



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología

DISTRIBUCIÓN TEMPORAL DE TENEBRIONIDAE
(INSECTA: COLEOPTERA) EN UNA LOCALIDAD DE
BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO EN LA RESERVA
DE LA BIOSFERA SIERRA DE HUAUTLA, MORELOS

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

PAULINA CIFUENTES RUIZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO

MÉXICO, D. F.

MAYO, 2009



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

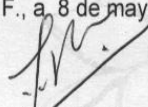
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 23 de marzo de 2009, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** de la alumna **CIFUENTES RUIZ PAULINA** con número de cuenta **98542819** con la tesis titulada **"Distribución temporal de Tenebrionidae (Insecta: Coleoptera) en una localidad de bosque tropical caducifolio en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos"**, realizada bajo la dirección del **DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO**:

Presidente: DR. ZENON CANO SANTANA
Vocal: DR. JUAN JOSE MORRONE LUPI
Secretario: DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO
Suplente: DR. ATILANO CONTRERAS RAMOS
Suplente: DRA. ROSA GABRIELA CASTAÑO MENESES

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

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a, 8 de mayo de 2009.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente de la interesada.

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México

Al CONACYT por la beca otorgada

Al Programa de Apoyo a Estudios del Posgrado (UNAM)

A los miembros del Comité Tutorial:

Dr. Santiago Zaragoza Caballero

Dr. Zenón Cano Santana

Dra. Rosa Gabriela Castaño Meneses

A los miembros del jurado:

Dr. Juan José Morrone Lupi

Dr. Atilano Contreras Ramos

Un especial agradecimiento al Dr. Santiago Zaragoza Caballero por el apoyo logístico y académico otorgado para la realización de este trabajo. A los Dres. Zenón Cano Santana y Gabriela Castaño Meneses por su ayuda constante durante el desarrollo del mismo. A los Dres. Juan José Morrone Lupi y Atilano Contreras Ramos por la revisión y los comentarios hechos para mejorar el escrito.

ÍNDICE GENERAL

Resumen.....	7
Abstract.....	8
1. Introducción	
1.1 Marco teórico y justificación	
1.1.1 Comunidades de insectos en la madera muerta, el follaje y el suelo.....	9
1.1.2 Fenología de Insecta y Coleoptera en ambientes tropicales estacionales.....	10
1.2 Antecedentes	
1.2.1 Comunidades de Coleoptera asociadas a la madera muerta, al sotobosque y al suelo en ambientes tropicales.....	12
1.2.2 Coleopterofauna del bosque tropical caducifolio de México.....	13
1.2.3 Diversidad y fenología de Tenebrionidae.....	14
2. Objetivos.....	15
3. Métodos	
3.1 Área de estudio	
3.1.1 Antecedentes.....	16
3.1.2 Ubicación.....	16
3.1.3 Suelos.....	17
3.1.4 Vegetación y clima.....	17
3.1.5 Fauna.....	18
3.2 Muestreo	
3.2.1 Distribución de Tenebrionidae epifitos y xilobiontes	19
3.2.2 Estructura vegetal, humedad relativa y temperatura de los sitios para el muestreo con trampas pit-fall	19
3.2.3 Distribución temporal de Tenebrionidae epigeos.....	20
3.3 Trabajo de gabinete.....	21

3.4	Análisis de los datos	
3.4.1	Estimación de la riqueza de especies de Tenebrionidae.....	21
3.4.2	Diferencias en la estructura vegetal de los sitios de muestreo con trampas pitfall.....	24
3.4.3	Diferencias en el número de especies y número de individuos de las Tenebrionidae xilobiontes, epifitos y epigeos.....	24
3.4.4	Delimitación de la temporada de secas y de lluvias y relación entre la riqueza y abundancia y la precipitación.....	24
3.4.5	Diversidad, equitatividad y dominancia.....	25
3.4.6	Similitud.....	26
4.	Resultados	
4.1	Riqueza y composición.....	27
4.2	Similitud	29
4.3	Distribución temporal de la comunidad xilobionte	
4.3.1	Número de especies e individuos.....	30
4.3.2	Frecuencia.....	31
4.3.3	Diversidad, equitatividad y dominancia.....	33
4.3.4	Distribución temporal de las especies xilobiontes.....	35
4.4	Distribución temporal comunidad epífita	
4.4.1	Número de especies e individuos.....	37
4.4.2	Frecuencia.....	38
4.4.3	Diversidad, equitatividad y dominancia.....	39
4.4.4	Distribución temporal de las especies epífitas.....	41
4.5	Caracterización de los sitios de muestreo con trampas pitfall	
4.5.1	Temperatura y humedad relativa.....	43
4.5.2	Estructura de la vegetación.....	45
4.6	Distribución temporal de la comunidad epigea del sitio I	
4.6.1	Número de especies e individuos.....	48
4.6.2	Frecuencia.....	49

4.6.3	Diversidad, equitatividad y dominancia.....	50
4.6.4	Distribución temporal de las especies epigeas del sitio I.....	51
4.7	Distribución temporal de la comunidad epigea del sitio II	
4.7.1	Número de especies e individuos.....	52
4.7.2	Frecuencia.....	54
4.7.3	Diversidad, equitatividad y dominancia.....	55
4.7.4	Distribución temporal de las especies epigeas del sitio II.....	57
4.7.5	Diferencias en la diversidad, riqueza y abundancia del sitio I y II.....	58
4.8	Riqueza de especies y bondad del muestreo	
4.8.1	Modelos de acumulación	58
4.8.2	Estimadores no paramétricos.....	60
5.	Discusión	
5.1	Similitud.....	64
5.2	Distribución temporal de Tenebrionidae en Quilamula, Morelos	
5.2.1	Comunidad xilobionte.....	65
5.2.2	Comunidad epifita.....	68
5.2.3	Comunidad epigea sitio I.....	69
5.2.4	Comunidad epigea sitio II.....	70
5.3	Estimación de la riqueza.....	72
5.4	Diversidad de las Tenebrionidae en el bosque tropical caducifolio	
5.4.1	Comunidad xilobionte.....	77
5.4.2	Comunidad epifita.....	78
5.4.3	Comunidad epigea.....	78
6.	Conclusiones.....	80
	Literatura citada.....	81

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Riqueza y composición por comunidad de tenebriónidos: xilobiontes, epifitos, epigeos del sitio I y del sitio II.....	28-29
Cuadro 2. Número de especies compartidas entre las comunidades estudiadas y porcentaje de similitud basado en el índice de Bray-Curtis.....	29
Cuadro 3. Fenograma de la comunidad xilobionte.....	32
Cuadro 4. Fenograma de la comunidad epifita.....	39
Cuadro 5. Prueba de t para los valores de los parámetros de estructura vegetal de ambos sitios.....	47
Cuadro 6. Fenograma de la comunidad epigea del sitio I.....	49
Cuadro 7. Fenograma de la comunidad epigea del sitio II.....	55
Cuadro 8. Modelos de ajuste de las curvas de acumulación de especies y parámetros obtenidos según el esfuerzo de recolecta empleado	60
Cuadro 9. Parámetros de calidad del inventario de cada comunidad obtenidos a partir de la curva ajustada al modelo de Clench.....	60
Cuadro 10. Estimadores no paramétricos y su desviación estándar.....	61

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Localización de Quilamula, Morelos.....	19
Figura 2. Registros mensuales de precipitación de junio de 2006 a noviembre de 2007; Quilamula, Morelos	20
Figura 3. Riqueza específica relativa de las subfamilias de Tenebrionidae.....	27
Figura 4. Dendrogama del análisis de agrupamiento de comunidades con base en la composición de especies.....	30
Figura 5. Variación temporal del número de especies e individuos xilobiontes registrados en muestras bimestrales.....	31
Figura 6. Abundancia relativa (%) de las especies xilobiontes dominantes.....	31
Figura 7. Variación temporal en los valores de diversidad de la comunidad xilobionte.....	34

Figura 8. Variación temporal en los valores de dominancia de la comunidad xilobionte.....	34
Figura 9. Variación temporal en los valores de equitatividad de la comunidad xilobionte.....	34
Figura 10. Distribución temporal de las especies xilobiontes dominantes.....	36
Figura 11. Distribución temporal de las especies xilobiontes no dominantes.....	36
Figura 12. Variación temporal del número de especies e individuos epifitos.....	38
Figura 13. Abundancia relativa (%) de las especies epifitas dominantes de Tenebrionidae.....	38
Figura 14. Variación temporal en los valores de diversidad de la comunidad epifita.....	40
Figura 15. Variación temporal en los valores de dominancia de la comunidad epifita.....	40
Figura 16. Variación temporal en los valores de equitatividad de la comunidad epifita.....	41
Figura 17. Distribución temporal de las especies epifitas dominantes en Quilamula, Morelos.....	42
Figura 18. Distribución temporal de las especies epifitas no dominantes.....	42
Figura 19. Valores de temperatura y humedad relativa de cada sitio registrados en 24 horas, un día de cada mes, con excepción de diciembre de 2006, abril y junio de 2007.....	43-45
Figura 20. Número de especies e individuos epigeos registrados en el sitio I de muestreo.....	48
Figura 21. Abundancia relativa (%) de los tenebriónidos epigeos en el sitio I de muestreo.....	49
Figura 22. Variación temporal en los valores de diversidad de la comunidad epigea del sitio I.....	50
Figura 23. Variación temporal en los valores de dominancia de la comunidad epigea del sitio I.....	50
Figura 24. Variación temporal en los valores de equitatividad de la comunidad epigea del sitio I.....	51
Figura 25. Distribución temporal de las especies epigeas del sitio I.....	51

Figura 26. Número de especies e individuos epigeos registrados en el sitio II de muestreo.....	52
Figura 27. Abundancia relativa (%) de los tenebriónidos epigeos en el sitio II de muestreo.....	53
Figura 28. Comparación del número de especies e individuos epigeos registrados en los sitios I y II de muestreo.....	53-54
Figura 29. Variación temporal en los valores de diversidad de la comunidad epigea del sitio II.....	56
Figura 30. Variación temporal en los valores de dominancia de la comunidad epigea del sitio II.....	56
Figura 31. Variación temporal en los valores de equitatividad de la comunidad epigea del sitio II.....	56
Figura 32. Distribución temporal de las especies epigeas del sitio II.....	57
Figura 33. Curva con los valores de los estimadores no paramétricos coparados con los valores observados y los generados por el modelo de ajuste de Clench para la comunidad xilobionte.....	62
Figura 34. Curva con los valores de los estimadores no paramétricos comparados con los valores observados y los generados por el modelo de ajuste de Clench para la comunidad epifit.....	62
Figura 35. Curva con los valores de los estimadores no paramétricos comparados con los valores observados y los generados por el modelo de ajuste de Clench para la comunidad epigea del sitio I.....	63
Figura 36. Curva con los valores de los estimadores no paramétricos comparados con los valores observados y los generados por el modelo de ajuste de Clench para la comunidad epigea del sitio II.....	63

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Lista taxonómica de Tenebrionidae de Quilamula.....	96
Anexo 2. Índices de diversidad, equitatividad y dominancia.....	99
Anexo 3. Valores de la prueba de t (Shannon) para la diversidad temporal.....	101

RESUMEN

Se determinó la riqueza potencial, la composición y la expresión temporal de tres comunidades de Tenebrionidae (Insecta: Coleoptera), en una localidad con bosque tropical caducifolio ubicada en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos. Se estudiaron las comunidades xilobionte, epífita y epigea. Para el caso de la comunidad epigea se seleccionaron dos sitios con diferencias en la estructura vegetal: uno abierto y alterado, y otro cerrado y conservado. La comunidad con el mayor número de especies fue la xilobionte, con 27, seguida de la epífita (21), la epigea del sitio conservado (14) y finalmente la epigea del sitio alterado (10). El muestreo menos completo correspondió a la comunidad epífita, con una estimación de casi el doble de las especies observadas.

Las comunidades xilobionte y epífita se parecieron más a la comunidad epigea que entre sí. No se encontró un efecto de la precipitación en el número de individuos y la riqueza de especies de la comunidad xilobionte. Sí se detectó, en cambio, una relación entre la precipitación y la distribución temporal de la riqueza de especies y el número de individuos de la comunidad epigea del sitio más conservado. La relación mencionada también se detectó en la comunidad epífita. En el caso de la comunidad epífita, el mayor número de individuos y de especies se registró durante la temporada de lluvias, y en el caso de la comunidad epigea del sitio más cerrado, durante la temporada de secas. Los hábitos tróficos de los tenebriónidos epífitos (fitófagos) y epigeos (detritívoros) y la disponibilidad estacional de sus recursos podrían ser el factor más importante en la distribución temporal observada. *Adelina bifurcata* y *Platydema excavatum* fueron las especies xilobiontes dominantes, sobre todo en meses de la época de secas. *Cyrtomius chevrolati* fue la especie epífita dominante y presentó el mayor número de individuos en diciembre. *Eleodes* sp.1 *ca. amaurus* y *E. sp. 2* dominaron en la comunidad epigea del sitio más cerrado, y *Astrotus fasciculatus* en el sitio más abierto. La diversidad de las Tenebrionidae fue menor en el sitio con la estructura vegetal más pobre. *Eleodes* sp.1 *ca. amaurus* y *E. sp. 2*, por ejemplo, sólo se capturaron en el sitio conservado y, por lo tanto, parecen ser sensibles a estos cambios. Tal comportamiento puede deberse a la falta de refugios y de alimento, o a la pérdida de microhábitats en general. *Astrotus fasciculatus*, por el contrario, se capturó en ambos sitios a lo largo del año.

Abstract

Potential species richness, composition, and temporal expression of three Tenebrionidae communities (Insecta: Coleoptera), were determined in a dry tropical forest locality in the Sierra de Huautla Biosphere Reserve, Morelos. Xylobiont, epiphytic, and epigeal communities were studied. For the epigeal community two sites with differences in plant structure were selected: one open and disturbed and the other close and preserved. The xylobiont community had the largest number of species (27), followed by the epiphytic (21), the epigeal of the preserved site (14), and the epigeal of the altered site (10). The most incomplete sampling corresponded to the epiphytic community, for which the species estimations almost doubled the number of observed species.

The xylobiont and the epiphytic community were more similar to the epigeal community than between them. No effect of rainfall on the number of individuals and species richness of the xylobiont community was found. Instead, a relationship between rainfall and temporal distribution of the aforementioned variables was detected for the epigeal community of the preserved site and the epiphytic community. In the epiphytic community, the largest number of individuals and species was recorded during the months of the raining season. In the case of the epigeal community, these were detected in the dry season. *Adelina bifurcata* and *Platydemus excavatum* were the xylobiont dominant species and exhibited the largest number of individuals in months of the dry season. *Cyrtomius chevrolati* was the dominant epiphytic species and presented the highest number of individuals in December. *Eleodes* sp. 1 *ca. amaurus* and *E. sp. 2* were dominant in the epigeal community of the preserved site, and *Astrotus fasciculatus* in the disturbed site.

Pitfall captures showed that Tenebrionidae diversity was lower in the site with the poorer plant structure. *Eleodes* sp. 1 *ca. amaurus* and *E. sp. 2*, for example, were captured only in the preserved site, and for this reason they seem to be sensible to these changes. Such pattern can be related to the lack of refuges and food sources or to the loss of microhabitats in general. *Astrotus fasciculatus*, on the other hand, was captured in both sites along the year.

1. INTRODUCCIÓN

Por su abundancia y diversidad trófica, los insectos desempeñan un papel muy importante en la dinámica de los ecosistemas terrestres. En las últimas décadas, la distribución temporal y espacial de los insectos de ambientes tropicales se ha estudiado con mayor amplitud (*e.g.* Janzen 1968; Wolda 1978, 1980). Se han documentado patrones fenológicos en clara asociación o sincronía con la disponibilidad de sus recursos tróficos. Por ejemplo, en ambientes estacionales la mayor abundancia de los herbívoros se ha registrado en la época de lluvias (que es cuando se dispara el desarrollo foliar). Espacialmente, la estratificación de las comunidades de insectos herbívoros se ha asociado a la calidad del tejido foliar, entre otros factores (Basset *et al.* 2003). La información sobre las comunidades tropicales de insectos pertenecientes a otros grupos tróficos es más escasa, esto es cierto para los insectos cambiófagos (es decir, aquellos que se alimentan del floema) y los detritívoros. Éstos enriquecen de manera importante las redes tróficas del sistema e inciden en los procesos de reciclaje y disponibilidad de nutrientes (Moore *et al.* 2004).

1.1 Marco teórico y justificación

1.1.1 Comunidades de insectos en la madera muerta, el follaje y el suelo. Bajo el criterio del hábitat, se han podido distinguir comunidades de animales del dosel, de la madera muerta, del suelo y de los hongos, entre otras (Elton 1966). El hábitat y el modo de vida han permitido proponer unidades de especies, frecuentemente referidas como *grupos ecológicos*, que cohabitan y explotan los mismos recursos (Bouget *et al.* 2005; Schowalter 2006).

La madera moribunda y en descomposición representa un hábitat para diferentes comunidades de artrópodos y otros invertebrados, toda una sucesión espacio-temporal de recursos (Grove 2002a). Cada región del tronco es aprovechada por un grupo ecológico particular. Bouget *et al.* (2005), por ejemplo, distinguen entre xilófagos y saproxilófagos, según el estado físico de la madera consumida. Los organismos xilófagos consumen tejidos de árboles sanos o moribundos y los

saproxilófagos se alimentan tejidos de árboles muertos recientemente o en descomposición. A su vez, los organismos xilófagos también se clasifican según el tipo de tejido consumido: los corticípagos se alimentan de la corteza, los cambiófagos de la zona cambial (incluido el floema) y los xilemófagos del xilema, es decir, de la madera.

Otra comunidad importante de insectos forestales es la que conforman las especies que viven en el follaje. Desde el punto de vista biológico, este conjunto es heterogéneo y comprende principalmente defoliadores, filófagos y depredadores (Dajoz 2001). Según los recursos vegetales existentes, se han identificado grupos de insectos corticícolas, radicípagos, chupadores de savia, gallícolas, carpófagos, espermatófagos y micetófagos, entre otros (Dajoz 2001).

Asimismo, los artrópodos son un componente muy importante de la fauna del suelo, cuya principal función es la descomposición de la materia orgánica (Schowalter 2006). Los artrópodos del suelo se pueden clasificar, según su comportamiento y las funciones tróficas que realizan, en saprífagos, coprífagos, necrífagos, macrofitófagos, microfitófagos y zoofagos (Werner y Dindal 1987). La energía y los nutrientes de la red trófica de los detritívoros (nivel trófico al que pertenecen muchos artrópodos del suelo) se derivan principalmente de la materia vegetal muerta y los restos y desechos de animales. En las redes tróficas, las vías de los detritívoros son tan importantes como las de los herbívoros (basadas en materia vegetal viva). Los detritívoros son responsables de sostener, por ejemplo, densidades más elevadas de depredadores, lo que puede tener un efecto en la diversidad de especies de otros niveles tróficos (productores primarios, por ejemplo). Asimismo, el detritus es hábitat para muchas especies y su estructura se modifica al tiempo que es procesado. La generación y transformación del detritus tiene efectos importantes en el funcionamiento del ecosistema porque interviene en procesos tales como la formación de suelo y la disponibilidad de nutrientes (Moore *et al.* 2004).

1.1.2. Fenología de Insecta y Coleoptera en ambientes tropicales estacionales. Varios estudios han documentado los cambios de la abundancia de insectos tropicales en el tiempo, al menos en los sitios donde existe una alternancia de estaciones secas y húmedas (*e.g.* Janzen 1973 a, b; Wolda 1978). Los grupos

taxonómicos frecuentemente abordados han sido aquellos atraídos mediante las trampas de luz: Homoptera, Hemiptera, Psocoptera, Blattaria, y algunas familias de Lepidoptera y Coleoptera (*e.g.* Wolda 1978, 1980; Wolda y Fisk 1981; Wolda y Broadhead 1985). La fenología, desde la perspectiva de los grupos tróficos (fitófagos, detritívoros, depredadores, entre otros), también se ha documentado en bosques tropicales (*e.g.* Tanaka y Tanaka 1982; Kato *et al.* 1995).

En México, la vegetación tropical más abundante y con una marcada estacionalidad es el bosque tropical caducifolio (BTC). Estas comunidades se caracterizan por su gran diversidad florística y alto nivel de endemismo (Trejo y Dirzo 2000). En general, la marcada estacionalidad en los bosques secos está relacionada con la época del año y la cantidad de precipitación. Los efectos de tales cambios en las condiciones microclimáticas, y la disponibilidad de los recursos alimenticios son profundos (Janzen 1976). En la temporada seca, el ambiente se deseca por el viento y la insolación, el suelo pierde humedad y la productividad vegetal se reduce en gran medida (Ceballos 1995). En este tipo de vegetación, los artrópodos alcanzan sus abundancias más bajas durante la temporada seca, y las más altas a principios y mediados de la estación húmeda (*e.g.* Janzen y Schoener 1968; Lister y García-Aguayo 1992; Pescador-Rubio *et al.* 2003). Asimismo, la actividad trófica y reproductiva de los insectos parece disminuir en la época de secas a través de la quiescencia o la diapausa (Janzen y Schoener 1968; Denlinger 1986).

Existen estudios en México que han documentado la fenología de varios grupos de insectos pertenecientes a órdenes hiperdiversos en BTC, tal es el caso de Coleoptera y Lepidoptera (Noguera *et al.* 2002, Toledo *et al.* 2002; Jiménez-Sánchez 2003; Pescador-Rubio *et al.* 2003; Zaragoza-Caballero 2000a, b; Zaragoza-Caballero *et al.* 2000, 2003 y datos no publicados).

Tenebrionidae, por ejemplo, es una familia de coleópteros taxonómica y ecológicamente diversa, pero poco estudiada en la región neotropical de México, incluyendo su bosque tropical caducifolio. Está conformada por 18,000 especies descritas (Costa 2000), de las cuales, 1227 se han registrado en México (Aalbu *et al.* 2002a).

Desde el punto de vista ecológico, las Tenebrionidae han sido ubicadas en dos grandes grupos: las que están asociadas a los árboles, y las asociadas al suelo o arena (Aalbu *et al.* 2002b). Sin embargo, una división más precisa, tendría que hacer referencia a las especies xilobiontes, o aquéllas asociadas a la madera muerta o en descomposición, y las especies asociadas a los árboles en pie (*e.g.* las especies fitófagas). Generalmente, las especies aladas presentan hábitos herbívoros y fungívoros; en cambio, las especies epigeas suelen ser de hábitos detritívoros y, en muchos casos, poseen adaptaciones morfológicas, fisiológicas y etológicas para el balance hídrico; ejemplo de ello es la unión íntima entre los élitros, la pérdida del segundo par de alas, la presencia de una cavidad subelital que ayuda al control de la pérdida de agua y los hábitos nocturnos (Flores 1998).

El presente estudio pretende documentar la distribución temporal de tres comunidades de coleópteros tenebriónidos en una región con BTC del centro del país: la comunidad epigea (asociada al suelo), la epífita (asociada al sotobosque) y la xilobionte, (asociada a la madera muerta). Se aborda la variación de la estructura de cada comunidad en términos de su riqueza específica y dominancia, de acuerdo al número de individuos de cada especie (Diamond y Case 1986); además de su composición (Begon *et al.* 1996). Ya que el área de estudio corresponde a un BTC fragmentado, para el muestreo de la comunidad epigea se eligieron dos hábitats con diferencias en la estructura vegetal, uno abierto alterado y otro cerrado y conservado.

1.2 Antecedentes

1.2.1 Comunidades de Coleoptera asociadas a la madera muerta, el sotobosque y el suelo. A diferencia de los estudios en bosques templados y boreales, los trabajos desarrollados con la coleopterofauna xilobionte de ecosistemas tropicales son menos frecuentes (*e.g.* Grove 2002a, b; Lachat *et al.* 2006; Michaels y Bornemissza 1999). En México, los estudios con coleópteros xilobiontes se han concentrado en el bosque mesófilo de montaña (Morón 1985; Morón y Terrón 1986; Rivera-Cervantes y Morón 1992) y las selvas húmedas tropicales (Morón 1988; Castillo y Reyes-Castillo 2003; Castillo y Lobo 2004). Asimismo, hay dos trabajos desarrollados en localidades de selva mediana subcaducifolia (Míss y Deloya 2007; Delgado-Castillo y Deloya 1990),

uno en bosque de pinos (Terrón y Morón 1988) y uno en bosque tropical caducifolio (Atkinson y Equihua 1986).

En México, se han estudiado las comunidades epifitas de Coleoptera del sotobosque en cafetales (Deloya y Ordoñez-Resendiz 2008) y otros tipos de vegetación (Morón 1996; Navarrete-Heredia y Fierros-López 2001). Las Scarabaeidae, Curculionidae y Cerambycidae han sido las comunidades fitófagas de Coleoptera registradas con mayor frecuencia. En el caso de las comunidades del suelo, las Staphylinidae, además de las Scarabaeidae, se han estudiado en muchos tipos de vegetación (*e.g.* Márquez 2003).

1.2.2 Coleopterofauna del bosque tropical caducifolio de México. Una parte considerable de los estudios con insectos de BTC de México se ha desarrollado en la región de Chamela, Jalisco, durante los últimos 25 años. Las especies de Coleoptera registradas en este tipo de vegetación pertenecen a 14 familias, siendo Cerambycidae, Curculionidae, Buprestidae, Melolonthidae, Scarabaeidae, Trogidae, Tenebrionidae y Chrysomelidae las mejor estudiadas (Pescador-Rubio *et al.* 2003). Asimismo, existen dos estudios sobre los patrones de riqueza y abundancia temporal y espacial de las familias de Coleoptera en esta región del país (Pérez 1996; Corona-López 1999).

En la última década, la aproximación a la entomofauna de este tipo de vegetación se ha constituido como una línea de investigación desarrollada por especialistas adscritos al Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, en BTC del Pacífico mexicano (Colima, Jalisco, Oaxaca y Sonora) y de la Sierra de Huautla (Morelos). La recolecta directa se ha enfocado en los grupos Odonata, Cantharoidea, Cerambycidae, Syrphidae, Vespidae y Apoidea. Asimismo, la recolecta indirecta en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla (Rebiosh), en Morelos, basada en trampas de luz y trampas Malaise, ha reunido ejemplares de 21 Ordenes, entre los que destacan por su abundancia, Homoptera, Diptera, Trichoptera y Coleoptera. En el caso de Coleoptera, se han identificado 61 familias, siendo Staphylinidae la más abundante (Zaragoza-Caballero *et al.* 2000). Los estudios de carácter faunístico han abordado los Ordenes Odonata, Ephemeroptera, Trichoptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Coleoptera y Diptera, principalmente (*e.g.* González

2002; Mendoza 2002; Ávalos-Hernández 2007). Las familias de Coleoptera que se han estudiado son Cantharidae, Lycidae, Lampyridae, Phengodidae (Zaragoza-Caballero *et al.* 2003), Cerambycidae (Noguera *et al.* 2002), Melolonthidae (Pérez 1999), Hydrophilidae, Dytiscidae (Cruz 2002), Staphylinidae (Jiménez-Sánchez 2003), Elateridae (Zurita-García 2004) y Chrysomelidae (Paulin 2004). Lampyridae es el grupo de animales con el mayor número de especies descritas para la Rebiosh (Arias *et al.* 2002; Zaragoza-Caballero 1996, 1999, 2000a, b).

Recientemente, se han realizado estudios ecológicos con comunidades de artrópodos del suelo, en los que se ha evaluado y comparado su diversidad espacio-temporal en zonas alteradas y no alteradas (Amantina *et al.* 2006; Huc-Orduña y Valenzuela-Galván 2006).

