



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA

**“EFECTO DEL FOROFITO EN LA COMUNIDAD DE MICROARTRÓPODOS
ASOCIADOS A *AECHMEA BRACTEATA* (SW.) GRISEB. (BROMELIACEAE) EN
EL SUR DE CAMPECHE”**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

LEÓN ESTEBAN IBARRA GARIBAY

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. ROSA GABRIELA CASTAÑO MENESES

FACULTAD DE CIENCIAS, UMDI JURIQUILLA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. JOSÉ GUADALUPE PALACIOS VARGAS

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DR. JOSÉ GUADALUPE GARCÍA FRANCO

INSTITUTO DE ECOLOGÍA



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA

**“EFECTO DEL FOROFITO EN LA COMUNIDAD DE MICROARTRÓPODOS
ASOCIADOS A *AECHMEA BRACTEATA* (SW.) GRISEB. (BROMELIACEAE) EN
EL SUR DE CAMPECHE”**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

LEÓN ESTEBAN IBARRA GARIBAY

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. ROSA GABRIELA CASTAÑO MENESES

FACULTAD DE CIENCIAS, UMDI JURQUILLA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. JOSÉ GUADALUPE PALACIOS VARGAS

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DR. JOSÉ GUADALUPE GARCÍA FRANCO

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN ACADÉMICA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
OFICIO FCIE/DAIP/466/2020
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 Subcomité de Biología Evolutiva, Ecología, Manejo Integral de Ecosistemas y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **21 de septiembre de 2020** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** del estudiante **IBARRA GARIBAY LEÓN ESTEBAN** con número de cuenta **518018397** con la tesis titulada **“Efecto del forofito en la comunidad de microartropodos asociados a *Aechmea bracteata* (Sw.) Griseb. (Bromeliaceae) en el sur de Campeche”**, realizada bajo la dirección de la **DRA. ROSA GABRIELA CASTAÑO MENESES**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente:	DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO
Vocal:	DR. LEOPOLDO QUERUBÍN CUTZ POOL
Secretario:	DR. JOSÉ GUADALUPE PALACIOS VARGAS
Suplente:	DRA. ALICIA CALLEJAS CHAVERO
Suplente:	DRA. MARGARITA OJEDA CARRASCO

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

A T E N T A M E N T E
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 27 de noviembre de 2020

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



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

Al Posgrado en Ciencias Biológicas y a la Universidad Nacional Autónoma de México, por la formación académica brindada en el programa de Maestría, en el área de Ecología.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca asignada para realizar mis estudios (CVU: 884070) en el programa de Posgrado en Ciencias Biológicas en la Facultad de Ciencias, en la UMDI Juriquilla, UNAM.

Deseo expresar mi más profundo y sincero agradecimiento a la Dra. Gabriela Castaño Meneses, por todo el apoyo, consejos, enseñanzas, paciencia y la confianza que me brindó desde que le comuniqué mi intención de ingresar al Posgrado hasta la culminación de este trabajo.

A los miembros de mi comité, los Drs. José Palacios Vargas y José García Franco, por todo su apoyo y guía durante la realización de este trabajo, sus observaciones, recomendaciones y correcciones puntuales sin duda han sido de gran utilidad en el desarrollo del proyecto de investigación.

Agradecimientos personales

A mi familia que siempre me ha apoyado y me ha hecho sentir cerca de casa a pesar de la distancia, especialmente a mi padre León Ibarra, el cual admiro mucho, este logro no sería posible sin su influencia.

A mis amigos y colegas que me apoyaron durante los muestreos, a pesar de los piquetes de hormigas, de las espinas, de las cortadas, sin ellos no hubiera sido posible este trabajo. Agradezco a Constantino, Rubén, Franklin, Javier, Alexis y Adán. A Christopher Morales por el apoyo en las bases de los embudos para la extracción de los artrópodos.

A mi jurado, los Drs. Alicia Callejas, Margarita Ojeda, Santiago Caballero, Leopoldo Cutz y José Palacios, por su revisión y comentarios los cuales fueron útiles para mejorar el trabajo. Al M. en C. Ricardo Iglesias por el apoyo en la identificación de los ácaros oribátidos, nuevamente a los Drs. Margarita Ojeda y José Palacios por el apoyo en la identificación de sarcoptiformes y colémbolos respectivamente. También al M. en C. Abel Ibáñez y la M. en C. Elizabeth Fuentes por el apoyo y consejos para la obtención de los parámetros físicos y químicos. A la Dra. Magdalena Vázquez por la literatura y recomendaciones sobre el trabajo que amablemente me brindó.

A Naomi y su familia, por todo el apoyo que me han brindado y por siempre hacerme sentir parte de su familia. Especialmente a Naomi, que ha estado conmigo durante esta etapa de mi vida, tanto en los días buenos como en los malos, siempre apoyándome en el laboratorio, en la redacción de la tesis, así como fuera de la universidad, ella me ha demostrado lo que es ser un equipo. ¡Muchísimas gracias! Te amo.

A mis compañeros del laboratorio de Ecología de Artrópodos en Ambientes Extremos por todo el apoyo y los buenos momentos que pasamos, Daniela, David, Abraham, Liz, Arturo y a Fernanda Espejo. También al personal del laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos, especialmente a Ángela por todo el apoyo que me brindó.

A mis amigos que a pesar de la distancia siempre están presentes, Javier, Uri, Humberto, Jorge, Luis y Alejandro. A Rubí porque cuando más lejos hemos vivido, mejor nos hemos llevado.

A las autoridades ejidales de Blasillo por su completa disposición para que este trabajo se llevara a cabo.

Finalmente quiero agradecer a todos aquellos que de alguna manera me apoyaron a lo largo de mis estudios de maestría, ya que gracias a ustedes he logrado finalizar esta etapa de mi vida.

Dedicatoria

A mis padres Rosario y León

A mis hermanos Rocío y Ángel

A mis sobrinos Cristopher y Leo

A Naomi

Índice

Resumen

Abstract

Introducción	1
• Artropodofauna de dosel y la influencia de los árboles	1
• Microartrópodos del dosel.....	1
• Familia Bromeliaceae y su relación con artrópodos	3
• Factores que influyen en la composición y estructura de la artropodofauna en bromeliáceas.	4
• Estudios de artropodofauna en bromeliáceas de México	6
• <i>Aechmea bracteata</i> : forofitos y artropodofauna.....	9
Objetivos	11
Sitio y sistema de estudio	12
• Sitio de estudio.....	12
• Especie de estudio	13
<i>Aechmea bracteata</i> (Sw) Griseb	13
• Forofitos	15
<i>Haematoxylum campechianum</i> L.....	15
<i>Metopium brownei</i> (Jacq.) Urban.....	16
Material y métodos.....	18
• Trabajo de campo.....	18
• Trabajo de laboratorio	18
• Obtención de los parámetros físicos y químicos del agua y suelo suspendido en <i>Aechmea bracteata</i>	20
• Análisis estadísticos	21
Resultados	23
Discusión.....	32
• Parámetros físicos y químicos.....	32
• Composición, frecuencia y abundancia de la artropodofauna.....	33
• Microartrópodos.....	34
• Diversidad β	39
Conclusiones	40
Referencia Bibliográficas.....	41
Anexo	61

Resumen

El dosel de los bosques es considerado un hotspot de diversidad biológica; sin embargo, hay un escaso conocimiento de sus habitantes, especialmente de microartrópodos. Cada especie de árbol presenta una comunidad de artrópodos particular, estas diferencias se deben a las características físicas y químicas (niveles de nutrientes y metabolitos secundarios) de los elementos de cada árbol, las cuales pueden tener un efecto en el crecimiento, desarrollo y movimiento de los artrópodos en el dosel. En algunos miembros epífitos de la familia Bromeliaceae la disposición de las hojas permite una acumulación de la materia orgánica, la cual proviene principalmente, de su forofito u árbol soporte. A pesar de que se han realizado esfuerzos por conocer la biota que vive en el interior de las plantas, no se ha estudiado la influencia que ejerce la materia orgánica perteneciente al forofito sobre la comunidad de microartrópodos. Por ello se comparó la comunidad de microartrópodos, y sus variaciones estacionales dentro de *Aechmea bracteata* creciendo sobre *Haematoxylum campechianum* (Tinto o T) y *Metopium brownei* (Chechén o C). En ambos árboles se han registrado compuestos que inhiben la actividad biológica para hongos y bacterias, mientras que en *M. brownei* se han encontrado otros que son alelopáticos y larvicidas. Se realizaron recolectas en el ejido Blasillo, en el municipio de Calakmul, Campeche durante la estación de nortes (N) en diciembre del 2017 y secas (S) en marzo 2018, de las cuales se obtuvieron un total de 28 plantas (siete en cada forofito de ambas temporadas). Se realizó la prueba de Mann-Whitney para evaluar diferencias en los parámetros físicos y químicos de los forofitos. La prueba de Friedman se usó para ver si existe un efecto en la interacción del forofito y la temporada sobre la riqueza y abundancia. El análisis clúster para ver la agrupación de la abundancia de la comunidad de microartrópodos y un análisis de componentes principales (ACP) para determinar cuál parámetro explica la variación de éstos. Se calculó la diversidad verdadera (1D), la curva de acumulación de especies y diversidad β , todo esto por forofito y temporada. Se recolectó un total de 17,866 ejemplares de artrópodos, de los cuales 9,828 son microartrópodos, estos fueron asignados a 123 morfoespecie. Los grupos más abundantes en ácaros fueron Astigmatina, Mesostigmata, Sarcoptiformes y Trombidiformes, mientras en Collembola fue Entomobryomorpha. La calidad de la materia orgánica (MO) fue mejor en Tinto durante nortes y en Chechén en secas, ya que se encontró mayor cantidad de recursos; sin embargo, se registraron pocas diferencias significativas entre los forofitos en las diferentes temporadas. Los resultados indican que la identidad del forofito y la temporada de recolecta influyó en la riqueza, diversidad y abundancia de algunos grupos de microartrópodos. En general se encontró una mayor diversidad (estadísticamente significativos) y riqueza en bromeliáceas creciendo en Tinto. Además de la calidad de los parámetros evaluados, la fitoquímica juega un rol importante. Con base en estudios de la fitoquímica en ambos árboles, es probable que los metabolitos secundarios presentes en Chechén, ejercieran un efecto de inhibición de la actividad biológica en microartrópodos y sus recursos, lo que explicaría una menor riqueza y diversidad en bromeliáceas creciendo en dicho árbol. Por temporadas la mayor abundancia, riqueza y diversidad en algunos grupos,

se encontró en secas en cada forofito. Además de que los recursos (MO y agua) son de mejor calidad en secas, existen mejores condiciones microclimáticas al interior de la bromeliácea que en exterior. Al contrario de lo que se esperaba la mayor diversidad de Sarcoptiformes (excluyendo Cohorte Astigmatina) se registró en Chechén, mientras que la riqueza fue más alta en Tinto en ambas temporadas. El recambio de especies indica que las comunidades entre temporadas y forofitos no son idénticas en su composición de morfoespecies, los valores más altos se encontraron entre TN*CN y entre TN*TS. Se considera que en *A. bracteata* creciendo sobre Tinto hay una comunidad más exclusiva. Los resultados demuestran que la identidad del forofito y la temporada tiene un efecto en la comunidad de microartrópodos que habitan dentro de bromeliáceas.

Abstract

The canopy is considered a biodiversity hotspot; however, there is little knowledge of its inhabitants, especially microarthropods. Each tree species has a particular arthropod community, these differences are due to the physical and chemical characteristics (levels of nutrients and secondary metabolites) of the elements of each tree, which could have an effect on the growth, development, and movement of arthropods in the canopy. In some epiphytic members of Bromeliaceae family, the arrangement of the leaves allows an accumulation of organic matter, which comes mainly from its phorophyte or support tree. Although efforts have been made to know the biota that lives inside plants, the influence of the organic matter belonging to the support tree on the microarthropod community that lives within these epiphytes has been ignored. Therefore, the microarthropod community and its seasonal variations were compared within *Aechmea bracteata* growing on *Haematoxylum campechianum* (Tinto or T) versus *Metopium brownei* (Chechén or C), trees that have phytochemical differences. Compounds that inhibit biological activity for fungi and bacteria have been reported in both trees, while in *M. brownei* others have been found that are allelopathic and larvicidal. Collections were made in the Blasillo ejido, in the municipality of Calakmul, Campeche during the north season (N) in December 2017 and dry season (S) in March 2018, of which a total of 28 plants were obtained (seven plants in each phorophyte in both seasons). The Mann-Whitney test was performed to evaluate differences in the physical and chemical parameters of the phorophytes. Friedman test was used to see if there were an effect of the phorophytes and season interaction on the richness and abundance. Cluster analysis to see the clustering of the abundance of the microarthropod community and a principal component analysis (PCA) to determine which parameter explains the variation of the community were made. True diversity, species accumulation curve (SAC), and β diversity were calculated, all this by phorophyte and season. A total of 17,866 specimens of arthropods were collected, of which 9,828 were microarthropods, these were identified in 123 morphospecies. The most abundant groups in mites were Astigmatina, Mesostigmata, Sarcoptiformes, and Trombidiformes, while in Collembola it was Entomobryomorpha. The quality of organic matter (OM) was higher in Tinto during the north season and in the dry season was Chechen, since a greater amount of resources was found; however, few significant differences were found between the phorophytes between the seasons. The results indicate that the tree species and the sampling season influenced the richness, diversity, and abundance of some groups of microarthropods. In general, a greater diversity (statistically significant) and richness was found in bromeliads growing in Tinto. In addition to the quality of the evaluated parameters, phytochemistry plays an important role. Based on phytochemical studies in both trees, it is likely that the secondary metabolites present in Chechén have an inhibiting effect on biological activity in microarthropods and their resource, which would explain a lower richness and diversity in bromeliads growing in that tree. By seasons, the greatest abundance, richness, and diversity in some groups were found in dry season in each phorophyte. In addition to the fact that the quality resources (OM and

water) were found must in the dry season, there are better microclimatic conditions inside the bromeliad than outside. Opposite to what was expected, the greatest diversity of Sarcoptiformes (excluding Astigmatina Cohort) was found in Chechén, while the greatest richness was found in Tinto in both seasons. The β diversity values indicate that the communities between seasons and phorophytes are not identical in their composition of morphospecies, the highest values were found between TN * CN and between TN * TS. It is considered that a more exclusive arthropod community is found in *A. bracteata* growing on Tinto tree. The results demonstrate that the identity of the phorophyte and the season have an effect on the community of microarthropods that inhabit bromeliads.

Introducción

- *Artropodofauna de dosel y la influencia de los árboles*

El dosel es considerado el agregado de todas las copas de los árboles en bosques y selvas, incluyendo follaje, corteza, ramas finas y epífitas (Nadkarni, 1995). En zonas tropicales se compone por las copas de diferentes especies, tamaños, fenologías y edades, por lo tanto, comprende estructuras tridimensionales espacialmente complejas y temporalmente dinámicas (Basset *et al.*, 2003).

El dosel se reconoce como un hotspot de diversidad biológica (Ozanne *et al.*, 2003; Nakamura *et al.*, 2017), donde los artrópodos son una fracción importante de su fauna (Basset *et al.*, 2003). Su estudio ha demostrado la gran diversidad que alberga y el escaso conocimiento que se tiene de ellos, incluyendo una gran cantidad de taxones no descritos (Paoletti *et al.*, 1991; Sorensen, 2004; Lindo y Winchester, 2006; Arroyo *et al.*, 2010). Algunos de ellos son afines o exclusivos de una determinada especie (Erwin, 1983; Goßner, 2008), provocando que cada árbol presente una comunidad particular (Moeed y Mead, 1983; Stork, 1991).

Las diferencias en la estructura de la artropodofauna en el dosel están ligadas a las características físicas (Moran y Southwood, 1982; Southwood *et al.*, 1982) y químicas (niveles de nutrientes y metabolitos secundarios) (Bultman y Uetz, 1984; Tassone y Majer, 1997; Floren *et al.*, 2014) de cada árbol.

La concentración de nutrientes en su follaje se asocia con la riqueza y abundancia de artrópodos (Recher *et al.*, 1996). La presencia de metabolitos secundarios en las hojas, ramas y corteza pueden afectar directamente el crecimiento y desarrollo de los artrópodos, así como inhibir la ingesta de alimentos (Eigenbrode y Espelie, 1995; War *et al.*, 2012, 2018). De igual forma las características físicas pueden brindar protección mecánica en su superficie (p. ej. pelos, tricomas, espinas y grosor de hojas), evitando que se alimenten o transiten sobre ellos (Federle *et al.*, 1997; Majer *et al.*, 2004). Todos estos factores tienen un impacto en la estructura de la artropodofauna del dosel, principalmente en los herbívoros (Inoue, 2003; Kessler y Halitschke, 2007), así como en los descomponedores (Reynolds y Hunter, 2001).

- *Microartrópodos del dosel*

Los microartrópodos, como su nombre lo indica, son un grupo artificial de artrópodos pequeños que miden entre 0.1-2 mm de longitud (Seastedt, 1984), si bien incluyen a varios taxones, los más dominantes son ácaros y colémbolos (Palacios-Vargas y Mejía-Recamier, 2007). En cada árbol existen diferentes microhábitats que pueden ser utilizados por ellos. Un microhábitat puede ser definido como una pequeña fracción del hábitat total de una especie

(Krausman, 1999), el cual presenta variables físicas y químicas que determinan la actividad y el tiempo que permanece cada organismo (Morris, 1987).

Se ha sugerido que los microartrópodos pueden ser los organismos más abundantes del dosel (Basset, 2001); sin embargo, debido a su tamaño han sido ignorados en muchos estudios. Aspectos como su diversidad (Moraza *et al.*, 2009), funciones (Walter y O'Dowd, 1995), requerimientos e interacciones ecológicas son desconocidos en la mayoría de los taxones.

En la Clase Collembola los cuatro órdenes conocidos han sido registrados en el dosel (Palacios-Vargas *et al.*, 1998a; Rodgers y Kitching, 2011). Para el caso de Neelipleona sólo se ha reportado en bromeliáceas epífitas (Vázquez y Palacios-Vargas, 2004). En la Subclase Acari los órdenes Ixodida, Mesostigmata, Sarcoptiformes y Trombidiformes han sido reportados en el estrato, mientras que de Opilioacarida y Holothyrida no se conocen especies arbóreas (Walter, 2004).

Los microartrópodos en el dosel pueden habitar algas, corteza, epífitas, fitotelmas, hojas, hongos, líquenes, musgos, ramas y suelos suspendidos, así como vivir asociados a animales vertebrados e invertebrados o sus nidos (Behan-Pelletier y Walter, 2000). Se pueden alimentar de la estructura física del microhábitat o los recursos encontrados dentro, también pueden depredar a otros organismos con los que cohabitan (Castaño-Meneses *et al.*, 2004; Walter, 2004). El Orden Ixodida, si bien se ha registrado en el estrato arbóreo, está más asociado a los vertebrados que parasitan, por lo que no se puede considerar propio del estrato.

Algunos grupos bien adaptados presentan características morfológicas, ecológicas y conductuales que les son útiles para su vida arbórea (Behan-Pelletier y Walter, 2000; Maraun *et al.*, 2009). Cada microhábitat tiene una comunidad particular (Wunderle, 1992; Walter *et al.*, 1994; Castaño-Meneses y Mejía-Recamier, 2007), presentando fauna característica que incluye especies típicas o estrictamente arborícolas (Behan-Pelletier *et al.*, 2008; Rodgers y Kitching, 2011; Greenslade *et al.*, 2016).

Un microhábitat singular son los suelos suspendidos, que se definen como la acumulación de hojas y detritos depositados en trampas naturales (base de las ramas, hojas anchas, oquedades de troncos o en epífitas), y que permanecen separados del mantillo (Delamare-Deboutteville, 1948; Bowden *et al.*, 1976). En los suelos acumulados dentro de bromeliáceas epífitas, la materia orgánica (MO) presente proviene principalmente del forofito u árbol donde las plantas crecen (Dejean y Olmsted, 1997), por lo que las características físicas y químicas del suelo estarán relacionadas con la calidad y cantidad de los elementos acumulados procedentes del árbol (Palacios-Vargas y Castaño-Meneses, 2002).

Las propiedades de la MO acumulada en estos microhábitats deben ejercer un efecto similar al que se observa en el suelo forestal, donde sus características (físicas y químicas) pueden modificar la estructura de la comunidad de microartrópodos (Migge *et al.*, 1998; Scheu y Scheafer, 1998; Wardle *et al.*, 2006; Franklin *et al.*, 2007).

La fitoquímica de la MO puede afectar directamente a los artrópodos al influir en la palatabilidad y digestibilidad de los detritos (War *et al.*, 2012, 2018). Algunos compuestos pueden inhibir el desarrollo de la actividad biológica en hongos, bacterias, y otras plantas (Rivero-Cruz *et al.*, 1997; Anaya *et al.*, 1999), afectando a los microartrópodos que utilizan estos recursos. Los ácaros Sarcoptiformes podrían ser susceptibles a las condiciones anteriores, ya que se pueden alimentar de restos de plantas superiores (macrofitófagos), de hongos, polen, algas, humus y líquenes (microfitófagos) o combinan ambos tipos de alimentación (panfitófagos) (Schuster, 1956), por lo que podrían ser un buen indicador de la calidad del suelo suspendido.

- *Familia Bromeliaceae y su relación con artrópodos*

La familia Bromeliaceae tiene una distribución restringida al Continente Americano, con excepción de *Pitcairnia feliciana* que habita al oeste de África (Espejo-Serna y López-Ferrari, 2018). A lo largo de su distribución habita una amplia variedad de tipos de vegetación, desde matorrales de duna costera hasta los páramos andinos en Sudamérica (Mondragón *et al.*, 2011).

Las bromeliáceas suelen tener formas de vida herbácea o raramente arbustiva, pueden ser terrestres, rupícolas o epífitas (Espejo-Serna *et al.*, 2005). En México se han registrado 422 especies de las 3,630 descritas a nivel mundial y 19 géneros de los 77 conocidos (Espejo-Serna y López-Ferrari, 2018; Gouda *et al.*, 2020).

Especies con hábitos exclusivamente epífitos se encuentran en las subfamilias Tillandsioideae y Bromelioideae (Zotz, 2016). Para poder habitar el dosel absorben nutrientes a través de escamas especiales presentes en sus hojas. Estos nutrientes se obtienen a partir de la acumulación de agua y suelo suspendido (Benzing, 2000). A estos pequeños cuerpos de agua retenidos dentro de la estructura de cualquier planta viva o muerta se les denomina fitotelma (Robaina *et al.*, 2015).

Las bromeliáceas epífitas pueden estratificarse verticalmente desde la base del tronco hasta la copa de los árboles, ofreciendo un microhábitat potencial para una gran cantidad de organismos (Farrera *et al.*, 2012). El agua y suelo suspendido acumulado entre sus hojas promueven el desarrollo de comunidades de artrópodos terrestres y acuáticos, así como otros grupos de fauna con muchas interacciones entre los distintos niveles tróficos (Castaño-Meneses, 2016; Lachaud *et al.*, 2017), por lo que éstas son consideradas como potenciadores de la biodiversidad (Rocha *et al.*, 2000).

Algunas especies de artrópodos bromelícolas pueden vivir exclusivamente en la fitotelma (Nesbitt, 1985; Pešić *et al.*, 2015a, b, 2016) o en el suelo suspendido (Wunderle, 1992; Behan-Pelletier *et al.*, 1993), constituyendo una comunidad diferente de la que habita en otros microhábitats del dosel, como por ejemplo los que viven en el follaje del árbol y los del suelo suspendido (Rogy *et al.*, 2019).

Algunos organismos utilizan los diferentes microhábitats que ofrecen las bromeliáceas para el desarrollo de sus fases inmaduras o bien todo su ciclo de vida (Frank y Lounibos, 2009). El interior de éstas es usado como refugio en condiciones adversas (Murillo *et al.*, 1983). Organismos depredadores, detritívoros y herbívoros pueden conseguir su alimento dentro de la planta (Beutelspacher, 1999).

De igual forma, las bromeliáceas pueden recibir beneficios de los artrópodos. Las semillas de algunas especies de la subfamilia Bromelioideae pueden ser dispersadas por hormigas debido a su pericarpio carnoso (Holst y Luther, 2004). Varias especies son polinizadas por insectos (Kessler y Krömer, 2000; Varassin y Sazima, 2000). Los restos y excretas de sus habitantes pueden ser utilizados como fuente de nutrientes (Benzing, 2000).

- *Factores que influyen en la composición y estructura de la artropodofauna en bromeliáceas.*

Se ha demostrado que factores como la arquitectura (Guzmán, 2013), tamaño de la planta (Castaño-Meneses, 2002), altitud (Richardson, 1999), tipo de vegetación (Dejean y Olmsted, 1997) y forofito (Castaño-Meneses *et al.*, 2014), pueden influir en la composición y estructura de las comunidades de artrópodos asociados a bromeliáceas.

La arquitectura afecta a la riqueza, diversidad y abundancia de los organismos que habitan en ella (Stuntz *et al.*, 2002; Whitaker y Ruckdeschel, 2010). La forma de algunas especies puede favorecer al establecimiento de insectos sociales, llegando a ser reportados como taxones dominantes (Dejean *et al.*, 1995). También se ha registrado una correlación positiva entre el tamaño de las epífitas y la cantidad de artrópodos (Castaño-Meneses, 2016).

