



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Ecología

DIVERSIDAD DE ODONATA (INSECTA) EN
UN GRADIENTE DE ALTITUD DEL
SUROESTE DEL ESTADO DE MÉXICO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(SISTEMÁTICA)

P R E S E N T A

KARINA CUEVAS YAÑEZ

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: DR. RODOLFO NOVELO GUTIÉRREZ

COMITÉ TUTOR: DR. LUIS MANUEL CERVANTES PEREDO
M. EN C. ENRIQUE GONZÁLEZ SORIANO

MÉXICO, D.F.

MAYO, 2010



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
Presenta

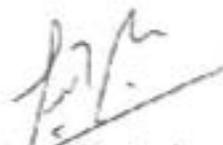
Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 09 de marzo de 2010, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (SISTEMÁTICA)** de la alumna **CUEVAS YANEZ KARINA** con número de cuenta **508012226** con la tesis titulada **"DIVERSIDAD DE ODONATA (INSECTA) EN UN GRADIENTE DE ALTITUD DEL SUROESTE DEL ESTADO DE MÉXICO."**, realizada bajo la dirección del **DR. RODOLFO NOVELO GUTIÉRREZ**:

Presidente: M. EN C. MOISES ARMANDO LUIS MARTINEZ
Vocal: DRA. ROSA GABRIELA CASTAÑO MENÉSES
Secretario: DR. LUIS MANUEL CERVANTES PEREDO
Suplente: DR. JOSÉ ANTONIO GÓMEZ ANAYA
Suplente: M. EN C. ENRIQUE GONZÁLEZ SORIANO

De acuerdo con lo anterior, la alumna se acogió a la nueva normatividad, con base en el Artículo QUINTO TRANSITORIO en apego a lo establecido en el Artículo 25 del Reglamento General de Estudios de Posgrado (29 de septiembre de 2006).

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

Atentamente
'POR MI RAZA HABÍ ARA EL ESPÍRITU'
Cd. Universitaria, D.F., a 11 de mayo de 2010.



Dr. Juan Muñoz Farián
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente de la interesada.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Posgrado de Ciencias Biológicas de la UNAM la oportunidad de continuar con mi formación académica y permitirme adquirir nuevos conocimientos.

Al CONACyT por haberme otorgado una beca para financiar mis estudios de maestría.

Agradezco especialmente a mi tutor principal, Dr. Rodolfo Novelo Gutiérrez por haber aceptado dirigir este trabajo, su confianza y apoyo para desarrollar este proyecto y poder aprender más sobre las libélulas.

También agradezco a los miembros de mi comité tutorial: Dr. Luis Manuel Cervantes Peredo y M. en C. Enrique González Soriano, por todas las observaciones que realizaron durante el transcurso de esta investigación, así como su apoyo y sugerencias para mejorar la tesis.

A los miembros del jurado, por sus comentarios realizados, los que mejoraron la versión final del manuscrito y ampliaron mi visión sobre el tema.

De manera particular quiero agradecer al Dr. Javier Manjarrez Silva por su ayuda desinteresada en esta causa y haber facilitado las instalaciones del laboratorio de Biología Evolutiva de la UAEMéx, para desarrollar parte del trabajo de laboratorio.

Al Dr. Crystian S. Venegas Barrera por su ayuda en los análisis de AMM y en la discusión de algunas ideas.

Al Dr. J. Antonio Gómez Anaya por su ayuda en los análisis paramétricos y por resolver algunas dudas.

A mis amigos, por el apoyo moral, en especial a Josefina.

Este trabajo se lo dedico de manera especial a mi familia, por siempre estar ahí, apoyándome en todo momento, por su ayuda desinteresada y por motivarme constantemente.

CONTENIDO

CONTENIDO.....	5
ÍNDICE DE FIGURAS	7
ÍNDICE DE CUADROS	8
RESUMEN	9
ABSTRACT	10
1. INTRODUCCIÓN	11
2. ANTECEDENTES	12
2.1 Estudios sobre altitud	12
2.2 Diversidad biológica	14
2.3 Generalidades de Odonata	16
2.3.1 Composición de ensamblajes	17
2.3.2 Estudios en gradientes de altitud	18
2.3.3 Los odonatos en México	18
2.3.4 Importancia de Odonata	19
3. OBJETIVOS	20
3.1. Objetivo General	20
3.2. Objetivos Particulares	20
4. HIPÓTESIS	21
5. MATERIALES Y MÉTODOS	22
5.1. Área de estudio	22
5.1.2. Sitios de muestreo	26
5.2. Métodos	34
5.2.1. Recolecta de ejemplares	34
5.2.2. Análisis de datos	35
6. RESULTADOS	41

6.1 Lista de especies	41
6.1.1 Altitud y riqueza de especies	44
6.2. Diversidad alfa	48
6.3.1. Curvas de acumulación de especies	48
6.3.1.1. <i>Estimadores no paramétricos</i>	48
6.3.1.2. <i>Estimadores paramétricos</i>	51
6.3. Diversidad beta	54
6.3.1. Índice Beta de Whittaker.	54
6.3.2. Análisis de agrupamiento.	55
6.4. Diversidad Gamma	56
6.5. Análisis de Marginalidad Media	56
6.6. Periodo de vuelo de los adultos.	60
7. DISCUSIÓN	61
8. CONCLUSIONES	72
9. BIBLIOGRAFÍA	74
ANEXOS	83

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura. 5.1** Ubicación de los sitios de recolecta en el Estado de México y Guerrero, México
- Figura. 5.2** Climas de las localidades de estudio a lo largo del gradiente de altitud. (Información tomada de García 1998)
- Figura. 5.3** Tipos de Vegetación presente en el área de estudio. (Información tomada de INEGI 1998)
- Figura. 5.4** Real de Arriba, Temascaltepec, Estado de México
- Figura. 5.5** Avándaro, Parque Velo de Novia, Valle de Bravo, Estado de México
- Figura. 5.6** Río Chileros, San Simón de Guerrero, Estado de México
- Figura. 5.7** Arroyo San Felipe, Tejupilco, Estado de México
- Figura. 5.8** Las Juntas, Río San Felipe, Tejupilco, Estado de México
- Figura. 5.9** Acamuchitlán, Tejupilco, Estado de México
- Figura. 5.10** Los Cuervos, Tejupilco, Estado de México
- Figura. 5.11** Río Bejucos, Tejupilco, Estado de México
- Figura. 5.12** Alborejo, Río Alborejo, Guerrero, México
- Figura. 5.13** Marginalidad y tolerancia de las especies en el AMM. (a) Representación geométrica de la marginalidad y tolerancia de las especies. Los círculos representan las posiciones de las unidades muestrales y sus combinaciones con las variables ambientales. La línea gruesa representa la marginalidad de las especies. (b) Inercia de la especie j como la suma al cuadrado de las distancias ponderadas al origen. (c) Definición del centro de gravedad de la especie j en el espacio de las unidades muestrales de las variables ambientales. (d) Definición de la tolerancia residual de la especie j usando la proyección de las unidades muestrales en el espacio ortogonal del eje de marginalidad. Tomado de Dolédec *et al.* (2000)
- Figura. 6.1** Riqueza específica en relación al gradiente
- Figura. 6.2** Curvas de acumulación de especies construidas con estimadores no paramétricos. El esfuerzo de muestreo se consideró como el número de días muestreados por persona
- Figura. 6.3** Curva de acumulación de especies construidas con estimadores no paramétricos en el área de estudio. El esfuerzo de muestreo se consideró como el número de días muestreados por persona
- Figura. 6.4** Agrupamiento de los sitios de estudio con datos generados a partir de una matriz de distancia (Sorensen-Dice) con el método de amalgamación UPGMA.
- Figura 6.5** Análisis de marginalidad. Peso canónico de las variables ambientales. El eje horizontal corresponde al primer eje (primera raíz), el eje vertical corresponde al segundo eje (segunda raíz). Las claves de las variables se mencionan en el cuadro 5.3
- Figura. 6.6** Posición de las localidades con respecto a las variables analizadas en el AMM
- Figura. 6.7** Distribución de las especies con marginalidad significativa. Los puntos de menor tamaño indican las localidades (ver Fig. 6.6), las flechas representan las variables ambientales más importantes; las elipses señalan la cobertura en la distribución y los puntos de mayor tamaño la presencia de dicha especie en la localidad. Las claves de las especies se describen en el Anexo 2, las variables y las localidades se visualizan en las Fig. 6.5 y 6.6

ÍNDICE DE CUADROS

- Cuadro 5.1** Sitios de muestreo a lo largo del gradiente de altitud analizado en el Estado de México y Guerrero
- Cuadro 5.2** Anchura y profundidad promedio de los cuerpos de agua presentes en los sitios de muestreo. . La toma de datos se realizó en el mes de diciembre de 2008. (Desv. Est.= desviación estándar)
- Cuadro 5.3** Variables ambientales y su promedio incluidas en el AMM
- Cuadro 6.1** Listado de las familias y especies de odonatos registradas en el área de estudio
- Cuadro 6.2** Número de especies por familia en cada sitio de muestreo. Las claves de los sitios se muestran en el Cuadro 5.1
- Cuadro 6.3** Distribución de Zygoptera a lo largo del gradiente de altitud Alborejo-Real de Arriba. Las claves de los sitios se enlistan en el cuadro 5.1. No. Reg.= No. ejemplares por especie
- Cuadro 6.4** Distribución de Anisoptera a lo largo del gradiente de altitud Alborejo-Real de Arriba. Las claves de los sitios se enlistan en el cuadro 5.1. No. Reg.= No. ejemplares por especie
- Cuadro 6.5** Número de especies por sitio de muestreo
- Cuadro 6.6** Número de especies por sitio calculadas con estimadores paramétricos. Claves: Esf. M= Esfuerzo de muestreo (no días/persona), E. Reg.= especies registradas, E. Reg. Li. 95%= límite inferior del número de especies registradas con un intervalo de 95%, E. Reg. Ls. 95%= límite superior del número de especies registradas con un intervalo de 95%
- Cuadro 6.7** Parámetros obtenidos a partir de los modelos de Clench (a) y Exponencial negativo (b). Claves: S= especies observadas; Esf. Muestr.= esfuerzo de muestreo; a= tasa de incremento de especies al comienzo del inventario; b= parámetro relacionado con la forma de la curva; a/b=(asíntota) número de especies teórico presente; % var= porcentaje de varianza explicada; R^2 = valor R de Pearson, coeficiente de determinación; Fl= función de pérdida; p= pendiente; % esf= porcentaje de esfuerzo de muestreo
- Cuadro 6.8** Valores de β_w (beta de Whittaker) entre localidades de estudio
- Cuadro 6.9** Número de especies en temporada de estiaje y lluvias por sitio de recolecta, indicando el porcentaje de variación entre ambos sitios

RESUMEN

Se realizó un análisis de los ensamblajes de odonatos presentes en un gradiente de altitud en el suroeste del Estado de México. Se llevaron a cabo muestreos de adultos y larvas en nueve sitios de muestreo ubicados en un intervalo entre 391 m y 1963 m s.n.m., entre enero y diciembre de 2008. Se evaluó la diversidad alfa de cada uno de los sitios de estudio, definida como el número de especies presentes, también se generaron curvas de acumulación de especies con estimadores paramétricos y no paramétricos. La diversidad beta se evaluó con el índice de Whittaker y se ejecutó un análisis de agrupamiento (cluster) para conocer las localidades con composición faunística similar. La diversidad gamma se calculó con la fórmula propuesta por Lande. Se realizó un Análisis de Marginalidad Media (AMM) para conocer la separación de nicho de las especies en relación a parámetros ambientales. Asimismo, se evaluó el periodo de vuelo de los adultos. En el área de estudio se registraron 75 especies, 35 géneros y 10 familias. Los sitios con mayor riqueza específica fueron Los Cuervos y Acamuchitlán, con 37 especies cada uno, ubicados en altitudes medias. La localidad con menor riqueza fue Real de Arriba, con 11 especies. Los estimadores Chao2 y Jackknife2 predijeron mayor cantidad de especies; el modelo exponencial negativo subestimó la riqueza específica que fue inferior a la observada. La mayor diversidad beta ocurrió entre las localidades de Real de Arriba y Río San Felipe; los valores más bajos se observaron entre Alborejo y Los Cuervos. El análisis de agrupamiento integró a las localidades en dos conjuntos: aquellas ubicadas en altitudes bajas y medias en un grupo, y a las de mayor altitud en otro. En la diversidad gamma el aporte de beta fue superior al de alfa. El AMM mostró que 21 especies correlacionaron con las variables ambientales analizadas. Las dos primeras raíces explicaron el 89% de la variación de los datos, siendo la temperatura y la precipitación las variables que más contribuyeron. En Los Cuervos la similitud de especies entre temporadas fue mayor y Real de Arriba este valor fue menor. Este estudio contribuye significativamente al conocimiento de las especies de odonatos presentes en el Estado de México, con 61 nuevos registros, que representan el 71.8% de las especies actuales registradas. Las variaciones climáticas y de la estructura de la vegetación se presumen como variables importantes que afectan la riqueza y composición de especies de Odonata. Las localidades de altitudes medias y bajas presentan mayor riqueza específica. La estacionalidad fue más marcada en sitios de altitudes más bajas.

ABSTRACT

During January to February, 2008, systematic sampling for odonates was performed at nine sites along an elevation gradient ranging from 391 to 1693 masl in south-western Estado de México, México. Alpha diversity was assessed for each site as the number of observed species, and accumulation curves were generated, using both parametric and non parametric estimators. Beta diversity was calculated using Whittaker's Index, and a cluster analysis was performed to recognize sites with similar species composition. Gamma diversity was computed using Lande's equation. An Outlying Mean Index (OMI) was made to assess whether some species were correlated with the proposed environmental parameters, and flight period also was assessed. A total of 75 species, 35 genera and 10 families were recorded. The highest species richness was observed between Los Cuervos and Acamuchitlán (37 species each), with both sites located at intermediate elevations. The lowest species richness was recorded at Real de Arriba (11). Chao2 and Jackknife2 estimators predicted the highest number of species, while the negative exponential model underestimated species richness relative to the number of observed species. The highest beta diversity was found between Alborejo and Los Cuervos, and the lowest between Real de Arriba and Río San Felipe. Cluster analysis yielded two main groups: one included low and middle elevation sites, while the other one encompassed high elevation sites. The contribution of beta diversity was superior to alpha diversity at the landscape scale (gamma diversity). According to the OMI analysis, 21 species were correlated with the proposed environmental variables. The first two roots explained 89% of the data variability, with temperature and precipitation being the two most influential factors. In Los Cuervos, similarity between seasons was more, and it was less in Real de Arriba. This study contributes notably to the knowledge of Odonata in Mexico State, providing 61 new state records representing 71.8% of the known odonate species in the state. Climatic variation and vegetation structure also are known to affect the species richness and composition of Odonata assemblages. Low and middle altitude sites were richer in species when compared to high altitude sites, and seasonality was more pronounced in the lowlands.

1. INTRODUCCIÓN

El análisis de los ensamblajes a través de gradientes ambientales ha sido de gran interés durante los últimos años. Particular atención han recibido los estudios de cómo varía la biodiversidad en gradientes de altitud, pues en un rango de elevación pequeño, pueden observarse hábitats con características diferentes en distancias relativamente cortas, ofreciendo un amplio panorama en investigación, por ejemplo, permitiendo realizar comparaciones entre sitios o evaluar los cambios en la composición de ensamblajes, que a su vez pueden relacionarse con parámetros climáticos o geológicos y de este modo, dilucidar tendencias o patrones (Lomolino 2001; Rahbek 2005).

La biodiversidad es un concepto clave en ecología, y ha tomado gran importancia dada la acelerada pérdida de hábitats y la extinción de especies, especialmente en zonas tropicales, que albergan una considerable parte de la biodiversidad mundial. México está considerado dentro de los países con alta biodiversidad (Mittermeier y Goetch 1992); sin embargo, su conocimiento es muy heterogéneo, ya que existen zonas del país que han recibido poco interés por parte de los investigadores, o que carecen de inventarios faunísticos y botánicos, en los cuales el conocimiento es aún incipiente (Toledo 1994). Tal es el caso de los insectos, cuya riqueza es enorme, pero su conocimiento es escaso. Uno de estos grupos son los Odonata (libélulas), que a pesar de ser regularmente estudiado en México (González-Soriano y Novelo-Gutiérrez 1996; 2007), existen todavía sitios poco explorados por los investigadores. Además, las libélulas tienen un gran potencial en estudios de conservación y manejo de hábitats -sobretudo acuáticos-; éstos últimos se ven fuertemente amenazados por factores antropogénicos, como sobreexplotación o contaminación. En el presente trabajo se realizó un estudio de los ensamblajes de la especies de libélulas en un gradiente de altitud en el suroeste del Estado de México. Conjuntamente, se analizaron algunos aspectos de la biodiversidad de libélulas, la relación de estos ensamblajes con parámetros ambientales, así como el periodo de vuelo de los adultos.

2. ANTECEDENTES

2.1 Estudios sobre altitud

Una pregunta central en los estudios de diversidad biológica es conocer qué especies están presentes en un sitio y cuáles variables, tanto bióticas como abióticas, influyen en la distribución de las mismas. Los gradientes de altitud reúnen variaciones de estos factores, ya que en distancias más o menos cortas pueden observarse hábitats con diferentes características ambientales, que propician el establecimiento de una gran variedad de ensamblajes (un ensamblaje refiere a un grupo filogenéticamente relacionado dentro de una comunidad, de acuerdo con Fauth *et al.* (1996)) y, por ende, de las especies que los componen (Navarro 1992; Lomolino 2001; Nogués-Bravo *et al.* 2008).

