



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

**DISTRIBUCIÓN ESPACIAL Y TEMPORAL DE LA COMUNIDAD DE
ÁCAROS ORIBÁTIDOS (ACARI: ORIBATEI) EN LA SELVA ALTA
PERENNIFOLIA DE LOS TUXTLAS, VERACRUZ**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

M. en C. Luis Fernando Villagomez Lazo de la Vega

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JOSÉ GUADALUPE PALACIOS VARGAS
FACULTAD DE CIENCIAS, UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO,
CIUDAD DE MÉXICO, MÉXICO

COMITÉ TUTOR: DRA. ROSA GABRIELA CASTAÑO MENESES
UNIDAD MULTIDISCIPLINARIA DE DOCENCIA E INVESTIGACIÓN, UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO,
JURIQUILLA, QUERÉTARO, MÉXICO

DRA. TILA MARÍA PÉREZ ORTIZ
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO, CIUDAD DE
MÉXICO, MÉXICO

CIUDAD UNIVERSITARIA, CDMX.

SEPTIEMBRE, 2023.



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 está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (Méjico).

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

**DISTRIBUCIÓN ESPACIAL Y TEMPORAL DE LA COMUNIDAD DE
ÁCAROS ORIBÁTIDOS (ACARI: ORIBATEI) EN LA SELVA ALTA
PERENNIFOLIA DE LOS TUXTLAS, VERACRUZ**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

M. en C. Luis Fernando Villagomez Lazo de la Vega

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JOSÉ GUADALUPE PALACIOS VARGAS
FACULTAD DE CIENCIAS, UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO,
CIUDAD DE MÉXICO, MÉXICO

COMITÉ TUTOR: DRA. ROSA GABRIELA CASTAÑO MENESES
UNIDAD MULTIDISCIPLINARIA DE DOCENCIA E INVESTIGACIÓN, UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO,
JURIQUILLA, QUERÉTARO, MÉXICO

DRA. TILA MARÍA PÉREZ ORTIZ
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO, CIUDAD DE
MÉXICO, MÉXICO

CIUDAD UNIVERSITARIA, CDMX.

SEPTIEMBRE, 2023.

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISIÓN ACADÉMICA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

OFICIO FCIE/DAIP/434/2023

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité de Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **12 de junio de 2023**, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del estudiante **VILLAGOMEZ LAZO DE LA VEGA LUIS FERNANDO** con número de cuenta **304192250** con la tesis titulada: “**Distribución espacial y temporal de la comunidad de ácaros oribátidos (Acar: Oribatei) en la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Veracruz.**”, realizada bajo la dirección del **DR. GUADALUPE PALACIOS VARGAS:**

Presidente:	DR. ATILANO CONTRERAS RAMOS
Vocal:	DRA. MARGARITA OJEDA CARRASCO
Vocal:	DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ
Vocal:	DRA. BLANCA LUCÍA PRADO PAN
Secretario:	DRA. TILA MARÍA PÉREZ ORTÍZ

Sin otro particular. me es arato enviarle un cordial saludo.

A T E N T A M E N T E
“**POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU**”
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 14 de agosto de 2023

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA

c. c. p. Expediente del alumno

AGNS/AAC/GEMF/EARR/ipp



COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Unidad de Posgrado, Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria
Alcaldía Coyoacán, C. P. 04510 CDMX Tel. (+5255)5623 7002 <http://pcbiol.posgrado.unam.mx/>

AGRADECIMIENTOS

INSTITUCIONALES:

Quiero expresar mi agradecimiento al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, por brindarme la oportunidad de continuar con mis estudios profesionales y crecimiento personal, además agradecer al personal por toda la ayuda prestada para los trámites de titulación

Un agradecimiento al CONAHCYT por la beca otorgada durante mis estudios y el desarrollo de esta investigación, sin su apoyo este trabajo jamás habría sido posible. Al PAPIIT por su apoyo en el proyecto (UNAM) IN214816: “Ecología de Microartrópodos de la selva de Los Tuxtlas, Veracruz”.

Un especial agradecimiento al Dr. José Guadalupe Palacios Vargas, coordinador del Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos y tutor principal en esta investigación. Muchas gracias por su constante apoyo durante todo el tiempo que he trabajado en dicho lugar, además de su apoyo con diversas becas en los orígenes de mis estudios universitarios y el permitirme participar en múltiples proyectos, congresos y eventos.

A la Dra. Rosa Gabriela Castaño Meneses y la Dra. Tila María Pérez Ortiz, miembros del comité tutorial por su tiempo y asesoría durante todo el tiempo de mi formación, además por sus acertados comentarios durante la revisión del presente escrito, gracias por mejorar la calidad de este trabajo y de la persona que lo sustenta.

AGRADECIMIENTOS

PERSONALES:

A todos aquellos que me apoyaron, aportando su conocimiento, lecturas, bibliografía, amistad, tiempo, palabras, gestos, viajes, bromas, sueños.

A mi familia, por que incluso en la clasificación Linneana, posee una jerarquía mayor que los individuos o las especies.

A mi madre Rosa Elena por permitirme descubrir el mar, la lluvia, la luz, el fuego, la vida. Por el simple (pero complejo) hecho de permitirme existir en este espacio y tiempo, por darme esa esencia vital, prometo seguirla aprovechando hasta que se extinga. Por darme educación y oportunidades para crecer en la vida. Ojalá me fueses físicamente eterna, porque en esencia lo serás.

A mi hermano Iván Eduardo por su compañía, por heredarme parte de sus gustos e incluso filosofía, por heredarme hasta amigos que considero familia, que, aunque algunos ya han transmutado, siguen presentes. Espero que sigas cuidando de mamá y que en el camino encuentres la felicidad.

A mi pareja Andy Dorey por compartir su vida, su tiempo, intereses y esperanzas, me da un enorme gusto ver todo lo que has logrado aún montando ese monociclo en llamas. Además de una compañera de vida eres una fuerte inspiración en mi vida, espero sigas encontrando siempre la magia en los pequeños detalles de la vida. Lo vuelvo a mencionar. Sigamos disfrutando de este viaje maravilloso.

A mis amigos (normales o bicheros), colegas, compañeros, presentes o pretéritos. Aunque algunos se han quedado en el camino o simplemente desviado, aún preservo el tiempo que coincidimos. A los que siguen formando parte les doy las gracias, una disculpa si no hago mención específica de cada uno, pero en los últimos años la lista ha crecido considerablemente y sería desventurado hacer omisión de alguno por un desliz intelectual.

A los miembros del jurado de examen de grado: Dra. Tila María Pérez Ortiz; Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez; Dra. Blanca Lucía Prado Pano; Dra. Margarita Ojeda Carrasco; Dr. Atilano Contreras Ramos, por su buena disponibilidad y tiempo para revisar este trabajo, por sus correcciones y sugerencias. En general por su ayuda durante todo el proceso de titulación, sobre todo, por soportar las molestias de la premura y el estrés. Les estoy completamente agradecido.

Al Dr. José Palacios, por ofrecerme durante tantos años un lugar donde aprender, trabajar y desarrollarme profesionalmente, por su confianza y por las veces que ha tenido que defenderme, aun sabiendo que los demás tienen razón en sus argumentos en mi contra.

Al Dr. Michael Heethoff por su confianza al aceptarme como parte de su grupo de trabajo, por todas las facilidades y libertades que me ha proporcionado, espero pronto materializar todo ese agradecimiento en obras científicas de calidad. Gracias por esta aventura.

DEDICATORIA:

A toda la gente que me ha apoyado en este camino, a todos los que me han servido de ejemplo, y a todos los que me encontraré en el camino que he elegido, que, aunque difícil en momentos, la mayoría del tiempo es alegría; la balanza deja claro el camino a seguir.

Sobre todo, a mis colegas presentes y futuros, así como los estudiantes que se crucen por ventura o desgracia en mi camino, sean del grado que sean, sepan que, si pierdo el rumbo profesional y me convierto en un tirano de poca ética, tienen la libertad de lanzarme esta tesis en la cara sin represalia alguna.

"For God to be good, evil is an absolute necessity in this world. "

“¡Pero no digas no puedo ni en broma! Porque el inconsciente no tiene sentido del humor, lo tomará en serio, y te lo recordará cada vez que lo intentes”.

“And you think you have to want more than you need. Until you have it all you won't be free”

“Quien con monstruos lucha, que se cuide de convertirse a su vez en uno. Cuando miras largo tiempo a un abismo, el abismo también mira dentro de ti”

“Our paths they did cross, though I cannot say just why, We met, we laughed, we held on fast, and then we said ...”

“- ¿Dices que todo está conectado?
- Todo forma parte de un flujo que no podemos ver, No sé si se puede llamar Universo o Mundo, pero para algo tan grande, nosotros somos como hormigas, somos una parte del flujo, un uno del todo, pero la unión de esos unos es lo que forma el todo”

“**nomina si nescis perit et cognitio rerum**”

ÍNDICE	i
Lista de Figuras por capítulo	iv
RESUMEN	1
ABSTRACT	2
PREFACIO	3
1 INTRODUCCIÓN GENERAL	5
Los ácaros oribátidos	5
La comunidad de ácaros oribátidos	7
Los ácaros oribátidos en el dosel	8
Las selvas húmedas en México	9
Zona de estudio y diseño experimental	10
2 OBJETIVOS	15
3 JUSTIFICACIÓN	16
4 HIPÓTESIS	16
CAPÍTULO I.	
(Artículo aceptado y publicado en: Applied Ecology and Environmental Research, 17(6):14621-14639).	
Effect of tree identity, temporal variation and edaphic parameters on the structure of the edaphic community of oribatid mites in an ever-green tropical forest of Mexico	24
Resumen	24
Abstract	25
Introduction	25
Materials and methods	28
Study Area and description	28
Sampling method	28
Laboratory techniques	28
Numerical and statistical analysis of the community	30
Results	30
Discussion	34
Conclusions	36
Acknowledgments	37
References	37
Appendix 1	40
Appendix 2	42

CAPÍTULO II.

(Artículo enviado y en revisión: Pedobiología)

Diversity and vertical stratification of the oribatid mites community associated with two contrasting tree species in the tropical rainforest of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico	44
.....	44
Resumen	44
Authors information	45
Abstract	45
Introduction	46
Methods	47
Study site	47
Collecting methods	48
Statistical analysis	49
Results	50
Richness and abundance	50
Community structural attributes	50
Community species composition	51
Discussion	52
Community structural attributes of oribatid mites	52
Temporal and atmospheric variables as community modulators	52
Vertical stratification pattern of oribatid mites communities	53
Vertical stratification of mesofauna	54
Acknowledgments	56
References	56
Appendix	70

CAPÍTULO III.

(Artículo aceptado y publicado en: Zootaxa, 5020(1):171-183).

A new species of <i>Notogalumna</i> from the canopy and another new edaphic species of <i>Galumnopsis</i> (Acari: Oribatida: Galumnoidea) from the tropical rainforest of Los Tuxtlas, Mexico	74
.....	74
Resumen	74
Abstract	75
Introduction	75
Material and methods	76
Results	76
New species description 1 (<i>Notogalumna rickiglesiasi</i>)	76
Type material	80
Etymology	80
Remarks	80
Dichotomic key genus <i>Notogalumna</i>	80

New species description 2 (<i>Galumnopsis andydoreyae</i>)	81
Type material	85
Etymology	85
Remarks	85
Dichotomic key genus <i>Galumnopsis</i>	85
Acknowledgments	86
References	86
DISCUSIÓN GENERAL	88
Atributos estructurales de las comunidades de ácaros oribátidos	88
Factores bióticos y abióticos como moduladores de las comunidades	89
Patrones de estratificación vertical de las comunidades de ácaros oribátidos ..	89
Patrones generales de estratificación vertical de la mesofauna	91
CONCLUSIONES	93
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	95



LISTA DE FIGURAS

1. Introducción general

1.5 Zona de estudio y método

Figura 1. Localización de la estación de Biología Tropical de Los Tuxtas (EBT) dentro de la Sierra de Los Tuxtas, Veracruz, México	11
Figura 2. Senderos, área de estudio y zona de colecta de muestras dentro de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtas (EBT)	13
Figura 3. Colecta de muestras de suelo y mantillo asociados con <i>A. mexicanum</i> y <i>G. glabra</i> dentro de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtas	13
Figura 4. Proceso de fumigación localizada por medio de piretrinas naturales y captación de ejemplares asociados con <i>A. mexicanum</i> y <i>G. glabra</i> dentro de la EBT	14

Capítulo I

Effect of tree identity, temporal variation and edaphic parameters on the structure of the edaphic community of oribatid mites in an ever-green tropical forest of Mexico

Figura 1. Ubicación de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtas en Veracruz, México, y la posición de los sitios de colecta dentro de ésta	28
Figura 2. Diagrama esquemático del diseño experimental y toma de muestras en <i>Guarea glabra</i> y <i>Astrocaryum mexicanum</i>	29
Figura 3. Análisis de Correspondencia Canónica entre la abundancia de las especies de oribátidos y los parámetros edáficos abióticos	34

Capítulo II

Diversity and vertical stratification of the oribatid mites community associated with two contrasting tree species in the tropical rainforest of Los Tuxtas, Veracruz, Mexico

Figura 1. Riqueza de especies observada y estimada por el total de los individuos registrados en el muestreo y subdivididos en los tres estratos verticales	63
Figura 2. Composición específica de la comunidad de ácaros oribátidos en los estratos de suelo, mantillo y dosel asociados con las especies arbóreas contrastantes <i>Astrocaryum mexicanum</i> y <i>Guarea glabra</i> en Los Tuxtas, Veracruz	64
Figura 3. Gráfico del escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) que representa el ensamblaje de la comunidad de ácaros oribátidos en suelo, mantillo y dosel, relacionados con dos especies arbóreas contrastantes <i>Astrocaryum mexicanum</i> y <i>Guarea glabra</i>	65
Figura 4. Gráfico del escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) que representa el ensamblaje de la comunidad de ácaros oribátidos en el dosel, relacionados con dos especies arbóreas contrastantes <i>Astrocaryum mexicanum</i> y <i>Guarea glabra</i>	65
Figura suplementaria. Nebulización dirigida del dosel de <i>Astrocaryum mexicanum</i> y <i>Guarea glabra</i> utilizada en este estudio	69

CAPÍTULO III.

A new species of *Notogalumna* from the canopy and another new edaphic species of *Galumnopsis* (Acari: Oribatida: Galumnoidea) from the tropical rainforest of Los Tuxtlas, Mexico

- Figuras 1-4.** *Notogalumna rickiglesiasi* sp. nov. Ilustración de: notogaster, placa ventral, región lateral y región caudal 77
- Figuras 5-11.** *Notogalumna rickiglesiasi* sp. nov. Ilustración de: prodorsum, subcapitulum, pedipalpo, quelíceros, sedas prodorsales, áreas porosas notogástricas y pteromorfo 78
- Figuras 12-15.** *Notogalumna rickiglesiasi* sp. nov. Ilustración de: Pata I, Pata II, Pata III y pata IV 79
- Figuras 16-19.** *Galumnopsis andydoreyae* sp. nov. Ilustración de: notogaster, placa ventral, región lateral y región caudal 82
- Figuras 20-26.** *Galumnopsis andydoreyae* sp. nov. Ilustración de: prodorsum, subcapitulum, pedipalpo, quelíceros, sedas prodorsales, áreas porosas notogástricas y pteromorfo 83
- Figuras 27-30.** *Galumnopsis andydoreyae* sp. nov. Ilustración de: Pata I, Pata II, Pata III y pata IV 84

RESUMEN

Los ácaros oribátidos son organismos ubicuos tanto en ambientes edáficos como en el dosel, aunque se conoce poco sobre la estructura y factores limitantes de sus comunidades en el estrato arbóreo. Esto ha generado que sea limitada la comprensión de su papel ecosistémico y los factores que moldean las comunidades a lo largo del gradiente vertical suelo-dosel. A través de muestreos mensuales durante un año, se registraron un total de 15,285 individuos de 111 especies, 82 géneros y 54 familias. Se estudió la estructura de la comunidad de los ácaros oribátidos en términos de composición, riqueza, equidad, dominancia y diversidad en relación con su distribución vertical en los estratos edáficos y arbóreo de la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Veracruz, vinculados a dos especies vegetales (*Astrocaryum mexicanum* y *Guarea glabra*) que tienen diferentes estrategias de crecimiento y rasgos funcionales. Inicialmente se analizó el efecto de estos árboles contrastantes sobre la estructura de la comunidad de oribátidos edáficos, su variación temporal y la relación de la comunidad con factores abióticos, encontrando que la identidad vegetal no es un factor determinante en la diversidad, riqueza y composición específica de las comunidades de oribátidos edáficos en esta selva, mientras que la estacionalidad, temperatura, humedad del suelo y el CO₂ fueron los factores con mayor efecto en la estructuración de sus comunidades.

Posteriormente, se realizó un estudio integrativo de las comunidades de oribátidos a lo largo del gradiente vertical vinculado con estas dos especies vegetales. Se encontró nuevamente que la estacionalidad es uno de los factores más influyentes en su estructuración, pero con un efecto diferencial a lo largo del estrato vertical, registrando la mayor abundancia de individuos en los estratos edáficos (suelo y mantillo) en la temporada de secas y en el estrato arbóreo (dosel) en la temporada de lluvias. La identidad vegetal, entendida como las diferencias en características morfológicas, tipo de crecimiento y estrategias evolutivas de cada una de las especies arbóreas, no posee una influencia directa en el ensamblaje de los oribátidos en el suelo. En el mantillo puede relacionarse con parámetros como la riqueza, abundancia, dominancia y diversidad. En el dosel la identidad vegetal desempeña un papel importante en la estructuración de las comunidades de oribátidos, ya que influye en su composición específica, abundancia, dominancia y diversidad, debido principalmente a la capacidad de *A. mexicanum* por almacenar suelo suspendido producto de la captura de materia vegetal en sus espinas y peciolos, y la mayor presencia de musgos y líquenes, con una mayor cantidad de recursos y nichos explotables para el establecimiento de los ácaros.

Debido a la determinación a nivel específico de los ácaros oribátidos para el análisis de sus comunidades en este trabajo, se encontraron poco más de 10 especies nuevas para la ciencia. Con el fin de incrementar el conocimiento sobre estos organismos en los diferentes estratos verticales, se incluye la descripción morfológica de dos nuevas especies de Galumnoidea asociadas al estrato edáfico y al dosel.

ABSTRACT

Oribatid mites are ubiquitous organisms in soil and canopy environments, although little is known about these communities in arboreal strata, which has created a bias in our understanding of their ecosystemic role and the factors that shape these communities throughout forest soil and the canopy stratum. Through monthly samplings over a year, a total of 15,285 individuals of 111 species, 82 genera, and 54 families of these organisms were recorded. The community structure of oribatid mites was studied in terms of composition, richness, evenness, dominance, and diversity in relation to their vertical distribution in the edaphic and arboreal strata of the Los Tuxtlas, Veracruz evergreen rainforest, linked to two tree species (*Astrocaryum mexicanum* and *Guarea glabra*) that have different growth strategies and functional traits. Initially, the effect of these contrasting trees on the structure of the edaphic oribatid mite community, their temporal variation, and the relationship of their community with abiotic factors were analyzed, finding that tree identity is not a determining factor on the diversity and specific composition of the edaphic oribatid mite communities in this forest, while seasonality, temperature, soil moisture, and CO₂ were the factors with the greatest effect on the structuring of their communities.

Subsequently, an integrative study was carried out on oribatid mite communities along the vertical gradient linked to these two contrasting plant species, finding again that seasonality is one of the most influential factors in their structuring, but with a differential effect along the vertical stratum, recording the highest abundance of individuals in the edaphic strata (soil and litter) in the dry season and in the arboreal stratum (canopy) in the rainy season. Tree identity, understood as the differences in characteristics and strategies of each of the tree species, does not have a direct influence on the assembly of oribatid mites in the soil, while in litter it may be related to parameters such as richness, abundance, dominance, and diversity, in the canopy, plant identity plays an important role in the structuring of oribatid mite communities, as it influences their specific composition, abundance, dominance, and diversity, mainly due to the capacity of *A. mexicanum* to store suspended soil due to the capture of plant material in its spines and petioles, and the greater presence of mosses and lichens, generating a greater number of exploitable resources and niches for the establishment of these organisms.

Because the species level determination of oribatid mites for the analysis of their communities in this work, little more than 10 species new to science were found. In order to increase knowledge about these organisms in different vertical strata, the morphological description of two new species of Galumnoidea associated with the edaphic and canopy strata is included.

PREFACIO

Parte de los resultados del proyecto PAPIIT IN214816, Ecología de microartrópodos de los Tuxtlas, Veracruz, se presentan en esta tesis estructurados en dos capítulos principales y uno complementario. Previo a esto, se incluye una introducción general que aborda las características básicas de los ácaros oribátidos y sus comunidades en los distintos estratos edáficos y arborícolas, así como una descripción detallada sobre la zona de estudio y los puntos de muestreo. Cada uno de estos capítulos se encuentra redactado a manera de artículo científico, concordando con los requerimientos del Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM.

En el capítulo I se presenta un análisis de la variación temporal y la estructura de la comunidad de ácaros oribátidos presentes en el suelo de la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Veracruz, y el efecto de dos plantas con morfología y estrategias ecológicas contrastantes (*Astrocaryum mexicanum* y *Guarea glabra*), además de su relación con diversas variables abióticas (temperatura, humedad relativa, porosidad, contenido de carbono y materia orgánica y CO₂) como factores estructuradores de sus comunidades. Se presenta un listado de las especies encontradas en el suelo de esta selva, su abundancia mensual y su presencia en suelo asociado con cada una de estas plantas. Se concluyó que la especie vegetal no es un factor determinante en la estructuración de la comunidad de oribátidos para los primeros 5 cm del suelo profundo, mientras que la estacionalidad, temperatura edáfica, porcentaje de materia orgánica, humedad relativa y CO₂ fueron los factores que presentaron un efecto significativo en dicho ensamblaje.

En el capítulo II se realiza un análisis integrativo sobre la influencia de estas dos especies arbóreas contrastantes (*A. mexicanum* y *G. glabra*) sobre la estructura de las comunidades de ácaros oribátidos a lo largo del gradiente vertical, en el suelo profundo (primeros 5 cm), el mantillo (hojarasca y materia orgánica acumulada y en descomposición progresiva por encima del suelo) y el dosel (parte arbórea que incluye el tronco, follaje y la copa), incluyendo la estacionalidad y variables abióticas atmosféricas (temperatura, humedad relativa y precipitación). Se registró un total de 15,285 oribátidos de 111 especies, 82 géneros y 56 familias para los tres estratos. A pesar de la alta riqueza registrada de acuerdo con la curva de acumulación de especies, aún sería estadísticamente posible encontrar cerca de 12 especies asociadas con estas especies vegetales y biotopos que no fueron registradas en el presente estudio. Se observó que las comunidades de ácaros oribátidos vinculados con *A. mexicanum* y *G. glabra* en este bosque tienen una marcada estacionalidad con relación a la temporada de lluvias y secas, por lo que la humedad relativa y la precipitación juegan un papel fundamental en su ensamblaje. Este estudio reafirma que la identidad vegetal, entendida como las diferentes características morfológicas y estrategias que posee cada una de estas especies arbóreas, no tiene una influencia directa sobre estos ácaros en el estrato del suelo, en la hojarasca influye

levemente sobre algunos parámetros como la riqueza y abundancia, sin afectar finalmente a su composición, mientras que en el dosel, a pesar de que la mayoría de atributos numéricos son similares (exceptuando la abundancia), las diferencias en su composición específica son notables. En función de las distancias de Bray-Curtis (BCd), podemos concluir que existen dos tipos de comunidades en términos prácticos, la primera que habita en los estratos edáficos (suelo y mantillo) y una segunda en el dosel; en esta última, observamos que la identidad vegetal juega un papel importante en la composición, pero también en la abundancia y dominancia de algunas especies de oribátidos, pero no en su riqueza ni diversidad lo que puede relacionarse con los atributos estructurales diferenciales de las plantas hospedantes, incluida la cantidad de suelo suspendido que la planta puede capturar y la mayor abundancia de musgos y líquenes en su tronco, espinas y follaje. Es evidente la presencia de una comunidad de oribátidos bastante particular en el estrato arbóreo, ya que, de las 50 especies registradas en el dosel, 28 únicamente se encuentran en este estrato.

En el capítulo III se presenta un manuscrito con la descripción taxonómica de dos nuevas especies de ácaros Galumnoidea. estas dos especies además de presentar particularidades biológicas distintivas fueron descritas debido a la mayor experticia taxonómica del autor con la superfamilia. La primera de ellas perteneciente a la familia Galumnellidae (*Galumnopsis andydoreyae* Villagomez et al., 2020), habitante del estrato edáfico (suelo y mantillo), debido a su especialización en el aparato bucal de tipo pelopsiforme, es posible inferir su pertenencia al grupo de los micófagos. Se caracteriza por la presencia de patas monodáctilas y una seda rostral más larga que las demás sedas prodorsales. Mientras que la segunda es parte de la familia Galumnidae (*Notogalumna rickiglesiasi* Villagomez et al., 2020), habitante del estrato arbóreo, los quelíceros en esta especie tienen la forma habitual, asociada con hábitos alimenticios generalistas. Se caracteriza por la presencia de patas tridáctilas, seda interlamelar diminuta, seda lamelar más corta que la rostral y cuatro pares de áreas porosas. Se incluye también una clave dicotómica para todas las especies pertenecientes a ambos géneros en el mundo.

En el capítulo IV se incluye una discusión general y conclusiones sobre la distribución vertical de las comunidades de ácaros oribátidos en el bosque tropical de Los Tuxtlas, Veracruz; la importancia y alcance de esta contribución en el conocimiento de la fauna de oribátidos mexicanos y su posible comparación con comunidades de oribátidos edáficos y arborícolas de bosques tropicales en el resto del mundo, con el fin de analizar los factores limitantes de estas comunidades en diversos estratos a lo largo del gradiente latitudinal.

Luis Fernando Villagomez Lazo de la Vega
Ciudad Universitaria, 30 de Julio de 2023.

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

Los ácaros edáficos son uno de los componentes principales de la biomasa y densidad total de artrópodos en la mayoría de los biomas a nivel mundial (Rosenberg et al., 2023), presentan comunidades muy diversas y forman parte de redes tróficas bastante complejas, que incluyen a organismos fragmentadores, descomponedores, presas y depredadores de varios niveles. La gran mayoría de ácaros conocidos son de vida libre, y han adoptado un amplio espectro de formas y estrategias de vida, habitan en todos los ecosistemas terrestres y se encuentran en todos los continentes, siendo considerados un grupo cosmopolita (Krantz, 2009). Sus poblaciones se encuentran influenciadas por factores tales como la temperatura, humedad, tipo del suelo, cantidad de materia orgánica, pH del suelo, riqueza vegetal y el grado de perturbación, entre otros (Hansen y Coleman, 1998; Caruso y Migliorini, 2006; Petersen y Luxton, 1982; Gan, 2013). El grupo de los ácaros incluye organismos depredadores, herbívoros, saprófagos, microvíboros, simbióticos o parásitos: sin embargo, muchos pueden desarrollar uno o varios tipos de estrategias alimentarias de manera facultativa u oportunista (Krantz, 2009). Uno de los taxa mejor adaptados a los ambientes edáficos y arborícolas es el de los oribátidos, los que generalmente son los más diversos y abundantes en los microhabitats ligados a ambos estratos (Ferreira et al., 2012).

Los ácaros oribátidos

Los ácaros oribátidos se caracterizan por ser organismos pequeños de entre 200 y 1300 micrómetros, su diversidad se incrementa de las altas latitudes hacia las regiones templadas cálidas, y descienden hacia las tropicales (Maraun et al., 2007), siendo comunidades especialmente diversas y junto con los colémbolos, el componente numérico principal de la mesofauna en el suelo y mantillo (Coleman y Hall, 1999). Pueden presentar densidades medias de 100,000 a 300,000 individuos por metro cuadrado en bosques templados y tropicales, y constituir hasta el 71% de la densidad total de ácaros edáficos (Petersen y Luxton, 1982; Badejo y Akinwale, 2006), ya que en el mantillo y los primeros centímetros del suelo, es donde la materia orgánica es más abundante y ofrece una mayor cantidad de espacios habitables y recursos alimenticios (Banerjee y Sanyal, 1991; Maraun et al., 2007; Cakir y Makineci, 2015; Wehner et al., 2016), aunque debido a la baja historia coevolutiva de estos ácaros con la materia orgánica vegetal que consumen y la pérdida de la calidad diferencial de la hojarasca a medida que el proceso de descomposición avanza (Scheu, 2005; Maraun et al., 2007), es común encontrar una gran cantidad de oribátidos con hábitos alimentarios generalistas (Wardle, 2006; Donoso et al., 2010, 2013), alimentándose con hasta 25 especies de hojas diferentes sin que esta diversidad vegetal afecte la estructura de sus comunidades (Kaneko et al., 2005). También suelen ser el grupo dominante en medios más especializados como líquenes, hongos e incluso el dosel de los árboles (Smrž, 2006; Sobek et al., 2008, Lindo y Stevenson, 2007).

En los bosques tropicales perennifolios se ha reportado que aunque no existe una estacionalidad marcada (con temporada de lluvias de ocho meses y secas de tres a cuatro), la abundancia de las especies de oribátidos depende de la variación temporal de los ecosistemas y factores ambientales tales como temperatura, humedad y precipitación, ya que la cantidad y calidad de la materia orgánica en el mantillo varía con la temporada y clima (Pequeno et al., 2017), presentando una disminución en el espesor del mantillo en la temporada invernal, lo que conlleva en un decremento en abundancia, riqueza y diversidad de este grupo de ácaros (Donoso et al., 2013). La composición de especies y la diversidad también son dinámicas en el tiempo, y generalmente presentan uno o más eventos de altas abundancias poblacionales, relacionadas con especies de hábitos generalistas (Várguez-Noh y Cutz-Pool, 2013).

Estos ácaros juegan un papel clave en la dispersión de esporas y microorganismos, los procesos de descomposición de la materia orgánica y el ciclaje de nutrientes, tanto en el suelo como sobre los árboles, al ser principalmente fragmentadores y consumidores de hongos y bacterias, por lo que se consideran organismos microbívoros (Rodríguez et al., 1970; Rockett, 1980; Smrž, 2009). Se ha observado cierta predilección en diversas especies de oribátidos generalistas sobre hongos Dematiaceae en estudios de preferencias alimenticias, mediante isótopos estables se ha visto que su papel en el ecosistema generalmente se ubica entre tres y seis niveles tróficos, incluyendo descomponedores, micófagos, detritívoros y depredadores (Schneider et al., 2004a, 2004b; Maraun et al., 2023).

Debido a que son parte de los componentes numéricos principales en las comunidades arborícolas, juegan un papel ecológico clave en el proceso de descomposición de la materia orgánica como en las redes tróficas (Fagan y Winchester, 1999). Pueden mostrar una marcada preferencia de hábitat, encontrando la mayor riqueza y abundancia en parches de materia orgánica capturada por las ramas u hojas, también conocidos como suelos suspendidos (Lindo y Winchester, 2007a), los troncos y corteza de los árboles, seguido de las ramas y, finalmente, hojas frescas (Aoki, 1973; Wunderlee, 1992a; Karasawa y Hijii, 2008), aunque dicha diversidad se ha relacionado con el área y porcentaje de humedad contenida en dichos suelos suspendidos, la altura del árbol, disponibilidad estacional de recursos alimenticios, y la especialización trófica de algunos grupos (Arroyo et al., 2009).

También se registra que la comunidad de oribátidos en los diferentes estratos arbóreos es muy diferente a la que habita el suelo y mantillo (Aoki, 1973), y que su composición y diversidad es bastante homogénea en cada estrato por encima del suelo, sin tener influencia entre diferentes especies arbóreas (Sobek et al., 2008). Usualmente en este estrato presentan una menor diversidad que en los estratos edáficos, lo que se atribuye a la fenología vegetal, la baja cantidad de suelo suspendido y la exposición de forma constante a la insolación, viento y lluvias (Franklin et al., 2007; Yoshida y Hijii, 2005). A pesar de que trabajos como estos muestran una diferenciación y preferencia de hábitats, debido a la complejidad para obtener información sobre el papel de las especies en el dosel, el conocimiento sobre diversidad funcional, tipos de alimentación, gremios tróficos o interacciones en la red trófica de los oribátidos arborícolas *sensu lato* son virtualmente

desconocidos y solamente inferidos por el conocimiento eco-morfológico y taxonómico fragmentado que se tiene actualmente (Walter, 2004; Schäffer et al., 2020).

La comunidad de ácaros oribátidos

La estimación de la biodiversidad es una tarea frecuente en los análisis ecológicos, misma que posibilita el conocimiento y análisis de la estructura y funcionamiento de una comunidad determinada. Este tipo de mediciones son necesarias para realizar evaluaciones y comparaciones sobre los cambios en la diversidad de las comunidades a lo largo del tiempo, entre diferentes hábitats, gradientes ambientales, impacto antrópico o por algún otro fenómeno o factor que pudiera estar afectando a los organismos. Este tipo de evaluaciones sirve y justifica acciones de protección ambiental de especies y ecosistemas (García-Morales, et al., 2011). Existen medidas de diversidad alfa que analizan propiedades vinculadas con la comunidad como la entropía, o que se encuentran en unidades diferentes y por tanto es complicado realizar comparaciones y carecen de sentido biológico en sentido estricto, por lo que actualmente propiedades como la riqueza específica o el número efectivo de especies son estadísticos efectivos para describir el comportamiento de las comunidades al cumplir con la propiedad numérica de duplicidad, tener sentido biológico, ser matemáticamente robustas y fácilmente comparable entre sí (Jost et al., 2006), aunque también es útil analizar las diferencias entre comunidades en términos de su diversidad beta mediante el recambio de especies por medio de distintas estrategias como los índices de disimilitud (Moreno et al., 2018).

Las comunidades de oribátidos varían en su composición de acuerdo con la fase sucesional del sistema, la estacionalidad y diversos factores abióticos (Lindo y Winchester, 2007b). Existe parámetros en el suelo que afectan directamente su riqueza o abundancia, y se ha registrado que prefieren ambientes ricos en materia orgánica, mismos que se encuentran usualmente en la superficie y hasta los 5 cm de profundidad (Perdue y Corssley, 1989), en suelos húmedos (superior a 20%), porosos (por encima de 50%) y ácidos o neutros (pH entre 6 y 7) son aquellos en donde alcanzan sus mayores densidades (Urhan et al., 2006). Adicionalmente, se ha registrado su afectación por la temperatura y la altitud, en donde disminuyen su riqueza conforme aumenta el gradiente altitudinal y disminuye la temperatura en un bosque mixto de coníferas y haya (Mumladze et al., 2015).

El conocimiento actual que se posee sobre las comunidades de oribátidos se ha abordado principalmente en el análisis de su estructura en suelo y mantillo (Petersen y Luxton, 1982), su aporte en la fragmentación y descomposición de materia orgánica (Swift et al., 1979; Gergócs et al., 2015), la correlación de parámetros necesarios para el establecimiento de sus comunidades (Maraun y Scheu, 2000), su susceptibilidad a alteraciones ambientales (Kim y Jung, 2013; Maraun et al., 2003) su participación en los niveles tróficos (Callejas-Chavero et al., 2015) y su uso como organismos bioindicadores de perturbaciones ecosistémicas (Gulvik, 2007; Ivan y Vasiliu, 2009; Skubała y Kafel, 2004) e incluso de eventos paleo-climáticos del Holoceno (Markkula y Kuhri, 2020). Dentro de los ambientes edáficos se ha mencionado que los oribátidos poseen una “enigmática alta diversidad”, la cual parece estar vinculada al hecho de que el mantillo posee

características que proveen de múltiples microhábitats específicos para una gran variedad de organismos, y al mismo tiempo, sirve de puente conector entre diferentes zonas con micro condiciones particulares (Wehner et al., 2016).

A nivel regional, estos ácaros muestran un patrón latitudinal en el incremento de su riqueza específica, desde altas latitudes hacia el Ecuador, y es en la región de climas templados en donde alcanzan su mayor riqueza (aproximadamente 7,800 spp.), seguido de la región tropical (5,250 spp.; Subías et al., 2018). En bosques tropicales pueden sobrepasar las 70 especies registradas (Kaneko et al., 2005; Mumladze et al., 2015), Wunderle (1992b) reporta 82 especies de oribátidos con una densidad media de 61, 500 individuos por m², mientras que Lamoncha y Crossley (1998) registran 96 especies con densidades medias de 44,500 individuos por m². En Brasil se han encontrado 143 especies en la Amazonia y se tienen registro de hasta 460 morfoespecies en el mantillo (Ferreira et al., 2012), mientras que en México se han estudiado comunidades de ácaros oribátidos en selvas tropicales de hasta 120 especies para el estado de Quintana Roo (Vázquez, 2006).

También se ha estudiado la distribución vertical que muestran los oribátidos en distintos microambientes arbóreos de bosques templados y tropicales, como líquenes, plantas epífitas y cortezas, encontrando que también en estos estratos, son uno de los componentes numéricos principales de las comunidades arborícolas (Fagan y Winchester, 1999), y que su composición específica varía con el microhábitat que ocupen, evidenciando una afinidad para zonas y biotopos específicos en los árboles (Winchester y Behan-Pelletier, 2003; Lindo et al., 2010). Existen múltiples formas de estratificar la porción vegetal que se encuentra por encima del nivel edáfico, por lo que el dosel puede dividirse por altura vegetal, por distribución vertical del follaje o por el tipo y edad de las especies arbóreas (Parker y Brown, 2000). Aunque se puede considerar al dosel (=canopia) solamente como la zona más alta de los árboles que está en contacto directo con el ambiente, la lluvia y la irradiación solar (copa), también puede referirse en un sentido más amplio a cualquier parte o porción vegetal arbórea que se encuentre por encima del nivel del suelo (Sterck y Bongers, 2001). En este trabajo se adopta el uso del término dosel como toda la región vegetal por encima del suelo, desde el tronco hasta la copa de los árboles.

Los ácaros oribátidos en el dosel

La comunidad de ácaros oribátidos de los diferentes biotopos del dosel suele ser muy característica (Lindo y Winchester, 2006) y presentar una especialización en su ensamblaje superior al 60% en relación con biotopos del estrato edáfico (Wunderle, 1992a; Behan-Pelletier et al., 1993). Son un componente funcional importante de los sistemas forestales en ambos estratos, fragmentando y degradando la materia orgánica, algunos poseen ciertas características morfológicas que les permiten o facilitan la explotación de estos microhábitats arbóreos, por lo que ha sido posible la correlación de algunos caracteres morfológicos como el tamaño y forma de las sensillas del botridio, la presencia de uñas heterotridáctilas y la forma de las lamelas con el tipo de ambiente que ocupan (Aoki, 1973; Norton y Palacios-Vargas, 1982; Palacios-Vargas y Norton, 1984). Se ha documentado que la mayor riqueza específica se encuentra en las partes cercanas al tronco, ya que las partes terminales de las ramas están más expuestas a los factores ambientales

como el viento, la irradiación solar y la lluvia (Sobek et al., 2008; Lindo y Winchester, 2007b); también que la abundancia, riqueza y composición de oribátidos asociados a los troncos de los árboles no muestra diferencias significativas en relación a la altitud y más bien, es considerado un ambiente continuo (Karasawa y Hijii, 2008).

Los análisis sobre la estructura de la comunidad de los oribátidos arborícolas han arrojado resultados contrastantes, Aoki (1973) estudiando la comunidad de oribátidos del suelo, tronco y dosel en cuatro especies arbóreas concluye que, además de existir especies que habitan exclusivamente el dosel vegetal, entre estas comunidades de ácaros, la composición específica puede modificarse entre las diferentes especies vegetales que habitan, o incluso, entre individuos independientes de la misma especie. En este sentido, Lindo y Stevenson (2007) registran que la comunidad de oribátidos en diferentes individuos arbóreos de *Thuja plicata* Donn ex D. Donn en Canadá puede mostrar diferencias en su composición para diferentes tipos de líquenes arborícolas y suelo suspendido, aunque no por ello muestran diferencias significativas en su abundancia.

La riqueza de ácaros oribátidos en el dosel de los bosques de México ha sido poco explorada, en relación con la diversidad potencial que poseen. Existen algunos trabajos que citan o describen ácaros oribátidos de estratos arbóreos o de plantas epífitas en México, en su mayoría realizados por el Dr. Palacios-Vargas, entre los más importantes por el número de especies citadas o descritas se encuentran los de Iglesias et al. (2001), Ríos y Palacios-Vargas (1998), Norton y Palacios-Vargas (1982, 1987), Palacios-Vargas (1994), Palacios-Vargas y Norton (1984), Palacios-Vargas y Ríos (1998), Palacios-Vargas y Vázquez (1988), y Palacios-Vargas et al. (2003).

