

00387



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ESTUDIO ECOLÓGICO DE LOS COLÉMBOLOS
EDÁFICOS EN UNA HUERTA DE DURAZNO
(*Prunus persica*) EN EL ESTADO DE MICHOACÁN.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGÍA)

PRESENTA EL
M. EN C. ANDRÉS MIRANDA RANGEL

Dr. José G. Palacios Vargas.
DIRECTOR

Dr. Zenón Cano Santana.
CODIRECTOR



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

DEDICATORIA

A mis hijos Citlali y Nguyen

A Sonia

A mi madre

AGRADECIMIENTOS

Un profundo agradecimiento al Dr. Zenón Cano Santana por su dirección en torno a los aspectos ecológicos, aliento en momentos difíciles y amistad, los cuales fueron muy importantes para la conclusión de la presente tesis.

Al Dr. José G. Palacios-Vargas por la acogida y formación en su laboratorio, desde mi iniciación en el mundo de los colémbolos, y por los apoyos brindados durante el desarrollo del presente trabajo.

A la Dra. Norma García C., por las sugerencias como tutora para enriquecer el presente estudio y la dirección en el trabajo edafológico.

Al Dr. José Artemio Cadena por su ayuda para realizar las pruebas estadísticas.

Y al jurado formado por los Dres: Joaquín Bueno, Alfonso García A., Nora Galindo y Laura Reyes, los cuales hicieron valiosas aportaciones para mejorar el presente manuscrito.

A los miembros del Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos en general, y particularmente a la Dra. Gabriela Castaño, la cual en innumerables ocasiones me asesoró para resolver dudas puntuales; también a los Dres © Leopoldo Cutz y Blanca Estela Mejía y al M. en C. Ricardo Iglesias, por su apoyo en general y su amistad.

A los miembros del Laboratorio de Ecología que me asesoraron para resolver algunos problemas durante el desarrollo del presente trabajo, como el M en C. Iván Castellanos-Vargas, y el Biólogo Marco A. Romero por su apoyo técnico.

A las M. en C. María del Socorro Palacios y Claudia Vallejo del Laboratorio de Edafología por su asesoría en torno a los análisis edafológicos realizados.

A los miembros del Área de Biología de la Universidad Autónoma Chapingo, que con su apoyo facilitaron el desarrollo del presente estudio.

Quien se dedique seriamente a la búsqueda de la verdad, en primer lugar debe preparar su mente amándola. Pues el que no la ama, no se esforzará mucho por alcanzarla ni se preocupará demasiado si la pierde. En la comunidad del saber no hay nadie que no afirme ser amante de la verdad y no hay una criatura racional que no tome a mal que en su caso se piense otra cosa. Sin embargo, a pesar de todo esto, uno puede decir ciertamente que hay muy pocos amantes de la verdad por la verdad misma, incluso entre los que se persuaden de que están en ese caso. De qué modo un hombre puede saber si sinceramente reúne esa condición es algo que merece investigarse; yo creo que existe una señal infalible del asunto, a saber, que no se afirme ninguna idea con mayor certeza que lo que justifican las pruebas sobre las cuales reposa. Cualquiera que exceda esta medida del asentimiento es evidente que no recibe verdad en el amor a ella; no ama la verdad por la verdad misma, sino por otra consecuencia.

Ensayo Acerca del Entendimiento Humano.

John Locke (1691).

Índice

RESUMEN	1
ABSTRACT	4
PRESENTACIÓN	7
I.- INTRODUCCIÓN	10
I.1.- La descomposición y los colémbolos	10
I.1.1.- La descomposición	10
I.1.2.- Los colémbolos	10
I.2.- Importancia del cultivo de durazno en México	11
II.- OBJETIVOS, HIPÓTESIS Y JUSTIFICACIÓN	13
II. 1.- Objetivos	13
II. 2.- Hipótesis y justificación	13
III.- LOS COLÉMBOLOS EDÁFICOS COMO INDICADORES DE LAS CONDICIONES QUÍMICAS DEL SUELO DE UNA HUERTA DE DURAZNO (<i>PRUNUS PERSICA</i>) Y LAS RELACIONES ECOLÓGICAS DE SU COMUNIDAD.	15
III. Resumen	15
III. 1.- Introducción	16
III. 2.- Métodos	18
III. 2.1.- Zona de estudio	18
III. 2.2.- Trabajo de campo	20
III. 2.3.- Análisis de suelos	20
III. 2.4.- Estructura de la comunidad	21
III. 2.5.- Relación de la abundancia, la riqueza y la diversidad de la comunidad de colémbolos del suelo con las variables edáficas	22
III. 2.6.- Índices de asociación interespecífica	22
III. 3.- Resultados	23
III. 3.1.- Análisis edafológicos	23
III. 3.2.- Densidad, riqueza, diversidad y similitud	25
III. 3.3.- Índices de asociación y de correlación de la abundancia entre poblaciones de colémbolos edáficos	31
III. 3.4.- La colembofauna y las condiciones del suelo	36
III. 3.5.- Análisis de componentes principales	37

III. 4.-	Discusión	41
III. 4.1.-	Relación entre variables edafológicas	41
III. 4.2.-	Las propiedades del suelo y la comunidad de colémbolos	43
III. 4.3.-	Variación temporal de la comunidad	46
III.4.3.1.-	Densidad y riqueza	46
III.4.3.2.-	Diversidad	48
III.4.3.3.-	Similitud	48
III.4.4.-	Comparación con otros trabajos	49
III.4.5.-	Influencia del manejo de la huerta sobre la comunidad de colémbolos edáficos	50
III.4.6.-	Comparación entre la hojarasca y el suelo	51
III.4.7.-	Interacciones potenciales entre las poblaciones de colémbolos edáficos	54
III.4.8.-	Correlaciones entre las poblaciones de colémbolos	57
III.4.9.-	Componentes principales	59
III. 5.-	Conclusiones	64
III. 6.-	Perspectivas	64
IV.-	EVALUACIÓN DE LA INFLUENCIA DE PROTAPHORURA HERUS CHRISTIANSEN & BELLINGER (COLLEMBOLA: ONYCHIURIDAE) EN LA DESCOMPOSICIÓN DE HOJARASCA DE DURAZNO (PRUNUS PERSICA) (L.) SIEB. & ZUCC., A TRAVÉS DE LA PRODUCCIÓN DE CO₂	67
IV.1.-	Resumen y Abstract	67
IV.1.-	Introducción	68
IV.2.-	Materiales y Métodos	69
IV.3.-	Resultados y Discusión	70
IV.4.-	Literatura Citada	81
V.-	DISCUSIÓN GENERAL	83
V. 1.	Conclusiones Generales	87
	Literatura Citada	89

Miranda-Rangel, A. 2005. Estudio ecológico de los colémbolos edáficos en una huerta de durazno (*Prunus persica*) en el Estado de Michoacán. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 105 pp.

RESUMEN

La descomposición de la materia orgánica edáfica es un proceso necesario para el mantenimiento de los ecosistemas terrestres, en el cual intervienen fenómenos físicos, químicos y biológicos. Un factor poco conocido es la influencia que tienen los integrantes de la fauna sobre la descomposición. En este sentido, a pesar de que los colémbolos son muy abundantes en el suelo, se conoce poco a cerca de la influencia que tienen sus poblaciones en la descomposición de la hojarasca, así como de las asociaciones que hay entre sus poblaciones y el efecto que tienen las condiciones del suelo sobre su abundancia y diversidad.

En este estudio se buscó: (1) conocer la relación entre las condiciones físicas y químicas del suelo de una huerta de duraznos con la abundancia, la riqueza y la diversidad de los colémbolos edáficos, para determinar si la comunidad de estos microartrópodos o alguna población particular puede ser indicadora de dichas condiciones; y (2) conocer la influencia de *Protaphorura herus* (Collembola) y otros componentes bióticos del suelo sobre la descomposición de la hojarasca de durazno.

Para cubrir el objetivo (1) se colectaron mensualmente, en una huerta de duraznos en Zitácuaro, Mich., desde septiembre de 1993 hasta agosto de 1994, 19 muestras de hojarasca (de 8 x 8 cm) y 19 muestras de suelo (8 cm de diámetro y 10 cm de profundidad), de un cuadro de 40 x 40 m, el cual incluyó 100 árboles de durazno. Las muestras se procesaron por medio del embudo de Berlese-Tullgren durante 14 días, los primeros siete se procesaron sin fuente de calor y los restantes con una fuente de calor (un foco de 40 watts). Los colémbolos obtenidos de las muestras se separaron, contaron, montaron e identificaron a nivel de especie. A cinco muestras de suelo de cada colecta, seleccionadas al azar se les midió el pH, el contenido de materia orgánica, los contenidos de nitrógeno total, fósforo, calcio, la capacidad de intercambio catiónico y la relación C/N.

En la hojarasca se obtuvieron entre 222 y 13 347 ind./m², en tanto que en el suelo mineral se obtuvieron entre 167 y 6 518 ind./m². Se registraron 58 especies en total, de las cuales 48 se encontraron en la hojarasca y 44 en el suelo. En la hojarasca se encontraron 13 poblaciones exclusivas y en el suelo mineral nueve. La especie más abundante en ambos estratos fue *Cryptopygus thermophilus*. En la hojarasca las poblaciones más abundantes fueron: *C. thermophilus* (38%) y *Ceratophysella denticulata* (17.4%), en tanto que en el suelo mineral fueron: *C. thermophilus* (17%) y *Desoria flora* (12.6%). En general los isotómidos fueron los colémbolos más abundantes. La huerta de manera general presentó un valor del índice de diversidad de Shannon de 2.54. El valor de H' fue más alto en el suelo (2.88) que en la hojarasca (2.33).

Se obtuvieron las regresiones entre las variables del suelo evaluadas y parámetros de la comunidad de colémbolos edáficos, así para la densidad se obtuvo: $D_c = 3.53 + (6.76) MO - (0.042) CIC - (0.18) C/N$ ($r^2 = 0.152$, $F_{3,44} = 5.27$, $P = 0.002$), para la riqueza específica (S_c) se obtuvo la siguiente ecuación: $-41.09 + 20220.61 (MO) + 5669.82 (N \text{ total})$ ($r^2 = 0.426$, $F_{2,44} = 3.34$; $P = 0.005$); y para el índice de diversidad de Shannon-Wiener se obtuvo $H'_c = -12.5885 - 0.61 (pH) + 784.13 (N) + 0.0012 (Ca) + 1.21 (C/N)$ ($r^2 = 0.4877$, $F_{4,44} = 4.28$, $P = 0.001$). Lo cual señala que la densidad, la riqueza y la diversidad de la comunidad de colémbolos edáficos son indicadores de las condiciones físicas y químicas del suelo de la huerta de duraznos. También se obtuvo que la densidad de *C. thermophilus* es indicadora de las condiciones del suelo: $D_{ct} = 41.51 - (0.072) P - 0.003 (Ca) - 0.05 (CIC)$ ($r^2 = 0.73$, $F_{3,16} = 3.25$, $P = 0.08$).

Se obtuvieron los índices de asociación interespecífica entre las poblaciones que conformaron la comunidad de colémbolos en ambos estratos, se registraron 15 índices de asociación significativos positivos y ocho negativos en la hojarasca. En tanto que en el suelo se registraron 22 índices de asociación positivos y cuatro negativos, lo cual señaló la predominancia de las asociaciones positivas en ambos estratos. Esto sugiere que varias poblaciones de colémbolos edáficos responden de igual manera a las condiciones del suelo. Las asociaciones negativas en ambos estratos, ocurrieron entre *C. thermophilus* y otras poblaciones, las cuales presentaron abundancias bajas y en meses que no apareció *C. thermophilus*, o presentan la estructura del aparato bucal diferente, como *Brachystomela parvula*, todo lo cual indicó que la estructura de la comunidad de colémbolos edáficos en la huerta de duraznos no está determinada por la competencia interespecífica, sino muy probablemente por el mutualismo entre los árboles de durazno, los microorganismos edáficos y los colémbolos del suelo.

Se hicieron las correlaciones entre la abundancia de diez poblaciones más abundantes de cada estrato y se encontró que en la hojarasca seis poblaciones no presentaron correlaciones significativas, tres presentaron correlaciones positivas significativas, y *C. thermophilus* presentó una correlación negativa con *Seira dubia*. En el suelo mineral tres poblaciones no presentaron correlaciones significativas, seis presentaron correlaciones positivas significativas y *C. thermophilus* presentó una correlación negativa con *Lepidocyrtus pallidus*.

Se hizo un análisis de componentes principales para cada uno de los estratos del suelo de la huerta. Se utilizaron como ejes para la descripción de la comunidad de colémbolos edáficos la concentración de materia orgánica (Eje 1) y el gradiente de pH (Eje 2). Se obtuvo para ambos estratos que *C. thermophilus* tuvo una distribución diferente al resto de la comunidad de colémbolos, lo cual la ubica como una especie acidófila y demandante de cierta concentración de materia orgánica, la cual aprovecha adecuadamente las condiciones del medio. En tanto que el resto de la comunidad de colémbolos edáficos, en ambos estratos presenta una distribución con una tendencia a la subneutralidad y menos demandante de materia orgánica. El análisis de componentes principales ratifica lo obtenido anteriormente, en cuanto a que la competencia interespecífica muy probablemente esté relajada.

Para cumplir con el segundo objetivo, se realizó un trabajo experimental sobre la descomposición de la hojarasca de durazno, donde se evaluó la producción de CO_2 . Se obtuvo hojarasca de un campo de durazno en el campus de la Universidad de Chapingo. A esta hojarasca se le dieron cinco tratamientos diferentes: (A) hojarasca con la fauna y microbiota completas (como se recogieron del campo); (B) hojarasca sin fauna; (C) hojarasca sin fauna, a la cual se le agregaron 10 colémbolos de *Protaphorura herus*; (D) hojarasca estéril y (E) hojarasca estéril, a la cual se le agregaron 10 colémbolos de la especie citada. De cada lote se hicieron cinco repeticiones para cada tiempo de evaluación. Los tiempos fueron: 1, 2, 3, 7, 14, 30, 60 y 90 días. Se encontró una diferencia significativa entre el lote D (11.5 mg de CO_2) y el E (67.6 mg de CO_2), al final del tiempo de la evaluación, con lo cual se pudo apreciar el efecto significativo que tuvo *Protaphorura herus* en la descomposición de la hojarasca de duraznos bajo las condiciones experimentales.

La comunidad de colémbolos edáficos participó muy probablemente de manera significativa en la descomposición de la hojarasca de durazno; y la densidad, la riqueza y la diversidad de la comunidad dependieron de las condiciones específicas del suelo como fueron el alto contenido de materia orgánica y la reducción en la CIC y la relación C/N, como fue el caso para *C. thermophilus*, por lo que hubo una estrecha relación entre las condiciones físicas y químicas del suelo, y la abundancia y la diversidad de la comunidad de colémbolos edáficos, con la eficiencia en la descomposición de la hojarasca de duraznos.

La densidad, la riqueza y la diversidad de la comunidad de colémbolos edáficos, así como la densidad de *C. thermophilus* fueron indicadores de las condiciones químicas y físicas del suelo de la huerta de durazno y una especie de colémbolos edáficos (*Protaphorura herus*) participó de manera significativa en la producción de CO_2 , en un microcosmos, durante la descomposición de hojarasca de durazno, lo cual sugiere que participó de manera significativa en la inoculación de microorganismos a la hojarasca estéril de durazno.

Miranda-Rangel, A. 2005. Estudio ecológico de los colémbolos edáficos en una huerta de durazno (*Prunus persica*) en el Estado de Michoacán. PhD thesis dissertation. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 105 pp.

ABSTRACT

Decomposition of organic matter is a necessary process in keeping terrestrial ecosystems. In this process, physical, chemical and biological phenomena intervene. An unfamiliar factor is the fauna influence on decomposition. In this sense, in spite of the fact that collembola are very abundant in the soil, it is little known about the influence of its populations on dead leaf decomposition as well as relations one another and the effects that relate soil conditions to abundance and diversity.

This study aimed at: (1) knowing the relation between physical and chemical conditions of the soil at a peach orchard to the abundance and diversity of edaphic collembola so as to determine the participation of those microartropodes or any other particular population on the soil conditions; and (2) knowing the influence of *Protaphorura herus* (Collembola) as well as other biotic components of the soil on peach leaf litter.

In order to achieve the first objective, from September 1993 to August 1994 19 litter samples (8 x 8 cm) and 19 soil samples (8 cm diameter and 10 cm deep) in a 40 x 40 m area were monthly collected at a peach orchard in Zitácuaro, Mich. The area included 100 peach trees. The samples were processed through Berlese-Tullgren method during 14 days, the first seven days they were processed without any heat source but the remaining seven days a 40 watt bulb was included. Collembola obtained from the samples were separated, counted, mounted and identified at a level of species. Five soil samples out of each collection, randomly chosen, were measured the pH level, organic matter, total nitrogen, phosphorus, calcium contents, cationic interchange capacity and the same as C/N relation.

Two hundred twenty two and 13 347 ind./m² were registered in the litter while 167 and 6 518 ind./m² were obtained in the mineral soil. 58 species were totally registered, from which 48 were found in the litter and 44 in the soil. 13 exclusive populations were found in the litter and nine in the mineral soil. The most abundant species in both layers was *Cryptopygus thermophilus*. In the litter, the most abundant populations were *C. thermophilus* (38%) and *Ceratophysella denticulata* (17.4%) while in the mineral soil were *C. thermophilus* (17%) and *Desoria flora* (12.6%). In general, isotomids were the most abundant Collembolla. The orchard presented a Shannon diversity index of 2.54. H' figures were higher in the soil (2.88) than in leaf litter (2.33).

Multiple regression equations among evaluated soil variables and parameters of edaphic collembolla community were obtained. In this way, $D_c = 3.53 + (6.76) MO - (0.042) CIC - (0.18) C/N$ ($r^2 = 0.152$, $F_{3,44} = 5.27$, $P = 0.002$), where D_c is density of Collembola. For Collembola species richness (S_c), the following equation was obtained: $S_c = -41.09 + 20220.61 (MO) + 5669.82 (total N)$ ($r^2 = 0.42$, $F_{2,44} = 3.34$; $P = 0.005$), and for Shannon-Wiener diversity index $H'_c = -12.5885 - 0.61 (pH) + 784.13 (N) + 0.0012 (Ca) + 1.21 (C/N)$ ($r^2 = 0.4877$, $F_{4,44} = 4.28$, $P = 0.001$). This

indicates the close relation between density, abundance and diversity of the edaphic collembola community and physical and chemical conditions of the soil in peach leaf litter. Another result was the density of *C. thermophilus* (D_{α}) as an indicator of the soil conditions: $D_{\alpha} = 41.51 - (0.072) P - 0.003 (\text{Ca}) - 0.05 (\text{CIC})$ ($r^2 = 0.73$, $F_{3,16} = 3.25$, $P = 0.08$).

Interspecific association indices were obtained among the populations conforming the collembola community in both layers. 15 positive association indices and eight negative ones were registered in the litter. In the soil, 22 positive association indices and four negative ones were registered, which shows prevailing positive association in both layers. Through this, it can be concluded that several edaphic collembola populations respond in the same way to soil conditions. Negative associations in both strata occurred between *C. thermophilus* and other populations, which presented low abundance and even total absence of *C. thermophilus*. Some of them presented a different mouth structure, like *Brachystomela parvula*, which indicates that structure of edaphic collembola communities is not determined by interspecific competence but probably by mutualism among peach trees, edaphic microorganisms and soil collembola.

Correlations among the ten most abundant populations in every layer were done; as a result, six populations did not present important correlations in leaf litter, three presented important positive correlations, and *C. thermophilus* presented a negative correlation with *Seira dubia*. In mineral soil, three populations did not present important correlations, six presented important positive correlations and *C. thermophilus* presented a negative correlation with *Lepidocyrtus pallidus*.

An analysis of the main components found in every soil layer was done in the orchard. Organic matter concentration (Axis 1) and pH gradient (Axis 2) were used as references for description of the edaphic collembola community. In both layers, *C. thermophilus* had a different distribution to the rest of collembola community, this makes it an acidophilous species which demands a certain concentration of organic matter at the time it makes a proper use of environmental conditions. Meanwhile, for the rest of the edaphic collembola community, both layers present a distribution tending to subneutrality and less demanding of organic matter. Analysis of main components confirms what was previously obtained, that is to say, interspecific competence might be relaxed.

In what concerns the second objective, an experimental work took place to evaluate CO_2 production on decomposition of peach leaf litter. Leaves were obtained from a peach field at Chapingo University campus. Leaf litter was given five different treatments: (A) leaf litter with complete fauna and microbiote (as picked up from the field); (B) leaf litter without fauna; (C) leaf litter without fauna, but with 10 *Protaphorura herus* collembola; (D) sterile leaf litter and (E) sterile leaf litter with 10 collembola of the same species. Five repetitions were done

on every lot per evaluation time. The times were 1, 2, 3, 7, 14, 30, 60 and 90 days. A significant difference was noticed between lot D (11.5 CO₂ mg) and lot E (67.6 CO₂ mg) at the end of the evaluation time, so it was possible to observe the significant effect that *Protaphorura herus* had on decomposition of peach leaf liter under experimental conditions.

The edaphic collembola community participated, may be in a very significant way, in decomposition of peach leaf liter while density, abundance and diversity of the community depended on specific soil conditions such as high content of organic matter, CIC reduction and C/N relation. This was the case of *C. thermophilus*. So there was a close relation between physical and chemical conditions of the soil and diversity of edaphic collembola community, which resulted in effective decomposition of peach leaf liter.

Density, abundance and diversity of the edaphic collembola community as well as *C. thermophilus* density were indicators of physical and chemical conditions of the soil in the peach orchard. At the same time, an edaphic collembola species (*Protaphorura herus*) significantly participated in producing CO₂, in a microcosm during decomposition of peach leaf liter, which suggests an important participation by inoculating microorganisms to sterile peach leaf liter.

PRESENTACIÓN

La descomposición de la materia orgánica edáfica es un proceso omnipresente en los ecosistemas, ya sean terrestres o acuáticos, el cual es necesario para que éstos subsistan. En este proceso participan factores químicos, físicos y biológicos; estos últimos son los menos conocidos, en particular, el papel que tienen los animales en este proceso.

Se tiene información general sobre la participación de la fauna total en la descomposición, pero si se particulariza sobre los diferentes taxones de la fauna en ecosistemas específicos, la información se reduce mucho. En este sentido, la participación de los colémbolos en la descomposición de la materia orgánica que llega al suelo es un proceso poco conocido, a pesar de que: a) constituyen un grupo abundante en el suelo, b) pueden encontrarse en todos los suelos del planeta, y c) están bien representados en los suelos agrícolas.

Existen diversos trabajos sobre las diferentes funciones que desarrollan los colémbolos, pero pocos sobre su influencia en la descomposición de la materia orgánica edáfica, como por ejemplo Baath *et al.* (1981), Seastedt (1984), Persson (1989), Edsberg (2000), Irmiler (2000) y Huhta y Hänninen (2001). Así mismo, existen pocos estudios que prueben que los colémbolos son indicadores de ciertas condiciones edáficas. Entre ellos se encuentran los estudios de Chernova y Kuznetsova (2000), Simón-Benito y Lucíañez (2000) y Slawska (2000); sin embargo, ninguno de ellos estudia la participación específica de alguna población de colémbolos en la descomposición de la hojarasca.

Por lo anterior, el presente trabajo busca contestar las siguientes preguntas: (1) ¿los colémbolos pueden ser indicadores de las condiciones químicas y físicas del suelo en un agrosistema?, y (2) ¿cómo participan los colémbolos edáficos en la descomposición de la hojarasca?

En México no se han realizado estudios como los de esta tesis. Los estudios que se han efectuado tratan sobre la diversidad de los colémbolos en un agrosistema (Mendoza *et al.* 1999), el impacto del establecimiento de un cultivo de haba en un bosque de *Abies religiosa* (Miranda-Rangel y Palacios-Vargas 1992) y la descripción ecológica de los colémbolos asociados a bromeliáceas de un bosque de *Quercus-Abies* (Palacios-Vargas y Castaño-Meneses 2002).

Se eligió hacer el presente estudio en una huerta de duraznos porque este cultivo requiere de mínimas labores de labranza, lo cual disminuye su impacto sobre la comunidad de colémbolos edáficos. En este sistema sólo cae hojarasca de durazno, lo cual reduce la variabilidad de la calidad de la materia orgánica que llega al suelo. Finalmente, el crecimiento y tiempo de producción de estos árboles dura varios años, lo cual permite a la comunidad edáfica no estar sometida a variaciones por cambios de las cubiertas vegetales.

En el Capítulo I se hace una revisión de los aspectos generales de la descomposición de la materia orgánica edáfica y el papel que juegan los colémbolos en ese proceso, así como la utilización de los colémbolos como indicadores de condiciones edáficas y la importancia del cultivo de duraznos en México.

En el Capítulo II se plantean los objetivos generales y específicos del trabajo, así como las hipótesis propuestas y su justificación.

En el Capítulo III se presenta el estudio “Relaciones ecológicas de los colémbolos edáficos asociados a una huerta de durazno (*Prunus persica*)”, donde se analiza la estructura de la comunidad de colémbolos edáficos en una huerta durante 12 meses. Se obtuvieron las correlaciones entre las condiciones edáficas y la abundancia, la riqueza y la diversidad de la comunidad de colémbolos del suelo. También se determinaron las asociaciones interespecíficas entre las poblaciones que conformaron la comunidad de colémbolos edáficos.

En el Capítulo IV se presenta el trabajo “Evaluación de la influencia de *Protaphorura herus* Christiansen & Bellinger (Collembola: Onychiuridae) en la descomposición de hojarasca de durazno (*Prunus persica*) (L.) Sieb. & Zucc., a través de la producción de CO₂”, el cual consistió en un experimento donde se evaluó la influencia de una población de colémbolos edáficos (*Protaphorura herus*) y otros elementos bióticos en la descomposición de hojarasca de durazno.

En el Capítulo V se presenta una discusión general de esta tesis donde se enfatiza la interrelación que presentan los colémbolos como indicadores de las condiciones del suelo de la huerta, y su influencia en la descomposición de la hojarasca de duraznos, así como las conclusiones generales.

I.- INTRODUCCIÓN

1.1.- La descomposición y los colémbolos.

1.1.1.- La descomposición. Cualquier ecosistema terrestre subsiste como consecuencia de la descomposición de la materia orgánica que llega al suelo, la cual puede sufrir tres procesos: (a) que sea mineralizada, (b) que sea humificada, o (c) que sea inmovilizada por los microorganismos y la fauna del suelo (Seastedt, 1984). La ruta que siguen las diferentes moléculas que conforman la materia orgánica edáfica depende de la cantidad de nitrógeno y fósforo que contienen, ya que los materiales con altos contenidos de estos elementos son rápidamente mineralizados o inmovilizados (Pereira *et al.*, 1998). Sin embargo, influyen otros factores en estos procesos como son: el contenido de lignina; las relaciones C/N, lignina/N y lignina/P; la dureza del material; y la presencia de ceras, fenoles y taninos (Petersen 1994). De lo anterior se desprende que la principal fuente de materia orgánica que llega al suelo son las plantas (Begon *et al.* 1999). Otros elementos que influyen en la descomposición son: la temperatura y la humedad del medio, la abundancia y la diversidad de la microbiota, y la fauna del suelo (Stevenson y Cole 1999).

El proceso de descomposición es muy importante, ya que la productividad de cualquier ecosistema depende de la liberación de los nutrientes del suelo (Jenkinson 1988). La descomposición es un proceso físico, químico y biológico, en el cual participan una gran diversidad de organismos, entre los que se encuentran los colémbolos.

1.1.2.- Los colémbolos. Los colémbolos edáficos participan en: a) la fragmentación de la materia orgánica principalmente de origen vegetal (Moore y Walter 1988); b) el consumo y la dispersión de la microbiota edáfica, manteniendo la diversidad biótica (Newell 1984), c) el mantenimiento de la diversidad enzimática en el suelo, lo cual hace más eficiente la descomposición de la materia orgánica, sobre todo la de origen vegetal (Faber *et al.* 1992); d) regulan la sucesión de hongos durante la descomposición de la hojarasca (Klironomos *et al.* 1992); e) participan en la descompo-

sición de moléculas recalcitrantes como la celulosa y la quitina (Cancela Da Fonseca y Poinot-Balaguer 1983); f) controlan por depredación a otras poblaciones de colémbolos y de nemátodos (Macnamara 1924; Elliott *et al.* 1988); y g) promueven la liberación de nitrógeno en el suelo (Bardgett *et al.* 1999).

Los colémbolos son habitantes de la mayoría de los suelos del planeta, ya que la principal restricción para su desarrollo es el contenido de humedad (Christiansen 1992). Los suelos agrícolas no son la excepción a esta distribución; en estos sitios, incluso pueden llegar a ser más abundantes que los ácaros (Clemen y Pedigo 1970).

Los colémbolos son muy sensibles a las alteraciones del medio, pues las variaciones del mismo pueden inhibir o estimular el crecimiento de las poblaciones particulares de una comunidad (Bonnet *et al.* 1976). Esto es más evidente en estudios a largo plazo, ya que así se pueden monitorear más fácilmente los cambios del ambiente y su influencia en los cambios temporales de la estructura de la comunidad de colémbolos edáficos (Chernova y Kuznetsova 2000).

Las comunidades de colémbolos son muy sensibles a las variaciones ambientales, las cuales se reflejan en cambios de su diversidad y riqueza, ya que puede haber una reducción o la extinción local de alguna población específica o bien, el crecimiento explosivo de otra (Chagnon *et al.* 2000). Así por ejemplo, cuando *Mesaphorura macrochaeta* colonizó suelos con altas concentraciones de cobre, se reprodujo sexualmente como una alternativa para soportar dichas concentraciones, en tanto que cuando vive en medios libres de contaminantes se reproduce por partenogénesis (Niklasson *et al.* 2000).