En las diferentes temporadas se puede encontrar una comunidad diferente dentro de la bromeliácea. En la época de secas generalmente se registra una mayor riqueza y abundancia de la fauna asociada (García, 2008; Mondragón-Chaparro y Cruz-Ruiz, 2008) en comparación a lluvias, los pocos grupos que pueden ser más abundantes son principalmente microartrópodos (Castaño-Meneses, 2016). Lo anterior depende de la ecología de los taxones, que, de acuerdo con su fenología pueden tener preferencia por una determinada temporada (Amadeo *et al.*, 2017; Demirozer *et al.*, 2015).

En secas existe condiciones más favorables dentro de las bromeliáceas que en el medio ambiente (Rogy *et al.*, 2019), por lo que varios artrópodos las utilizan como refugio (Stuntz, 2001). En la época de lluvias las cámaras interfoliarias se pueden saturar de agua e incrementar la humedad, obligando a muchos macroartrópodos terrestres a salir de la planta (Mondragón-Chaparro y Cruz-Ruiz, 2008; Cutz-Pool *et al.*, 2016), y desplazarse a donde las condiciones sean más adecuadas (Murillo *et al.*, 1983). En la fitotelma el aumento en el volumen de agua puede proporcionar una expansión del hábitat disponible y aumentar los nutrientes lixiviados del follaje, favoreciendo a una mayor abundancia de invertebrados acuáticos (Pereira *et al.*, 2007).

La estacionalidad también puede provocar cambios en las condiciones bióticas y abióticas de los ecosistemas donde se encuentran estas epífitas, modificando la estructura de la artropodofauna que habitan dentro de ellas. En la Península de Yucatán las selvas bajas subperennifolias (SBS) tienen un papel fundamental como refugio faunístico a nivel regional (Palacio-Aponte *et al.*, 2002). Durante secas los recursos y condiciones encontrados en las plantas permiten que artrópodos puedan sobrevivir durante prolongadas sequías (Dejean *et al.*, 1995). Mientras que, en lluvias debido a que las características del suelo evitan que exista un buen drenaje, se producen inundaciones por largos periodos (Olmsted y Durán, 1986), obligando a los artrópodos del suelo a migrar al dosel y utilizar el interior de las epífitas como refugio (Cutz-Pool *et al.*, 2016), donde encuentran protección contra lluvia y fuertes vientos (Hénaut *et al.*, 2014).

Otro factor que afecta a la artropodofauna y está relacionado con las temporadas, es la fenología de las plantas. Durante el desarrollo de la floración ocurren modificaciones estructurales en la planta que afectan la cantidad de agua y MO acumulada, así como la tasa de evapotranspiración (Amadeo *et al.*, 2017). Lo anterior puede provocar pérdida de refugio y modificación del microclima, influyendo en la colonización, reproducción y oviposición de los artrópodos que habitan dentro (Romero y Vasconcellos-Neto, 2005).

El desarrollo de la inflorescencia o infrutescencia es un importante recurso alimenticio que puede provocar cambios en la comunidad (Schmid *et al.*, 2011, 2014). Después de la floración las plantas se secan paulatinamente, lo que reduce su capacidad de almacenar agua y aumenta la acumulación de MO, repercutiendo en la estructura de los gremios (Dejean y Olmsted, 1997).

Los insectos sociales tienen la capacidad de modificar las condiciones del hábitat donde viven. Por ejemplo, algunas hormigas pueden aumentar el ingreso de MO en la planta, provocando cambios en las propiedades físicas y químicas tanto del suelo suspendido como del agua acumulada, afectando a su vez a la artropodofauna que habita dentro (Dejean *et al.*, 2018). También puede aumentar la riqueza por la asociación con sus mirmecófilos (Rocha *et al.*, 2020a).

La influencia que ejerce el aporte de MO del forofito sobre la comunidad de artrópodos que habitan en las bromeliáceas ha sido poco estudiado. Únicamente el trabajo de Castaño-Meneses *et al.* (2014) evalúa directamente esta influencia. Existen otros trabajos que no se han enfocado en evaluar el efecto del forofito, pero sus resultados pueden considerarse evidencia indirecta de ello.

Palacios-Vargas (1978) observó una composición diferente de colémbolos en los distintos forofitos. Desafortunadamente el número de epífitas recolectadas en ellos no fue el mismo; sin embargo, se observa que cada especie presenta una composición única de colémbolos, inclusive llegando a presentar taxones exclusivos. Esto podría indicar que el forofito puede influir en la composición de especies que viven dentro de las epífitas que crecen sobre él.

Richardson (1999) estudió la comunidad de artrópodos asociados a bromeliáceas en tres elevaciones distintas. En cada piso altitudinal había diferentes especies de flora dominante en el estrato donde se encontraban las epífitas. La comunidad de artrópodos fue relacionada con la productividad, clima, microclima del tipo de vegetación, así como a la calidad y cantidad de detritos acumulados. Estos detritos provienen principalmente de su forofito, siendo la fuente principal de alimento para los organismos detritívoros (los más abundantes), siendo los que permiten la complejidad de la estructura trófica.

Castaño-Meneses *et al.* (2014) estudiaron la influencia de dos forofitos (*Abies religiosa* y *Quercus* spp.) sobre la artropodofauna en *Tillandsia violacea* en el Parque Nacional El Chico, Hidalgo. Reportaron una comunidad particular en cada árbol evaluado. Algunos grupos se ven afectados por determinados parámetros físicos y químicos, siendo la conductividad eléctrica y la cantidad de calcio los parámetros más asociados con la abundancia de la fauna. Los análisis indican que el contenido de iones en el agua y suelo acumulado están fuertemente relacionados con la identidad del árbol.

- *Estudios de artropodofauna en bromeliáceas de México*

Los trabajos enfocados en la comunidad de artrópodos asociados a bromeliáceas en México han sido escasos. Únicamente se han realizado en el 6% de las especies registradas para el país. La mayoría de los estudios se han enfocado en macroartrópodos; sin embargo, Acari y Collembola son reportados frecuentemente con bajas abundancias, probablemente sólo ejemplares grandes son recolectados y su identificación taxonómica se limita a jerarquías superiores.

En el Cuadro 1 se muestra la lista de bromeliáceas que han sido estudiadas en el país. En el Cuadro 2 se presentan los artrópodos asociados a éstas. Se excluyeron los trabajos que no indicaban la identidad de las epífitas analizadas, ni los órdenes recolectados o aquellos donde se enfocaron exclusivamente a unos pocos grupos. Hay que tener en cuenta que el cuadro 2 es sólo de presencia o ausencia de los grupos reportados para el país, sin considerar la época de recolecta, el método de extracción, el tamaño de los organismos contemplados y la identificación de los estadios.

En total se registraron 37 grupos de artrópodos en las 22 bromeliáceas incluidas en el Cuadro 2. Los grupos con mayor frecuencia son: Hymenoptera (encontrado en el 100% de los taxones estudiados), Collembola (91%), Araneae (86%), Acari (85%), Blattodea (86%) y Coleoptera (81%), mientras que Ephemeroptera, Mantodea, Mecoptera, Odonata, Plecoptera, Protura y Symphyla sólo han sido reportados en una especie (4%).

Cuadro 1.- Lista de especies y estudios de artropodofauna asociados a Bromeliaceae en México.

No.	Género y/o especie	Abreviación	Referencia
1	<i>Aechmea bracteata</i> (Sw.) Griseb	Ab	1, 3, 8, 9, 10, 29, 32 y 33
2	<i>Aechmea mexicana</i> * Baker	-	3
3	<i>Bromelia hemisphaerica</i> * Lam.	-	7
4	<i>Catopsis sessiliflora</i> * (Ruiz y Pav.) Mez	-	27
5	<i>Tillandsia balbisiana</i> Schult. & Schult. f.	Tb	8
6	<i>T. bourgaei</i> * Baker	-	3, 4, 5 y 6
7	<i>T. brachycaulos</i> Schltdl.	Tbr	8 y 22
8	<i>T. bulbosa</i> Hook	Tbu	8
9	<i>T. butzii</i> Mez	Tbut	28
10	<i>T. caput-medusae</i> É. Morren	Tcap	2 y 3
11	<i>T. carlos-hankii</i> Matuda	Tcar	18 y 21
12	<i>T. dasyliriifolia</i> Baker	Tda	8 y 20
13	<i>T. deppeana</i> Steud.	Tde	24
14	<i>T. fasciculata</i> Sw.	Tfa	8, 23, 25, 30 y 31
15	<i>T. festucoides</i> Brogn. ex Mez	Tfe	25
16	<i>T. flexuosa</i> Sw.	Tfl	8
17	<i>T. heterophylla</i> É. Morren	Th	13 y 15
18	<i>T. imperialis</i> * É. Morren ex Mez	-	26
19	<i>T. kirchhoffiana</i> Wittm.	Tk	28
20	<i>T. multicaulis</i> Steud.	Tm	28
21	<i>T. oaxaca</i> L.B. Sm.	To	18
22	<i>T. prodigiosa</i> (Lem.) Baker	Tpr	3, 4, 5, 6, 16 y 19
23	<i>T. pseudobailey</i> C. S. Gardner	Tps	8
24	<i>T. recurvata</i> (L.) L.	Tre	17
25	<i>T. roseospicata</i> * Matuda (MEX)	-	4, 5 y 6
26	<i>T. streptophylla</i> Scheidw. ex E. Morren	Ts	8
27	<i>T. violacea</i> Baker	Tv	4, 5, 6, 11, 12 y 24
28	<i>Vriesea</i> sp.*	-	3
29	<i>Werauhia pectinata</i> * (L.B. Sm.) J. R. Grant	-	3

1 = De Buen, 1953. 2 = Beutelspacher, 1972. 3 = Zaragoza, 1974. 4 = Palacios-Vargas, 1981. 5 = Palacios-Vargas, 1982. 6 = Murillo *et al.*, 1983. 7 = Gutiérrez *et al.*, 1993. 8 = Dejean *et al.*, 1995. 9 = Dejean y Olmsted, 1997. 10 = Beutelspacher, 1999. 11 = Castaño-Meneses, 2002. 12 = Palacios-Vargas y Castaño-Meneses, 2002. 13 = Rojas y Casanova, 2002. 14 = López-Gómez, 2003. 15 = Hernández-Sánchez y García Franco, 2006. 16 = Mondragón *et al.*, 2006. 17 = Herrera-Fuentes *et al.*, 2007. 18 = Franco, 2008. 19 = García, 2008. 20 = Herrera-Fuentes *et al.*, 2008. 21 = Mondragón-Chaparro y Cruz-Ruiz, 2008. 22 = Campos-Serrano *et al.*, 2009. 23 = Ek-Flores, 2011. 24 = Hornung-Leoni *et al.*, 2011. 25 = Cutz-Pool *et al.*, 2012; 26 = Palacios-Vargas *et al.*, 2012. 27 = Aguilar, 2013. 28 = Guzmán, 2013. 29 = Hénaut *et al.*, 2014. 30 = Cutz-Pool *et al.*, 2016. 31 = Ramírez, 2017. 32 = Dejean *et al.*, 2018. 33 = Rocha *et al.*, 2020a. * = especies no incluidas en el Cuadro 2.

Cuadro 2.- Grupos taxonómicos de artrópodos asociados a bromeliáceas en México.

Referencias	8, 9, 10	7	8	8, 22	8	28	2	18, 21	8, 20	24	8, 25, 30	25	8	13, 15	28	28	18	16, 19	8	17	8	11, 14		
	Especie de Bromeliaceae																							
Grupos taxonómicos	Ab	Bh	Tb	Tbr	Tbu	Tbut	Tcap	Tcar	Tda	Tde	Tfa	Tfe	Tfl	Th	Tk	Tm	To	Tpr	Tps	Tre	Ts	Tv	Total	
Aranea	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1		1	1	1	19
Acari	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1			1	1	1	1	19
Opiliones	1													1	1			1				1		5
Pseudoscorpionida	1				1			1	1	1	1	1						1			1	1	1	10
Scorpiones	1	1	1	1	1	1		1	1		1	1	1		1	1		1			1			14
Solifugae	1						1																	2
Amphipoda	1																						1	2
Copepoda	1																						1	2
Isopoda	1	1	1	1	1	1			1		1		1	1	1	1					1	1	1	14
Chilopoda	1		1	1		1		1		1				1	1	1	1	1				1	1	13
Diplopoda	1			1				1			1			1				1	1				1	8
Symphyla											1													1
Collembola	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	20
Diplura	1								1		1				1									4
Protura	1																							1
Blattodea	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	19
Coleoptera	1	1		1		1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1		1	1	1	1	18
Dermaptera	1	1				1	1	1	1					1	1	1	1	1						11
Diptera	1	1		1		1		1	1		1			1	1	1	1	1	1		1		1	14
Embioptera										1	1	1												3
Ephemeroptera									1															1
Hemiptera	1	1		1		1	1	1	1	1	1			1	1	1	1	1		1		1	1	16
Homoptera	1	1		1		1		1	1		1				1	1	1	1					1	12
Hymenoptera	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	22
Isoptera	1				1						1				1	1		1			1		1	7
Lepidoptera	1	1		1		1	1	1	1		1			1	1	1	1	1		1		1	1	15
Mantodea	1																							1
Mecoptera																							1	1
Microchoryphyta								1	1															2
Neuroptera		1																	1				1	3
Odonata	1																							1
Orthoptera	1			1			1	1	1		1	1	1	1		1		1				1		12
Plecoptera									1															1
Psocoptera	1	1		1				1	1		1	1					1	1			1		1	11
Thysanoptera		1		1				1	1		1				1	1		1					1	9
Trichoptera	1								1															2
Zygentoma	1			1	1				1									1					1	7
Total	29	16	6	18	10	14	11	19	23	9	21	9	7	14	18	17	13	21	3	9	13	22		

Abreviaturas de las especies y referencia de los trabajos consultados se encuentran en el Cuadro 1.

- *Aechmea bracteata*: forofitos y artropodofauna

Aechmea bracteata (Sw.) Griseb. ha sido ampliamente estudiada en la Península de Yucatán (Goode y Allen, 2009; Pool-Chale *et al.*, 2017; Rocha *et al.*, 2020a, b). La mayoría de los trabajos se han realizado en SBS, donde se han investigado varios aspectos de su ecología. Entre los tópicos estudiados se encuentran sus forofitos más frecuentes, los cuales se caracterizan por tener una corteza escamosa o rugosa (Dejean y Olmsted, 1997). Los más comunes en SBS son: *Erythroxylum confusum* Britton, *Haematoxylum campechianum* L., y *Metopium brownei* (Jacq.) Urban (Zimmerman y Olmsted, 1992). La relación de estos árboles con la artropodofauna que vive dentro de la epífita es por el aporte de su MO en la planta. De los tres árboles mencionados únicamente en *M. brownei* y *H. campechianum* se ha estudiado su fitoquímica, la cual afecta a la comunidad que se desarrolla en el interior de la bromeliácea.

En *H. campechianum* se han extraído e identificado compuestos con posible bioactividad en el área médica (Lin *et al.*, 2008, 2014), pero no se ha evaluado su inhibición de la actividad biológica. Mientras que en *H. brasiletto*, se reportan compuestos con actividad antimicótica y antimicrobiana (Pratt y Yuzuriha, 1936; Heredia *et al.*, 2005; Rivero-Cruz, 2008). Ambas especies son cercanas y comparten varios compuestos que presentan dicha actividad (El-Sayed *et al.*, 1994; Kandyl *et al.*, 1996), por lo que es probable que tengan efecto en los mismos grupos.

En *M. brownei*, se han identificado compuestos con posible inhibición de la actividad biológica (Young, 1976), pero no todos han sido evaluados. Se ha reportado que el extracto de hojas y corteza inhibe la actividad biológica en plantas, hongos, bacterias y larvas de crustáceos (Rivero-Cruz *et al.*, 1997; Anaya *et al.*, 1999).

El estudio de su artropodofauna asociada es uno de los temas que más interés ha generado en *A. bracteata*. Se han registrado 39 órdenes, 100 familias, 134 géneros y 115 especies, todas de México (Beutelspacher, 1999; Hénaut *et al.*, 2014; Trautwein, 2016; Corgosinho *et al.*, 2017; Rocha *et al.*, 2020a) a excepción de dos ácaros de Nicaragua (Fain y Smiley, 1995). La mayor parte son macroartrópodos de la Clase Insecta, en contraste, los microartrópodos han sido subestimados, a pesar de que ácaros y colémbolos son registrados entre el 60-100% de las epífitas revisadas (Dejean y Olmsted, 1997).

El primer trabajo con artrópodos de *A. bracteata* es el de De Buen (1953) realizado en Puebla, donde se estudiaron los dípteros que habitan su fitotelma. Se registraron 10 especies que desarrollan su etapa larvaria en el agua acumulada. Algunas presentan preferencia por alguno de los estratos en los que se estratificaba la planta (suelo y dosel).

Posteriormente la mayoría de los trabajos se enfocaron en la Península de Yucatán, donde se han realizado la mayor parte de los estudios de *A. bracteata*. En comparación con otras

epífitas en el mismo tipo de vegetación, en *A. bracteata* se reportan más grupos de artrópodos. Lo anterior es debido a su tamaño, la disposición de sus hojas que le permite acumular agua y MO, así como por la presencia de una cámara impermeable en el centro de la planta. La composición es diferente entre ejemplares verdes y secos y entre los distintos tipos de vegetación estudiados (Dejean *et al.*, 1995; Dejean y Olmsted, 1997).

Gran parte de los estudios en *A. bracteata* están enfocados en la relación que tiene con miembros de la familia Formicidae. En la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an en la epífita se ha registrado un alto porcentaje de asociación (91% de los ejemplares revisados) con hormigas (Dejean *et al.*, 1995). Se ha documentado que varias especies pueden forrajear dentro de la planta, mientras que otras encuentran un sitio donde anidar (Súarez Vázquez, 2006). Si bien la mayoría de las hormigas que anidan no está fuertemente asociadas a la planta, *Neoponera villosa* anida casi exclusivamente en ella en la Península de Yucatán (Rocha *et al.*, 2020a). También se observó que las hormigas dominantes en la bromeliácea cambian según el tipo de vegetación (Dejean y Olmsted, 1997).

Las hormigas asociadas a *A. bracteata* juegan un papel importante en la comunidad de artrópodos que habitan en ella. Algunas de las que nidifican en la planta depositan sus desechos en la fitotelma. Según la dieta de la hormiga será diferente el detrito depositado, provocando una comunidad acuática particular (Dejean *et al.*, 2018). Dentro de sus nidos se puede encontrar mirmecófilos con varios tipos de relaciones (cleptoparasitismo, foresia, depredación y parasitoidismo), muchos de los cuales son altamente específicos y muestran adaptaciones a la colonia (Rocha *et al.*, 2020b).

La bromeliácea *A. bracteata* se puede considerar un sistema tipo isla, ya que es un hábitat aislado, separado entre otros similares por una matriz diferente (Méndez-Castro *et al.*, 2018; Itescu, 2019). Algunos atributos de la población pueden explicarse con los supuestos de la teoría de biogeografía de islas de MacArthur y Wilson (1967), la riqueza por la relación especies-área y la similitud de la composición de las plantas por el aislamiento entre sus parches.

Debido a la presencia de organismos de distintos niveles tróficos, y las interacciones entre ellos, *A. bracteata* se ha considerado un microecosistema (Beutelspacher, 1999). A pesar de ser una de las bromeliáceas de México con mayor número de estudios, aspectos ecológicos como la dinámica de comunidades entre temporadas, la influencia del forofito e incluso sus microartrópodos asociados han sido ignoradas. Ácaros y colémbolos pueden ser un buen indicador de cómo la calidad de la MO de árboles con diferente fitoquímica afecta la comunidad que habitan dentro de ella, específicamente los ácaros sarcoptiformes debido a sus diferentes tipos de alimentación.

Objetivos

- Objetivo general

Evaluar el efecto del forofito sobre los microartrópodos asociada a *Aechmea bracteata* en la temporada de nortes y secas en una selva baja del sur de la Península de Yucatán.

Objetivos específicos

Determinar cómo la cantidad y calidad de la hojarasca y el agua acumulada en *A. bracteata* que crece sobre dos árboles con diferentes propiedades químicas de su hojarasca, influye en la composición y estructura de ácaros y colémbolos durante dos temporadas climáticas.

Evaluar el recambio de especies de la comunidad de microartrópodos asociados a *A. bracteata* entre los forofitos y temporadas.

Determinar el efecto del forofito sobre la estructura de la comunidad de Sarcoptiformes (excluyendo la Cohorte Astigmatina) durante la temporada de nortes y secas.

Hipótesis

H. 1. La MO de *Metopium brownei* es de menor calidad que en *Haematoxylum campechianum*, también al presentar fitoquímica más agresiva inhiben el desarrollo de la actividad biológica en hongos, bacterias, plantas y artrópodos. Debido a que son recursos importantes para la comunidad de microartrópodos asociados a *A. bracteata*, las epífitas creciendo sobre *M. brownei* tendrán una comunidad menos rica, diversa y abundante que en *Haematoxylum campechianum*.

H. 2. Las condiciones ambientales difieren entre temporadas. Durante secas los artrópodos encuentran mejores condiciones dentro de las bromeliáceas, provocando cambios en la estructura de la comunidad. Se espera que en *A. bracteata* durante secas se registre una mayor riqueza y abundancia, pero menor diversidad debido a una dominancia superior con respecto a la temporada de nortes.

H. 3. En *Haematoxylum campechianum* los compuestos fitoquímicos reportados en sus hojas, ramas y corteza son de mejor calidad que en *Metopium brownei*, por lo que ácaros Sarcoptiformes con distintos hábitos alimenticios (macrofitófagos, microfitófagos y panfitófagos) encuentran mayor disponibilidad de recursos en *H. campechianum* provocando que la riqueza, abundancia y diversidad sea más alta que en *M. brownei*.

Sitio y sistema de estudio

- *Sitio de estudio*

El área de estudio se ubica en la zona sur de la Península de Yucatán, en el ejido Blasillo (18°7'37.07"N y 89°19'51.69"O), municipio de Calakmul, Campeche (Fig. 1), el cual cuenta con una superficie de 3,842 Ha, presenta una altitud de 256 msnm.

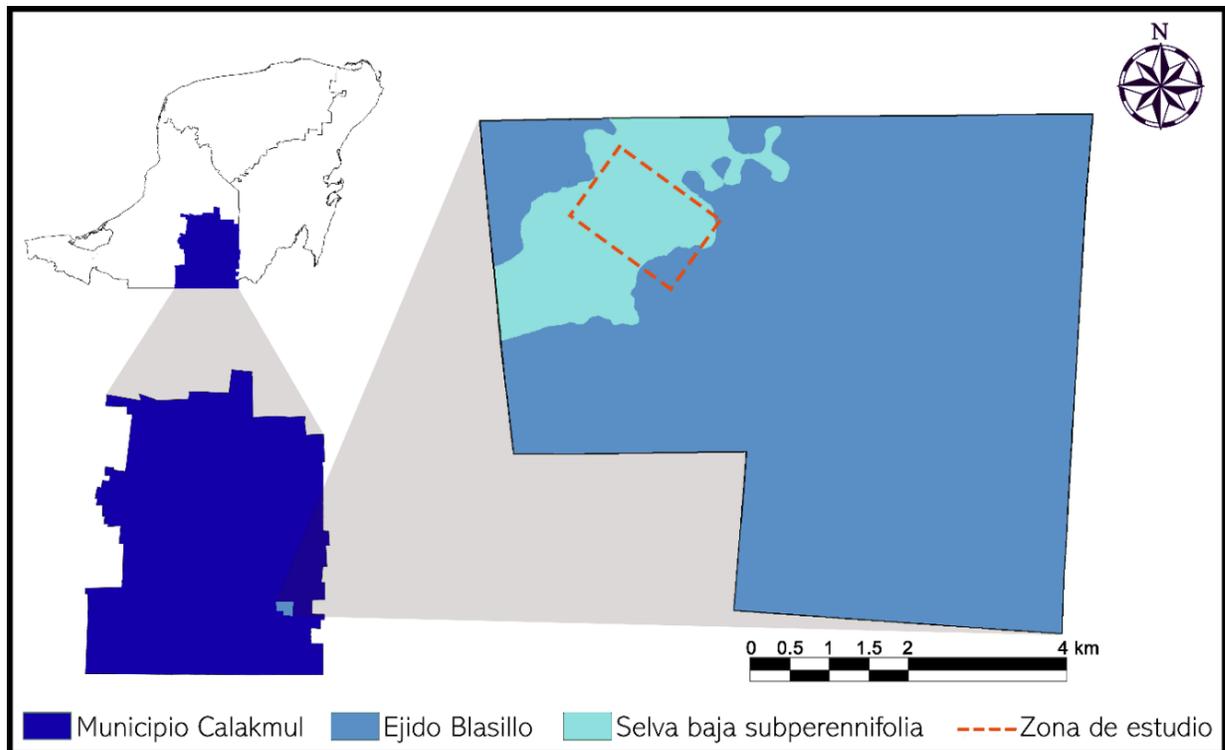


Figura 1.- Ubicación del área de estudio.

El clima presente en el sitio pertenece al cálido subhúmedo (Awo), con precipitaciones anuales entre 1000 - 1200 mm, concentrándose en verano y una temperatura promedio de 26°C (García, 2004). El suelo corresponde al grupo de los gleysoles, los cuales se caracterizan principalmente por la presencia de procesos de oxidorreducción. Durante la época de lluvias (mayo-octubre) la precipitación provoca inundaciones por largos periodos debido al alto contenido de arcillas en el suelo que crea un drenaje deficiente (Olmsted y Duran, 1986; Díaz-Gallegos *et al.*, 2002), minimizando el estrés hídrico y evitando una defoliación total durante la época de secas, por lo que se desarrolla una selva baja subperennifolia (Fig. 2; Miranda y Hernández-X, 1963; Pennington y Sarukhan, 1968).