Se ha observado que la riqueza y composición de especies cambia con la altitud. En las últimas dos décadas se han intensificado los estudios que analizan la riqueza de especies en gradientes de altitud, con grupos bastante estudiados, por ejemplo, mamíferos o aves (McCoy 1990; Rahbek 1995; 1997; 2005; Lomolino 2001). En estos trabajos se han visualizado algunos patrones en la distribución de la riqueza de especies. Dentro de los que han emergido, dos son los más comunes: la presencia de un pico en la riqueza de especies en elevaciones intermedias (600-800 ó 1000-1500 m de altitud) y la disminución monotónica de la riqueza conforme se incrementa la altitud. El primero se propone como el más común y generalizado, se ha registrado en investigaciones que incluyen gradientes más o menos completos (con intervalos mayores de 1000 m de altitud), y con un número aceptable de estaciones de muestreo. En este caso, si la tendencia en la riqueza encontrada fuera distinta, se ha argumentado que pudiera ser consecuencia de sesgos provenientes del régimen de muestreo o la selección de pocas estaciones de muestreo (McCoy 1990; Rahbek 1995, 1997; Lomolino 2001; Sánchez-Cordero 2001; Sanders 2002; Bhattarai y Vetaas 2003; Sanders *et al.* 2003; Chatzaki *et al.* 2005; Nogués-Bravo *et al.* 2008). También se ha sugerido que los sitios de altitudes intermedias corresponden a

zonas de transición de biotas, con alta heterogeneidad de hábitats, elevada cantidad de productividad primaria, o que son producto del efecto de restricciones geométricas en la distribución de las especies, (McCoy 1990, Rahbek 1995, 1997, 2005; Colwell y Lees 2000; Lomolino 2001; Vargas-Contreras y Hernández-Huerta 2001; Sanders 2002; Sanders *et al.* 2003; Brehm *et al.* 2007; Nogués-Bravo *et al.* 2008). En varios estudios de insectos se han registrado este tipo de patrones (Janzen *et al.* 1976; Wolda 1987; Lawton *et al.* 1987; Fleishman *et al.* 1998; Sanders 2002; Sanders *et al.* 2003; Brehm *et al.* 2007; Cutz-Pool *et al.* 2008; Novelo-Gutiérrez y Gómez-Anaya 2009). En el segundo caso, cuando la riqueza específica disminuye conforme se incrementa la altitud, se ha mencionado para diferentes grupos taxónimicos, por ejemplo, en escarabajos del estiércol (Martín-Piera y Lobo 1993; Brühl *et al.* 1999; Lobo y Halffter 2000; Escobar *et al.* 2005; 2007). Un tercer patrón, observado con menos frecuencia, es cuando el pico de riqueza se encuentra en altitudes bajas (McCoy 1990; Tati-Subahar *et al.* 2007).

En las hipótesis propuestas para explicar los patrones de riqueza a través de gradientes de elevación, no existe un factor único. Se han planteado la interacción de varios, tanto bióticos como abióticos (Sánchez-Cordero 2001; Vargas-Contreras y Hernández-Huerta 2001). El efecto del clima en los organismos es bien conocido, especialmente los parámetros de temperatura y precipitación, que están directamente relacionados con la altitud (Körner 2007), los cuales han mostrado tener correlación con la riqueza en gradientes de altitud (Lomolino 2001; Sánchez-Cordero 2001; Vargas-Contreras y Hernández-Huerta 2001; Sanders *et al.* 2003; Li *et al.* 2009; Rowe 2009). La complejidad del hábitat es otro factor importante que afecta la composición de especies, ya que pueden proporcionar más recursos que un ambiente uniforme, y entonces permitir el establecimiento de un mayor número de especies (Terborgh 1977; Vargas-Contreras y Hernández-Huerta 2001; Rowe 2009). Asimismo, es relevante considerar aspectos como el tamaño del área muestreada, entre mayor sea ésta, mayor será la probabilidad de encontrar más especies (Rahbek 1997); la reducción de los recursos alimentarios, las diferencias en las condiciones meteorológicas (Lawton *et al.* 1987; Hodkinson 2005), así

como la temporada, el año y el tipo de organismo en estudio (Janzen *et al.* 1976). Es importante destacar el efecto que ejercería la habilidad de dispersión de las especies, la historia propia del taxón y su historia biogeográfica (Brose y Martínez 2004; Stevens y Bailowitz 2009).

2.2 Diversidad biológica

La biodiversidad es considerada como sinónimo de diversidad biológica (Harper y Hawksworth 1994). Se define como la variabilidad entre organismos vivos dentro de cualquier sistema y a diferente escala, incluyendo la variabilidad dentro de las especies (diversidad genética), entre las especies (diversidad organísmica o específica) y de los ecosistemas, permitiendo la comparación entre ensamblajes (Moreno 2001; Magurran 2004). A nivel de paisaje, la biodiversidad consta de tres componentes: la diversidad alfa, que es la diversidad de un sitio en particular; la diversidad beta, que es el cambio o la variación en la composición de especies en por lo menos dos sitios, y la diversidad gamma, considerada como la diversidad total regional (Moreno 2001; Magurran 2004). La diversidad alfa y gamma se miden en las mismas unidades, en cambio, la diversidad beta es una medida que está en función de alfa y gamma, e indica la tasa de variación o recambio en la composición específica (Jurasinski *et al.* 2009).

La diversidad alfa puede medirse desde varios enfoques, uno de los más sencillos y frecuentemente utilizados, ha sido la riqueza de especies o riqueza específica (Gotelli y Colwell 2001), que en este caso se define como el número de especies en un sitio. El primer paso para conocerla es realizar inventarios biológicos. Tales inventarios son la base de los estudios de diversidad, ya que proveen información esencial para otras ciencias, incluyendo la sistemática y la ecología; también son necesarios para monitorear e identificar puntos clave en objetivos de manejo y políticas diversas, por ejemplo, evaluar prioridades de conservación, uso del suelo o manejo sustentable (Stork y Samways 1996; Southwood y Henderson 2000). Para conocer la riqueza específica se realizan muestreos

para obtener el número de especies observadas, que es una aproximación de las especies presentes. El número de especies observadas es una estimación sesgada de la riqueza de la comunidad, y nunca será mayor que la riqueza verdadera. Además, si los métodos de muestreo son variados, se cumplirá mejor el propósito de reconocer la mayor cantidad de especies existentes (Longino *et al.* 2002; Brose y Martínez 2004).

Se han utilizado varias técnicas e índices para evaluar la riqueza específica, los cuales dependen de la calidad de los datos, el esfuerzo de muestreo, las propiedades del ensamblaje y los objetivos del estudio (Southwood y Henderson 2000). Dentro de ellas se encuentran las curvas de acumulación por extrapolación de especies, calculadas tanto con índices paramétricos como no paramétricos, y datos de abundancia o de incidencia (presencia-ausencia). Las curvas de acumulación de especies son gráficos que muestran el patrón acumulado de las especies registradas en un área como función de una medida del muestreo empleado. Estas curvas pueden construirse con funciones paramétricas, dentro de las más utilizadas están el modelo de Clench y el modelo exponencial negativo o de von Bertalanffy (Soberón y Llorente 1993). Por otro lado, los estimadores no paramétricos tienen la ventaja de no requerir ningún tipo de distribución de los datos, y de no hacer supuestos de la distribución de los mismos, por lo que algunos investigadores han argumentado que serían menos sesgados, más precisos y exactos con respecto a los estimadores paramétricos (Palmer 1990; Walther y Martin 2001; Brose 2002; Brose *et al.* 2003; Melo *et al.* 2003). Otros autores alientan el uso de los estimadores paramétricos por sus propiedades y la utilidad que poseen, por ejemplo, se pueden hacer algunas aseveraciones con valores de probabilidad (Soberón y Llorente 1993; León-Cortés *et al.* 1998; Jiménez-Valverde y Hortal 2003).

La diversidad alfa es dependiente del tamaño de muestra; conforme se incrementa el esfuerzo de muestreo, la probabilidad de encontrar más especies también aumenta (Hellmann y Fowler 1999; Jiménez-Valverde y Hortal 2003; Colwell *et al.* 2004).

La diversidad beta es una medida de la variabilidad en la composición de los ensamblajes, es decir, es el cambio, o recambio, en la composición de especies entre una comunidad a y una comunidad b (Wilson y Shmida 1984; Plotkin y Muller-Landau 2002; Koleff *et al.* 2003; Novotny y Weiblen 2005). Frecuentemente se describe con tres parámetros: el número de especies ganadas, el número de especies perdidas y las especies compartidas (Jurasinski *et al.* 2009). Existe una gran cantidad de métodos para evaluarla (Moreno 2001; Koleff *et al.* 2003; Magurran 2004), dados los múltiples enfoques y definiciones que se le ha dado. Puede medirse con índices que calculan el cambio en la composición de especies o índices que evalúan la similitud entre lugares; otras medidas relacionan las especies, considerando escalas diferentes (Jurasinski *et al.* 2009) e incluso, podrían utilizarse métodos multivariados. Algunos de los factores que influyen en los valores de la diversidad beta son: la habilidad de dispersión de las especies y la configuración de recursos de las subpoblaciones en los parches (Novotny y Weiblen 2005; Baselga y Jiménez-Valverde 2007), el sedentarismo de las poblaciones, la especificidad y la heterogeneidad del hábitat y su distancia geográfica (Harrison *et al.* 1992; Novotny y Weiblen 2005; Tuomisto y Ruokolainen 2006).

2.3 Generalidades de Odonata

Las libélulas son uno de los grupos de insectos más antiguos (Rehn 2003), presentan una metamorfosis hemimetábola, la etapa juvenil, llamada náyade o larva, es generalmente acuática (larva, de acuerdo con Corbet 1999), por lo regular es posible encontrarlas entre plantas sumergidas, entre los detritos o dentro del fondo arenoso (Corbet 1999; Brooks 2003). Se desarrollan en cuerpos de agua temporales o permanentes, lóticos o lénticos. La etapa posterior es el adulto, que es terrestre-aéreo, y son conspicuos en días soleados y calurosos. Odonata está integrado por dos subórdenes: Anisoptera y Zygoptera (Rehn 2003).

2.3.1 Composición de ensamblajes

La elección del hábitat es de suma importancia en la vida de los odonatos, y se ha propuesto que en la etapa adulta, ésta se realiza por medio de pistas visuales (Buchwald 1992; Corbet 1999; Schindler *et al.* 2003). Los estudios de ensamblajes de Odonata coinciden en que la estructura de la vegetación es un factor importante en el establecimiento y composición de adultos en un sitio (Ward y Mill 2005). La vegetación provee zonas para perchar, límites territoriales, sustrato para la oviposición y plataformas de emergencia, maduración, eclosión, espacios de protección, refugio o hábitat (Buchwald 1992; Bried y Ervin 2005; Ward y Mill 2005). La estructura de la vegetación del borde del cuerpo de agua, la cobertura de árboles y la altura de la vegetación de borde, afectan en la ocurrencia de especies (Ward y Mill, 2005). Por otro lado, la heterogeneidad del hábitat permite una mayor cantidad de especies (Samways *et al.* 1996; Schindler *et al.* 2003; Niba y Samways 2006). La temperatura es otro factor importante en su distribución, al ser los odonatos, organismos ectotérmicos, que dependen en gran medida de la radiación solar para iniciar sus actividades (heliófilos), por lo que generalmente evitan las áreas sombreadas (Samways *et al.* 1996; De Marco y Resende 2002; Remsburg *et al.* 2008). La temperatura influye en una variedad de aspectos en la biología de los Odonata, en las etapas de desarrollo y crecimiento, las tasas de alimentación, periodos de vuelo y cambios en la coloración de los adultos. Muchas de las especies presentan estacionalidad; el adulto en muchos casos sólo puede visualizarse durante ciertos meses del año (Corbet 1999). Varios factores afectan el periodo de vuelo de las especies, tales como la temperatura, las características del cuerpo de agua, la fuerza de la corriente en la temporada de lluvias y su reducción en la temporada de estiaje (De Marmels 1998). Por lo anterior, los ensamblajes presentan variaciones temporales marcadas (Sato y Riddifor 2008).

Muchas especies tienen una gran capacidad de dispersión por su alta movilidad, incluyendo organismos de tamaño pequeño. La capacidad de dispersión puede jugar un papel en la riqueza de un área de especies, particularmente en regiones topográficamente heterogéneas (Stevens y Bailowitz 2009). Los patrones de actividad de los adultos, la

reproducción y el desarrollo, pueden variar marcadamente entre regiones templadas y tropicales. En este sentido, las especies de origen, o afinidades tropicales, tienen rangos de elevación más bajos que las especies boreales (Apodaka y Chapman 2004).

2.3.2 Estudios en gradientes de altitud

En organismos acuáticos existen pocos trabajos relacionados con gradientes de altitud (Pringle y Ramírez 1998; Hawking y New 1999; Jacobsen 2004; Novelo-Gutiérrez y Gómez-Anaya 2009). Los estudios sobre distribuciones altitudinales de Odonata, de acuerdo con Hawking y New (1999), se encuentran dispersos. Samways (1989) hizo un estudio del recambio de familias de Odonata presentes en un gradiente de altitud de 3000 m de altitud, determinando los rangos altitudinales a nivel de suborden y familia, los cuales fueron relacionados con tendencias climáticas. Hawking y New (1999) realizaron un estudio de la distribución de náyades en un rango de altitud en Australia. Posteriormente, Novelo-Gutiérrez y Gómez-Anaya (2009) evaluaron la diversidad de Odonata en un gradiente de altitud en la Sierra de Coalcomán, en el Estado de Michoacán, México, registrando 116 especies, 44 géneros y 9 familias, y encontraron mayor riqueza en localidades ubicadas a elevaciones medias del gradiente analizado. Existen otros estudios en gradientes de altitud en México, con otros grupos, tales como lepidópteros (Luis *et al.* 1991; Vargas *et al.* 1991; Vargas *et al.* 1999).

En el área de estudio, que se ubica en el Estado de México, se han efectuado algunos trabajos con otros grupos de insectos (Hernández-Mejía *et al.* 2008), algunos de los cuales no se han publicado (Bueno 1972; Angulo 1994; Otaña 1994; Rojas 1995; Robles 1997).

2.3.3 Los odonatos en México

El Orden Odonata está formado por un poco más de 5,680 especies a nivel mundial siendo más abundantes en los trópicos que en zonas templadas (Kalkman *et al.* 2008). En México

se tienen registradas 349 especies y 83 géneros, 29 de Zygoptera y 54 de Anisoptera (González-Soriano y Novelo-Gutiérrez 2007). En los últimos 20 años se ha incrementado el conocimiento de las especies de Odonata presentes en México (Novelo-Gutiérrez *et al.* 1988; González-Soriano y Novelo-Gutiérrez 1991; Novelo-Gutiérrez y González-Soriano 1991; Novelo-Gutiérrez y Peña-Olmedo 1991; González-Soriano 1997; Gómez-Anaya *et al.* 2000; González 2006; Upson *et al.* 2007; Novelo-Gutiérrez y Gómez-Anaya 2009). Algunos de los estudios se han realizado en bosque tropical caducifolio en varios estados del país (González-Soriano *et al.* 2004; González-Soriano *et al.* 2008; Barba 2009; González-Soriano *et al.* 2009; Novelo-Gutiérrez y Gómez-Anaya 2009). No obstante, existen áreas que no han sido exploradas formalmente, tal es el caso del Estado de México. En la revisión realizada por González-Soriano y Novelo-Gutiérrez (2007), el Estado de México registra 26 especies; sin embargo, los estudios de Odonata son prácticamente inexistentes en la entidad, por lo que se sugiere que las especies que ahí se enlistan son producto de recolecciones esporádicas, no sistemáticas.

2.3.4 Importancia de Odonata

Los odonatos son un taxón especialmente valioso para estudiar las historias de vida, por las diferencias en la duración del ciclo de vida de las larvas y adultos (Crowley y Johansson 2002). Los odonatos han sido propuestos como bioindicadores (Foote y Rice 2005; Sato y Riddiford 2008) de alteración del paisaje y de calidad de agua (Steytler y Samways 1995), aunque larvas de Odonata son mejores indicadores que los adultos (Sahlén y Ekestubbe 2001; Kalkman *et al.* 2008). Además, es un grupo ampliamente estudiado en términos de comportamiento reproductivo (Corbet 1999; Córdoba-Aguilar 2008; Kalkman *et al.* 2008).

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo General

- Conocer la diversidad de odonatos presentes en un gradiente de altitud en el suroeste del Estado de México, México.

3.2. Objetivos Particulares

- Realizar un inventario de odonatos, con base en recolectas a lo largo de un año de larvas y adultos, en un gradiente de altitud entre los 391 y 1963 m en nueve sitios de muestreo.
- Evaluar las diversidades alfa, beta y gamma de la zona de estudio.
- Evaluar la amplitud de la distribución de ensamblajes de las especies con respecto a algunas variables ambientales.
- Reconocer el periodo de vuelo de odonatos en la fase adulta en cada sitio de muestreo.
- Generar una base de datos con registros georreferenciados de las especies encontradas.
- Conformar una colección de referencia de ejemplares para su depósito en la Colección Entomológica del Instituto de Ecología, A. C. (IEXA) y duplicados en la Colección Nacional de Insectos (CNIN del IBUNAM).