1.2.3 Diversidad y fenología de Tenebrionidae. Los estudios fenológicos de Tenebrionidae se han enfocado principalmente en las comunidades epigeas de ambientes áridos, semiáridos y templados de África, Asia y el suroeste de Estados Unidos (*e.g.* Doyen y Tschinkel 1974; Ayal y Merkl 1994; Krasnov y Ayal 1995; Krasnov y Shenbrot 1996). También se ha descrito la distribución espacial de las comunidades del suelo. Asimismo, existe un estudio sobre la diversidad de las Tenebrionidae subcorticales y del dosel en una región de pastizal y pinos del centro de Tennessee, E. U. A. (Wiggins *et al.* 2007). Para la región Neotropical, hay un estudio taxonómico basado en capturas directas (Doyen 1988), y en capturas directas sobre el dosel (Ferrer y Ødegaard 2005) en BTC. Dichos trabajos fueron desarrollados en México (Chamela, Jalisco) y Panamá, respectivamente. Sin embargo, hasta ahora no se ha documentado la variación temporal de la familia en este tipo de vegetación.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo general

Describir la distribución temporal de las comunidades xilobionte, epifita y epigea de Tenebrionidae en Quilamula, una región con bosque tropical caducifolio en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos, México.

2.2 Objetivos particulares

- a) Determinar la composición y la similitud de las comunidades.
- b) Documentar la distribución temporal del número de especies e individuos de las comunidades.
- c) Comparar la estructura y composición de la comunidad epigea de dos sitios diferenciados por la estructura vegetal, condiciones de humedad y temperatura.
- d) Estimar la riqueza de cada comunidad.

3. MÉTODOS

3.1 Área de estudio

3.1.1 Antecedentes. La Sierra de Huautla es uno de los últimos remanentes de bosque tropical caducifolio en el estado de Morelos; por esta razón, la Universidad Autónoma de la entidad intervino para que el gobierno la reconociera como Zona Sujeta a Conservación Ecológica Sierra de Huautla, en 1993. Ante los esfuerzos continuos por documentar su relevancia biológica, la región fue declarada por decreto presidencial, Área Natural Protegida con el carácter de Reserva de la Biosfera, con el nombre de Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla (Rebiosh) el 8 de septiembre de 1999 (Dorado *et al.* 2005b; Zedillo *et al.* 1999). En 1995 se formó el Centro de Educación Ambiental e Investigación Sierra de Huautla (Ceamish), órgano perteneciente a la Universidad del estado que funge como promotor y efector de los proyectos diseñados para ampliar el conocimiento y fomentar el buen aprovechamiento y conservación de la zona (Arias *et al.* 2002). Actualmente, el Ceamish cuenta con dos subestaciones biológicas en funcionamiento, que se localizan en las comunidades de El Limón y Quilamula, respectivamente.

3.1.2 Ubicación. La Rebiosh tiene una extensión de 59,031 ha, en un intervalo altitudinal que va de los 700 a los 2200 m s.n.m. Se localiza al sur del estado de Morelos, abarcando una parte de los municipios de Amacuzac, Puente de Ixtla, Jojutla, Tlaquiltenango y Tepalcingo (Dorado *et al.* 2005b). Se ubica en la cuenca del Río Balsas, en la subcuenca del Río Amacuzac. Presenta, además, tres subcuencas: al oriente, en la subregión de Huautla, se localiza la subcuenca del arroyo Quilamula; hacia el norte, cerca de Nexpa, se localiza la del río Cuautla; y hacia la región de Cerro Frío se ubica la subcuenca del río Salado, drenando hacia el Amacuzac. La mayoría de las corrientes de la Rebiosh son de temporal y sólo presentan caudal durante la temporada de lluvias. Los ríos permanentes son el Amacuzac y el Cuautla (Dorado *et al.* 2005b).

La reserva corresponde a la provincia geológica Eje Neovolcánico, subprovincia Sur de Puebla, y constituye una sierra volcánica de laderas escarpadas

con apariencia de “enjambre” de cerros, cuya altitud va aumentando desde la periferia a 1000 m s.n.m., hasta alcanzar su máximo valor en el centro a 1650 m s.n.m. (INEGI 2007).

El sitio donde se llevaron a cabo los muestreos es el ejido Quilamula, localizado entre los 18° 30' 4.1" N y 98° 59' 52.6" O y 18° 32' 12.2" N y 99° 02' 05" O; con un intervalo altitudinal de 1080 a 1230 m s.n.m. (Ávalos-Hernández 2007, Fig. 1). El ejido está ubicado en una zona marginal de la Reserva y pertenece al municipio de Tlaquiltenango.

3.1.3 Suelos. En la región se registran el feozem háplico, el litosol y, en menor proporción, el regosol eutrico y vertisol pélico (INEGI 2007). Los feozem frecuentemente se asocian con una baja permeabilidad, debida a las capas arcillosas en el horizonte B, o conformaciones tepetatosas. Los regosoles son suelos residuales, de textura gruesa con poca diferenciación de horizontes, producto del intemperismo o del transporte en procesos coluviales y aluvio-coluviales; presentan baja cohesión y retención de humedad. Los litosoles son suelos someros, con poca diferenciación aún, derivados de material ígneo de extrusión reciente (Dorado *et al.* 2005b).

3.1.4 Vegetación y clima. Aunque la vegetación dominante de la Rebiosh es el bosque tropical caducifolio (BTC), existen zonas de bosque templado (dominado principalmente por encinos), y zonas con apariencia de selva mediana subcaducifolia en las cañadas más húmedas (Arias *et al.* 2002). El BTC se desarrolla en un intervalo altitudinal que va de los 800 a los 1500 m s.n.m. (Rzedowski 1978); presenta un clima tipo Awo" (w) (i) g, que corresponde a un cálido subhúmedo, el más seco de los subhúmedos, con una temperatura media anual de 25° C y una precipitación anual de 900 mm (García 1981; Dorado *et al.* 2005b). Exhibe una marcada estacionalidad caracterizada por una época de lluvias que va de junio a septiembre, y una época de secas que va de octubre a mayo (Dorado *et al.* 2005a); durante la cual, las comunidades arbóreas se caracterizan por la pérdida de su follaje (Trejo y Dirzo 2000).

La composición de la comunidad vegetal indica una influencia importante de taxones neotropicales y la escasez de elementos holárticos. Entre las especies que dominan el paisaje destacan las fabáceas *Conzattia multiflora* (B. L. Rob.) Standl., *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Benth y *L. divaricatum* (Jacq.) J. F. Macbr., así como varias especies de los géneros *Bursera* (Burseraceae) y *Ceiba* (Bombacaceae). También se encuentran cactáceas candelabroiformes en importante densidad en las zonas secas (Dorado *et al.* 2005a). En las zonas alteradas, se establecen asociaciones de vegetación secundaria formadas principalmente por arbustos espinosos mimosoideos, con especies de *Acacia*, *Mimosa* y *Prosopis*, entre otros géneros (Dorado 1983). El mayor porcentaje de floración y fructificación ocurre en la época de secas. Se ha documentado un total de 950 especies de plantas vasculares, incluidas en 489 géneros y 130 familias; aunque se estima que pueden existir alrededor de 1250 especies. Las familias más abundantes, en cuanto a número de especies se refiere, son Fabaceae, Poaceae y Asteraceae (Dorado *et al.* 2005a).

Aunque la vegetación primaria del ejido Quilamula corresponde a un BTC, la ganadería, que es el proceso de producción más importante en la Sierra de Huautla (Maldonado-Almanza 1997), y la agricultura, han generado un paisaje evidentemente fragmentado.

3.1.5 Fauna. En la Rebiosh se han registrado ocho especies de peces, 11 de anfibios, 52 de reptiles, 220 de aves y 66 de mamíferos (Dorado *et al.* 2005b). Con excepción del jaguar, cinco especies de felinos y cinco especies de murciélagos endémicas de México están presentes en la zona. La entomofauna estudiada también es diversa; se han registrado y estimado un número elevado de lepidópteros (325 especies), abejas (230 especies), avispas sociales (14 especies) y coleópteros cerambícidos (310 especies) (Arias *et al.* 2002). Ávalos-Hernández (2007) registró 97 especies de dípteros bombílidos. Asimismo, la diversidad y el endemismo de las luciérnagas (Coleoptera: Lampyridae), son altos (Zaragoza-Caballero 1996, 1999, 2000a, b).



Figura 1. Localización de Quilamula, Morelos (Tomado de Ávalos-Hernández 2007).

3.2 Trabajo de campo: diseño de muestreo

3.2.1 Distribución temporal de Tenebrionidae epifitas y xilobiontes. Se realizaron siete recolectas bimestrales para la comunidad xilobionte entre junio de 2006 y junio de 2007, y seis para la comunidad epifita (entre agosto de 2006 y junio de 2007). Se invirtieron 40 días de trabajo de campo para la comunidad xilobionte, con un esfuerzo de recolecta equivalente a 276 h/colector. Para la comunidad epifita el trabajo de campo fue de 34 días, con un esfuerzo de recolecta equivalente a 204 h/colector. El muestreo se realizó de la siguiente manera: dos personas en cinco o seis días de trabajo efectivo por recolecta invirtieron seis horas por día (de 9:00 a 16:00 h); 3 h golpeando la vegetación del sotobosque y 3 h en la búsqueda bajo cortezas de troncos caídos. La recolecta directa se efectuó manualmente utilizando una pala de jardinería, una sombrilla y un aspirador; y una sombrilla y una vara metálica para las especies del sotobosque.

3.2.2 Estructura vegetal, humedad relativa y temperatura de los sitios para el muestreo con trampas pitfall. Para la captura de los tenebriónidos epigeos, se eligieron dos sitios con diferencias en la estructura vegetal. Se denominó *sitio I* al sitio cerrado y preservado y *sitio II* al sitio abierto y alterado. Las diferencias en la estructura vegetal se definieron a través de tres parámetros: composición, densidad de especies, densidad de individuos (para el estrato arbóreo); y porcentaje de cobertura (para el estrato herbáceo). Las medidas se tomaron en cinco cuadrantes de 10 x 10 m elegidos al azar para la cubierta arbórea y cinco cuadrantes de 1 m² para la cubierta herbácea.

La humedad relativa y la temperatura de cada sitio fueron registradas con un recolector de datos HOBO® modelo H08-032-08, programado para realizar lecturas cada hora durante la semana de activación de las trampas. Debido a problemas logísticos, no se cuenta con los datos de diciembre y junio para ambos sitios, ni los correspondientes a abril para el sitio I.

3.2.3 Distribución temporal de Tenebrionidae epigeas. Para obtener los datos de riqueza, dominancia, diversidad y composición de la comunidad epigea de Tenebrionidae, se llevó a cabo la recolecta indirecta de ejemplares a través de trampas *pitfall* (de caída). El uso de trampas *pitfall* es común en el muestreo de invertebrados epigeos (e.g. Ayal y Merkl 1994; Krasnov y Ayal 1995; Vennila y Rajagopal 1999; Ward *et al.* 2001).

Las trampas consistieron en recipientes de plástico de 15 cm de altura, 18 cm de diámetro superior y 10 cm de diámetro basal, protegidas por un techo circular de plástico. Se utilizaron 16 trampas dispuestas en 4 columnas x 4 filas, separadas por 11.5 m; en dos sitios con distinta estructura vegetal. Se colocaron 500 ml de una mezcla de anticongelante, agua y vinagre blanco al 5% de acidez, en proporciones de 1:2:2. Las trampas se activaron la tercera semana de cada mes, de diciembre de 2006 a noviembre de 2007.

3.2.4 Registros de precipitación. Los registros de precipitación de la región se obtuvieron de las subestaciones biológicas del Ceamish ubicadas en Quilamula y Huautla (Fig. 2).

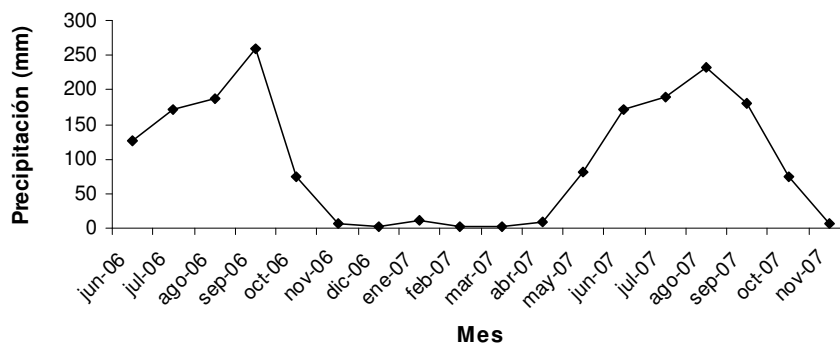


Figura 2. Registros mensuales de precipitación de junio de 2006 a noviembre de 2007; Quilamula, Morelos.

3.3 Trabajo de gabinete: determinación taxonómica y preservación del material entomológico.

El material recolectado en las trampas de caída se filtró y se guardó en bolsas de plástico etiquetadas con la información correspondiente al evento de recolecta.

Una parte representativa del material recolectado de manera directa y a través de las trampas de caída se montó en el laboratorio en alfileres; el resto permanece preservado en alcohol al 70%. Todo el material recolectado permanece en la Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (CNIN-IBUNAM). Para la determinación taxonómica del material, se utilizó un microscopio estereoscópico ZEISS, claves taxonómicas y material de referencia confiablemente determinado perteneciente a tres colecciones entomológicas: CNIN-Chamela (Instituto de Biología, UNAM), Essig Museum of Entomology (Berkeley, California, E.U.A.) y California Academy of Sciences (San Francisco, California, E.U.A.). Asimismo, se consultó a dos especialistas del grupo para las corroboraciones taxonómicas de varios ejemplares (Charles A. Triplehorn [The Ohio State University] y Aaron D. Smith [Michigan State University]).

3.4 Análisis de los datos

3.4.1 Estimación de la riqueza de especies de Tenebrionidae. Basadas en un modelo adecuado de los métodos de recolecta, las funciones de modelos asintóticos permiten la predicción de la riqueza específica, ya sea máxima o para un esfuerzo de muestreo definido (Moreno 2001).

En el presente estudio, se utilizaron las siguientes unidades de muestreo (o unidades de esfuerzo de recolecta): horas/colector para los tenebriónidos epifitos y xilobiontes, y número de trampas para los tenebriónidos epigeos. Para los tenebriónidos xilobiontes, se estimó la riqueza en 276 horas de recolecta. Esto equivale a un esfuerzo de 12h/colector por día, durante 6 días, y de 6h/colector por día, durante 34 días. Para los tenebriónidos epifitos, el esfuerzo total de recolecta fue de 204 h/colector. Ésto equivale a 6h/colector por día, en 33 días de recolecta. Para los tenebriónidos epigeos, el esfuerzo fue de 192 trampas/sitio.

Las curvas de acumulación de especies con datos aleatorizados y sin aleatorizar se obtuvieron a través de la aplicación EstimateS v. 7.52 (Colwell 2005).

Se calcularon tres modelos para ajustar las curvas de acumulación de especies: exponencial, de dependencia lineal y de Clench (Soberón y Llorente 1993, Moreno 2001, Jiménez-Valverde y Hortal 2003). Se utilizó la aplicación Statistica v. 5 (Statsoft 1998). A partir de los parámetros obtenidos, fue posible conocer la calidad del muestreo, la proporción de la fauna registrada y el esfuerzo de muestreo necesario para registrar, por ejemplo, el 90% de la fauna (Jiménez-Valverde y Hortal 2003).

Modelo logarítmico:

$$E(S) = [1/z] * [\ln(1+zat)]$$

donde $E(S)$ es el número de especies estimado, a la ordenada al origen, la intercepción en Y representando la tasa de incremento de la lista al inicio de la colección; z es igual a $1 - \exp(-b)$, siendo b la pendiente de la curva y t es el número acumulativo de muestras.

Modelo de dependencia lineal:

$$E(S) = \left[\frac{a}{b} \right] \left(1 - e^{-bt} \right)$$

donde b es la pendiente de la curva.

Ecuación de Clench:

$$E(S) = \frac{at}{1+bt}$$

Se calcularon los estimadores no paramétricos ACE, ICE, Chao 1, Chao 2, Jackknife 1 y Jackknife 2. Los estimadores no paramétricos se han recomendado para esquemas de muestreo mínimo (Colwell y Coddington 1994; Brose 2002). Los estimadores Chao en particular, se desempeñan bien cuando la información de la serie se concentra en las clases de baja frecuencia, por lo que son útiles en muestreos donde se espera la predominancia relativa de especies raras; tal y como sucede en muchos grupos de artrópodos (Colwell y Coddington 1994). El estimador Chao1 calcula el número verdadero de especies en conjuntos basados en el número de especies raras en la muestra:

$$S_1 = S_{\text{obs}} + \left(\frac{a^2}{2b} \right)$$

donde S_{obs} es el número de especies observadas en una muestra; a es el número de especies observadas que están representadas por un solo individuo en la muestra (el número de *singletons*); y b el número de especies observadas representadas exactamente por dos individuos en la muestra (el número de *doubletons*).

El estimador Chao 2 es una aproximación a la distribución de las especies entre las muestras y requiere únicamente de datos de presencia-ausencia:

$$S_2 = S_{obs} + (L^2/2M)$$

donde L es el número de especies que se presentan en una sola muestra (especies “únicas”) y M es el número de especies que se presentan en dos muestras.

Los estimadores Jackknife reducen la subestimación del número verdadero de especies en un conjunto basado en el número representado en la muestra. Donde n es el número de muestras, el Jackknife de primer orden reduce el sesgo del orden $1/n$, el sesgo del Jackknife de segundo orden del orden $1/n^2$.

El estimador Jackknife de primer orden está basado en el número de especies que se presenta sólo en una muestra (L):

$$S_3 = S_{obs} + L \left(\frac{n-1}{n} \right)$$

dónde n es el número de muestras.

El estimador Jackknife 2 está basado en el número de especies que se presenta en una sola muestra (L), así como en el número que se presenta en exactamente dos muestras (M):

$$S_4 = S_{obs} + \left(\frac{L(2n-3)}{n} - \frac{M(n-2)^2}{n(n-1)} \right)$$

El estimador de cobertura basado en abundancia (ACE) se basa en aquellas especies con ≤ 10 individuos en la muestra (Chao *et al.* 1993). El estimador de cobertura basado en incidencia (ICE) está basado en las especies encontradas en ≤ 10 unidades de muestreo (Lee y Chao 1994).

$$S_{ace} = S_{comm} + \frac{S_{rare}}{C_{ace}} + \frac{F_i}{C_{ace}} = Y_{ace}^2$$

$$S_{ice} = S_{freq} + \frac{S_{infr}}{C_{ice}} + \frac{Q_i}{C_{ice}} = Y_{ice}^2$$

donde S_{rare} es el número de especies raras (cada una con 10 o menos individuos) cuando todas las unidades de muestreo se agregan; S_{comm} es el número de especies comunes (cada una con más de diez individuos) cuando todas las unidades de muestreo son consideradas; S_{infr} es el número de especies infrecuentes (cada una encontrada en 10 o menos unidades de muestreo) y S_{freq} es el número de especies frecuentes (cada una encontrada en más de 10 unidades de muestreo). F_i es el número de especies que tienen exactamente i individuos cuando todas las unidades de muestreo se agregan; (F) es la frecuencia de especies con un individuo (*singletons*); F_2 es la frecuencia de las especies con dos individuos (*doubletons*); Q_j es el número de especies que se encuentran exactamente en j unidades de muestreo (Q_1 es la frecuencia de únicos y Q_2 la frecuencia de duplicados); C_{ice} es estimador de cobertura de incidencia en la muestra y C_{ace} es el estimador de cobertura de abundancia de la muestra. γ_{ace}^2 es el coeficiente de variación estimado de F_i para las especies raras. γ_{ice}^2 es el coeficiente de variación estimado para Q_i para las especies infrecuentes.

3.4.2 Diferencias en la estructura vegetal de los sitios de muestreo con trampas pitfall. Se aplicó la prueba de t para evaluar las diferencias entre los parámetros de la estructura vegetal. Las pruebas se llevaron a cabo en la aplicación Statistica v. 5 (Statsoft 1998).

3.4.3 Diferencias en el número de especies e individuos de las Tenebrionidae xilobiontes, epifitos y epigeos. Se aplicó la prueba de Kolmogorov-Smirnov para evaluar la distribución de los datos de cada comunidad (Zar 1984). Se transformaron los datos no normales según la fórmula $X = \log(X+1)$ (Zar 1999). A fin de que los datos mensuales fueran comparables, el número de especies e individuos de cada muestra mensual se dividió entre el número de días de recolecta correspondiente a esa muestra. En el caso de la comunidad xilobionte, la abundancia y riqueza de los distintos meses se compararon a través de un análisis de varianza (ANOVA) de una vía y una prueba *post hoc* de Tukey. Se tomó como repeticiones el número de individuos y especies colectados por día de recolecta. En el caso de la comunidad epifita, se utilizó una prueba de Kruskal-Wallis y una prueba de Tukey tipo no paramétrica para evaluar las diferencias en el número de individuos y especies de los

distintos meses (Zar 1999). Las pruebas se llevaron a cabo en la aplicación Statistica v. 5 (Statsoft 1998) y Systat v. 5 (Systat Inc. 1990-1992).

3.4.4 Delimitación de la temporada de secas y de lluvias y relación entre el número de especies e individuos y la precipitación. En otras regiones de BTC, se ha delimitado la época de lluvias con base en las precipitaciones mayores a 15 mm, pues se sabe que eventos menores a esta cantidad son interceptados casi en un 100% por el dosel y su efecto a escala de la comunidad es reducido (e.g. Jiménez-Sánchez 2003). En el presente estudio, la temporada de lluvias comprende de mayo a octubre y la de secas de noviembre a abril. Para evaluar la relación entre la precipitación y el número de especies e individuos de las tres comunidades se efectuaron regresiones simples a través de la aplicación Statistica v. 5 (Statsoft 1998). Se utilizaron los datos de la riqueza y la abundancia ajustadas descritos en la sección previa.

3.4.5 Diversidad, equitatividad y dominancia. Para calcular la diversidad se utilizó el índice de Shannon-Wiener. El índice de Shannon-Wiener (H') es ampliamente usado en ecología de comunidades como una medida de la diversidad de especies, debido a dos propiedades: (1) $H' = 0$ si y sólo si hay una especie en la muestra y (2) H' es máxima sólo cuando S especies están representadas por el mismo número de individuos; ésto es, en una distribución perfectamente pareja de las abundancias (Ludwig y Reynolds 1988):

$$H' = - \sum_{i=1}^{*s} (p_i \ln p_i)$$

donde H' es la incertidumbre promedio por especie en una comunidad infinita formada por S^* especies con abundancias proporcionales conocidas $p_1, p_2, p_3, \dots, p_{S^*}$.

El índice de equitatividad se calculó dividiendo el índice de diversidad de Shannon-Wiener entre el logaritmo del número de taxones (S) (Pielou 1974; Hammer *et al.* 2001):

$$J' = \frac{- \sum (p_i \ln p_i)}{\ln (S)}$$

Asimismo se utilizó el índice de dominancia (Hammer *et al.* 2001):

Dominancia= 1- índice de Simpson

Dónde el índice de Simpson se calcula de la siguiente manera (Pielou 1974):

$$\lambda = \sum p^2$$

Los índices de diversidad, equitatividad y dominancia se obtuvieron a través de la aplicación PAST (Hammer *et al.* 2001).

Adicionalmente, se aplicó la prueba de *t* para conocer si las diferencias entre los valores mensuales de diversidad eran significativas (para cada comunidad y entre sitios para la comunidad epigea) (Magurran 1988, Zar 1999). Se utilizó la corrección de Bonferroni para las comparaciones múltiples (Gotelli y Ellison 2004).

3.4.6 Similitud. A través de la aplicación BioDiversity Pro v. 2.0 (McAleece *et al.* 1997), se realizó un análisis de agrupamiento de las comunidades con base en una matriz de similitud calculada con la fórmula de Bray-Curtis sobre datos de presencia-ausencia de las especies. Se utilizó el método de ligamiento único (single link).

4. RESULTADOS

4.1 Riqueza y composición taxonómicas

Se recolectaron 49 especies, de las cuales se pudieron determinar nominalmente 35 (71%). En el Anexo 1 se incluye la lista taxonómica correspondiente, que sigue la clasificación y nomenclatura empleadas por Aalbu *et al.* (2002 a, b). Las especies pertenecen a ocho subfamilias. Se hallaron 27 especies en el sustrato subcortical correspondientes a seis subfamilias; 21 en el sustrato epifito, correspondientes a cinco subfamilias, y 17 en el suelo, pertenecientes a siete subfamilias (Cuadro 1, Fig. 3). La subfamilia que registró la mayor riqueza fue Diaperinae, con representantes xilobiontes. La subfamilia con la menor riqueza (una especie) fue Toxicinae, también correspondiente a la comunidad xilobionte (Fig. 3). La subfamilia Alleculinae tuvo representantes en los tres sustratos; en la mayoría de los casos se trató de especies del género *Hymenorus* (tres en el sustrato epifito, tres en el suelo y cuatro en el sustrato subcortical). *Hylocrinus oblongulus* (Pimeliinae) también se recolectó en los tres hábitats. La subfamilia Opatrinae se encontró exclusivamente en el suelo (Fig. 3). En cuanto a las especies epigeas, tres de ellas se registraron exclusivamente en el sitio I: *Conibius brunripes*, *Isomira mexicanus* y *Statira* sp.1, y cinco exclusivamente en el sitio II: *Eleodes* sp. 2, *Eleodes* sp. 1 ca. *amaurus*, *Hymenorus* sp.1, *Hymenorus* sp. 2 y *Telesicles* sp. (Cuadro 1).

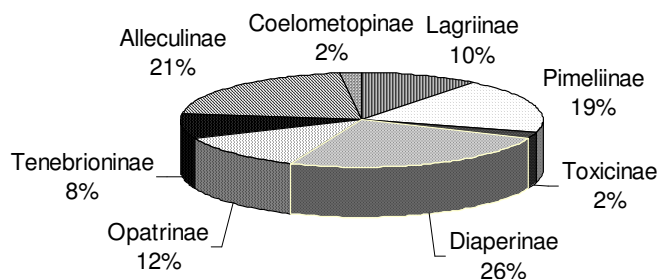


Figura 3. Riqueza específica relativa de las subfamilias de Tenebrionidae.

Cuadro 1. Riqueza específica y composición de cada comunidad de Tenebrionidae: xilobionte, epífita y epigea de los sitios I y II; Quilamula, Morelos.

Especie	Xilobionte	Epífita	Epigea sitio I	Epigea sitio II
Lagriini sp.		X		
<i>Statira multipunctata</i>		X	X	X
<i>Statira</i> sp. 1		X	X	
<i>Statira</i> sp. 2		X		
<i>Adelonia sulcatulus</i>	X			
<i>Astrotus fasciculatus</i>			X	X
<i>Bothrasida clathrata</i>			X	X
<i>Bothrotes littoralis</i>		X		
<i>Cyrtomius chevrolati</i>		X		
<i>Lobometopon aeratum</i>		X		
<i>Lobometopon guatemalense</i>		X		
<i>Phegoneus pectoralis</i>		X		
<i>Phegoneus viridis</i>		X		
<i>Hylocrinus oblongulus</i>	X	X	X	X
<i>Hylocrinus</i> sp.	X	X	X	X
<i>Wattius cucullatus</i>	X			
<i>Adelina bifurcata</i>	X			
<i>Adelina latiramosa</i>	X			
<i>Adelina pallida</i>	X			
<i>Adelina plana</i>	X			
<i>Adelina quadridentatus</i>	X			
<i>Gnatocerus curvicornis</i>	X			
<i>Sitophagus hololeptoides</i>	X			
<i>Sitophagus uniformis</i>	X			
<i>Platydema excavatum</i>	X			
<i>Platydema nigratum</i>	X			
<i>Platydema sobrinum</i>	X		X	X
<i>Platydema</i> sp.	X			
<i>Blapstinus grandis</i>		X		
<i>Blapstinus</i> sp.	X			X
<i>Conibius brunnipes</i>	X		X	
<i>Conibius troglodytes</i>	X		X	X
<i>Eleodes</i> sp. 1 ca. <i>amaurus</i>				X
<i>Eleodes</i> sp. 2				X
<i>Tarpela socia</i>		X		
<i>Hypogena bi-impresa</i>	X			
<i>Hypogena tricornis</i>	X			
<i>Cymatothes tristis</i>	X			
Alleculinae sp.	X			
<i>Hymenorus villosus</i>	X	X		X
<i>Hymenorus</i> sp. 1				X
<i>Hymenorus</i> sp. 2	X	X		X
<i>Hymenorus</i> sp. 3	X			
<i>Hymenorus</i> sp. 4	X	X		
<i>Menoceus crassicornis</i>		X		

Cuadro 1 (Continuación). Riqueza específica y composición de cada comunidad de Tenebrionidae: xilobionte, epífita y epigea de los sitios I y II; Quilamula, Morelos.