Las selvas húmedas en México

Las selvas húmedas, que incluyen a las selvas altas perennifolias (Dirzo et al., 2009), son ecosistemas caracterizados por un régimen climático cálido con lluvias todo el año o cálido con época seca corta, comprenden climas tropicales de tipo cálido húmedo con lluvias todo el año (García, 2004). Presentan una densa cobertura vegetal de árboles leñosos por encima de los cuatro metros siempre verdes, abundantemente ramificados y habitualmente espinosos, los dominantes generalmente están por encima de los 30 metros de altura (Miranda y Hernández-X, 1963). A nivel mundial ocupan aproximadamente el 7% de la superficie terrestre; sin embargo, son sitios que poseen una gran diversidad biológica, albergando poco más de la mitad de todas las especies conocidas en el Planeta (Wilson, 1988; Narayan, 2020), incluso actualmente en el “Antropoceno” (Roberts et al., 2021). En México ocupaban cerca del 11% del territorio nacional antes de la llegada de los españoles, aunque actualmente cuentan con menos del 1% del territorio nacional, debido principalmente al cambio de uso de suelo para ganadería y agricultura (INEGI, 2014).

En el estado de Veracruz, la selva tropical de Los Tuxtlas es uno de los últimos relictos de este tipo de vegetación en el país. En este ecosistema, la cobertura vegetal puede encontrarse dominada en ciertas regiones por las palmas, las cuales pueden representar hasta 45% de toda la vegetación (Bongers et al., 1988), dentro de éstas, una de las más abundantes es *Astrocaryum mexicanum* Liebm, la que puede registrar de 300 a 1,230 individuos por hectárea y constituye del 20 al 61% de la densidad total de plantas (Piñero et al., 1977), llega a tener una longevidad de 140

años y poseer alturas de 1,5 a 6 metros (Piñero et al., 1984). Esta palma es una especie dominante, se caracteriza por un tallo monocaule de cerca de 10 cm de grueso y debido a su crecimiento característico del grupo de las Arecaceae, posee un desarrollo promedio de 1.6 a 5 hojas al año con relación al grado de luz al que estén expuestas (Núñez-Castillo y Álvarez-Sánchez, 2003), estas hojas pueden medir más de metro y medio y poseen una disposición espiralada. Además, ha incrementado su densidad poblacional en la región de 1243 a 4058 individuos por hectárea y disminuido su mortalidad en un 26% en el periodo de 2005 a 2013, en comparación con lo registrado de 1975 a 1981, debido a la alteración del hábitat, efecto de borde y el impacto antropogénico, el cual ha hecho que especies de herbívoros de talla media y grande desaparezcan, favoreciendo la supervivencia de semillas y plantas jóvenes, que se ven favorecidas por la creación de claros en la parte más alta del dosel (Martínez-Ramos et al., 2015).

Debido a la arquitectura, forma de crecimiento y la gran cantidad de espinas de hasta 6 cm que presenta en el tronco, frutos y parte de las hojas, esta planta tiene la capacidad de almacenar una gran cantidad de materia orgánica en sus peciolos, principalmente hojarasca proveniente de otros árboles, lo que le otorga un aporte extra de nitrógeno y fósforo por medio del flujo caulinar (Raich, 1983; Álvarez-Sánchez et al., 2016). Es común que esta planta presente diversos tipos de asociaciones en su tallo como algas y líquenes, mismos que pueden servir como alimento a los organismos de la micro y mesofauna.

Guarea glabra Vahl. también suele ser una planta abundante en la región de Los Tuxtlas (Álvarez-Sánchez y Guevara, 1999). Alcanza alturas de 25 metros y posee hasta 30 cm de diámetro (Coronado, 2006). Puede persistir durante períodos cercanos a los 100 años (Ibarra-Manríquez et al., 1997), tiene un tronco fuerte que comienza a ramificarse desde los tres metros y todo el año genera hojas de forma constante, los frutos típicamente se producen de mayo a julio (Wenny, 1999), en temporada reproductiva, sus frutos tapizan pequeñas regiones de suelo siendo un fuerte aporte de nutrientes y materia orgánica al mismo. Las hojas son uno de los principales componentes que proveen de materia orgánica al suelo por parte de esta planta, éstas facilitan la incorporación de magnesio, sodio y potasio principalmente en los perfiles edáficos superficiales, en donde estos elementos son más abundantes (Barrantes y Ortiz, 2011). Los árboles poseen una corteza agrietada que genera condiciones particulares para la micro y mesofauna, en donde también es común observar la presencia de algas y líquenes. Las múltiples ramificaciones de esta planta generan una mayor superficie vegetal vertical y horizontal en el estrato arbóreo, que puede permitir incluso la conexión con otras plantas cercanas y servir de corredor a los organismos de la mesofauna.

Zona de estudio y diseño experimental

1.5.1 Zona de estudio

La Sierra de los Tuxtlas que obtiene su nombre por la españolización del vocablo náhuatl “toxtli” que significa conejo, se ubica en la llanura costera del Golfo de México en el estado de Veracruz. Es una formación montañosa de origen volcánico de aproximadamente 4500 km², los volcanes más sobresalientes de esta sierra son el de San Martín (altura máxima de 1780 m snm),

Santa Martha (1660 m snm) y San Martín Pajapan (1245 m snm). Dentro de esta región se encuentra la Estación de Biología Tropical de los Tuxtlas (EBT), que se estableció en 1968 a cargo de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y el Instituto de Biología y cuenta con cerca de 6.5 km². Geográficamente se ubica entre los 18°34' y 18° 36' N 95°04' y 95°09' O (Fig. 1) y posee un rango altitudinal que va de 150 msnm hasta los 700 m snm en la zona oeste (Dirzo et al., 1997), y un clima Af(m)(i')g (García, 2004), que corresponde a un clima cálido húmedo con lluvias todo el año, la precipitación en el mes más seco es por encima de los 60 mm y las lluvias se acentúan en los meses de junio a febrero marcando una temporada de “lluvias”, y de “secas” en los meses de marzo a mayo (Soto y Gama, 1997). La vegetación que se encuentra en la reserva corresponde al bosque tropical perennifolio, también llamado selva alta perennifolia. La familia con mayor número de especies es Orchidaceae, seguidas por Polypodiaceae, Compositae y Leguminosae, los géneros más representativos son *Epidendrum*, *Ficus*, *Piper*, *Psychotria*, *Peperomia*, *Astrocaryum*, *Asplenium*, *Maxillaria*, *Eupatorium*, *Nectandra*, *Guarea*, *Solanum* e *Inga* (Ibarra-Manríquez et al., 1997).

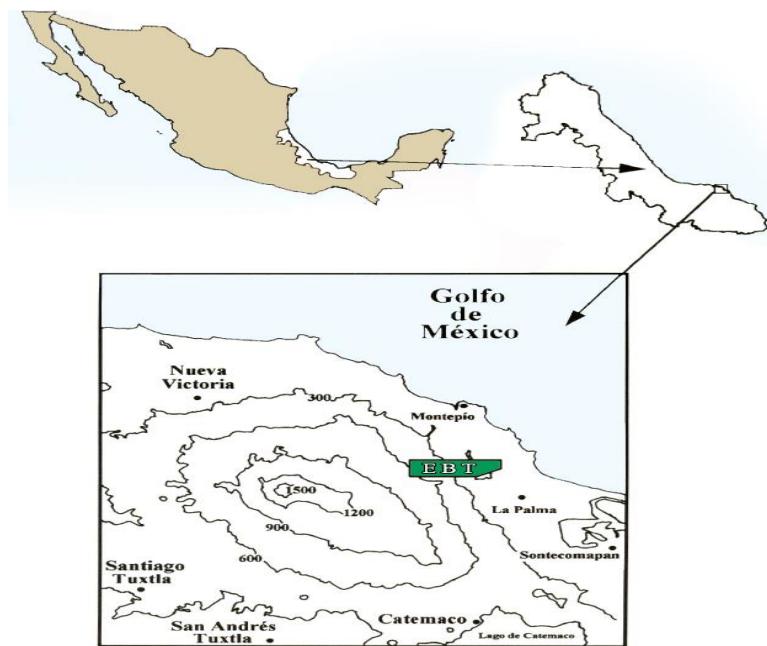


Figura 1. Localización de la estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas (EBT) dentro de la Sierra de Los Tuxtlas, Veracruz, México (Modificado de Dirzo et al., 1997).

Diseño experimental

La recolección del material para este estudio se llevó a cabo en dos fases, la primera se realizó en el año 2016, y se concentró en la toma de muestras del estrato edáfico (suelo y hojarasca), mientras que la segunda fue realizada en el 2017 y se enfocó en la toma de muestras de la fauna de ácaros oribátidos arborícolas por medio de fumigaciones localizadas con piretrinas naturales fotodegradables.

Para obtener el material del estrato edáfico se tomaron 20 muestras mensuales, de las que diez fueron de mantillo y diez de suelo asociado con *G. glabra* y con *A. mexicanum* en una zona alejada de las veredas principales dentro de la EBT, los puntos de colecta se situaron entre camino viejo, vigía 4 y vigía 5 (Fig. 2), con una cobertura vegetal principalmente herbácea y de bosque, con dominancia de *A. mexicanum*, *Chamaedorea* spp., y *Monstera acuminata* Koch. Las muestras en los estratos edáficos fueron obtenidas por medio de nucleadores cilíndricos (11 cm diámetro y 5 cm de profundidad) y almacenados en contenedores con tapa hasta su procesamiento en el laboratorio (Fig. 3) y procesadas en embudos de Berlese-Tullgren durante 6 días (tres días sin luz y tres días con focos de 25 watts para aporte de luz y calor). El registro de los parámetros ambientales de temperatura, humedad relativa y CO₂ se realizó mensualmente mediante el uso de un termohigrómetro (IAQ-Calc 8760y8762). También se tomaron 100 g de suelo en una única colecta para determinar la humedad gravimétrica, porosidad total, pH, y contenido de carbono y materia orgánica.

En el segundo año de colecta (2017) se realizaron cuatro fumigaciones en los meses de marzo, junio, octubre y diciembre, dirigidas en el dosel de los árboles muestreados mediante una fumigadora Thermal Fogger Black Hawk, Dyna-Fog® modelo 2620, cargada con piretrinas naturales fotodegradables en cinco individuos de *A. mexicanum* y cinco de *G. glabra*, éstas se efectuaron en la madrugada para minimizar la degradación de las piretrinas, para la colecta de los ejemplares, se colocaron lonas plásticas lisas de 2m² cerca del tronco y debajo del dosel (ver capítulo 2). Posteriormente las lonas fueron lavadas y los ejemplares almacenados en alcohol al 70% (Fig. 4).

Trabajo de laboratorio

Los ácaros oribátidos se separaron y cuantificaron manualmente bajo el microscopio estereoscópico, posteriormente fueron aclarados y montados en preparaciones semipermanentes en líquido de Hoyer, los ejemplares se determinaron a nivel de familia y fueron asignados a una especie o en su caso morfoespecie, las identificaciones se realizaron con la ayuda de claves dicotómicas (Balogh y Balogh, 1992) y con literatura especializada.

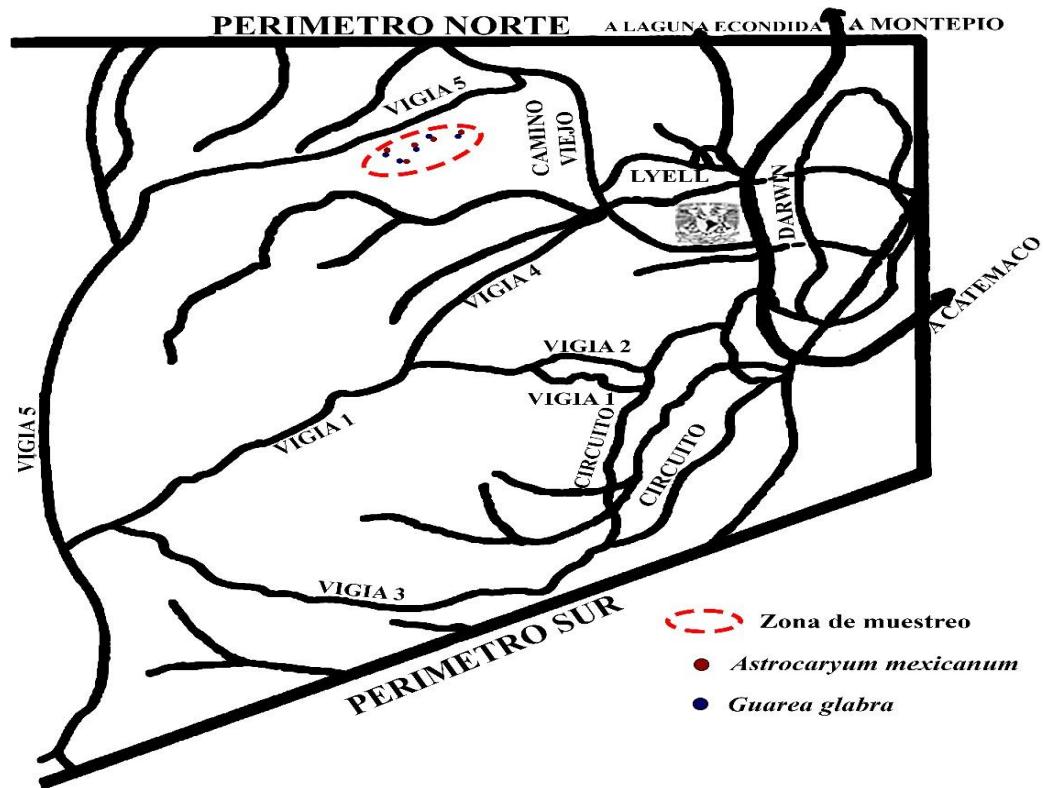


Figura 2. Senderos, área de estudio y zona de colecta de muestras dentro de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas (EBT)



Figura 3. Colecta de muestras de suelo y mantillo asociados con *A. mexicanum* y *G. glabra* dentro de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas (EBT). 1) Colecta de suelo por medio de un nucleador. 2) Almacenamiento de muestras en contenedores plásticos hasta su procesamiento en embudos de Berlese. M= muestra de mantillo; S= muestra de suelo.



Figura 4. Proceso de fumigación localizada por medio de piretrinas naturales y captación de ejemplares asociados con *A. mexicanum* y *G. glabra* dentro de la EBT. 1) Fumigación focalizada al dosel de *G. glabra*. 2) Ejemplares captados en una lona plástica de 1 x 1 metros. 3) lavado con alcohol de las mantas para recolección y almacenamiento de los ejemplares en frascos PET con alcohol al 70%. 4) Revisión de ejemplares al microscopio para conteo y determinación.

Se obtuvieron mediciones de pH edáfico por medio de la disolución del 10g de suelo en agua destilada medida con un medidor de pH. Adicionalmente se realizaron análisis del porcentaje de materia y carbono orgánico por medio de la oxidación de 0.2 gramos de suelo cernido con una solución de dicromato de potasio y ácido sulfúrico por medio del método Walkey-Black (Walkey, 1947), la porosidad total se midió a partir de la densidad aparente del suelo y la densidad de las partículas del suelo por medio de un picnómetro. Las mediciones de temperatura, humedad relativa y porcentaje de CO₂ edáfico se obtuvieron por medio de un termo higrómetro digital IAQ-Calc™ asociados con los puntos de colecta de *A. mexicanum* y *G. glabra*.

2. Objetivos

El conocimiento de la estructura vertical de las comunidades de oribátidos y los factores que la moldean es importante para comprender las interacciones y el funcionamiento de los sistemas forestales. Lo que actualmente toma una mayor importancia debido a la acelerada desaparición de los bosques tropicales en las últimas décadas, principalmente por factores antrópicos. Debido a que las premisas de esta investigación se basan en el incremento del conocimiento de la biodiversidad de ácaros oribátidos, el análisis de los patrones de estratificación vertical de sus comunidades y la determinación y efecto de factores moduladores de sus ensamblajes, se han planteado los siguientes objetivos:

Capítulo I

- Evaluar la influencia de dos especies arbóreas estructuralmente contrastantes sobre el ensamblaje de ácaros oribátidos en el suelo circundante en términos de riqueza, abundancia, y diversidad, así como el efecto de la temporalidad mensual y factores abióticos edáficos (pH, contenido de materia y carbono orgánicos, %CO₂, porosidad y humedad edáfica) sobre las comunidades de estos ácaros en una selva tropical mexicana.

Capítulo II

- Analizar la variación temporal y comparar la estructura de las comunidades de ácaros oribátidos en el gradiente vertical en la selva tropical de Los Tuxtlas en el suelo, mantillo y dosel, evaluando la posible influencia diferencial de dos especies de árboles con fisonomía, estructuralidad y estrategias evolutivas contrastantes, junto con parámetros abióticos atmosféricos (precipitación, humedad relativa y temperatura) como fuerzas estructuradoras en la identidad taxonómica, composición y diversidad de las comunidades de estos ácaros en cada uno de los diferentes estratos.

Capítulo III

- Incrementar el conocimiento sobre la biodiversidad de ácaros oribátidos en la selva tropical de los Tuxtlas y en el país mediante la descripción taxonómica formal e ilustración de dos especies nuevas habitantes de dos estratos verticales diferentes (mantillo y dosel), incluyendo caracteres de importancia biológica, ecológica y funcional como el tipo de reproducción, tamaño corporal, numero de uñas y estructura de los quelíceros.

3. Justificación

No obstante la importancia intrínseca que tienen las comunidades de ácaros oribátidos como degradadores de materia orgánica e integradores de nutrientes en sistemas edáficos y epífitos, es poca la información con la que se cuenta en el país, debido principalmente a la ausencia de investigadores dedicados al grupo, tanto en cuestiones taxonómicas como ecológicas, por lo que se desconoce la dinámica de sus comunidades en los estratos edáficos (suelo y hojarasca) y arbóreos (dosel), y la influencia de la identidad vegetal, su estructura y tipo de crecimiento y su hojarasca sobre la comunidad de estos ácaros en bosques tropicales mexicanos.

En este trabajo se analiza la estructura de la comunidad de ácaros oribátidos a lo largo del gradiente vertical para los estratos de suelo, mantillo y dosel vinculados a dos especies arbóreas con estrategias evolutivas y morfología contrastante, así como su relación con diversas variables abióticas edáficas y ambientales en la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas Veracruz, con el fin de determinar si estos parámetros son estructuradores de la comunidad de ácaros oribátidos, así como identificar si estas diferencias son constantes o diferenciales a lo largo del gradiente vertical en los estratos del suelo, mantillo y dosel. Este estudio es un punto de partida sobre el conocimiento de las comunidades de oribátidos y sus dinámicas en el dosel de los bosques tropicales mexicanos, lo que puede servir como soporte para futuros trabajos comparativos sobre la dinámica de oribátidos del dosel en otros bosques tropicales del mundo.

4. Hipótesis

Las comunidades de ácaros oribátidos no son constantes en todos los ecosistemas ni microambientes, tampoco a lo largo del tiempo, por lo cual esperamos que las diferencias en la estructura de las comunidades en términos de riqueza, abundancia, diversidad, composición y dominancia puedan relacionarse significativamente con los parámetros bióticos y abióticos para cada uno de los estratos a analizar (suelo, mantillo y dosel), con lo que podremos encontrar patrones y relacionar a ciertas especies con ambientes, temporadas o condiciones particulares, o bien, identificarlas como generalistas.

De acuerdo a la literatura (Lindo y Winchester, 2006; Karasawa y Hijii, 2008; Skubała, 2016), suponemos que la comunidad más rica y diversa será la de hojarasca, seguida del suelo y finalmente la arborícola; sin embargo, las dos primeras deberán mostrar una similitud específica mayor en cuanto al número de especies, ya que estas comunidades se encuentran en contacto dinámico, mientras que el estrato arbóreo se debería caracterizar por ser una comunidad con una composición específica muy particular, una riqueza menor, con baja equitatividad y alta dominancia, así como una baja similitud específica con relación a la comunidad del estrato edáfico.

Se espera observar una estacionalidad en las propiedades estructurales de la comunidad de oribátidos relacionadas con los factores abióticos de los tres ambientes muestreados. Además, en relación con la influencia de las especies arbóreas sobre su comunidad, se ha observado que pueden tener afinidades con respecto a la altura de los árboles (Winchester y Behan-Pelletier, 2003) y que su composición suele ser la misma entre individuos arbóreos con el mismo tipo de

crecimiento (Lindo y Stevenson, 2007), pero no se ha realizado la comparación entre dos especies arbóreas con diferente forma de crecimiento, altura y arquitectura contrastante. Por tanto, se espera que las comunidades varíen tanto en riqueza, diversidad, abundancia y composición específica, de manera diferencial en cada estrato, siendo estos parámetros mayores en el dosel de *A. mexicanum* en comparación con *G. glabra* debido a la mayor cantidad de materia orgánica que almacena la palma en sus espinas, mientras que en suelo y el mantillo se infiere que la comunidad más diversa y abundante se encuentre asociada a *G. glabra* debido al mayor aporte de materia orgánica en este estrato en forma de hojarasca y frutos.

5. Referencias bibliográficas

- Álvarez-Sánchez, J., y Guevara, S. 1999. Litter interception on *Astrocaryum mexicanum* Liebm. (Palmae) in a Tropical Rain Forest. *Biotropica* 31(1): 89—92.
- Álvarez-Sánchez, J., Barajas-Guzmán, G., Campo, J., y León, R. 2016. Inorganic nitrogen and phosphorous in stemflow of the palm *Astrocaryum mexicanum* Liebm. Located in Los Tuxtlas, Mexico. *Tropical Ecology* 57(1): 45—55.
- Aoki, J.I. 1973. Soil mites (oribatids) climbing trees. En: Daniel, M. y Rosicky, B. (Eds.). *Proceedings of the Third International Congress of Acarology*, Prague. Junk, Hague. 1971. pp. 59—65.
- Arroyo, J., Neville, P., y Bolger, T. 2009. Mites occurring in the canopy of Sitka spruce growing in Ireland. En: Sabelis, M.W. y Bruun, J. (Eds.). *Trends in Acarology*. Springer. Amsterdam. pp. 105—109.
- Badejo, M.A., y Akinwole, P.O. 2006. Microenvironmental preferences of oribatid mite species on the floor of a tropical rainforest. *Experimental and Applied Acarology* 40:145—156.
- Balogh, J., y Balogh, P. 1992. The oribatid mites genera of the world. Vol. 1. *Hungarian National Museum Press*, Budapest. 263 pp.
- Banerjee, S., y Sanyal, K. 1991. Oribatid mites as bioindicator of soil organic matter. En: Veeresh, G.K., Rajagopal, D. y Viraktamath, C.A. (Eds.). *Advances in Management and Conservation of Soil Fauna*. Oxford and IBH Publishing Co. New Dehli. pp. 877—880.
- Barrantes, T., y Ortiz, R. 2011. Distribución de nutrientes en *Guarea glabra* Vahl. En la cuenca del río San Lorencito en la Reserva Biológica Alberto ML Brenes de San Ramón, Alajuela, Costa Rica. *Biocenosis* 25(1): 68—78.
- Behan-Pelletier, V.M., Paoletti, M.G., Bisset, B., y Stinner, B.R. 1993. Oribatid mites of forest habitats in northern Venezuela. *Tropical Zoology* 1: 39—54.
- Bongers, F., Pompa, J., Meave, J., y Carabias, J. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 74: 55—80.
- Cakir, M., y Makineci, E. 2015. Community structure and seasonal changes of soil microarthropods in a native oak stand and scots pine plantation. *Ekoloji* 95: 23—31.

- Callejas-Chavero, A., Castaño-Meneses, G., Razo-González, M., Pérez-Velázquez, D., Palacios-Vargas, J.G., y Flores-Martínez, A. 2015. Soil microarthropods and their relationship to higher trophic levels in the Pedregal de San Angel Ecological Reserve, Mexico. *Journal of Insect Science* 15(1): 1—9.
- Caruso, T., y Migliorini, M. 2006. Micro-arthropod communities under human disturbance: is taxonomic aggregation a valuable tool for detecting multivariate change? Evidence from Mediterranean soil oribatid coenoses. *Acta Oecologica* 30: 46—53.
- Coleman, D.C., y Hall, D.C. 1999. Soil fauna: Occurrence, biodiversity, and roles in ecosystem function. En: E. Paul (Ed.). *Soil microbiology, Ecology and Biochemistry* Colorado State University, USA, pp. 111—149.
- Coronado, I.M. 2006. Five new species of *Guarea* (Meliaceae), two from the *Guarea glabra* Vahl complex, in Central America. *Novon* 16(4): 462—467.
- Dirzo, R., Gónzalez-Soriano, E., y Vogt, R.C. 1997. Introducción general. En: Gónzalez-Soriano, E., Dirzo, R., y Vogt, R.C. (Eds.). *Historia Natural de los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F. pp. 3—6.
- Dirzo, R., Aguirre, A., y López, J.C. 2009. Diversidad florística de las selvas húmedas en paisajes antropizados. *Investigación ambiental* 1(1): 17—22.
- Donoso, D.A., Johnston, M.K., y Kaspari, M.E. 2010. Trees as templates for tropical litter arthropod diversity. *Oecologia* 164:201—211.
- Donoso, D.A., Johnston, M.K., Clay, N.A., y Kaspari, M.E. 2013. Trees as templates for trophic structure of tropical litter arthropod fauna. *Soil Biology and Biochemistry* 61: 45—51.
- Fagan, L.L., y Winchester, N. 1999. Arboreal arthropods: Diversity and rates of colonization in a temperate montane forest. *Selbyana* 20(1): 171—178.
- Ferreira, R.N.C., Franklin, E., Pereira de Souza, J.E., y de Moraes, J. 2012. Soil oribatid mite (Acari: Oribatida) diversity and composition in semi-deciduous forest in eastern Amazonia and comparison with the surrounding savanna matrix. *Journal of Natural History* 46(33-34): 2131—2144.
- Franklin, E., Santos, E.M.R., y Albuquerque, M.I.C. 2007. Edaphic and arboricolous oribatid mites (Acari: Oribatida) in tropical environments: changes in the distribution of higher-level taxonomic groups in the communities of species. *Brazilian Journal of Biology* 67(2):631—637.
- Gan, H. 2013. Oribatid mite communities in soil: structure, function and response to global environmental change. *Tesis doctoral*. University of Michigan, USA. pp. 164.
- García, E. 2004. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. Quinta edición. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México, México 90 pp.
- García-Morales, R., Moreno, C.E., y Bello-Gutiérrez, J. 2011. Renovando las medidas para evaluar la diversidad en comunidades ecológicas: El número de especies efectivas de murciélagos en el sureste de Tabasco, México. *Therya* 2(3): 205—215.

- Gergócs, V., Réthati, G., y Hufnagel, L. 2015. Litter quality indirectly influences community composition, reproductive mode and trophic structure of oribatid mite communities: a microcosm experiment. *Experimental and Applied Acarology* 67: 335–356.
- Gulvik, M.E. 2007. Mites (Acari) as indicators of soil biodiversity and land use monitoring: A review. *Polish Journal of Ecology* 55: 415–440.
- Hansen, R.A., y Coleman, D.C. 1998. Litter complexity and composition are determinants of the diversity and species composition of oribatid mites (Acari: Oribatida) in litterbags. *Applied Soil Ecology* 9: 17–23.
- Ibarra-Manríquez, G., Martínez-Ramos, M., Dirzo, R., y Núñez-Farfán, J. 1997. La vegetación. En: Gómez-Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R.C. (Eds.). *Historia Natural de los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F. pp. 61–85.
- Iglesias, R., Palacios-Vargas, J.G., y Mahunka, S. 2001. New species of *Trimalaconothrus* from Mexico (Acari: Oribatei: Malaconothridae). *Folia Entomológica Mexicana* 40: 67–81.
- INEGI. 2014. Regiones naturales y biogeografía de México. Ciudad de México, México. 38 pp. Disponible en:
<http://www.inegi.org.mx/inegi/SPC/doc/internet/regionesnaturalesbiogeografimexico.pdf>
(Fecha de consulta: noviembre de 2016).
- Ivan, O., y Vasiliu, A. 2009. Oribatid mites (Acari, Oribatida) – bioindicators of forest soils pollution with heavy metals and fluorine. *Annals of forest research*. 52: 11–18.
- Jost, L., 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113: 363–374.
- Kaneko, N., Sugawara, Y., Miyamoto, T., Hasegawa, M., y Hiura, T. 2005. Oribatid mite structure and tree species diversity: A link? *Pedobiologia* 49: 521–529.
- Karasawa, S., y Hijii, N. 2008. Vertical stratification of oribatid (Acari: Oribatida) communities in relation to their morphological and life-history traits and tree structures in a subtropical forest in Japan. *Ecological Research* 23: 57–69.
- Kim, J.W., y Jung, C. 2013. Ecological resilience of soil oribatid mite communities after the fire disturbance. *Journal of Ecology and Environment* 36(2): 117–123.
- Krantz, G.W. 2009. Form and function. En: Krantz, G.W. y Walter, D.E. (Eds.). *A manual of Acarology*, third edition. Texas Tech University Press. Lubbock, Texas. pp. 5–53.
- Lamoncha, K.L., y Crossley, J.A. 1998. Oribatid mite diversity along an elevation gradient in a southeastern Appalachian Forest. *Pedobiologia* 42: 43–55.
- Lindo, Z., y Stevenson, S.K. 2007. Diversity and distribution of oribatid mites (Acari: Oribatida) associated with arboreal and terrestrial habitats in interior cedar-hemlock forest, British Columbia, Canada. *Northwest Science* 81(4): 305–315.
- Lindo, Z., y Winchester, N.N. 2006. A comparison of microarthropod assemblages with emphasis on oribatid mites in canopy suspended soils and forest floors associated with ancient western redcedar trees. *Pedobiologia* 50: 31–41.
- Lindo, Z., y Winchester, N.N. 2007a. Local-regional boundary shifts in oribatid mite (Acari: Oribatida) communities: Species-area relationship in arboreal habitat islands of a coastal temperate rain forest, Vancouver Island, Canada. *Journal of Biogeography* 34: 1611–1621.

- Lindo, Z., y Winchester, N.N. 2007b. Oribatid mite communities and foliar litter decomposition in canopy suspended soils and forest floor habitats of western redcedar forests, Vancouver Island, Canada. *Soil Biology and Biochemistry* 39: 2857–2966.
- Lindo, Z., Clayton, M., y Behan-Pelletier, V. 2010. Systematics and ecology of the genus *Dendrozetes* (Acari: Oribatida: Peloppidae) from arboreal habits in Western North America. *Zootaxa* 2403: 10–22.
- Maraun, M., y Scheu, S. 2000. The structure of oribatid mite communities (Acari: Oribatida): patterns, mechanisms, and implications for future research. *Ecography* 23(3): 374–383.
- Maraun, M., Salamon; J.A., Schneider, K., Schaefer, M., y Scheu, S. 2003. Oribatid mite and collembolan diversity, density, and community structure in a moder beech forest (*Fagus sylvatica*): effects of mechanical perturbations. *Soil Biology and Biochemistry* 35: 1387–1394.
- Maraun, M., Schatz, H., y Scheu, S. 2007. Awesome or ordinary? Global diversity patterns of oribatid mites. *Ecography* 30: 209–216.
- Maraun, M., Thomas, T., Fast, E., Treibert, N., Caruso, T., Schaefer, I., Lu, J.Z., y Scheu, E. 2023. New perspectives on soil animals trophic ecology though the lens of C and N estable isotopes ratios on oribatid mites. *Soil Biology and Biochemistry* 177: 108890.
- Markkula, I., y Kuhri, P. 2020. Subfossil oribatid mite communities indicate Holocene permafrost dynamics in Canadian mires. *Boreas* 49(4): 730–738.
- Martínez-Ramos, M., Ortiz-Rodríguez, I.A., Piñero, D., Dirzo, R., y Sarukhán, J. 2015. Anthropogenic disturbances jeopardize biodiversity conservation within tropical rainforest reserves. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113(19): 5323–5328.
- Miranda, F., y Hernández-X, E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29–179.
- Moreno, C.E., Calderón-Patrón, J.M., Martín-Regalado, N., Martínez-Falcón, A.P., Ortega-Martínez, I.J., Rios-Díaz, C.L., y Rosas, F. 2018. Measuring species diversity in the tropics: a review of methodological approaches and framework for future studies. *Biotropica* 50(6): 929–941.
- Mumladze, L., Murvanidze, M., Maraun, M., y Salakaia, M. 2015. Oribatid mite communities along an elevational gradient in Sairme gorge (Caucasus). *Experimental and Applied Acarology* 66(1): 41–51.
- Narayan, S. 2020. Tropical forest and sustainability: An overview. En: Filho, W.L. (Ed.). *Life on land, Encyclopedia of the UN Sustainable Development Goals*. Springer Nature. Switzerland. pp. 1–9.
- Norton, R.A., y Palacios-Vargas, J.G. 1982. Nueva *Belba* (Oribatei: Damaeidae) de musgos epífitos de México. *Folia Entomológica Mexicana* 52: 61–73.
- Norton, R.A., y Palacios-Vargas, J.G. 1987. A new arboreal *Scheloribatidae*, with ecological notes on epiphytic oribatid mites of Popocatépetl, México. *Acarologia* 28: 75–89.

- Núñez-Castillo, O., y Álvarez-Sánchez, F.J. 2003. Arbuscular mycorrhizae of the palm *Astrocaryum mexicanum* in disturbed and undisturbed stands of a Mexican tropical forest. *Mycorrhiza* 13: 271–276.
- Palacios-Vargas, J.G. 1994. Los ácaros oribátidos de México. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoológica* 65(1): 19–32.
- Palacios-Vargas, J.G., y Norton, R. 1984. Dos nuevas especies de *Trichoribates* (Oribatei: Ceratozetidae) del volcán Popocatépetl, México. *Folia Entomológica Mexicana* 62: 89–109.
- Palacios-Vargas, J.G., y Ríos, G. 1998. A new *Scapheremaeus* (Oribatei: Cymbaeremaeidae) from Central America. *Revista Nicaraguense de Entomología* 44: 33–39.
- Palacios-Vargas, J.G., y Vázquez, I. 1988. A new arboreal *Mycobates* (Oribatei: Mycobaetidae). *Acarología* 29: 87–93.
- Palacios-Vargas, J.G., Iglesias, R., y Castaño-Meneses, G. 2003. Mites from mexican oaks canopies. *Insect Science and its Application* 23(4): 287–292.
- Parker, G.G., y Brown, M.J. 2000. Forest canopy - Is it useful? *The American Naturalist* 155(4): 473–484.
- Pequeno, P.A.C.L., Franklin, E., Norton, R.A., Wellington de Morais, J., y Guilherme, D.R. 2017. Spatial abundance pattern of a common soil arthropod changes suddenly with season in a tropical rainforest. *Pedobiologia* 63:46–51.
- Perdue, J.C., y Crossley, D.A. 1989. Vertical distribution of soil mites (Acari) in conventional and no-tillage agricultural systems. *Biology and Fertility of Soils* 9(2): 135–138.
- Petersen, H., y Luxton, M. 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos* 39: 287–388.
- Piñero, D., Sarukhán, J., y González, E. 1977. Estudios demográficos en plantas. *Astrocaryum mexicanum* Liebm. I. Estructura de las poblaciones. *Boletín de la Sociedad botánica de México* 37: 69–118.
- Piñero, D., Martínez-Ramos, M., y Sarukhán, J. 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitive analysis of its finite rate of increase. *The Journal of Ecology* 72: 977–991.
- Raich, J.W. 1983. Understory palms as nutrient traps: a hypothesis. *Brenesia*. 21: 119–129.
- Ríos, G., y Palacios-Vargas, J.G. 1998. Especies nuevas de *Scapheremaeus* (Oribatei: Cymbaeremaeidae) de México. *Anales del Instituto de Biología. UNAM. Serie Zoológica* 69: 43–77.
- Roberts, P., Hamilton, R., y Piperno, D.R. 2021. Tropical forests as key sites of the “antropocene”. Past and present perspectives. *Anthropology* 118(40): e2109243118.
- Rockett, C.L. 1980. Nematode predation by oribatid mites (Acari: Oribatida). *International Journal of Acarology* 6(3):219–224.
- Rodríguez, J.G., Singh, P., y Taylor, B. 1970. Manure mites and their role in fly control. *Journal of Medical Entomology* 7:335–41.

- Rosenberg, Y., Bar-On, Y.M., Fromm, A., Ostikar, M., Shoshany, A., Giz, O. y Milo, R. 2023. The global biomass and number of terrestrial arthropods. *Science Advances*. 9: eabq4049.
- Schäffer, S., Koblmüller, S., y Krisper, G. 2020. Revisiting the evolution of arboreal life in oribatid mites. *Diversity* 12: 255.
- Scheu, S. 2005. Linkages between tree diversity, soil fauna and ecosystem processes. En: Scherer-Lorenzen, M., Körner, Ch. y Schulze, -D. (Eds.), *Diversity and function: Temperate and boreal systems*. Springer-Verlag, Berlín.
- Schneider, K., Migge, S., Norton, R.A., Scheu, S., Langel, R., Reineking, A., y Maraun, M. 2004a. Trophic niche differentiation in soil microarthropods (Oribatida: Acari): evidence from stable isotopes ratios (15N/14N). *Soil biology and Biochemistry*. 36: 1769–1774.
- Schneider, K., Renker, C., Scheu, S., y Maraun, M. 2004. Feeding biology of oribatid mites: a minireview. *Phytophaga* 14: 247-256.
- Skubała, P., y Kafel, A. 2004. Oribatid mites communities and metal bioaccumulation in oribatid species (Acari: Oribatida) along the heavy metal gradient in forest ecosystems. *Environmental Pollution* 132: 51–60.
- Skubała, P. 2016. Microhabitats and oribatid fauna: comparison of 2 sampling approaches. *Biological Letters* 53(1): 31–47.
- Smrž, J. 2006. Microhabitat selection in the simple oribatid community dwelling in epilithic moss cover (Acari: Oribatida). *Naturwissenschaften* 93: 570–576.
- Smrž, J. 2009. Nutritional biology of oribatid mites from different microhabitats in the forest. En: Sabelis, M.W., y Bruin, J. (Eds.). *Trends in Acarology*. Springer, Dordrecht, The Netherlands. pp. 213–216.
- Sobek, S., Kampichler, C., y Weigmann, G. 2008. Oribatid mites (Acari: Oribatida) in the canopy of a Central European mixed forest: species richness and species similarity between tree species and habitat types. En: Floren, A. y Schmidl, J. (Eds.). *Canopy arthropod research in Europe*. Basic and applied studies from the high frontier. Bioform Entomology, Nuremberg. pp 339–354.
- Soto, M., y Gama, L. 1997. Climas. En: Gómez-Soriano, E. Dirzo, R. y Vogt, R.C. (Eds.). *Historia Natural de los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F. pp. 7-23.
- Sterck, F.J., y Bongers, F. 2001. Crown development in tropical rain forest trees: patterns with tree height and light availability. *Journal of Ecology* 89: 1–13.
- Subías, L.S., Shtanchaeva, U.Y., y Arillo, A. 2018. Listado de los ácaros oribátidos (Acariformes, Oribatida) de las diferentes regiones biogeográficas del mundo (6^a actualización). Publicación original. 2012. *Monografías electrónicas S.E.A.* 4: 805 pp.
- Swift, M.J., Heal, O.W., y Anderson, J.M. 1979. Decomposition in Terrestrial Ecosystems. University of California Press, Berkeley. 372 pp.
- Urhan, R., Katilmis, Y., y Kahveci, A.Ö. 2006. Vertical distribution of oribatid mites (Acari: Oribatida) and some ecological parameters affecting the distribution pattern in south-west Turkey. *Zoology in the Middle East* 37: 99–105.

- Várguez-Noh, W., y Cutz-pool, L.Q. 2013. Diversidad de microartrópodos (Ácaros y colémbolos) de musgos corticícolas en la selva baja de Nicolás Bravo, Quintana Roo. *Acta zoológica mexicana* 29(3): 654–665.
- Vázquez, G.M.M. 2006. Ácaros oribátidos de las selvas tropicales de México y Belice. *Caos Conciencia* 1: 19–23.
- Walkey, A. 1947. A Critical Examination of a Rapid Method for Determining Organic Carbon in Soils: Effect of Variations in Digestion Conditions and of Inorganic Soil Constituents. *Soil Science* 63: 251-264.
- Walter, D.E. 2004. Hidden in plain sight: Mites in the canopy. En: Lowman, M.D., y Rinker, H.B. (Eds.). *Mites in the canopies*. Elsevier academic Press. Burlington. pp. 224–241.
- Wardle, D.A. 2006. The influence of biotic interactions on soil biodiversity. *Ecology letters* 9: 870–886.
- Wehner, K., Norton, R.A., Blüthgen, N., y Heethoff, M. 2016. Specialization of oribatid mites to forest microhabitats – the enigmatic role of litter. *Ecosphere* 7(3): e01336.
- Wenny, D.G. 1999. Two-stage dispersal of *Guarea glabra* and *G. kunthiana* (Meliaceae) in Monteverde, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 15: 481–496.
- Wilson, E.O. 1988. The current state of biological diversity. En: E.O. Wilson (Ed.). *Biodiversity*. National Academy Press. Washington, D.C. pp. 3–18.
- Winchester, N.N., y Behan-Pelletier, V. 2003. Fauna of suspended soils in a *Ongokea gore* tree in Gabon. En: Baasrt, Y., Novotny, V., Miller, S.E. y Kitching, R.L. (Eds.), *Arthropods of tropical forest. Spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy* Pp. 102–109.
- Wunderle, I. 1992a. Arboricolous and edaphic oribatids (Acari) in the lowland rainforest of Panguana, Peru. *Amazoniana* 12: 119–142
- Wunderle, I. 1992b. Die oribatiden-Gemeinschaften (Acari) der verschiedenen habitate eines Buchenwaldes. *Carolinea* 50: 79–144.
- Yoshida, T., y Hijii, N. 2005 The composition and abundance of microarthropod communities on arboreal litter in the canopy of *Cryptomeria japonica* trees. *Journal of Forest Research*. 10:35–42.

