

VARIABLES FÍSICAS, QUÍMICAS Y BIOLÓGICAS DEL SUELO SOBRE LAS POBLACIONES DE COLÉMBOLOS EN COSTA RICA^{1/}

Cesar Guillen^{2/*}, Felipe Soto-Adames^{**}, Monika Springer^{***}

Palabras clave: bioindicador, materia orgánica, pH, biomasa microbiana, temperatura, compactación, colémbolos.
Keywords: bioindicators, organic matter, pH, microbial biomass, temperature, compaction, springtails.

Recibido: 14/12/05

Aceptado: 07/09/06

RESUMEN

Se ha discutido que las variables físicas, químicas y biológicas del suelo influyen sobre las poblaciones de colémbolos; sin embargo, la información acerca de la interacción de estas variables, en conjunto, con relación a la diversidad y abundancia de colémbolos, es escasa. En el presente estudio se determinó la relación entre estas variables y la diversidad y abundancia de colémbolos en los suelos de un bosque primario, un bosque secundario y un cafetal en el Parque Nacional Tapantí. El bosque primario presentó los contenidos más altos de materia orgánica y biomasa microbiana, contrario a lo sucedido con la resistencia a la penetración y el pH. Los resultados mostraron una clara asociación entre estas variables y algunas especies de colémbolos, lo cual indica que los cambios en la estructura de las comunidades de colémbolos, por efecto de los cambios en las variables físicas, químicas y biológicas del suelo, pueden ser utilizados como un bioindicador de calidad del suelo y de manejo de los ecosistemas.

ABSTRACT

Effect of physical, chemical and biological variables on collembolan population in three ecosystems of Costa Rica. It has been thought that physical, chemical and biological variables influence collembolan populations, although there is little documentation on the interaction of these variables with collembolan diversity and abundance. In the present study the relation between these variables and the diversity and abundance of soil collembolans was determined in 3 ecosystems in Tapantí National Park: a primary forest; a secondary forest; and a coffee plantation. Primary forest soils contained the highest organic matter and microbial biomass, in contrast to the pattern in penetration resistance and pH. The results showed a clear association between these variables and some collembolan species, which indicates that changes in the structure of collembolan communities -a product of physical, chemical and biological variables- can be used as bioindicators of soil quality and management of ecosystems.

INTRODUCCIÓN

Por muchos años, el rendimiento y la producción han sido los métodos más comunes para medir la calidad de los suelos agrícolas

(SSSA 1984). No obstante, cómo se puede medir la calidad de los suelos en los agroecosistemas, es una pregunta que muchas veces no se puede responder de manera sencilla, ya que se debe tomar en cuenta muchas variables, que

1/ Este trabajo es parte de la tesis de M.Sc. del primer autor. Programa de Estudios de Posgrado en Biología, Universidad de Costa Rica.

2/ Autor para correspondencia. Correo electrónico: cguillen@cariari.ucr.ac.cr

* Facultad de Ciencias Agroalimentarias, Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica.

** Universidad de Vermont, EE.UU.

*** Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica.

a menudo no logran explicar de forma clara la complejidad de las interacciones existentes en los agroecosistemas.

Contrario a lo que sucede en los ecosistemas naturales, en los sistemas agrícolas, la compactación de los suelos es un factor que afecta considerablemente los cultivos desde 2 perspectivas. La primera es a nivel de producción, la cual tiende a disminuir conforme aumenta la compactación y la segunda es sobre la fauna del suelo, la cual se ve reducida considerablemente al aumentar la compactación. Sin embargo, existen algunos casos donde valores altos de compactación favorecen los rendimientos. Uno de ellos es el mencionado por Tafur y Forsythe (1988), quienes encontraron que conforme aumenta la compactación en un suelo cultivado con camote (*Ipomoea batata*), el rendimiento es mayor, ya que disminuye el ataque de las larvas de *Rhissomatus subcostatus* (Coleoptera: Curculionidae) sobre los tubérculos.

Larsen *et al.* (2004), indican que en los suelos agrícolas, las poblaciones de colémbolos son más abundantes de 0-10 cm de profundidad. Estos autores indican que existe una abundancia mayor de colémbolos en los suelos mecanizados ya que mantienen gran cantidad de poros y espacios libres que sirven de ruta de movimiento, escape y refugio a los colembolos. De igual manera, Chagnon *et al.* (2000), proponen que la composición de las especies, el tamaño, número y comportamiento de algunos colémbolos están estrechamente relacionados con las condiciones propias del suelo.

La textura y la estructura del suelo son 2 factores que junto con la compactación pueden afectar las poblaciones de artrópodos del suelo y específicamente a los colémbolos. Sin embargo, estos cambios en el suelo obedecen a los requerimientos del cultivo. Como resultado de estas variaciones en las propiedades del suelo, las poblaciones de colémbolos reaccionan con cambios en la estructura de la comunidad (Kováč 1994).

