



## Distribución vertical de colémbolos muscícolas en un bosque de *Abies religiosa* del Estado de México, México

### Vertical distribution of springtails from epiphytic moss from *Abies religiosa* forest in State of Mexico, Mexico

Leopoldo Q. Cutz-Pool<sup>1\*</sup>, Gabriela Castaño-Meneses<sup>1</sup>, José G. Palacios-Vargas<sup>1</sup> y Zenón Cano-Santana<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Ecología y Sistemática de Microartrópodos., Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-399, 04510 México, D. F., México.

<sup>2</sup>Ecología de Artrópodos Terrestres, Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-399, 04510 México, D. F., México.

\*Correspondencia: cutzpool@yahoo.com

**Resumen.** Se estudió la distribución de colémbolos asociados a musgos epífitos, considerando 3 diferentes alturas sobre el árbol soporte: 0 m, 1 m y 2 m. El estudio se realizó en la localidad de San Rafael, Estado de México, en un bosque de *Abies religiosa*. Los ejemplares se recolectaron en noviembre de 2003, y en marzo, junio y agosto de 2004. En total fueron registradas 12 especies; se estimó el índice de diversidad de Shannon, la riqueza de especies, y la densidad y diversidad de colémbolos en 3 comunidades diferentes. La riqueza y densidad disminuyeron conforme la altura sobre los árboles se incrementó. La altura sobre los árboles tuvo un efecto significativamente negativo sobre la diversidad así como en la densidad de 4 especies: *Pseudachorutes subcrassus*, *Entomobrya* ca. *triangularis*, *Americabrya arida* y *Ptenothrix marmorata*. Los resultados sugieren que la estratificación vertical de los colémbolos muscícolas está afectada de manera diferencial por los microhábitats que se presentan sobre los árboles soporte a diversas alturas, así como por las características morfológicas de las especies. Estos resultados demuestran la capacidad de los colémbolos para migraciones verticales en busca de alimento y para evitar la depredación.

Palabras clave: Collembola, comunidad, diversidad, musgos epífitos, altura.

**Abstract.** We evaluated the Collembola communities at 3 different heights on epiphytic moss. The study was carried out in an *Abies religiosa* forest, in the locality of San Rafael in the State of Mexico, Mexico. Collembola inhabiting epiphytic moss were sampled during November 2003, and during March, June and August 2004. The Shannon's diversity index, species richness, as well as their density and diversity were estimated in 3 communities. The total number of Collembola species that was collected was 12, with the species richness and density decreasing as the height of tree increased. The height on trees where moss was sampled had a significant negative effect on species diversity as well as on the densities of *Pseudachorutes subcrassus*, *Entomobrya* ca. *triangularis*, *Americabrya arida* and *Ptenothrix marmorata*. Our results suggest that vertical stratification of Collembola is affected by, differentiation of the microhabitats at different height levels of trees and by morphological and ecological features of species. This also demonstrates the capacity of Collembola for migration to other tree heights in order to search for food and to avoid predation.

Key words: Collembola, community, diversity, epiphytic moss, height.

## Introducción

Los colémbolos son pequeños hexápodos sin alas, con una longitud que oscila entre 0.2 y 10 mm (Hopkin, 2002); presentan una distribución cosmopolita y debido a su abundancia, constituyen uno de los principales organismos del suelo, ya que desempeñan un papel trascendental en los procesos de descomposición y reciclaje de nutrientes en el

mismo (Rusek, 1998; Hopkin, 1997, 1998). Se les puede encontrar en una gran variedad de hábitats, incluyendo distintos tipos de musgos (Andrew y Rodgeron, 1999; Andrew et al., 2003; Cutz-Pool et al., 2008). Esta distribución depende de la disponibilidad de recursos, como la materia orgánica en descomposición y las hifas de hongos, que constituyen su principal fuente de alimento.

Sobre la distribución vertical de los colémbolos edáficos, de manera generalizada se afirma que a mayor profundidad del suelo disminuyen la abundancia y

diversidad (Detsis, 2000; Waikhom et al., 2006). Por otro lado, se ha sugerido que por arriba del nivel del suelo puede existir una disminución en cuanto a la riqueza y diversidad, pero no así en densidad (Rodgers y Kitching, 1998; Yoshida e Hijii, 2005a,b).

La humedad absorbida por los árboles, la intensidad de la radiación solar, la temperatura del aire, la talla del árbol y la rugosidad de su corteza, son algunos factores que permiten el establecimiento de los musgos en los árboles, determinando su distribución y, al mismo tiempo, constituyendo microhábitats para distintos organismos (Franks y Bergstrom, 2000; Prinzing, 2005; Woda et al., 2006).

