



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

**VARIACIÓN TEMPORAL Y ESPACIAL EN LA ESTRUCTURA DE
COMUNIDAD DE ISOTOMIDAE Y NEANURIDAE (HEXAPODA:
COLLEMBOLA) DE CUATRO ASOCIACIONES VEGETALES EN EL VOLCÁN
DE CITLALTÉPETL**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:
BIÓL. MAIRA SARAI MONTEJO CRUZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JOSÉ GUADALUPE PALACIOS VARGAS
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM.

COMITÉ TUTOR: DRA. ROSA GABRIELA CASTAÑO MENESES
FACULTAD DE CIENCIAS, UMDI, UNAM

DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, CD. MX.

ABRIL, 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

**VARIACIÓN TEMPORAL Y ESPACIAL EN LA ESTRUCTURA DE
COMUNIDAD DE ISOTOMIDAE Y NEANURIDAE (HEXAPODA:
COLLEMBOLA) DE CUATRO ASOCIACIONES VEGETALES EN EL VOLCÁN
DE CITLALTÉPETL**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:
BIÓL. MAIRA SARAI MONTEJO CRUZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JOSÉ GUADALUPE PALACIOS VARGAS
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM.

COMITÉ TUTOR: DRA. ROSA GABRIELA CASTAÑO MENESES
FACULTAD DE CIENCIAS, UMDI, UNAM

DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, CD. MX.

ABRIL, 2018

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN ACADÉMICA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

OFICIO FCIE/DAIP/286/2018

ASUNTO: Oficio de Jurado

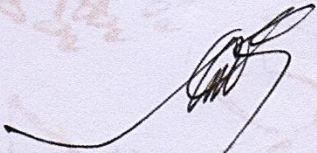
Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **22 de enero de 2018** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** del (la) alumno(a) **MONTEJO CRUZ MAIRA SARAI** con número de cuenta **307279194** con la tesis titulada **"VARIACIÓN TEMPORAL Y ESPACIAL EN LA ESTRUCTURA DE COMUNIDAD DE ISOTOMIDAE Y NEANURIDAE (HEXAPODA: COLLEMBOLA) DE CUATRO ASOCIACIONES VEGETALES EN EL VOLCÁN DE CITLALTÉPETL"**, realizada bajo la dirección del (la) **DR. JOSÉ GUADALUPE PALACIOS VARGAS**:

Presidente: **DR. ZENÓN CANO SANTANA**
Vocal: **DR. ATILANO CONTRERAS RAMOS**
Secretario: **DRA. ROSA GABRIELA CASTAÑO MENESES**
Suplente: **DR. ARTURO GARCÍA GÓMEZ**
Suplente: **DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO**

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

A T E N T A M E N T E
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 14 de marzo de 2018


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



AGNS/MMVA/ASR/ipp

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM por todo el apoyo proporcionado para efectuar los estudios en el programa de Maestría, área de Ecología.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo de la beca proporcionada para realizar mis estudios de posgrado (CVU:700640) en el programa de la Facultad de Ciencias, UNAM.

Al Dr. José Guadalupe Palacios Vargas, director de tesis, por todo su apoyo, confianza y paciencia en el desarrollo de este trabajo, así como por todos los conocimientos, enseñanzas y consejos aportados a lo largo de toda mi formación académica.

A la Dra. Rosa Gabriela Castaño Meneses, miembro del comité tutorial, por todos sus consejos, correcciones y aportaciones para el presente trabajo, en especial, por la paciencia que siempre me ha demostrado.

Al Dr. Santiago Zaragoza Caballero, miembro del comité tutorial, por sus consejos y aportaciones a lo largo de la realización de este trabajo.

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Blanca Estela Mejía Recamier por todo su apoyo, paciencia y consejos, “muchas gracias” por estar ahí para todos...

Al Laboratorio de Edafología “Nicolás Aguilera” de la Facultad de Ciencias, UNAM, en especial a la Dra. Nathalie Roberte Chantal Cabirol y su alumno M. en C. Asdrúbal Almícar Paz Larralde por ayudarme y orientarme durante la realización de los análisis de pH.

A las personas de la comunidad de Atotonilco: Don Isidoro, Doña Mercedes, Don Nicolás y Doña Noemí, por recibirme en su casa con los brazos abiertos. Sin ustedes la realización de esta tesis no hubiera sido posible.

A mis acompañantes de campo Dr. Arturo García Gómez, Biól. Isaac Cruz Leal y M. en C. Uriel Garcilazo Cruz por su gran compañía en esas aventuras. Gracias por ayudarme a cargar con 20 kg de suelo y hojarasca a través de una montaña.

A todos los miembros del Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos: Isaac Cruz Leal, Fernando Villagómez, Daniela Pérez Velázquez, Ricardo Iglesias, Alicia Callejas, Elihú Catalán, Ángela Arango, por todo su apoyo.

A ellos tres, siempre...

A mi mamá, a mi papá y a mi hermana. Por su amor incondicional.

A mi familia.

A mis amigos...

Beatriz, Wendy y Miss Fabiola, Fernando, Isaac, Daniela, Arturo, Jaquelin. Porque los años han pasado y ustedes siguen aquí conmigo.

Gracias a la vida, que me ha dado tanto...



José María Velasco (1840-1912)
Cañada de metlac, 1893
Óleo sobre tela, 105 x 160 cm
Museo Nacional de Arte, INBA

ÍNDICE

Resumen.....	1
Abstract.....	3
I. INTRODUCCIÓN.....	5
1.1 Los colémbolos.....	5
1.2 El mantillo u hojarasca.....	6
1.3 Suelo.....	7
1.4 Comunidad edáfica.....	9
1.5 La comunidad de colémbolos edáficos.....	10
1.6 La comunidad de colémbolos en ambientes perturbados.....	13
1.7 Efectos del ambiente abiótico en la comunidad de colémbolos.....	15
II. JUSTIFICACIÓN.....	18
III. HIPÓTESIS.....	19
IV. OBJETIVO.....	19
V. METODOLOGÍA.....	20
5.1 Sitio de estudio.....	20
5.2 Muestro.....	21
5.3 Análisis de datos.....	24
VI. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	26
6.1 Relaciones de abundancia entre familias.....	26
6.2 Variación temporal y espacial de la comunidad de Isotomidae.....	29
6.3 Variación temporal y espacial de la de Neanuridae.....	39
6.4 Relación de abundancia de Isotomidae y Neanuridae con los factores sitio, biotopo y temporada.....	46

6.5 Efecto del sitio, biotopo y temporada sobre la estructura de comunidad de Isotomidae y Neanuridae	49
6.6 El papel de las físicas y químicas sobre la comunidad de Isotomidae y Neanuridae.....	57
VII. CONCLUSIONES.....	65
7.1 Isotomidae.....	65
7.2 Neanuridae.....	66
7.3 General.....	67
VIII. REFERENCIAS.....	69
Apéndice 1.....	79

Montejo-Cruz, M. 2018. Variación temporal y espacial en la estructura de comunidad de Isotomidae y Neanuridae (Hexapoda: Collembola) de cuatro asociaciones vegetales en el Volcán de Citlaltépetl. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas (Ecología). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, CD.MX.

RESUMEN

El Pico de Orizaba o Citlaltépetl, constituye el volcán con mayor elevación en México. Su vegetación en la porción veracruzana pertenece al ecosistema denominado bosque templado. Este ecosistema ocupa una extensión del 16% del territorio nacional y se caracteriza por una alta riqueza de flora y fauna. La mesofauna es una de las comunidades edáficas más abundantes y taxonómicamente más diversa. Sus constituyentes son los principales encargados de fragmentar e ingerir el mantillo con lo que aceleran y favorecen la descomposición del mismo y la reintegración de los nutrientes que contiene al suelo. Dentro de esta comunidad, los colémbolos llegan a constituir más del 50% del total de la artropodofauna.

Existen pocos estudios respecto a las comunidades de colémbolos en los bosques templados de México y hasta el momento no se cuenta con ningún trabajo de colémbolos para los bosques templados de la formación del Citlaltépetl, por lo que éste constituye el primer estudio de colémbolos edáficos en la zona. En la actualidad pocos ecosistemas pueden considerarse prístinos, la mayoría presenta algún tipo de alteración por acción humana. El presente estudio se realizó en cuatro sitios con diferente composición vegetal y grado de perturbación: bosque de encino conservado, bosque de encino con pino introducido, vegetación secundaria y pastizal en potrero. En este estudio se trabajó exclusivamente con las familias Isotomidae y Neanuridae por ser de las más abundantes y diversas en estos ambientes, además de que en varios estudios estas familias tienen especies bioindicadoras de la calidad del suelo. Se analizó y comparó la diversidad para cada sitio, temporada y biotopo (hojarasca y suelo), también se evaluó el efecto de estos factores sobre cada comunidad, así como el efecto de las variables CO₂, humedad relativa, temperatura y pH.

De las cuatro colectas realizadas a lo largo de un año (junio del 2015-marzo del 2016) se obtuvo un total de 45,528 colémbolos, de los cuales 24,739 pertenecieron a la familia Isotomidae y 2,532 a la familia Neanuridae. Isotomidae registró un total de 23 especies, la

mayor diversidad fue para el sitio vegetación secundaria. Neanuridae registró 16 especies y su mayor diversidad se registró en los sitios encino con pino introducido y vegetación secundaria.

Se concluye que en general el sitio vegetación secundaria fue el más diverso, por otro lado, para ninguna de las dos familias existió una tendencia de diversidad en las temporadas, los factores biotopo y sitio afectaron significativamente la estructura de comunidad de Isotomidae, mientras que solo el factor sitio afectó significativamente la estructura de comunidad de Neanuridae. Las variables temperatura y pH fueron significativas. En especial para *Folsomina onychiurina*, *Parisotoma notabilis*, *Palmanura ca.schusteri* y *Friesea mirabilis* quienes tuvieron una correlación con el pH.

ABSTRACT

The Pico de Orizaba or Citlaltépetl is the highest volcano in Mexico. Its vegetation in the Veracruz portion belongs to the ecosystem called temperate forest. This ecosystem occupies an extension of 16% of the national territory and is characterized by a high richness of flora and fauna. The mesofauna is one of the most abundant and taxonomically diverse edaphic communities. Its constituents are the main ones in charge of fragmenting and ingesting the litter, which accelerates and favors the decomposition and the reintegration of nutrients to the soil. Within this community, collembolans reach a constitution more than 50% of the total arthropod fauna.

There are few studies regarding the collembola communities in the temperate forests of Mexico and until now there is no work of collembolans for the temperate forests of the Citlaltépetl formation, so this is the first study of collembola in litter and soil for the area. At present, few ecosystems can be considered pristine, most of them present some type of alteration by human action. The present study was conducted in four sites with different plant composition and degree of disturbance: preserved oak forest, oak forest with introduced pine, secondary vegetation and pastureland in paddock. In this study we worked exclusively with Isotomidae and Neanuridae families because they are the most abundant and diverse in these environments, and in several studies these families have bioindicator species of soil quality. The diversity was analyzed and compared for each site, season and biotope (litter and soil), as well as the effect of the variables CO₂, relative humidity, temperature and pH.

Of the four collections expeditions made over a year (June 2015-March 2016), a total of 45,528 collembola were obtained, of which 24,739 belonged to the Isotomidae family and 2,532 to the Neanuridae family. Isotomidae recorded a total of 23 species, the greatest diversity was in the secondary vegetation. Neanuridae recorded 16 species and its greatest diversity was for the secondary vegetation and oak forest with introduced pine.

It is concluded that in general the secondary vegetation site was the most diverse, on the other hand, for neither of the two families there was a trend of diversity in the seasons, the biotope and site factors significantly affected the community structure of Isotomidae, while only the site factor significantly affected the community structure of Neanuridae. The variables

temperature and pH were significant. Especially for *Folsomina onychiurina*, *Parisotoma notabilis*, *Palmanura ca.schusteri* and *Friesea mirabilis* who had a correlation with pH.

I. INTRODUCCIÓN

1.1 Los colémbolos

Los colémbolos son hexápodos, apterigotos, que miden en promedio 2 mm de longitud (con un rango de 200 a 10 mm), y se caracterizan por la presencia de un colóforo y en la mayoría de los casos una fúrcula (Palacios-Vargas, 2013). Son comunes y abundantes en diferentes ambientes, han sido encontrados en densidades que van desde los 2.09 ind./m² en matorral desértico (Villarreal-Rosas *et al.*, 2014) hasta 59,461 ind./m² en bosque templado (García-Gómez *et al.*, 2011) y con registros de más de 50 especies en bosque de pino-encino (Heiniger *et al.*, 2014). En la actualidad se tiene el registro de 8,500 especies descritas a nivel mundial (Bellinger *et al.*, 1996-2016), mientras que para México se estima que podrían existir 3,600 especies, aunque el registro más completo cuenta con solo 1,068 especies para el país (Cruz-Leal *et al.*, 2016).

Los colémbolos viven frecuentemente en el suelo y hojarasca, aunque algunas especies viven sobre la superficie de la vegetación, en el musgo, bajo piedras, en cuevas, en hormigueros y termiteros, en las zonas intermareales de costas, en superficies de los lagos e incluso en suelos con permafrost (Bellinger *et al.*, 1996-2016). Se alimentan de una gran variedad de recursos: materia vegetal, tanto hojas y frutos en descomposición, polen y raíces, así como de hifas y esporas de hongos, algas, nematodos, bacterias, heces y exuvias de otros artrópodos, así como animales en descomposición y mucus producido por lombrices (Salmon y Ponge, 2001; Castaño-Meneses *et al.*; 2004, Coleman *et al.*; 2004, Verma y Paliwal, 2010). Berg *et al.* (2004) encontraron la presencia de tres enzimas en diferentes especies de colémbolos: trehalasa, celulasa y quitinasa, cada una de las cuales se presentaba en diferentes concentraciones o grado de actividad, lo que indica que los colémbolos presentan diferentes dietas; y pueden ser clasificados como herbo-fungívoros, fungívoros, herbo-fungívoros oportunistas y omnívoros. Ellos también encontraron que en diferentes sitios parecían activar diferentes enzimas, lo que significaría que pueden cambiar de dieta según el ambiente, y que algunos colémbolos considerados fungívoros carecían de quitinasas lo que significaba que sólo eran capaces de asimilar el contenido celular de las hifas pero no la quitina de sus paredes era eliminada.

Asimismo, los colémbolos constituyen un recurso importante para depredadores como quilópodos, arañas, dipluros, ácaros, chinches, larvas de escarabajos y hormigas (Palacios-Vagas, 2013).

De esta manera los colémbolos pueden ser clasificados por la combinación de rasgos morfológicos y hábitat, bajo el supuesto de que ciertas presiones selectivas del ambiente moldean los caracteres de forma similar (Hopkin, 1997; Palacios-Vagas, 2013), las categorías que son de interés para el presente trabajo son: epígeos, habitantes de vegetación y dosel; hemiedáficos, viven entre el suelo y hojarasca o mantillo; y euedáficos habitantes del suelo (Palacios-Vagas, 2013).

1.2 El mantillo u hojarasca

Los términos mantillo y hojarasca son utilizados como sinónimos en la literatura, y en general, se definen como el material de origen animal o vegetal muerto o senescente que se descompone poco a poco en el suelo (Nagler *et al.*, 2000; Hättenschwiler *et al.*, 2005). Tal material proviene de exuvias, cadáveres de animales, tallos, raíces, frutos, hojas, heces, etcétera. (Chapin III *et al.*, 2011). En los ecosistemas terrestres, la descomposición del mantillo constituye uno de los procesos esenciales para su mantenimiento, ya que es el principal mecanismo para el ciclo de los nutrientes y la transferencia de energía (Kavvadias *et al.*, 2001). La cantidad de mantillo, su composición y sus propiedades químicas (concentración de celulosa, holocelulosa, lignina y taninos), el clima (humedad y temperatura), y la composición de la comunidad de descomponedores (microorganismos e invertebrados) son factores esenciales para la descomposición del mantillo, la formación de materia orgánica en suelo y los procesos de humificación en el mismo (Kögel-Knabner, 2002; Hättenschwiler *et al.*, 2005; Cornwell *et al.*, 2008; Baldrian, *et al.*, 2012).

El proceso de descomposición del mantillo se refiere al proceso físico y químico que lo reduce a sus componentes químicos elementales. Esta descomposición es controlada en tres niveles que operan en el siguiente orden: clima>química del mantillo>organismos del suelo (Aerts, 1997). Las consecuencias ambientales de la descomposición son la

mineralización de la materia orgánica a sus componentes inorgánicos (CO₂, nutrientes minerales y agua) y la transformación de una parte de estos minerales en compuestos orgánicos complejos, a menudo recalcitrantes, es decir, resistentes a la descomposición microbiana (Chapin III *et al.*, 2011). La descomposición del mantillo se divide en tres etapas (Chapin III *et al.*, 2011). La primera etapa es la lixiviación de compuestos solubles y lábiles (azúcares, aminoácidos, sales) que son fácilmente aprovechables por los microorganismos (bacterias y hongos). La segunda etapa se refiere al proceso mecánico de fragmentación del mantillo provocado por los animales, en especial por parte de artrópodos y anélidos. Esta fragmentación permite mayor accesibilidad por parte de los microorganismos a compuestos internos lábiles de los tejidos. La tercera etapa refiere a la alteración química del mantillo a cargo de los hongos y bacterias a través de exoenzimas con lo que reincorporan los nutrientes como C, N y P a sus tejidos o los dejan disponibles para que puedan ser absorbidos por las plantas (Baldrian *et al.*, 2012).

1.3 Suelo.

La “Soil Science Society of America” (2015) define al suelo como “el material mineral no consolidado u orgánico en la superficie de la Tierra que ha sido sujeto y muestra los efectos de génesis y factores ambientales de: clima (incluyendo efectos de agua y temperatura), y de macro y microorganismos, condicionados por la liberación y acción sobre el material parental en un período de tiempo”. La matriz constituida por el suelo proporciona una fuente de agua y nutrientes a las plantas y microorganismos y es el sistema de soporte físico en el que se fundamenta la vegetación terrestre (Chapin III *et al.*, 2011).

Los suelos pueden ser estructurados en horizontes de una manera más o menos predecible a través de sus componentes orgánicos, minerales, las fases gaseosas y acuosas (Fig. 1). Siendo el horizonte O u horizonte orgánico, el de mayor importancia biológica para el presente estudio, ya que en él se acumula la materia orgánica proveniente del mantillo y de los procesos de descomposición (Coleman *et al.*, 2004).

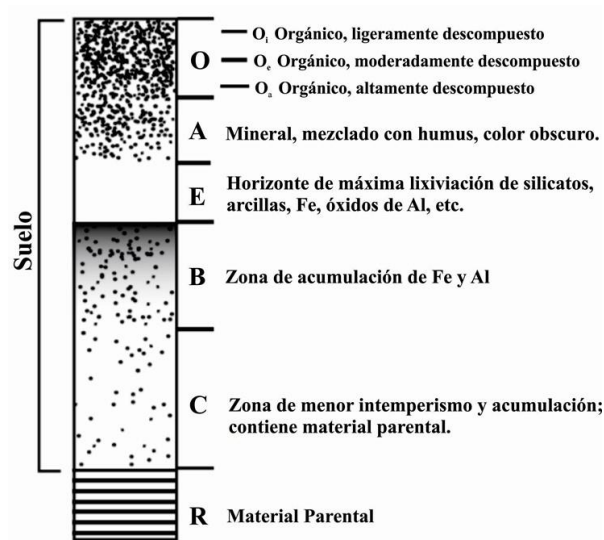


Figura 1. Perfil genérico del suelo, mostrando los horizontes más importantes. La densidad de puntos muestra la concentración de materia orgánica (Modificado de Chapin III *et al.*, 2011).

1.4 Comunidad edáfica.

Una comunidad se define como el conjunto de especies que se encuentran en un tiempo y lugar determinados, cuyas poblaciones interactúan a través de los procesos de competencia, depredación, parasitismo y mutualismo. La estructura y función de las comunidades está determinada por la naturaleza y fuerza de las interacciones de las poblaciones y a su vez también se ven afectadas por el entorno físico en el que se encuentran (Copsey, 2015).

La comunidad edáfica está compuesta por todos los seres vivos que habitan el mantillo y suelo, cuyas actividades contribuyen a la descomposición de la materia orgánica y la formación del suelo (Chapin III *et al.*, 2011). El mantillo y el suelo son sistemas profundamente asociados que no pueden ser desligados uno del otro, por lo que comparten elementos de la comunidad, pero muchas veces tienen composición distinta.

Los hongos y bacterias (microflora) (Fig. 2) son los principales iniciadores de la descomposición de la materia vegetal muerta, representan aproximadamente el 95% de la biomasa y respiración total de la comunidad (Chapin III *et al.*, 2011), a través de sus

exoenzimas degradan compuestos como la celulosa y lignina para obtener carbono, nitrógeno y otros nutrientes (Baldrian *et al.*, 2012).

Los nematodos y protozoarios, que conforma la microfauna (Fig. 2), son de los grupos más diversos y abundantes, están presentes a diferentes niveles tróficos (depredadores, herbívoros, parásitos), su principal papel es el de depredar de bacterias y en menor proporción de hongos, regulando las poblaciones y la competencia entre éstas, además de que mineralizan una importante cantidad de nitrógeno (Coleman *et al.*, 2004).

La mesofauna (Fig. 2) es la segunda comunidad edáfica numéricamente más abundante y taxonómicamente más diversa. Fragmentan e ingieren gran cantidad de mantillo cubierto de biomasa microbiana, produciendo gran cantidad de materia fecal, con mayor área de superficie y a la vez favorecen la retención de humedad por lo que se considera que crean un ambiente más favorable para la descomposición (Chapin III *et al.*, 2011). Se alimentan selectivamente del mantillo lo que condiciona la actividad microbiana, además de que también se alimentan de los hongos lo que causa cambios en la estructura de comunidad de los mismos (Chapin III *et al.*, 2011).

Los ácaros y colémbolos son de los artrópodos más abundantes y diversos, llegan a constituir el 95% del total de la artropodofauna (Steffen *et al.*; 2012). Diversos estudios (Steffen *et al.*; 2012, Yang *et al.*; 2012, Soong *et al.*, 2016) han registrado bajas tasas de descomposición del mantillo en ausencia de ellos. Aunque está en discusión el mecanismo que lo causa, debido a que es difícil de cuantificar los efectos, ya que la mayoría son indirectos: regulando las poblaciones de bacterias, hongos, protozoarios y nematodos, o consumiendo y procesando directamente una cantidad considerable de hojarasca (Hättenschwiler *et al.*, 2005).

Debido a su alta diversidad, alta abundancia, las relaciones con sus nichos ecológicos y la estabilidad de la composición de sus comunidades en un sitio en específico, los colémbolos y los ácaros, son útiles bioindicadores de la calidad del suelo (Fiera, 2009; Santamaría *et al.*, 2012).