Al igual que las variables físicas, las variables químicas han demostrado tener efectos cuantificables sobre las poblaciones de artrópodos del

suelo y particularmente sobre los colémbolos. Hågvar (1982), determinó que muchas especies de colémbolos y ácaros del suelo responden a cambios en la acidez, por lo que estos pueden ser usados como bioindicadores de su calidad. Guillet (2004), por su parte, indica que la acidez muchas veces está relacionada con la contaminación por metales pesados y que esta influye en los hábitos alimenticios, comportamiento y estructura poblacional de numerosas especies de colémbolos.

Los colémbolos, junto con las poblaciones microbianas desempeñan un papel muy importante en la descomposición y reciclaje de la materia orgánica (MO), por lo que su abundancia y calidad es un indicador de la salud de los suelos (Park y Cousins 1995). En las áreas forestales, al igual que en los cultivos, la actividad y cantidad de biomasa microbiana se puede ver afectada por cambios en la calidad del sustrato, condiciones ambientales, contenidos altos de arcillas y baja aireación, por lo que esta puede ser un indicador temprano de cambios ambientales (Li *et al.* 2004).

Adicionalmente, Jankinson y Ladd (1981) sugirieron que la biomasa microbiana es un indicador sensible a los cambios en el suelo, ya que responde más rápidamente a los cambios en el ambiente que la MO, por lo que es una herramienta útil en los programas de evaluación para la restauración de áreas degradadas. Pankhurst *et al.* (1998), indican que la biomasa microbiana es un indicador del impacto de la contaminación y mal uso de los agroquímicos y metales pesados en la salud del suelo.

La MO ha sido utilizada como indicador de la calidad de un suelo, debido a que constituye un producto directo de la combinación de las actividades biológicas de las plantas, microorganismos y animales, junto con los factores abióticos (Swift y Woomeer 1993, Park y Cousins 1995).

La humedad del suelo, ha mostrado ser una limitante para el establecimiento y distribución de muchas comunidades de artrópodos del suelo. En este sentido, Hopkin (1997) informó que muchas poblaciones de colémbolos se distribuyen verticalmente en el perfil del suelo, como respuesta a un patrón de humedad. De igual forma, la

humedad está estrechamente relacionada con el establecimiento de hongos y bacterias, que son fuente de alimento de muchos colémbolos.

Debido a que son muy pocos los trabajos que incluyen las variables físicas, químicas y biológicas en los estudios de diversidad y abundancia de colémbolos, esta investigación tuvo como objetivo determinar el efecto de la compactación, el pH, la humedad y la biomasa microbiana sobre las poblaciones de colémbolos en un bosque primario, un bosque secundario y un cafetal.

MATERIALES Y MÉTODOS

Áreas de estudio

El estudio se realizó de enero del 2003 a marzo del 2004 en 3 ecosistemas en el Parque Nacional Tapantí, Cartago, Costa Rica. Un bosque primario (9°43,880' N. y 83°46,821' O.), a 1555 msnm. La vegetación estaba compuesta principalmente por árboles de *Quercus*, *Persea*, *Tabebuia*, *Heliocarpus* y *Agnus*, con 2 órdenes de suelos predominantes: Humic Hapluduls y Lític Udorthents (esquelético). La pendiente varió de 90-100%. Un bosque secundario, ubicado alrededor de la entrada del mismo parque, en el sector Tapantí (9°45,712' N. y 83°47,357' O.) a 1236 msnm. La vegetación estaba conformada por Melastomataceas, *Persea*, *Cecropia*, *Quercus*

y *Tabebuia* con diámetros inferiores a las 15". El suelo predominante es Lític Udorthents; la pendiente varió de 80-90%. El tercer sitio estaba compuesto por un cafetal (*Coffea arabica* var. Caturra), de manejo convencional con poca sombra, ubicado 2 km. al oeste de la entrada del parque (9°46,103' N. y 83°47,859' O.), a 1238 msnm. El suelo Fluventic Udorthents, con una pendiente <10%.

Las figuras 1, 2 y 3, muestran la temperatura, la humedad relativa y la precipitación de la zona durante el periodo del estudio, respectivamente. La temperatura promedio anual fue de 21°C (ICE 2005).

Muestreo e aislamiento

En cada uno de los 3 ecosistemas se eligió 8 puntos de muestreo distanciados 20 m y distribuidos en un transecto lineal de 6 puntos y 2 puntos adicionales, uno a cada lado del centro. En cada punto se estableció una microparcela de 1,5x1,5 m, la cual se muestreó aleatoriamente. El muestreo se repitió mensualmente durante los 15 meses que duró la investigación. De cada punto se tomó una muestra de 1000 cm³ de suelo, la cual fue colocada en embudos de Berlesse-Tulberg por 6 días (Edwards 1991). Los especímenes fueron recolectados en alcohol de 95% y posteriormente separados y contados con ayuda de un estereoscopio.