Debido a sus características, los musgos epífitos y las comunidades de invertebrados que en ellos habitan resultan un modelo idóneo para estudiar los patrones de diversidad a pequeña escala, ya que la distribución a lo largo de los árboles soporte va desde la base hasta el dosel, ofreciendo un gradiente de condiciones microclimáticas de gran interés.

Los musgos epífitos como microhábitats contienen una fauna de invertebrados típica; entre otros, los colémbolos (Andrew y Rodgeron, 1999; Andrew et al., 2003) que pueden ser utilizados como bioindicadores debido a su tamaño pequeño, distribución, abundancia, facilidad de manejo y el bajo costo que implica mantenerlos (Traser et al., 2006). Además, son muy sensibles a los cambios locales a pequeña escala (Prinzing y Woas, 2003; Medianero et al., 2007).

La redistribución vertical de los colémbolos entre los estratos del suelo o el suelo y el tronco en respuesta a la estación del año y al transcurso del día se ha demostrado en distintos estudios (Hopkin, 1997; Detsis, 2000; Prinzing, 2001; Prinzing et al., 2004). La superficie de los troncos de los árboles son de especial interés porque muchas especies de microartrópodos los colonizan continuamente, incluso durante el día y con tiempo soleado, implicando esto condiciones microclimáticas extremas (Prinzing y Wirtz, 1997; Prinzing, 2005). Para los microartrópodos, los troncos expuestos proporcionan una rica flora criptógama como fuente de alimento con la que pueden interactuar (Prinzing, 1997, 2005). Por otra parte, los troncos expuestos pueden proporcionar beneficios energéticos e hídricos (humedad), como el flujo del vapor de agua y, en ocasiones, un déficit de saturación bajo (Prinzing, 1997). Para utilizar estos beneficios potenciales, los microartrópodos necesitan seguir los mosaicos microclimáticos del desplazamiento en la superficie expuesta del tronco (Prinzing, 2001).

La orientación, altura y textura de la corteza son útiles para predecir la presencia y distribución espacial de musgos, hepáticas y líquenes sobre los troncos de los árboles (Wolf, 1994; Equihua y Equihua, 2007) y, por

ende, de su fauna asociada. Se sabe que la distribución espacial de la hepática *Bryopteris filicina* sobre los troncos de los árboles en la selva lacandona está determinada por la corteza lisa y el diámetro del tronco (de lo cual se tomaron muestras), ya que su frecuencia aumenta conforme se incrementa la altura de 0 a 2 m (Equihua y Equihua, 2007). Por otra parte, un estudio en los Andes colombianos registró que la disponibilidad de la humedad y la intensa radiación pueden determinar la distribución vertical de las especies de musgos y de los líquenes sobre la corteza de los árboles (Wolf, 1994).

El objetivo de este estudio es determinar el efecto de la ubicación en altura sobre árbol soporte de musgos epífitos en la composición y estructura de la comunidad de colémbolos muscícolas en un bosque de *Abies religiosa* en el Estado de México. Existen registros que sugieren tendencia de decremento en la diversidad y la riqueza de especies de Collembola con respecto a la altura de los árboles (Yoshida e Hijii, 2005b). Nuestra hipótesis es que a mayor altura sobre el tronco del árbol soporte, menor será la diversidad y riqueza de especies, siendo diferente la estructura de la comunidad para cada altura.

## Materiales y métodos

El estudio se realizó en la vertiente noroeste del volcán Iztaccíhuatl (19° 12' 66''-19° 12' 31''N; 98° 44' 03''-98° 41' 55'' O). El área presenta un clima templado subhúmedo con lluvias en verano, tipo Cb (Cw) (w), de acuerdo con la clasificación de Köppen, modificada por García (2004; Vidal-Zepeda, 2005). La temperatura promedio anual es de 14°C, y la precipitación promedio anual de 1 200 mm (García, 2004).

La recolección de ejemplares se efectuó en un área ubicada a 3 250 m snm. Se escogieron al azar árboles de *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. et Cham que contenían musgos epífitos de *Leptodontium viticulosoides* (P. Beauv.) Wijk et Marg. En un transecto de 20 m se eligieron 5 árboles, de los que se tomaron 3 muestras de musgos a 3 alturas sobre el árbol: 0, 1 y 2 m, a partir de la base. Las muestras de musgos consistieron de cuadros de 15 × 15 cm (225 cm<sup>2</sup>). Se efectuaron 4 muestreos (noviembre de 2003; marzo, junio y agosto de 2004), que comprenden las temporadas de seca y de lluvia, obteniéndose un total de 60 muestras.