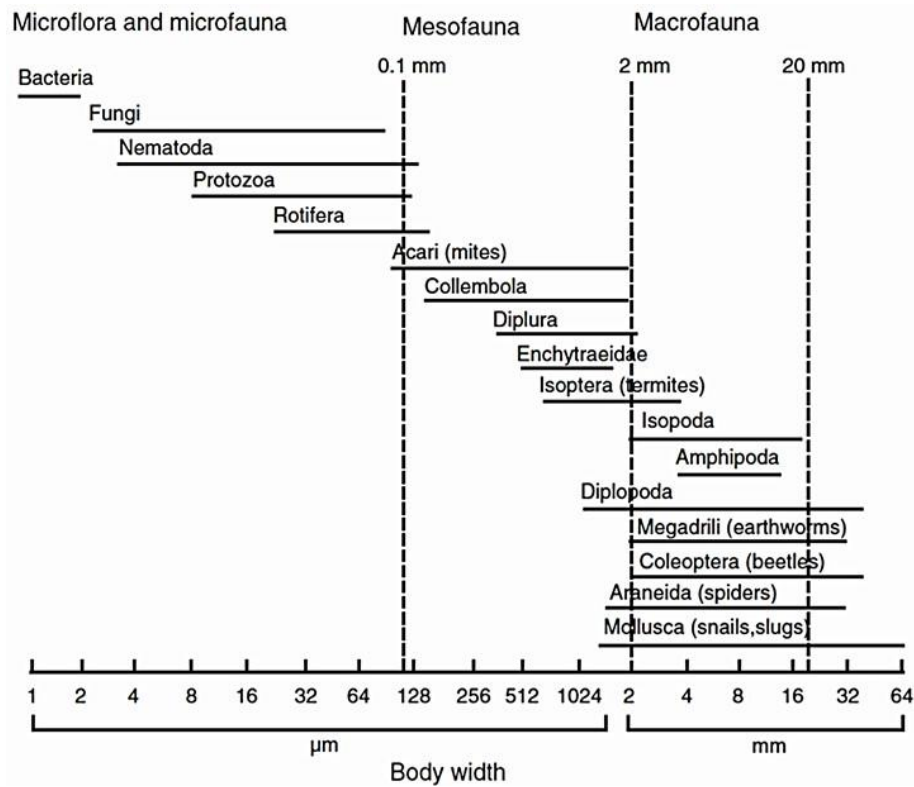


Figura 2. Tipos y tamaños representativos de la edafofauna (Tomado de Chapin III *et al.*, 2011).

Por último, la macrofauna (Fig. 2), puede tener efectos directos sobre la estructura del suelo y mantillo. Termitas y hormigas, en particular, son importantes removedores del suelo, depositan partes del estrato profundo sobre el mantillo (Chapin III *et al.*, 2011).

1.5 La comunidad de colémbolos edáficos.

Durante el siglo pasado se decía que el mayor impacto de los colémbolos en el mantillo era la fragmentación del mismo (Hanlon y Anderson, 1979), lo que facilita la entrada de los microorganismos (bacterias y hongos) descomponedores, y por lo tanto, acelerando la descomposición. Varios estudios (Butterfield, 1999; Cragg y Bardgett, 2001; Cole *et al.*, 2004; Yang *et al.*, 2012.) presentan resultados contradictorios respecto a la presencia de los colémbolos en el mantillo y su efecto en la pérdida de masa del mismo; algunos indican no detectar cambio alguno y en otros se ha observa una mayor pérdida de masa, por lo que se ha

concluido que el efecto pareciera estar más relacionado a la densidad y composición de la comunidad de los colémbolos que a su diversidad, indicando que a mayores densidades hay un efecto positivo en la descomposición del mantillo, siempre y cuando dentro de la comunidad existan colémbolos cuya dieta implique ingerir mantillo (Cole *et al.*, 2004; Yang *et al.*, 2012).

Algunos estudios en cultivos de colémbolos (Hanlon y Anderson, 1979; Kaneda y Kaneko, 2008) han demostrado su impacto sobre las comunidades de bacterias, quedando de manifiesto que al pasar a través del tracto digestivo de los colémbolos, éstas se ven beneficiadas; se promueve la humedad (sobre todo en ambientes “secos”), hace más disponibles los nutrientes del mantillo y ayuda a disminuir la competencia entre bacterias y hongos (las hifas generalmente son digeridas) (Chamberlain *et al.*, 2006).

Los colémbolos se alimentan también de los hongos, de hecho, parece ser su alimento “preferido” (Berg *et al.*, 2004), se ha observado en muestras de contenido estomacal que sólo digieren las hifas y que muy pocas veces logran digerir esporas (Coleman *et al.*, 2004), promoviendo la potencial dispersión vertical y horizontal de hongos tanto saprófitos como micorrízicos beneficiando la descomposición y disponibilidad de nutrientes para las plantas; la movilización de nutrientes ya sea dentro de la hifa o cuando los colémbolos liberan estos nutrientes (C, N, P) a través de sus heces al mantillo y suelo (Kaneda y Kaneko, 2011), ayudando a disminuir la competencia, ya sea entre hongos y bacterias, entre hongos saprófitos y micorrízicos y entre hongos micorrízicos y plantas, sobre todo en condiciones de baja disponibilidad de recursos (baja concentración de N y P), promueven el crecimiento de hifas a través de la “poda” que provoca un crecimiento compensatorio en el hongo y por último, se especula que el consumo de hongos saprófitos incrementaría el banco de semillas de las plantas (Jonas *et al.*, 2007).

En general se ha observado que los colémbolos disminuyen la proporción de C/N en el mantillo (Yang *et al.*, 2012), acelerando la descomposición del material fresco. Por otro lado, Chamberlain *et al.* (2006) encontraron que promueven la translocación de C del mantillo al suelo favoreciendo a las bacterias que actúan como los principales descomponedores en las

capas profundas. También el nitrógeno es liberado de manera mecánica mediante su fragmentación y es mineralizado de manera directa a través de sus excretas (Yang *et al.*, 2012) de esta forma lo hacen más disponible para las bacterias, lo que es muy importante para disminuir la competencia con los hongos, ya que esta mineralización también ocurre por la ingesta de hifas.

Los colémbolos no sólo tienen efecto como consumidores, también constituyen un recurso importante para muchos depredadores. Muchos escarabajos son especialistas en el consumo de colémbolos y han desarrollado mecanismos eficientes de detección y captura. (Hopkin, 1997).

En general existen muy pocos estudios sobre aspectos ecológicos específicos de los colémbolos, y casi ninguno enfocado a nivel de las características ecológicas de cada familia por lo que hablar de generalidades no resulta fácil. Dentro de los colémbolos los Isotomidae (1354 especies) y Neanuridae (1436 especies) son las familias con mayor amplitud de distribución, se encuentran prácticamente en todos los ambientes con una buena representación de especies en diferentes ecosistemas, ocupando el tercer y segundo lugar en el número de especies descritas para colémbolos (Hopkin, 1997; Bellinger *et al.*, 1996-2016; Palacios-Vargas, 2013).

La mayoría de las especies de los Isotomidae viven en el suelo, en las grietas de rocas junto al mar y asociados a cuerpos de agua dulce, algunos de sus miembros viven en climas extremos (Hopkin, 1997). En muchos estudios (Kováč *et al.*, 2005; García-Gómez *et al.*, 2009; Winkler y Tóth, 2012; Heiniger *et al.*, 2014) han conformado el 30% o más del total de colémbolos presentes. Son considerados omnívoros y fungívoros generalistas (Berg *et al.*, 2004). Algunas especies han sido catalogadas como potenciales bioindicadores, tal es el caso de *Folsomia candida* Willem 1902, que es considerada una especie “standard” (Fountain y Hopkin, 2005).

Géneros como *Isotoma*, *Isotomurus* y *Desoria* son considerados comunes en la superficie de suelos y sobre la vegetación, mientras que los géneros *Isotomiella* y *Folsomia*

son muy comunes en el suelo, en especial *Isotomiella minor* Schäffer, 1896 considerado cosmopolita (Raschmanová *et al.*, 2016).

Parisotoma notabilis Schäffer, 1896 es común en una gran gama de hábitats naturales o perturbados y a lo largo de un amplio rango altitudinal, es de las especies más abundantes en pastizales de zonas templadas del mundo (Raschmanová *et al.*, 2016). La amplia distribución de *P. notabilis* puede deberse a su partenogénesis casi obligada, lo que facilita su rápida instalación y propagación en nuevas localidades; y en su capacidad de prosperar en ambientes perturbados (Porco *et al.*, 2012).

Neanuridae es una de las familias más diversificadas dentro de los colémbolos, se le encuentra principalmente en madera en descomposición y debajo de piedras, dentro del suelo o de la hojarasca en áreas boscosas o cerca del agua (Hopkin, 1997). Se caracteriza por la presencia de mandíbulas estiliformes, y se infiere que su alimentación es principalmente de fluidos, por ejemplo en *Neanura muscorum* Templeton, 1836, *Friesea mirabilis* Tullberg, 1871 y *Anurida granaria* Nicolet, 1847 rara vez se han observado contenidos sólidos en sus intestinos (Berg *et al.*, 2004).

Los géneros *Friesea*, *Pseudachorutes* y *Anurida* son considerados con amplia distribución, en especial *Friesea mirabilis* que vive debajo de rocas y en la hojarasca (Hopkin, 1997). Aunque su abundancia siempre es baja, en comparación con otras familias se les puede encontrar en diferentes ambientes; bosques, selvas y campos agrícolas, *Lobella sokamensis* Deharveng and Weiner, 1984 ha sido sugerida por Youn-Joo *et al.* (2013) como potencial indicador de contaminación por metales pesados en suelo.

1.6 La comunidad de colémbolos en ambientes perturbados.

Pocos ecosistemas pueden ser considerados actualmente como prístinos, prácticamente la mayoría presenta algún grado de perturbación y fragmentación en su entorno, consecuencia de la tala de árboles, la agricultura, la minería, el pastoreo o los incendios (Reidsma *et al.*,

2006); estas perturbaciones tienen impactos importantes para la comunidad edáfica y por lo tanto sobre los colémbolos (Barrios, 2007).

Varios estudios han comparado la diversidad de colémbolos entre áreas conservadas y perturbadas obteniendo patrones similares (Sousa, *et al.*, 2004; Kováč *et al.*, 2005; Rojas *et al.*, 2009; Fiera, 2009; Paul *et al.*, 2011). En general, se ha observado una disminución en la abundancia y riqueza de colémbolos en sitios perturbados. No obstante, en algunos casos, como el estudio realizado por Kováč *et al.* (2005) en un bosque termófilo de encino contra una plantación de *Pinus nigra* Arnold encontraron que la abundancia y la diversidad no cambiaban significativamente entre las vegetaciones, proponiendo que la composición del humus y contenido orgánico no difiere entre los sitios, sin embargo encontraron que la composición de las comunidades de colémbolos fue distinta y especies poco dominantes en el encinar se volvieron dominantes en las plantaciones.

Por otro lado, Sousa *et al.* (2004) estudiaron la comunidad de colémbolos a través de un gradiente de disturbio en cinco sitios, y encontraron una disminución progresiva en la diversidad y abundancia conforme aumentaba el grado de disturbio. Respecto a la composición de las comunidades sugiere que especies encontradas en zonas conservadas que sean tolerantes a condiciones inestables son las únicas capaces de permanecer en todos los sitios. Concluyendo que probablemente la resiliencia de las comunidades de suelos dependerá de la intensidad de la perturbación y de la evolución en la nueva configuración del hábitat al proporcionar condiciones favorables para el establecimiento de especies. Sin embargo, cuando coexisten disturbios de pulso la composición de la comunidad puede verse afectada, lo que generalmente resulta en una reducción del número de especies y de la abundancia (Bengtsson, 2002; Sousa *et al.*, 2004).

Por otra parte, diversos estudios han encontrado que en casos de sucesión ecológica, después del disturbio existe menor abundancia y diversidad, y ambas aumentan conforme pasa el tiempo, aunque en ningún caso vuelve a encontrarse la misma composición de la comunidad previa al disturbio (Addison *et al.*, 2003; Chauvat *et al.*, 2003; Dunger *et al.*, 2004; Hågvar, 2010; Perez *et al.*, 2013; Daghighi *et al.*, 2017).

Chauvat *et al.* (2003) estudiaron un bosque de abeto en Alemania que fue totalmente talado y siguiendo una cronosecuencia de 5 a 95 años de sucesión, encontraron que en las primeras etapas (5-25 años) hay una tasa de recambio de especies alta sin que la riqueza de las especies se vea afectada. Esta etapa se caracteriza por una microflora (hongos y bacterias) muy activas lo que favorece una alta abundancia de colémbolos hemiedáficos y epiedáficos. Conforme se aumenta la biomasa de hongos a un estado intermedio de sucesión (25-45 años) se disminuye la actividad metabólica de la microflora disminuyendo la diversidad de bacterias y de colémbolos. En esta etapa los colémbolos euedáficos se vuelven más dominantes, debido a una acumulación de compuestos recalcitrantes en el suelo, después de esta etapa vuelve a aumentar la diversidad, sin embargo al comparar con otros bosques de abetos, después de 95 años la comunidad de colémbolos sigue siendo diferente.

Pérez *et al.* (2013), por su parte, encontraron un patrón similar. Ellos sugieren que el aumento de especies euedáficas se debe al incremento de la diversidad de hongos, bacterias y matillo, mientras que las especies hemiedáficas se relacionaban más con la composición de los grupos funcionales dentro de la comunidad de plantas que colonizaban el lugar.

Por último, Dunger *et al.* (2004), siguiendo una sucesión en una zona de minas concluyeron que la comunidad de colémbolos no tiene un desarrollo gradual hacia una comunidad parecida a la de bosque, sino que sufre de cuellos de botella continuos sin llegar a recuperar su estructura original.

1.6 Efectos del ambiente abiótico en la comunidad de colémbolos

Una comunidad se encuentra estructurada tanto por las interacciones bióticas como por su relación con el medio abiótico, este último definido como los factores físicos y químicos del ambiente que rodean a los organismos.

Los factores abióticos, tales como altitud, humedad, pH, concentración de CO₂, temperatura y tipo de suelo afectan la densidad, diversidad y riqueza de los colémbolos (Heiniger *et al.* 2014, Muhammad *et al.*, 2016).

La altitud siempre ha representado un factor limitante en la distribución de los organismos, para los colémbolos se han registrados dos patrones: Palacios-Vargas y Castaño-Meneses (2002) en colémbolos asociados a bromeliáceas del Parque Nacional “El Chico” y Cutz-Pool *et al.* (2010) en colémbolos asociados a musgos del Volcán Iztaccíhuatl encontraron que la riqueza disminuía y la densidad aumentaba conforme se elevaba la altitud. Por otro lado García-Gómez *et al.* (2009) en colémbolos de mantillo y suelo del Volcán Iztaccíhuatl, observaron una mayor diversidad en un nivel intermedio (3,250 m), debido a condiciones microclimáticas, como el aumento de la humedad.

Para los colémbolos la humedad es un factor determinante para su sobrevivencia y prevalencia. En general, se ha observado que la riqueza y abundancia de colémbolos tiende a disminuir conforme disminuye la humedad esto debido a condiciones metabólicas propias de los colémbolos, como la poca eficiencia en la regulación del contenido de agua en sus cuerpos o la carencia de adaptaciones que les permitan sobrevivir a la desecación (Kardol *et al.*, 2011, Muhammad *et al.*, 2016). Sin embargo, algunas colémbolos como los pertenecientes al género *Folsomides* han desarrollado adaptaciones como producción de sustancias hidrofílicas en los canales transcuticulares y disminución del metabolismo que les permiten sobrevivir a condiciones de sequía (Hopkin, 1997).

Por otra parte, se ha observado que a mayor temperatura hay menor riqueza y abundancia de colémbolos, aunque tampoco sobreviven en temperaturas extremadamente bajas pero resisten más a ellas, tal es el caso de *Cryptopygus antarcticus* que sobrevive en “inanición” hasta los -30°C (Hopkin 1997; Kardol *et al.*, 2011; Lessard *et al.*, 2011; Muhammad *et al.*, 2016).

Se pensaba que el efecto del incremento de CO₂ sobre organismos edáficos, como los colémbolos, era poco significativo, pero estudios recientes (Kardol *et al.*, 2011; Xu *et al.*, 2013) han concluido que si tomamos en cuenta la interacción del CO₂ con factores como humedad, temperatura y la vegetación se obtiene distintas respuestas ecológicas, por ejemplo, Kardol *et al.* (2011) observaron que en un ambiente húmedo con alta concentración de CO₂

se evita la desecación, aunque incremente la temperatura; favoreciendo la riqueza y abundancia de microartrópodos. Xu *et al.* (2013) encontró una disminución en la abundancia de colémbolos al aumentar el CO₂. La mayoría de investigaciones concluyen que el efecto del CO₂ sobre microartrópodos probablemente esté mejor explicado desde el cambio directo en la productividad de las plantas (Kardol *et al.*, 2011; Xu *et al.*, 2013).

El pH tiene una fuerte influencia sobre los seres vivos y su ambiente, ya que es capaz de modificar procesos de reacción enzimática. En los organismos edáficos, desde bacterias hasta artrópodos, constituye un elemento esencial para poder colonizar los distintos suelos, ya que interviene con la disponibilidad de recursos y producción de los mismos (Coleman *et al.*, 2004). En los colémbolos se han observado distintos patrones; por ejemplo Muhammad *et al.* (2016) observaron en cultivos de algodón que el pH estaba positivamente correlacionado con la abundancia de colémbolos, mientras, en cultivos de caña la correlación era negativa. Cassagne *et al.* (2003) compararon entre distintos bosques y tipos de suelo (“mull” y “moder”), todos con un pH menor de 5, registraron cambios en la composición y abundancia de la comunidad indicando que existen especies de colémbolos tolerantes y no tolerantes a suelos ácidos, como el caso de *Pseudosinella alba* Packard, 1873 que fue encontrada en pH de 3.5 a 5.

II. JUSTIFICACIÓN

En México existen pocos estudios respecto a las comunidades de colémbolos en los bosques templados, a pesar de que estos ecosistemas abarcan un 16.6% del territorio nacional, y son considerados ambientes con alta riqueza en flora y fauna (CONABIO, 2012). Hasta el momento no se cuenta con ningún trabajo de colémbolos para la formación del Citlaltépetl por lo que el presente trabajo constituye un importante aporte para el conocimiento de esta fauna. Además, se debe de considerar que los colémbolos edáficos contribuyen en gran medida a la reintegración de nutrientes, por lo que son un componente importante de la biodiversidad en todos los ecosistemas terrestres. En la actualidad pocos ecosistemas puede considerarse prístinos, la mayoría presenta algún tipo de alteración por acción humana. En el presente estudio se compara la comunidad de Isotomidae y Neanuridae en cuatro sitios con diferente composición vegetal y grado de perturbación: bosque de encino conservado, bosque de encino con pino introducido, vegetación secundaria y pastizal en potrero. Se escogió a la familia Isotomidae por ser la más abundante en la mayoría de ambientes y por lo tanto un componente importante en la descomposición de la materia orgánica y formación del suelo, también se eligió a la familia Neanuridae, aunque en la mayoría de estudios su abundancia es “baja”, siempre se encuentran presentes en ambientes de clima templado, además de ser sensible (en comparación a Isotomidae) a cambios ambientales por lo que podrían funcionar como indicadores para este clima (García-Gómez, 2009; Gómez-Anaya *et al.*, 2010; Winkler y Tóth, 2012). Ambas familias tienen registradas especies bioindicadoras de la calidad del suelo (Fountain y Hopkin, 2005; Yoon-Joo *et al.*, 2013)

III. HIPÓTESIS

En la zona muestreada de Atotonilco, Veracruz se seleccionaron cuatro sitios con diferente grado de perturbación y diferente composición vegetal: bosque de encino conservado, bosque de encino con pino introducido, vegetación secundaria y pastizal en potrero. Considerando que los sitios con bosque de encino conservado y bosque de encino con pino introducido han sido menos expuestos a disturbios y presentan mayor variedad y cantidad de recursos, en comparación a los sitios de vegetación secundaria y pastizal en potrero, se espera tener mayor abundancia y riqueza para ambas familias de colémbolos en estas zonas (Sabais *et al.*, 2011; Korboulewsky *et al.*, 2016).

La temporalidad determinada por el cambio de humedad y temperatura ambiental es un factor trascendental en el mantenimiento de las comunidades de colémbolos. En general se ha observado que en temporada de lluvias hay mayor abundancia y riqueza, mientras en temporada seca ambos disminuyen (García-Gómez *et al.*, 2009; Gómez-Anaya *et al.*, 2010; Kardol, *et al.*, 2011). Las cuatro fechas de muestreo representan dos temporadas del año; lluvias y sequía, por lo que esperamos encontrar mayor riqueza y abundancia para ambas familias en lluvias en todas las localidades.

Los colémbolos presentan diferente tolerancia a condiciones físicas del medio ambiente y a su vez explotan diferentes recursos, de esta manera definen su distribución espacial dentro de los ecosistemas (Hopkin, 1997). La hojarasca y el suelo representan dos ambientes físicos y bióticos distintos, aunque profundamente relacionados; por lo tanto se espera que existan diferencias en cuanto a la composición de especies, riqueza, abundancia y diversidad de colémbolos (García-Gómez *et al.*, 2009; Gómez-Anaya *et al.*, 2010; Sabais *et al.*, 2011)

IV. OBJETIVO

El objetivo principal de este trabajo es estudiar el efecto de los sitios de colecta, biotopo, temporada, temperatura, pH (real y potencial), humedad relativa y concentración de CO₂, sobre la estructura de las comunidades de las familias Isotomidae y Neanuridae en cuatro

sitios con diferente grado de perturbación y diferente composición vegetal en la localidad de Atotonilco, Veracruz (Formación Jamapa y Vaquería del Citlaltépetl).

Derivado de lo anterior son los siguientes objetivos particulares:

1. Analizar y comparar la diversidad de isotómidos y neanúridos para cada sitio de colecta.
2. Observar la variación estacional de las comunidades de Isotomidae y Neauridae.
3. Comparar la composición de la comunidad de Isotomidae y Neauridae entre suelo y hojarasca.
4. Analizar cómo el sitio de colecta, temporada y biotopo influyen en la estructura de las comunidades de Isotomidae y Neauridae.
5. Analizar la manera en la que variables CO₂, humedad relativa, temperatura y pH (real y potencial) influyen en la estructura de las comunidades de Isotomidae y Neauridae.

V. METODOLOGÍA

5.1 Sitio de estudio

El Pico de Orizaba también conocido como Citlaltépetl (“Cerro de la estrella”) localizado entre los estados de Puebla y Veracruz, constituye el volcán con mayor elevación en México con 5,675 m (Macías, 2007). Tiene un desnivel con respecto a la cuenca de Serdán del oriente al occidental de 2,900 m y de 4,300 m. Se considera una estructura cuaternaria originada a partir del colapso de al menos dos formaciones volcánicas anteriores (Torrecillas y Espolón de Oro) (Macías, 2007). La cumbre se encuentra nevada durante todo el año y en su porción norte se forma un glaciar (Gómez, 1995).

En la porción occidental del Citlaltépetl (Puebla) el clima es predominantemente seco; mientras su flanco oriental (Veracruz) el clima varía de templado subhúmedo a semifrío, con régimen de lluvias en verano, éste último es largo, fresco e isotermal; la precipitación es de 1,698 mm anuales, con temperatura media de 9.3°C (entre 27°C en mayo a -4°C en enero), un promedio de 238 días nublados y 146 con neblina en el año. Los tipos de vegetación

dominantes en la zona veracruzana son: bosque de oyamel, bosque de pino, bosque de pino-encino, pastizal y pradera de alta montaña (CONANP, 2012).