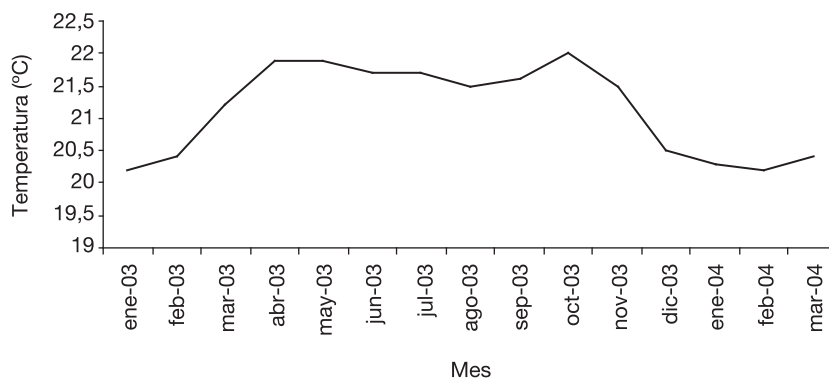


Fig. 1. Temperatura promedio mensual, Estación Oriente, Parque Nacional Tapantí (enero 2003-marzo 2004).

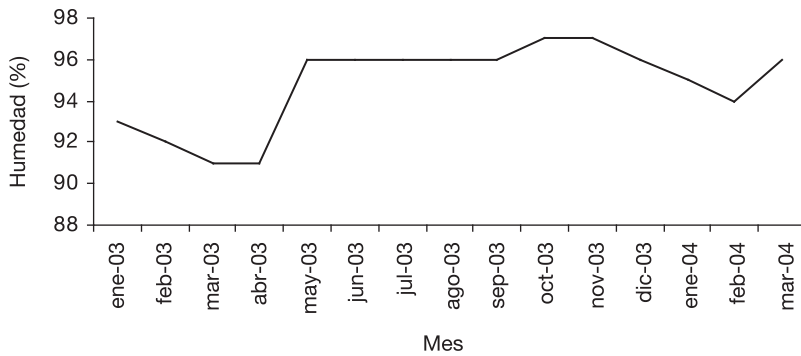


Fig. 2. Humedad relativa promedio mensual, Estación Oriente, Parque Nacional Tapantí (enero 2003-marzo 2004).

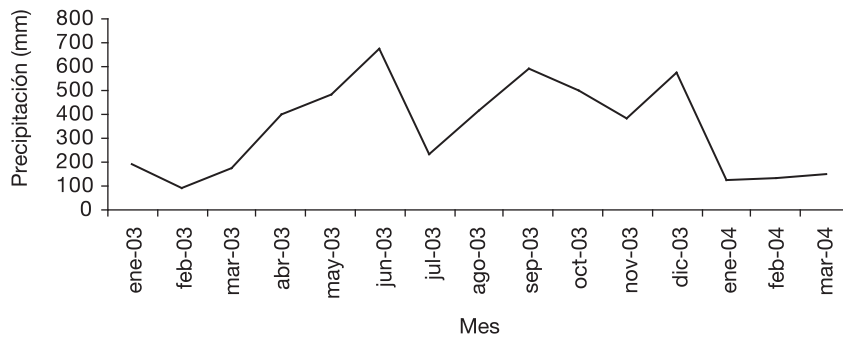


Fig. 3. Precipitación pluvial total mensual, Estación Oriente, Parque Nacional Tapantí (enero 2003-marzo 2004).

Identificación

De cada una de las morfoespecies encontradas, se montaron series de 10 individuos en porta objetos con medio Hoyer, los cuales fueron identificados a nivel de familia usando la clave de Palacios-Vargas (1990). Para la identificación de los géneros y especies se usó claves y descripciones especializadas, incluyendo la clave de colémbolos de Norte América (Christiansen y Bellinger 1980), la clave de las especies del género *Lepidocyrtus* en las Americas (Soto-Adames, inédita), la revisión del género *Dicranocentrus* (Mari Mutt 1979), la clave de los miembros americanos del género *Trogolopedetes* (Palacios-Vargas *et al.* 1986), así como otra literatura especializada. Además se contó con la colaboración del Dr. Felipe Soto-Adames de la Universidad de Vermont, EE.UU.

Análisis del suelo *in situ*

Trimestralmente se midió la resistencia a la penetración en cada una de las microparcelas de los 3 ecosistemas evaluados, con el uso de un penetrómetro tipo Chatillon. La temperatura del suelo fue medida mensualmente con un termómetro para suelo.

Análisis del suelo en el laboratorio

Simultáneamente al muestreo de colémbolos, en cada sitio se tomó muestras para determinar el porcentaje de humedad (%H), el porcentaje de MO (%MO) y biomasa microbiana (BM), así como el pH del suelo.

La determinación del contenido de MO del suelo se realizó mediante el método de Walkey y Black (1934), mencionado por Henríquez y

Cabalceta (1999). Para la determinación del %H se utilizó el método del peso diferencial. La BM del suelo se determinó mediante el método de fumigación-extracción (Vence *et al.* 1987). El pH fue determinado en agua (1:25), usando un potenciómetro Corning modelo 440.