Las muestras se llevaron al Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, donde se procesaron en embudos de Berlese durante 6 días. Una vez extraída la fauna, se separaron y cuantificaron los colémbolos con ayuda de un microscopio estereoscópico.

Se realizaron preparaciones semipermanentes con líquido de Hoyer para identificarlos, utilizando diferentes claves taxonómicas (Christiansen y Bellinger, 1980-81; Palacios-Vargas y Gómez-Anaya, 1993; Bellinger et al., 1996-2008). Los organismos determinados se encuentran depositados en la colección de Collembola de México del Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos (LESM) de la misma Facultad de Ciencias.

Se calcularon las densidades poblacionales (ind./m<sup>2</sup>), el índice de Shannon ( $H'$ , usando logaritmo decimal), índice de equitatividad de Pielou ( $J'$ ) e índice de dominancia de Simpson ( $1/\lambda$ ), de acuerdo con Ludwig y Reynolds (1988). Se determinaron las diferencias significativas para muestras pareadas entre las diversidades de las comunidades estudiadas aplicando una prueba de  $t$  student (Magurran, 1988; Zar, 1984). La normalidad de los datos de densidad se corrigió mediante la ecuación  $\sqrt{x} + 0.5$  (Zar, 1984), y posteriormente se realizó un análisis de varianza (ANDeVA de 2 vías) para determinar el efecto de la altura sobre el árbol y de la fecha de recolecta sobre las densidades de colémbolos. Las diferencias se determinaron mediante una prueba *post hoc* de Tukey. La relación entre la densidad y la altura se evaluó mediante correlaciones lineales simples (Zar, 1984). Para evaluar la similitud entre las comunidades de las 3 alturas, se obtuvo el índice de similitud de Sørensen. Las pruebas estadísticas se realizaron con el programa Statistica, versión 6.0 (StatSoft, 1995).

**Resultados**

En las 60 muestras recolectadas de musgos epífitos se obtuvo un total de 1 092 colémbolos pertenecientes a 11 géneros y 12 especies (Cuadro 1). Las densidades de los colémbolos declinaron desde la base a los 2 m de altura (0 m = 1 362.22 ind/m<sup>2</sup>; 1 m = 717.77 ind/m<sup>2</sup>; 2 m = 346.66 ind/m<sup>2</sup>).

En general, conforme se incrementa la altura sobre el árbol a la cual fue tomada la muestra la riqueza específica disminuye (Cuadro 1). En el primer estrato (0 m) se registran 11 especies; 9 en el segundo estrato (1 m) y 8 en el último (2 m). De las 12 especies encontradas en todo el estudio, 3 fueron exclusivas para los 0 m, lo que corresponde al 25% del total de las especies. En los 3 estratos estuvieron distribuidas 7 especies, lo que representa el 58.33% del total de las especies.

A los 0 m de altura, *Pseudachorutes subcrassus*, *Pseudisotoma sensibilis*, *Entomobrya ca. triangularis*, *Americabrya arida* y *Willowsia mexicana*, muestran su máxima abundancia, mientras que *Seira knowltoni* lo registra a los 2 m de altura (Cuadro 1).

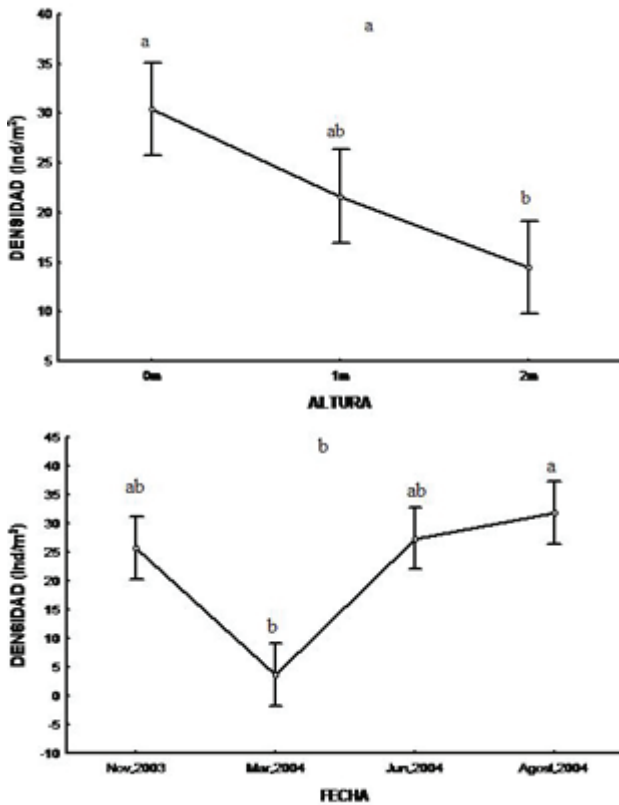
Se encontró un efecto significativo de la altura ( $F_{2,48} = 11.68, p < 0.05$ ) y de la fecha de colecta ( $F_{3,48} = 21.84, p < 0.05$ ) sobre la densidad de los colémbolos (Cuadro 2). Las densidades de los colémbolos registradas en agosto, fueron significativamente más altas que en marzo (Fig. 1b). Por otro lado, la densidad de colémbolos registrada a