Los árboles tienen alturas promedio de 7 m (CONAFOR, 2013) con alturas máximas de hasta 10 m, presentan troncos sumamente torcidos y muchos de ellos son espinosos (Olmsted *et*

al., 1999; Ramírez-Morillo *et al.*, 2004). Especies características de estas selvas son *Byrsonima bucidaefolia* Standl, *Cameraria latifolia* L., *Coccoloba* spp., *Crescentia cujete* L., *Dalbergia glabra*, *Gymnopodium floribundum* Rolfe, *Haematoxylon campechianum* L., *Metopium brownei* (Jacq.) Urb., entre otras (Palacio-Aponte *et al.*, 2002; Pérez-Salicrup, 2004; Tun-Dzul *et al.*, 2008; Albor-Pinto *et al.*, 2017).



Figura 2.- Selva baja subperennifolia del ejido Blasillo, Campeche, México. Foto: L.E. Ibarra Garibay.

- *Especie de estudio*

Aechmea bracteata (Sw) Griseb

Descripción: Hierbas arrosetadas, epífitas, muy raramente rupícolas o terrestres, en flor de 0.5-2 m de alto, las rosetas tipo tanque, cilíndricas, cespitosas; tallos cortos, inconspicuos, formando rizomas cortos. Hojas numerosas, anchamente elípticas a ovadas, de 19-20(-30) cm de largo, 5-8(-17) cm de ancho, formando un amplio tanque, las láminas verdes (Fig. 3A), o a veces con tintes rojos cuando crecen en lugares expuestos, cintiformes a anchamente triangulares, de 60-150 cm de largo, 3-14 cm de ancho, coriáceas, el margen espinoso; las espinas de 2-10 mm de largo, disminuyendo gradualmente su tamaño de la base al ápice de la lámina. Inflorescencias terminales, erectas o ligeramente curvadas, compuestas o

raramente simples, paniculadas, 3-pinnadas, de 35-100 cm de largo, 6-13cm de diámetro, el escapo cilíndrico, verde a rojo, de 45-55 cm de largo, 5-10 mm de diámetro; brácteas florales verdes, de 4-8 mm de largo, 4-5 mm de ancho, terminando en una espina roja; flores polísticas, ascendentes, 4-10 por espiga, sésiles; sépalos libres, verdes, triangulares, de 4-5 mm de largo, 3-4 mm de ancho; pétalos libres, amarillos, unguiculados, obovado-oblongos, de 7-7.2 mm de largo, ca. 3-4 mm de ancho; estambres libres, más cortos que los pétalos, blancos, de ca. 5 mm de largo; las anteras amarillas, oblongas, de 1.5-2 mm de largo; Baya verde cuando joven, azul a negra cuando madura, globosa a subglobosa, de 0.8-1 mm de largo, 4-6 mm de diámetro; semillas rojizas a pardas, largamente ovoides, curvadas, de 3-3.5 mm de largo, ruguladas (Fig. 3B) (Espejo-Serna *et al.*, 2005).



Figura 3. A. *Aechmea bracteata*. B. Infructescencia. Fotos: L.E. Ibarra Garibay.

Aechmea bracteata tiene una amplia distribución en el continente americano, siendo México el límite norte de su distribución. Particularmente en la Península de Yucatán es reportada en todos los tipos de selvas (Olmsted y Gómez, 1996).

En esta epífita se ha registrado un tiempo de vida de ocho años desde su germinación hasta su floración, en ejemplares cultivados en el Invernadero Faustino Miranda (Beutelspacher, 1999). Las flores pueden ser un importante recurso como alimento o sitio de anidamiento

para varios artrópodos, como se han encontrado en otras especies de *Aechmea* (Schmid *et al.*, 2010; Amadeo *et al.*, 2017).

Las características de la corteza y la estructura del árbol parecen ser importantes en el establecimiento de *A. bracteata*, prefiriendo ejemplares con corteza fisurada o escamosa, aunque también se le puede encontrar en el punto de bifurcación o cerca de la horqueta (Zimmerman y Olmsted, 1992).

La MO depositada en las cavidades (hojas, ramillas, frutos, esporas, granos de polen, flores y semillas) generalmente pertenece al forofito o especies circundantes (Richardson *et al.*, 2000a). Otros desechos provenientes de la fauna que se refugia en la planta (Dejean *et al.*, 2018).

- *Forofitos*

Haematoxylum campechianum L.

Familia: Fabaceae

Nombre común: Tinto, palo de Tinto, palo de Campeche.

Descripción: Árbol de hasta 15 m de alto y diámetro de hasta 80 cm (Fig. 4A), tronco acanalado. Ramas ascendentes y torcidas, frecuentemente con espinas de 1-1.5 cm de largo en la inserción de cada hoja, glabras, con abundante lenticelas conspicuas, pálidas y pequeñas. Corteza gris clara, lisa o fisurada (Fig. 4B). Hojas con yemas de 1 a 5 mm de largo. Hojas dispuestas en espiral y aglomeradas, paripinnadas (Fig 4. C), de 3 a 10 cm de largo, con 3-4 pares de folíolos sésiles de 1 x 0.8 a 3 x 1.8 cm cuneiformes. Flores en racimo axilares y terminales de hasta 10 cm de largo, escasamente pubescentes. Flores de 5 a 7 mm de largo, zigomorfas. El fruto es una vaina aplanada de 3 a 6 cm de largo y 6 a 15 mm de ancho, pardo amarillento, membranosa, que contiene 1- 2 semillas aplanadas, de hasta 1 cm de largo (Pennington y Sarukhán, 2005; Peña-Chocarro y Knapp, 2011; Fig. 4).

Hábitat: En la Península de Yucatán se encuentran asociados a matorral de duna costera, manglar, sabanas, selva mediana caducifolia, selva mediana subperennifolia, selvas bajas caducifolia, selva baja subcaducifolia y selvas bajas subperennifolia (CICY, 2010; Peña-Chocarro y Knapp, 2011).

Fenología: Florece de septiembre a abril. Esta especie es perennifolia (Pennington y Sarukhán, 2005).

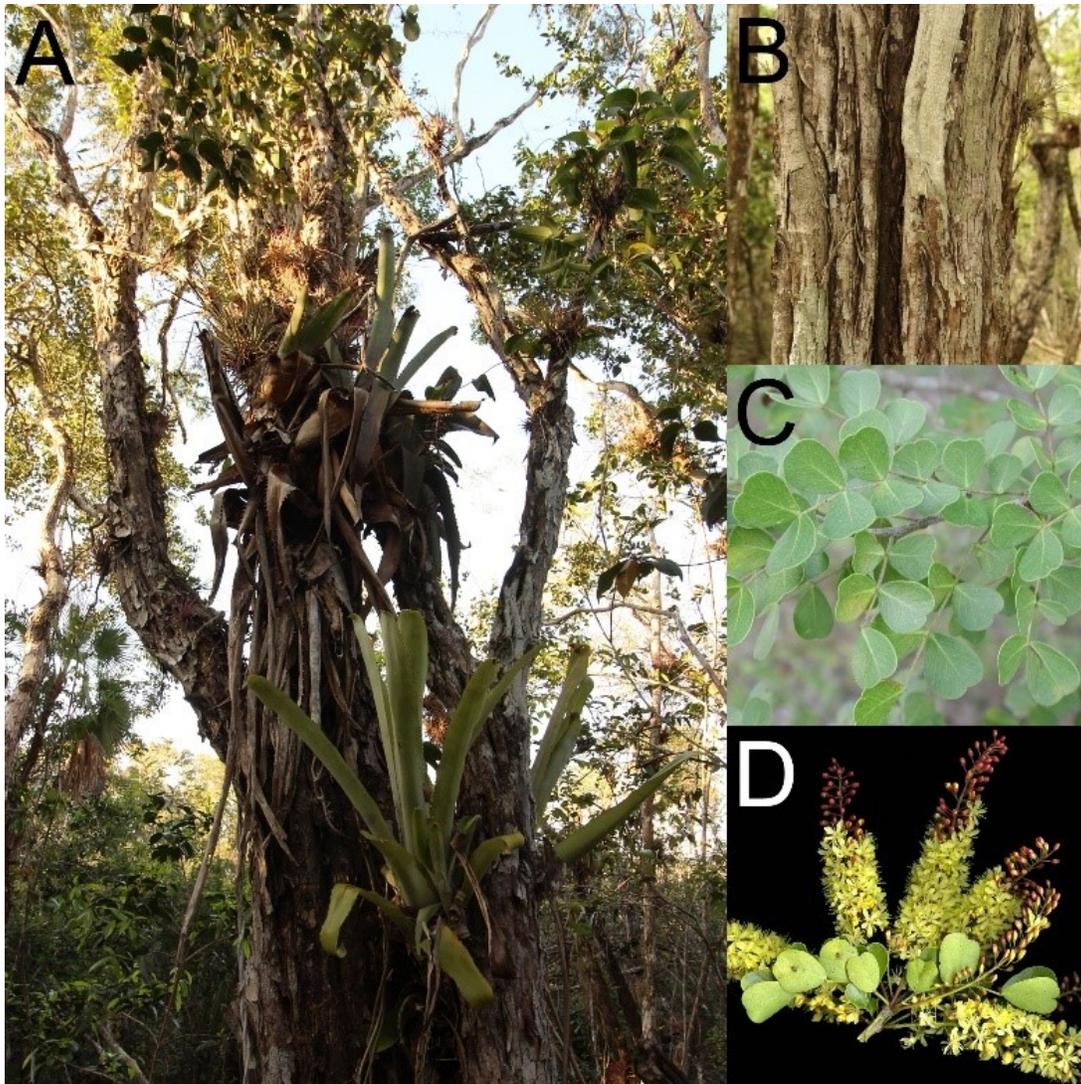


Figura 4. A. Árbol de *Haematoxylum campechianum* con individuos de *Aechmea bromeliifolia* abajo y *A. bracteata* arriba. B) Detalles de la corteza. C) Detalles de las hojas. D) Detalle de la inflorescencia. Fotos: A y B L. Ibarra Garibay, C y D L. Ibarra González.

Metopium brownei (Jacq.) Urban

Familia: Anacardiaceae

Nombre común: Chechén, boxchechem

Descripción: Árbol de 8 a 25 m de altura (Fig. 5A), el tronco de hasta 60 cm de D.A.P, corteza escamosa (Fig. 5B), de color pardo oscuro o negruzca, delgada, con abundante exudado sumamente caustico que se pone negro al contacto con el aire. Hojas dispuestas en espiral imparipinnadas de hasta 30 cm de largo incluyendo el peciolo (Fig. 5C), con 5-7 folíolos opuestos redondeados, con los márgenes ondulados, pálido en el envés, el margen entero, de 5-11 cm de largo y 3.5-7 cm de ancho. La inflorescencia es una panícula de 20-35 cm de

largo (Fig. 5D), las flores sobre pedicelos de 1.3 mm de largo; fruto elipsoide, rojo-escarlata al madurar, de 1.5 cm de largo, obtuso en la base, lustroso; semillas 1 (Cabrera Cano *et al.*, 2000; Pennington y Sarukhán, 2005; Peña-Chocarro y Knapp, 2011) (Fig. 5).

Hábitat: En la Península de Yucatán es una de las especies dominantes. Se puede encontrar creciendo en duna costera, selva baja caducifolia, selva baja subperennifolia, manglar, sabanas, selva mediana subperennifolia y selva mediana subcaducifolia (Cabrera Cano *et al.*, 2000; CICY, 2010; Peña-Chocarro y Knapp, 2011).

Fenología: Florece de marzo a mayo. En época de secas pierde su follaje casi en su totalidad. Fructifica de mayo a septiembre (Cabrera *et al.*, 1982).

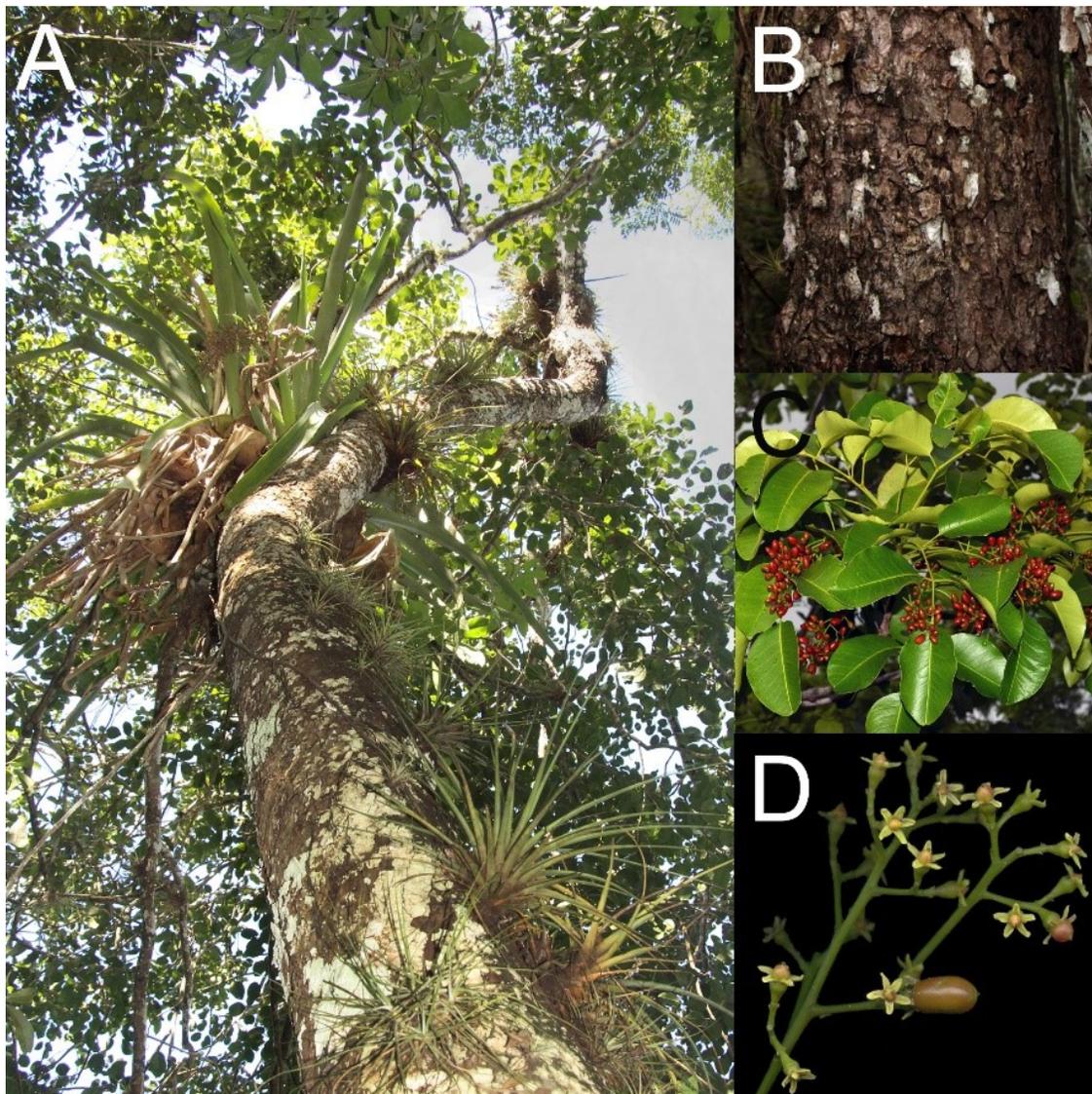


Figura 5. A) Árbol de *Metopium brownei* con *Aechmea bracteata* en la parte alta del tronco y *Tillandsia* sp. en la parte baja. B) Detalles de la corteza C) Detalles de las hojas y frutos. D) Detalles de la inflorescencia. Fotos: A, B y C L. Ibarra Garibay, D L. Ibarra González.

Material y métodos

- *Trabajo de campo*

Se realizó un muestreo dirigido a *Aechmea bracteata* creciendo sobre *Haematoxylum campechianum* y *Metopium brownei*, ya que han sido reportados entre los forofitos predilectos en selva baja subperennifolia (Zimmerman y Olmsted, 1992).

Se recolectaron siete plantas de *A. bracteata* en cada forofito, tanto en la temporada de nortes (2017) como en la de secas (2018), para un total de 28 ejemplares recolectados. Se seleccionaron especímenes grandes, con circunferencia mayor o igual a 35 cm, y que estuvieran localizados a una altura entre de 2.5 a 7 m. Una vez ubicadas las colonias de *A. bracteata*, se elegían epífitas que no estuviera maltratada.

En cuanto al estado de desarrollo de las plantas se trató de que fuera el mismo (ejemplares grandes con inflorescencia inmadura). En la época de nortes (diciembre 2017) se recolectaron siete muestras que apenas estaban desarrollando su inflorescencia inmadura y siete con inflorescencia muerta, mientras que en secas (marzo 2018) 13 con inflorescencia inmadura y una con inflorescencia muerta, pero cumplían con las dimensiones mencionadas. En nortes se recolectaron las epífitas en un área de 30,000 m², mientras que en secas en 20,000 m², debido a las diferencias en la frecuencia de las bromeliáceas sobre los forofitos dentro del área.

Para la recolección de las bromeliáceas se utilizó una escalera de 6 m, las plantas fueron separadas del árbol al cortar con un cuchillo la raíz. Las muestras fueron cuidadosamente manipuladas para evitar pérdida de agua, MO y fauna. Una vez en el suelo se tomaron datos a los ejemplares (longitud de la hoja más larga y circunferencia de la roseta, no se tomó la cobertura de la planta, pero fue calculada posteriormente) y de los árboles (diámetro altura pecho y altura total).

Las muestras fueron colocadas en bolsas de plástico para ser transportadas al laboratorio. El agua almacenada en las cámaras interfoliarias se extrajo con un sifón, la cual fue almacenada en frascos. La MO se encontraba acumulada dentro de las epífitas, por lo que fue recolectada junto con las plantas. Con el fin de evitar que el margen de las hojas con espinas rompiera la bolsa, se cortaron las partes más externas de éstas revisando que no se hallara fauna en ellas. Cuando en *A. bracteata* anidaba *Neoponera villosa* (Formicidae), se puso una bolsa extra, ya que la hormiga puede cortar la bolsa.

- *Trabajo de laboratorio*

Cada planta fue disectada hoja por hoja dentro de un contenedor de plástico, y con un pincel se retiraron y acumularon los detritos en el fondo del contenedor. Los macroartrópodos fueron recolectados con pinzas entomológicas conforme iban saliendo de la bromeliáceas. Para la extracción de los microartrópodos, la MO se colocó en embudos de Berlesse-Tullgren

tres días a temperatura ambiente, y tres días bajo el calor generado por focos de 60 watts para acelerar la extracción.

Todos los organismos fueron separados y contabilizados, únicamente los microartrópodos fueron identificados a nivel morfoespecie. Para una correcta identificación de los ácaros y colémbolos se elaboraron preparaciones permanentes en líquido de Hoyer siguiendo lo propuesto por Palacios-Vargas y Mejía-Recamier (2007). Se montaron ejemplares de todas las morfoespecies los cuales fueron enviados a taxónomos expertos para corroborar y en su caso, identificar al nivel taxonómico más fino posible. Para el suborden Oribatida (excluyendo la Cohorte Astigmatina) apoyó el M. en C. Ricardo Iglesias (Facultad de Ciencias, UNAM), en el orden Trombidiformes y el suborden Endeostigmata (Sarcoptiformes) la Dra. Margarita Ojeda (FC, UNAM), y para Collembola el Dr. José Palacios Vargas (FC, UNAM).

Para obtener la cobertura y poder calcular la densidad, se realizó una gráfica de dispersión en Excel con los datos de hoja más alta y cobertura de *Aechmea bracteata* por forofito. Con la ecuación lineal obtenida de la recta se calculó la cobertura para las epífitas estudiadas de cada árbol, utilizando “x” como el tamaño de la hoja más larga. En Chechén $y = 1.0212(x) - 4.9405$ y en Tinto $y = .8918(x) + 6.5017$. Las densidades de los artrópodos se calcularon al dividir el volumen de cada espécimen con el número de organismos recolectados (sin contemplar a los insectos sociales). Para calcular el volumen total de cada bromeliácea (Ecuación 1), se consideró a la planta como un cono invertido (Fig. 6; Armbruster *et al.*, 2002):

$$V = \frac{\pi * r^2 * h}{3}$$

donde r es el radio de la parte más ancha de la base (mitad del ancho de la roseta de las hojas) y h es la altura (hoja más alta).

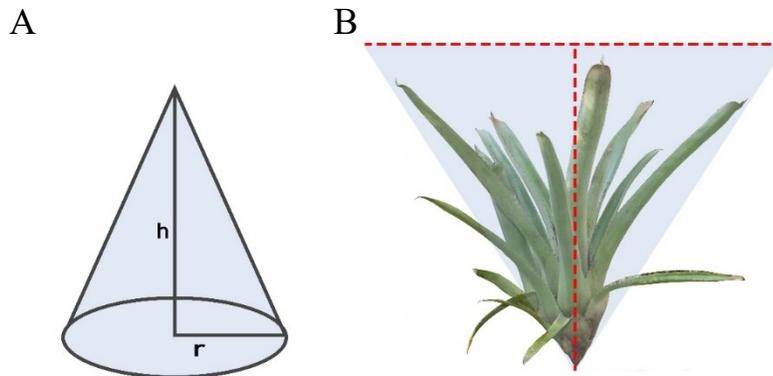


Figura 6. A. Medidas para calcular el volumen de un cono. r = radio y h = altura. B. Cono invertido considerado en *Aechmea bracteata*.

- *Obtención de los parámetros físicos y químicos del agua y suelo suspendido en *Aechmea bracteata**

- Suelo suspendido

Los análisis de suelos suspendidos fueron hechos según van Reeuwijk (2002). La MO después de la extracción de microartrópodos, se recuperó y se secó durante 2 días a 40°C, una vez pesada, ésta fue triturada con un molino de café. Las partículas más gruesas se molieron con un mortero de porcelana y finalmente fue tamizada en una malla de 2 mm. El porcentaje de MO y carbón orgánico total (COT) se calculó por el método de titulación de Walkley-Black, duplicando los reactivos ($K_2Cr_2O_7$, H_2SO_4 y H_3PO_4) y reduciendo la cantidad de suelo suspendido (0.075 g), haciendo duplicados por cada muestra, lo anterior en el Laboratorio de Ecología de Artrópodos en Ambientes Extremos.

Los cationes intercambiables (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} y Mg^{2+}) fueron calculados por el método de acetato de amonio, en el Laboratorio de Conservación y Rehabilitación de la Zona Crítica Edáfica (UNAM, UMDI Juriquilla) se llevó a cabo la acidificación, centrifugación y filtrado de las muestras. En el Laboratorio de Geoquímica Ambiental del Centro de Geociencias (CGEO-UNAM Juriquilla) se midieron los iones con el método AAS-Flama. Solo se realizaron tres análisis por cada forofito en cada temporada debido a los costos de los análisis.

El pH y conductividad se calculó en una relación 1:5, la solución se agitó en el orbital durante 2 horas y se midió con un potenciómetro Orion Star A211 pHMeter y un electrodo Orion 830213 Numb Ross Ultra. La conductividad fue medida por un conductímetro marca Orion Star A212 y una celda conductiva Orion 013005Smd. Algunas muestras no contenían la cantidad necesaria para realizar todos los análisis, por lo que se priorizó pH y conductividad.

- Agua acumulada

Se midió el volumen de agua recolectada en cada planta y se mantuvo en refrigeración hasta realizar los análisis. Los iones del agua obtenida se midieron en el Laboratorio de Geoquímica Ambiental (CGEO) (UNAM, UMDI Juriquilla) por el método de AAS-Flama, tras una previa acidificación y filtración. Se realizaron tres análisis por cada forofito de cada temporada, esto debido a los costos de los análisis.

El pH del agua de la epífita fue medido con un potenciómetro Orion Star A211 pHMeter y un electrodo Orion 830213 Numb Ross Ultra. La conductividad fue medida con un conductímetro marca Orion Star A212 y una celda conductiva Orion 013005Smd. Debido a pérdida de agua durante el traslado de las muestras de campo al laboratorio, no se obtuvieron los datos de pH y conductividad de algunas plantas.

- *Análisis estadísticos*

Para evitar confusiones se usarán acrónimos para distinguir los datos evaluados. Al referirse a alguno de los árboles en cierta temporada se utilizará: Tinto (T), Chechén (C), nortes (N) y secas (S). En algunos casos se combinarán los datos de los forofitos (Tinto = TNTS y Chechén = CNCS). Al comparar los datos de algún forofito y temporada se usará * (TN * TS).

La clasificación utilizada para ácaros se basa en Krantz y Walter (2009), con excepción de la Cohorte Astigmatina, la cual se considera un grupo aparte del resto de Sarcoptiformes (Endeostigmata + Oribatida). Lo anterior debido a sus diferencias biológicas, morfológicas y ciclos de vida (Norton y Behan-Pelletier, 2009), por lo que se realizaron los análisis de forma separada. Para colémbolos se utilizó la propuesta de Bellinger *et al.* (2020).

Se probó la normalidad de los datos con la prueba de Shapiro-Wilk en Statistica 10.0 (StatSoft, 1995), ya que éstos no presentan una distribución normal se consideró realizar pruebas no paramétricas.

Para evaluar si existen diferencias entre los valores de las características físicas y químicas del agua y suelo suspendido de las epífitas entre forofitos (TS*CS y TN*CN) y temporada (TN*TS y CN*CS), se utilizó la prueba de Mann-Whitney en Statistica 10.0 (StatSoft, 1995).