Análisis estadístico

Para el análisis de los datos se usó correlaciones de Pearson entre las variables físicas (temperatura, humedad y resistencia a la penetración), químicas (pH) y biológicas (BM y MO) con cada una de las especies encontradas. Para determinar las diferencias entre las variables físicas, químicas y biológicas con los ecosistemas se usó un ANOVA.

RESULTADOS

Resistencia a la penetración

Se encontró que la resistencia a la penetración fue significativamente diferente en los 3 ecosistemas evaluados ($F=16,94$, $p<0,01$). El cafetal fue el ecosistema que presentó los valores más altos de resistencia a la penetración, es decir el que presentó los valores más altos de compactación, principalmente en los meses de enero de 2003 y 2004. Estos datos coinciden con los valores más bajos de precipitación (191,9 y 126,2 mm, respec-

tivamente (Figura 3) y humedad relativa (Figura 2). El bosque secundario mostrará una resistencia a la penetración intermedia y el bosque primario fue el que presentó la resistencia a la penetración más baja ($<0,5$ bares) en el mes de julio (Figura 4). Respecto a las especies de colémbolos encontradas, *Lepidocyrtus* sp2; *Harlomillsia oculata* y *Sminthuridae* sp2, presentaron una correlación negativa ($p<0,01$) con la penetración, mientras que en *Lepidocyrtus* sp3, *Salina* sp y *Neanuridae*, la correlación fue positiva a ($p<0,05$).

Temperatura del suelo

Se encontró que la temperatura del suelo en los 3 ecosistemas fue diferente ($F= 552,5$ $p<0,01$), el bosque primario fue el ecosistema que presentó las temperaturas más bajas de los 3, con valores $< 15^{\circ}\text{C}$, mientras que en el cafetal la temperatura fluctuó alrededor de los 20°C . En el bosque secundario la temperatura fue de $15-20^{\circ}\text{C}$, con una ligera disminución en diciembre (Figura 5).

De las variables físicas evaluadas, la temperatura fue la que más afectó la diversidad de los colémbolos. En las especies, *Entomobrya*, *Heteromurus* sp, *Lepidocyrtus* sp2, *Trogolophysa* sp1, *Trogolophysa* sp2, *Trogolophysa* sp3, *Harlomillsia oculata*, *Sminthuridae* sp1 y *Sminthuridae* sp2, se encontró una correlación negativa con la temperatura, donde valores bajos favorecieron la diversidad y abundancia de estos colémbolos.

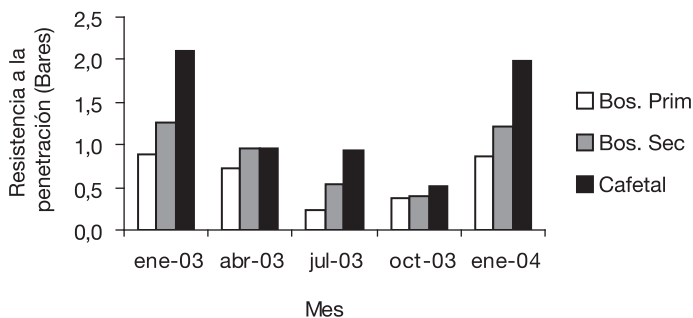


Fig. 4. Valores trimestrales de resistencia a la penetración en 3 ecosistemas en el Parque Nacional Tapantí, Costa Rica.

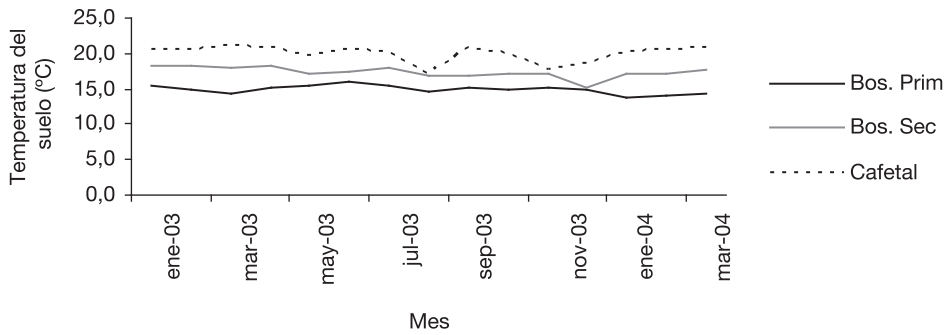


Fig. 5. Valores mensuales de la temperatura del suelo en 3 ecosistemas diferentes en el Parque Nacional Tapantí, Costa Rica.

pH del suelo

El pH fue diferente en los 3 ecosistemas evaluados ($F=47,67$, $p<0,01$). Se encontró que de los 3 ecosistemas, el bosque primario fue el que presentó los valores de pH más bajos. Julio del 2003, fue el mes donde el pH reportó los valores más bajos en los 3 ecosistemas, con un pH de 3,5 en el bosque primario. Contrario a lo sucedido en el bosque primario; el cafetal presentó los valores de pH más altos (4,8 y 5,2). El bosque secundario presentó un pH de 4,8, valor constante a lo largo de la investigación excepto en el mes de julio de 2003 que bajó en 0,5 unidades (Figura 6).