**Cuadro 1.** Densidad promedio (ind/m<sup>2</sup> ± e.e.), riqueza ( $S$ ), índice de diversidad de Shannon ( $H'$ ), dominancia de Simpson ( $1/\lambda$ ) y equitatividad ( $J'$ ) de colémbolos muscícolas en 3 alturas de árbol soporte de un bosque de *Abies religiosa* en el volcán Iztaccíhuatl

Especies / Altura	0 m (ind/m <sup>2</sup> )	1 m (ind/m <sup>2</sup> )	2 m (ind/m <sup>2</sup> )
<i>Xenylla subacauda</i>	0	4.44±0.06	2.22±0.04
<i>Friesea hoffmannorum</i>	4.44±0.06	0	0
<i>Americanura ca. izabalana</i>	4.44±0.06	6.66±0.10	0
<i>Pseudachorutes subcrassus</i>	106.66±0.64	84.44±0.61	31.11±0.29
<i>Pseudisotoma sensibilis</i>	275.55±4.46	51.11±1.14	17.77±0.31
<i>Entomobrya ca. triangularis</i>	55.55±0.65	4.44±0.09	2.22±0.04
<i>Americabrya arida</i>	813.33±5.13	488.88±4.04	255.55±2.01
<i>Willowsia mexicana</i>	51.11±0.71	42.22±0.49	6.66±0.10
<i>Seira knowltoni</i>	2.22±0.04	8.88±0.13	13.33±0.17
<i>S. purpurea</i>	2.22±0.04	0	0
<i>Sminthurinus quadrimaculatus</i>	26.66±0.29	26.66±0.25	17.77±0.19
<i>Ptenothrix marmorata</i>	20±0.21	0	0
Ind/m <sup>2</sup>	1362.22±23.52	717.77±13.85	346.66±7.25
$S$	11	9	8
$H'$	1.28	1.15	1.01
$1/\lambda$	0.40	0.48	0.55
$J'$	0.56	0.48	0.45

**Cuadro 2.** Análisis de varianza (ANDeVA) de 2 vías para evaluar el efecto de la fecha de colecta, y altura sobre la densidad de Collembola (\* $p < 0.05$ ).  $N = 60$

Fuente	F	gl	P
Fecha	21.848	3	0.000000*
Altura	11.687	2	0.00007*
Fecha* altura	7.209	6	0.00001*



**Figura 1.** a, variación de la densidad de Collembola con respecto a la altura; b, variación de la densidad de Collembola entre fechas de colecta. Letras diferentes denotan diferencias significativas de acuerdo a la prueba *post hoc* de Tukey ( $p < 0.05$ ).

los 0 m de altura fue significativamente más alta que la de los 2 m de altura (Fig. 1a). La densidad de colémbolos a 1 m no resultó significativamente diferente de la registrada a los 0 m.

El estrato que tiene una mayor diversidad y equitatividad es el de 0 m de altura, así como una menor dominancia específica. En este estrato se registraron las 2 especies más abundantes: *A. arida* y *P. sensibilis* (Cuadro 1). El estrato de 2 m presentó una equitatividad menor que los estratos de 0 m y 1 m de altura, mostrando la mayor

dominancia específica de los 3 estratos estudiados con la especie dominante *A. arida* (Cuadro 1). Se registró una diferencia estadística significativa en los valores de diversidad de especies para los estratos 1 vs. 2 m ( $t_{387} = 2.29$ ,  $p < 0.05$ ).

El mayor porcentaje de semejanza (94%) se registró entre los 1 vs. 2 m de altura de la base del árbol, seguido por la combinación entre los 0 vs. 1 m de altura con el 80% y por último la confrontación entre los 0 vs. 2 m con 73%, que fueron los más diferentes entre sí.