Especie	Xilobionte	Epífita	Epigea sitio I	Epigea sitio II
<i>Stenochidus</i> sp.		X		
<i>Telesicles</i> sp.				X
<i>Isomira mexicanus</i>		X	X	
<i>Strongylium</i> sp.		X		
No. especies	27	21	10	14

4.2 Similitud

En el caso de la comunidad epigea, ambos sitios compartieron 7 especies, y el porcentaje de similitud entre ellas fue el más alto de todas las comunidades estudiadas (58.3%), como se muestra en el Cuadro 2. La comunidad epífita compartió con la comunidad epigea de ambos sitios 5 especies, pero por la riqueza de cada sitio, resultó más similar a la comunidad epigea del sitio I (32.25%) que a la del sitio II (28.57%) (Cuadro 2). La comunidad xilobionte y la comunidad epífita obtuvieron el porcentaje de similitud más bajo de todas las comunidades estudiadas (20.8%), compartiendo 5 especies entre sí. La comunidad xilobionte resultó más similar a la comunidad epigea del sitio II (34.1%) que a la del sitio I (27%). En el primer caso compartió 7 especies y en el segundo caso cinco (Cuadro 2, Fig. 4).

Cuadro 2. Número de especies compartidas entre las comunidades estudiadas y el porcentaje de similitud correspondiente basado en el índice Bray-Curtis.

Comunidades	No. especies compartidas	Porcentaje de similitud (Índice de Bray-Curtis)
epigeos sitio I - epigeos sitio II	7	58.3
xilobiontes - epigeos sitio II	7	34.1
epífitos - epigeos sitio I	5	32.2
epífitos - epigeos sitio II	5	28.6
xilobiontes - epigeos sitio I	5	27
epífitos - xilobiontes	5	20.8

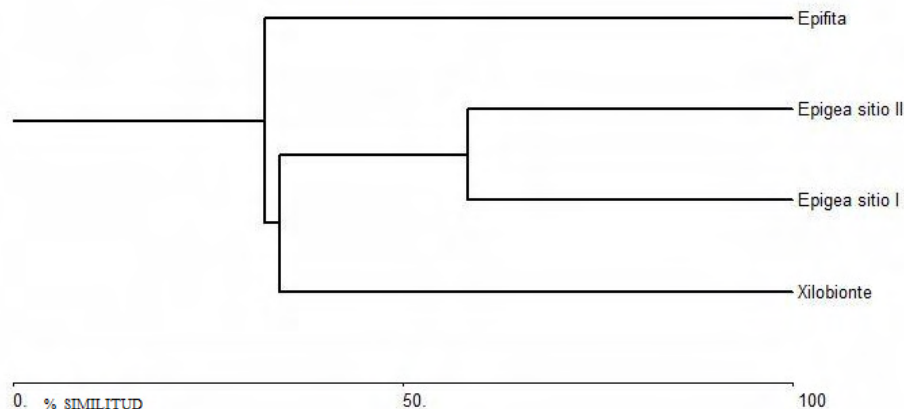


Figura 4. Dendrograma resultante de la similitud entre comunidades utilizando el índice Bray-Curtis para el análisis de agrupamiento.

4.3 Distribución temporal de la comunidad xilobionte

4.3.1 Número de especies e individuos. Se registró un total de 27 especies. Con excepción de junio del 2006, la riqueza específica osciló entre 13 y 17 especies por mes (Fig. 5). La comunidad xilobionte sólo mostró un decremento notable en su riqueza durante abril (4 especies). Hubo diferencias significativas entre las riquezas de los distintos meses ($F_{6, 0.05} = 2.50$, $P = 0.041$). La prueba de Tukey mostró diferencias entre octubre y abril ($P = 0.037$). No se registró un efecto de la precipitación sobre la riqueza de especies ($R^2 = 0.1349$, $P = 0.6149$).

Por otro lado, el número de individuos registrados mensualmente fue variable. Los valores más altos correspondieron a los meses de febrero y junio de 2007, y los menores a junio y agosto del 2006; en tanto que en octubre, diciembre y abril del 2007 se mantuvieron relativamente constantes (Fig. 5). No hubo diferencias significativas en los números de individuos de distintos meses ($F_{6, 0.05} = 1.946$, $P = 0.102$). Tampoco se registró un efecto de la precipitación sobre esta variable ($R^2 = 0.0645$, $P = 0.4612$).

Sólo seis de las 27 especies registradas concentraron el mayor número de individuos (91%): *Adelina bifurcata* tuvo la abundancia relativa más alta (33%), seguida de *Platydema excavatum* (24%), *Sitophagus uniformis* (14%), *Platydema sobrinum* (7%), *Gnatocerus curvicornis* (7%) y *Adelina latiramosa* (6%) (Fig. 6).

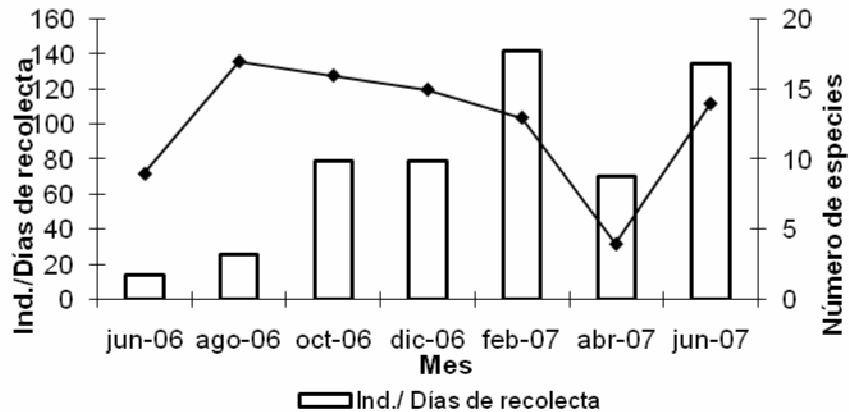


Figura 5. Variación temporal del número de individuos (dividido entre el número de días de recolecta) y número de especies xilobiontes registrados en muestras bimestrales; Quilamula, Morelos.

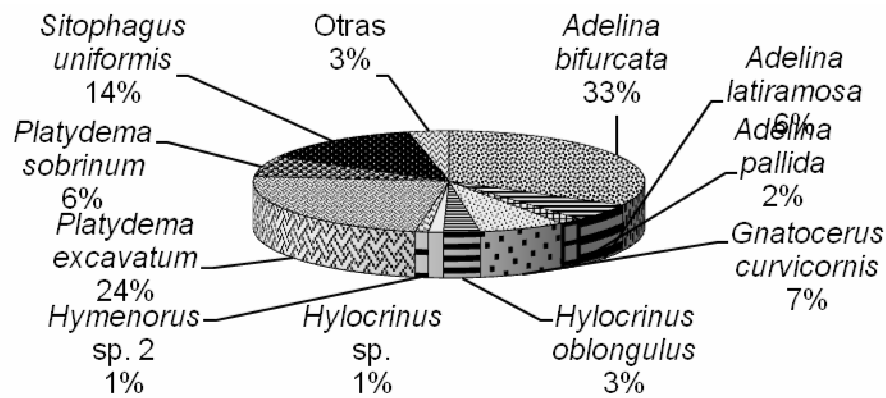


Figura 6. Abundancia relativa (%) de las especies xilobiontes dominantes; Quilamula, Morelos.

4.3.2 Frecuencia. En la comunidad xilobionte, *Platydema sobrinum* fue la especie más común. Se recolectó en 25 de las 40 ocasiones de muestreo (o días de recolecta) (Cuadro 3); inclusive estuvo presente todos los días del muestreo de junio y octubre del 2006.

Adelina bifurcata fue la segunda especie más frecuente y se encontró en 22 de los 40 días de recolecta. Se recolectó, por ejemplo, todos los días del muestreo

correspondiente a febrero. *Hylocrinus oblongulus*, *Platydema excavatum* e *Hylocrinus* sp. estuvieron presentes casi la mitad de los días de recolecta invertidos, con 19, 19 y 18 días, respectivamente. Por otro lado, las especies más raras, halladas solamente en una ocasión fueron: *Platydema nigratum*, *Hymenorus* sp. 3, Alleculinae sp., *Hymenorus villosus* y *Blapstinus* sp. La frecuencia de las 17 especies restantes, fue, en general, baja, oscilando entre dos y 10 días.

Cuadro 3. Fenograma de la comunidad xilobionte. La presencia de la especie por mes de recolecta se indica con las celdas sombreadas. N= número total de días de recolecta en que la especie estuvo presente. F= frecuencia de la presencia de recolecta.

Espece	jun-06	ago-06	oct-06	dic-06	feb-07	abr-07	jun-07	N	F
<i>Adelina bifurcata</i>	■	■	■	■	■	■	■	22	55
<i>Adelina latiramosa</i>	■	■	■	■	■	■	■	10	25
<i>Gnatocerus curvicornis</i>	■	■	■	■	■	■	■	7	17.5
<i>Platydema excavatum</i>	■	■	■	■	■	■	■	19	47.5
<i>Platydema sobrinum</i>	■	■	■	■	■	■	■	25	62.5
<i>Sitophagus uniformis</i>	■	■	■	■	■	■	■	9	22.5
<i>Adelina quadridentata</i>	■	■	■	■	■	■	■	3	7.5
<i>Adelina pallida</i>	■	■	■	■	■	■	■	10	25
<i>Adelina plana</i>	■	■	■	■	■	■	■	3	7.5
<i>Adelonia sulcatulus</i>	■	■	■	■	■	■	■	8	20
Alleculinae sp.	■	■	■	■	■	■	■	1	2.5
<i>Blapstinus</i> sp.	■	■	■	■	■	■	■	1	2.5
<i>Conibius brunripes</i>	■	■	■	■	■	■	■	2	5
<i>Conibius troglodytes</i>	■	■	■	■	■	■	■	7	17.5
<i>Cymatothes tristis</i>	■	■	■	■	■	■	■	2	5
<i>Hylocrinus oblongulus</i>	■	■	■	■	■	■	■	19	47.5
<i>Hylocrinus</i> sp.	■	■	■	■	■	■	■	18	45
<i>Hymenorus</i> sp. 2	■	■	■	■	■	■	■	8	20
<i>Hymenorus</i> sp. 3	■	■	■	■	■	■	■	1	2.5
<i>Hymenorus</i> sp. 4	■	■	■	■	■	■	■	2	5
<i>Hymenorus villosus</i>	■	■	■	■	■	■	■	1	2.5
<i>Hypogena biimpresa</i>	■	■	■	■	■	■	■	2	5
<i>Hypogena tricornis</i>	■	■	■	■	■	■	■	4	10
<i>Platydema nigratum</i>	■	■	■	■	■	■	■	1	2.5
<i>Platydema</i> sp.	■	■	■	■	■	■	■	2	5
<i>Sitophagus hololeptoides</i>	■	■	■	■	■	■	■	6	15
<i>Wattius cucullatus</i>	■	■	■	■	■	■	■	5	12.5

4.3.3 Diversidad, equitatividad y dominancia. En general, la diversidad más alta se presentó en los meses de la temporada de lluvias; especialmente en agosto de 2006, cuando la riqueza de especies alcanzó su máximo valor. La dominancia más baja y el segundo valor de equitatividad más alto también se registraron este mes (Figs. 7-9). Por otro lado, la menor diversidad correspondió al mes de febrero. A pesar de que durante este mes se registró una riqueza específica relativamente alta, los valores tan bajos de diversidad y equitatividad se debieron al alto número de individuos de *Adelina bifurcata* (veinte veces superior a la segunda especie más abundante). Por consiguiente, el valor más alto del índice de dominancia también correspondió a este mes (Fig. 8).

El segundo valor más bajo de diversidad se registró en abril, cuando la riqueza fue apenas de cuatro especies. El bajo número de especies también influyó en que la equitatividad no fuera baja para ese mes.

La prueba de t indicó diferencias significativas entre la diversidad de febrero, mes de la época de secas, y la diversidad de tres meses de la época de lluvias: junio de 2006 y 2007 ($t_{135} = 13.14$, $P = 0.002$; $t_{1081} = -15.33$, $P = 0.002$), agosto ($t_{231} = 17.32$, $P = 0.002$) y octubre ($t_{722} = 20.77$, $P = 0.002$); y dos meses de la época de secas: diciembre ($t_{1253} = 22.11$, $P = 0.002$) y abril ($t_{1028} = -6.21$, $P = 0.002$). Las diversidades de abril y de junio de 2007 fueron significativamente diferentes entre sí ($t_{992} = -10.31$, $P = 0.002$), y con respecto a los demás meses: junio de 2006 ($t_{175} = 9.66$, $P = 0.002$; $t_{258} = 3.17$, $P = 0.002$); agosto ($t_{285} = 13.84$, $P = 0.002$; $t_{398} = 6.90$, $P = 0.002$); octubre ($t_{786} = 16.30$, $P = 0.002$; $t_{1053} = 5.87$, $P = 0.002$); y diciembre ($t_{881} = 17.62$, $P = 0.002$; $t_{1164} = 6.60$, $P = 0.002$) (Fig. 7).

Los meses de la temporada de lluvias del 2006 (junio, agosto y octubre) no mostraron diferencias significativas entre sí, ni con diciembre. Todos los meses mostraron diferencias significativas con junio del 2007.

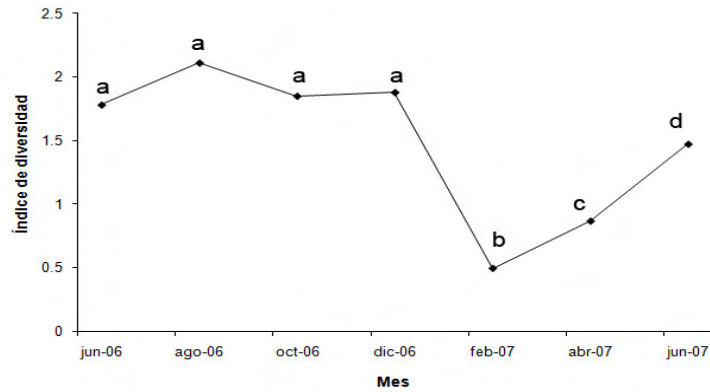


Figura 7. Variación temporal en los valores de diversidad de la comunidad xilobionte en Quilamula, Morelos. Letras distintas indican diferencias significativas (prueba de t , $p < 0.05$).

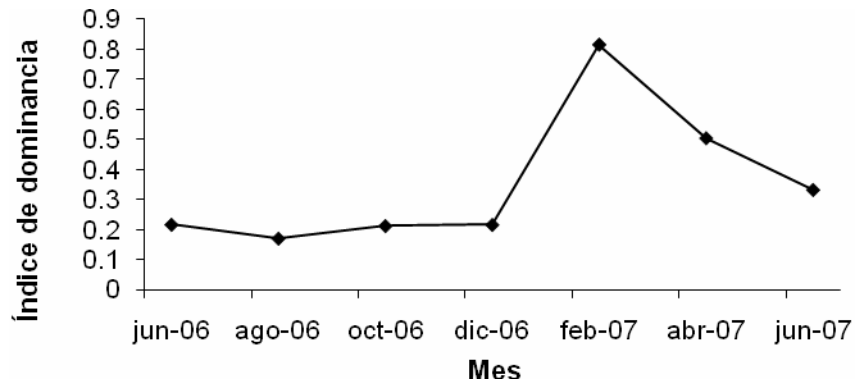


Figura 8. Variación temporal en los valores de dominancia de la comunidad xilobionte en Quilamula, Morelos.

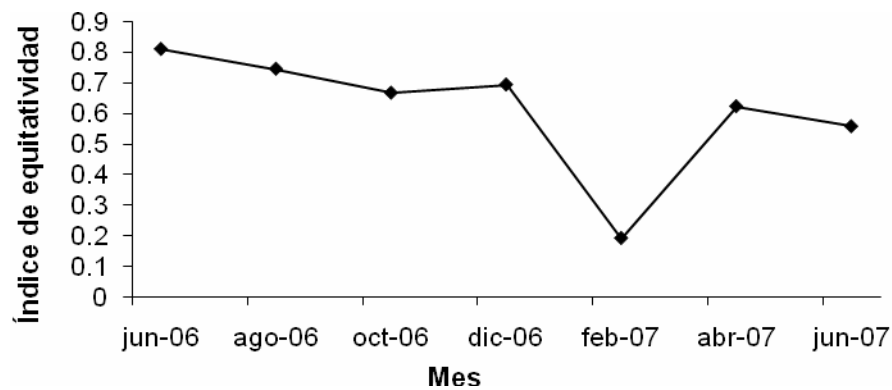


Figura 9. Variación temporal en los valores de equitatividad de la comunidad xilobionte en Quilamula, Morelos.

4.3.4 *Distribución temporal de las especies xilobiontes.* Una forma de entender el efecto de las estaciones en la comunidad xilobionte es visualizando la distribución temporal de cada especie. Diecisiete de las 27 especies estuvieron presentes, o exhibieron su pico máximo de abundancia en la temporada de lluvias; tal fue el caso de *Adelina latiramosa*, *Adelina quadridentata*, *Adelina plana*, *Adelonia sulcatulus*, *Blapstinus* sp., *Conibius brunnipes*, *Conibius troglodytes*, *Cymatothes tristis*, *Hylocrinus* sp., *Hymenorus parvus*, *Hymenorus* sp. 2, *Hymenorus villosus*, *Hypogena tricornis*, *Platydema nigratum*, *Platydema sobrinum*, *Platydema* sp. y *Wattius cucullatus*. Estas especies concentraron el 17.16% del número total de individuos (Fig. 11).

Por otro lado, se observaron distribuciones temporales variables en las especies dominantes. *Platydema sobrinum* observó un mayor número de individuos en octubre; mientras que *P. excavatum* estuvo ampliamente representada en abril y junio (Fig. 10). *Adelina bifurcata* registró el máximo número de individuos en febrero; en tanto que el mayor número de individuos de *A. latiramosa* se presentó en octubre (Fig. 10). *Gnatocerus curvicornis* registró su máxima abundancia en diciembre, y *Sitophagus uniformis* en junio, con otros picos menores en octubre y diciembre (Fig. 10). Finalmente, *Hylocrinus oblongulus*, una especie también recolectada en el suelo y el sotobosque, tuvo dos picos de abundancia importantes en diciembre y febrero (Fig. 10).

Con excepción de *Platydema excavatum*, todas las especies exhibieron una depresión en el número de individuos en la muestra correspondiente al mes más seco: abril de 2007 (Figs. 10 y 11).

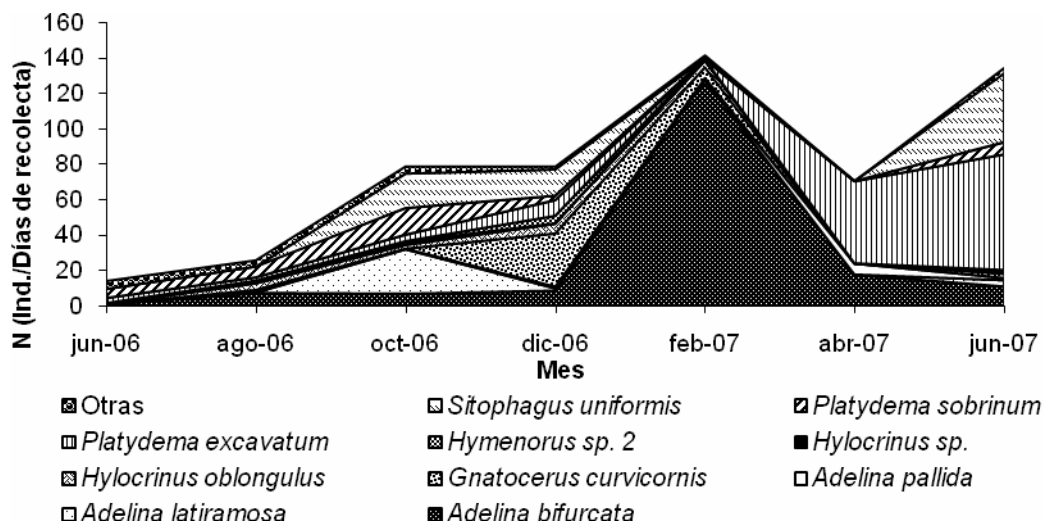


Figura 10. Distribución temporal del número de individuos (dividido entre el número de días de recolecta) de las especies xilobiontes dominantes en Quilamula, Morelos.

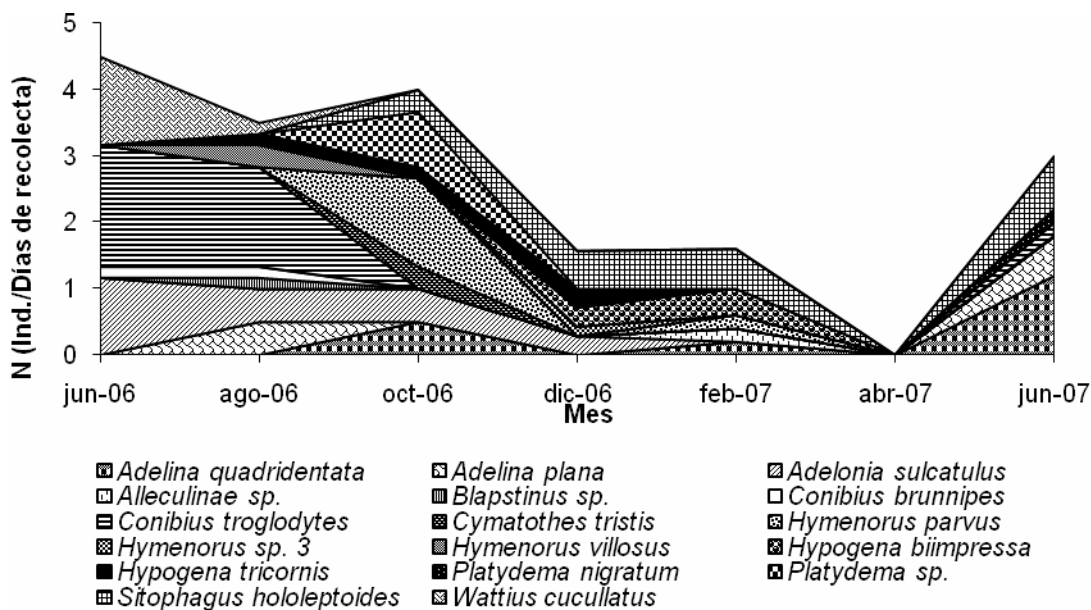


Figura 11. Distribución temporal del número de individuos (dividido entre el número de días de recolecta) de las especies xilobiontes no dominantes en Quilamula, Morelos.

4.4 Distribución temporal de la comunidad epífita

4.4.1 *Número de especies e individuos.* Se registró un total de 21 especies. La riqueza de especies fue mayor en agosto, y, en orden decreciente, en junio, octubre, diciembre, febrero y abril (Fig. 12). La prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas entre la riqueza específica de los meses ($H_5= 19.6$, $P < 0.05$). La prueba de Tukey tipo no paramétrica detectó diferencias entre abril y agosto ($Q_6= 3.21$, $P < 0.05$); y entre abril y junio ($Q_6= 3.1$, $P < 0.05$). Asimismo, se detectó un efecto de la precipitación sobre la riqueza de especies ($R^2= 0.863$, $P < 0.05$).

El mayor número de tenebriónidos epífitos se registró en junio, seguido de agosto, diciembre y finalmente, octubre. El número de individuos disminuyó notablemente durante febrero y no se registró ninguno en abril (Fig. 12). La prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas entre el número de individuos registrado en los distintos meses muestreados ($H_5= 18.864$, $P < 0.05$). La prueba de Tukey tipo no paramétrica detectó diferencias entre febrero de 2006 y junio de 2007 ($Q_6= 3.25$, $P < 0.05$) y entre abril y junio de 2007 ($Q_6= 3.59$, $P < 0.05$). Asimismo se detectó un efecto de la precipitación sobre el número de individuos registrados ($R^2= 0.741$, $P < 0.05$).

El 67% de los individuos recolectados correspondió a 4 especies: *Cyrtomius chevrolati* (27%), *Hylocrinus* sp. (21%), *Phegoneus viridis* (11%), e *Hylocrinus oblongulus* (8%) (Fig. 13).

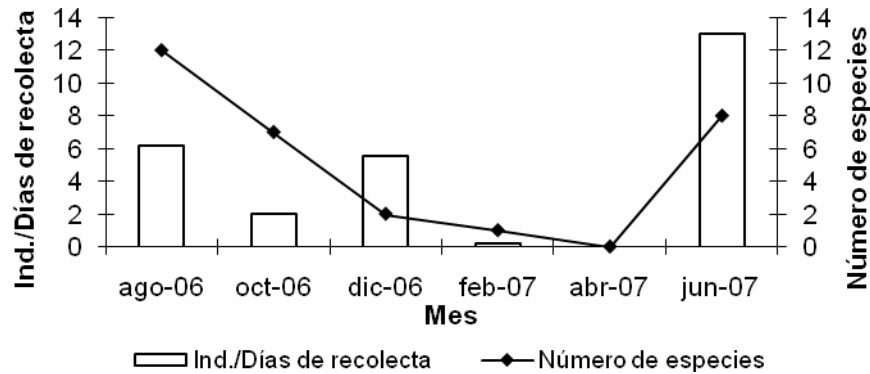


Figura 12. Variación temporal del número de individuos (dividido entre el número de días de recolecta) y número de especies epifitas en muestras bimestrales; Quilamula, Morelos.

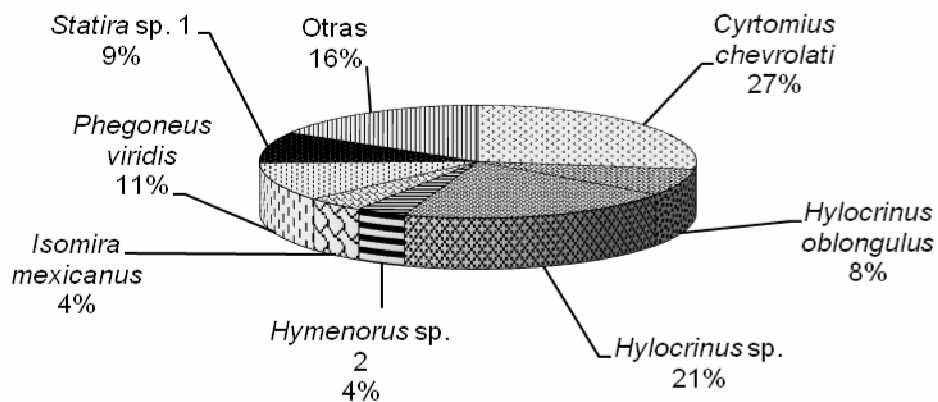


Figura 13. Abundancia relativa (%) de las especies epifitas dominantes de Tenebrionidae; Quilamula, Morelos.

4.4.2 Frecuencia. En general, todas las especies mostraron una frecuencia baja. La especie más común, *Cyrtomius chevrolati*, estuvo presente en siete de las 34 ocasiones de muestreo. *Phegoneus viridis* e *Hylocrinus sp.* estuvieron presentes en seis ocasiones. Casi la mitad de las especies recolectadas (11/ 21) se encontraron en una sola ocasión. La frecuencia de las siete especies restantes osciló entre los 2 y los 5 días (Cuadro 4).