4. HIPÓTESIS

- Debido a que los odonatos tienen su origen en zonas tropicales, donde se observa la mayor riqueza de especies, se espera que se registre mayor riqueza en zonas bajas y de altitud media y que ésta disminuirá conforme aumenta la altitud.
- Debido a las diferencias ambientales a lo largo del gradiente de altitud, se espera que el mayor recambio de especies se observe entre sitios con condiciones ambientales diferentes y con mayores diferencias de altitud, es decir, el máximo recambio ocurrirá entre los extremos del gradiente.
- A escala de paisaje, la contribución de la diversidad beta será mayor que alfa para la diversidad gamma, por las diferencias ambientales entre los sitios.
- Debido a que las lluvias favorecen la disponibilidad de recursos, facilitando el crecimiento de la vegetación y se incrementa el nivel de agua en los ríos y arroyos, se espera que en la temporada de lluvias se registre un mayor número de especies adultas.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. Área de estudio

El gradiente de altitud se ubica en la porción suroeste del Estado de México, abarcando una localidad limítrofe en el municipio de Pungarabato, en el Estado de Guerrero, para cubrir la cota más baja posible (18°40'N, 100°34'O; 19°2'N, 99°59'O).

Geología

La litografía de la zona es compleja, por la variedad de rocas presentes: rocas ígneas (basaltos), intrusivas (granitos), rocas sedimentarias, rocas metamórficas (esquistos), que tienen una gran importancia, además de aluviones continentales en la parte sur. La región, geológicamente, se originó en los periodos Triásico, Cretácico y Cuaternario (INE 2000; INEGI 2001).

Fisiografía

La región forma parte de la Provincia Fisiográfica Sierra Madre del Sur, subprovincia Depresión del Balsas (INEGI 2001). Es una zona topográficamente compleja, cuenta con sistemas montañosos orientados en dirección este-oeste (Ferrusquía 1998). Las topoformas predominantes son la sierra alta compleja con cañadas, lomeríos, valle ramificado (en los sitios con ríos de mayor caudal) y mesetas (INEGI 2001).

Hidrología

El área de estudio pertenece a la región hidrológica del Balsas, de los ríos Cutzamala y Balsas, de la subcuenca Cutzamala. Cabe mencionar que esta zona sufre una fuerte explotación acuífera.

Clima

La zona incluye dos tipos de climas (Cuadro 5.1), templado subhúmedo, semicálido, cálido semiseco y seco (Fig. 5.2) (citado en INEGI 2001). En el clima templado subhúmedo con lluvias en verano (Cw2), la temperatura media anual varía de los 12 °C a los 18 °C. Los meses con mayor cantidad de precipitación son julio (157 mm) y agosto (148 mm); febrero es el mes más seco; mayo es el mes más caluroso con una temperatura mensual promedio de 14 °C y enero el más frío, con una temperatura mensual promedio de 9 °C. En el clima semicálido subhúmedo con lluvias en verano A(C)w2, los meses con mayor precipitación son junio y septiembre, con una precipitación promedio de 251 y 254 mm respectivamente; presentan una sequía media en el verano; la temperatura media anual es de 21.7 °C, el mes más caluroso es mayo (25 °C) y el mes más frío es enero (16 °C) (INEGI 2001).

El clima cálido subhúmedo con lluvias en verano de humedad media (Aw1) se caracteriza por presentar una precipitación promedio anual de 1129 mm; los meses más lluviosos son junio y septiembre (249 y 247 mm respectivamente); febrero y marzo son los meses más secos; la temperatura media anual es de 23°C; la media mensual más alta corresponde a abril y mayo (26 °C) y enero es el mes más frío (21 °C).

El clima cálido subhúmedo con lluvias en verano de menor humedad (Aw0) es el más seco en el área de estudio. La precipitación total anual varía de 800 a 1200 mm; la temperatura media anual entre los 22 y 30 °C. Los meses con mayor precipitación son julio y agosto (261 y 242 mm respectivamente) y los de menor precipitación son febrero, marzo y abril; los meses más calurosos son abril y mayo (30 °C y 31 °C respectivamente) (INEGI 2001).

Vegetación

En el área de estudio se presentaron los siguientes tipos de vegetación: bosque tropical caducifolio, bosque de pino-encino, bosque de pino (*sensu* Rzedowski 1998), además de extensiones de pastizal inducido y agricultura de temporal (Cuadro 5.1; Fig. 5.3). En el

bosque tropical caducifolio, la altura de los árboles está comprendida entre los cuatro y 15 m, con una clara estación seca y una húmeda; en la temporada seca los árboles pierden su follaje hasta en un 75%. Actualmente parte de la superficie que comprende este tipo de vegetación prevalecen en condición secundaria, dominado por plantas leñosas, arbóreas y arbustivas. El bosque de pino-encino es una asociación vegetal muy extendida en el Estado de México, la dominancia de cualquiera de sus elementos está determinada por el gradiente de altitud, a mayor altitud predominan los pinos y conforme la altitud disminuye, la cantidad de encinos aumenta. Dentro de las especies de pino se encuentran *Pinus leiophylla* Schl. y Cham., *Pinus oocarpa* Shiede, *Pinus montezumae* Lamb. y *Pinus hartwegii* Lindl. Las especies de encino comunes son *Quercus rugosa* Neé, *Quercus crassipes* Humb. y Bonpl., *Quercus crassifolia* Humb., además de *Clethra mexicana* DC., *Arbutus glandulosa* Martens y Galeotti y *Arbutus xalapensis* Kunth (INEGI 2001). En las zonas más bajas se practica la ganadería (INEGI 2001).



Fig. 5.1. Ubicación de los sitios de recolecta en el Estado de México y Guerrero, México.

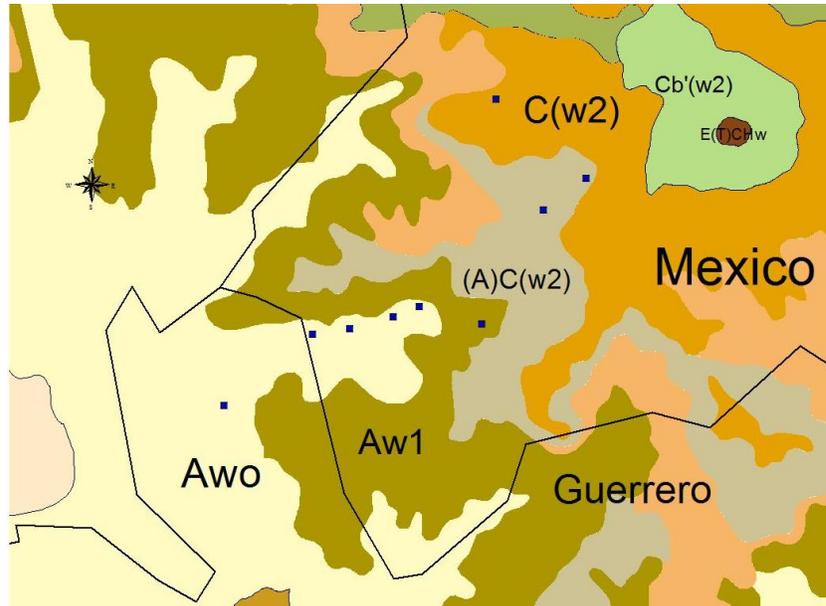


Fig. 5.2. Climas de las localidades de estudio a lo largo del gradiente de altitud. (Información tomada de García 1998).

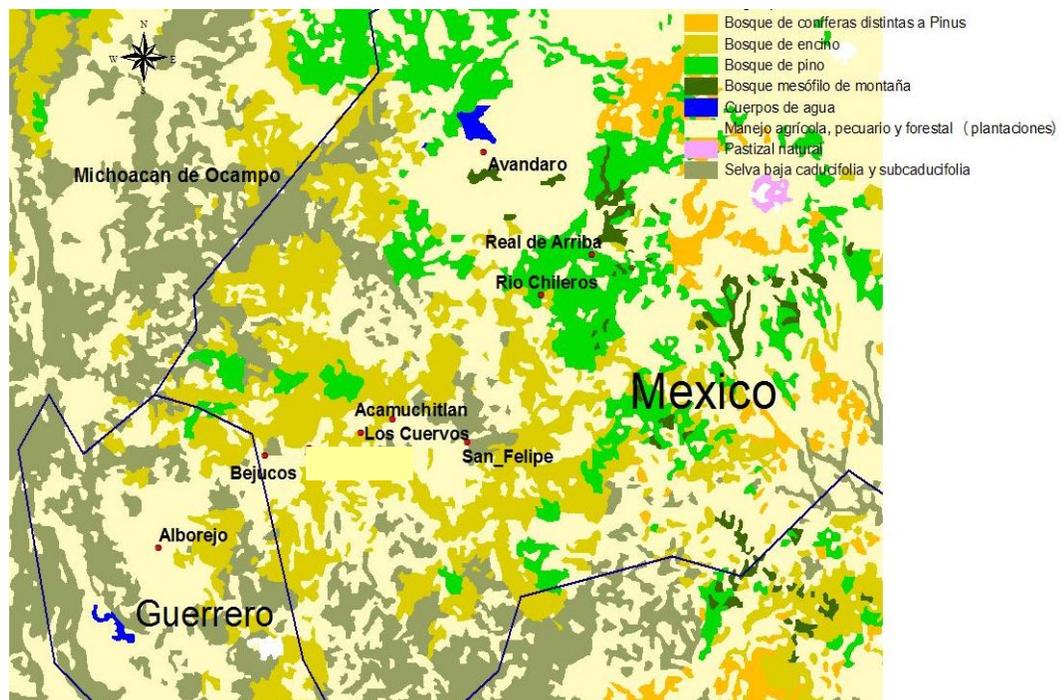


Fig. 5.3. Tipos de Vegetación presente en el área de estudio. (Información tomada de INEGI 1998).

5.1.2. Sitios de muestreo

Se definieron nueve sitios de muestreo, con base en la presencia de cuerpos de agua lóticos permanentes cercanos a vías de comunicación, que en este caso fueron la carretera Valle de Bravo–Temascaltepec, la carretera federal 134, que conecta a los municipios de Temascaltepec–Tejupilco-Ciudad Altamirano y el tramo de la carretera Tejupilco-Amatepec (Fig. 5.1). Se describen brevemente los cuerpos de agua muestreados y se pormenorizan la ubicación geográfica y tipo de vegetación (ver cuadro 5.2).

Estado de México

Real de Arriba

Localizado al este de la cabecera municipal del municipio de Temascaltepec, es el sitio de mayor altitud (1963 m s.n.m.) (Fig. 5.4) Presenta espacios insolados reducidos, gran parte del cauce del río está sombreado. La vegetación riparia es de tipo arbórea, arbustiva y herbácea, hay presencia de epífitas (de tipo bromeliáceas) y pteridofitas. En extensas secciones del río el dosel de la vegetación se cierra, y en otros de menor tamaño, hay espacios abiertos e insolados, la vegetación a los márgenes no rebasa los 5 m de altura a cada lado. El río se encuentra parcialmente encañonado, sinuoso, con pendiente ligera, poco insolado y con orillas estables. En un lado de sus márgenes se encuentra una pared rocosa cubierta de vegetación y la otra ladera está a la orilla de la carretera. En el sustrato hay rocas grandes y cantos rodados, bancos de arena y gravas finas, también hay presencia de rocas grandes enterradas en el lecho del río.



Fig. 5.4. Real de Arriba, Temascaltepec, Estado de México.

Avándaro, Parque Velo de Novia

Se localiza al sur de la cabecera municipal de Valle de Bravo, en la localidad de Avándaro, en el parque Velo de Novia, con una altitud de 1905 m (Fig. 5.5). La vegetación es bosque de pino predominantemente, acompañado de sotobosque herbáceo en menor proporción. La vegetación riparia es principalmente arbórea con el dosel cerrado con espacios de insolación reducidos, el estrato herbáceo es escaso, con una altura menor de 0.5 m y el estrato arbustivo es reducido. El río en varios tramos está cubierto de vegetación de galería principalmente árboles. La profundidad del arroyo es variable, la pendiente es fuerte y el cauce está ocupado por rocas de gran tamaño, fragmentadas, gravas gruesas, limo, bancos de arena y muchos bancos de hojarasca. Existen numerosos rápidos y algunos turbulentos y se observan varias caídas de agua de tamaño considerable. En el parque se encuentra una cascada de 30 m de altura. También se hicieron recolecciones en la desembocadura de este arroyo, en la Presa Miguel Alemán, cuya vegetación riparia es principalmente de tipo herbáceo, y cuya altura es ligeramente superior a 1 m. La línea de costa es muy breve, la presa es profunda y con zonas de inundación intermitentes.



Fig. 5.5. Avándaro, Parque Velo de Novia, Valle de Bravo, Estado de México.

Río Chileros

Localizado a un costado de la carretera Temascaltepec-Tejupilco, a 1643 m s.n.m. (Fig. 5.6). Pertenece una zona de desmonte en la cual se observó la construcción de estructuras que convertirían al sitio en un parque estatal. La vegetación está fuertemente alterada,

aunque están presentes manchones de bosque de pino-encino. La vegetación riparia es mayoritariamente arbustiva, de 1.5 m de altura en promedio, con elementos arbóreos dispersos. Un segmento del río corre a través de un pequeño cañón y en otro tramo es una planicie, con cauce sinuoso. El sustrato es variable; en la parte encañonada corresponde a una carpeta rocosa sólida, en la sección de la llanura predominan los cantos rodados, los bancos de arena y lodo fangoso. La mayor parte del cauce está insolado y durante la época de lluvias se forman zonas encharcadas cercanas al cauce principal. En una sección la pendiente es muy inclinada, hay presencia de rápidos, algunos turbulentos y zonas amplias de remansos y algunas pozas profundas. Existen abundantes algas filamentosas.



Fig. 5.6. Río Chileros, San Simón de Guerrero, Estado de México.

Arroyo San Felipe

Se ubica aproximadamente en el kilómetro 15 de la carretera Tejupilco-Amatepec, en el municipio de Tejupilco, este arroyo es un afluente que desemboca en el río San Felipe, a 976 m s.n.m. (Fig. 5.7). En general, la vegetación está alterada, hay cultivos de maíz cercanos al cuerpo de agua. La vegetación riparia está constituida predominantemente por árboles y arbustos, en algunas partes la vegetación cubre partes del arroyo que en algunas ocasiones pasan de orilla a orilla, presencia de epífitas (bromeliáceas) y helechos. Hay zonas de insolación abundantes. El sitio se encuentra en un pequeño cañón fuertemente pedregoso, el arroyo es escalonado, presenta secciones con pendientes y

zonas de remansos, pozas y corrientes rápidas. El sustrato consta de rocas grandes con bordes filosos y algunos cantos rodados, también se observaron grava y arena sobre todo en la zona de remansos.



Fig. 5.7. Arroyo San Felipe, Tejupilco, Estado de México.

Río San Felipe, Las Juntas

Se encuentra sobre la carretera Tejupilco-Amatepec, (908 m de altitud) a un lado del poblado de Las Juntas, cerca del límite con el municipio de Amatepec (Fig. 5.8). La vegetación riparia está reducida a las paredes rocosas que rodean el río que en algunos segmentos está desprovisto de vegetación. El río es abierto, insolado, el lecho está cubierto por grandes rocas, cantos rodados, gravas de distintos tamaños, bancos de arena y lodo, sobre todo en los márgenes. Abundantes rápidos y algunos turbulentos. En la temporada de estiaje, algunas secciones del lecho permanecen descubiertas. La pendiente moderada, las rocas en algunas partes son de tipo sedimentaria o metamórfica.



Fig. 5.8. Las Juntas, Río San Felipe, Tejupilco, Estado de México.

Acamuchitlán

Ubicado entre los kilómetros 122-123 de la carretera Tejupilco-Cd. Altamirano, a 821 m de altitud (Fig. 5.9). El cuerpo de agua se ubica en un cañón de aproximadamente 100 m de profundidad. La vegetación a nivel de todos los estratos en general está bien conservada. Existe gran cantidad de leguminosas espinosas y gramíneas de diferentes tamaños. El arroyo corre pegado a una de las laderas del cañón, la cual conserva la vegetación primaria; la orilla opuesta del arroyo está cubierta por vegetación herbácea y arbustiva levemente perturbada, con algunos elementos arbóreos dispersos. En algunas secciones del cuerpo de agua la vegetación de galería es densa, hay zonas del arroyo cubiertas por el dosel de la vegetación y otros segmentos insolados. El sustrato se compone de gravas, cantos rodados, limo y en mayor cantidad gravilla o grava gruesa y es poco profundo. Se forman zonas de inundación pequeñas a los lados del arroyo.



Fig. 5.9. Acamuchitlán, Tejupilco, Estado de México.

Los Cuervos

El sitio se localiza cerca del poblado de Los Cuervos a 744 metros de altitud, es un sitio perturbado, en el que se practica la ganadería y corresponde a un cuerpo de agua inestable, en parte, por la fuerte explotación por parte de los residentes de la zona (Fig. 5.10). En el tramo sur del arroyo la vegetación riparia arbórea cubre con pocas ramas secciones del río, el estrato arbustivo es de tamaño considerable y en general se encuentra sombreado. El tramo central del segmento muestreado, está ampliamente

insolado, con escasos elementos arbóreos y predominio de herbáceas a los márgenes. El cauce presenta rocas grandes, cantos rodados, bancos de grava y arena. En la parte norte existen rápidos pero no turbulentos, la vegetación herbácea es predominante con escasos elementos arbustivos. Pendiente moderada, con algunos escalones después de los cuales se forman pozas pequeñas. Abundantes algas filamentosas. La sección norte es un pequeño cañón escalonado.