Se encontró una correlación significativa y negativa entre la densidad total de los colémbolos y la altura ( $r_{58} = -0.36$ ;  $p < 0.05$ ). Por otro lado, considerando la densidad de cada especie, se encontró una correlación significativa y negativa entre la densidad y la altura para las especies *P. subcrassus* ( $r_{58} = -0.28$ ;  $p < 0.05$ ), *E. ca. triangularis* ( $r_{58} = -0.29$ ;  $p < 0.05$ ), *A. arida* ( $r_{58} = -0.29$ ;  $p < 0.05$ ), y *P. marmorata* ( $r_{58} = -0.27$ ;  $p < 0.05$ ).

## Discusión

En los límites alpinos, el invierno se torna severo para las plantas no protegidas por la cubierta de nieve. Los árboles que crecen sobre la nieve se exponen a condiciones extremas de temperatura, a radiación intensa y a baja humedad del aire. Tales factores también afectan la madera, el tejido en biomasa del árbol. La temperatura puede influir en las características mecánicas de la madera y limitar el crecimiento del xilema durante el periodo invernal al de primavera. Además, las bajas temperaturas deterioran funciones hidráulicas: durante los meses de invierno, los árboles permanecen separados de las reservas de agua del suelo cuando las capas superiores y la base del tronco se congelan (Mayr et al., 2003), lo cual puede limitar el periodo de la vegetación. El impedimento de la absorción de agua puede llevar a una sequía, como el recalentamiento de las agujas por la alta radiación causa un gradiente escarpado del vapor de agua, y así un aumento significativo en la transpiración cuticular.

Además de la debilitación directa del transporte del agua dentro de los árboles, el frecuente hielo-deshielo puede causar efectos de largo plazo adicionales por la inducción de embolias. La congelación de los elementos que conducen lleva a la formación de burbujas de gas, que pueden ampliarse durante el deshielo cuando el diámetro de la burbuja excede un tamaño crítico y el potencial del agua del xilema se torna bajo (Schulze et al., 1985; Mayr et al., 2006), afectando la colonización de las briofitas embebidas en los troncos de los árboles. Estos factores determinan la disposición de los musgos corticícolas a lo largo del tronco del árbol soporte, ofreciendo características distintas, lo

que influye en la fauna que coloniza estos ambientes.

En el caso de los colémbolos estudiados, la abundancia y la riqueza específica disminuyó en cuanto se incrementó la altura a la cual fue tomada la muestra sobre el árbol soporte, lo que indica que la mayor parte de las especies tienen características de ser hemiedáficas, lo que está determinando indirectamente tal disminución en la riqueza específica y la densidad. Las características hemiedáficas pudieran, por lo tanto, limitar la distribución vertical de la mayoría de las especies de colémbolos hasta los 2 m de altura (Prinzing y Woas, 2003). Esta disminución en la riqueza específica y la abundancia es similar a los datos obtenidos por Rodgers y Kitching (1998) en un bosque lluvioso en Inglaterra, al evaluar la estratificación vertical de las comunidades de Collembola.

De acuerdo con los resultados obtenidos, la abundancia y riqueza de las especies que se encontraron a los 2 m de altura tienen características de ser especies epiedáficas (Christiansen, 1964). Esta disminución en la riqueza específica y la densidad de los colémbolos ha sido registrada para los bosques lluviosos de Inglaterra (Rodgers y Kitching, 1998). Patrones similares se han detectado en bosques montañosos y de robles de Borneo para especies de hormigas y otros artrópodos (Simon y Linsenmair, 2001; Simon et al., 2003), así como en el área circundante del volcán Popocatepetl en comunidades de ácaros oribátidos y colémbolos (Palacios-Vargas, 1985).

La disminución de la abundancia y de la riqueza de colémbolos al incrementar la altura sobre el árbol puede estar influenciada en parte por las características de la corteza, al ser ésta más rugosa y porosa en la base que a los 2 metros de altura, lo que permite la disminución de las epífitas, afectando en forma indirecta las comunidades de los colémbolos. Otra característica puede ser la permeabilidad del dosel, que deja pasar la luz solar de forma más directa y fuerte sobre las mismas comunidades de musgos epífitos a los 2 m de altura y por ende sobre la fauna de colémbolos que se encuentra en los microhábitats (André, 1983; Prinzing y Woas, 2003; Prinzing, 2005; Woda et al., 2006).