Cuadro 4. Fenograma de la comunidad epifita. La presencia de la especie por mes de recolecta se indica con una cruz. N= número total de días de recolecta en que la especie estuvo presente. F= frecuencia de la presencia de la especie en 34 días de recolecta.

Especie	ago-06	oct-06	dic-06	feb-07	abr-07	jun-07	N	F
<i>Blapstinus grandis</i>		■					1	2.94
<i>Bothrotes littoralis</i>	■						1	2.94
<i>Cyrtomius chevrolati</i>	■	■	■	■			7	20.59
<i>Hylocrinus oblongulus</i>			■			■	5	14.71
<i>Hylocrinus</i> sp.		■				■	6	17.65
<i>Hymenorus parvus</i>		■					1	2.94
<i>Hymenorus</i> sp. 2	■	■					3	8.82
<i>Hymenorus villosus</i>	■						2	5.88
<i>Isomira mexicanus</i>	■						3	8.82
Lagriini sp.						■	1	2.94
<i>Lobometopon aeratum</i>	■					■	2	5.88
<i>Lobometopon guatemalense</i>						■	1	2.94
<i>Menoceus crassicornis</i>						■	1	2.94
<i>Phegoneus pectoralis</i>		■					1	2.94
<i>Phegoneus viridis</i>	■	■				■	6	17.65
<i>Statira multipunctata</i>	■						3	8.82
<i>Statira</i> sp. 1						■	2	5.88
<i>Statira</i> sp. 2	■						1	2.94
<i>Stenochidus</i> sp.	■						1	2.94
<i>Strongylium</i> sp.	■						1	2.94
<i>Tarpela socia</i>	■						1	2.94

4.4.3 *Diversidad, equitatividad y dominancia.* La diversidad más alta y la menor dominancia se registraron en agosto, mes representado por la mayor riqueza específica (12 especies). Por otro lado, el valor más bajo de diversidad correspondió a febrero, mes de la época de secas en que se registró una especie (Fig. 14).

Aunque febrero tuvo, artificialmente, el valor máximo de dominancia, debido a que se capturó un solo individuo durante el muestreo (y por lo tanto una sola especie); la dominancia real más alta se registró en diciembre, mes en el que 37 de 39 individuos capturados correspondieron a *Cyrtomius chevrolati* (Fig. 15).

La mayor equitatividad se registró durante los meses de lluvias (octubre, agosto y junio); y la menor en los meses de secas (febrero y octubre) (Fig. 16).

La prueba de *t* mostró diferencias significativas entre la diversidad de los meses de la época de lluvias y de secas; tal fue el caso de agosto y diciembre ($t_{76} =$

13.54, $P= 0.002$), octubre y diciembre ($t_{76}= 13.54$, $P= 0.002$), agosto y febrero ($t_{37}= 20.60$, $P= 0.002$), octubre y febrero ($t_{12}= 10.96$, $P= 0.002$), y junio y diciembre ($t_{95}= 1.96$, $P= 0.002$). También hubo diferencias entre dos meses de la época de lluvias: junio y agosto ($t_{89}=3.92$, $P= 0.002$) (Fig. 14).

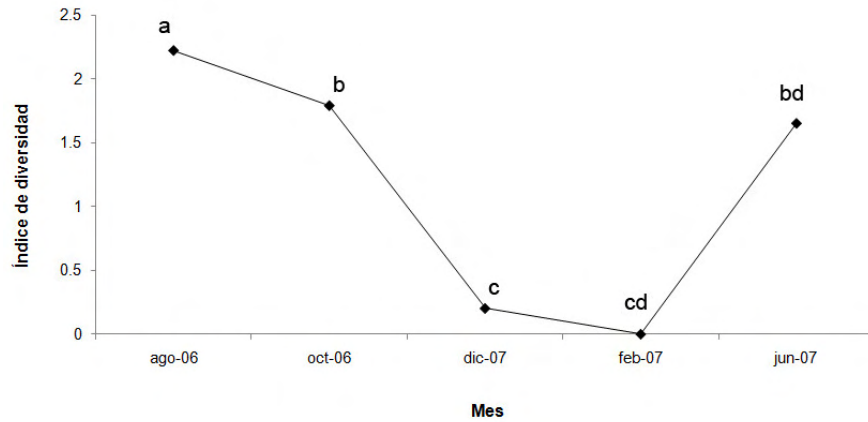


Figura 14. Variación temporal en los valores de diversidad de la comunidad epifita en Quilamula, Morelos. Letras distintas indican diferencias significativas (prueba de t , $p<0.05$).

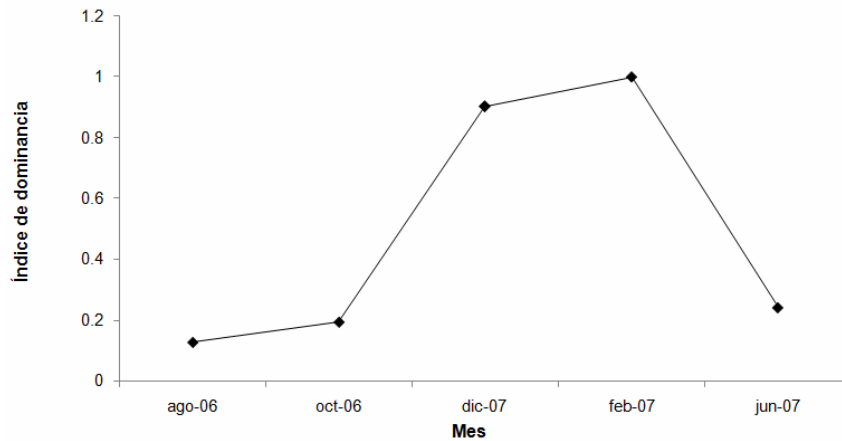


Figura 15. Variación temporal en los valores de dominancia de la comunidad epifita en Quilamula, Morelos.

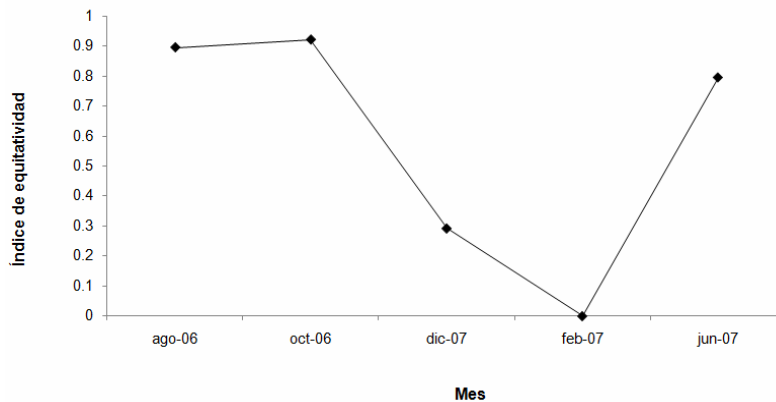


Figura 16. Variación temporal en los valores de equitatividad de la comunidad epífita en Quilamula, Morelos.

4.4.4 *Distribución temporal de las especies epífitas.* *Cyrtomius chevrolati* fue la especie dominante de la comunidad, para la que el mayor número de individuos se registró en diciembre. Con excepción de *Cyrtomius chevrolati* y de dos individuos de *Hylocrinus oblongulus*, las 19 especies restantes se presentaron exclusivamente en meses de la temporada de lluvias.

Hylocrinus sp., *Hylocrinus oblongulus*, *Hymenorus sp. 2*, *Lobometopon aeratum* y *Phegoneus viridis* se presentaron en dos de los seis meses de recolecta (Figs. 17 y 18). De estas especies, el mayor número de individuos correspondió a *Hylocrinus sp.*; y se registraron principalmente en junio.

La mayoría de individuos de *Hylocrinus oblongulus* y *Phegoneus viridis* también se presentó en junio (9 y 10, respectivamente) (Fig. 17).

En agosto se concentró la abundancia de individuos correspondientes a *Hymenorus sp. 2*. Por otro lado, y aunque se registró en dos meses, *Lobometopon aeratum* sólo estuvo representado por un individuo en ambas ocasiones (Fig. 18).

Blapstinus grandis, *Bothrotes littoralis*, *Hymenorus parvus*, *H. villosus*, *Isomira mexicanus*, *Lobometopon guatemalense*, *Menoceus crassicornis*, *Phegoneus pectoralis*, *Statira multipunctata*, *Statira sp. 1*, *Statira sp. 2*, *Stenochidus sp.*, *Strongylium sp.* y *Tarpela socia* se presentaron en una sola ocasión, aunque no con el mismo número de individuos: *Isomira mexicanus* y *Statira sp. 1* fueron dominantes en agosto y junio respectivamente.

Las diez especies restantes fueron más bien raras, presentando de uno a tres individuos (Fig. 18).

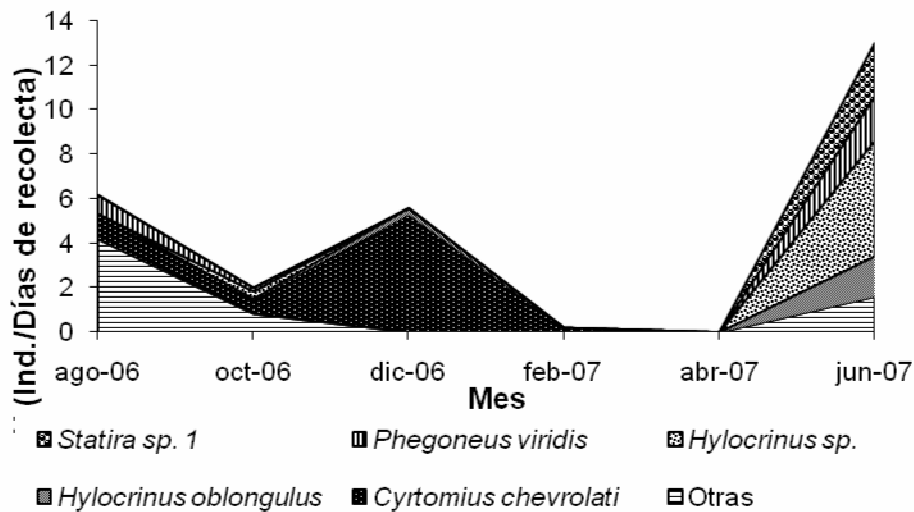


Figura 17. Distribución temporal del número de individuos (dividido entre el número de días de recolecta) de las especies epifitas dominantes en Quilamula, Morelos.

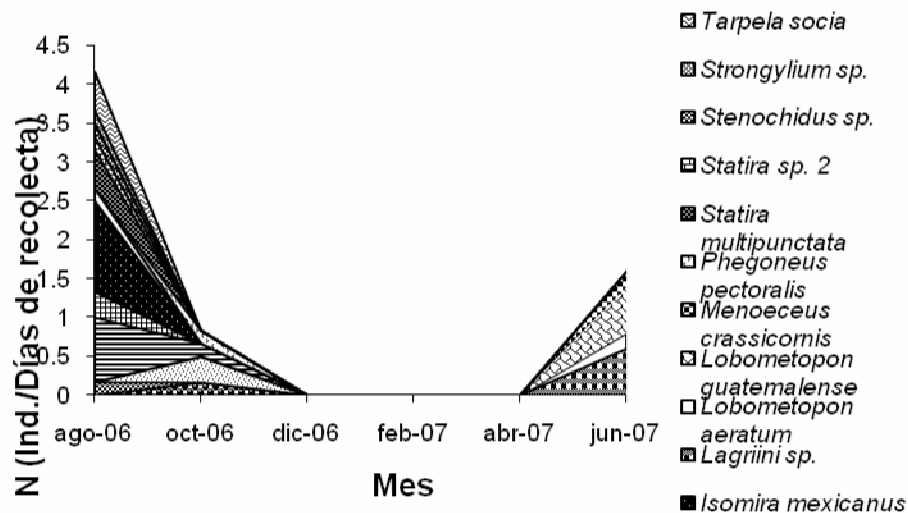
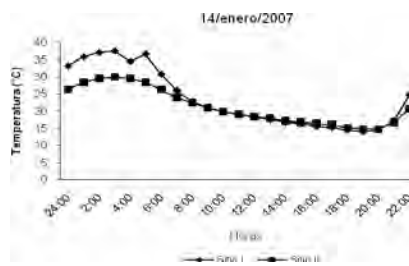


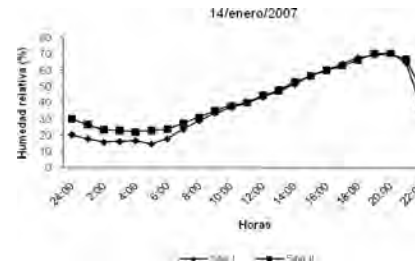
Figura 18. Distribución temporal del número de individuos (dividido entre el número de días de recolecta) de las especies epifitas no dominantes en Quilamula, Morelos.

4.5 Caracterización de los sitios de muestreo con trampas pitfall

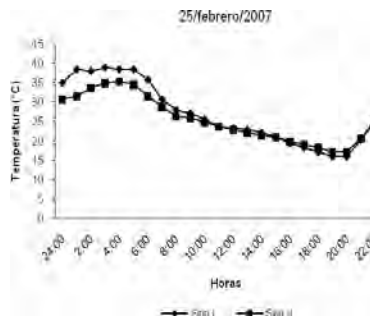
4.5.1 *Temperatura y humedad relativa.* Los valores de temperatura (°C) y humedad relativa (%) fueron similares en ambos sitios en febrero (Fig. 19 c, d), mayo (Fig. 19 g, h), julio (Fig. 19 i, j), agosto (Fig. 19 k, l) y septiembre (Fig. 19 m, n). Los valores variaron entre sitios (de manera notoria) en marzo (Fig. 19 e, f), y sólo ligeramente en enero (Fig. 19 a, b), octubre (Fig. 19 ñ, o) y noviembre (Fig. 19 p, q).



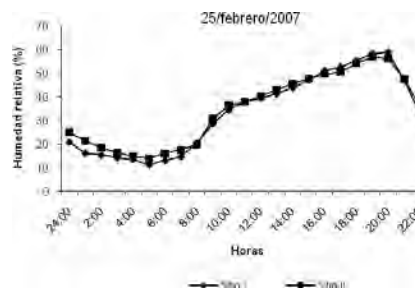
a



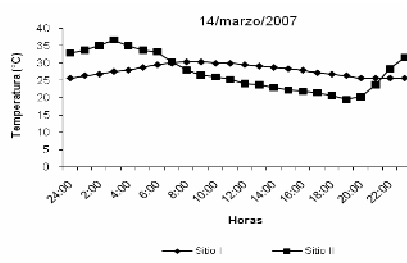
b



c



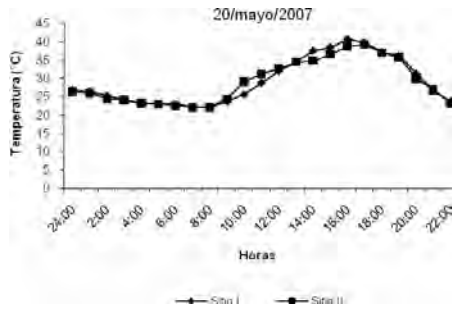
d



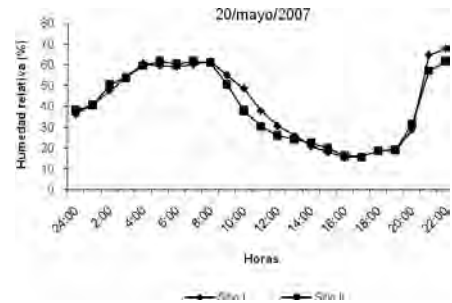
e



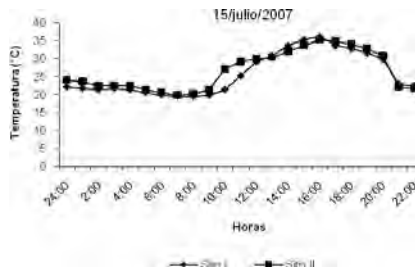
f



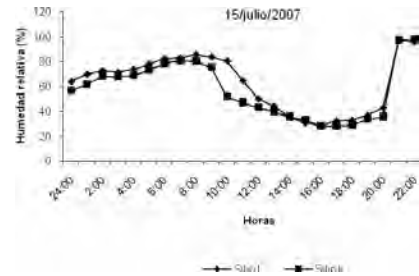
g



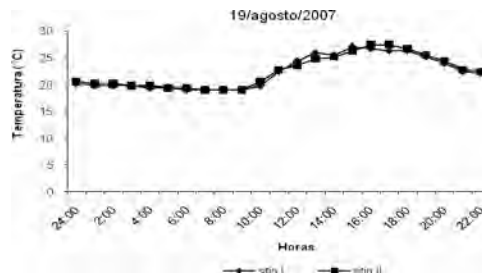
h



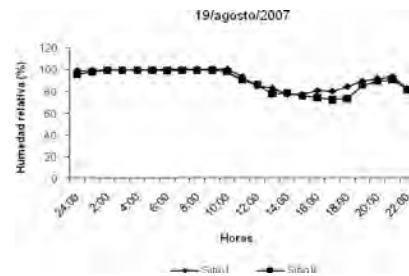
i



j



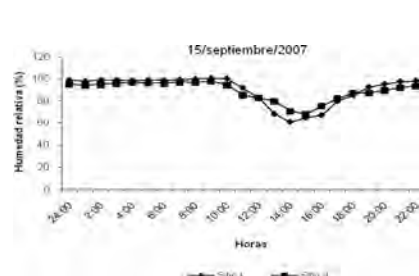
k



l



m



n

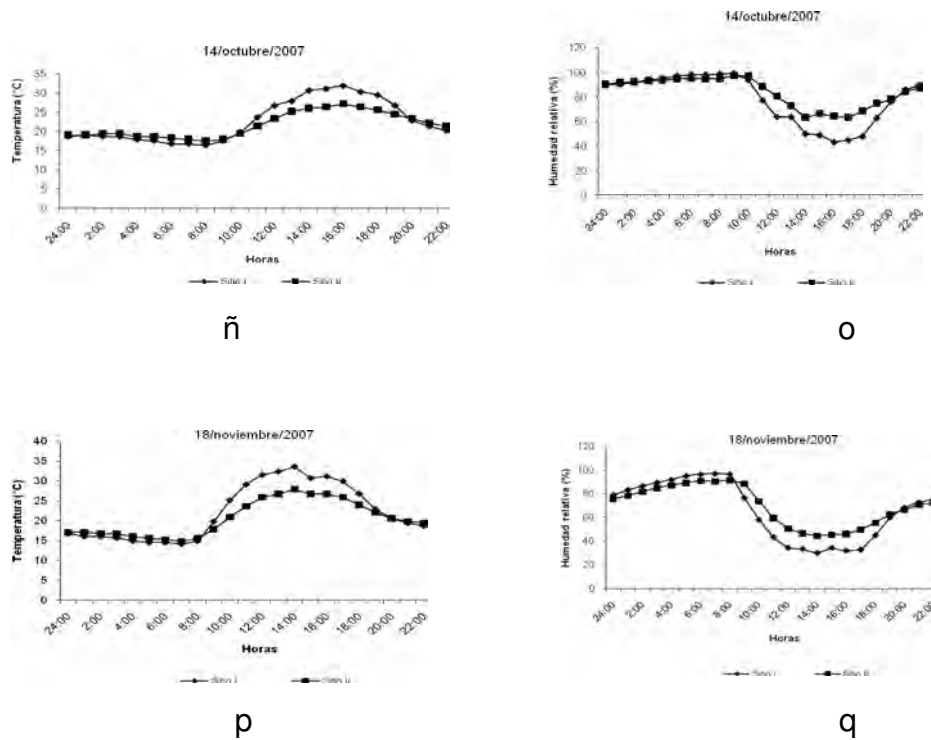


Figura 19. Valores de temperatura y humedad relativa en los sitios I y II, registrados en 24 horas, un día de cada mes, con excepción de diciembre de 2006, abril y junio de 2007.

4.5.2 Estructura de la vegetación. El sitio I (alterado y abierto) se ubicó en una ladera con orientación suroeste, en los 18° 30' 34.6" N y los 99° 00' 21.5" O, a una altitud de 1125 m s.n.m. El sitio II (preservado y cerrado) se ubicó en una ladera con orientación nor-noroeste, en los 18° 30' 37.1" N y los 99° 00' 10.7" O y a una altitud de 1167 m s.n.m. Durante el año de muestreo, la presencia de ganado fue continua en el sitio I y muy esporádica en el sitio II.

En el estrato arbóreo del sitio I se registraron 81 individuos y 16 especies en cinco cuadros de 100m². La especie dominante fue *Acacia cochliacantha* S. Watson. En la cubierta herbácea, se registraron 23 morfoespecies en cinco cuadros de 1m², con una cobertura promedio de 68.8%. Las especies dominantes pertenecen a las familias Rubiaceae (*Spermacoce* sp.), Asteraceae [*Zinnia americana* (Mill.)] y Euphorbiaceae (*Euphorbia stictospora* Engelm.).

En el estrato arbóreo del sitio II se registraron 153 individuos y 24 especies en cinco cuadros de 100m². La especie dominante fue *Lysiloma divaricatum* Benth. En

la cubierta herbácea se registraron 15 morfoespecies en cinco cuadros de 1m², con una cobertura promedio de 52.2%. La especie dominante fue la gramínea *Oplismenus burmannii* (Retz.). Las únicas variables que mostraron diferencias significativas entre sitios fueron la densidad del estrato arbóreo y la riqueza del estrato herbáceo (Cuadro 5).

Cuadro 5. Prueba de *t* para los valores promedio (\pm desviación estándar) de los parámetros de la estructura vegetal de los sitios de estudio. N=5, gl=8, *P*< 0.05. Estrato arbóreo: 100 m² c/u, estrato herbáceo: 1 m² c/u.

Parámetro	Sitio I (abierto)	Sitio II (cerrado)	<i>t</i>	<i>P</i>
Estrato arbóreo				
Densidad (No./100m ²)	16.6 \pm 3.3	32.6 \pm 8.9	3.8	0.005
Área basal (dm ² /100m ²)	5.8 \pm 2.4	7.7 \pm 2.1	1.4	0.206
Cobertura (m ² /100m ²)	92.31 \pm 41.8	74.50 \pm 27.20	0.8	0.448
Densidad especies (m ⁻²)	6.6 \pm 2.5	10.2 \pm 4.0	1.7	0.124
Especie dominante	<i>Acacia cochliacantha</i>	<i>Lysiloma divaricatum</i>		
Estrato herbáceo				
Densidad (No./ m ²)	66.2 \pm 22.1	40.6 \pm 27.3	1.4	0.184
Cobertura (dm ² /m ²)	21.5 \pm 22.2	12.3 \pm 15.90	0.7	0.469
Densidad especies (m ⁻²)	12.0 \pm 1.9	5.40 \pm 0.5	7.6	0.000
Especie dominante		<i>Oplismenus burmanni</i>		

4.6 Distribución temporal de la comunidad epigea del sitio I

4.6.1 *Número de especies e individuos.* Se registró un total de diez especies. La riqueza específica fue máxima en junio (3 especies) y nula en diciembre, enero, octubre y noviembre (Fig. 20). No se detectó un efecto de la precipitación sobre la riqueza de especies ($R^2= 0.012$, $P= 0.31$).

El mayor número de individuos se registró en febrero y mayo (5). No se detectó ninguno en diciembre, enero, octubre y noviembre (Fig. 20). No se detectó un efecto de la precipitación sobre el número de individuos ($R^2= 0.049$, $P= 0.503$).

Las especies en las que se agrupó el 71% de los individuos recolectados fueron: *Astrotus fasciculatus* (39%), *Statira multipunctata* (18%) y *Conibius troglodytes* (14%) (Fig. 21).

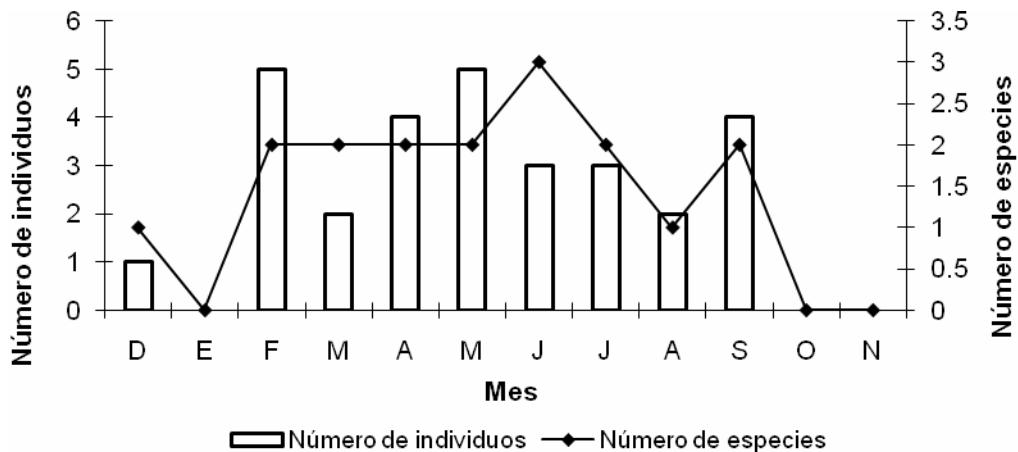


Figura 20. Número de especies e individuos epigeos registrados en el sitio I de muestreo; Quilamula, Morelos.

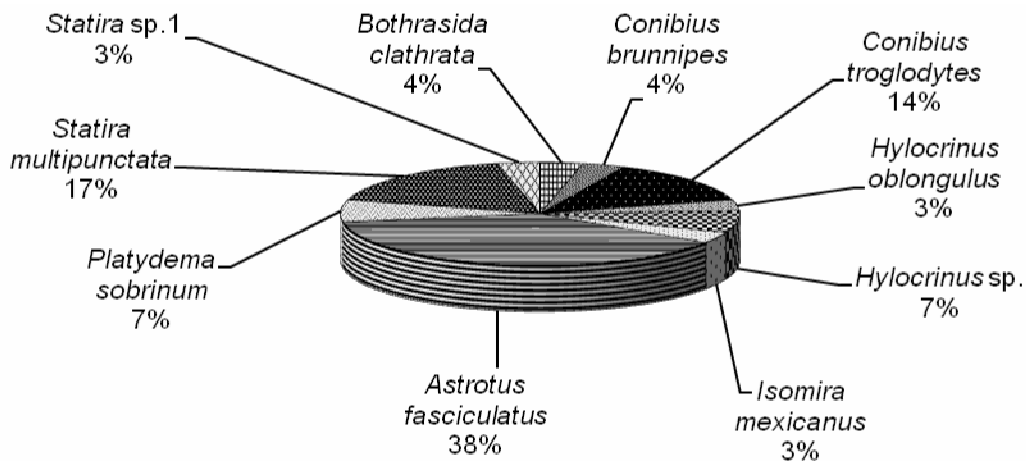


Figura 21. Abundancia relativa (%) de los tenebriónidos epigeos en el sitio I de muestreo; Quilamula, Morelos.

4.6.2 Frecuencia. En general, la frecuencia de todas las especies registradas en el sitio I fue baja. Las especies más comunes fueron *Conibius troglodytes* y *Astrotus fasciculatus* y cayeron en tres de las doce ocasiones en que se activaron las trampas. Cinco de las 10 especies se registraron en una sola ocasión: *Bothrasida clathrata*, *Conibius brunnipes*, *Hylocrinus oblongulus*, *Isomira mexicanus* y *Statira sp. 1* (Cuadro 6).