1.2.- Importancia del cultivo del durazno en México.

Las características del cultivo de duraznos en México fueron analizadas por Almaraz (1996), según se expone a continuación. El durazno se cultivó originariamente en China; de ahí pasó en el siglo XIII a Europa, y a México arribó con los españoles en el siglo XVI. En México el cultivo del durazno cobró importancia desde

1970, posteriormente la producción se estancó, y en la actualidad hay una tendencia a reducirse. A pesar de lo anterior este cultivo ocupa el décimo lugar en superficie y producción de frutales perennes en el país. Hasta antes de 1987 había exportación de duraznos, principalmente de Sonora y Chihuahua, pero las restricciones fitosanitarias actuales han impedido la exportación, por lo que la producción nacional se destina principalmente para el consumo interno.

El durazno es un árbol de porte vigoroso, mediano, precoz en su producción, con copa redondeada, flores simples, rosadas, yemas florales axilares de una sola flor globulosa. Su fruto es una drupa y su semilla es una almendra amarga.

Hasta 1993 Michoacán ocupó el segundo lugar en extensión (4 139 ha) y en producción (26 804 ton) en el cultivo de durazno. Esta condición cambió para 1999, ya que aún cuando se incrementó la extensión a 6 726 ha y la producción a 46 604 ton este estado ocupó el sexto lugar en producción (SAGARPA, 1999). Hasta 1999 el primer productor nacional de durazno fue el estado de Chihuahua.

La importación de duraznos en México surgió en 1991 y ha ido en constante aumento (Alfonso y López 1996). Las principales importaciones se hacen de Chile, Estados Unidos, Argentina y Canadá (Quiñones 1996).

Estudios como el presente ayudan a entender mejor la biología del suelo, lo cual puede incidir en incrementar la productividad de estos agrosistemas.

II.- OBJETIVOS, HIPÓTESIS Y JUSTIFICACIÓN.

II. 1.- Objetivos

En este estudio se plantean dos objetivos generales:

1. Conocer la relación entre las condiciones físicas y químicas del suelo de una huerta de duraznos con la abundancia, la riqueza y la diversidad de colémbolos edáficos, para determinar si la comunidad de colémbolos o alguna población puede ser indicadora de dichas condiciones.
2. Conocer la influencia de *Protaphorura herus* (Collembola) y otros componentes bióticos del suelo sobre la descomposición de la hojarasca de durazno.

Del objetivo general 1 se desprenden los siguientes objetivos particulares:

1. Conocer la composición, diversidad y fenología de la comunidad de colémbolos edáficos de una huerta de duraznos.
2. Conocer las condiciones físicas y químicas del suelo de una huerta de duraznos.

Del objetivo general 2 se desprenden los siguientes objetivos particulares:

1. Conocer la influencia de los principales grupos de organismos que participan en las primeras etapas de descomposición de la hojarasca de duraznos: la fauna total, la microbiota y una población de *Protaphorura herus*.
2. Conocer la influencia de las actividades de *P. herus* sobre la descomposición de hojarasca de duraznos estéril y no estéril.

II.2.- Hipótesis y justificación

Para el presente estudio se plantean las siguientes hipótesis:

- a) Los colémbolos son indicadores de las condiciones del suelo.
- b) Los colémbolos tienen una influencia significativa en la descomposición de la hojarasca de duraznos.

La primera hipótesis surge como consecuencia de los cambios que tienen algunas poblaciones y comunidades de colémbolos edáficos en su abundancia y diversi-

dad, debidos a variaciones en las condiciones del suelo como el pH, (Ponge 1983; Vilkkama y Huhta 1986; Straalen y Verhoef 1997), el contenido de materia orgánica y las concentraciones de iones como K, Ca y Mg (Bird y Chatarpaul 1985; Chagnon *et al.* 2000). Sin embargo estos estudios no han probado el efecto de las diversas variables sobre la comunidad de colémbolos edáficos presentado en este trabajo, ni tampoco hay alguno que a la fecha presente las ecuaciones obtenidas de cómo las variables del suelo determinan parte de la estructura de la comunidad de los colémbolos edáficos.

La segunda hipótesis se sustenta en la información que se tiene sobre la influencia que tienen las comunidades de colémbolos en la fragmentación física y química de la hojarasca, incrementando su superficie de contacto a la acción de los microorganismos saprófitos que participan en dicha descomposición, y a la transformación química de los materiales de origen vegetal al pasar por el tracto digestivo de estos organismos, producto de la acción de sus enzimas digestivas y la actividad de las bacterias que colonizan su intestino (Seastedt 1984; Edsberg 2000). También se conoce que han contribuido a la sucesión de los hongos que participan en la descomposición de la hojarasca al consumir a los hongos pioneros e inocular a los hongos secundarios (Vannier 1979; Klironomos *et al.* 1992).

Pero a la fecha no se conoce la influencia de una población específica de colémbolos en este proceso, ni se ha analizado lo que sucede en las primeras etapas de la descomposición, ya que los trabajos que tratan sobre este aspecto analizan largos períodos de dos o más años (Tian *et al.* 1998; Tian *et al.* 2000). También los estudios sobre descomposición de la hojarasca, generalmente se han restringido a evaluar pérdidas de biomasa de hojarasca en el campo, en bolsas de malla con diferentes aberturas, donde se excluye el acceso a algunos animales (Edsberg 2000; Irmeler 2000; Huhta y Hänninen 2001), pero no se considera la influencia de la microbiota en el proceso.

III.- LOS COLÉMBOLOS EDÁFICOS COMO INDICADORES DE LAS CONDICIONES QUÍMICAS DEL SUELO DE UNA HUERTA DE DURAZNO (*Prunus persica*) Y LAS RELACIONES ECOLÓGICAS DE SU COMUNIDAD.

RESUMEN

Se hizo un estudio sobre la estructura de la comunidad de colémbolos edáficos en una huerta de duraznos (*Prunus persica*) en Zitácuaro, Mich., Méx. Para lo cual se hicieron colectas mensuales de septiembre de 1993 a agosto de 1994, obteniéndose 19 muestras de hojarasca y 19 de suelo, las cuales se procesaron por medio del embudo de Berlesse-Tullgren, durante dos semanas (la segunda con luz, un foco de 40 w). Los ejemplares obtenidos se identificaron a nivel de especie. Se obtuvieron 58 especies en total, 48 de las cuales se registraron en la hojarasca y 44 en el suelo mineral. En la hojarasca se registró la mayor densidad, mientras que en el suelo mineral fueron mayores la riqueza específica y la diversidad. A cinco muestras del suelo, de cada colecta, se les evaluó el pH, el contenido de materia orgánica, el N_{total} , el P, el Ca, la capacidad de intercambio catiónico y la relación C/N. Dichos parámetros se correlacionaron con la densidad, la riqueza y la diversidad de la comunidad de colémbolos y se obtuvieron las ecuaciones respectivas donde se describen las interacciones entre los recursos del suelo y los parámetros de la comunidad de colémbolos. También se obtuvo la ecuación que describe la densidad de *Cryptopygus thermophilus* (la especie de colémbolos más abundante de la huerta), en función de los parámetros edafológicos evaluados.

Se obtuvieron los índices de asociación entre las poblaciones más abundantes de la comunidad de colémbolos por estratos, y se encontró que en la hojarasca sólo hay índices de asociación positivos y en el suelo hay positivos y negativos, predominando los primeros. Además se obtuvieron índices de correlación entre las poblaciones más abundantes de colémbolos, obteniéndose índices de correlación positivos en la hojarasca y positivos y negativos en el suelo. El hecho de que predominen las asociaciones positivas en los colémbolos edáficos en los estratos de la huerta señala la amplia división de los nichos ecológicos entre los colémbolos.

La población de *Cryptopygus thermophilus* presentó correlaciones negativas con varias especies, las cuales tienen densidades bajas y sólo se presentaron en una o unas cuantas colectas, lo cual no es representativo de una posible competencia. Finalmente se hizo un análisis de componentes principales para la comunidad de colémbolos edáficos y se observó que dicha comunidad se distribuye de acuerdo a los gradientes de materia orgánica y pH del suelo, siendo *Cryptopygus thermophilus* la especie más acidófila, y el resto de la comunidad distribuyéndose hacia pHs menos ácidos, en ambos estratos.

III.1.- Introducción

La mayoría de los suelos agrícolas presentan una gran abundancia de colémbolos (Tian *et al.* 1998). En suelos manejados de manera orgánica (con labranzas mínimas, sin adición de pesticidas y fertilizantes, con aporte de abonos naturales y rotación de cultivos) son más abundantes que en suelos donde se practica una agricultura tradicional (Choudhuri y Roy 1971; Kovác 1994; Kovác *et al.* 1999; Dittmer y Schrader 2000; Petersen 2000). Esto se puede deber a que los colémbolos son organismos sensibles a las variaciones de las condiciones y recursos del medio, por lo que pueden ser utilizados como indicadores de estos cambios (Russell y Alberti 1998; Niklasson *et al.* 2000). Se ha observado que se registran variaciones en la abundancia y la diversidad de los colémbolos cuando los suelos son sometidos a diferentes manejos (Prasse 1985; Petersen 2000).

Los colémbolos pueden ser utilizados como bioindicadores de las condiciones del suelo donde se desarrollan debido a que sus poblaciones son altamente sensibles a las variaciones de dichas condiciones (Chagnon *et al.* 2000). Estos cambios pueden inducir desapariciones de poblaciones particulares o incluso de comunidades, o posibilitar incrementos importantes de algunas poblaciones o permitir que otras nuevas se establezcan, lo cual induce cambios en la diversidad de sus comunidades (Chernova y Kuznetsova 2000).

Así, por ejemplo, cambios del pH del suelo, pueden inducir variaciones en la diversidad de la comunidad de colémbolos, ya que algunas poblaciones se incrementan y otras se reducen debido a que se afecta el desarrollo de la microbiota edáfica que sirve como alimento de los colémbolos (Davies y Payne 1988). En los suelos ácidos hay un mayor desarrollo de hongos y los colémbolos en general se alimentan preferentemente de hongos, en tanto que en suelos neutros y básicos hay una tendencia al incremento de las poblaciones de bacterias (Larink, 1997). Además, las variaciones del pH afectan otros recursos como el Ca y el Mg, los cuales tienen repercusiones en el desarrollo de los microorganismos edáficos y las plantas (Vilkama y Huhta 1986).

La diversidad de los colémbolos edáficos varía en función de diferentes condiciones y recursos del suelo donde se desarrollan, como son la humedad, la temperatura, el contenido de materia orgánica edáfica, la estructura del suelo, la relación C/N, las concentraciones de potasio, calcio, nitrógeno y fósforo, y el pH de la solución del suelo (Lamoncha y Crossley 1998; Irmeler 2000).

La calidad y cantidad de la materia orgánica que llega al suelo determinará la biota asociada al mismo (Burgess y Raw 1971; Jenkinson 1988; Miranda-Rangel 1997). Así, una materia orgánica rica en nitrógeno y fósforo será más rápidamente mineralizada (Stevenson y Cole 1999), ya que en este sustrato pueden crecer mejor todas las poblaciones de los organismos que participan en este proceso, entre ellas los colémbolos (Elliott *et al.* 1988; De Ruiter *et al.* 1993), y por lo tanto se incrementa la diversidad de enzimas asociadas a este evento (Jenkinson 1988).

Los colémbolos son importantes en la descomposición de la materia orgánica edáfica debido a) la reducción de la biomasa generada por la producción de heces y la fragmentación del liter, con lo cual estas pequeñas porciones pasan a capas inferiores del suelo (Seastedt 1984; Bardgett y Chan 1999), y b) estimulan un incremento en la respiración de los organismos degradadores, particularmente los hongos al depredarlos y c) dispersan la microbiota edáfica, con lo cual estimulan la colonización de nuevas áreas de los detritos (Vannier 1979; Tian *et al.* 1998).

Los colémbolos dispersan y controlan las poblaciones de microorganismos, ya que las esporas generalmente no son digeridas y son defecadas en sitios diferentes, lo cual incrementa la distribución de éstas (Cancela Da Fonseca y Poinso-Balaguer 1983). El control poblacional de microorganismos particulares lo efectúan al ingerir sus poblaciones (Sabatini e Innocenti 2000). El consumo de algunos de estos microorganismos, particularmente los hongos, estimula su desarrollo (Christen 1975). Los colémbolos también pueden participar en la sucesión de hongos saprófitos, ya que eliminan algunas poblaciones, las cuales son sustituidas por otras (Bardgett *et al.*, 1999; Kandeler *et al.* 1999). Todo lo anterior incrementa la diversidad de la microbiota en el suelo y por tanto se aumenta la variedad de enzimas en el mismo, lo

cual hace más eficiente la descomposición de la materia orgánica edáfica (Cancela Da Fonseca y Poinso-Balaguer 1983; Okoh *et al.* 1999; Irmiler 2000; Petersen 2000).

Por lo anterior, en este estudio se pretende conocer la relación entre las condiciones y recursos físicos y químicos del suelo de una huerta de duraznos con la abundancia y la diversidad de la comunidad de colémbolos edáficos, para determinar si ésta o alguna de sus poblaciones particulares pueden ser indicadoras de dichas condiciones.

Del objetivo general se desprenden los siguientes objetivos particulares:

- 1.- Conocer la composición, diversidad y fenología de la comunidad de colémbolos edáficos de una huerta de duraznos.
- 2.- Conocer las condiciones físicas y químicas del suelo de una huerta de duraznos.

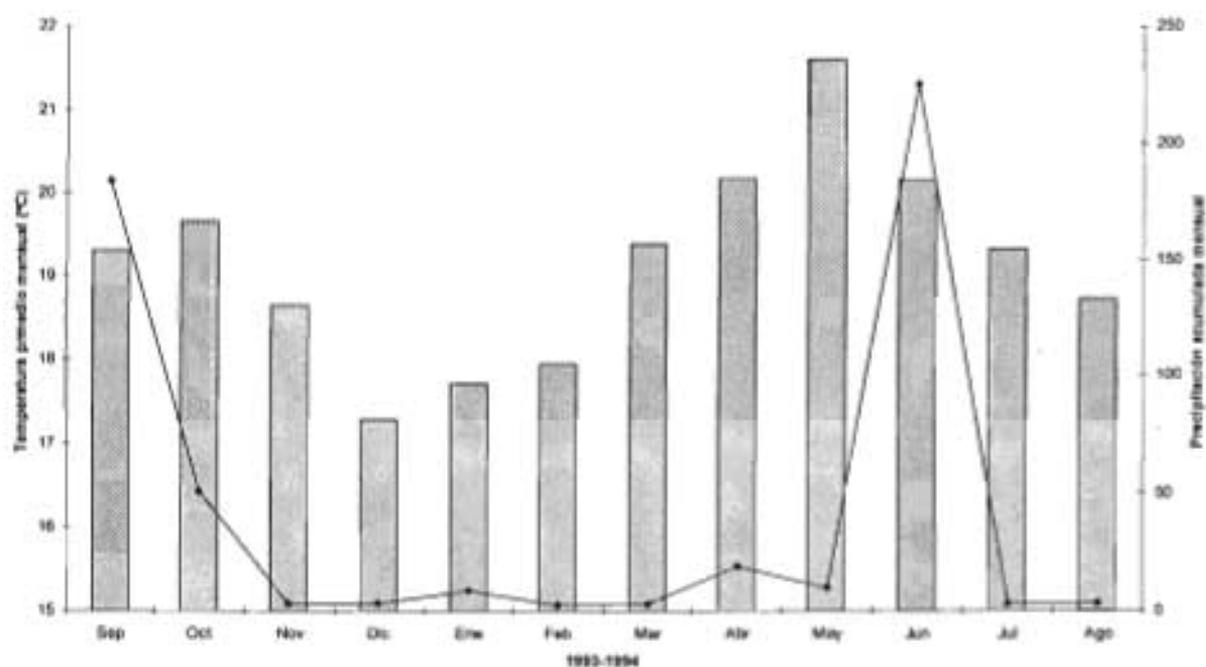
III.2.- Métodos

III.2.1.- Zona de estudio. La huerta de duraznos se encuentra a 3 km al E de Zitácuaro, Mich. (19° 26' N, 100° 23' O), a una altitud de 1,950 m, en el Valle del Polvorín. La huerta tiene una extensión de 1.4 ha con una pendiente inferior al 10% y un canal de riego en la porción norte de la misma. Los árboles que conforman la huerta tenían una antigüedad de seis años y estaban en plena producción, y estuvieron separados de manera equidistante 4 m sobre un suelo de tipo andosol.

De acuerdo a la clasificación de Köppen modificada por García (1981), el clima de la zona de estudio es C(w₂)(w)b(i')g que corresponde a un clima templado subhúmedo con lluvias en verano, con un verano fresco, temperatura media del mes más caliente menor de 22 °C, la marcha de la temperatura es tipo Ganges y el régimen de lluvias es en verano. Los meses más lluviosos fueron septiembre y octubre del 93 y julio del 94 (Fig. III. 1). La temperatura media mensual durante el período de estudio fue de 19.1°C y varió entre 17.2°C en diciembre y 21.5°C en mayo (Fig. III.1).

Los árboles de duraznos se desarrollaron en cajetes donde carecen de vegetación por la aplicación de herbicidas no identificados.

El terreno de la zona de estudio tiene aproximadamente 55 años de desmontado, a partir de un bosque de pino. Los primeros 30 años fue potrero, y los últimos 25 años ha sido utilizado como huerta de duraznos.



III.1. Dinámica de la temperatura mensual (línea) y precipitación acumulada mensual (barras) de una estación meteorológica a 8 km de la huerta de durazno en Zitácuaro, Mich., donde se desarrolló el presente estudio (septiembre de 1993 a agosto de 1994).

A la huerta se le aplicaron diferentes fertilizantes. En noviembre, enero y febrero se fertilizó con sulfato de amonio, calcio y cenizas; en marzo se aplicó urea, nitrato de amonio, potasio, superfosfato y sulfato de amonio y en junio se aportó urea al suelo. En mayo se abonó con gallinaza. La huerta se regó en enero, febrero y marzo.

La práctica hasta antes de iniciar el presente estudio era limpiar el cajete de cualquier hierba u hojarasca. En el transcurso del tiempo del presente estudio se mantuvieron la hojarasca y ramas caídas de los duraznos en el cajete.

III.2.2.- Trabajo de campo. En la huerta se eligieron 100 árboles en un cuadro de 10 por 10 árboles (2,500 m²). Se colectaron de septiembre de 1993 a agosto de 1994, de 17 a 19 muestras de hojarasca y de 17 a 19 de suelo por colecta. Dentro del cuadro de muestreo se eligieron uno cada mes, de 17 a 19 árboles al azar. Las colectas se hicieron en el cajete del árbol seleccionado. Si se llegaba a colectar dos veces en el mismo árbol, la segunda colecta se hacía en el lado opuesto a la primera. Se colectó la hojarasca en un cuadro de 8 x 8 cm, hasta alcanzar el suelo mineral, que nunca fue mayor a 1 cm de profundidad. Posteriormente, se colectó la muestra de suelo en este mismo punto de 8 cm de diámetro y hasta una profundidad de 10 cm. La colecta dentro de cada cajete particular se hizo seleccionando aleatoriamente el punto de colecta a 30 cm del borde del tronco.

Las muestras se procesaron en el laboratorio el mismo día que se colectaron por el método de Berlese-Tullgren durante 14 días, los primeros siete sin fuente de calor y los siete restantes con una fuente de calor (un foco de 40 watts).

Los ejemplares colectados se separaron, cuantificaron y montaron para su posterior determinación en líquido de Hoyer. Los ejemplares montados se identificaron a nivel de especie utilizando las claves de Richards (1968), Palacios-Vargas (1990) y Christiansen y Bellinger (1994).

III.2.3.- Análisis de suelos. Se seleccionaron aleatoriamente cinco muestras de suelo de donde previamente se extrajeron los colémbolos, luego se secaron y tamizaron con una malla de 2 mm y se les hicieron los siguientes análisis edafológicos: el pH en agua usando un potenciómetro, con una relación suelo-agua 1:2; el porcentaje de materia orgánica, por el método de Walkley y Black; el fósforo por el método Bray-1; potasio, el cual fue extraído en acetato de amonio 1 N a pH 7 (en una relación 1:5) y determinado por espectroscopía de emisión de flama; el magnesio y el calcio fueron determinados en la misma solución por extracción en acetato de amonio 1 N a pH 7.0 (en una relación 1:5) y por volumetría de EDTA; el nitrógeno, por el método de Kjeldahl; y la capacidad de intercambio catiónico (CIC) en acetato de amonio 1 N a pH 7.0 por centrifugación (Chapman y Pratt 1961; Hesse 1971; Jackson

1976; Page 1982; Hanlon *et al.* 2000). La CIC y la relación C/N se evaluaron sólo a partir de noviembre de 1993. No se hicieron mediciones de las variables edáficas en febrero de 1994.

Se hicieron las correlaciones lineales entre las variables edáficas evaluadas (Zar 1984).

III.2.4.- Estructura de la comunidad. Para conocer la estructura de la comunidad de los colémbolos edáficos de la huerta de duraznos se realizaron las siguientes evaluaciones.

Se elaboró la gráfica de acumulación de especies por estrato para determinar si el muestreo fue representativo en cada uno de ellos.

Se calculó la diversidad de la comunidad de colémbolos con el índice Shannon-Weaver (H') (Ludwig y Reynolds 1988), con la siguiente ecuación:

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

donde: p_i = abundancia proporcional de la i -ésima especie y S = es la riqueza específica.

Se calculó el índice de similitud de Sørensen ($I.S.$) entre los dos estratos durante todo el muestreo y para cada una de las colectas, con la fórmula (Krebs 1978):

$$I. S. = \frac{2c}{a+b}$$

donde c es el número de especies compartidas en ambos estratos, a es el número de especies registrados en la hojarasca y b es el número de especies registrado en el suelo.

III.2.5.- Relación de la abundancia, la riqueza y la diversidad de la comunidad de colémbolos del suelo con las variables edáficas. Se hizo una regresión entre la abundancia de los colémbolos y las variables del suelo, para determinar el efecto de éstas sobre las diez poblaciones de colémbolos con mayor abundancia relativa. Para ello, los valores de abundancia fueron corregidos como $v(X + 0.5)$ (Sokal y Rolf 1968) y las variables que se expresan en porcentajes como la materia orgánica, el nitrógeno total y el carbono se transformaron como: $\arcsenvx/100$ (Sokal y Rohlf 1968).

Se hizo una regresión múltiple por el método "hacia atrás", buscando el efecto relativo de cada una de las variables edafológicas evaluadas sobre la abundancia poblacional de la comunidad de colémbolos del suelo (Draper y Smith 1966).

Además, se hicieron los análisis de regresión múltiple entre la riqueza específica (S) y la diversidad (H') de la comunidad de colémbolos con las variables edáficas, usando los promedios mensuales (Zar 1984).

Con el fin de determinar cuales especies se asociaron entre sí en función de las variables edafológicas evaluadas, se hizo un análisis de componentes principales para clasificar la ubicación de las 10 especies más abundantes, dependiendo de su abundancia acumulada en los 12 meses de estudio. Se hicieron dos análisis, uno para cada sustrato (hojarasca y suelo). Una vez determinados los dos componentes principales (CP) que clasificaban a las especies, los dos más importantes (CP1 y CP2) se correlacionaron con los valores mensuales promedio de las siete variables edáficas evaluadas (Gauch 1982).

III.2.6.- Índices de asociación interespecífica. Se calcularon los índices de asociación entre las especies de cada estrato, y se determinó si el índice fue significativamente diferente de cero con una prueba de ji cuadrada (Krebs 1989).

Por otro lado, se calcularon las correlaciones de Pearson entre las densidades poblacionales de colémbolos que habitaban en cada estrato (Zar 1984).

III.3.- Resultados

III.3.1.- Análisis edafológicos. Se encontraron variaciones significativas de la materia orgánica, el nitrógeno total, el calcio y la relación C/N (Tabla IV.1), y el pH, el contenido de fósforo (P) y la capacidad de intercambio catiónico (CIC) no mostraron diferencias significativas a través del tiempo de estudio (Tabla III.1).

La materia orgánica presentó el menor contenido en enero ($6.0 \pm 0.4\%$) (Fig. 2a) y las mayores concentraciones en septiembre, noviembre, diciembre y junio (7.6 ± 0.5 a $7.9 \pm 0.4\%$).

Por otro lado el nitrógeno presentó las menores concentraciones de diciembre en adelante (0.26 ± 0.01 a $0.29 \pm 0.03\%$) y las mayores de septiembre a noviembre (0.36 ± 0.02 a $0.32 \pm 0.03\%$).

El calcio presentó sus menores concentraciones de noviembre en adelante (539.8 ± 280.7 a 261.4 ± 89.6 ppm) y las mayores en septiembre y octubre (1997.9 ± 688.5 y 1182.2 ± 532.6 ppm).

La relación carbono/nitrógeno presentó su menor concentración en enero ($11.9 \pm 0.7\%$) (Fig. 2d) y las más altas fueron en diciembre, abril, mayo y junio (15.6 ± 1.1 a $15.4 \pm 2.0\%$).

Se registraron correlaciones significativas y positivas entre la materia orgánica y el nitrógeno y la relación C/N (Tabla III.2).; el nitrógeno y el calcio; el calcio con el pH, el nitrógeno y el fósforo. La única correlación negativa significativa se registró entre la relación C/N y el nitrógeno (Tabla III.2).

Tabla III. 1.- Resultados del ANDEVA para determinar el efecto de la fecha sobre los parámetros edáficos de una huerta de duraznos de Zitácuaro, Mich. Entre septiembre de 1993 y agosto de 1994. CIC (Capacidad de intercambio catiónico) y C/N (relación carbono/nitrógeno). g.l. = 48.

Parámetro	F	P
pH	1.72	0.099
Materia Orgánica	3.18	0.002
N _{total}	11.62	0.0001
P	1.3	0.25
Ca	15.37	0.0001
CIC	0.96	0.47
C/N	2.73	0.01

Tabla III.2.- Índices de correlación significativos entre las variables edafológicas de una huerta de duraznos (*Prunus persica*) de Zitácuaro, Mich. g.l. = 58, excepto para CIC y C/N, g.l. = 48. MO = materia orgánica, CIC = capacidad de intercambio catiónico y C/N = relación carbono: nitrógeno. P < 0.05 (*), P < 0.01 (**) y P < 0.001 (***).

	N _{total}	P	Ca	CIC	C/N
pH			0.427 **		
M.O.	0.350 **				0.637 ***
N _{total}			0.703 ***		-0.383 **
P			0.276 *		
Ca					
CIC					

III.3.2.- *Densidad, riqueza, diversidad y similitud.* Se obtuvieron 10 214 colémbolos en la huerta de duraznos. De los cuales 7 985 se colectaron en la hojarasca y 2229 en el suelo mineral. La densidad de los colémbolos en la hojarasca osciló de 222 a 13 347 ind./m² (Fig. III. 2), en tanto que el suelo la densidad varió de 167 a 6518 ind./m² (Fig. III. 2). En la hojarasca se registraron los valores más altos de densidad a lo largo del período de estudio, excepto en noviembre y diciembre, y en el suelo se registraron menores valores de densidad en todos los muestreos excepto en noviembre y diciembre (Fig. III. 2).

Para la hojarasca se obtuvieron diferencias significativas entre las densidades ($F = 2.76; P = 0.0017$), las más altas fueron en enero y septiembre, el resto no presentó diferencias significativas.

Para el suelo también se obtuvieron diferencias significativas entre las densidades ($F = 5.10; P = 0.0001$), las más altas fueron en septiembre y enero.

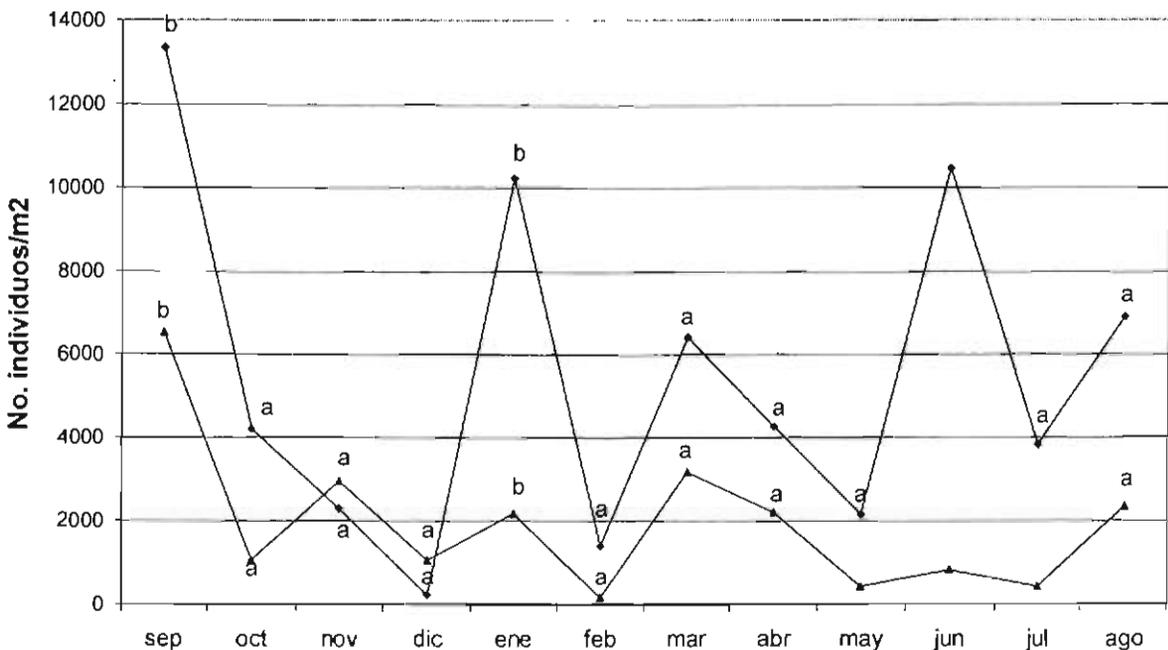


Figura III. 2.- Variación mensual de la densidad de los colémbolos de una huerta de duraznos (*Prunus persica*) en Zitácuaro, Mich. Hojarasca (rombos) y suelo (triángulos).