De todas las variables medidas, el pH fue el que mostró un efecto mayor sobre la colembofauna. Se encontró un efecto negativo entre el pH y *Entomobrya* sp; *Seira* sp 1; *Lepidocyrtus* sp 2; *Sminturidae* sp 2 y *Harlomillsia oculata* ($p<0,01$), mientras que *Dicranocentrus marias*

fue la única especie que mostró una relación positiva con el pH del suelo ($p<0,05$).

Materia Orgánica

Al igual que el pH, la MO fue diferente en los 3 ecosistemas ($F=11,89$, $p<0,01$). La figura 7 muestra que de los 3 ecosistemas, el bosque primario fue el que presentó el mayor contenido de MO en las 3 mediciones realizadas, no obstante esta disminuyó a través del tiempo, de 15% a 7%, en enero del 2004. En el bosque secundario se encontró que de los 3 ecosistemas este fue el que presentó los contenidos de MO más bajos, principalmente en enero de 2003 con un 6,4%. La plantación de café presentó contenidos de MO intermedios entre los otros 2 ecosistemas y fue en enero de 2003 donde se presentaron los contenidos mayores (9,6%).

El análisis de correlación identificó asociaciones entre los contenidos de MO y algunos

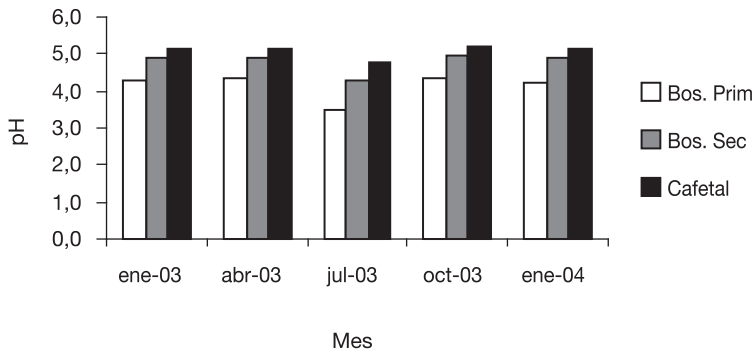


Fig. 6. Valores trimestrales de pH en 3 ecosistemas en el Parque Nacional Tapantí, Costa Rica.

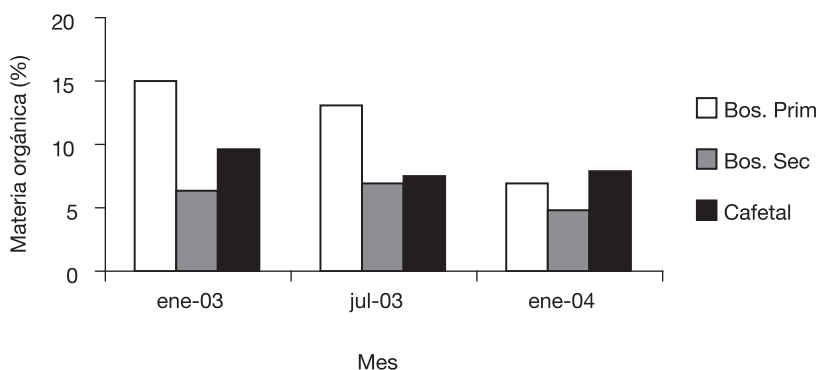


Fig. 7. Porcentaje de MO en los 3 ecosistemas y en 3 épocas del año.

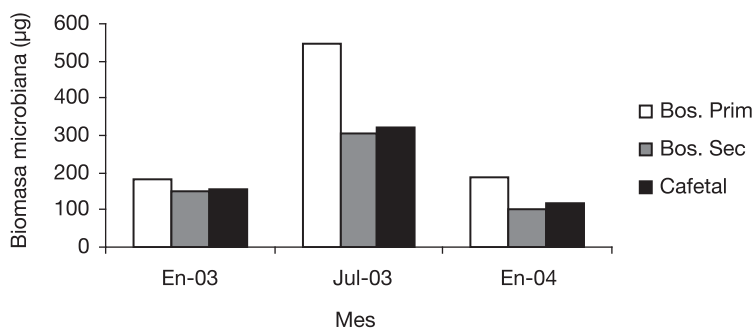


Fig. 8. Valores promedio de la BM en 3 ecosistemas en el Parque Nacional Tapantí. Costa Rica.

grupos de colémbolos. Se encontró que en especies como *Seira* sp1 y *Lepidocyrtus* sp2 existe una correlación positiva ($p < 0,05$). Aún así, en especies como *Seira* sp2; *Seira* sp3 y *Harlomillsia oculata*, esta correlación fue negativa ($p < 0,01$). Para las otras especies, no se encontró correlación con el contenido de MO.