El mayor valor del índice de diversidad ( $H'$ ) está dado para los 0 m de altura, en comparación con lo obtenido en alturas mayores (Cuadro 1), lo que indica una distribución más equitativa de las especies en dichas unidades muestreadas. Estos valores contrastan con los resultados obtenidos por Traser et al. (2006) en Hungría para la diversidad de colémbolos muscícolas.

La menor diversidad en las alturas 1 y 2 m está determinada principalmente por las especies *A. arida* y *P. subcrassus* respectivamente. Estas especies se consideran hemiedáficas, por lo que su densidad disminuye al incrementar la altura del sustrato, ya que sus

requerimientos ecológicos son más limitados. Es común encontrar *P. sensibilis* en musgos saxícolas y corticícolas (Stach, 1947). Sin embargo, Palacios-Vargas y Castaño-Meneses (2002) la han registrado en bajas proporciones en *Tillandsia* spp., de un bosque templado en Hidalgo, México. Por otra parte, Mari-Mutt y Palacios-Vargas (1987) registraron a *A. arida* en hojarasca, musgo saxícola, hongos y en *Tillandsia* sp., para el Estado de México, Morelos, Durango, D. F., Guerrero y Baja California. En el presente trabajo se registra por vez primera en musgos epífitos del Estado de México, desde los 0 m hasta los 2 m de altura sobre los árboles, por lo que esta especie amplía su patrón de distribución de hábitat, y se infiere que su distribución vertical tiende a llegar hasta el dosel de los bosques (Mari-Mutt y Palacios-Vargas, 1987; Palacios-Vargas y Castaño-Meneses, 2002).

Las alturas de 1 y 2 m tienen una alta proporción de especies compartidas que pueden migrar a mayor altura, sea para encontrar su alimento o para evitar su depredación, y que poseen características más epiedáficas (Gerson, 1969; Rusek, 1998; Johnston, 2000). Entre los 0 y los 2 m se presentan especies con características hemiedáficas y/o euedáficas que tienen menor capacidad de extender su distribución vertical (Christiansen, 1964). Sin embargo, se ha dado el caso que algunas pueden migrar a los primeros centímetros sobre la base de los árboles refugiándose de una humedad excesiva en los musgos epífitos o bien evitar la depredación, como es el caso en especies de los géneros *Xenylla* y *Americanura* (Palacios-Vargas, 1985; García-Gómez, 2007).

La baja similitud que se encuentra entre los 0 y 2 m establece que cada altura presenta su propia composición de especies; sin embargo, la variación en la riqueza específica y la abundancia se atribuye al intercambio de especies que influye en la composición de la comunidad y a las diferencias locales, como la heterogeneidad del hábitat (Koleff et al., 2003; Prinzing, 2005). En este sentido, los colémbolos cambian su distribución vertical en respuesta a ciertas condiciones del microhábitat, incluyendo condiciones microclimáticas, y a las características ecológicas de las mismas especies (André, 1983; Prinzing y Woas, 2003; Prinzing, 2005).

En conclusión, la altura afecta de forma negativa la densidad y riqueza específica de las comunidades de Collembola, al disminuir sus valores conforme ascienden sobre los árboles en los que se tomaron las muestras, mientras que la composición de especies se modifica. La densidad de *P. subcrassus*, *E. ca. triangularis*, *A. arida*, y *P. marmorata* se correlacionó negativamente con la altura de manera significativa. Por lo tanto, estas especies se consideran indicadores biológicos de los microhábitats. La estratificación vertical está dada en parte por la diferencia



faunística entre los estratos, por el grado de diferenciación de los microhábitats, las características ecológicas (epígeas o hemiedáficas) de las especies y por la capacidad de las mismas especies para migrar a mayores alturas en busca de alimento o evitar la depredación.

### Agradecimientos

Los autores reconocen la colaboración en el trabajo de campo de Aldo Bernal, Arturo García, Carmen Maldonado y Ricardo Iglesias. El Dr. Claudio Delgadillo y la M. en C. Ma. de los Ángeles Cárdenas identificaron los musgos. La presente investigación fue apoyada en parte por CONACYT y la beca otorgada por la DGEP-UNAM para los estudios de posgrado del primer autor.