Capítulo I

Effect of tree identity, temporal variation, and edaphic parameters on the structure of the edaphic community of oribatid mites in an ever-green tropical forest of Mexico

Villagomez, F., J.G. Palacios-Vargas, G. Castaño-Meneses e I. Castellanos-Vargas.

APPLIED ECOLOGY AND ENVIRONMENTAL RESEARCH 17(6):14621-14639. <http://www.aloki.hu> • ISSN 1589 1623

(Print) • ISSN 1785 0037 (Online)

DOI: http://dx.doi.org/10.15666/aeer/1706_1462114639 © 2019, ALÖKI Kft., Budapest, Hungary

RESUMEN

Se analizó la estructura de la comunidad de los ácaros oribátidos edáficos del bosque tropical en Los Tuxtlas, Veracruz, mostrando su variación mensual durante solo un año, considerando dos especies de árboles contrastantes y su relación con los parámetros edáficos abióticos. Al azar, se eligieron cinco plantas de *Astrocaryum mexicanum* y *Guarea glabra* y cerca del tallo de cada una, se tomó una muestra de suelo y se procesó en la misma Estación Biológica con ayuda de embudos de Berlese-Tullgren. Las familias más abundantes fueron Scheloribatidae, Oppidae, Xylobatidae, Arceremaeidae y Galumnidae. La prueba de Kruskall-Wallis mostró que la estructura de la comunidad de ácaros oribátidos no está relacionada significativamente con la identidad de los árboles que están asociados, mientras que la temperatura edáfica es uno de los factores abióticos más importantes en la estructuración de estos organismos. Las variables abióticas explicaron el 58% de la varianza de la comunidad de oribátidos en sus dos primeros ejes, siendo la temporalidad y el CO₂ los factores con mayor influencia sobre la misma. Se concluye que la identidad de los árboles contrastantes no es un factor que afecta la estructuración de las comunidades de ácaros oribátidos en este bosque tropical, mientras que la temporalidad, la temperatura edáfica y el CO₂ son los factores que más influyen en su establecimiento, este último factor como un indicador indirecto de la descomposición, respiración vegetal y microbiana y la productividad del sistema.

Villagomez et al.: Effect of tree identity, temporal variation and edaphic parameters on the structure of the edaphic community of oribatid mites in an evergreen tropical forest of Mexico
- 14621 -

EFFECT OF TREE IDENTITY, TEMPORAL VARIATION AND EDAPHIC PARAMETERS ON THE STRUCTURE OF THE EDAPHIC COMMUNITY OF ORIBATID MITES IN AN EVERGREEN TROPICAL FOREST OF MEXICO

VILLAGOMEZ, F.^{1,2*} – PALACIOS-VARGAS, J. G.¹ – CASTAÑO-MENESES, G.³ – CASTELLANOS-VARGAS, I.⁴

¹Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510 Cd. Mx., México

²Posgrado en Ciencias Biológicas, Unidad de Posgrado, Edificio D. Universidad Nacional Autónoma de México, 04510 Cd. Mx., México

³Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Campus UNAM 3001, Juriquilla, 76230 Querétaro, México

⁴Grupo de Interacciones y Procesos Ecológicos, Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510 Cd. Mx., México

*Corresponding author
e-mail: lfvilagomez@gmail.com; phone: +52-55-5622-4902

(Received 7th Jun 2019; accepted 16th Oct 2019)

Abstract. This paper analyzes the community structure of edaphic oribatid mites from the tropical forest at Los Tuxtlas, Veracruz, showing its monthly variation during only one year, considering two contrasting tree species and their relation with abiotic edaphic parameters. Randomly, five *Astrocaryum mexicanum* and *Guarea glabra* plants were chosen and near the stem of each one, a sample of soil was taken and processed in the same biological station with Berlese-Tullgren funnels. The most abundant families were Scheloribatidae, Oppidae, Xylobatidae, Aceremaeidae, and Galumnidae. The Kruskall-Wallis test showed that structure of oribatid mite community is not significative related to tree identity, which they are associated. Pearson's multiple correlation showed that the edaphic temperature is one of the most important abiotic factors in the structuring of oribatid mites communities. The abiotic variables explained 58% of oribatid community variance in its first two axes, with temporality and CO₂ being the factors with most influence over the community. It is concluded that tree identity is not a factor that affects the structuring of oribatid mite communities in this tropical forest, while temporality, soil temperature and CO₂ are the factors that most influence its establishment, this last factor as an indirect indicator of system productivity.

Keywords: arboreal identity, community diversity, temporality, *Astrocaryum mexicanum*, *Guarea glabra*

Introduction

From several decades edaphic communities have been observed to have a high value of biotic diversity, it is even estimated that our current knowledge covers less than 10% of the total number of species worldwide, due in part to the lack of studies, low efficiency in extraction methods and methodological issues (André et al., 2002). Together with the canopy, the need to study edaphic communities to understand the functioning of ecosystems has been evidenced, considering the soil as one of the last biotic frontiers (André et al., 1994). Anderson (1975) mentions that the mechanisms by which such diverse communities exist are poorly understood, and he named it as the

“enigma of animal diversity in the soil”. Since then, multiple factors associated with this phenomenon have been proposed, although most of them are focused on the litter diversity, reporting the environmental heterogeneity, content of organic matter, temperature, soil pH, humidity and altitude as some of the determining factors of the communities (Perdue and Crossley, 1989; Urhan et al., 2006; Mumladze et al., 2015). Nielsen et al. (2010) hypothesized that small-scale environmental heterogeneity in respect to organic and mineral soil can be responsible of this high species richness, and recently Bernier (2018) emphasizes the importance of the type of humus for the establishment of the edaphic fauna, not only as a transition point between the soil and litter, but also as a kind of habitat with particular characteristics.

Forest soils are ecosystems characterized by being extremely fertile, in addition to having a great biodiversity in their first 20 cm, which contributes in the cycle of nutrients and decompositions of organic matter (Gessner et al., 2010). In the edaphic communities of tropical forests, oribatid mites are numerically dominant organisms, and species richness of their biotic community is generally around 70 species (Kaneko et al., 2005; Mumladze et al., 2015). Wunderle (1992) reports 82 species of oribatids with an average density of 61,500 individuals per m² for a low rain forest in Peru, while Ferreira et al. (2012) recorded 143 species of oribatids and up to 460 morphospecies for the Brazilian Amazon. In Mexico, there have been communities in tropical forests up to 120 species for the state of Quintana Roo (Vázquez, 2006).

It has been reported that abundance of oribatid mites show spatial and temporal (seasonal) variations, which reflects different dynamics of the microhabitat, although the taxonomic composition often does not reflect this pattern (Irmler, 2006; Wehner et al., 2018). Temporal variations in abundance are usually related to parameters such as temperature, humidity and even the availability of food, although sometimes these effects tend to influence particular species but frequently not all the community in general (Gergócs et al., 2011). Despite registering patterns of seasonal variation in his abundances, little is known about the role of the leaf litter and identity of the plants in relation to the stability of the community of mites that inhabit the soil near them.

Although the incorporation of leaf litter into the soil of ecosystems contribute with elements such as nitrogen, phosphorous and carbon differentially in relation to the plant species and senescent phase (Fonte and Schowalter, 2004), the diversity of oribatids on the litter is not much influenced by plant richness, nor by the accumulation of organic matter from different species (Kaneko et al., 2005), even with plants with allelochemical attributes that directly influence the chemical composition of the soil by the production of metabolites and other substances, are not capable of altering the structure of his communities (Osler and Beattie, 2001). However, in other papers this group has responded positively in relation to the increase in plant richness and diversity of litter (Kaneko and Salamanca, 1999; Hansen, 2000). Because most of the investigations are focused on analyzing the structure of the community in upper litter of the forest soils, it is not known if the community has this same behaviour belowground.

The tropical rain forest of Los Tuxtlas in the state of Veracruz is one of the last relicts of high tropical evergreen forest in Mexico. The Sierra of Los Tuxtlas is a mountain formation of volcanic origin, located in the coastal plain of the Gulf of Mexico, within this region is the Los Tuxtlas Tropical Field Station (hereafter referred to as LTS), this station was founded in 1968 and is operated by the Universidad Nacional Autónoma de México, actually has an area of 640 ha and its elevation range goes from 150 to 720 m asl (Dirzo et al., 1997).

The palm *Astrocaryum mexicanum* Leibm. is the most abundant plant species of LTS, can register from 300 to 1,230 individuals per hectare and constitutes 20 to 61% of the total density of plants (Piñero et al., 1977), it has a longevity of 140 years and have heights of 1.5 to 6 meters (Piñero et al., 1984). This plant is favoured by disturbance, since its population grew from 1975 to 2013 with an average of 2.9% per year due to habitat alteration, edge effect and anthropogenic impact (Martínez-Ramos et al., 2016).

This palm is characterized by a monocaul stem of 10 cm thick and spiny leaves up to one and a half meters that have a development of 1.6 to 5 leaves per year in relation to the degree of light which they are exposed (Núñez-Castillo and Álvarez-Sánchez, 2003). Due to architecture, form of growth and the large number of thorns up to 6 cm that present in the stem, fruit and leaves, this plant has the ability to store a large amount of organic matter in its petioles, mainly of leaf litter from other trees, which gives an extra contribution of nitrogen and phosphorous by means of the decomposition on the plant that later reaches the soil by caulin flow (Raich, 1983; Álvarez-Sánchez et al., 2016).

Guarea glabra Vahl., also abounds in LTS (Álvarez-Sánchez and Guevara, 1999). It reaches heights of 25 m and has up to 30 cm in diameter (Coronado, 2006). It can persist for periods close to 100 years (Ibarra-Manríquez et al., 1997), has a strong trunk that begins to branch from near three meters and all the year constantly generates leaves, the fruits typically occur from May to July (Wenny, 1999) in reproductive season, its fruits cover small regions of soil, being a strong contribution of nutrients and organic matter to it.

Both plant species are part of different functional groups: *A. mexicanum* has a lower contribution of organic matter to the litter and soil and presents a slow decomposition rate (León, 2003) compared to *G. glabra* which is constantly generating and releasing leaves to the soil, also the genus *Guarea* present a quick green-leaf decomposition rate (Fonte and Schowalter, 2004). They have a different architecture and the first one enriches the soil by means of the continuous decomposition of organic matter that it captures in its leaves and petioles, incorporating nutrients into the soil by caulin flow (Álvarez-Sánchez et al., 2016), while the contribution of nutrients and organic matter by *G. glabra* comes from the decomposition of leaves and temporarily from its fruits, incorporating magnesium, sodium and potassium mainly in the superior edaphic profiles (Barrantes and Ortiz, 2011).

The objective of this work is to analyze the effect of tree identity of two species of taxonomic and morphologically contrasting plants, monthly variation and soil abiotic parameters (pH, organic matter, organic carbon, CO₂, porosity and soil moisture) on the diversity and structure of the belowground oribatid mite community in this Mexican tropical forest.

Our first hypothesis is that tree species will have a significant effect on the structure of the belowground oribatid community, we infer that in the soil associated with *G. glabra* the diversity, richness and abundance of oribatids will be greater due to the abundant and constant contribution of organic matter by this plant to the soil. *A. mexicanum* releases few leaves and most of the nutrients it contributes to the soil come from captured organic matter that decomposes on it, so that the amount of plant material and decomposition rate is lower, also we assume a different species composition in oribatid communities of both plants soils, with more species inhabiting soil related with *G. glabra* due to a bigger thickness of soil organic horizon in comparison of *A. mexicanum*. Our second hypothesis is that the community will show a significant variation in its richness, abundance, diversity and composition in relation to temporality

(months), and soil abiotic parameters, being the families Galumnidae, Scheloribatidae, Haplozetidae, Oppidae, Phthiracaridae and Carabodidae more abundant as reported in literature for others tropical rainforest (Franklin et al., 2006; Caruso et al., 2019).

Materials and methods

Study area and description

LTS geographically is located in state of Veracruz, Mexico, between $18^{\circ}34'$ to $18^{\circ}36'N$ and $95^{\circ}04'$ to $95^{\circ}09'W$ (see Fig. 1). This station is mostly covered by evergreen tropical rain forest favoured by a warm climate with rainfall throughout the year, rainfall in the driest month is above 60 mm and are accentuated in the months of June to February marking a season of “rains” and one of “dry” in March to May, being September the month with greater precipitation. In addition, presents a scarce thermal variation, keeping mostly between 24 and 26 °C (Soto and Gama, 1997).

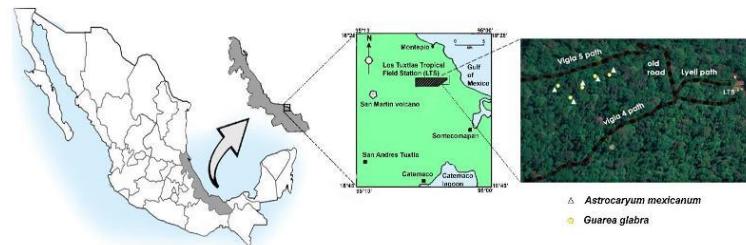


Figure 1. Location of Los Tuxtlas Tropical Field Station (LTS) in Veracruz, Mexico, and position of sampling sites within LTS (modified from Flores et al., 2014)

Sampling method

To analyze the effect of the leaf litter on the structure of belowground oribatid mite community, at random in a non-traveled area outside the walking paths Vigia 4 and 5 within the LTS (Fig. 1) five plants of *G. glabra* and another five of *A. mexicanum* were chosen in a paired design, the litter near the trunk was removed manually and immediately five samples of soil were taken associated with different arboreal individuals of *A. mexicanum* and five more with *G. glabra* with soil nucleators (11 cm wide and 5 cm deep) (see Fig. 2). The material was collected monthly from March 2016 to February 2017 and processed *in situ* the same day of collection in Berlese-Tullgren funnels during six days (three days without light and three days with 25-watt bulbs).

The record of environmental parameters of temperature, relative humidity and CO₂ was made by using a thermo-hygrometer IAQ-Calc™, model 8760 at ground level. Additionally, 100 g of soil were taken to determine the gravimetric humidity of the soil, porosity, pH, percentage of carbon (%C) and organic matter (%O.M.).

Laboratory techniques

The soil pH was measured with 10 g of sifted soil diluted in distillate H₂O with a pH meter. %O.M. was obtained by Walkey-Black method (Walkey, 1947) with 0.2 g of sifted soil, percentage of carbon (%C) was calculated as in Equation 1:

$$\%C = (\%O.M.)(0.58) \quad (\text{Eq.1})$$

For obtaining soil porosity (Jackson, 1976; Van Reeuwijk, 2002) we first measured apparent density (Ad) of soil by weighting a test tube of 10 ml, then added soil until 10 ml, using a funnel and hit above-down from 20 cm ten times softly, posteriorly added again soil to refill 10 ml and weight again the test tube, by resting the test tube weight and dividing it in test tube volume we obtain de apparent density (g/cm^3), the density of solid particles of soil was obtained by pycnometer method (Blake and Hartge, 1986). First the dry pycnometer was weighted (S), then 5 g of soil was added and the pycnometer is filled with water ($s + a$), finally the soil is removed and the pycnometer is filled with water and weighted ($S + A$). We calculate the of soil particles density (Sd) with *Equation 2*.

$$Sd = \frac{s}{s+a} - s + a \quad (\text{Eq.2})$$

The total porosity (P_{total}) was obtained using the apparent density and density of soil particles with *Equation 3*.

$$P_{total} = \frac{(1-Ad)(100)}{Sd} \quad (\text{Eq.3})$$

The mites were separated and quantified manually under the stereoscopic microscope (ZeissTM, Stemi 2000), later they were mounted in semi-permanent preparations in Hoyer's solution. Identifications were made at the finest taxonomic level possible by dichotomous keys (Balogh and Balogh, 1992) and specialized literature for each family, those with identification problems were assigned to morphospecies, the specimens are deposited in the collection of Collembola and edaphic mites of the Laboratory of Ecology and Systematics of Microarthropods (LESM), Faculty of Sciences, UNAM, Mexico.

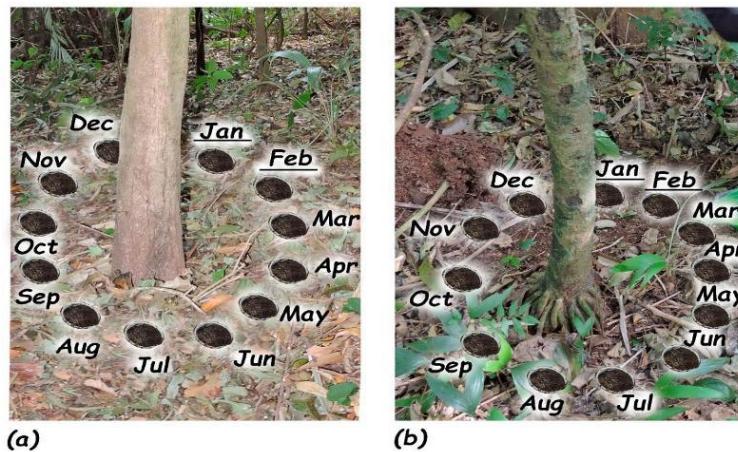


Figure 2. Schematic diagram of experimental setup. **a** Soil samples taken around *Guarea glabra*. **b** Soil samples taken around *Astrocaryum mexicanum*. Months underlined correspond to 2017 year, all others from 2016

Numerical and statistical analysis of the community

To observe the fit of data and type of analysis to be performed, its normality was tested with Kolmogorov-Smirnov test in software R (R Core Team, 2016), and homoscedasticity with Statistica v.8.0. (Statsoft Inc, 2007). For each sample of tree species was obtained the abundance and oribatid species richness (S) by direct count, also, Pielou's equitativity (J'), Simpson's dominance (D) and Shannon diversity index (H') were calculated in PAST 3.22 software (Hammer et al., 2001) with Equations 4, 5 and 6, respectively.

$$J' = \frac{H}{\ln(S)} \quad (\text{Eq.4})$$

$$D = \left(\frac{n_i}{n} \right)^2 \quad (\text{Eq.5})$$

$$H' = -\sum \frac{n_i}{n} \ln \frac{n_i}{n} \quad (\text{Eq.6})$$

The effective species number (1D) was obtained through Shannon exponential with Equation 7 ($e^{H'}$; Jost, 2006).

$$^1D = \exp(H') \quad (\text{Eq.7})$$

To determine the effect of the identity of the plant species on the abundance, density, species richness, dominance and equity of the community of oribatid mites a nonparametric Kruskall-Wallis test was carried out between each plant community data in R software. Also, a t test with Shannon diversity index (H') were performed in PAST 3.22 software for analyze possible variations in this community attribute between plants.

The relationship and significance between the community structure and soil abiotic factors was tested by a multiple correlation analysis of Pearson in software R with $\alpha = 0.05$, including factors as abundance, density of individuals, richness (S), diversity (H'), effective species number (1D), equity (J'), dominance (D) and soil parameters like CO_2 , pH, temperature, moisture, %O.M., %C and porosity. We performed a Canonical correspondence Analysis (CCA) using the CCA function in vegan package (Oksanen et al., 2016) with Software R (R Core Team, 2016) to detect interactions between the community of oribatid mites and abiotic parameters, the envfit function ("Fits an Environmental Vector or Factor Onto An Ordination) was used with 999 permutations, to get the p-value or correlation of each variable with overall oribatid community, samples with total absence of specimens was removed from the analysis.

Results

A total of 2577 Oribatid mites with a mean monthly density of 289.49 ind/m², belonging to 41 families and 72 species (see Table 1 and Appendix 1). Most abundant families were Scheloribatidae (320 specimens), Oppidae (288), Oripodidae (285), Protoribatidae (266), Aceremaeidae (222), Galumnidae (186) and Haplozetidae (148). Total abundance of oribatid present in soil of *G. glabra* (1,321) was slightly higher than that recorded in *A. mexicanum* (1,256). Most abundant species throughout the study

were *Scheloribates ca. grandiporus*, *Tecteremaeus cornutus*, *Brasilobates* sp. nov. and *Benoibates* sp. nov. with 9.5%, 8.6%, 8.4% and 8% respectively from the total of individuals.

Specific composition of oribatids between soils from trees was shared in 78%, with 56 species in common between both communities, while seven were exclusively in *G. glabra* soils and nine in soils of *A. mexicanum*, although most of these records were made through the presence of a single specimen. *Acrotitria ardua* (March, April, May and August) and *Rostrozetes cubanus* (October, November and December) were the only species that present records in at least three months in soil of *G. glabra* and *A. mexicanum* respectively. Most abundant species related to *G. glabra* were *Benoibates* sp. nov. and *Scheloribates ca. grandiporus*, while in *A. mexicanum* they were *Tecteremaeus cornutus* and *Brasilobates* sp. nov.

No homoscedasticity was found in the samples corresponding to both plant species, the Kolmogorov-Smirnov test showed that oribatids abundance was not a normal distribution ($D = 0.166$, $p = 0.0026$), making it necessary to use nonparametric methods for its analysis.

No significant differences were found between the community of oribatids associated to *G. glabra* and *A. mexicanum* through the analysis of Kruskall-Wallis in relation to abundance ($X^2 = 0.203$; $p = 0.651$), density ($X^2 = 0.204$; $p = 0.651$), richness (S) ($X^2 = 0.117$; $p = 0.733$), dominance (D') ($X^2 = 0.008$; $p = 0.927$) and equity (J') ($X^2 = 1.8162$; $p = 0.178$). The t-test for diversity between the community associated with these two plants using the Shannon entropy index (H') showed no significant differences ($t_{22} = 1.7691$, $p = 0.077$). Due to the lack of significant effects of tree species to the edaphic community of oribatids, their abundance from both plants was grouped for the analysis of temporal variation and its relationship with abiotic soil factors.

The highest abundance was recorded in March 2016 (*Table 1*), while the lowest was presented in February 2017; there is a second period of population increase in July and August 2016 with 372 and 305 specimens respectively. In March 2016, there were four species with the greatest abundance: *Brasilobates* sp. nov., *Scheloribates ca. grandiporus*, *Rostrozetes foveolatus* and Galumnidae gen. nov. In July 2016 three species that showed high abundance in March again increase their population numbers; however, five different species increased their abundance in this season (*Tecteremaeus cornutus*, *Benoibates* sp. nov., *Multioppia* sp., *Mesolophora longisetosa*, and *Scheloribates praeincisus*), which shows a temporal differentiation in relation to the specific composition of the oribatid community. The variation of the abundance of the oribatid species was very evident in some months (see *Appendix 1*), with families which live throughout the year (Aceremaeidae, Protoribatidae, Galumnidae, Epactozetidae, Neolioididae, Oppidae), others that are only temporary (Epilohmannidae, Mesolophoridae, Malaconothridae) and some circumstantial like Cymbaeremaeidae, which normally can be found inhabiting in the trunk or canopy of trees.

The highest richness (S) was presented in August (*Table 1*), followed by July and June, the lowest richness was recorded in February. The average diversity of all months according to the Shannon index was high ($H' = 2.96$), the greatest true diversity (γD) was reported in November and July, while the lowest was in February and May, with an average of 20.24 effective species number per month. The highest dominance (D) was registered in February due to the low number of specimens and the big abundance of a member of *Truncozetes sturmii* (Epactozetidae), and in May mainly due to the high abundance of three species of families Oppidae (*Multioppia* sp.), Scheloribatidae (*Scheloribates praeincisus*) and Protoribatidae (*Brasilobates* sp. nov.). The values of the

equity index (J') showed quite homogeneous communities, because they were always above $J' = 0.75$, the month with the greatest equity were January and November, while the least equitable was May. Statistically significant differences between each collecting month and numerical attributes of oribatid mites community can be found in *Appendix 2*.

Table 1. Monthly numerical attributes of oribatid mites community in Los Tuxtlas, Veracruz

Year	2016											2017	
	Month	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec	Jan	Feb
N	495	297	185	243	372	305	197	116	166	113	49	39	
Ind/m ²	1061	344.1	214.3	281.57	431	353.4	228.3	134.4	192.3	131	56.8	45.2	
S	35	36	32	41	46	50	39	36	39	28	24	13	
H'	3.06	2.85	2.70	3.16	3.26	3.18	2.87	3.20	3.32	2.83	2.92	2.22	
¹ D	21.52	17.34	14.99	23.66	26.23	24.07	17.63	24.68	27.91	17.03	18.54	9.29	
D'	0.06	0.09	0.11	0.05	0.05	0.07	0.09	0.06	0.04	0.08	0.07	0.14	
J'	0.86	0.79	0.78	0.85	0.85	0.81	0.78	0.89	0.90	0.85	0.92	0.86	

Maximum and minimum values of each parameter in bold

Abundance (N) = total number of individuals; density (Ind/m²) = monthly mean of individuals/m²; Species richness (S) = Number of species; Shannon diversity index (H') = Shannon entropy index using ln; true diversity (¹D) = Effective number of species with rank 1 (^q = 1); D' = Dominance index; J' = Pielou's equity (evenness)

Kruskall-Wallis analysis showed a significant relation between collecting month with abundance and density ($X^2 = 56.53$; $p < 0.001$), Richness (S) ($X^2 = 51.99$; $p < 0.001$), diversity (H') and effective species number (¹D) ($X^2 = 48$; $p < 0.001$) and marginally significative with Dominance (D') ($X^2 = 19.52$; $p = 0.052$), only the relation with equity (J') was not significative ($X^2 = 14.653$; $p = 0.199$). With which the monthly seasonality showed to be a key factor in the structuring of the community of oribatids in this jungle (*Appendix 2*).

For the Pearson's correlations between the edaphic parameters and the structural attributes of the community, only the relation between soil temperature with the density ($r = 0.641$, $p = 0.0009$), richness ($r = 0.621$, $p = 0.0022$), dominance ($r = 0.524$, $p = 0.0420$) and true diversity ($r = 0.604$, $p = 0.004$) were significative and positive, so the soil temperature is one of the factors that most influence the communities structure of these mites in the jungle; while porosity, percentage of organic matter, pH, humidity and organic carbon did not have a significant interaction with the community of oribatids (*Table 2*).

The canonical correspondence analysis for the soil abiotic variables (*Fig. 3*) explains in its first two axes 58% of the variance in the community of oribatids (axis 1, 36%, axis 2, 22%). The monthly temporality shows a high negative correlation with axis 1 ($r = -0.9222$); similarly, the percentage of soil CO₂ shows a high negative correlation with axis 2 ($r = -0.7211$); CO₂ is indicative of the high primary productivity of the system and therefore of the high amount of food available for the oribatids (Herrera et al., 2001). The variables that correlate significantly with the ordination were temporality, soil temperature, CO₂, soil relative humidity, percentage of organic matter and organic carbon (*Table 3*). The species most related to axis 1 are *Licneremaeus discoidalis* (Ld),

Villagomez et al.: Effect of tree identity, temporal variation and edaphic parameters on the structure of the edaphic community of oribatid mites in an evergreen tropical forest of Mexico
 - 14629 -

Kaliptrazetes desaussurei (Kd) and *Berlesezetes peruvensis* (Bp), these last two species are also related positively to axis 2, *Klapperiches* sp. nov., *Protoribates capucinus* and *Epilohmannia pallida* are the species more related negatively to this axis (*Table 4*).

Table 2. Pearson correlation coefficients and p-values of structural attribute of oribatid mites community and soil abiotic factors

	N	ind/m2	S	H'	'D	Month	CO ₂	pH	Por	sT	%C.O.	%M.O.	%RH
N		<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
ind/m2	0.836		<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	ns	ns	ns	0.0009	ns	ns	ns
S	0.975	0.729		<.0001	<.0001	<.0001	ns	ns	ns	0.002	ns	ns	ns
H'	0.935	0.735	0.97		<.0001	0.0003	ns	ns	ns	0.0035	ns	ns	ns
'D	0.878	0.835	0.877	0.929		0.0008	ns	ns	ns	0.0004	ns	ns	ns
Month	-0.741	-0.69	-0.693	-0.667	-0.646		ns	ns	ns	<.0001	ns	ns	ns
CO ₂	-0.021	-0.144	0.006	0.01	-0.092	-0.009		0.042	ns	ns	ns	ns	ns
pH	-0.1	0.05	-0.099	-0.046	0.029	0.314	-0.534		ns	ns	ns	ns	ns
Por	-0.141	-0.542	-0.159	-0.173	-0.154	-0.07	-0.152	-0.08		ns	ns	ns	ns
sT	0.681	0.641	0.621	0.608	0.604	-0.883	0.231	-0.375	-0.101		ns	ns	ns
%O.C.	-0.11	-0.111	-0.116	-0.086	-0.082	0.31	0.1	0.029	-0.263	-0.278		ns	ns
%O.M.	-0.11	-0.111	-0.116	-0.086	-0.082	0.31	0.1	0.029	-0.263	-0.278	1		<.0001
%RH	-0.138	-0.147	-0.101	-0.092	-0.105	0.035	0.114	-0.288	0.199	-0.145	-0.063	0.063;	

Scores below diagonal, p-value above diagonal

Abundance (N) = total number of individuals; density (Ind/m²) = monthly mean of individuals/m²; Species richness (S) = Number of species; Shannon diversity index (H') = Shannon entropy index using ln; true diversity ('D) = Effective number of species with rank 1 (q = 1); D' = Dominance index; J' = Pielou's equity index (evenness)

Por = soil porosity; sT = soil temperature; %O.C. = percentage of organic Carbon; %O.M. = percentage of organic matter; %RH = percentage of soil relative humidity; ns = non significant

Table 3. Enyfit, CCA squared correlation coefficients (r^2) and significance levels of the oribatid mites species abundance with respect to abiotic soil parameters

	CCA1	CCA2	r^2	p-value
Month	-0.995	-0.091	0.75	0.001***
sT	-0.992	-0.125	0.404	0.002**
CO ₂	0.473	-0.880	0.516	0.001***
% RH	0.719	-0.694	0.353	0.006**
% O.M.	0.687	0.726	0.249	0.050*
% O.C.	0.687	0.726	0.249	0.050*
gH	-0.653	-0.756	0.104	0.318
pH	-0.876	0.482	0.160	0.137
rD	-0.393	-0.919	0.199	0.100
aD	-0.368	0.929	0.060	0.493
Por	-0.292	-0.956	0.153	0.132
Tree	0.218	0.975	0.014	0.865

*Significance level

%O.C. = percentage of organic carbon; %O.M. = percentage of organic matter; sT = soil temperature; gH = gravimetric humidity; rD = real density of soil; Por = soil porosity; aD = apparent density; %RH = relative humidity of soil

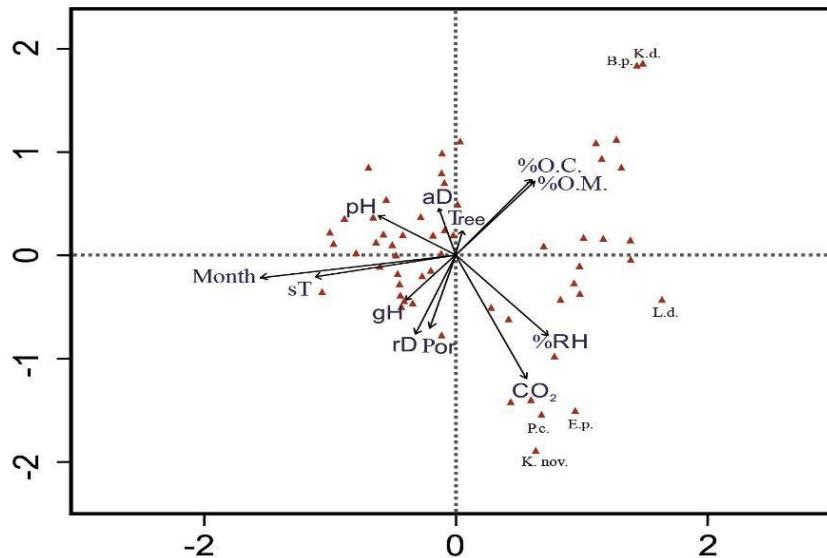


Figure 3. Canonical correspondence analysis between oribatid species abundance and edaphic abiotic parameters. Factors abbreviations: %O.C. = percentage of organic carbon; %O.M. = percentage of organic matter; sT = soil temperature; gH = gravimetric humidity; rD = real density of soil; Por = soil porosity; aD = apparent density; %RH = relative humidity of soil. Species abbreviations: L.d. = *Licneremaeus discoidalis*; K.nov. = *Klapperiches* sp. nov.; K.d. = *Kalyptrazetes desaussurei*; B.p. = *Berlesezetes peruvensis*; P.c. = *Protoribates capucinus*; E.p. = *Epilohmannia pallida*

Table 4. CCA species scores of the species more related with Axis 1 and 2

Family	Genus and species	CCA axis 1	CCA axis 2
Licneremaeidae	<i>Licneremaeus discoidalis</i>	1.640062	-0.420947
Microzetidae	<i>Kalyptrazetes desaussurei</i>	1.474698	1.849525
Microzetidae	<i>Berlezesetes peruvensis</i>	1.468658	1.846099
Carabodidae	<i>Klaperiches</i> sp. nov.	0.639038	-1.902672
Protoribatidae	<i>Protoribates capucinus</i>	0.684869	-1.551144
Epilohmannidae	<i>Epilohmannia pallida</i>	0.9484	-1.513977

Bold number denotes to which axis are more related

Discussion

There is a large amount of information about the close interaction between the community of edaphic fauna and plant species, especially because they provide a large amount of organic matter and their roots exudates to the soil, which are captured by litter and reintegrated into the soil with the help of degrading organisms (Bardgett and Wardle, 2010). This litter has mainly a structural function for oribatids, maintaining habitat heterogeneity necessary to sustain their complex communities, without significant influence

of the identity of the litter (even with more than 25 species of leaves) on the community of these mites (Kaneko et al., 2005), this is due to the decrease of leaf litter quality as the decomposition process progresses, and also to the high range of food resources that can be consumed by the oribatids (Scheu, 2005; Kaneko et al., 2005).

Contrary to our first hypothesis, specific identity of the trees studied (*A. mexicanum* and *G. glabra*) is not a determinant factor on the communities structure of soil oribatids in this tropical forest, so there are no significant differences in abundance, richness, dominance, equity and diversity; also, a similarity of 72% was observed among their species, and many of them were represented by a single specimen (*Appendix 1*). This can be because the litter under these plants in natural conditions is still heterogeneous and the decomposition process and abundant rains unmasks the possible differences between types of litter and generates a redistribution of organic matter and nutrients (Donoso et al., 2013). Finally, because the low evolutionary relationship between these mites and the plant resources they ingest, is common to find oribatids with general food habits (Wardle, 2006; Donoso et al., 2010, 2013) feeding indistinctly of any type of organic matter.

It is known that the abundance of mites depends on the seasonality of the ecosystems, since the quantity and quality of the organic matter in litter varies with the season and climate. In a tropical forest in Panama, a decrease in the abundance and richness of oribatids was observed in the last months of the year (November) since litter tended to be shallower (Donoso et al., 2013).

In this study, the total abundance (2,577 specimens) and richness (72 spp.) was lower than that reported by Minor et al. (2017a), who registered 10,585 specimens and 139 spp. in a tropical forest of Vietnam. Also the density of oribatids per sample in this forest goes from 12 to 984 ind/m², with a monthly mean of 289.5 ind/m² (see *Table 1*) which was low compared to the records (between 4,000 and 40,000 ind/m²) for other tropical forests (Bluhm et al., 2016; Minor et al., 2017a); although there are records at the soil of rainforest Vietnam, with densities lower than 180 ind/m² (Minor et al., 2017b). The densities found in LTS are still below even compared with a dry forest in western Mexico, where densities greater than 8,000 ind/m² have been recorded (Palacios-Vargas et al., 2007).

In respect to our second hypothesis, our results show a similar tendency in the decrease of oribatids abundance at winter season, which is generally related to a reduction in the specific richness and diversity in the community, registering the three lowest abundances in December, January and February, and the highest in March, which is explained by the presence of a large number of tropical and northern cyclones that naturally occur in the region in the winter season from November to January (Soto and Gama, 1997), and that during our sampling, they were present very intensively from October to February, flooding large areas of the jungle and part of our collection points (University Network of Atmospheric Observatories, RUOA, <http://www.ruoa.unam.mx>), which generates a large number of soils oribatids perish, migrate vertically, or they resort to some morphophysiological strategy to survive, however the success and survival time to the floods is dependent on each species (Bardel and Pfingstl, 2018; Smrž, 1996; Pequeno et al., 2017), also only the families Scheloribatidae, Oppidae, Oripodidae, Protoribatidae and Arceremaeidae were abundant in this forest which possess generalist feeding habits, contrary to our expectations Phthiracaridae and Carabodidae was low abundant families.

The edaphic temperature result one of the main determinants of community structure of oribatids, since there is a great dependence of poikilothermic animals with this

parameter for physiology (mainly metabolic and respiratory) throughout their life cycle (Stamou et al., 1995); this relationship is generally reported as negative, so that as the temperature increases, the abundance of many groups of the mesofauna decreases, among them the oribatid mites. Maximum lethal temperatures for them are close to 40 °C (Wehner et al., 2018; Ermilov and Lochynska, 2008; Bezci et al., 2017), other factors that significantly influence these communities are content of organic matter, soil pH, porosity and humidity (Urhan et al., 2006; Wissuwa et al., 2013); however, in our study none of these parameters were significant, suggesting that among the factors analyzed, only the soil temperature plays a key role in structuring oribatids in this rainforest.

The analysis of canonical correspondence explains about 60% of the variance of the community of oribatids in relation to temporality and the percentage of CO₂, the temporality has been previously addressed as a structuring character of the communities of these mites; however the CO₂ has been used as a measure of the productivity of the system, observing that the greater amount of this compound, tropical plant species increase their photosynthetic rate, increasing their productivity and possibly their hydric status (Herrera et al., 2001). However, high levels of CO₂ generate changes in the edaphic flora and microbiota, which in short-term studies do not show enough interaction to modify the structure of the oribatid mites (Haimi et al., 2005), although in studies of modification of the amount of CO₂ in soil in the long term, after 18 months in plots with increase of this compound with 200 ppm above the environmental values, there are significant differences in the decrease of the populations of these mites in up to 61%, due to the variation in the microbiota and litter quality (Hansen et al., 2001).

Conclusions

No significant effect of tree identity was found on the structure of the oribatid mite community in Los Tuxtlas rainforest. Soil constitutes a continuum in conditions and resources as proposed by Wehner et al. (2016) in its hypothesis about litter, being considered as a connecting bridge between the organisms; besides that litter quality decreases as the decomposition process advances and therefore they end up masking the differential properties of leaves (Scheu, 2005; Kaneko et al., 2005); however, it is relevant to mention that contrary cases have been reported for temperate forests (Eissfeller et al., 2013).

The community structure of oribatids mites showed significant differences in relation to collecting months, finding in general terms two large demographic increases in March 2016 and July 2016, which show a differentiation in the specific composition and allow a greater richness in the community.

Within the soil abiotic factors only soil temperature had a significant relationship with soil community according to Pearson correlation analysis; however, in the CCA ordination with envfit, additionally to temporality and edaphic temperature, the % of CO₂, the edaphic relative humidity, percentage of O.M. and O.C. was also significant and have an effect on the structuration. Even so, analyzed factors are insufficient to explain the whole variation in the community structure of the Oribatid mites.

Subsequent analyzes are necessary to know if the plant identity does not affect the communities of oribatid mites inhabiting the litter or even the trunks or canopy of morphological and functionally contrasting trees in this tropical ever-green forest, and also compare these results with others tropical forest for the world.