Biomasa microbiana

Se observó que la BM fue significativamente diferente entre los 3 ecosistemas ($p < 0,05$, $F=3,65$). El bosque primario fue el ecosistema que presentó los contenidos de biomasa microbiana mayores (Figura 8). Por su parte el cafetal presentó contenidos de BM ligeramente mayores a los encontrados en el bosque secundario. En enero de 2003 y 2004 fue donde se obtuvo la BM más baja en los 3 ecosistemas, dato que coincide

con valores bajos de precipitación pluvial (191,9 y 126 mm, respectivamente), mientras que en julio de 2003 se reportan los contenidos de BM mayores en los 3 ecosistemas. Esta última observación puede ser asociada con una mayor precipitación (234,8 mm) (Figura 3).

Únicamente las especies *Lepidocurtus* sp1, *Lepidocyrtus* sp2 y *Harlomillsia oculata* mostraron una relación positiva entre los contenidos de BM.

DISCUSIÓN

La relación inversa encontrada entre la resistencia a la penetración y la diversidad de colémbolos en el cafetal, se puede deber a que en este ecosistema hay una compactación constante de los suelos, producto de las prácticas culturales

y la cosecha. Los valores mas altos de compactación encontrados en enero de 2003 y de 2004 coinciden con el final de la cosecha, la cual involucra un pisoteo constante por parte de los recolectores de café. Esta compactación del suelo reduce el número y tamaño de los poros (Larsen *et al.* 2004) y por ende restringe el establecimiento de los diferentes grupos de colémbolos a través del perfil del suelo.

Se encontraron especies como *Lepidocyrtus* sp2; *Harlomillsia oculata*, Sminturidae sp2, *Heteromurus* sp e *Isotomurus* sp se vieron afectadas por valores altos de resistencia a la penetración, resultados que si son asociados con el hábitat típico de esos grupos, coinciden con la clasificación ecológica propuesta por Christiansen (1964), quien agrupó a los *Lepidocyrtus* y Sminturidos como especies epigeas. Con respecto a las especies *Lepidocyrtus* sp3; *Salina* sp y Neanuridae se observó una correlación positiva entre valores altos de resistencia a la penetración y la dinámica de las poblaciones de colémbolos.

En esta investigación se encontró que la baja temperatura del suelo es un factor que influye de forma positiva sobre las poblaciones de colémbolos, hecho que coincide con lo encontrado por Uvarov (2003), quien indica que la temperatura es uno de los principales agentes ambientales que determina la actividad de la biota del suelo. No obstante, no existen referencias que documenten el comportamiento de los colémbolos en las zonas tropicales. En las zonas templadas las bajas temperaturas pueden afectar considerablemente las poblaciones de algunos colémbolos (Hopkin 1997). El pH influyó considerable en algunas especies de colémbolos. Esto coincide con lo encontrado por Hågvar (1987); van Straalen (1997) y Heneghan *et al.* (1996), quienes mencionan que el pH ejerce una barrera selectiva para muchas especies de colémbolos. Especies como *Entomobrya* sp; *Seira* sp1; *Lepidocyrtus* sp2; Sminturidae sp2 y *Harlomillsia oculata* reaccionan positivamente a las condiciones de baja acidez, por lo que se puede sugerir que estas especies, para el sitio muestreado, pueden ser utilizadas como bioindicadores de pH bajo, es

decir se comportan como especies acidofílicas. Por otro lado, la especie *Dicranocentrus marias* fue la única que presentó una correlación positiva con un pH alto del suelo, por lo que se puede catalogar como una especie calciofílica, hecho que es sustentado por una mayor abundancia de esta especie en el cafetal.

De los 3 ecosistemas estudiados, el bosque primario presentó el contenido de MO más alto. Lo que se puede deber a la constante caída de hojas, ramas y otras partes de los árboles circundantes, así como al aporte que ejerce el sotobosque, el cual se ve enriquecido con esta variedad de residuos. La constante caída de restos vegetales hace que el mantillo del bosque sea rico en cantidad y composición, ideal para el establecimiento de la fauna del suelo (Osborne 2000). Las bajas temperaturas determinadas en el bosque primario, pueden ser otra de las razones que esta influyendo en los contenidos de MO, ya que al disminuir la temperatura también lo hace la actividad microbiana, y como consecuencia hay una reducción de la tasa de descomposición. Un factor aún más importante a considerar, es que en este bosque además de un suelo del Orden de los Entisoles, se encontró un Ultisol alto en MO, hecho que debió incidir en los resultados obtenidos.

Bandyopadhyaya *et al.* (2002), encontraron que contenidos de MO altos son usualmente benéficos para la mayoría de los grupos habitantes del suelo, como es el caso de los colémbolos. Eaton *et al.* (2004), mencionan que la composición y la abundancia de la MO pueden ser un determinante en la abundancia y diversidad de colémbolos, razón que puede explicar, en parte, la alta diversidad de colémbolos encontrada en el bosque primario. Un contenido de MO mayor en el bosque primario, va a favorecer una mayor humedad, factor que según Hopkin (1997) y Ferguson y Joly (2002) es favorable para muchos de los grupos de colémbolos.