Fig. 5.10. Los Cuervos, Tejupilco, Estado de México.

Río Bejucos.

Se encuentra al oeste del poblado de Bejucos, a 526 m s.m.n. (Fig. 5.11). En este sitio la vegetación riparia es principalmente arbórea con elementos arbustivos, existen pequeños manchones de vegetación herbácea. El río es abierto de caudal abundante, ampliamente insolado. En el sustrato del río son frecuentes los cantos rodados y las gravas. En la parte central del canal se forman pequeñas “islas” de rocas y vegetación arbustiva en la temporada de estiaje y también se observaron zonas de pozas profundas. En un lado del río hay un potrero ubicado en la ladera de una pequeña montaña. El estrato herbáceo alcanza hasta 1 m de altura.



Fig. 5.11. Río Bejucos, Tejupilco, Estado de México.

Guerrero

Alborejo

Se incluye esta localidad en el estado de Guerrero para cubrir la cota de altitud más baja (391 m) (Fig. 5.12). La zona está perturbada, contaminada con excremento de animales domésticos y desechos sólidos; en algunas secciones de la ribera del arroyo hay asentamientos humanos. La vegetación riparia es principalmente arbórea con algunos elementos arbustivos. Arroyo abierto con algunos espacios cerrados por el dosel (muy escasos). Cauce principalmente rocoso con grandes áreas de remansos, pocos rápidos y sin rápidos turbulentos, con bancos de arena, cantos rodados. La cobertura de vegetación cercana al río es muy angosta, no más de 3-5 m. Dentro del cuerpo de agua se observaron encierros para animales domésticos.



Fig. 5.12. Alborejo, Río Alborejo, Guerrero, México.

Cuadro 5.1. Sitios de muestreo a lo largo del gradiente de altitud analizado en Estado de México y Guerrero. (Información tomada de las cartas topográficas INEGI 2001 y 2006).

Localidad		Municipio	Coordenadas Geográficas	Altitud	Clima	Vegetación predominante
Alborejo (AL)	Puente Alborejo, Río Alborejo. Km 171 carretera Tejupilco-Ciudad Altamirano	Pungarabato, Guerrero.	18° 40' 04" N 100° 34' 48" O	391 m	Aw0	Bosque tropical caducifolio, pastizal inducido
Río Bejucos (RB)	Bejucos. Km 150 carretera Tejupilco-Ciudad Altamirano	Tejupilco	18° 46' 54" N 100° 26' 10" O	526 m	Aw0	Bosque tropical caducifolio, pastizal inducido
Los Cuervos (LC)	Puente Los Cuervos. Km 132 carretera Tejupilco-Ciudad Altamirano	Tejupilco	18° 48' 40" N 100° 18' 25" O	744 m	Aw0	Bosque tropical caducifolio
Acamuchitlán (AC)	Puente Acamuchitlán. Km 122-123 carretera Tejupilco-Ciudad Altamirano	Tejupilco	18° 49' 47" N 100° 15' 52" O	821 m	Aw0	Bosque tropical caducifolio
Río San Felipe (RS)	Las Juntas (San Felipe de Jesús), Río San Felipe. Km 16.5 carretera Tejupilco-Amatepec	Tejupilco	18° 47' 57" N 100° 09' 49" O	908 m	Aw1	Pastizal inducido, bosque tropical caducifolio
Arroyo San Felipe (AS)	Km 15.5 carretera Tejupilco-Amatepec, 1 km antes del Río San Felipe en dirección a Tejupilco.	Tejupilco	18° 48' 16" N 100° 09' 40" O	976 m	Aw1	Bosque tropical caducifolio
Río Chileros (RC)	Río Chileros, Km 79 carretera Temascaltepec-Tejupilco	San Simón de Guerrero	18° 58' 58" N 100° 03' 54" O	1643 m	(A)C(w2)	Bosque de pino-encino
Avándaro (AV)	Avándaro, Parque Velo de Novia	Valle de Bravo	19° 09' 43" N 100° 08' 33" O	1905 m	C(w2)	Bosque de pino
Real de Arriba (RA)	Río Real de Arriba	Temascaltepec	19° 02' 07" N 99° 59' 59" O	1963 m	(A)C(w2)	Bosque de pino-encino

Cuadro 5.2. Anchura y profundidad promedio de los de los cuerpos de agua presentes en los sitios de muestreo. La toma de datos se realizó en el mes de diciembre de 2008. (Desv. Est.= desviación estándar).

Sitio de muestreo	Anchura promedio	Desv. Est.	Profundidad en varios puntos del canal (m)					Profundidad promedio	Desv. Est.
Alborejo	5.62	1.42	0.06	0.01	0.19	0.22	0.06	0.11	0.09
Río Bejucos	27.08	5.36	0.06	0.35	0.42	0.45	0.23	0.30	0.16
Los Cuervos	4.53	1.10	0.17	0.05	0.20	0.09	0.04	0.11	0.07
Acamuchitlán	2.91	1.32	0.05	0.09	0.22	0.33	0.13	0.16	0.11
Río San Felipe	21.27	6.32	0.06	0.46	0.46	0.35	0.04	0.27	0.21
Arroyo San Felipe	2.21	1.79	0.04		0.07		0.03	0.05	0.02
Río Chileros	9.91	7.48	0.09	0.41	0.40	0.21	0.07	0.24	0.16
Avándaro	6.65	1.48	0.27	0.23	0.29	0.11	0.18	0.22	0.07
Real de Arriba	5.13	1.33	0.08	0.19	0.25	0.22	0.11	0.17	0.07

5.2. Métodos

Se realizaron 5 recolectas de adultos y larvas durante el ciclo enero-diciembre de 2008, por períodos de 5-6 días; las recolectas se distribuyeron de la siguiente manera: dos en la época de estiaje (enero y mayo) y tres en la temporada de lluvias (agosto, octubre y diciembre). Se establecieron nueve sitios de muestreo distribuidos a lo largo de un gradiente de altitud entre los 391 y los 1963 m s.n.m. (Cuadro 5.1). Los sitios se eligieron con base en la disponibilidad y accesibilidad de cuerpos de agua permanentes. Las georreferencias de las localidades se obtuvieron en coordenadas geográficas con un GPS Magellan eXplorist y algunos puntos fueron georreferenciados por medio de Google Earth®. El área de estudio se delimitó conforme a la carretera federal Valle de Bravo-Temascaltepec, la carretera Tejupilco-Amatepec y la carretera federal 130 Tejupilco-Ciudad Altamirano.

5.2.1. Recolecta de ejemplares

Las recolectas de ejemplares se realizaron ente las 9 a 14 horas, debido a que la gran mayoría de los organismos puede visualizarse en este periodo del día. Los adultos se capturaron con redes aéreas, para lo cual se realizaron recorridos a lo largo de los cuerpos de agua, explorándose zonas próximas a éstos, entre la vegetación riparia y sitios

encharcados cercanos. Posteriormente se inyectaron con acetona al 100%, sumergiéndose en recipientes con acetona por 24 horas, dejándose secar posteriormente a temperatura ambiente, para preservar lo más posible la coloración de los ejemplares. En el caso de las larvas, se muestrearon todos los tipos de sustrato o hábitats disponibles en los cuerpos de agua, utilizando redes acuáticas tipo D y se colocaron en frascos viales con alcohol etílico al 80%. El material se trasladó al laboratorio para su identificación. También se consideraron los registros las especies que no se capturaron pero que fueron vistas, siempre y cuando se tuviera certeza de la especie.

5.2.2. Análisis de datos

En los análisis se incluyeron las especies de adultos, larvas recolectadas y los registros visuales, y se consideraron datos de incidencia (presencia-ausencia) en todos los casos. La diversidad alfa, se consideró como la riqueza específica (número de especies capturadas, tanto adultos como larvas, incluyendo los registros visuales detectados) en cada sitio de muestreo. Se construyeron curvas de acumulación de especies para cada sitio con la finalidad de evaluar la eficiencia del esfuerzo de muestreo y el reconocimiento de la riqueza específica teórica presente en cada sitio, y en el total del gradiente. El esfuerzo de muestreo se cuantificó por el número de días por colector (el número de colectores en todos los muestreos fueron dos). Se utilizaron los estimadores no paramétricos (modelos no asintóticos) Chao2, Jackknife2 y Bootstrap (Colwell y Coddington 1994). Estos análisis se hicieron con ayuda del programa Estimates versión 8.0, disponible en internet (Colwell 2006). Asimismo, se construyeron curvas de acumulación de especies con los modelos de Clench y el exponencial negativo (asintóticos) (Soberón y Llorente 1993; Jiménez-Valverde y Hortal 2003), se utilizó método Quasi Newton para la estimación de parámetros, de acuerdo con lo propuesto por Jiménez-Valverde y Hortal (2003). Se calcularon las pendientes, utilizando las primeras derivadas de cada función y se calculó el cociente de a/b para conocer el número teórico de especies presentes. Se calculó también el coeficiente de determinación (R^2) para establecer el grado de ajuste de los datos a cada modelo. Estos análisis se realizaron con el programa Statistica 8.0 (StatSoft 2007), en el

módulo de regresión lineal definida por el usuario. Para conocer si el número de especies mostraba relación con la altitud se calculó el coeficiente de correlación de Spearman (Sokal y Rohlf 1995).

La diversidad beta se evaluó con el índice de Whittaker (1972), ya que es uno de los más sencillos de calcular y de interpretar, el cual que calcula con datos de presencia-ausencia, su fórmula es

$$\beta_w = S / \bar{\alpha} - 1$$

donde, S es el número de especies registradas en el área de estudio y $\bar{\alpha}$ es la media de las especies encontradas dentro de las comunidades muestreadas (Wilson y Shmida 1984; Koleff *et al.* 2003). Asimismo, para conocer el grado de similitud entre los ensamblajes de los sitios, se efectuó un análisis de agrupamiento (Cluster) a partir de una matriz de distancia construida con el Índice de Sorensen-Dice, y con el método de amalgamación del promedio de los pares de grupos no ponderados (*UPGMA*, por sus siglas en inglés), este algoritmo calcula las distancias entre grupos por el promedio de todos los pares de objetos en dos grupos diferentes (Quinn y Keough 2003; Magurran 2004). Este análisis se realizó en el programa Statistica 8.0 (StatSoft 2007).

La diversidad gamma se calculó mediante la fórmula propuesta por Lande (1996), basada en la riqueza de especies, cuya fórmula es

$$\text{Beta} = \sum q_j (S_r - S_j)$$

donde q_j = peso proporcional de la comunidad j , basado en su área o cualquier otra medida de importancia relativa; S_r = número total de especies registrada en el conjunto de comunidades; y S_j = número de especies registradas en la comunidad j .

Se realizó un Análisis de Marginalidad Media (AMM; *OMI, Outlying Mean Index*, por sus siglas en inglés). Este análisis tiene por objetivo medir la distancia entre la media de las condiciones del hábitat usadas por las especies (centroide) y la media de de las condiciones de los sitios de evaluación (hiperespacio). Este análisis coloca a las especies a lo largo de las condiciones del hábitat usando la maximización de su media, con lo cual, la posición de las especies depende de la desviación de su nicho de referencia, pudiendo encontrarse representantes más o menos abundantes, destacando especies tolerantes a un rango mayor de condiciones o bien, especies uniformemente distribuidas entre las condiciones del hábitat (Dolédec *et al.* 2000; Dray y Dufour 2007). También permite conocer qué factores ecológicos son los más importantes para la estructura de los ensamblajes y su organización, haciendo una separación de especies basada en sus características de nicho (Dolédec *et al.* 2000). Este análisis también es útil para descubrir posibles factores limitantes (p. ej. condiciones meteorológicas) dentro de los ensamblajes.

En términos generales, el análisis trabaja con dos matrices de datos: una matriz faunística y otra de datos ambientales. En una de ellas, X sería la matriz de datos que contiene una cantidad n de columnas (que corresponden a los individuos o especies) y p renglones (que corresponden a las variables), en donde cada punto corresponde a una variable (el vector columna) y cada dimensión corresponde a un individuo. Las coordenadas del punto están dadas por los valores tomados de la variable considerada. Esta tabla corresponde a la matriz de datos faunísticos que comprende (en este caso) a las especies encontradas en cada uno de los sitios de muestreo. A la par, se genera la otra matriz de datos que contiene las variables ambientales que se desean incluir en el análisis (que corresponderían a las columnas) en cada uno de los sitios estudiados (que corresponderían a los renglones) (Dray y Dufour 2007).

Con estas dos matrices, se genera el AMM. Con la segunda matriz (ambiental), el programa genera una nueva de correlación con distancias euclidianas que se analizará con un Análisis de Componentes Principales (ACP) que permite conocer qué variables son las

más importantes y ordena a los sitios de muestreo con base en dichas variables. La primera matriz (de las especies) se transforman en una de proporción de las especies en los sitios de evaluación; los sitios que no contengan a la especie j no contribuyen a la inercia total de la especie j . Finalmente, las dos matrices se combinan para generar los resultados del análisis.

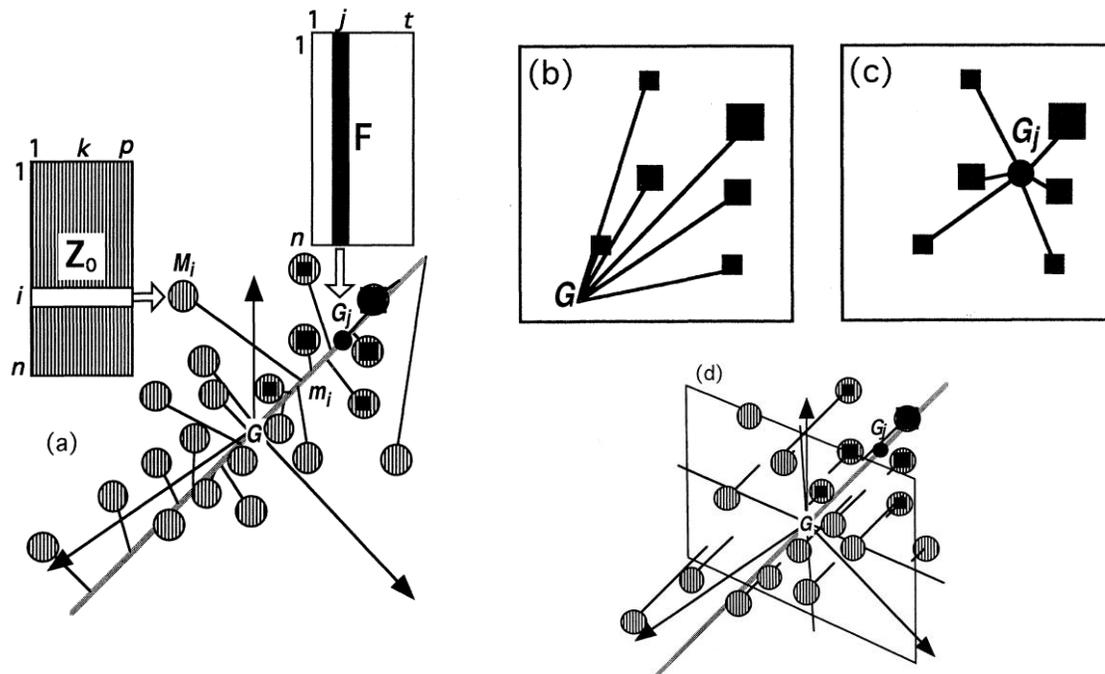


Fig. 5.13. Marginalidad y tolerancia de las especies en el AMM. (a) Representación geométrica de la marginalidad y tolerancia de las especies. Los círculos representan las posiciones de las unidades muestrales y sus combinaciones con las variables ambientales. La línea gruesa representa la marginalidad de las especies. (b) Inercia de la especie j como la suma al cuadrado de las distancias ponderadas al origen. (c) Definición del centro de gravedad de la especie j en el espacio de las unidades muestrales de las variables ambientales. (d) Definición de la tolerancia residual de las especie j usando la proyección de las unidades muestrales en el espacio ortogonal del eje de marginalidad. Tomado de Dolédec *et al.* (2000).

El AMM ofrece tres parámetros de las especies: 1) la marginalidad, que es la distancia entre la condición promedio del los sitios de evaluación y la condición media utilizada por la especie; 2) la tolerancia, que es equivalente de la amplitud de nicho, por ejemplo, el intervalo de condiciones que utiliza la especie, y 3) la tolerancia residual, valor que ayuda

a determinar si las variables ambientales se relacionan con las variaciones de la abundancia de la especie, valores altos significan baja relación. Para determinar si la marginalidad es significativamente diferente con respecto al centro de gravedad, se realiza una prueba de Monte Carlo con por lo menos 100 permutaciones aleatorias obtenidas bajo la hipótesis nula de que las abundancias (o la presencia) de las especies no son afectadas por las variables ambientales. Si una de las 100 permutaciones es similar a lo observado, entonces se tiene una probabilidad de 0.01 de que hipótesis nula sea verdadera. De igual forma, se pueden obtener gráficos de la posición de las variables, de las especies y los eigenvalores (Manual OMI Niche 1997; Dolédec *et al.* 2000; Dray y Dufour 2007; Dray *et al.* 2007).