### Literatura citada

- André, H. M. 1983. Note on the ecology of corticolous epiphyte dwellers. 2. Collembola. *Pedobiologia* 25:271-278.
- Andrew, N. y L. Rodgerson. 1999. Extracting invertebrates from bryophytes. *Journal of Insect Conservation* 3:53-55.
- Andrew, N., L. Rodgerson y M. Dunlop. 2003. Variation in invertebrates-bryophyte community structure at different spatial scales along altitudinal gradients. *Journal of Biogeography* 30:731-746.
- Bellinger, P. F., K. A. Christiansen y F. Janssens. 1996-2008. Checklist of the Collembola of the world. <http://www.collembola.org>; consulta: 06.III.2010.
- Christiansen, K. A. 1964. Bionomics of Collembola. *Annual Review of Entomology* 9:147-178.
- Christiansen, K. A. y P. F. Bellinger. 1980-81. The Collembola of North America North of the Rio Grande, a taxonomical analysis. Grinnell College, Grinnell, Iowa. 1322 p.
- Cutz-Pool, L. Q., J. G. Palacios-Vargas y G. Castaño-Meneses. 2008. Estructura de la comunidad de colémbolos (Hexapoda: Collembola) en musgos corticícolas en un gradiente altitudinal de un bosque templado subhúmedo. *Revista de Biología Tropical* 56:739-748.
- Detsis, V. 2000. Vertical distribution of Collembola in deciduous forest under Mediterranean climatic conditions. *Belgian Journal of Zoology* 130:55-59.
- Equihua, C. y M. Equihua. 2007. Spatial distribution of *Bryopteris filicina* on tree trunks in the Selva Lacandona, Chiapas, México. *The American Bryological and Lichenological Society* 110:766-775.
- Franks, A. J. y D. M. Bergstrom. 2000. Corticolous bryophytes in microphyll fern forests of south-east Queensland: distribution on Antarctic beech (*Nothofagus moorei*). *Austral Ecology* 25:386-393.
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen, quinta edición. Instituto de Geografía, UNAM, México, D.F. 90 p.
- García-Gómez, A. 2007. Primer estudio de la fauna de colémbolos edáficos del volcán Iztaccíhuatl, Estado de México, México. *Entomología Mexicana* 6:1431-1437.
- Gerson, U. 1969. Moss-arthropod associations. *Bryologist* 72:495-500.
- Hopkin, S. 1997. *Biology of the springtails (Insecta: Collembola)*. Oxford University Press, Oxford. 330 p.
- Hopkin, S. 1998. Collembola: The most abundant insect on earth. *Antenna* 22:117-121.
- Hopkin, S. 2002. Collembola. *Encyclopedia of Soil Science* 207-210.
- Johnston, J. M. 2000. The contribution of microarthropods to aboveground food webs: a review and model of belowground transfer in a coniferous forest. *The American Midland Naturalist* 143:226-238.
- Koleff, P., K. J. Gaston y J. J. Lennon. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology* 72:367-382.
- Ludwing, J. A. y J. F. Reynolds. 1988. *Statistical ecology: A primer on methods and computing*. Wiley and Sons, Hoboken, New Jersey. 338 p.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, New Jersey. 179 p.
- Medianero, E., G. Castaño-Meneses, A. Tishechkin, Y. Basset, H. Barrios, F. Ødegaard, A. R. Cline y J. Bail. 2007. Influence of local illumination and plant composition on the spatial and seasonal distribution of litter-dwelling arthropods in a tropical rainforest. *Pedobiologia* 51:131-145.
- Mari-Mutt, J. A. y J. G. Palacios-Vargas. 1987. *Americabrya*, a new genus of Entomobryidae (Collembola), with a redescription of *A. arida* (Christiansen and Bellinger) based on Mexican specimens and descriptive notes for *A. epiphyta* (Loring). *Journal of the New York Entomological Society* 95:99-108.
- Mayr, S., A. Gruber y H. Bauer. 2003. Repeated freeze-thaw cycles induce embolism in drought stressed conifers (Norway spruce, stone pine). *Planta* 217:436-441.
- Mayr, S., G. Wieser y H. Bauer. 2006. Xylem temperatures during winter in conifers at the alpine timberline. *Agricultural and Forest Meteorology* 137:81-88.
- Palacios-Vargas, J. G. 1985. Microartrópodos del Popocatepetl (aspectos ecológicos y biogeográficos de los ácaros oribátidos e insectos colémbolos). Tesis doctorado, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 132 p.
- Palacios-Vargas, J. G. y G. Castaño-Meneses. 2002. Collembola associated with *Tillandsia violacea* (Bromeliaceae) in Mexican *Quercus-Abies* forests. *Pedobiologia* 46:395-403.
- Palacios-Vargas, J. G. y J. A. Gómez-Anaya. 1993. Los Collembola (Hexapoda: Apterygota) de Chamela, Jalisco, México (Distribución ecológica y claves). *Folia Entomológica Mexicana* 89:1-34.
- Prinzing, A. 1997. Spatial and temporal use of microhabitats as a key strategy for the colonization of tree bark by *Entomobrya nivalis* L. (Collembola, Entomobryidae). In *Canopy arthropods*, N. Stork, J. Adis y R. Didham (eds.). Chapman & Hall, London. p. 453-476.
- Prinzing, A. J. 2001. Use of shifting microclimatic mosaics by arthropods on exposed tree trunk. *Annals of the Entomological*