Cuadro 6. Fenograma de la comunidad epigea del sitio I. La presencia de la especie por mes se indica con una cruz. N= número total de meses en que la especie estuvo presente. F= frecuencia de la presencia de la especie en 12 ocasiones de muestreo.

	dic	ene	feb	mar	abr	may	jun	jul	ago	sept	oct	nov	N	F
<i>Bothrasida clathrata</i>										■			1	8.3
<i>Conibius brunnipes</i>					■								1	8.3
<i>Conibius troglodytes</i>			■			■		■					3	25
<i>Hylocrinus oblongulus</i>				■									1	8.3
<i>Hylocrinus sp.</i>	■						■						2	16.6
<i>Isomira mexicanus</i>								■					1	8.3
<i>Astrotus fasciculatus</i>			■		■	■							3	25
<i>Platydema sobrinum</i>				■			■						2	16.6
<i>Statira multipunctata</i>									■	■			2	16.6
<i>Statira sp.1</i>							■						1	8.3

4.6.3 *Diversidad, equitatividad y dominancia.* La diversidad más alta se registró en junio, mes en que se presentó el mayor número de especies (3). En diciembre y agosto se registró una sola especie, en estos casos, la diversidad y equitatividad fueron nulas y la dominancia fue máxima (Figs. 22, 24).

Con excepción de julio, mes en que las tres especies registradas estuvieron representadas por un individuo (resultando en la menor dominancia); en general, la distribución de los individuos fue dispar (Fig. 23). El número bajo de individuos y especies de Tenebrionidae a lo largo del año en el sitio I explica los valores bajos de diversidad, sin diferencias significativas entre los meses.

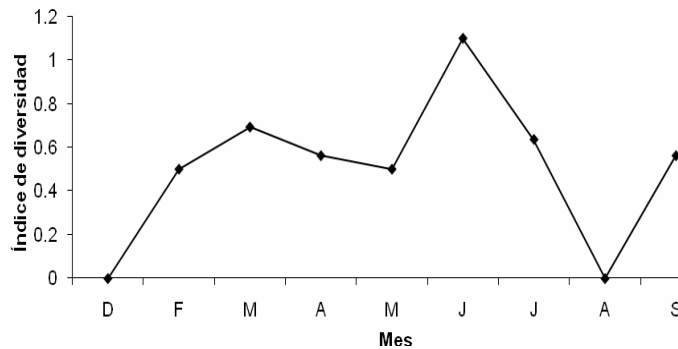


Figura 22. Variación temporal en los valores de diversidad de la comunidad epigea del sitio I; Quilamula, Morelos.

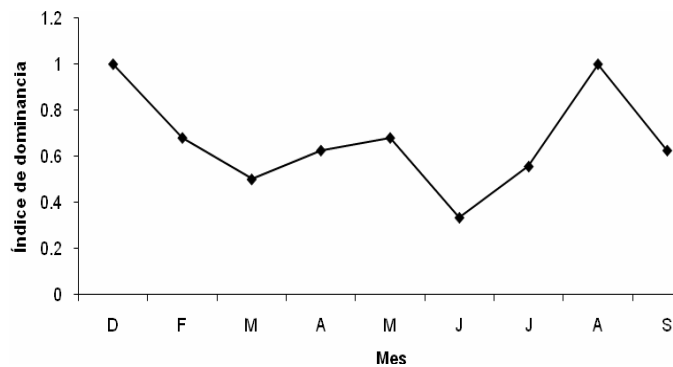


Figura 23. Variación temporal en los valores de dominancia de la comunidad epigea del sitio I; Quilamula, Morelos.

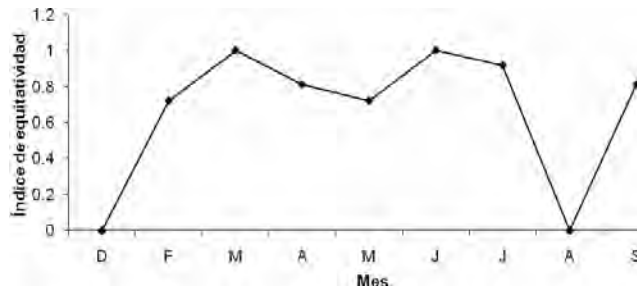


Figura 24. Variación temporal en los valores de equitatividad de la comunidad epigea del sitio I; Quilamula, Morelos.

4.6.4 *Distribución temporal de las especies epigeas del sitio I.* Se registró un número bajo de individuos y de especies. La especie dominante fue *Astrotus fasciculatus* con 11 individuos y se presentó en dos meses de la época de secas (febrero y abril) y al inicio de la época de lluvias (mayo). *Conibius troglodytes* y *Platydema sobrinum* también estuvieron presentes en ambas temporadas. De las especies registradas, *Statira multipunctata* se presentó durante la época de lluvias (agosto y septiembre), al igual que *Bothrasida clathrata* (septiembre), *Isomira mexicanum* (julio) y *Statira sp. 1* (junio) (Fig. 25).

Finalmente, *Conibius brunnipes* e *Hylocrinus oblongulus* se presentaron en una sola ocasión, pero en meses de la época de secas (abril y marzo, respectivamente) (Fig. 25).

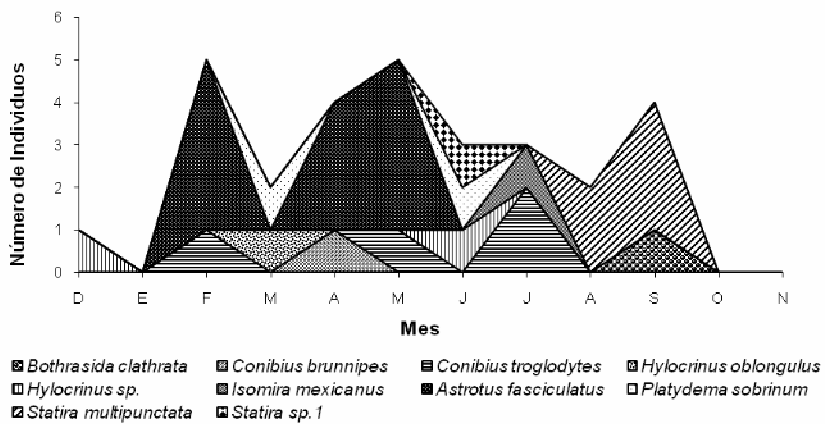


Figura 25. Distribución temporal del número de individuos de las especies epigeas del sitio I; Quilamula, Morelos.

4.7 Distribución temporal de la comunidad epigea del sitio II

4.7.1 *Número de especies e individuos.* Se registró un total de 14 especies. La riqueza específica más alta correspondió a diciembre, febrero y abril, meses en los que se registraron cinco especies. La riqueza más baja se registró en junio, agosto y octubre, meses en los que sólo se recolectó una especie (Fig. 26).

Se detectó un efecto de la precipitación sobre la riqueza ($R^2= 0.4480$, g. l.= 1, $P= 0.0103$).

Por otro lado, el mayor número de individuos se registró en marzo (18) y el menor en octubre (1) (Fig. 26). Asimismo, hubo un efecto de la precipitación sobre la abundancia ($R^2= 0.4309$, $P= 0.0121$).

Las especies que concentraron el 79% de los individuos recolectados en este sitio fueron: *Eleodes* sp. 2 (33%), *Eleodes* sp. 1 ca. *amaurus* (20%), *Hylocrinus oblongulus* (11%), *Platydema sobrinum* (8%) y *Astrotus fasciculatus* (7%) (Fig. 27).

Cabe señalar que con excepción de mayo y agosto, la riqueza de especies siempre fue mayor en el sitio II que en el sitio I (Fig. 28a). Por otro lado, el número de individuos fue mayor o igual en el sitio I de mayo a septiembre (Fig. 28b).

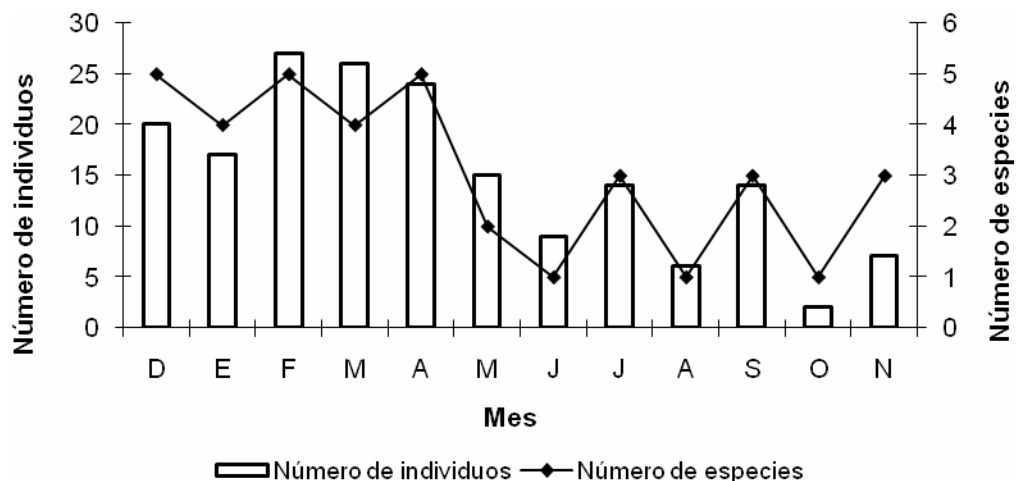


Figura 26. Número de individuos y especies epigeas registradas en el sitio II de muestreo; Quilamula, Morelos.

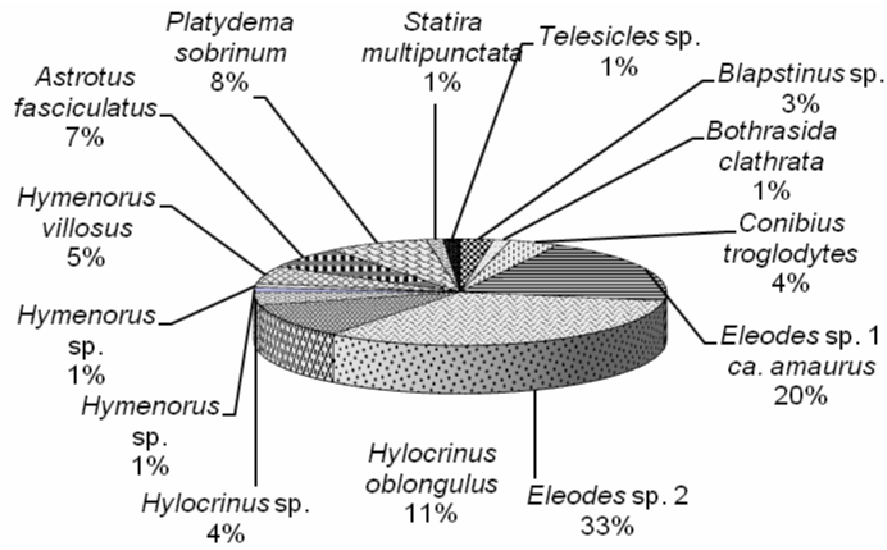
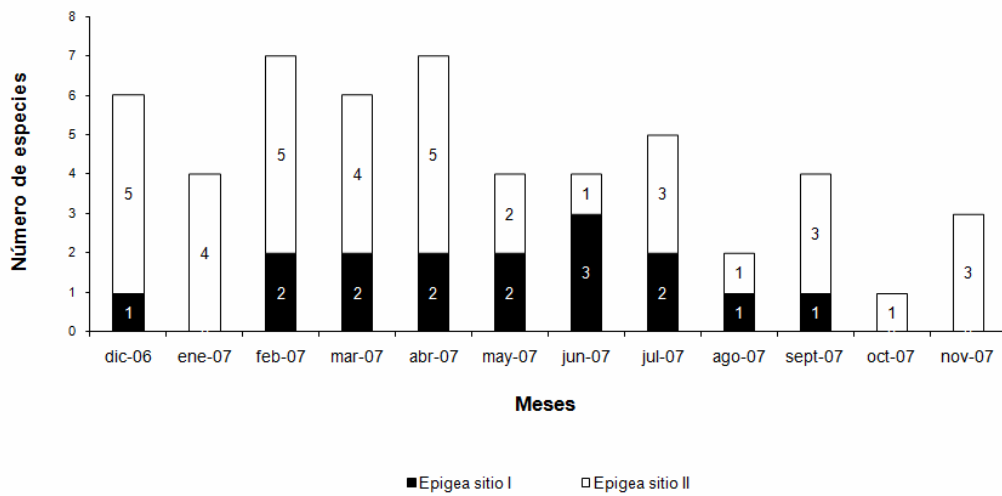
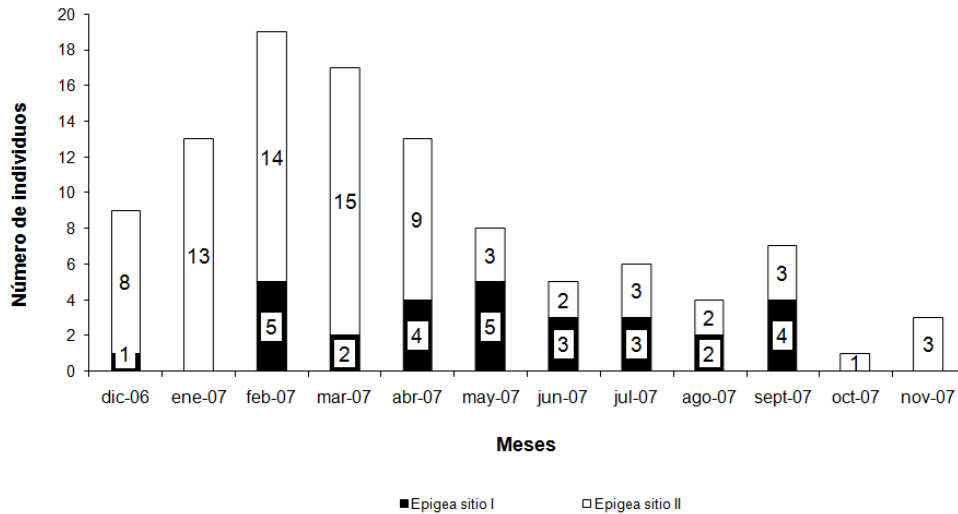


Figura 27. Abundancia relativa (%) de los tenebriónidos epigeos en el sitio II de muestreo; Quilamula, Morelos.



a



b

Figura 28. Comparación del número de especies (a) e individuos (b) epigeos registrados en los sitios I y II de muestreo; Quilamula, Morelos.

4.7.2 *Frecuencia*. La frecuencia de las especies epigeas del sitio II fue mayor que en el sitio I. La especie más común fue *Eleodes* sp. 1 *ca. amaurus*, presente en siete de doce ocasiones de muestreo. De manera similar, *Eleodes* sp. 2 estuvo presente en el 50% de las ocasiones del muestreo e *Hylocrinus oblongulus* en cinco de doce ocasiones. Por el contrario, las especies más raras, halladas en una sola ocasión fueron *Bothrasida clathrata*, *Hymenorus* sp. 1, *Hymenorus* sp. 2, *Statira multipunctata* y *Telesicles* sp. (Cuadro 7).

Cuadro 7. Fenograma de la comunidad epigea del sitio II. La presencia de la especie por mes se indica con una cruz. N= número total de meses en que la especie estuvo presente. F= frecuencia de la presencia de la especie en 12 ocasiones de muestreo.

	dic	ene	feb	mar	abr	may	jun	jul	ago	sept	oct	nov	N	F
<i>Blapstinus</i> sp.		■	■										2	16.67
<i>Bothrasida clathrata</i>										■	■		1	8.33
<i>Conibius troglodytes</i>			■		■	■							2	16.67
<i>Eleodes</i> sp. 1 <i>ca. amaurus</i>	■	■	■	■	■				■		■	■	7	58.33
<i>Eleodes</i> sp. 2	■	■	■	■	■							■	6	50
<i>Hylocrinus oblongulus</i>	■	■	■	■			■	■					5	41.67
<i>Hylocrinus</i> sp.	■							■	■				2	16.67
<i>Hymenorus</i> sp.2								■	■				1	8.33
<i>Hymenorus</i> sp.1										■	■		1	8.33
<i>Hymenorus villosus</i>	■		■										2	16.67
<i>Astrotus fasciculatus</i>					■	■	■		■				3	25
<i>Platydema sobrinum</i>				■	■	■	■						3	25
<i>Statira multipunctata</i>										■	■		1	8.33
<i>Telesicles</i> sp.												■	1	8.33

4.7.3 *Diversidad, equitatividad y dominancia.* La diversidad más alta se registró en abril, y, en general, en los meses de la época de secas: diciembre, enero, febrero y marzo. La diversidad más baja se detectó en tres meses de la época de lluvias: junio, agosto y octubre (Fig. 29). La equitatividad se mantuvo alta y constante durante la temporada de lluvias (de junio a noviembre) y la dominancia tuvo los valores más altos en junio, agosto y octubre, meses en los que todos los individuos capturados correspondieron a una especie: *Hylocrinus oblongulus* en junio y *Eleodes* sp. 1 *ca. amaurus* en agosto y octubre (Figs. 30, 31).

La prueba de *t* mostró diferencias significativas entre todos los meses de la época de lluvias con excepción de mayo y abril, meses de la época de secas (Fig. 29, anexo 3).

Asimismo, la diversidad de abril fue distinta a la de noviembre ($t_9 = 6.64$, $P = 0.001$), a pesar de que ambos meses fueran de la época de secas. Esto se debe a que la riqueza de especies y el número de individuos registrados en noviembre fueron bajos y muy similares a los de meses precedentes (de lluvias).

Junio, agosto y octubre, meses en los que se registró una especie, tuvieron diferencias significativas con diciembre (Fig. 29).

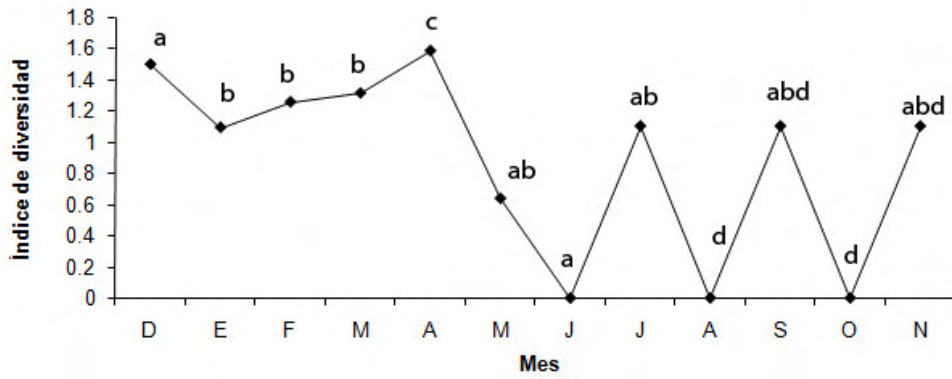


Figura 29. Variación temporal en los valores de diversidad de la comunidad epigea del sitio II; Quilamula, Morelos. Letras distintas indican diferencias significativas (prueba de t , $p < 0.05$).

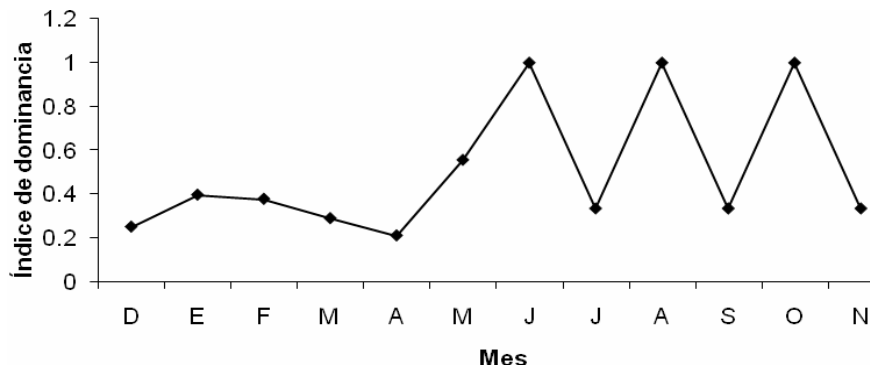


Figura 30. Variación temporal en los valores de dominancia de la comunidad epigea del sitio II; Quilamula, Morelos.

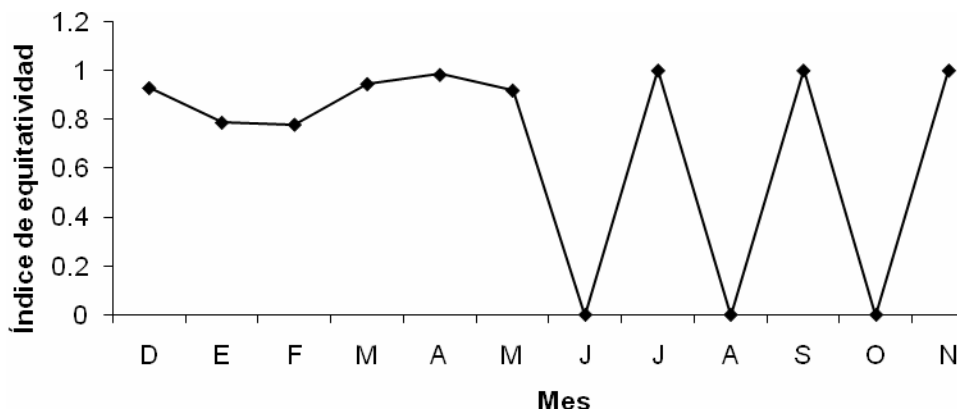


Figura 31. Variación temporal en los valores de equitatividad de la comunidad epigea del sitio II; Quilamula, Morelos.

4.7.4 Distribución temporal de las especies epigeas del sitio II. *Eleodes* sp. 2 fue la especie más dominante, con 25 individuos, y se presentó exclusivamente de diciembre a abril, así como en noviembre (época de secas). La segunda especie más dominante fue *Eleodes* sp. 1 *ca. amaurus*, que se presentó principalmente en meses de la época de secas: diciembre, enero, marzo, abril, noviembre y en dos meses de la época de lluvias: agosto y octubre (Fig. 32).

Se registraron menos individuos de las 12 especies restantes (8 o menos). *Hylocrinus oblongulus*, por ejemplo, también se presentó principalmente en la época de secas (Fig. 32).

Astrotus fasciculatus y *Platydemia sobrinum* se presentaron en tres meses (de lluvias y secas). Las especies de Alleculinae y Lagriinae fueron raras y presentaron y pocos individuos. En el primer caso, se registró un individuo de *Hymenorus* sp. 1 e *Hymenorus* sp. 2 en julio y septiembre. *Hymenorus villosus* se registró, en cambio, en enero y febrero. En el segundo caso, *Statira multipunctata* registró un individuo en septiembre y *Telesicles* sp. un individuo en septiembre (Fig. 32). Finalmente *Bothrasida clathrata* también fue una especie rara, y se presentó en septiembre, mes de la época de secas (igual que en el sitio I). *Conibius troglodytes*, y *Blapstinus* sp. se presentaron en dos meses de la época de secas (Fig. 32).

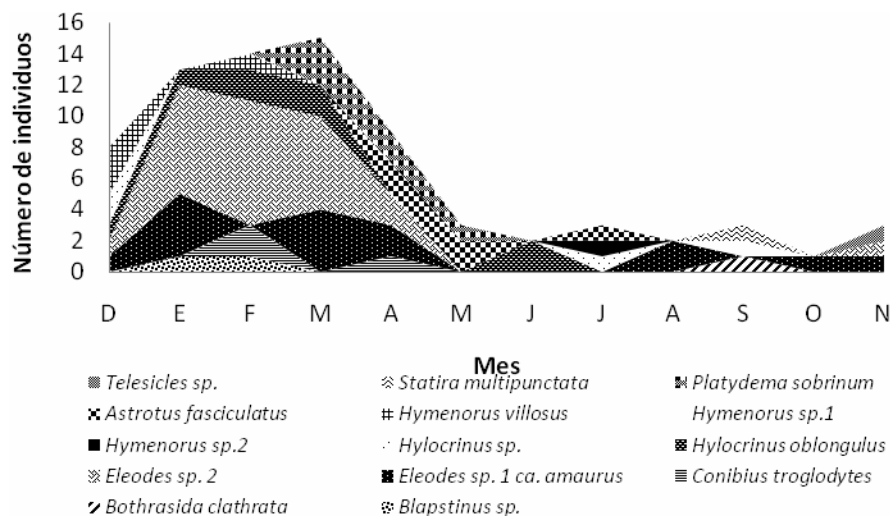


Figura 32. Distribución temporal de los individuos de las especies epigeas del sitio II; Quilamula, Morelos.

4.7.5 *Diferencias en la diversidad, riqueza y abundancia del sitio I y II.* Las pruebas de t para comparar la diversidad de los meses de ambos sitios se pudieron aplicar para diciembre, febrero, marzo, abril, mayo, julio y septiembre. De estos meses, sólo las diversidades de diciembre fueron significativamente distintas entre sí ($t_8 = 0.80$, $P = 0.002$). Asimismo, tanto la riqueza como la abundancia entre sitios fueron significativamente distintas ($t_{22} = 3.113$, $P = 0.005$ y $t_{22} = 2.449$, $P = 0.023$, respectivamente).

4.8 Riqueza de especies y bondad del muestreo

4.8.1 *Modelos de acumulación de especies.* En el caso de la comunidad xilobionte, el modelo de acumulación de especies que mejor se ajustó a los datos fue el modelo de Clench con los datos aleatorizados. El coeficiente de determinación correspondiente (R^2) fue de 0.997 y su asíntota indicó 31 especies. Esto quiere decir que se recolectaron 87.09% de las especies de esta comunidad (Cuadros 8 y 9, Fig. 33).

De manera similar, para la comunidad epífita, el modelo mejor ajustado fue el de Clench con los datos aleatorizados ($R^2 = 0.9996$). La asíntota correspondiente indicó 36 especies, es decir, que se recolectó el 58.3% de la fauna de este sustrato (Cuadros 8 y 9, Fig. 34).

Para la comunidad epigea del sitio I y considerando las trampas como muestras, el modelo de Clench fue el que mejor se ajustó a los datos ($R^2 = 0.9998$). La asíntota correspondiente indicó 18 especies, es decir, un reconocimiento del 55% de la fauna (Cuadros 8 y 9, Fig. 35).

Finalmente, para la comunidad epigea del sitio II, el modelo que mejor se ajustó a los datos fue el de Clench, cuando éstos se aleatorizaron ($R^2 = 0.9998$). La asíntota correspondiente tuvo un valor de 19 especies, indicando un reconocimiento del 73% de la tenebrifauna epigea de este sitio (Cuadros 8 y 9, Fig. 36).

4.5.2 *Calidad del muestreo.* El esfuerzo de recolecta necesario para conocer el 90% de la tenebrifauna de los distintos sustratos, parámetro conocido como tq , también fue calculado por el modelo asintótico mejor ajustado (Cuadro 8).

Para el caso de los tenebriónidos xilobiontes, se observa que al expresar dicho esfuerzo en muestras o días de recolecta, serían necesarios 56 días de recolecta, es decir, 17 días más de los invertidos para conocer el porcentaje

mencionado. También fue posible calcular el equivalente en número de individuos (4314).

En el caso de los tenebriónidos epífitos, el conocimiento de este porcentaje, a través del mismo método de recolecta, hubiera requerido 218 días o muestras, esto es, casi siete veces el esfuerzo invertido.

Se observa que para el sitio I se hubieran requerido 1382 trampas (7 veces más del número utilizado) o 120 semanas (10 años) para conocer el 90% de la fauna de este sitio.

En el sitio II, el esfuerzo de recolecta requerido hubiera sido menor: 673 trampas o 3.5 veces más trampas de las utilizadas originalmente, o bien 53 semanas (poco más de cuatro años de muestreo).

La proporción de la fauna conocida y el valor de la pendiente, calculados a partir del modelo de Clench también son parámetros de la calidad del muestreo (Jiménez-Valverde y Hortal 2003). La fauna mejor explorada o conocida fue la comunidad xilobionte (0.87), con una pendiente menor a 0.1 (0.09). De la tenebriofauna epífita se conoció un poco más de la mitad (0.58) y previsiblemente, la pendiente fue mayor a 0.1 (0.26) (Cuadro 9).

En el sitio 1 la proporción fue la menor de todas (0.46) y el valor de la pendiente fue similar al anterior (0.44). En el sitio II, la proporción fue mayor que en el sitio I (0.66) y el valor de la pendiente, consecuentemente menor (0.38) (Cuadro 9).