Contrario a lo que se hubiera esperado, el bosque secundario presentó un contenido de MO menor que el obtenido en el cafetal. Esto se puede deber a que el bosque secundario cuenta con un

horizonte superficial muy reducido, producto de la alta erosión ocasionada por pendientes tan fuertes (90-100%) (Rafael Mata, CIA, Comunicación personal. 2005). Sin embargo, los niveles de MO bajos del bosque secundario, con relación a los otros 2 ecosistemas, no mostraron tener un efecto drástico sobre las poblaciones de colémbolos.

Los contenidos de MO altos, encontrados en el cafetal se pueden deber al efecto que tienen las prácticas de manejo cultural del cultivo, como son las deshierbas y las aplicaciones de fuentes orgánicas de fertilización, que son realizadas anualmente al cultivo de café. A pesar que este ecosistema presentó niveles de MO altos, estos no se vieron reflejados en la diversidad de colémbolos (Guillén 2005), lo que sugiere que en este ecosistema existen otras limitantes que afectan las poblaciones de colémbolos. Estos resultados concuerdan con los obtenidos por Hasegawa (2001), quien encontró que no existe una clara relación entre los contenidos de MO y la diversidad de colémbolos.

Los contenidos de BM altos, encontrados en el bosque primario pueden ser atribuidos a una alta exudación de las raíces, lo que generaría una mayor cantidad de azúcares, ácidos orgánicos y aminoácidos disueltos en la solución del suelo (Qian y Doran 1996, Priha y Smolander 1997). Se encontró una relación positiva entre los contenidos de BM y la precipitación; pero no con las otras variables ambientales, hecho que coincide con lo mencionado por Qingchao *et al.* (2004), quienes indican que no existe un criterio establecido que defina algún patrón de comportamiento claro entre las variables estudiadas y la BM.

Por otro lado, contenidos de BM más altos en el cafetal, pueden ser relacionados con la descomposición de los residuos producto de las deshierbas y podas de árboles de *Erithrina* e *Inga*, distribuidos en todo el cafetal. Al igual que en la MO, contenidos de BM bajos, como los encontrados en el bosque secundario, pueden deberse a una erosión constante unida a una capa orgánica pequeña.

En general, se pudo observar que el efecto de las variables físicas, químicas y biológicas ayuda a explicar, de una forma más integral, el comportamiento y la estructura de las comunidades de los colémbolos en los diferentes ecosistemas. También, quedó claro que el uso de colémbolos como bioindicadores requiere de un conocimiento profundo de la taxonomía y las interacciones de sus comunidades con el hábitat.

AGRADECIMIENTO

Al Centro de Investigaciones Agronómicas y en especial al Laboratorio de Microbiología Agrícola por las facilidades brindadas para esta investigación. A mis compañeros del Museo de Insectos de la Universidad de Costa Rica por el apoyo brindado. A la Dra. Rossana Giordano de la Universidad de Vermont, EE.UU. por su hospitalidad.

LITERATURA CITADA

- DENIS J.R. 1931. Contributo alla conoscenza del "microgenton" di Costa Rica, II. Collemboles de Costa Rica avec une contribution au species de l'ordre. Boll. Lab. Entomol. Agr. Portici 25: 69-170.
- DENIS J.R. 1933. Contributo alla conoscenza del "microgenton" di Costa Rica, III. Collemboles de Costa Rica avec une contribution au species de l'ordre (deuxieme note). Boll. Lab. Entomol. Agr. Portici 27: 222-322.
- CHAGNON M., HEBERT C., PARE. D. 2000. Community structures of collembola in sugar maple forest: relation to humus type and seasonal trends. Pedobiologia 44: 148-174.
- CHRISTIANSEN K., BELLINGER P. 1980. The collembola of North America, north of the Rio Grande: a taxonomic analysis. 2nd ed. Grinnell College, Grinnell. Iowa, USA. 1518 p.
- EATON R. 2004. Effects of organic matter removal, soil compaction, and vegetation control on Collembolan population. Pedobiologia 48:121-128.