En este estudio, el AMM se calculó con las especies recolectadas y observadas en cada sitio de muestreo y con variables ambientales que se detallan en el Cuadro 53, que fueron obtenidas de las siguientes fuentes: WoldClim, Global Land Cover Facility (GLCF) y HydroIK (World Wild Foundation). Se consideraron aquellas variables de las que se obtuviera información disponible de acuerdo con Heino (2005), cuyos datos se pudo tener acceso y que encontrarán los datos en formato ráster. En general, las variables corresponden a datos de precipitación, temperatura y vegetación, éstas se indican en el Cuadro 5.3. Con los datos obtenidos, se generaron capas de información en formato ráster y se recortaron conforme al tamaño del área de muestreo con ayuda del programa ArcView GIS 3.2. Los datos puntuales de las variables en cada sitio, se extrajeron con las coordenadas geográficas obtenidas previamente, con ayuda del programa ArcView GIS 3.2. En los datos de cada sitio de muestreo se realizó un promedio de los valores de las variables en cada punto en un radio de 1 km para obtener el valor promedio, el cual fue utilizado para realizar el análisis. La prueba de Monte Carlo se corrió con 1000 permutaciones (Dolédec *et al.* 2000; Reichard *et al.* 2002). El AMM se ejecutó con el programa ADE4 (*Data Analysis functions to analyze Ecological and Environmental data in the framework of Euclidean Exploratory methods*), en su versión ejecutable para Windows, disponible en internet (Thioulouse *et al.* 1997).

Para evaluar el periodo de vuelo de los adultos y conocer las diferencias entre las especies de la temporada de estiaje y lluvias, se calculó el Índice de Sorensen (Magurran 2004).

Cuadro 5.3. Variables ambientales y su promedio incluidas en el AMM.

Abreviación Variable	Descripción Variable	Media	Desviación Estándar
TREE	Porcentaje de árboles	30.55	9.66
TPRO	Temperatura promedio (°C)	22.57	35.57
TMIN	Temperatura mínima (°C)	15.29	32.75
TMAX	Temperatura máxima (°C)	30.09	39.13
PPROM	Precipitación promedio (mm)	97.54	11.86
PP_11	Precipitación en el mes de noviembre	22.26	0.58
PP_10	Precipitación en el mes de octubre	9.26	0.96
PP_09	Precipitación en el mes de septiembre	20.59	0.70
PP_08	Precipitación en el mes de agosto	21.68	1.28
PP_07	Precipitación en el mes de julio	22.68	1.45
PP_06	Precipitación en el mes de junio	19.52	1.49
PP_05	Precipitación en el mes de mayo	4.79	1.30
PMCLL	Precipitación máxima en el cuatrimestre más lluvioso	229.71	37.50
PMACS	Precipitación máxima en el cuatrimestre más seco	51.99	16.70
PDESV	Desviación de la precipitación con respecto a la media	106.17	14.04
ITMD	Índice de temperatura media	145.82	9.06
HERB	Porcentaje de herbáceas	68.43	9.68
DECI	Porcentaje de árboles deciduos	7.10	10.61
CTI	Índice topográfico	505.44	229.71
C_ALTITUD	Índice compuesto de altitud	1175.30	615.32
BROAD	Porcentaje de árboles de hoja ancha	9.36	14.67
BARE	Porcentaje de suelo desnudo	0.01	0.04
ANCH_RIO	Ancho del cuerpo de agua (m)	9.59	8.63

6. RESULTADOS

6.1 Lista de especies

Se registraron en total 1218 organismos, 1029 adultos y 189 larvas pertenecientes a 75 especies, 35 géneros y 10 familias (Cuadro 6.1). Tres especies se recolectaron únicamente en etapa larval (*Erpetogomphus crotalinus*, *E. cophias* y *Progomphus borealis*) (no se observaron los adultos). En el Estado de México se capturaron 73 de las 75 especies. *Erythemis plebeja* y *E. vesiculosa*, se recolectaron en la localidad de Alborejo en Guerrero. Con respecto a las especies encontradas en el Estado de México, 61 correspondieron a nuevos registros, conforme a la lista de González-Soriano y Novelo-Gutiérrez (2007), incrementándose a 85 el número de especies registradas en la entidad (ver Anexo 1). Con respecto a Guerrero, se capturaron 34 especies, de las cuales cuatro corresponden a nuevos registros: *Palaemnema domina*, *Argia carlcooki*, *Erythrodiplax fusca* y *Micrathryria aequalis* incrementando de 91 a 95 registros de especies en este Estado, de acuerdo con los autores antes mencionados.

Cuadro 6.1. Listado de las familias y especies de odonatos registrados en el área de estudio.

SUBORDEN	FAMILIA	ESPECIE
Zygoptera	Calopterygidae (3)	<i>Hetaerina americana</i> (Fabricius, 1798)
		<i>Hetaerina cruentata</i> (Rambur, 1842)
		<i>Hetaerina vulnerata</i> Hagen in Selys, 1853
	Lestidae (2)	<i>Archilestes grandis</i> (Rambur, 1842)
		<i>Lestes alacer</i> Hagen, 1861
	Pseudostigmatidae (1)	<i>Mecistogaster ornata</i> Rambur, 1842
	Platystictidae (1)	<i>Palaemnema domina</i> Calvert, 1903
	Protoneuridae (1)	<i>Protoneura cara</i> Calvert, 1903
	Coenagrionidae (23)	<i>Apanisagrion lais</i> (Brauer in Selys, 1876)
		<i>Argia anceps</i> Garrison, 1996
		<i>Argia carlcooki</i> Daigle, 1995
		<i>Argia extranea</i> (Hagen, 1861)
		<i>Argia funcki</i> (Selys, 1854)
		<i>Argia harknessi</i> Calvert, 1899
<i>Argia lacrimans</i> (Hagen, 1861)		
<i>Argia lugens</i> (Hagen, 1861)		
<i>Argia oculata</i> Hagen in Selys, 1865		
<i>Argia oenea</i> Hagen in Selys, 1865		

Cuadro 6.1. (Continuación).

SUBORDEN	FAMILIA	ESPECIE
		<i>Argia pallens</i> Calvert, 1902
		<i>Argia plana</i> Calvert, 1902
		<i>Argia pulla</i> Hagen in Selys, 1865
		<i>Argia tarascana</i> Calvert, 1902
		<i>Argia tezpi</i> Calvert, 1902
		<i>Enallagma novaehispaniae</i> Calvert, 1907
		<i>Enallagma praevarum</i> (Hagen, 1861)
		<i>Enallagma semicirculare</i> Selys, 1876
		<i>Hesperagrion heterodoxum</i> (Selys, 1868)
		<i>Ischnura denticollis</i> (Burmeister, 1839)
		<i>Ischnura hastata</i> (Say, 1840)
		<i>Ischnura ramburii</i> (Selys 1868)
		<i>Telebasis salva</i> (Hagen, 1861)
Anisoptera	Aeshnidae (5)	<i>Aeshna persephone</i> Donnelly, 1961
		<i>Rhionaeschna jalapensis</i> (Williamson, 1908)
		<i>Rhionaeschna multicolor</i> (Hagen, 1861)
		<i>Rhionaeschna vazquezae</i> (González, 1986)
		<i>Rhionaeschna psilus</i> (Calvert, 1947)
	Gomphidae (10)	<i>Erpetogomphus bothrops</i> Garrison, 1994
		<i>Erpetogomphus cophias</i> Selys, 1858
		<i>Erpetogomphus crotalinus</i> (Hagen in Selys, 1854)
		<i>Erpetogomphus elaps</i> Selys, 1858
		<i>Phyllocycla elongata</i> (Selys, 1858)
		<i>Phyllogomphoides luisi</i> González y Novelo, 1990
		<i>Phyllogomphoides pacificus</i> (Selys, 1873)
		<i>Progomphus belyshevi</i> Belle, 1991
		<i>Progomphus borealis</i> McLachlan in Selys, 1973
		<i>Progomphus clendoni</i> Calvert, 1905
	Cordulegastridae (1)	<i>Cordulegaster diadema</i> Selys, 1898
	Libellulidae (28)	<i>Brechmorhoga nubecula</i> (Rambur, 1842)
		<i>Brechmorhoga pertinax</i> (Hagen, 1861)
		<i>Brechmorhoga praecox</i> (Hagen, 1861)
		<i>Dythemis maya</i> Calvert, 1906
		<i>Dythemis nigrescens</i> Calvert, 1899
		<i>Erythemis vesiculosa</i> (Fabricius, 1775)
		<i>Erythemis plebeja</i> (Burmeister, 1839)
		<i>Erythrodiplax basifusca</i> (Calvert, 1895)
		<i>Erythrodiplax funerea</i> (Hagen, 1861)
		<i>Erythrodiplax fusca</i> (Rambur, 1842)
		<i>Libellula croceipennis</i> Selys, 1868
		<i>Macrothemis inacuta</i> Calvert, 1898
		<i>Macrothemis inequiunguis</i> Calvert, 1895

Cuadro 6.1. (Continuación).

SUBORDEN	FAMILIA	ESPECIE
		<i>Macrothemis pseudimitans</i> Calvert, 1898
		<i>Miathyria marcella</i> (Selys in Sagra, 1857)
		<i>Micrathyria aequalis</i> (Hagen, 1861)
		<i>Micrathyria schumanni</i> Calvert, 1906
		<i>Orthemis discolor</i> (Burmeister, 1839)
		<i>Orthemis ferruginea</i> (Fabricius, 1775)
		<i>Paltothemis lineatipes</i> Karsch, 1890
		<i>Pantala flavescens</i> (Fabricius, 1798)
		<i>Perithemis domitia</i> (Drury, 1773)
		<i>Perithemis intensa</i> Kirby, 1889
		<i>Pseudoleon superbus</i> (Hagen, 1861)
		<i>Sympetrum illotum</i> (Hagen, 1861)
		<i>Tauriphila azteca</i> Calvert, 1906
		<i>Tremea abdominalis</i> (Rambur, 1842)
		<i>Tremea onusta</i> Hagen, 1861

Las familias Coenagrionidae (14) y Libellulidae (28) registraron mayor riqueza para el área estudiada, lo que se reflejó en cada uno de los lugares muestreados (Cuadro 6.2). Las localidades con altitudes menores como Alborejo, Río Bejucos y Los Cuervos, Libellulidae tuvo mayor riqueza de especies en relación con Coenagrionidae e inversamente, en sitios con mayor altitud como Avándaro y Real de Arriba, Coenagrionidae predominó sobre el resto de las familias; en estos últimos sitios, no se observó predominio de otras familias además de Coenagrionidae. El resto de las familias, con excepción de Cordulegastridae, no mostraron una tendencia definida por algún rango de altitud o afinidad por un sitio en particular. Los sitios con menor número de familias fueron Río San Felipe con cuatro, y Río Bejucos con cinco; en el resto de los sitios, se registraron siete familias. Por otra parte, Gomphidae registró mayor riqueza en Acamuchitlán; Cordulegastridae se observó en los sitios de mayor altitud (Río Chileros, Avándaro y Real de Arriba). Las familias Pseudostigmatidae, Platystictidae, Protoneuridae y Cordulegastridae tuvieron una especie y cinco familias fueron registradas por primera vez en el Estado de México (Anexo 1).

El género *Argia* tuvo mayor riqueza (14 especies), éste género constituye el 18.7% del total de las especies registradas (ver cuadro 6.3) y representa el 14% de los odonatos

presentes en México (González-Soriano y Novelo Gutiérrez 2007). Otros géneros importantes en riqueza fueron *Rhionaeschna* y *Erpetogomphus* con cuatro especies respectivamente.

Cuadro 6.2. Número de especies por familia en cada sitio de muestreo. Las claves de los sitios se muestran en el Cuadro 5.1.

	Sitios de muestreo									Total
	AL	RB	LC	AC	SF	AS	RC	AV	RA	
Calopterygidae	1	1	1	2	1	1	1	1	1	3
Lestidae	1		1			1	2	2	1	2
Pseudostigmatidae						1				1
Platystictidae	1			1						1
Protoneuridae	1	1	1	1						1
Coenagrionidae	11	5	13	13	6	10	9	10	5	23
Aeshnidae			1	2		1	1	2	1	5
Gomphidae	3	6	5	7	5	4	3	1	1	10
Cordulegastridae							1	1	1	1
Libellulidae	16	10	15	11	8	11	7	2	1	28
No. Especies	34	23	37	37	20	29	24	19	11	75

6.1.1 Altitud y riqueza de especies

Se detectó una correlación negativa entre el incremento de altitud y el número de especies (Spearman $r_s = -0.66$, $n = 9$, $p < 0.05$). Sin embargo, las localidades de altitud intermedia (700-900 m) fueron las que observaron mayor riqueza (Fig. 6.1); también se observó una disminución en la riqueza a partir de los 1000 m.

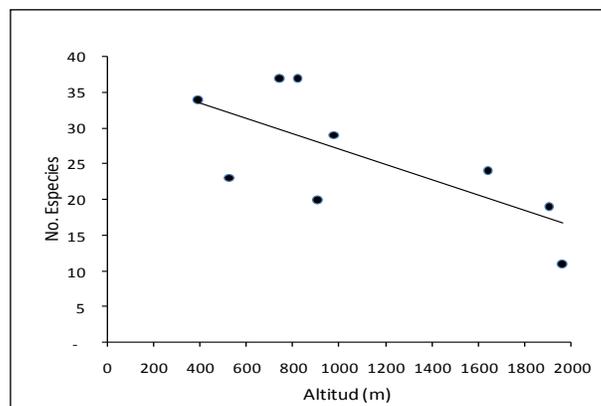


Fig. 6.1. Riqueza específica en relación al gradiente de altitud.

De las 75 especies registradas (Cuadro 6.1), ninguna fue observada en todos los sitios de muestreo. Cuatro se recolectaron en siete de los nueve sitios, tres zigópteros (*Argia anceps*, *A. oenea*, *T. salva*) y un anisóptero (*M. pseudimitans*) (Cuadros 6.3 y 6.4). Veintitrés especies (30.6%) se observaron únicamente en una localidad (Cuadros 6.3 y 6.4).

Algunas especies se recolectaron en los mismos sitios, los cuales coincidieron en altitud, tipo de clima o tipo de vegetación. En el caso de *Hetaerina americana*, *Argia pulla*, *Argia tezpi*, *Enallagma novaehispaniae*, *Erpetogomphus elaps*, *Phyllogomphoides luisi*, *Progomphus clendonii*, *Brechmorhoga praecox*, *Pseudoleon superbus*, y *Pantala flavescens* fueron recolectadas en los mismos sitios (Alborejo, Río Bejucos, Los Cuervos, Acamuchitlán, Arroyo San Felipe y Río San Felipe), que se ubicaron en el intervalo entre los 390 m a 1000 m. *Hetaerina vulnerata*, *Lestes alacer*, *Enallagma praevarum*, *Hesperagrion heterodoxum*, *Rhionaeschna jalapensis*, *Erpetogomphus cophias*, *Cordulegaster diadema* y *Sympetrum illotum* se observaron en las tres localidades de mayor altitud (Río Chileros, Avándaro y Real de Arriba). Asimismo, otras especies mostraron discontinuidad en su distribución a lo largo del gradiente de altitud, por ejemplo, *A. anceps*, *Argia lacrimans*, *A. pallens*, *Argia carlcooki*, *Telebasis salva*, *Rhionaeschna psilus*, *Erpetogomphus bothrops*, *Progomphus belyshevi*, *Erythrodiplax basifusca*, *Orthemis discolor* y *Perithemis intensa* (Cuadros 6.3 y 6.4). *Archilestes grandis*, *Apanisagrion lais*, *Argia extranea*, *Argia plana*, *Argia tarascana*, *T. salva* y *P. intensa* no mostraron afinidad por algún sitio en particular debido a que se encontraron en sitios con características ambientales distintas.

Cuadro 6.3. Distribución de de Zygoptera a lo largo del gradiente de altitud Alborejo-Real de Arriba. Las claves de los sitios se enlistan en el cuadro 5.1. No. Reg.= No. ejemplares por especie.