Se hicieron las curvas de acumulación de especies con todas las morfoespecies de microartrópodos y las abundancias totales en los forofitos y temporadas (TN, CN, TS y CS) para averiguar si el esfuerzo de muestreo fue el adecuado, utilizando el estimador de Chao 1 y Ace con EstimateS 9.1.0 (Colwell, 2013).

Se utilizó la prueba de Friedman, como alternativa a una ANOVA de medidas repetidas en donde cada forofito fue considerado como una unidad dependiente. La prueba se realizó para determinar si hay diferencias significativas entre la riqueza y abundancia de morfoespecies en cada grupo (Astigmatina, Mesostigmata, Sarcoptiformes, Trombidiformes y Collembola) considerando la interacción del forofitos y temporadas (TN, CN, TS y CS), se calculó en Statistica 10.0 (StatSoft, 1995).

Se realizó un análisis clúster para ver cómo se agrupan los microartrópodos con base en su presencia y abundancia de morfoespecies, utilizando como método de agregación Ward y como medida de disimilitud la distancia euclidiana (StatSoft, 1995).

Se utilizó un análisis de componentes principales (ACP) para determinar cuál de los parámetros evaluados explica la variabilidad de éstos en el forofito y la temporada (TN, TS, CN y CS). Se utilizaron nueve variables del suelo suspendido (peso, pH, conductividad, % de MO, % de C, Na⁺, Ca²⁺, K⁺ y Mg²⁺), siete del agua acumulada (cantidad de agua, pH, conductividad, Na⁺, Ca²⁺, K⁺ y Mg²⁺) y la abundancia de los artrópodos. Los datos utilizados fueron los promedios de las variables, esto debido a que no en todas las variables se obtuvo

la misma cantidad de mediciones. Los análisis se llevaron a cabo en Past 3.0 (Hammer *et al.*, 2001).

Los índices de diversidad se calcularon considerando a ácaros y colémbolos como un sólo grupo (microartrópodos) y de forma individual en los grupos de ácaros (Astigmatina, Mesostigmata, Sarcoptiformes y Trombidiformes) y para Collembola. Primero se obtuvo la entropía de Shannon (H'). El valor obtenido se convirtió en una medida de diversidad verdadera (1D) (también llamada número efectivo de especies) al multiplicarlo por el número e (2.71828...), $D = e (H')$ (Jost, 2006). La diversidad verdadera permite comparar la magnitud de las diferencias en dos o más comunidades. Con el supuesto de que el valor obtenido representa la diversidad considerando una comunidad teórica, donde los diferentes taxones tienen la misma abundancia (Moreno *et al.*, 2011). Se utilizó la prueba t propuesta por Hutcheson (1970), para evaluar la existencia de diferencias significativas obtenidas por el índice de H' en el grupo microartrópodos (ácaros + colémbolos) y sus distintos grupos. Los valores de H' y de la prueba t se obtuvieron en Past 3.0 (Hammer *et al.*, 2001), mientras que 1D se calculó en Excel. Lo anterior se realizó al juntar las dos temporadas de cada forofito (TNTS y CNCS) y por cada árbol y temporada (TN, TS, CN y CS).

Para evaluar las diferencias entre las comunidades de microartrópodos en los distintos forofitos y temporadas, se utilizó el índice de diversidad β (Past 3.0; Hammer *et al.*, 2001). Para ver la similitud entre las comunidades se calculó el índice de Sørensen y la disimilitud con el índice de complementariedad (Colwell y Coddington, 1994), ambos de forma manual.

Resultados

En el Cuadro 3 se presentan los promedios de las características físicas y químicas del suelo suspendido y el agua dentro de las bromeliáceas recolectadas, así como los resultados de la prueba de Mann-Whitney. Al evaluar los datos de las epífitas en ambos árboles de cada temporada, en nortes se hallaron diferencias significativas en la conductividad y la cantidad de Na^+ y K^+ en el agua acumulada (TN>CN). En secas las diferencias se registraron en la cantidad de Ca^{2+} en el suelo suspendido (TS>CS) y de K^+ y Mg^{2+} en el agua (TS<CS). Debido a que los promedios más altos de los parámetros evaluados no se registraron en un mismo forofito durante nortes y secas, para determinar la mayor calidad se tomaron en cuenta todos los promedios. Durante nortes la mayor calidad se encontró en plantas que crecían en Tinto y en secas en Chechén.

Al evaluar los datos de cada forofito en ambas temporadas las diferencias que sí fueron significativas se registraron en distintos parámetros. En Chechén se encontraron en el pH, la conductividad y el K^+ en el suelo suspendido; mientras que en el agua se hallaron en el pH, conductividad, Na^+ , K^+ y Mg^{2+} (CN<CS). En Tinto en el suelo suspendido se reportaron en la conductividad y Ca^{2+} , mientras que en el agua únicamente en el pH (TN<TS). Al tomar en cuenta todos los promedios, se considera que la mayor calidad de recursos en el agua y MO se encontraron en bromeliáceas durante la época de secas en ambos forofitos.

Cuadro 3.- Características físicas y químicas del suelo suspendido y agua acumulada (promedio y desviación estándar) así como sus diferencias significativas (prueba Mann-Whitney) en *Aechmea bracteata* por forofitos y temporadas T = *Haematoxylum campechianum* C = *Metopium brownei* N = Nortes S = Secas Ns = No significativo.

	Temporada	Nortes		Secas		Mann-Whitney			
	Forofito	T	C	T	C	TN*CN	TS*CS	CN*CS	TN*TS
Medidas de plantas	Diámetro (cm)	13.6±1.28	14.4±1.16	14.4±1.7	13.6±1.7	Ns	Ns	Ns	Ns
	Volumen (m ³)	0.20±0.15	0.20±0.15	0.25±0.18	0.17±0.14	Ns	Ns	Ns	Ns
Suelo suspendido	Peso (g)	31.4±29.7	12.7±14.1	17.38±8.90	25.3±19.1	Ns	Ns	Ns	Ns
	pH	5.08±0.35	4.77±0.20	5.44±0.21	5.45±0.23	Ns	Ns	0.008	Ns
	Conductividad (µs/cm)	753.5±244.6	734.5±11.4	1236.3±460.0	1713.5±871.9	Ns	Ns	0.02	0.03
	% MO	88.23±1.19	88.48±1.00	88.73±1.04	88.55±1.86	Ns	Ns	Ns	Ns
	% C	51.18±0.69	51.32±0.58	51.47±0.60	51.37±1.08	Ns	Ns	Ns	Ns
	Na^+ (cmol/kg)	346.6±32.0	311.1±82.8	428.6±82.9	334.7±85.3	Ns	Ns	Ns	Ns
	Ca^{2+} (cmol/kg)	9.70±2.10	13.88±4.95	23.22±10.37	14.62±1.93	Ns	0.04	Ns	0.04
	K^+ (cmol/kg)	25.96±8.74	28.06±6.28	32.72±10.42	40.21±0.87	Ns	Ns	0.04	Ns
Mg^{2+} (cmol/kg)	25.9±19.9	69.1±33.9	72.74±33.67	46.5±13.2	Ns	Ns	Ns	Ns	
Agua	Volumen (ml)	300.8±174.4	216.5±169.6	239.1±114.4	297.1±163.9	Ns	Ns	Ns	Ns
	pH	5.32±0.82	5.22±0.76	6.93±0.43	6.75±0.60	Ns	Ns	0.003	0.002
	Conductividad (µs/cm)	207.9±64.9	116.0±48.9	259.4±85.7	266.4±131.1	0.02	Ns	0.03	Ns
	Na^+ (mmol/L)	0.77±0.20	0.28±0.20	0.85±0.44	1.96±1.05	0.04	Ns	0.04	Ns
	Ca^{2+} (mmol/L)	0.23±0.11	0.12±0.12	0.20±0.11	0.29±0.05	Ns	Ns	Ns	Ns
	K^+ (mmol/L)	0.99±0.25	0.42±0.19	0.50±0.31	1.25±0.31	0.04	0.04	0.04	Ns
	Mg^{2+} (mmol/L)	0.09±0.06	0.02±0.02	0.03±0.03	0.08±0.02	Ns	0.04	0.04	Ns

Un total de 26 grupos fueron registrados dentro de las bromeliáceas durante las dos temporadas. En el Cuadro 4 se presentan todos los grupos de microartrópodos y los más abundantes de macroartrópodos. Los grupos Chilopoda, Embioptera, Hemiptera, Hymenoptera (no social), Isopoda, Opiliones, Orthoptera y Scorpionida presentaron bajas abundancias, por lo que se pusieron dentro de “otros”. Dentro de las epífitas en nortes se capturaron 26 grupos, 25 en plantas creciendo en TN y 21 en CN. En la temporada de secas se recolectaron 23, 21 en TS y 22 en CS. En cuanto a la abundancia total se obtuvieron 17,866 ejemplares. En nortes se contabilizaron 3,565 individuos en el interior de las plantas de ambos forofitos, 1,541 en TN y 2,024 en CN. En secas se registraron 14,301, 7,541 en TS y 6,760 en CS (Cuadro 4).

Cuadro 4. Abundancia total de los artrópodos encontrados en *Aechmea bracteata* por temporada y forofito. T = *Haematoxylum campechianum* C = *Metopium brownei* N = Nortes S = Secas.

Grupo taxonómico	Nortes			Secas		
	T	C	Total	T	C	Total
Astigmatina	36	69	105	3502	3383	6885
Mesostigmata	88	553	641	75	73	148
Sarcoptiformes	141	280	421	425	134	559
Trombidiformes	149	112	261	264	157	421
Entomobryomorpha	46	66	112	37	80	117
Neelipleona	2	0	2	19	3	22
Poduromorpha	4	4	8	1	2	3
Symphyleona	21	27	48	31	44	75
Araneae	9	10	19	8	114	122
Pseudoscorpionida	21	20	41	17	27	44
Diplopoda	4	6	10	4	6	10
Blattodea	12	6	18	14	3	17
Coleoptera	32	214	246	26	38	64
Hymenoptera (hormigas)	775	155	930	64	133	197
Isoptera	0	408	408	1735	1519	3254
Psocoptera	9	4	13	6	9	15
Thysanoptera	3	1	4	14	5	19
Larva	174	84	258	1287	1014	2301
Otros	15	5	20	12	16	28
Total	1541	2024	3565	7541	6760	14301
No. de artrópodos/planta	220	289	255	1077	966	1022
Densidad de organismos (ind/m ³)	1509	3876	2693	5775	14705	10239
Grupos	26	25	21	21	22	23
Morfoespecies de microartrópodos	61	53	80	90	76	100

Sin considerar a los insectos sociales (Formicidae e Isoptera) y arañas inmaduras, los grupos más abundantes presentan pequeños cambios por forofito y temporada (Fig. 7). Estos grupos fueron Astigmatina, Mesostigmata, Sarcoptiformes, Trombidiformes y en las larvas de insectos, mientras que Entomobryomorpha y Coleoptera sólo estuvieron presentes en uno de los forofitos en una determinada temporada.

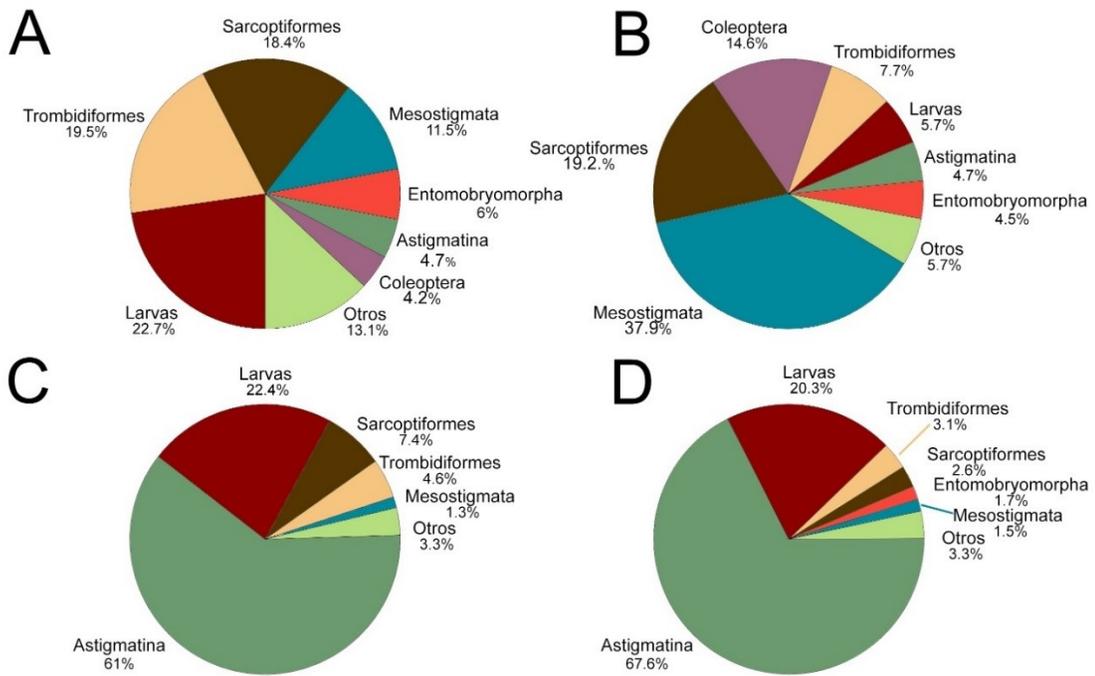


Figura 7.- Abundancias relativas de los grupos más abundantes de artrópodos en *A. bracteata* por forofito y temporada. A. TN. B. CN. C. TS. D. CS. T = *Haematoxylum campechianum*, C= *Metopium brownie*, N = Nortes S = Secas.

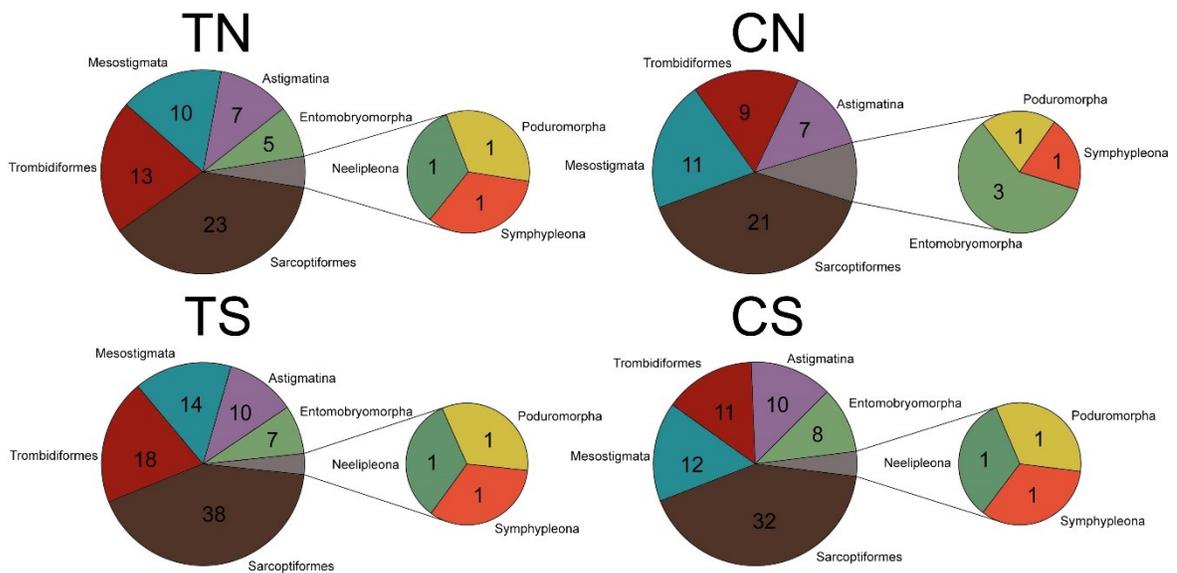


Figura 8.- Riqueza de morfoespecies de los grupos de microartrópodos en *Aechmea bracteata* por forofito y temporada. T = *Haematoxylum campechianum*, C= *Metopium brownie*, N = Nortes S = Secas.

De los ácaros y colémbolos recolectados, se reconocieron un total de 123 morfoespecies, 109 (89%) de ácaros, y 14 (11%) de colémbolos. En el interior de las bromeliáceas durante nortes se encontraron 80 morfoespecies y 100 en secas. En epífitas creciendo sobre Tinto se registraron 112 en ambas temporadas, 61 en TN y 90 en TS. En Chechén un total de 87 se hallaron en ambas temporadas, 53 en CN y 76 en CS (Cuadro 5 y Figura 8).

Cuadro 5. Morfoespecies exclusivas y compartidas de microartrópodos en *Aechmea bracteata* por temporada y forofito. T = *Haematoxylum campechianum* C = *Metopium browniei* N = Nortes S = Secas.

Grupo taxonómico	Nortes				Secas				Forofito			
	T	C	Compartidos	Total	T	C	Compartidos	Total	T	C	Compartidos	Total
Astigmatina	2	2	5	9	0	0	10	10	0	0	10	10
Mesostigmata	3	4	7	14	4	2	10	16	4	4	12	20
Sarcoptiformes	10	8	13	31	10	4	28	42	15	3	32	50
Trombidiformes	8	4	5	17	9	2	9	20	14	2	13	29
Entomobryomorpha	3	1	2	6	1	2	6	9	3	2	6	11
Neelipleona	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1
Poduromorpha	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1
Symphyleona	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1
Total	27	19	34	80	24	10	66	100	36	11	76	123

Para tener una idea de cómo son usados los recursos dentro de la epífita, en el cuadro 6 se proponen los principales gremios tróficos de los microartrópodos reportados, considerando la información para cada taxón y los recursos encontrados en las plantas. Los gremios propuestos fueron saprófago/fungívoro y depredador. Con los datos se graficó la relación depredador-presa por forofito y temporada (Figura 9). En Tinto y Chechén se registraron durante las dos temporadas un mayor porcentaje de presas y en comparación a secas una más alta proporción de depredadores en nortes.

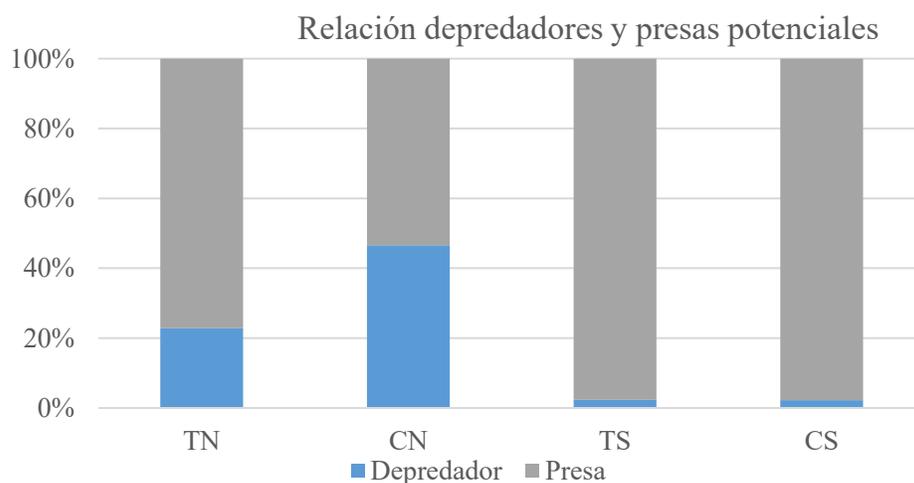


Figura 9. Relación depredador-presa de los microartrópodos en *Aechmea bracteata* por forofito y temporada. T = *Haematoxylum campechianum*, C = *Metopium browniei*, N = Nortes S = Secas.

Cuadro 6.- Propuesta de los gremios tróficos de microartrópodos recolectados en *Aechmea bracteata* por forofito y temporada. T = *Haematoxylum campechianum*, C= *Metopium brownie*, N = Nortes S = Secas.

Autor	Grupo	Taxones	Gremios tróficos	TN %	CN %	TS %	CS %
Krantz y Walter, 2009	Astigmatina	Todas las morfoespecies	Saprófago/Fungívoro	7.4	6.2	80.4	87.3
	Mesostigmata	Uropodidae	Fungívoro	0.4	4.3	0.2	0
		Resto de morfoespecies	Depredador	17.7	45.5	1.5	1.9
	Sarcoptiformes	Todas las morfoespecies	Saprófago/Fungívoro	29	25.2	9.8	3.4
	Trombidiformes	Bdellidae, Camerobidae, Cheyletidae, Cunaxidae, Caeculidae, Ereyetidae, Eupalopsellidae, Rhagidiidae, Stigmeidae y Xenocaligonellidae	Depredador	5.1	1.2	0.8	0.3
Resto de morfoespecies		Saprófago/Fungívoro	25.5	8.9	5.3	3.7	
Palacios-Vargas, 2014	Collembola	Todas las morfoespecies	Saprófago/Fungívoro	15	8.7	2	3.3
Total				100	100	100	100

Las curvas de acumulación de especies (basadas en morfoespecies) obtenidas para las epífitas creciendo en los diferentes forofitos y temporadas (TN, CN, TS y CS) se presentan en la Figura 10. En TN las morfoespecies corresponden al 86.5% del valor esperado con Chao1 y 86.1% con Ace. En CN se obtuvo una complementariedad de 86.5% con Chao y 86 % con Ace. Se considera que en ambos árboles las 7 muestras son suficientes para encontrar la mayoría de las morfoespecies estimadas. En TS se registró un valor de 68.3% del valor esperado con Chao1 y 76.5% con Ace, faltando 25 muestras para recolectar el resto. En CS se reporta una complementariedad de 86.4% con Chao y 89.8% con Ace, estimando que falta 1 muestra para tener el resto.

Los resultados de la prueba de Friedman confirman que sí existe un efecto en la interacción del forofito y la temporada que se refleja en las diferencias significativas tanto en la riqueza como en la abundancia en Astigmatina y Collembola. En ácaros Sarcoptiformes y Trombidiformes sólo se encontró el efecto en las diferencias de la riqueza. Mientras que en Mesostigmata, no se registró (Cuadro 7).

El análisis clúster de microartrópodos (conformado por todas las morfoespecies registradas) muestra una clara separación de las comunidades que habitan las bromeliáceas en las diferentes temporadas, es decir se forman dos grupos, uno de los forofitos en nortes y otro en secas (Fig. 11). En la prueba de ACP indica que la variabilidad en los parámetros evaluados se explica por la conductividad con un 96% y por la cantidad de agua con un 3.3%. La abundancia es mayor cuando los valores de conductividad son más altos en el suelo suspendido y menor cuando aumenta la cantidad de agua (Fig. 12).

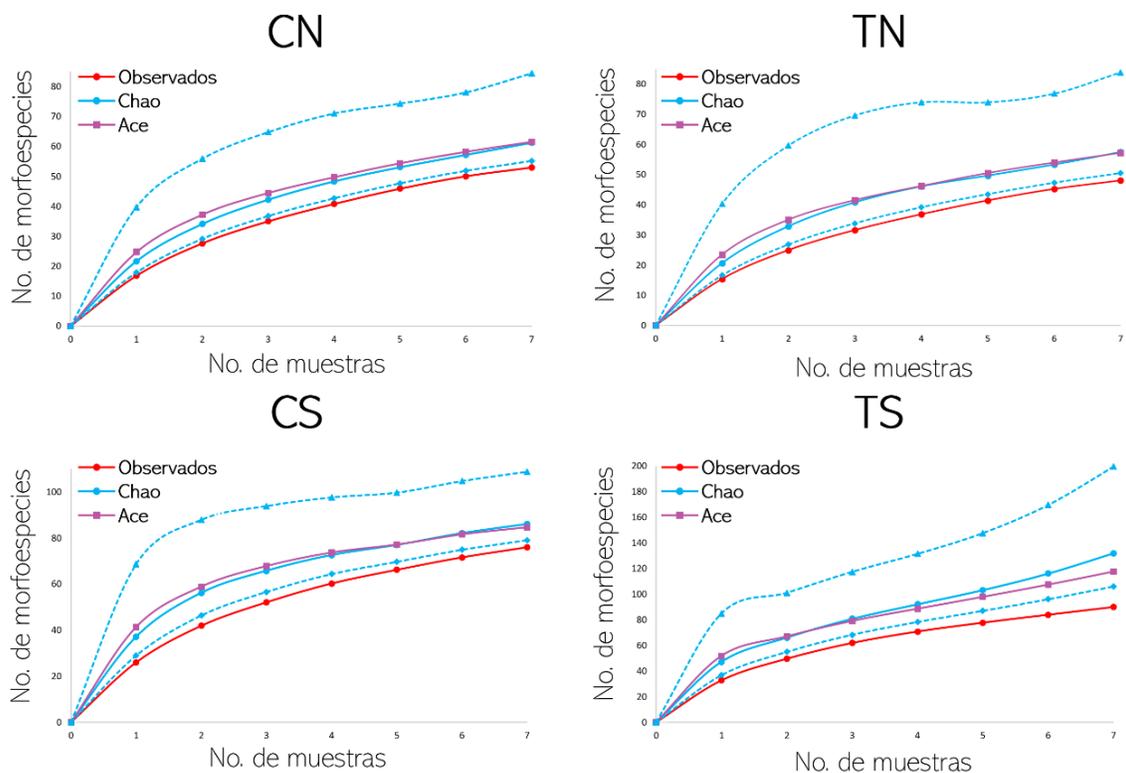


Figura 10. Curvas de acumulación de especies (basada en morfoespecies). T = *Haematoxylum campechianum* C = *Metopium brownei* N = Nortes S = Secas.