El presente estudio se realizó cerca de Atotonilco dentro del Municipio de Calchualco, Veracruz, localizado al noroeste del cono del Citlaltépetl y aproximadamente a 7 km del Parque Nacional del Pico de Orizaba. Esta zona pertenece a la formación del Citlaltépetl entre Jamapa y Vaquería cuyo suelo es una combinación de rocas volcánicas compuestas de andesita y dacita (aprox. 0.2 millones de años) subyaciendo sobre rocas sedimentarias Cretácicas, considerándolo en su mayoría un suelo tipo andosol (Gómez, 1995). Esta zona es atravesada por el río Jamapa que forma parte de la cuenca alta del Papaloapan y tiene un área de 3,912 km². En sus faldas predomina una vegetación de bosque de pino-encino (CONANP, 2012). El clima para esa zona se considera de clima templado subhúmedo (INEGI, 2016), con temperatura media de 17°C (19.3°C en mayo y 14.5°C en enero) y precipitación promedio de 2,215 mm al año (Fig. 3; SMN, 2018).

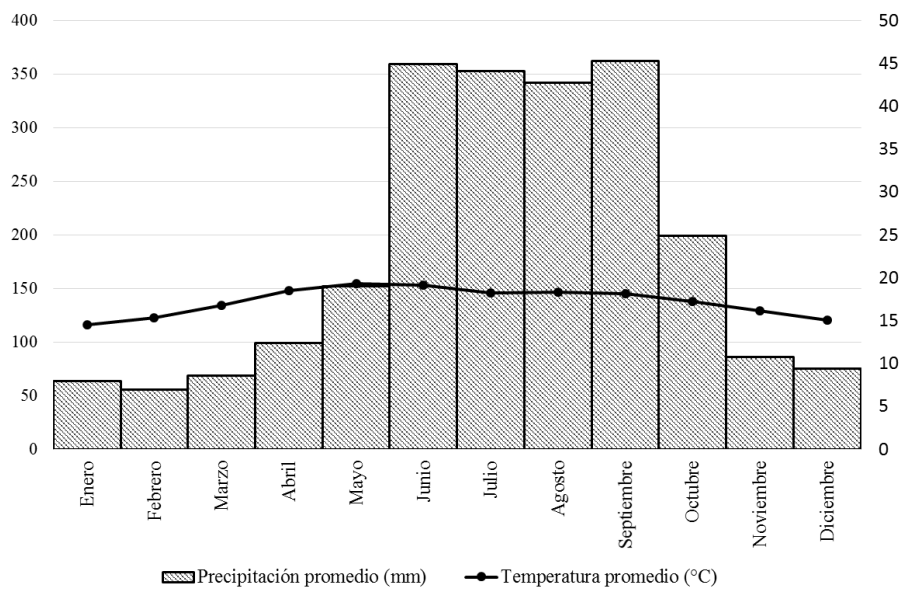


Figura 3. Climograma del Municipio de Coscomatepec (monitor más cercano a Atotonilco). Información obtenida de Sistema Meteorológico Nacional (2018). Monitoreo del periodo de 1981-2010.

5.2 Muestreo

Durante un año se realizaron cuatro colectas, cada tres meses a partir de junio del 2015 hasta marzo del 2016 en la localidad de Atotonilco, Veracruz, perteneciente a la vertiente noroeste del Volcán Citlaltépetl (Fig. 4). Dos colectas se hicieron en temporada de lluvias (junio y septiembre) y dos en la temporada seca (diciembre y marzo). Para cada fecha de colecta se muestrearon los mismos cuatro sitios, los cuales se encuentran a una distancia máxima de 750 metros entre los sitios más alejados (Fig. 4):

- i) Sitio bosque de encino conservado (BEC): 19°08'30 y N 97°12'26 O. 2225 msnm. Sitio de bosque de *Quercus* spp. conservado, arboles con cerca de 10 m de altura., con indicios de disturbio a 5 m de una vereda.
- ii) Sitio bosque de encino con pino introducido (BEP): 19°08'12 y N 97°12'10 O. 2477 msnm. Sitio de bosque de encino sujeto a tala y a introducción de pinos desde hace cerca de 10 años, arboles con altura 10 m. Dominan los encinos (*Quercus* spp.) por encima de los pinos introducidos (<5 m de altura) en una proporción de 10:1.
- iii) Sitio vegetación secundaria (VS): 19°08'17 N y 97°12'09 O. 2333 msnm. Sitio talado de bosque de encino hace aproximadamente 5 años, alberga plantas herbáceas anuales que alcanzan hasta 1.5 m de crecimiento.
- iv) Sitio pastizal en potrero (PP): 19°08'24 N y 97°12'13 O. 2294 msnm. Sitio donde se removió el bosque de encino desde hace cerca de 10 años para ubicar un potrero dentro del cual se mantiene un pastizal inducido de hasta 12 cm de alto.

El muestreo fue sistemático siguiendo un transeco de 13 m en donde cada 1.5 m se tomó una muestra con un volumen de 13cm×13cm×5cm; en cada sitio se colectó un total de 10 muestras de hojarasca y 10 muestras de suelo. Además en cada punto se midió la humedad relativa, temperatura y CO₂ presente (Apéndice 1) con ayuda de un termo-hidrómetro IAQ- Calc 8760y8762. Cada colecta fue realizada entre las 12 y 15 hrs del día.

En el presente trabajo nos referiremos a la hojarasca y suelo como biotopos, recordado que un biotopo según Hoshino (2003) se refiere a “un ecosistema natural único constituido por una variedad de organismos existiendo en una cierta región... biotopo significa una comunidad biológica”.

Una vez obtenidas las muestras, se procesaron para la extracción de microartrópodos en el Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos (Facultad de Ciencias, UNAM), donde se colocaron en embudos Berlese-Tullgren durante un periodo de 8 días a temperatura ambiente.

Posteriormente, se procedió a separar a los colémbolos asignando y cuantificando las morfoespecies, sólo se identificó a nivel de especie a los individuos pertenecientes a las familias Isotomidae y Neanuridae, para lo cual se realizaron preparaciones semipermanentes en líquido de Hoyer.

Los análisis de pH real y pH potencial se realizaron en el Laboratorio de Edafología “Nicolás Aguilera” de la Facultad de Ciencias, UNAM. Para ello se siguió la NOM-021-SEMARNAT (2002) misma que indica que se deben de mezclar 10 g de suelo en 20 ml de agua destilada. Para medir el pH potencial se usaron 20 ml de una solución al 1M de cloruro de potasio, posteriormente debe de agitarse la mezcla en intervalos de 5 min durante 30 min, después se deja reposar 15 min y se procede a tomar las medidas con el potenciómetro procurando que el electrodo sólo toque al sobrenadante.

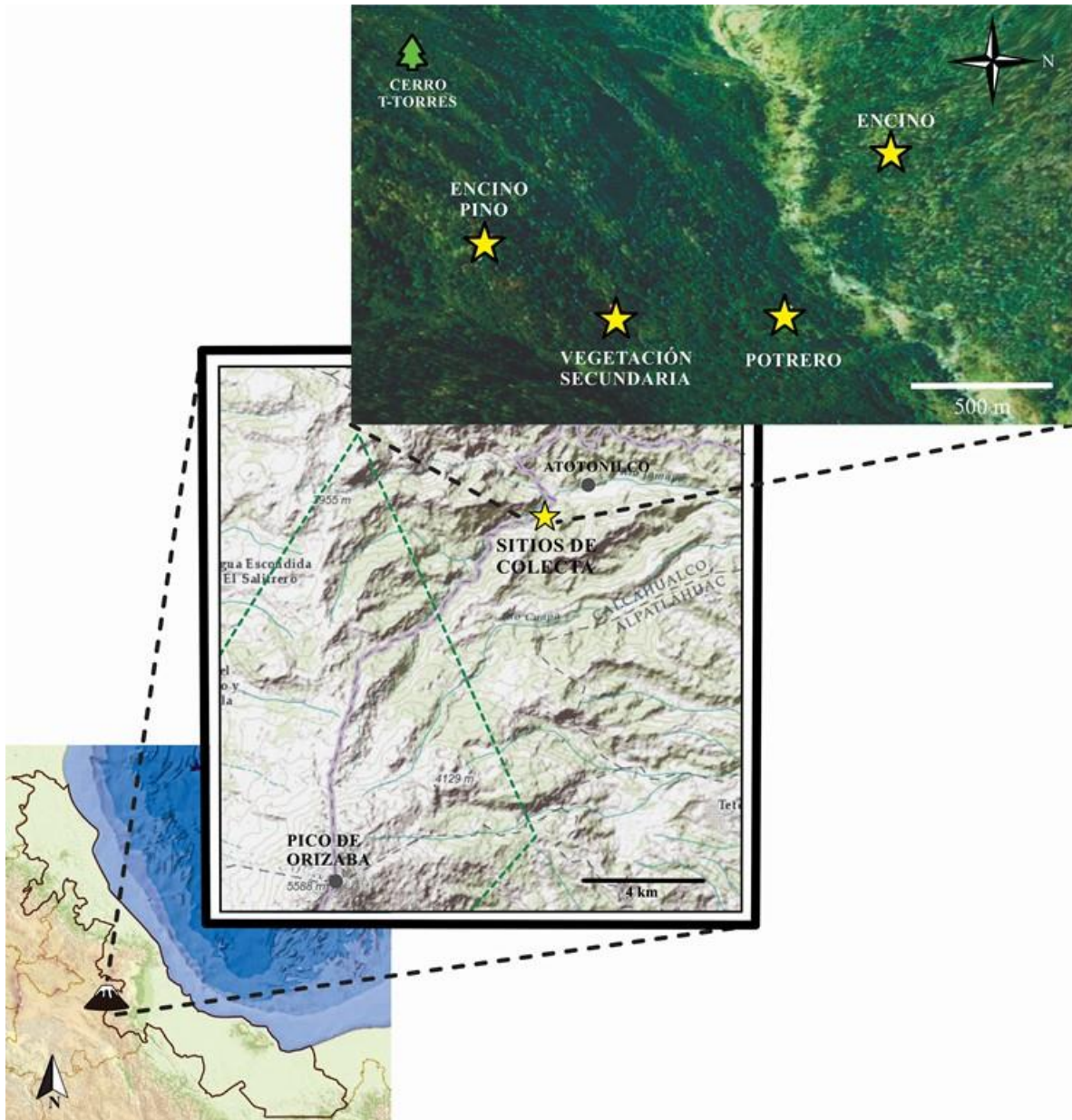


Figura 4. Ubicación geográfica de los sitios de colecta en referencia al Citlaltépé. Líneas punteadas verdes, polígono del Parque Nacional del Pico de Orizaba. Modificado de INEGI (2014) e imagen satelital de Google (2016)

5.3 Análisis de datos

A los datos de especímenes colectados en cada sitio, temporada y biotopo se les calcularon los siguientes índices de diversidad: Índice de Shannon, Índice de Simpson, Diversidad verdadera (Jost, 2006 y Moreno *et al.*, 2011) y Equidad de Pielou. Únicamente se comparo

el índice de Shannon entre las distintas vegetaciones, fechas de colecta y biotopo aplicando una prueba de *t* pareada ($\alpha=0.05$) con corrección de Bonferroni (Zar, 1984; Magurran, 1988) para lo cual se uso el programa PAST (Hammer *et al.*, 2001).

Debido a que los datos de abundancia no resultaron tener distribuciones normales, para evaluar el efecto de los factores estudiado se aplicó una prueba de Kruskal-Wallis a cada familia para los grupos de cada factor ($\alpha=0.05$), y en caso de encontrar diferencias significativas, se utilizó una prueba pareada con signo de Wilcoxon como prueba post hoc ($\alpha=0.05$) aplicando una corrección de Bonferroni (Zar, 1984; Magurran, 1988).

Para observar si cada comunidad de Isotomidae y Neanuridae generan algún patrón de agrupamiento en relación a los sitios, biotopos y temporada se aplicó un análisis de clúster con dendrograma, utilizando como matriz de distancia la similitud de Bray-Curtis y como método de agrupamiento UPGMA (“Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean”) con bootstrap de 1,000 permutaciones, para evaluar si el agrupamiento por cada factor era estadísticamente significativo se aplicó un ANOSIM (Análisis de similitud) a cada factor, a través del programa PAleontological STatistics versión 3.15 (Hammer *et al.*, 2001).

Se realizó un PERMANOVA (“Análisis de varianza multivariado con permutaciones usando matrices de distancia”) con el fin de analizar el efecto de los factores sitio, biotopo, fecha de colecta y sus respectivas combinaciones sobre la estructura de la comunidad de cada familia.

Para establecer las relaciones entre los parámetro ambientales CO₂, humedad relativa, temperatura y pH sobre la estructura de comunidad por cada familia se utilizaron Análisis de Correspondencias Canónicas. Para obtener la correlación y su significancia entre cada variable ambiental ($\alpha=0.05$) sobre la ordenación de la comunidad de cada familia se utilizó la función envfit (“Fits An Environmental Vector Or Factor Onto An Ordination”) con 999 permutaciones. Se realizaron correlaciones de Pearson y comparaciones múltiples con el método Bonferroni-Holm para evaluar el efecto de las variables sobre todas las especies de cada familia, solo se reportan las correlaciones significativas.

Los últimos análisis se llevarán a cabo con el programa “R” versión 3.2.4. (R Core Team, 2016), a través del paquete *vegan* (Oksanen *et al.*, 2016).

VI. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

6.1 Relaciones de abundancia entre familias

En total, se recolectaron 45, 528 colémbolos; de los cuales 13,218 se colectaron en junio, 10,124 en septiembre, 13,421 en diciembre y 8,765 en marzo. La familia Isotomidae fue la más abundante con un total de 25,739 individuos, mientras que la familia Neanuridae tuvo 2,532 individuos, los especímenes restantes (17,257) individuos pertenecen a las familias Entomobryidae, Hypogastruridae, Kattianidae, Neelidae, Odontellidae, Onychiuridae, Sminthurididae, Sminthuridae, Tullbergidae y Tomoceridae (Fig. 5)

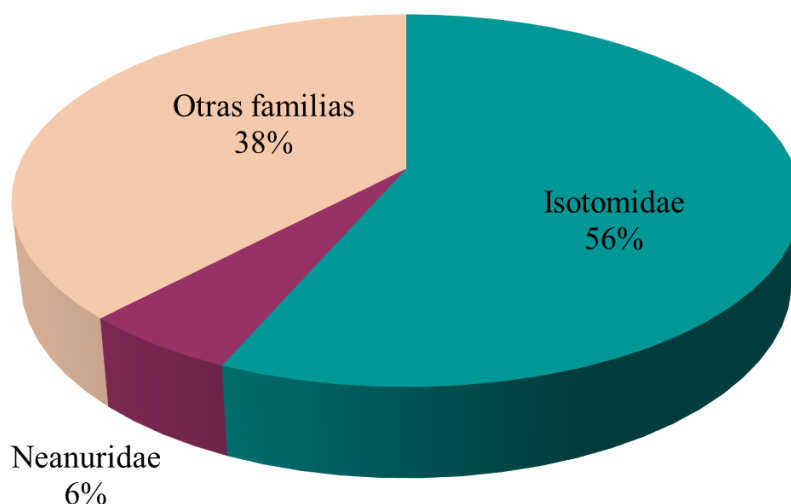


Figura 5. Abundancia relativa de Isotomidae, Neanuridae y otras familias encontradas durante cuatro colectas en la formación del Citlaltépetl, localidad de Atortonilco, Ver. Datos agrupados de los cuatro sitios muestreados y sus respectivos biotopos de junio de 2015 a marzo de 2016. N= 45,528 especímenes.

La familia Isotomidae permaneció como la más abundante en todas las fechas de colecta y biotopos, sobre todo en suelo donde registro más de 3,000 individuos representado cerca del 40% de todos los colémbolos (Fig. 6). El mes en el que registró la mayor abundancia fue junio (8,790 ind.) de los cuales se colectaron 6,490 en suelo; por el contrario marzo registro el menor valor con 3,329 individuos (Fig. 6).

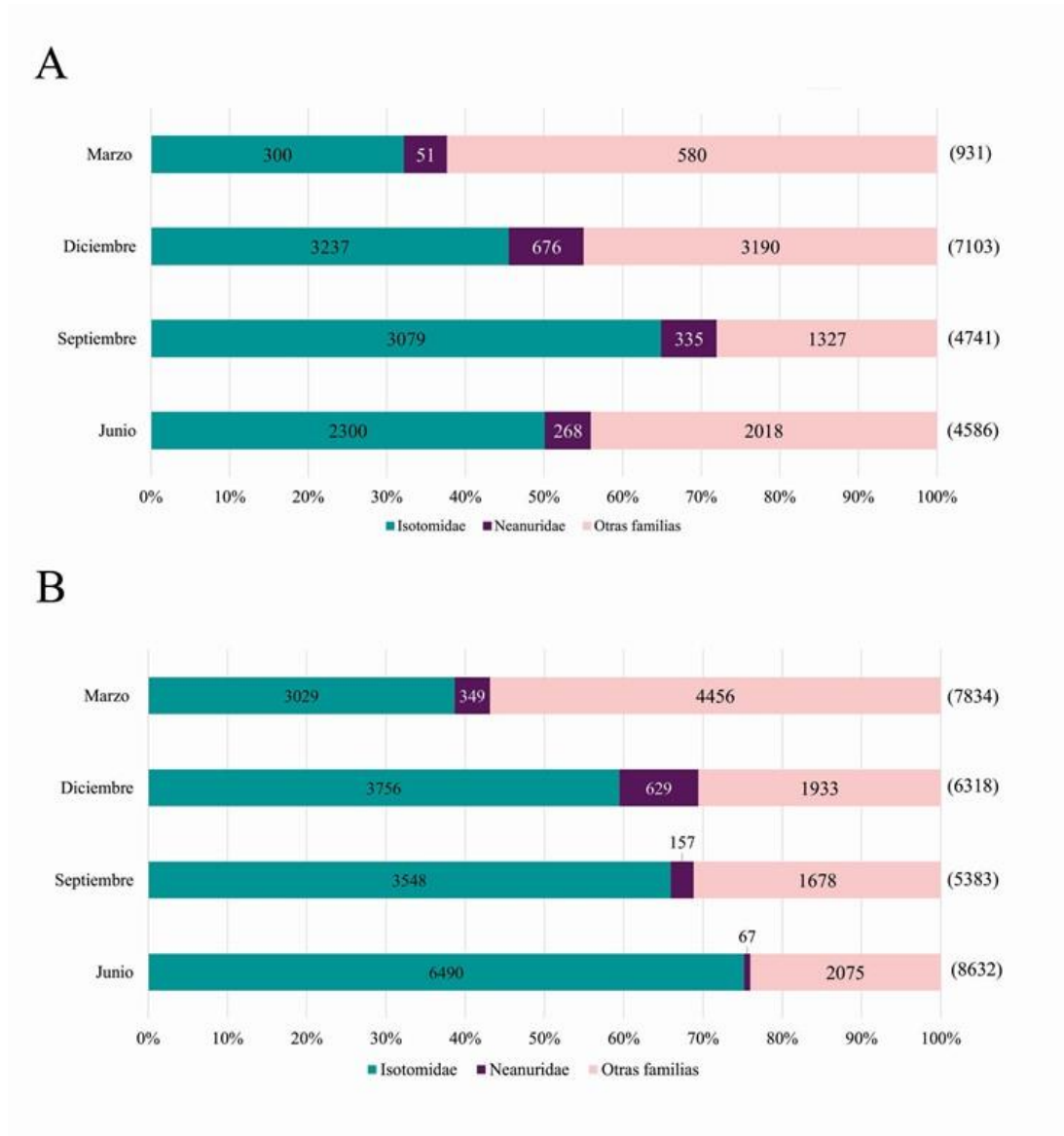


Figura 6. Abundancia relativa de Isotomidae, Neanuridae y otras familias en cada mes de colecta en la localidad de Atotonilco, Ver. Datos agrupados de cuatro sitios en muestreos realizados en 2015-2016. Los números entre paréntesis indican el tamaño de muestra. A. Hojarasca B. Suelo

La familia Neanuridae en diciembre obtuvo su máxima abundancia tanto en hojarasca como suelo con un total de 1,305 individuos (Fig. 6), casi un 10% del total de colémbolos, mientras que la menor abundancia se registró en junio con 268 individuos en hojarasca y 67 individuos en suelo (Fig. 6).

Los meses con mayor abundancia de colémbolos fueron junio, septiembre y diciembre, se esperaba que sólo junio y septiembre tuvieran la mayor abundancia por ser temporada de lluvia y presentar mayor humedad creando un ambiente más favorable para los colémbolos (Hopkin, 1997, Verma *et al.*, 2014). Sin embargo, al tratarse de un clima templado carece de una estacionalidad marcada, es decir, aún se registraban lluvias en diciembre en la localidad registrándose un 96% humedad relativa, desafortunadamente no se cuenta con la información meteorológica de ese año

Las familias encontradas en el presente trabajo, también han sido registradas para otros estudios relacionados de bosques templados en distintas partes de México y el mundo como Palacios-Vargas (1985), Addison *et al.* (2003) Kováč *et al.* (2005) y García-Gómez *et al.* (2009).

Isotomidae fue la familia más abundante formando casi el 50% del total del grupo en las colectas realizadas (Figs. 6 y 7). Estos resultados, coinciden con otros estudios realizados en diversos ambientes, como bosque templado (García-Gómez, 2009), en prado, bosque de encino y una plantación de pino (Winkler y Tóth, 2012), para bosque de encino y monocultivos de pino (Kováč *et al.*, 2005) y en bosque de coníferas (Heiniger *et al.*, 2014). La época de lluvia registró mayor densidad debido al aumento de humedad (García-Gómez *et al.*, 2009; Gómez-Anaya *et al.*, 2010; Kardol, *et al.*, 2011).

Neanuridae registró una baja abundancia (6% de la colecta) para todos los meses de colecta (Fig. 6) y en todas las asociaciones vegetales, pero en la mayoría de estudios y en diversos ambientes (Bosque templado, Selva baja, Campos agrícolas) se observa que esta familia es poco abundante y se presenta casi siempre en esta proporción (Gómez-Anaya *et al.*, 2010, Winkler y Tóth, 2012, Heiniger *et al.*, 2014).

6.2 Variación temporal y espacial de la comunidad de Isotomidae

La familia Isotomidae es representada por 23 especies en nueve géneros (Cuadros 1 y 2), de los cuales, *Isotoma viridis*, *Parisotoma notabilis*, *Isotomiella minor* y *Desoria trispinata* estuvieron presentes en todos los sitios y tuvieron las mayores densidades en ambas temporadas (Cuadros 1 y 2), mientras que *Folsomia ca. beta* y *Folsomia ca. castella* sólo estuvieron presentes en el sitio vegetación secundaria (VS), *Proisotoma minuta*, *Proisotoma subminuta*, *Proisotoma minima*, *Isotomurus palustris* e *Isotomurus bimus* fueron exclusivas del sitio pastizal en potrero (PP) y *Proisotoma sp.1* sólo se encontró en el sitio de bosque de enino con pino introducido (BEP) (Cuadros 1 y 2).

En la temporada de lluvia (junio y septiembre), las especies con mayor densidad fueron *I. minor*, *I. viridis* y *P. notabilis*, ésta última mantuvo una densidad alta a lo largo del año de colecta (Cuadro 1). Para la temporada seca (diciembre y marzo) las de mayor densidad fueron *Parisotoma notabilis* y *Desoria trispinata*. *D. trispinata* obtuvo su mayor densidad para toda la colecta en el mes de diciembre (1,282 ind.), por otro lado, nueve especies no tuvieron registro para esta temporada (Cuadro 2).