Acknowledgments. We thank to the Postgraduate doctoral program in Biological Sciences of the UNAM for all the support given during the realization of this work. CONACyT gave a scholarship to the senior author for this doctoral study. This project was supported by the project PAPIIT (DGAPA, UNAM) IN214816: "Microarthropod ecology of Los Tuxtlas forest, Veracruz" in charge of José G. Palacios Vargas. We had logistic help from the personal of Tropical Biology Station of Los Tuxtlas, Veracruz, mainly from Rosamond Coates and Martha Madora, Maira Montejo gave assistance in the ecological analyzes, Ricardo Iglesias supported the taxonomic determination of oribatid mites, Tila Pérez support with valuable suggestion for the improvement of this paper.

REFERENCES

- [1] Anderson, J. M. (1975): The Enigma of Soil Animal Species Diversity. – In: Vanek, J. (ed.) Progress in Soil Ecology. Academia, Prague.
- [2] André, H. M., Noti, M.-I., Lebrun, P. (1994): The soil fauna: the other last biotic frontier. – Biodiversity and Conservation 3: 45-46.
- [3] André, H. M., Ducarme, X., Lebrun, P. (2002): Soil biodiversity: myth, reality or conning? – Oikos 96: 3-24.
- [4] Álvarez-Sánchez, J., Guevara, S. (1999): Litter interception on *Astrocaryum mexicanum* Liebm. (Palmae) in a Tropical Rain Forest. – Biotropica 31(1): 89-92.
- [5] Álvarez-Sánchez, J., Barajas-Guzmán, G., Campo, J., León, R. (2016): Inorganic nitrogen and phosphorous in stemflow of the palm *Astrocaryum mexicanum* Liebm. located in Los Tuxtlas, Mexico – Tropical Ecology 57(1): 45-55.
- [6] Balogh, J., Balogh, P. (1992): The Oribatid Mites Genera of the World. – Hungarian Natural History Museum, Budapest.
- [7] Bardel, L., Pfingstl, T. (2018): Resistance to flooding of different species of terrestrial oribatid mites (Acari, Oribatida) – Soil Organisms 90(2): 71-77.
- [8] Bardgett, R. D., Wardle, D. A. (2010): Aboveground-Belowground Linkages: Biotic Interactions, Ecosystem Processes, and Global Change. – Oxford University Press, Oxford, UK.
- [9] Barrantes, T., Ortiz, R. (2011): Nutrient distribution in *Guarea glabra* Vahl. in San Lorencito river basin at Alberto ML Brenes Biological Reserve of San Ramón, Alajuela, Costa Rica. – Biocenosis 25(1-2): 68-78.
- [10] Bernier, N. (2018): Hotspots of biodiversity in the underground: a matter of humus form? – Applied Soil Ecology 123: 305-312.
- [11] Bezci, T., Altun, A., Barán, Ş. (2017): Monthly variation of oribatid subspecies *Eremaeus hepaticus cordiformis* Grandjean, 1934 (Acari). – Sakarya Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü Dergisi 21(6): 1331-1335.
- [12] Blake, G. R., Hartge, K. H. (1986): Particle Density. – In: Kutile, A. (ed.) Methods of Soil Analysis. Part I. Physical and Mineralogical Methods. ASA, Madison, WI.
- [13] Bluhm, C., Scheu, S., Maraun, M. (2016): Temporal fluctuations in oribatid mites indicate that density-independent factors favour parthenogenetic reproduction. – Experimental and Applied Acarology 68: 387-407.
- [14] Caruso, T., Schaefer, I., Monson, F., Keith, A. M. (2019): Oribatid mites show how climate and latitudinal gradients in organic matter can drive large-scale biodiversity patterns of soil communities. – Journal of Biogeography 46: 611-620.
- [15] Coronado, I. M. (2006): Five new species of *Guarea* (Meliaceae), two from the *Guarea glabra* Vahl complex, in Central America. – Novon 16(4): 462-467.
- [16] Dirzo, R., Gómez-Soriano, E., Vogt, R. C. (1997): General Introduction. – In: Gómez-Soriano, E., Dirzo, R., Vogt, R. C. (eds.) Natural History of Los Tuxtlas. National Autonomous University of Mexico, México D. F. (in Spanish).
- [17] Donoso, D. A., Johnston, M. K., Kaspari, M. (2010): Trees as templates for tropical litter arthropod diversity. – Oecologia 164: 201-211.

Villagomez et al.: Effect of tree identity, temporal variation and edaphic parameters on the structure of the edaphic community of oribatid mites in an evergreen tropical forest of Mexico
 - 14634 -

- [18] Donoso, D. A., Johnston, M. K., Clay, N. A., Kaspari, M. E. (2013): Trees as templates for trophic structure of tropical litter arthropod fauna. – *Soil Biology and Biochemistry* 61: 45-51.
- [19] Eissfeller, V., Langenbruch, C., Jacob, A., Maraun, M., Scheu, S. (2013): Tree identity surpasses tree diversity in affecting the community structure of oribatid mites (Oribatida) of deciduous temperate forests. – *Soil Biology and Biochemistry* 63: 154-162.
- [20] Ermilov, S., Łochyńska, M. (2008): The influence of temperature on the development time of three oribatid mites species (Acari, Oribatida). – *North-Western Journal of Zoology* 4(2): 274-281.
- [21] Ferreira, R. N. C., Franklin, E., Pereira de Souza, J. L., de Moraes, J. (2012): Soil oribatid mite (Acari: Oribatida) diversity and composition in semi-deciduous forest in eastern Amazonia and comparison with the surrounding savanna matrix. – *Journal of Natural History* 46(33-34): 2131-2144.
- [22] Flores, J. J., Coates, R. I., Sánchez-Cordero, V., Mendieta, V. J. (2014): Terrestrial mammals of the Tropical Biology Station of Los Tuxtlas. – *University Digital Magazine* 15(4): 1-10 (in Spanish).
- [23] Fonte, S. J., Schowalter, T. D. (2004): Decomposition of greenfall vs. senescent foliage in a tropical forest ecosystem in Puerto Rico. – *Biotropica* 36(4): 474-482.
- [24] Franklin, E., Santos, E. M. R., Albuquerque, M. I. C. (2006): Diversity and distribution of oribatid mites (Acari:Oribatida) in a lowland rain forest in Peru and in several environments of the Brazilians states of Amazonas, Rondônia, Roraima and Pará. – *Brazilian Journal of Biology* 66(4): 999-1020.
- [25] Gergócs, V., Garamvölgyi, A., Homoródi, R., Hufnagel, L. (2011): Seasonal change of oribatid mite communities (Acari, Oribatida) in three different types of microhabitats in an oak forest. – *Applied Ecology and Environmental Research* 9(2): 181-195.
- [26] Gessner, M. O., Swan, M. S., Dang, C. K., McKie, B. G., Bardgett, R. D., Wall, D. H., Hättenschwiler, S., Gasser, P. (2010): Soil animals alter plant litter diversity effects on decomposition. – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 1519-1524.
- [27] Haimi, J., Laamanen, J., Penttilä, R., Räty, M., Koponen, S., Kellomäki, S., Niemelä, P. (2005): Impacts of elevated CO₂ and temperature on the soil fauna of boreal forests. – *Applied Soil Ecology* 30(2): 104-112.
- [28] Hammer, Ø., Harper, D. A. T., Ryan, P. D. (2001): PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. – *Paleontologia Electronica* 4(1): 1-9.
- [29] Hansen, R. A. (2000): Effects of habitat complexity and composition on a diverse litter microarthropod assemblage. – *Ecology* 81(4): 1120-1132.
- [30] Hansen, R. A., Williams, R. S., Degenhardt, D. C., Lincoln, D. E. (2001): Non-litter effects of elevated CO₂ on forest floor microarthropod abundances. – *Plant and soil* 236: 139-144.
- [31] Herrera, A., Fernández, M. D., Rengifo, E., Tezara, W. (2001): Effect of high concentration of CO₂ on photosynthesis in tropical species. – *Interciencia* 26(10): 469-471 (in Spanish).
- [32] Ibarra-Manríquez, G., Martínez-Ramos, M., Dirzo, R., Núñez-Farfán, J. (1997): The Vegetation. – In: Gómez-Soriano, E., Dirzo, R., Vogt, R. C. (eds.) *Natural History of Los Tuxtlas*. National Autonomous University of Mexico, Mexico, D. F.
- [33] Irmler, U. (2006): Climatic and litter fall effects on collembolan and oribatid mite species and communities in a beech wood based on a 7 years investigation. – *European Journal of Soil Biology* 42(1): 51-62.
- [34] Jackson, M. L. (1976): Chemical Analysis of Soils. – Omega, Barcelona (in Spanish).
- [35] Jost, L. (2006): Entropy and diversity. – *Oikos* 113: 363-374.
- [36] Kaneko, N., Salamanca, E. F. (1999): Mixed leaf litter effects on decomposition rates and soil microarthropod communities in an oak-pine stand in Japan. – *Ecological Research* 14: 131-138.
- [37] Kaneko, N., Sugawara, Y., Miyamoto, T., Hasegawa, M., Hiura, T. (2005): Oribatid mite structure and tree species diversity: a link? – *Pedobiologia* 49: 521-529.

Villagomez et al.: Effect of tree identity, temporal variation and edaphic parameters on the structure of the edaphic community of oribatid mites in an evergreen tropical forest of Mexico
 - 14635 -

- [38] León, R. (2003): Effects of Decomposition, Frugivorous and Removal of Fruits and Seeds of Tree Species on Patterns of Decomposition in Situ in Rainforest Soil. – In: Álvarez-Sánchez, J., Naranjo-García, E. (eds.) *Soil Ecology in the Tropical Humid Forest of Mexico*. National Autonomous University of Mexico, Mexico, D. F.
- [39] Martínez-Ramos, M., Ortiz-Rodríguez, I. A., Piñero, D., Dirzo, R., Sarukhán, J. (2016): Anthropogenic disturbances jeopardize biodiversity conservation within tropical rainforest reserves. – *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113(19): 5323-5328.
- [40] Minor, M. A., Babenko, A. B., Ermilov, S. G. (2017a): Oribatid mites (Acari: Oribatida) and springtails (Collembola) in alpine habitats of southern New Zealand. – *New Zealand Journal of Zoology* 44(1): 65-85.
- [41] Minor, M. A., Ermilov, S. G., Anichkin, A. E. (2017b): Biodiversity of soil oribatid mites (Acari: Oribatida) in a tropical highland plateau, Bi Doup-Nui Ba National Park, Southern Vietnam. – *Tropical Ecology* 58(1): 45-55.
- [42] Mumladze, L., Murvanidze, M., Maraun, M., Salakaia, M. (2015): Oribatid mite communities along an elevational gradient in Sairme Georgia (Caucasus). – *Experimental and Applied Acarology* 66(1): 41-51.
- [43] Nielsen, U. N., Osler, G. H. R., Campbell, C. D., Neilson, R., Burslem, D. F. R. P., van der Wal, R. (2010): The enigma of soil animal species diversity revisited: the role of small-scale heterogeneity. – *PLoS One* 5(7): e11567.
- [44] Núñez-Castillo, O., Álvarez-Sánchez, F. J. (2003): Arbuscular mycorrhizae of the palm *Astrocaryum mexicanum* in disturbed and undisturbed stands of a Mexican tropical forest. – *Mycorrhiza* 13: 271-276.
- [45] Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, R., O'Hara, R. B., Simpson, L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., Wagner, H. (2016): Vegan: Community Ecology Package. R package. Version 2.4-1. – <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- [46] Osler, G. H. R., Beattie, A. J. (2001): Contribution of oribatid and mesostigmatid soil mites in ecologically based estimates of global species richness. – *Austral Ecology* 26: 70-79.
- [47] Palacios-Vargas, J. G., Castaño-Meneses, G., Gómez-Anaya, J. A., Martínez-Yrizar, A., Mejía-Recamier, B. E., Martínez-Sánchez, J. (2007): Litter and soil arthropods diversity and density in a tropical dry forest ecosystem in western Mexico. – *Biodiversity and Conservation* 16: 3703-3717.
- [48] Pequeno, P. A. C. L., Franklin, E., Norton, R. A., Wellington de Morais, J., Guilherme, D. R. (2017): Spatial abundance pattern of a common soil arthropod changes suddenly with season in a tropical rainforest. – *Pedobiologia* 63: 46-51.
- [49] Perdue, J. C., Crossley, D. A. (1989): Vertical distribution of soil mites (Acari) in conventional and no-tillage agricultural systems. – *Biology and Fertility of Soils* 9(2): 135-138.
- [50] Piñero, D., Sarukhán, J., González, E. (1977): Demographic studies in plants. *Astrocaryum mexicanum* Liebm. I. Populations structure. – *Bulletin of the Botanical Society of Mexico* 37: 69-118 (in Spanish).
- [51] Piñero, D., Martínez-Ramos, M., Sarukhán, J. (1984): A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitive analysis of its finity rate of increase. – *The Journal of Ecology* 72: 977-991.
- [52] Raich, J. W. (1983): Understory palms as nutrient traps: a hypothesis. – *Brenesia* 21: 119-129.
- [53] R Core Team (2016): R: A Language and Environment for Statistical Computing. – R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- [54] Scheu, S. (2005): Linkages between Tree Diversity, Soil Fauna and Ecosystem Processes. – In: Scherer-Lorenzen, M., Körner, C., Schulze, E. (eds.) *Forest Diversity and Function* Temperate and Boreal Systems. Springer, Berlin.

Villagomez et al.: Effect of tree identity, temporal variation and edaphic parameters on the structure of the edaphic community of oribatid mites in an evergreen tropical forest of Mexico
 - 14636 -

- [55] Soto, M., Gama, L. (1997): Climes. – In: Gónzalez-Soriano, E., Dirzo, R., Vogt, R. C. (eds.) Natural History of Los Tuxtlas. National Autonomous University of Mexico, México D. F. (in Spanish).
- [56] Smrž, J. (1996): Some Aspects of the Life Strategy of Oribatid Mites (Oribatida). – In: Mitchell, R., Horn, D. J., Needham, G. R., Welbourn, W. C. (eds.) Acarology IX: Vol. 1, Proceedings. Ohio Biological Survey, Columbus, USA.
- [57] Stamou, G. P., Asikidis, M. D., Argyropoulou, M. D., Iatrou, G. D. (1995): Respiratory responses of oribatid mites to temperature changes. – Journal of Insect Physiology 41(3): 229-233.
- [58] Statsoft, Inc. (2007): STATISTICA Data Analysis Software System, Versión 8.0. – Statsoft, Inc., Tulsa, OK.
- [59] Urhan, R., Katiłmis, Y., Kahveci, A. Ö. (2006): Vertical distribution of oribatid mites (Acaria: Oribatida) and some ecological parameters affecting the distribution pattern in south-west Turkey. – Zoology in the Middle East 37: 99-105.
- [60] Van Reeuwijk, L. P. (1998): Procedures for soil analysis. – International Soil Reference and Information Center (ISRIC), Wageningen, Netherlands.
- [61] Vázquez G., M. M. (2006): Oribatid mites from tropical jungles of Mexico and Belice. – Caos Conciencia 1: 19-23 (in Spanish).
- [62] Walkley, A. (1947): A critical examination of a rapid method for determining organic carbon in soils: effect of variations in digestion conditions and of inorganic soil constituents. – Soil Science 63: 251-264.
- [63] Wardle, D. A. (2006): The influence of biotic interactions on soil biodiversity. – Ecology Letters 9: 870-886.
- [64] Wehner, K., Heethoff, M., Bruckner, A. (2018): Seasonal fluctuation of oribatid mite communities in forest microhabitats. – PeerJ 6: e4863.
- [65] Wehner, K., Norton, R. A., Blüthgen, N., Heethoff, M. (2016): Specialization of oribatid mites to forest microhabitats - the enigmatic role of litter. – Ecosphere 7(3): e01336
- [66] Wenny, D. G. (1999): Two-stage dispersal of *Guarea glabra* and *G. kunthiana* (Meliaceae) in Monteverde, Costa Rica. – Journal of Tropical Ecology 15: 481-496.
- [67] Wissuwa, J., Salamon, J. A., Frank, T. (2013): Oribatida (Acari) in grassy arable fallows are more affected by soil properties than habitat age and plant species. – European Journal of Soil Biology 59: 8-14.
- [68] Wunderle, I. (1992): Arboricolous and edaphic oribatids (Acari) in the lowland rainforest of Panguana, Peru. – Amazoniana 12: 119-142.

APPENDIX

Appendix 1. Taxonomic list, occurrence and abundance of oribatid mites from the Los Tuxtlas Tropical Field Station related to *A. mexicanum* (A) and *G. glabra* (G)

Taxonomic classification	Genus and species	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec	Jan	Feb	N total	N relative
Enarthronota															
Cosmochthoniidae	<i>Cosmochthonius</i> sp. nov.													1	NA
	<i>Eohypothionius beckii</i>					G	A	A					G	9	0.003
Hypochthoniidae	<i>Haplochthonius clavatus</i>							G						1	NA
Haplochthoniidae														64	0.025
Mesoplophoridae	<i>Mesoplophora longisetosa</i>	G.A	G	G.A		G.A								1	NA
Mesoplophoridae	<i>Mesoplophora ca. silvaticus</i>						A							1	NA
Lohmanniidae	<i>Lohmannia</i> sp. nov.							A						1	NA
Lohmanniidae	<i>Torpacarus</i> sp.	G.A	A	G.A		A	G							37	0.014
Lohmanniidae	<i>Torpacarus ommittens</i>		G.A		A	G.A	G.A	G.A	A	G.A	A	G.A	G	45	0.017
Mixonomata															
Dichosomata															

Villagomez et al.: Effect of tree identity, temporal variation and edaphic parameters on the structure of the edaphic community of oribatid mites in an evergreen tropical forest of Mexico
 - 14637 -

Epilohmannidae	<i>Epilohmannia minuta</i>			G.A	A	G					4	0.002
Epilohmannidae	<i>Epilohmannia pallida</i>	A	G.A	A	G	G.A	G		G.A		9	0.003
Euphthiraridae	<i>Acrotitta ardua</i>				G		G				8	0.003
Euphthiraridae	<i>Euphthiracarus ca. breviculus</i>					G	G		G		5	0.002
Phthiracaridae	<i>Hoplophorella sp.1</i>	G.A	G.A	G	G.A	G					25	0.010
Phthiracaridae	<i>Hoplophorella scapellata</i>	G.A	G.A	A	A	A		A	G		24	0.009
Phthiracaridae	<i>Hoplophorella ca. eximia</i>	G	A	G.A	G	G.A				G	8	0.003
Holosomatidae												
Trhypochthoniidae	<i>Archegozetes magnus</i>	G	A				G.A	G			31	0.012
Crotoniidae	<i>Camisia ca. horrida</i>	G.A									6	0.002
Malaconothridae	<i>Malaconothrus ca. silvaticus</i>	G		G							2	0.001
Brachypylina												
Pycnnoticidae	<i>Tecteremaeus cornutus</i>	G.A	A	A	222	0.086						
Basilobelidae	<i>Basilobelba sp.</i>	G.A	A	G	A	G	G.A			A	10	0.004
Compactozetidae	<i>Reticulocepheus ca. grandis</i>	G.A	G.A	G	G	G.A	G.A	A			38	0.015
Charassobatidae	<i>Charassobates tuberosus</i>	G.A	G.A	G	G.A	G			G	A	17	0.007
Carabodidae	<i>Cubabodes verrucatus</i>	G.A	G.A	G.A	G.A	G.A	G	G	G.A	G	65	0.025
Carabodidae	<i>Carabodes (Klapericches) sp. nov.</i>			G		G					2	0.001
Carabodidae	<i>Carabodes (Phyllocarabodes) sp.</i>		G		A						4	0.002
Ceratoppiidae	<i>Ceratorchestes baloghi</i>	A	A	A	G	G		A	G	A	17	0.007
Cymbaeremaidae	<i>Scaphermaeus tonathi</i>		G								1	NA
Damaceidae	<i>Epidameus sp. nov.</i>	G.A			G	G	G				10	0.004
Dampfiellidae	<i>Dampfiella procera</i>	A			G	A	G	A	G.A		8	0.003
Eremulidae	<i>Eremulus rigidisetosus</i>	G.A		G.A	G.A	G	G.A	G.A	G.A		25	0.010
Tetracondylidae	<i>Flagellocepheus sagittatus</i>		A					A			3	0.001
Damacoliodidae	<i>Fosseremus ca. laciniatus</i>					G					1	0.001
Hermannilliidae	<i>Hermaniella sp. nov.</i>			G	A	A					6	0.002
Hermannilliidae	<i>Sacculobates ca. heterotrichus</i>				G			G			3	0.001
Hermannilliidae	<i>Sacculobates horologiorum</i>	G.A	G.A	A	G.A	G.A	G	G	G		39	0.015
Heterobelidae	<i>Heterobelba oxapampensis</i>	A					G				1	NA
Xenillidae	<i>Xenillus ca. fazendae</i>	G.A	A			G.A	A	A			8	0.003
Microtegeidae	<i>Microtegeus similis</i>				A						2	0.001
Microtegeidae	<i>Microtegeus borhidii</i>	G.A	A		G	G.A	G	A	G.A	A	56	0.022
Nanhermannidae	<i>Cyrthermannia simplex</i>	G.A	G.A	A	G.A	G.A	A	G		A	30	0.012
Nanhermannidae	<i>Cyrthermannia ca. florens</i>						A				1	NA
Neolioididae	<i>Teleioides madininensis</i>	G.A	G.A	G	G	G.A	A	G.A	A	G	44	0.017
Oppiidae	<i>Multioptia sp.</i>	G.A	G.A	G.A	G.A	G.A	G	A	G.A	A	129	0.050
Oppiidae	<i>Stachyoppia curvispina</i>		A	A	G.A	G.A	G.A	G.A	G.A	G	112	0.043
Oppiidae	<i>Arcoppia sp.</i>			G.A		G	G.A	A	G.A	A	47	0.018
Poronotidae												
Ceratozetidae	<i>Fuscozetes sp. nov.</i>	G.A	A	A	A	G		A	A		26	0.010
Epactozetidae	<i>Truncozetes sturmii</i>	G.A	A	G.A	G	G.A	G.A	G.A	G.A	A	94	0.036
Galumnellidae	<i>Galumnopsis sp. nov.</i>	G.A	A			A	G	A			26	0.010
Galumnidae	<i>Galumna (Orthogalumna) sp. nov.</i>					G	G	G.A			4	0.002
Galumnidae	<i>Notogalumna sp. nov.</i>			A							1	NA
Galumnidae	<i>Pergalumna dactylaris</i>	G	A	G.A	G.A	A	G.A	G.A		A	27	0.010
Galumnidae	<i>Pergalumna hypergranulosa</i>	G.A		A	G.A	G	A		G		21	0.008
Galumnidae	<i>Pergalumna obsidiana</i>	G	G			G		A	G.A	G.A	14	0.005
Galumnidae	<i>Pergalumna ekaterinae</i>	G.A	G.A	G.A	G.A	G.A	G	G.A	A	A	59	0.023
Galumnidae	<i>Galumnidae gen. nov. Rostrozetes ca. dimorphochartes</i>	G.A	G.A	G.A	G.A	G.A	A	A	G.A	A	60	0.023
Haplozetidae	<i>Rostrozetes cubanus</i>			G		A		G	G.A		7	0.003
Haplozetidae	<i>Rostrozetes foveolatus</i>	G.A	G.A	G.A	G.A	G.A	G.A	A	G.A	G.A	3	0.001
Haplozetidae											138	0.054

Villagomez et al.: Effect of tree identity, temporal variation and edaphic parameters on the structure of the edaphic community of oribatid mites in an evergreen tropical forest of Mexico
 - 14638 -

Licneremaeidae	<i>Licneremaeus discoidalis</i>			G	G	G		A	G.A	G	9	0.003
Microzetidae	<i>Berlesezetes peruvensis</i>		A		A						2	0.001
Microzetidae	<i>Kalyptrazetes desaussurei</i>	G.A		G.A	G.A	G.A	A	A	G.A		14	0.005
Microzetidae	<i>Schalleria ca. mexicana</i>			G	G.A	G.A	G	A			12	0.005
Oripodidae	<i>Benoibates</i> sp. nov.			G.A	208	0.081						
Oripodidae	<i>Benoibates</i> sp.1					G					1	NA
Oripodidae	<i>Oripoda lobata</i>			G.A		G.A	G	G.A	G.A	A	43	0.017
Oripodidae	<i>Oripoda scissurata</i>			G.A		A				A	6	0.002
Oribatellidae	<i>Oribatella szaboi</i>	G			G.A				G		5	0.002
Phenopelopidae	<i>Eupelops suramericanus</i>					A		G			2	0.001
Protoribatidae	<i>Protoribates capucinus</i>		A	G.A	G.A	G.A	G.A	A	A	A	49	0.019
Protoribatidae	<i>Brasilobates</i> sp. nov.	G.A	A	G.A	217	0.084						
Scheloribatidae	<i>Scheloribates praeincisus</i>			G.A	G.A	G.A	G.A	A	A	A	75	0.029
Scheloribatidae	<i>Scheloribates ca. grandiporus</i>	G.A	G.A	G.A	G.A	G.A	G	G.A	G.A		245	0.095

N total = total abundance; N relative = relative abundance

Appendix 2. Kruskall-Wallis Post-hoc comparisons of collecting month with structural parameters of oribatid mites community from Los Tuxtlas, Veracruz. Dunn's test with Bonferroni adjustment. Scores below diagonal, p-value above diagonal. In bold in each side the significant values with $\alpha = 0.05$. Abundance (N) and density (ind/m^2) registered the same tendency, for which only one is reported; Species richness (S); Dominance (D'); Shannon diversity (entropy) index (H') and true diversity (J') registered the same tendency, for which only one is reported; J' = Pielou's equity (evenness)

Ind/m ²	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec	Jan	Feb
Mar	1	1	1	1	1	1	0.0215*	0.0154*	0.071	0.0024*	0.0001*	0.0000*
Apr	1.483	1	1	1	1	1	1	1	1	0.427	0.035	0.0107*
May	2.148	0.666	1	1	1	1	1	1	1	1	0.301	0.112
Jun	1.830	0.347	-0.318	-0.990	1	1	1	1	1	1	0.113	0.038
Jul	0.839	-0.643	-1.309	-0.990		1	0.336	0.258	0.853	0.058	0.0030*	0.0007*
Aug	1.180	-0.302	-0.968	-0.650	0.341		0.853	0.674	1	0.175	0.0115*	0.0032*
Sep	3.409	1.926	1.261	1.579	2.569	2.229		1	1	1	1	1
Oct	3.499	2.016	1.351	1.669	2.660	2.319	0.090		1	1	1	1
Nov	3.068	1.585	0.920	1.238	2.229	1.888	-0.341	-0.431		1	1	1
Dec	3.968	2.486	1.820	2.139	3.129	2.788	0.560	0.470	0.900		1	1
Jan	4.756	3.274	2.608	2.926	3.917	3.576	1.347	1.257	1.688	0.788		1
Feb	5.078	3.595	2.930	3.248	4.239	3.898	1.669	1.579	2.010	1.109	0.322	

S	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec	Jan	Feb
Mar	1	0.5017	1	1	1	1	0.0401	0.1228	0.4348	0.0061*	0.0006*	0.0000*
Apr	1.526	1	1	1	1	1	1	1	1	0.8904	0.1894	0.0288
May	2.428	0.901	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.5017
Jun	1.668	0.142	-0.760		1	1	1	1	1	1	0.2896	0.0474
Jul	0.338	-1.188	-2.089	-1.330		1	0.1241	0.3427	1	0.0223*	0.0026*	0.0002*
Aug	0.863	-0.663	-1.565	-0.805	0.525		0.5826	1	1	0.1333	0.0202*	0.0022*
Sep	3.236	1.710	0.808	1.568	2.898	2.373		1	1	1	1	1
Oct	2.901	1.375	0.473	1.233	2.563	2.038	-0.335		1.0000	1.0000	1.0000	1
Nov	2.479	0.953	0.052	0.811	2.141	1.616	-0.757	-0.422		1.0000	1.0000	0.5776
Dec	3.738	2.212	1.310	2.070	3.400	2.875	0.502	0.837	1.259		1.0000	1
Jan	4.288	2.762	1.861	2.621	3.950	3.426	1.053	1.388	1.809	0.551		1
Feb	4.855	3.329	2.428	3.187	4.517	3.992	1.619	1.954	2.376	1.117	0.567	
D'	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec	Jan	Feb
Mar	1	0.6354	1	1	1	1	1	0.6922	1	0.1044	0.1619	0.9349
Apr	-1.489	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Villagomez et al.: Effect of tree identity, temporal variation and edaphic parameters on the structure of the edaphic community of
oribatid mites in an evergreen tropical forest of Mexico
- 14639 -

May	-2.341	-0.852		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Jun	-1.858	-0.370	0.482		1	1	1	1	1	1	1	1	1
Jul	-0.511	0.977	1.829	1.347		1	1	1	1	0.4844	0.7041	1	
Aug	-0.752	0.736	1.588	1.106	-0.241		1	1	1	0.9197	1	1	
Sep	-0.871	0.617	1.469	0.987	-0.360	-0.119		1	1	1	1	1	
Oct	-2.308	-0.820	0.032	-0.450	-1.797	-1.556	-1.437		1	1	1	1	
Nov	-1.743	-0.254	0.598	0.116	-1.231	-0.990	-0.871	0.566		1	1	1	
Dec	-2.951	-1.463	-0.611	-1.093	-2.440	-2.199	-2.080	-0.643	-1.209		1	1	
Jan	-2.813	-1.325	-0.473	-0.955	-2.302	-2.061	-1.942	-0.505	-1.071	0.138		1	
Feb	-2.193	-0.704	0.148	-0.334	-1.681	-1.440	-1.321	0.116	-0.450	0.759	0.621		

<i>H'</i>	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec	Jan	Feb
Mar		1	0.4656	1	1	1	0.0484	0.3261	1	0.0051*	0.0019*	0.0001*
Apr	1.628		1	1	1	1	1	1	1	1	0.5414	0.0679
May	2.454	0.827		1	1	1	1	1	1	1	1	0.7964
Jun	1.776	0.148	-0.679		1	1	1	1	1	1	0.8031	0.1105
Jul	0.338	-1.290	-2.117	-1.438		1	0.1472	0.8234	1	0.0188*	0.0074*	0.0004*
Aug	0.804	-0.824	-1.650	-0.971	0.466		0.5756	1	1	0.0955	0.0418	0.0031*
Sep	3.181	1.554	0.727	1.406	2.844	2.377		1	1	1	1	1
Oct	2.580	0.952	0.125	0.804	2.242	1.776	-0.602		1	1	1	1
Nov	2.126	0.499	-0.328	0.351	1.789	1.322	-1.055	-0.454		1	1	0.3231
Dec	3.783	2.155	1.329	2.007	3.445	2.979	0.602	1.203	1.657		1	1
Jan	4.027	2.400	1.573	2.252	3.690	3.223	0.846	1.448	1.901	0.244		1
Feb	4.709	3.082	2.255	2.934	4.372	3.905	1.528	2.130	2.583	0.926	0.682	

<i>J'</i>	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec	Jan	Feb
Mar		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Apr	-0.405		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
May	-0.109	0.296		1	1	1	1	1	1	1	1	1
Jun	-0.084	0.322	0.026		1	1	1	1	1	1	1	1
Jul	-0.354	0.051	-0.245	-0.270		1	1	1	1	1	1	1
Aug	-0.595	-0.190	-0.486	-0.512	-0.241		1	1	1	1	1	1
Sep	0.885	1.290	0.994	0.968	1.239	1.480		0.9938	0.3508	1	0.56	1
Oct	-1.284	-0.878	-1.174	-1.200	-0.930	-0.689	-2.169		1	1	1	1
Nov	-1.670	-1.264	-1.560	-1.586	-1.316	-1.075	-2.555	-0.386		1	1	0.4734
Dec	0.171	0.576	0.280	0.254	0.524	0.766	-0.714	1.454	1.840		1	1
Jan	-1.503	-1.097	-1.393	-1.419	-1.149	-0.907	-2.387	-0.219	0.167	-1.673		0.7438
Feb	0.779	1.184	0.888	0.862	1.133	1.374	-0.106	2.062	2.448	0.608	2.281	

Capítulo II

Diversity and vertical stratification of oribatid mite communities associated with two contrasting tree species in a tropical rainforest of Mexico

Fernando Villagomez^{1,2,3*}, Michael Staab⁴, Katja Wehner³ and José G. Palacios-Vargas¹

¹*Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510, Ciudad de México., México*

²*Posgrado en Ciencias Biológicas, Unidad de Posgrado, Edificio D. Universidad Nacional Autónoma de México, 04510, Ciudad de México, México.*

³*Animal Evolutionary Ecology, Department of Biology, Technical University Darmstadt, Darmstadt, Germany.*

⁴*Ecological Networks, Department of Biology, Technical University Darmstadt, Darmstadt, Germany.*

Resumen. Los ácaros oribátidos son ubicuos, sin embargo, se conoce poco sobre los factores que moldean sus comunidades a lo largo de los estratos verticales en bosques tropicales. Investigamos la influencia de dos especies de árbol (*Astrocaryum mexicanum* y *Guarea glabra*) con estrategias de crecimiento contrastantes sobre la comunidad de ácaros oribátidos en los estratos de suelo, mantillo y dosel de un bosque tropical lluvioso de México, mediante colectas mensuales por un año. Encontramos un total de 15,285 individuos de 111 especies, 82 géneros y 56 familias. La abundancia de oribátidos se relacionó con la temporada, con la mayor abundancia en suelo y mantillo durante la temporada de secas, y en el dosel durante la temporada de lluvias. En el suelo, no se registró una influencia de la identidad arbórea en la composición de estos ácaros, mientras que, en el mantillo, este factor influenció en la diversidad, pero no en su composición. En el dosel, la riqueza y número efectivo de especies fue similar entre ambas especies arbóreas, mientras que la abundancia y composición específica difirieron. Los ensamblajes de ácaros oribátidos se encontraron estratificados de manera particular, con el dosel albergando una comunidad específica diferente a la encontrada en el estrato edáfico. Los resultados indican una influencia diferencial de la especie arbórea y las condiciones estacional y climáticas en la estratificación vertical de los ácaros oribátidos en este bosque. Las comunidades de artrópodos en los bosques tropicales, incluidos los ácaros oribátidos, están fuertemente influenciadas por la temporada y pueden presentar diferencias en diversidad y composición entre las capas del suelo y el dosel. Estas diferencias en las comunidades del dosel pueden revelarse si se estudian especies de árboles contrastantes.

Sometido a Pedobiología: en revisión

Diversity and vertical stratification of oribatid mite communities associated with two contrasting tree species in a tropical rainforest of Mexico

Fernando Villagomez^{1,2,3*}, Michael Staab⁴, Katja Wehner³ and José G. Palacios-Vargas¹

¹*Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510, Ciudad de México., México*

²*Posgrado en Ciencias Biológicas, Unidad de Posgrado, Edificio D. Universidad Nacional Autónoma de México, 04510, Ciudad de México, México.*

³*Animal Evolutionary Ecology, Department of Biology, Technical University Darmstadt, Darmstadt, Germany.*

⁴*Ecological Networks, Department of Biology, Technical University Darmstadt, Darmstadt, Germany.*

*Corresponding author. lfvillagomez@gmail.com

Abstract. Oribatid mites are ubiquitous, however, little is known about the factors that shape their communities along vertical strata in tropical forests. We tested how two tree species (*Astrocaryum mexicanum* and *Guarea glabra*) with contrasting growth strategies influence oribatid mite communities from soil, litter, and canopy strata in a tropical rainforest of Mexico, by monthly sampling over one year. We found a total of 15,285 individuals from 111 species, 82 genera and 56 families. Oribatid mite abundance varied with season, with greatest abundance in soil and litter during the dry season and canopy during the rainy season. In the soil, there was no influence of tree identity on species composition of oribatid mites, while in the litter, tree identity influenced diversity, but not species composition. In the canopy, the richness and effective species number was similar between both trees species, while abundance and species composition differed. Oribatid mite assemblages were distinctly stratified, with the canopy harboring a different species community than the edaphic strata. The results indicate a differential influence of tree species identity and seasonal variability in weather on the vertical stratification of oribatid mites in this forest. Arthropod communities in tropical forests, including oribatid mites are strongly influenced by the season, and can exhibit diversity and compositional differences between ground and canopy layers. These differences in canopy communities can only be revealed if contrasting tree species are studied.

Data availability: The data that support the findings of this study are openly available in Dryad Digital Repository at <https://doi.org/10.5061/dryad.qjq2bvqm9>

Keywords: *Astrocaryum mexicanum*, *Guarea glabra*, species composition, fogging, canopy, Los Tuxtlas, Veracruz.

1 INTRODUCTION

Forests are complex multidimensional systems, in which, due to ecological constraints (*i.e.*, temperature and humidity) or individual preferences, organisms are distinctly distributed along both horizontal and vertical gradients in niche availability, which leads to different patterns on their community assemblages across strata (Widenfalk et al., 2016; Ruchin & Egorov, 2021).

Oribatid mites are one of the dominant animal groups in most forest soils (Donoso et al., 2013; Gergócs et al., 2015), and also common in the canopy of both temperate (Winchester et al., 1999; Lindo & Winchester, 2006) and tropical forests (Behan-Pelletier et al., 1993; Behan-Pelletier & Walter, 2000). They contribute to decomposition and accelerate the cycling of organic matter (Wallwork, 1983; Seasted, 1984). Oribatid mites can be classified into four to five trophic groups based on their enzyme activity, digestive content, or direct feeding behavior (Schneider et al., 2004; Magilton et al., 2019). While their ecosystemic role, diversity and species composition has been thoroughly investigated in soil and litter, these parameters in canopy are little understood and often inferred from the knowledge of edaphic communities (Fagan & Winchester, 1999).

The diversity of edaphic oribatid mites is typically associated with the physical and chemical properties of the soil, as well as resource niche partitioning and their trophic structure (Schneider & Maraun, 2005; Wehner et al., 2016; Siepel & Ruiter-Dijkman, 1993), related to the complex mosaic of conditions and resources that exists in the different soil horizons (Anderson, 1973), which allows a horizontal distribution or even seasonal vertical migration of oribatid mites with particular physiological needs (Krebs, 1972; Mitchell, 1978; Wehner et al., 2018).

Aoki (1973) considered that oribatid mite communities could be categorized into three large groups: (1) the purely edaphic species (soil and litter), which carry out their entire life cycle in this stratum, (2) the wandering forms, capable of moving between the edaphic strata and the canopy, and (3) the arboreal species, a community that is adapted both morphologically and physiologically to complete its entire life cycle in this stratum. Oribatid mite communities in the canopy, even in different types of forests, present a particular species composition and a high percentage of specific species, constituting independent communities from those on edaphic strata (Behan-Pelletier & Walter, 2000; Lindo and Winchester, 2006; Salavatulin, 2019). Furthermore, it has been reported that trunks, leaves and even branches can represent particular habitats and are not only a connection between arboreal *sensu lato* and edaphic fauna (Proctor et al., 2002; Karasawa & Hijii, 2008; Wehner et al., 2016).

Comparative studies from temperate and tropical forests suggest that oribatid mite communities can be differentiated in terms of richness, abundance, and diversity between edaphic (soil and litter) and canopy strata, and the first four meters above the ground can be defined as the transition zone between these communities (Lindo & Winchester, 2007a; Karasawa & Hijii, 2008). For example, Lindo & Winchester (2006) reported from Canada a lower richness but greater abundance of oribatid mites in the canopy of red cedar compared to the edaphic stratum, with 35% of species overlap. Likewise, Wunderlee (1992a) found a specific similarity of 40% between tree and edaphic communities in a Peruvian tropical forest, while Behan-Pelletier et al. (1993) for Venezuela, registered a 43% similarity between both strata, with greater richness

associated to particular tree biotopes (epiphytic bromeliads). In Mexico, the oribatid mites from canopy have been studied from epiphytic bromeliads (Palacios-Vargas, 1982; Castaño-Meneses & Mejía-Recamier, 2007), bark mosses (Várguez-Noh & Cutz-Pool, 2013) and general canopy fogging (Palacios-Vargas et al., 1999).

In the present study, the vertical structure and temporal variation of oribatid communities from a tropical rain forest in soil, litter, and canopy strata is analyzed, evaluating the effect of temporality, the influence of two tree species with different structural complexity and growing type (*Astrocaryum mexicanum* and *Guarea glabra*) and abiotic climatic parameters. For the contrasting tree species, we expect homogeneous oribatid mite communities in the soil, because in this stratum all the organic matter is incorporated through time and does probably not show major differences; soil can also offer constant refuge and food to a large number of organisms, even from higher strata (Wehner et al., 2016). In contrast, we expect a higher diversity and distinct assemblage in the litter of *Guarea glabra* due the higher amount of organic matter that this tree contributes to litter heterogeneity in comparison with *A. mexicanum*, which enables the establishment for generalized and specialized mites (Hansen & Coleman, 1998). For the canopy, we expect a strong relation with atmospheric variables, also a higher diversity and a particular species composition associated with *Astrocaryum mexicanum*, because of the ability of this tree species to catch and store suspended soil and litter, providing a greater amount of food resources and potential niches that are absent in *G. glabra*. Finally, we expect oribatid mite communities to be different among the edaphic strata and the canopy in terms of diversity and composition, with each stratum inhabiting a particular community due to differential exposure of climatic conditions, like the high rainy season and strong winds typical of this region. In contrast, we assume that soil community form a subgroup of the litter community, since the litter can function as a transitional stratum and usually supports the most abundant and diverse oribatid mite communities (Walter & Behan-Pelletier, 1999, Wehner et al., 2016).