Cuadro 7. Prueba de Friedman evaluando la interacción entre forofito y temporada sobre la riqueza de morfoespecies y abundancia de los grupos de microartrópodos en *A. bracteata*. * = < 0.005. - = sin variación entre las variables.

Grupo	Parámetro	Prueba de Friedman
Astigmatina	Riqueza	0.03*
	Abundancia	0.01*
Mesostigmata	Riqueza	-
	Abundancia	0.78
Sarcoptiformes	Riqueza	0.03*
	Abundancia	0.28
Trombidiformes	Riqueza	0.03
	Abundancia	0.28
Collembola	Riqueza	0.09*
	Abundancia	0.05

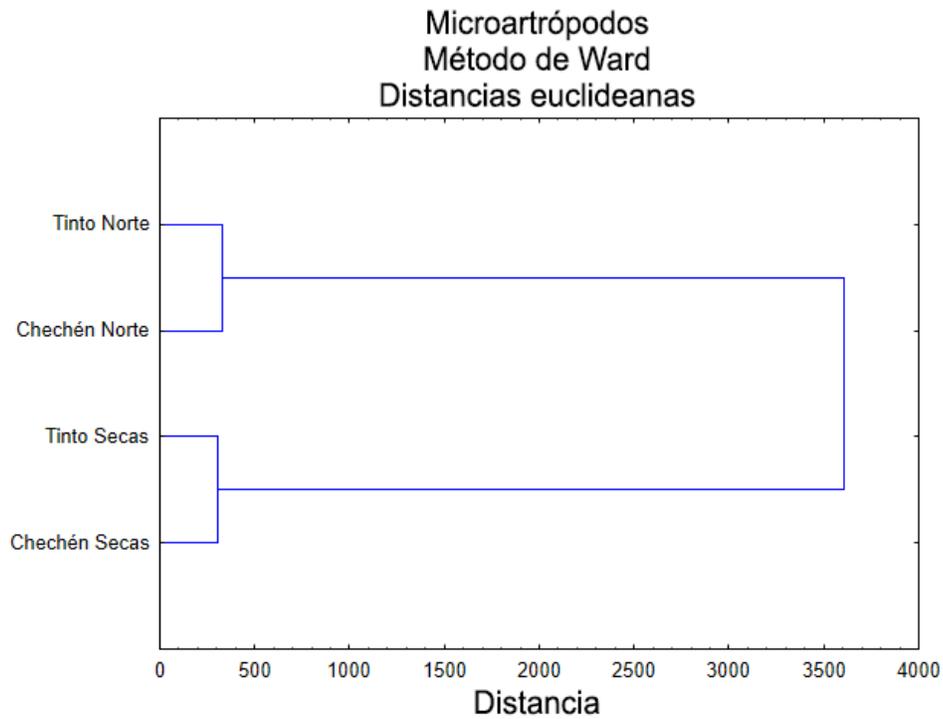


Figura 11. Análisis clúster de los microartrópodos en *Aechmea bracteata* por forofito y temporada.

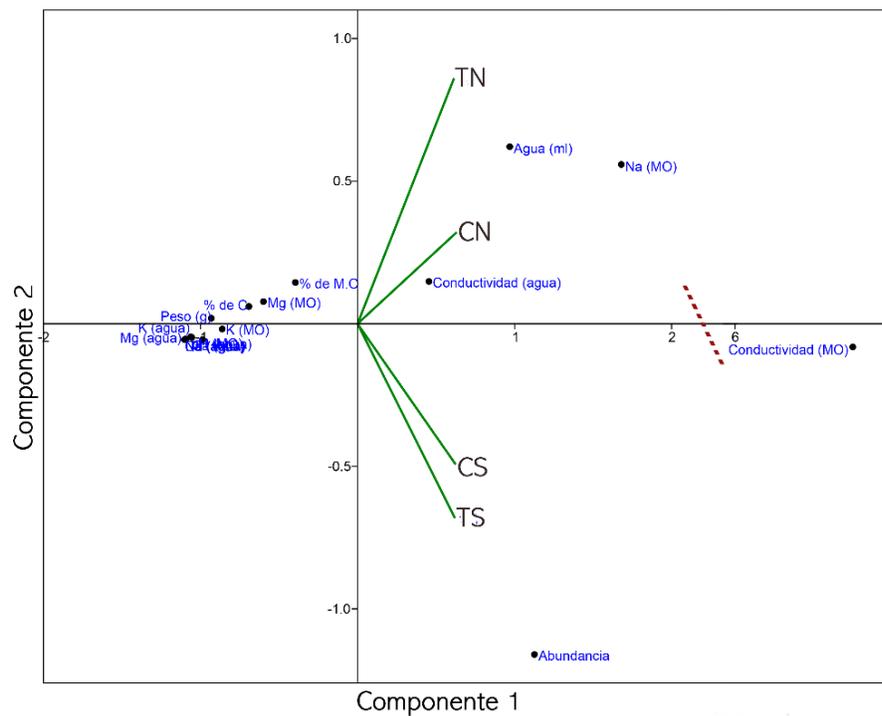


Figura 12. ACP de las variables físicas, químicas del agua y suelo suspendido, así como las abundancias de los microartrópodos recolectadas dentro de *Aechmea bracteata* por forofito y temporada (TN, CN, TS y CS). El componente 1 es la conductividad de la MO y componente 2 la cantidad de agua. La línea roja es un corte en el eje del componente 1.

Los valores de entropía de Shannon y diversidad verdaderas se presentan en el Cuadro 8, los valores de la prueba t de Hutcheson para evaluar su significancia basado en el índice de H' están en el Cuadro 9. Entre forofitos (TNTS * CNCS), la diferencia entre la ¹D de todos los microartrópodos fue poca. Se registraron 12.7 especies efectivas en bromeliáceas creciendo en Chechén (CNCS), y 12.1 en Tinto (TNTS), es decir, CNCS presenta 1.04 veces más especies que TNTS. En los ácaros astigmatinos, mesostigmados, trombidiformes y en los colémbolos la mayor ¹D fue en TNTS, mientras que los ácaros sarcoptiformes fue en CNCS; sin embargo, sólo fueron significativos los valores en Mesostigmata (1.47 veces más diverso en TNTS que CNCS) y Trombidiformes (1.40 veces más en TNTS que CNCS).

En los forofitos durante nortes (TN * CN), se registra una mayor ¹D de microartrópodos en bromeliáceas creciendo en TN con 21.6 especies en comparación con 17.4 en CN, es decir TN tiene 4.2 más que CN. En los ácaros mesostigmados, trombidiformes y en los colémbolos se registra la mayor cantidad de especies efectivas en TN, mientras que ácaros astigmatinos y sarcoptiformes se encontraba en CN; sin embargo, sólo fueron significativos los valores en microartrópodos (1.24 veces más diverso en TN que CN), Mesostigmata (1.45 veces más en TN que CN) y Collembola (1.75 veces más en TN que CN).

Entre forofitos en secas (TS * CS), la ¹D de microartrópodos es mayor en TS con 8.8, mientras que CS tiene 6.9. Ácaros astigmatinos y trombidiformes fueron más diversos en TS, mientras que mesostigmados, sarcoptiformes y en los colémbolos lo fueron en CS; sin embargo, sólo fueron significativos los valores en microartrópodos (es 1.27 veces más diverso en TS que CS), Astigmatina (es 1.06 más en TS que CS), Sarcoptiformes (2.05 más en CS que TS) y Trombidiformes (1.42 veces más en TS que CS).

Cuadro 8.- Valores de Shannon (H') y diversidad verdadera (¹D) de los microartrópodos y sus grupos en *Aechmea bracteata* por forofito y temporada. T = *Haematoxylum campechianum* C = *Metopium brownei* N = Nortes S = Secas.

Grupos	Microartrópodos (ácaros + Colémbolos)		Astigmatina		Mesostigmata		Sarcoptiformes		Trombidiformes		Collembola	
	H'	¹ D	H'	¹ D	H'	¹ D	H'	¹ D	H'	¹ D	H'	¹ D
TN	3.07	21.6	1.26	3.52	1.87	6.49	2.04	7.71	0.96	2.61	1.67	5.32
CN	2.85	17.4	1.5	4.48	1.5	4.46	2.10	8.19	0.77	2.16	1.11	3.03
TS	2.18	8.8	1.36	3.9	2.14	8.5	2.11	8.24	1.33	3.78	1.86	6.39
CS	1.93	6.9	1.3	3.65	2.24	9.43	2.83	16.95	0.97	2.65	1.86	6.44
TNTS	2.49	12.1	1.37	3.92	2.13	8.43	2.45	11.57	1.79	6.01	1.94	6.95
CNCS	2.54	12.7	1.35	3.84	1.75	5.73	2.49	12.06	1.46	4.30	1.83	6.22

Cuadro 9.- Prueba t que evalúa la significancia de la diversidad de Shannon de los microartrópodos y sus grupos entre los diferentes forofitos y temporadas. ns = no significativo * = p <0.05 ** = p <0.005.

Conjuntos evaluados	Microartrópodos	Astigmatina	Mesostigmata	Sarcoptiformes	Trombidiformes	Collembola
TN*CN	0.3**	ns	0.3**	ns	ns	0.1**
TS*CS	0.9**	0.9**	ns	0.1**	0.1*	ns
TNTS*CNCS	ns	ns	0.1**	ns	0.1**	ns

La diversidad β y complementariedad (Cuadro 10) son mayores al comparar las comunidades de bromeliáceas entre TN*TS y TN*CN, mientras que los valores más bajos se presentan entre TS*CS y TNTS*CNCS. Una tendencia inversa ocurre en los valores de la similitud, donde son más bajos en los conjuntos donde el recambio de especies y valores de complementariedad son más altos. El número de morfoespecies compartidas entre árboles y temporadas se puede observar en la Figura 13 y Cuadro 5. La mayor cantidad de morfoespecies exclusivas (que no se encontraron en ningún otro forofito ni temporada) se registró en las epífitas creciendo en TS con 20, mientras que en TN 15, al contrario, en Chechén hubo pocas exclusivas, en CN 6 y CS 4.

Cuadro 10. Valores de diversidad β , similitud de sørensen y complementariedad de la comunidad de microartrópodos, así como las morfoespecies totales y compartidas en *Aechmea bracteata* por forofito y temporada T = *Haematoxylum campechianum* C = *Metopium brownei* N = Nortes S = Secas.

	β	Similitud (I de Sorensen)	Complementariedad (Colwell y Collington)	Total de morfoespecies	Morfoespecies compartidas
TN*CN	0.404	0.596	0.575	80	34
TS*CS	0.205	0.795	0.340	100	66
TN*TS	0.483	0.517	0.652	112	39
CN*CS	0.349	0.651	0.517	87	42
TNTS*CNCS	0.236	0.764	0.382	123	76

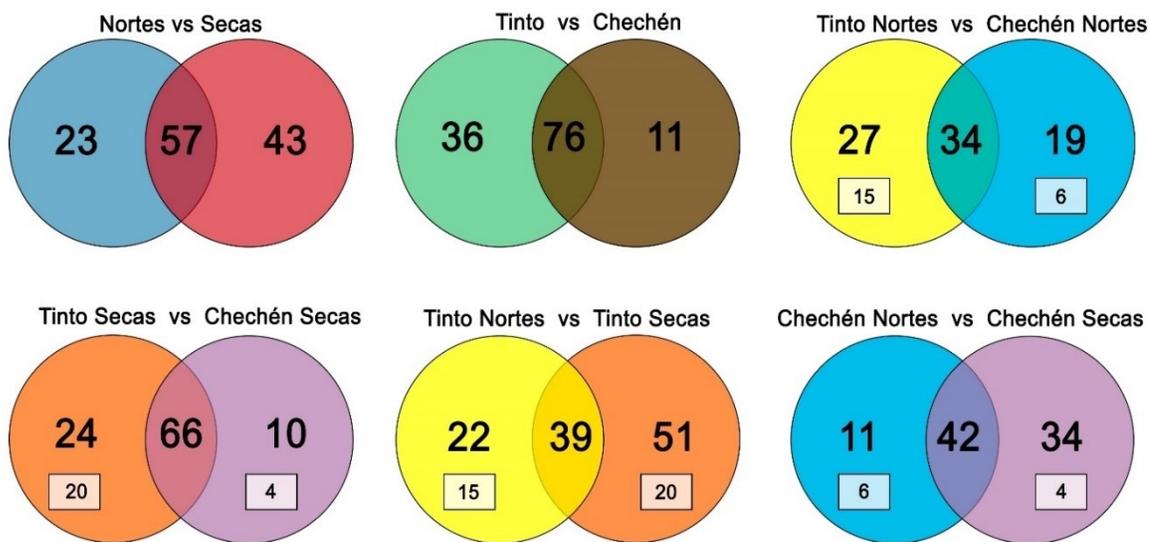


Figura 13. Diagrama de Venn mostrando las morfoespecies compartidas entre las temporadas y forofitos en *Aechmea bracteata*. En el cuadro dentro de los círculos se presentan las morfoespecies exclusivas.

Discusión

Parámetros físicos y químicos

Las características evaluadas tanto en el agua como en los suelos suspendidos dentro de las bromeliáceas están directamente relacionadas con la MO acumulada (Fish, 1976; Wong *et al.*, 2000), por lo que sus valores son indicadores de la calidad del material que aporta el forofito; sin embargo, no son los únicos que pueden afectar en la comunidad de microartrópodos.

La cantidad promedio de suelo suspendido y agua acumulada dentro de *Aechmea bracteata* son mayores a lo registrado en otras bromeliáceas epífitas en selvas tropicales (Richardson *et al.*, 2000a), y similares a lo reportado en *A. bracteata* en selvas bajas subperennifolia (SBS) de otra localidad (Dejean *et al.*, 2018). La cantidad de agua se relaciona a su tamaño, arquitectura, longevidad (Frank y Curtis, 1981; Zotz y Thomas, 1999), así como a la precipitación en los sitios (Richardson *et al.*, 2000b).

En la temporada de secas se registró la mayor concentración de MO en las epífitas que crecen sobre *Metopium brownei* (Chechén), ya que es la época donde pierde gran parte de sus hojas (Cabrera *et al.*, 1982), al igual que otros árboles en SBS (Rodríguez-Aragón *et al.*, 2001). En bromeliáceas creciendo en *Haematoxylum campechianum* (Tinto) se encontró el promedio más alto de suelo suspendido en la época de nortes. Se desconoce si en esta temporada ocurre una mayor defoliación en Tinto, pero el árbol es reportado como perennifolio (Pennington y Sarukhán, 2005).

La cantidad de agua en el interior de las bromeliáceas fue muy variable en cada muestra. En la Península de Yucatán la precipitación se concentra principalmente durante la época de lluvias y nortes, por lo que en estas temporadas hay mayor captación y retención de agua. En secas, cuando las temperaturas son más altas y hay poca precipitación, el líquido acumulado se puede evaporar; sin embargo, en casi todas las bromeliáceas se registró agua acumulada.

Los valores del porcentaje de MO en el suelo suspendido son más altos que los reportados en selvas tropicales de Venezuela (Paoletti *et al.*, 1991) y en *A. bracteata* en la Reserva de la Biósfera de los Tuxtlas, Veracruz (Beutelspacher, 1999). Estas diferencias podrían deberse al clima y la vegetación en cada sitio de estudio, los cuales están ligados en el porcentaje de MO y C (Porta *et al.*, 2003).

En este trabajo los suelos suspendidos tuvieron un alto contenido de MO, teniendo prácticamente el mismo porcentaje, variando únicamente por decimales. Este alto porcentaje se debe a que en las bromeliáceas los detritos acumulados provienen casi exclusivamente de elementos de los árboles, tejidos de epífitas y deshechos de la fauna que ahí vive (Bell *et al.*, 2007), encontrando pocos elementos minerales.

El pH del agua en la temporada de nortes coincide con lo registrado en otras bromeliáceas en selvas tropicales (Richardson, 1999; Liria, 2007; Ospina-Bautista *et al.*, 2008) incluyendo *A. bracteata* en la Reserva de la Biosfera de los Tuxtlas (Beutelspacher, 1999). Mientras que este parámetro en suelos suspendidos de bromeliáceas no se había evaluado.

El pH tanto en el agua acumulada como en el suelo suspendido tuvieron valores ácidos. El aumento de los valores de pH de nortes a secas pueden ser explicado por una mayor concentración de cationes básicos que redujeron su acidez, provocada por el aumento de la MO. Mientras que las diferencias registradas entre los forofitos están ligadas a las características del material vegetal de cada especie (Wong *et al.*, 2000).

La conductividad eléctrica y cationes disponibles en el agua y suelo suspendido dentro de las bromeliáceas están asociados a las características de la MO, cuando ésta incrementa, suele aumentar las concentraciones de nutrientes, por lo tanto, la calidad del recurso disponible (Smith y Doran, 1996; Wong *et al.*, 2000). La fauna que vive dentro de la epífita también tiene la capacidad de modificar la concentración de estos elementos. Los ácaros oribátidos al alimentarse pueden disminuir macronutrientes específicos y aumentar otros a través de la degradación de la MO (Haq, 2019). Los artrópodos vivos y muertos funcionan como stock de varios nutrientes (Seastedt y Tate, 1981; Teuben y Verhoef, 1992), donde al morir pueden ser liberados.

Composición, frecuencia y abundancia de la artropodofauna

En *Aechmea bracteata* en total se han recolectado 28 grupos de artrópodos. En los diferentes sitios donde se ha estudiado la especie se han reportado una mayor cantidad de grupos tanto para plantas vivas y muertas (SBS, selva mediana subperennifolia y selva alta; Dejean y Olmsted, 1997; Beutelspacher, 1999). Estos resultados probablemente se debieron al mayor esfuerzo de muestreo, a las características de los tipos de vegetación y al cambio de condiciones que ocurren entre plantas vivas y muertas, ya que promueve el desarrollo de otros gremios tróficos. Aumentar el número de muestras incrementa la probabilidad de encontrar organismos que no estén estrechamente relacionados con la bromeliáceas. Tal es el caso de Isoptera y Orthoptera, (recolectados en pocas epífitas) que utilizan éstas como termitero y refugio respectivamente, por lo que su presencia no se asocia con la identidad del forofito.

Las frecuencias de ácaros y colémbolos registradas en *A. bracteata* son mayores a las reportadas previamente para esta especie y otras en SBS en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an (Dejean *et al.*, 1995). Si bien en otras epífitas la frecuencia podría diferir por la arquitectura y su tamaño, para el estudio realizado por Dejean y colaboradores (1995) en *A. bracteata* la diferencia se deben al método de extracción (disección de hojas y recolecta directa), el cual está principalmente enfocado en macroartrópodos.

En *A. bracteata* no hay trabajos previos que registren la abundancia de artrópodos terrestres que habitan en ella. Al comparar con otras bromeliáceas de zonas tropicales con un mayor esfuerzo de muestreo, se encontró una cantidad más alta que lo reportado por otros autores. Esto se aprecia en países como Brasil (15,238 artrópodos en 144 plantas; Torreias y Ferreira-Keppler, 2011), Ecuador (11,219 en 209; Armbruster *et al.*, 2002), Panamá (3,694 en 90; Stuntz, 2001), Puerto Rico (15,599 en 120; Richardson, 1999); así como en zonas tropicales de México como Oaxaca (945 en 28; Campos-Serrano *et al.*, 2009), Puebla (1,704 en 29; Herrera-Fuentes *et al.*, 2008), Quintana Roo (1,795 en 30; Cutz-Pool *et al.*, 2016) y Veracruz (2,618 en 240; Guzmán, 2013). Esta variabilidad de las abundancias se debe a diferentes razones: grupo de estudio, esfuerzo de muestreo, métodos de extracción de ejemplares, tamaño y arquitectura de la planta, temporada, tipo de vegetación, entre otras.

Las grandes abundancias registradas en este estudio se deben a que incluimos a ácaros y colémbolos que, debido a su tamaño, la falta de un muestreo adecuado y la dificultad para su identificación, han sido omitidos en estudios de comunidades fitotelmatas (Hunt, 1994; Greeney, 2001; Fashing, 2010). En los pocos trabajos donde son contabilizados, son una gran fracción de la fauna en bromeliáceas (Palacios-Vargas, 1981; Campos-Serrano *et al.*, 2009; Castaño-Meneses, 2016), así como en trabajos de otros microhábitats del dosel (Nadkarni y Longino, 1990; Palacios-Vargas y Castaño-Meneses, 2003; Cutz-Pool *et al.*, 2012). Particularmente para *A. bracteata*, su gran abundancia se debe a su arquitectura (Dejean y Olmsted, 1997), tamaño (Richardson, 1999) y a las épocas de recolecta (principalmente secas).

Microartrópodos

Los análisis muestran que el forofito y la temporada ejercen un efecto sobre la riqueza, diversidad y abundancia en los diferentes grupos de microartrópodos. La mayoría de los parámetros de la comunidad evaluados a excepción de la temporada en nortes presentan sus valores más altos en Tinto al comparar los árboles y en secas al comparar las temporadas, por lo que se considera que de forma general se cumplieron la hipótesis H1 y H2.

Contrariamente de lo que se esperaba, en Sarcoptiformes (sin incluir la Cohorte Astigmatina) la abundancia durante nortes y los valores de diversidad en ambas temporadas fueron mayores en bromeliáceas creciendo en Chechén, por lo que se considera que no se cumplió la H3, la cual esperaba que la mayor diversidad, abundancia y riqueza se registraría en Tinto.

A pesar del bajo número de muestras, se encontró una complementariedad alta en la curva de acumulación de especies en los forofitos por temporada, a excepción de las bromeliáceas creciendo en Tinto durante secas. En otros trabajos donde la curva se calcula contemplando macroartrópodos, se registra baja complementariedad a pesar del número elevado de muestras (Franco, 2008; Armbruster *et al.*, 2002). Muchos macroartrópodos tienen una mayor capacidad de desplazamiento que los microartrópodos, por lo que pueden visitar más

plantas a pesar de no tener una estrecha relación con la epífita. Con una mayor cantidad de muestras se incrementa la probabilidad de registrar estos artrópodos, provocando una curva más prolongada.

Las morfoespecies encontradas pertenecían a dos gremios tróficos (saprófagos/fungívoros y depredadores). En ambas temporadas predominaron los saprófagos/fungívoros, éstos son la base de la cadena trófica, ya que pocos son los organismos que se alimenta de los tejidos vivos de la epífita (Beutelspacher, 1999). En secas destaca el aumento de ácaros astigmatinos respecto a nortes, lo que provocó el decrecimiento del porcentaje de depredadores y otros grupos pertenecientes al mismo gremio. Esto se debe a su historia de vida tipo r, lo que provoca que puedan conquistar hábitats efímeros (Fashing, 1994). Se esperaría que, al aumentar la calidad del recurso en secas, otros grupos como Sarcoptiformes aumenten sus poblaciones; sin embargo, debido a su historia de vida tipo k (Norton, 1994), y a la posible competencia ejercida por ácaros astigmatinos no tuvo un gran aumento poblacional.

Es probable que el efecto del forofito en las muestras pudo haber sido difuso, ya que en la mayoría de las epífitas se encontraba una mezcla de MO perteneciente a otras especies arbóreas. Al igual que en el suelo forestal, es de suponerse que un suelo suspendido con detritos de varios árboles provoca cambios en la composición física y química (afectando la calidad del recurso) (Laird-Hopkins *et al.*, 2017), así como sus microclimas (Anderson, 1973).

Otro factor que puede alterar el efecto del forofito es la presencia de hormigas y termitas dentro de las bromeliáceas, ésta puede provocar cambios en las condiciones del suelo y agua acumulada, debido a la capacidad de modificar las características del entorno donde viven (Wali y Kanno, 1975; Ndiaye *et al.*, 2004). En *Aechmea bracteata* se ha observado que el tipo de dieta de la hormiga puede tener una influencia en la composición de artrópodos dentro de la planta (Dejean *et al.*, 2018).

Además de los parámetros evaluados, la fitoquímica debería influir en la calidad de los detritos, y por lo tanto afectar a la comunidad de microartrópodos; sin embargo, no se realizaron estudios cualitativos y cuantitativos de sus metabolitos secundarios. Los estudios previos sugieren que Chechén posee una fitoquímica más agresiva para los distintos grupos (bacterias, hongos, artrópodos y plantas) que Tinto. Esta fitoquímica afectaría principalmente a organismos saprófagos, los cuales son el gremio más abundante.

En Chechén, se ha comprobado que en sus hojas y corteza contienen dihidroquercetina y eriodioctiol, los cuales presentan efectos alelopáticos, antifúngicos, antibacterianos, y larvicidas, también se reporta baja herbivoría (Rivero-Cruz *et al.*, 1997; Anaya *et al.*, 1999). Los resultados de otros estudios indican que dihidroquercetina, eriodioctiol y fisteina (todos encontrados en Chechén) en concentraciones bajas (3.5 - 10 mmol/kg) inhiben más del 50% del crecimiento de *Heliothis zea* (Boddie) (Harborne y Grayer, 1994).

En el árbol de Tinto se han identificado flavonoides de diferentes tipos y ocho ácidos fenólicos. Los ácidos fenólicos son precursores de taninos y al igual que los flavonoides pueden inhibir la alimentación, afectar el desarrollo y supervivencia de insectos (War *et al.*, 2012; Gantner *et al.*, 2019). Particularmente, el ácido gálico es conocido como defensa contra herbivoría por insectos (Ananthakrishnan, 1997; Dixit *et al.*, 2017), mientras la quercetina en dosis de 4.5 mmol/kg inhibe el crecimiento de *Heliothis zea* (Harborne y Grayer, 1994).

