i>Quercus sartorii</i> , <i>Q. germana</i> , <i>Liquidambar styraciflua</i> , <i>Eugenia capuli</i> , <i>Cestrum laxum</i> , <i>Smilax subpubescens</i> y <i>Clematis dioica</i> .
2	900	<i>Clethra pringlei</i> , <i>Q. sartorii</i> , <i>Bernardia interrupta</i> , <i>Liquidambar styraciflua</i> y <i>Trema micrantha</i> .
4	1065	<i>Bidens pilosa</i> , <i>Trifolium sp.</i> , <i>Eupatorium spp.</i> , <i>Stellaria ovata</i> , <i>Borreria laevis</i> y <i>Poaceae</i> .
8	760	<i>Cnidoscolus multilobus</i> , <i>Syngonium podophyllum</i> , <i>Oxalis corniculata</i> y <i>Poaceae</i> .
9	1035	<i>Liquidambar styraciflua</i> , <i>Q. germana</i> , <i>Oyedeia ovalifolia</i> , <i>Eugenia capuli</i> , <i>Rapanea myricoides</i> y <i>Clethra pringlei</i> .
10	975	<i>Eugenia capuli</i> , <i>Liquidambar styraciflua</i> , <i>Serjania spp.</i> , <i>Smilax subpubescens</i> y <i>Vitis tiliifolia</i> .
11	810	<i>Eupatorium spp.</i> , <i>Cnidoscolus multilobus</i> , <i>Trema micrantha</i> y <i>Morus celtidifolia</i> .
15	890	<i>Eugenia capuli</i> , <i>Lonchocarpus rugosus</i> , <i>Cercis canadiensis</i> y <i>Trema micrantha</i> .
>40	1250	<i>Q. sartorii</i> , <i>Q. germana</i> , <i>Liquidambar styraciflua</i> y <i>Clethra pringlei</i> .