2 METHODS

2.1 Study Site.

The Sierra de los Tuxtlas is a mountainous formation of volcanic origin formed mostly by lava flows from the San Martín Volcano embedded in the coastal plain of the Gulf of Mexico in Veracruz, Mexico. Within this region, the Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas (EBT) is one of the last relicts of high tropical rainforest in Mexico. It is characterized by a warm tropical climate with year-round rainfall. June to February is the "rainy" season, and March to May the "dry" season, with May generally being the driest month, and August to November the wettest. Mean temperature is relatively stable, ranging between 24° and 26°C (Soto & Gama, 1997; Torres-Orozco et al., 1997).

The local forest is characterized by a high abundance of the palm *Astrocaryum mexicanum* Liebm. which can constitute 20 to 61% of the total stem density (Piñero et al., 1977) even in landscapes with different levels of deforestation (Arroyo-Rodriguez et al., 2009; Martínez-Ramos et al., 2016). This palm has a monocaule stem about 10 cm thick, with an average development

of 1.6 to 5 annual leaves up to 1.5 m in length (Núñez-Castillo & Álvarez-Sánchez, 2003). Due to its architecture, growth form and the large number of thorns on the trunk, and leaves, this tree can intercept and stores near 16 Mg/ha/yr of litter on its petioles (Álvarez-Sánchez & Guevara, 1999), mainly from surrounding trees, providing a supply of nitrogen and phosphorus by the decomposition of these matter on the plant, which later reaches the soil by caulinar flow facilitated by the rains (Raich, 1983; Álvarez-Sánchez et al., 2016). Algae and lichens grow along the entire trunk, which potentially form particular microhabitats and food resources for micro and mesofauna (Root et al., 2007).

Guarea glabra Vahl., also known as Cedrillo or palo blanco, is also a very abundant tree in the region (Álvarez-Sánchez & Guevara, 1999). It reaches heights of up to 25 meters and has a trunk of up to 30 cm in diameter that begins to branch approximately from three meters. It has a slightly striated bark (Coronado, 2006), which may provide potential microhabitats for mesofauna. This tree species constantly sheds leaves throughout the year that provide organic matter and minerals to the soil (Barrantes & Ortiz, 2011).

2.2 Collecting methods.

Five trees of *A. mexicanum* and five of *G. glabra* were selected in pairs along a semi-conserved path of the EBT according to the following conditions: (1) the pair of different tree species should be less than 10 m apart, (2) be physically healthy, (3) there is no vertical overlap of foliage with other tree individuals or species, and (4) have a considerable height in relation to the tree species. Part of the sampling and a map for the specific sites can be consulted in Villagomez et al. (2019).

For methodological and climatic restrictions, in this work we have an asymmetrical number of samples from soil (120), litter (120), and canopy (40). The sampling of soil and litter strata were performed monthly from March 2016 to February 2017 and processed *in situ* in Berlese-Tullgren funnels for six days (three days without light and three days with light). The samples were taken with a soil corer of 11 cm diameter and 5 cm height and transferred to a plastic container. For each tree, a litter and a soil sample were taken near the trunk, obtaining a total of ten samples from soil and ten more from litter per month. The climatic variables temperature, relative humidity and precipitation recorded every hour by the UNAM University Network of Atmospheric Observatories (RUOA) located within EBT were also obtained.

For the canopy, a widely used technique for analyzing its biodiversity is the use of pyrethrin-based insecticides by means of thermal foggers. The cloud produced can linearly reach four meters, is photodegradable and decomposes quickly in sunlight, therefore minimizing the environmental impact, being an efficient method and one of the few techniques available for sampling arboreal micro and mesofauna. A total of four fogging were carried out in March, June, October, and December 2017. In order to avoid possible alteration on the soil mite communities by the chemical fog, we selected five different trees of *G. glabra* and another five of *A. mexicanum* for this process; these specimens were selected based on previous conditions and distanced from 10 to 20 meters. A Dyna Fog® Black Hawk thermal fogger (model 2620, series 2) with a pyrethrin-based insecticide (Pybuthrin 33®, Bayer) was used. As the insecticide degrades quickly

in sunlight, fogging had to be carried out before dawn between 4:00 and 6:00 a.m. The insecticide cloud was directed towards the trunk and foliage located. The specimens were collected in smooth plastic blankets of 2 m² placed near the trunk and under the canopy (Supplement 1). Three to four hours after fogging, specimens obtained were concentrated by washing the plastic blankets with 75% alcohol and stored in this preservative. All oribatid mites from all 280 samples (120 soil, 120 litter, 40 canopy) were separated, counted, and identified to species or morphospecies using identification keys (Balogh & Balogh, 1992; Liu, 2015a, b) and specialized literature for each group.

2.3 Statistical analysis.

To evaluate the completeness of the sampling, species accumulation curves were calculated for soil, litter, and canopy as well as for all samples combined. The expected total species richness was assessed with the non-parametric first and second order Jackknife estimators (Lindo & Winchester, 2006), and with individual based rarefaction with the vegan package (Oksanen et al., 2021) in R 4.1.2 software (R Core Team, 2022). The community structural attributes Simpson dominance, Pielou evenness and diversity expressed as effective species numbers (i.e. e^H) were obtained in PAST3 software (Hammer et al., 2001).

To test for the influence of host tree species (*Guarea glabra*, *Astrocaryum mexicanum*), monthly temporality and vertical stratum (soil, litter, canopy) on the oribatid mite species richness, abundance, dominance, evenness, and diversity, generalized linear models were calculated (in R), with significances of the categorical variables (host tree species, temporality, stratum) assessed by using type II ANOVAs. For the count data on abundance and species richness quasi-Poisson errors were used (to cope with potential overdispersion). For the continuous variables (dominance, evenness, and diversity) the analyses are based on an ordinary linear models. To analyze the differences in diversity of each oribatid assemblages, a sum of all the individuals per species from the twelve months was made for each stratum and associated tree. From this sum, a Huteson diversity t-test was performed using PAST3 software, based on the effective species number and Simpson diversity (Huteson, 1970; Magurran, 1988).

Because community numerical attributes and diversity indices can mask differences in community composition, the species similarity of oribatid mite communities was calculated with Bray-Curtis similarity based on relative abundance for both contrasting tree species in the three strata, and separately for canopy only. To visualize these relations, a Non-Metric Multidimensional Scaling (NMDS) ordination (Root et al., 2007) was conducted in the R package vegan (Oksanen et al., 2021). The abiotic atmospheric variables (temperature, relative humidity, precipitation) were correlated with the axes scores of the first two dimensions using the “envfit” function in vegan (10,000 permutations). To test for the effect of monthly temporality and tree species identity on stratification, a multivariate analysis of variance was performed (Adonis) with 10,000 permutations, based on the principles of McArdle & Anderson (2001). Dispersion was analyzed with the “betadisper” function in vegan.

3 RESULTS

3.1 Overview on species richness and abundance.

A total of 15,285 oribatid mites belonging to 111 species, 82 genera, and 56 families were recorded across the three strata. The most abundant families (individuals in brackets) were Epactozetidae (3,517), Scheloribatidae (1,759), Galumnidae (1,735), Oppiidae (1,226), and Protoribatidae (914), representing about 60% of the total number of individuals. The species richness estimators (Table 1) and accumulation curves with Jack1 estimator, indicate that if all samples are taken together without differentiating the strata, sampling was considered complete with no additional species expected (Figure 1, black line). However, if separated by stratum, the sampling efficiency ranged from 83% to 88% in soil, 93% to 96% in litter and 100% in canopy (Table 1, Figure 1). Although there were fewer samples collected from the canopy (40) than the soil (120) and litter (120) strata, extrapolating the number of canopy samples to the same number of samples as the other strata, reveals that there was 1.6 times more abundance in the canopy compared to the soil. In contrast, the mite abundance in the litter was 2.4 times higher than in the canopy. The extrapolation for species richness with individual based rarefaction for 11034 individuals (corresponding to the total individual number recorded in litter) shows approximately 40% more species in the soil (80) and litter (83) than canopy (50).

The total species richness and abundance of oribatid mites in both tree species, *Astrocaryum mexicanum* (species richness=108, abundance=7,830) and *Guarea glabra* (106, 7,455), were similar, with 94% of the species being shared. The highest abundance (Table 2) in the soil and litter strata was recorded during the dry season (March to May), with the highest abundance in soil recorded in March for both tree species and for litter in April for *A. mexicanum* and May for *G. glabra*. The highest abundance in the canopy (Table 2) was recorded in the rainy season, October for *A. mexicanum* and June for *G. glabra*. The lowest abundance was recorded in February for both soil and litter strata, and at the beginning of the dry season for the canopy stratum of *A. mexicanum* and at the first month of the rainy season for *G. glabra*.

3.2 Community structural attributes.

The oribatid mite community in soil, litter, and canopy from both tree species (*Astrocaryum mexicanum*, *Guarea glabra*), did not differ in total species richness, abundance, Simpson dominance, Pielou evenness, and effective species number (ANOVA, on the respective model, $p>0.05$ each) (Table 3). However, there were significant differences among vertical strata (habitat) and between monthly temporality. When analyzed by tree species and strata (Table 4), oribatid mites on *A. mexicanum* had a slightly higher richness and dominance in all strata, while on *G. glabra* evenness and effective species number were higher independent of strata. Likewise, abundance in the soil and litter, but not in the canopy was higher at *G. glabra*, while in the canopy there were more than twice as many individuals present on the palm *A. mexicanum*.

The oribatid community in the soil stratum did not differ on the diversity test between both tree species (Table 4). However, in litter effective species number was higher in *G. glabra* and Simpson dominance larger in *A. mexicanum*. For canopy, dominance was slightly higher in

in *A. mexicanum*. These differences in litter, could be attributed to the more equal species distribution in *G. glabra* and the greater dominance of seven generalist species (*Truncozetes sturmi*, *Taeniogalumna* sp. nov., *Rostrozetes foveolatus*, *Microtegeaeus borhidii*, *Multioppia* sp. *Brasilobates* sp. nov., *Scheloribates praeincisus*) in *A. mexicanum*, which represented 70% of all recorded individuals for this tree and stratum. For canopy, no statistical difference in effective species number was found, but the difference in dominance was mainly due to a higher abundance in *A. mexicanum* of four generalist species (*Oribatella szaboi*, *Benoibates* sp. nov., *Protoribates (Triaunguis) praeoccupatus*, *Scheloribates ca. grandiporus*) and one more specialized species (*Eremaeozetes diversipeltatus*), which feeds mainly on mosses and lichens. These five species represented nearly 40% of all recorded individuals for this tree species and stratum.

3.3 Community species composition.

The soil communities of both tree species had a Bray-Curtis similarity of 77.5%. No unique species was found in this stratum, but there were eight species exclusively found in *A. mexicanum* and three in *G. glabra* (Figure 2, Appendix 1). However, these species were recorded with only one individual or a very low number of individuals, and these species had higher abundances in litter or canopy (see Appendix 1). In the litter, a similarity of 85.2% was found between the mite communities of both tree species, with eight species being reported only in this stratum. One species was exclusively associated with *G. glabra*, while four were associated with *A. mexicanum*. In the canopy, the similarity was lower with 51.9%. From the 50 species reported in canopy, 28 were unique to this stratum, while six were only found in *G. glabra* and seven were found exclusively in *A. mexicanum*. The canopy oribatid mite community was the most unique and independent in terms of composition, with over half of the species recorded being exclusive to the canopy, from these, only one species of Enarthronota was recorded, while three and four species of Mixonomata and Holosomata, respectively, were distributed in this stratum, with more than 90% being dominated by Brachypylina.

The total oribatid mite community composition was related to strata (Adonis, $r^2=0.12$, $p<0.001$), monthly temporality ($r^2=0.11$, $p<0.001$), and slightly to tree identity ($r^2=0.004$, $p=0.047$). From atmospheric variables these mites were related to relative humidity ($r^2=0.351$, $p=0.009$) and precipitation ($r^2=0.104$, $p<0.001$), but not with temperature ($r^2=0.110$, $p=0.223$). There were no differences between oribatid mite communities in both ground strata (soil, litter) (Figure 3). However, the canopy and ground strata were clearly separated, with a higher resemblance of the canopy with the soil than the litter stratum.

Monthly temporality for each stratum affected the mite composition in soil and litter, but not in canopy (Adonis, soil, $df=12$, $r^2=0.24$, $p<0.001$; litter, $df=12$, $r^2=0.38$, $p<0.001$; canopy, $df=3$, $r^2=0.74$, $p=0.55$; Dispersion, soil, $df=12$, $F=2.58$, $p=0.005$; litter, $df=12$, $F=5.26$, $p<0.001$; canopy, $df=3$, $F=0.79$, $P=0.5$). Significant differences related with tree identity were found only for the canopy stratum (Figure 4) (Adonis, $df=1$, $r^2=0.61$, $p<0.001$), but with similar dispersion values (Dispersion, $df=1$, $F=0.2046$, $p=0.65$). An additional NMDS ordination of the canopy stratum revealed that the slight differentiation in the oribatid mite communities associated with

A. mexicanum and *G. glabra* was not influenced by relative humidity, precipitation, or temperature.

4 DISCUSSION

4.1 Community structural attributes of oribatid mites communities.

This study examined the diversity and abundance of oribatid mites associated with two contrasting tree species, *Guarea glabra* and *Astrocaryum mexicanum*, in the tropical rainforest of Los Tuxtlas, Veracruz. A high abundance and species richness of oribatid mites occurred across three vertical strata, with over 15,000 individuals and 111 species identified. The species accumulation curve for these mites showed a contrasting completeness regarding strata. With high potential for recording from 10 to 13 additional species in the soil stratum. In litter, it is possible to find from 2 to 6 more species. From canopy the estimators suggest that finding additional species probabilities are very low or even null.

While individual-based rarefaction analysis indicates that soil and litter may harbor approximately 40% more expected species than the canopy, it is noteworthy that around 25% of the total species found across all three strata were exclusive to the canopy. If the number samples were standardized across different strata, the abundance of oribatid mites was found to be highest in the litter stratum, followed by the canopy and finally the soil. Previous studies conducted with different collection methods suggest contradictory results. For example, Paoletti et al. (1991) found 10.5 times higher abundance of oribatid mites in bromeliads suspended soil compared to the forest edaphic strata in a tropical forest in Venezuela. Meanwhile, Lindo & Winchester (2006) found no differences in the abundance of oribatid mites between the edaphic and canopy layer in a temperate forest in Canada using cores from tree hollows.

These differences can be attributed to oribatids preference for habitats rich in organic matter and carbon content. These mites significantly contribute to fragmentation and decomposition dynamics, particularly in soil and litter strata, where the highest quality and quantity of organic matter are present (Franklin et al., 2004). In tropical moist conditions, decomposition rates accelerate, facilitated by the retention of soil moisture during humification and mineralization processes (Janssens et al., 2015; Mosango, 1991), creating favorable conditions for these organisms, even during the dry season. In the canopy, the amount of organic matter involved in the decomposition process is usually lower and restricted to some patches of suspended soil, leading to distinct food resources. These resources are often associated with more fresh vegetal matter, such as leaves, mosses, fungi, algae, or lichens (Fagan & Winchester, 1999; Lindo, 2010), and consequently, their distribution can be linked to microhabitat specificity (Fagan et al., 2005) and specialization towards different resources, such as lichen species associated with various tree species (Behan-Pelletier et al., 2008).

These comparisons highlight the importance of considering the environmental conditions, location, and collection methods when studying oribatid mite communities and the importance of including the arboreal stratum in studies of oribatid mite communities in this tropical forest, as relying solely on the edaphic strata (soil and litter) can result in a considerable gap of total

diversity. Particularly because the canopy harbors a substantial proportion of species not yet described by science (Winchester et al., 1999; Lindo & Winchester, 2006; Villagomez et al., 2021; Palacios-Vargas et al., 2022).

4.2 Temporal and atmospheric variables as community modulators.

In soil and litter, the highest abundance was recorded in the dry season, which may be due to the high torrential rains and storms common in the region. In litter, the four most abundant species (*Truncozetes sturmi*, *Taeniogalumna* sp. nov., *Scheloribates praeincisus*, and *Multioppia* sp.) are generalist species small in size, ranging from 300 to 450 µm, and may have advantages in accessing the humid interstices, where they can shelter and feed at the same time, exploiting resources that larger species cannot obtain. In the arboreal stratum, the highest abundance was reported in the rainy months for both plant species, which aligns with results reported by Palacios-Vargas et al. (2007) in temperate forests in Mexico.

The monthly temporality and habitat stratification present a strong effect on the general oribatid community composition. Relative humidity and precipitation were identified as critical factors in shaping the structure of these communities, while atmospheric temperature had no significant effect. Tree species had influence on the richness, abundance, and diversity of oribatid mite communities in litter, but did not alter their specific composition, suggesting an indirect impact of tree species on oribatid communities in this layer, through differential provision of litter as habitat and food resource. Furthermore, in the canopy, atmospheric parameters were not significantly related to the oribatid communities, which was contrary to our hypothesis that these parameters would be key factors in the establishment of these mites in this layer.

Although dispersion in the composition of the arboreal communities is similar between *Astrocaryum mexicanum* and *Guarea glabra*, the trees have a significant effect on the structure of the mite community found in their canopy, these difference can be driven by the presence of some rare or highly variable species which can be present in one community but not in the other (i.e. *Malacothrus (Trimalaconotrus) ca. canopeus*, *Scutovertex* sp., *Peloribates* sp., and *Protoribates (Trianguis) praeoccupatus*). On the present work, tree identity significantly influenced the composition, abundance, dominance, and diversity of oribatid mite communities, but not their richness. These findings indicate that although tree identity may not significantly influence the entire mite community, it can significantly impact the composition of oribatid mite communities in particular strata. This underscores the complex interplay between environmental factors and tree identity in shaping mite communities in tropical rainforest ecosystems.

4.3 vertical stratification pattern of oribatid mites communities.

The significant differences in the oribatid mite communities are not just a result of the differing species hosted by each tree, but also due to the higher abundance of Oribatida associated with *A. mexicanum*. Out of the 37 shared species in both plants, 31 have a higher abundance in the palm (especially *Eremaezetes diversipeltatus*, *Protoribates (Triunguis) praeoccupatus*, *Ramusella* sp., *Suctobelbella* sp., *Benoibates* sp. nov., and *Oribatella szaboi*), two have the same abundance

(*Ceratozetes ca. monticola* and *Eupterotegaeus ca. Rostratus*), and five have a higher abundance in *G. glabra* (*Cyrthermannia ca. florens*, *Ceratoppia* sp., *Scapheremaeus hectoperezius*, *Scapheremaeus baloghius* and *Scutovertex* sp.). This difference is likely due to specific characteristics of *A. mexicanum*, such as the higher presence of mosses and lichens and the ability to retain suspended soil patches, which represents a greater number of potential niches and resources, such as food or shelter (Behan-Pelletier et al., 2008; Martínez-Colín, 2016). High abundance and diversity in plant species that store suspended soil have been previously reported even in temperate forests with different collection methods (Winchester et al., 1999; Lindo & Winchester, 2006).

The primitive *Enarthronotan* mites species was found usually related to edaphic layers (soil and litter) in the studied tropical forest trees, with only *Eohypochthonius beckii* recorded on canopy. Although arboreal Palaeosomata, Parhyposomata, and Enarthronota have been recorded in temperate forests (Winchester et al., 1999; Lindo & Winchester, 2006; 2007b; Sobek et al., 2008), these primitive groups represent less than 15% of species and are typically absent in subtropical and tropical forests (Franklin et al., 1998; Palacios-Vargas et al., 2003; Murvanidze & Arabuli, 2015).

The reason behind this vertical segregation is unclear, but two traits are common among these Enarthronotan species: legs with one claw (monodactylous) and low sclerotization. Monodactylous legs alone are not a restrictive factor for inhabiting the canopy, as there are many examples of species and genera related to arboreal habitats that have both monodactylous and tridactylous species (e.g., *Scapheremaeus*, *Camisia*). The low sclerotization, however, increases the risk of desiccation in the canopy due to increased direct solar radiation, stronger wind currents and lower humidity, and thus may limit these species to environments with a constant supply of water (Behan-Pelletier & Walter, 2000; Arroyo-Rodríguez et al., 2009).

On this study, the Mixonomatan mites were mainly distributed in soil and litter, but some species also inhabit the canopy, *Epilohmannia minuta* showed an equal distribution in the three vertical strata associated with both trees. Other more specialized taxa such as *Acrotritia* sp., *Oribotritia* sp. and *Steganacarus ca. magnus* can be considered macrophytophages (Padinhare-Kaithayil & Neravathu, 2020; Webb, 1977) which allows them to feed with vegetal tissues, had at least one strong claw (1, 3, 1 claws respectively) for climbing and holding on tree bark, as adults shows a higher degree of cuticular sclerotization and pigmentation, which probably allows them to be exposed to environmental conditions for a longer time without drying out so quickly (Behan-Pelletier & Walter, 2000).

4.4 Vertical stratification of mesofauna.

The diversity of arboreal oribatid community, can be related with the complexity of vegetal structures, diversity of microhabitats in tree bark, branches or leaves, and epiphytes diversity (Walter & O'Dowd, 1995; Behan-Pelletier et al., 2008). Also, in our study both tree species played a significant role in canopy, determining the composition of mite communities on this layer. This emphasizes the impact of tree identity and particular tree traits on the structuring of

arboreal oribatid mite communities in this tropical forest. Our findings confirm the general notion of a distinct community between the edaphic strata (soil and litter) and the canopy, based on his compositional attributes (e.g., Wunderle, 1992a, 1992b; Behan-Pelletier et al., 1993; Winchester et al., 1999).

Studies conducted in tropical forests have consistently demonstrated that the diversity and composition of arthropod communities differ significantly between edaphic and canopy layers across multiple taxonomic groups. Oribatid mites have been found to show distinct differences in abundance, diversity, and composition between these layers in tropical forests (Behan-Pelletier et al., 2008). Collembola also exhibit significant differences in species richness and composition between edaphic and canopy layers in subtropical forests, with some species being exclusively found in particular a stratum (Rodgers & Kitching, 1998; Greenslade et al., 2016). Similarly, studies on beetles have shown significant differences in species richness and composition between layers in tropical forests. For instance, Davis et al., (2011) found that canopy plays an important role shaping the communities of beetles from Sulawesi, being canopy assemblage more diverse and abundant than the forest floor.

Ants have also been shown to exhibit significant differences in species composition, diversity, and functional traits between edaphic and canopy layers in tropical forests (Longino & Nadkarni, 1990; Hoenle et al., 2023). Finally, studies on spiders have shown significant differences in species composition and abundance between these layers in tropical forests. Campuzano et al., (2019) reported that regarding the season, canopy-dwelling spiders were more diverse and abundant than those in the edaphic stratum, while Quijano-Cuervo et al., (2019) found that different spider species occupied distinct strata in the forest depending on temporality and vegetation conditions.

Several studies have compared arthropod diversity between different tree species in tropical forests, including comparisons of vertical stratification (de Souza-Amorim et al., 2022), and canopy arthropods, with examples such as Hymenoptera (Floren et al., 2001), Coleoptera (Davis et al., 2011; Kirmse & Chaboo, 2020), Lepidoptera (Schulze et al., 2001), Psocoptera (Panche-Chocué et al., 2020) and oribatid mites (Walter et al., 1998). These patterns are indicative of distinct ecological niches in different forest strata and underscore the importance of considering tree species diversity and both edaphic and canopy layers in efforts to understand and conserve arthropod diversity in tropical forests.

ACKNOWLEDGMENTS

This contribution is part of the PhD studies of the first author, thanks to the Postgraduate program in Biological Sciences of the UNAM, and CONAHCyT who gave a scholarship. Field work was supported by the project PAPIIT (DGAPA, UNAM) IN214816: “Microarthropod ecology of Los Tuxtlas forest, Veracruz” in charge of J.G. Palacios-Vargas. We had logistic help from the personal of Tropical Biology Station of Los Tuxtlas, Veracruz and we thank Rosamond Coates and Martha Madora for the facilities for this project. Santiago Sinaca helped in the collecting trips. Ricardo Iglesias supported the taxonomic determination of oribatid mites. Michael Heethoff and Francisco Álvarez Sánchez reviewed the manuscript and gave criticism. Roy Norton provided necessary literature for this work.

REFERENCES

- Álvarez-Sánchez, J., & Guevara, S. (1999). Litter interception on *Astrocaryum mexicanum* Liebm. (Palmae) in a Tropical Rain Forest. *Biotropica*, 31(1), 89–92.
- Álvarez-Sánchez, J., Barajas-Guzmán, G., Campo, J., & León, R. (2016). Inorganic nitrogen and phosphorous in stemflow of the palm *Astrocaryum mexicanum* Liebm. located in Los Tuxtlas, Mexico. *Tropical Ecology*, 57(1), 45–55.
- Anderson, J. M. (1973). The breakdown and decomposition of sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.) and beech (*Fagus sylvatica* L.) leaf litter in two deciduous Woodland soils. *Oecologia*, 12, 275–288.
- Aoki, J. (1973). Soil mites (Oribatids) climbing trees: In: M. Daniel & B. Rosicky, B. (Eds.), *Proceedings of third international congress of acarology* (pp. 59–64). Junk, Hague.
- Arroyo-Rodríguez, V., Dunn, J. C., Benítez-Malvido, J., & Mandujano, S. (2009). Angiosperms, Los Tuxtlas Biosphere Reserve, Veracruz, Mexico. *Checklist. Journal of Species Lists and Distribution*, 5(4), 787–799.
- Balogh, J., & Balogh, P. (1992). The oribatid mites genera of the world. Vol. 1. Hungarian National Museum Press, Budapest. (pp 263).
- Barrantes, T., & Ortiz, R. (2011). Distribución de nutrientes en *Guarea glabra* Vahl. en la cuenca del río San Lorencito en la Reserva Biológica Alberto ML Brenes de San Ramón, Alajuela, Costa Rica. *Biocenosis*, 25(1–2), 68–78.
- Behan-Pelletier, V. M., Paoletti, M. G., Bissett, B., & Stinner, B. R. (1993). Oribatid mites of forest habitats in northern Venezuela. *Tropical Zoology*, 1, 39–54.
- Behan-Pelletier, V. M., & Walter, D. E. (2000). Biodiversity of oribatid mites (Acari: Oribatida) in tree canopies and litter. In: D. C. Coleman & P. F. Hendrix (Eds.), *Invertebrates as webmasters in ecosystems*. (pp. 197–202). CABI publishing, Wallingford.
- Behan-Pelletier, V. M., John, M.G.St., & Winchester, N. (2008). Canopy Oribatida: Tree specific or microhabitat specific? *European Journal of Soil Biology*, 44, 220–224.
- Campuzano, E. F., Ibarra-Núñez, G., Machkour-M'Rabet, S., Morón-Ríos, A., & Jiménez, M. L. (2019). Diversity and seasonal variation of ground and understory spiders from a tropical mountain cloud forest. *Insect Science*, 27(4), 826–844

- Castaño-Meneses, G., & Mejía-Recamier, B. E. (2007). Community structure of mites in *Tillandsia violacea* (Bromeliaceae) from a temperate forest of central Mexico. In: J. B. Morales-Malacara, V. Behan-Pelletier, E. Ueckermann, T. M. Pérez, E. G. Estrada-Venegas & M. Badii (Eds.), *Acarology XI: Proceedings of the International Congress*. (pp. 657–664). Instituto de Biología & Facultad de Ciencias, UNAM.
- Coronado, I. M. (2006). Five new species of *Guarea* (Meliaceae), two from the *Guarea glabra* Vahl complex, in Central America. *Novon*, 16(4), 462–467.
- Davis, A. J., Sutton, S. L., & Brendell, M. J. D. (2011). Vertical distribution of beetles in a tropical rainforest in Sulawesi: the role of the canopy in contributing to biodiversity. *Sepilok Bulletin*, 13–14, 59–83.
- de Souza Amorim, D., Brown, B. V., Boscolo, D., et al. (2022). Vertical stratification of insect abundance and species richness in an Amazonian tropical forest. *Scientific Reports*, 12, 1734.
- Donoso, D. A., Johnston, M. K., Clay, N. A., & Kaspari, M. E. (2013). Trees as templates for trophic structure of tropical litter arthropod fauna. *Soil Biology and Biochemistry*, 61, 45–51.
- Fagan, L. L., Didham, R. K., Winchester, N.N., Behan-Pelletier, V., Clayton, M., Lindquist, E., & Ring, R. A. (2005). An experimental assessment of biodiversity and species turnover in terrestrial vs canopy leaf litter. *Oecologia*, 147(2), 335-347.
- Fagan, L. L., & Winchester, N. N. (1999). Arboreal arthropods: diversity and rates of colonization in a temperate montane forest. *Selbyana*, 20(1), 171–178.
- Floren, A., Freking, A., Biehl, M., & Linsenmair, K. E. (2001). Anthropogenic disturbance changes the structure of arboreal tropical ants communities. *Ecography*, 24, 547–554.
- Franklin, E. N., Woas, S., Schubart, H. O. R., & Adis, J. U. (1998). Ácaros oribatídeos (Acari: Oribatida) arborícolas de duas florestas inundáveis da Amazônia central. *Revista Brasileira de Biología*, 58(2), 317–335.
- Franklin, E. H., Hayek, T., Fagundes, E. P. & Silva, L. L. (2004). Oribatid mite (Acari: Oribatida) contribution to decomposition dynamic of leaf litter in primary forest, second growth, and polyculture in the central Amazon. *Brazilian Journal of Biology*, 64(1), 59–72.
- Gergócs, V., Réthati, G., & Hufnagel, L. (2015). Litter quality indirectly influences community composition, reproductive mode and trophic structure of oribatid mite communities: a microcosm experiment. *Experimental and Applied Acarology*, 67, 335–356.
- Greenslade, P., & Florentine, S. K. (2016). Differences in composition and vertical distribution of Collembola from canopies of three Australian rainforest. *Soil Organisms*, 88(3), 175–192.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 1–9.
- Hansen, R. A., & Coleman, D. C. (1998). Litter complexity and composition are determinants of the diversity and species composition of oribatids mites (Acari: Oribatida) in litterbags. *Applied Soil Ecology*, 9, 17–23.

- Hoenle, P. O., Staab, M., Donoso, D. A., Argoti, A., & Blütgen, N. (2023). Stratification and recovery time jointly shape ant functional reassembly in a neotropical forest. *Journal of Animal Ecology*, 00, 1-16.
- Hutcheson, K. (1970). A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology*, 29, 151–154.
- Janssens, M., Pohlan, J., Mulindabigwa, V., Sonwa, D., Deng, Z., Torrico, J. C., Callado, S. & Jende, O. (2015). Relative importance of soil organic matter, soil litter and litter fall in the tropics. *Acta Horticulturae*, 1076, 85–96.
- Karasawa, S., & Hijii, N. (2008). Vertical stratification of oribatid (Acari: Oribatida) communities in relation to their morphological and life-history traits and tree structures in a subtropical forest in Japan. *Ecological Research*, 23, 57–69.
- Kirmse, S., Chaboo, C. S. (2020). Flowers are essential to maintain high beetle diversity (Coleoptera) in a Neotropical rainforest canopy. *Journal of Natural history*, 54(25–26), 1661–1696.
- Krebs, C. J. (1972). Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. Harper and Row, New York, USA.
- Lindo, Z. (2010). Communities of Oribatida associated with litter input in western red cedar tree crowns: Are moss mats ‘magic carpets’ for oribatid mites dispersal? In *Trends in Acarology Proceedings of the 12th International congress* (Eds. Sabelis, M. W. & Bruin, J.). 143-148 (Springer, Dordrecht)
- Lindo, Z., & Winchester, N. N. (2006). A comparison of microarthropod assemblages with emphasis on oribatid mites in canopy suspended soils and forest floors associated with ancient western redcedar trees. *Pedobiologia*, 50, 31–41.
- Lindo, Z., & Winchester, N. N. (2007a). Resident corticicolous oribatid mites (Acari: Oribatida): Decay in community similarity with vertical distance from the ground. *Ecoscience*, 14(2), 223–229.
- Lindo, Z., & Winchester, N. N. (2007b). Oribatid mite communities and foliar litter decomposition in canopy suspended soils and forest floor of western redcedar forests, Vancouver Island, Canada. *Soil Biology & Biochemistry*, 39, 2957–2966.
- Liu, D. (2015a). Review of *Oribotritia* (Acari, Oribatida, Oribotritiidae) with a world checklist and description of a new species from China. *Zootaxa*, 4997(2), 217–241.
- Liu, D. (2015b). Review of the genus *Acrotritia* (Acari, Oribatida, Euphthiracaridae) with a world checklist, a key to known species of the Neotropical region, and a description of a new species from Colombia. *Systematic and Applied Acarology*, 20(8), 887–906.
- Longino, J. T., & Dadkarni, N. M. (1990). A comparison of ground and canopy leaf litter ants (Hymenoptera: Formicidae) in a neotropical montane forest. *Psyche*, 97, 81–93.
- Magilton, M., Maraun, M., Emmerson, M., & Caruso, T. (2019). Oribatid mites reveal that competition for resources and structure combine to regulate the assembly of diverse soil animals communities. *Ecology and Evolution*, 00, 1–11.
- Magurran, A. (1988). Ecological Diversity and its Measurement. Princeton University Press.

- Martínez-Colín, P. (2016). Análisis de la estructura de la comunidad de los líquenes folícolas en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México. (Bachelor's thesis). Universidad Nacional Autónoma de México. Available in: <https://repositorio.unam.mx/contenidos/297956>
- Martínez-Ramos, M., Ortiz-Rodríguez, I. A., Piñero, D., Dirzo, R., & Sarukhán, J. (2016). Anthropogenic disturbances jeopardize biodiversity conservation within tropical rainforest reserves. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(19), 5323–5328.
- McArdle, B. H., & Anderson, M. J. (2001). Fitting Multivariate Models to Community Data: A Comment on Distance-Based Redundancy Analysis. *Ecology*, 82, 290–297.
- Mitchell, M. J. (1978). Vertical and horizontal distributions of Oribatid Mites (Acari: Cryptostigmata) in an Aspen Woodland Soil. *Ecology*, 59(3), 516–525.
- Murvanidze, M., & Arabuli, T. (2015). Oribatid mite diversity in *Rhododendron ponticum* L. canopy along an altitudinal gradient in Mtirala National Park. *Acarologia*, 55(2), 219–230.
- Núñez-Castillo, O., & Álvarez-Sánchez, F. J. (2003). Arbuscular mycorrhizae of the palm *Astrocaryum mexicanum* in disturbed and undisturbed stands of a Mexican tropical forest. *Mycorrhiza*, 13, 271–276.
- Oksanen J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, R., O'Hara, Simpson, L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., & Wagner, H. (2021). Vegan: Community Ecology Package. R package. Version 2.4-1. (Actualización 2021) <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Padinhare-Kaithayil, S. & Ramani, N. (2020). Biology of the oribatid mite *Acrotritia clavata* (Märkel, 1964) from the mangrove ecosystems of North Kerala, India. *Acarological Studies*, 2(2), 59–68.
- Palacios-Vargas, J. G. (1982). Microartrópodos asociados a bromelias. In: P. J. Salinas (Ed.), *Zoología Neotropical: Actas del VIII congreso latinoamericano de Zoología* (pp.535–545). Universidad de Los Andes, Mérida.
- Palacios-Vargas, J. G., Ríos, G., & Vázquez, M. (1999). A new Mexican Scapheremaeus (Oribatei: Cymbaeremaeidae) from Tropical Forests. *Acarologia*, 39(4), 383–388.
- Palacios-Vargas, J. G., Iglesias, R., & Castaño-Meneses, G. (2003). Mites from Mexican oaks canopies. *Insect Science and Its Application*, 23(4), 287–292.
- Palacios-Vargas, J. G., Castaño-Meneses, G., Gómez-Anaya, J. A., Martínez-Yrizar, A., Mejía-Recamier, B. E., & Martínez-Sánchez, J. (2007). Litter and soil arthropods diversity and density in a tropical dry forest ecosystem in Western Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 16, 3703–3717.
- Palacios-Vargas, J. G., Iglesias, R., & Páez, J. (2022). Los ácaros del género *Scapheremaeus* (Oribatei: Cymbaeremaeidae) en Los Tuxtlas, Veracruz, con descripción de una especie nueva modificada para la vida arborícola. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 93, e933971.

- Panche-Chocué, J., Gómez-Obando, R. & García-Aldrete, A. N. (2020). Diversity and vertical distribution of psocids (Psocodea: Psocoptera) in two forests of the Colombian Amazon. *Revista de Biología Tropical*, 68(3), 898–908.
- Paoletti, M. G., Taylor, R. A. J., Stinner, B. R., Stinner, D. H., y Benzing, D. H. (1991). Diversity of soil fauna in the canopy and forest floor of a Venezuelan cloud forest. *Journal of Tropical Ecology*, 7(3), 373—383.
- Piñero D., Sarukhán, J., & González. E. (1977). Estudios demográficos en plantas. *Astrocaryum mexicanum* Liebm. I. Estructura de las poblaciones. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 37, 69–118.
- Proctor, H. C., Montgomery, K. M., Rosen, K. E., & Kitching, R. L. (2002). Are tree trunks habitats or highways? A comparison of oribatid mite assemblages from hoop-pine bark and litter. *Australian journal of Entomology*, 41, 292–299.
- Quijano-Cuervo, L., Rangel-Acosta, J., Martínez-Hernández, N., & Sabogal-González, A. (2019). Estratificación vertical de arañas tejedoras (Araneae) en fragmentos de bosque seco tropical del Caribe colombiano. *Revista de Biología Tropical*, 67(1), 224–242.
- R Development Core Team. (2022). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Raich, J. W. (1983). Understory palms as nutrient traps: a hypothesis. *Brenesia*, 21, 119–129.
- Rodgers, D. J., & Kitching, R. L. (1998). Vertical stratification of rainforest collembolan (Collembola: Insecta) assemblages: description of ecological patterns and hypotheses concerning their generation. *Ecography*, 21, 392–400.
- Root, H. T., McGee, G. G., & Norton, R. A. (2007). Arboreal mite communities of epiphytic lichens of the Adirondack Mountains of New York. *Northeastern Naturalist*, 14(3), 425–438.
- Ruchin, A. B., & Egorov, L. V. (2021). Vertical stratification of beetles in deciduous forest communities in the Centre of European Russia. *Diversity*, 13, 508.
- Salavatulin, V. (2019). Microhabitat distribution of arboreal oribatid mites (Oribatida), associated with the Siberian pine (*Pinus sibirica*) of Western Siberia. *Experimental and applied Acarology*, 78, 469–483.
- Schneider, K., & Maraun, M. (2005). Feeding preferences among dark pigmented fungal taxa (“Dematiaceae”) indicate limited trophic niche differentiation of oribatid mites (Oribatida, Acari). *Pedobiologia*, 49, 61–67.
- Schneider, K., Migge, S., Norton, R. A., Scheu, S., Langel, R., Reineking, A., & Maraun, M. (2004). Trophic niche differentiation in soil microarthropods (Oribatida: Acari): evidence from stable isotopes ratios (15N/14N). *Soil biology and Biochemistry*, 36, 1769–1774.
- Schulze. C. H., Linsenmair, K. E., & Fiedler, K. (2001). Understorey versus canopy: patterns of vertical stratification and diversity among Lepidoptera in a Bornean rain forest. *Plant Ecology*, 153, 133–152.
- Seasted, T. R. (1984). The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. *The annual Review of Entomology*, 29, 25–46.