Tanto los resultados en los parámetros evaluados como la información de la fitoquímica de cada forofito, puede explicar los resultados obtenidos. En cada grupo la diversidad, distribución y abundancia son determinados por varios factores, algunos grupos son más sensibles que otros (Menta y Remelli, 2020), por lo que una mayor cantidad de organismos de ciertos grupos en Chechén podría deberse a que son más generalistas o menos sensibles a determinados compuestos de su material vegetal.

A pesar de que en secas la mayoría de los parámetros evaluados fueron más altos en Chechén, con base en la diversidad (que si fue significativa) y la riqueza de los diferentes grupos de ácaros y en colémbolos, se puede considerar que en el interior de las plantas creciendo en tinto hay recurso de mejor calidad para los microartrópodos. Estos grupos han sido reconocidos por su capacidad de indicar la calidad del suelo donde habitan (Pulleman *et al.*, 2012).

En cuanto a la temporada, la mayor riqueza y abundancia en secas coincide con lo reportado previamente en SBS en *Tillandsia fasciculata* en Quintana Roo (Cutz-Pool *et al.*, 2016). En *A. bracteata* se debe a que dentro de las bromeliáceas hay un microclima más favorable que en el exterior. También hay agua acumulada (recurso escaso durante la temporada) y un suelo suspendido, ambos de mejor calidad con respecto a nortes.

Los clústeres formados con base a sus abundancias pueden ser explicados según la prueba de PCA con los valores de la conductividad en los suelos suspendidos, ambos presentan una dinámica similar durante las temporadas (aumentan de nortes a secas). Se ha reportado que la diversidad (Paul *et al.*, 2011) y abundancia de microartrópodos (Castaño-Meneses *et al.*, 2014; Feng *et al.*, 2019) se correlacionan positivamente con la conductividad, debido a que ésta se relaciona con disponibilidad de nutrientes (Smith y Doran, 1996).

En cada grupo el género o familia más abundantes ya habían sido registradas en estos microhábitats. En ácaros astigmatinos las morfoespecies 1, 2 y 3 de la familia Histiostomatidae presentan las tres mayores abundancias, donde aportan el 64.5% de los microartrópodos; el 98% de los ejemplares fueron recolectados en época de secas. La familia ya había sido reportada dentro de *A. bracteata*, así como en otras bromeliáceas (Palacios-Vargas, 1981; Beutelspacher, 1999; Frank *et al.*, 2004). Dentro de la epífitas se pueden alimentar de las partículas finas de la superficie de la película de agua (Fashing, 2010). Esta familia tiene deutoninfas foréticas, usando como agentes dispersores a Hemiptera, Diptera o

Coleoptera (O'Connor, 2009), por lo tanto, estos insectos pueden influir en la colonización de bromeliáceas por ácaros.

En ácaros mesostigmados *Cosmolaelaps* mfl fue la más abundante con 44% de individuos del grupo en ambas temporadas; sin embargo, la mayor parte de los ejemplares (89%) se encontraron en una muestra en CN asociada a *Neoponera villosa*. Ácaros de este género ya habían sido previamente reportados en nidos de *Neoponera* (Formicidae, Hymenoptera; Lopes *et al.*, 2015; Silva *et al.*, 2018).

En Sarcoptiformes se recolectaron 50 morfoespecies, que debido a su complejidad o su estado de madurez sólo en 41 se pudieron asignar a algún taxón inferior (24 familias y 23 géneros). Estos números son bajos a comparación de lo reportado en otras epífitas de la misma familia en Perú (Wunderle, 1992) y en Venezuela (Behan-Pelletier *et al.*, 1993), siendo similar a lo reportado en varias especies en México (25 familias y 26 géneros; Palacios-Vargas, 1982; Cutz-Pool y Nayarit Cruz, 2013). De los géneros encontrados 15 habían sido registrados previamente en bromeliáceas y 14 en el suelo de SBS en otra localidad (Vázquez, 1999).

El ácaro *Rostrozetes* mfl fue el más abundante con 33% de los sarcoptiformes recolectados, el segundo con 17% fue *Brachychthonius* mfl, ambos se encontraron en pocas muestras, pero con altas abundancias. Por su riqueza destaca *Scaphereameus* con cuatro morfoespecies, pero con pocos ejemplares, estos ácaros se han reportado con preferencia por biotopos epífitos. Tres especies han sido descritas en suelos suspendidos de *Tillandsia* en México (Ríos y Palacios-Vargas, 1998; Palacios-Vargas *et al.*, 1998b). No se puede afirmar si las morfoespecies recolectadas en el estudio tienen afinidad por habitar el dosel (excepto *Scaphereameus*), ya que varios de estos géneros tienen miembros que pueden ser especialistas de bromeliáceas o generalistas (encontradas tanto en las plantas como en suelo) (Wunderle, 1992; Behan-Pelletier *et al.*, 1993).

Debido a la falta de información no fue posible establecer que recursos consumen los ácaros Sarcoptiformes, a excepción de la familia Phthiracaridae, la cual es considerada macrofitófaga. Estos ácaros se alimentan principalmente de restos de madera, raíces y mantillo (Haq, 2019). Se encontraron 14 ejemplares de Phthiracaridae en Tinto, mientras que sólo tres fueron recolectados en Chechén. Si bien esto podría sugerir que la MO acumulada en bromeliáceas creciendo en Tinto es más adecuada para ácaros macrofitófagos, el bajo número de ejemplares impide confirmar esto.

Dentro de *A. bracteata* hay una gran variedad de recursos que pueden ser aprovechados por ácaros y colémbolos. Además del suelo suspendido, se observaron estructuras de hongos en el tracto digestivo y en la parte exterior del exoesqueleto de varios taxones. También se encontraron algas entre la hojarasca. Una gran variedad de bacterias ha sido reportada creciendo en la MO y agua acumulada en bromeliáceas (Goffredi, 2011). Debido a lo anterior es probable que dentro de la epífita existen condiciones adecuadas para que además de

macrofitófagos, especies microfitófagas (se alimentan de hongos, polen, algas, humus y líquenes) y panfitófagas (consumen recursos tanto de macrofitófagos y microfitófagos) puedan desarrollarse.

Algunos ácaros dependiendo de la disponibilidad del alimento (Anderson, 1975; Hunt, 1994), o la concentración de determinados compuestos secundarios (Anderson, 1973), pueden cambiar los recursos que consumen. Una MO de mejor calidad nutricional y bajos compuestos estructurales no siempre se asocia con una alta diversidad. Eissfeller *et al.*, (2013) registraron la mayor diversidad de ácaros oribátidos en MO de baja calidad, sugiriendo que ello es debido a una descomposición menor que crea un microhábitat más estable.

En ácaros sarcoptiformes (excluyendo Cohorte Astigmatina) la riqueza está influenciada por la identidad del forofito, registrando sus valores más altos en Tinto en ambas temporadas, mientras que probablemente la abundancia se deba a la cantidad de cationes disponibles. Chechén en nortes y Tinto en secas registran la mayor cantidad de Ca^{2+} y Mg^{2+} por temporada, coincidiendo con la concentración más alta de ejemplares de Sarcoptiformes. Estos cationes han sido reportados por ser preferidos por ácaros sarcoptiformes (Carter y Cragg, 1976, 1977; Haq, 2019).

En ácaros trombidiformes una morfoespecie de la familia Tarsonemidae representa el 44%, mientras que una de Scutacaridae fue la segunda más abundante con el 31%. Ambas familias se alimentan de una amplia variedad de recursos, también presentan miembros foréticos de diversos artrópodos en estado adulto (Krantz, 2009). Una morfoespecie de Scutacaridae fue reportada por Rocha y colaboradores (2020a) en el 98.8% de las plantas de *A. bracteata* asociadas a colonias de *N. villosa* y en 60% de los adultos. Ya que las muestras con mayor abundancia estaban asociadas a epífitas donde anidaban las hormigas, se considera que este ácaro es mirmecófilo, por lo que la identidad del forofito no lo afecta. Guerra *et al.*, (2011) han mencionado que la foresia juega un papel importante en la dinámica poblacional de ácaros en bromeliáceas.

En Collembola se recolectaron 14 morfoespecies; sin embargo, sólo se han identificado 9 géneros, pertenecientes a 5 familias. La riqueza y abundancia es parecida a lo reportado en epífitas de SBS de otras localidades (Ramírez, 2017); sin embargo, en comparación a *Tillandsia fasciculata*, *A. bracteata* es mucho más grande, por lo que se esperaría un mayor número de ejemplares.

De los géneros recolectados, *Entomobrya*, *Isotomiella*, *Lepidocyrtus*, *Megalothorax*, *Proisotoma*, *Seira*, *Sminthurinus* y *Xenylla* ya habían sido citados en diferentes especies de *Tillandsia* (Palacios-Vargas, 1981; Palacios-Vargas y Castaño Meneses, 2003; Vázquez y Palacios-Vargas, 2004, Palacios-Vargas *et al.*, 2012), mientras que es el primer registro de *Folsomina* para este microhábitat.

Sminthurinus mfl obtuvo el 32% de la abundancia relativa, mientras *Lepidocyrtus* mfl el 23%. Ambos géneros ya habían sido reportados entre los más abundantes en varias *Tillandsias* (Palacios-Vargas y Castaño-Meneses, 2003; Palacios-Vargas *et al.*, 2012). En México los *Sminthurinus* puede encontrarse en microhábitats tanto de suelo como de dosel, anteriormente sólo se ha registrado dos especies asociadas a Bromeliáceas (Magaña-Martínez *et al.*, 2019).

El orden Neelipleona ya había sido reportada en bromeliáceas (Vázquez y Palacios-Vargas, 2004), generalmente se reconoce como un taxón habitante del suelo. En las muestras se encontraron varios ejemplares, por lo que es probable que encuentren condiciones similares en los suelos suspendidos. *Megalothorax* mfl se halló casi exclusivamente en Tinto (21 de 24). Se han registrado como consumidores de bacterias (Ponge, 1991; Gillet y Ponge, 2005) y en menor medida de hifas (Bodvarsson, 1970). Debido a que ambos forofitos tienen compuestos fitoquímicos que inhiben el desarrollo de bacterias y hongos, la abundancia de *Megalothorax* mfl en Tinto podría confirmar que los metabolitos secundarios que afectan a dichos grupos son menos agresivos que en Chechén, lo que permitiría que crecieran más en la MO y pudiera ser aprovechada por estos colémbolos, pero es necesario más evidencia.

Collembola fue el único grupo más abundante en ambas temporadas en Chechén; son considerados consumidores generalistas que pueden usar una gran variedad de recursos alimenticios en los diferentes microhábitats que se encuentran (Ponge, 2000; Gillet y Ponge, 2005). Al igual que lo citado en *Tillandsia violacea* (Castaño-Meneses *et al.*, 2004), durante secas se observó restos de ácaros astigmatinos dentro del contenido estomacal de algunos colémbolos (anexo 2), lo que podría confirmar que en epífitas bajo ciertas condiciones pueden alimentarse de ácaros.

Antes de este trabajo para *A. bracteata* sólo se conocían ocho ácaros y dos colémbolos (Fain y Smiley, 1995; Beutelspacher, 1999; Dejean *et al.*, 2018; Rocha *et al.*, 2020a). En el presente trabajo se reconocen 46 familias, 33 géneros, siendo la mayoría de los taxones nuevos registros para *A. bracteata*.

Diversidad β

Los resultados obtenidos demuestran que las comunidades de microartrópodos que se desarrollan en las bromeliáceas en cada forofitos y temporadas son distintas. Al compararla entre ambos árboles las diferencias son más marcadas en nortes y menos en secas, donde su importancia es como refugio, provocando un menor recambio a pesar de ser la temporada con mayor riqueza.

Estos resultados pueden estar explicadas por las diferencias físicas y químicas en los parámetros evaluados, también se considera que la fitoquímica de los forofitos juega un papel importante; sin embargo, no se conoce cómo fluctúan a lo largo de las temporadas, lo cual podría responder muchas de las preguntas.

Conclusiones

La identidad del forofito tiene la capacidad de afectar a la comunidad de artrópodos que se desarrollan en bromeliáceas creciendo sobre él, esto principalmente por el aporte de su MO. Sus características determinarán la calidad del recurso, que será aprovechado principalmente por organismos saprófagos que son el gremio trófico base en estos sistemas.

Particularmente la comunidad en *Aechmea bracteata* creciendo en *Haematoxylum campechianum* y *Metopium brownei* presentan comunidades distintas, debido a la diferencia de la calidad de MO y probablemente a la fitoquímica. En Tinto se encontraron una comunidad más rica, diversa y en algunos grupos más abundantes, con una comunidad más exclusiva que en Chechén.

Tanto el microhábitat, como los recursos encontrados dentro de las epífitas durante secas proveen condiciones más favorables que durante nortes, por lo que se registra una comunidad más rica y abundante.

El grupo de ácaros Sarcoptiformes (excluyendo la cohorte Astigmatina) fueron más diversos en Chechén y más rico en Tinto; sin embargo, fueron más abundante en bromeliáceas con suelos que presentaban la mayor cantidad de Ca^{2+} y Mg^{2+} en ambas temporadas (CN y TS). Debido a que tiene afinidad por alimentarse de estos nutrientes, es posible que sean esenciales al momento de elegir un microhábitat, independientemente de las otras condiciones del suelo suspendido en bromeliáceas.

Recomendación para futuros trabajos

Se considera que es importante incorporan a los microartrópodos en futuros estudios de artropodofauna en las bromeliáceas, éstos han demostrado que son los organismos más abundantes en dicha comunidad y pueden ser útiles para contestar preguntas sobre la calidad del hábitat y del recurso ya que son considerados bioindicadores. También permiten entender mejor la estructura trófica que existe, ya que estos pueden ser los organismos base de la cadena dentro de sistemas bromelícolas.

Para poder determinar la calidad de los suelos suspendidos, es necesario realizar estudios cualitativos y cuantitativos de la fitoquímica presentes. También hay que considerar el efecto provocado por la mezcla de MO de diferentes árboles, así como el efecto que producen los insectos sociales en dichos suelos suspendidos. Debido a su abundancia y su capacidad de modificar las características del lugar donde anidan pueden cambiar las condiciones del microhábitat.

Referencia Bibliográficas

- Aguilar C., Y. 2013. Efecto de los artrópodos detritívoros (Diptera: Chironomidae) en la cantidad de nutrientes disueltos en el agua del tanque y en el crecimiento de *Catopsis sessiliflora* (Ruiz & Pav.) Mez, Bromeliaceae. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología. Veracruz, México. 79 pp.
- Albor-Pinto, C., Tun-Garrido, J. y Ortiz-Díaz, J. J. 2017. Diversidad, estructura y afinidades florísticas de un bosque temporalmente inundable de la Península de Yucatán. *Revista de Biología Tropical*, 6 (3): 868-880.
- Amadeo, F. E., Dias, J. D., Segovia, B. T., Simoes, N. R. y Lansac-Toha, F. A. 2017. Effects of Bromeliad flowering event on the community structuring of aquatic insect larvae associated with phytotelmata of *Aechmea distichantha* Lem. (Bromeliaceae). *Acta Limnologica Brasiliensia*, 29 (11): e111doi.org/10.1590/s2179-975x3417.
- Ananthakrishnan, T. 1997. Gallic and salicylic acids: Sentinels of plant defense against insects. *Current Science*, 73 (7): 576-579.
- Anaya A.L., Mata R., Rivero-Cruz F., Hernández-Bautista, B. E., Chávez-Velasco, D. y Gómez-Pompa, A. 1999. Allelochemical potential of *Metopium brownei* (Jacq.) Urban (Anacardiaceae), *Journal of Chemical Ecology*. 25 (1): 141–156.
- 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 - II. Changes in the carbon, hydrogen, nitrogen and polyphenol content. *Oecologia*, 12 (3): 275–288.
- Anderson, J. M. 1975. Succession, diversity and trophic relationships of some soil animals in decomposing leaf litter. *The Journal of Animal Ecology*, 44 (2): 475–495.
- Armbruster, P., Hutchinson, R. y Cotgreave, P. 2002. Factors influencing community structure in a South American tank Bromeliad fauna. *Oikos*, 96 (2): 225-234.
- Arroyo, J., Moraza, M. L. y Bolger, T. 2010. The mesostigmatid mite (Acari, Mesostigmata) community in canopies of sitka spruce in Ireland and a comparison with ground moss habitats. *Graellsia*, 66 (1): 29–37.
- Basset, Y. 2001. Invertebrates in the canopy of tropical rain forests: How much do we really know? *Plant Ecology*, 153 (1): 87–107.
- Basset, Y., Horlyck, V. y Wright, J. 2003. Forest canopies and their importance. p. 27–34. En: Basset, Y., Horlyck V, Wright J, editors. *Studying Forest Canopies from Above: The*

International Canopy Crane Network. Panamá, Panamá: Smithsonian Tropical Research Institute and UNEP. 196 p.

Behan-Pelletier, V. y Walter, D. R. 2000. Biodiversity of oribatid mites (Acari: Oribatida) in tree canopies and litter. 187-202 pp. In D. C. Coleman y P. F. Hendrix (Eds.). *Invertebrates as webmasters in ecosystems*. Biddles Ltd, Guildford and King's Lynn, UK. p. 352.

Behan-Pelletier, V. M., St. John, M. G., y Winchester, N. 2008. Canopy Oribatida: Tree specific or microhabitat specific? *European Journal of Soil Biology*, 44 (2): 220–224.

Behan-Pelletier, V. M., Paoletti, M. G., Bissett, B. y Stinner, B. R. 1993. Oribatid mites of forest habitats in northern Venezuela. *Tropical Zoology (Special Issue)*, 1: 39–54.

Bell, W. J., Roth, L. M. y Nalepa, C. 2007. *Cockroaches: Ecology, Behavior, and Natural History*. Johns Hopkins University Press. Baltimore, MD. 248 pp.

Bellinger, P. F., Christiansen, K. A. y Janssens, F. 2020. Checklist of the Collembola of the World. <http://www.collembola.org> Consultado 25 de noviembre del 2020.

Benzing, D. H. 2000. Bromeliaceae: Profile of an adaptive radiation. Cambridge, Cambridge Univ. Press. xviii + 690 pp.

Beutelspacher, B. C. R. 1972. Fauna de *Tillandsia caput-medusae* E. Morren, 1880 (Bromeliaceae) *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (Serie Zoología)*, 43 (1): 25-30.

Beutelspacher, B. C. R. 1999. *Bromeliáceas como Ecosistemas: con especial referencia a Aechmea bracteata* (Swartz) Griseb. Plaza Valdés Editores. México 123 pp.

Bodvarsson, H. 1970. Alimentary studies of seven common soil-inhabiting Collembola of Southern Sweden. *Insect Systematics and Evolution*, 1 (1): 74–80.

Bowden, J., Haines, I. H. y Mercer, D. 1976. Climbing Collembola. *Pedobiologia*, 16 (3): 298–312.

Bultman, T. L. y Uetz, G. W. 1984. Effect of structure and nutritional quality of litter on abundances of litter-dwelling arthropods. *American Midland Naturalists*, 111 (1): 165–172.

Cabrera Cano, C. E., Sousa, M. y Téllez, V. O. 1982. *Imágenes de la flora quintanarroense*. Puerto Morelos, Quintana Roo, México: CIQRO- UNAM. 224 p.

- Cabrera Cano, E., Salazar, C. y Flores, J. S. 2000. Anacardiaceae en la Península de Yucatán: (Taxonomía, florística y etnobotánica). En *Etnoflora Yucatanense*, Fasc. 15. Universidad Nacional Autónoma de Yucatán. Mérida. 54 pp.
- Campos-Serrano, J., Herrera-Fuentes, M. C., Zavala-Hurtado, J. A. y Flores-Cruz, M. 2009. Diversidad de artrópodos asociados a *Tillandsia brachycaulos* en una selva baja y una zona cafetalera en San Miguel el Puerto, Oaxaca. *Entomología Mexicana*, 8 (1): 283–287.
- Carter, H. y Cragg, J. B. 1976. Concentrations and standing crops of calcium, magnesium, potassium and sodium in soil and litter arthropods and their food in an aspen woodland ecosystem in the Rocky Mountains (Canada). *Pedobiologia*, 16 (5): 379–388.
- Carter, H. y Cragg, J. B. 1977. Potassium and calcium cycling by *Eupterotegaeus rostratus* (Acari: Cryptostigmata). *Pedobiologia*, 17 (3): 169–174.
- Castaño-Meneses, G. 2002. Estructura de la comunidad de artrópodos epífitos y su papel en el crecimiento de *Tillandsia violacea* (Bromeliaceae) en un bosque templado de Hidalgo, México. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 143.
- Castaño-Meneses, G. 2016. Seasonal and altitude effects on the structure of arthropod communities associated with *Tillandsia violacea* Baker (Bromeliaceae) in a temperate forest of Mexico. *Arthropod-Plant Interactions*. 10: 403-417.
- Castaño-Meneses, G. y Mejía-Recarmier, B. E. 2007. Community structure of mites in *Tillandsia violacea* (Bromeliaceae) from a temperate forest of central Mexico. pp. 657–664. En: Morales-Malacara, J.B., Behan-Pelletier, V., Ueckermann, E., Pérez, T.M., Estrada-Venegas, E.G., And Badii, M. (Eds.). *Acarology XI: Proceedings of the International Congress*. Instituto de Biología and Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México; Sociedad Latinoamericana de Acarología. México p. 726.
- Castaño-Meneses, G., Palacios-Vargas, J. y Cutz-Pool, L. 2004. Feeding habits of Collembola and their ecological niche. *Anales del Instituto de Biología (Serie Zoología)*, 75 (1): 135-142.
- Castaño-Meneses, G., Mercado, I. García-Calderón, N. y Palacios-Vargas, J. G. 2014. Correlation between arthropods and physical and chemical characteristics of water and soil retained in *Tillandsia violacea* (Bromeliaceae) in an *Abies-Quercus* forest in Central Mexico. *Applied Ecology and Environmental Research*, 12 (1): 179-192.
- CICY. Centro de Investigación Científica de Yucatán. 2010. Flora de la Península de Yucatán. <http://www.cicy.mx./sitios/flora%20digital/>. Consultado 1 de mayo del 2018.

- Colwell, R.K. 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 10. URL: purl.oclc.org/estimates.
- Colwell, R. K. y Coddington, J. A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 345 (1311): 101–118.
- CONAFOR. Comisión Nacional Forestal. 2013. Inventario estatal forestal y suelos Quintana Roo. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. 128 pp.
- Corgosinho, P. H., Mercado-salas, N. F., Martínez Arbizu, P., Dos Santos Silva, E. N. y Kihara, T. C. 2017. Revision of the *Remaneicaris argentina*-group (Copepoda, Harpacticoida, Parastenocarididae): supplementary description of species, and description of the first semi-terrestrial *Remaneicaris* from the tropical forest of Southeast Mexico. *Zootaxa*, 4230 (4): 499–530.
- Cutz-Pool, L. Q. y Nayarit Cruz, Y. 2013. Biodiversidad de ácaros oribátidos asociados a *tillandsia festucoides* de Nicolás Bravo, Q. Roo, *Entomología Mexicana*, 13 (1): 95-99.
- Cutz-Pool, L. Q., Ek-Flores, J. F., Nayarit Cruz, Y., Rosado-Marín, S., Vázquez-Noh, W. P. y Dzul-Keb, Y. Y. 2012. Diversidad de la fauna de artrópodos en tres biotopos de una selva baja inundable de Nicolás Bravo, Quintana roo México. *Entomología Mexicana*, 11 (1): 411–416.
- Cutz-Pool, L. Q., Ramírez-Vázquez. U. Y., Castro-Pérez, J. M., Puc-Paz W, y Ortiz-León, H. 2016. La artropodofauna asociada a *Tillandsia fasciculata* en bajos inundados de tres sitios de Quintana Roo. *Entomología mexicana* 13: 576-581.
- De Buen, B. A. M. 1953. Observaciones ecológicas sobre mosquitos de “El Ajenjibre”, puebla México, *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (Serie Zoología)*, 24 (1): 177-204.
- Dejean, A., Olmsted, I. 1997. Ecological studies on *Aechmea bracteata* (Swartz) (Bromeliaceae). *Journal of Natural History*, 31 (9): 1313-1334.
- Dejean, A., Olmsted, I. y Snelling, R. R. 1995. Tree-epiphyte-ant relationships in the low inundated forest of Sian Ka'an Reserve, Quintana Roo, Mexico. *Biotropica*. 27 (1): 57-70.
- Dejean, A., Compin, A., Leponce, M., Azémar, F., Bonhomme, C., Talaga, S., Pelozuelo, L., Hénaut. Y. y Corbara, B. 2018. Ants impact the composition of the aquatic macroinvertebrate communities of a myrmecophytic tank Bromeliad. *Coptes Rendus Biologies*, 321 (3): 200–207.