- Society of America 94:210-218.
- Prinzing, A. 2005. Corticolous arthropods under climatic fluctuations: compensation is more important than migration. *Ecography* 28:17-28.
- Prinzing, A. y H. P. Wirtz. 1997. The epiphytic lichen, *Evernia prunastri* L., as a habitat for arthropods: shelter from desiccation, food-limitation and indirect mutualism. *In* Canopy arthropods, N. Stork, J. Adis, y R. Didham (eds.). Chapman & Hall, London. p. 477-496.
- Prinzing, A. y S. Woas. 2003. Habitat use stratification of Collombola and oribatid mites. *In* Arthropods of tropical forest: spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy, Y. Basset, V. Novotny, S. E. Miller y R. L. Kitching (eds.). Cambridge University Press, New York. p. 271-281.
- Prinzing, A., P. Lentzsch, F. Voigt y S. Woas. 2004. Habitat stratification stratifies a local population: ecomorphological evidence from a bisexual, mobile invertebrate (*Carabodes labyrinthicus*; Acari). *Annals Zoological Fennici* 41:399-412.
- Rodgers, D. J. y R. I. Kitching. 1998. Vertical stratification of rainforest collembolan (Collembola: Insecta) assemblages: description of ecological patterns and hypotheses concerning their generation. *Ecography* 21:392-400.
- Rusek, J. 1998. Biodiversity of Collembola and their functional role in the ecosystem. *Biodiversity and Conservation* 7:1207-1219.
- Schulze, E. D., J. Čermák, R. Matyssek, M. Penka, R. Zimmermann y F. Vasíček. 1985. Canopy transpiration and water fluxes in the xylem of the trunk of *Larix* and *Picea* trees - a comparison of xylem flow, porometer and cuvette measurements. *Oecologia* 66:475-483.
- Simon, U. y K. E. Linsenmair. 2001. Arthropods in tropical oaks: differences in their spatial distributions within tree crowns. *Plant Ecology* 153:179-191.
- Simon, U., M. Gossner y K. E. Linsenmair. 2003. Distribution of ants and bark-beetles in crowns of tropical oaks. *In* Arthropods of tropical forests, spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy, Y. Basset, V. Novotny, S. E. Miller y R. L. Kitching (eds.). Cambridge University Press, New York. p. 59-68.
- Stach, J. 1947. The Apterygotan fauna of Poland in relation to the World-fauna of this group of insects: Family: Isotomidae. *Acta Monographica Musei Historiae Naturalis, Polish Academy of Sciences and Letters, Kraków*. 488 p.
- StatSoft Inc. 1995. Statistical user guide. Complete statistical system StatSoft. Tulsa, Oklahoma.
- Traser, G., P. Szücs y D. Winkler. 2006. Collembola diversity of moss habitats in the Sopron Region, NW-Hungary. *Acta Silvatica & Lignaria Hungarica* 2:69-80.
- Vidal-Zepeda, R. 2005. Las regiones climáticas de México. Temas selectos de geografía de México. Instituto de Geografía, UNAM, México, D. F. 212 p.
- Waikhom, M. D., T. B. Singh y L. J. Devi. 2006. Vertical distribución pattern of Collembola in a subtropical forest floor of Manipur. *Zoos' Print Journal* 21:2331-2332.
- Woda, C., A. Huber y A. Dohrenbusch. 2006. Vegetación epífita y captación de neblina en bosques siempreverdes en la cordillera Pelada, sur de Chile. *Bosque* 27:231-240.
- Wolf, J. H. D. 1994. Factors controlling the distribution of vascular and non-vascular epiphytes in the northern Andes. *Vegetatio* 112:15-28.
- Yoshida, T. y N. Hijii. 2005a. Vertical distribution and seasonal dynamics of arboreal collembolan communities in a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) plantation. *Pedobiologia* 49:425-434.
- Yoshida, T. y N. Hijii. 2005b. The composition and abundance of microarthropod communities on arboreal litter in the canopy of *Cryptomeria japonica* trees. *Journal Forest Research* 10:35-42.
- Zar, H. J. 1984. *Biostatistical Analysis*, segunda edición. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey. 605 p.