Tanto para en la hojarasca y biotopo suelo *P. notabilis* fue la especie dominante en términos de densidad (Cuadros 1 y 2). En la hojarasca también registraron alta densidad *I. viridis* y *D. trispinata*, y sólo en este biotopo se encontraron a *P. minima*, *I. palustris*, *F. ca. castella* y *Proisotoma sp. 1*. En suelo *Isotomiella minor* y *Folsomia onychiurina* registraron alta densidad, en tanto que *Cryptopygus exilis*, *F. ca. beta* e *I. bimus* fueron encontradas exclusivamente para este biotopo.

En la temporada de lluvia, los sitios con mayor diversidad de isotómidos fueron la VS y PP en comparación con la temporada seca, mientras que el BEP y el bosque de encino conservado (BEC) que fueron más diversos en temporada seca (Cuadros 1 y 2).

Cuadro 1. Densidad (ind.m²± e.e.) e índices de diversidad de Isotomidae para los biotopos de cada sitio durante la temporada de lluvia para la localidad de Atotonilco, Ver. BEC =bosque de encino conservado, BEP= bosque de encino con pino introducido, VS= vegetación secundaria, PP= pastizal en potrero S= Número de especies, H' =Índice de Shannon, D=Diversidad verdadera, λ= Índice de Simpson, J'= Equidad de Pielou.

Temporada de lluvia	BEP		VS		PP		BEC		Total
	Hojarasca	Suelo	Hojarasca	Suelo	Hojarasca	Suelo	Hojarasca	Suelo	
<i>Cryptopygus benhami</i>	0	1 ± 1	0	0	0	0	3 ± 3	0	1 ± 1
<i>Cryptopygus exilis</i>	0	5 ± 4	0	1 ± 1	0	0	0	0	1 ± 1
<i>Desoria trispinata</i>	1 ± 1	1 ± 1	2 ± 1	1 ± 1	298 ± 116	169 ± 63	4 ± 4	2 ± 2	119 ± 44
<i>Folsomia bisetosa</i>	13 ± 9	61 ± 38	85 ± 28	32 ± 20	0	4 ± 2	0	27 ± 26	56 ± 16
<i>Folsomia ca. beta</i>	0	0	0	1 ± 1	0	0	0	0	1 ± 1
<i>Folsomia ca. castella</i>	0	0	1 ± 1	0	0	0	0	0	1 ± 1
<i>Folsomia fimetaria</i>	1 ± 1	2 ± 2	12 ± 6	8 ± 3	3 ± 2	26 ± 9	1 ± 1	43 ± 24	24 ± 7
<i>Folsomia prima</i>	73 ± 57	5 ± 4	33 ± 14	3 ± 1	7 ± 3	3 ± 2	220 ± 117	22 ± 7	92 ± 34
<i>Folsomia sensibilis</i>	19 ± 18	34 ± 23	6 ± 4	20 ± 10	0	2 ± 2	14 ± 8	308 ± 118	101 ± 34
<i>Folsomia onychiurina</i>	1 ± 1	423 ± 111	0	16 ± 11	0	0	28 ± 28	36 ± 29	126 ± 35
<i>Isotoma viridis</i>	57 ± 11	65 ± 32	81 ± 33	41 ± 12	77 ± 38	106 ± 33	291 ± 61	173 ± 41	224 ± 31
<i>Isotomiella minor</i>	5 ± 3	539 ± 142	19 ± 9	68 ± 22	2 ± 1	20 ± 10	6 ± 5	151 ± 60	203 ± 45
<i>Isotomurus bimus</i>	0	0	0	0	0	1 ± 1	0	0	1 ± 1
<i>Isotomurus palustris</i>	0	0	0	0	1 ± 1	0	0	0	1 ± 1
<i>Isotomurus retardatus</i>	0	1 ± 1	11 ± 4	2 ± 1	14 ± 6	15 ± 6	0	0	11 ± 3
<i>Isotomurus tricolor</i>	0	1 ± 1	0	11 ± 11	14 ± 5	35 ± 21	0	0	15 ± 7
<i>Parisotoma notabilis</i>	105 ± 48	46 ± 20	83 ± 24	77 ± 28	53 ± 28	165 ± 60	284 ± 69	989 ± 227	451 ± 86
<i>Paristoma tariva</i>	9 ± 6	10 ± 10	13 ± 7	5 ± 2	9 ± 5	2 ± 2	5 ± 5	42 ± 27	24 ± 8
<i>Proisotoma sp. 1</i>	1 ± 1	0	0	0	0	0	0	0	1 ± 1
<i>Proisotoma minima</i>	0	0	0	0	17 ± 11	0	0	0	4 ± 3
<i>Proisotoma minuta</i>	0	0	0	0	68 ± 42	11 ± 8	0	0	20 ± 13
<i>Proisotoma subminuta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	8 ± 5
Total	285 ± 114	1195 ± 164	348 ± 60	287 ± 69	575 ± 156	583 ± 101	859 ± 179	1795 ± 346	1482 ± 149
S	11	14	11	14	13	14	10	10	22
H'	1.60	1.37	1.87	2.05	1.62	1.85	1.38	1.45	2.15
D	4.95	3.93	6.48	7.76	5.05	6.35	3.97	4.26	8.57
λ	0.75	0.66	0.81	0.83	0.66	0.79	0.70	0.65	0.84
J'	0.67	0.52	0.78	0.76	0.60	0.70	0.60	0.63	0.69
N1	2261	2584	954	1338	1907	1600	3615	5246	6015
N2	0	308	0	0	15	85	192	92	54

Cuadro 2. Densidad (ind.m²± e.e.) e índices de diversidad de Isotomidae para los biotopos de cada sitio durante la temporada seca para la localidad de Atotonilco, Ver. BEC =bosque de encino conservado, BEP= bosque de encino con pino introducido, VS= vegetación secundaria, PP= pastizal en potrero S= Número de especies, H' =Índice de Shannon, D=Diversidad verdadera, λ= Índice de Simpson, J'= Equidad de Pielou.

Temporada seca	BEP		VS		PP		BEC		Total
	Hojarasca	Suelo	Hojarasca	Suelo	Hojarasca	Suelo	Hojarasca	Suelo	
<i>Desoria trispinata</i>	2 ± 2	0 ± 0	0 ± 0	1 ± 1	84 ± 35	9 ± 6	270 ± 104	258 ± 97	156 ± 47
<i>Folsomia bisetosa</i>	6 ± 3	52 ± 23	43 ± 22	50 ± 18	1 ± 1	2 ± 2	3 ± 2	7 ± 5	41 ± 12
<i>Folsomia ca. candida</i>	0	0	0	8 ± 5	3 ± 3	1 ± 0	1 ± 1	0	4 ± 2
<i>Folsomia fimetaria</i>	0	15 ± 5	9 ± 6	5 ± 3	8 ± 5	0	3 ± 1	21 ± 9	32 ± 6
<i>Folsomia prima</i>	51 ± 30	11 ± 8	28 ± 17	33 ± 7	7 ± 5	28 ± 10	61 ± 21	33 ± 14	48 ± 11
<i>Folsomia sensibilibis</i>	9 ± 6	14 ± 11	3 ± 2	13 ± 7	0	0	21 ± 9	88 ± 38	38 ± 12
<i>Folsomia onychiurina</i>	1 ± 1	215 ± 70	0	8 ± 7	0	0	2 ± 1	29 ± 16	64 ± 20
<i>Isotoma viridis</i>	73 ± 24	22 ± 12	17 ± 10	14 ± 4	1 ± 0	32 ± 9	122 ± 54	145 ± 44	107 ± 21
<i>Isotomiella minor</i>	20 ± 11	130 ± 50	7 ± 5	85 ± 34	2 ± 1	12 ± 8	12 ± 8	106 ± 40	95 ± 20
<i>Isotomurus retardatus</i>	8 ± 6	9 ± 3	6 ± 4	3 ± 2	1 ± 1	5 ± 4	1 ± 1	19 ± 15	13 ± 4
<i>Isotomurus tricolor</i>	0	0	0	0	13 ± 11	5 ± 3	0	0	5 ± 3
<i>Parisotoma notabilis</i>	26 ± 9	44 ± 17	44 ± 21	98 ± 33	34 ± 18	161 ± 54	316 ± 178	721 ± 153	362 ± 87
<i>Parisotoma tariva</i>	9 ± 7	62 ± 26	0	0	0	0	1 ± 1	15 ± 8	22 ± 7
<i>Proisotoma minuta</i>	0	0	0	0	18 ± 10	2 ± 1	0	0	5 ± 3
Total	209 ± 68	578 ± 134	160 ± 65	321 ± 56	174 ± 59	261 ± 59	816 ± 244	1447 ± 261	992 ± 149
S	10	10	8	11	11	10	12	11	14
H'	1.80	1.82	1.77	1.83	1.58	1.34	1.46	1.61	2.03
D	6.04	6.17	5.87	6.23	4.85	3.81	4.3	5	7.63
λ	0.78	0.78	0.79	0.79	0.70	0.58	0.71	0.69	0.81
J'	0.78	0.79	0.81	0.76	0.66	0.58	0.58	0.67	0.77
N1	1138	2330	1046	869	1031	946	4054	4500	8554
N2	0	46	0	0	0	23	0	69	0

En la temporada de lluvia VS registró los mayores valores de diversidad, así como la mayor equidad, con un total de 16 spp. incluyendo ambos biotopos. Por otra parte los menores valores de diversidad se registraron en BEC y solo registró 13 especies (Cuadro 1). En la temporada seca el BEP y VS fueron los sitios más diversos para todos los índices, registrando la equidad más alta y con 11 spp. para cada vegetación considerando ambos biotopos (Cuadro 2). Estos resultados son reafirmados por el índice de Shannon al agrupar los datos de hojarasca y suelo (Cuadro 3)

Al comparar el índice de Shannon entre los distintos sitio para cada temporada encontramos diferencias significativas en todos los casos (Cuadro 3, Apéndice 2).

Cuadro 3. Índice de Shannon (H') de Isotomidae para la localidad de Atotonilco, Ver. Datos agrupados de hojarasca y suelo. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $p < 0.05$. BEC =bosque de encino conservado, BEP= bosque de encino con pino introducido, VS= vegetación secundaria, PP= pastizal en potrero

Sitios	Temporada de lluvia	Temporada seca
	H'	H'
BEP	1.69 ^c	2.04 ^a
VS	2.03 ^a	1.92 ^b
PP	1.84 ^b	1.70 ^c
BEC	1.60 ^d	1.60 ^d

Respecto a los distintos biotopos, sin importar la temporada, y en la mayoría de los sitios los valores más altos diversidad se registraron en el suelo, excepto el BEP donde la mayor diversidad se encontró en la hojarasca (Cuadro 4).

Al comparar la diversidad (Shannon H') entre hojarasca y suelo para cada tipo de vegetación, encontramos diferencias estadísticamente significativas en todos los casos, excepto para el Encino donde no se observaron diferencias significativas (Cuadro 4, Apéndice 3).

Cuadro 4. Índices de diversidad de hojarasca y suelo de Isotomidae para cada sitio de la localidad de Atotonilco, Ver. Datos agrupados de temporadas. . Letras diferentes denotan diferencias significativas con $p < 0.05$. BEC =bosque de encino conservado, BEP= bosque de encino con pino introducido, VS= vegetación secundaria, PP=

	BEP		VS		PP		BEC	
	Hojarasca	Suelo	Hojarasca	Suelo	Hojarasca	Suelo	Hojarasca	Suelo
S	12	14	11	15	16	15	13	11
H'	1.76 ^a	1.58 ^b	1.87 ^b	1.97 ^a	1.69 ^b	1.79 ^a	1.58 ^a	1.60 ^a
D	5.82	4.87	6.50	7.21	5.41	6.01	4.87	4.96
λ	0.78	0.71	0.81	0.82	0.70	0.77	0.75	0.68
J'	0.71	0.60	0.78	0.73	0.61	0.66	0.62	0.67

pastizal en potrero, S= Número de especies, H' =Índice de Shannon, D=Diversidad verdadera, λ = Índice de Simpson, J'= Equidad de Pielou.

El BEC tuvo la mayor densidad (Cuadros 1 y 2) y abundancia (12,789 ind.) de isotómidos. La razón no es del todo certera pero el encinar presenta una mayor variedad y cantidad de recursos (ej. plantas y hongos), condiciones climáticas más favorables y en general mayor heterogeneidad ambiental (Materna, 2004); por ejemplo, presenta una amplia capa de hojarasca proveniente de los encinos y de las comunidad de plantas que lo acompañan. Además la hojarasca no se encuentra expuesta a la radiación directa del sol permitiendo conservar más humedad. Lo contrario ocurre en el PP donde la capa de hojarasca es pobre y toda parece provenir de un mismo tipo de pasto; además la sombra que ofrece el pasto es menor. Sousa *et al.* (2004) encontraron menor densidad de colémbolos en pastizal y potreros en comparación con bosques cerrados o abiertos. Es importante mencionar que la alta densidad de isotómidos no sólo se explica por las condiciones ambientales sino también por características intrínsecas de estos organismos, como su alimentación generalista, su resistencia a condiciones poco favorables y alta tasa de reproducción de algunas especies (Berg *et al.*, 2004; Porco *et al.*, 2012)

Por otro lado se registraron más individuos en suelo (Cuadros 1 y 2), especialmente para la temporada seca, esto se puede deber a que los cambios de la temperatura (12 °C y 22°C) hace que busquen condiciones microclimáticas favorables y más estables moviéndose a mayor profundidad (Ponge, 2000). También puede deberse a patrones de agregaciones que tienen especies euedáficas como *Isotomiella minor* (Materna, 2004; Winkler y Tóth, 2012) y *Paristoma notabilis* (hemiedáfica) (Kováč *et al.*, 2005).

Se registraron en total 23 especies de isotómidos (Cuadros 1 y 2), es un número considerablemente alto si lo comparamos con estudios como el de Palacios-Vargas y Gómez-Anaya (1993) con ocho especies de esta familia para selva baja caducifolia (incluyendo dosel), Kováč *et al.* (2005) mencionan nueve especies para bosque de encino y plantación de pino, García-Gómez (2009) en el volcán Iztaccihuatl resgistro 22 especies y Palacios-Vargas *et al.* (2009) encontró 11 especies en un matorral xerófilo.

Se esperaba que la temporada de lluvia registrara valores más altos de diversidad para todos los sitios debido a la alta humedad (Apéndice 1), esto solo se cumplió para la VS y PP, reafirmando el incremento de la riqueza y abundancia de colémbolos conforme aumenta la humedad ambiental (Kardol *et al.*, 2011; Muhammad *et al.*, 2016). Las razones por las que el BEP y BEC fueron más diversos en temporada seca en comparación a temporada de lluvia son variadas; podría ser consecuencia de que el primer mes de muestreo de temporada seca (diciembre) se registraron lluvias y por lo tanto mayor humedad, aunque esto no se vio reflejado en un aumento en la densidad de colémbolos para ninguna vegetación y no se vio un aumento de diversidad en VS y PP (Cuadros 1 y 2).

En ambos sitios en la temporada seca la equidad aumenta lo que significa que la mayoría de las especies tuvieron densidades parecidas, es decir, su aporte a la comunidad fue similar, es importante mencionar que en cuestión de aporte tomando en cuenta los valores de diversidad verdadera (Jost, 2006 y Moreno *et al.*, 2011), en temporada de lluvia comparando con los valores de temporada seca se tiene para el BEP (aunque registro mayor número de especies) 1.09 especies efectivas menos en hojarasca y en suelo 2.24 lo que significa una pérdida de diversidad del 18% y 36% respectivamente. Por otro lado, haciendo la misma compración, el BEC disminuyo a 0.33 especies efectivas menos en hojarasca y 0.74 en suelo, equivalente al 8% y 15% de la diversidad aunque su riqueza aumento de 10 especies registradas en temporada de lluvia a 11 y 12 en temporada seca pero no aumento su diversidad. Para el caso de estas dos vegetaciones la temporada más diversa es temporada seca, para el BEP no se traduce como un aumento en su riqueza o abundancia sino por abundancias más equitativas, mientras que para el BEC sí existe un aumento de riqueza pero

también va acompañado de un aumento en su equidad. Para ambos casos parece ser que la existencia de especies “raras” o poco abundantes (1 ± 1 ind/m²) (Cuadros 1 y 2) influye negativamente sobre los índices de diversidad y el aumento de la misma para temporada seca solo es un efecto del aumento de la equidad y una disminución de especies “raras”; por lo que estas vegetaciones, en general, sí siguen el patrón donde una mayor humedad (temporada de lluvia) favorece una alta abundancia, densidad y para el caso del BEP un aumento en especies (Kardol *et al.*, 2011; Muhammad *et al.*, 2016).

Recordando que la calidad de hojarasca que la vegetación aporta es un factor muy importante para las comunidades edáficas, por ejemplo, hojarasca alta en taninos y polifenoles (como en algunos encinos) hacen más lenta su descomposición y por lo tanto puede disminuir la producción de recursos disponibles para la comunidad (Hättenschwiler *et al.*, 2005). Podemos hipotetizar que en temporada seca para los dos encinos disminuyen las densidades de las especies presentes (lo que provoca el aumento en la equidad) probablemente por la disminución de la humedad y de recursos disponibles para los colémbolos (ej. hongos) y que en algunos casos la disminución de densidad permite que otras especies de colémbolos que no se encontraban en la comunidad puedan “ocupar” un lugar en ella.

En general, la VS (16 especies) y BEP (15 especies) tuvieron la mayor diversidad (Cuadros 1 y 2). Se esperaba que sólo los encinares fuera los más diversos, por las condiciones bióticas y ambientales que en apariencia son más favorables para los colémbolos (Sousa, *et al.*, 2004; Kováč *et al.*, 2005; Rojas *et al.*, 2009). La VS siempre tuvo alta diversidad, comparando con los otros sitios, en promedio obtuvo 2 especies efectivas (30% de la diversidad) más en época de lluvia (Cuadro 1) y 1 especie efectiva más en época seca (15% de la diversidad) (Cuadro 2) lo que indica una preferencia por este ambiente de parte de los isotómidos, contrario al BEP y PP, éste último, en general y en casi en todos los casos tuvo baja equidad.

La alta diversidad en la VS puede deberse a la presencia de ciertas especies de plantas, como las leguminosas y pastos, que favorecen el establecimiento de algunos colémbolos, no

sólo por representar un recurso alimenticio (rizósfera), sino por crear condiciones microclimáticas de temperatura, humedad, etcétera. más favorables para ellos (Salamon *et al.*, 2004). Winkler y Tóth, (2012) encontraron que en prado de estepa había alta diversidad de colémbolos incluyendo todas la familias ($H' = 2.353$) aunque la vegetación y clima no son completamente comparables a la VS y PP del presente estudio

Se considera que una mayor diversidad de plantas (como en los encinos) equivale a una mayor diversidad de organismos. No obstante para los colémbolos, hasta el momento no se han encontrado patrones específicos de su diversidad. En una revisión hecha por Korboulewsky *et al.* (2016) al comparar la diversidad en bosques mixtos contra bosques monoespecíficos encontraron que en 7 casos aumenta, en 11 permanece igual y en uno disminuye su diversidad y lo mismo ocurre para sus abundancias. Perez *et al.* (2013) siguiendo la sucesión de un bosque (fresno y haya) encontraron que en el desarrollo de una vegetación secundaria conforme disminuía la diversidad de plantas se aumentaba la diversidad de colémbolos, adjudicaron este fenómeno al aumento de hongos y bacterias proporcionado por el aumento de especies leñosas de plantas.

Es importante mencionar que el sitio VS muestreado se encuentra a unos 50 metros de la zona del BEP por lo que no se descarta la existencia de un efecto de borde; en donde la diversidad de colémbolos de esta área no solo es consecuencia de un intercambio de especies entre ambos sistemas, sino que favorece el establecimiento y permanencia de algunas de ellas; como el caso en un bosque de pino-encino en México donde el borde localizado en los primeros 50 metros presentaba mayor diversidad de plantas que el propio bosque (Granados *et al.* 2014)

Por otro lado, el BEP aunque tuvo la mayor densidad de isotómidos en la mayoría de los casos, registró los índices de diversidad más bajos (Cuadros 1 y 2), en total sólo se encontraron 13 especies, lo que sugiere que el BEP tiene una mayor capacidad de carga en comparación con los otros sitios pero no todas las especies son capaces de sobrevivir en él.

Al realizar las comparaciones para índice de Shannon entre todas los sitios para cada temporada (Cuadro 3, Apéndice 2), se encontró que todos presenta diferencias significativas, es decir las comunidades no son las mismas, ya sea por no compartir el mismo número de especies (aunque la mayoría solo presenta una especie de diferencia) o las mismas abundancias; por ejemplo; *D. trispinata* se encuentra presentes en todos los tipos de vegetación pero registra mayor densidad en el PP y en el BEC (Cuadro 1 y 2). Estas diferencias entre comunidades a pesar de su cercanía espacial (los sitios más alejadas se encuentran a menos de un kilómetro de distancia entre ellas) no sólo pueden deberse al tipo de vegetación y recursos que representan sino también a condiciones microclimáticas distintas.

Comparando los biotopos suelo y hojarasca de cada sitio, el BEP fue el único con mayor diversidad en la hojarasca (Cuadro 4) aunque el suelo registró mayor número de especies (14 spp.) pero baja equidad, probablemente se deba a la alta dominancia por parte de especies eudáficas como *Folsomia sensibilis*, *Folsomina onychiurina*, *Isotomiella. minor* y *Folsomia bisetosa*.

Al comparar entre biotopos encontramos que la mayoría de sitios presenta diferencias significativas entre el suelo y hojarasca (Cuadro 4, Apéndice 3), posiblemente por la presencia de especies euedáficas y hemiedáficas como *F. sensibilis*, *F. onychiurina*, *I. minor* y *Parisotoma notabilis*, que siempre registraron mayor densidad en el suelo y en algunos casos no tuvieron registro en hojarasca (Cuadros 1 y 2). Lo anterior significa que la hojarasca y el suelo constituyen ambientes diferentes para los colémbolos por lo tanto aunque comparten especies, su estructura de comunidad no es la misma, constituyendo comunidades particulares (Cuadro 4). La alta diversidad en el suelo por parte de esta familia puede deberse a que en ella abundan especies consideradas euedáficas y hemiedáficas (Hopkin, 1997); a condiciones intrínsecas de la misma familia ya que son considerados omnívoros generalistas la mayoría de sus integrantes (Berg *et al.*, 2004) lo que indica que tienen poca preferencia hacia un ambiente específico; y en general, el suelo ofrece condiciones ambientales y de recursos estables, por lo que las comunidades se enfrentan a pocas perturbaciones lo que

favorece el establecimiento de especies, y por lo tanto aumenta y conserva su diversidad (Chauvat et al., 2003)

El BEC es el único sitio en donde no se detectaron diferencias significativas del índice de Shannon entre biotopos (Cuadro 4, Apéndice 3), prácticamente tuvieron el mismo número de especies presentes y en densidades similares obteniendo índices de diversidad parecidos, las razones no son del todo certeras, en apariencia esta vegetación poseía una capa de hojarasca muy amplia y la porción muestreada del suelo en su mayoría estaba compuesto de la materia orgánica en descomposición, lo que implicaría mayor rango de distribución de los recursos por lo tanto para que existiera un cambio en la comunidad de colémbolos se tendría que muestrear en capas más profundas donde la materia orgánica fuera menos abundante y el suelo fuera más parecido al encontrado en las demás vegetaciones (Ponge, 2000).