En total se registraron 58 especies de colémbolos. En la hojarasca se obtuvieron 48 especies y en el del suelo 44 (Tabla III. 3). Las especies con mayor abundancia relativa en la hojarasca fueron: *Cryptopygus thermophilus* (38%), *Ceratophysella denticulata* (17%), *Desoria flora* (6%), *Mesaphorura macrochaeta* (5%) y *Seira dubia* (5%), mismas que constituyen el 71% de los colémbolos encontrados. En este estrato se encontraron 13 poblaciones exclusivas: *Ceratophysella succinea*, *Entomobrya bicolor*, *E. sinelloides*, *Isotomiella minor*, *Isotomurus tricolor*, *Mesaphorura ruseki*, *M. yosiii*, *Polikatiana intermedia*, *Proisotoma bulba*, *Pseudosinella octopunctata*, *Sminthurus butcheri*, *S. elegans* y *Willowsia buski* (Tabla III. 3).

Las poblaciones con mayor abundancia relativa en el suelo fueron: *Cryptopygus thermophilus* (17%), *Desoria flora* (13%), *Sphaeridia serrata* (12%), *Lepidocyrtus cinereus* (8%) y *Ceratophysella denticulada* (8%), las cuales constituyeron el 58% de los colémbolos del estrato. Se encontraron nueve poblaciones exclusivas del estrato: *Dicyrtoma aurata*, *Mesaphorura hades*, *M. krausbaueri*, *M. silvicola*, *Schoettella distincta*, *Sminthurides* sp. 2, *Sminthurides* sp. 1., *S. occultus* y *S. sylvestris*.

TABLA III. 3. Lista de las especies de colémbolos edáficos y la abundancia de cada una ellas en hojarasca (H) y suelo (S), Total (H + S) y porcentaje total (%Total) en una huerta de durazno en Zitácuaro, Mich. Las especies marcadas con un asterisco son exclusivas de la hojarasca y las marcadas con dos asteriscos son exclusivas del suelo.

	H + S	H	S	% Total	% H	% S
<i>Brachystomella stachi</i>	24	11	13	0.24	0.14	0.58
<i>Brachystomella parvula</i>	435	330	105	4.27	4.13	4.71
<i>Ceratophysella denticulata</i>	1576	1403	173	15.46	17.57	7.76
<i>Ceratophysella armata</i>	38	15	23	0.37	0.19	1.03
<i>Ceratophysella succinea</i> *	7	7	0	0.07	0.088	0
<i>Cryptopygus thermophilus</i>	3373	3004	369	33.08	37.62	16.55
<i>Desoria ca. flora</i>	771	485	286	7.56	6.07	12.83
<i>Desoria ca. marissa</i>	95	19	76	0.93	0.24	3.41
<i>Parisotoma ca. notabilis</i>	79	24	55	0.77	0.30	2.47
<i>Desoria ca. trispinata</i>	68	33	35	0.67	0.41	1.57
<i>Desoria ca. uniiensis</i>	25	8	17	0.25	0.10	0.76
<i>Dicyrtoma aurata</i> **	2	0	2	0.02	0.00	0.09
<i>Dicyrtoma mithra</i> **	2	0	2	0.02	0.00	0.09
<i>Dicyrtomina rossi</i> *	3	3	0	0.03	0.04	0
<i>Calvatomina quadrangularis</i> **	2	0	2	0.02	0.00	0.09
<i>Entomobrya confusa</i>	249	206	43	2.44	2.58	1.93
<i>Entomobrya willosia</i> *	5	5	0	0.05	0.06	0
<i>Entomobrya ca. triangularis</i>	22	15	7	0.22	0.19	0.31
<i>Entomobrya ca. bicolor</i> *	1	1	0	0.01	0.01	0
<i>Entomobrya ca. comparata</i>	49	36	13	0.48	0.45	0.58
<i>Entomobrya ca. sinelloides</i> *	2	2	0	0.02	0.03	0
<i>Folsomides parvulus</i>	151	124	27	1.48	1.55	1.21
<i>Folsomides occultus</i> *	5	5	0	0.05	0.06	0
<i>Isotomiella minor</i> *	15	15	0	0.15	0.19	0.00
<i>Isotomurus palustris</i>	144	83	61	1.41	1.04	2.74
<i>Isotomurus tricolor</i> *	4	4	0	0.04	0.05	0.00
<i>Lepidocyrtus ca. cinereus</i>	386	207	179	3.79	2.59	8.03
<i>Lepidocyrtus ca. pallidus</i>	357	283	74	3.50	3.54	3.32
<i>Lepidocyrtus floridensis</i>	49	40	9	0.48	0.50	0.40
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i> *	39	39	0	0.38	0.49	0
<i>Lepidocyrtus ca. lanuginosus</i>	27	20	7	0.26	0.25	0.31
<i>Lepidocyrtus floridanus</i> *	18	18	0	0.18	0.23	0
<i>Lepidocyrtus finus</i> **	1	0	1	0.01	0.00	0.04
<i>Lepidocyrtus cineus</i>	12	3	9	0.12	0.04	0.40
<i>Mesaphorura macrochaeta</i>	479	422	57	4.70	5.28	2.56
<i>Mesaphorura ca. clavata</i>	53	41	12	0.52	0.51	0.54
<i>Mesaphorura ca. granulata</i>	40	13	27	0.39	0.16	1.21
<i>Mesaphorura ca. yoslii</i> *	22	22	0	0.22	0.28	0
<i>Mesaphorura ca. latens</i> *	14	11	3	0.14	0.14	0.13
<i>Mesaphorura krausbaueri</i> **	4	0	4	0.04	0.00	0.18
<i>Mesaphorura silvicola</i> **	3	0	3	0.03	0.00	0.13
<i>Mesaphorura ruseki</i> *	2	2	0	0.02	0.03	0
<i>Mesaphorura hades</i> **	1	0	1	0.01	0.00	0.04
<i>Polykatiana intermedia</i> *	2	2	0	0.02	0.03	0
<i>Polykatianna polygonia</i> *	1	1	0	0.01	0.01	0
<i>Proisotoma bulba</i> *	27	27	0	0.26	0.34	0
<i>Thalassaphorura encarpatus</i>	368	267	101	3.61	4.61	4.53
<i>Protaphorura parvicornis</i>	19	11	8	0.19	0.14	0.36
<i>Protaphorura churchiliana</i>	5	0	5	0.05	0.00	0.22
<i>Pseudosinella octopunctata</i> *	4	4	0	0.04	0.05	0
<i>Pseudosinella ca. vita</i> *	2	2	0	0.02	0.03	0
<i>Ptenothrix quadrangularis</i> *	8	8	0	0.08	0.10	0
<i>Schoettella distincta</i> **	6	0	6	0.06	0.00	0.27
<i>Seira dubia</i>	35	33	2	0.34	0.41	0.09
<i>Seira ca. purpurea</i>	367	358	9	3.60	4.48	0.40
<i>Seira ca. bipunctata</i>	53	33	20	0.52	0.41	0.90
<i>Sinella ca. Vita</i>	8	3	5	0.08	0.04	0.22
<i>Sminthurides sp2</i> **	2	0	2	0.02	0.00	0.09
<i>Sminthurides sp. 1</i> **	2	0	2	0.02	0.00	0.09
<i>Sminthurides ca. occultus</i> **	2	0	2	0.02	0.00	0.09
<i>Sminthurinus ca. elegans</i>	154	106	48	1.51	1.33	2.15
<i>Sminthurinus latimaculosus</i>	16	8	8	0.16	0.10	0.36
<i>Sminthurus butcheri</i> *	2	2	0	0.02	0.03	0
<i>Sminthurus fitchi</i> **	1	0	1	0.01	0.00	0.04
<i>Sminthurus ca. inclusus</i>	30	11	19	0.29	0.14	0.85
<i>Sminthurus ca. sylvestris</i>	30	0	30	0.29	0.00	1.35
<i>Sminthurus ca. elegans</i> *	15	15	0	0.15	0.19	0
<i>Sphaeridia serrata</i>	325	61	264	3.19	0.76	11.84
<i>Sphaeridia pumilis</i>	29	27	2	0.28	0.34	0.09
<i>Willowsia cf. buski</i>	5	5	0	0.05	0.06	0

La curva de acumulación de especies en la hojarasca alcanzó la asíntota en la muestra 127 (de 222 muestras en total), (Fig. III. 3), pudiendo plantear que para este estrato se colectaron la mayoría de las especies del mismo. En tanto que en el suelo la curva respectiva alcanzó la asíntota en la muestra 187 (de 222) (Fig. III. 4), lo cual también señaló que las colectas en este estrato fueron suficientes para obtener a la mayoría de las poblaciones de colémbolos habitantes del suelo de la huerta de duraznos.

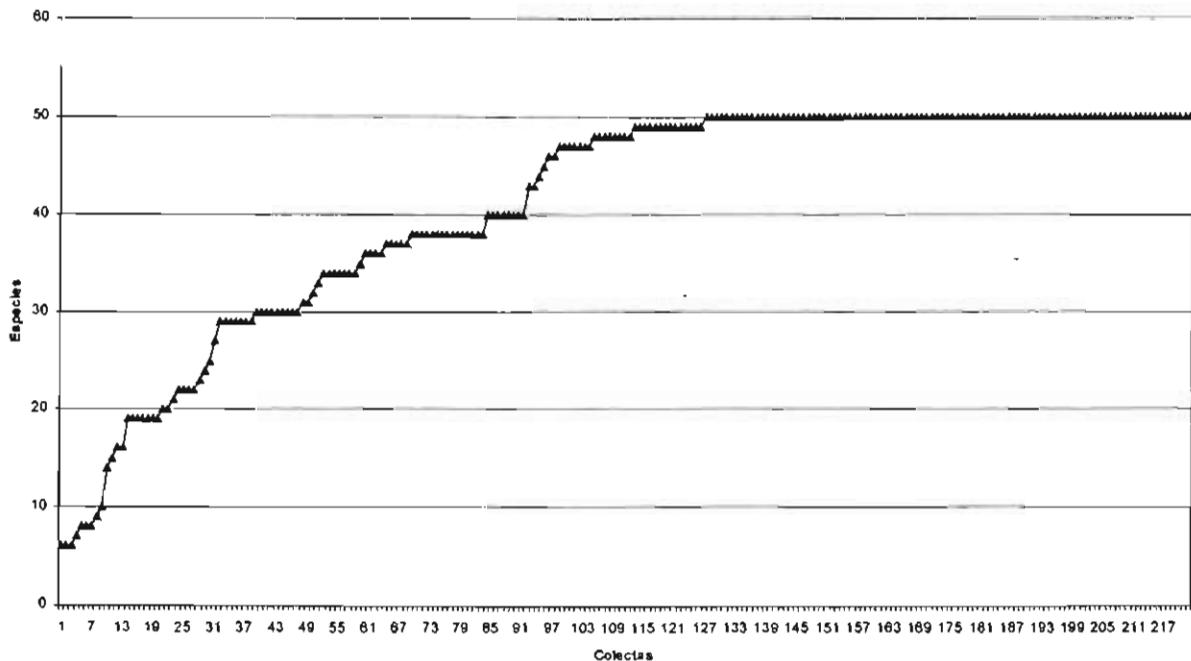


Figura. III. 3. Acumulación de especies en los estratos de hojarasca (cubos) y suelo (triángulos) en una huerta de duraznos (*Prunus persica*) en Zitácuaro, Mich.

En general, se encontró mayor riqueza específica en la hojarasca, excepto en los meses de septiembre y diciembre, y se registró cierta tendencia decreciente de la riqueza específica a lo largo del período de estudio, en ambos estratos (Fig. III. 4).

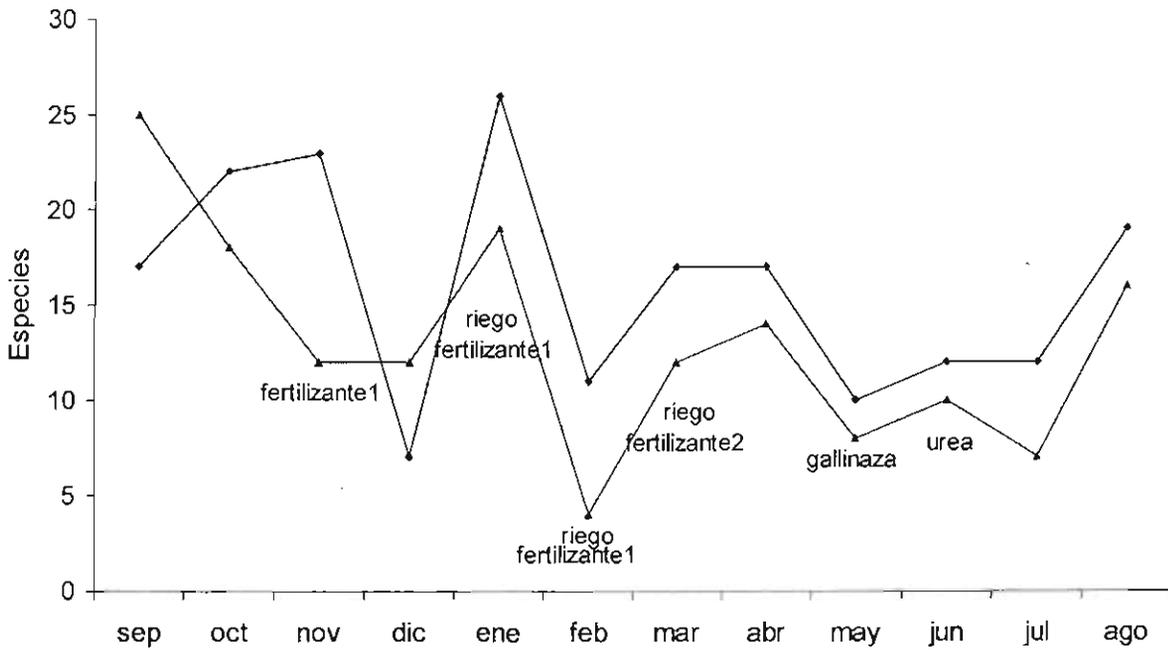


Fig. III. 4. Variación mensual de la riqueza específica de los colémbolos en la hojarasca (rombos) y el suelo (triángulos) de una huerta de duraznos (*Prunus persica*) en Zitácuaro, Mich. También se muestran las fechas en que se manejó la huerta con riego y fertilizantes.

Los índices de diversidad de los colémbolos edáficos de la huerta de duraznos mostraron diferencias significativas en ambos estratos, fue mayor en el suelo (2.88), que en la hojarasca (2.33) (Fig. III. 5), y se presentaron diferencias significativas entre los estratos en septiembre, noviembre, diciembre y junio. La diversidad mostró una tendencia decreciente en ambos estratos, a lo largo del período de estudio (Fig. III. 5).

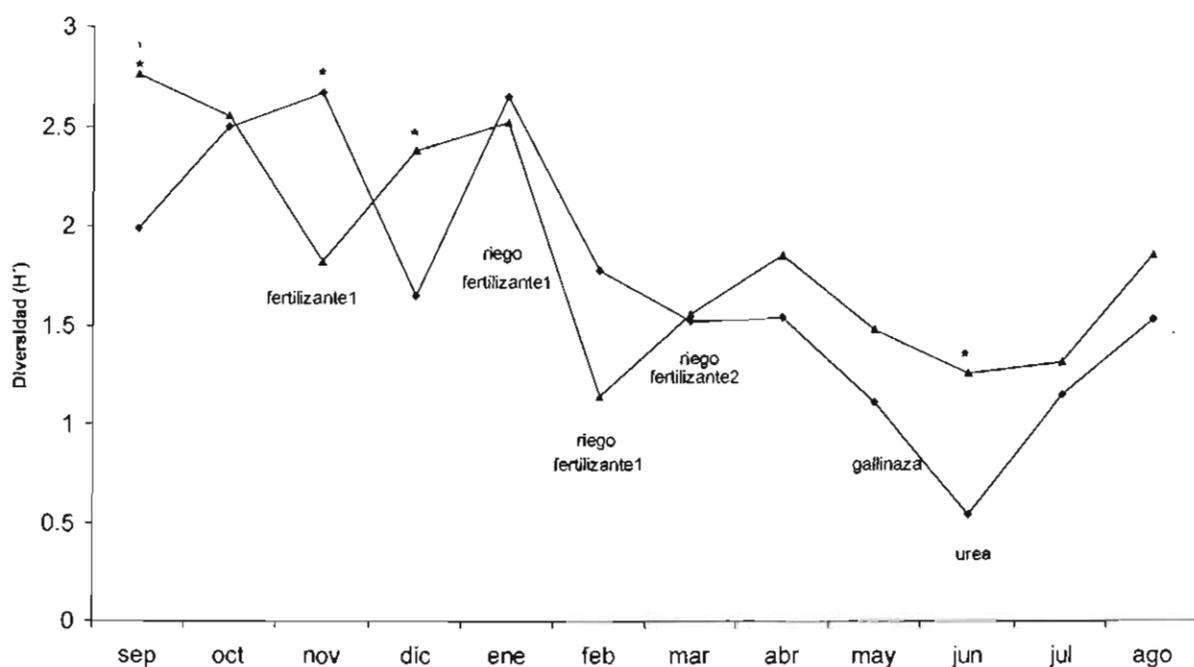


Fig. III.5. Variación mensual del índice de diversidad de Shannon (H') de los colémbolos edáficos en una huerta de durazno de septiembre de 1993 a agosto de 1994. Los triángulos representan la diversidad del suelo y los rombos la de la hojarasca. Los asteriscos representan los meses donde se presentaron diferencias significativas entre los estratos.

El índice de similitud de Sorensen de las comunidades de colémbolos edáficos entre los estratos (hojarasca y suelo) fue de 0.717. Temporalmente varió de 0.40 a 0.69, registrándose los valores más altos en enero (0.69) y abril (0.64), y los menores en febrero (0.40), diciembre (0.44) y mayo (0.44) (Figura III. 6).

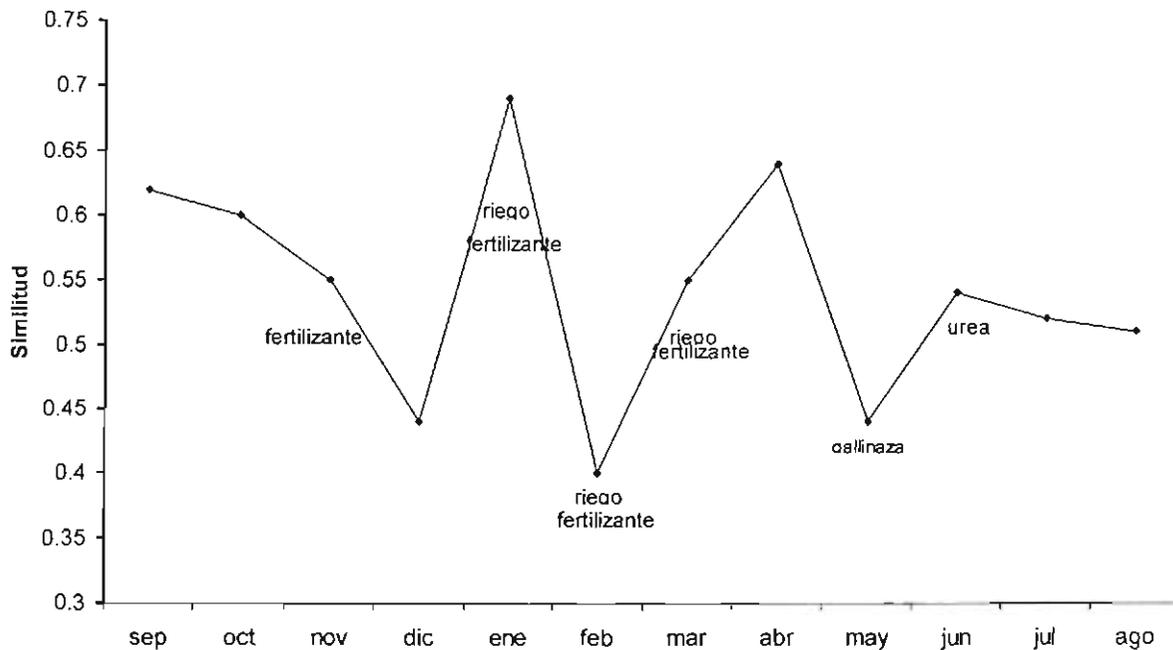


Fig. III. 6. Variación mensual del Índice de similitud de Sorensen entre la hojarasca y el suelo de una huerta de durazno, en Zitácuaro, Mich. Datos de septiembre de 1993 a agosto de 1994.

III.3.3.- Índices de asociación y de correlación de la abundancia entre poblaciones de colémbolos edáficos. En la comunidad de colémbolos edáficos para la hojarasca se obtuvieron 15 índices de asociación positivos, y ocho negativos (Tabla III. 5). *Cryptopygus thermophilus* presentó asociaciones negativas con *Proisotoma bulba*, *Ptenothrix quadrangularis*, *Sminthurinus elegans*, *Sphaeridia pumilis* y *Brachystomella parvula*.

Ceratophysella denticulata en la hojarasca presentó índices de asociación positivos con *Brachystomella parvula*, *Lepidocyrtus cinereus* y *Mesaphorura macrochaeta*. *Desoria flora* presentó índices de asociación positivos y significativos con

Puede observarse que del total de correlaciones entre las especies de colémbolos edáficos de la hojarasca *Brachystomella parvula*, *Ceratophysella denticulata*, *Desoria flora*, *Lepidocyrtus cinereus*, *L. Pallidus*, *Mesaphorura macrochaeta*, *Thalassaphorura encarpatus* y *Seira dubia* formaron un conjunto que mantuvo correlaciones positivas (Fig. III.7).

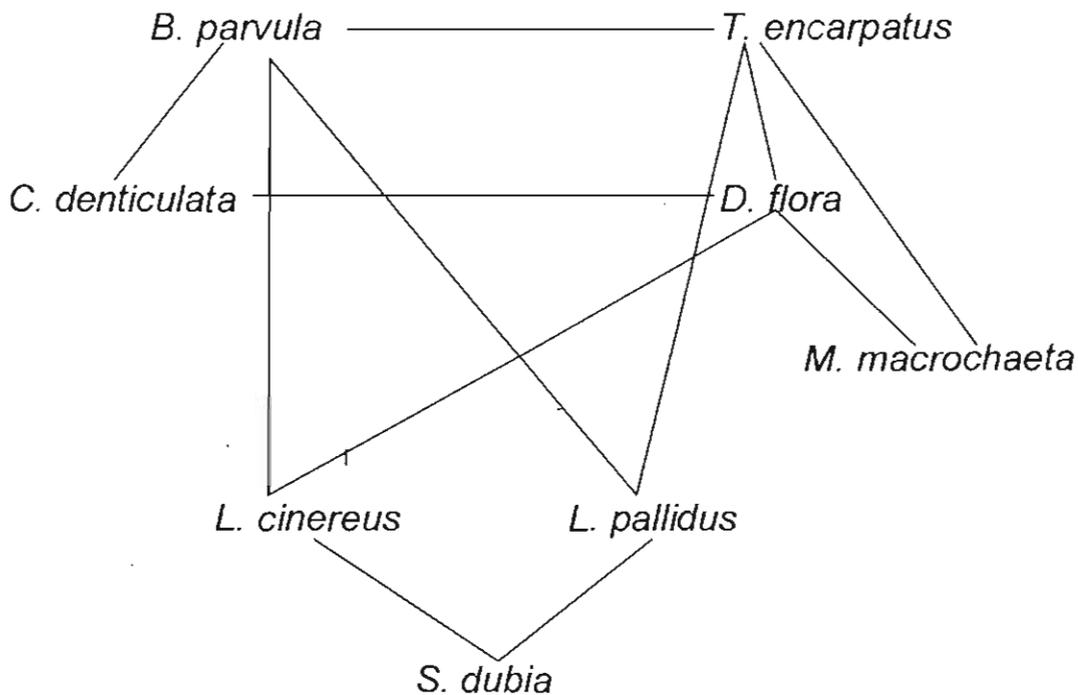


Figura III. 7. Esquema de las relaciones entre las poblaciones de colémbolos edáficos en la hojarasca. Todas las relaciones son positivas.

En el suelo mineral se encontraron 16 (29%) índices de correlación significativos, de las cuales 13 (23%) fueron positivos. Así *Brachystomella parvula* correlacionó positivamente con *Parisotoma notabilis*, *Desoria flora*, *Lepidocyrtus pallidus* y *Thalassaphorura encarpatus*; *Parisotoma notabilis* con *Desoria flora*, *Lepidocyrtus pallidus* y *Thalassaphorura encarpatus*; *Desoria flora* con *Lepidocyrtus cinereus*, *L. pallidus* y *Thalassaphorura encarpatus*; *Folsomides parvulus* con *Mesaphorura macrochaeta*; *L. cinereus* con *T. encarpatus*; y *Lepidocyrtus pallidus* con *Thalassaphorura encarpatus*. Las correlaciones negativas se presentaron entre *Cryptopygus thermophilus* y *Desoria flora*, *Lepidocyrtus pallidus* y *T. encarpatus* (Tabla III. 8).

De la anterior tabla se obtuvo el siguiente cuadro sinóptico:

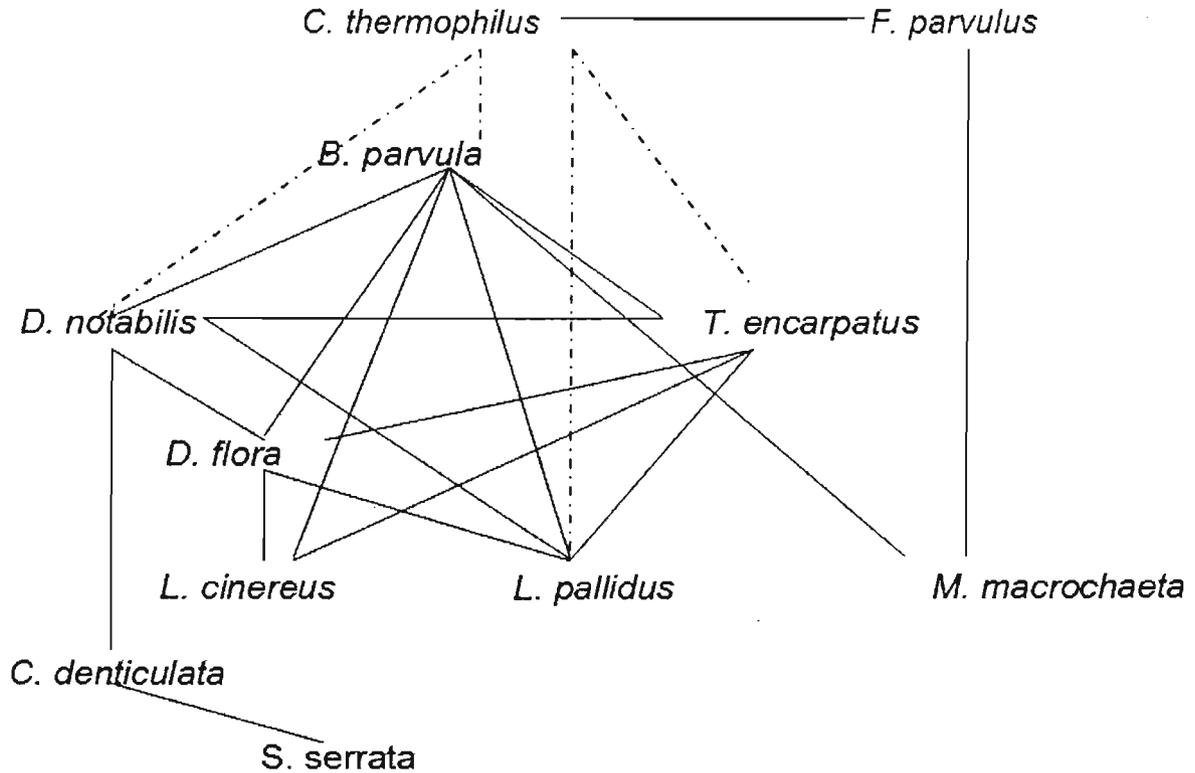


Figura III.8. Esquema que muestra las correlaciones entre las poblaciones de colémbolos en el suelo de la huerta de duraznos en Zitácuaro, Mich. Las líneas continuas representan las correlaciones positivas y las punteadas las negativas.