LOCALIDAD	AL	RB	LC	AC	AS	SF	RC	AV	RA	No.
ALTITUD	391	526	744	821	908	976	1643	1905	1963	Reg.
<i>Hetaerina americana</i>	8	4	13	19	2	3				49
<i>Hetaerina cruentata</i>				5						5
<i>Hetaerina vulnerata</i>							21	20	20	61
<i>Archilestes grandis</i>	2		1		7		6	5	5	26
<i>Lester alacer</i>							1	2		3
<i>Mecistogaster ornata</i>					1					1
<i>Palaemnema domina</i>	1			10						11
<i>Protoneura cara</i>	6	2	13	2						23
<i>Apanisagrion lais</i>			2	5	2		11	6	2	28
<i>Argia anceps</i>	1		9	16	7	1	15	4		53
<i>Argia carlcooki</i>	1		5		1					7
<i>Argia extranea</i>			5	7	13		7		5	37
<i>Argia funcki</i>					4					4
<i>Argia harknessi</i>	1	11								12
<i>Argia lacrimans</i>				1				15	2	18
<i>Argia lugens</i>						2	16			18
<i>Argia oculata</i>	4		5	15	7	1	2			34
<i>Argia oenea</i>	5	7	14	16	9	3	1			55
<i>Argia pallens</i>	3		13		1					17
<i>Argia plana</i>			1	1				27	13	42
<i>Argia pulla</i>	14	1	14	3		1				33
<i>Argia tarascana</i>			2	4			22	2	1	31
<i>Argia tezpi</i>	15	22	16	10	6	5				74
<i>Enallagma novaehispaniae</i>	5		6	2						13
<i>Enallagma praevarum</i>							2	12		14
<i>Enallagma semicircularare</i>				1						1
<i>Hesperagrion heterodoxum</i>								2		2
<i>Ischnura denticollis</i>								1		1
<i>Ischnura hastata</i>	1									1
<i>Ischnura ramburii</i>								9		9
<i>Telebasis salva</i>	3	2	7	1	4		4	1		22
No. ejemplares por sitio	70	49	126	118	64	16	108	106	48	705
No. especies Zygoptera	15	7	16	17	13	7	12	13	7	
No. de especies de <i>Argia</i>	8	4	10	9	9	6	6	4	4	
% contribución de <i>Argia</i> respecto a Zygoptera	53	57	62.5	53	64	86	50	31	57	
% contribución de <i>Argia</i> al total del Orden por localidad	23.5	17	27	24	31	30	25	21	36	

Cuadro 6.4. Distribución de Anisoptera a lo largo del gradiente de altitud Alborejo-Real de Arriba. Las claves de los sitios se enlistan en el cuadro 5.1. No. Reg.= No. ejemplares por especie.

LOCALIDAD ALTITUD	AL 391	RB 526	LC 744	AC 821	AS 908	SF 976	RC 1643	AV 1905	RA 1963	No. Reg.
<i>Aeshna persephone</i>							1			1
<i>Gynacantha sp. *(registro visual)</i>				1						1
<i>Rhionaeschna jalapensis</i>								8		8
<i>Rhionaeschna multicolor</i>								2	1	3
<i>Rhionaeschna psilus</i>			1		1					2
<i>Rhionaeschna vazquezae</i>				1						1
<i>Erpetogomphus bothrops</i>		12	8	1		3				24
<i>Erpetogomphus copias</i>							4	1	1	6
<i>Erpetogomphus crotalinus</i>							1			1
<i>Erpetogomphus elaps</i>	1	1	10	4	8	1				25
<i>Phyllocycla elongata</i>		3		1						4
<i>Phyllogomphoides luisi</i>		2	8	1	6	1				18
<i>Phyllogomphoides pacificus</i>	15		3	6						24
<i>Progomphus belyshevi</i>		1		1	1	1				4
<i>Progomphus borealis</i>							1			1
<i>Progomphus clendoni</i>	4	9	3	7	10	3				36
<i>Cordulegaster diadema</i>							1	1	4	6
<i>Brechmorhoga nubecula</i>				1						1
<i>Brechmorhoga pertinax</i>							18			18
<i>Brechmorhoga praecox</i>	8	1	18	22	8	3				60
<i>Dythemis maya</i>				1	3					4
<i>Dythemis nigrescens</i>	12	5	12	9			1			39
<i>Erythemis plebeja</i>	1									1
<i>Erythemis vesiculosa</i>	1									1
<i>Erythrodiplax basifusca</i>	1						2			3
<i>Erythrodiplax funérea</i>	1	1	2							4
<i>Erythrodiplax fusca</i>	2		1			1				4
<i>Libellula croceipennis</i>	1			1	4	1	4			11
<i>Macrothemis inacuta</i>	9	2	1							12
<i>Macrothemis inequiunguis</i>			3	8						11
<i>Macrothemis pseudimitans</i>	8	4	13	13	2	4	1			45
<i>Miathyria marcella</i>					1					1
<i>Micrathyria aequalis</i>	1									1
<i>Micrathyria schumanni</i>			1							1
<i>Orthemis discolor</i>	2		4	3	7	1				17
<i>Orthemis ferruginea</i>	2	1	3							6
<i>Paltotemis lineatipes</i>			2	5	1	2	4			14
<i>Pantala flavescens</i>	1	1	3	1	1	2				9
<i>Perithemis intensa</i>	16	2	4		14			1		37
<i>Pseudoleon superbus</i>	6	1	7	1	1	1				17
<i>Sympetrum illotum</i>							3	4	1	8
<i>Tauriphila azteca</i>					1					1
<i>Tamea abdominalis</i>			1							1
<i>Tamea onusta</i>		1								1
No. ejemplares por sitio	92	47	108	88	69	24	41	17	7	493
No. especies de Anisoptera por sitio	19	16	21	20	16	13	12	6	4	
Total de especies por sitio	34	23	37	37	29	20	24	19	11	

6.2. Diversidad alfa

Los sitios con mayor riqueza fueron Los Cuervos y Acamuchitlán, ambas con 37 especies, los dos estuvieron ubicados en altitudes medias (600-800 m); estos sitios presentan clima cálido y bosque tropical caducifolio; otras localidades con riqueza sobresaliente fueron Alborejo (34), Arroyo San Felipe (29) y Río Bejucos (23) (Cuadro 6.5, Fig. 6.1). En contraste, los sitios de zonas más altas con clima templado observaron menor riqueza específica. El sitio con menor riqueza fue Real de Arriba que registró 11 especies y Avándaro con 19. A partir de los 1600 m la riqueza disminuye conforme se incrementa la altitud. Arroyo San Felipe y el Río San Felipe se ubican en el mismo nivel de altitud (900-1000 m); sin embargo, no registraron la misma cantidad de especies observadas, Arroyo San Felipe tuvo nueve especies más que Río San Felipe y se ubicó 68 metros por debajo de este último (Cuadro 6.5).

Cuadro 6.5. Número de especies por sitio de muestreo.

Localidad	Altitud (m)	No. Especies
Alborejo (AL)	391	34
Río Bejucos (RB)	526	23
Los Cuervos (LC)	744	37
Acamuchitlán (AC)	821	37
Río San Felipe (SF)	908	20
Arroyo San Felipe (AS)	976	29
Río Chileros (RC)	1643	24
Avándaro (AV)	1905	19
Real de Arriba (RA)	1963	11

6.3.1. Curvas de acumulación de especies

6.3.1.1. Estimadores no paramétricos

Los valores de los estimadores no paramétricos se resumen en el Cuadro 6.6. Bootstrap generó valores similares a las especies observadas. El índice Chao2 mostró valores muy elevados en los dos primeros muestreos, los cuales se estabilizaron conforme se incrementó el esfuerzo de muestreo, esta tendencia difiere del resto de los estimadores

(Fig. 6.2), y fue observada en todos los sitios. Jack2 computó valores más altos del número de especies en todos los sitios. En las curvas generadas no se observaron asíntotas, lo que indica que el número de especies en cada uno de los sitios y en el total de todo el gradiente es mayor al registrado y sería recomendable continuar con los inventarios de especies en el área de estudio.

En Río Bejucos, Río San Felipe y Río Chileros la diferencia entre el número de especies observadas fue ligeramente menor al número de especies teóricas calculadas con los tres estimadores, lo que indicaría que en estos sitios los inventarios fueron más completos (Cuadro 6.6). En Alborejo, Avándaro y Acamuchitlán el número de especies teórico fue considerablemente mayor al observado (Cuadro 6.6). Al comparar la riqueza total del gradiente con respecto a la riqueza teórica, Jack2 calculó mayor cantidad de especies con respecto a las especies observadas (Cuadro 6.6).

Cuadro 6.6. Número de especies por sitio de muestreo calculadas con estimadores no paramétricos. Claves: Esf. M.= Esfuerzo de muestreo (no días/persona), E. Reg.= especies registradas, E. Reg. Li. 95%= límite inferior del número de especies registradas con un intervalo de 95%, E. Reg. Ls. 95%= límite superior del número de especies registradas con un intervalo de 95%.

Sitio	Esf. M.	E. Reg.	E. Reg. Ls. 95%	E. Reg. Li. 95%	Chao2	Jack2	Bootstrap
AL	10	34	28	40	50	54	40
RB	10	23	20	26	26	28	25
LC	10	37	33	41	41	45	40
AC	10	37	31	43	51	54	42
AS	6	29	25	33	34	38	32
SF	6	20	17	23	23	26	23
RC	10	24	21	27	27	30	27
AV	10	19	13	25	37	28	21
RA	10	11	6	16	24	19	13
TOTAL	86	75	66	82	92	99	81

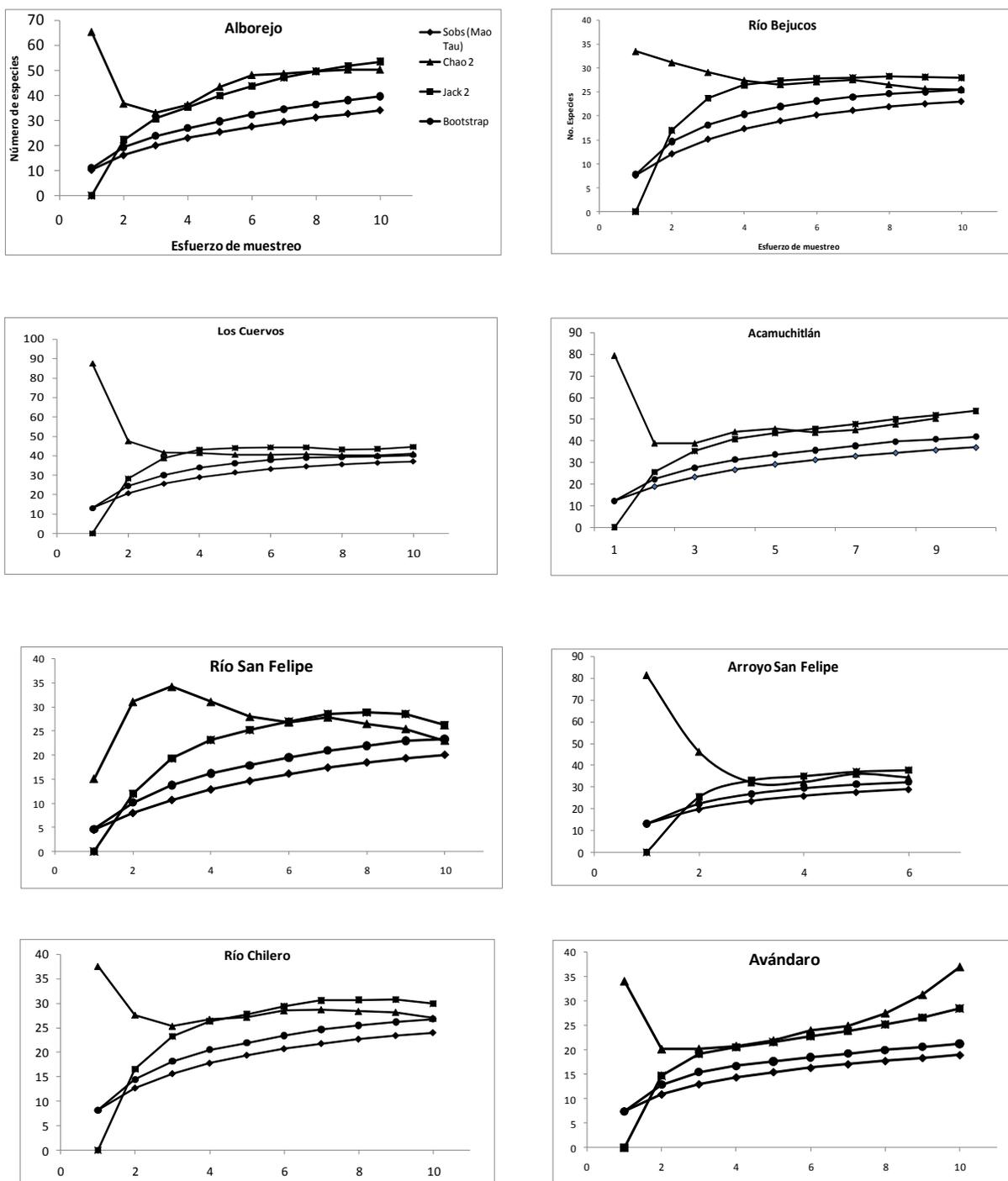


Fig. 6.2. Curvas de acumulación de especies construidas con estimadores no paramétricos. El esfuerzo de muestreo se consideró como el número de días muestreados por persona.

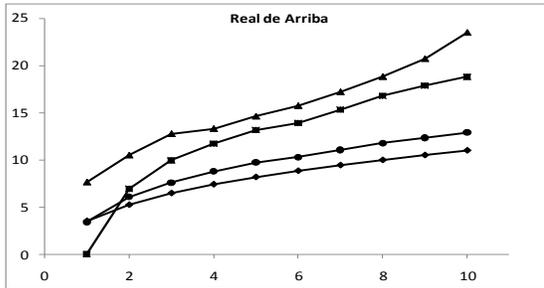


Fig. 6.2. Continuación.

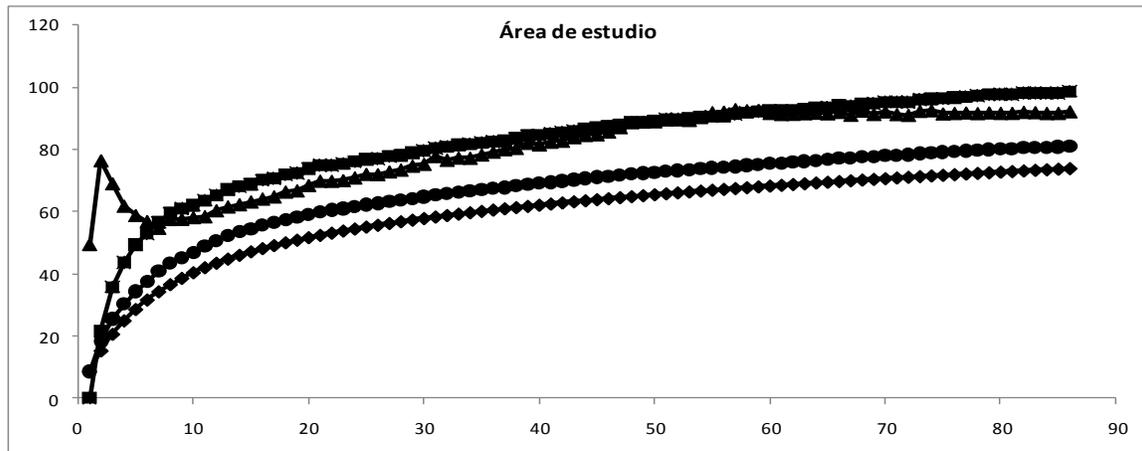


Fig. 6.3. Curva de acumulación de especies construidas con estimadores no paramétricos en el área de estudio. El esfuerzo de muestreo se consideró como el número de días muestreados por persona.

6.3.1.2. Estimadores paramétricos

En general, los datos mostraron un buen ajuste a los dos modelos (Cuadro 6.7a). Con el de Clench, el número de especies teóricas fue mayor al de especies observadas, además, tanto el coeficiente de determinación (R^2) como el porcentaje de varianza explicada fueron altos y el valor de la función de pérdida (*loss function*) tuvo valores más pequeños, tanto en cada uno de los sitios como en todo el gradiente. Comparando éste con respecto al exponencial negativo, en el primero los datos se ajustaron mejor al modelo, tanto por

sitio como en el total del gradiente (Anexo 3; Cuadro 6.7b). Con el modelo exponencial negativo, las estimaciones teóricas de las especies fueron en algunos casos, menores a las observadas, y con respecto al de Clench, también fue menor el número de especies registradas, el número de especies teóricas fue relativamente más cercano, incluso similar o menor al de especies observadas. Los valores de ajuste de la función de pérdida (*loss function*) fueron más elevados y en el caso del área total y de Avándaro, éste subestimó el número de especies teóricas al predecir solamente 69.44 y 18.33 especies respectivamente (Cuadro 6.7b), siendo 75 y 19 las especies observadas en cada sitio. Tanto el valor de R^2 como el porcentaje de varianza explicada fueron aceptables en todos los sitios y en el total, indicando un buen ajuste con la mayoría de los datos observados con respecto al exponencial negativo, pero menor con respecto al de Clench (Cuadro 6.7a y b).

La eficiencia del muestreo varió entre 64.5% (Río San Felipe) y el 84.33% (Avándaro). (Cuadro 6.7). De manera similar a los índices no paramétricos, los paramétricos también sugieren que los inventarios locales en la mayoría de los casos son incompletos. Sin embargo, en el total del gradiente y Avándaro los inventarios fueron más completos, con eficiencias de muestreo de 84% y 94% respectivamente. Real de Arriba y Alborejo presentaron similar eficiencia en los muestreos (74%), a pesar de que sus estimados fueron muy diferentes, cuatro y 12 especies faltantes respectivamente. El número estimado de especies en todos los casos fue mayor con los estimadores no paramétricos (Cuadro 6.6 y 6.7a y b).