6.3 Variación temporal y espacial de la comunidad de Neanuridae

La familia Neanuridae se encontró representada por nueve géneros y 16 especies (Cuadros 5 y 6). Siendo *Pseudachorutes bifidus* la especie con mayor densidad en ambas temporadas, colectándose en todos los sitios (Cuadros 5 y 6). *Friesea albida*, Gen. ca. *Arlesia* y *Americanura* sp.1 se encontraron exclusivamente en el sitio de bosque de encino con pino introducido (BEP), mientras que *Friesea* ca. *haldanei* sólo se colectó en el sitio vegetación secundaria (VS) (Cuadro 5).

La temporada de lluvia registro menor densidad de individuos para todas las especies y en total para cada sitio (Cuadro 5). En temporada seca se registró mayor densidad para *P. bifidus*, *F. albida* y *Friesea mirabilis*, aunque se registró menor número de especies, *F. ca. haldanei* y *Americanura* sp1., no tuvieron registros para esta temporada (Cuadro 6).

Para el biotopo hojarasca (Cuadros 5 y 6) *P. bifidus* fue la especie con mayor densidad, *F. ca. haldanei*, fue exclusiva de este biotopo. El biotopo suelo registro alta densidad para *F. mirabilis* y *F. albida*, está último, junto con *P. anops*, solo se colectaron en tal biotopo.

No existió una tendencia de diversidad general en relación a las temporadas (Cuadros 5 y 6), por un lado la VS tuvo mayor diversidad en temporada de lluvia que en seca, lo contrario ocurrió con el BEP donde la mayor diversidad la obtuvo en temporada seca, para el sitio bosque de encino conservado (BEC) la diversidad varió de acuerdo al biotopo y sitio pastizal en potrero (PP) registró cuatro especies en total y su diversidad siempre fue baja.

Para temporada de lluvia (Cuadro 5) la VS obtuvo los más altos valores de diversidad, así como la mayor equidad, registró un total de 11 especies. considerando ambos biotopos; la menor diversidad estuvo en el PP con una sola especie registrada en hojarasca con la cual no se pudo calcular ningún índice, y tres especies en suelo. Sin embargo, cuando se agrupan a los biotopos los sitios con mayor diversidad para esta temporada son el BEP y BEC (Cuadro 7).

Cuadro 5. Densidad (ind.m²± e.e.) e índices de diversidad de Neanuridae para los biotopos de cada sitio durante la temporada de lluvia para la localidad de Atotonilco, Ver. BEC =bosque de encino conservado, BEP= bosque de encino con pino introducido, VS= vegetación secundaria, PP= pastizal en potrero S= Número de especies, H' =Índice de Shannon, D=Diversidad verdadera, λ= Índice de Simpson, J'= Equidad de Pielou.

Temporada de lluvia	BEP		VS		PP		BEC		Total
	Hojarasca	Suelo	Hojarasca	Suelo	Hojarasca	Suelo	Hojarasca	Suelo	
<i>Americanura ca. janssensi</i>	3 ± 1	1 ± 1	1 ± 1	0	0	0	1 ± 1	1 ± 1	2 ± 1
<i>Americanura sp.1</i>	1 ± 1	1 ± 1	0	0	0	0	0	0	1 ± 1
<i>Gen. ca.Arlesia sp.1</i>	0	1 ± 1	0	0	0	0	0	0	1 ± 1
<i>Friesea albida</i>	0	5 ± 5	0	0	0	0	0	0	1 ± 1
<i>Friesea ca. haldanei</i>	0	0	10 ± 6	0	0	0	0	0	3 ± 2
<i>Friesea mirabilis</i>	0	35 ± 30	4 ± 2	1 ± 1	0	0	0	0	10 ± 8
<i>Micranurida pygmaea</i>	0	1 ± 1	5 ± 2	1 ± 1	0	0	1 ± 1	0	2 ± 1
<i>Neotropiella ca. quinqueoculata</i>	0	1 ± 1	3 ± 2	0	0	1 ± 1	2 ± 2	0	1 ± 1
<i>Palmanura ca. schusteri</i>	1 ± 1	2 ± 2	15 ± 5	2 ± 1	0	0	10 ± 2	5 ± 2	9 ± 2
<i>Paranura anops</i>	0	0	0	1 ± 1	0	0	0	1 ± 1	1 ± 1
<i>Paranura ca. jorgei</i>	8 ± 4	1 ± 1	0	0	0	0	1 ± 1	1 ± 1	3 ± 1
<i>Paranura ca. rooensis</i>	2 ± 2	1 ± 1	0	0	0	0	1 ± 1	0	1 ± 1
<i>Pseudachorutes bifidus</i>	26 ± 17	0	86 ± 38	3 ± 1	0	1 ± 1	0	5 ± 3	30 ± 11
<i>Pseudachorutes curtus</i>	0	1 ± 1	5 ± 3	1 ± 1	0	0	1 ± 1	1 ± 1	2 ± 1
<i>Pseudachorutes subcrassoides</i>	13 ± 6	0	16 ± 7	5 ± 3	0	0	2 ± 2	0	9 ± 3
<i>Vitronura ca. giselae</i>	0	0	5 ± 2	1 ± 1	4 ± 3	2 ± 1	0	0	4 ± 1
Total	56 ± 21	50 ± 31	154 ± 44	17 ± 4	4 ± 3	3 ± 1	20 ± 8	14 ± 5	80 ± 16
S	7	11	10	8	1	3	8	6	16
H'	1.38	1.14	1.53	1.86	-	0.68	1.52	1.40	2.07
D	3.97	3.12	4.61	6.42	-	1.97	4.57	4.05	7.98
λ	0.68	0.48	0.65	0.82	-	0.37	0.67	0.70	0.80
J'	0.71	0.48	0.66	0.89	-	0.62	0.73	0.78	0.75
N1	430	623	807	77	69	23	146	85	808
N2	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Cuadro 6. Densidad (ind.m²± e.e.) e índices de diversidad de Neanuridae para los biotopos de cada sitio durante la temporada seca para la localidad de Atotonilco, Ver. BEC =bosque de encino conservado, BEP= bosque de encino con pino introducido, VS= vegetación secundaria, PP= pastizal en potrero S= Número de especies, H' =Índice de Shannon, D=Diversidad verdadera, λ= Índice de Simpson, J'= Equidad de Pielou.

Temporada seca	BEP		VS		PP		BEC		Total
	Hojarasca	Suelo	Hojarasca	Suelo	Hojarasca	Suelo	Hojarasca	Suelo	
<i>Americanura ca. janssensi</i>	1 ± 1	1 ± 1	0	3 ± 1	0	0	0	7 ± 6	3 ± 2
<i>Gen. ca. Arlesia sp.1</i>	1 ± 1	1 ± 1	0	0	0	0	0	0	1 ± 1
<i>Friesea albida</i>	0	81 ± 66	0	0	0	0	0	0	20 ± 17
<i>Friesea mirabilis</i>	0	66 ± 45	0	3 ± 2	0	0	0	1 ± 1	17 ± 11
<i>Micranurida pygmaea</i>	2 ± 2	0	0	1 ± 1	0	0	2 ± 2	1 ± 1	2 ± 1
<i>Neotropiella ca. quinqueoculata</i>	0	0	0	0	0	0	0	8 ± 4	2 ± 1
<i>Palmanura ca. schusteri</i>	0	1 ± 1	20 ± 6	14 ± 6	0	0	13 ± 4	46 ± 14	24 ± 5
<i>Paranura anops</i>	0	1 ± 1	0	0	0	0	0	7 ± 7	2 ± 2
<i>Paranura ca. jorgei</i>	1 ± 1	1 ± 1	0	0	0	0	0	0	1 ± 1
<i>Paranura ca. rooensis</i>	1 ± 1	1 ± 1	0	0	0	0	0	2 ± 2	1 ± 1
<i>Pseudachorutes bifidus</i>	8 ± 5	8 ± 5	71 ± 28	15 ± 7	1 ± 1	0	67 ± 33	15 ± 10	47 ± 12
<i>Pseudachorutes curtus</i>	6 ± 6	6 ± 4	4 ± 3	22 ± 7	0	1 ± 1	25 ± 11	26 ± 11	23 ± 6
<i>Pseudachorutes subcrassoides</i>	11 ± 6	6 ± 3	34 ± 18	5 ± 3	0	0	0	17 ± 11	19 ± 6
<i>Vitronura ca. giselae</i>	0	1 ± 1	2 ± 2	0	3 ± 2	1 ± 1	0	0	2 ± 1
Total	32 ± 14	177 ± 112	134 ± 42	64 ± 13	3 ± 2	1 ± 1	108 ± 34	132 ± 36	164 ± 35
S	8	12	5	7	2	2	4	10	14
H'	1.68	1.33	1.16	1.59	0.32	0.63	0.98	1.82	2.03
D	5.36	3.78	3.18	4.9	1.37	1.87	2.66	6.17	7.61
l	0.77	0.64	0.62	0.76	0.18	0.44	0.55	0.79	0.83
J'	0.81	0.53	0.72	0.82	0.46	0.91	0.71	0.79	0.77
N1	238	2076	584	207	38	8	292	638	2315
N2	0	0	0	0	0	0	0	0	0

En la temporada seca, en general, el BEP registro los más altos valores de diversidad, con la mayor equidad y registrando un total de 13 spp. para ambos biotopos, seguido por la VS que registró 8 spp., el PP volvió a ser la vegetación con menor diversidad, puesto que registro 3 spp en ambos biotopos, el BEC fue más diverso incluso que el BEP pero solo para el suelo (Cuadro 6).

Al comparar el índice de Shannon entre los distintos sitios para cada temporada se encontró diferencias significativas para la mayoría de los casos, excepto para el BEP contra BEC, que no mostró diferencias significativas en ninguna temporada (Cuadro 7, Apéndice 4).

Cuadro 7. Índice de Shannon (H') de Neanuridae para la localidad de Atotonilco, Ver. Datos agrupados de hojarasca y suelo. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $p < 0.05$. BEC =bosque de encino conservado, BEP= bosque de encino con pino introducido, VS= vegetación secundaria, PP= pastizal en potrero

Sitios	Temporada de lluvia	Temporada seca
	H'	H'
BEP	1.86 ^a	1.63 ^a
VS	1.66 ^b	1.44 ^b
PP	0.38 ^c	0.83 ^c
BEC	1.96 ^a	1.64 ^a

Al analizar diversidad dentro de los biotopos suelo y hojarasca entre los sitios, el suelo en la mayoría de los casos siempre tuvo los más altos índices de diversidad y alta equidad, solo para BEP la hojarasca es más diversa (Cuadro 8, Apéndice 5)

Cuadro 8. Índices de diversidad de hojarasca y suelo de Neanuridae para cada sitio de la localidad de Atotonilco, Ver. Datos agrupados de temporadas. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $p < 0.05$. BEC =bosque de encino conservado, BEP= bosque de encino con pino introducido, VS= vegetación secundaria, PP= pastizal en potrero, S= Número de especies, H' =Índice de Shannon, D=Diversidad verdadera, λ = Índice de Simpson, J'= Equidad de Pielou

	BEP		VS		PP		BEC	
	Hojarasca	Suelo	Hojarasca	Suelo	Hojarasca	Suelo	Hojarasca	Suelo
S	10	16	13	9	2	4	10	11
H'	1.65 ^a	1.40 ^b	1.51 ^b	1.82 ^a	0.18 ^a	0.84 ^a	1.39 ^b	1.85 ^a
D	5.23	4.06	4.54	6.17	1.2	2.3	4.03	6.4
λ	0.74	0.65	0.66	0.80	0.086	0.41	0.65	0.79
J'	0.72	0.50	0.59	0.83	0.26	0.60	0.60	0.77

Las comparaciones entre hojarasca y suelo (Cuadro 8) para los índices de Shannon en cada tipo de vegetación tuvieron diferencias significativas, la única excepción fue el PP.

En general, la época seca tuvo la mayor densidad (Cuadro 6), se esperaba que disminuyera el número de individuos por la baja humedad. Aunque este resultado no es tan atípico ya que García-Gómez *et al.* (2009) encontraron que Neanuridae en época seca (noviembre y marzo) en el Volcán Iztaccíhuatl fue una de las familias más dominantes. VS, seguida del BEP y BEC tuvieron la mayor densidad de neanúridos (Cuadros 5 y 6), esto puede deberse a que poseen una capa considerable de hojarasca que los protege de la desecación en comparación con el PP, recordando que los neanúridos prefieren ambientes más húmedos como troncos y musgos (Palacios-Vargas, 2013).

La mayoría de especies de Neanuridae se consideran euedáficos y hemiedáficos, se alimentan de hifas de hongos que son más abundantes en las capas más superficiales de suelo y hojarasca (Hopkin, 1997), lo que explica que tuvieran ligeramente mayor densidad en la hojarasca (Cuadros 5 y 6).

Se encontró un total de 16 especies de Neanuridae, comparado con otros estudios es un número alto, por ejemplo García-Gómez *et al.* (2009) registraron solo 7 en el bosque templado del Volcán Iztaccíhuatl. En Vancouver, Addison *et al.* (2003) registraron 11 especies para cuatro bosques con diferentes tiempos de regeneración, Palacios-Vargas y Gómez Anaya (1993) registraron 12 en Selva baja caducifolia (incluyendo dosel).

No existió un patrón específico de diversidad por temporada (Cuadros 5 y 6), solo la VS aumento su diversidad en época de lluvia, con más 1.43 especies efectivas en hojarasca y 1.52 en suelo, todo lo contrario ocurrió para el BEP donde en época de lluvia registró 1.39 especies efectivas menos en hojarasca y 0.66 en suelo.

Para el BEC, en época de lluvia (Cuadro 5), siguiendo el índice de diversidad verdadera (Jost, 2006 y Moreno *et al.*, 2011) en el biotopo hojarasca aumento 1.91 de especies efectivas y disminuyo en el biotopo suelo a menos 2.12 especies efectivas, al revisar la composición

de la comunidad observamos que para ambas temporadas prácticamente están las mismas especies, lo que nos indica que más que un aumento o disminución de la diversidad por “perdida o ganancia” de especies, la diversidad está variando porque los individuos se están desplazando entre biotopos, para temporada seca en ambos biotopos aumenta el número de individuos y hay ligeramente más individuos en el suelo que en hojarasca.

La mayor diversidad, en general, se registró en orden descendiente para BEC, BEP y VS, es importante mencionar que el BEP registró 13 especies y el BEC 10 especies, como se explicó anteriormente los neanúridos son consumidores de hifas de hongos que generalmente crecen en la hojarasca (Hopkin, 1997) y los encinares poseen grandes capas de ella, probablemente esta fue la causa de la gran riqueza registradas para estos sitios. Sin embargo, debido a la densidad y distribución de individuos registrada en la VS (con 11 especies) para la temporada de lluvia esta rebasó por 0.64 en hojarasca y 3 en suelo de especies efectivas al BEP y por 0.04 en hojarasca y 2.37 en suelo de especies efectivas al BEC (Cuadros 5 y 6).

El PP registró la más baja diversidad en ambas temporadas (Cuadros 5 y 6), para la hojarasca en temporada de lluvia sólo se registró una especie, lo que indica que las condiciones del mismo no son las más apropiadas para los neanúridos; por ejemplo existe una mayor exposición a la radiación solar y por lo tanto mayor desecación. Aunque no se pueden descartar efectos bióticos como los encontrados por Salamon *et al.* (2004) quienes registraron una menor abundancia que puede llegar hasta desplazamiento de especies de neanúridos si se introducen pastos o leguminosas, explicado por una baja capacidad para competir. Por otro lado, Maraun *et al.* (2003) encontraron que Neanuridae es de las familias más sensibles a los disturbios, los cuales disminuyen su abundancia y número de especies.

Las comparaciones entre las vegetaciones en cada temporada (Cuadro 7, Apéndice 4) en la mayoría de los casos resultaron significativas, solo el BEP contra BEC no fue significativo para ninguna temporada lo que nos indica que ambas vegetaciones tiene una riqueza y densidad similar de especies, aunque en composición son distintas, porque no comparten cinco especies (Cuadros 5 y 6). Es importante mencionar que las diferencias existentes hacia el PP se deben a la baja densidad y diversidad que registró éste.

En el BEP la mayor diversidad de Neanuridae estuvo en la hojarasca y para las demás vegetaciones se concentró en el suelo (Cuadro 8), aunque la hojarasca resultó más diversa para el BEP el suelo contuvo más especies pero estas no se distribuyeron equitativamente, basta observar las densidades de *F.albida* y *F. mirabilis* que aunque su género es considerado que habita en hojarasca para este caso hubo una preferencia marcada por el suelo (Cuadros 5 y 6). Analizar las comparaciones de diversidad en la mayoría de los casos fueron significativas entre biotopos (Cuadro 8, Apéndice 5), sólo el PP no tuvo diferencias, lo que se debe a que registró muy bajo número de especies e individuos.

6.4 Relación de abundancia de Isotomidae y Neanuridae con los factores sitio, biotopo y temporada.

Se analizó el efecto de los factores sitio, biotopo y temporada sobre la densidad total de isotómidos y neanuridos, las abundancias absolutas se presentan en el siguiente cuadro:

Cuadro 9. Abundancia total de Isotomidae y Neanuridae para los factores sitio, biotopo y temporada para la localidad de Atotonilco, Ver. . BEC =bosque de encino conservado, BEP= bosque de encino con pino introducido, VS= vegetación secundaria, PP= pastizal en potrero Letras diferentes denotan diferencias significativas con $p < 0.05$.

Factor		Isotomidae	Neanuridae
Sitio	BEP	5,897 ^b	824 ^b
	VS	2,905 ^b	955 ^a
	PP	4,148 ^b	34 ^c
	BEC	12,789 ^a	719 ^{ab}
Biotopo	Hojarasca	8,916 ^b	1,303 ^a
	Suelo	16,823 ^a	1,202 ^a
Temporada	Lluvia	15,417 ^a	827 ^a
	Seca	10,322 ^b	1,709 ^a

Se encontró un efecto significativo de la temporada, el biotopo y el sitio sobre la abundancia total de isotómidos (Cuadro 9, Apéndice 6) en contraste solo hubo un efecto del sitio pero no de la temporada ni del biotopo sobre la abundancia total de neanúridos (Cuadro 9, Apéndice 7).

Cuadro 10. Prueba de Kruskal-Wallis del efecto de los factores sitio, biotopo y temporada sobre abundancia de Isotomidae en la Formación Citlaltépetl, localidad de Atotonilco, Ver. n.s.=no significativo,*= < 0.05, **=<0.005, *=<0.0005.**

Isotomidae			
Factor	g.l.	X ²	p
Temporada	1	16.11	***
Biotopo	1	30.63	***
Sitio	3	48.03	***

Cuadro 11. Prueba de Kruskal-Wallis del efecto de los factores sitio, biotopo y temporada sobre abundancia de Neanuridae en la Formación Citlaltépetl, localidad de Atotonilco, Ver. n.s.=no significativo,*= < 0.05, **=<0.005, *=<0.0005.**

Neanuridae				
Factor	g.l.	X ²	p	
Temporada	1	2.94	n.s.	
Biotopo	1	0.41	n.s.	
Sitio	3	73.5	***	

Para la familia Isotomidae (Cuadro 10) unicamente las comparaciones del sitio encino conservado (BEC) contra los demas sitios resultaron significativamente diferentes, para Neanuridae (Cuadro 11), el sitio BEC al ser comparada con el sitio de encino con pino introducido (BEP) y sitio con vegetación secundaria (VS) resultó no significativa.

Las diferencias detectadas para los factores sobre las densidades de isotómidos se debe a una diferencia de entre 2,000 a 6,000 individuos para cada caso; para el factor sitio, como ya se habia mencionado, el BEC es el que registra mayor abundancia, el biotopo suelo y la temporada de lluvia son los más abundante. En general, observamos que todos los factores aquí presentes son determinantes para las abundancias de Isotomidae, las explicaciones son muy parecidas a las dadas con anterioridad para los casos de densidades. Mayor humedad en temporada de lluvia mayor abundancia (García-Gómez *et al.*, 2009; Gómez-Anaya *et al.*, 2010); el suelo es preferido para isotomidos, tenemos muchas especies euedáficas y además es un ambiente más estable (Ponge, 2000); el único sitio que registro diferencias significativas en la cantidad de isotomidos es el BEP del cual se sugiere que tiene mayor capacidad de carga, ya sea por condiciones climáticas o de recursos (Sousa *et al.*, 2004; Eisenhauer *et al.*, 2011).

Para las abundancias de neanuridos solo el factor sitio fue significativo, como era de esperarse la mayoría de diferencias se dieron en las comparaciones contra el PP, que como ya se menciona, tuvo muy poca presencia de neanuridos, las comparaciones que resultaron no significativas fueron entre el BEP contra el BEC y el VS contra el BEC, estos sitios tienen de diferencia entre 100 a 200 individuos.

6.5 Efecto del sitio, biotopo y temporada sobre la estructura de comunidad de Isotomidae y Neanuridae.

El análisis de clúster para la comunidad de isotómidos dio como resultado un dendograma (Fig. 7) con una correlación cofenética de 0.78 corroborando que se trata de una ordenación aceptable, aun cuando el bootstrap dé poco soporte en algunas agrupaciones, los grupos se establecieron a una distancia de 0.5 de similitud.

El dendograma de la comunidad de la familia Isotomidae (Fig. 7) muestra, al menos, siete agrupaciones en donde se observa que el factor temporada no establece ningún patrón. En general; los factores biotopo y sitio están más cercanos a formar un patrón, por ejemplo, en los siete grupos se observa una diferenciación entre la comunidad del suelo y de la hojarasca, en especial para el sitio bosque de encino con pino introducido (BEP) y el sitio vegetación secundaria (VS); respecto a los sitios se observa que las comunidades del sitio pastizal en potrero (PP) y el sitio bosque de encino conservado (BEC) están asociadas, al igual que las comunidades de BEP y VS.

En el dendograma (Fig. 7) el primer grupo es el sitio PP en temporada seca y hojarasca y es excluido en su totalidad, indicando que no se parece a ningún otro. El segundo grupo lo conforma el PP (hojarasca y suelo) en temporada de lluvia y BEC hojarasca en temporada seca; unido a él se encuentra el tercer grupo conformado por el BEC en ambas temporadas y para el biotopo suelo, el cuarto grupo solo se encuentra BEC en temporada de lluvia y hojarasca; el quinto grupo esta PP (temporada seca) y VS en su biotopo suelo y ambas temporadas, unido a este grupo se encuentra el sexto con el BEP y VS, en su biotopo hojarasca y ambas temporadas; junto a estos dos últimos grupos se encuentra BEC en su biotopo suelo (ambas temporadas).