- Delamare-Debouteville, C. 1948. Étude quantitative du peuplement animal des sols suspendus et des épiphytes en forêt tropicale. *Comptes Rendues de l'Academi Du Science*, 226: 1544–1546.
- Demirozer, O., Tyler-Julian, K. y Funderburk, J. 2015. Seasonal Abundance of Thysanoptera Species in *Tillandsia usneoides* (Poales: Bromeliaceae). *Florida Entomologist*, 98 (4): 1179–1181.
- Díaz-Gallegos, J. R., Castillo-Acosta, O. y García-Gil, G. 2002. Distribución espacial y estructura arbórea de la selva baja subperennifolia en un ejido de la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche, México. *Universidad y Ciencia*, 18 (35): 11-28.
- Dixit, G., Praveen, A., Tripathi, T., Yadav, V. K. y Verma, P. C. 2017. Herbivore-responsive cotton phenolics and their impact on insect performance and biochemistry. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 20 (2): 341–351.
- Eigenbrode, S. D. y Espelie, K. E. 1995. Effects of plant epicuticular on insect herbivores. *Annual Review of Entomology*, 40 (1): 171–194.
- Eissfeller, V., Langenbruch, C., Jacob, A., Maraun, M. y 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 (1): 154–162.
- Ek-Flores, J. F. 2011. Distribución temporal y abundancia de insectos en Bromelias (*Tillandsia fasciculata*) de la selva baja de Nicolás Bravo, Quintana Roo, México. Reporte final. Instituto tecnológico de Chetumal, Chetumal, México. p. 44.
- El-Sayed, N. H., Michael, H. N., Kandil, F. E., Ishak, M. S. y Marby, T. J. 1994. Flavonoids and other Phenolics of *Haematoxylon campechianum*. *Biochemical Systematics and Ecology*, 22 (7): 763–764.
- Erwin, T. L. 1983. Tropical forest canopies: The last biotic frontier. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 29 (1): 14–19.
- Espejo-Serna, A., y López-Ferrari, A. R. 2018. La familia Bromeliaceae en México. *Botanical Sciences*, 96 (3): 533–554.
- Espejo-Serna, A., López-Ferrari A. R., y Ramírez-Morillo, I. 2005. Bromeliaceae. Flora de Veracruz Fascículo 136. Instituto de Ecología, A.C. y Universidad de California. Riverside, USA. 307 pp.

- Fain, A. y Smiley, R. 1995. Description of the male and immature stages of *Rhinoseius bakeri* (Dusbábek & Cerny, 1970) (Acari: Mesostigmata: Ascidae). *International Journal of Acarology*, 21 (3): 195–2002.
- Farrera, S. O., Jonapa J. M., Hernández, F. y Beutelspacher, C. R. 2012. Las epífitas vasculares del cerro Mozotal Motozintla - Siltepe, Chiapas, México. *Lacandonia*, 6 (2): 27-41.
- Fashing, N. J. 1994. Life-History Patterns of Astigmatid Inhabitants of Water-Filled Treeholes. 160-184 pp. In M. Houck (Ed.). *Mites: ecological and evolutionary analyses of life-history patterns*. Chapman & Hall. New York. p. 357.
- Fashing, N. J. 2010. Life history and biology of *Hormosianoetus mallotae* (Fashing) (Histiostomatidae: Astigmata), an obligatory inhabitant of water-filled treeholes. *International Journal of Acarology*, 36 (3): 189–198.
- Federle, W., Maschritz, U., Fiala, B., Riederer, M. y Hölldobler, B. 1997. Slippery ant-plants and skilful climbers: selection and protection of specific ant partners by epicuticular wax blooms in *Macaranga* (Euphorbiaceae). *Oecologia*, 112 (2): 217–224.
- Feng, B., Tao, J., Zheng, Y., Wang, X. y Guo, P. 2019. Characteristics of soil micro-and macroarthropods and soil properties in songnen grassland of China during different periods of freeze–thaw season. *Chemistry and Ecology*, 35 (10): 954–970.
- Fish, D. 1976. Structure and composition of the aquatic invertebrate community inhabiting epiphytic Bromeliads in South Florida and the discovery of an insectivorous Bromeliad. Tesis de doctorado. University of Florida. 81 pp.
- Floren, A., Müller, T., Dittrich, M., Weiss, M. y Linsenmair, K. E. 2014. The influence of tree species, stratum and forest management on beetle assemblages responding to deadwood enrichment. *Forest Ecology and Management*, 323 (1): 57–64.
- Franco M., A. D. 2008. Diversidad de macroartrópodos en *Tillandsia carlos-hankii* Matuda y *Tillandsia oaxaca* L. B. Smith en un bosque de Encino Pino de Oaxaca. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional. Oaxaca, México. 102 pp.
- Frank, J. y Curtis, G. 1981. Bionomics of the Bromeliad-inhabiting mosquito *Wyeomyia vanduzeei* and its nursery plant *Tillandsia utriculata*. *Florida Entomologist*, 64 (4): 491-506.
- Frank, J. H. y Lounibos, L. P. 2009. Insects and allies associated with Bromeliads: a review. *Terrestrial Arthropod Reviews*, 1 (2): 25–153.

- Frank, J. H., Sreenivasan, S., Benschhoff, P. J., Deyrup, M. A., Edwards, G. B., Halbert, S. E., Hamon, A. B., Lowman, M. D., Mockford, M. D., Scheffrahn, R. H., Steck, G. J., Thomas, M. C., Walker, T. J. y Welbourn, W. C. 2004. Invertebrate animals extracted from native *Tillandsia* (Bromeliales: Bromeliaceae) in Sarasota County, Florida. *Florida Entomologist*, 87 (2): 176–185.
- 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.
- Gantner, M., Najda, A. y Piesik, D. 2019. Effect of phenolic acid content on acceptance of hazel cultivars by filbert aphid. *Plant Protection Science*, 55 (2): 116-122.
- García, E. 2004. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. 5ta Ed. UNAM, México, DF. 98 pp.
- García J., M. I. 2008. Macroartrópodos asociados a la Bromelia *Tillandsia prodigiosa* (Lem.) Baker en dos localidades de Santa Catarina Ixtepeji, Oaxaca. Tesis de Maestría en Ciencias. CIIDIR Oaxaca, IPN. p. 75.
- Gillet, S. y Ponge, J.-F. 2005. Species assemblages and diets of Collembola in the organic matter accumulated over an old tar deposit. *European Journal of Soil Biology*, 41 (1–2): 39–44.
- Goode, L. y Allen, M. 2009. Seed germination conditions and implications for establishment of an epiphyte, *Aechmea bracteata* (Bromeliaceae). *Plant Ecology*, 204(1): 179–188. doi.org/10.1007/s11258-009-9582-7
- Goffredi, S. K., Kantor, A. H., y Woodside, W. T. 2011. Aquatic microbial habitats within a Neotropical rainforest: Bromeliads and pH-associated trends in bacterial diversity and composition. *Microbial Ecology*, 61 (3): 529–542.
- Goßner, M. 2008. Heteroptera (Insecta: Hemiptera) communities in tree crowns of beech, oak and spruce in managed forests: Diversity, seasonality, guild structure, and tree specificity. 119-143 pp. En: Floren, A. and J. Schmidl (Eds.), *Canopy Arthropod Research in Central Europe – Basic and Applied Studies from the High Frontier*. Nuremberg, Germany. Bioform. p. 576.
- Gouda E. J., Butcher, D., y Gouda, C. S. 2020. *Encyclopaedia of Bromeliads, Version 4*. <http://Bromeliad.nl/encyclopedia/> University Botanic Gardensm Utrecht. Consultado 15 de junio del 2020.

- Greeney, H. F. 2001. The insects of plant-held waters: A review and bibliography. *Journal of Tropical Ecology*, 17 (2): 241–260.
- Greenslade, P., Florentine, S. y Florentine, S. K. 2016. Differences in composition and vertical distribution of Collembola from canopies of three Australian rainforests. *Soil organism*, 88 (3): 175–192.
- Guerra, T. J., Romero, Q. G. y Benson, W. W. 2011. Flower mites decrease nectar availability in the rain-forest Bromeliad *Neoregelia johannis*. *Journal of Tropical Ecology*, 26 (4): 373–379.
- Gutiérrez, O. M., Lavin, C. M., Ayala, C. F. y Perez, J. A. 1993. Arthropods associated with *Bromelia hemisphaerica* (Bromeliales: Bromeliaceae) in Morelos, Mexico. *Florida Entomologist*, 76 (4): 616–621.
- Guzmán J., V. 2013. Diversidad de macroartrópodos asociados a tres especies de *Tillandsia* (Bromeliaceae) en Tlalnelhuayocan, Veracruz. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones Tropicales. Universidad de Veracruz. Veracruz. México. 81 pp.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T. y Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4 (1): 9 pp.
- Haq, M. A. 2019. Potential of oribatid mites in biodegradation and mineralization for enhancing plant productivity. *Acarological Studies*, 1 (2): 101–122.
- Harborne, J. B. y Grayer, R. J. 1994. Flavonoids and insects. 565-618 pp. En: Harborne J. B. (Ed.), *The Flavonoids: Advances in Research Since 1986*. Chapman and Hall, London, U.K. pp. 679.
- Hénaut, Y. L., Corbara, B., Pelozuelo, L., Azemar, F., Cereghino, R., Herault, B. y Dejean, A. 2014. A tank Bromeliad favors spider presence in a neotropical inundated forest. *Plos One*. 9 (12): e114592. doi.org/10.1371/journal.pone.0114592.
- Heredia, N., Escobar, M., Rodríguez-Padilla, C., y García, S. 2005. Extracts of *Haematoxylon brasiletto* inhibit growth, verotoxin production, and adhesion of enterohemorrhagic *Escherichia coli* O157:H7 to HeLa Cells. *Journal of Food Protection*, 68 (7): 1346–1351.
- Hernández-Sánchez, A. A. y García Franco, J. G. 2006. Invertebrados asociados a la epífita *Tillandsia heterophylla* (Bromeliaceae) en ambientes estacionales y contrastantes del centro de Veracruz. *Entomología Mexicana*, 5: 1026-1031.
- Herrera-Fuentes. M. C., Guzmán-Mendoza R. y Zavala-Hurtado, J. A. 2007. Patrones de Diversidad, Distribución y Abundancia de comunidades: Insectos asociados a la epífita, *Tillandsia*

recurvata y al follaje de *Cercidium praecox*. *Revista de Entomología Mexicana*, 6 (1): 326-331.

Herrera-Fuentes, M. C., Campos-Serrano, J., Zavala-Hurtado, J. A. y Guzmán-Mendoza, R. 2008. Patrones temporales y espaciales de artrópodos asociados a la epífita *Tillandsia dasyliriifolia* (Bromeliaceae). *Entomología Mexicana*, 7: 231-235.

Holst, B. K. y Luther, E. 2004. Bromeliaceae, pp. 418–421. In N. Smith, S. A. Mori, A. Henderson, D. Wm. Stevenson, and S. V. Heald [eds.], *Flowering plants of the Neotropics*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

Hornung-Leoni, C. T., Márquez, J. y Bueno-Villegas, J. 2011. Arthropods associated with *Tillandsia deppeana* (Bromeliaceae) from Hidalgo State, México, with three first state records of coleoptera species. *Entomological News*, 122 (5): 469-476.

Hunt, G. 1994. Oribatids: A mite biodiverse (Acarina). *Memoirs of the Queensland Museum*, 36 (1): 107–144.

Hutcheson, K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology*, 29: 151-154.

Inoue, T. 2003. Chronosequential change in a butterfly community after clear-cutting of deciduous forests in a cool temperate region of central Japan. *Entomological Science*, 6 (3): 151–163.

Itescu, Y. 2019. Are island-like systems biologically similar to islands? A review of the evidence. *Ecography*, 42 (7): 1298-1314.

Jost, L., 2006. Entropy diversity. *Synthesizing Ecology*, 113 (2): 363-375.

Kandyl, F. E., El-Sayed, N. H., Michael, H. N., Ishak, M. S. y Marby, T. J. 1996. Gallotannins And Flavonoids from *Haematoxylon Campechianum*. *Phytochemistry*, 42 (4): 1243–1245.

Kessler, A. y Halitschke, R. 2007. Specificity and complexity: the impact of herbivore-induced plant responses on arthropod community structure. *Current Opinion in Plant Biology*, 10 (4): 409–414.

Kessler, M. y Kromer, T. 2000. Patterns and ecological correlates of pollination modes among Bromeliad communities of Andean forests in Bolivia. *Plant Biology*, 2 (6): 659-669.

Krantz, G. W. 2009. Habits and Habitats. Pp: 64-82. En: Krantz, G. W. y D. E. Walter (Eds). *A manual of Acarology*. 3rd Edition. Texas Tech University Press, Lubbock: 807 pp.

- Krantz, G. W. y D. E. Walter. 2009. *A manual of Acarology*. 3rd Edition. Texas Tech University Press, Lubbock: 807 pp.
- Krausman, P. R. 1999. Some Basic Principles of Habitat Use. Pp: 85-90. In: Launchbaugh, K. L., Sanders, K. D. and Mosley, J. L., (Eds). *Grazing Behaviour of Livestock and Wildlife*. Stational Bulletin N°70 University of Idaho, Moscow. 147 pp.
- Lachaud, J.-P., Rocha, F. y Pérez-Lachaud, G. 2017. Parasitic organisms associated with the ponerine ant *Neoponera villosa* nesting in tank Bromeliads in the Yucatan Peninsula, Mexico. *7th Central European Workshop of Myrmecology*. Cracovia, Polonia.
- Laird-Hopkins, B. C., Bréchet, L. M., Trujillo, B. C. y Sayer, E. J. 2017. Tree functional diversity affects litter decomposition and arthropod community composition in a tropical forest. *Biotropica*, 49 (6): 903–911.
- Lin, L. G., Liu, Q. Y. y Ye, Y. 2014. Naturally Occurring Homoisoflavonoids and Their Pharmacological Activities. *Planta Medica*, 80 (13): 1053–1066.
- Lin, L. G., Xie, H., Li, H. L., Tong, L. J., Tang, C. P., Ke, C. Q., Liu, Q. F., Lin, L. P., Geng, M. Y., Jiang, H., Zhao, W. M., Ding, J. y Ye, Y. 2008. Naturally occurring homoisoflavonoids function as potent protein tyrosine kinase inhibitors by c-Src-based high-throughput screening. *Journal of Medicinal Chemistry*, 51 (15): 4419–4429.
- 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 (1): 31–41.
- Liria J. 2007. Fauna fitotelmata en las Bromelias *Aechmea fendleri* André y *Hohenbergia*. Facultad de Ciencias Biológicas, UNMSM. *Revista Peruana de Biología*. Número especial 14 (1): 33-38.
- Lopes, J. M. S., Oliveira, A. R. y Delabie, J. H. C. 2015. Interações formigas/ácaros, com ênfase em ácaros foréticos associados a poneromorfas. 375-387 pp. En: Delabie, J. H. C., Feitosa, R. M., Serrão, J. E., Mariano, C. S. F. y J. D. Majer. (eds.) *As formigas poneromorfas do Brasil*. Ilhéus, Editus, Bahía, BSB. p. 477.
- López-Gómez, V. 2003. Estructura de la comunidad de invertebrados asociada a *Tillandsia violácea* (Bromeliaceae) en un gradiente altitudinal de un bosque de oyamel en el Chico, Hidalgo. Tesis de Licenciatura. Facultad de ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 61 pp.

- MacArthur, R. H. y Wilson, E. O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton, University Press, xi, 203 p.
- Magaña-Martínez, C. S., Palacios-Vargas, J. G. y Navarrete-Heredia, J. L. 2019. Synthesis of Mexican Symphypleona (Hexapoda: Collembola): Updated checklist with ecological and geographical distribution. *Zootaxa*, 4671 (1): 55–66.
- Majer, J. D., Cocquyt, R. D. y Recher, H. F. 2004. Powdery bark in *Eucalyptus accedens* deters arthropods? An evaluation using ants. *Journal of the Royal Society of Western Australia*, 87(2): 81–83.
- Maraun, M., Erdmann, G., Schulz, G., Norton, R. A., Scheu, S. y Domes, K. 2009. Multiple convergent evolution of arboreal life in oribatid mites indicates the primacy of ecology. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1671): 3219–3227. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0425>
- Méndez-Castro, F., Bader, M., Mendieta-Leiva, G. y Rao, D. 2018. Islands in the trees: A biogeographic exploration of epiphyte-dwelling spiders. *Journal of Biogeography*, 45 (10): 2262-2271.
- Menta, C. y Remelli, S. 2020. Soil Health and Arthropods: From Complex System to Worthwhile Investigation. *Insects*, 11 (1): doi:10.3390/insects11010054.
- Migge, S., Maraun, M., Scheu, S. y Schaefer, M. 1998. The oribatid mite community (Acarina) of pure and mixed stands of beech (*Fagus sylvatica*) and spruce (*Picea abies*) of different age. *Applied Soil Ecology*, 9 (1–3): 115–121.
- 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.
- Moeed, A., y Meads, M. J. 1983. Invertebrate fauna of four tree species in Orongorongo valley, New Zealand, as revealed by trunk traps. *New Zealand Journal of Ecology*, 6 (1): 39–53.
- Mondragón, D., Martínez-Martínez, L. y Franco-Méndez, A. D. 2006. La riqueza de artrópodos presentes en las Bromelias epífitas de Ixtepeji, Oaxaca, México. *Entomología mexicana*, 5: 327-329.
- Mondragón, D. M., Ramírez Morillo I., Flores Cruz, M. y García Franco, J. 2011. *La familia Bromeliaceae en México*. Grupo Publicitario Imagen Digital. Texcoco. Edo Mx p. 100.
- Mondragón-Chaparro, D. M. y Cruz-Ruiz, I. G. 2008. Seasonal variation of the macroarthropod community associated to *Tillandsia carlos-hankii* (Bromeliaceae) in an oak-pine forest in Oaxaca, México. *Brenesia*, 70 (1): 11-22.

- Moran, V. C. y Southwood, T. R. E. 1982. The Guild Composition of Arthropod communities in trees. *Journal of Animal Ecology*, 51 (1): 289–306.
- Moraza, M. L., Arroyo, J. y Bolger, T. 2009. Three new species of mites (Acari: Zerconidae) from canopy habitats in Irish forests. *Zootaxa*, 2019 (1): 29–39.
- Moreno, C. E., Barragán, F., Pineda, E. y Pavón, N. P. 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: Alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82 (4): 1249–1261.
- Morris, W. D. 1987. Ecological scale and habitat use. *Ecology*, 68(2): 362-369.
- Murillo, R. M., Palacios, J. G., Labougle, J. M., Hentschel, E. M., Llorente, J. E., Luna, K., Rojas, P. y Zamudio, S. 1983. Variación estacional de la entomofauna asociada a *Tillandsia* spp. en una zona de transición biótica. *Southwestern Entomologist*, 8 (4): 292-302.
- Nadkarni, N. M. 1995. Good-bye, Tarzan. The science of life in the treetops gets down to business. *The Sciences*, 35 (1): 28-33.
- Nadkarni, N. M., y Longino, J. T. 1990. Invertebrates in canopy and ground organic matter in a Neotropical montane forest, Costa Rica. *Biotropica*, 22 (3): 286-289.
- Nakamura, A., Kitching, R., Cao, M., Creedy, T., Fayle, T., Freiberg, M., Hewitt, C. N., Itioka, T., Koh, L., Ma, K., Malhi, Y., Mitchell, A., Novotny, V., Ozanne, C., Song, L., Wang, H. y Ashton, L. 2017. Forests and their canopies: achievements and horizons in canopy science. *Trends in Ecology & Evolution*, 32 (6): 438-451.
- Ndiaye, D., Lepage, M., Sall, C. E. y Brauman, A. 2004. Nitrogen transformations associated with termite biogenic structures in a dry savanna ecosystem. *Plant and Soil*, 265 (1): 189–196.
- Nesbitt H. H. J. 1985. A new mite from Bromeliad leaf-axils from Costa Rica (Acari: Acaridae). *International Journal of Acarology*, 11 (3): 209-214.
- Norton, R. A. y V. M. Behan-Pelletier. 2009. Suborder Oribatida. 430-564. En: Krantz. G. W. y D. E. Walter (Eds). *A manual of Acarology*. 3rd Edition. Texas Tech University Press, Lubbock: 807 pp.
- O'Connor, B. M. 2009. Cohort Astigmatina. 565–657 pp. En: Krantz, G. W. y D. E. Walter. (Eds.). *A Manual of Acarology*. 3rd Edition. Texas Tech University Press, Lubbock: 807 pp.

- Olmsted, I. y Durán, R. 1986. Aspectos ecológicos de la selva baja inundable de la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, México. *Biotica*, 11 (3): 151-179.
- Olmsted, I. y Gómez, M. 1996. Distribution and conservation of epiphytes on the Yucatán Peninsula, *Selbyana*, 17 (1): 58-70.
- Olmsted, I., González-Iturbe, J. A., Durán, R., Granados, J. y Tun-Dzul, F. 1999. "Vegetación". En: García Fuentes, A. J. Córdova y Chico Ponce de León, P. (Eds). *Atlas de Procesos Territoriales de Yucatán*. Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida. pp. 184-194.
- Ospina-Bautista, F., Varon, J. V. E., Realpe, E. y Gast, F. 2008. Diversidad de invertebrados acuáticos asociados a Bromeliaceae en un bosque de montaña. *Revista Colombiana de Entomología*, 34 (2): 224–229.
- Ozanne, C., Anhuf, D., Boulter, S., Keller, M., Kitching, R., Körner, C., Meinzer, F., Mitchell, A. W., Nakashizuka, T., Silva Dias, P., Stork, N., Wright, S. J. y Yoshimura, M. 2003. Biodiversity Meets the Atmosphere: A Global View of Forest Canopies. *Science*, 301 (5630): 183–186.
- Palacio-Aponte, A. G., R. Noriega-Trejo y Zamora-Crescendo, P. 2002. Caracterización físico-geográfico del paisaje conocido como bajos inundables. El caso del área natural protegida Balmkín, Campeche. Investigación Geográfica, *Boletín del Instituto de Geografía*, 49: 57-73 pp.
- Palacios-Vargas, J. G. 1978. Collembola (Ins.: Apter.) asociados a *Tillandsia* (Monoc.: Brom.) en el derrame del Chichinautzin. Mor. su variación estacional y su seriación altitudinal. Tesis para obtener el título de Biólogo. UNAM. 170 pp.
- Palacios-Vargas, J. G. 1981. Collembola asociados a *Tillandsia* (Bromeliaceae) en el derrame lávico del Chichinautzin, Morelos, México. *Southwestern Entomologist*, 6 (2): 87–98.
- Palacios-Vargas, J. G. 1982. Microartrópodos asociados a Bromeliaceas. En: Salinas, P. J. (Ed.). Zoología Neotropical: Actas del VIII Congreso Latinoamericano de Zoología, 1: 535 - 545.
- Palacios-Vargas, J. G. y Castaño-Meneses, G. 2002. Collembola associated with *Tillandsia violacea* (Bromeliaceae) in Mexican *Quercus–Abies* forests. *Pedobiologia*, 46: 395–403.
- Palacios-Vargas, J. G. y Castaño-Meneses, G. 2003. Seasonality and community composition of springtails in Mexican forest. Pp. 159-169. En: Basset, Y., Novotny, V., Scott, M. E. and R. L. Kitching (Eds.), *Arthropods of tropical forests*. Cambridge University Press. EUA. p. 477.

- Palacios-Vargas, J. G. y Mejía-Recamier, B. 2007. Técnicas de colecta, preservación y montaje de microartrópodos. México: Universidad Nacional Autónoma de México - Facultad de Ciencias-Las Prensas de Ciencias, 74 pp.
- Palacios-Vargas, J. G., Hornung-Leoni C. T. y Garrido, 2012. I. Collembola in epiphytic Bromeliads (*Tillandsia imperialis*: Bromeliaceae) from Hidalgo, Mexico and description of a new *Sminthurinus* (Collembola: Katiannidae). *Brenesia*, 78: 58-64.
- Palacios-Vargas, J. G., Castaño-Meneses, G. C. y Gómez-Anaya, J. A. 1998a. Collembola from the canopy of a mexican tropical deciduos forest, *Pan-Pacific entomologist*, 74 (1): 47-54.
- Palacios-Vargas, J. G., Ríos, G. y Vázquez, M. 1998b. A new Mexican *Scapheremaeus* (Oribatei: Cymbaeremaeidae) from tropical forests. *Acarologia*, 39 (4): 383–388.
- Paoletti, M. G., Taylor, R. A., 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.
- Paul, D., Nongmaithem, A. y Jha, L. K. 2011. Collembolan Density and Diversity in a Forest and an Agroecosystem. *Open Journal of Soil Science*, 1 (2): 54–60.
- Pennington, T. D. y Sarukhan, J. 1968. *Manual para la identificación de campo de los principales árboles tropicales de México* (1st ed.). México, D. F: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. D. F. Mx. P. 417.
- Pennington T. D. y Sarukhán, J. 2005. *Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies*. 3era. Ed. UNAM-FCE, 523 pp.
- Peña-Chocarro M. y Knapp, S. 2011. *Árboles del Mundo Maya*. Natural History Museum, ProNatura Península de Yucatán, Universidad Autónoma de Yucatán, Fundación ProPetén y Universidad del Valle de Guatemala. Londres, UK. 263 pp.
- Pereira, D. L. V., Neiss, U. G. y Ferreira, R. L. M. 2007. Distribuição de *Paravelia recens* (Drake & Harris, 1935) (Hemiptera, Heteroptera, Veliidae) em *Guzmania brasiliensis* Ule, 1907 (Bromeliaceae) na Reserva Florestal Adolpho Ducke, Amazonas, Brasil, *Acta Amazonica*, 37 (1): 147–150.
- Pérez-Salicrup, D. R. 2004. Forest types and their Implications. Pages 63-80 en B. L. Turner II, J. Geoghegan, y D. R. Foster, editors. *Integrated Land-Change Science and Tropical Deforestation in the Southern Yucatán: Final Frontiers*. Oxford University Press.