Cuadro 8. Modelos de ajuste de las curvas de acumulación de especies y los parámetros obtenidos según el esfuerzo de recolecta empleado y el tipo de datos utilizado para las comunidades xilobionte, epifita y epigea. Coeficiente de determinación (R^2), asíntota y esfuerzo de recolecta necesario para conocer el 90% de la fauna (t_q , donde $q=0.90$). Se incluye el número de especies observadas por comunidad.

Comunidad	Esfuerzo de recolecta	Clench			Especies observadas
		R^2	Asíntota	t_q	
Xilobiontes	Muestras (horas/colector)	0.997	30.7	56.1	27
Epifitos	Muestras (horas/colector)	0.999	35.9	218.5	21
Epigeos sitio I	Muestras (trampas)	0.999	17.8	1382.1	10
Epigeos sitio II	Muestras (trampas)	0.998	19.1	673.8	14

Cuadro 9. Parámetros de la calidad del inventario de cada comunidad obtenidos a partir de la curva ajustada al modelo de Clench: proporción de la fauna conocida ($Sobs/(a/b)$) y pendiente de la curva.

Comunidad	Esfuerzo de recolecta	Clench	
		Proporción de la fauna conocida	Pendiente
Xilobiontes	Muestras (h.colector)	0.878	0.093
Epifitos	Muestras (h.colector)	0.584	0.265
Epigeos sitio I	Muestras (trampas)	0.560	0.009
Epigeos sitio II	Muestras (trampas)	0.733	0.006

4.8.2 *Estimadores no paramétricos*. Todos los estimadores utilizados mostraron valores aproximados al indicado por el modelo de acumulación de especies de Clench (Cuadro 12). En el caso de la comunidad xilobionte, todos los estimadores utilizados alcanzaron la asíntota. El Jackknife de segundo orden, por ejemplo, lo hizo a las 150 h de recolecta (Fig. 33). En el caso de la comunidad epifita, ningún estimador alcanzó la asíntota (Fig. 34).

Los valores que coincidieron con la asíntota del modelo de Clench, corresponden al ICE (36.3 ± 2.59) y al Jackknife de segundo orden (39.27 ± 2.1) (Cuadro 10).

De la misma manera, en el caso de la comunidad epigea del sitio I, la curva empírica no se acercó a la asíntota (Fig. 35). El único estimador que la alcanzó fue el ACE con un valor similar al calculado a través de la asíntota del modelo de Clench (17 ± 1.15). En el sitio II, la pendiente de la curva empírica no resultó tan abrupta como en el sitio I. A pesar de ello, no se observó una aproximación a la asíntota (Fig. 36). El estimador ICE alcanzó la asíntota en la trampa 142, prediciendo 20 especies ± 0.01 , seguido por el Jackknife de segundo orden, que alcanzó la asíntota en la trampa 151 con un valor de 20.97 ± 0.01 . Ambos estimadores calcularon un valor similar al modelo de acumulación de especies de Clench (19) (Cuadro 10).

Cuadro 10. Estimadores no paramétricos ACE, ICE, Chao 1, Chao 2, Jackknife 1, Jackknife 2 (\pm desviación estándar) calculados para cada comunidad de Tenebrionidae muestreada. Se muestran los valores correspondientes al modelo de acumulación de especies de Clench y las especies observadas.

	ACE	ICE	Chao 1	Chao 2	Jack 1	Jack 2	Modelo de Clench	S_{obs}
Xilobiontes	30.1 \pm 0.9	30.4 \pm 0.01	28.5 \pm 2.2	28.6 \pm 2.2	31.9 \pm 2.1	32 \pm 1.85	31	27
Epifitos	28.2 \pm 1.6	36.3 \pm 2.6	26.2 \pm 5.4	34.3 \pm 10.9	31.7 \pm 3.6	39.3 \pm 2.1	36	21
Epigeos sitio I	16.7 \pm 1.1	17.6 \pm 1.01	13.3 \pm 4.1	13.3 \pm 4.1	15 \pm 2.2	17.9 \pm 0	18	10
Epigeos sitio II	18.6 \pm 0	19.4 \pm 0.01	19 \pm 6.0	16.5 \pm 3.1	19 \pm 2.61	21 \pm 0.9	19	14

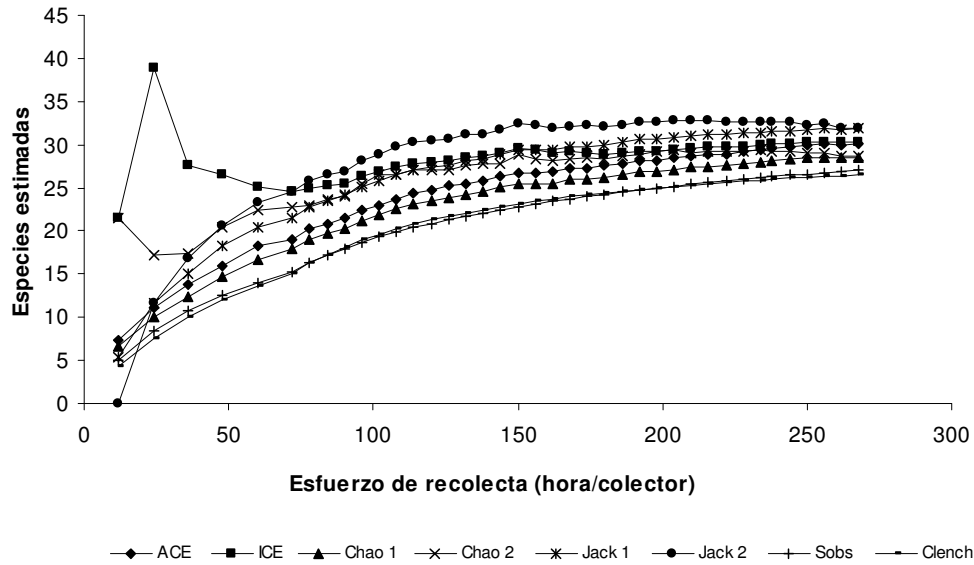


Figura 33. Curva con los valores de los estimadores no paramétricos comparados con los valores observados y los generados por el modelo de ajuste de Clench para la comunidad xilobionte.

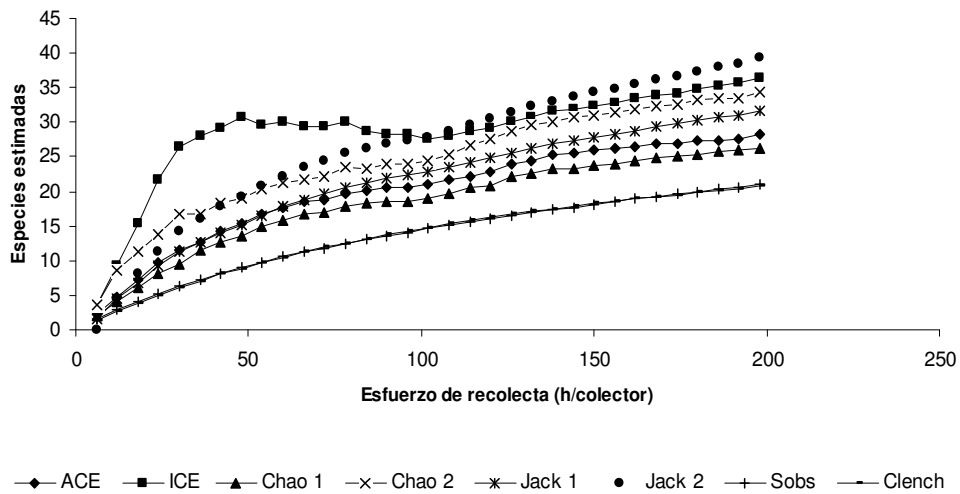


Figura 34. Curva con los valores de los estimadores no paramétricos comparados con los valores observados y los generados por el modelo de ajuste de Clench para la comunidad epifita.

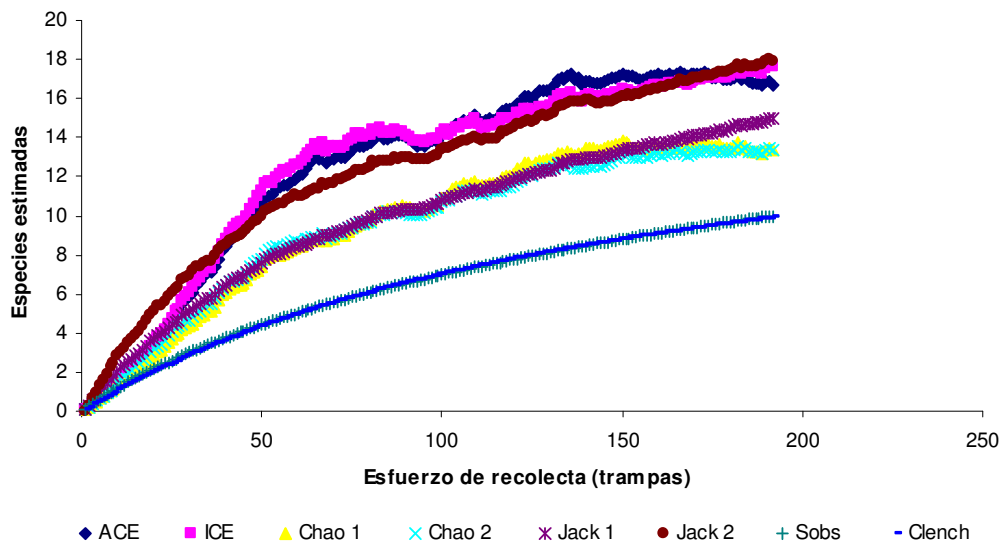


Figura 35. Curva con los valores de los estimadores no paramétricos comparados con los valores observados y los generados por el modelo de ajuste de Clench para la comunidad epigea del sitio I. Las muestras son las trampas utilizadas.

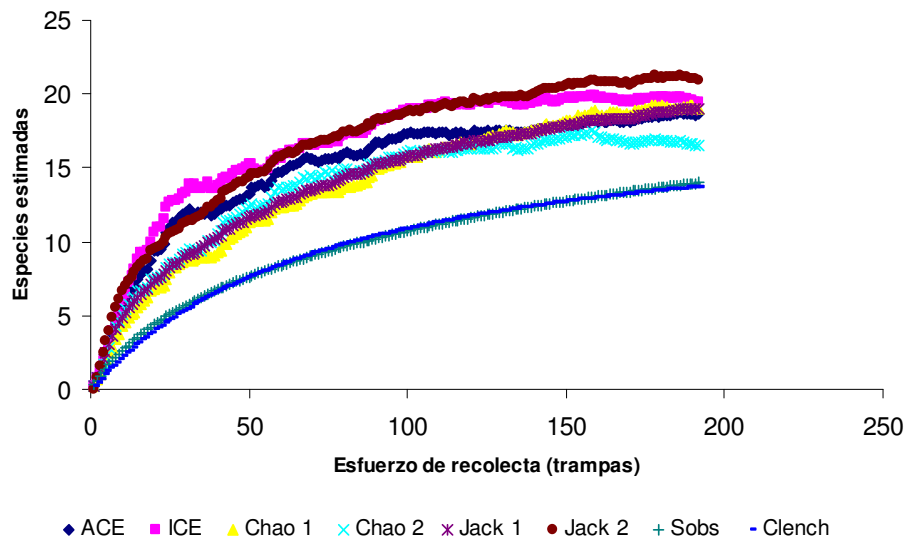


Figura 36. Curva con los valores de los estimadores no paramétricos comparados con los valores observados y los generados por el modelo de ajuste de Clench para la comunidad epigea del sitio II. Las muestras son las trampas utilizadas.

5. DISCUSIÓN

5.1 Similitud

La comunidad xilobionte y epifita compartieron más especies con las comunidades epigeas que entre sí (Cuadro 2). El análisis de agrupamiento reveló que existe mayor similitud entre la comunidad xilobionte y la comunidad epigea del sitio II que con la del sitio I. Es posible que la disminución de troncos (hábitat de la comunidad xilobionte) en el sitio I, que es abierto y alterado, esté relacionada con los resultados observados.

En cambio, la similitud entre la comunidad xilobionte y la del sitio II refleja la situación en un ambiente mejor conservado. El valor fue de 34%, es decir, el segundo valor de similitud más alto después del de ambas comunidades epigeas y refleja la relación estrecha (ecológica y espacial) entre ambos hábitats. Los troncos y ramas muertos no sólo son continuos con el suelo, también son parte del detritus y están próximos a integrarse a éste.

La baja similitud, aunque no nula, entre la comunidad epifita y xilobionte o entre las comunidades epigeas y la epifita indica que las fronteras entre comunidades son difusas, sobre todo para las especies más vágiles. La presencia de algunas especies en uno u otro hábitat podría deberse a que estén explotando ambos, o a que se encuentren en alguno de ellos de manera transitoria.

Una de las especies compartidas entre las comunidades epigea del sitio I y xilobionte, *Conibius brunripes*, se encuentra frecuentemente en el suelo y debajo de las piedras (Doyen 1988) y no sería improbable que utilizara la corteza de troncos como refugio, tal y como lo hacen otras especies epigeas, por ejemplo *Eleodes* (Doyen y Tschinkel 1974).

Por otro lado, a pesar de que el ciclo de vida de muchas especies xilobiontes transcurre en el tronco hospedero, la dispersión y colonización de un nuevo hábitat implica el desplazamiento a través del vuelo (aunque muchas especies no sean voladoras activas), o a través del suelo. Hay tenebriónidos fungívoros-xilobiontes, como *Bolitotherus cornutus*, cuyo desplazamiento se lleva a cabo de esta manera (Starzomski 2000). En este estudio, *Platydema sobrinum*, especie fungívora y xilobionte fue capturada en trampas pitfall. Es probable que se desplace de ambas formas, ya que

también ha sido capturada en trampa de luz (Cifuentes-Ruiz y Zaragoza-Caballero datos no pub.).

La presencia de *Hylocrinus oblongulus*, *Hylocrinus* sp., *Hymenorus* sp. 2 e *Hymenorus villosus* en el suelo, además del sotobosque, es más difícil de explicar, porque vuelan. No se podría descartar la termorregulación, el refugio o el forrajeo durante su captura en uno u otro sustrato. La ubicación ecológica de estas especies se discute más adelante (ver *estimación de la riqueza*).

La comunidad epifita y xilobionte exhibieron la menor similitud, sin embargo, dados los valores de frecuencia de recolecta (Cuadros 6 y 7) para las cinco especies que compartieron (*Hylocrinus oblongulus*, *Hylocrinus* sp., *Hymenorus* sp. 2, *H. villosus* e *H. parvus*), es probable que éstas sí pertenezcan a ambas comunidades y que utilicen los troncos como refugio, tal y como ocurre para otras especies fitófagas de Alleculinae, subfamilia de *Hymenorus* (Dajoz 2001).

5.2 Distribución temporal de Tenebrionidae en Quilamula, Morelos

5.2.1 Comunidad xilobionte. La dependencia de recursos no asociados directamente al inicio de la precipitación puede explicar el efecto retardado de este factor ambiental sobre la estructura de la comunidad xilobionte, mismo que consistió en la disminución de la riqueza sólo durante el mes más seco: abril.

Eventualmente, la humedad sí puede ser un factor limitante para el desarrollo o la sobrevivencia de la fase larval de muchas especies xilobiontes. En ambientes templados, por ejemplo, se ha registrado la variación estacional de ciertos aspectos reproductivos (*e.g.* la densidad de los huevos), como un reflejo del cambio físico y nutricional del tronco hospedero (Haack y Slansky 1987).

En el presente estudio, la precipitación fue casi nula desde el mes de diciembre, y esta situación se mantuvo hasta abril, mes en el que las condiciones de sequía fueron más pronunciadas. Es probable que la disponibilidad de troncos húmedos de varias especies se haya mantenido alta por lo menos hasta febrero, mes durante el cual se registró una riqueza mediana de especies (10) y la abundancia muy alta de una de ellas (*Adelina bifurcata*). Los valores altos y similares de la abundancia en la mayoría de los meses (inclusive en la temporada de secas) explican que no haya habido una asociación

entre este parámetro y la distribución de la precipitación en el año (mínima en tres de los siete meses de muestreo). Lo mismo puede decirse de la riqueza con relación a la precipitación, pues con base en las pruebas estadísticas aplicadas, exceptuando a abril con octubre, el resto de los meses no presentó un número diferente de especies entre sí.

Sin embargo, el efecto de las condiciones de la época de secas y de lluvias en esta comunidad sí se reflejó en el índice de diversidad (que considera los dos parámetros anteriores). Durante el 2006 comenzó a llover abundantemente desde mayo, pero la mayor diversidad se presentó en agosto y no antes, es decir, no en el muestreo inmediato anterior (junio). El mayor número de especies también se registró en agosto (17). La menor diversidad se registró en febrero, un mes de la época de secas, y fue menor que la de abril (mes con la menor riqueza) debido a la alta abundancia que presentó una sola especie (*Adelina bifurcata*), hecho que también se reflejó en el valor del índice de dominancia, que fue el mayor para todos los muestreos.

Otra forma de entender el efecto de las estaciones en la comunidad xilobionte es a través de la distribución temporal de cada especie. Diecisiete de las 27 especies estuvieron presentes, o exhibieron su pico máximo de abundancia en la temporada de lluvias; tal fue el caso de: *Adelina latiramosa*, *Adelina quadridentata*, *Adelina plana*, *Adelonia sulcatulus*, *Blapstinus* sp., *Conibius brunnipes*, *Conibius troglodytes*, *Cymatothes tristis*, *Hylocrinus* sp., *Hymenorus parvus*, *Hymenorus* sp. 2, *Hymenorus villosus*, *Hypogena tricornis*, *Platydema nigratum*, *Platydema sobrinum*, *Platydema* sp. y *Wattius cucullatus*. Estas especies concentraron el 17.16% de la abundancia total.

Por el contrario, la distribución temporal de tres de las seis especies más abundantes, indica que sus picos de abundancia se presentaron en la época de secas. En total, once especies se presentaron en mayor cantidad en esta época, concentrando el 83.79% de la abundancia total de la comunidad. Además de la expresión de *A. bifurcata*, que representó el 30% de la abundancia, otras especies dominantes fueron *Platydema excavatum* (23%), *Sitophagus uniformis* (14%) y *Gnatocerus curvicornis* (8.5%). Durante la época de secas, pero en menores cantidades, se registraron: *Adelina pallida*, *Alleculinae* sp., *Hylocrinus oblongulus*, *Hymenorus* sp. 2, *Hymenorus* sp. 3, *Hypogena biimpressa* y *Sitophagus hololeptoides*.

Con respecto a los grupos tróficos de algunas de las especies registradas y sus implicaciones en la fenología, se observó que las especies de *Adelina* (*A. bifurcata*, *A. latiramosa*, *A. pallida*, *A. plana* y *A. quadridentata*) y *Sitophagus* (*S. uniformis* y *S. hololeptoides*), exhiben la morfología dorso-ventralmente aplanada típica de los coleópteros floeófagos o consumidores de floema en árboles moribundos o recientemente derribados [también denominados cambiófagos secundarios (Haak y Slansky 1987)].

La expresión temporal de las dos especies más abundantes de *Adelina*: *A. bifurcata* y *A. latiramosa*, parece ser segregante (Fig. 25 b), pues exhiben sus picos máximos de abundancia en meses distintos: febrero y octubre, respectivamente. Sin un panorama fenológico más completo (*i.e.* todos los meses y varios años de muestreo) sería precipitado hablar de algún tipo de interacción interespecífica; competencia, por ejemplo. Sin embargo, no se podría descartar que las diferencias en la abundancia de las especies radiquen en sus hábitos alimentarios (particularmente, en la monofagia o polifagia). Atkinson y Equihua (1986) encontraron que para los coleópteros escolítidos y platipódidos (xilobiontes) de la región de BTC de Chamela, Jalisco, la floeofagia es un hábito alimentario asociado a la monofagia. Sin embargo, en el presente estudio se registraron al menos dos sustratos vegetales para la especie más abundante, *A. bifurcata*: *Bursera lancifolia* y *Conzattia multiflora*. Su carácter dominante se podría explicar por el hábito de la polifagia o por la dominancia de las especies arbóreas que preferentemente explota en el lugar (*e.g.* *C. multiflora*). La alta frecuencia registrada para esta especie en relación con el resto de las especies del mismo género (*i.e.* presente en 22 de 40 días de recolecta), podría ser una evidencia en este sentido. En lo referente al tiempo en el que se presentó su mayor abundancia (febrero), la prevalencia de los troncos examinados en esta época del año en condiciones de sombra y de cierta humedad tuvo que haber jugado un papel importante. Otra evidencia de la dominancia de esta especie proviene de los registros de tres trampas de luz activadas mensualmente durante 1996 en Huautla, una localidad cercana a los sitios de recolecta del presente estudio (a 10 km aprox.): el 22% de los individuos recolectados de Tenebrionidae correspondieron a *Adelina bifurcata* (Cifuentes-Ruiz y Zaragoza-Caballero datos no pub.).

Otra especie xilobionte relativamente abundante, *P. excavatum*, se registró en los troncos de al menos tres especies de *Bursera*: *B. sp.*, *B. lancifolia* y *B. aloexylon*. *Sitophagus uniformis*, al igual que *Gnatocerus curvicornis* se hallaron en troncos de *Bursera sp.* y *A. pallida* en los troncos de una especie no identificada, conocida comúnmente como “zapotillo”.

Además de la disponibilidad relativamente continua (aunque no igualmente abundante) de los troncos de varias especies, con cierto grado de humedad; el estado físico relativamente íntegro de la madera hospedera es un factor importante para el establecimiento de estos organismos (Jonsell y Ehnström 1998), dado el recurso alimentario que muchas especies explotan, es decir, el *cambium* o floema. Míss y Deloya (2007) registraron la mayor abundancia de Tenebrionidae en troncos en las etapas II y III de descomposición. Según la clasificación utilizada (Castillo y Reyes-Castillo 2003), es en esta fase cuando la corteza del tronco se desprende con cierta facilidad pero la madera continúa consistente y sólo puede ser partida con un hacha. El estado de los troncos examinados en el presente estudio corresponde con esta descripción para las especies mencionadas, con excepción de *Platydema sobrinum* y *Gnatocerus curvicornis*, halladas en troncos preferentemente en etapa III de descomposición, es decir, troncos con corteza suelta, con la madera blanda. Aunque las especies de *Platydema* están asociadas a hongos poliporoides (Doyen 1988), sus requerimientos de hábitat deben ser diferentes, ya que *P. sobrinum* se recolectó en troncos con distintas características (e.g. etapa de descomposición) y fue menos abundante, aunque más frecuente que *P. excavatum*.

5.2.2 Comunidad epífita. Independientemente de que el método y el esfuerzo de recolecta insuficientes expliquen la baja frecuencia de la mayoría de las especies epífitas; la estructura de esta comunidad, como gremio herbívoro, o al menos como una comunidad cuyo hábitat principal es la vegetación, mostró los cambios esperados en un bioma con este tipo de estacionalidad, es decir, una disminución de la riqueza, abundancia (y diversidad) en la época de secas.

En los bosques tropicales caducifolios, el momento y la duración de la precipitación afectan profundamente la dinámica del sistema, a través de cambios en la productividad primaria, la fenología vegetal y otros procesos (McLaren y McDonald

2005). Durante la temporada de secas, la vegetación responde al estrés hídrico desprendiendo sus hojas (Holbrook *et al.* 1995) y esta respuesta se da por un cambio en la humedad del suelo y la demanda de la evaporación atmosférica. El inicio de la temporada de lluvias, por otro lado, desencadena procesos de germinación y desarrollo foliar (Reich y Borchert 1982).

Numerosos estudios han documentado la disminución en la abundancia de los grupos de herbívoros o asociados a las hojas en la época de secas (*e.g.* Janzen 1968, 1973; Wolda 1980). En el presente estudio, agosto fue el mes con la diversidad más alta. Diciembre, febrero y abril, meses de la estación de secas, presentaron una riqueza menor a la de agosto, octubre y junio, meses de la temporada de lluvias. Para abril y febrero, la abundancia también fue baja. En el caso de diciembre, la abundancia no fue baja, pero se concentró en *Cyrtomius chevrolati*, que se recolectó sobre las flores de árboles a lo largo del lecho de un arroyo temporal. A pesar de tratarse de un mes correspondiente a la época de secas, el hallazgo de esta agregación no es extraño porque la fenología del recurso de este coleóptero, en este caso, las flores, también depende de las condiciones locales de profundidad del suelo y humedad (Bullock y Solís-Magallanes 1990).

Las especies de la tribu Epitragini son típicamente epifitas. Las especies de *Cyrtomius*, en particular, se encuentran frecuentemente sobre las flores de árboles y arbustos de leguminosas (Doyen 1988). De manera similar, las especies de *Bothrotres* se han recolectado sobre pasto, arbustos, flores y caminos arenosos (Dunford *et al.* 2005). Los registros de la CNIN para el género *Cyrtomius* abarcan los meses de agosto a noviembre, y los de la tribu corresponden a los meses de junio a noviembre, indicando una alta estacionalidad en este grupo, que se expresa, por lo tanto, con mayor frecuencia, durante la época de lluvias (Cifuentes-Ruiz 2006).

Se ha visto que, en promedio, la precipitación pluvial tiene un efecto en la abundancia de las comunidades de artrópodos tres semanas después de su comienzo. De manera directa, la disponibilidad de agua provoca cambios en el desarrollo, la reproducción y la conducta de los insectos. De manera indirecta, la reanudación de estos procesos puede inducirse por la disponibilidad de alimento (productividad primaria o consumidores) que la lluvia trae consigo (Tanaka & Tanaka 1982; Denlinger 1986).

5.2.3 *Comunidad epigea sitio I.* La especie más abundante en el sitio I fue *Astrotus fasciculatus*, con 11 individuos. No fue exclusiva de este sitio, aunque sí más abundante que en el sitio II (más del doble). En el sitio I, los registros corresponden a dos meses de la época de secas: febrero y abril y a un mes de la época de lluvias: mayo. En el sitio II, tres ejemplares fueron recolectados en la época de lluvias (mayo y julio) y uno en la época de secas (abril). Asimismo, un ejemplar de otro género, pero de la misma tribu de tenebriónidos de élitros fusionados, *Bothrasida clathrata*, fue recolectado en cada sitio durante el muestreo de septiembre. Sánchez-Piñero y Aalbu (2002) han definido a los géneros de esta tribu y otras dentro de Pimeliinae como géneros *altamente adaptados a condiciones áridas*. Con respecto a la fenología de los Asidini, Doyen (1988) comenta que muchas especies están activas durante el día y tienen una actividad estacional reducida. Para el caso de Chamela, sitio con BTC, el único registro de esta tribu (*Trichiasida lutulenta*) corresponde a diciembre y el autor sugiere que la actividad se concentra en la temporada de secas. Los registros del presente estudio indicarían que para *Astrotus fasciculatus*, la actividad no es tan restringida en el tiempo, ni tampoco exclusiva de una estación. En el caso de *Bothrasida clathrata*, hubo ejemplares que se recolectaron manualmente en julio, agosto y octubre, registros que, junto con los de septiembre, indicarían cierta estacionalidad en su actividad (correspondiente a la época de lluvias). Un aspecto notable de las especies mencionadas y de *Conibius brunnipes*, especie áptera que sólo fue recolectada en el sitio I, es su tolerancia al disturbio, al menos en términos de la estructura de la vegetación. Cabe mencionar que al levantar una trampa en el sitio I (sin que estuviera activa), se observó una agregación de individuos de esta especie cerca del cadáver de un carábido de gran tamaño (*Calosoma* sp.), por lo que no habría que descartar el hábito carroñero de esta especie.

5.2.4 *Comunidad epigea sitio II.* La fenología del sitio II de Tenebrionidae refleja, en buena medida, la fenología de las dos especies más abundantes y más frecuentemente recolectadas en las trampas pitfall: *Eleodes* sp. 1 *ca. amaurus* y *Eleodes* sp. 2, que concentraron el 53% de la captura. Se puede encontrar una probable explicación para el comportamiento de su abundancia considerando los recursos alimenticios disponibles

para ese momento en la zona y el gremio trófico o grupo funcional al que consecuentemente pueden pertenecer, según los reportes previos en la literatura.