III.3.4.- La colembofauna y las condiciones del suelo. El contenido de materia orgánica (*MO*), la capacidad de intercambio catiónico (*CIC*) y la relación carbono nitrógeno (*C/N*) afectaron significativamente la densidad de colémbolos (D_c) en el suelo, el primero de manera positiva y las siguientes de manera negativa según la siguiente ecuación:

$$D_c = 3.53 + (6.76) MO - (0.042) CIC - (0.18) C/N$$

$$(r^2 = 0.152, F_{3,44} = 5.27, P = 0.002)$$

La riqueza de la comunidad de colémbolos edáficos (S_c) fue afectada significativamente por el contenido de materia orgánica (*MO*) y el contenido de nitró-

geno total del suelo (N). Ambos la afectan de manera directa, de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$S_c = -41.09 + 20220.61 (MO) + 5669.82 (N \text{ total}) \\ (r^2 = 0.426, F_{2,44} = 3.34; P = 0.005).$$

EL índice de la diversidad de la comunidad de colémbolos edáficos (H'_c) fue afectado significativamente por el pH (pH), el contenido de nitrógeno total (N_t), el contenido de calcio (Ca) y la relación carbono nitrógeno (C/N); el primero de manera negativa, y el resto de las variables edáficas de manera positiva, de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$H'_c = -12.5885 - 0.61 (pH) + 784.13 (N_t) + 0.0012 (Ca) + 1.21 (C/N) \\ (r^2 = 0.4877, F_{4,44} = 4.28, P = 0.001)$$

La densidad de *Cryptopygus thermophilus* (D_{ct}) fue influida significativa y negativamente por el contenido de fósforo (P), el contenido de calcio (Ca) y la capacidad de intercambio catiónico (C/C). La ecuación que explica esto es:

$$D_{ct} = 41.51 - (0.072) P - 0.003 (Ca) - 0.05 (C/C) \\ (r^2 = 0.73, F_{3,16} = 3.25, P = 0.08)$$

III.3.5.- Análisis de componentes principales. Al clasificar las poblaciones de colémbolos de la hojarasca con el análisis de componentes principales se encontró que *B. parvula* (A), *C. denticulata* (B), *M. macrochaeta* (I), *T. encarpatus* (J) y *D. flora* (D) formaron un grupo. En tanto que el otro grupo estuvo formado por *L. cinereus* (G), *L. pallidus* (H) y *S. dubia* (K), mientras que *E. confusa* (E), *F. parvulus* (F) y *C. thermophilus* (C) están muy separadas entre sí y de los dos grupos principales (Figura III. 9). El componente principal 1 (CP1) explicó el 49.4% de la varianza, mientras que el componente principal 2 (CP2) explicó el 23.6% de la varianza remanente. Así ambos ejes explicaron el 72.3% de la varianza. El CP1 estuvo correlacionado positiva, aunque no significativamente con la relación carbono nitrógeno ($r_{10} = 0.581, P =$

0.101; Tabla III.9), en tanto que el CP2 estuvo significativa y positivamente correlacionado con el contenido de materia orgánica ($r_{10} = 0.67$, $P = 0.024$).

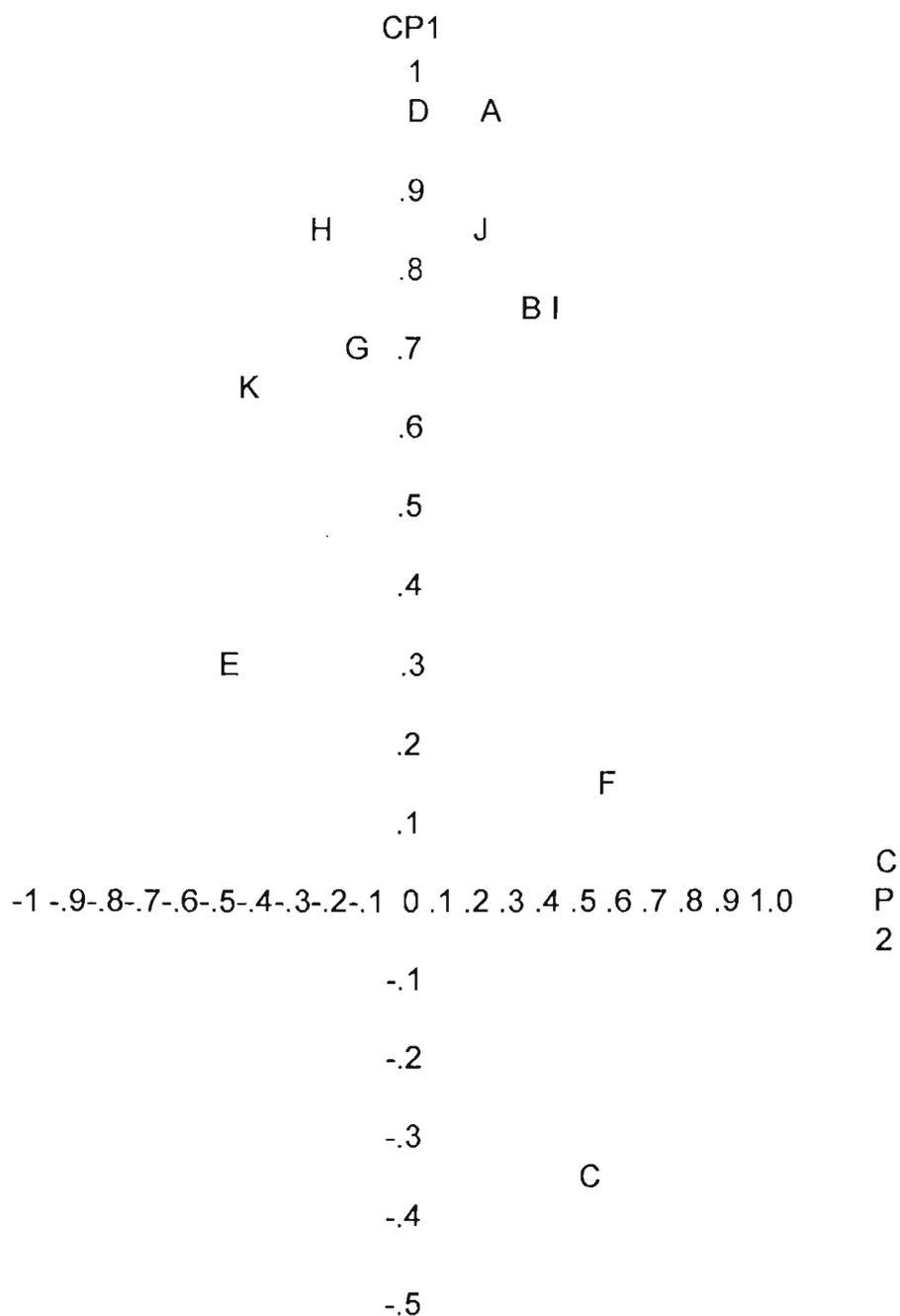


Figura III. 9. Clasificación de las 10 especies más abundantes de colémbolos en la hojarasca de durazno (*Prunus persica*) en una huerta de Zitácuaro, Mich., de acuerdo con sus abundancias registradas mensualmente de septiembre de 1993 a agosto de 1994. *B. parvula* =A *C. denticulata* =B *C. thermophilus* =C *D. flora* =D *E. confusa* =E *F. parvulus* =F *L. cinereus* =G *L. pallidus* =H *M. macrochaeta* =I *Thalassaphorura encarpatus* =J *S. dubia* =K. El CP1 = el gradiente de pH. El CP2 = contenido de materia orgánica.

Tabla III. 9. Correlación entre los vectores significativos de la comunidad de colémbolos de la hojarasca y las variables edáficas de una huerta de durazno (*Prunus persica*) en Zitácuaro, Mich.

	CP1		CP2	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
pH	0.245	0.467	0.476	0.139
MO	0.088	0.798	0.67	0.024
N	-0.044	0.898	0.540	0.087
P	-0.235	0.487	-0.101	0.768
Ca	0.2259	0.504	0.327	0.327
CIC	0.0654	0.8485	0.018	0.957
C/N	0.581	0.1008	0.165	0.672

Al clasificar las poblaciones de colémbolos del suelo con el análisis de componentes principales se encontró que las especies *B. parvula* (A), *L. pallidus* (H), *D. flora* (E.), *L. cinereus* (G), y *Thalassaphorura encarpatus* (J) formaron un solo grupo. En tanto que *C. denticulata* (B), *F. parvulus* (F), *M. macrochaeta* (I) y *S. serrata* (K) conformaron otro grupo y *C. thermophilus* (C) está separada de ambos grupos (Fig. III. 10). El componente principal 1 (CP1) explicó el 47.6% de la varianza, en tanto que el componente principal 2 (CP2) explicó el 23.6% de la varianza remanente. Ambos ejes explican el 71.3% de la varianza (Tabla III.10).

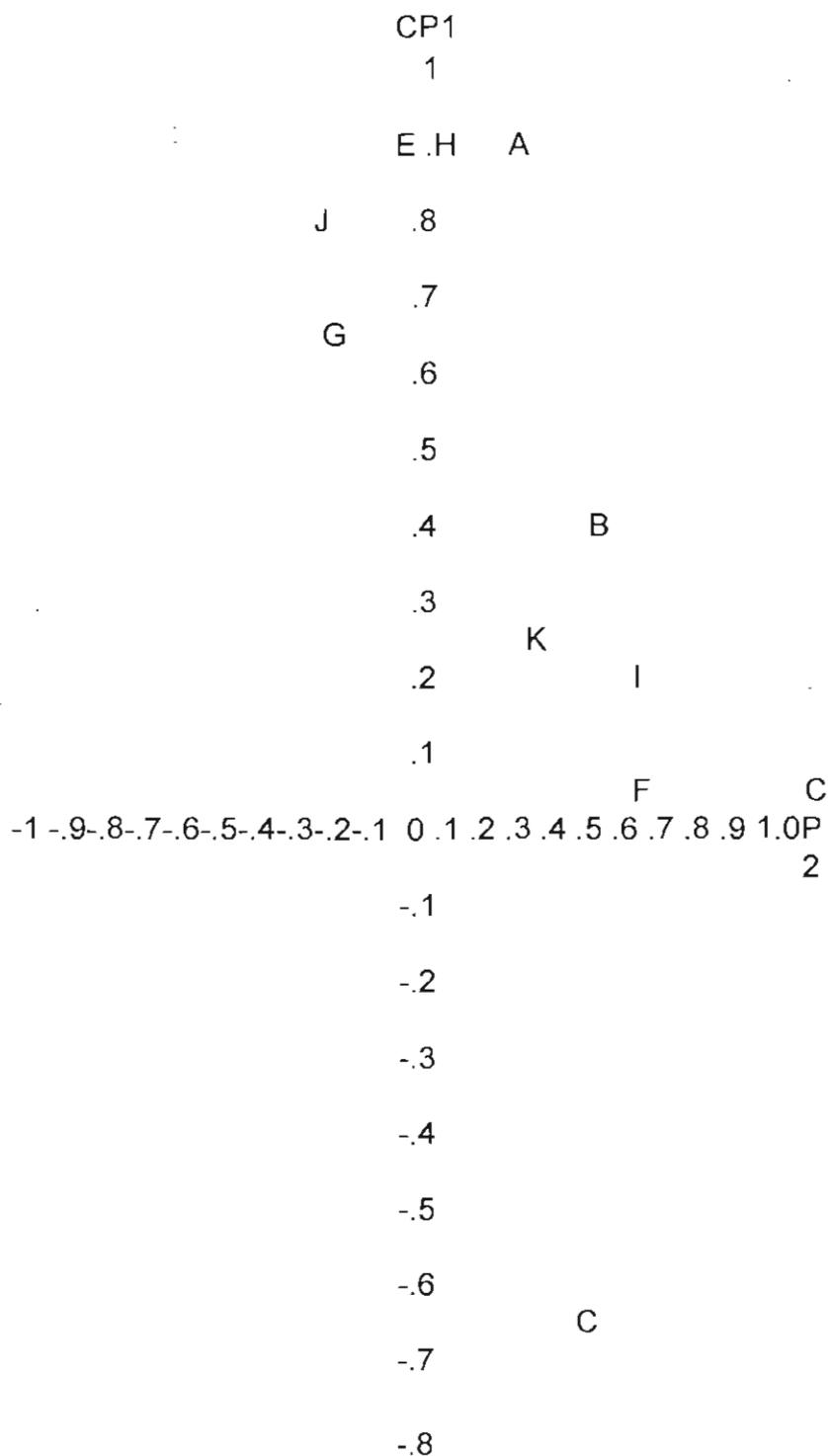


Figura III.10. Clasificación de las 10 especies de colémbolos más abundantes en el suelo de una huerta de durazno (*Prunus persica*) en Zitácuaro, Mich., de acuerdo con sus abundancias registradas mensualmente de septiembre de 1993 a agosto de 1994. *B. parvula* =A, *C. denticulata* =B, *C. thermophilus* =C, *Parisotoma notabilis* =A, *D. flora* =E, *F. parvulus* =F, *L. cinereus* =G, *L. pallidus* =H, *M. macrochaeta* =I, *T. encarpatus* =J y *S. serrata* =K. El CP1 = gradiente de PH y el CP2 = gradiente del contenido de materia orgánica.

Tabla III. 10. Correlación entre los vectores de la comunidad de colémbolos del suelo y los factores edáficos de una huerta de durazno (*Prunus persica*) en Zitácuaro, Mich.

	CP1		CP2	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
pH	-0.091	0.7901	0.1902	0.5753
MO	-0.362	0.2735	0.4096	0.2109
N	-0.148	0.6643	0.4227	0.1952
P	0.2328	0.4908	0.0336	0.9219
Ca	0.1539	0.6513	0.2029	0.5495
CIC	0.0588	0.8636	-0.253	0.4532
C/N	0.0451	0.9082	0.0605	0.877

III.4.- Discusión

III.4.1.- Relación entre variables edafológicas. El pH ácido del suelo no presentó variaciones significativas a lo largo del tiempo de estudio. Fue de 4.72 a 5.49. Se conoce que estos pH's influyen en la dinámica del resto de las variables edáficas, ya que reducen la capacidad de absorción de la mayoría de los nutrientes por el cultivo de durazno y los microorganismos edáficos, el fósforo en particular forma complejos insolubles con el suelo mineral (Buckman y Brady 1993), con lo cual se genera un déficit de este nutrimento para los duraznos y los microorganismos (Rowell 1988; Stevenson y Cole 1999), y se inhibe la nitrificación y la fijación del nitrógeno (Wild 1988).

El pH mostró una correlación positiva y significativa con el calcio (Tabla III. 2), lo que señala la asociación conocida de que incrementos en el contenido de calcio tenderán a aumentar el pH del suelo, con lo cual se hace más eficiente la absorción de otros elementos (particularmente el fósforo) por el cultivo y los microorganismos, con lo que se favorece su desarrollo y su aporte de biomasa al suelo (Harris 1988; Buckman y Brady 1993).

Dada la alta acidez del suelo de la huerta, el cultivo está sometido a un estrés por déficit de nutrientes particularmente de fósforo, el cual fue combatido con la aplicación periódica de fertilizantes y abonos como triple 17, urea, sulfato de amonio, calcio, nitrato de amonio, potasio y superfosfato, los cuales enriquecieron el suelo con nitrógeno, fósforo, calcio y potasio. También la alta acidez del suelo favorece el desarrollo de los hongos edáficos como principales degradadores de la materia orgánica edáfica (Burges y Raw 1971; Vannier 1979).

La concentración de calcio en el suelo mostró una tendencia decreciente a lo largo del presente estudio, lo que produjo diferencias significativas (Tabla III. 1), las cuales probablemente estuvieron asociadas al manejo de la huerta (encalados) y a la acidez intrínseca al suelo, la cual mantiene bajo el pH edáfico (Stevenson y Cole 1999). También presentó correlaciones positivas y significativas con el pH, las concentraciones de nitrógeno y fósforo (Tabla III. 2), y la diversidad de la comunidad de colémbolos. Se conoce que el incremento del calcio aumenta el pH edáfico (Burges y Raw 1971; Buckman y Brady 1993), lo que induce una menor fijación del fósforo a la fracción mineral del suelo y una menor lixiviación del nitrógeno, particularmente el amonio, con lo cual hay una mayor disposición de nutrientes para los microorganismos del suelo y el cultivo (Vilkama y Huhta 1986; Wild 1988; Aguilera 1989; Stevenson y Cole 1999).

El nitrógeno mostró diferencias significativas durante el tiempo de estudio (Tabla III.1), las cuales pudieron ser debidas al manejo de la huerta, ya que se aplicaron fertilizantes y abonos, y se observaron correlaciones positivas y significativas de este elemento con la materia orgánica y el calcio, y negativa y significativa con la relación C/N (Tabla III.2). La correlación positiva con el calcio ya se discutió anteriormente. La correlación positiva con la materia orgánica pudo ser consecuencia de que la materia orgánica contiene nitrógeno como parte estructural de la misma, así al aportarse materia orgánica al suelo se incrementa el nitrógeno y se considera la materia orgánica de mayor calidad cuanto más nitrógeno contiene (Wild 1988; Buckman y Brady 1993). La correlación negativa entre el nitrógeno y la relación C/N es clara dado que en esta última el nitrógeno es el inverso del cociente, así a mayor

contenido de nitrógeno, por ejemplo cuando se fertiliza o abona, disminuye la relación C/N (Tisdale y Nelson 1988; Stevenson y Cole 1999).

El contenido de materia orgánica edáfica en la huerta de duraznos mostró variaciones significativas a lo largo del período de estudio, las cuales pueden atribuirse al manejo de la misma, ya que los incrementos podrían estar asociados a la fertilización y abonamiento del suelo y el decremento al riego del mismo (Tabla III.1). También presentó correlaciones significativas y positivas con el contenido de nitrógeno y la relación C/N (Tabla III.2), lo cual muestra la estrecha asociación entre estos recursos, ya que el nitrógeno es un elemento estructural en la materia orgánica y al ingresar al suelo materia orgánica rica en nitrógeno se incrementa el nitrógeno en el medio. Por otro lado la correlación entre materia orgánica y la relación C/N se explican en función de que la mayoría de la materia orgánica que llega al suelo es la hojarasca de los duraznos. En general, se conoce que la hojarasca es pobre en nitrógeno (Buckman y Brady 1993; Gallardo y Merino 1999). Así, aunque llegue más materia orgánica al suelo, si es pobre en nitrógeno, se incrementa el carbono, pero se mantiene reducido el nivel del nitrógeno (Aguilera 1989).

III.4.2.- Las propiedades del suelo y la comunidad de colémbolos. La densidad de la comunidad de colémbolos edáficos correlacionó positivamente con el contenido de materia orgánica y negativamente con la CIC y la relación C/N. En tanto que la riqueza correlacionó positivamente con la materia orgánica y el nitrógeno total. La diversidad correlacionó positivamente con el nitrógeno total, el calcio y la relación C/N, y negativamente con el pH.

La materia orgánica edáfica de la huerta provino principalmente de la hojarasca del cultivo, los exudados de las raíces del cultivo, los abonos aportados, y los organismos que se desarrollan en el suelo. Todos estos componentes liberaron nutrientes al suelo, que entraron al proceso de descomposición de dicha materia orgánica, por todos los degradadores heterótrofos edáficos. Se conoce que los colémbolos consumen preferentemente materia orgánica de origen vegetal inoculada con microorganismos (como la hojarasca del cultivo) (Cancela Da Fonseca y Poinso-

Balaguer 1983). La permanencia de ésta sobre el suelo a partir del inicio del estudio, muy probablemente fue un nuevo aporte significativo de alimento para los colémbolos en general, con lo cual se incrementaron las densidades de algunas poblaciones en particular (por ejemplo la de *C. thermophilus*). También se conoce que los colémbolos consumen materia orgánica en diferentes estados de descomposición, hay quienes consumen directamente la hojarasca del cultivo (como los hemiedáficos), como podrían ser *Ceratophysella denticulata*, *Desoria flora* o *Seira dubia*, y los que consumen materia orgánica en un estado de descomposición más avanzado como son los euedáficos como: *Brachystomella parvula*, *Mesaphorura macrochaeta* o *Thalassaphorura encarpatus* (Christiansen 1964; Dunger 1986; Hopkin 1997). Lo anterior sugiere que el ingreso de materia orgánica al suelo (sobre todo la hojarasca del cultivo), facilitó el desarrollo de las poblaciones de colémbolos, con lo cual se incrementaría su densidad y posiblemente se crearon condiciones adecuadas para que se establecieran poblaciones de colémbolos inmigrantes, con lo cual se incrementaría la riqueza.

Se conoce que la materia orgánica edáfica crea otras condiciones favorables para el desarrollo de los colémbolos como son: una mayor capacidad de retención de agua por el suelo, ya que los colémbolos son altamente sensibles a la desecación (Christiansen 1964); mantiene la estructura del suelo y reduce la energía cinética de las gotas de lluvia, todo lo cual reduce la erosión del suelo y preserva condiciones que favorecen el incremento de la densidad y la riqueza de la comunidad de colémbolos.

El incremento de la CIC redujo la densidad de los colémbolos posiblemente debido a que como esta condición del suelo depende del pH, y este fue ácido durante todo el tiempo de estudio (4.7–5.4), se conoce que en los andosoles, bajo estas condiciones se libera el aluminio ionizado a la solución del suelo, lo cual es altamente tóxico para la mayoría de la biota edáfica, y solamente prevalecerán las especies tolerantes a este metal (Brady y Weil 1996).

El nitrógeno fue el recurso determinante de la densidad, la riqueza y la diversidad de la comunidad de colémbolos. A mayor concentración de nitrógeno en el suelo, la relación carbono/nitrógeno disminuyó y la densidad de estos organismos aumentó, debido a que hay una mayor disponibilidad de este elemento en el suelo, con lo cual hay fuentes de alimento de mejor calidad para los colémbolos, lo cual puede incidir en un incremento de la densidad de la comunidad (Verhoef y de Goede 1985; Wild 1988; Kandeler *et al.* 1999). El incremento del contenido de nitrógeno afectó favorablemente la riqueza y la diversidad de la comunidad de colémbolos edáficos. Se conoce que el nitrógeno es un elemento fundamental para la construcción de biomasa, tanto vegetal como de los microorganismos edáficos (formación de proteínas, enzimas y ácidos nucleicos) (Wild 1988). Dicha biomasa al llegar al suelo podría generar nuevos microhábitats, que posibiliten el desarrollo de poblaciones de colémbolos inmigrantes, con lo cual se incrementaría la riqueza y una mayor diversidad de hábitats, que sostendrían una mayor diversidad de la comunidad de colémbolos (Buckman y Brady 1993).

La correlación positiva entre la relación carbono/nitrógeno y la diversidad de la comunidad de colémbolos sugiere el desarrollo de algunas poblaciones, que se conoce que consumen materiales pobres en nitrógeno (como podría ser la hojarasca del cultivo parcialmente degradada), con lo cual se favorece el desarrollo de algunas poblaciones como: *Desoria flora*, *Lepidocyrtus cinereus*, *L. pallidus* y *Seira dubia* (Hopkin 1997), lo cual pudo incrementar la diversidad de la comunidad de colémbolos.

La correlación inversa del pH sobre la diversidad de la comunidad de colémbolos edáficos señala la adaptación que presentan algunos de estos microartrópodos a los bajos pH's del medio. Por ejemplo, la población más exitosa en el suelo de la huerta *Cryptopygus thermophilus* mostró una tendencia acidófila, y debido a su gran densidad dentro de la comunidad, podría inducir la relación obtenida entre la diversidad de la comunidad y el pH del suelo.

La correlación directa entre el calcio y la diversidad de la comunidad de colémbolos edáficos señaló la relación conocida, que cuando hay una mayor concentración de

calcio en los suelos ácidos, se pierde menos el fósforo y el nitrógeno, y quedan más fácilmente disponibles para los organismos del suelo para la formación de biomasa (Aguilera 1989). Esta biomasa formada puede ser posteriormente utilizada por los colémbolos para construir la propia, con lo cual se podrá incrementar la diversidad de la comunidad.

La correlación inversa entre la densidad de *C. thermophilus* (la especie más abundante en ambos estratos) y los recursos del suelo (P, CIC y Ca), señalan indirectamente a una especie acidófila, ya que estos recursos disminuyen su concentración en el suelo cuando el pH se acidifica, y la densidad de esta especie aumenta.

III.4.3. Variación temporal de la comunidad.

III.4.3.1. Densidad y riqueza. El patrón de variación temporal de la densidad (Fig. III. 2) y la riqueza de la comunidad (Fig. III. 4) de colémbolos en ambos estratos mostraron un comportamiento irregular a lo largo del período de estudio, lo cual pudo ser consecuencia del manejo a que fue sometido el suelo de la huerta: riegos, fertilizaciones y abonamientos, todo lo cual somete a la comunidad de colémbolos edáficos a frecuentes perturbaciones, las cuales entre otras cosas impiden la posibilidad de desarrollar una estacionalidad en el suelo y posiblemente crearon un ambiente poco estable durante todo el año en el sustrato, lo cual repercutió en el comportamiento irregular de la comunidad de colémbolos.

Pero también se pudo observar la asociación que hay entre los picos de la densidad y la riqueza, tanto en la hojarasca como en el suelo (Figs. III. 2 y 4), y las perturbaciones del suelo por la aplicación de fertilizantes, riegos y abonos, ya que las variaciones de la densidad y la riqueza se presentaron en los meses en que se aplicaron las perturbaciones en el suelo. Lo cual podría señalar como el ingreso de recursos benefició a la comunidad de colémbolos edáficos, ya que incrementó su densidad y su riqueza, lo que sugiere que dichas perturbaciones pueden contribuir a eliminar o transformar condiciones adversas en favorables, ya que son fuentes de nutrimentos y agua a los estratos. Los abonos aportan materia orgánica que puede

ser consumida directamente por los colémbolos, así como inoculan microorganismos al suelo, los cuales pueden ser consumidos por estos animales (Cancela Da Fonseca y Poinot-Balaguer 1983). El abono aporta otros elementos al suelo que benefician indirectamente a los colémbolos, como una mayor capacidad de retención de agua por el suelo y una mejor estructura, donde se incrementa la porosidad del suelo (Buckman y Brady 1993).

Los fertilizantes incrementan la densidad de las poblaciones de la microbiota degradadora, ya que sus poblaciones responden en unas cuantas horas al ingreso de estos recursos, particularmente al nitrógeno y al fósforo (Tisdale y Nelson 1988). Se conoce que los colémbolos consumen microorganismos asociados a la materia orgánica en descomposición, por lo que muy probablemente se beneficia la comunidad de los colémbolos edáficos indirectamente por las aplicaciones de dichos fertilizantes y abonos al suelo de la huerta. Además los riegos eliminaron o redujeron las condiciones de sequía en los estratos del suelo, ya que estos microartrópodos son muy sensibles a la misma, lo cual les permite salir de estados de quiescencia, (Belgnaoui y Barra 1989), lo que también incrementaría la densidad de las poblaciones de colémbolos.

Los incrementos de la riqueza de la comunidad de colémbolos coincidieron con las perturbaciones (sobre todo en la hojarasca) (Fig. III. 4), lo cual pudo ser resultado de las condiciones favorables que generaron en el medio, así los colémbolos inmigrantes podrían sobrevivir, dentro del lapso que duraron las condiciones favorables, pero cuando se redujeron o desaparecieron los recursos aportados por la perturbación, estos individuos ya no podrían mantenerse en el medio, lo cual reduciría la riqueza en épocas posteriores a dichas perturbaciones.

Como se observó las perturbaciones a la comunidad de colémbolos edáficos por el manejo de la huerta favorecieron de manera individual a algunas poblaciones de colémbolos, ya que facilitaron el incremento de su densidad, y el posible establecimiento temporal de algunas especies inmigrantes, las que desaparecieron cuando los recursos aportados se reducen (lo cual es más notorio en la hojarasca).

III.4.3.2. Diversidad. La diversidad de la comunidad de colémbolos edáficos (Fig. III. 5) presentó una tendencia decreciente a lo largo del período de estudio, la cual podría estar asociada nuevamente al manejo de la huerta, ya que las perturbaciones pudieron favorecer el desarrollo de algunas especies en particular, como *Cryptopygus thermophilus* (sobre todo en la hojarasca), con lo cual se redujo la diversidad de la comunidad de colémbolos en la huerta. Por ejemplo en junio se encontró la densidad más alta de esta especie en la hojarasca, y simultáneamente se registró la diversidad más baja del estrato durante el periodo de estudio. Además se conoce que el enriquecimiento con nutrimentos de algunos ecosistemas favorece a las poblaciones mejor adaptadas al medio, reduciendo la diversidad de la comunidad (Begon *et al.* 1999).

III.4.3.3. Similitud. La similitud entre la hojarasca y el suelo fue de 0.717, la cual puede considerarse alta y posiblemente sea consecuencia de la poca estratificación de la comunidad de colémbolos edáficos, ya que muy probablemente hay una migración entre los estratos, lo cual permite que se encuentren la mayoría de las poblaciones en ambos (Tabla III. 3). Esta migración pudo ser consecuencia de que la hojarasca fue un sustrato recientemente establecido en la huerta, y colonizado principalmente a partir del suelo.

La similitud mayor se presentó en enero (Fig. III. 6), y pudo ser resultado de la época adversa que se presentó en diciembre (bajas temperaturas y precipitaciones) (Fig. III. 1), lo cual pudo inducir a migrar a los colémbolos de la hojarasca al suelo, y luego en enero se regó y fertilizó, lo cual pudo incidir en que ascendieran a la hojarasca, ya que la diferencia entre las diversidades de los estratos no fue significativa. Las menores similitudes se presentaron en diciembre, febrero y mayo (Fig. III. 6) y pudieron ser consecuencia de la presión que imponía la reducida precipitación en estos meses (Fig. III. 1), y las menores concentraciones de nitrógeno y calcio, lo cual pudo generar una cierta estratificación de la comunidad de colémbolos.

III.4.4. Comparación con otros trabajos. Al comparar las densidades obtenidas en la hojarasca y el suelo mineral de la huerta de duraznos (Fig. III.2), con las encontradas por otros investigadores en diferentes agrosistemas se encontraron resultados semejantes, ya que en el presente estudio se encontraron densidades en la hojarasca, que oscilaron desde 0.2×10^3 hasta 13.3×10^3 ind/m², en tanto que Kovác y Miklisová (1997) encontraron que las densidades oscilaron de 0.8×10^3 hasta 9.6×10^3 ind/m², para este mismo estrato. También fueron semejantes a los hallados por Loranger *et al.* (1998) en pastizales, en un suelo vertisol en la Isla Martinica (13.3×10^3 ind/m²).

Los valores del suelo mineral oscilaron entre 0.16×10^3 y 6.5×10^3 ind/m², en tanto que Kovác y Miklisová (1997) encontraron de 0.7×10^3 a 9.6×10^3 ind/m² en un luvisol álbico y un fluvisol eútrico con diferentes cultivos en Eslovaquia, en el mismo sustrato, lo cual plantea una cierta semejanza. Además Slawska (2000) registró 7.9×10^3 a 11.7×10^3 ind/m² en un bosque de pinos en Rusia. Y los resultados obtenidos fueron superiores a los hallados por Carnogursky *et al.* 1994: 1.0×10^3 ind/m² en un bosque y un agrosistema en la región de Danubio, al Suroeste de Eslovaquia; Kovác (1994) registró de 0.7×10^3 a 1.4×10^3 ind/m² y Mendoza *et al.* (1999) 5.3×10^3 ind/m² en una milpa en Chiapas, Méx.