- Siepel, H., & Ruiter-Dijkman, E. M. de (1993). Feeding guilds of oribatid mites based on their carbohydrase activities. *Soil Biology and Biochemistry*, 25(11), 1491–1497.
- Sobek, S., Kampichler, C., & Weigman, G. (2008). Oribatid mites (Acari: Oribatida) in the canopy of a Central European mixed forest: Species richness and species similarity between tree species and habitat types. In: A. Floren & J. Schmidl (Eds.). *Canopy arthropod research in Europe* (pp. 339–354). Bioform Entomology, Nuremberg.
- Soto, M., & Gama, L. (1997). Climas. In: E. Gómez-Soriano, R. Dirzo & R. C. Vogt (Eds.). *Historia Natural de los Tuxtlas* (pp. 7–23). Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Torres-Orozco, R. E., Jiménes-Sierra, C., Buen-Abad, J. L., & Pérez-Rojas, A. (1997). Limnología. In: E. Gómez-Soriano, R. Dirzo & R. C. Vogt (Eds.), *Historia Natural de los Tuxtlas* (pp. 33–41). Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Várguez-Noh, W. P., & Cutz-Pool, L. Q. (2013). Diversidad de microartrópodos (ácaros y colémbolos) de musgos corticícolas en la selva baja de Nicolás Bravo, Quintana Roo. *Acta Zoológica Mexicana*, 29(3), 654–665.
- Villagomez, F., Palacios-Vargas, J. G., Castaño-Meneses, G., & Castellano-Vargas, I. (2019). Effect of tree identity, temporal variation and edaphic parameters on the structure of the edaphic community of oribatid mites in an evergreen tropical forest of Mexico. *Applied Ecology and Environmental Research*, 17(6), 14621–14639.
- Villagomez, F., Palacios-Vargas, J. G., & Páez, J. (2021). A new species of *Notogalumna* from the canopy and another new edaphic species of *Galumnopsis* (Acari: Oribatida: Galumnoidea) from the tropical rainforest of Los Tuxtlas, Mexico. *Zootaxa*, 5020(1), 171–183.
- Wallwork, J. A. (1983). Oribatids in forest ecosystems. *The Annual Review of Entomology*, 28, 109–130.
- Walter, D. E., & Behan-Pelletier, V. (1999). Mites in forest canopies: Filling the size distribution shortfall? *The Annual Review of Entomology*, 44, 1–19.
- Walter, D. E., & O'Dowd, D. J. (1995). Beneath biodiversity: factors influencing the diversity and abundance of canopy mites. *Selbyana*, 16(1), 12–20.
- Walter, D. E., Seeman, O., Rodgers, D., & Kitching, R. L. (1998). Mites in the mist: How unique is a rainforest canopy-knockdown fauna? *Australian Journal of Ecology*, 23, 501–508.
- Webb, N. R. (1977). Observations on *Steganacarus magnus* general biology and life cycle. *Acarologia*, 21(4), 686–696.
- Wehner, K., Norton, R. A., Blüthgen, N., & Heethoff, M. (2016). Specialization of oribatid mites to forest microhabitats – the enigmatic role of litter. *Ecosphere*, 7(3), e01336.
- Wehner, K., Heethoff, M., & Brückner, A. (2018). Seasonal fluctuation of oribatid mite communities in forest microhabitats. *PeerJ*, 6, e4863.
- Widenfalk, L. A. (2016). Small-scale Collembola community composition in a pine forest soil – Overdispersion in functional traits indicates the importance of species interactions. *Soil Biology and Biochemistry*, 103, 52–62.

- Winchester, N. N., Behan-Pelletier, V., & Ring, R. (1999). Arboreal specificity, diversity, and abundance of canopy-dwelling oribatid mites (Acari: Oribatida). *Pedobiologia*, 43, 391–400.
- Wunderlee, I. (1992a). Die baum- und bodenbewohnenden oribatiden (Acari) im Tieflanddregenwald von Panguana, Peru. *Amazoniana*, 12, 119–142.
- Wunderle, I. (1992b). Die Oribatiden-Gemeinschaften (Acari) der verschiedenen Habitate eines Buchenwaldes. *Carolinea*, 50, 115–144.

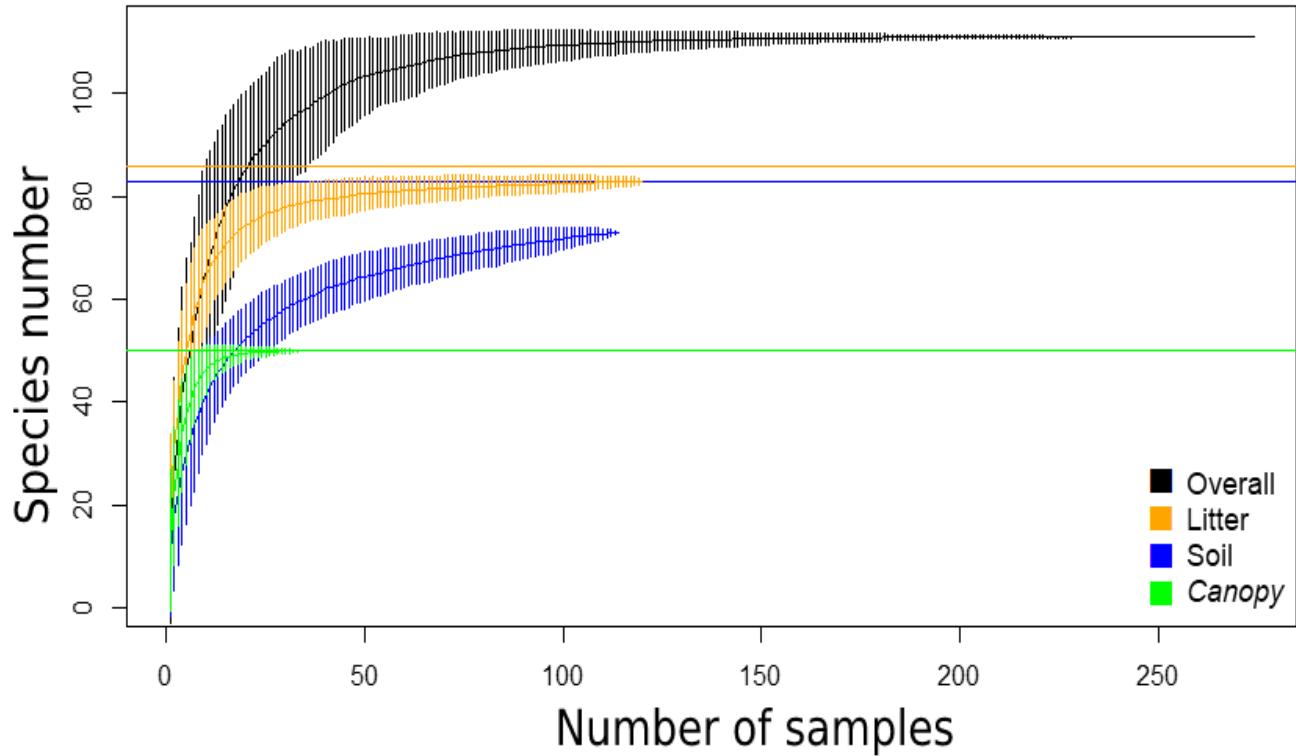


FIGURE 1 Species accumulation curves for the overall data and separated into soil, litter, and canopy samples. Horizontal lines indicate the expected species numbers based on jackknife 1 estimators (See also Table 1 for estimators).



FIGURE 2 Specific composition of the oribatid mite community in soil, litter and canopy strata associated with two contrasting plant species *Astrocaryum mexicanum* and *Guarea glabra* in Los Tuxtlas, Veracruz. A. *mexicanum* in canopy (A), litter (D) and soil (G); G. *glabra* in canopy (B), litter (E), and soil (H); complete stratum without considering plant associations: canopy (C), litter (F) and soil (I). The first two rows refer the oribatid mites species identities that were only found in this stratum and plant; the third row, refers oribatid mites species exclusive on each respective stratum.

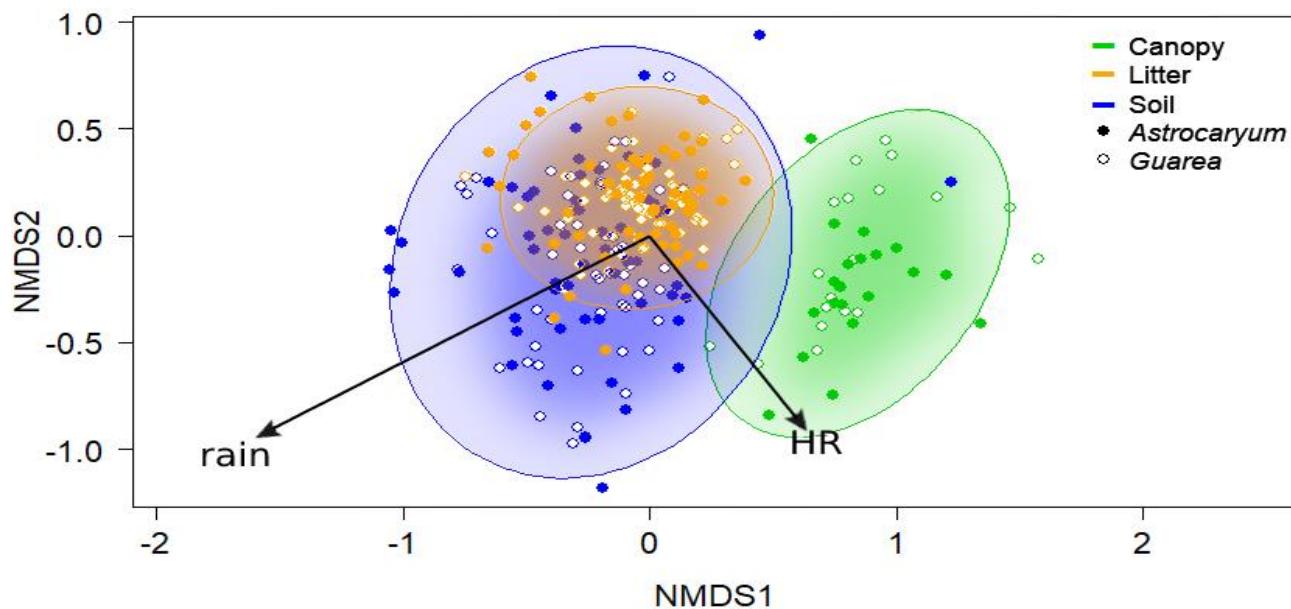


FIGURE 3 Non-metric multidimensional scaling (NMDS) plot (stress=0.189) depicting community composition of oribatid mites in soil, litter and canopy, related with two contrasting trees (*Astrocaryum mexicanum* and *Guarea glabra*). The NMDS is based on Bray-Curtis similarity of relative species abundance for each species in 280 samples. Arrows indicate the post-hoc correlation (with only significant variables shown) of the axes scores with environmental variables (HR=relative humidity; rain=precipitation).

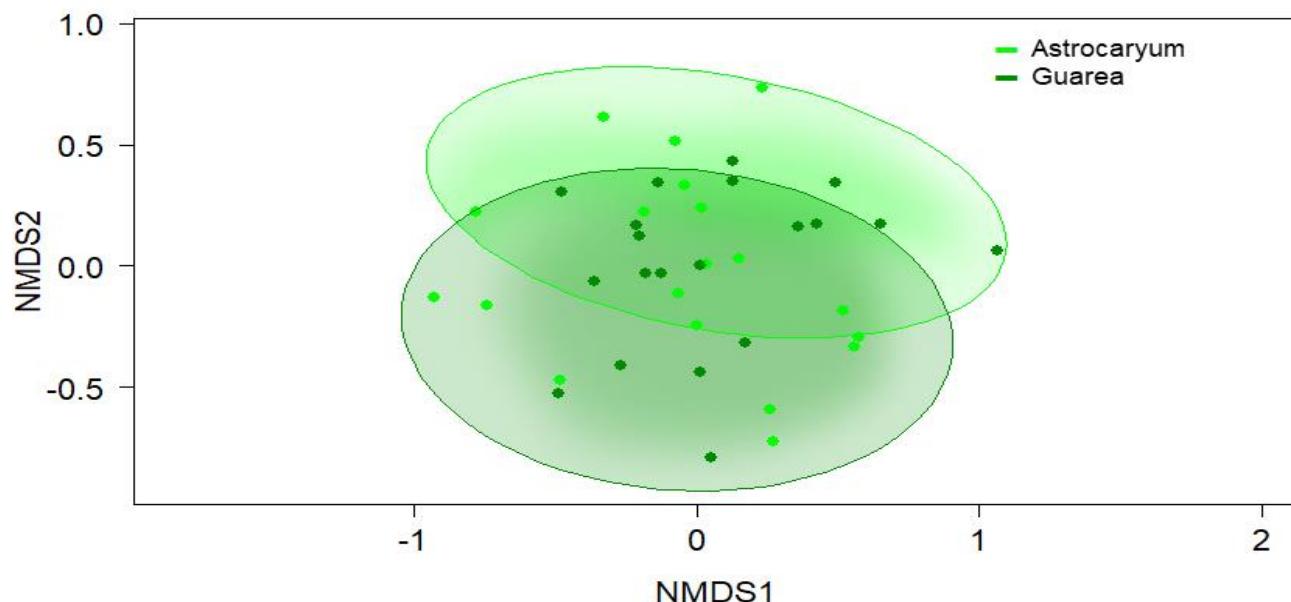


FIGURE 4 Non-metric multidimensional scaling (NMDS) plot (stress=0.20) depicting community composition of oribatid mites in canopy, related with *Astrocaryum mexicanum* and *Guarea glabra*. NMDS is based on Bray-Curtis similarity of relative species abundance for each species from the 40 canopy samples.

TABLE 1 Estimation of oribatid mites species richness by non-parametric first and second order Jackknife estimators in Los Tuxtlas Veracruz from three different strata (soil, litter, canopy).
Sobs= Species observed.

Stratum	Soil (73 <i>Sobs</i> /120 samples)		Litter (83 <i>Sobs</i> /120 samples)		Canopy (50 <i>Sobs</i> /40 samples)	
	Richness estimated	Completeness (%)	Richness estimated	Completeness (%)	Richness estimated	Completeness (%)
Jack1	82.9	88.0	86.0	96.5	50	100
Jack2	87.9	83.1	8.9	93.3	49.1	100

TABLE 2 Atmospheric parameters and total monthly abundance of oribatid mites related with two tree species in Los Tuxtlas Veracruz. Mar = March; Apr= April; Jun= June; Jul= July; Aug= August; Sep= September; Oct= October; Nov= November; Dec= December; Jan= January (2017); February (2017); Rain= precipitation; RH= Relative humidity; Temp= Temperature; A= *Astrocaryum mexicanum*; G= *Guarea glabra*. Months with higher and lower values over the year are in bold and underlined respectively. Rainfall measured in mm; RH measured in percent; Temperature measured in °C.

	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec	Jan	Feb
Rain	92.7	50.5	<u>50.2</u>	224.7	122.5	117.7	178.8	364.3	119.5	192.2	ND	157.3
RH	86.4	82.81	85.49	85.89	89.59	89.89	92.17	91.93	89.24	92.98	ND	<u>79.35</u>
Temp	23.36	25.23	26.66	26.5	26.5	26.53	25.22	24.56	23.6	23.39	ND	<u>22.75</u>
<i>A</i> _{soil}	244	214	87	107	206	131	56	77	97	101	31	<u>3</u>
<i>A</i> _{litter}	625	1330	1103	817	591	250	368	83	83	82	77	<u>40</u>
<i>A</i> _{canopy}	205		<u>119</u>					485		218		
<i>G</i> _{soil}	309	84	98	144	175	213	197	39	78	23	18	<u>11</u>
<i>G</i> _{litter}	692	675	988	824	820	522	348	339	133	118	78	<u>48</u>
<i>G</i> _{canopy}	<u>44</u>		270					69		98		

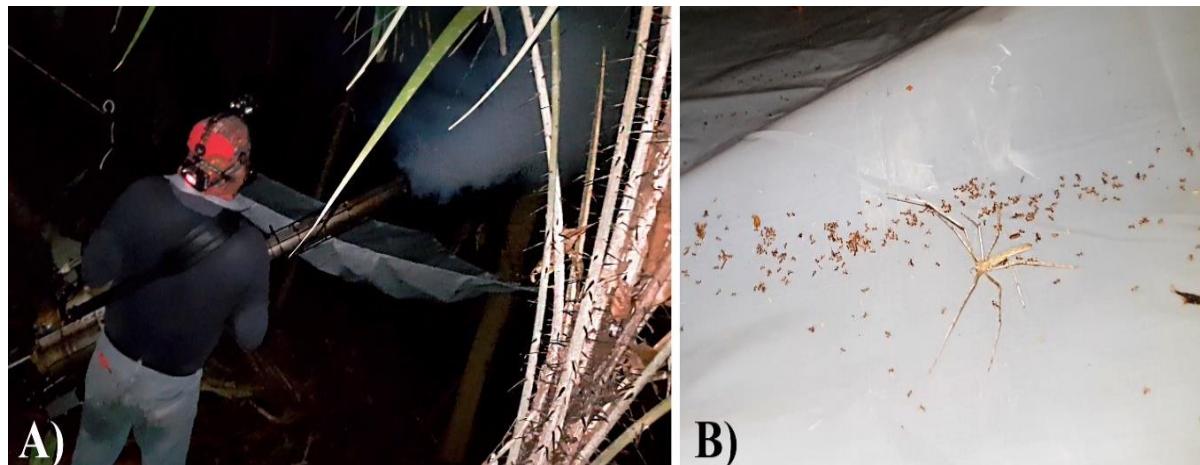
TABLE 3 Results of generalized linear models (significance assessed with type II ANOVA) comparing the influence of two contrasting plant species (*Astrocaryum mexicanum* and *Guarea glabra*), the strata (soil, litter, and canopy) and monthly temporality in relation to the different structural attributes of the oribatid mite community in Los Tuxtlas, Veracruz. For count data on abundance and species richness the analysis was performed based on a quasi-Poisson distribution. For the others continuous variables, the ANOVA was based on a regular linear model. Statistically significant p-values in bold. All analyses are based on 280 samples.

Species richness				
	Chi sq	DF	F value	P value
Tree	0.001	1	-	1
Habitat	170.97	2	-	<0.001
Month	197.38	11	-	<0.001
Abundance				
Tree	0.235	1	-	0.628
Habitat	141.119	2	-	<0.001
Month	174.302	11	-	<0.001
Simpson dominance				
Tree		1	0.052	0.82
Habitat		2	10.293	<0.001
Month		11	1.731	0.067
Pielou evenness				
Tree		1	0.308	0.579
Habitat		2	6.874	0.001
Month		11	2.189	0.015
Effective species number				
Tree		1	0.446	0.505
Habitat		2	27.773	<0.001
Month		11	6.518	<0.001

TABLE 4 Total numerical and structural attributes of the oribatid mite communities related with *Guarea glabra* and *Astrocaryum mexicanum*. G= *Guarea glabra*; A= *Astrocaryum mexicanum*; Hutcheson t test with statistically significant differences in bold. Simpson Dominance; Pielou Evenness; ESN= Effective species number.

	G_{soil}	A_{soil}	G_{litter}	A_{litter}	G_{canopy}	A_{canopy}
Richness	63	67	79	82	43	44
Abundance	1389	1354	5585	5449	481	1027
Dominance	0.0509	0.0524	0.1124	0.1411	0.0412	0.0496
Evenness	0.8232	0.8108	0.6906	0.6542	0.9264	0.8997
ESN	30.2652	30.2349	20.4299	17.8678	32.5898	30.1142
Hutcheson diversity t test						
ESN	30.28	30.24	<u>20.43</u>	17.87	<u>32.6</u>	30.1
Variance:	8.45E-04	9.35E-04	0.00043	0.00052	0.00131	0.00082
t:	0.02949		4.349		1.7271	
df:	2731.9		10915		1072.5	
p(same):	0.97647		<0.001		0.084433	
Dominance:	0.05094	0.05249	0.11242	0.14112	0.04125	0.04961
Variance:	4.60E-06	5.38E-06	9.18E-06	1.50E-05	9.82E-06	8.20E-06
t:	0.48918		5.8344		1.968	
df:	2720.4		10369		1221	
p(same):	0.62475		<0.001		<0.001	

SUPPLEMENT 1 Targeted canopy fogging of *Astrocaryum mexicanum* and *Guarea glabra* used in this study. A) Directed fumigation method with natural pyrethrins placing plastic collecting blankets under trees to capture oribatid mites and arboreal organisms. B) Plastic blanket showing some examples of arthropods collected five minutes after the fumigation process was finished.



Appendix. List and abundance of species recorded from the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. The numbers correspond with total specimens per tree and strata. Strata with higher abundance in bold. G = *Guarea glabra*; A = *Astrocaryum mexicanum*. * Denotes probable incidental records for specific stratum or insufficient data.

	Family	Species	G_{soil}	A_{soil}	G_{litter}	A_{litter}	G_{canopy}	A_{canopy}
Infraorder Enarthronota								
1	Cosmochthoniidae	<i>Cosmochthonius</i> sp. nov.	1	1	1	3	0	0
2	Haplochthoniidae	<i>Haplochthonius clavatus</i>	1	3	0	5	0	0
3	Hypochthoniidae	<i>Eohypochthonius beckii</i>	2	7	12	23	7	18
4	Lohmanniidae	<i>Torpacarus ommittens</i>	21	21	22	12	0	0
5	Lohmanniidae	<i>Torpacarus</i> sp.	17	20	19	18	0	0
6	Lohmanniidae	<i>Lohmannia</i> sp. nov.	0	1*	11	4	0	0
7	Mesoplophoridae	<i>Mesoplophora longisetosa</i>	40	24	19	11	0	0
8	Mesoplophoridae	<i>Mesoplophora</i> sp.	0	1*	11	13	0	0
Infraorder Mixonomata								
9	Epilohmannidae	<i>Epilohmannia pallida</i>	4	5	16	8	0	0
10	Epilohmannidae	<i>Epilohmannia minuta</i>	2	2	6	12	5	12
11	Oribotritiidae	<i>Oribotritia</i> sp.	0	0	0	0	12	27
12	Euphthiracaridae	<i>Acrotritia</i> sp.	0	0	0	0	9	13
13	Euphthiracaridae	<i>Acrotritia ardua</i>	4	4	6	18	0	0
14	Euphthiracaridae	<i>Euphthiracarus ca. breviculus</i>	5	0	11	12	0	0
15	Euphthiracaridae	<i>ca. Euphthiracarus</i>	0	0	9	8	0	0
16	Phthiracaridae	<i>Hoplophorella scapellata</i>	11	13	17	19	0	0
17	Phthiracaridae	<i>Hoplophorella</i> sp.	15	10	22	18	0	0
18	Phthiracaridae	<i>Hoplophorella ca. eximia</i>	6	4	5	9	0	0
19	Phthiracaridae	<i>Steganacarus ca. magnus</i>	0	0	0	0	4	17
Infraorder Holosomata								
20	Trhypochthoniidae	<i>Archegozetes magnus</i>	29	5	4	14	0	0
21	Malaconothridae	<i>Malaconothrus ca. silvaticus</i>	0	1*	4	5	0	0
22	Malaconothridae	<i>Malaconothrus (Trimalaconothrus) ca. canopeus</i>	0	0	0	0	0	11
23	Nothridae	<i>Nothrus ca. magnus</i>	0	0	0	0	3	13
24	Crotoniidae	<i>Camisia ca. horrida</i>	3	3	8	0	5	24
Infraorder Brachyypylina								
25	Nanhermannidae	<i>Cyrthermannia simplex</i>	12	17	53	28	0	0

26	Nanhermannidae	<i>Cyrthermannia ca. florens</i>	0	1*	12	12	13	9
27	Hermannellidae	<i>Sacculobates horologiorum</i>	21	19	64	22	5	11
28	Hermannellidae	<i>Hermaniella</i> sp. nov.	2	4	6	7	0	0
29	Hermannellidae	<i>Sacculobates ca. heterotrichus</i>	3	0	12	15	0	0
30	Neolioididae	<i>Teleolioides madinensis</i>	24	19	95	57	3	10
31	Pherolioididae	<i>Pherolioides ca. minutus</i>	0	0	0	0	5	11
32	Damaeidae	<i>Epidamaeus</i> sp.	0	0	0	0	7	9
33	Damaeidae	<i>Damaeus</i> sp. nov.	8	2	4	6	0	0
34	Cepheusidae	<i>Eupterotegaeus ca. rostratus</i>	0	0	0	0	8	8
35	Cepheusidae	<i>Reticulocephalus ca. grandis</i>	24	14	28	27	0	0
36	Ceratoppiidae	<i>Ceratoppia</i> sp	0	0	0	0	12	10
37	Pelopidae	<i>Ceratorchestes baloghi</i>	7	11	52	49	6	22
38	Liacaridae	<i>Xenillus ca. fazendae</i>	3	5	21	21	0	0
39	Liacaridae	<i>Liacarus</i> sp.	0	0	0	0	5	10
40	Eremulidae	<i>Eremulus rigidisetosus</i>	20	11	35	37	10	18
41	Damaeoliodidae	<i>Fosseremus ca. laciniatus</i>	1*	0	3	2	0	0
42	Heterobelbidae	<i>Heterobelba oxapampensis</i>	0	1*	12	16	0	0
43	Basilobelbidae	<i>Basilobelba</i> sp.	3	7	76	83	0	0
44	Arceremaeidiae	<i>Tecteremaeus cornutus</i>	67	184	48	29	0	0
45	Oppiidae	<i>Oppiella nova</i>	0	0	0	0	7	17
46	Oppiidae	<i>Multioppia</i> sp.	51	77	378	384	11	29
47	Oppiidae	<i>Stachyoppia curvispina</i>	81	44	23	28	0	0
48	Oppiidae	<i>Arcoppia</i> sp.	29	27	16	24	0	0
49	Oppiidae	<i>Ramusella</i> sp.	0	0	0	0	17	41
50	Suctobelbidae	<i>Suctobelbella</i> sp.	0	0	0	0	8	36
51	Dampfiellidae	<i>Dampfiella procera</i>	5	4	54	35	0	0
52	Otocepheidae	<i>Flagellocepheus sagittatus</i>	3	3	7	11	0	0
53	Carabodidae	<i>Cubabodes</i> sp.	0	0	0	0	8	13
54	Carabodidae	<i>Cubabodes verrucatus</i>	39	27	196	169	0	0
55	Carabodidae	<i>Phyllocarabodes</i> sp.	3	1	16	10	0	0
56	Carabodidae	<i>Klapericches</i> sp. nov.	2	0	7	12	0	0
57	Carabodidae	<i>Carabodes</i> sp.	0	0	0	0	9	25
58	Charassobatidae	<i>Charassobates tuberosus</i>	11	7	28	42	0	0
59	Microtegeidae	<i>Microtegeus borhidii</i>	30	27	121	280	19	0
60	Microtegeidae	<i>Microtegeus similis</i>	0	2*	20	12	0	0

61	Microtegeidae	<i>ca. Microtegeus</i>	0	0	0	0	9	0
62	Cymbaeremaeidae	<i>Scapheremaeus tonathiu</i>	1*	0	1	4	8	0
63	Cymbaeremaeidae	<i>Scapheremaeus dirzoius</i>	0	0	0	2*	11	21
64	Cymbaeremaeidae	<i>Scapheremaeus hectoperezius</i>	0	0	0	0	24	19
65	Cymbaeremaeidae	<i>Scapheremaeus baloghius</i>	0	0	0	0	19	13
66	Cymbaeremaeidae	<i>Scapheremaeus alvarezius</i>	0	0	0	2*	11	16
67	Micreremidae	<i>Phylloribatula</i> sp.	0	0	0	0	0	4
68	Licneremaeidae	<i>Licneremaeus discoidalis</i>	4	6	4	7	0	3*
69	Scutoverticidae	<i>Arthrovertex</i> sp.	0	0	0	0	0	20
70	Scutoverticidae	<i>Scutovertex</i> sp.	0	0	0	0	19	0
71	Phenopelopidae	<i>Eupelops suramericanus</i>	1*	1*	54	37	0	0
72	Phenopelopidae	<i>Eupelops acromios</i>	0	0	0	0	3	17
73	Phenopelopidae	<i>Eupelops ca. erinaceus</i>	0	0	9	13	0	0
74	Phenopelopidae	<i>Eupelops</i> sp. nov.	0	0	5	9	0	0
75	Eremaeozetidae	<i>Eremaeozetes diversipeltatus</i>	0	0	4	7	32	152
76	Microzetidae	<i>Schalleria ca. mexicana</i>	7	5	29	22	0	0
77	Microzetidae	<i>Kalyptrazetes desaussurei</i>	5	9	22	14	0	0
78	Microzetidae	<i>Berlezesetes peruvensis</i>	0	2*	17	10	0	0
79	Tegoribatidae	<i>Tectoribates</i> sp.	0	0	1	4	0	0
80	Epactozetidae	<i>Truncozetes sturmi</i>	51	35	1589	1842	0	0
81	Oribatellidae	<i>Oribatella szaboi</i>	3	2	34	53	10	56
82	Oribatellidae	<i>Oribatella serrula</i>	0	0	18	24	0	0
83	Ceratokalummidae	<i>Ceratokalummidae</i> gen nov.	0	0	1*	12	0	0
84	Ceratozetidae	<i>Fuscozetes</i> sp. nov.	9	17	10	10	0	0
85	Ceratozetidae	<i>Ceratozetes ca. monticola</i>	0	0	0	0	30	30
86	Mochlozetidae	<i>ca. Mochlozetes</i>	0	0	2	2	0	0
87	Hemileiidae	<i>Dometorina</i> sp.	0	0	0	0	0	9
88	Scheloribatidae	<i>Scheloribates praeinicisus</i>	165	98	457	359	0	0
89	Scheloribatidae	<i>Scheloribates</i> sp.	138	93	145	59	58	75
90	Scheloribatidae	<i>Scheloribates ca. grandiporus</i>	26	61	18	7	0	0
91	Oripodidae	<i>Benoibates</i> sp. nov.	5	23	9	18	3	50
92	Oripodidae	<i>Oripoda lobata</i>	14	30	56	24	0	14
93	Oripodidae	<i>Oripoda scissurata</i>	1	5	21	16	0	0
94	Oripodidae	<i>Oripoda ca. clavata</i>	0	0	0	0	9	0
95	Protoribatidae	<i>Brasilobates</i> sp.nov.	132	121	203	241	0	0

96	Protoribatidae	<i>Protoribates capucinus</i>	27	22	51	36	0	0
97	Protoribatidae	<i>Protoribates (Triaunguis) praeoccupatus</i>	0	0	0	0	9	72
98	Haplozetidae	<i>Rostrozetes foveolatus</i>	65	81	220	269	9	0
99	Haplozetidae	<i>Rostrozetes ca. dimorphochartes</i>	4	3	13	12	0	0
100	Haplozetidae	<i>Rostrozetes cubanus</i>	0	3	12	12	0	0
101	Haplozetidae	<i>Peloribates</i> sp.	0	0	0	0	0	9
102	Haplozetidae	<i>Nasobates spinosus</i>	0	0	4	8	0	0
103	Galumnidae	<i>Taeniogalumna</i> sp. nov.	36	26	617	485	0	0
104	Galumnidae	<i>Pergalumna hypergranulosa</i>	13	9	46	32	0	0
105	Galumnidae	<i>Pergalumna obsidiana</i>	11	3	35	18	0	0
106	Galumnidae	<i>Pergalumna dactylaris</i>	13	15	34	22	0	0
107	Galumnidae	<i>Pergalumna</i> sp.	0	0	0	0	3	4
108	Galumnidae	<i>Pergalumna ekaterinae</i>	32	30	120	75	0	0
109	Galumnidae	<i>Orthogalumna</i> sp. nov.	3	1	10	4	0	0
110	Galumnidae	<i>Notogalumna rickiglesiasi</i>	0	1*	0	1*	13	23
111	Galumnellidae	<i>Galumnopsis andydoreyae</i>	13	13	124	47	3*	6*

Capítulo III

A new species of *Notogalumna* from the canopy and another new edaphic species of *Galumnopsis* (Acari: Oribatida: Galumnoidea) from the tropical rainforest of Los Tuxtlas, Mexico

FERNANDO VILLAGOMEZ, JOSÉ G. PALACIOS-VARGAS & JAIR PÁEZ

ZOOTAXA 5020 (1): 171–183. <https://www.mapress.com/j/zt/> • ISSN 1175-5326 (Print) • ISSN 1175-5334 (online)
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.5020.1.9> © 2021 Magnolia Press
<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:pub:38CFFBEF-D83B-439D-B5B0-17ED8F0C5F42>

RESUMEN

Se describe e ilustra una nueva especie de *Galumnopsis* (Galumnellidae), que corresponde con el primer registro del género para México, también se describe e ilustra una nueva especie de *Notogalumna* (Galumnidae), siendo en este caso, el segundo registro del género para el país; ambas especies provenientes de la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Veracruz. *Notogalumna rickiglesiasi* sp. nov. habita en el dosel, mientras que *Galumnopsis andydoreyae* sp. nov. se distribuye en el suelo y hojarasca de *Guarea glabra* y *Astrocaryum mexicanum*; lo más probable es que estas especies de ácaros oribátidos no solo se asocien con estas especies vegetales, y se distribuyan por este bosque a lo largo del estrato arbóreo (*Notogalumna*) o del estrato edáfico (*Galumnopsis*). Adicionalmente se incluye una clave dicotómica para la identificación de todas las especies en el mundo de cada género.

A new species of *Notogalumna* from the canopy and another new edaphic species of *Galumnopsis* (Acari: Oribatida: Galumnoidea) from the tropical rainforest of Los Tuxtlas, Mexico

FERNANDO VILLAGOMEZ^{1,2*}, JOSÉ G. PALACIOS-VARGAS^{1,3} & JAIR PÁEZ^{1,4}

¹Laboratorio de Ecología y sistemática de Microartrópodos, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 04510, CD. MX., México.

²Posgrado en Ciencias Biológicas. Unidad de Posgrado. Edificio D. Universidad Nacional Autónoma de México. 04510, Cd. Mx., México.

³ troglolaphysa@hotmail.com;  <https://orcid.org/0000-0001-9097-6813>

⁴ j.d.pl@ciencias.unam.mx;  <https://orcid.org/0000-0002-4643-2760>

*Corresponding author.  lfvillagomez@gmail.com;  <https://orcid.org/0000-0003-4949-9634>

Abstract

The genus *Galumnopsis* (Galumnellidae) is recorded for the first time from Mexico with a new species described here, and *Notogalumna* (Galumnidae), represents a second record for the country, also with a new species; both from the tropical rainforest in Veracruz state. *Notogalumna rickiglesiasi* sp. nov. lives in the canopy, while *Galumnopsis andydoreyae* sp. nov. inhabits soil and litter of *Guarea glabra* and *Astrocaryum mexicanum*; most likely they are not only restricted to these plants but are distributed in this forest on a continuous stratum across canopy (*Notogalumna*) or soil (*Galumnopsis*). A key for the species of each genus is included.

Key words: Galumnellidae, Galumnidae, taxonomy, neotropical region, winged mites

Introduction

The superfamily Galumnoidea is composed of two families who share some more evident features: the reduction or lack of prodorsal lamellae, reduction of tutorium into ridges or lines (*L* and *S*), presence of hinged and auriculate pteromorphs, one to five pairs of porose areas (or even sacculi) and notogastric setation from 10 to 15 pairs, but one of the main differences between them is the shape of chelicera, which can be chelate-dentate (Galumnidae) or pelopsiform (Galumnellidae) (Norton & Behan-Pelletier 2009). For a complete diagnosis of Galumnoidea, Galumnidae and Galumnellidae see Ermilov & Klimov (2017).

The oribatid mite family Galumnidae includes 28 genera and 603 species worldwide (Subías 2004, updated 2021). *Notogalumna* is the genus with the smallest number of species, only eight are known and distributed throughout Australian, Ethiopian, Nearctic and Oriental regions (Warburton 1912; Jacot 1929; Sellnick 1959; Balogh 1960; Mahunka 1988; Balakrishnan 1989; Ramani & Haq 1990; Ermilov & Corpuz-Raros 2015). Whereas only *Notogalumna lagunaensis* Ermilov & Corpuz-Raros, 2015 and *Notogalumna nortoni* Ramani & Haq, 1990 have been recorded from arboreal habitats. The family Galumnellidae is a small family with five genera and 49 species. The genus *Galumnopsis* is distributed in the Pantropical region with 10 registered species (Ermilov & Klimov 2017), subdivided into two subgenera: *Galumnopsis* (*Galumnopsis*) with 10 species and *Galumnopsis* (*Porogalumnella*) with five species (Subias 2004, updated 2021).

Currently, there are records of more than 440 species of oribatid mites in Mexico (Pérez *et al.* 2014; Palacios-Vargas & Iglesias 2004). From the Galumnoidea superfamily, 10 genera and 26 species of Galumnidae were recorded, including one previous record of *Notogalumna africana* Mahunka, 1988 and the potential record of one Galumnellidae (*Porogalumnella quadriporosa* Balogh, 1968 registered as *Pergalumna quadriporosa*) from Quintana Roo state (Vázquez-González *et al.* 2016) which need be further analyzed and confirmed, being this the first record of one species from *Galumnopsis* in Mexico.

Material and methods

Mites were collected from soil and canopy at Los Tuxtlas Tropical Field Station in Veracruz state, Mexico, between 18°34' to 18°36'N and 95°04' to 95°09'W and an altitudinal range from 160 to 180 m asl. from March 2016 to February 2017. Specimens of *Galumnopsis* were collected with soil nucleators mainly from litter and processed by Berlese-Tullgren funnels. Specimens of *Notogalumna* were collected by canopy fogging with a Dyna Fog Black Hawk® (model 2620, series 2) and natural piretrines (Bayer, Pybuthrin 33) directed to the foliage of two species of trees: *Astrocaryum mexicanum* and *Guarea glabra*. White plastic sheets of 2 x 2 m were placed under each tree to catch the specimens, and later they were washed with ethanol 75%. All the material was preserved in 75% ethanol and mounted on slides in Hoyer's medium. Observations and measurements were made using a Carl Zeiss Axistar Plus phase contrast microscope with a drawing tube adapted. Figures were edited in CorelDraw 2020 and Adobe Photoshop CC.

New species

Notogalumna Sellnick, 1959 (9 spp.)

Type species. *Notogalumna praetiosa* Sellnick, 1959

Diagnosis. *Addendum* from diagnosis *sensu* Ermilov & Klimov (2017). Notogastric setae represented by 10 or 11 pairs of alveoli, one pair on pteromorphs.

Notogalumna rickiglesiasi sp. nov.

(Figs. 1–15)

urn:lsid:zoobank.org:act:97B2D882-E9A0-47A2-B877-894E020B69F0

Diagnosis. Bothridial setae clavate, smooth; whole body with faintly granular cerotegument; all prodorsal setae present, *in* minute; all notogastric porose areas present of irregular shape; eleven notogastric setae present, minute; dorsosejugal suture interrupted below *Ad*; body shape almost hexagonal, with protuberances associated with *A1* and *A3*, posterior region of notogaster striated in the middle; lyrifissures *iad* near anal plate; median pore (*mp*) and porose area postanal (*ap*) absent, sexual dimorphism absent.

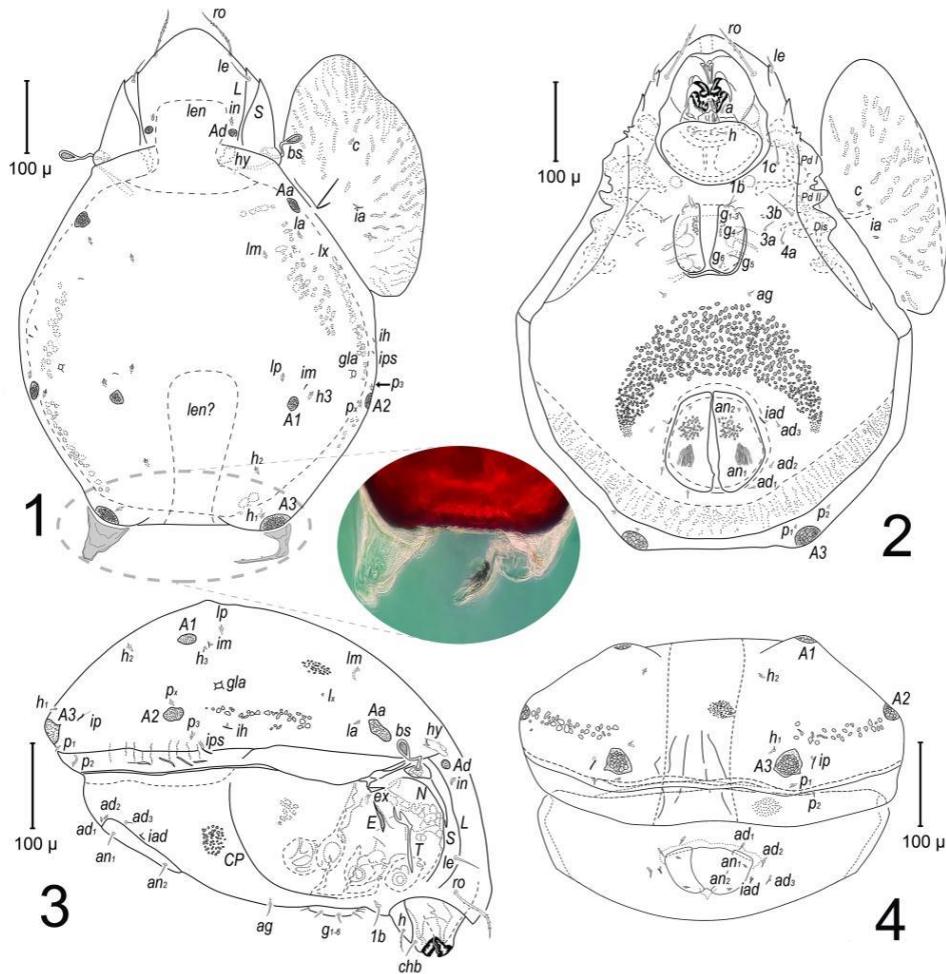
Description. Measurements in µm, average values in parenthesis (N=10). Length 580–670 (620), width 492–532 (515).