Cuadro 6.7. Parámetros obtenidos a partir de los modelos de Clench (a) y Exponencial negativo (b). Claves: S= especies observadas; Esf. Muest.= esfuerzo de muestreo; a= tasa de incremento de especies al comienzo del inventario; b= parámetro relacionado con la forma de la curva; a/b= (asíntota) número de especies teórico presente; % var.= porcentaje de varianza explicada; R²= valor R de Pearson, coeficiente de determinación; FI= función de pérdida; p= pendiente; % esf.= porcentaje de esfuerzo de muestreo.

a)

Clench										
	S	Esf. Muest.	A	b	a/b	% var.	R ²	FI	p	% esf.
AL	37	10	12.20280	0.26793	45.54422	99.14600	0.99572	4.29517	0.16004	74.65272
RB	23	10	10.58257	0.35975	29.41613	99.99500	0.99998	0.01094	0.14176	78.18840
LC	37	10	18.70553	0.40067	46.68574	99.87700	0.99939	0.67566	0.25295	79.25332
AC	37	10	15.40001	0.32217	47.80029	99.69500	0.99847	1.74194	0.20450	77.40539
AS	29	6	19.54366	0.50594	38.62872	99.95800	0.99979	0.07479	0.96767	75.07368
SF	20	6	5.66868	0.18280	31.01094	99.95000	0.99750	0.11364	0.24428	64.49338
RC	24	10	10.33219	0.33534	30.81081	99.80800	0.99904	0.45315	0.13762	77.89473
AV	19	10	10.71309	0.47549	22.53058	99.60300	0.99801	0.46862	0.14743	84.32982
RA	11	10	3.85721	0.25960	14.85822	99.34800	0.99673	0.35154	0.05049	74.03309
TOTAL	75	86	7.42421	0.09160	81.04949	99.19300	0.99596	143.11641	0.00103	93.76987

b)

Exponencial negativo										
	S	Esf. Muest.	a	b	a/b	% var.	R ²	FI	P	% esf.
AL	37	10	10.04321	0.29067	34.55221	97.65500	0.98821	11.78768	0.54893	98.40182
RB	23	10	8.39457	0.36361	23.08669	99.25500	0.99627	1.63118	0.22124	99.62452
LC	37	10	14.59420	0.39313	37.12337	99.59900	0.99799	2.20476	0.28632	99.66767
AC	37	10	12.37714	0.33403	37.05398	98.34100	0.99167	9.46782	0.43848	99.85433
AS	29	6	15.84159	0.53191	29.78224	99.28500	0.99642	1.28004	0.65126	97.37347
SF	20	6	5.02132	0.22785	22.03746	99.79500	0.99898	0.46866	1.27963	90.75455
RC	24	10	8.25492	0.34392	24.00264	98.57900	0.99287	3.36271	0.26491	99.98901
AV	19	10	8.01517	0.43706	18.33892	97.16000	0.98570	3.35056	0.10134	103.60478
RA	11	10	3.20067	0.28563	11.20581	98.05800	0.99023	1.04745	0.18399	98.16332
TOTAL	75	86	5.01604	0.07223	69.44342	95.05700	0.97479	876.74434	0.01006	109.44162

6.3.2. Análisis de agrupamiento.

Se identificaron claramente dos grupos de localidades separados, unidos por las especies de amplia distribución, (Fig. 6.4). El primer grupo estuvo constituido por Río Chileros, Avándaro y Real de Arriba y el segundo por Alborejo, Los Cuervos, Río Bejucos, Acamichitlán, Río San Felipe y Arroyo San Felipe. Dentro del primer grupo, el análisis mostró como más afines a los ensamblajes de Avándaro y Real de Arriba teniendo como sitio cercano a Río Chileros. Las tres corresponden a las localidades de mayor altitud, clima templado o semicálido y asociaciones de bosque de pino encino y bosque de pino. El otro conjunto estuvo constituido por dos subgrupos, el primero agrupa a Alborejo, Los Cuervos teniendo como sitio adyacente a Acamuchitlán y Río Bejucos, y a Arroyo San Felipe y Río San Felipe como grupo contiguo, éste corresponde a los sitios de con altitudes entre los 900-1000 m, vegetación de bosque tropical caducifolio y clima cálido.

Aunque la composición de la odonatofauna de Real de Arriba, Avándaro y el Río Chileros está integrada casi por el mismo grupo de especies, encontrándose que Avándaro y Real de Arriba con respecto al Río Chileros, es notable que la composición faunística de estos tres sitios fue considerablemente diferente del resto de las localidades que forman el otro conjunto, dada la distancia entre grupos (Fig. 6.4). En el otro conjunto de especies, en las que se agrupan aquellas de sitios más bajos, la distancia entre subgrupos es muy reducida con respecto a los grupos principales, pudiendo suponerse un alto recambio de especies entre estos lugares.

De acuerdo a lo anterior, se observaron dos pisos altitudinales, el que corresponde a especies de altitudes bajas y medias (300-1000 m) y otro de altitudes elevadas. (1600-2000 m).

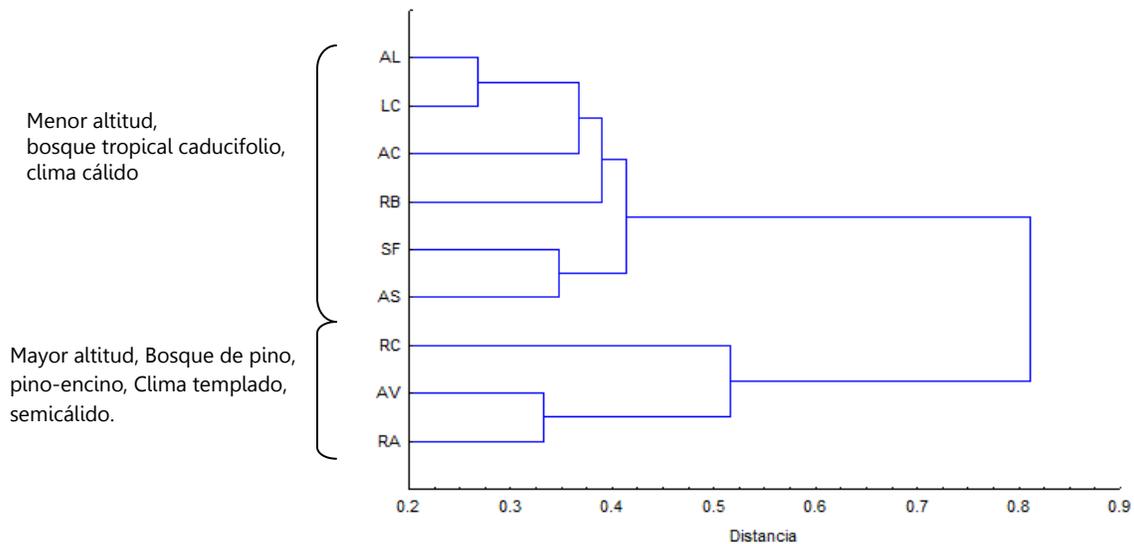


Fig. 6.4. Agrupamiento de los sitios de estudio con datos generados a partir de una matriz de distancia (Sorensen-Dice) con el método de amalgamación UPGMA. Las claves de los sitios se especifican en el Cuadro 6.5.

6.4. Diversidad Gamma

De acuerdo con la fórmula de Lande (1996), la diversidad beta es la que contribuyó en mayor medida, con 65.3% a la diversidad del paisaje, y la diversidad alfa contribuyó con 34.6%. Lo anterior sugiere que el recambio de las especies a nivel de paisaje tuvo mayor importancia en que la composición específica de los ensamblajes a nivel local.

6.5. Análisis de Marginalidad Media

Los resultados del AMM mostraron que 21 especies tuvieron marginalidad significativa, es decir, que sus distribuciones estuvieron relacionadas con algunas de las variables ambientales evaluadas en los sitios de muestreo (Anexo 2). La presencia de estas especies tuvo una desviación significativa con respecto a la condición promedio de las áreas evaluadas (valor de la prueba general de Monte Carlo, Anexo 2). Las dos primeras raíces explicaron el 87.7% de la variación de los datos (las raíces están representadas por el eje

vertical y horizontal de la Fig. 6.5). La primera raíz (que corresponde el eje horizontal de la Fig. 6.5), explicó el 73.9% de la variación; en este caso, la altitud, la precipitación en el mes de noviembre y la temperatura máxima (ver cuadro 5.3), contribuyeron en mayor medida (Fig. 6.5), por colocarse más cercanas al eje. La segunda raíz (eje vertical de la Fig. 6.5) explicó el 13.9% de la variación y en este caso la precipitación promedio, la precipitación máxima en el cuatrimestre más lluvioso fueron las variables con mayor contribución (Fig. 6.5).

Veinticuatro especies (24) presentaron amplitudes de nicho pequeñas (valores de tolerancia, t1 en el Anexo 2), por lo que podrían considerarse como especies de distribución restringida en el gradiente, por ejemplo, *Hetaerina cruentata*, *Mecistogaster ornata*, *Argia funcki*, *Argia harknessi*, *Enallagma semicirculare*, *Aeshna persephone*, *Erpetogomphus crotalinus*, *Progomphus borealis*, *Brechmorhoga nubecula*, *B. pertinax*, *Miathyria marcella*, *Micrathyria schumanni*, *Tauriphila azteca*, *Tamea abdominalis* y *Tamea onusta*. Siete especies obtuvieron valores de tolerancia residual altos, indicando que la proporción de la variabilidad en el hábitat que no es explicada por las variables ambientales analizadas fue elevado (columna t2, en el Anexo 2).

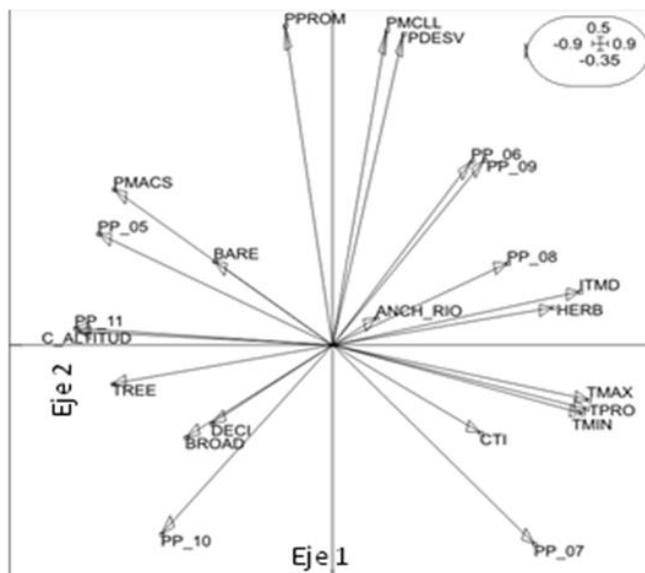


Fig. 6.5 Análisis de marginalidad. Peso canónico de las variables ambientales. El eje horizontal corresponde al primer eje (primera raíz), el eje vertical corresponde al segundo eje (segunda raíz). Las claves de las variables se mencionan en el cuadro 5.3.

Por otra parte, el AMM agrupó como más cercanas a las localidades de Río San Felipe, Arroyo San Felipe, y Río Bejucos y Alborejo (Fig. 6.6). De estos sitios, aquellas que se ubicaron en el lado derecho del plano mostraron condiciones ambientales en general, similares, y las tres restantes ubicadas en el plano izquierdo presentaron condiciones ambientales diferentes a las presentes en el lado derecho. Las localidades ubicadas en el plano inferior derecho corresponden a sitios con menor altitud y temperaturas más altas, de acuerdo con las variables ambientales empleadas en el análisis; los sitios ubicados en el plano superior derecho corresponden a las localidades de altitudes medias con parámetros de temperatura y precipitación similares; en el ángulo superior derecho aparece la localidad ubicada a 1600 m de altitud. Los sitios que se ubicaron en el plano inferior derecho fueron aquellos con mayor altitud y con temperaturas más bajas.



Fig. 6.6. Posición de las localidades con respecto a las variables analizadas en el AMM.

Las especies que obtuvieron marginalidad significativa (Fig.6.7) fueron aquellas que sus requerimientos promedio de nicho se relacionaron con el promedio de los valores de las variables ambientales analizados. Por ejemplo, *Hetaerina americana*, *Argia pulla*, *Argia tezpi*, *Erpetogomphus elaps*, *Progomphus clendoni*, *Brechmorhoga praecox*, *Orthemis*

discolor y *Pseudoleon superbus*, estuvieron relacionadas con condiciones ambientales similares, como altitud y temperaturas altas (Fig. 6.5 y 6.6). *Erythrodiplax funerea*, *Protoneura cara*, *Macrothemis inacuta* y *O. ferruginea* tuvieron distribuciones más discretas, en sitios de menor altitud y mayor temperatura. Por su parte, *Hetaerina vulnerata*, *Rhionaeschna jalapensis*, *Erpetogomphus cophias*, *Cordulegaster diadema* y *Sympetrum illotum* se presentaron en sitios con condiciones ambientales con temperaturas más bajas y altitudes elevadas. Tanto la temperatura promedio, la temperatura máxima, el índice topográfico compuesto y la precipitación del mes de noviembre fueron las variables agrupadoras más importantes en la distinción de estos grupos de especies.

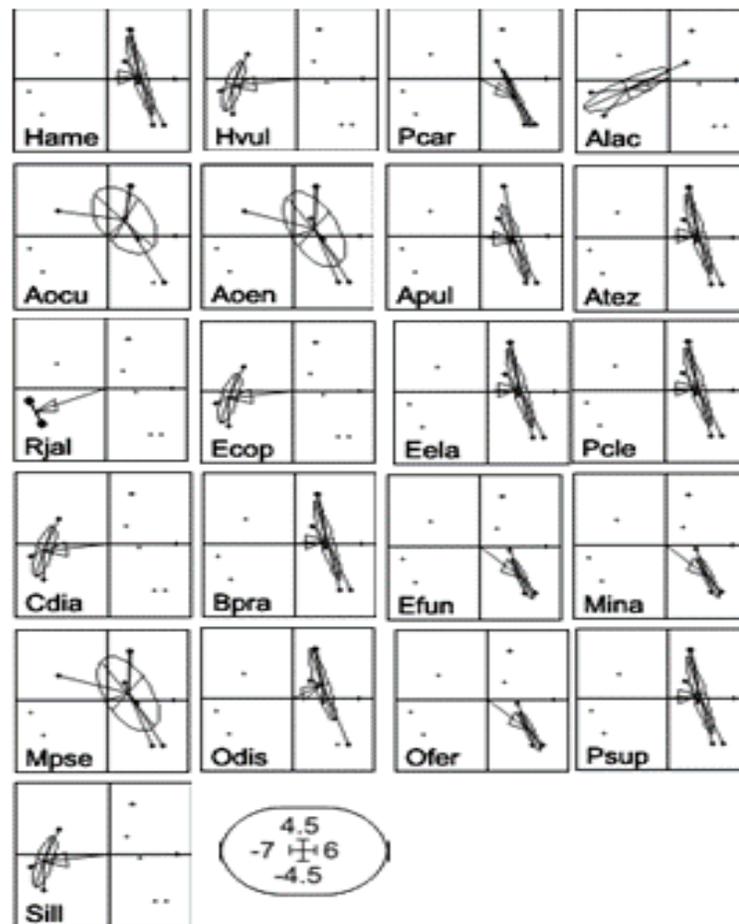


Fig. 6.7. Distribución de las especies con marginalidad significativa. Los puntos de menor tamaño indican las localidades (ver Fig. 6.6), las flechas representan las variables ambientales más importantes; las elipses señalan la cobertura en la distribución y los puntos de mayor tamaño la presencia de dicha especie en la localidad. Las claves de las especies se describen en el Anexo 2, las variables y las localidades se visualizan en las Fig. 6.5 y 6.6.

6.6. Periodo de vuelo de los adultos.

En la temporada de estiaje, el número de especies registradas y el de especies únicas (que solamente se visualizaron en ese periodo) fueron mayores con respecto a la temporada de lluvias (Cuadro 6.9). En Los Cuervos los ensamblajes de temporada de lluvias y estiaje fueron similares (valor alto); el valor más bajo se obtuvo en Real de Arriba (Cuadro 6.9); en este sitio, existió menor número de especies compartidas entre temporadas. En la temporada de estiaje, el sitio que tuvo mayor número de especies exclusivas tanto de la temporada de estiaje como en lluvias fue Alborejo; indicando diferencias entre las especies de ambas temporadas; en cambio, en Real de Arriba el número de especies exclusivas en ambas temporadas fue menor y varias especies vuelan a lo largo del año.

En Arroyo San Felipe y Río San Felipe no se contaron con recolectas suficientes en estiaje para obtener los cálculos. Durante la temporada de lluvias se recolectó un mayor número de especies, principalmente en el mes de octubre, en el que se encontró más riqueza de especies en los sitios de muestreo.

Cuadro 6.9. Número de especies en temporada de estiaje y lluvias por sitio de recolecta y la similitud entre temporadas.

Localidad	Estiaje		Lluvias		Especies compartidas	Similitud entre temporadas
	No. Esp.	Esp. Únicas	No. Esp.	Esp. Únicas		
AL	15	4	28	17	11	0.51
RB	12	2	8	8	10	0.67
LC	21	1	33	13	20	0.74
AC	18	1	33	16	17	0.67
RC	8	1	33	16	7	0.58
AV	10	1	17	8	9	0.67
RA	3	1	7	5	2	0.40

7. DISCUSIÓN

González-Soriano y Novelo-Gutiérrez (2007) citaron 26 especies para el Estado de México, de las cuales 13 no se encontraron en este estudio (Anexo 1). Este trabajo contribuye de manera significativa al conocimiento de la odonatofauna de esta entidad, al incrementar en más del doble las especies registradas. Asimismo, se encontraron 10 familias, cinco de ellas corresponden también a nuevos registros para el Estado de México. Debido a la estructura del trabajo, los autores antes mencionados no hacen referencia a los sitios de recolecta de las especies registradas. Sería interesante contar con esa información para tener un panorama de la ubicación geográfica de esas especies y conocer si algunas coinciden con los sitios muestreados en esta investigación.