En la hojarasca de la huerta se encontraron 48 especies y en el suelo de la misma se encontraron 44, durante todo el tiempo que duró el estudio, lo cual fue semejante a las especies registradas por Kovác y Miklisová (1997) en un luvisol álbico y un fluvisol eútrico con diferentes cultivos. Este registro fue más alto a los encontrados por Carnogursky *et al.* (1994), quienes encontraron 17 especies en un bosque y 20 en un campo de cultivo. Fue superior a lo encontrado por Chagnon *et al.* (2000), quienes registraron 26 especies en un bosque de maple de azúcar. Mendoza *et al.* (1999) registraron 30 especies en milpas recién abiertas. Por último Kovác (1994) encontró entre 23 y 33 especies en diferentes agrosistemas.

En la hojarasca se encontró un índice de diversidad de Shannon de 2.33, mientras que en suelo mineral se obtuvo un valor de 2.88, los cuales fueron inferiores a lo

encontrado por Kovác y Miklisová en 1997, en luvisoles álbicos (2.97) y fluvisoles eutricos (3.03), dentro de terrenos agrícolas. Y fueron superiores a lo encontrado por Chagnon *et al.* (2000) en un bosque de maple, donde se registró una diversidad de 0.698, 0.818 y 0.765, para primavera, verano y otoño, respectivamente. No obstante, nuestros registros fueron muy semejantes a los encontrados por Mendoza *et al.* (1999) en milpas recién abiertas (2.49). Los registros del presente trabajo estuvieron por debajo de los de Loranger *et al.* (1998), los cuales registraron 3.12 en vertisoles con alta densidad de lombrices de tierra. Mientras que Kovác (1994) registró una diversidad entre 2.11 y 2.79.

III.4.5.- Influencia del manejo de la huerta sobre la comunidad de colémbolos edáficos. Como se mencionó anteriormente las perturbaciones por el manejo de la huerta de durazno beneficiaron en general a los colémbolos edáficos. Así el riego pudo reducir la estacionalidad en la misma, ya que limitó el desarrollo de la temporada de sequía, debido a que se aplicó en los meses en que se redujo la precipitación (enero a marzo) (Fig. III.1). Es posible que este factor influyó favorablemente en el desarrollo de las poblaciones de colémbolos, ya que se conoce que estos microartrópodos presentan quiescencia en las épocas adversas y ésta podría haberse roto por el riego (Testerink 1983) (Fig. III. 5). Además un sustrato húmedo favorece una buena respiración en estos organismos, ya que se conoce su sensibilidad a reducciones de la humedad en el medio (Belgnaoui y Barra 1989). Por lo que un estrato húmedo podría favorecer el desarrollo de los colémbolos habitantes tradicionales de la huerta, pero también el de los posibles inmigrantes a la huerta de estudio, con lo cual se incrementó la riqueza en estos meses.

También la humedad de los estratos podría favorecer el desarrollo de hongos, bacterias y otra fauna del suelo (como nemátodos), los cuales se conoce que son fuentes importantes de alimento de los colémbolos edáficos (Lussenhop 1992; Larink 1997). Se conoce en general, que estos organismos responden rápidamente a condiciones favorables en el medio, con lo cual hay recursos abundantes para un adecuado desarrollo de los colémbolos (Burges y Raw 1971).

La aplicación de fertilizantes al suelo fue otro aspecto que podría influir favorablemente a los colémbolos edáficos, ya que implicó el ingreso de nutrimentos al mismo, los cuales podrían estimular el desarrollo de la microbiota asociada a la descomposición de la hojarasca del cultivo, ya que se conoce que estos microorganismos son sensibles al aporte de nutrientes al medio donde se desarrollan, reproduciéndose rápidamente (Burges y Raw 1971; Buckman y Brady 1993), lo cual podría favorecer el crecimiento de algunas poblaciones, como *C. thermophilus*, la cual se incrementó al paso del tiempo del estudio.

Se conoce que la gallinaza enriquece el suelo por el aporte de nitrógeno, calcio, fósforo y materia orgánica que contiene, la cual ayuda a retener mayor humedad del suelo, inocula nuevos microorganismos al mismo, es una fuente de nutrimentos para el cultivo y microorganismos (particularmente el fósforo), el calcio incrementa el pH edáfico con su cauda de ventajas bajo las condiciones particulares del suelo y es por sí misma una fuente de alimento para los colémbolos (Tisdale y Nelson 1988; Beare *et al.* 1992; Buckman y Brady 1993). La liberación de sus componentes al suelo es lenta, lo cual hace que su aplicación no incida inmediatamente en la comunidad de colémbolos edáficos, ya que no hubo un incremento de la densidad, la riqueza o la diversidad de la comunidad de colémbolos, luego de su aplicación (Figs. III. 2, III. 4 y III. 5). Sus efectos son a mayor plazo, y se conoce que beneficiaran al suelo en general (Brady y Weil 1996).

III.4.6.- Comparación entre la hojarasca y el suelo. La densidad y la riqueza de la comunidad de los colémbolos fueron más altas en la hojarasca que en el suelo. Aquí se registraron las poblaciones de mayor dominancia como *Cryptopygus thermophilus*, *Ceratophysella denticulata* y *Desoria ca. flora*, las cuales juntas contribuyeron más del 60% de los individuos de la comunidad en este estrato, lo cual señala que son poblaciones que aprovecharon adecuadamente las perturbaciones generadas por el manejo, como son el riego y las fertilizaciones, los cuales enriquecieron el medio y les permitieron incrementos en sus densidades. Así por ejemplo Kovác (1994) también encontró a *C. thermophilus* como la población dominante en agrosistemas, lo que sugiere que esta especie se desarrolla adecuadamente en medios alterados.

También estas condiciones favorables podrían permitir la sobre vivencia de colémbolos inmigrantes, con lo cual se incrementa la riqueza.

La hojarasca del cultivo fue un medio adecuado para el desarrollo de los colémbolos edáficos porque: a) posiblemente fue una fuente de alimento directo para los colémbolos, ya que se reconoce como una de sus principales fuentes de energía (Christiansen 1992; Cancela Da Fonseca y Poinso-Balaguer 1983); b) se desarrollan hongos saprófitos sobre la hojarasca, los cuales son consumidos por estos microartrópodos (Klironomos *et al.* 1992), y c) retiene humedad en el medio (Jenkinson 1988; Buckman y Brady 1993), ya que los colémbolos son altamente sensibles a su disminución, ya que cuando disminuye mueren o entran en un estado de quiescencia (Christiansen 1992; Petersen 1994).

La hojarasca fue un nuevo hábitat y fuente de recursos para la comunidad de colémbolos edáficos, la cual fue colonizada exitosamente por algunas poblaciones de colémbolos como *Cryptopygus thermophilus* y *Ceratophysella denticulata*, las que incrementaron sus densidades en el sustrato. Por ejemplo *C. thermophilus* en el mes de septiembre no apareció en el sustrato, y en los siguientes tres meses (octubre, noviembre y diciembre) sus densidades fueron bajas (11, 12 y 5 individuos respectivamente). Pero a partir de enero las densidades se incrementaron, hasta ser la especie más abundante del sustrato (Tabla III.3). En este incremento pudo incidir una mayor acumulación de hojarasca sobre el suelo al transcurrir el tiempo de estudio, lo cual podría implicar un incremento de fuentes de alimento, ya sea por consumo directo de la hojarasca o por consumo de la microbiota degradadora asociada a la hojarasca; o la transformación del nuevo recurso en hábitat. En tanto que *Ceratophysella denticulata* fue la especie con mayor densidad en septiembre y en enero fue la segunda, posteriormente sus densidades disminuyeron. La disminución de esta especie en el estrato podría estar asociada a una variación del pH del medio, como consecuencia del proceso de descomposición de la hojarasca, ya que se verá más adelante en el rubro de componentes principales que esta especie tiende a desarrollarse en medios menos ácidos que *C. thermophilus*.

La permanencia de la hojarasca sobre el suelo podría permitir la inmigración de especies de colémbolos, ya que solamente se colectaron 13 especies exclusivas de la hojarasca, las cuales sólo se registraron en una a tres colectas, lo cual participó en el incremento de la riqueza de este sustrato sobre la del suelo.

Sólo en diciembre fueron más altas la densidad y la riqueza en el suelo que en la hojarasca (Figs. III.2 y III.4), debido posiblemente a las condiciones adversas como las bajas temperaturas y la sequía, que prevalecieron en este mes (Fig. III.1), lo cual pudo generar que los colémbolos migraran hacia el suelo mineral para evadir dichas condiciones. Una situación semejante fue registrada en un suelo de cultivo de haba en Texcoco, Edo. de México, por Miranda-Rangel y Palacios-Vargas (1992).

En contraste el índice de diversidad de Shannon fue mayor en el suelo que en la hojarasca, lo que se asocia con la posible distribución en mosaico de los recursos aportados por el propio manejo de la huerta (abonos, fertilizantes y riego). Además el propio suelo *per se* es un medio más complejo que la hojarasca por la porosidad que presenta, por las fuentes alternativas de alimento para estos microartrópodos como: materia orgánica proveniente de la hojarasca y abonos, parcialmente descompuesta (Buckman y Brady 1993), el desarrollo de la microbiota asociada a estos recursos en dicho proceso (Burges y Raw 1971); otra fauna asociada a la descomposición de materia orgánica, como los nemátodos y los protozoos (Christen 1975; Cancela Da Fõnseca y Poinso-Balaguer 1983; Faber *et al.* 1992), todo lo cual podría generar una mayor diversidad de hábitats, los cuales podrían sostener una mayor diversidad de la comunidad de colémbolos.

Se conoce que la porosidad del suelo genera un medio más estable en cuanto a humedad y temperatura, tanto a lo largo del día como del año (Aguilera, 1989), y dado que los colémbolos son altamente sensibles a las disminuciones de humedad en el medio donde viven (Petersen 1994; Huhta y Hänninen 2001), estas condiciones podrían favorecer el desarrollo de la diversidad de la comunidad de colémbolos edáficos. También permite a los colémbolos evadir a sus posibles depredadores más fácilmente (Burges y Raw 1971; Larink 1997), lo cual ayudará a incrementar su diversidad (Christiansen 1967; Christiansen 1971).

III.4.7.- Interacciones potenciales entre las poblaciones de colémbolos edáficos.

En la comunidad de colémbolos predominaron las asociaciones positivas entre las poblaciones de colémbolos de la hojarasca, lo cual sugiere que se presentaron juntas las especies porque a) son indiferentes una a la otra (es decir, no compiten); b) porque las dos especies tienen necesidades similares en cuanto al hábitat (lo que probablemente las conducirá a la competencia); y c) la presencia de alguna población favorece el desarrollo de otras, ya sea aportándoles alimento o protección a las otras poblaciones (Begon *et al.* 1999).

La relación más frecuente que posiblemente se presente en la huerta es la primera (las especies son indiferentes una a la otra), ya que se conoce que los colémbolos son generalistas en el aprovechamiento de los recursos alimentarios (Cancela Da Fonseca y Poinso-Balaguer 1983), y como consecuencia del manejo de la huerta (aplicación de abonos, fertilizantes y riego) hubo muy probablemente una distribución en mosaico de los recursos utilizables por la comunidad de colémbolos edáficos, y se conoce que bajo estas circunstancias la competencia interespecífica es relajada, lo cual probablemente generaría que las especies fueran indiferentes entre sí (Begon *et al.* 1999).

Las relaciones positivas en la hojarasca se establecieron entre las siguientes poblaciones: *B. parvula*, *C. denticulata*, *D. flora*, *L. cinereus*, *F. parvulus*, *S. dubia*, *D. flora*, *M. ruseki*, *S. elegans*, *M. macrochaeta*, *L. floridensis*, *I. palustris*, *E. comparata*, *S. bipunctata*, *P. notabilis*, y *L. lanuginosus*. Aquí la única especie que no presenta un aparato bucal masticador es *B. parvula*, el resto sí lo presentan (Christiansen y Bellinger 1994). La mayoría de las especies señaladas son hemiedáficas, excepto los oniquiúridos *M. macrochaeta* y *M. ruseki*. Si los colémbolos son generalmente selectivos o no específicos en su alimentación es una cuestión aún no resuelta (Petersen 2000). Sin embargo numerosos estudios de laboratorio han mostrado que los colémbolos son selectivos cuando tienen la oportunidad de elegir entre diferentes especies de hongos microscópicos (Bengtsson *et al.* 1985; Lartey *et al.* 1989; Schultz 1991; Bargett *et al.* 1993). Ningún sobrelapamiento de preferencias alimenticias puede ser el resultado de interacciones competitivas como se mostró para

especies de ácaros criptostigmados (Anderson 1978), lo cual indica la posible separación de nichos por medio de especializaciones en la dieta, lo cual también podría ocurrir con los colémbolos.

Así, se conoce que los colémbolos hemiedáficos se alimentan de la hojarasca que llega al suelo, la cual está inoculada por hongos, y se conoce que en un suelo particular encontraron Söderström y Bååth (1978) de 51 y 85 especies de hongos, lo cual plantea que los colémbolos pueden elegir entre las diferentes especies de hongos, así Jorgensen *et al.* (2003) encontraron que *Parisotoma anglicana* prefirió a *Fusarium culmorum* y *P. notabilis* a *C. Herbarum*, lo cual puede indicar una especialización en la dieta, ya que ambas especies coexisten en el mismo sustrato del suelo.

En general, existe la tendencia a considerar que la competencia interespecífica entre los colémbolos es baja, porque se considera que el sustrato del que se alimentan es abundante (Takeda y Ichimura 1983), como se mencionó con anterioridad, la alta diversidad de los hongos que se desarrolla en la hojarasca, y la depredación selectiva que hacen de éstos (Jorgensen *et al.* 2003). También se ha observado en general que los colémbolos hemiedáficos se alimentan de polen, algas microscópicas, esporas de hongos y detritos vegetales (Nosek 1981). Finalmente se ha observado una microestratificación de los hongos dentro de un sustrato, lo cual hace que haya una separación de los hábitats particulares de cada especie (Faber 1991), todo lo cual conduce a considerar que la competencia interespecífica entre los colémbolos de la hojarasca está relajada, y que probablemente las especies son indiferentes entre sí.

Las relaciones negativas entre los colémbolos de la hojarasca plantean que las dos especies se excluyen mutuamente a través de la competencia, o que tienen necesidades bastante distintas en cuanto al hábitat (Begon *et al.* 1999). Así en la hojarasca las relaciones negativas se presentaron principalmente entre *C. thermophilus* y *B. parvula*, *P. bulba*, *P. quadrangularis*, *S. elegans* y *S. pumilis* (Tabla III. 5), en general son especies poco abundantes, ya que la más frecuente (*B. parvula*) tiene 4.1% del total (Tabla III. 3). Así por ejemplo *C. thermophilus* presenta un apar-

to bucal masticador y es de mayor tamaño, en tanto que *B. parvula* presenta un aparato bucal triturador, carente de mandíbulas y de menor tamaño, lo cual plantea de principio una difícil competencia por alimento entre ellas, ya que se conoce que *B. parvula* se alimenta de esporas principalmente (Castaño-Meneses *et al.* 2004). El resto de las poblaciones se presentaron en la colecta de septiembre, y en esta no apareció *C. thermophilus*. En el resto de las colectas no aparecieron, posiblemente porque no se encontraron las condiciones ambientales propicias para su establecimiento en la huerta, mas que la posible competencia interespecífica.

Se detectaron otras interacciones negativas entre los colémbolos de la hojarasca, pero fueron entre poblaciones que tuvieron densidades muy bajas (Tabla III.3). Así estas interacciones podrían ser el resultado de la distribución de los datos en el análisis estadístico o como se mencionó anteriormente el resultado de necesidades bastante distintas en cuanto al hábitat (Begon *et al.* 1999).

Las asociaciones positivas en el suelo fueron más frecuentes (26) (Tabla III. 6), que en la hojarasca (15), lo cual podría sugerir que este estrato es un medio más complejo que posibilita que se desarrollen estas interacciones. Así el suelo es una fuente más diversa de nutrientes que la hojarasca, debido a que a este estrato llega la hojarasca parcialmente degradada, los lixiviados de su mineralización, la producción de exudados de la rizósfera del cultivo, la microbiota asociada a todos estos procesos, la producción de diferentes pellets fecales, producidos por lombrices de tierra y los propios colémbolos, los nemátodos y protozoarios edáficos. Todo lo cual es susceptible de ser consumido por los colémbolos del suelo de la huerta. Así la mayoría de las asociaciones positivas que presentaron las poblaciones de colémbolos del suelo mineral posiblemente caigan dentro de la indiferencia entre las poblaciones, debido a dicha complejidad. Solamente unas cuantas caigan entre las que una aporta alimento a la otra, ya que es conocido que entre los colémbolos se pueden consumir excrementos de otros animales incluyendo los de colémbolos de otras especies (Vegter 1983).

Las asociaciones negativas en el suelo fueron cuatro (Tabla III.6), entre *C. thermophilus* e *I. palustris* (2.7%), *C. armata* (1%), *D. aurata* (0.08%) y *S. elegans* (2.1%). Aquí también las asociaciones se presentan entre poblaciones poco abundantes, lo cual puede posiblemente, incidir poco en la estructura de la comunidad. Además son menos intensas que las de la hojarasca (Tabla III.5). Lo cual nuevamente sugiere que las asociaciones señalen que las poblaciones implicadas tienen unas necesidades bastante distintas en cuanto al hábitat

III.4.8.- Correlaciones entre las poblaciones de colémbolos. En la hojarasca se encontraron solamente correlaciones significativas positivas (Tabla III.7), lo cual sugiere que en este estrato algunas de las poblaciones más abundantes de colémbolos no utilizan los mismos recursos, y por tanto puede haber una posible estratificación del aprovechamiento de los mismos, ya que se conoce que los colémbolos edáficos consumen una amplia variedad de materia orgánica como esporas de diferentes hongos, bacterias y hojarasca en diferentes estados de descomposición (Klironomos *et al.* 1992, Hopkin 1997; Babenko 2000). Así probablemente se haya establecido una red de asociaciones positivas entre algunas poblaciones de estos microartrópodos que podrían facilitar su desarrollo. En la figura III. 7 se esquematizó la red que se estableció entre poblaciones con un alto registro dentro del estrato *C. denticulata* (17.6%), *D. flora* (6%), *Mesaphorura macrochaeta* (5.2%), *B. parvula* (4.1%), *L. pallidus* (3.5%), *T. encarpatus* (3.3%) y *L. cinereus* (2.5%) (Tabla IV. 3), lo cual podría sugerir que estos altos registros pudieron ser consecuencia de dichas asociaciones positivas. En general fueron las poblaciones que se colectaron durante casi todo el período de muestreo. Todas son especies hemiedáficas, excepto *M. macrochaeta*, lo cual indica el aprovechamiento que hacen estas especies del estrato (Christiansen 1992). La red que se estableció entre estas poblaciones muestra como se desarrollan simultáneamente las poblaciones, posiblemente al aprovechar los recursos que genera la hojarasca de durazno y la microflora asociada a su descomposición, así como los diferentes estadios de descomposición de la misma, lo cual favorece su mineralización.

El que las correlaciones significativas sean sólo positivas pudiera señalar que la hojarasca de duraznos es un aporte significativo de energía al suelo de la huerta, ya que

es suficiente para desarrollar solamente correlaciones positivas entre las poblaciones de colémbolos edáficos, y disminuir las potenciales relaciones de competencia.

En el suelo mineral presentaron correlaciones significativas positivas y negativas, lo cual plantea un medio más complejo que la hojarasca que posibilita que se desarrollen ambas. Las correlaciones positivas fueron más abundantes (18 que equivalieron al 32.7% del total), lo cual plantea un medio donde en términos generales hay suficiente energía para que las poblaciones de colémbolos implicadas se desarrollen simultáneamente. Una muestra de esto podría ser que las correlaciones positivas se presentaron entre 10 poblaciones, en tanto que en la hojarasca fue entre ocho. Las relaciones en este estrato fueron entre las mismas poblaciones de la hojarasca además de *F. parvulus*, *S. serrata* y *P. notabilis*. (Tabla III.8 y Fig. III.8). Es de destacar que la única especie euedáfica fue *M. macrochaeta*, lo cual sugiere que no hay una clara estratificación entre la hojarasca y el suelo, debido a que las especies que colonizaron la hojarasca muy probablemente emigraron del suelo mineral.

El que halla más especies de colémbolos en el suelo que en la hojarasca, que correlacionan positivamente pudo ser resultado de un mayor aporte de energía en este estrato que en la hojarasca, debido posiblemente al ingreso de la hojarasca y las sustancias producidas en su descomposición que se lixivian hacia el suelo, pero también a los fertilizantes y los abonos agregados, los cuales pudieron incidir en el desarrollo de microorganismos que facilitaron el desarrollo de los colémbolos.

Las correlaciones negativas en el suelo fueron significativas y se presentaron entre *C. thermophilus* y *P. notabilis*, *B. parvula*, *L. pallidus* y *T. encarpatus* (Tabla III.8. y Fig. III.8), lo cual plantea que la presencia de *C. thermophilus* reduce la abundancia de las otras poblaciones. La causa final de estas relaciones se desconocen pero es sugerente para hacer posteriormente experimentos con estas poblaciones para aclararlas.

El que se desarrollen simultáneamente correlaciones significativas positivas y negativas en el suelo, plantea un medio más complejo que la hojarasca, lo cual está

ampliamente documentado en los libros de texto (Burges y Raw 1971; Buckman y Brady 1993; Stevenson y Cole 1999).

III.4.9.- Componentes Principales. El análisis de componentes principales para las poblaciones de colémbolos de la hojarasca (Fig. III. 9) mostró que el CP1 no presentó correlaciones significativas con las variables edafológicas evaluadas, y el CP2 presentó una correlación significativa con la materia orgánica (Tabla III. 9). También cabe destacar la posición de *Cryptopygus thermophilus* (la especie más abundante del estrato), separada del resto de las poblaciones, lo cual sugiere a una población demandante de una cierta concentración de materia orgánica (por su posición en relación al CP2). El desarrollarse en medios donde hay una cierta concentración de materia orgánica lleva implícitos aportes de otros nutrientes (los cuales forman parte de dicha materia orgánica) como el nitrógeno y el fósforo, entre otros, y condiciones favorables de humedad por la capacidad hidrofílica de la materia orgánica, todo lo cual genera condiciones adecuadas para el incremento de esta especie. Además su posición respecto al CP1 podría reflejar la tendencia acidófila que presentó esta especie, la cual ya se discutió anteriormente.

Las condiciones demandadas por *C. thermophilus* se cumplen satisfactoriamente en el suelo de la huerta casi la mayoría del tiempo de estudio, ya que fue la población más abundante de colémbolos, posiblemente debido al ingreso de la hojarasca al suelo y al porte de abonos y fertilizantes al sustrato, posiblemente debido a una dieta poco especializada, lo cual favorece su gran abundancia durante casi todo el tiempo de la colecta, por lo que esta población resultó ser una especie clave para la estructura de la comunidad de colémbolos edáficos en la huerta de duraznos. Además aprovechó favorablemente las condiciones creadas por la permanencia de la hojarasca sobre el suelo, ya sea ésta como fuente de alimento, o como sustrato donde se desarrollaron los microorganismos de los que se alimenta, con lo cual hubo una migración masiva del suelo hacia la hojarasca.

El resto de la comunidad de colémbolos se ubicó con respecto al CP1 en posiciones opuestas a *C. thermophilus*, lo cual sugiere que son poblaciones que se de-

sarrollan en pH's menos ácidos, lo cual fue señalado al analizar la correlación inversa del pH y la correlación positiva del calcio con la diversidad de la comunidad de colémbolos. Por lo que se consideró al CP1 como un gradiente de pH, variando de ácido (posición de *C. thermophilus*) a subneutral (según Van Straalen y Verhoef 1997) (posición de *Brachystomella parvulla*). Además se conoce que la mayoría de los colémbolos son sensibles a las concentraciones de pH del suelo (Vilkama y Huhta 1986).

Así, *Folsomides parvulus* se ubicó en una posición semejante a *C. thermophilus* en relación al CP2, lo cual podría sugerir que es una especie demandante de ciertos niveles de materia orgánica y tolerante a niveles bajos de pH, pero no tan bajos como los de *C. thermophilus*. Pero es una especie no muy abundante en el estrato, lo cual sugiere ciertas especializaciones en el nicho donde se desarrolla, que la limitaron a lo largo del período de estudio.

Thalassaphorura encarpatus, *Mesaphorura macrochaeta*, *Ceratophysella denticulata* y *Brachystomella parvula* conforman otro grupo, donde los niveles demandantes de materia orgánica son menores (por su posición respecto al CP2), lo cual es explicable desde la perspectiva que *T. encarpatus*, *M. macrochaeta* y *Brachystomella parvula* son poblaciones tradicionalmente conocidas como euedáficas (Dunger 1986; Hopkin 1997), o sea que son habitantes de sitios donde la materia orgánica está ya parcialmente degradada, posiblemente con menores concentraciones de nitrógeno y fósforo, ya que se conoce que son consumidoras de humus (Dunger 1986). Es importante señalar las diferencias en la distribución entre *T. encarpatus* y *M. macrochaeta*, ya que ambas especies presentan un aparato bucal masticador, un tamaño semejante, y comúnmente son euedáficas, las cuales podrían ser consideradas en un mismo gremio, pero están diferenciadas en su nicho ecológico, ya que ambas especies convivieron durante el período de estudio. También este grupo mostró una distribución con una tendencia a desarrollarse hacia mayores pH's (CP1) (Fig. III.9), ya que fueron especies abundantes en la hojarasca, donde muy probablemente el pH era mayor que en el suelo mineral.

El grupo compuesto por *Desoria flora*, *Lepidocyrtus pallidus*, *Lepidocyrtus cinereus*, *Seira dubia* y *Entomobrya confusa* señala a las poblaciones que demandan bajas concentraciones de materia orgánica, por su posición con respecto al CP2. Se conoce que estas poblaciones son hemiedáficas, consumidoras de hojarasca en proceso de descomposición, polen, algas edáficas, hifas, esporas y conidios, donde las concentraciones de nutrimentos como el nitrógeno y fósforo pueden ser reducidos (Castaño-Meneses *et al.* 2004; Gallardo y Merino 1999). Por su posición con respecto al CP1 este grupo podría subdividirse en dos, el primero formado por *Desoria flora*, *Lepidocyrtus pallidus*, *Lepidocyrtus cinereus* y *Seira dubia*, y el segundo por *Entomobrya confusa*. El primer grupo señalaría a especies con una tendencia a mantenerse en medios "subneutrales" (Van Straalen y Verhoef 1997), como podría ser la hojarasca con un cierto grado de descomposición, y la última especie señalaría una población con una tendencia más acidófila que las anteriores, lo cual podría indicar a una especie con continuas migraciones del suelo a la hojarasca.

Como puede observarse en la distribución de las especies de los colémbolos edáficos en la hojarasca, hay una separación de hábitats y nichos ecológicos entre ellas.

La distribución de algunas poblaciones de colémbolos del suelo, en el plano cartesiano de componentes principales, mostró posiciones similares a las del plano de la hojarasca (Fig. III.10), lo cual pudo ser resultado de los mismos hábitat que colonizan y los mismos nichos que desarrollan en ambos estratos, ya que la hojarasca fue un estrato nuevo, el cual fue colonizado principalmente por las especies de colémbolos existentes en el suelo, por ejemplo *C. thermophilus* (C), *F. parvulus* (F), *C. denticulata* (B), y *Brachystomella parvula* (A) (Fig. III.9).

Los ejes de los componentes principales para los colémbolos del suelo no presentaron correlaciones significativas con alguna de las variables edafológicas evaluadas, pero dado que algunas poblaciones no cambiaron su posición, se considerará al CP1 como un gradiente de pH, de manera semejante a como se hizo con el de la hojarasca y el CP2 como un gradiente del contenido de materia orgánica del

suelo. Las especies que no cambiaron de posición en los planos de los componentes principales de ambos sustratos, ya no serán analizados nuevamente, ya que se considera que su distribución corresponde a una respuesta a un nicho semejante en ambos estratos.

Cryptopygus thermophilus presentó una posición semejante en la gráfica de los componentes principales en ambos estratos, sólo que más acidófila que en la hojarasca (un valor más negativo en el CP1). Separada del resto de la comunidad de colémbolos edáficos, lo cual la ratifica como una especie acidófila, la que posiblemente se alimente de los hongos que se desarrollan a estos pH's en los suelos y demandante de cierta concentración de materia orgánica.

Folsomides parvulus, *Ceratophysella denticulata* y *Mesaphorura macrochaeta* presentaron una distribución con cierta semejanza a la de la hojarasca, sólo que ahora en un medio más ácido (en relación al CP1), en el suelo que en la hojarasca, lo cual pudo ser consecuencia de las condiciones del estrato, ya que en el suelo mineral la concentración de protones será mayor que en la hojarasca. La posición en el suelo de estas poblaciones, las ubica con una ligera mayor demanda de materia orgánica en el estrato (Fig. III.10), que la de la hojarasca (Fig. III.9), y puede ser el resultado de una mayor acumulación de la misma en el estrato, por ejemplo la influencia de la rizósfera como donadora de materia orgánica al medio y toda la gama de organismos asociadas a ella, como microorganismos, protozoarios y nemátodos (Faber 1991). A este grupo pertenece *Sphaeridia serrata*, una especie con un aparato bucal masticador, que se desarrolla en un medio poco ácido y que demanda un cierto nivel de materia orgánica (Fig. III.10).