- EISENBEIS G., WICHARD W. 1985. Atlas on the biology of soil arthropods. Springer, Berlin, Heidelberg. 439 p.
- FERGUSON S.H., JOLY D.O. 2002. Dynamics of springtail and mite population: the role of density dependence, predation and weather. *Ecol. Entomol.* 27: 565-573.
- GUILLEN-SÁNCHEZ C. 2005. Biodiversity of springtails in the tropical rain forest of Costa Rica. Student conference on conservation science. Nicolas School of Environment and Earth Sciences. Duke University. USA. 37 p.
- GILLET S., PONGE J.F. 2004. Are acid-tolerant Collembola able to colonise metal-polluted soil? *Pedobiologia* 26:219-231.
- HÅGVAR S. 1982. Collembola in Norwegian coniferous forest soils. I. Relations to plant communities and soil fertility. *Pedobiologia* 24:255-296.
- HÅGVAR S. 1987. Why do collembolas and mites react to changes in soil acidity? *Ent. Meddr* 55 2/3:115-119.
- HASEGAWA M. 2001. The relationship between the organic matter composition of a forest floor and the structure of soil arthropod community. *Eur. J. Soil Biol* 37:281-284.
- HENECHAN L., BOLGER T. 1996. Effect of components of "acid rain" on the contribution of soil microarthropods to ecosystem function. *Journal of Applied Ecology* 33:1329-1344.
- HENRIQUEZ C., CABALCETA G. 1999. Guía práctica para el estudio introductorio de los suelos con un enfoque agrícola. San José Costa Rica. A.C.C.C.
- HOPKIN S.P. 1997. Biology of springtails (Insecta: Collembola). Oxford University Press, Oxford. 333 p.
- INSTITUTO COSTARRICENSE DE ELECTRICIDAD (ICE). 2005. Datos climatológicos de la estación Río Macho.
- JANKINSON D.S., LADD J.N. 1981. Microbial biomass in soil: measurement and turnover. *In*: Paul, E.A., Ladd, J.N. (eds), *Soil Biochemistry*, Vol. 5. Dekker, New York, 415-471 p.
- KOČÁČ L. 1994. Effect of soil type on collembolan communities in agroecosystems. *Acta Zool. Fennica* 195: 89-93.
- LARINK O. 1997. Springtails and mites: Important knows in the food web of soils. *In*: Benckiser, G. (ed), *Fauna in soil ecosystems: recycling processes, nutrient luxes, and agricultural production*. Marcel Dekker, New York. 225-264 p.
- LARSEN T., SCHJØNNING, AXELSEN J. 2004. The impact of soil compaction on eudaphic collembola. *Applied Soil Ecology* 26: 273-281.
- MIGLIORINI M., PIGINO G., CARUSO T., FANCIULLI P.P., LEONCIO C., BERNINI F. 2005. Soil communities (Acari Oribatida; Hexapoda Collembola) in clay pigeon shooting range. *Pedobiologia* 49: 1-13.
- LI Q., ALLEN H.L., ARTHUR G., WOLLUM I. 2004. Microbial biomass and bacterial functional diversity in forest soils: effects of organic matter removal, compaction, and vegetation control. *Soil Biology & Biochemistry* 36: 571-579.
- OSBORNE P. 2000. Tropical ecosystems and ecological concepts. International Center for Tropical Ecology, University of Missouri-St. Louis. 464 p.
- PARK J., COUSINS S.H. 1995. Soil biological health and agro-ecological change. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 56:137-148.
- PALACIOS-VARGAS J.G., OJEDA M., CHRISTIANSEN K. 1986. Taxonomía y biogeografía de troglodetes (Collembola: Paronellidae) en America, con énfasis en las especies cavernícolas. *Folia Entomologica Mexicana* 65: 3-35.
- PALACIOS-VARGAS J.G. 1990. Diagnósis y clave para determinar las familias de Collembola de la región neotropical. *Fac. Cienc. UNAM. México*. 15 p.
- PANKHURST C.E., DOUBE B.M., GUPTA V.V.S.R. 1998. Biological indicators of soil health. CAB International, Wallingford, UK. 451 p.
- PRIHA O., SMOLANDER A. 1997. Microbial biomass and activity in soil and litter under *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula pendula* at originally similar field afforestation sites. *Biology and Fertility of Soils* 24:45-51.
- QINGCHAO L., ALLEN H.L., WOLLUM A.G. 2004. Microbial biomass and bacterial functional diversity in forest soils: effects of organic matter removal, compaction, and vegetation control. *Soil Biology and Biochemistry* 36:571-579.
- QUIAN J.H., DORAN J.W. 1996. Available carbon release from crop roots during growth as determined by the carbon-13 natural abundance. *Soil Science Society of America Journal* 60: 828-813.

- SWIFT M.J., WOOMER P. 1993. Organic matter and the sustainability of agricultural system: definition and measurement. *In*: Mulongoy, K. & R. Merck (eds). Soil organic alter dinamic and sustainability of tropical agriculture. Wiley-Sayce Publishing Company, New York and Chichester. p. 3-18.
- TAFUR N., FORSYTHE W. 1988. The effect of various methods of land preparation on soil resistance to penetration and yield of corn (*Zea mays* L.) Cassava (*Manihot esculenta* Crantz) and sweet potato (*Ipomoea batata* L.) in association. II. Effect on yield. *Turrialba* 35(4):371-376.
- VAN STRAALLEN N.M. 1997. The development of a bioindicator system for soil acidity based on arthropod pH preferences. *Journal of Applied Ecology* 34:217-232.
- VENCE D.E., BROOKES P.C., JENKINSON D.S. 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry* 19:703-707.