Es notable, por ejemplo, que ambas especies se hayan presentado principalmente en la época de secas. En los bosques tropicales caducifolios se registra un pico en la producción de hojarasca (compuesta por hojas, semillas y frutos) en la temporada de secas; además de presentarse episodios de floración, fructificación y dispersión de semillas con distinta intensidad (Bullock y Solís-Magallanes 1990; Lawrence 2005). En general, se menciona que en ambientes más áridos como pastizales y matorrales, las especies de *Eleodes* se alimentan de detritus vegetal y son depredadoras de semillas (Crawford 1981; Thompson 1985; Wiens *et al.* 1995). En ambientes templados, se alimentan de conos estaminados y de vegetación herbácea viva o seca (Doyen y Tschinkel 1974). En el presente estudio, los picos de densidad para estas especies se registraron de enero a marzo. En estudios previos sobre la fenología de la vegetación de BTC de otras regiones (*e.g.* Jamaica), se ha observado que los episodios de floración ocurren en promedio 7 meses después de la primera precipitación importante y son seguidos por un periodo de fructificación uno o dos meses después (McLaren y McDonald 2005). Se carece de observaciones que confirmen tales episodios en la fenología reproductiva vegetal del área de estudio de abril a junio de 2007, (si consideramos que la primera precipitación importante previa ocurrió en septiembre de 2006). Sin embargo, si el aumento en la abundancia de *Eleodes* spp. en los tres primeros meses del año no necesariamente coincidió con un pico de floración y fructificación, sí coincidió con una acumulación importante de hojarasca y con un banco de semillas disponible. Con relación a este último punto, aunque en general se sabe que la producción y dispersión de semillas en estos ambientes está acoplada para ocurrir poco antes del inicio de la temporada de lluvias, asegurando con ello la disponibilidad de agua para la germinación y el reclutamiento de la planta, hay especies del BTC que producen semillas a lo largo de la época de secas porque tienen adaptaciones que las protegen de la deshidratación y que, de hecho, requieren de la acción prolongada de la radiación solar (una cubierta gruesa, cantidades importantes de aceites, etc.) (McLaren y McDonald 2005).

En este sentido, los hábitos detritívoros y granívoros del género, previamente documentados para otras regiones, coincidirían para esta zona, no obstante, sólo las observaciones más puntuales sobre su ciclo de vida confirmarían esta idea.

También es notable la ausencia de estas especies en el sitio I a lo largo de un año de captura, lo que apunta en dos direcciones: en primera instancia, en las condiciones microambientales que las diferencias en la densidad y riqueza vegetal pueden estar ocasionando en el suelo de cada sitio. Si bien los registros de humedad y temperatura entre ambos sitios son muy similares, muchos otros factores podrían estar influyendo, por ejemplo, la calidad del alimento y la variedad de refugios. En un estudio de distribución microgeográfica y separación del hábitat de algunas especies de Tenebrionidae en un pastizal montano, Doyen y Tschinkel (1974) encontraron que algunas especies de *Eleodes* se hallaban con mayor frecuencia bajo troncos en descomposición que en otro tipo de sustrato: cubierta herbácea, ascículas de pino (hojarasca), o suelo desnudo. En segundo lugar, podría ocurrir un aumento en la intensidad de la depredación que la estructura pobre de la vegetación del sitio I estuviese fomentando indirectamente, tal y como lo sugiere la captura más frecuente de lagartijas y roedores en las trampas del sitio I. Este tipo de vertebrados ha sido reportado como depredador de *Eleodes* en matorrales y pastizales (Crawford 1981; Parmenter y MacMahon 1988).

5. 3 Estimación de la riqueza

En el presente estudio y en términos de los intervalos de confianza obtenidos, las estimaciones de los métodos no paramétricos difirieron de manera importante para la comunidad epifita y la comunidad epigea, pero no para la comunidad xilobionte. En el primer caso, la desviación estándar de Chao 2 fue de 10.9, comparada con la menor, correspondiente a ACE, de 1.6 (Cuadro 12). En el segundo caso, en el sitio I, Jackknife de segundo orden mostró una desviación estándar de 0 y los estimadores Chao de 4. En el sitio II, ACE registró una desviación de 0 y el valor más alto fue de Chao I (6). Por el contrario, en el caso de la comunidad xilobionte, se observó con claridad que al menos dos estimadores (Jackknife de segundo orden y Chao 2) alcanzaron la asíntota antes que

la curva empírica, esto es, con el menor esfuerzo de recolecta, siendo en ese sentido los de mejor desempeño (Coddington et al. 1996; Gotelli y Colwell 2001) (Fig. 26).

De acuerdo con Jackknife de segundo orden, un muestreo de 18 días o 144 h.colector hubiera sido suficiente para estimar la riqueza de la comunidad xilobionte. Chao 2, por otro lado, requirió de una muestra más grande para alcanzar una estimación estable (19 días o 150 h.colector). Ambos estimadores señalaron un esfuerzo de recolecta menor al invertido, esto es, menos de 268 h.colector o 39 días.

El efecto del tamaño insuficiente de la muestra en el caso de la comunidad epifita fue evidente, pues ningún estimador se aproximó a la asíntota al final del muestreo (al igual que la curva empírica y el modelo de acumulación de especies) (Fig. 27). Los estimadores no paramétricos tienen un sesgo negativo cuando el tamaño de la muestra es pequeño (Colwell y Coddington 1994). En este caso, la estimación a través de cualquiera de los métodos utilizados resultó dudosa y probablemente baja con respecto al valor real. Además, el hecho de que el valor de la asíntota del modelo de Clench haya sido menor que el de uno de los estimadores no paramétricos lo descarta como una extrapolación confiable. La mayor de las “menores” estimaciones, proporcionada por Jackknife de segundo orden, es de 39 especies ± 2 , es decir, 18 más que las observadas. También es notable la variabilidad del valor final de Chao 2 (34.33 ± 10). El desempeño del estimador Chao 2 ha sido particularmente bueno en muestras limitadas. Al respecto, Colwell y Coddington (1994) mencionan un conjunto de datos que incluía tan sólo 12 muestras y menos de 100 individuos de 18 especies, características que coinciden con los datos disponibles para la comunidad epifita. Así, aunque el valor de este estimador resulta impreciso, su margen de variación nos indica que la comunidad podría alcanzar una riqueza de 44 especies, más del doble de las observadas.

A diferencia de la comunidad xilobionte, en el caso de la comunidad epifita el esfuerzo de muestreo fue insuficiente. Tanto los valores observados, como los de los estimadores y del modelo de acumulación de especies, así como la forma de las curvas correspondientes, indican que al final del inventario continuaban agregándose especies. Al ser una comunidad directamente ligada a la permanencia de la vegetación, en particular del follaje, un inventario más completo hubiera requerido la exploración más

exhaustiva de esta fauna durante la época de lluvias, y tal y como las estimaciones sugieren, el número de especies al menos se hubiera duplicado.

Si bien la riqueza observada de especies indica que bajo un mismo esfuerzo de recolecta la comunidad xilobionte es más rica que la epifita; con base a los parámetros de la calidad del inventario y al hábitat explorado, se puede decir que la comunidad epifita (del sotobosque) es *potencialmente* más rica en especies que la comunidad xilobionte (subcortical).

En el caso de la comunidad epigea del sitio I, el primer estimador que alcanza la asíntota es ACE (Fig. 28) pero su valor no resulta confiable debido a las características de los datos utilizados. Los estimadores de cobertura (ACE, ICE) tienen un buen desempeño sólo cuando la riqueza de especies es alta, pues requieren muchas clases de especies raras (≥ 20) (Walter y Morand 1998). Y aunque la condición de especie rara, dada por un valor menor a 10 individuos (Chao *et al.* 1993), aplicaría para el 90% de las especies de esta comunidad, el criterio de la asíntota resulta inútil ya que el número total de clases (especies) en la muestra es sólo de 10.

Los estimadores que alcanzaron la asíntota después de ACE fueron Chao 1 y 2, en las trampas 123 y 132, respectivamente. Ambos estimaron 13 especies, es decir, 3 más que las observadas, pero su desviación estándar fue grande (4), indicando la baja precisión o inestabilidad de esta cifra que por lo tanto podría llegar a 17 especies. Al final del inventario, la curva del resto de los estimadores (Jackknife e ICE) siguió en ascenso.

Bajo un mismo esfuerzo de recolecta (192 trampas), el inventario de la comunidad epigea del sitio II (Fig. 29) fue más completo en comparación con el sitio I. El estimador Chao 2 fue el primero en alcanzar la asíntota en la trampa 100 e indicó 16 ± 3 especies; de dos a cinco especies más que las observadas. En este caso y descartando a los estimadores basados en cobertura por las razones anteriormente expuestas, y con excepción de Chao 1, el resto de las estimaciones (Jackknife y Clench) resultaron similares, al igual que su precisión.

Además de los porcentajes de la fauna conocida obtenidos a través de la asíntota del modelo de Clench (Cuadro 7), otra manera de evaluar qué tan completo es un inventario es a través del número de especies raras incluidas en una muestra, específicamente a través de aquellas especies representadas por un individuo

(“singletons”) (Coddington *et al.* 1996). Se parte de la idea de que en un estudio que pretende estimar la riqueza de las especies de un lugar, la rareza o la baja abundancia de una proporción de las especies recolectadas, es, en la mayoría de los casos, sólo aparente o artificial y se explica por el submuestreo espacial y temporal. Longino *et al.* (2002) y Scharff *et al.* (2003) distinguen entre “especies de borde fenológico”, “especies de borde metodológico” y “especies de borde geográfico”. En el primer caso, las especies son raras o se encuentran en bajas densidades debido a que las fechas del muestreo no coinciden con el periodo de emergencia o actividad de los adultos (esto es, están presentes en una fase o etapa no identificable o disponible para el periodo de tiempo en el que se lleva a cabo el estudio). En el segundo caso, la conducta de forrajeo, de anidación, o el microhábitat en general, hacen que la especie no sea tan accesible a los métodos de recolecta utilizados. Finalmente, el borde geográfico se refiere a aquellas especies que son raras porque su área de distribución o hábitat no coincide o coincide marginalmente con el área de estudio.

El porcentaje de especies raras nos indicaría que el inventario menos completo fue el de la comunidad epigea. Sin embargo, la baja captura global de esta comunidad provoca que el efecto de la cifra en forma de porcentaje sea mayor. Es muy probable que las características del sitio I (perturbado) en particular y no el régimen de muestreo, expliquen la baja riqueza de especies de esta comunidad y por consiguiente, la baja captura de las trampas.

Excluyendo a la comunidad de sitio I y remitiéndonos a las demás, la comunidad epigea del sitio II tuvo una proporción de especies “raras” semejante a la comunidad epífita (36 y 33% respectivamente). La comunidad xilobionte tuvo el porcentaje más bajo de especies representadas por un solo individuo (15%). Estas cifras son consistentes con los parámetros de completitud del inventario presentados previamente (*e.g.* la proporción de la fauna conocida a través del modelo de Clench).

Las especies de borde fenológico y metodológico probablemente explican una proporción importante de las especies “raras” en el caso de la comunidad epífita. Como ya se mencionó, no hay datos de recolecta de tres meses en la época de lluvias. Varias especies raras podrían haber tenido la mayor expresión en sus abundancias durante este periodo. Por otro lado, una limitación metodológica importante fue que el muestreo se

realizó sólo en las ramas más bajas de los árboles y no en la parte más alta del dosel, a la cual se accede con otros métodos como la aspersion con insecticida o la recolecta directa en grúas. Con este último método y a partir de muestreos semanales durante un año, Ferrer y Ødegaard (2005) registraron 140 especies de Tenebrionidae en árboles de bosque tropical caducifolio de Panamá. Pérez (1996) obtuvo 112 individuos a partir de las fumigaciones en 100 m² en siete ocasiones a lo largo de un año en un bosque tropical caducifolio de Chamela, Jalisco (una abundancia muy similar a la obtenida en este estudio pero en un área mucho más reducida).

En el caso de la comunidad epigea del sitio I, tres de las cinco especies que presentaron sólo un individuo (especies “raras” o “singletons”) fueron especies aladas que también fueron recolectadas en las ramas de sotobosque: *Hylocrinus oblongulus*, *Hylocrinus* sp. y *Statira* sp. 1. Asimismo, las dos especies de *Hylocrinus* se encontraron debajo de la corteza de troncos caídos, como parte de la comunidad xilobionte (Cuadros 12 y 14).

En el caso del sitio II, cuatro de las cinco especies “raras” fueron aladas, dos se registraron en la comunidad epífita (*Hymenorus* sp. 2 y *Statira multipunctata*) y una en la comunidad xilobionte (*Hymenorus* sp. 2) (Cuadro 2).

Tales especies resultan ser de borde espacial porque su hábitat no se restringe a ninguno de los tres sustratos abordados en el presente estudio. Una pregunta interesante que podría desprenderse de este resultado es, si dichas especies explotan de la misma manera los tres tipos de sustrato. En general, se menciona que las especies de Alleculinae (subfamilia a la que pertenece el género *Hymenorus*) se pueden encontrar debajo de la corteza o en flores y hojas de arbustos. Los adultos probablemente se alimentan de polen, en tanto que las larvas viven en el detritus vegetal y en hongos debajo de la corteza y en troncos húmedos (Arnett 1963). Al respecto, Dajoz (2001) menciona que en esta subfamilia hay muchas especies reconocidas como saproxílicas, entre ellas, *Prionychus ater* y *Pseudocistela ceramboides*, y son, sobre todo, huéspedes de las cavidades de los árboles.

Los adultos de Lagriinae (subfamilia a la que pertenece *Statira*) se alimentan de hojas y se les encuentra debajo de las cortezas de árboles. Las larvas se alimentan de detritus vegetal en tocones y debajo de la corteza de troncos caídos (Arnett 1963). Por

otro lado, no hay información publicada acerca de la biología de *Hylocrinus oblongulus* cuya subfamilia (Pimeliinae), es morfológicamente (y ecológicamente) muy diversa (Aalbu *et al.* 2002b). En el presente estudio, esta especie presentó una frecuencia alta en la región subcortical de los troncos caídos (47.40%), así como en las trampas pitfall del sitio II (41.67%). Es factible pensar que su ciclo de vida esté ligado a los sustratos epigeos de una forma similar a las dos subfamilias mencionadas (como sitio de oviposición, desarrollo larval, etc.), sin embargo, sólo la observación y descripción del ciclo de vida podrían confirmar tal posibilidad.

5.4 Diversidad de las Tenebrionidae en el bosque tropical caducifolio

5.4.1 Comunidad xilobionte. En los numerosos estudios desarrollados en las regiones templadas del planeta, tradicionalmente silvícolas, las principales familias de Coleoptera asociadas a la madera son, además de las Curculionidae, las Cerambycidae, Buprestidae, Anobiidae, Bostrichidae, Lyctidae, y Scarabaeidae. Las Tenebrionidae sólo figuran como fauna interactuante de los escolítidos o en un sitio secundario con otras familias, como Eucnemidae, Melandrydae, Mordellidae, etc. (*e.g.* Dajoz 2001; Lieutier 2004).

En los estudios relativamente escasos efectuados en las regiones tropicales, las Tenebrionidae han resultado ser un componente relevante de la coleopterofauna saproxílica, en términos de su riqueza y abundancia. Por ejemplo, en un estudio llevado a cabo en un bosque tropical decíduo de Benin, Tenebrionidae fue la tercera familia con la mayor riqueza y abundancia (38 especies y 402 individuos); después de Cerambycidae y Staphylinidae (Lachat *et al.* 2006). En México, este patrón también se ha observado y sólo después de Passalidae, Cerambycidae y Melolonthidae, las Tenebrionidae han sido coleópteros comunes de la madera muerta.

Con excepción de *Platydema* sp., las especies de tenebriónidos halladas en los trabajos realizados en nuestro país, son distintas a las encontradas en el presente trabajo, lo que probablemente se deba a los sitios del tronco donde fueron buscadas. En las investigaciones mencionadas, los autores buscaron larvas y adultos dentro del tronco, es decir, especies propiamente xilófagas (no cambiófagas o subcorticales como en este caso). Por ejemplo, Míss y Deloya (2007) mencionan a *Platydema* spp. *Zophobas* spp.,

Isicertes spp., *Lobopoda* spp. *Uloma retusa* y *Strongylium impressicolle*. Rivera-Cervantes y Morón (1992) encontraron adultos de *Uloma mexicana* y *Eleodes* spp., así como adultos de las subfamilias Alleculinae y Lagriinae.

Doyen (1988) registra 11 de las 16 especies determinadas en el presente estudio en BTC de Chamela, Jalisco. Por lo tanto, aquí se documenta por primera vez la presencia de *Adelina latiramosa*, *A. pallida*, *Platydema nigratum*, *Sitophagus hololeptoides* y *Wattius cucullatus* en este tipo de vegetación.

Un panorama más completo de la tenebriofauna xilobionte implicaría emplear al menos tres técnicas de recolecta: la manual (con ayuda de una pala y una manta) reportada en el presente trabajo, el corte de troncos con ayuda de un hacha, para la recuperación de adultos y larvas propiamente xilófagos; manteniendo vivas a éstas para su asociación posterior con el adulto (técnica utilizada en los trabajos desarrollados en México). Asimismo, un tercer método consistiría en la activación de trampas de interceptación del vuelo (e.g. Grove 2002b). El segundo método combinado con alguno de los otros dos permitiría además, tener una idea más integral del ciclo de vida de las especies estudiadas. Se podría conocer, por ejemplo, qué especies permanecen con el mismo régimen alimentario (sólo xilema o sólo floema) y cuáles explotan distintos recursos en su fase larval y adulta.

La trampa de luz, también funciona como un método indirecto para atraer especies de esta comunidad (Doyen 1988; Cifuentes-Ruiz y Zaragoza-Caballero datos no pub.). Al menos seis de las 27 especies aquí reportadas han sido recolectadas de esta manera.

5.4.2. Comunidad epífita. De las tres comunidades exploradas, ésta es la que potencialmente podría ser más rica, según los valores de los estimadores utilizados y las listas publicadas para la familia en un tipo de vegetación similar (Doyen 1988). Sin embargo, en comparación con otras familias de Coleoptera epifitas fitófagas, como Chrysomelidae y Curculionidae, se ha visto que Tenebrionidae no es hiperdiversa y muestra bajo grado de preferencia por alguna planta hospedera, respuesta esperada para las especies fungívoras y detritívoras (Ferrer y Ødegaard 2005).

5.4.3 Comunidad epigea. Para el mismo tipo de vegetación en Chamela, ya se habían registrado *Conibius brunnipes* y *Platydema sobrinum*, así como tres especies más

encontradas en la hojarasca, por lo que la recolecta directa, además de las trampas pit-fall, constituiría un método eficiente para explorar la riqueza de esta comunidad. A pesar de que la familia Tenebrionidae es un componente ubicuo en las comunidades de artrópodos epigeos de los ambientes áridos y semiáridos del planeta (Crawford 1981), éste no parece ser el caso del bosque tropical caducifolio.

Remitiéndonos sólo a las familias de Coleoptera, la proporción del número de individuos de Tenebrionidae registrada en el presente trabajo es baja: 10 y 7% para los sitios I y II, respectivamente. A partir de la fenología, se puede inferir que tanto Anthicidae como Tenebrionidae explotan recursos durante la temporada de secas; a diferencia de las otras familias registradas, que lo hacen en temporada de lluvias: Carabidae, Nitidulidae, Scarabaeidae, Chrysomelidae, etc. Asimismo, a partir de la fenología, se puede inferir que las características del sitio I son menos aptas para los grupos que explotan recursos en la época de secas. La disminución en la abundancia de Anthicidae y Tenebrionidae (y en la riqueza de esta última) así lo sugiere. La menor cantidad de hojarasca (debido a una estructura vegetal más pobre) y las condiciones microambientales de disponibilidad de recursos alimenticios y refugios que esto conlleva pueden estar provocando la baja abundancia y riqueza de taxones en el sitio I. Con la pérdida de especies, también se pierden grupos funcionales (en este caso, detritívoros) y se alteran procesos ecológicos importantes (*e.g.* la descomposición de la materia orgánica en el ciclo de nutrientes. Aunque en otros tipos de vegetación, la disminución de la riqueza de especies en gradientes de perturbación se ha documentado ampliamente para coleópteros de la familia Scarabaeidae (Nestel *et al.* 1993).

6. CONCLUSIONES

La distribución temporal del número de especies e individuos de las comunidades epigeas, xilobionte y epífita de Tenebrionidae difiere entre sí. Sólo en el caso de las comunidades epífita y epigea hay una asociación significativa entre la distribución temporal de la precipitación y la expresión de su riqueza de especies y abundancia. Los valores de estos parámetros son máximos durante la época de lluvias para la comunidad epífita y máximos durante la época de secas para la comunidad epigea del sitio mejor conservado. La influencia de la precipitación en la comunidad xilobionte sólo se reflejó en la depresión de su riqueza durante el mes más seco del año.

La activación de las trampas pitfall en dos sitios cualitativamente distintos reveló que hay especies epigeas de Tenebrionidae que no son sensibles a la pobreza en la estructura de la vegetación (*Astrotus fasciculatus*, *Bothrasida clathrata*, *Conibius troglodytes*, *Hylocrinus oblongulus*, *H. sp.*, *Platydema sobrinum*, *Statira multipunctata*) y otras que sí (*Blapstinus sp.*, *Eleodes sp. 1 ca. amaurus*, *E. sp. 2*, *Hymenorus sp. 1* y *Telesicles sp.*). La disponibilidad discontinua de alimento y refugios (en tiempo y espacio) podrían ser factores importantes para explicar estos patrones. En general, los bajos valores de riqueza y abundancia registrados para el sitio más abierto, corroboran la asociación que se ha establecido entre la pérdida de la biodiversidad y la pérdida de hábitat.

La similitud que exhiben las tres comunidades está influida por la vagilidad de algunas especies (*Hylocrinus oblongulus*, *Hylocrinus sp.*, *Hymenorus sp. 2*, *H. villosus* e *H. parvus*) y su capacidad para explotar distintos sustratos, por lo que dichas especies podrían pertenecer a más de una comunidad.

El conocimiento de la riqueza y la fenología de las Tenebrionidae epífitas es aún incompleto y requiere de un esfuerzo de recolecta más intenso en términos del periodo de tiempo invertido. El empleo de métodos complementarios en los tres hábitats se traduciría en una lista de especies más completa.

Anexo I

Lista taxonómica de las Tenebrionidae de Quilamula, Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos.

Familia Tenebrionidae (Latreille, 1802)

División Lagriiformes

Subfamilia Lagriinae Latreille, 1825

Tribu Lagriini Latreille, 1825

1. Lagriini sp.

Género *Statira* Serville, 1828

2. *S. multipunctata* Champion, 1889

3. *Statira* sp. 1

4. *Statira* sp. 2

Tribu Belopini Reitter 1917

Género *Adelonia* Laporte 1840

5. *A. sulcatulus* (Champion, 1885)

División Pimeliiformes

Subfamilia Pimeliinae Latreille, 1802

Tribu Asidini Solier, 1934

Género *Astrotus* LeConte, 1858

6. *A. fasciculatus* Champion, 1892

Género *Bothrasida* Casey, 1912

7. *B. clathrata* Champion, 1884

Tribu Epitragini Lacordaire, 1859

Género *Bothrotes* Casey, 1907

8. *B. littoralis* (Champion, 1884)

Género *Cyrtomius* Casey 1907

9. *C. chevrolati* (Champion 1884)

Género *Lobometopon* Casey, 1907

10. *L. aeratum* (Champion, 1884)

11. *L. guatemalense* (Champion, 1884)

Phegoneus Casey, 1907

12. *P. pectoralis* (Champion, 1884)

13. *P. viridis* (Champion, 1884)

Tribu Eurymetopini Casey, 1907

Género *Hylocrinus* Casey, 1907

14. *H. oblongulus* Casey, 1907

15. *Hylocrinus* sp.

División Tenebrioniformes

Subfamilia Toxicinae Lacordaire 1859

Tribu Toxicini

Género *Wattius* Kaszab 1982

16. *W. cucullatus* (Pascoe, 1871)

Subfamilia Diaperinae Latreille 1802

Tribu Diaperini Latreille 1802

Subtribu Adelinina LeConte 1862

Género *Adelina* Dejean 1835

17. *A. bifurcata* (Champion, 1892)

18. *A. latiramosa* Doyen, 1984

19. *A. pallida* (Say, 1823)

20. *A. plana* (Olivier, 1795)

21. *A. quadridentatus* (Champion, 1892)

Género *Gnatocerus* Thunberg, 1814

22. *G. curvicornis* Champion, 1892

Género *Sitophagus* Mulsant 1854

23. *S. hololeptoides* Laporte 1840

24. *S. uniformis* Doyen 1988

Subtribu Diaperina Latreille, 1802

Género *Platydema* Laporte & Bull, 1831

25. *P. excavatum* (Say, 1823)

26. *P. nigratum* (Motschulsky, 1873)

27. *P. sobrinum* Chevrolat, 1877

28. *Platydema* sp.

Subfamilia Opatrinae Laporte de Castelnau, 1820

Tribu Opatrini Laporte de Castelnau, 1840

Género *Blapstinus* Latreille, 1829

29. *B. grandis* Champion, 1885

30. *Blapstinus* sp.

Género *Conibius* LeConte, 1851

31. *C. brunnipes* Champion, 1885

32. *C. troglodytes* Champion, 1893

Tribu Eleodini Blaisdell, 1909

Género *Eleodes* Eschscholtz, 1829

33. *Eleodes* sp. 1 *ca. amaurus* Champion, 1892

34. *Eleodes* sp. 2

Subfamilia Tenebrioninae Latreille, 1802

Tribu Helopini Latreille, 1802

Género *Tarpela* Bates, 1870

35. *T. socia* Champion, 1887

Tribu Triboliini Mulsant 1854

Género *Hypogena* Dejean, 1834

36. *H. bi-impressa* (Latreille 1803)

37. *H. tricornis* (Dalman 1823)
Tribu Amarygmini Lacordaire, 1859
Género *Cymatothes* Dejean, 1834
38. *C. tristis* (Laporte de Castelnau, 1840)

Subfamilia Alleculinae Laporte de Castelnau, 1840

39. Alleculinae sp.

Tribu Alleculini Laporte de Castelnau, 1840

Subtribu Alleculina Laporte de Castelnau, 1840

Género *Hymenorus* Mulsant, 1852

40. *H. villosus* Champion 1888

41. *Hymenorus* sp. 1

42. *Hymenorus* sp. 2

43. *Hymenorus* sp. 3

44. *Hymenorus* sp. 4

Género *Menoceus* Champion, 1888

45. *M. crassicornis* Champion, 1888

Género *Stenochidus* LeConte, 1862

46. *Stenochidus* sp.

Género *Telesicles* Champion, 1888

47. *Telesicles* sp.

Subtribu Gonoderina Seidlitz, 1896

Género *Isomira* Mulsant, 1856

48. *I. mexicanus* Campbell, 1968

Subfamilia Coelometopinae Lacordaire 1859

Tribu Strongyliini Lacordaire 1859

Género *Strongylium* Kirby 1818

49. *Strongylium* sp.

Anexo 2

Variación temporal en los valores de abundancia, diversidad, equitatividad y dominancia de las tres comunidades de Tenebrionidae. *La abundancia relativa ajustada se refiere al número de individuos dividido entre el número de días de recolecta invertidos por mes. S= número de especies observadas, H'= índice de diversidad de Shannon, D= índice de dominancia, J'= índice de equitatividad.