La posición de *Brachystomella parvula* no cambió en ambos estratos, lo cual sugiere el desarrollo de la población en un nicho ecológico semejante para ambos estratos, para las variables consideradas en este análisis (pH para el CP1 y contenido de materia orgánica para el CP2). Con la misma letra A (Fig. IV.20) se ubicaron *Brachystomella parvula* y *Parisotoma notabilis*, lo cual plantea que son especies que presentan una alta correlación entre ellas, pero dicha correlación pudo ser el resultado de que son

indiferentes entre sí (no hay competencia), ya que de principio hay diferencias estructurales entre los aparatos bucales: *Brachystomella parvula* presenta un aparato bucal masticador sin mandíbulas, con maxilas cuadrangulares, las cuales maceran las esporas de hongos, y *Parisotoma notabilis* presenta un aparato bucal masticador completo y de mayor tamaño que el anteriormente descrito, lo que le permite a estos organismos tomar alimentos directamente de la hojarasca, micelios fungales y consumir alimentos de mayor tamaño que los que podrían consumir los *B. parvula* (Hopkin 1997), por lo que se reduce la posibilidad de competencia entre ellas. Además probablemente ambas especies se desarrollan en medios poco ácidos, ya que se conoce la tendencia de *Parisotoma notabilis* a desarrollarse en medios que tienden a un pH neutro (Van Straalen y Verhoef 1997), por lo que es posible que esta tendencia la presenten también los *Brachystomella parvula*, ya que se colectaron simultáneamente.

Lepidocyrtus pallidus, *Desoria flora*, *Protaphorua encarpatus* y *Lepidocyrtus cinereus* conformaron un grupo. Este grupo demanda un bajo contenido de materia orgánica y una tendencia a desarrollarse en un pH menos ácido. Lo cual puede ser congruente con los resultados obtenidos por Van Straalen y Verhoef (1997) donde encontró a *Lepidocyrtus cyaneus* desarrollarse en un pH de 6.6. Los organismos hemiedáficos como este grupo se alimentan de hojarasca parcialmente descompuesta y de los hongos que la infestan. Y se conoce que juegan un papel importante en la pérdida de masa de dicha hojarasca y afectan su mineralización neta (Faber 1991).

El análisis de los componentes principales para ambos sustratos, señala una comunidad de colémbolos donde muy probablemente se desarrolle muy poco la competencia interespecífica, ya que hay una clara diferenciación de nichos, y cuando comparten distribuciones iguales como *Brachystomella parvula* y *Parisotoma notabilis* (en el suelo mineral) (Fig. III.10), son poblaciones con aparatos bucales diferentes, lo que sugiere considerarlas con nichos diferentes. Además el manejo propio de la huerta y la estructura del suelo permiten considerar una distribución en mosaico de los recursos edáficos con los que funciona la comunidad de colémbolos del suelo de la huerta, y se conoce que una distribución de esta manera de dichos recursos, reduce la posibilidad de competencia interespecífica (Begon *et al.* 1999).

Será necesario posteriormente hacer estudios experimentales para corroborar las hipótesis propuestas para la distribución de las poblaciones en función de los gradientes de pH y materia orgánica.

III.5.- Conclusiones

1. Las conclusiones a las que se llega en este capítulo son las siguientes:

La comunidad de colémbolos edáficos de la huerta de duraznos fue indicadora de las condiciones físicas y químicas del suelo de la misma, lo cual ratifica la hipótesis de que: "Los colémbolos son indicadores de las condiciones del suelo".

2. Algunas variables de la estructura de la comunidad de los colémbolos edáficos resultaron sensibles a las condiciones químicas y físicas del suelo. Así la densidad presentó una correlación directa con el contenido de materia orgánica, e inversas con la CIC y la relación carbono nitrógeno. La riqueza de la comunidad presentó correlaciones directa con el contenido de materia orgánica y de nitrógeno total. La diversidad presentó correlaciones positivas con los contenidos de nitrógeno total y calcio, y la relación carbono nitrógeno, y de manera inversa con el pH.

3. *Cryptopygus thermophilus*, la especie más abundante de colémbolos en la huerta, pudo ser indicadora de las condiciones químicas del suelo de la huerta de duraznos, ya que su densidad correlacionó de manera inversa con el P, el Ca y la CIC.

4. *Cryptopygus thermophilus* fue una especie clave en la estructura y funcionamiento de la comunidad de colémbolos edáficos de la huerta de duraznos.

III. 6.- Perspectivas

El presente estudio es un acercamiento a la biología de la comunidad de colémbolos edáficos en una huerta de duraznos. Es necesario hacer más estudios de este tipo, para profundizar en el conocimiento de la biología de las poblaciones que conforman la comunidad de colémbolos edáficos, ya que el suelo es un sistema muy complejo, donde no es tan sencillo establecer las interrelaciones entre las po-

microhábitat en el que se desarrollan y los gremios que conforman. Por lo que es necesario lo siguiente:

Hacer estudios de laboratorio para comprobar el material particular ingerido por

1. las especies implicadas en este estudio. Este aspecto aportaría mucha información acerca de los gremios e interrelaciones establecidos entre las poblaciones de colémbolos.

Hacer cultivos de la comunidad de colémbolos edáficos con diferentes concen-

2. traciones de los elementos químicos a los que resultó sensible (MO, CIC, N_2 , C/N, Ca y pH).

Hacer experimentos para mostrar la influencia de la comunidad de colémbolos

3. en la descomposición de la hojarasca.

Hacer cultivos de *C. thermophilus* con diferentes concentraciones de los ele-

4. mentos químicos a los cuales resultó sensible (P, Ca y CIC), y evaluar el comportamiento de la población.

Hacer cultivos de *C. thermophilus* (provenientes de la huerta de estudio) a

5. concentraciones elevadas de aluminio ionizado para evaluar el nivel de tolerancia a este ión tóxico.

Hacer estudios de ciclos de vida de las especies de colémbolos edáficos, para

6. poder inferir comportamientos ecológicos bajo condiciones particulares.

Los estudios de ecología de colémbolos deberían desarrollarse bajo la asesoría

7. o dirección de un ecólogo, ya que a la fecha la mayoría de los trabajos en este campo se reducen a algunos análisis estadísticos multivariados (componentes principales, correspondencia canónica, entre otros), pérdidas de biomasa en bolsas de liter, listas comparativas de especies entre diferentes ecosistemas y comparaciones entre densidad, riqueza y diversidad entre ecosistemas, temporadas o altitudes. Pero en general muestran serias deficiencias en la teoría ecológica, lo cual los hace limitados en sus análisis y propuestas.

Folia Entomol. Mex. 40(3): 407-422 (2001)

EVALUACIÓN DE LA INFLUENCIA DE *PROTAPHORURA HERUS* CHRISTIANSEN Y BELLINGER (COLLEMBOLA: ONYCHIURIDAE) EN LA DESCOMPOSICIÓN DE HOJARASCA DE DURAZNO (*PRUNUS PERSICA* (L.) SIEB. Y ZUCC.), A TRAVÉS DE LA PRODUCCIÓN DE CO₂.

ANDRÉS MIRANDA-RANGEL

Laboratorio de Micro y Mesofauna del suelo. Área de Biología. Depto. de Preparatoria Agrícola. Universidad Autónoma Chapingo. 56230 Chapingo, Edo. de México. MÉXICO.

RESUMEN. Se evaluó la influencia de una población de colémbolos edáficos *Protaphorura herus* en el proceso de descomposición de hojarasca de durazno (*Prunus persica*) en función de la producción de CO₂ en diferentes lapsos: desde un día hasta 90 días. Se establecieron cinco lotes con 40 repeticiones cada uno, y cinco repeticiones para cada tiempo (un día, dos días, tres días, siete días, 14 días, 60 días y 90 días). El Lote A contuvo a la hojarasca como se tomó del campo (con fauna y microbiota asociada); al Lote B se le eliminó la fauna; el Lote C se trató igual que el B, pero se le agregaron 10 ejemplares de *Protaphorura herus*; los Lotes D y E se esterilizaron, pero al E se le agregaron 10 ejemplares de *Protaphorura herus*, sin esterilizar. El sistema C (colémbolos y microbiota) generó una mayor producción de CO₂, que en el resto de los lotes, a los 90 días. Inclusive por encima de aquel en el que se encontró la fauna completa y la microbiota propia de la hojarasca. También se generó una diferencia en la producción de CO₂ (estadísticamente significativa) entre un sistema completamente estéril (Lote D), y otro semejante a este al cual se le agregaron 10 colémbolos de la especie citada (Lote E). Lo anterior mostró la influencia positiva que presentó la población de colémbolos *Protaphorura herus* sobre la descomposición de la hojarasca de *Prunus persica* bajo las condiciones experimentales.

PALABRAS CLAVE: descomposición de hojarasca, colémbolos, ecología del suelo, *Protaphorura herus*, microcosmos.

ABSTRACT. This study evaluated the influence of a population of edaphic collembola *Protaphorura herus* on the process of peach leaf litter (*Prunus persica*) decomposition with respect to the production of CO₂ in different times lapses: from one day to 90 days. Five sets were established with 40 repetitions each, five repetitions for each time lapse (one day, two days, three days, seven days, 14 days, 30 days, 60 days and 90 days). Set A contained leaf litter taken from the soil with no manipulation, Set B leaf litter from which fauna was eliminated, Set C with fauna eliminated but with the addition of 10 individuals of *Protaphorura herus*. Set D totally sterilized and Set E totally sterilized with the addition of 10 individuals of *Protaphorura herus*. It was found that the system where this population participated, along with associated microbiotic organisms (Set C), generated a higher production of CO₂ by the end of the experiment than the rest of the systems evaluated. This was true even for the system where complete fauna and microbiotic participation was included. Another significant difference was found in the production of CO₂ between set D and E, favoring set E. In general the influence of the collembola population on the decomposition of the peach leaf litter in experimental conditions was positive.

KEY WORDS: litter decomposition, Collembola, soil ecology, *Protaphorura herus*, microcosm.

Miranda-Rangel: Protaphorura herus en la descomposición de hojarasca

El proceso de descomposición de la materia orgánica es complejo por la diversidad de fenómenos físicos, químicos y biológicos que participan en él (Benner y Kammowski, 1984; Cancela Da Fonseca y Poinso-Balaguer, 1983). En este actúan una gran variedad de organismos como: los hongos, las bacterias y los animales. Los dos primeros intervienen desde que las estructuras forman parte del organismo completo (como en los casos de las plantas y/o los animales), hasta la mineralización, cuando esta sucede (Alexander, 1982; Harris, 1988; Petersen y Luxton, 1982).

La descomposición de la materia orgánica edáfica conlleva la mineralización de la misma, y la liberación de los nutrientes y la energía, necesarios para sostener los ecosistemas (Imler, 2000). Como parte de este proceso, se produce bióxido de carbono, se libera el nitrógeno y el fósforo contenidos en las células, entre otros elementos, y se reduce su biomasa (Seastedt, 1984).

La oxidación de la materia orgánica edáfica genera CO₂ (Stevenson y Cole, 1999). La evaluación del CO₂ producido es una medición del catabolismo del suelo, en el cual la fauna edáfica participa en diferentes proporciones, dependiendo de las condiciones particulares del medio. Así, se considera que la microartropodofauna puede contribuir desde 1% hasta 25% de la respiración heterótrofa en un suelo (Persson, 1989).

Se ha visto que la participación de la colembiofauna en el catabolismo del suelo es importante porque estimula y controla el crecimiento y diversidad de los microorganismos (hongos y bacterias), fragmenta la hojarasca y reduce la lixiviación del nitrógeno mineralizado (Baath *et al.*, 1981; Edsberg, 2000; Persson, 1989).

Los colémbolos y los ácaros constituyen hasta 95% de la artropodofauna edáfica, con una amplia distribución (Hopkin, 1997). En el proceso de descomposición de la materia orgánica, los colémbolos participan de diferentes formas, ya sea como desmenuzadores aumentando la superficie de las estructuras a degradar, principalmente las de origen vegetal (Cancela da Fonseca & Poinso-Balaguer, 1983), este incremento facilita la acción enzimática de los microorganismos, con lo cual se acelera la mineralización y la oxidación de la materia orgánica hasta en 23% (Huhta *et al.*, 1998; Seastedt, 1984).

Además, los colémbolos son transformadores químicos de las estructuras que consumen, por la acción de las bacterias contenidas dentro de su tracto digestivo y/o por sus propias enzimas (Christiansen, 1992; Miranda, 1998). Son un almacén de nutrientes del propio suelo (Miranda y Palacios-Vargas, 1992); excretan sustancias nitrogenadas útiles para el desarrollo de la microbiota edáfica (Baath *et al.*, 1981). Los estudios en microcosmos permiten estudiar condiciones que difícilmente se pueden presentar o mantener en el campo; razón por la cual facilitan algunos estudios, pero implican limitantes en sus conclusiones (Edsberg, 2000).

Con base en lo señalado en esta sección se planteó como objetivo del presente trabajo evaluar el papel que juega *Protaphorura herus* (Onychiuridae: Collembola),

Folia Entomol. Mex. 40(3) (2001)

habitante del suelo de una huerta de duraznos en la descomposición de la hojarasca. Además, la mayoría de los estudios sobre la descomposición de la materia orgánica en microcosmos, se han realizado en períodos mayores al considerado en el presente estudio (Baath *et al.*, 1981; Irmeler, 2000; Xingjun *et al.*, 2000). Por lo anterior el presente trabajo es un acercamiento a las primeras etapas de este proceso.

MATERIALES Y MÉTODOS.

El presente experimento se llevó a cabo dentro de las instalaciones del bioterio del área de Biología, del Departamento de la Preparatoria Agrícola, de la Universidad Autónoma Chapingo, del 13 de septiembre al 13 de diciembre de 1998, para lo cual se desarrollaron las siguientes actividades:

1) Se colectó la hojarasca de una huerta de duraznos (*Prunus persica*) en Chapingo, Edo. de Méx. (México), en el campo de cultivo San Martín (98° 30' N y 98° 51' W), el cual se encuentra a una altitud de 2240 m snm. Se tomó la hojarasca caída de nueve árboles, los cuales fueron seleccionados aleatoriamente. Se colectó la hojarasca encontrada sobre el suelo, a los lados del tronco de los árboles, la cual se guardó inmediatamente en bolsas de polietileno con cierre hermético. Estas últimas se mantuvieron en un recipiente térmico mientras se transportaban al laboratorio.

2) Posteriormente, se pesaron 10 g de hojarasca por muestra, y se introdujo en frascos de vidrio transparente de un litro (16.5 X 9 cm), con cierre de rosca hermético, asignándole un número del 1 al 200, a cada frasco.

Luego, se seleccionaron 40 frascos mediante números aleatorios, para formar cada uno de los cinco lotes.

3) Se formaron los Lotes (A, B, C, D y E), con cinco repeticiones cada uno, para cada tiempo; y ocho tiempos diferentes de evaluación (ver punto 11).

4) En el Lote A se colocó la hojarasca tal como se colectó de la huerta. Posteriormente cada muestra se regó con 30 ml de agua destilada.

5) En el Lote B se colocó la hojarasca, sin fauna edáfica. Para lo cual las muestras se calentaron a 45 °C por 3 h en un horno. Luego se verificó bajo microscopio, la ausencia de animales. El calentamiento de la hojarasca no hizo visible algún cambio físico en ella.

Finalmente se regaron las muestras con 30 ml de agua destilada.

6) En el Lote C, la hojarasca se trató de la misma manera que en el Lote B, y al final se agregaron 10 colémbolos de la especie *Protaphorura herus* tomados del campo.

7) A las muestras del Lote D se le agregaron 30 ml de agua destilada, y se esterilizaron por medio de calor húmedo, en una autoclave a 121 °C, una hora diaria, por tres días consecutivos.

Se comprobó la esterilidad de la hojarasca, al sembrarse fragmentos de cada muestra, en medios de cultivo (de Martín y agar nutritivo). Los cuales se incubaron

Miranda-Rangel: Protaphorura herus en la descomposición de hojarasca

a 28 °C y 32 °C respectivamente, durante 15 días. Al final del período de incubación no se observó el crecimiento de ningún microorganismo.

8) El Lote E se esterilizó de manera semejante al Lote D (hojarasca estéril), y se efectuaron las mismas pruebas para comprobar su esterilidad. Luego se agregaron 10 ejemplares tomados del campo, de *Protaphorura herus*.

9) Se colocaron 5 ml de NaOH 1 N, y una pequeña tira de papel filtro en un recipiente, dentro de cada uno de los frascos con la hojarasca. Esta sustancia fijó el bióxido de carbono producido en la descomposición de la hojarasca. Al captar el CO₂, la sosa se transformó en Na₂CO₃. Posteriormente se adicionaron 2 ml de cloruro de bario a 2% para precipitar el carbonato. La sosa que no reaccionó se tituló con HCl 0.1 N, utilizando como indicador a la fenoftaleína.

10) Se estableció un testigo para cada uno de los lotes y los tiempos estudiados (con tres repeticiones cada uno), el cual consistió en introducir la trampa de NaOH arriba mencionada, en un frasco semejante a los que contenían la hojarasca, pero sin ésta. Los valores obtenidos de esta titulación proporcionaron el valor de referencia, para calcular el CO₂ producido, mediante la siguiente fórmula:

CO₂ producido (mg) = (C - V) N x E ; en donde:

C = Volumen de HCl gastado en la titulación (ml) del testigo.

V = Volumen de HCl gastado en la titulación (ml) de los tratamientos evaluados.

N = Normalidad del HCl

E = Peso equivalente del CO₂ = 22.

11) Los tiempos de evaluación para cada lote fueron de un día, dos días, tres días, 7 días, 14 días, 30 días, 60 días y 90 días. Durante estos tiempos los frascos permanecieron herméticamente cerrados. Posteriormente, se eliminaron cinco repeticiones de cada tratamiento, en cada tiempo.

Las muestras se mantuvieron con una distribución azarosa entre los tratamientos, a una temperatura promedio de 22 °C, durante todo el período del experimento, dentro de una sala del bioterio de la Preparatoria Agrícola de la Universidad Autónoma Chapingo, en la cual no se controló la temperatura.

12) Se hicieron pruebas no paramétricas de rangos de Wilcoxon, lo cual es equivalente a hacer un análisis de varianza Tipo I (Sokal y Rohlf, 1968; Zar, 1984). Además se realizaron pruebas de Tukey y de normalidad de los resultados obtenidos.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los resultados no presentaron una distribución normal, de acuerdo con la prueba de Wilcoxon, por lo cual se analizaron por rangos. Esta prueba mostró diferencias altamente significativas entre los lotes y los tiempos (183 muestras), ya que se obtuvo una $F = 17.3$, con $Pr > F = 0.0001$. Lo cual significa que las diferencias entre las muestras fueron consecuencia de los tratamientos aplicados y los períodos establecidos.

Folia Entomol. Mex. 40(3) (2001)

El análisis estadístico entre lotes también arrojó diferencias significativas ($F = 110.44$ y $Pr > F = 0.0001$), las cuales se debieron a los tratamientos estudiados.

La prueba de comparación de medias de Tukey entre los lotes, mostraron las diferencias entre ellos a través de todos los tiempos, con excepción de los Lotes B y C.

El Lote A presentó la producción media de CO_2 más alta ($\bar{x} = 94.49 \text{ mg} \pm 9.83$ y $n = 37$ muestras) (Cuadro 1), en el cual se encontraron la fauna y la microbiota completas (como se colectaron en el campo).

En el Lote (A) se encontraron diversos animales como: moluscos, ácaros, diferentes insectos y colémbolos, que con su propio catabolismo contribuyeron a la producción de CO_2 .

Este resultado indicó la interacción de la comunidad completa de degradadores sobre la hojarasca, lo cual generó la mayor producción de CO_2 .

La interrelación entre la fauna total y la microbiota completa con la hojarasca de duraznos, estimuló una mayor producción de CO_2 debido a que la edafofauna desarrolla diferentes funciones en la descomposición de la materia orgánica como: el desmenuzamiento físico de la materia orgánica, el cual incrementa la superficie de acción de las exoenzimas secretadas por los microorganismos edáficos; aporte de nitrógeno al medio, lo cual estimula el desarrollo de los hongos y bacterias; control y dispersión de las poblaciones de microorganismos, debido a la depredación que la fauna efectúa sobre estos, lo cual incrementa la diversidad de los mismos y por lo tanto, la heterogeneidad de enzimas en el medio, y así se acelera la descomposición de la materia orgánica.

La fauna propicia una mayor eficiencia en el transporte de gases hacia la microbiota con sus movimientos, lo cual estimula el desarrollo de sus poblaciones (Huhta *et al.*, 1998; Seastedt, 1984). Además los animales por si mismos son generadores de CO_2 . Todo lo anterior incidió favorablemente en la descomposición de la hojarasca, desde el inicio del experimento.

El Lote B siguió en cuanto a la producción de CO_2 ($\bar{x} = 73.503 \pm 30.64 \text{ mg}$ de CO_2 y $n = 37$ muestras) (Cuadro 1).

Dicha producción fue menor a la del Lote A, lo cual pudo ser consecuencia de la ausencia de fauna en la hojarasca, la cual fue eliminada con el tratamiento.

Donde no hay edafofauna no se presentan las interrelaciones fauna-microbiota-hojarasca, y por tanto el desarrollo de las poblaciones de microorganismos es limitado, y la descomposición de la materia orgánica más lenta (Huhta *et al.*, 1998). Esto se refleja en una menor producción de CO_2 .

La ausencia de animales posibilita la lixiviación de nutrientes del suelo, y una disminución de la mineralización de la materia orgánica edáfica y una reducción de la heterogeneidad enzimática del medio (Larink, 1997; Newman, 1988).

Por otro lado, al no haber diferencia significativa entre las producciones de CO_2 de

Miranda-Rangel: Protaphorura herus en la descomposición de hojarasca

los Lotes B y C, durante el período analizado, se mostró que el tiempo del experimento fue insuficiente para apreciar más claramente la incidencia de *Protaphorura herus* en la descomposición de la hojarasca de duraznos, bajo las condiciones del estudio. Lo anterior se basa en que al final del período del experimento (90 días) se registró una mayor producción del Lote C (colémbolos y microbiota) sobre los Lote A (fauna total y microbiota completa) y B (microbiota) (Cuadro 1).

Algunos trabajos como los de Baath *et al.* (1981), Edsberg (2000), Persson (1989) y Seastedt (1984), entre otros, consideraron tiempos mayores para evaluar la influencia de los colémbolos en la descomposición de la materia orgánica edáfica, pero no analizaron estas primeras etapas.

La producción de CO₂ del Lote C (colémbolos y microbiota) ($x = 65.659 \pm 34.750$ mg de CO₂, y $n = 36$ muestras) ocupó el tercer sitio (Cuadro 1). La amplia desviación estándar (la mayor de todas) indicó que las variaciones en la producción fueron las mayores, lo cual pudo ser consecuencia del desarrollo de las poblaciones de *Protaphorura herus* en las muestras, así como la incidencia positiva de estos colémbolos, sobre el desarrollo de las poblaciones de la microbiota.

Al final del experimento se observó un incremento de la producción de CO₂ del Lote C, por encima del B: lo cual pudo reflejar el desarrollo de las poblaciones de colémbolos y una más eficiente descomposición de la hojarasca de duraznos en este lote.

Estos resultados concuerdan con los obtenidos por Baath *et al.* (1981), e Ineson *et al.* (1982), quienes observaron un efecto positivo de los colémbolos sobre el proceso de mineralización de la materia orgánica y un incremento en las poblaciones bacterianas del medio.

Al finalizar los tiempos de los tratamientos no se cuantificaron los colémbolos. En cuanto a producción de CO₂ siguió el Lote B (hojarasca estéril con colémbolos) ($x = 31.869 \pm 27.757$ mg de CO₂; y $n = 40$ muestras) (Cuadro 1).

Aquí se muestra la influencia positiva que tuvieron los colémbolos en la generación de CO₂, ya sea con su propia respiración y/o con la inoculación de la microbiota a la hojarasca estéril. Este efecto se notó debido a que la producción de CO₂ fue superior (estadísticamente), a la del Lote D (hojarasca estéril) (Cuadro 1). Lo anterior refleja el aporte positivo que hizo la población de *Protaphorura herus* en el proceso de descomposición de la hojarasca de duraznos, al inocular la microbiota a los sistemas estériles, lo cual contribuyó a su descomposición. Además del desarrollo de su propia población.

El rendimiento de CO₂ del Lote E fue inferior al de los Lotes C (colémbolos y microbiota) y B (microbiota) (Cuadro 1), lo cual indica que posiblemente no se estableció la diversidad de degradadores, semejante a la de los Tratamientos C o B. Los ejemplares de *Protaphorura herus* hicieron un aporte particular a la producción

Folia Entomol. Mex. 40(3) (2001)

Cuadro 1
Producción de CO₂ (mg) de lotes y tiempos

Lote/días	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2
	Media	d.s.	F	Pr > F	Tukey	Media	d.s.	F	Pr > F	Tukey
A	85.4	12.5	3.42	0.028	A*	96.2	7.4	5.84	0.003	A
B	69.5	15.1			A, B	48.7	34.8			A, B
C	51.6	40.6			A, B	43.5	43.4			B
D	18.4	2.9			B	16.8	2.9			B
E	20.1	2.4			A, B	19.1	1.9			B

Lote/días	3	3	3	3	3	7	7	7	7	7
	Media	d.s.	F	Pr > F	Tukey	Media	d.s.	F	Pr > F	Tukey
A	113	6.21	56.33	0.001	A	90.8	4	13.1	0.001	A
B	83	4.4			B	85.6	30.8			A
C	55.8	21.5			B, C	84.2	12			A, B
D	12.7	6.3			D	12	3.5			C
E	19.7	9.5			D, C	38	29.8			C, B

Lote/días	14	14	14	14	14	30	30	30	30	30
	Media	d.s.	F	Pr > F	Tukey	Media	d.s.	F	Pr > F	Tukey
A	92.4	3.6	148.5	0.001	A	94.2	1.2	33.9	0.001	A
B	82.6	9.6			B	90.9	0.7			A
C	77.3	14.1			B	88.6	4.7			A
D	9.66	11.43			B	8.2	1.7			B
E	11.9	1.8			B	45.2	35.2			C

Miranda-Rangel: Protaphorura herus en la descomposición de hojarasca

Cuadro 1 (Continuación)
Producción de CO₂ (mg) de lotes y tiempos

Lote/días	60	60	60	60	60	90	90	90	90	90
	Media	d.s.	F	Pr > F	Tukey	Media	d.s.	F	Pr > F	Tukey
A	90.6	0.86	77.98	0.001	A	90.6	3.8	18.8	0.001	A
B	90.3	0.58			A	92.5	2.9			A
C	89.5	0.89			A	94	1.6			A
D	6.9	2.28			B	11.5	2.9			B
E	40.7	2.28			C	67.6	31.3			C

*Letras iguales conforman un solo bloque.

de CO₂ en este lote, pero no se cuantificó.

La amplitud de la desviación estándar señaló como las muestras tuvieron grandes variaciones en la producción (Cuadro 1), lo cual pudo ser consecuencia del buen desarrollo de las poblaciones implicadas (colémbolos y microbiota) en algunas muestras, y en otras el desarrollo fue raquítico.

La producción más baja de CO₂ estuvo en el Lote D (hojarasca estéril) ($x = 11.270 \pm 5.853$ mg de CO₂, y $n = 33$ muestras).

Se encontró la menor desviación estándar, lo cual significa las menores variaciones en la producción (Cuadro 1).

Estos resultados fueron consecuencia del tratamiento aplicado.

La diferencia de este Lote (D), con respecto a los otros, permitió comparar la contribución de los diversos organismos que participaron en cada uno de los tratamientos (Cuadro 1).

La prueba de medias de Tukey entre lotes mostró que éstos son desiguales a lo largo de todos los tiempos, a excepción de los Lotes B y C (Cuadro 1).

La diferencia entre los lotes y los tiempos, representa el desarrollo de las diversas poblaciones dentro de cada muestra, lo cual implicó variaciones de un tiempo a otro, y entre tratamientos.

Se hizo un análisis de varianza para observar las diferencias entre los tiempos y los lotes, y se obtuvo una $F = 16.15$ y $Pr > 0.0001$, lo cual indica que las diferencias entre los tiempos fueron significativas, y por tanto entre los lapsos se desarrollaron diferentes condiciones entre cada uno de los lotes.

Las producciones promedio para cada uno de los tiempos fueron:

Para el período de un día, la producción fue ($x = 49.030 \pm 32.837$ mg de CO₂ ; y

Folia Entomol. Mex. 40(3) (2001)

n = 24 muestras). En este período el Lote A fue el que tuvo la mayor producción de CO₂, seguido por el B y en tercer lugar el Lote C. No hubo una diferencia significativa entre los Lotes D y E.

La mayor producción del Lote A se explicó en función de la superior diversidad que contiene; y la menor producción del Lote C, al posible proceso de adaptación al que las poblaciones de la microbiota y los colémbolos estuvieron sometidos.

La amplia desviación estándar fue el reflejo de la heterogeneidad en las producciones, sobre todo en los Lotes A, B y C (Cuadro 1).

La ausencia de diferencias entre los Lotes D y E, se pudo explicar en función de un pobre desarrollo de los organismos de este último Lote (Cuadro 1).

Posteriormente se hizo un análisis de varianza para la producción de CO₂ obtenida en el período de un día (F = 3.42 y Pr > F = 0.0275), el cual mostró que las diferencias entre los lotes fueron significativas (Cuadro 1).

Al hacer una prueba de medias de Tukey entre los lotes se observó que los Lotes A, B, C y E conformaron un bloque y los Lotes B, C, D y E conforman otro bloque (Cuadro 1). Así, las diferencias más importantes para este período están entre los lotes con la comunidad completa de degradadores y aquellos donde no lo está, lo cual muestra el efecto integral del proceso de descomposición de la materia orgánica edáfica.