Integument. Body mostly dark brown, porose areas darker, notogastric cerotegument granulated, ornamented with ellipsoidal irregular patterns, smaller in caudal region, pteromorphs granulated with the same pattern, ornamented with irregular sclerotized lines. Prodorsum densely punctuated and irregularly striated; two clear and yellowish thinning regions present in notogaster (Fig. 1), the first from prodorsum (*len*), near seta *in* towards notogastric porose area *Aa*, the second (*len?*) from mid caudal region towards *A1*. A waxy semi conical projection can be observed in the caudal region of some specimens, just on the position of porose area *A3*, indicating a high glandular capacity of these structures, this wax was not diluted even in specimens maintained in 75% ethanol (Fig. 1). The surface of subcapitulum, genital and anal plates slightly granulated, anal plates also with striation surrounding *an*, epimeral and anogenital region with the same ornamentation as notogaster.

Prodorsum (Figs. 1,3,5). Rostrum rounded, apical tooth not projecting; lamellar lines *L* and *S* present, arched and parallel; porose area dorsosejugal (*Ad*) (L=19, W=14) small, oval, or semicircular; all prodorsal setae present (Fig. 9). Interlamellar setae (*in*) smooth and minute (4), lamellar setae (*le*) smooth, medium sized (60), rostral setae (*ro*) barbulated and longer than other prodorsal setae (82), inserted near ventral side. Bothridial setae (*bs*) short, clavate tending to globular, stalk thin and curved (L=28), sensillar capitulum smooth, with gradual widening as it approaches apical region (L=30, W=11), ending in gradual thinning.

Notogaster (Figs. 1,3,4). Hexagonal-rounded shape; with dorsophragmata well developed (*hy*); eleven pairs (*lm*, *la*, *c*, *lp*, *p_x*, *h₁*, *h₂*, *h₃*, *p₁*, *p₂*, *p₃*) of minute smooth setae (7), caudal region with three to five longitudinal striae.

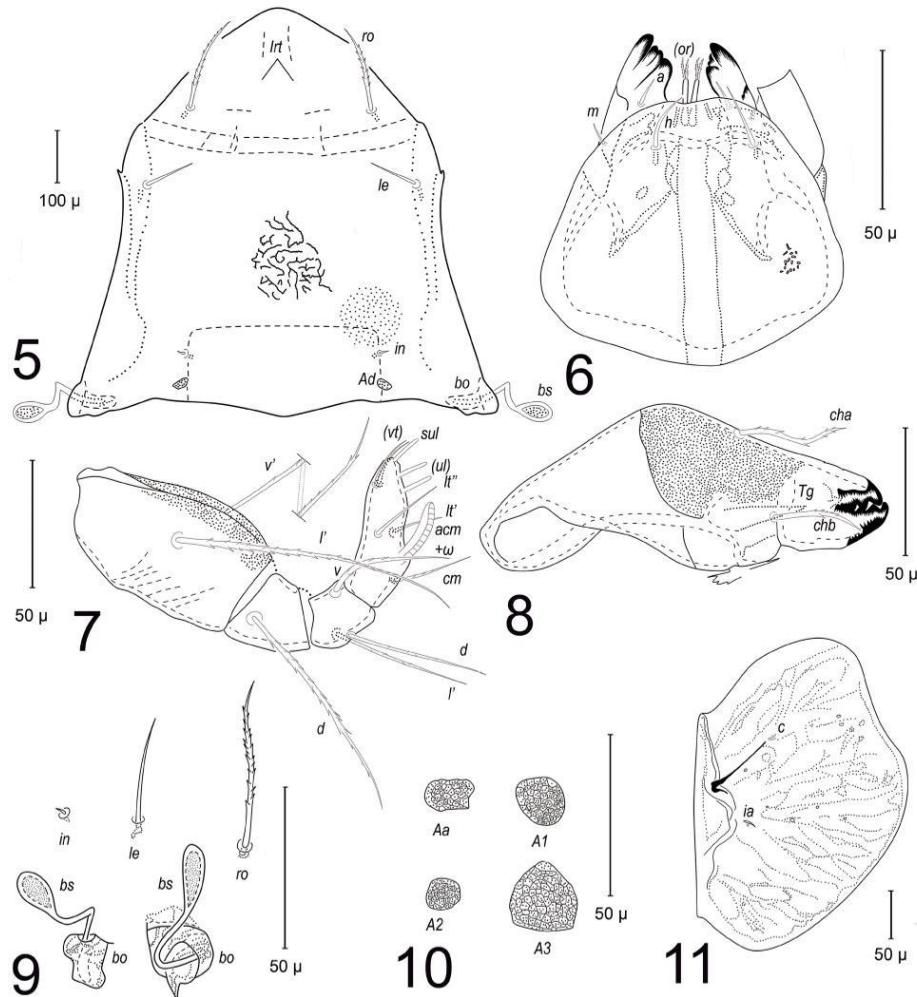
All notogastric porose areas of irregular shape, with an inner polygonal and punctuated ornamentation (Fig. 10). Aa ($L=19$, $W=14$) near hinge, regularly elongated to semicircular; $A1$ ($L=28$, $W=20$) posterior and semicircular, situated in a protuberance (best seen in caudal view) (Fig. 4); $A2$ ($L=25$, $W=15$) lateral to $A1$, directed to body edge; $A3$ ($L=25$, $W=32$) in a posterior protuberance (best seen in posterior view). Notogastric seta lateroanterior (la) below Aa and near hinge, lateromedial (lm) posterior to la and directed towards sagittal line; seta lateroposterior (lp) and h_1 are located above $A1$, between them is situated lyrifissure im ; h_2 is medial and inserted between $A1$ and $A3$, h_3 is located above $A3$; p_1 and p_2 below $A3$ and near the articulation with ventral plate, lyrifissure ip lateral to $A3$ and not between p_1 and p_2 as usual; seta p_3 lateral to $A2$ and near exterior margin, uppermost are located lyrifissures ips and ih ; an extra alveoli (px) is inserted lateral to $A2$. Pteromorph slightly bilobed (Figs. 1,2,11) ($L=335$, $W=207$ in proximal region, 210 in middle and 245 in distal), centrally notched, with seta c (7) near ending of sclerotized notch, lyrifissures ia as usual (Fig. 11).



FIGURES 1–4. *Notogalumna rickiglesiasi* sp. nov. 1. Notogaster in dorsal view, with a microphotograph of caudal region showing the wax present in $A3$; 2. Ventral plate; 3. Lateral region. Pteromorph and legs omitted; 4. Posterior region of notogaster and ventral plate.

Gnathosoma. Subcapitulum morphology as usual in Galumnidae (Fig. 6), slightly bilobed at tip, subcapitular setae setiform, microbarbed. Seta *h* (28) longer than *m* (24) and *a* (20); two pairs of adoral setae (*or*) (12) bifid and barbate. Chelicera (Fig. 8) of normal shape (L=185, W=85), ornamented with punctuations in the anterior region, *cha* (55) longer than *chb* (40), both barbulated; Trägårdh's organ present, projecting towards one third of *chb*, triangular shape. Pedipalp as usual in the group, with chaetotaxy from femur to tarsi 2–1–3–8(1+1). (Fig. 7).

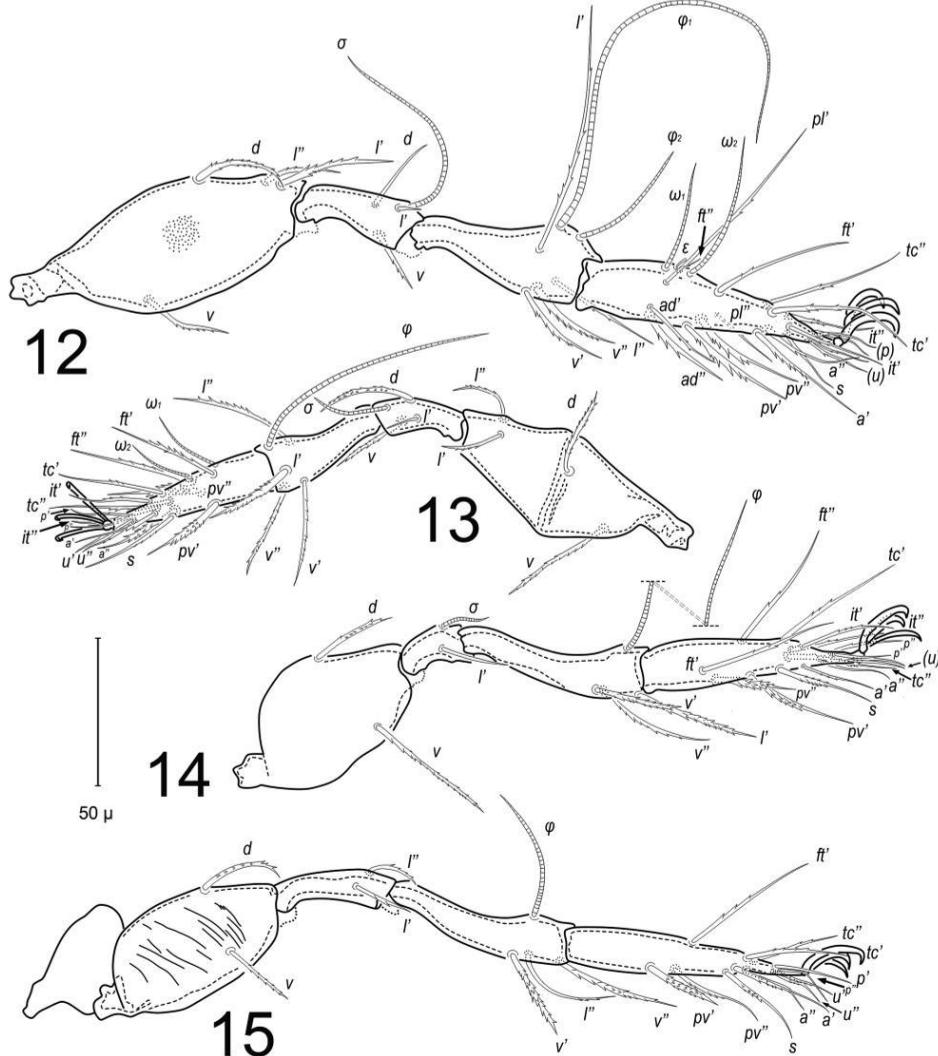
Epimeral and lateral podosomal regions (Figs. 2–3). Epimeral setal formula: 2–0–2–1; setae smooth, and long, except seta *1b* (3) which is minute, some specimens (representing the 8% of all specimens observed) only have the right *1b* seta, lacking left *1b* (even alveoli); seta *3b* (15) longer than *1c* (12), *3a* (6) and *4a* (8), pedotectum I (*Pd I*) subquadrate, pedotectum II (*Pd II*) thinner and directed anteriorly, discidium subtriangular, blunt apex. Circumpedal carina (*CP*) thick, directed to *Pd I*; prodorsal leg niche (*N*) and lateral prodorsal ridges (*T, E*) present, exobothridial (*ex*) (4) seta above *E*, minute and thin.



FIGURES 5–11. *Notogalumna rickiglesiasi* sp. nov. 5. Prodorsum, frontal view; 6. Subcapitulum, ventral view; 7. Right pedipalp, antiaxial view; 8. Right chelicera, antiaxial view; 9. Prodorsal setae; 10. Notogastric porose areas; 11. Right pteromorph, dorsal view.

Anogenital region (Fig. 2). Six pairs of genital setae smooth and thin inserted in formula 3–3 (g_{1-3}) horizontally on anterior edge of the genital plate, g_{4-6} vertically in a row), one pair of aggenital (ag) (4) thin, smooth, two pairs of anal setae (an_{1-2}) (4) and three pairs of adanal setae (ad_{1-3}) (3), adanal lysrifissure (*iad*) above ad_3 and lateral to genital plate. Porose area postanalis absent.

Legs. Measures made in the widest and longest regions of each article, mean N=10. Heterotridactylous legs with punctuated ornamentation on femora. Leg setation and solenidia from I-IV (solenidium in parenthesis). Femora 4–4–2–2; genua 3(1)–3(1)–1(1)–2; tibiae 4(2)–4(1)–3(1)–3(1); tarsi 20(2)–15(2)–15–12.



FIGURES 12–15. *Notogalumna rickiglesiasi* sp. nov. 12. Right leg I, antiaxial view; 13. Left leg II, antiaxial view; 14. Right leg III, antiaxial view; 15. Left leg IV, paraxial view.

Leg I (Fig. 12) Femur L=120, W=63; genu L=60, W=25; tibia L=81, W=41; tarsus L=100, W=34. Solenidium σ (87) inserted distally; φ_1 (205) very long, anterior to φ_2 (60); ω_1 (50) anterior to all tarsal setae, famulus (ε) (6) short, quadrate at tip, ω_2 (66) posterior to f'_1 , pl''' and ε . Leg II (Fig. 13) Femur L=98, W=65; genu L=44, W=23; tibia L=66, W=40; tarsus L=78, W=25. Solenidium σ (37) short, distally; φ (135) long, distally; ω_1 and ω_2 identical in shape (35). Between them is situated f'_1 . Leg III (Fig. 14) Femur L= 95, W=62; genu L=38, W=18; tibia L=93, W=28; tarsus L=110, W=25. Solenidium σ (25) shorter than l' , medially inserted; φ (100) long, inserted near the anterior edge. Leg IV (Fig. 15) Femur L= 95, W=55; genu L=66, W=15; tibia L=95, W=24; tarsus L=115, W=20. φ (60) slightly displaced anteriorly.

Type material. Holotype (female) mounted on slide 08–10–2016, Mexico, Veracruz, Estación de Biología Tropical, Los Tuxtlas, sample by canopy fogging. 16 paratypes on slides with same data. This material is deposited in the Colección de Collembola de México y Ácaros Edáficos, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Etymology. The species *rickiglesiasi* is named in honor of MSc Ricardo Iglesias Mendoza, who has dedicated many years to studying the oribatid mite fauna of Mexico. The epithet is a compound masculine noun in apposition in the nominative case, obtained by joining the affective nickname “Rick” with which he is known to his students and colleagues, his last name “Iglesias” and the desinence “i” in order to avoid possible confusions according to Art. 31.2.1. and the recommendation 31A of the international code of zoological nomenclature.

Remarks. The new species only resembles *Notogalumna floridæ* (Jacot, 1929) from the U.S.A. in having reduced interlamellar setae and a short bothridial seta with blunt apex (obovate head in terms of Jacot (1929)), but can be differentiated by length ratio of lamellar versus rostral setae (the lamellar setae shorter than rostral and in *N. floridæ* the lamellar setae are longer than rostral), porose areas adalares semi rounded instead of triangular shaped, setae lp , h_3 and lyrifissure im anterior to $A2$ and without an evident projection on the basis of pteromophs. Additionally, the only species registered from Mexico is *N. africana* from which it differs in lacking a foveolated notogaster, the presence of four pairs of notogastric porose areas instead of three pairs in the latter species, porose areas $A1$ much smaller and without a boomerang-shape, and by the size of interlamellar and bothridial setae, which are bigger in *N. africana*.

Key for the known species of *Notogalumna**

1	Four pairs of notogastric porose areas	2
1'	Three pairs of notogastric porose areas	4
2	Dorsosejugal suture complete, seta <i>in</i> longer than other prodorsal setae	<i>N. hexagona</i> (Balogh, 1960). Angola
2'	Dorsosejugal suture interrupted or absent, seta <i>in</i> minute or lacking	3
3	Seta <i>in</i> absent, lamellar setae longer than rostral, with conspicuous projection behind pteromophs	<i>N. floridæ</i> (Jacot, 1929). U.S.A.
3'	Seta <i>in</i> present but minute, lamellar setae shorter than rostral, without conspicuous projection behind pteromophs	<i>N. rickiglesiasi</i> sp. nov. Mexico
4	Presence of a paired porose area postanalis	5
4'	Without the presence of a paired porose area postanalis	7
5	Setae <i>in</i> inserted between lamellar ridges	<i>N. lagunaensis</i> Ermilov y Corpuz-Raros, 2015. Philippines and Vietnam
5'	Seta <i>in</i> inserted between lamellar and sublamellar lines	6
6	Lamellar line interrupted, $A1$ surrounded by three alveoli	<i>N. foveolata</i> Balakrishnan, 1989. India and Vietnam
6'	Lamellar line continuous, $A1$ surrounded by two alveoli	<i>N. nortoni</i> Ramani and Haq, 1990. India
7	Seta <i>ad</i> , above anal plate, genital chaetotaxy in 2–4 formulae, notogaster smooth	<i>N. praetiosa</i> Sellnick, 1959. Polynesia, India and Borneo
7'	Seta <i>ad</i> , lateral to anal plate, genital chaetotaxy in 3–3 formulae, notogaster foveolated	<i>N. africana</i> Mahunka, 1988. Tanzania

**N. truncata* (Warburton, 1912) from Seychelles Island is a *species inquirenda* that was poorly described, and the description does not have any useful characters to make a correct species identification, but undoubtedly, this species is part of the genus *Notogalumna* by the truncated posterior part of notogaster and body hexagonal body shape.

***Galumnopsis* Grandjean, 1931 (11 spp.)**

Type species. *Galumnopsis holoscripta* Grandjean, 1931

Diagnosis. See Ermilov & Klimov (2017)

***Galumnopsis (Galumnopsis) andydoreyae* sp. nov.**

(Figs. 16–30)

urn:lsid:zoobank.org:act:2925BB5E-474E-4F9E-9360-4ED3F5F1830A

Diagnosis. Bothridial setae fusiform, smooth; whole body smooth, with a scarce punctuated ornamentation; all prodorsal setae present, *in* and *le* minute, *ro* longer than other prodorsal setae; notogastric porose areas *A2* lacking, all others present, relatively small and semicircular; ten notogastric setae present reduced to alveoli; dorsosejugal suture present; body semicircular and elongated, prodorsum with a pronounced sharp tip, also visible in dorsal view; only lyrifissure *im* and *ip* visible on notogaster; unique median pore present; lyrifissures *iad* very far from anal plate, situated between *ag* and *ad*; with an internal sclerotized groove separating the podosomal and genito-anal region; porose area postanalis present, elongated, sexual dimorphism absent.

Description. Measurements in µm, average values in parenthesis (N=10). Length 325–394 (347), width 227–256.

Integument. Body shining black, smooth looking, ornamentations very scarce on the anterior part of notogaster, punctuated with ellipsoidal irregular patterns, pteromorphs very dark and sclerotized, with a branch-like irregular sclerotized lines. Prodorsum smooth with slightly punctuated ornamentation; with a lighter brownish thinning region present from the half part of prodorsum towards anterior part of notogaster. The surface of subcapitulum, genital and anal plates, genital plates with a medial sclerotized line near middle, epimeral and anogenital region with same scarce punctuated ornamentation as notogaster.

Prodorsum (Figs. 16, 18, 20). Rostrum sharply pointed, apical tooth notably projected forwards, best seen in lateral view (Fig. 18); lamellar lines *L* and *S* present, arched and parallel, line *S* with a diffuse origin from bothridium, but well defined from middle to the end near podosomal region; porose area dorsosejugal (*Ad*) absent. All prodorsal setae present (Fig. 24), setae *in* (13) and setae *le* (3) smooth and minute, setae *ro* smooth and longer than other prodorsal setae (16). Bothridial setae (*bs*) long, stalk thin and curved (L=86), sensillar capitulum at the final third of its dimension, smooth, fusiform, with gradual widening as it approaches apical region (L=170, W=157), ending in gradual thinning, with some internal elongated ornamentation.

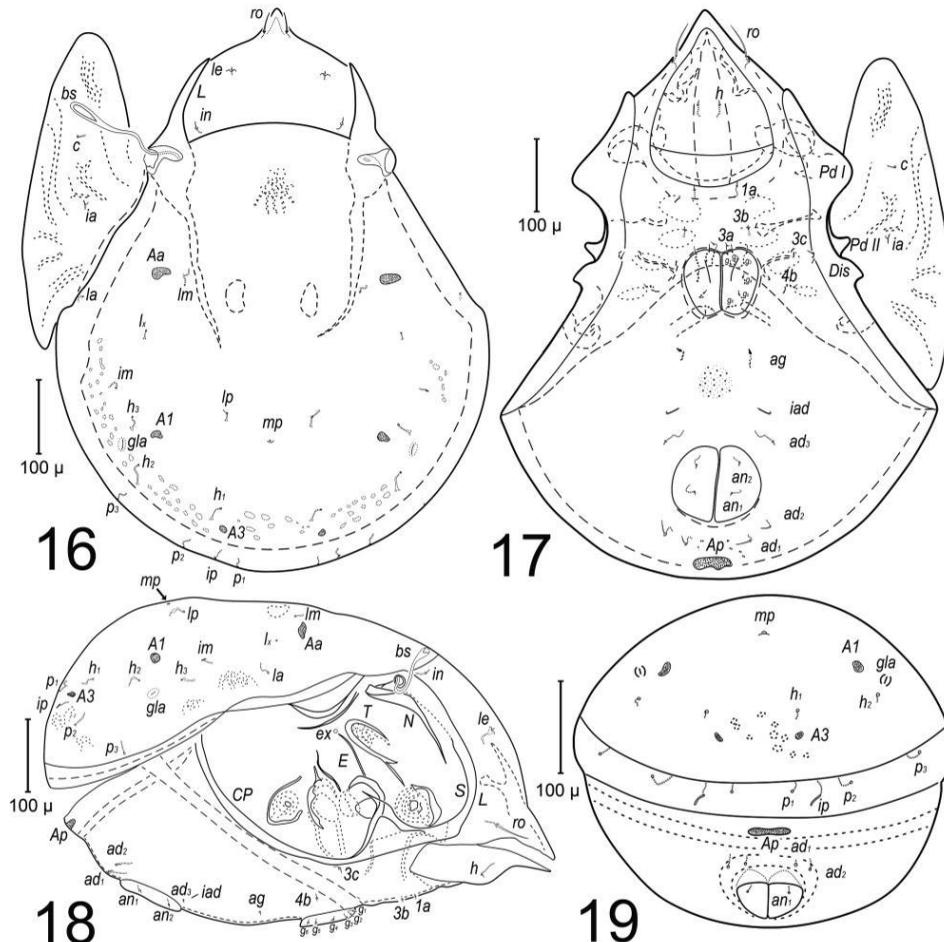
Notogaster (Figs. 16, 18). Semicircular or pear-shaped; with *hy* long and well developed; ten pairs of minute setae reduced to alveoli, *lx* present, without an internal innervation like the others, but always in the same position. Porose areas *A2* lacking, all the others present, small sized and semicircular (Fig. 25). *Aa* (L=6, W=3) bigger than others notogastric porose areas, more elongated than others, situated between *hy* and hinge; *A1* (L=4, W=3) posterior, semicircular or irregular, located at a similar level to *gla* and posterior to median pore (*mp*) (Fig. 19); *A3* (L=2, W=2) smallest, semicircular and between *ip* and *h₁*. Seta *la* very lateral and near hinge, *lm* slightly posterior to *Aa* and directed towards sagittal line; seta *lp* near middle line, between them and slightly below are located the median pore (*mp*); *h₃* above *gla* and lateral to *A1*, lyrifissure *im* above *h₃*; *h₂* is posterior and near *gla* and *A1*, while *h₁* is always above *A3*; *p₁* and *p₂* below *A3*, between them is located lyrifissure *ip* as usual; seta *p₃*, lateral and in a similar level to *h₁*, lyrifissures *ips* and *ih* not visible or absent. Pteromorph clearly bilobed (Fig. 26) (L=49, W=35 in proximal region, 28 in middle and 32 in distal), very dark and sclerotized, heavily centrally notched, with alveoli of *c* seta near the notch sclerotization, lyrifissure *ia* as usual, with an irregular pattern of branching sclerotized lines which becomes faint toward the edges.

Gnathosoma. Subcapitulum subtriangular shaped (Fig. 21), with an evident projecting pointed apex, slightly rounded at tip, subcapitular setae setiform, smooth. Seta *h* (3) thin and smooth. Chelicera (Fig. 23) (L=226, W=88), very elongated and thin, *cha* (108) exceptionally long, micro barbulated from the middle part towards tip; Trägårdh's organ long, from *cha* insertion to near tooth articulation; *chb* not visible. Pedipalp (Fig. 22) chaetotaxy from femur to tarsus 2–1–3–8(1+1). With medium sized femoral seta, genual seta *d* longer than femoral seta, tibial seta *d* longer than all the others of the same article, tarsus with ten setae, one pair of ventral setae, one pair of lateral setae, one culminal (*cm*) and four eupathidic setae (*sul*, *ul*, *ul₂*, *acm*), of which *acm* is fused with solenidion (*ω*).

Epimeral and lateral podosomal regions (Figs. 17–18). Epimeral setal formula: 1–0–3–1; all smooth, and minute. *Pd I* subtriangular, *Pd II* thinner and directed anteriorly, *dis* slightly circular with blunt apex. Circumpedal carina (*CP*) thick, evident and sclerotized; there is a kind of inner belt which passes towards genital plates and finishes posterior to *CP*. Prodorsal leg niche (*N*) and lateral prodorsal ridges (*T, E*) present, exobothridial (*ex*) alveoli above *E*.

Anogenital region (Fig. 19). Six pairs of genital setae smooth and thin inserted in formula 3–3 (g_{1-3}) horizontally on the anterior edge of genital plate, g_{4-6} vertically in a row, one pair of agenital (*ag*) (3) thin, smooth, two pairs of anal setae (an_{1-2}) (3) and three pairs of adanal setae (ad_{1-2}) (13), ad_3 (5) located below *iad*, both anterior and far from anal plates. Porose area postanalalis (*Ap*) present, elongated (L=37, W=5).

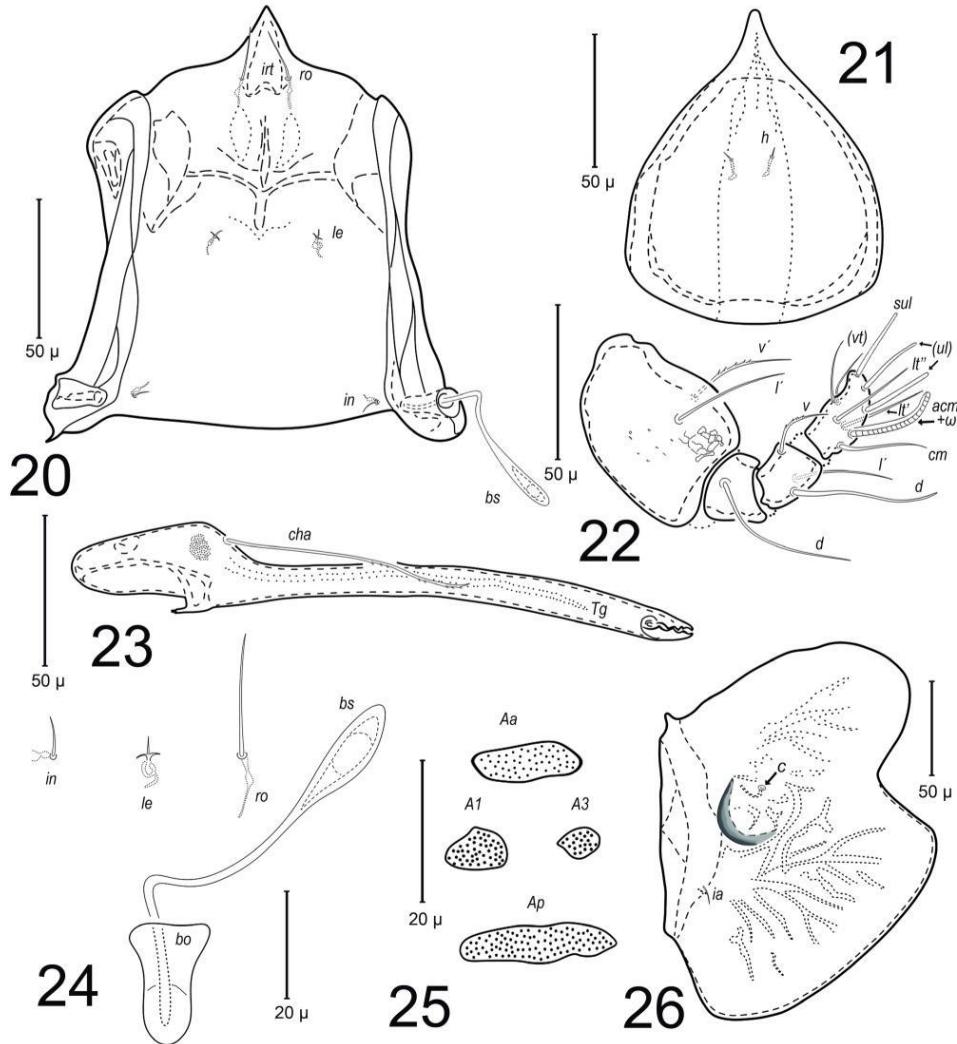
Legs (Figs. 27–30). Measures made in widest and longest regions of each article, mean of N=10. Monodactylous legs with a strong curved claw; punctuated ornamentation on femora. Leg setation and solenidia from I–IV (solenidium in parenthesis). Femora 4–4–2–2; genua 3(1)–3(1)–1(1)–2; tibiae 4(2)–4(1)–3(1)–3(1); tarsi 20(2)–15(2)–15–12.



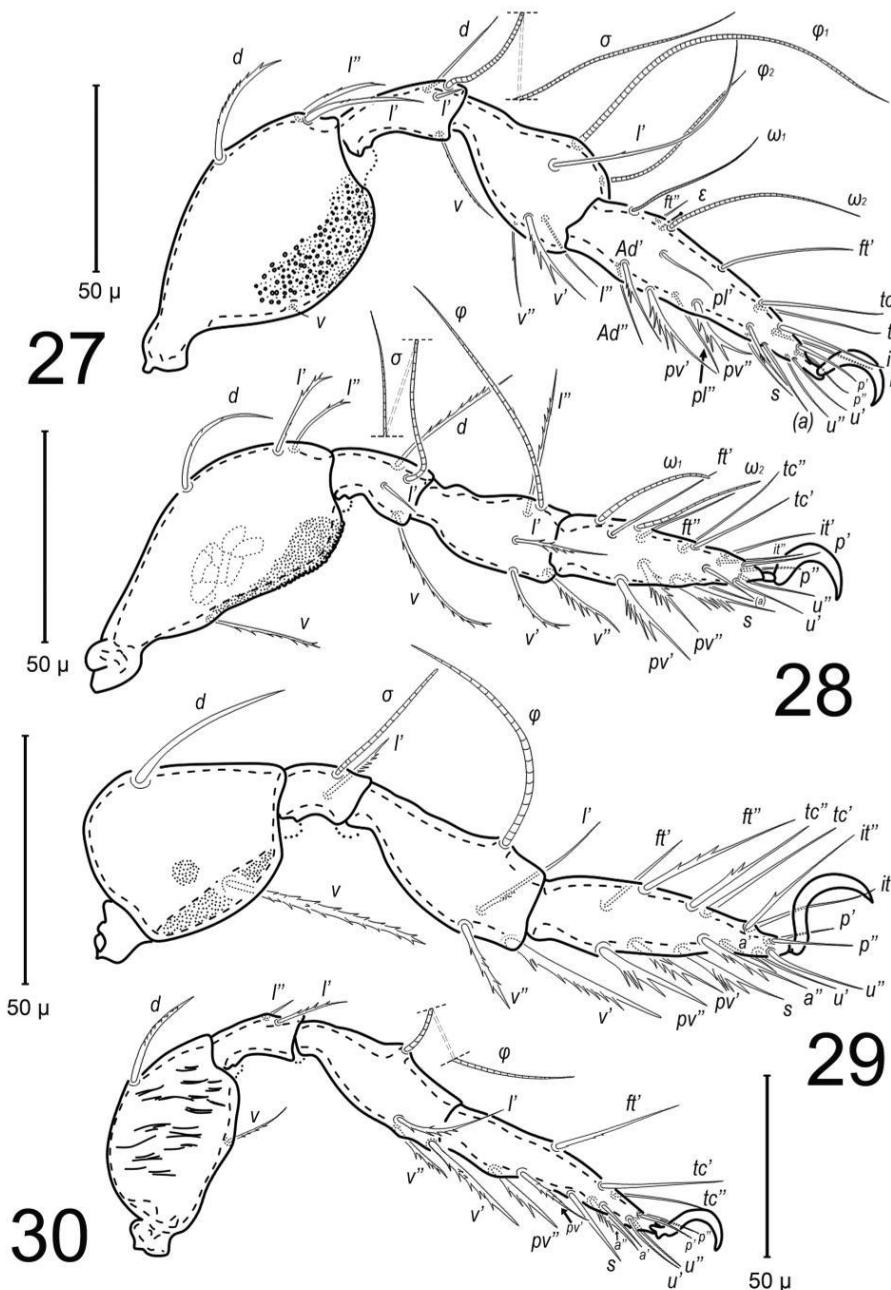
FIGURES 16–19. *Galumnopsis andydoreyae* sp. nov. 16. Notogaster in dorsal view; 17. Ventral plate; 18. Lateral region. Pteromorph and legs omitted; 19. Posterior region of notogaster and ventral plate.

Leg I (Fig. 27) Femur L= 90, W=46; genu L=44, W=12; tibia L=47, W=29; tarsus L=70, W=20. Solenidium

σ (102) long and inserted distally; φ_1 (110) similar in length than σ , inserted slightly medial, anterior to φ_2 which is distal and smaller (50); ω_1 (45) anterior to all tarsal setae, medium sized, ω_2 (55) posterior to ft'' , medium sized but longer than ω_1 , between them are situated ft'' and famulus (ε) (3), short, blunt at the tip. Leg II (Fig. 28) Femur L=80, W=37; genu L=25, W=15; tibia L=35, W=20; tarsus L=48, W=15. Solenidium σ (65) medium sized, distally; φ (75) similar in size than σ , distally inserted; ω_1 (35) and ω_2 (37) identical in shape, blunt apex, between them is situated ft' dorsally. Leg III (Fig. 29) Femur L=42, W=32; genu L=18, W=13; tibia L=43, W=18; tarsus L=50, W=15. Solenidium σ (35) with a blunt apex, longer than l' , medially inserted; φ (60) long, inserted in a small protuberance near the anterior edge. Leg IV (Fig. 30) Femur L=50, W=40; genu L=30, W=13; tibia L=50, W=20; tarsus L=62, W=15. φ (55) medium sized, inserted medially in a small protuberance, similar in length to tarsal ft' .



FIGURES 20–26. *Galumnopsis andydoreyae* sp. nov. 20. Prodorsum, frontal view; 21. Subcapitulum, ventral view; 22. Right pedipalp, antiaxial view; 23. Right chelicera, antiaxial view; 24. Prodorsal setae; 25. Notogastric porose areas; 26. Right pteromorph, dorsal view.



FIGURES 27–30. *Galumnopsis andydoreyae* sp. nov. 27. Right leg I, antiaxial view; 28. Right leg II, antiaxial view; 29. Right leg III, antiaxial view; 30. Left leg IV, paraxial view.

Type material. Holotype (male) mounted on slide 19-03-2016, Mexico, Veracruz, Estación de Biología Tropical, Los Tuxtlas, sample from soil. 17 paratypes on slide and 20 more on ethanol 70% with the same data. This material is deposited in the Colección de Collembola de México y Ácaros Edáficos, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Etymology. The species is named in honor of PhD Andy Dorey Ruiz Huerta, who has dedicated her efforts to the study and treatment of respiratory diseases in Mexico, including research on COVID-19, and also, the fiancé of the senior author. The epithet is a noun in the genitive case obtained directly from the modern feminine personal name Andy Dorey according to Art. 31.1.2. of the international code of zoological nomenclature.

Remarks. The 11 species of this group are distributed in Africa (6), America (4), and Oceania (1), which denotes mainly a Gondwanan distribution. Most of the representatives of this genus share a common morphological pattern (except *Galumnopsis Saggita* Balogh, 1970), the reason why they look very similar to each other, and the main features to distinguish the species are the shape of sensillar setae, presence or absence of prodorsal seta, porose area dorsosejugal, porose area postanalis, position of seta *ad₃* in ventral plate and recently we observed that the position of seta *h₁* on the notogaster can be a very useful character for species delimitation. This new species shares clavate sensillar setae with another six members but can be distinguished by a special combination of characters. It can be differentiated from *G. clavata* Mahunka, 1983 by the smooth body surface against foveolated, all notogastric porose areas well defined, the presence of median pore, lyrifissure *im* anterior to *h₃* and not between *h₃* and *lp*, seta *h₂* and *h₃* near to *A1* and seta *h₁* above *A3*; from *G. holoscripta* Grandjean, 1931 it differs in cheliceral insertion apodeme scar near height of *Aa* and *Im*, position of seta *h₁*, disposition of genital setae, *Aa* and *A1* vertically aligned, bigger distance between *ad₂* and *ad₃* in ventral plate, and finally *Ap* not illustrated or mentioned in *G. holoscripta*, probably absent; from *G. longisetosus* Mahunka, 1986 it can be easily distinguished by the short lamellar setae and sensillar setae without minute spicules; from *G. ruginervis* Balogh, 1962 in having a minute lamellar setae, median pore at height of *A1* and position of *gla* posterior to *A1*; from *G. sellnicki* Balogh, 1960 in the presence of lamellar setae, *Ap* bigger in size, sensillar setae less globular in shape and a curved dorsosejugal suture instead of straight in the later species; finally, it can be distinguished from *G. secunda* (Sellnick, 1923) in the scar of chelicera insertion posterior to *Aa*, *h₁* above *A3* and not between them, *Ap* bigger in size, *im* far from *A1* and the absence of *Ad*.

Key for the known species of *Galumnopsis**

1.	Sensillar setae clavate	2
1'.	Sensillar setae non clavate	8
2.	All prodorsal setae present, at least minute	3
2'.	At least with one prodorsal seta reduced to one alveolus	5
3.	Notogaster foveolated, porose area <i>Aa</i> well defined, <i>A1</i> and <i>A2</i> diffuse	<i>G. clavata</i> . Mahunka, 1983. Tanzania
3'.	Notogaster non foveolated, all notogastric porose areas well defined	4
4.	Legs tridactylous, seta <i>le</i> notably longer than all the others prodorsal setae	<i>G. longisetosus</i> Mahunka, 1986. Tanzania
4'.	Legs monodactylous, seta <i>ro</i> notably longer than all the others prodorsal setae	<i>G. andydoreyae</i> sp. nov. Mexico
5.	Prodorsal setae <i>in</i> reduced to alveoli	6
5'.	Prodorsal setae <i>in</i> and <i>le</i> reduced to alveoli	7
6.	Porose area <i>Ad</i> present in prodorsum, <i>h₁</i> between porose areas <i>A3</i>	<i>G. secunda</i> (Sellnick, 1923). Brasil
6'.	Porose area <i>Ad</i> absent in prodorsum, <i>h₁</i> above <i>A3</i>	<i>G. ruginervis</i> Balogh, 1962. The Democratic Republic of the Congo
7.	Seta <i>Ag</i> , lyrifissure <i>iad</i> and seta <i>ad₃</i> orientated in a row and symmetrically spaced, <i>A1</i> and <i>A2</i> relatively close to each other	<i>G. sellnicki</i> Balogh, 1960. Angola
7'.	Seta <i>Ag</i> , lyrifissure <i>iad</i> and seta <i>ad₃</i> not orientated in a row and with different distance of separation, <i>A1</i> and <i>A3</i> far from each other	<i>G. giganteus</i> Ermilov, Sidorchuk and Ribalov, 2011. Etiopia
8.	Sensillar seta bacilliform or rod like	<i>G. holoscripta</i> Grandjean, 1931. Panama
8'.	Sensillar seta non bacilliform or rod like	9
9.	All prodorsal setae present, body size bigger than 1000 µm	10
9'.	Setae <i>in</i> and <i>le</i> absent, body size smaller than 850 µm	<i>G. rostrata</i> Balogh, 1962. Tanzania
10.	Sensillar setae long and setiform, prodorsum elongated with a projection before rostrum, all prodorsal setae reduced to alveoli or indiscernible	<i>G. sagitta</i> (Balogh, 1970). New Guinea
10'.	Sensillar setae medium sized and lanceolated, with a terminal tooth, all prodorsal setae clear visible, prodorsum not elongated	<i>G. lanceosensis</i> Ermilov and Kaluz, 2012. Ecuador

* We consider *Galumnopsis* and *Porogalumnella* as two different genera in *sensu* Ermilov & Klimov (2017), mainly by the difference that the latter has only two pairs of notogastric porose areas, a body with a noticeable sculpture and a characteristic shape of bothridial setae, but more studies are needed for a complete assessment of these taxa.