- Pešić, V., Piccoli, G. C. O., de Araújo, M. S. y Rezende, J. M. 2015a. A new genus of water mites (Acari, Hydrachnidia, Wettinidae) from Bromeliad phytotelmata in the Brazilian Atlantic rainforest. *ZooKeys*, 516 (1): 27–33.
- Pešić, V., Piccoli, G. C. O., de Araújo, M. S., Rezende, J. M., y Gonçalves, A. Z. 2015b. A new genus of water mites (Acari, Hydrachnidia, Wettinidae) from Bromeliad phytotelmata in the Brazilian Atlantic rainforest. *ZooKeys*, 3981 (1): 147–150.
- Pešić, V., Zawal, A., Piccoli, G. C. O., y Gonçalves, A. Z. 2016. A new species of *Xystonotus* Wolcott, 1900 (Acari, Hydrachnidia, Mideopsidae) from Bromeliad phytotelmata in Brazilian Atlantic rainforest. *Zootaxa*, 3981 (1): 147–150.
- Ponge, J.-F. 1991. Food resources and diets of soil animals in a small area of Scots pine litter. *Geoderma*, 49 (1-2): 33-62.
- Ponge, J.-F. 2000. Vertical distribution of Collembola (Hexapoda) and their food resources in organic horizons of beech forest. *Biology and Fertility of Soils*, 32 (6): 508–522.
- Pool-Chalé, M., Ramírez-Morillo, I., Carnevali Fernández-Concha, G. y Hornung-Leoni, C. T. 2018. Reproductive biology of *Aechmea bracteata* (Sw.) Griseb. (Bromelioideae: Bromeliaceae). *Plant Biol (Stuttg)*, 20(1): 113-120.
- Porta, J., López-Acevedo, M. y Roquero, C. 2003. Edafología para la Agricultura y el Medio Ambiente. 3ª Edición. Mundi-Prensa. 929 pp.
- Pratt, R. y Yuzuriha, Y. 1936. Antibacterial Activity of the Heartwood of *Haematoxylon braziletto*. *Journal of the American Pharmaceutical*, 58(1): 69–72.
- Pulleman, M., Creamer, R., Hamer, U., Helder, J., Pelosi, C., Pérès, G. y Rutgers, M. 2012. Soil biodiversity, biological indicators and soil ecosystem services—an overview of European approaches. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 4 (5): 529–538. doi:10.1016/j.cosust.2012.10.009
- Ramírez V., U. Y. 2017. Artrópodo-fauna asociada a *Tillandsia fasciculata* en los bajos inundados en tres localidades de Quintana Roo con énfasis en Colémbolos. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico de Chetumal, Chetumal, México. 68 pp.
- Ramírez–Morillo, I., Carnevali, G. y Chi–May, F. 2004. *Guía Ilustrada de las Bromeliaceae de la porción mexicana de la Península de Yucatán*. Centro de Investigación Científica de Yucatán. PNUD. Mérida. 124 pp.

- Recher, H. F., Majer, J. D. y Ganesh. S. 1996. Eucalypts, arthropods and birds: on the relation between foliar nutrients and species richness. *Forest Ecology and Management*, 85 (1–3): 177-195.
- Reynolds, B. C., y Hunter, M. D. 2001. Responses of soil respiration, soil nutrients, and litter decomposition to inputs from canopy herbivores. *Soil Biology and Biochemistry*, 33(12-13), 1641-1652.
- Richardson, B. A. 1999. The Bromeliad microcosm and the assessment of fauna diversity in a neotropical forest. *Biotropica*, 31 (2): 321-336.
- Richardson, B. A., C. Rogers, y Richardson, M. 2000a. Nutrients, diversity, and community structure of two phytotelm systems in a lower montane forest, Puerto Rico. *Ecological Entomology* 25 (3): 348-356.
- Richardson, B. A., M. J. Richardson, F. N. Scatena, y McDowell, W. H. 2000b. Effects of nutrient availability and other elevational changes on Bromeliad populations and their invertebrate communities in a humid tropical forest in Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology*, 16 (2): 167-188.
- Ríos, G. y Palacios-Vargas, J. G. 1998. Especies nuevas de *Scapheremaeus* (Acari: Oribatei: *Cymbaeremaeidae*) de México. *Anales del Instituto de Biología (Serie Zoología)*, 69 (2): 181-215.
- Rivero-Cruz, J. F. 2008. Antimicrobial compounds isolated from *Haematoxylon brasiletto*. *Journal of Ethnopharmacology*, 119 (1): 99–103.
- Rivero-Cruz, J. F., Chávez, D., Bautista, B. H., Anaya, A. L., y Matat, R. 1997. Separation and characterization of *Metopium brownei* urushiol components. *Phytochemistry*, 45 (5): 1003–1008.
- Robaina, R., Souza, R., Gomes, V., Cardoso, D., Almeida, A. y Gonçalves, L. 2015. Nematode trophic structure in phytotelmata of *Canistropsis billbergioides* and *Nidularium procerum* (Bromeliaceae) in the Atlantic Forest - variability in relation to climate variables and plant architecture. *Nematoda*, 2 (1): e162015. dx.doi.org/10.4322/nematoda.01615
- Rocha, C. F., Cogliatti-Carvalho, L., Almeida, D. R. y Freitas, A. F. N. 2000. Bromeliads: Biodiversity amplifiers. *Journal of Bromeliad Society*, 50 (2): 81-83.
- Rocha, F., Lachaud, J.-P. y Pérez-Lachaud, G. 2020a. Myrmecophilous organisms associated with colonies of the ponerine ant *Neoponera villosa* (Hymenoptera: Formicidae) nesting in *Aechmea bracteata* Bromeliads: a biodiversity hotspot. *Myrmecological News*, 30 (1): 73–92.

- Rocha, F., Lachaud, J.-P., Hénaut, Y., Carmen, P., y Pérez-Lachaud, G. 2020b. Nest site selection during colony relocation in Yucatan Peninsula populations of the ponerine ants *Neoponera villosa* (Hymenoptera: Formicidae). *Insects*, 11 (3): 300 dx.doi.org/10.3390/insects11030200
- Rodgers, D. J. y Kitching, R. L. 2011. Rainforest Collembola (Hexapoda: Collembola) and the insularity of epiphyte microhabitats. *Insect Conservation and Diversity*, 4 (2): 99–106.
- Rodríguez-Aragónés, C., Prieto, D. y Vázquez, M. M. 2001. Producción y descomposición de hojarasca en una selva baja inundable de la Reserva de Biósfera de Sian Ka'an. 135-145 pp. En: Vázquez, M. M. (coord.). *Fauna edáfica de las selvas tropicales de Quintana Roo*. México: Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología/Universidad de Quintana Roo. p. 148.
- Rogy, P., Hammill, E., y Srivastava, D. S. 2019. Complex indirect effects of epiphytic Bromeliads on the invertebrate food webs of their support tree. *Biotropica*, 51 (4): 549–561.
- Rojas, L. J. y Casanova, C. 2002. Estudio preliminar de la entomofauna asociada a *Tillandsia heterophylla* (Bromeliaceae) en un bosque de encino de la meseta de Copoya, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. Escuela de biología, UNICACH.
- Romero, G. y Vasconcellos-Neto, J. 2005. The effects of plant structure on the spatial and microspatial distribution of a Bromeliad-living jumping spider (Salticidae). *Journal of Animal Ecology*, 74 (1): 12–21.
- Scheu, S. y Schaefer, M. 1998. Bottom-up control of the soil macrofauna community in a beechwood on limestone: manipulation of food resources. *Ecology*, 79 (5): 1573–1585.
- Schmid, S., Kamke, R., Zillikens, A. y Steiner, J. 2011. Flower visitors of *Aechmea nudicaulis* (Bromeliaceae): Species richness, visitation frequency, and interactions in different habitats of southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 46 (2): 101–120.
- Schmid, V. S., Langner, S., Steiner, J. y Zillikens, A. 2014. Inflorescences of the Bromeliad *Vriesea friburgensis* as nest sites and food resources for ants and other arthropods in Brazil. *Psyche A Journal of Entomology*, 2014 (3): 1–9.
- Schmid, V. S., Schmid, S., Steiner, J., y Zillikens, A. 2010. High diversity of ants foraging on extrafloral nectar of Bromeliads in the Atlantic rainforest of southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 45 (1): 39–53.
- Schuster, R. 1956. Der Anteil der Oribatiden an den Zersetzungsvorgängen im Boden. *Z. Morph. Oekol. Tiere* 45: 1-33.

- Seastedt, T. R. 1984. The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. *Annual Review of Entomology*, 29 (1): 25-46.
- Seastedt, T. R., y Tate, C. M. 1981. Decomposition rates and nutrient contents of arthropod remains in forest litter. *Ecology*, 62 (1): 13-19.
- Silva, V., Moreira, G., Lopes, J., Delabie, J. y Oliveira, A. 2018. A new species of *Cosmolaelaps* Berlese (Acari: Laelapidae) living in the nest of the ant *Neoponera inversa* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae) in Brazil. *Systematic and Applied Acarology*, 23 (1): 13-24.
- Smith, J. L., y Doran, J. W. 1996. Measurement and use of pH and electrical conductivity for soil quality analysis. pp. 169-185. In J. W. Doran and A. J. Jones (Eds.), *Methods for Assessing Soil Quality*. SSSA Special Publications No. 49. Madison, WI. 677.
- Sorensen, L. 2004. Composition and diversity of the spider fauna in the canopy of a montane forest in Tanzania. *Biodiversity and Conservation*, 13 (2): 437-452.
- Southwood, T. R. E., Moran, V. C. y Kennedy, C. E. J. 1982. The assessment of arboreal insect fauna: comparisons of knockdown sampling and faunal lists. *Ecological Entomology*, 7 (3): 331-340.
- StatSoft Inc. 1995. Statistical User Guide. Complete Statistical System Statsoft, Oklahoma.
- Stork, N. E. 1991. The composition of the arthropod fauna of Bornean lowland forest trees. *Journal of Tropical Ecology*, 7 (2): 161-180.
- Stuntz, S. 2001. *The influence of epiphytes on arthropods in the tropical forest canopy*. PhD. Thesis. Würzburg Germany: Würzburg Universität. 123 pp.
- Stuntz, S., Ziegler, C., Simon, U. y Zotz, G. 2002. Diversity and structure of the arthropod fauna within three canopy epiphyte species in central Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 18 (2): 161-176.
- Suárez Vázquez, E. D. 2005. Forrajeo y anidamiento de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en epífitas mirmecófilas del Río Hondo, México). Tesis de licenciatura para obtener el título de Licenciado en Biología. Instituto Tecnológico de Chetumal. 126 pp.
- Tassone, R. A. y Majer, J. D. 1997. Abundance of arthropods in tree canopies of *Banksia* woodland on the Swan Coastal Plain. *Journal of the Royal Society of Western Australia*, 80 (4): 281-286.

- Teuben, A. y Verhoef, H. A. 1992. Direct contribution by soil arthropods to nutrient availability through body and faecal nutrient content. *Biology and Fertility of Soils*, 14 (2): 71–75.
- Torreias, S. R. da S., y Ferreira-Keppeler, R. L. 2011. Macroinvertebrates inhabiting the tank leaf terrestrial and epiphyte Bromeliads at Reserva Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 54 (6): 1193–1202.
- Trautwein, S. 2016. Meiofauna of Bromeliads from the tropical forest of the Yucatan Peninsula with emphasis on microcrustaceans. Bachelor Thesis. Carl Von Ossietzky Universität Oldenburg. p. 24.
- Tun-Dzul, F. J., Vester, H., Durán-García, R. y Schmook, B. 2008. Estructura arbórea y variabilidad temporal del NDVI en los Bajos Inundables de la península de Yucatán, México. *Polibotánica*, 25 (1): 69-90.
- van Reeuwijk, L. 2002. *Procedures for soil analysis* (6th ed.). ISRIC, FAO. Wageningen, NL. p. 119.
- Varassin, I. G. y Sazima, M. 2000. Recursos de Bromeliaceae utilizados por beija-flores e borboletas em mata atlantica no sudeste do Brasil. *Boletim do Museu de Biologia Prof Mello Leitao, Nova Serie*, 11 (12): 57-70.
- Vázquez, M. 1999. *Catálogo de los ácaros oribátidos edáficos de Sian Ka'an, Q. Roo, México* (1er ed.). México, D. F: Sans Serif Editores, S. A. de C. V. 126 pp.
- Vázquez G., M. M. y Palacios-Vargas, J. G. 2004. *Catálogo de Colémbolos (Hexapoda: Collembola) de Sian Ka'an, Quintan Roo, México* (1er ed.). Grafimex, Impresoras, S. A. de C. V. México, D. F. 123 pp.
- Wali, M. y Kanno, P. 1975. Prairie ant mound ecology: interrelationships of microclimate, soils and vegetation. pp. 155–169. En: M. Wali (Ed.), *Prairie: A Multiple View*. Grand Forks, ND: University Station, Grand Forks. p. 466.
- Walter, D. E. 2004. Hidden in Plain Sight: Mites in the Canopy. Pp. 224–241. En Lowman, M. y Rinker, H. C (ed). *Forest Canopies*. Physiological Ecology Series (2 ed). Academic Press. p. 544.
- 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., O'Dowd, D. y Barnes, V. 1994. The forgotten arthropods: foliar mites in the forest canopy. *Memoirs of the Queensland Museum*, 36 (1): 221-226.

- War, A. R., Paulraj, M. G., Ahmad, T., Buhroo, A. A., Hussain, B., Ignacimuthu, S. y Sharma, H. C. 2012. Mechanisms of plant defense against insect herbivores. *Plant Signaling and Behavior*, 7 (10): 1306–1320.
- War, A. R., Taggar, G. K., Hussain, B., Taggar, M. S., Nair, R. M. y Sharma, H. C. 2018. Using non-model systems to explore plant-pollinator and plant-herbivore interactions: Plant defence against herbivory and insect adaptations. *AoB PLANTS*, 10 (4): ply037 doi.org/10.1093/aobpla/ply037
- Wardle, D. A., Yeates, G. W., Barker, G. M. y Bonner, K. L. 2006. The influence of plant litter diversity on decomposer abundance and diversity. *Soil Biology and Biochemistry*, 38 (5): 1052–1062.
- Whitaker, J. O. y Ruckdeschel, C. 2010. Spanish moss, the unfinished chigger story. *Southeastern Naturalist*, 9 (1): 85–94.
- Wong, M. T. F., Gibbs, P., Nortcliff, S y Swift, R. S. 2000. Measurement of the acid neutralizing capacity of agroforestry tree prunings added to tropical soils. *Journal of Agricultural Science*, 134 (3): 269-276
- Wunderle, I. 1992. Die baum- und bodenbewohnenden Oribatiden (Acari) im Tief- landregenwald von Panguana, Peru. *Amazoniana*, 12 (1): 119–142.
- Young, D. 1976. Flavonoid chemistry and the phylogenetic relationships of the Julianiaceae. *Systematic Botany*, 1 (2): 149-162.
- Zaragoza, C. S. 1974. Coleópteros de algunas Bromelias epífitas y doce nuevos registros de especies para la fauna mexicana. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (Serie Zoología)*, 45 (1): 111–118.
- Zimmerman, J. K. y Olmsted, I. C. 1992. Olmsted Host Tree Utilization by Vascular Epiphytes in a Seasonally Inundated Forest (Tintal) in Mexico, *Biotropica*, 24 (3): 402-407.
- Zotz, G. 2016. *Plants on Plants – The Biology of Vascular Epiphytes*. Springer International Publishing Switzerland. 292 pp.
- Zotz, G. y Thomas, V. 1999. How much water is in the Tank? Model calculation for two Epiphytic Bromeliads. *Annals of Botany*, 83 (2): 183-192.

Anexos

Anexo 1.- Lista de taxones de microartrópodos recolectados en *Aechmea bracteata* creciendo sobre *Haematoxylum campechianum* y *Metopium brownei* en selva baja subperennifolia de Blasillo. TN = Tinto nortes CN = Chechén nortes TS = Tinto secas CS = Chechén secas. mf = morfoespecie

PHYLLUM: ARTHROPODA

CLASE: CHELICERATA

SUBCLASE: ACARI

ORDEN: MESOSTIGMATA

	TN	CN	TS	CS
Mesostigmata mf1	9	63	2	4
Mesostigmata mf2	30	0	14	7
Mesostigmata mf3	18	38	8	8
Mesostigmata mf4	0	0	3	3
Mesostigmata mf5	6	37	17	6
Mesostigmata mf6	0	0	1	17
Mesostigmata mf7	0	0	1	0
Mesostigmata mf8	0	0	1	0
Mesostigmata mf9	0	0	0	1
Mesostigmata mf10	6	40	0	2
Mesostigmata mf11	0	1	0	0
Mesostigmata mf12	2	0	1	2
Mesostigmata mf13	0	6	0	0
Mesostigmata mf14	0	1	1	5
Mesostigmata mf15	2	6	3	6
Mesostigmata mf16	0	4	0	0
Mesostigmata mf17	0	0	1	0
Familia Laelapidae				
<i>Cosmolaelaps</i> mf1	12	309	14	12
Familia Podocinidae				
Podocinidae mf1	1	0	0	0
Familia Uropodidae				
Uropodidae mf1	2	48	8	0

ORDEN: SARCOPTIFORMES

SUBORDEN: ENDEOSTIGMATA

Familia Alycidae				
Alycidae mf1	5	0	0	0
Familia Nanorchestidae				
Nanorchestidae mf1	11	26	6	4
Nanorchestidae mf2	0	0	1	1
Familia Oehserchestidae				
Oehserchestidae mf1	0	0	1	0

SUBORDEN: SARCOPTIFORMES

Sarcoptiformes mf1	0	0	7	0
Sarcoptiformes mf2	0	7	2	0
Sarcoptiformes mf3	0	1	0	0
Sarcoptiformes mf4	0	0	1	0
Sarcoptiformes mf5	1	1	0	0
Sarcoptiformes mf6	0	0	3	2
Sarcoptiformes mf7	1	0	0	1
Sarcoptiformes mf8	0	3	4	6
Sarcoptiformes mf9	0	0	1	0
Familia Brachychthoniidae				
<i>Brachychthonius</i> mf1	3	79	74	11
Familia Carabodidae				
<i>Austrocarabodes</i> mf1	0	0	4	0
Familia Cosmochthoniidae				
<i>Cosmochthonius</i> mf1	1	0	0	0
Familia Cymbaeremaeidae				
<i>Scapheremaeus</i> mf1	4	1	17	3
<i>Scapheremaeus</i> mf2	1	0	4	4
<i>Scapheremaeus</i> mf 3	0	0	5	1
<i>Scapheremaeus</i> mf 4	0	0	1	4
Familia Galumnidae				
Galumnidae mf1	0	7	4	3
Galumnidae mf2	0	4	1	1
Galumnidae mf3	2	0	3	1
Familia Gymnodamaeidae				
<i>Joshuella</i> mf1	1	0	0	0
Familia Haplozetidae				
<i>Rostrozetes</i> mf1	1	74	208	38
Familia Licneremaeidae				
<i>Licneremaeus</i> mf1	0	0	1	0
<i>Licneremaeus</i> mf2	1	0	0	0
Familia Liebstadiidae				
<i>Cordiozetes</i> mf1	0	0	1	0
Familia Malaconothridae				
<i>Trimalaconothrus ca. pitentzin</i>	1	0	0	0
Familia Microtegeidae				
<i>Microtegeus</i> mf1	0	1	4	1
Familia Nasobatidae				
<i>Nasobates</i> mf1	0	0	2	1

Familia Neoliodidae				
Neoliodidae mf1	1	2	7	3
Familia Oppiidae				
<i>Aeoroppia</i> mf1	3	4	0	1
<i>Amerioppia</i> mf1	39	10	7	12
<i>Oppiella</i> mf1	0	0	0	2
<i>Stachyoppia</i> mf1	0	0	2	1
<i>Striatoppia</i> mf1	1	0	2	0
Oppidae mf1	0	0	1	2
Familia Oribatellidae				
Oribatellidae mf1	52	39	9	6
Familia Oripodidae				
<i>Benoibates ca. amazonicus</i>	0	0	8	3
<i>Benoibates</i> mf1	0	0	1	1
<i>Benoibates</i> mf2	0	0	4	2
Familia Phthiracaridae				
<i>Hoplophorella</i> mf1	2	1	10	2
<i>Hoplophorella</i> mf2	0	0	2	0
Familia Plateremaeidae				
<i>Plateremaeus</i> mf1	1	2	1	2
Familia Scheloribatidae				
<i>Scheloribates</i> mf1	6	8	12	7
<i>Scheloribates</i> mf2	2	4	1	2
Familia Suctobelbidae				
<i>Suctobelbella</i> mf1	1	0	0	0
<i>Suctobelbila</i> mf1	0	1	0	5
Familia Trhypochthoniidae				
<i>Afronthrus incisivus</i>	0	5	3	1
COHORTE: ASTIGMATINA				
Astigmatina mf1	3	25	16	9
Astigmatina mf2	1	2	150	87
Astigmatina mf3	0	0	7	5
Astigmatina mf4	0	17	21	5
Astigmatina mf5	0	1	8	3
Astigmatina mf6	1	0	3	1
Astigmatina mf7	2	0	139	142
Familia Histiostomatidae				
Histiostomatidae mf1	4	3	671	846
Histiostomatidae mf2	2	3	829	688
Histiostomatidae mf3	23	18	1658	1597
ORDEN: TROMBIDIFORMES				

Trombidiformes mf1	1	0	0	0
Trombidiformes mf2	2	0	0	0
Trombidiformes mf3	0	0	1	0
Trombidiformes mf4	0	0	3	2
Trombidiformes mf5	0	0	1	0
Trombidiformes mf6	0	0	1	0
Trombidiformes mf7	1	0	0	0
Trombidiformes mf8	0	0	27	8
Trombidiformes mf9	1	0	0	3
Familia Bdellidae				
Bdellidae mf1	0	0	13	6
Bdellidae mf2	0	0	2	0
Bdellidae mf3	6	2	0	0
Familia Caeculidae				
Caeculidae mf1	0	0	3	0
Familia Camerobiidae				
Camerobiidae mf1	0	0	1	0
Familia Cheyletidae				
Cheyletidae mf1	2	0	0	0
Cheyletidae mf2	0	0	1	0
Cheyletidae mf3	0	1	0	0
Familia Cunaxidae				
Cunaxidae mf1	8	6	9	5
Familia Dolichocybidae				
Dolichocybidae mf1	0	4	6	0
Familia Ereynetidae				
Ereynetidae mf1	1	0	1	1
Familia Eupalopselidae				
Eupalopselidae mf1	2	0	0	0
Familia Rhagidiidae				
Rhagidiidae mf1	5	2	2	1
Familia Scutacaridae				
Scutacaridae mf1	118	93	0	3
Familia Stigmaeidae				
Stigmaeidae mf1	0	2	0	0
Stigmaeidae mf2	0	0	1	0
Familia Tarsonemidae				
Tarsonemidae mf1	1	1	179	123
Tarsonemidae mf2	0	1	1	1
Tarsonemidae mf3	0	0	12	4

Familia Xenocalligonellidae

Xenocalligonellidae mfl	1	0	0	0
-------------------------	---	---	---	---

CLASE: COLLEMBOLA

ORDEN: ENTOMOBRYOMORPHA

Entomobryomorpha mfl	0	2	5	35
----------------------	---	---	---	----

Entomobryomorpha mf2	0	0	1	14
----------------------	---	---	---	----

Entomobryomorpha mf3	0	0	3	0
----------------------	---	---	---	---

Entomobryomorpha mf4	0	0	0	3
----------------------	---	---	---	---

Familia Entomobryidae

<i>Entomobrya</i> mfl	0	0	6	3
-----------------------	---	---	---	---

<i>Lepidocyrtus</i> mfl	16	55	11	6
-------------------------	----	----	----	---

<i>Seira</i> mfl	0	0	0	9
------------------	---	---	---	---

Familia Isotomidae

<i>Isotomiella</i> mfl	22	9	8	7
------------------------	----	---	---	---

<i>Proisotoma</i> mfl	3	0	3	3
-----------------------	---	---	---	---

<i>Folsomina</i> mfl	3	0	0	0
----------------------	---	---	---	---

Isotomidae mfl	2	0	0	0
----------------	---	---	---	---

ORDEN NEELIPLEONA

Familia Neelidae

<i>Megalothorax</i> mfl	2	0	19	3
-------------------------	---	---	----	---

ORDEN PODUROMORPHA

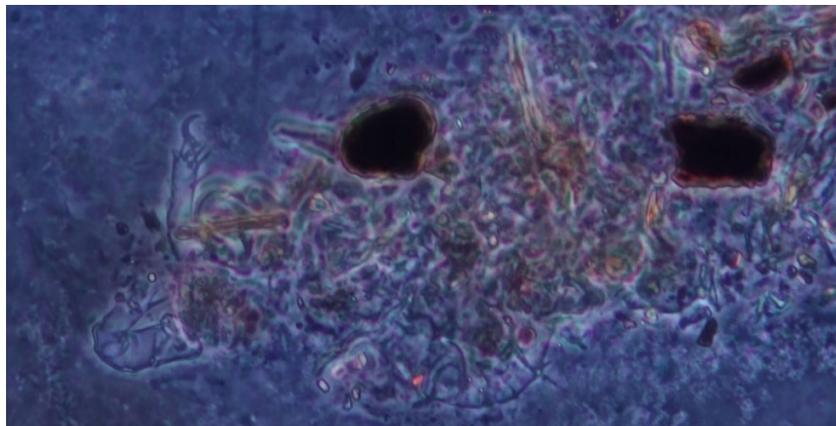
Familia Hypogastruridae

<i>Xenylla</i> mfl	4	4	1	2
--------------------	---	---	---	---

ORDEN SYMPHYPLEONA

Familia Katianidae

<i>Sminthurinus</i> mfl	21	27	31	44
-------------------------	----	----	----	----



Anexo 2.- Restos de ácaros astigmatinos en el contenido estomacal de *Lepidocyrtus* sp. Foto: L.E. Ibarra Garibay