El siguiente período fue el de dos días (x = 44.907 ± 37.187 mg de CO₂ producido; y n = 24 muestras). En este lapso el Lote A (fauna total y microbiota completa) produjo más del doble de CO₂ que el siguiente más cercano en su producción: el B (microbiota) (Cuadro 1). Este resultado mantiene la tendencia del período anterior donde la mayor biodiversidad y biomasa de la comunidad completa de degradadores generó más CO₂.

En tanto, los Lotes B y C, no mostraron diferencias significativas entre sí; así como los D y E. Estos últimos sí las presentaron con respecto a B y C (Cuadro 1).

En este período (dos días), no se observó aún la influencia de *Protaphorura herus* y su microbiota asociada en el Lote E, de manera semejante al período de un día (Cuadro 1).

Se realizó un análisis de varianza para el tratamiento de dos días (F = 5.84 y Pr > F = 0.0028). Nuevamente, las diferencias entre los lotes fueron significativas (Cuadro 1).

La prueba de comparación de medias de Tukey mostró que los Lotes A y B conformaron un sólo bloque, debido a su mayor producción. Luego los Lotes B, C, D y E ajustaron otro bloque (Cuadro 1).

Sobresalió el Lote A con una mayor producción de CO₂, la cual pudo ser consecuencia de la superior diversidad de fauna y microbiota presentes, debido a una más eficiente descomposición de la hojarasca.

Aunque estadísticamente son semejantes los Lotes A y B, en este último hubo una

Miranda-Rangel: Protaphorura herus en la descomposición de hojarasca

reducción en la producción para este período.

La producción del tratamiento de tres días fue ($x = 56.862 \pm 40.007$ mg de CO_2 producido, y $n = 24$ muestras). El Lote A fue el que tuvo la mayor producción de CO_2 , luego le siguió el B, el Lote C fue el tercero en producción, con menos de la mitad del Lote A (Cuadro 1). La menor producción del Lote C pudo deberse a que la población de colémbolos aún no se reproducía.

También se observó una diferencia entre las producciones de los Lotes D (hojarasca estéril) y E (hojarasca estéril más colémbolos) (Cuadro 1), por lo que se apreció el papel de *Protaphorura herus* como inoculadores de microorganismos. Además del propio desarrollo de sus poblaciones como generadoras de CO_2 .

La desviación estándar tan grande señaló la gran heterogeneidad de las producciones de CO_2 , siendo el Lote C el que mayor variabilidad presentó (Cuadro 1).

En este período, el Lote A mostró el pico más alto en la producción de CO_2 (Cuadro 1). Este incremento en las primeras etapas del experimento concuerda con los resultados de Seastedt (1984), quien observó un incremento en la producción de CO_2 como consecuencia del metabolismo de sustancias simples que pudieron ser contenidas.

Algo semejante sucedió con el Lote B, ya que aquí se presentó un incremento muy marcado en este período (Cuadro 1).

En los Lotes C y E hubo un crecimiento en la generación de CO_2 , no tan pronunciado como en el Lote B (Cuadro 1).

Sólo el Lote D mostró un descenso en su producción (Cuadro 1).

A los tres días se observó un incremento en la producción de CO_2 en los Lotes A, B, C y E, lo cual pudo deberse a un aprovechamiento de sustancias simples fácilmente asimilables por los microorganismos, lo cual pudo implicar un incremento en sus poblaciones y por lo tanto un crecimiento en la producción de CO_2 , ya que trabajos como los de Seastedt (1984) y Ineson *et al.* (1982) encontraron que en los primeros tiempos de sus experimentos se incrementó la producción de CO_2 como consecuencia del metabolismo de éstas sustancias.

Para el período de tres días se hizo un análisis de varianza y se obtuvo una $F = 56.33$ y una $Pr > F = 0.0001$, lo cual significa que las diferencias entre lotes son significativas (Cuadro 1).

Al efectuar la prueba de Tukey, el Lote A formó un sólo bloque, debido a su alta producción de CO_2 (Cuadro 1).

Posteriormente, los Sistemas B y C se agruparon en un solo bloque y los Lotes C y E se asociaron en otro grupo. Aquí se pudo apreciar la influencia de los colémbolos al integrar este grupo. Finalmente, los Lotes D y E formaron un cuarto grupo (Cuadro 1).

Como pudo verse no hay tendencias claras y la amplia desviación estándar que se presentó en este período lo reflejó (Cuadro 1).

En este período, se mantuvo la diferencia del Lote A, debido a su mayor diversidad.

Folia Entomol. Mex. 40(3) (2001)

Luego se observó la influencia de los colémbolos al conformar un sólo grupo, con los Lotes C y E.

También la similitud entre los Lotes D y E, mostró que las poblaciones habitantes de este último aún presentaron un desarrollo incipiente.

A los siete días la producción de CO₂ fue de $x = 62.187 \pm 24.647$ mg (n = 23 muestras).

Aunque el Lote A fue el que presentó la mayor producción de CO₂ en este período, el mismo fue un valle dentro de su dinámica general (Cuadro 1).

En tanto que los Lotes B, C y E presentaron picos en este período, sobre todo los Lotes C y E.

El incremento en los Lotes B, C y E pudo señalar el inicio del crecimiento de las poblaciones de colémbolos en las muestras: sobre todo en el E, donde se observó una diferencia significativa con el Lote D (Cuadro 1).

La amplia desviación estándar mostró las grandes variaciones entre los lotes, sobre todo entre C y E (Cuadro 1), lo cual pudo mostrar el desarrollo de las poblaciones de *Protaphorura herus* en algunas de sus muestras.

Para el período de siete días, se realizó un análisis de varianza, y se obtuvo una $F = 13.17$ y $Pr > F = 0.0001$, o sea que las diferencias son altamente significativas (Cuadro 1).

La prueba de Tukey mostró que los Lotes A, B y C conforman un grupo, mientras que C y E forman otro grupo y los Lotes D y E integran un tercero (Cuadro 1).

La agrupación de los Lotes A, B y C refleja la acción de la fauna y la microbiota contenida en esos sistemas. También muestra el efecto de la población de *Protaphorura herus*, ya que la producción del Lote C (colémbolos y microbiota), fue semejante a la del Lote A (fauna y microbiota completa), posiblemente como consecuencia del desarrollo de las poblaciones de *Protaphorura herus*.

El segundo grupo señaló la influencia de la microbiota y los colémbolos, y el tercero la influencia de la hojarasca estéril (Cuadro 1).

El período con la menor producción fue el de 14 días ($x = 28.217 \pm 41.060$ mg de CO₂ producido; n = 22 muestras).

Esta baja producción fue muy influida por la reducida producción del Lote E (hojarasca estéril y colémbolos) (Cuadro 1).

El Lote A (fauna completa con microbiota total) fue el que mayor producción presentó, seguido de B y C; los Lotes E (colémbolos en hojarasca estéril) y D (hojarasca estéril) presentaron producciones muy semejantes (Cuadro 1).

La baja en la producción del Lote E pudo ser consecuencia de una reducción en sus poblaciones para este período (Cuadro 1). Algo semejante sucedió con el Lote C.

Este período mostró una disminución en las producciones de los Lotes B, C y E. Dicha disminución pudo atribuirse a una baja de la temperatura ambiental, imputable al inicio de la temporada de frío (principios de octubre), lo cual incidió en este

Miranda-Rangel: Protaphorura herus en la descomposición de hojarasca

resultado, ya que la sala carece de control de temperatura.

Al efectuar la prueba de medias de Tukey para este período (14 días), por si mismo conformó un grupo aparte del resto de los tiempos, debido a su menor producción (Cuadro 1).

En el período de 14 días, al hacer el ANOVA entre los lotes se obtuvo una $F = 148.53$ y una $Pr > F = 0.0001$, por lo que las diferencias son altamente significativas (Cuadro 1).

La prueba de medias de Tukey entre los lotes, arrojó que el Lote A conformó un bloque, y el resto de los lotes se asociaron en otro. Se debió a la baja producción de CO_2 que presentaron en general el resto de los tratamientos (Cuadro 1).

La producción de CO_2 a los 30 días fue de 63.3411 ± 38.307 mg en $n = 23$ muestras. En este período, la mayor producción la tuvo el Lote A (hojarasca con fauna total y microbiota completa). Los Lotes B, C y E mostraron un incremento en la producción de CO_2 , y fueron el segundo con la media mayor (Cuadro 1).

Particularmente, los Lotes C (colémbolos y microbiota) y E (colémbolos en hojarasca estéril) iniciaron una tendencia creciente en la producción de CO_2 .

La desviación estándar en este período indicó una variación grande en la producción, nuevamente en los Lotes C y E, sobre todo en este último, lo cual reflejaría el desarrollo de las poblaciones de colémbolos y microbiota.

En el período de 30 días, los Lotes A, B, C y E presentaron un incremento en la producción y el Lote D mantuvo constante la suya (Cuadro 1). Este período fue crítico para el incremento en la producción de CO_2 , ya que en todos los lotes donde se presentaron organismos hubo un aumento.

Pareciera que este fue el tiempo que necesitaron las poblaciones de colémbolos para desarrollarse. Así, Ineson *et al.* (1982) encontraron que las poblaciones de colémbolos en microcosmos, se incrementaron hacia la cuarta semana y redujeron las poblaciones de microorganismos.

Para el período de 30 días se hizo un análisis de varianza y se obtuvo una $F = 33.90$ y un $Pr > F = 0.0001$, lo cual planteó que las diferencias entre los lotes fueron altamente significativas (Cuadro 1).

Al efectuar la prueba de Tukey se tuvo que los Lotes A, B y C conformaron un sólo bloque, como consecuencia de su alta productividad. Mientras que los Lotes D y E crearon un sólo bloque cada uno (Cuadro 1).

La influencia de *Protaphorura herus* fue evidente en los tratamientos, en este período. Así el Lote C presentó un incremento en su producción, ya que alcanzó una productividad semejante a la del Lote A conformando un solo bloque con él.

El Lote E (hojarasca estéril con colémbolos), presentó una diferencia significativa con el Lote D (hojarasca estéril). Por lo que se apreció la contribución de *Protaphorura herus* como inoculadores de la microbiota, además del posible desarrollo de las poblaciones de los propios colémbolos.

Folia Entomol. Mex. 40(3) (2001)

Este período fue crítico para que se desarrollaran las poblaciones, particularmente las del Lote E.

El período de 60 días tuvo una producción de CO₂ ($x = 62.527 \pm 37.209$ mg de CO₂ producido, en $n = 24$ muestras). La generación de CO₂ en este período fue semejante entre los Lotes A, B y C (Cuadro 1).

En los Lotes A y B la producción disminuyó en este período, en comparación con el período anterior (Cuadro 1). Situación semejante se presentó en el Lote E. En tanto que en el Lote C hubo un ligero incremento.

La producción de este período se insertó dentro de la tendencia creciente en la producción de CO₂, que se analizó para los períodos de 30 y 90 días. La desviación estándar fue la menor posiblemente por el buen desarrollo de las poblaciones en los sistemas (Cuadro 1).

Para el período de 60 días, al realizarse el análisis de varianza se obtuvo una $F = 77.98$ y una $Pr > 0.0001$, por lo tanto las diferencias fueron altamente significativas (Cuadro 1).

De acuerdo con la prueba de Tukey los Lotes A, B y C conformaron un sólo bloque, con lo cual se mantuvo la tendencia del período anterior. Algo semejante sucedió con los tratamientos D y E, ya que crearon bloques independientes cada uno.

En esta etapa se mantuvo la influencia positiva de *Protaphorura herus* en la descomposición de la hojarasca de duraznos.

El lapso de 90 días presentó el mayor promedio de producción de CO₂ ($x = 74.189 \pm 32.512$ mg de CO₂, en $n = 20$ muestras).

Este resultado señaló que a más tiempo de captación, hubo una mayor fijación de CO₂, lo cual pudo ser consecuencia del mayor tiempo de captura.

El período de evaluación y las condiciones de los tratamientos, no impidieron la producción de CO₂ por ausencia de oxígeno, ya que al final del experimento se observaron incrementos marcados en la producción de los Lotes E (colémbolos en hojarasca estéril) y C (colémbolos y microbiota) (Cuadro 1). Tampoco se presentó alguna disminución significativa en algún otro de los tratamientos.

Las desviaciones estándar señalaron las variaciones menores que hubo en la producción, sobre todo entre los Lotes E y C. Estas menores variaciones en el lapso reflejan el desarrollo de las poblaciones de *Protaphorura herus*, en los tratamientos. Además el Lote C durante el período de 90 días fue el que mayor producción de CO₂ generó (Cuadro 1). Esto pudo ser consecuencia de la influencia de *Protaphorura herus*. Así, en el trabajo de Ineson *et al.* (1982) se encontró que poblaciones de colémbolos en microcosmos, pasaron de 20 a 300 individuos por muestra, en 10 semanas.

El Lote E presentó un particular incremento en la producción de CO₂ para este período, debido al posible desarrollo de la microbiota inoculada y los colémbolos (Cuadro 1).

Miranda-Rangel: Protaphorura herus en la descomposición de hojarasca

La presencia de *Protaphorura herus* en las muestras generó una retroalimentación positiva en los Lotes C y E, lo cual generó una mayor producción de CO₂.

El análisis de varianza efectuado para el último tiempo (90 días) mostró una $F = 18.80$ y una $Pr > F = 0.0001$, o sea diferencias altamente significativas (Cuadro 1). Al realizar las pruebas de Tukey se obtuvo que los Lotes A, B y C conforman un sólo bloque; y los Lotes D y E formaron cada uno un bloque independiente (Cuadro 1). El sistema C (colémbolos y microbiota), tuvo la producción más alta de CO₂, posiblemente como consecuencia del crecimiento de las poblaciones de *Protaphorura herus*.

La diferencia entre los Tratamientos D y E mostró la influencia de *Protaphorura herus* como inoculadores de microorganismos, y la producción propia de estos colémbolos.

Al realizarse una prueba de medias de Tukey entre los tiempos, para todos los Lotes, se obtuvo que los lapsos de 90 días, 30 días, 60 días y 7 días conformaron un sólo grupo; o sea que al pasar una semana, se desarrollaron las poblaciones contenidas en los sistemas y se apreció él incrementó en la producción de CO₂. Esta tendencia fue mayor en los Lotes C y E, lo cual pudo ser consecuencia de la influencia de los ejemplares de *Protaphorura herus* contenidos en los sistemas.

Luego los tiempos de un día, dos días, tres días, siete días, 30 días y 60 días conformaron otro bloque.

Lo anterior indicó que durante los primeros tiempos del experimento, la producción de CO₂ fue semejante entre los lotes con una menor diversidad (B, C, D y E).

Mientras el Lote A fue el que más CO₂ produjo debido a la mayor biodiversidad que contiene, lo cual implicó una mayor heterogeneidad enzimática y por lo tanto una más eficiente descomposición de la hojarasca de duraznos.

Conforme avanzó el tiempo, los Lotes B y C tuvieron incrementos en sus producciones de CO₂, lo cual tendió a reducir las diferencias entre los tratamientos. Así, en el Lote E (colémbolos en hojarasca estéril), se observó la incidencia de *Protaphorura herus* como inoculadores de microorganismos, además del propio desarrollo que pudieron tener sus poblaciones, ya que a partir de la cuarta semana la producción de CO₂ de este tratamiento fue estadísticamente diferente a la del Lote D (hojarasca estéril), y esta tendencia se mantuvo a través del resto del tiempo del experimento.

Por otro lado, el Lote C (hojarasca con colémbolos), al finalizar el experimento (90 días), tuvo una producción de CO₂, semejante al Lote A (hojarasca con microbiota y fauna total). Lo anterior señaló la influencia de *Protaphorura herus*, debido al posible desarrollo de sus poblaciones en las muestras. Además los aportes que hicieron para el desarrollo de la microbiota.

Todo lo anterior indicó el papel positivo que jugaron los ejemplares de *Protaphorura herus* en la descomposición de hojarasca de duraznos, bajo las condiciones analizadas.

Folia Entomol. Mex. 40(3) (2001)

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a los Dres. José G. Palacios-Vargas y Gabriela Castaño Meneses sus atinados comentarios y sugerencias para el mejoramiento del presente trabajo.

Así como a dos árbitros anónimos que hicieron las sugerencias pertinentes para mejorar el presente trabajo.

LITERATURA CITADA

- ALEXANDER, M. 1982. *Introducción a la microbiología del suelo*. AGT Editor. México. 491 pp.
- BAATH, E., U. LOHM, B. LUNDGREN, T. ROSSWALL, B. SÖDERSTRÖM AND B. SOHLENJUS. 1981. Impact of microbial-feeding animals on total soil activity and nitrogen dynamics: a soil microcosm experiment. *Oikos*, 37: 257-264.
- BENNER, B. AND P. B. KANNOWSKI. 1984. Collembola of Southwestern North Dakota: species composition and habitat distribution. *Prairie Nat.*, 16(2): 79-90
- BERG, B. 1984. Decomposition of root litter and some factors regulating the process: long-term root litter decomposition in a Scots pine forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 16: 609-618.
- CANCELA DA FONSECA, J. AND N. POINSOT-BALAJUER. 1983 Les régimes alimentaires des microarthropodes du sol en relation avec la décomposition de la matière organique. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 108 (3): 371-388.
- CHRISTIANSEN, K. 1992 Springtails. *The Kansas School Naturalist*, 39 (1): 1-16.
- EDSBERG, E. 2000. The quantitative influence of enchytraeids (Oligochaeta) and microarthropods on decomposition of coniferous raw humus in microcosms. *Pedobiologia*, 44: 132-147.
- HARRIS, P. 1988 Ecology of the soil population. 472-499. In: Wild, A. (Ed.). *Russell's soil conditions and plant growth*. J. Willey & Sons. 11 Ed. N. Y.
- HOPKIN, S. 1997. *Biology of the springtails (Insecta: Collembola)*. Oxford University Press. N. Y. 330 pp.
- HUIHTA, V., T. PERSSON AND H. SETÄLÄ. 1998. Functional implications of soil fauna diversity in boreal forests. *Applied Soil Ecology*, 10: 277-288.
- INESON, P., M. LEONARD AND J. ANDERSON. 1982. Effect of collembolan grazing upon nitrogen and cation leaching from decomposing leaf litter. *Soil Biology and Biochemistry*, 14: 601-605.
- IRMLER, U. 2000. Changes in the fauna and its contribution to mass loss and N release during leaf litter decomposition in two deciduous forests. *Pedobiologia*, 44: 105-118.
- LARINK, O. 1997. Springtails and mites: important knots in the food web of soils. 225-264 p. In: Benckiser, G. (Ed.). *Fauna in soil ecosystems. Recycling Processes, nutrient fluxes, and agricultural production*. Marcel Dekker, Inc. N. Y.
- MIRANDA, A. 1998. *Papel de los degradadores en ecosistemas terrestres y acuáticos*, Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo. 19 p.
- MIRANDA, A. Y G. PALACIOS-VARGAS. 1992. Estudio comparativo de las comunidades de colémbolos edáficos de bosque de *A. religiosa* y cultivo de haba (*Vicia faba*). *Agrociencia Serie PROTECCION VEGETAL*, 3 (3): 7-18.
- NEWMAN, J. 1988. The soil fauna other than protozoa. 500-525 p. In: Wild, A. (Ed.). *Russell's Soil Conditions and Plant Growth*. J. Willey and Sons, Inc. 11 Ed. N. Y.
- PERSSON, T. 1989. Role of soil animals in C and N mineralisation. *Plant Soil*, 115: 241-245.
- PETERSEN, H. 1981. The respiratory metabolism of Collembola species from a Danish beech wood. *Oikos*, 37 (2): 273-286.
- PETERSEN, H. AND M. LUXTON. 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition in decomposition processes. *Oikos* 39, (3): 287-388.
- SEASTEDT, T. 1984. The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. *Annual Review of Entomology*, 29: 25-46.
- STEVENSON, F. AND M. COLE. 1999. *Cycles of soil. Carbon, nitrogen, phosphorus, sulfur, micronutrients*.

Miranda-Rangel: Protaphorura herus en la descomposición de hojarasca

- J. Willey & Sons, Inc. 2nd. Ed. N.Y. 427 pp.
SOKAL, R. & J. ROHLF. 1968. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research.* W.H. Freeman and Co. N.Y. 776 pp.
XINGJUN, T., H. TAKEDA AND J. AZUMA. 2000. Dynamics of organic-chemical components in leaf litters during a 3.5-year decomposition. *European Journal of Soil Biology.*, 36: 81-89.
ZAR, J. 1984. *Biostatistical analysis.* Prentice-Hall. 2nd. Ed. N.Y. 693 p.

Recibido: 4 de noviembre de 1999

Aceptado: 12 de octubre del 2001.

V.- DISCUSIÓN GENERAL

En el sistema del suelo de la huerta de durazno muy probablemente se establecieron relaciones mutualistas entre los árboles de durazno y los colémbolos edáficos, ya que los primeros son la principal fuente de materia orgánica que llega al suelo a través de la hojarasca, con lo cual aportan los nutrientes necesarios para el desarrollo de la comunidad de colémbolos del suelo, y estos ingieren y participan en la mineralización de la misma, con lo cual los nutrientes contenidos en ella quedan nuevamente a disposición de las plantas (Wardle 2002).

Además, la hojarasca de durazno fue muy probablemente una fuente de alimento consumible para los colémbolos, ya que se conoce que las plantas cuando crecen en medios ricos (como fue el suelo de la huerta de duraznos por los abonos y fertilizantes aplicados) disminuyen los posibles mecanismos de defensa como son la producción de compuestos secundarios y la reducción de nitrógeno en sus tejidos (Begon *et al.* 1999). La hojarasca con estas características se conoce que es fácilmente colonizada por la microbiota degradadora (como son los hongos y las bacterias), la cual es buscada y consumida por los colémbolos del suelo (Christiansen 1964). Así los colémbolos edáficos de la huerta de durazno muy probablemente se constituyeron en catalizadores de la mineralización de la hojarasca del cultivo, lo cual se hizo evidente en el trabajo experimental en el microcosmos donde *P. herus* inoculó microorganismos a la hojarasca estéril de durazno, con lo cual se estimuló su descomposición (Miranda-Rangel 2001). También se conoce que al consumir la microbiota degradadora los colémbolos edáficos estimulan su desarrollo (particularmente con los hongos) (Beare *et al.* 1992), y sus excrementos transforman física y químicamente lo que consumieron, desechando pelets, los cuales son fácilmente colonizados por los microorganismos edáficos, y contienen un alto contenido de agua, todo lo cual acelera la mineralización del sustrato sobre el que actúan los colémbolos (Bardgett y Chan 1999). Lo cual también plantea una relación mutualista entre los colémbolos edáficos y la biota degradadora del suelo (Wardle 2002).

La hojarasca fue un recurso nuevo que se incorporó al suelo, el que desarrolló diferentes funciones como retener la humedad, mantener la estructura del mismo, reducir la erosión eólica e hidráulica, reducir las variaciones de temperatura diurna y anual del suelo, ser una fuente de alimento para algunas poblaciones de colémbolos del suelo, ser el sustrato de una sucesión de microorganismos, y ser un sustrato microestratificado donde se desarrollan diferentes poblaciones de microorganismos saprofitos, todas las cuales beneficiaran a los colémbolos y al resto de los organismos edáficos, incluyendo al propio cultivo (Aguilera 1989; Buckman y Brady 1993).

La presencia de la hojarasca sobre el suelo generó nuevas condiciones, que permitieron un crecimiento importante de la densidad de algunas poblaciones de colémbolos edáficos, particularmente *C. thermophilus*, la cual al inicio del estudio no existía en el sustrato, y al final del mismo, fue la población más abundante de este, lo que muestra a una población muy eficiente en la colonización y aprovechamiento del nuevo sustrato, ya que se conoce que los colémbolos son capaces de desplazarse de un parche a otro, en busca de sus alimentos preferidos, guiados principalmente por el olor de los hongos que consumen (Wardle 2002) y a distancias tan largas como 40 cm dentro del suelo (Jorgensen *et al.* 2003).

El manejo de la huerta de durazno facilitó el incremento de la densidad y la riqueza de la comunidad de colémbolos edáficos, ya que el aporte de fertilizantes, abonos y riegos al suelo, permitió en primera instancia el desarrollo de la microbiota del suelo, ya que se conoce que ésta es resiliente a las perturbaciones (en este caso inducidas por el manejo de la huerta), debido a que en una cuantas horas pueden incrementarse las poblaciones de estos organismos, luego de la aplicación de fertilizantes y riegos (Buckman y Brady 1993), y los colémbolos son resilientes y resistentes a las perturbaciones, ya que cuando el medio se vuelve adverso por ejemplo por la reducción de humedad en el medio pueden entrar en anhidrobiosis (Belgnaoui y Barra 1989; Huhta y Hänninen 2001), y luego del riego se vuelven activos y se reproducen fácilmente, como sucedió en enero (cuando se regó y fertilizó el suelo), y fue la segunda colecta más diversa.

La aplicación de fertilizantes al suelo de la huerta como la gallinaza, implicó el ingreso de formas inestables de carbono y nitrógeno al suelo, las cuales se conoce que estimulan el desarrollo de los microorganismos edáficos, los cuales son mineralizados (Tisdale y Nelson 1988). Al incrementarse la biomasa microbiana edáfica aumenta la disponibilidad de fuentes de nutrientes para los colémbolos del suelo de la huerta (Beare *et al.* 1992).

La adición de recursos al suelo como los fertilizantes y abono se conoce que incrementa los niveles de carbono y nitrógeno en el mismo, lo cual incide en un aumento de las densidades de las poblaciones de los degradadores del suelo (Chen and Wise 1999), los colémbolos entran como un eslabón de esta cadena y no fueron la excepción.

La comunidad de colémbolos edáficos de la huerta de duraznos resultaron indicadores de las condiciones edáficas, ya que la abundancia presentó correlaciones positivas con el contenido de materia orgánica y negativas con la CIC y la relación C/N. La riqueza presentó correlaciones positivas con el contenido de materia orgánica y el nitrógeno total. Y la diversidad correlacionó positivamente con el nitrógeno total, el calcio y la relación C/N, y negativamente con el pH. Este es un trabajo pionero en este aspecto, ya que se consideraron tantos recursos del suelo y su interacción con los parámetros de la comunidad, ya que se han hecho intentos aislados como el Ponge (1983) donde se analiza la influencia del pH sobre los colémbolos, o el de Simón Benito y Lucíañez (2000) donde hace un análisis multivariado de la comunidad de colémbolos, pero conociendo mucha información previa sobre la biología de las especies analizadas.

También se encontró que *Cryptopygus. thermophilus* fue una especie exitosa en la colonización de la hojarasca del cultivo. Además fue clave para la estructura de la comunidad de colémbolos edáficos en la huerta de duraznos, ya que fue la especie más abundante en ambos estratos, y resultó significativamente sensible de manera inversa a los contenidos de P, Ca y CIC del suelo, por lo cual la hacen indicadora de las condiciones del suelo. A partir de esta información y de los registros del pH del suelo a lo largo del estudio, se deduce que esta especie prefiere los ambientes ácidos.

La comunidad de colémbolos edáficos muy posiblemente tuvo una influencia positiva en la descomposición de la hojarasca de duraznos, ya que en el trabajo experimental se observó el papel que jugó *Protaphorura herus* como inoculador de microorganismos en la hojarasca de duraznos estéril, función que se conoce que desarrollan comúnmente los colémbolos edáficos en los medios naturales, ya que se conoce que consumen, controlan y dispersan a los microorganismos asociados a la descomposición de la materia orgánica de origen vegetal (Christiansen, 1964; Faber *et al.* 1992; Bardgett y Chan, 1999). También se observó la acción conjunta de microorganismos y *P. herus* en la degradación de la hojarasca a través de la producción de CO₂, lo cual mostró la influencia significativa de esta especie en la descomposición de la hojarasca de durazno, ya que se conoce que los colémbolos participan en la transformación química y física de la hojarasca que consumen para facilitar su degradación (Cancela Da Fonseca y Poinso-Balaguer. 1983; Christiansen, 1992; Chagnon *et al.* 2000). Además se reconoce que el ramoneo que hacen los colémbolos sobre las hifas del sustrato que consumen, liberan nutrientes al medio, que pueden ser aprovechados tanto por los microorganismos (los propios hongos), como por las plantas que se desarrollan en el suelo (Jorgensen *et al.* 2003), e incrementan los hongos su tasa respiratoria cuando son ramoneados a tasas intermedias (Hanlon, 1981).

La interacción entre la comunidad de colémbolos y la hojarasca del cultivo pudo incidir en una mejora de la calidad del suelo, por encima de la aplicación de fertilizantes químicos, ya que estos últimos se pierden rápidamente del mismo, ya sea por lixiviación (particularmente los nitratos), o por fijación (particularmente el fósforo), bajo las condiciones de la huerta, lo cual implica hacer aportes frecuentes de estos elementos al suelo, con el creciente costo de la fertilización y la posible contaminación al medio (Stevenson y Cole 1999), lo cual no se presenta cuando se mineraliza la materia orgánica edáfica, ya que ésta libera paulatinamente sus nutrimentos al suelo (Burges y Raw 1971; Buckman y Brady 1993).

Es necesario efectuar más estudios sobre la influencia de los colémbolos edáficos en la mineralización de la materia orgánica, ya que se carece de información sobre

la participación específica de las poblaciones de estos microartrópodos en ecosistemas particulares, así como de la comunidad en su conjunto, ya que a la fecha lo que tradicionalmente se hace es evaluar la influencia de la comunidad de colémbolos edáficos utilizando bolsas de malla con diferentes aberturas y se evalúa la pérdida de biomasa del material contenido a través del tiempo (Beck 1983; Canceleda Da Fonseca y Poinso-Balaguer 1983; Emmerling, 1998; Beare *et al.* 1992; Kandeler *et al.* 1999). En general son pocos los trabajos que tratan sobre estudios de microcosmos utilizando a estos organismos como degradadores y los estudios efectuados evalúan períodos largos (uno a tres años), y no se hace hincapié en las primeras etapas del proceso (Baath *et al.* 1981; Bardgett y Chan 1999; Edsberg 2000; Irmiler 2000; Xingjun *et al.* 2000).