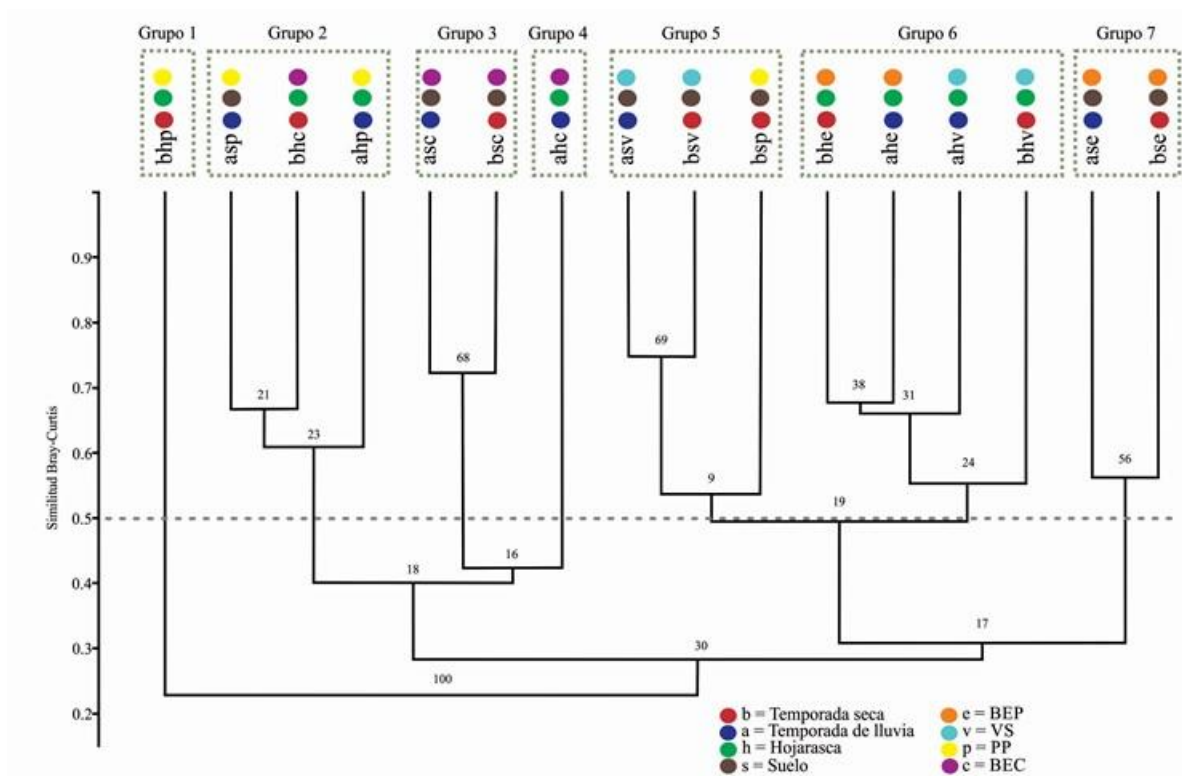


Figura 7. Dendrograma de las comunidades de Isotomidae en los cuatro sitios, biotopos y ambas temporadas, localidad de Atotonilco, Ver. Datos de junio del 2015 a marzo del 2016. BEC=bosque de encino conservado, BEP= bosque de encino con pino introducido, VS= vegetación secundaria, PP= pastizal en potrero.

El análisis de similitud (Cuadro 12) confirma los factores biotopo y sitio son significativos para el agrupamiento de la estructura de comunidad de Isotomidae.

Cuadro 12. Análisis de similitud para los factores temporada, biotopo y sitio sobre la estructura de comunidad de Isotomidae, n.s.=no significativo, * = < 0.05, ** = < 0.005, *** = < 0.0005.

Isotomidae		
Factor	R	p
Temporada	0.016	n.s.
Biotopo	0.136	**
Sitio	0.316	**

El análisis de varianza multivariado con permutaciones (PERMANOVA) (Cuadro 13) vuelve a confirmar que el factor temporada no tiene un efecto, lo contrario ocurre para los factores sitio y biotopo, así como su interacción, que resultaron significativos para la estructura de comunidad.

Cuadro 13. Análisis de varianza multivariado con permutaciones (PERMANOVA) para los factores temporada, biotopo y sitio sobre la estructura de comunidad de la familia Isotomidae, n.s.=no significativo, * = < 0.05, ** = < 0.005, * = < 0.0005.**

Isotomidae					
Factor	g.l.	F	R2	p	
Temporada	1	1.28	0.03	n.s.	
Biotopo	1	4.07	0.09	***	
Sitio	3	4.29	0.27	***	
Temporada*Biotopo	1	1.32	0.03	n.s.	
Temporada*Sitio	3	1.23	0.08	n.s.	
Biotopo*Sitio	3	1.88	0.12	**	
Temporada*Biotopo*Sitio	3	0.62	0.04	n.s.	

El análisis de clúster para la comunidad de Neanuridae junto con su dendrograma (Fig. 8), obtuvo una correlación cofenética de 0.96 corroborando que se trata de una ordenación buena, el bootstrap dio poco soporte a algunas uniones, los grupos se establecieron a una distancia de 0.35 de similitud.

El dendrograma de la comunidad de la familia de neanúridos (Fig. 8) muestra al menos seis agrupaciones en donde, en general, se observa que el único factor que parece establecer un patrón es la sitio y en algunos casos el biotopo. El PP es el sitio que más se logra diferenciar de los demás, el BEP está relacionado con la VS y al BEC, aunque estas últimas vegetaciones tienen una agrupación dispersa.

El primer grupo lo conforma el PP en temporada seca y suelo; unido a este grupo se encuentra PP en ambas temporadas y biotopos, juntos son los grupos con mayor disimilitud a todos en la ordenación (Fig. 8); en el tercer grupo esta el BEP de hojarasca en ambas temporadas; el cuarto grupo esta VS en ambos biotopos y ambas temporadas y BEC en hojarasca y suelo en temporada seca; el quinto grupo esta compuesto por el VS suelo en temporada de lluvia y BEC en ambos biotopos y en temporada de lluvia; el sexto y ultimo grupo se encuentra el BEP en su biotopo suelo y ambas temporadas.

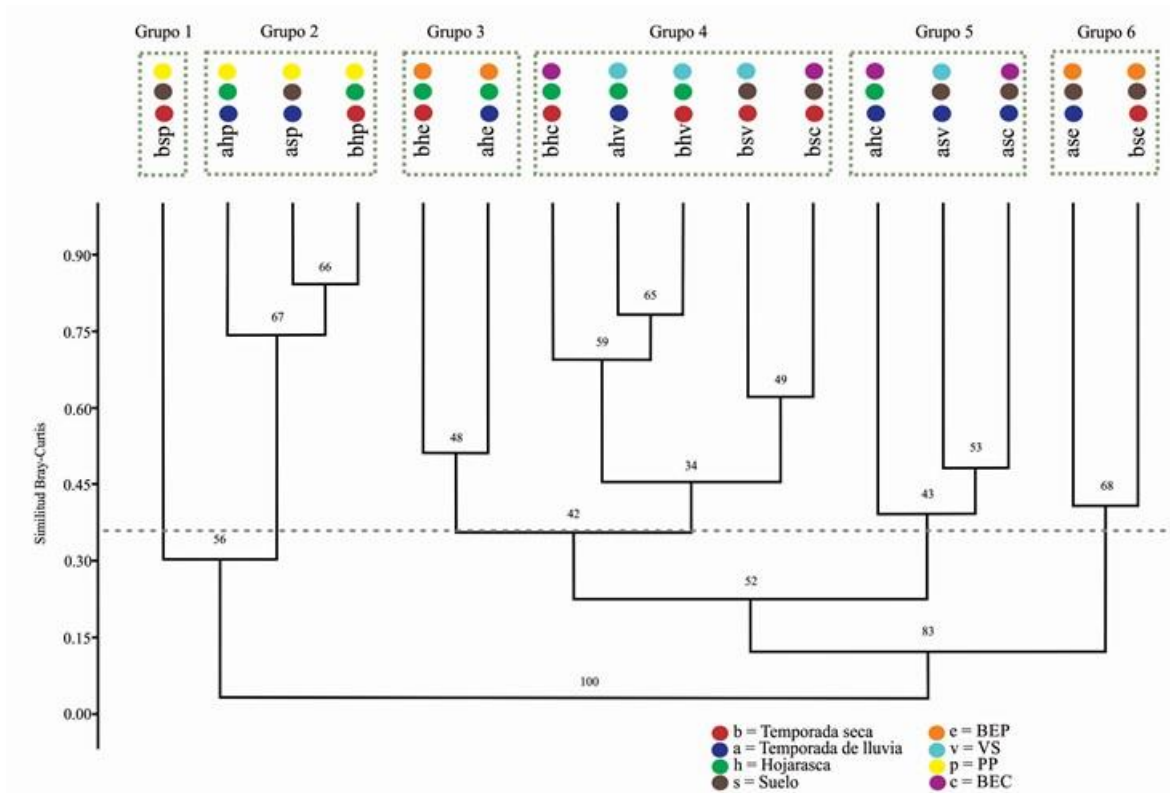


Figura 8. Dendrograma de las comunidades de Nannuridae en los cuatro sitios, biotopos y ambas temporadas, localidad de Atotonilco, Ver. Datos de junio del 2015 a marzo del 2016. BEC=bosque de encino conservado, BEP= bosque de encino con pino introducido, VS= vegetación secundaria, PP= pastizal en potrero.

El análisis de similitud (Cuadro 14) indica que los factores temporada y biotopo no son significativos en el agrupamiento de la comunidad de Nannuridae.

Cuadro 14. Análisis de similitud para los factores temporada, biotopo y sitio sobre la estructura de comunidad de Nannuridae, n.s.=no significativo, * = < 0.05, ** = < 0.005, *** = < 0.0005.

Nannuridae		
Factor	R	p
Temporada	0.021	n.s.
Biotopo	0.004	n.s.
Sitio	0.220	**

El PERMANOVA (Cuadro 15) indica que sólo el sitio tiene un efecto significativo en la estructura de comunidad de Nannuridae, y que ninguna combinación de factores hay un efecto detectable.

Cuadro 15. Análisis de varianza multivariado con permutaciones (PERMANOVA) para los factores temporada, biotopo y sitio sobre la estructura de comunidad de Neanuridae, n.s.=no significativo, * = < 0.05, ** = < 0.005, * = < 0.0005.**

Neanuridae					
Factor	g.l.	F	R2	p	
Temporada	1	1.62	0.04	n.s.	
Biotopo	1	1.49	0.03	n.s.	
Sitio	3	4.32	0.30	***	
Temporada*Biotopo	1	1.56	0.04	n.s.	
Temporada*Sitio	3	0.87	0.09	n.s.	
Biotopo*Sitio	3	1.16	0.08	n.s.	
Temporada*Biotopo*Sitio	3	1.37	0.09	n.s.	

El dendograma del análisis de clúster de las comunidades de Isotomidae muestra cinco agrupaciones (Fig 7) donde se observa que la temporada no es un factor determinante, confirmado por el análisis de similitud (Cuadro 12), además se observa que la temporada en ninguna agrupación aparece de forma constante, es decir, cada agrupación tiene mezcladas las temporadas de lluvia y seca, aunque sí existe una estacionalidad a veces no esta bien marcada (como en otros ecosistemas), esta zona es considerada de clima isotermal, lo que permitió que la mayoría especies se mantuviera y conservaran su abundancia en la mayoría de sitios, también explica la carencia de un patrón específico en la diversidad para las asociaciones vegetales.

Los factores biotopo y sitio parecen establecer un patrón más constante dentro de las agrupaciones (Fig. 7). Por ejemplo, la comunidad del BEP y VS son más parecidas en el biotopo hojarasca, la comunidad del BEC difiere a todas las demás para ambos biotopos, y se encuentra más asociada al PP, por otro lado la comunidad del BEP del biotopo suelo es más parecida a la comunidad en conjunto de VS y BEP (hojarasca), no existe un sitio que se aísle por completo dentro del clúster porque las comunidades no son completamente distintas, recordando que la distancia máxima que hay entre ellas es de un kilómetro.

El análisis de varianza multivariado con permutaciones (PERMANOVA) (Cuadro 13), confirma lo previsto por el análisis de clúster, sólo el biotopo y sitio, así como la interacción

de ambos factores, influyen de manera significativa sobre la estructura comunidad de Isotomidae.

La forma en que el sitio influye sobre la comunidad está en función de la composición y abundancia de isotómidos; los cuatro sitios comparten 10 especies (Cuadros 1 y 2) en donde en la mayoría de casos presentan diferentes densidades. Por ejemplo, *Parisotoma notabilis* tiene mayor densidad en el Potrero y el Encino y *Folsomia prima* tiene mayor densidad en el Encino-Pino y el Encino, ambos casos indican una preferencia hacia estos ambientes por parte de estas especies. *P. notabilis* es una especie que se considera prospera en ambientes perturbados lo que explica su alta abundancia en el PP (Porco *et al.*, 2012).

Por otro lado, también existieron especies exclusivas para ciertos sitios aunque en la mayoría de los casos sólo se encontraron uno o dos individuos, el PP fue el sitio donde hubo mayor número de especies únicas; *Proisotoma minuta*, *Proisotoma minima*, *Isotomurus bimus*, etc, aunque su presencia varió a lo largo de la colecta y en los biotopos, parece que en este caso la comunidad del PP es menos “estable”, lo que explica porque no aparece totalmente agrupada en el clúster. Muchas razones pueden influir en el establecimiento y permanencia de las comunidades, para el caso del PP puede ser que está sometido a constantes disturbios (pastoreo de caballos) y no tiene cobertura vegetal alta lo que favorece el movimiento de la fauna pero no necesariamente su permanencia, recordando que los colémbolos son dispersados pasivamente y pueden ser transportados por el viento (Heiniger *et al.*, 2014).

Estas diferencias en composición y abundancia de los isotómidos entre los distintos sitios, como se ha mencionado antes, pueden estar explicada en función de los recursos y los microambientes disponibles. Por ejemplo, Eisenhauer *et al.* (2011) encontraron que el aumento de biomasa en leguminosas agota los nutrientes disponibles en el suelo y la producción de hifas por parte de los hongos y por lo tanto el recurso para los colémbolos, indicando que la presencia de ciertas especies o grupos de plantas son capaces de modificar las comunidades de colémbolos, y se ha sugerido que para la comunidad edáfica la composición de la vegetación es más importante que el número de especies vegetales presentes (Korboulewsky *et al.*, 2016).

El biotopo es otro factor importante para la comunidad de Isotomidae, aunque la razón por la que la hojarasca y el suelo no presentan comunidades idénticas está en función de la densidad de cada especie, porque comparten varias especies pero prácticamente todas en densidades diferentes (Cuadros 1 y 2), por ejemplo las densidades de *Isotomiella minor* y *Parisotoma notabilis* son mayores en el suelo que en la hojarasca, lo contrario pasa con *Folsomia prima* que es más densa en la hojarasca que en el suelo, indicando que cada una de estas especies tienen una preferencia de biotopo, se considera que estas preferencias pueden ir en función la alimentación de cada especie. Ponge (2000) encontró que la mayoría de individuos de *I. minor* tenía una mezcla de materia orgánica fina compuesta de heces de animales, reminiscencias de plantas y restos de hongos en su tracto digestivo, todas estas partículas encontradas a una profundidad de 5 cm del suelo. Aunque es importante recordar que tanto la hojarasca como el suelo se encuentran profundamente relacionadas y participan en conjunto en el proceso de descomposición de la materia orgánica por lo que las comunidades se encuentran sumamente relacionadas.

Para el efecto de cada factor sobre la comunidad de Neanuridae en el análisis de clúster se identificaron cuatro agrupaciones, en donde la temporada y biotopo no presentan un patrón en específico (Fig. 8) y es confirmado por el análisis de similitud (Cuadro 14), por otro lado, el PERMANOVA indica que la temporada y biotopo y sus correspondientes interacciones no ejercen un efecto significativo sobre la comunidad (Cuadro 15), el caso de la temporada es similar al de Isotomidae, es decir, el clima se mantuvo “estable”, al menos para ese año de colecta, lo que derivó en que tanto la composición como la abundancia de los neanúridos no cambiara significativamente, para el biotopo, en la mayoría de casos no existen diferencias en la composición y densidad de especies (Cuadros 5 y 6); sin embargo, *Friesea albida* (Suelo), *Friesea miribilis* (Suelo) y *Pseudachorutes bifidus* (Hojarasca) parecen tener una preferencia hacia cada biotopo, recordando que el género *Friesea* es considerado depredador de microfauna, rotíferos y sus huevos (Hopkin, 1997) lo que hace que sus poblaciones estén desplazándose en busca de estos recursos, lo que puede explicar el por qué en este estudio fue más común en el suelo, aunque el género sea considerado (en especial *F. miribilis*) habitante de hojarasca (Hopkin, 1997).

El sitio resultó ser el único factor significativo (Cuadro 15) y parece generar agrupaciones dentro del clúster, en especial para el PP y el BEP. Si se observa la densidad, abundancia y composición de los neanúridos dentro del PP, es fácil entender porque no se parece a ninguna de las otras comunidades de las asociaciones, en total sólo registró 4 especies y 34 individuos, lo que indica que no es un sitio que sea preferida por los neanúridos, hay varios factores que pueden estar explicando este fenómeno, tal vez los más evidentes sean la alta exposición a la radiación solar por carecer de vegetación alta y robusta, lo que se traduce en aumento de temperatura constante (en ciertas ocasiones se registraron temperaturas de 40 °C) y por lo tanto pérdida de la humedad, también al tratarse de pastos existe una capa de hojarasca muy pequeña por lo tanto menos material vegetal, hongos y bacterias de la cual alimentarse, la mandíbula de los neanúridos en la mayoría de los casos es estiliforme y se infiere que son consumidores de fluidos de plantas y hongos (Hopkin, 1997), y en caso de los pastos la mayoría de hongos disponibles para los microtrópodos se encuentran en las micorrizas dentro del suelo (Salamon *et al.*, 2004). Sousa *et al.* (2004) encontraron que en ambientes altamente perturbados como potreros y pastizales había menor número de especies y baja abundancia de colémbolos entre ellos de neanúridos, algo similar también fue encontrado por Winkler y Tóth (2012) para un prado natural.

En el caso del BEP (Fig. 8) el biotopo suelo es muy diferente al biotopo hojarasca de la misma vegetación, probablemente se deba a que ciertas especies como *Friesea miriabilis* y *Friesea albida* se encontraron de manera exclusiva en el suelo para este sitio. No se observa ninguna agrupación bien definida para la VS y el BEC, ambas vegetaciones comparten muchas especies (Cuadros 5 y 6) prácticamente el VS contiene casi todas las especies registradas para el BEC, aunque estos sitios no son cercanos espacialmente.

6.6 El papel de las físicas y químicas sobre la comunidad de Isotomidae y Neanuridae

El Análisis de Correspondencia Canónica de la comunidad de Isotomidae demuestra que el eje CCA1 explica el 29% de la varianza y está más relacionado con la variable pH ($r=-0.87$), mientras el eje CCA2 explica el 8% de la varianza y está más relacionado la variable CO_2 ($r=-0.42$) (Fig. 9). Por otro lado *Isotomurus bimus* está relacionado al eje CCA1 y eje CCA2.

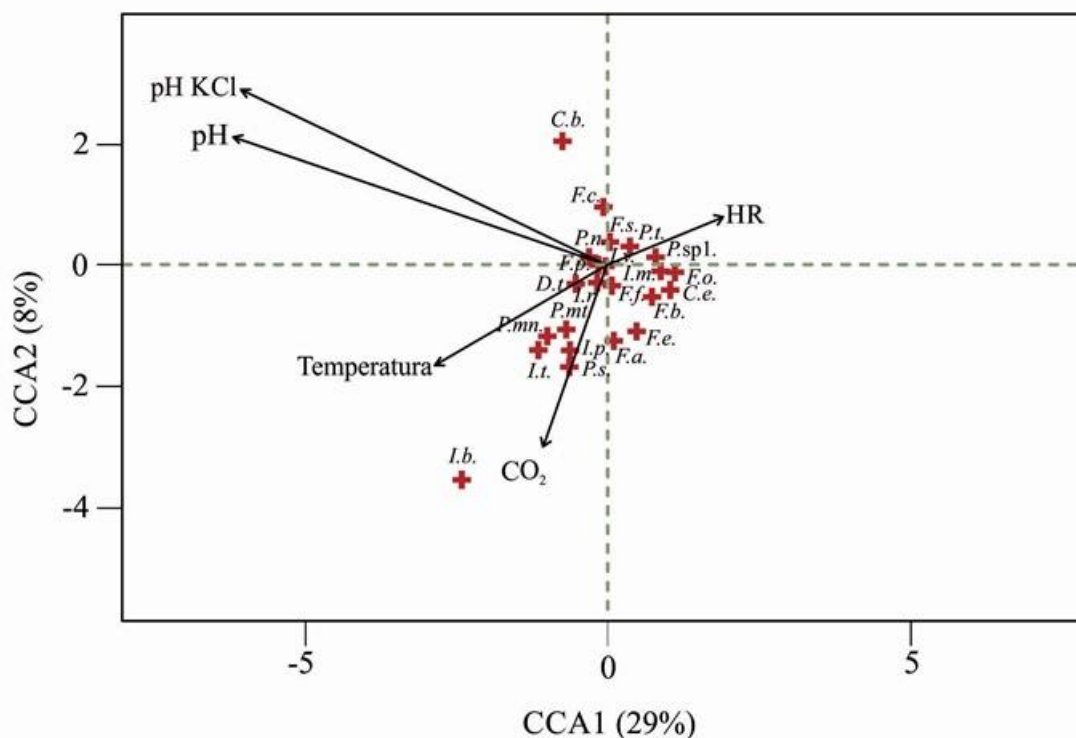


Figura 9. Análisis de Correspondencia Canónica para la comunidad de Isotomidae de la formación Citlaltépetl, localidad Atotonilco, Ver. HR, humedad relativa; pH, pH real; pH KCl, pH potencial; C.b., *Cryptopygus benhami*; C.e. *Cryptopygus exilis*; D.t., *Desoria trispinata*; F.b., *Folsomia bisetosa*; F.e., *Folsomia ca. beta*; Fa, *Folsomia ca. candida*; F.c., *Folsomia ca. castella*; F.f., *Folsomia fimetaria*; F.p., *Folsomia prima*; F.s., *Folsomia sensibilis*; F.o., *Folsomia onychiurina*; I.v., *Isotoma viridis*; I.m., *Isotomiella minor*; I.b., *Isotomurus bimus*; I.p., *Isotomurus palustris*; I.r., *Isotomurus retardatus*; I.t. *Isotomurus tricolor*; P.n., *Parisotoma notabilis*; P.t., *Parisotoma tariva*; P.sp., *Proisotoma sp.1*; P.mn., *Proisotoma minima*; P.mt., *Proisotoma minuta*; P.s., *Proisotoma subminuta*.

Las variables que están correlacionados significativamente con la ordenación son el pH real, pH potencial y temperatura (Cuadro 16).

Cuadro 16. Análisis de ajuste de los vectores ambientales (“Fits An Environmental Vector”) para el Análisis de Correspondencia Canónica de la comunidad de Isotomidae, n.s.=no significativo, *= < 0.05, **=<0.005, *=<0.0005.**

Isotomidae					
Variable	CCA1	CCA2	R2	p	
Temperatura	-0.99	-0.13	0.09	*	
Humedad relativa	0.99	0.08	0.04	n.s.	
Dióxido de carbono (CO ₂)	-0.67	-0.74	0.04	n.s.	
pH real	-0.98	0.19	0.49	***	
pH potencial (pH KCl)	-0.97	0.23	0.49	***	

Las correlaciones entre las variables con las especies (Cuadro 17) indican que *Folsomina onychiurina* y *Parisotoma notabilis* están significativamente correlacionadas con el pH real y pH potencial (pH KCl).