Comunidad xilobionte

Parámetro	jun-06	ago-06	oct-06	dic-06	feb-07	abr-07	jun-07
S	9	17	16	15	13	4	14
Ind./días de recolecta	14	25.6	78.7	78.6	141.4	70.4	134.4
H'	1.8	2.11	1.8	1.9	0.5	0.9	1.4
D	0.2	0.2	0.2	0.2	0.8	0.5	0.3
J'	0.6	0.5	0.4	0.4	0.1	0.6	0.3

Comunidad epífita

Parámetro	ago-06	oct-06	dic-06	feb-07	abr-07	jun-07
S	12	7	2	1	0	8
Ind./días de recolecta	13	2	5.6	0.2	0	13
H'	2.2	1.8	0.2	0	-	1.6
D	0.1	0.2	0.9	1	-	0.2
J'	0.7	0.8	0.6	1	-	0.6

Comunidad epigea del sitio I

Parámetro	D	F	M	A	M	J	J	A	S
S	1	2	2	2	2	3	2	1	2
Número de individuos	1	5	2	4	5	3	3	2	4
H	0	0.5	0.7	0.6	0.5	1.1	0.6	0	0.6
D	1	0.7	0.5	0.6	0.7	0.3	0.5	1	0.6
J'	1	0.8	1	0.9	0.8	1	0.9	1	0.9

Comunidad epigea del sitio II

Parámetro	D	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N
S	5	4	5	4	5	2	1	3	1	3	1	3
Número de individuos	8	13	14	15	9	3	2	3	2	3	1	3
H	1.5	1.1	1.2	1.3	1.6	0.6	0	1.1	0	1.1	0	1.1
D	0.2	0.4	0.4	0.3	0.2	0.5	1	0.3	1	0.3	1	0.3
J'	0.9	0.7	0.7	0.9	1	0.9	1	1	1	1	1	1

Anexo 3

Valores de t (Zar 1999) para evaluar las diferencias en la diversidad temporal de la comunidad epigea del sitio II. Los valores estadísticamente significativos se denotan en negritas. El nivel de significancia, luego de la corrección de Bonferroni, corresponde a $P < 0.001$, g.l. = 3-28

Comunidad epigea del sitio II

	dic-06	ene-07	feb-07	mar-07	abr-07	may-07
dic-06		1.59	0.86	0.94	0.47	3.38
ene-07			0.55	1.03	2.44	1.70
feb-07				0.23	1.40	2.11
mar-07					2.21	3.16
abr-07						4.67
	jun-07	jul-07	ago-07	sep-07	oct-07	nov-07
dic-06	8.80	2.33	8.80	2.33	8.80	2.33
ene-07	5.81	0.04	5.81	0.04	5.81	0.04
feb-07	5.65	0.69	5.65	0.69	5.65	0.69
mar-07	13.26	2.13	13.26	2.13	13.26	2.13
abr-07	21.77	6.64	21.77	6.64	21.77	6.64
may-07	3.37	2.44	3.37	2.44	3.37	2.44

LITERATURA CITADA

Aalbu, R. L., Flores, G. E. y Triplehorn, C. A. 2002a. Tenebrionidae, pp. 501-512. En: Llorente, J. E. y Morrone, J. J. (Eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, Vol. 3. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México.

Aalbu, R. L., Triplehorn, C. A., Campbell, J. M., Brown, K. W., Somerby, R. E. y Thomas, D. B. 2002b. Family 106. Tenebrionidae, pp. 463-509. En: Arnett, R.H., Jr. y Thomas, M.C. (Eds.). *American Beetles, Vol. 2: Polyphaga: Scarabeoidea through Curculionoidea*. CRC Press. Boca Raton.

Arnett, R. H. Jr. 1963. *The beetles of the United States (A manual for identification)*. 1963. The Catholic University of America Press. Washington. 1112 pp.

Amantina, L. S., Valenzuela-Galván, D. y Quiroz, L. N. Diversidad de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) y su uso como bioindicadores en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla (RBSH), Morelos. Resúmenes, Southwestern Association of Naturalists (SWAN) 53rd Annual Meeting, 13-15 Abril 2006. pp. 110-111.

Arias, D. M., Dorado, O. y Maldonado, B. 2002. Biodiversidad e importancia de la Selva Baja Caducifolia: La Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla. *Biodiversitas*, 45: 7-12.

Atkinson, T. H. y Equihua, A. 1986. Biology of the Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera) in a Tropical Deciduous Forest at Chamela, Jalisco, Mexico. *The Florida Entomologist*, 69(2): 303-310.

Ávalos-Hernández, O. 2007. Bombyliidae (Insecta: Diptera) de Quilamula en el área de reserva Sierra de Huautla, Morelos, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 23(1): 139-169.

Ayal, Y. y Merkl, O. 1994. Spatial and temporal distribution of tenebrionid species (Coleoptera) in the Negev Highlands, Israel. *Journal of Arid Environments*, 27: 347-36.

Basset, Y., Novotny, V., Miller, S. E. & Kitching, R. L. 2003. *Arthropods of Tropical Forests. Spatio-temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy*. Cambridge University Press. 474 pp.

Begon, M., Harper, J. L. y Townsend, C. R. 1996. *Ecology. Individuals, populations and communities*. Blackwell Science. Lombardia. 1068 pp.

Bouget, C., Brustel, H. y Nageleisen, L. M. 2005. Nomenclature des groupes écologiques d'insectes liés au bois: synthèse et mise au point sémanthique. *Comptes Rendus Biologies*, 328: 936-948.

Brose, U. 2002. Estimating species richness of pitfall catches by non-parametric estimators. *Pedobiologia*, 46: 101-107.

Bullock, S. H. y Solís-Magallanes, A. 1990. Phenology of Canopy trees of a deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 22: 22-35.

Castillo, M. L. y Lobo, J. M. 2004. A comparison of Passalidae (Coleoptera, Lamellicornia) diversity and community structure between primari and secondary tropical forest in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 13: 1257-1269.

Castillo, M. L. y Reyes-Castillo, P. 2003. Los Passalidae: coleópteros tropicales degradadores de troncos de árboles muertos, pp. 237-252. En: Álvarez-Sánchez J. y Naranjo-García, E. (Eds.). *Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Facultad de Ciencias, Instituto de Ecología A. C. México.

Cifuentes-Ruiz, P. 2006. Pimeliinae (Coleoptera: Tenebrionidae) de la Colección Nacional de Insectos del Instituto de Biología, UNAM. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 87 pp.

Ceballos, G. 1995. Vertebrate diversity, ecology and conservation in neotropical dry forests, pp. 195-220. En: Bullock, S. H., y Medina, E. (Eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press. New York.

Chao, A., Ma, M.C. y Yang, M.C.K. 1993. Stopping rules and estimation for recapture debugging with unequal failure rates. *Biometrika*, 80: 193-201.

Coddington, J. A., Young, L. H. y Coyle, F. A. 1996. Estimating spider species richness in a southern Appalachian cove hardwood forest. *Journal of Arachnology*, 24: 111-128.

Colwell, R. K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. Guía de usuario y aplicación publicadas en: <http://purl.oclc.org/estimates>. Consultada el 10 de abril de 2007.

Colwell, R. K. y Coddington, J. A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 345: 101-118.

Corona-López, A. M. 1999. Patrones de riqueza y abundancia del Orden Coleoptera en dos regiones con bosque tropical caducifolio en México: Chamela y San Buenaventura, Jalisco. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.

Costa, C. 2000. Estado de conocimiento de los Coleoptera neotropicales, pp. 99-107. En: Martín, F., Morrone, J. J. y Melic, A. (Eds.). *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PRIBES- 2000*. m3m. Monografías Tercer Milenio. Zaragoza.

Crawford, S. C. 1981. *Biology of Desert Invertebrates*. Springer-Verlag. Nueva York. pp. 121-133.

Cruz, M. S. G. 2002. Coleópteros acuáticos de tres arroyos de la Reserva de la Biosfera "Sierra de Huautla", en el estado de Morelos, México. Tesis Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. México. 69 pp.

Dajoz, R. 2001. *Entomología forestal: los insectos y el bosque, papel y diversidad de los insectos en el medio forestal*. Mundi-Prensa. Madrid. 548 pp.

Delgado-Castillo, L. y Deloya, C. 1990. Observaciones sobre los macro-coleópteros saproxilófilos de los bosques tropicales subcaducifolios de Acahuizotla, Guerrero, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 80: 281-282.

Denlinger, D. L. 1986. Dormancy in tropical insects. *Annual Review of Entomology*, 31: 239-264.

Deloya, C. y Ordóñez-Reséndiz, M. M. 2008. Escarabajos (Insecta: Coleoptera), pp. 123-134. En: Mehltreter, K., Manson, R. H., Gallina, S y Hernández-Ortíz, V. (Eds.). *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz*. Instituto Nacional de Ecología, Xalapa, Veracruz.

Diamond, J. y Case, T. J. 1986. *Community ecology*. Harper & Row Pub. Nueva York. 665 pp.

Dorado, O. 1983. La subfamilia Mimosoideae (Familia Leguminosae) en el Estado de Morelos. Tesis Licenciatura. Escuela de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Cuernavaca, México. 190 pp.

Dorado, O., Arias, D. M., Ramírez, R. y Sousa, M. 2005a. *Leguminosas de la Sierra de Huautla*. Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Centro de Educación Ambiental e Investigación Sierra de Huautla. 176 pp.

Dorado, O., Maldonado, B., Arias, D.M., Sorani, V., Ramírez, R. y Leyva, E. 2005b. *Programa de Conservación y Manejo Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla*, México. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. México. 207 pp.

Doyen, J. T. 1988. Tenebrionidae and Zopheridae of the Chamela Biological Station and vicinity, Jalisco, Mexico (Coleoptera). *Folia Entomologica Mexicana*, 77: 211-276.

Doyen, J. T. y Tschinkel, W. F. 1974. Population size, microgeographic distribution and habitat separation in some tenebrionid beetles (Coleoptera). *Annals of the Entomological Society of America*, 67 (4): 617-626.

Dunford, J., Thomas, M. y Choate, P. M. Jr. 2005. *The Darkling Beetles of Florida and Eastern United States* (Coleoptera: Tenebrionidae). <http://entnemdept.ifas.ufl.edu/teneb/intro.htm>. Consultada el 7 de noviembre de 2008.

Elton, C. S. 1966. *The pattern of animal communities*. John Wiley & Sons, Inc. Nueva York. pp. 279-305.

Ferrer, J. y Ødegaard, F. 2005. New species of darkling beetles from Central America with systematic notes (Coleoptera: Tenebrionidae). *Annales Zoologici*, 55: 633-661.

Flores, G. E. 1998. Tenebrionidae, pp. 232-240. En: J.J. Morrone y S. Coscarón (Eds.). *Biodiversidad de Artrópodos Argentinos: una Perspectiva Biotaxonómica*. Ediciones Sur. La Plata. 599 pp.

García, E. 1981. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana*. Larios. México. 150 pp.

González, D. M. G. 2002. Larvas de tricópteros en tres localidades de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. México. 56 pp.

Gotelli, N.J. y Colwell, R. K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4: 379-391.

Gotelli, N. J. y Ellison, A. M. 2004. *A Primer of Ecological Statistics*. Sinauer. Sunderland, Massachusetts. 510 pp.

Grove, S. 2002a Saproxylic Insect Ecology and the Sustainable Management of Forests. *Annual Review Ecology and Systematics*, 33: 1-23.

Grove, S. 2002b. The influence of forest management history on the integrity of the saproxylic beetle fauna in an Australian lowland tropical rainforest. *Biological Conservation*, 104: 149-171.

Haack, R. A. y Slansky, F. Jr. 1987. Nutritional Ecology of Wood-Feeding Coleoptera, Lepidoptera and Hymenoptera, pp. 449-486. En: Slansky, F. Jr. y Rodríguez, J. G. (Eds.). *Nutritional Ecology of Insects, Spiders and Related Invertebrates*. John Wiley & Sons, Inc. Nueva York.

Hammer, Ø., Harper, D.A.T. y P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm. Consultada el 2 de junio de 2007.

Holbrook, N. M., Whitbeck, J. L. y Mooney, H. A. 1995. Drought responses of Neotropical dry forests trees, pp. 243-276. En: Mooney, H. A., Bullock, S. H. y Medina, E. (Eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press. Cambridge.

Huc-Orduña, T. y Valenzuela-Galván, D. Diversidad espacio-temporal de artrópodos del suelo en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla (RBSH), Morelos, México. En: Resúmenes, Southwestern Association of Naturalists (SWAN) 53rd Annual Meeting, 13-15 Abril 2006. p. 10.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2007. <http://www.inegi.gob.mx/geo/default.aspx?c=124ye=17>. Consultada el 7 de marzo de 2007.

Janzen, D. H. 1973a. Sweep samples of tropical insects: description of study sites, with data on species abundances and size distribution. *Ecology*, 54: 659-686.

Janzen, D. H. 1973b. Sweep samples of tropical foliage insects, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. *Ecology*, 54: 687-708.

Janzen, D.H. 1976. The microclimate differences between a deciduous forest and an adjacent riparian forest in Guanacaste province. *Brenesia*, 8: 29-33.

Janzen, D.H. y Schoener, T.W. 1968. Differences in insect abundance and diversity between wetter and drier sites during a tropical dry season. *Ecology*, 49: 96-110.

Jiménez-Sánchez, E. 2003. Staphylinidae (Insecta: Coleoptera) atraídos a trampa de luz de una selva baja caducifolia en la Sierra de Huautla, Morelos, México. Tesis Maestría. Instituto de Biología, UNAM. México. 114 pp.

Jiménez-Valverde, A. y Hortal, J. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Iberoamericana de Aracnología*, 8: 151-161.

Jonsell, M., Weslien, J. y Ehnström, B. 1998. Substrate requirements of red listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodiversity and Conservation*, 7: 749-764.

Kato, M., Inoue, T., Hamid, A.A., Nagamitsu, T., Merdek, B.M., Nona A.R., Itino, T. Yamane, S. y Yumoto, T. 1995. Seasonality and vertical structure of light-attracted insect communities in a dipterocarp forest in Sarawak. *Researches on Population Ecology*, 37: 59-79.

- Krasnov, B. y Ayal, Y. 1995. Seasonal changes in darkling beetle communities (Coleoptera: Tenebrionidae) in the Ramon erosion cirque, Negev Highlands, Israel. *Journal of Arid Environments*, 31: 335-347.
- Krasnov, B. y Shenbrot, G. 1996. Spatial structure of community of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) in the Negev Highlands, Israel. *Ecography*. 19: 139-152.
- Lachat, T., Nagel, P., Cakpo, Y., Attignon, S., Goergen, B. S. y Peveling, R. 2006. Dead wood and saproxylic beetle assemblages in a semi-deciduous forest in Southern Benin. *Forest Ecology and Management*, 225: 3-23.
- Lawrence, D. 2005. Regional-Scale Variation in Litter Production and Seasonality in Tropical Dry Forests of Southern Mexico. *Biotropica*, 37(4): 561-570.
- Lee, S.M. y Chao, A. 1994. Estimating population size via sample coverage for closed capture-recapture models. *Biometrics*, 50: 88-97.
- Lieutier, F. 2004. *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe: a synthesis*. Kluwer Academic. Dordrecht. 569 pp.
- Lister, B. y García-Aguayo, A. 1992. Seasonality, predation and the behaviour of a tropical mainland anole. *Journal of Animal Ecology*, 61: 717-733.
- Longino, J. T., Coddington J. y Colwell, R. K. 2002. The ant fauna of a tropical rain forest: estimating species richness three different ways. *Ecology*, 83 (3): 689-702.
- Ludwig, J. A. y Reynolds, J. F. 1988. *Statistical Ecology*. John Wiley & Sons. Nueva York. 337 pp.

Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 179 pp.

Maldonado-Almanza, B. J. 1997. Aprovechamiento de los recursos florísticos de la Sierra de Huautla, Morelos, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Márquez, J. 2003. Ecological patterns in necrophilous Staphylinidae (Insecta: Coleoptera) from Tlayacapan, Morelos, México. *Acta Zoologica Mexicana*, 89: 69-83.

McAleece, N., Lamshead, P. J. D., Patterson, G. L. J. y Gage, J. D. 1997. BioDiversity Pro. version 2. A program for analyzing ecological data. The Natural History Museum and the Scottish Association for Marine Science. <http://www.nhm.ac.uk/zoology/bdpro>. Consultada el 26 de diciembre de 2008.

McLaren, K. P. y McDonald, M. A. 2005. Seasonal Patterns of Flowering and Fruiting in a Dry Tropical Forest in Jamaica. *Biotropica*, 37(4): 584-590.

Mendoza, E. A. 2002. Náyades de efemerópteros de tres cañadas de la Sierra de Huautla, Morelos; su abundancia y relación con algunos factores abióticos. Tesis Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. México. 60 pp.

Michaels, K. y Bornemissza, G. 1999. Impact of clearfell harvesting on lucanid beetles (Coleoptera: Lucanidae) in wet and dry sclerophyll forests in Tasmania. *Journal of Insect Conservation*, 3: 85-95.

Míss, J. V. y Deloya, C. 2007. Observaciones sobre los coleópteros saproxílicos (Insecta: Coleoptera) en Sotuta, Yucatán, México. *Revista Colombiana de Entomología*, 33(1): 77-81.

Moore, J. C., Berlow, E. L., Coleman, D. C., de Ruiter, P. C., Dong, Q., Hastings, A., Collins-Johnson, N., McCann, K. S., Melville, K., Morin P. J., Nadelhoffer, K., Rosemond, A. D., Post, D. M., Sabo, J. L., Scow, K. M., Vanni, M. J., Wall, D. H. 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters*, 7: 584-600.

Moreno, C. E. 2001. *Métodos para Medir la Biodiversidad*. M & T-Manuales y Tesis SEA, Vol. 1. Zaragoza. 81 pp.

Morón, M. A. 1985. Observaciones sobre la biología de dos especies de rutelinos saproxilófagos en la Sierra de Hidalgo, México (Coleoptera: Melolonthidae: Rutelinae). *Folia Entomologica Mexicana*, 64: 41-53.

Morón, M. A. 1988. La macro-coleopterofauna saproxilófila del Soconusco, Chiapas, México. *Folia Entomologica Mexicana*, 74: 145-158.

Morón, M. A. 1996. Scarabaeidae (Coleoptera), pp. 309-328. En: Llorente-Bousquets J., García-Aldrete, A. N. y González-Soriano, E. (Eds.). *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de artrópodos de México: hacia una Síntesis de su Conocimiento*. Instituto de Biología, UNAM. México.

Morón, M. A. y Terrón, R. A. 1986. Coleópteros xilófilos asociados con *Liquidambar styraciflua* (L.) en la Sierra de Hidalgo, México. *Folia Entomologica Mexicana*, 67: 25-35.

Navarrete-Heredia, J. L. y Fierros-López, H. E. 2001. Coleoptera de México: situación actual y perspectivas, pp. 1-21. En: Navarrete-Heredia, J. L., Fierros-López, H. E. y Burgos, Solorio, A. (Eds.). *Tópicos sobre Coleoptera de México*. Universidad de Guadalajara y Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Guadalajara, México.

Nestel, D., Dickschen, F. y Altieri, M. A. 1993. Diversity patterns of soil macro-Coleoptera in Mexican shaded and unshaded coffee agroecosystems: an indication of habitat perturbation. *Biodiversity and Conservation*, 2: 70-78.

- Noguera, F. A., Zaragoza-Caballero, S., Chemsak, J. A., Rodríguez-Palafox, A., Ramírez, E., González-Soriano, E. y Ayala, R. 2002. Diversity of the family Cerambycidae (Coleoptera) of the tropical dry forest of México, I. Sierra de Huautla, Morelos. *Annals of the Entomological Society of America*, 94 (5): 1-11.
- Parmenter, R. R. y J. A. MacMahon. 1988. Rodent predation on darkling beetles. *Environmental Entomology*, 17 (2): 280-286.
- Paulin, J. S. 2004. Estudio de la Familia Chrysomelidae (Insecta: Coleoptera), de la Reserva de la Biosfera "Sierra de Huautla", Morelos, México. Tesis Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Campus Iztacala, UNAM. México. 147 pp.
- Pérez, A. G. 1996. Coleopterofauna procedente del follaje de una selva baja caducifolia en la región de Chamela. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 72 pp.
- Pérez, G. A. 1999. Los coleópteros Melolonthidae de la Reserva de Huautla, Morelos. Tesis Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 84 pp.
- Pescador-Rubio, A., Rodríguez-Palafox, A. y Noguera F. A. 2003. Diversidad y estacionalidad de Arthropoda, pp. 183-201. En: Noguera, F.A., Vega-Rivera, J. H., García-Aldrete, A.N. (Eds.). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM. México.
- Pielou, E.C. 1974. *Population and Community Ecology: Principles and Methods*. Gordon and Breache Science Publishers. Nueva York. 424 pp.
- Reich, P. B. y Borchert, R. 1982. Phenology and ecophysiology of the tropical tree, *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). *Ecology*, 63: 294-299.
- Rivera-Cervantes, L. E. y Morón, M. A. 1992. La comunidad de coleópteros asociados al arbolado muerto en un bosque mesófilo de montaña de la Sierra de Manantlán, Jalisco, México. *Folia Entomologica Mexicana*, 85: 65-76.

Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México. 432 pp.

Sánchez Piñero, F. y Aalbu, R. L. 2002. Tenebrionid beetles, pp. 512-515. En: Case, T. J.; Cody, M. L. y Ezcurra, E. (Eds.). *The New Island Biogeography of the Sea of Cortés*. Oxford University Press. Nueva York.

Scharff, N., Coddington, J. A. Griswold, C. E. Hormiga, G. y Bjørn P. de P. 2003. When to quit? Estimating spider species richness in a northern European deciduous forest. *The Journal of Arachnology*, 31: 246-273.

Schowalter, T. D. 2006. *Insect ecology: An ecosystem approach*. Elsevier Inc. Boston. 571 pp.

Soberón, J. y Llorente, J. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, 7 (3): 480-488.

Starzomski, B. M. 2000. Movement dynamics of the forked fungus beetle *Bolitotherus cornutus* Panzer (Coleoptera: Tenebrionidae). Tesis de Maestría. Centre for Wildlife and Conservation Biology, Acadia University, Wolfville, Nueva Escocia, Canadá. 78 pp.

StatSoft, Inc. 1998. STATISTICA for Windows. En: <http://www.statsoft.com>

Systat, Inc. 1990-1992. Systat version 5.0

Tanaka, L. K. y Tanaka, S. K. 1982. Rainfall and Seasonal Changes in Arthropod Abundance on a Typical Oceanic Island. *Biotropica*, 14: 114-123.

Terrón, R. A. y Morón, M. A. 1988. Observaciones sobre la coleopterofauna xilófila asociada con pinos en la Reserva de la Biosfera "La Michilía", Durango, México, pp. 364-374. En: IV Simposio Nacional sobre Parasitología forestal, Tomo I. Publicación Especial No. 59, INIFAP-SARH, México.

Thompson, J. N. 1985. Postdispersal seed predation in *Lomatium* spp. (Umbelliferae): Variation among individuals and species. *Ecology*, 66 (5): 1608-1616.

Toledo, V. H., Noguera, F. A., Chemsak, J. A., Hovore, F. T., Giesbert, E. F. 2002. The Cerambycid Fauna of the Tropical Dry Forest of "El Aguacero", Chiapas, Mexico (Coleoptera Cerambycidae). *The Coleopterists Bulletin*, 56: 515-532.

Trejo, I. y Dirzo, R.. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*, 94: 133-142.

Vennila, S. y Rajagopal, D. 1999. Optimum sampling effort for study of tropical ground beetles (Carabidae: Coleoptera) using pitfall traps. *Current Science* (Indian Academy of Sciences), 11(2)

En: <http://www.ias.ac.in/currsci/jul25/articles21.htm>. Consultada el 29 de noviembre de 2006.

Walther B. A. y Morand, S. 1998. Comparative performance of species richness estimation methods. *Parasitology*, 116: 395-405.

Ward, D. F., New, T. R. y Yen, A. R. 2001. Effects of pitfall trap spacing on the abundance, richness and composition of invertebrate catches. *Journal of Insect Conservation*, 5(1): 47-53.

Werner, M. R. y Dindal, D. L. 1987. Nutritional ecology of soil arthropods, pp. 815-836. En: Slansky, F. Jr. y Rodríguez, J. G. (Eds.). *Nutritional Ecology of Insects, Spiders and Related Invertebrates*. John Wiley & Sons, Inc. Nueva York.

Wiens, J. A., Crist, T. O., With, K. A. y Milne, B. T. 1995. Fractal Patterns of Insect Movement in Microlandscape Mosaics. *Ecology*, 76 (2): 663-666.

Wiggins, G. J., Grant, J. F. y Lambdin P. L. 2007. Diversity of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) from Arnold Air Force Base in the Barrens of the Eastern Highland Rim, Tennessee. *Natural Areas Journal*, 27 (1): 66-71.

Wolda, H. 1978. Seasonal fluctuations in rainfall, food, and abundance of tropical insects. *Journal of Animal Ecology*, 47: 369-381.

Wolda, H. 1980. Seasonality of tropical insects. I. Leafhoppers (Homoptera) in Las Cumbres, Panama. *Journal of Animal Ecology*, 49:277-290.

Wolda, H. y Fisk, F. W. 1981. Seasonality of tropical insects. II. Blattaria in Panama. *Journal of Animal Ecology*, 50: 827-838.

Wolda, H. y Broadhead, E. 1985. The seasonality of Psocoptera in two tropical forests in Panama. *Journal of Animal Ecology*. 54: 519-530.

Zar, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. Englewood Cliffs, Nueva Jersey. 718 pp.

Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. Upper Saddle River, Nueva Jersey. 663 pp.

Zaragoza-Caballero, S. 1996. Especies nuevas de *Cratomorphus* (Coleoptera: Lampyridae, Photinini) de México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 67 (2); 319-329.

Zaragoza-Caballero, C. S. 1999. Cantharoidea (Coleoptera) de México. III. El género *Plateros* Bourgeois (Lycidae: Erotinae: Platerodini). *Acta Zoologica Mexicana* (n.s.), 78: 1-71.

Zaragoza-Caballero, S. 2000a. Cantharoidea (Coleoptera) de México. IV . Nuevos *Photinus* (Lampyridae) del Estado de Morelos, México. *Dugesiana*, 7 (1): 1-17.

Zaragoza-Caballero, S. 2000b. Cantharoidea (Coleoptera) de México. IV . Un nuevo género y una nueva especie de Lampyridae del Estado de Morelos, México. *Dugesiana*, 7 (1): 19-22.

Zaragoza-Caballero, S., González-Soriano, E., Noguera, F. A., Ramírez-García, E., Rodríguez-Palafox, A., Ayala, R. 2000. Biodiversidad en Insecta [Odonata, Coleoptera (Cantharoidea, Cerambycidae), Diptera (Syrphidae) e Hymenoptera (Apoidea, Vespidae)] en tres zonas del Pacífico mexicano. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México.

Zaragoza-Caballero, S., Noguera, F. A., Chemsak, J. A., González-Soriano, E. Rodríguez-Palafox, A., Ramírez-García, E., y Ayala, R. 2003. Diversity of Lycidae, Phengodidae, Lampyridae and Cantharidae (Coleoptera) in a Tropical dry forest region in México: Sierra de Huautla, Morelos. *The Pan-Pacific Entomologist*, 79 (1): 23-37

Zedillo, P de L. E., Carabias, L. J., Arroyo, M. R. y Rincón, R. E. 1999. Decreto por el que se declara área natural protegida, con el carácter de reserva de la biosfera, la región denominada Sierra de Huautla, ubicada en los municipios de Amacuzac, Puente de Ixtla, Jojutla, Tlaquiltenango y Tepalcingo, en el Estado de Morelos, con una superficie total de 59,030-94-15.9. hectáreas.

<http://www.conanp.gob.mx/transparencia/doc/juridico/decretos/RB/Sierra-de-Huautla-8sep99.pdf>. Consultada el 8 de marzo de 2007.

Zurita-García, M. L. 2004. Elateridae (Insecta: Coleoptera) de la Reserva de la Biosfera, Sierra de Huautla, Morelos, México. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 107 pp.