Acknowledgments

This contribution is part of the PhD studies of the senior author, thanks to the Postgraduate program in Biological Sciences of the UNAM and CONACyT whom gave a scholarship. Fieldwork was supported by the project PAPIIT (DGAPA, UNAM) IN214816: "Microarthropod ecology of Los Tuxtlas forest, Veracruz" in charge of Dr. José G. Palacios Vargas. We had logistic help from the personal of Tropical Biology Station of Los Tuxtlas, Veracruz, mainly from Biól. Rosamond Coates and Biól. Martha Madura. Mr. Santiago Sinaca helped in the guidance and collecting samples. MSc Karen M. Pedersen helped with the review of the manuscript and gave criticism. Dr. Prof. Roy Norton provided necessary literature for this work.

References

- Balakrishnan, M.M. (1989) Three new species of Oribatei from Kerala, India. *Indian Journal Acarology*, 10 (1–2), 23–29.
- Balogh, J. (1960) Oribates (Acari) nouveaux d'Angola et du Congo Belge (2ème série). *Companhia de Diamantes d'Angola, Lisboa*, 51, 15–40.
- Balogh, J. (1962) Mission zoologique de l'I.R.S.A.C. en Afrique orientale (P. Basilewsky et N. Leleup). LXXV. Acari Oribates. *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale Tervuren Belgium, Zoologie*, 110, 90–131.
- Balogh, J. (1970) New oribatids (Acari) from New Guinea. II. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 16 (3–4), 291–344.
- Ermilov, S.G. & Corpuz-Raros, L. (2015) A new species of *Notogalumna* (Acari, Oribatida, Galumnidae) from the oriental region with a key to known species. *Acarologia*, 55 (3), 267–276.
<https://doi.org/10.1051/acarologia/20152168>
- Ermilov, S.G. & Káluz, S. (2012) Four new species of the superfamily Galumnoidea (Acari: Oribatida) from Ecuador. *Zootaxa*, 3481 (1), 27–38.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.3481.1.2>
- Ermilov, S.G. & Klimov, P.B. (2017) Generic revision of the large-winged mite superfamily Galumnoidea (Acari, Oribatida) of the world. *Zootaxa*, 4357 (1), 1–72.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4357.1.1>
- Ermilov, S.G. Sidorchuk E.A. & Ribalov L.B. (2011). Three new species of oribatid mites (Acari: Oribatida: Galumnoidea) from Ethiopia. *International Journal of Acarology*, 37 (1), 2–17.
<https://doi.org/10.1080/01647954.2010.528799>
- Grandjean, F. (1931) Observations sur les Oribates (2e série). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 2e Série, 3, 651–665.
- Jacot, A.P. (1929) American Oribatid mites of the subfamily Galumninae. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 69 (1), 1–56.
- Mahunka, S. (1983) Oribatids from the eastern part of the Ethiopian region (Acari), IV. *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*, 75, 327–338.
- Mahunka, S. (1986) Oribatids from Africa (Acari, Oribatida), IV. *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*, 78, 301–317.
- Mahunka, S. (1988) The oribatid fauna of Tanzania (Acari), II. *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*, 80, 189–213.
- Norton, R.A. & Behan-Pelletier, V. (2009) Chapter 15. Oribatida. In: Krantz, G.W. & Walter, D.E. (Eds.), *A manual of Acarology. 3rd Edition*. Texas Tech University Press, Lubbock, Texas, pp. 421–564.
- Pérez, T.M., Guzmán-Cornejo, C., Montiel-Parra, G., Paredes-León, R. & Rivas, G. (2014) Biodiversidad de ácaros en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad, Suplemento*, 85, S399–S407.
<https://doi.org/10.7550/rmb.36160>
- Palacios-Vargas, J.G. & Iglesias, R. (2004) Oribatei (Acari). In: Bousquets J.L., Morrone, J.J., Ordoñez, O.Y. & Fernández, I.V. (Eds.), *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. Vol. IV*. Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F. pp. 431–468.
- Ramani, N. & Haq, M.A. (1990) Oribatid mites from coconut palm. II. A new species of *Notogalumna* (Acari: Oribatei) from Kerala, India. *Acarologia*, 31 (4), 401–404.
- Sellnick, M. (1923) Oribatídeos brasileiros. I. Galumnae. *Archivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 24, 281–320.
- Sellnick, M. (1959) Zwei Oribatidenarten P. Kramers (Acarina). *Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut*, 87, 79–87.
- Subías, L.S. (2004) Listado sistemático, sinónimico y biogeográfico de los ácaros oribátidos (Acariformes: Oribatida) del mundo (Excepto fósiles). (16^a actualización). *Graellsia*, 60, 3–305. [updated march, 2021, http://bba.biouem.es/cont/docs/RO_1.pdf]
<https://doi.org/10.3989/graeellsia.2004.v60.iExtra.218>

- Vázquez-González, M.M., May-Uicab, D.A. & Alamilla-Pastrana, E.B. (2016) Riqueza específica y biodiversidad de Cozumel, Quintana Roo, México. *Teoría y Praxis*, 19, 137–171.
<https://doi.org/10.22403/UQROOMX/TYP19/07>
- Warburton, C.M.A. (1912) XX—The acarina of the Seychelles. *Proceedings of the Cambridge Philosophical Society*, 14 (1), 349–363.
<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1912.tb00105.x>

DISCUSIÓN GENERAL

Atributos de la estructura de la comunidad de los ácaros oribátidos

En el gradiente vertical forestal, las especies vegetales poseen diferentes características y estrategias que les permiten su establecimiento incluso en condiciones adversas, como su altura, el tipo de hoja, forma de las raíces, productividad, etc. por lo que estas diferencias podrían incidir directamente sobre las comunidades de oribátidos asociados. Particularmente en el dosel, las especies arbóreas poseen diferencias en su follaje, forma de crecimiento y arquitectura, por lo que ofrecen diferentes microambientes para los oribátidos. La variación en las ramificaciones, textura de la corteza, tipo de hoja, asociación con algas, líquenes y epífitas, entre otros, generan una variedad de opciones de alimentación y hábitat, así como un mosaico de micro condiciones y refugios potenciales (Sobek et al., 2008).

La curva de acumulación de especies para estos ácaros mostró una completitud contrastante con respecto a los estratos. Con alto potencial para registrar de 10 a 13 especies adicionales en el estrato del suelo, en la hojarasca se podrían encontrar de 2 a 6 especies más, mientras que en el dosel, los estimadores sugieren que las probabilidades de encontrar especies adicionales relacionadas con estas dos especies arbóreas son muy bajas o incluso nulas, estos resultados también deben tomarse con cierta cautela, ya que en el diseño experimental para los tres estratos, no se incluyeron muestras de biotopos particulares como musgos, madera en descomposición, troncos, líquenes y otras epífitas.

Aunque el número de muestras difiere en cada uno de los estratos estudiados, si se estandariza todas las muestras del dosel al mismo número que las del estrato edáfico, es posible observar que la abundancia de ácaros oribátidos es más alta en el estrato del mantillo, seguido por el dosel y finalmente en el suelo. Esto contrasta con estudios previos realizados en diferentes regiones biogeográficas y con diferentes métodos de recolección. Por ejemplo, Paoletti et al. (1991) encontraron que la abundancia de ácaros oribátidos era 10.5 veces mayor en suelo suspendido de bromelias en comparación con los estratos edáficos del bosque en un bosque tropical de Venezuela. Por su parte, Lindo & Winchester (2006) no encontraron diferencias en la abundancia de ácaros oribátidos entre el estrato edáfico y el dosel en un bosque templado de Canadá, pero sí en su composición específica. Estas diferencias resaltan la importancia de considerar las características de cada estrato, condiciones ambientales, la ubicación y los métodos de recolección al estudiar las comunidades de ácaros oribátidos, ya que considerar únicamente los estratos edáficos (suelo y hojarasca) puede resultar en un sesgo considerable de la diversidad total, particularmente porque el dosel alberga una proporción sustancial de especies aún no descritas para la ciencia (Winchester et al., 1999; Lindo & Winchester, 2006; Villagomez et al., 2021; Palacios-Vargas et al., 2022).

En este trabajo, la mayor abundancia se registró para suelo y hojarasca en la estación de secas, lo que puede deberse a que, en esta temporada, estas comunidades de ácaros no son tan afectadas por las altas lluvias torrenciales y vientos fuertes comunes en la región. En el mantillo, las cuatro especies más abundantes (*Truncozetes sturmi*, *Taeniogalumna* sp. nov., *Scheloribates*

praeincisus y *Multioppia* sp.) son micro y macrofitófagos de tamaño pequeño, entre 300 y 450 μm , y pueden tener ventajas para acceder a los intersticios del suelo en busca de humedad, donde pueden resguardarse y alimentarse al mismo tiempo, explotando recursos que las especies más grandes ($>700 \mu\text{m}$) no pueden obtener. En el estrato arbóreo, la mayor abundancia se reportó en los meses de lluvia para ambas especies de plantas, lo que concuerda con los resultados reportados por Palacios-Vargas et al. (2007) en bosques templados de México, y puede deberse a la mayor disponibilidad de agua para funciones fisiológicas y como aceleradora del proceso de descomposición de la materia orgánica suspendida. Aunque las lluvias también pueden ser capaces de lavar las hojas, ramas y troncos de los árboles, los organismos del dosel generalmente presentan adaptaciones morfológicas para evitar ser arrastrados por la lluvia y vientos fuertes como una forma corporal más comprimida y la presencia de al menos una uña central desarrollada (Aoki, 1973), recientemente se ha demostrado que la forma y curvatura de las uñas ayuda a ciertos grupos de oribátidos a no ser arrastrados por corrientes acuáticas intermareales (Pfingst et al., 2020), por lo que el mismo fenómeno podría inferirse para el dosel, sin embargo, futuras investigaciones para confirmar esta hipótesis son necesarias.

Factores bióticos y abióticos como moduladores de las comunidades

En el presente trabajo se reporta la influencia de la temporalidad mensual y la estratificación vertical del hábitat sobre la composición general de la comunidad de oribátidos en esta selva tropical. La humedad relativa y la precipitación fueron identificadas como factores que influyen en la estructuración de estas comunidades en los estratos edáficos, mientras que la temperatura atmosférica no tuvo un efecto significativo. Las especies contrastantes de árboles no tuvieron un efecto significativo en los oribátidos del suelo, pero influyeron en la riqueza, abundancia y diversidad de estas comunidades en la hojarasca, pero no en su composición específica, lo que sugiere un impacto indirecto de las especies de árboles en las comunidades de oribátidos en este estrato, probablemente a través de la provisión diferencial de materia orgánica y nutrientes en el suelo forestal.

En el dosel, los parámetros atmosféricos no se relacionaron significativamente con las comunidades de oribátidos, mientras que la identidad vegetal de los árboles mostró un efecto significativo en la estructura de la comunidad de ácaros en este estrato, principalmente en términos de abundancia relativa, esta diferencia puede ser impulsada por la presencia de algunas especies poco comunes, que pueden estar asociadas diferencialmente a una u otra especie arbórea (por ejemplo, *Malacothrus (Trimalacothrus) ca. canopeus*, *Scutovertex* sp., *Peloribates* sp. y *Protoribates (Trianguis) praeoccupatus*). Además, la identidad y características contrastantes de los árboles influyó positivamente en la composición, abundancia, dominancia y diversidad de las comunidades de ácaros oribátidos, pero no en su riqueza. Aunque ambas especies vegetales pertenecen al mismo estrato del dosel medio, estas diferencias pueden asociarse con el hecho de que *G. glabra* no acumula hojarasca en su copa, mientras que *A. mexicanum* aunque ambas especies vegetales pertenecen al mismo estrato arbóreo del dosel medio

Observaciones similares fueron reportadas por Karasawa y Hijii (2008), quienes analizaron la diversidad, morfología, y estrategia reproductiva de ácaros oribátidos en diversos estratos y microambientes de bosques experimentales en Japón, incluyendo el suelo y mantillo, observando que existen grupos bien delimitados de ácaros en cada uno de los estratos, siendo el dosel una comunidad generalmente independiente a la fauna edáfica. Adicionalmente, mencionan que la poca diversidad arborícola puede deberse a que estos organismos se encuentran expuestos de forma constante a la insolación, viento y lluvias, por lo que únicamente aquellas especies adaptadas morfo-fisiológicamente a este ambiente podrían habitarlo de forma exitosa. De manera similar, Aoki (1973) analizando la comunidad de oribátidos en cuatro especies arbóreas, concluye que además de existir especies que habitan exclusivamente el dosel, la composición específica de estos ácaros también varía entre las especies de árbol en que habitan, aunque Lindo y Stevenson (2007) reportan para un bosque templado que la comunidad de oribátidos puede no mostrar diferencias significativas en su estructura en los mismos biotopos muestrados para diferentes individuos arbóreos. Aunque una de las limitaciones de la colecta de ejemplares en el dosel por medio de fumigaciones, es la pérdida de información sobre la altura en la que se distribuyen los ejemplares y el micro hábitat particular, estos hallazgos confirman que, aunque la identidad arbórea puede no influir significativamente en toda la comunidad de ácaros, pero es capaz de modular significativamente la composición de las comunidades de ácaros oribátidos en el dosel.

En relación con los patrones de abundancia de ácaros oribátidos en los diferentes estratos, existen resultados contradictorios, Paoletti et al. (1991) reportan 10.5 veces más ácaros oribátidos asociados con suelo suspendido de bromelias epífitas en comparación con las capas de suelo forestal en una selva tropical de Venezuela, mientras que Lindo y Winchester (2006) no hallaron diferencias significativas en la abundancia de estos ácaros entre el suelo suspendido del dosel y la capa edáfica de un bosque templado en Canadá, mientras que en el presente estudio se encontró una mayor abundancia en el mantillo.

Estas discrepancias pueden explicarse por la preferencia de los ácaros oribátidos por hábitats que contengan altos niveles de materia orgánica y carbono, ya que estos ácaros desempeñan un papel clave en la fragmentación y descomposición, especialmente en el suelo y la hojarasca, donde se encuentra la mayor cantidad y calidad de materia orgánica (Franklin et al., 2004). En condiciones tropicales y húmedas, las tasas de descomposición se aceleran debido a la retención de humedad en el suelo durante los procesos de humificación y mineralización (Janssens et al., 2015), lo que proporciona condiciones favorables para estos organismos, incluso durante la estación seca. Por otro lado, en el dosel arbóreo, la cantidad de materia orgánica involucrada en la descomposición es generalmente menor y se limita a algunos parches de suelo suspendido, por lo que los recursos alimentarios son distintos y a menudo asociados con materia vegetal fresca, como hojas, musgos, hongos, algas o líquenes (Fagan y Winchester, 1999; Lindo, 2010), incluso se ha reportado que la distribución de los ácaros oribátidos en el dosel se encuentra influenciada por la especificidad del micro hábitat (Fagan et al., 2005) y su especialización hacia diferentes recursos alimentarios y microclimáticos (Behan-Pelletier et al., 2008).

Patrones de estratificación vertical de las comunidades de ácaros oribátidos

Las diferencias significativas en las comunidades de ácaros oribátidos no son solo el resultado de las diferentes especies albergadas por cada árbol, sino también debido a la mayor abundancia de oribátidos asociados con *A. mexicanum*. De las 37 especies compartidas en ambas especies arbóreas, 31 tienen una mayor abundancia en la palma (especialmente *Eremaeozetes diversipeltatus*, *Protoribates (Triunguis) praeoccupatus*, *Ramusella* sp., *Suctobelbella* sp., *Benoibates* sp. nov. y *Oribatella szaboi*), dos presentaron la misma abundancia (*Ceratozetes ca. monticola* y *Eupterotegaeus ca. Rostratus*), y únicamente cinco registraron una mayor abundancia en *G. glabra* (*Cyrthermannia ca. florens*, *Ceratopia* sp., *Scapheremaeus hectoperezius*, *Scapheremaeus baloghius* y *Scutovertex* sp.). Esta diferencia probablemente se deba a características particulares de *A. mexicanum*, como la capacidad de retener materia orgánica y formar suelo suspendido y la mayor presencia de musgos y líquenes, lo que representa una mayor cantidad de nichos y recursos potenciales, como alimento o refugio (Behan-Pelletier et al., 2008; Martínez-Colín, 2016). Resultados similares sobre la abundancia y diversidad de especies en árboles que almacenan suelo suspendido han sido reportados previamente, incluso para bosques templados y con diferentes métodos de recolección (Winchester et al., 1999; Lindo & Winchester, 2006).

En esta investigación fue posible detectar un patrón vinculado con la distribución vertical de las especies primitivas de ácaros Enarthronota, según la clasificación de Lindquist et al. (2009), ya que, se encontraron relacionadas únicamente con las capas edáficas (suelo y hojarasca), con solo una especie (*Eohypochthonius beckii*) reportada en el dosel. Aunque se han registrado oribátidos “primitivos” en el dosel de los taxa Palaeosomata, Parhyposomata y Enarthronota en bosques templados (Winchester et al., 1999; Lindo y Winchester, 2006; 2007b; Sobek et al., 2008), estos grupos representan menos del 15% de las especies y están típicamente ausentes en bosques subtropicales y tropicales (Franklin et al., 1998; Palacios-Vargas et al., 2003; Murvanidze y Arabuli, 2015). La razón detrás de esta segregación vertical no está clara, pero dos rasgos son comunes entre estas especies de Enarthronota: patas con una sola garra (monodáctilas) y una baja esclerotización. Las patas monodáctilas por sí solas no son un factor restrictivo para habitar el dosel, ya que hay muchos ejemplos de especies y géneros relacionados con hábitats arbóreos que tienen especies tanto monodáctilas como tridáctilas (e.j. *Scapheremaeus*, *Camisia*). Sin embargo, la baja esclerotización aumenta el riesgo de desecación en el estrato arbóreo debido al aumento de la radiación solar directa, corrientes de viento más fuertes y menor humedad, y por lo tanto puede limitar a estas especies a ambientes con un suministro constante de agua (Behan-Pelletier y Walter, 2000; Arroyo-Rodríguez et al., 2009). En relación con los hábitos alimentarios, estudios posteriores deberían realizarse para asignar inequívocamente el gremio trófico, sin basarse únicamente en inferencias morfológicas de los quelíceros, o en hábitos de especies cercanas en estratos edáficos. Sobre su tipo de reproducción, aunque en el presente estudio se encuentran presentes especies partenogenéticas y de reproducción sexual, éstas últimas son las más abundantes en el estrato arbóreo.

En este estudio, los ácaros Mixonomata se distribuyeron principalmente en suelo y hojarasca, pero algunas especies también habitaron el dosel, *Epilohmannia minuta* mostró una distribución equitativa en los tres estratos verticales asociados a ambos árboles. Otros taxones más especializados de ácaros pticoides como *Acrotritia* sp., *Oribotritia* sp. y *Steganacarus ca. magnus*, presentan al menos una garra fuerte medial (1, 3, 1 garras respectivamente) para trepar y sujetarse a la corteza de los árboles, así como un mayor grado de esclerotización cuticular y pigmentación, lo que probablemente les permite estar expuestos a las condiciones ambientales por más tiempo sin exponerse tanto a la desecación (Behan-Pelletier y Walter, 2000). Estos hallazgos confirman la noción general de una comunidad distinta entre los estratos edáficos (suelo y hojarasca) y el dosel, con base en sus atributos de composición (e.g., Wunderle, 1992a, 1992b; Behan-Pelletier et al., 1993; Winchester et al., 1999).

Los estudios sobre oribátidos habitantes de los estratos arbóreos en la corteza de los árboles, musgos, líquenes epífitos, ramas de árboles y hojas muestran que son un grupo con ciertas preferencias de hábitat en el estrato arbóreo, mismos que presentan una alta diversidad y abundancia en muchos tipos de vegetación y regiones del mundo (Aoki, 1973; Karasawa y Hijii, 2008; Proctor et al., 2002; Travé, 1963; Wunderle, 1991). Schneider *et al.*, (2004) reportan que existe una diferenciación de los ácaros oribátidos en el papel funcional de sus especies y por tanto en su nicho, con relación principalmente a sus preferencias alimentarias, sin embargo, estas diferencias son en muchas ocasiones insuficientes para explicar la gran diversidad de estos organismos en los diferentes estratos verticales. A pesar de que se ha observado una preferencia por habitar ciertas zonas del dosel o incluso, biotopos particulares, debido a la complejidad para obtener información etológica, el conocimiento sobre los tipos de alimentación o gremios tróficos de los ácaros del dosel son virtualmente desconocidos y solamente inferidos por el conocimiento taxonómico que se tiene acerca de estructuras morfológicas y grupos filogenéticamente cercanos en otros sistemas ecológicos (Walter, 2004).

Actualmente se han citado más de 35 familias y 86 géneros de oribátidos arborícolas, siendo mayoritariamente de la Cohorte Brachypylina. También se reporta que el nivel de colonización en este estrato es muy alto, relacionado a un proceso de dispersión por locomoción activa (Behan-Pelletier y Winchester, 1998), e incluso por el viento, registrando una gran cantidad de fases inmaduras y adultos dispersados por corrientes de aire, colectados en trampas de pegamento a alturas desde 0.5 m hasta los 160 m snm (Lehmitz et al., 2011). Los registros sobre riqueza y abundancia en este estrato son un tanto contrastantes. Karasawa y Hijii (2008) reportan 6,461 individuos de ambientes arbóreos (corteza de árboles, ramas y hojas), de 35 familias, 57 géneros y 106 especies, presentando una preferencia de hábitat clara, siendo más diversos en la corteza de los árboles, seguido de las ramas y las hojas frescas. Arroyo et al. (2009) registran 1024 individuos de 17 familias, 19 géneros y 22 especies de dos ambientes del dosel, con una diversidad y composición diferencial de acuerdo con la altura de las ramas y musgos estudiados.

La clasificación y diversidad funcional de estos ácaros se ha evaluado de manera general por la funcionalidad de la micro, meso, macro y megafauna con respecto al enriquecimiento del suelo (Cole et al., 2006), y con base en su alimentación por medio del análisis de rastros orgánicos

contenidos en el esófago y sistema digestivo, comprendiendo diversos gremios tróficos (Luxton, 1972; Schneider y Maraun, 2005; Siepel y Ruiter-Dijkman, 1993). Los grupos principales reconocidos de oribátidos son los de especies macrofitófagas (se alimentan de materia vegetal en descomposición como troncos, ramas, raíces y mantillo), microfitófagas (consumen hongos, algas y polen) y no especializadas o generalistas (consumen tanto de hongos, hifas, líquenes, polen y materia orgánica en descomposición) (Schneider et al., 2004). Sin embargo, se ha reportado que una gran cantidad de especies pueden cambiar de recurso alimenticio de acuerdo con la disponibilidad o temporalidad (*Nanhermannia* sp., *Platynothrus* sp., *Nothrus* sp.) e ingerir principalmente material vegetal en distinto grado de descomposición, hifas fúngicas, esporas de hongos o bien material orgánico amorfó, incluso ser especialistas y sólo alimentarse de hifas fúngicas o esporas (*Eniochthonius* sp.) (Anderson, 1975). Sin embargo, estos estudios se han enfocado en la comunidad de oribátidos del suelo forestal y la asignación de gremios tróficos en el dosel se infiere en su mayoría por la morfología de los apéndices bucales, o bien, por la cercanía filogenética.

También se ha utilizado la clasificación basada en la ocupación vertical en los suelos forestales, como organismos epiedáficos (superficie), euedáficos (dentro del suelo) y hemiedáficos (capacidad de migración), en donde se ha visto incluso que los ácaros epiedáficos tienen una mayor capacidad para tolerar la desecación que los organismos de las otras dos categorías funcionales (Lavalle y Spain, 2001). Aunque, el método de obtención de ácaros oribátidos en nuestro estudio por medio de termo-nebulización es eficiente, no es posible determinar las preferencias de algunas especies particulares en relación con condiciones o biotopos específicos, por lo que no es posible comparar la variación en su composición específica de acuerdo a la altitud en el mismo árbol, tal como lo reporta Winchester y Behan-Pelletier, (2003), en donde se observa que estos organismos disminuyen su riqueza y abundancia conforme alcanza la punta de los árboles, y que existen algunas especies que poseen afinidad por altitudes particulares.

Conclusiones

Es posible observar que las comunidades de ácaros oribátidos asociados con *A. mexicanum* y *G. glabra* en este bosque tropical tienen una marcada estacionalidad en relación con las épocas de lluvia y sequía, por lo que la humedad relativa y la precipitación juegan un papel fundamental en su ensamblaje. Este estudio demostró que la identidad vegetal, entendida como las diferentes características morfológicas y estrategias que posee cada una de estas especies arbóreas, no tiene una influencia directa sobre estos ácaros en el estrato del suelo, mientras que en la hojarasca influye levemente sobre las comunidades en parámetros como la riqueza, abundancia, dominancia y diversidad, sin que esto afecte su composición específica. Se muestra que en términos prácticos existen dos tipos de comunidades en función de las distancias de Bray-Curtis, la primera que habita en los estratos edáficos (suelo y hojarasca) y la segunda habitando el dosel, en esta última, observamos que la identidad de las especies arbóreas huéspedes juegan un papel importante en la composición específica de ácaros oribátidos, pero también influyen en su abundancia, dominancia

y diversidad, aunque no en su riqueza, formando una comunidad independiente y muy particular (ej., Wunderle 1992a, 1992b; Behan-Pelletier, 1993; Winchester et al., 1999), ya que, de las 50 especies reportadas, 28 especies únicamente se encontraron habitando este estrato.

Dado que una gran parte de las especies poco comunes asociadas con alguna especie de árbol en el suelo y mantillo, generalmente presentaron solo uno (singleton) o dos ejemplares (doubleton), no está clara la influencia de la identidad vegetal sobre estas especies incidentales, sin embargo, en el dosel aunque no se registraron diferencias significativas en riqueza o diversidad, las especies que exhiben una preferencia por alguna especie vegetal en particular, suelen registrar una mayor abundancia, siendo más evidente en *A. mexicanum*, por lo que podemos inferir que esta diferencia numérica, se encuentra relacionada con los atributos estructurales de las plantas hospedantes, incluida para esta palma, la cantidad de suelo suspendido que puede capturar.

No obstante que puede mejorarse el protocolo de captura de individuos habitantes del dosel (ej. mantas circulares que rodeen el tronco para recolectar la mayor cantidad de ejemplares posible), muchos individuos no cayeron directamente sobre nuestras mantas plásticas debido a las condiciones propias de los árboles, como intersticios en la corteza, hojas, ramas, pecíolos, etc., por lo que el número de individuos y especies que habitan en este estrato debe ser aún mayor, adicionalmente inferimos que si el estudio se extendiera en el tiempo e incluyera otras especies vegetales con diferente complejidad arquitectónica, sería posible registrar más especies para este estrato. Esto nos muestra que, del total de 111 especies encontradas para los tres estratos, aproximadamente el 25% solo se distribuyen en el dosel, lo que significa que, si se realizara un estudio faunístico solo con los oribátidos de los estratos edáficos, faltaría el registro de al menos un 30% del total de especies, de las que, por lo menos el 10% podrían ser nuevas para la ciencia (i.e. Villagomez et al., 2021; Palacios-Vargas et al., 2022).

Podemos concluir que las comunidades de ácaros oribátidos son muy diversas en la mayoría de los ambientes y estratos (edáficos y arbóreos) en términos de abundancia, riqueza, composición y grupos funcionales, y que su composición es única entre cada comunidad. Estas características se encuentran ligadas a la región y temporada que habitan, a la fisicoquímica del suelo y otros parámetros ambientales, factores atmosféricos, su capacidad de dispersión y la historia filogenética de los grupos. Por tanto, definir los parámetros que modulan una comunidad es muy complejo y debe ser tratado con un panorama integrador de los factores locales dentro de la misma comunidad, como de los procesos históricos y regionales, que en su conjunto moldean las características geológicas y climáticas de la zona en donde habita una comunidad en particular.

Dada la importancia basal de estos organismos en las redes tróficas y ecosistemas en general, sería posible continuar con el análisis de la cobertura vegetal, temporalidad, y la influencia diferencial de factores como la lluvia o la irradiación solar en relación con las comunidades del dosel y suelo forestal. Dado que las comunidades de estos ácaros se encuentran influenciadas por cuestiones multifactoriales que abarcan desde condiciones históricas y ambientales macro y micro climáticas, como la estructura vegetal, perturbaciones, deriva continental, composición fisicoquímica de los estratos edáficos, latitud e incluso alteraciones ambientales como el cambio climático, los ácaros oribátidos por su ubiquidad, diversidad, abundancia, tamaño y facilidad de

colecta, son un excelente modelo de estudio para el entendimiento de los procesos y patrones ecológicos tanto en los bosques tropicales, como en la mayor parte de los ecosistemas terrestres a nivel mundial.

Referencias bibliográficas

- Anderson, J.M. 1975. Succession, diversity, and trophic relationship of some soil animals in decomposing leaf litter. *The journal of animal ecology*, 44(2), 475–495.
- Aoki, J. 1973. Soil mites (Oribatids) climbing trees: In: M. Daniel & B. Rosicky, B. (Eds.), *Proceedings of third international congress of acarology* (pp. 59–64). Junk, Hague.
- Arroyo, J., Neville, P. y Bolger, T. 2009. Mites occurring in the canopy of Sitka spruce growing in Ireland. En: M.W. Sabelis y J. Bruin (Eds.). *Trends in Acarology*. Springer. Amsterdam. pp. 105-109.
- Arroyo-Rodríguez, V., Dunn, J. C., Benítez-Malvido, J., y Mandujano, S. 2009. Angiosperms, Los Tuxtlas Biosphere Reserve, Veracruz, Mexico. Checklist. *Journal of Species Lists and Distribution*, 5(4),787–799.
- Behan-Pelletier, V. M. y Winchester, N. 1998. Arboreal oribatid mite diversity: Colonizing the canopy. *Applied Soil Ecology*, 9, 45–51.
- Behan-Pelletier, V. M., Paoletti, M. G., Bissett, B., y Stinner, B. R. 1993. Oribatid mites of forest habitats in northern Venezuela. *Tropical Zoology*, 1, 39–54.
- Behan-Pelletier, V. M., y Walter, D. E. 2000. Biodiversity of oribatid mites (Acari: Oribatida) in tree canopies and litter. In: D. C. Coleman & P. F. Hendrix (Eds.), *Invertebrates as webmasters in ecosystems*. (pp. 197–202). CABI publishing, Wallingford.
- Behan-Pelletier, V. M., John, M.G.St., y Winchester, N. 2008. Canopy Oribatida: Tree specific or microhabitat specific? *European Journal of Soil Biology*, 44, 220–224.
- Cole, L., Bradford, M. A., Shaw, P.J.A., y Bardgett, R.D. 2006. The abundance, richness and functional role of soil meso- and macrofauna in temperate grassland – A case study. *Applied Soil Ecology*, 33: 186–198.
- Fagan, L.L., Didham, R. K., Winchester, N. N., Behan-Pelletier, V., Clayton, M., Lindquist, E., y Ring, R. A. 2005. An experimental assessment of biodiversity and species turnover in terrestrial vs canopy leaf litter. *Oecologia*, 147(2), 335–347.
- Fagan, L. L., y Winchester, N. N. 1999. Arboreal arthropods: diversity and rates of colonization in a temperate montane forest. *Selbyana*, 20(1), 171–178.
- Franklin, E. N., Woas, S., Schubart, H. O. R., y Adis, J. U. 1998. Ácaros oribátideos (Acari: Oribatida) arborícolas de duas florestas inundáveis da Amazonia central. *Revista Brasileira de Biología*, 58(2), 317–335.
- Franklin, E. H., Hayek, T., Fagundes, E. P. y Silva, L. L. 2004. Oribatid mite (Acari: Oribatida) contribution to decomposition dynamic of leaf litter in primary forest, second growth, and polyculture in the central Amazon. *Brazilian Journal of Biology*, 64(1), 59–72.

- Franklin, E., Santos E. M. R. y Albuquerque, M. I. C. 2007. Edaphic and arboricolous oribatid mites (Acari: Oribatida) in tropical environments: changes in the distribution of higher-level taxonomic groups in the communities of species. *Brazilian Journal of Biology*. 67(2), 631–637.
- Janssens, M., Pohlan, J., Mulindabigwa, V., Sonwa, D., Deng, Z., Torrico, J. C., Callado, S. y Jende, O. 2015. Relative importance of soil organic matter, soil litter and litter fall in the tropics. *Acta Horticulturae*, 1076, 85–96.
- Karasawa, S., y Hijii, N. 2008. Vertical stratification of oribatid (Acari: Oribatida) communities in relation to their morphological and life-history traits and tree structures in a subtropical forest in Japan. *Ecological Research*, 23, 57–69.
- Lavelle, P. y Spain, A.V. 2001. Soil Ecology. Kluwer Academic Publisher. 654 pp.
- Lehmitz, R., Russel, D., Hohberg, K., Christian, A., y Xylander, W. E. R. 2011. Wind dispersal of oribatid mites as a mode of migration. *Pedobiologia*, 54, 201–207.
- Lindo, Z. 2010. Communities of Oribatida associated with litter input in western red cedar tree crowns: Are moss mats ‘magic carpets’ for oribatid mites dispersal? In *Trends in Acarology Proceedings of the 12th International congress* (Eds. Sabelis, M. W. y Bruin, J.). 143–148 (Springer, Dordrecht)
- Lindo, Z., y Stevenson S. K. 2007. Diversity and distribution of oribatid mites (Acari: Oribatida) associated with arboreal and terrestrial habitats in Interior Cedar-Hemlock forest, British Columbia, Canada. *Northwest Science*, 81(4), 305–315.
- Lindo, Z., y N. N. Winchester. 2006. A comparison of microarthropod assemblages with emphasis on oribatid mites in canopy suspended soils and forest floors associated with ancient western redcedar trees. *Pedobiologia*, 50, 31–41.
- Lindo, Z., y N. N. Winchester 2007a. Resident corticolous oribatid mites (Acari: Oribatida): Decay in community similarity with vertical distance from the ground. *Ecoscience*, 14(2), 223–229.
- Lindo, Z., y Winchester, N. N. 2007b. Oribatid mite communities and foliar litter decomposition in canopy suspended soils and forest floor of western redcedar forests, Vancouver Island, Canada. *Soil Biology & Biochemistry*, 39, 2957–2966.
- Lindquist, E. E., Krantz, G. W. y Walter, D. E. 2009. Chapter 8. Classification. En: G.W. Krantz y D.E. Walter (Eds.). *A Manual of Acarology*, 3rd Edition. Texas Tech University Press, Lubbock: 97-103.
- Luxton, M. 1972. Studies on the oribatid mites of a Danish beech wood soil. *Pedobiologia*, 12, 434–463.
- Martínez-Colín, P. 2016. Análisis de la estructura de la comunidad de los líquenes folícolas en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México. (Bachelor’s thesis). Universidad Nacional Autónoma de México. Available in: <https://repositorio.unam.mx/contenidos/297956>
- Murvanidze, M., y Arabuli, T. 2015. Oribatid mite diversity in *Rhododendron ponticum* L. canopy along an altitudinal gradient in Mtirala National Park. *Acarologia*, 55(2), 219–230.

- Palacios-Vargas, J. G., Iglesias, R., y Castaño-Meneses, G. 2003. Mites from Mexican oaks canopies. *Insect Science and Its Application*, 23(4), 287–292.
- Palacios-Vargas, J. G., Castaño-Meneses, G., Gómez-Anaya, J. A., Martínez-Yrizar, A., Mejía-Recamier, B. E., y Martínez-Sánchez, J. 2007. Litter and soil arthropods diversity and density in a tropical dry forest ecosystem in Western Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 16, 3703–3717.
- Palacios-Vargas, J. G., Iglesias, R., y Páez, J. 2022. Los ácaros del género *Scapheremaeus* (Oribatei: Cymbaeremaeidae) en Los Tuxtlas, Veracruz, con descripción de una especie nueva modificada para la vida arborícola. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 93, e933971.
- Paoletti, M. G., Taylor, R. A. J., Stinner, B. R., Stinner, D. H., y Benzing, D. H. 1991. Diversity of soil fauna in the canopy and forest floor of a Venezuelan cloud forest. *Journal of Tropical Ecology*, 7(3), 373–383.
- Pfingstl, T., Kerschbaumer M., y Shimano S. 2020. Get a grip—evolution of claw shape in relation to microhabitat use in intertidal arthropods (Acari, Oribatida). *PeerJ*, 8, e8488.
- Proctor, H. C., Montgomery, K. M., Rosen, K. E., y Kitching, R. L. 2002. Are tree trunks habitats or highways? A comparison of oribatid mite assemblages from hoop-pine bark and litter. *Australian journal of Entomology*, 41, 292–299.
- Schneider, K., Migge, S., Norton, R. A., Scheu, S., Langel, R., Reineking, A., y Maraun, M. 2004. Trophic niche differentiation in soil microarthropods (Oribatida: Acari): evidence from stable isotopes ratios (15N/14N). *Soil biology and Biochemistry*, 36, 1769–1774.
- Schneider, K., Renker, C., Scheu, S., y Maraun, M. 2004. Feeding biology of oribatid mites: a minireview. En: G. Weigmann, G. Alberti, A. Wohltmann y S. Ragusa (Eds.). *Acarine biodiversity in the natural and human sphere*. Proceedings of the V symposium of the European Association of Acarologist. Berlin . Palermo. pp. 247-256.
- Schneider, K., y Maraun, M. 2005. Feeding preferences among dark pigmented fungal taxa (“Dematiaceae”) indicate limited trophic niche differentiation of oribatid mites (Oribatida, Acari). *Pedobiologia*, 49, 61–67.
- Siepel, H., y Ruiter-Dijkman, E. M. de 1993. Feeding guilds of oribatid mites based on their carbohydrase activities. *Soil Biology and Biochemistry*, 25(11), 1491–1497.
- Sobek, S., Kampichler, C., y Weigman, G. 2008. Oribatid mites (Acari: Oribatida) in the canopy of a Central European mixed forest: Species richness and species similarity between tree species and habitat types. In: A. Floren & J. Schmidl (Eds.). *Canopy arthropod research in Europe* (pp. 339-354). Bioform Entomology, Nuremberg.
- Travé, J. 1963. Écologie et biologie de Oribates (Acariens) saxicoles et arboricoles. *Vie Milieu*, 14, 1.267.
- Villagomez, F., Palacios-Vargas, J. G., y Páez, J. 2021. A new species of *Notogalumna* from the canopy and another new edaphic species of *Galumnopsis* (Acari: Oribatida: Galumnoidea) from the tropical rainforest of Los Tuxtlas, Mexico. *Zootaxa*, 5020(1), 171–183.

- Walter, D. E. 2004. Hidden in plain sight: Mites in the canopy. En: M.D. Lowman y H.B. Rinker (Eds.). *Mites in the canopies*. Elsevier academic Press. Burlington. pp. 224–241.
- Walter, D. E., y O'Dowd, D. J. 1995. Beneath biodiversity: factors influencing the diversity and abundance of canopy mites. *Selbyana*, 16(1), 12–20.
- Walter, D. E., Seeman, O., Rodgers, D., y Kitching, R. L. 1998. Mites in the mist: How unique is a rainforest canopy-knockdown fauna? *Australian Journal of Ecology*, 23, 501–508.
- Winchester, N. N., Behan-Pelletier, V., y Ring, R. 1999. Arboreal specificity, diversity, and abundance of canopy-dwelling oribatid mites (Acari: Oribatida). *Pedobiologia*, 43, 391–400.
- Winchester, N.N., y Behan-Pelletier, V. 2003. Fauna of suspended soils in a *Ongokea gore* tree in Gabon. En: Baasrt, Y., Novotny, V., Miller, S.E. y Kitching, R.L. (Eds.), *Arthropods of tropical forest. Spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy*. Pp. 102–109.
- Winchester, N. N., Behan-Pelletier, V., y Ring, R. 1999. Arboreal specificity, diversity, and abundance of canopy-dwelling oribatid mites (Acari: Oribatida). *Pedobiologia*, 43, 391–400.
- Wunderle, I. 1991. Life histories and notes on the behavior of tree-living oribatid mites. En: F. Dusbábek y V. Burka (Eds.). *Modern acarology*. The Hague. SPB Academy. pp. 529–535.
- Wunderlee, I. 1992a. *Die baum- und bodenbewohnenden oribatiden (Acari) im Tieflanddregenwald von Panguana*, Peru. *Amazoniana*, 12, 119–142.
- Wunderle, I. 1992b. Die Oribatiden-Gemeinschaften (Acari) der verschiedenen Habitate eines Buchenwaldes. *Carolinea*, 50, 115–144.