Finalmente, los colémbolos como indicadores de las condiciones del suelo, pueden ser trascendentes en los estudios para determinar zonas de manejo o protección ecológica, ya que la distribución de especies o comunidades particulares puede utilizarse como indicadora de la extensión de un bioma determinado, el cual puede ser protegido (Simón Benito y Lucíañez 2000).

De los anteriores estudios se obtuvieron las siguientes conclusiones generales:

1. Los colémbolos edáficos de la huerta de durazno fueron indicadores de las condiciones químicas y físicas del suelo. Así la densidad de la comunidad de colémbolos correlacionó de manera directa con el contenido de materia orgánica, y de manera inversa con la CIC y la relación C/N. La riqueza correlacionó de manera directa con la materia orgánica y el nitrógeno total, y la diversidad correlacionó de manera directa con el nitrógeno total, el calcio y la relación C/N, y de manera inversa con el pH. También *Cryptopygus thermophilus* (la especie más abundante en ambos estratos del suelo) fue indicadora de las condiciones físicas y químicas del suelo, ya que correlacionó significativamente de manera inversa con el pH, el fósforo, el calcio y la CIC.
2. *Cryptopygus thermophilus* fue una especie exitosa en la colonización de la hojarasca del cultivo, ya que fue un recurso que se incorporó al suelo al inicio del

periodo de estudio, y en la primera colecta no apareció en el estrato, posteriormente fue la especie más abundante del mismo.

3. *Cryptopygus thermophilus* resultó ser una especie clave en la comunidad de colémbolos, ya que fue la especie más abundante en ambos estratos.
4. La comunidad de colémbolos edáficos presentó una separación de nichos, aún dentro de los mismos gremios.
5. Una especie de colémbolos (*Protaphorura herus*) participó de manera significativa en la producción de CO₂, en un microcosmos, durante la descomposición de la hojarasca de durazno.
6. *Protaphorura herus* participó de manera significativa en la inoculación de microorganismos a la hojarasca de durazno estéril, para su descomposición en un microcosmos.

LITERATURA CITADA

Aagaard, A. y K. Thorup. 2000. Collembola and mites in plots fertilized with different types of green manure. **Pedobiologia** **44**: 556- 566.

Aguilera, N. 1989. *Tratado de edafología de México. Tomo I*. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 222 pp.

Alexander, M. 1982. *Introducción a la microbiología del suelo*. AGT Editor, S.A. México. 491 pp.

Alfonso, A. y A. López. 1996. Diagnóstico del mercado de durazno (*Prunus persica* L.) Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, Méx. 94 pp.

Almaraz, J. 1996. Análisis de la oferta y demanda de durazno (*Prunus persica* Batsch) a nivel nacional de 1970 a 1994. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, México. 86 pp.

Al-Safadi, M. 1988. Observations on the behavior of *Cryptopygus thermophilus* Axelson (Collembola: Isotomidae). **Revue de Écologie et Biologie du Sol** **25**: 333-341.

Atlavinyté, O. 1971. The activity of lumbricidae, acarina and collembola in the straw humification process. **Pedobiologia** **11**: 104-115.

Avers, C. 1983. *Biología celular*. Grupo Editorial Iberoamérica, México, 532 p.

Baath, E., U. Lohm, B. Lundgren, T. Rosswall, B. Söderström y B. Sohlenius. 1981. Impact of microbial-feeding animals on total soil activity and nitrogen dynamics: a soil microcosm experiment. **Oikos** **37**: 257-264.

Babenko, A. 2000. Collembolan assemblages of polar deserts and subarctic nival communities. **Pedobiologia** **44**: 421-429.

- Bardgett, R. y K. Chan. 1999. Experimental evidence that soil fauna enhance nutrient mineralization and plant nutrient uptake in montane grassland ecosystems. **Soil Biology and Biochemistry** 31: 1007 – 1014.
- Barra, J. y K. Christiansen. 1975. Experimental study of aggregation during the development of *Pseudosinella impediens* (Collembola, Entomobryidae). **Pedobiologia** 15: 343-347.
- Beare, H., R. Parmelee, P. Hendrix y W. Cheng. 1992. Microbial and faunal interactions and effects on litter nitrogen and decomposition in agroecosystems. **Ecological Monographs** 62: 569-591.
- Beck, L. 1983. Terrestrial ecosystems. On the soil biology of deciduous forests. **Verhandlungen Deutsch Zoologisch Gesellschaft**: 37-54.
- Begon, M., J. Harper y R. Townsend. 1999. *Ecología. Individuos, Poblaciones y Comunidades*. Omega, Madrid. 954 pp.
- Belgnaoui, S. y J. Barra. 1989. Water loss and survival in the anhydrobiotic Collembola *Folsomides angularis* (Insecta). **Revue de Écologie et Biologie du Sol** 26: 123-132.
- Belotti, E. y U. Babel. 1993. Variability in space and time and redundancy as stabilizing principles of forest humus profiles. **European Journal of Soil Biology** 29: 17-27.
- Benner, B. y P.B. Kanno. 1984. Collembola of Southwestern North Dakota: Species composition and habitat distribution. **Prairie Naturalist** 16: 79-90.
- Bernardi de F. y V. Parsi. 1968. Osservazioni sui regime alimentare di alcune specie di *Orchesella* e *Tomocerus* (Collembola) in una valle alpina (Val-Malenco). **Rendiconti Classe Scienze fisiche matematiche e naturali XLV**: 582-590.

Bird, G.A. y L. Chatarpaul. 1985. Effect of whole-tree and conventional forest harvest on soil microarthropods. **Canadian Journal of Zoology** **64**: 1986–1993.

Bonnet, L., P. Cassagnau y D.C. de Izarra. 1972. Étude écologique des collemboles muscicoles du Sidobre (Tarn). III. Répartition des espèces en fonction des biotopes. **Bulletin de la Société D'Histoire Naturelle de Toulouse**. **108 (1-2)**: 263-279.

Bonnet, L., P. Cassagnau y L. Deharveng. 1976. Un exemple de rupture de l'équilibre biocénotique par déboisement: Les peuplements des Collemboles édaphiques du Piau d'Engaly (Hautes-Pyrénées). **Revue de Écologie et Biologie du Sol**. **13**: 337-351.

Brady, N. y R. Weil. 1996. *The nature and properties of soils*. Eleventh edition. Prentice Hall. New Jersey. 740 pp.

Buckman, H. y N. Brady, 1993. *Naturaleza y propiedades de los suelos*. UTEHA, México. 590 pp.

Burges, A. y F. Raw, 1971. *Biología del suelo*. Omega. Barcelona. 587 pp.

Cancela Da Fonseca, J. y N. Poinso-Balaguer. 1983. Les régimes alimentaires des microarthropodes du sol en relation avec la décomposition de la matière organique. **Bulletin de la Société Zoologique de France** **108**: 371-388.

Carnogursky, J., Z. Krumpálová, S. Kalúz y M. Wirthová. 1994. Soil arthropods of forest and adjacent agrocoenoses in certain localities of the Danube region in Southwestern Slovakia. **Biologia Bratislava** **49/2**: 173-183.

Castaño-Meneses, G., J. Palacios-Vargas y L. Cutz-Pool. 2004. Feeding habits of Collembola and their ecological niche. **Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoología** **75 (1)**: 135-142.

Castri di, F. y V. Astudillo. 1966. Análisis de algunas causas abióticas de variación en la densidad de la fauna del suelo. **Actas del Primer Coloquio Latinoamericano de Biología del Suelo. Monografías I, UNESCO: 371-377.**

Chagnon, M., C. Hébert y D. Paré. 2000. Community structures of Collembola in sugar maple forests: relations to humus type and seasonal trends. **Pedobiologia 44: 148-174.**

Chapman, H. y P. Pratt. 1961. *Methods of analysis for soils, plants, and waters.* University of California. Riverside. 309 pp.

Chernova, N.M. y N.A. Kuznetsova. 2000. Collembolan community organization and its temporal predictability. **Pedobiologia 44: 451-466.**

Choudhuri, D. y S. Roy. 1970. Interactions between soil Collembola and other subterranean arthropods. **Science and Culture 36: 280-282.**

Choudhuri, D. y S. Roy. 1971. The Collembola (Insecta) of the uncultivated fields in Burdwan District (West Bengal), with remarks on correlation between monthly population and certain soil factors. **Proceedings of the zoological Society 24: 33-39.**

Christen, A. 1975. Some fungi associated with Collembola. **Revue de Écologie et Biologie du Sol 12: 723-728.**

Christiansen, K. A. 1964. Bionomics of Collembola. **Annual Review of Entomology 9: 147-178.**

Christiansen, K. A. 1967. Competition between collembolan species culture jars. **Revue de Écologie et Biologie du Sol (3): 439-462.**

Christiansen, K. A. 1971. Factors affecting predation on collembola by various arthropods. **Annales de Spéléologie 26: 97-106.**

Christiansen, K. A. 1992. Springtails. **The Kansas School Naturalist** **39**: 1-16.

Christiansen, K. A. y P. F. Bellinger. 1994. *The Collembola of North America. North of The Rio Grande. A taxonomic analysis*. Grinnell College, Iowa. 1322 pp.

Clemen, R. y L. Pedigo. 1970. Collembola populations from selected arable fields. **Proceedings North Central Branch Entomologist Society of America** **25**: 115-119.

Covarrubias, R. 1989. Datos sobre la fauna de microartrópodos, en un ciclo anual en diferentes substratos de un bosque de *Nothofagus pumilio*. **Acta Entomológica Chilena** **15**: 131-142.

Dalens, H. 1982. Acides aminés libres dans deux populations d'*Hypogastrura tullbergi* (Schaffer), (Collembola). **Revue de Écologie et Biologie du Sol** **19**: 251-258.

Davidson, J. 1933. The distribution of *Sminthurus viridis* L. (Collembola) in South Australia, based on rainfall, evaporation and temperature. **The Australian Journal of Experimental Biology and Medical Science** **11**: 59-66.

Davies, D. y D. Payne. 1988. Management of soil physical properties. *In*: Wild, A. *Russell's Soil Conditions and Plant Growth*. 11a. edición. John Wiley and Sons. Nueva York. 412 – 448 pp.

Dekkers, Th., P. van der Werf y P. van Amelsvoort. 1994. Soil collembola and acari related to farming systems and crop rotations in organic farming. **Acta Zoologica Fennica** **195**: 28-31.

De Ruiter, P., J. Van Veen, J. Moore, L. Brussaard y H. Hunt. 1993. Calculation of nitrogen mineralization in soil food webs. **Plant and Soil** **157**: 263-273.

Dittmer, S. y S. Schrader. 2000. Longterm effects of soil compaction and tillage on Collembola and straw decomposition in arable soil. **Pedobiologia** **44**: 527-538.

Draper, N. y H. Smith. 1966. *Applied regression analysis*. John Wiley and Sons, Nueva York. 226 pp.

Dunger, W. 1986. Observations on the ecological behaviour of some species of the *Tullbergia krausbaueri* group. **2nd. International Seminar on Apterygota**: 112-115.

Edsberg, E. 2000. The quantitative influence of enchytraeids (Oligochaeta) and microarthropods on decomposition of coniferous raw humus in microcosms. **Pedobiologia 44**: 132-147.

Elliott, R., H. Hunt y D. Walter. 1988. Detrital foodweb interactions in North American Grassland Ecosystems. **Agriculture, Ecosystems and Environment 24**: 41-56.

Emmerling, C. 1998. Kinetics of litter decomposition in restored forest soil. **Pedobiologia 42**: 185-192.

Faber, H., A. Teuben, M. Berg y P. Doelman. 1992. Microbial biomass and activity in pine litter in the presence of *Tomocerus minor* (Insecta, Collembola). **Biology and Fertility of Soil 12**: 233-240.

Farahat, A. 1966. Studies on the influence of some fungi on Collembola and Acari. **Pedobiologia 6**: 258-268.

Fava, F. y A. Piccolo. 2002. Effects of humic substances on the bioavailability and aerobic biodegradation of polychlorinated byphenils in a model soil. **Biotechnology and bioengineering 77**: 204-211.

Fjellberg, A. 1985 Recent advances and future needs in the study of Collembola biology and systemics. **Quaestiones Entomologicae 21**: 559-570.

Fratello, B., M. Sabatini, L. Mola, C. Uscidda y C. Gessa. 1989. Effects of agricultural practices on soil arthropoda: organic and mineral fertilizers in alfalfa fields. **Agriculture, Ecosystems and Environment** **27**: 227-239.

Gallardo, A. y J. Merino. 1999. Control of leaf litter decomposition rate in a Mediterranean shrubland as indicated by N, P and lignin concentrations. **Pedobiologia** **43**: 64-72.

García, E. 1981. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. 3a. edición. Instituto de Geografía, Universidad Autónoma de México, México. 241 pp.

Gauch Jr., H. 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press, Nueva York. 298 pp.

Ghoshai, N. y K. Singh. 1995. Effects of farmyard manure and inorganic fertilizer on the dynamics of soil microbial biomass in a tropical dry land agroecosystem. **Biology and Fertility of Soil** **19**: 231-238.

Gill, R. 1969. Soil microarthropod abundance following old-field litter manipulation. **Ecology** **50**: 605-616.

Greenslade, P. 1981. Survival of Collembola in arid environments: observations in South Australia and the Sudan. **Journal of Arid Environments** **4**: 219-228.

Hagvar, S. y G. Abrahamsen. 1990. Microarthropoda and enchytraeidae (Oligochaeta) in naturally lead-contaminated soil: a gradient study. **Environmental Entomology** **19**: 1262-1277.

Hanlon, R. 1981. Influence of grazing by Collembola on the activity of senescent fungal colonies grown on media of different nutrient concentration. **Oikos** **36**: 362-367.

- Hanlon, E. 2000. *Soil analysis handbook of reference methods. Soil and plant analysis council, Inc.* CRC Press, Nueva York. 247 pp.
- Harris, P. 1988. The microbial population of the soil. *In: Wild, A. Russell's Soil Conditions and Plant Growth.* 11a edición. John Wiley and Sons, Nueva York, 449-471 pp.
- Hashimoto, H. y H. Tamura. 1994. Change in collembolan community during litter breakdown. **Acta Zoologica Fennica 195**: 67-68.
- Hazra, A. y D. Choudhuri. 1983. A study of Collembolan communities in cultivated and incultivated sites of West Bengal in relation to three major soil factors. **Revue de Écologie et Biologie du Sol 20**: 385-401.
- Hesse, P. 1971. *A textbook of soil chemical analysis.* Chemical Publishing Co., Inc., Nueva York. 520 pp.
- Hopkin, S. 1997. *Biology of the springtails (Insecta: Collembola).* Oxford University Press, Oxford. 330 pp.
- Huhta, V. y S-M. Hänninen. 2001. Effects of temperature and moisture fluctuations on an experimental soil microarthropod community. **Pedobiologia 45**: 279-286.
- Irmiler, U. 2000. Changes in the fauna and its contribution to mass loss and N release during leaf litter decomposition in two deciduous forests. **Pedobiologia 44**: 105-118.
- Izarra de D. y R. Boo. 1980. Los efectos de una reforestación con plantas introducidas sobre los microartrópodos del suelo. **Ecología Argentina 5**: 59-70.
- Jackson, M. 1976. *Análisis químico de suelos.* Omega, Barcelona. 662 pp.

Jenkinson, D. 1988. Soil organic matter and its dynamics. In: Wild, A. *Russell's Soil Conditions and Plant Growth*. 11a edición. John Wiley and Sons, Nueva York, 564 – 607 pp.

Jorgensen, H., S. Elmholt y H. Petersen. 2003. Collembolan dietary specialisation on soil grown fungi. **Biology and Fertility Soil** **39**: 9-15.

Kandeler, E., C. Kampichler, R. Joergensen y K. Mölter. 1999. Effects of mesofauna in a spruce forest on soil microbial communities and N cycling in field mesocosms. **Soil Biology and Biochemistry** **31**: 1783-1792.

Klironomos, J., P. Widden e I. Deslandes. 1992. Feeding preferences of the collembolan *Folsomia candida* in relation to microfungal successions on decaying litter. **Soil Biology and Biochemistry** **24**: 685-692.

Kováč, L. 1994. Effects of soil type on collembolan communities in agroecosystems. **Acta Zoologica Fennica** **195**: 89-93.

Kováč, L. y D. Miklisová. 1997. Collembolan communities (Hexapoda, Collembola) in arable soils of East Slovakia. **Pedobiologia** **41**: 62-68.

Kováč, L., E. Schnitzerová, D. Miklisová y R. Mati. 1999. Gamasina communities (Acari, Parasitiformes) of arable soils with two different soil types. **Pedobiologia** **43**: 54-63.

Krebs, C. 1978. *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance*. 2a. Edición. Harper & Row, Nueva York. 678 pp.

Krebs, C. 1989. *Ecological methodology*. Harper and Row, Nueva York. 652 pp.

Lamoncha, K. y D. Crossley Jr. 1998. Oribatid mite diversity along an elevation gradient in a Southeastern Appalachian forest. **Pedobiologia** **42**: 43-55.

- Larink, O. 1997. Springtails and mites: Important knots in the food web of soil. In: Benckiser, G. *Fauna in soil ecosystems. Recycling processes, nutrient fluxes, and agricultural production*. Marcel Dekker, Inc., Nueva York, 225-264 pp.
- Loranger, G., J. Ponge, E. Blanchart y P. Lavelle. 1998. Impact of earthworms on the diversity of microarthropods in a vertisol (Martinique). **Pedobiologia** **42**: 165-172.
- Ludwig, J. y J. Reynolds. 1988. *Statistical Ecology. A primer on methods and computing*. John Wiley and Sons, Nueva York, 466 pp.
- Lussenhop, J. 1992. Mechanisms of microarthropod-microbial interactions in soil. **Advances in Ecological Research** **23**: 1-33.
- Macnamara, Ch. 1924. The food of collembola. **The Canadian Entomologist** **56**: 99-105.
- MacKay, W. 1986. Effects of increased soil moisture and reduced soil temperature on a desert soil arthropod community. **The American Midland Naturalist** **116**: 45-56.
- Melecis, V. 1985. Springtails (Collembola) as bioindicators of soil pollution. In: **Colloquium Pedobiología Soil Fauna and Soil Fertility**, Moscú : 684-685.
- Mendoza, S., F. Villalobos, L. Ruiz y A. Castro. 1999. Patrones ecológicos de los colémbolos en el cultivo de maíz en Balun Canal, Chiapas, México. **Acta Zoológica Mexicana (n.s.)** **78**: 83-101.
- Messer, C., K. Dettner, S. Schulz y W. Krancke. 1999. Phenolic compounds in *Neanura muscorum* (Collembola, Neanuridae) and the role of 1,3-dimethoxybenzene as an alarm substance. **Pedobiologia** **43**: 174-182.

Miranda-Rangel, A. 2001. Evaluación de la influencia de *Protaphorura herus* Christiansen y Bellinger (Collembola: Onychiuridae) en la descomposición de hojarasca de durazno (*Prunus persica* (L.) Sieb. Y Zucc.), a través de la producción de CO₂. **Folia Entomológica Mexicana** 40: 407-422.

Miranda-Rangel, A. y G. Palacios-Vargas. 1992. Estudio comparativo de las comunidades de colémbolos edáficos de bosque de *Abies religiosa* y cultivo de haba (*Vicia faba*). **Agrociencia. Serie Protección vegetal** 3: 7-18.

Moore, J. y D. Walter. 1988. Arthropod regulation of micro- and mesobiota in below-ground detrital food webs. **Annual Review of Entomology** 33: 419-439.

Newell, K. 1984. Interaction between two decomposer basidiomycetes and a collembolan under sitka spruce: Distribution, abundance and selective grazing. **Soil Biology and Biochemistry** 16 : 227-234.

Niklasson, M., H. Petersen y D. Parker Jr. 2000. Environmental stress and reproductive mode in *Mesaphorura macrochaeta* (Tullbergiinae, Collembola). **Pedobiologia** 44: 476-488.

Nosek, J. 1981. Ecological niche of Collembola in biogeocoenoses. **Pedobiologia** 21: 106-171.

Okoh, I.A., M. Badejo, I. Nathaniel y G. Tian. 1999. Studies on the bacteria, fungi and springtails (Collembola) of an agroforestry arboretum in Nigeria. **Pedobiologia** 43: 18-27.

Oseguera, J. 1991. Algunos estudios de suelos derivados de cenizas volcánicas y andosoles de la meseta tarasca, en Zacán, Municipio de los Reyes, Estado de Michoacán. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 102 pp.

Page, A. (ed). 1982. *Methods of soil analysis. Part 2. Chemical and microbiological properties*. 2a. edición. No. 9 (Parte 2) en Series Agronomy, Madison. 1159 pp.

Palacios-Vargas, J.G. 1990. *Diagnosis y clave para determinar las familias de los Collembola de la Región Neotropical*. Manuales y Guías para el Estudio de los microartrópodos. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 15 pp.

Palacios-Vargas, J.G. y G. Castaño-Meneses. 2002. Collembola associated with *Tillandsia violacea* (Bromeliaceae) in Mexican *Quercus-Abies* forest. **Pedobiologia** **46**: 395-403.

Paoletti, M., E. Iovane y M. Cortese. 1988. Pedofauna bioindicators and heavy metals in five agroecosystems in North-East Italy. **Revue de Écologie et Biologie du Sol** **25**: 33-58.

Parkinson, D., S. Visser y J. Whittaker. 1979. Effects of collembolan grazing of fungal colonization of leaf litter. **Soil Biology and Biochemistry** **11**: 529-535.

Payne, D. 1988. The behaviour of water in soil. In: Wild, A. *Russell's Soil Conditions and Plant Growth*. 11a. Edición. John Wiley and Sons, Nueva York, 315-337 pp.

Payne, D. y P. Gregory. 1988. The temperature of the soil. In: Wild, A. *Russell's Soil Conditions and Plant Growth*. 11a. Edición. John Wiley and Sons, Nueva York, 282-297 pp.

Pereira, A., M. Graça y M. Molles. 1998. Leaf litter decomposition in relation to litter physico-chemical properties, fungal biomass, arthropod colonization, and geographical origin of plant species. **Pedobiologia** **42**: 316-327.

Persson, T. 1989. Role of soil animals in C and N mineralization. **Plant and Soil** **115**: 241-245.

Petersen, H. 1994. A review of collembolan ecology in ecosystem context. **Acta Zoologica Fennica** **195**: 111-118.

Petersen, H. 2000. Collembola populations in an organic crop rotation: Population dynamics and metabolism after conversion from clover-grass ley to spring barley. **Pedobiologia** **44**: 502-515.

Petersen, H. y M. Luxton. 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. **Oikos** **39**: 289-315.

Ponge, J. 1983. Les collemboles, indicateurs du type d'humus en milieu forestier. Resultats obtenus au Sud de Paris. **Acta Oecologica, Oecologia Generalis** **4**: 359-374.

Ponge, J., P. Arpin y G. Vannier. 1993. Collembolan response to experimental perturbations of litter supply in a temperate forest ecosystem. **European Journal of Soil Biology** **29**: 141 – 153.

Prasse, I. 1985. Indications of structural changes in the communities of microarthropods of the soil in an agro-ecosystems after applying herbicides. **Agriculture, Ecosystems and Environment** **13**: 205-215.

Quiñones, H. 1996. El subsector frutas de clima templado y el Mercado exterior de México. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, Méx. 102 pp.

Rapoport, E. 1960 Formación de humus por los insectos colémbolos. **IDIA, Suplemento No. 1**: 80.

Richards, W. 1968. Generic classification, evolution, and biogeography of Sminthuridae of the world (Collembola). **Memoirs of the Entomological Society of Canada**: 3-54.

Rowell, D. 1988. Soil acidity and alkalinity. In: Wild, A. *Russell's Soil Conditions and Plant Growth*. 11a. Edición. John Wiley and Sons, Nueva York, 844–898 pp.

Russell, D. y G. Alberti. 1998. Effects of long-term, geogenic heavy metal contamination on soil organic matter and microarthropod communities, in particular Collembola. **Applied Soil Biology** 9: 483-488.

Sabatini, M. y G. Innocenti. 2000. Functional relationships between Collembola and plant pathogenic fungi of agricultural soils. **Pedobiologia** 44: 467- 475.

Seastedt, T. 1984. The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. **Annual Review of Entomology** 29: 25-46.

Seastedt, T. y D. Crossley. 1980. Effects of microarthropods on the seasonal dynamics of nutrients in forest litter. **Soil Biology and Biochemistry** 12: 337-342.

Seastedt, T. y D. Crossley. 1981. Microarthropod response following cable logging and clear-cutting in the Southern Appalachians. **Ecology** 62: 126-135.

Seastedt, T., S. James y T. Todd. 1988. Interactions among soil invertebrates, microbes and plant growth in the tallgrass prairie. **Agriculture, Ecosystems and Environment** 24: 219-228.

Secretaría de Agricultura, Ganadería y Recursos Naturales. 1999. *Anuario estadístico de la producción agrícola*. Sistema Integral de Información Agroalimentaria y Pesquera, México, D.F. 92 pp.

Silva del Pozo, X. 1988 Análisis de pedofauna e investigación para formular un bioindicador ecológico de suelos. *Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales. Serie Revista* 6: 61-79.

Simón Benito, J. C. y M. J. Lucíañez S. 2000. Ecology of soil springtails (Collembola, Insecta) from pine woods and *Rhododendron* shrublands in the Central and Eastern Pyrenees (North Spain). **Pedobiologia 44**: 430-441.

Slawska, M. 2000. Collembola communities in Sphagnum basin bogs and their importance to biodiversity of pine forest. **Pedobiologia 44**: 413-420.

Schlatte, G., C. Kampichler y E. Kandeler. 1998. Do soil microarthropods influence microbial biomass and activity in spruce forest litter? **Pedobiologia 42**: 205-214.

Sokal, R. y J. Rohlf. 1968. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. W.H. Freeman and Co., San Francisco. 776 pp.

Stevenson, F. y M. Cole. 1999. *Cycles of soil: Carbon, nitrogen, phosphorus, sulfur, micronutrients*. John Wiley and Sons, Nueva York, 426 pp.

Straalen, van N., M. Kraak y C. Denneman. 1988. Soil microarthropods as indicators of soil acidification and forest decline in the Veluwe area the Netherlands. **Pedobiologia 32**: 47-55.

Straalen, van N. y H. Verhoef. 1997. The development of a bioindicator system for soil acidity based on arthropod pH preferences. **Journal of Applied Ecology 34**: 217-232.

Takeda, H. y T. Ichimura. 1983. Feeding attributes of four species of Collembola in a pine forest soil. **Pedobiologia 25**: 373-381.

Testerink, G. 1983. Metabolic adaptations to seasonal changes in humidity and temperature in litter-inhabiting Collembola. **Oikos 40**: 234-240.

Thimm, T. y O. Larink. 1995. Grazing preferences of some collembola for endomycorrhizal fungi. **Biology and Fertility of Soils 19**: 266-268.

Tian, G., C. Adejuyigbe, G. Adeoye y B. Kang. 1998. Role of soil microarthropods in leaf decomposition and N release under various land-use practices in the humid tropics. **Pedobiologia** **42**: 33–42.

Tian, X., H. Takeda y J. Azuma. 2000. Dynamics of organic-chemical components in leaf litters during a 3.5-year decomposition. **European Journal of Soil Biology** **36**: 81-89.

Tisdale, S. y W. Nelson. 1988. *Fertilidad de los suelos y fertilizantes*. UTEHA, México. 760 pp.

Urbásek, F. y J. Rusek. 1994. Activity of digestive enzymes in seven species of Collembola (Insecta: Entognatha). **Pedobiologia** **38**: 400-406.

Vannier, G. 1979. Relations trophiques entre la microfaune et la microflore du sol, aspects qualitatifs et quantitatifs. **Bulletin Zoologique**. **46**: 343-361.

Van Straalen, N. y H. Verhoef. 1997. The development of a bioindicator system for soil acidity based on arthropod pH preferences. **Journal of Applied Ecology** **34**: 217-232.

Verhoef, H.A. y R. de Goede. 1985. Effect of collembolan grazing on nitrogen dynamics in a coniferous forest. In: Fitter, A., D. Atkinson and D. Read. *Ecological interactions in soil: plants, microbes and animals*. Blackwell Scientific. Oxford. 456 pp.

Vilkama, P. y V. Huhta. 1986. Effects of fertilization and pH on communities of Collembola in pine forest soil. **Annales Zoologica Fennici** **23**: 167-174.

Wiggins, E., E. Curl y J. Harper. 1979. Effects of soil fertility and cotton rhizosphere on populations of Collembola. **Pedobiologia** **19**: 75-82.

Wild, A. 1988. Plant nutrients in soil: nitrogen. *In: Russell's soil conditions and plant growth*. 11a. Edición. John Wiley and Sons, Nueva York, 652-695 pp.

Wild, A. 1988. Plant nutrients in soil: phosphate. *In: Russell's soil conditions and plant growth*. 11a. Edición. John Wiley and Sons, Nueva York, 695 – 742 pp.

Whitford, W., D. Freckman, L. Parker, D. Schaefer, P. Santos y Y. Steinberger. 1982. The contributions of soil fauna to nutrient cycles in desert systems. **Proc. VIII International Colloquium of Soil Zoology**: 49-59.

Whittaker, J. 1981. Feeding of *Onychiurus subtenuis* (Collembola) at snow melt in aspen litter in the Canadian Rocky Mountains. **Oikos** **36**: 203-206.

Xingjun, T., H. Takeda y J. Azuma. 2000. Dynamics of organic-chemical components in leaf litters during a 3.5-year decomposition. **European Journal of Soil Biology** **36**: 81-89.

Zar, J. 1984. *Biostatistical analysis*. 2a . Edición. Englewood Cliffs, Nueva Jersey, 693 pp.