Cuadro 17. Correlaciones de las especies de la familia Isotomidae con las variables ambientales, n.s.=no significativo, *= < 0.05, **=<0.005, *=<0.0005.**

Isotomidae			
Especie	Variable	Correlación	p
<i>Folsomina onychiurina</i>	pH	-0.31	*
	pH KCl	-0.29	*
<i>Parisotoma notabilis</i>	pH	0.32	*
	pH KCl	0.34	**

Para la familia Neanuridae en el Análisis de Correspondencia Canónica (Fig. 10) el eje CCA1 explica el 56% de la varianza y está más relacionado con el pH ($r=0.93$), el eje CCA2 explica el 12% de la varianza y está más relacionado con el CO₂ ($r=-0.49$), *Friesea albida* está más relacionada al CCA1 y *Americanura* sp. 1 está más relacionada al CCA2.

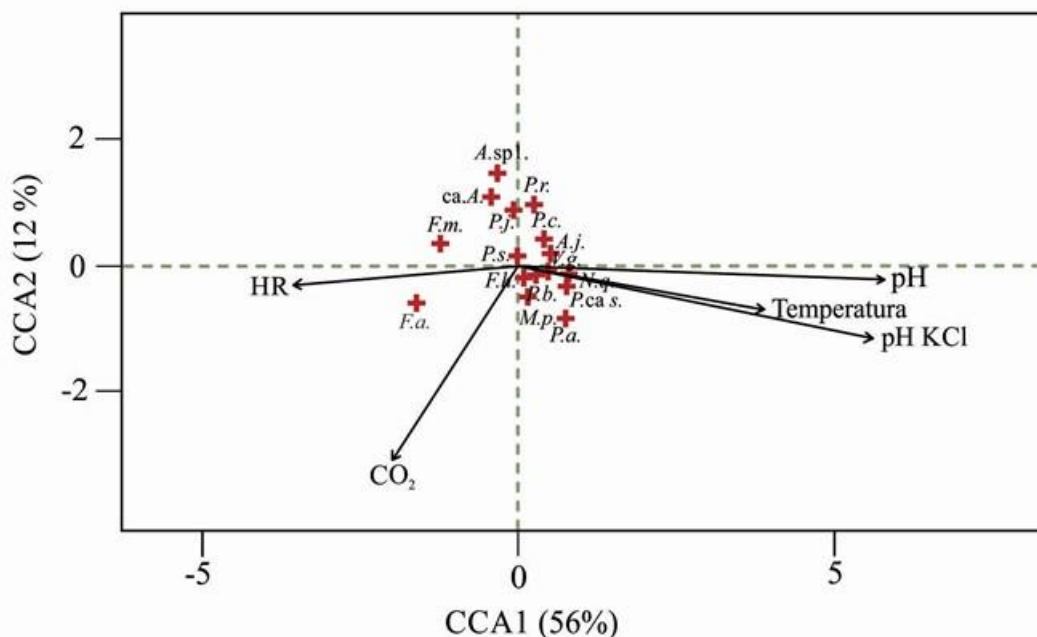


Figura 10. Análisis de Correspondencia Canónica para la comunidad de Neanuridae de la formación Citlaltépetl, localidad Atotonilco, Ver. HR, humedad relativa; pH, pH real; pH KCl, pH potencial; A.j., *Americanura* ca. *janssensi*; A. sp.1, *Americanura* sp.1; ca.A., Gen. ca. *Arlesia*; F.a., *Friesea albida*; F.h. *Friesea* ca. *haldanei*; F.m., *Friesea mirabilis*; M.p., *Micranurida pygmaea*; N.q., *Neotropiella* ca. *quinqueoculata*; P. ca s., *Palmanura* ca. *schusteri*; P.a., *Paranura anops*; P.j., *Paranura* ca. *jorgei*; P.r., *Paranura* ca. *roensis*; P.b., *Pseudachorutes bifidus*; P.c., *Pseudachorutes curtus*; P.s., *Pseudachorutes subcrassoides*; V.g., *Vitronura* ca. *giselae*.

Las variables que están más correlacionadas con la ordenación son el pH real, pH potencial (pH KCl) y temperatura (Cuadro 18).

Cuadro 18. Análisis de ajuste de los vectores ambientales (“Fits An Environmental Vector”) para el Análisis de Correspondencia Canónica de la comunidad de Neanuridae, n.s.=no significativo, *= < 0.05, **=<0.005, ***=<0.0005.

Neanuridae					
Variable	CCA1	CCA2	R ²	p	
Temperatura	0.99	-0.03	0.27	*	
Humedad relativa	-0.99	-0.08	0.22	n.s.	
Dióxido de carbono (CO ₂)	-0.82	-0.57	0.14	n.s.	
pH real	0.99	0.01	0.61	***	
pH potencial (pH KCl)	0.99	-0.64	0.57	***	

Palmanura ca. schusteri y *Friesea miriabilis* están correlacionada significativamente con las variables pH real y pH potencial (Cuadro 19).

Cuadro 19. Correlaciones de las especies de la familia Isotomidae con las variables ambientales, n.s.=no significativo, *= < 0.05, **=<0.005, *=<0.0005.**

<u>Neanuridae</u>			
Especie	Factor	Correlación	p
<i>Palmanura ca.schusteri</i>	pH	0.38	**
	pH KCl	0.44	***
<i>Friesea miriabilis</i>	Ph	-0,33	*
	pH KCl	-0.33	*

Para la familia Isotomidae el análisis de correspondencia canónica (Fig. 9) explica el 37% de la varianza lo que indica que las variables son insuficientes para explicar la comunidad; resultando significativas para la varianza solo las variables el pH (real y potencial) y temperatura (Cuadro 16, Fig. 9).

La humedad y CO₂ no tuvieron un papel importante sobre la comunidad de Isotomidae (Cuadro 16); por un lado, en pocas ocasiones el CO₂ ha demostrado un efecto significativo sobre las comunidades edáficas, en general, siempre se registran altas y muy variadas concentraciones en el suelo y hojarasca como para observar un patrón. García-Gómez *et al.* (2009) a través de un gradiente altitudinal encontraron que el CO₂ tenía un efecto sobre la composición de la comunidad, sin embargo, no pudieron desligar el efecto de la interacción de la altitud sobre el CO₂.

En el presente estudio no existió ningún gradiente altitudinal que influyera en el CO₂, la máxima diferencia en altitudes fue de 150 metros, aquí el papel más importante sería las diferencias de productividad que posiblemente tendrían los sitios y se vería reflejado por cambios en las concentraciones de CO₂, pero existió poca variación en las concentraciones de CO₂ (Apéndice 1) y no parece tener un importante efecto sobre la comunidad. Algunos estudios (Kardol, *et al.*, 2011; Xu, *et al.*, 2013) han sugerido que sólo la interacción del CO₂

con la humedad y temperatura tiene un efecto sobre las comunidades, también concluyen que el efecto del CO₂ sobre las comunidades de microartrópodos probablemente esté mejor explicado desde el cambio directo en la productividad de las plantas pero sólo apreciable en escenarios de cambio climático.

Aunque la humedad no fue significativa (Cuadro 16) para la comunidad de Isotomidae sabemos que esta variable es esencial para el establecimiento y permanencia de los colémbolos (Kardol, *et al.*, 2011, Muhammad, *et al.*, 2016); en muchos estudios, sin importar el ambiente, ha sido una variable relevante (García-Gómez *et al.*, 2009; Gómez-Anaya *et al.*, 2010; Marín *et al.*, 2015; Zachrisson y Osorio, 2017), la razón por la que la humedad no fue significativa para la comunidad es porque no hubo una variación importante de a lo largo del año de colecta, la humedad se mantuvo constante (Apéndice 1), causando que los isotómidos no se vieran afectados.

La temperatura resultó significativa para la comunidad (Cuadro 16) y dentro del CCA (Fig. 9), realmente hubo poca variación a lo largo del año, el mayor impacto que probablemente tuvo la temperatura sobre la comunidad fue en las diferentes sitios, en especial para el sitio pastizal en potrero (PP) (Apéndice 1) donde se registraron temperatura de más de 30°C cuando la vegetación se exponía al sol directamente, lo que explica su baja densidad, pero al observar (Cuadro 1 y 2), en algunos casos, tuvo alta diversidad pero siempre con baja equidad.

La mayoría de estudios concluyen que temperaturas extremas son perjudiciales para la abundancia y riqueza de colémbolos, también concluyen que el efecto de la temperatura es más evidente cuando se combinan con humedad (Kardol, *et al.*, 2011, Lessard, *et al.*, 2011, Muhammad, *et al.*, 2016). En el presente estudio es difícil concluir cuál es exactamente la forma en la cual la temperatura afecta la comunidad de isotómidos, no sólo por la ausencia de cambios de temperatura bien marcados sino también por la resistencia intrínseca de algunas especies de Isotomidae a condiciones extremas, al observar las correlaciones de especies con esta variable (Cuadro 17) observamos que ninguna se relaciona con la

temperatura, también aunque la temperatura fuera alta, la humedad se conservaba lo que probablemente ayudaba más a la sobrevivencia de los isotómidos.

El pH tanto real como potencial (pH KCl), ambos correlacionados, tiene un efecto sobre la comunidad (Cuadro 16), en general, se ha considerado que el pH está relacionado con la distribución de los colémbolos en el suelo, clasificándolos como tolerantes y no tolerantes a condiciones ácidas (Cassagne *et al.*, 2003), proponiendo como umbral pH 5 (Ponge, 2000), concluyendo que el pH influye en la composición y abundancia de los colémbolos (Cassagne *et al.*, 2003; Korboulewsky *et al.*, 2016; Zachrissony Osorio, 2017). La FAO (2017) indica que un pH por debajo de 5.5 es característica de un suelo ácido y propio de bosques de coníferas, el sitio de bosque de encino con pino introducido (BEP) registró un pH de 5.1, el sitio vegetación secundaria (VS) tuvo un pH por arriba de 5.5, el PP pH 6 y el sitio bosque de encino conservado pH 6.5, indicando que solo el BEP es un sitio con pH ácido, si observamos este sitio difiere más en la densidad de especies presentes (Cuadros) que en la composición de su comunidad, tal vez el pH ácido limita el crecimiento poblacional de ciertas especies pero no limita su establecimiento.

Probablemente el pH tuvo un mayor efecto en la abundancia de las especies que en su riqueza, por ejemplo *Folsomia onychiurina* presente en la mayoría de sitios, está negativamente correlaciona con el pH (Cuadro 17) y es mucho más abundante para el BEP que para otros sitios, lo contrario ocurre con *Parisotoma notabilis* positivamente con el pH y es mucho más abundante en el BEC.

En el CCA observamos a la mayoría de las especies poco relacionadas con el pH presentan una distribución dispersa alrededor de la variable; se observa que unas cuentas permanecen de lado contrario a los vectores del pH, lo que indicaría que su correlación es negativa, tal es el caso de *Folsomia bisetosa* e *Isotomiella minor* y ambas coinciden con una alta densidad para el BEP (ácido), sin embargo, no fueron especies correlacionadas a esta variable por lo que no hay más información que respalde esto .

Por último al hablar de sitio aunque en esencia nos referimos a un lugar con composición vegetal visiblemente diferente, factores intrínsecos de las vegetaciones como cantidad de C, P, N, K, etcétera, biomasa de microflora y microfauna no fueron medidos por lo que hay detrás muchos factores que quedan por analizar; por ejemplo Cakir y Makineci (2015) encontraron que la familia Isotomidae se correlacionaba positivamente con el N en un bosque de encino.

El análisis de correspondencia canónica para la comunidad de Neanuridae (Fig. 10) contiene el 68% de la varianza dentro de la comunidad, lo que significa que las variables están explicando aceptablemente a la comunidad, con ayuda del envfit (“Fits An Environmental Vector”) (Cuadro 18) las variables significativas fueron pH real, pH potencial y temperatura.

Para Neanuridae la humedad relativa y CO₂ no tienen un efecto significativo sobre su comunidad (Cuadro 18), como se mencionó anteriormente en pocas ocasiones se ha logrado demostrar el efecto del CO₂ sobre las comunidades edáficas, y para este estudio existió poca variación de la concentración del CO₂ (Apéndice 1).

La humedad a lo largo del año no tuvo ningún efecto sobre la comunidad las razones siguen siendo las mismas; se carece de variación marcada y a lo largo del año la humedad se mantuvo constante, la única excepción es en el PP que vario ligeramente en humedad en temporada de lluvia (Apéndice 1) y registro poca riqueza y abundancia de neanúridos, sin embargo el análisis no detecto la diferencia.

La temperatura fue significativa para la comunidad de neanúridos lo que se ve mejor representado en el caso del PP en donde se registraron temperaturas de más de 30°C cuando la vegetación se exponía al sol y sólo se tuvo el registro de 4 especies con 34 individuos a lo largo del año de colecta, indicando que los neanúridos evitan lugares con condiciones de alta exposición al sol, como ya se había mencionado antes no se descartan otros factores que este interactuando con la comunidad , cantidad de hojarasca y microflora, en especial, hongos (Salamon *et al.*, 2004; Sabais *et al.*, 2011.; Eisenhauer *et al.*, 2011).

Las variables pH real y potencial, ambas relacionadas, fueron significativas para la comunidad de neanúridos (Fig. 10); no se tiene el registro de ninguna especie de Neanuridae que tenga preferencia por cierto pH, en el presente estudio *Palmanura ca.schusteri* y *Friesea miriabilis* resultaron correlacionadas con el pH (Cuadro 19), por un lado *P.ca.schusteri* (correlacion positiva) registró mayor densidad en el BEC (pH 6.7) y VS (pH .5.5) indicándonos una preferencia por lugares con pH mayor a 5, por otro lado *F. miriabilis* (correlación negativa) solo tuvo registro en VS y BEP, en este ultimo registro la mayor densidad indicando una preferencia de 5 en pH.

Resulta difícil concluir sobre alguna tendencia especifica por parte de la comunidad de neanúridos hacia el pH (Fig. 10) ya que en densidad no siguen un patrón, sólo hay diferencias en la composición, sobre todo en el BEP (pH 5.2) donde se registra más especies exclusivas conteniendo la mayor riqueza y siendo el más diverso, indicando que el pH acido facilita la coexistencia de más especies.

VII. CONCLUSIONES

7.1 Isotomidae

Isotomidae fue la familia más abundante para las dos temporadas y en casi todos los meses. En general, en temporada de lluvia (junio y septiembre) se registro mayor densidad que en temporada seca. El sitio bosque de encino conservado (BEC) registró mayor densidad para todas las temporadas, lo contrario fue para el sitio pastizal en potrero (PP) que registró baja densidad. El biotopo suelo fue el que registro la mayor densidad en comparación con la hojarasca.

En total se registraron 23 especies. No existió un patrón específico de diversidad relacionado con las temporadas y sitios, es decir, la temporada no parece influir en la diversidad de isotómidos por sitio; por ejemplo el bosque de encino con pino introducido (BEP) y BEC contrario a lo que se esperaba registraron mayor diversidad en época seca, debido a un aumento de equidad, ya que registraron menor riqueza y abundancia baja en esta temporada.

En general el sitio vegetación secundaria (VS) fue el sitio más diversa para todos sus índices y registró alta equidad, el PP fue el menos diverso con baja equidad para temporada seca pero en temporada de lluvia fue más diverso que los encinares. Los encinares tuvieron índices de diversidad intermedios y en algunas ocasiones bajos, pero tuvieron riqueza similar al de las demás vegetaciones, la equidad en la mayoría de los casos fue baja. Las comparaciones de diversidad entre las distintas asociaciones vegetales fueron significativas indicando que las comunidades no son iguales en número de especies y abundancias.

Para la mayoría de sitios el suelo tuvo la mayor diversidad, las comparaciones de diversidad entre biotopos indicaron que son diferentes, lo que se debe a la presencia de especies euedáficas como *Folsomia sensibilis*, *Folsomina onychiurina*, *Isotomiella. minor* y *Parisotoma notabilis* con alta abundancias.

Para la abundancia total de isotómidos los factores temporada, biotopo y sitio fueron significativos, en especial para el BEC por la alta abundancia registrada para esta vegetación, probablemente esta vegetación tenga mayor capacidad de carga.

Para la comunidad de Isotomidae sólo los factores biotopo y sitio agrupan a la comunidad y resultaron significativos para su estructura. El BEP y VS fueron muy parecidas en composición y abundancia de especies, probablemente se deba a que son las vegetaciones más cercanas.

Las variables temperatura y pH (real y potencial) fueron variables significativas en la ordenación de la comunidad, en especial el pH para ciertas especies como: *Folsomina onychiurina* y *Parisotoma notabilis*. La humedad y el CO₂ no tienen efecto en la comunidad de isotómidos.

7.2 Neanuridae

La familia Neanuridae registró una abundancia promedio del 6% a lo largo de las dos temporadas, la temporada seca registró la mayor densidad. La VS, seguida del BEP y BEC tuvieron la mayor densidad de neanúridos, el PP sólo registró 34 individuos. En cuanto a densidad el suelo y hojarasca fueron muy similares.

Se registraron 16 especies, tampoco existió un patrón de diversidad específico por temporada, solo VS aumento su diversidad en temporada de lluvia. Los sitios con mayor diversidad fueron la BEC y BEP, este último registró mayor número de especies. El PP solo registro 5 especies en total, la baja riqueza y densidad podría ser causada por la alta exposición a la radiación solar por carecer de vegetación alta y robusta o al tratarse de pastos existe una capa de hojarasca muy pequeña por lo tanto menos material vegetal, hongos y bacterias de la cual alimentarse.

Las comparaciones de diversidad entre sitios para la mayoría de casos salieron significativas, solo la comparación entre el BEP contra BEC fue no significativa, ambas vegetaciones tiene

una riqueza y densidad similar de especies, aunque en composición son distintas ya que no comparten cinco especies.

Para la abundancia de neanúridos el sitio fue el único factor significativo, solo para el BEC no fue significativo al ser comparado con el BEP y VS.

Para la comunidad de neanúridos el único factor de agrupamiento significativo fue el sitio. Dentro del dendograma sólo el PP se agrupa y aísla del resto de sitios, VS y BEC comparten muchas especies con poca diferencia entre sus abundancias a pesar de esta a una considerable distancia, el BEP está muy asociado a estos sitios pero nunca se encuentra dentro de los grupos.

Las variables temperatura y pH (real y potencial) también fueron significativas para la comunidad. Las especies que se correlacionaron significativamente al pH fueron *Palmanura ca. schusteri* (positivamente) pH entre 5-6 y *Friesea mirabilis* (negativa) pH < 5.5. La humedad y el CO₂ no tienen efecto en la comunidad de neanúridos.

7.3 General

Isotomidae y Neanuridae no presentaron un patrón de diversidad específico entre las temporadas por sitios y lo demuestra los diferentes análisis realizados para el factor “temporada”, lo que se debe a la carencia de una estacionalidad bien marcada para la formación del Citlaltépetl, recordando que la estacionalidad se define por variables como la temperatura y la humedad, desafortunadamente no se cuenta con el climograma para ese año, solo se tienen los datos registrados al momento de la colecta en los cuales se observa que la humedad relativa fue alta para temporada seca y la temperatura varió poco entre temporadas. Esta última sí fue un factor importante para ambas comunidades, sin embargo esto se debe a que en las distintas asociaciones vegetales debido a su cobertura vegetal existe una diferencia en la exposición a la radiación solar, y por ejemplo el PP alcanzaba temperaturas de 40°C al momento de realizar las colectas.

Ambas familias coinciden en que en alguna temporada o en las dos, la Vegetación Secundaria tiene la mayor diversidad en sus índices, todo lo contrario a lo esperado, sin embargo en algunos casos los encinares registran mayor número de especies y mayor abundancia, pero baja equidad, indicándonos que en estas vegetaciones existen más especies dominantes y especies raras.

Existió una mayor abundancia, diversidad y riqueza en el biotopo suelo que en hojarasca para la mayoría de los casos, recordando que el suelo es un ambiente más estable y permite la prevaencia de especies, aunque no se descarta que se deba a un efecto de la presencia de especies euedáficas y hemiedáficas comunes para estas familias.

El factor más importante para la estructura de comunidad de ambas familias es el sitio pero es importante mencionar que al referirnos a “sitio” en esencia nos referimos a una composición vegetal visiblemente diferente, factores intrínsecos de las vegetaciones como cantidad de C, P, N, K, etcétera, biomasa de microflora y microfauna no fueron medidos, por lo que no es posible dar una explicación certera a las diferencias entre de las comunidades para cada sitio.

El CO₂ y humedad relativa no fueron variables significativas para la estructura de comunidad de ninguna familia. La variable pH fue significativa en ambas comunidades y se correlacionó a algunas especies; también lo fue la temperatura pero esto probablemente se deba a las variaciones que tuvo en los distintos sitios, en especial para el sitio de pastizal en potrero.

VIII. REFERENCIAS

- Aerts, R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos*, 79: 439-449.
- Addison, J., Trofymow, J. y Marshall, V. 2003. Abundance, species diversity, and community structure of Collembola in successional coastal temperate forests on Vancouver Island, Canada. *Applied Soil Ecology*, 24: 233-246.
- Baldrian, P., Kolařík, M., Stursová, M., Kopecký, J., Valášková, V., Větrovský, T., Zifčáková, L., Snajdr, J., Rídl, J., Vlček, C. y Voříšková, J. 2012. Active and total microbial communities in forest soil are largely different and highly stratified during decomposition. *International Society for Microbial Ecology*, 6: 248-258.
- Barrios, E. 2007. Soil biota, ecosystem services and land productivity. *Ecological Economics*, 64: 269-285.
- Bellinger, P.F., Christiansen, K.A. y Janssens, F. 1996-2016. Checklist of the Collembola of the World. <http://www.collembola.org>. Consultado 9 de noviembre de 2017.
- Bengtsson, J. 2002. Disturbance and resilience in soil animal communities. *European Journal of Soil Biology*, 38: 119-125.
- Berg, M., Stoffer, M. y van den Heuvel, H. 2004. Feeding guilds in Collembola based on digestive enzymes. *Pedobiologia*, 48: 589-601.
- Butterfield, T. 1999. Change in decomposition rates and Collembola densities and during the forestry cycle in conifer plantation. *Journal of Applied Ecology*, 36: 92-100.
- Cakir, M. y Makineci, E. 2015. Community Structure and Seasonal Changes of Soil Microarthropods in a Native Oak Stand and Scots Pine Plantation. *Ekoloji*, 24:23-31.
- Cassagne, N., Gers, C., y Gauquelin, T. 2003. Relationships between Collembola, soil chemistry and humus types in forest stands (France). *Biology and Fertility of Soils*, 37: 355-361.
- Castaño-Meneses, G., Palacios-Vargas, J. G. y Cutz-Pool, L. 2004. Feeding habits of Collembola and their ecological niche. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 75: 135-142.
- Chamberlain, P., Mc Namara, N., Chaplow, J., Stott, A. y Black, H. 2006. Translocation of surface litter carbón into soil by Collembola. *Soil Biology and Biochemistry*, 38: 2655-2664.

- Chapin III, F.S., Matson, P.A. y Vitousek, P.M. 2011. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Nueva York: Springer Science.
- Chauvat, M., Zaitsev, A. y Wolters, V. 2003. Successional Changes of Collembola and Soil Microbiota during Forest Rotation. *Oecologia*, 137: 269-276.
- Cole, L., Dromph, K., Boaglio, V. y Bardgett, R. 2004. Effect of density and species richness of soil mesofauna on nutrient mineralization and plant growth. *Biology and Fertility of Soils*, 39: 337-343.
- Coleman, D. C., Crossley, D. A. y Hendrix, P.F. 2004. *Fundamentals of Soil Ecology*. Amsterdam: Elsevier Academic Press.
- CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 2012. <http://www.biodiversidad.gob.mx/ecosistemas/bosqueTemplado.html> Consultado 2 de mayo del 2016.
- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2012. Borrador del Programa de Manejo del Parque Nacional del Pico de Orizaba. <http://www.conanp.gob.mx/anp/consulta/PMPO%20Borrador%20para%20Consulta%2000509.pdf> Consultado 10 de septiembre del 2015.
- Copsey, A. D. 2015. *Communities (zoology)*. Salem: Press Encyclopedia Of Science.
- Cornwell, W.K., Cornelissen, J. H. C., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V., Godoy, O., Hobbie, S., Hoorens, B., Kurokawa, H., Pérez-Harguindeguy, N., Queded, H. M., Santiago, L.S., Wardle, D., Wright, I., Aerts, R., Allison, S., Bodegom, P., Brovkin, V., Chatain, A., Callaghan, T., Díaz, S., Garnier, E., Gurvich, D., Kazakou, E., Klein, A., Read, J., Reich, P.B., Soudzilovskaia, N., Vaieretti, M.V. y Westoby, M. 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology letters*, 11: 1065-1071.
- Cragg, R. y Bardgett, R. 2001. How changes in soil faunal diversity and composition within a trophic group influence decomposition processes, *Soil Biology and Biochemistry*, 33: 2073-2081.
- Cruz-Leal, J. I., Palacios-Vargas, J. G. y Montejo-Cruz, M. 2016. Importancia Nacional e Internacional de la Colección de Collembola (Hexapoda) de la Facultad de Ciencias, UNAM. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Entomología*, 2: 75-80.
- Cutz-Pool, L., Palacios-Vargas, J., Cano-Santana, Z., y Castano-Meneses, G. 2010. Diversity patterns of collembola in an elevational gradient in the NW slope of Iztaccihuatl Volcano, State of Mexico, Mexico. *Entomological News*, 121: 249-261.

- Daghighi, E., Koehler, H., Kesel, R., y Filser, J. 2017. Long-term succession of Collembola communities in relation to climate change and vegetation. *Pedobiologia: International Journal Of Soil Biology*, 64: 25-38.
- Dunger, W., Schulz, H., Zimdars, B., y Hohberg, K. 2004. Changes in collembolan species composition in Eastern German mine sites over fifty years of primary succession. *Pedobiologia*, 48: 503-517.
- Eisenhauer, N., Sabais, A. y Scheu, S. 2011. Collembola species composition and diversity effects on ecosystem functioning vary with plant functional group identity. *Soil Biology and Biochemistry*, 43:1697-1709.
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura). 2017. <http://www.fao.org/agriculture/crops/thematic-sitemap/theme/spi/soil-biodiversity/soil-organisms/physical-factors-affecting-soil-organisms/en/> Consultado 14 de marzo del 2018.
- Fiera, C. 2009. Biodiversity of Collembola in urban soils and their use as bioindicators for pollution. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 44: 868-873.
- Fountain, M. T. y Hopkin, S. P. 2005. *Folsomia candida* (Collembola): a "standard" soil arthropod. *Annual Review Of Entomology*, 50: 201-222.
- García-Gómez, A., Castaño-Meneses, G. y Palacios-Vargas, J.G. 2009. Diversity of springtails (Hexapoda) according to a altitudinal gradient / Diversidade de colêmbolos (Hexapoda) de acordo com o gradiente de altitude. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 8: 911-916.
- García-Gómez, A., Castaño-Meneses, G. y Palacios-Vargas, J G. 2011. Distribución y diversidad de colémbolos (Hexapoda: Collembola) en el gradiente altitudinal de un bosque templado en México. *Revista de Biología Tropical*, 59: 315-327.
- Gómez, T. A., 1995. Investigaciones volcanológicas de depósitos piroclásticos del volcán Citlaltépetl (Pico de Orizaba). Tesis de Maestría. Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Gómez-Anaya, J. A., Palacios-Vargas, J. G., y Castano-Meneses, G. 2010. Abundancia de colembolos (Hexapoda: Collembola) y parametros edaficos de una selva baja caducifolia. *Revista Colombiana de Entomologia*, 36: 96-105.
- Google. 2016. [Mapa de Veracruz, México en Google]. Recuperado el 17 de febrero del 2018, de <https://www.google.com/maps/@19.14192,-97.20396,5969m/data=!3m1!1e3>
- Granados, C., Serrano Gine, D. y Garcia-Romero, A. 2014. Efecto de borde en la composicion y en la estructura de los bosques templados. Sierra de Monte-Alto, Centro de Mexico. *Caldasia*, 36: 269-287.

- Hågvar, S. 2010. Primary Succession of Springtails (Collembola) in a Norwegian Glacier Foreland. *Arctic, Antarctic, And Alpine Research*, 42: 422-429.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. y Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.
- Hanlon, R. y Anderson, J. 1979. The Effects of Collembola Grazing on Microbial Activity in Decomposing Leaf Litter. *Oecologia*, 38:93-99.
- Hättenschwiler, S., Tiunov, A.V. y Scheu, S. 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36:191-218.
- Heiniger, C., Barot, S., Ponge, J., Salmon, S., Botton-Divet, L., Carmignac, D. y Dubs, F. 2014. Effect of habitat spatiotemporal structure on collembolan diversity. *Pedobiologia*, 57:103-117.
- Hopkin, S. 1997. *Biology of the Springtails (Insecta: Collembola)*. Oxford: Oxford University Press.
- Hoshino, T. 2003. "Fundamental research in natural management of large biotope aiming for regeneration of nature: Introduction." <http://www.si.gunma-u.ac.jp/t/ishikawa/bachlers2003/HoshinoHP/hajimeni.htm>. Consultado 16 de marzo del 2018.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). Mapa Digital de México en línea. <http://gaia.inegi.org.mx/mdm6/?v=bGF0OjZLjMyMDA4LGxvbjotMTAyLjE0NTY1LHo6MSxsOmMxMTFzZXJ2aWNpb3N8dGMxMTFzZXJ2aWNpb3M> Consultado 15 noviembre 2016.
- Jonas, J., Wilson, G., White, P. y Joern, A. 2007 Consumption of mycorrhizal and saprophytic fungi by Collembola in grassland soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 39:2594–2602.
- Jost, L. 2006. Entropy and Diversity. *Oikos*, 113: 363-375.
- Kaneda, S.y Kaneko, N. 2008. Collembolans feeding on soil affect carbon and nitrogen mineralization by their influence on microbial and nematode activities. *Biology and Fertility of Soils*, 44: 435-442.
- Kaneda, S.y Kaneko, N. 2011. Influence of Collembola on nitrogen mineralization varies with soil moisture content. *Soil Science and Plant Nutrition*, 57: 40-49.

- Kardol, P., Reynolds, W., Norby, R. y Classen, A. 2011. Climate change effects on soil microarthropod abundance and community structure. *Applied Soil Ecology*, 47: 37-44.
- Kavvadias, V. A., Alifragis, D., Tsiontsisb, A. y Stamatelos, G. 2001. Litterfall, litter accumulation and litter decomposition rates in four forest ecosystems in northern Greece. *Forest Ecology and Management*, 144: 113-127.
- Kögel-Knabner, I. 2002. The macromolecular organic composition of plant and microbial residues as inputs to soil organic matter. *Soil Biology y Biochemistry*, 34:139-162.
- Korboulewsky, N, Perez, G. y Chauvat, M. 2015. How tree diversity affects soil fauna diversity. A review. *Soil Biology y Biochemistry*, 94: 94-106.
- Kováč, L., Kosturova, N. y Miklisova, D. 2005. Comparison of collembolan assemblages (Hexapoda, Collembola) of thermophilous oak woods and *Pinus nigra* plantations in the Slovak Karst (Slovakia). *Pedobiologia*, 49: 29-40.
- Lessard, J., Sackett, T. E., Reynolds, W. N., Fowler, D. A. y Sanders, N. J. 2011. Determinants of the detrital arthropod community structure: the effects of temperature and resources along an environmental gradient. *Oikos*, 120: 333-343.
- Macías, J. 2007. Geology and eruptive history of some active volcanoes of México. *Geological Society of America*, 422:183-232.
- Magurran, A.E., 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. New Jersey: Princeton University Press.
- Materna, J. 2004. Does forest type and vegetation patchiness influence horizontal distribution of soil Collembola in two neighbouring forest sites?. *Pedobiologia*, 48: 339-347.
- Maraun, M., Martens, H., Migge, S., Theenhaus, A. y Scheu, S. 2003. Adding to 'the enigma of soil animal diversity': fungal feeders and saprophagous soil invertebrates prefer similar food substrates. *European Journal of Soil Biology*, 39: 85-95.
- Marín, E., Sánchez, M., Sierra, A., y Peñaranda, M. 2015. Poblaciones de Ácaros, Colémbolos y otra Mesofauna en un Inceptisol bajo Diferentes Manejos. *Revista Facultad Nacional De Agronomía*, 68: 7411- 7422.
- Moreno, C., Bagarrán, F., Pineda, E. y Pavón, N. 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana De Biodiversidad*, 82(4): 1249- 1261.
- Muhammad, U. A., Sohail, A. Rasool, K. y Muhammad, A. 2016. Relationship of Collembola population with different abiotic factors in an agricultural ecosystem of

- Faisalabad, Punjab, Pakistan. Pakistan. *Journal Of Agricultural Sciences*, 53: 201-208.
- Nagler, P., Daughtry, C. y Goward, S. 2000. Plant Litter and Soil Reflectance. *Remote Sensing of Environment*, 71:207–215.
- Normal Oficial Mexicana NOM-021-SEMARNAT. 2002 Diario Oficial de la Federación. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México. 31 de Diciembre del 2002.
- Oksanen, J., Guillaume, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'Hara, M., Simpson, G., Solymos, P., Steven, H. y Wagner, H. 2016. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.3-4 <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Palacios-Vargas, J. G. 1985. Microartrópodos del Popocatepetl (aspectos ecológicos y biogeográficos de los ácaros oribátidos e insectos colémbolos). Tesis doctorado, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Palacios-Vargas, J. G. y J. A. Gómez-Anaya. 1993. Los Collembola (Hexapoda: Apterygota) de Chamela, Jalisco, México (Distribución ecología y claves). *Folia Entomológica Mexicana*, 89: 1-34.
- Palacios-Vargas, J. G. y G. Castaño-Meneses. 2002. Collembola associated with *Tillandsia violacea* (Bromeliaceae) in Mexican *Quercus-Abies* forests. *Pedobiologia*, 46: 395-403.
- Palacios-Vargas, J.G., Mejía- Recarmier, B. y Cutz-Pool, L. 2009. Microartrópodos edáficos. In: Lot, A. y Canon-Santana. Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel. Distrito Federal: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Palacios-Vargas, J. G. 2013. Biodiversidad de Collembola (Hexapoda: Entognatha) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: 220–231.
- Paul, D., Nongmaithem, A. y Jha, L. 2011. Collembolan density and diversity in a forest and an agroecosystem. *Open Journal Of Soil Science*, 1: 54-60.
- Perez, G., Decaens, T., Dujardin, G., Akpa-Vinceslas, M., Langlois, E. y Chauvat, M. 2013. Response of collembolan assemblages to plant species successional gradient. *Pedobiologia: International Journal Of Soil Biology*, 4: 169-177
- Ponge, J. 2000. Vertical distribution of Collembola (Hexapoda) and their food resources in organic horizons of beech forests. *Biology and Fertility of Soils*, 32: 508-522.
- Porco, D., Potapov, M., Bedos, A., Deharveng, L., Busmachiu, G., Weiner, W. y Hamra-Kroua, S. 2012. Cryptic Diversity in the Ubiquist Species *Parisotoma notabilis* (Collembola, Isotomidae): A Long-Used Chimeric Species?. *Plos ONE*, 7: 1-8.

- R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Reidsma, P., Tekelenburg, T., van den Berg, M y Alkemade, R. 2006 Impacts of land-use change on biodiversity: An assessment of agricultural biodiversity in the European Union. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 114: 86-102.
- Raschmanová, N., Kováč, L. y Miklisová, D. 2016. Dynamics of soil Collembola communities (Hexapoda: Collembola) along the mesoclimatic gradient in a deep karst valley. *Biologia (Poland)*, 71: 184-193.
- Rojas, A., Castaño-Meneses, G., Palacios-Vargas, J. y García-Calderón, N. 2009. Oribatid mites and springtails from a coffee plantation in Sierra Sur, Oaxaca, Mexico. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 44: 988-995.
- Rzedowski, J. 2006. *Vegetación de México*. Primera edición digital. CONABIO, México.
- Sabais, A., Scheu, S. y Eisenhauer, N. 2011. Plant species richness drives the density and diversity of Collembola in temperate grassland. *Acta Oecologica-International Journal Of Ecology*, 37: 195-202.
- Salamon, J., Schaefer, M., Alpehi, J., Schmid, B. y Scheu, S. 2004. Effects of plant diversity on Collembola in an experimental grassland ecosystem. *Oikos*, 106: 51-60.
- Salmon, S. y Ponge, J. 2001. Earthworm excreta attract soil springtails: laboratory experiments on *Heteromurus nitidus* (Collembola : Entomobryidae). *Soil Biology y Biochemistry*, 33: 1959-1969
- Santamaría, J. M., Moraza, M., Elustondo, D., Baquero, E., Jordana, R., Lasheras, E., Bermejo, R. y Ariño, A. H. Diversity of acari and collembola along a pollution gradient in soils of a pre-pyrenean forest ecosystem. *Environmental Engineering and Management Journal*, 11: 1159-1169.
- Sabais, A., Scheu, S. y Eisenhauer, N. 2011. Plant species richness drives the density and diversity of Collembola in temperate grassland. *Acta Oecologica*, 37: 195-202.
- SMN (Sistema Meteorológico Nacional). 2018. <http://smn.cna.gob.mx/tools/RECURSOS/Normales8110/NORMAL30032.TXT>. Consultado 2 de marzo del 2018.
- Soil Science Society of America. <https://www.soils.org/>. Consultado 8 de mayo del 2016.

- Soong, J., Vandegehuchte, M., Horton, A. Nielsen, U. Deneff, K. Ashley S., de Tomasel, C., Parton, W., Wall, D. y Francesca C. 2016. Soil microarthropods support ecosystem productivity and soil C accrual: Evidence from a litter decomposition study in the tallgrass prairie. *Soil Biology y Biochemistry*, 92: 230-238
- Sousa, J., da Gama, M., Pinto, P., Keating, A., Calhoa, F., Lemos, M., Castro, C., Luz, T. Leitao, P. y Dias, S. 2004. Effects of land-use on Collembola diversity patterns in a Mediterranean landscape. *Pedobiologia*, 48: 609-622.
- Steffen, J., Palincsar, J. Funk, F. y Larkin, D. 2012. Activity and Diversity of Collembola (Insecta) and Mites (Acari) in Litter of a Degraded Midwestern Oak Woodland. *The Great Lakes Entomologist*, 45:1-15.
- Yang, X., Yang, Z., Warren, M. y Chen, J. 2012. Mechanical fragmentation enhances the contribution of Collembola to leaf litter decomposition. *European Journal of Soil Biology*, 53: 23-31.
- Youn-Joo, A., Shin-Woong, K. y Woo-Mi, L. 2013. The collembola *Lobella sokamensis* juvenile as a new soil quality indicator of heavy metal pollution. *Ecological Indicators*, 27: 56-60.
- Verma, D. y Paliwal, A. 2010. Effects of springtails community on plant-growth. *Biological Forum*, 2:70-72.
- Verma, D., Yadav, R. y Kumar, M. 2014. Effect of Ecological Factors on Population Density of *Collembolan* in Agra. *Journal of Enviromental and Applied Bioresearch*, 2: 25-28.
- Villarreal-Rosas, J., Palacios-Vargas, G. y Maya, Y. 2014. Microarthropod communities related with biological soil crusts in a desert scrub in northwestern Mexico. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85: 513-522.
- Winkler, D. y Tóth, V. 2012. Effects of afforestation with pines on collembola diversity in the Limestone hills of Szárhalom (West Hungary). *Acta Silvatica Et Lignaria Hungarica*, 8: 9-20.
- Xu, G., Fu, S., Schleppei, P. y Li, M. 2013. Responses of soil Collembola to long-term atmospheric CO₂ enrichment in a mature temperate forest. *Environmental Pollution*, 17:323-28
- Zachrisson, B. y Osorio, P. 2017. Abundancia de collembola (Artrópoda: Hexápoda) e interacción con los parámetros edáficos, en el agro ecosistema arroz (*Oryza sativa* L., Poaceae), en Panamá. *Interciencia*, 42: 88-93.
- Zar, J.H., 1984. *Biostatistical Analysis*. Nueva Jersey: Prentice-Hall.

Apéndice 1. Promedio y error estándar de las variables abióticas medidas para cada sitio y en cada temporada. BEC=bosque de encino conservado, BEP= bosque de encino con pino introducido, VS= vegetación secundaria, PP= pastizal en potrero.

TEMPORADA DE LLUVIA												
	BEP			VS			PP			BEC		
		N1	N2		N1	N2		N1	N2		N1	N2
Temperatura	14.82 ± 1	12.6	26.4	16.26 ± 1	16.6	21.9	24.09 ± 3	20.1	41.5	17.62 ± 1	15.4	23.2
Humedad relativa	86.7 ± 1	63.3	91.8	84.92 ± 1	76	91.6	62.63 ± 4	31.8	90.3	87.13 ± 2	70.6	95.6
CO₂ (ppm)	125.7 ± 6	81	174	150.9 ± 8	83	240	113.05 ± 10	38	190	134.26 ± 10	84	246
pH real	5.34 ± 0.1	4.55	5.9	5.55 ± 0.1	4.46	6.2	6.04 ± 0.1	5.46	6.5	6.32 ± 0.1	5.57	7.2
pH potencial	4.47 ± 0.1	3.59	4.96	4.75 ± 0.1	4	5.31	5.19 ± 0.1	4.65	5.78	5.61 ± 0.1	4.9	6.44

TEMPORADA SECA												
	BEP			VS			PP			BEC		
		N1	N2		N1	N2		N1	N2		N1	N2
Temperatura	16.15 ± 1	9.6	23.6	16.15 ± 1	12.1	25.5	16.15 ± 1	11.5	23.7	16.15 ± 1	12.8	34.4
Humedad relativa	77.02 ± 4	44.3	100	77.02 ± 4	57.4	100	77.02 ± 4	64	100	77.02 ± 4	33.9	100
CO₂ (ppm)	149.5 ± 12	49	238	149.5 ± 12	98	244	149.5 ± 12	51	320	149.5 ± 12	109	240
pH real	5.15 ± 0.1	4.28	5.87	5.15 ± 0.1	4.89	6.58	5.15 ± 0.1	5.64	6.4	5.15 ± 0.1	5.81	7.5
pH potencial	4.32 ± 0.1	3.58	5.15	4.32 ± 0.1	4	5.8	4.32 ± 0.1	3.01	5.43	4.32 ± 0.1	5.31	6.78

Apéndice 2. Valores de t pareada para la comparación del Índice de Shannon (H') de Isotomidae entre cada sitio para cada temporada en la localidad de Atotonilco, Ver., Datos agrupados de hojarasca y suelo. BEC =bosque de encino conservado, BEP= bosque de encino con pino introducido, VS= vegetación secundaria, PP= pastizal en potrero, *= < 0.05, **=<0.005, ***=<0.0005.

Sitios	Temporada de lluvia			Temporada seca		
	t	g.l.	p	t	g.l.	p
BEP*VS	-13.74	3372	***	4.14	2412	***
BEP*PP	-5.77	5919	***	9.52	1711	***
BEP*BEC	5.17	8590	***	20.75	5355	***
VS*PP	7.31	4109	***	5.7	2100	***
VS*BEC	-21.18	6339	***	12.11	2305	***
PP*BEC	10.44	5412	***	2.92	1606	**

Apéndice 3. Valores de t pareada para la comparación del Índice de Shannon (H') entre hojarasca y suelo de Isotomidae para cada sitio en la localidad de Atotonilco, Ver. Datos agrupados de temporadas. n.s.=no significativo, *= < 0.05, **=<0.005, ***=<0.0005.

Hojarasca*Suelo	t	g.l.	p
BEP	6.26	2465	***
VS	-3.28	2904	***
PP	-2.97	3816	***
BEC	-1.04	11419	n.s.

Apéndice 4. Valores de t pareada para la comparación del Índice de Shannon (H') de Neanuridae entre cada sitio para cada temporada en la localidad de Atotonilco, Ver., Datos agrupados de hojarasca y suelo. BEC =bosque de encino conservado, BEP= bosque de encino con pino introducido, VS= vegetación secundaria, PP= pastizal en potrero, *= < 0.05, **=<0.005, ***=<0.0005.

Sitio	Temporada de lluvia			Temporada seca		
	t	g.l.	p	t	g.l.	p
BEP*VS	1.86	660	*	2.81	1023	**
BEP*PP	7.29	24	***	4.29	13	***
BEP*BEC	-1.09	187	n.s.	-0.88	1061	n.s.
VS*PP	6.36	24	***	3.68	13	**
VS*BEC	-3.13	179	**	-4.26	1126	***
PP*BEC	-7.53	28	***	3.17	13	**

Apéndice 5. Valores de *t* pareada para la comparación del Índice de Shannon (H') de Neanuridae entre hojarasca y suelo para cada sitio en la formación Citlaltépetl, localidad de Atotonilco, Ver. Datos agrupados de temporadas. n.s.=no significativo, *= < 0.05, **=<0.005, ***=<0.0005.

Hojarasca*Suelo	t	g.l	p
BEP	3.18	530	***
VS	-4.61	538	***
PP	-2.01	17	n.s.
BEC	-6.44	640	***

Apéndice 6. Valores de *p*-value en prueba pareada con signo de Wilcoxon para el factor sitio sobre la abundancia total de Isotomidae en la Formación Citlaltépetl, localidad de Atotonilco, Ver. BEC =bosque de encino conservado, BEP= bosque de encino con pino introducido, VS= vegetación secundaria, PP= pastizal en potrero, n.s.=no significativo, *= < 0.05, **=<0.005, ***=<0.0005.

Factor "Sitio"	p value
BEP * VS	0.1544 n.s.
BEP * PP	1.00 n.s.
BEP * BEC	0.00024***
VS * PP	1.00 n.s.
VS * BEC	8×10^{-10} ***
PP * BEC	2.7×10^{-7} ***

Apéndice 7. Valores de *p*-value en prueba pareada con signo de Wilcoxon para el factor sitio sobre la abundancia total de Neanuridae en la Formación Citlaltépetl, localidad de Atotonilco, Ver. BEC =bosque de encino conservado, BEP= bosque de encino con pino introducido, VS= vegetación secundaria, PP= pastizal en potrero, n.s.=no significativo, *= < 0.05, **=<0.005, ***=<0.0005.

Factor "Sitio"	p value
BEP * VS	0.0095 **
BEP * PP	9.4×10^{-7} ***
BEP * BEC	0.2703 n.s.
VS * PP	6.4×10^{-15} ***
VS * BEC	1.00 n.s.
PP * BEC	4.6×10^{-12} ***