Con respecto a los subórdenes encontrados, Anisoptera tuvo mayor número de especies (44) que Zygoptera (31) (Cuadro 6.3 y 6.4), esta tendencia en la dominancia de Anisoptera se ha señalado en otros estudios, (Novelo-Gutiérrez *et al.* 1988; González-Soriano y Novelo-Gutiérrez 1991; González-Soriano *et al.* 2004; González-Soriano *et al.* 2008; Barba 2009; Novelo-Gutiérrez y Gómez-Anaya 2009); sin embargo, también se ha mencionado una predominancia de Zygoptera en algunos listados faunísticos (Novelo-Gutiérrez y Peña-Olmedo 1991; Gómez-Anaya y Novelo-Gutiérrez 1993; Cuevas-Yañez, 2007). La familia con mayor número de especies fue Libellulidae (28) y *Argia* (14) fue el género más diverso, en concordancia con lo que mencionan González-Soriano y Novelo-Gutiérrez (2007), que es el género con mayor riqueza específica en México y representa el 14% de la riqueza a nivel nacional. A este respecto, la contribución de *Argia* a la diversidad de Zygoptera es notable, alcanzando el 45% de la riqueza total de suborden (Cuadro 6.3) y el 18.6% del orden en el área de estudio. Para el caso de Zygoptera, *Argia* contribuye con más del 50% de la riqueza en cada localidad (Cuadro 6.3), exceptuando Avándaro, donde la riqueza alcanzó solamente 31%, en contraste con Río San Felipe, en que la contribución registró 86%. Asimismo, para todo el orden, en cada localidad representa desde el 17% (Río Bejucos)

hasta el 36% (Real de Arriba) (Cuadros 6.3 y 6.4). Estas proporciones coinciden con lo registrado por Novelo-Gutiérrez y Gómez-Anaya (2009) para la Sierra de Coalcomán, en Michoacán, indicando que *Argia* es un género importante en la riqueza de Odonata en México.

Cabe resaltar el hallazgo de *Aeshna persephone*, en el Estado de México, ya que esta especie sólo se había registrado en algunos estados al norte de la República Mexicana como Chihuahua, Nayarit (González-Soriano y Novelo-Gutiérrez 2007) y Sonora (Upson *et al.* 2007); por lo que se amplía considerablemente su rango de distribución hacia el sur.

Riqueza específica

Entre las variables que influyen en los patrones de riqueza con respecto a la altitud, se han señalado como más importantes los factores climáticos y la heterogeneidad del hábitat (Li *et al.* 2009; Rowe 2009). En este sentido, es fundamental considerar que para cada taxón existen variables que favorecen, limitan o moldean estos patrones de riqueza a lo largo de un gradiente, ocurriendo que en una misma franja de altitud se tengan sitios cercanos con condiciones ambientales e interacciones biológicas muy puntuales, que influyen en la riqueza del sitio. Las dos localidades con mayor riqueza específica (Los Cuervos y Acamuchitlán) se ubicaron a elevaciones medias. En varios estudios con insectos se ha encontrado este tipo de patrón (Janzen *et al.* 1976; Wolda 1987; Lawton *et al.* 1987; Fleishman *et al.* 1998; Sanders 2002; Sanders *et al.* 2003; Brehm *et al.* 2007; Cutz-Pool *et al.* 2008; Novelo-Gutiérrez y Gómez-Anaya 2009). En esta investigación se observó que la riqueza disminuye conforme se incrementa la altitud y esta disminución es mayor a partir de los 1600 m (Fig. 6.1), tal como lo indicaron los estimadores paramétricos y no paramétricos (Cuadros 6.5 y 6.6). Otra de las localidades con riqueza específica significativa se ubicó en la cota más baja (Alborejo). Por tanto, los sitios de elevaciones medias y bajas fueron más diversos con respecto a los sitios más altos, y partir de los 1600 m se observó una disminución de especies de Odonata. Es posible que esta tendencia se inicie a partir de los 1300 m en promedio. A pesar de la carencia de estudios al respecto,

se propone este valor considerando los datos ofrecidos por Novelo-Gutiérrez y Gómez-Anaya (2009) y los obtenidos en esta investigación.

El clima, específicamente la temperatura y la precipitación, son variables ambientales fundamentales que contribuyen a la distribución y a la riqueza de especies de insectos, como lo han sugerido algunos autores (Sanders *et al.* 2003; Hodkinson 2005; Brehm *et al.* 2007). Los odonatos son organismos ectotérmicos de origen tropical (Kalkman *et al.* 2008), en los que la exposición solar es un factor determinante en su actividad diaria (De Marco y Resende 2002), prefiriendo establecerse en zonas soleadas y evitando sitios sombreados (Bried y Ervin 2005; Remsburg *et al.* 2008). Esto explicaría parcialmente por qué en zonas de altitudes bajas y medias, como fue el caso de Alborejo, Acamuchitlán y Los Cuervos, con clima cálido de temperaturas más elevadas, la riqueza fuera mayor en comparación a localidades con altitudes mayores, con clima templado y temperaturas más bajas (Avándaro y Real de Arriba).

En este sentido, los resultados del análisis de marginalidad media (AMM) mostraron que la temperatura y la precipitación fueron las variables que más contribuyeron en la amplitud de nicho en las especies de los Odonata. El volumen de precipitación en un área, afecta el caudal de los ríos y arroyos, lo que se presume podría afectar la presencia de algunas especies de Odonata. Este análisis también mostró que estas variables ambientales influyen en la distribución de las especies en un gradiente, como lo plantearon Dole-Oliver y colaboradores (2009), por ejemplo, las especies con nichos reducidos, es decir, especies de distribución restringida, que estarían asociadas a condiciones ambientales particulares, entre ellas la temperatura y precipitación.

Asimismo, la fisonomía de la vegetación, la estructura de la vegetación riparia, sobre todo de los estratos arbustivo y herbáceo, incrementan la riqueza de libélulas en un sitio en particular. Estos organismos se basan en pistas visuales para reconocer hábitats adecuados para sus actividades (Corbet 1999; Schindler *et al.* 2003). La vegetación cercana

al río o arroyo es importante porque les proporciona sitios de percha y defensa de territorio para las actividades reproductivas que ahí se realizan (Ward y Mill 2005; Niba y Samways 2006). Cuando ésta es abundante, genera un mayor diversidad de microhábitats, que propician el establecimiento de más especies; entre más sitios para perchar existan, la probabilidad de encontrar más especies se incrementa (Buchwald 1992; Gibbons *et al.* 2002; Ward y Mill 2005; Niba y Samways 2006; Remsburg *et al.* 2008). Sitios como Acamuchitlán, Los Cuervos y Arroyo San Felipe, que estuvieron cubiertos de mayor vegetación riparia y la que se ubica en las proximidades del cuerpo de agua, que contenía mayor cantidad de arbustos y herbáceas, proporcionarían más lugares de percha, para la reproducción, oviposición o refugio más adecuados, aumentando la riqueza (Buchwald 1992; Steytler y Samways 1995; De Marco y Resende 2002; Foote y Rice 2005; Remsburg *et al.* 2008). En cambio, Real de Arriba y Avándaro son sitios más fríos con áreas sombreadas más extensas, se observó menor riqueza. Se sugiere pues, que tanto el clima (la temperatura y precipitación) como la vegetación son variables importantes en la distribución de la riqueza en los odonatos. Es importante comentar que Arroyo San Felipe y Río San Felipe que estuvieron separados por escasos metros de diferencia en altitud y distancia, exhibieron riquezas diferentes, lo cual plantea que los requerimientos de hábitat del Orden son multidimensionales, como lo señalaron Niba y Samways (2006). Arroyo San Felipe corresponde a un arroyo pequeño y de poco caudal, protegido de los vientos y cubierto en varias secciones de vegetación herbácea y arbustiva; en cambio Río San Felipe es un río más o menos amplio, de mayor caudal, extensamente insolado con poca vegetación riparia cercana, razón por la cual, su riqueza podría haber sido menor.

La capacidad de dispersión de las especies podría tener un papel importante en la riqueza de cada localidad, particularmente en aquellas regiones topográficamente diversas. La mayoría de las especies presentó distribuciones discretas en el rango de elevación estudiado, y muy pocas podrían considerarse como de distribución amplia a lo largo del gradiente, como también pudo observarse con el AMM (ver apartado 6.5 de los resultados). Al mismo tiempo, deben considerarse los eventos históricos que propiciaron

el establecimiento de especies en esos sitios además de otros factores como la depredación y la presencia de sitios adecuados (Ricklefs 2004; Stevens y Bailowitz 2009), los cuales no fueron evaluados. También puede ocurrir que al momento de realizar el muestreo se observen especies visitantes, que aumenten la riqueza específica en un sitio (von Ellenrieder 2000; González-Soriano *et al.* 2004). Se ha propuesto que las especies que se observen realizando conductas de apareamiento u oviposición podría considerárseles como residentes (González-Soriano *et al.* 2004); sin embargo, si se excluyen, los inventarios serían incompletos, ya que tales especies, aunque no sean residentes de un sitio específico, pueden serlo a una escala geográfica más grande y es importante considerarlas, si el objetivo finalmente es conocer las especies que están por alguna razón independientemente del área. De igual modo, al realizar inventarios debe considerarse que la diversidad varía en el espacio y el tiempo, por lo que la estacionalidad de las especies, los procesos de colonización, migración y desplazamiento, la habilidad de dispersión, la temporada de emergencia de los adultos (historia de vida de la especie), influyen en el mismo, independientemente del esfuerzo de muestreo realizado (Jiménez-Valverde y Hortal 2003; Brose y Martínez 2004), lo que dificulta realizar inventarios completos.

Un recurso limitante para la distribución de Odonata es la presencia de cuerpos de agua. Las libélulas dependen de la disponibilidad de éstos para la realización de actividades críticas en su ciclo de vida, como el desarrollo de la etapa larval, la reproducción o la oviposición (Corbet 1999; Silsby, 2001). En este estudio, los cuerpos de agua no se distribuyeron de manera uniforme a lo largo de gradiente de altitud. Debe considerarse que la elección de sitios de muestreo está en función de la cantidad y disponibilidad de éstos en el área que se pretende evaluar. Del mismo modo, no todos poseen las mismas características geomorfológicas y condiciones fisicoquímicas, a pesar de que se encuentren en el mismo nivel del gradiente, lo cual, afectaría a la riqueza específica del sitio y en total.

Otros factores importantes y poco analizados en la riqueza de ensamblajes de los Odonata son la forma y amplitud del cuerpo de agua, el orden, su historia geológica, la temperatura del aire o los espacios de sol y sombra en el lugar (Samways *et al.* 1996). En este estudio, se observó que las libélulas presentan una mayor riqueza en arroyos de menor tamaño en comparación a ríos de mayor amplitud y caudal. Un arroyo de primer orden, generalmente es pequeño, posee características físicas y fisiográficas diferentes a un río de tercer o cuarto orden, de mayor tamaño y mayor caudal. Los ríos más caudalosos, de mayor orden, durante la temporada de lluvias son más inestables y con más caudal, lo que puede reducir el establecimiento de fauna acuática limitando la presencia de especies; en cambio, los arroyos de tamaño mediano (de segundo o tercer orden) son más estables y poseen características más adecuadas para permitir el establecimiento de más especies, siendo posible que en este tipo de arroyos presenten mayor riqueza y abundancia (aunque en este estudio no se evaluó esta última, si se observó mayor abundancia de libélulas en este tipo de arroyos). Los ríos San Felipe y Bejucos son grandes y caudalosos, presentaron menor riqueza específica en relación a los cuerpos de agua contiguos en el gradiente. Bajo este enfoque, esto afectaría parcialmente los menores niveles de riqueza que se detectaron. Acamuchitlán, Los Cuervos, y Alborejo podrían considerarse cuerpos de agua más óptimos para el establecimiento de especies de odonatos, ya que corresponden a arroyos de tamaño medio, en los que, ciertamente, la riqueza específica fue mayor.

Esfuerzo de muestreo

Con respecto a las evaluaciones del esfuerzo de muestreo realizado, en todos los sitios se alcanzó una eficiencia de muestreo superior al 74%. Algunos estimadores no paramétricos calcularon mayor riqueza con respecto a los paramétricos empleados (Cuadro 6.6 y 6.7; Fig. 6.2 y 6.3). Las fórmulas de Chao2 y Jack2 estimaron mayor cantidad de especies que los intervalos superiores de confianza de las especies observadas (Mao Tau) y Bootstrap. Los dos primeros estimadores basan sus cálculos en el número de especies únicas (*singletons*) y capturadas en dos ocasiones (*doubletons*), o en el número de ocasiones que

una especie es capturada exactamente en una o dos muestras (Colwell y Coddington 1994; Magurran 2004). En el curso de la recolección de ejemplares, en todos los sitios se obtuvieron especies que solamente se colectaron en una ocasión, además en cada muestreo se capturó una especie no registrada previamente. Esto ocurre también porque algunas especies son estacionales y van apareciendo conforme transcurre el año. Si se hicieran muestreos con duración mínima de dos ciclos anuales, las curvas de acumulación podrían aproximarse a la asíntota y el número de registros únicos disminuiría considerablemente, modificando el número teórico de especies que es generado por el algoritmo. Este comportamiento posiblemente afectó el desarrollo de estos últimos, siendo probable que predijeran mayor riqueza específica de la que exista. La naturaleza de vuelo errático de los Odonata, la estacionalidad y las historias de vida de las especies, hacen que algunas sean más fáciles de detectar y de atrapar, induciendo cierto sesgo al momento de realizar muestreos que también afectarían el desempeño de los estimadores (Jiménez-Valverde y Hortal 2003). El hecho de que los estimadores se basen en especies que podrían considerarse como raras podría aumentar artificialmente la riqueza total del sitio (Chao *et al.* 2006). En libélulas, es común tener registros de especies únicas o que se observan en pocas ocasiones (Alonso-Eguialis 2004; Gómez 2008; González-Soriano *et al.* 2008; Novelo-Gutiérrez y Gómez-Anaya 2009).

El modelo de Clench y el exponencial negativo han recibido críticas por su desempeño y se ha aconsejado el uso de estimadores no paramétricos (Palmer 1990; Keating *et al.* 1998; Hellmann y Fowler 1999; Walther y Martin 2001; Brose 2002; Brose *et al.* 2003; Melo *et al.* 2003). No obstante, algunos autores (Jiménez-Valverde y Hortal 2003) alientan el uso de estimadores paramétricos, ya que presentan una prueba de bondad de ajuste de los datos para saber qué tan bien se ajustaron los datos al modelo propuesto (Jiménez-Valverde y Hortal 2003). El modelo de Clench presenta propiedades interesantes, sobre todo, en la predicción de cómo se van acumulando las especies (León-Cortés *et al.* 1998), este modelo ofreció un mejor desempeño y una mejor predicción de especies con relación al

modelo exponencial negativo, el cual tuvo un pobre desempeño y subestimó las especies teóricas presentes.

Diversidad beta

En cuanto a la diversidad gamma, la contribución de beta a nivel de paisaje fue superior a la que aportó la diversidad alfa; por lo que el cambio en la composición de especies (beta) contribuyó más que la composición de cada uno de los sitios (alfa). En el área estudiada (gamma) existió una importante variación en la composición de especies entre sitios, haciéndose evidente en el análisis de agrupamiento, donde se observan claramente dos grupos.

Esto sugiere diferencias en las tasas de dispersión de las especies o una marcada preferencia de hábitats; también sería resultado de las variaciones ambientales en el gradiente. En áreas cercanas, la diversidad beta disminuye por la interconexión entre sitios (formación de parches) (Kneitel y Chase 2004), dado que en estas zonas, no habría barreras geográficas importantes y, en el caso de zonas bajas, los efectos de una marcada estacionalidad producto de una temporada de estiaje intensa propia del bosque tropical caducifolio, induciría que las especies estén en constante movimiento en búsqueda de cuerpos de agua óptimos. El análisis de agrupamiento mostró la presencia de dos conjuntos de localidades con composición específica marcadamente diferente, uno de ellos son las localidades de elevaciones altas y el otro agrupa a las localidades de elevaciones bajas-medias, mencionado anteriormente. En este trabajo se encontró una marcada diferencia entre la composición de la fauna de media montaña y las partes bajas, como lo mencionaron Novelo-Gutiérrez y Gómez-Anaya (2009).

El valor más bajo de diversidad beta (de menor recambio), se obtuvo entre sitios no muy cercanos (Los Cuervos y Alborejo) (los más cercanos entre sí fueron Los Cuervos y Acamuchitlán), sin embargo, en el análisis de agrupamiento, reunió a estas localidades en el mismo subgrupo (Fig. 6.3). En sitios más cercanos, la similitud entre la composición de

especies sería menor en comparación a aquellos que se encuentran más separados. Lo anterior es visible en este estudio, entre mayor sea la distancia entre los sitios, la diferencia entre la composición específica es mayor. La capacidad de dispersión de Odonata, como se ha mencionado, originaría un fuerte intercambio de especies en zonas cercanas o entre cuerpos de agua. Además, las libélulas podrían abarcar grandes espacios geográficos al formar metapoblaciones (varias subpoblaciones), disminuyendo de este modo la diversidad beta (Michiels y Dhondt 1991; Gibbons *et al.* 2002; Angelibert y Giani 2003; Niba y Samways 2006). Es posible que se realicen intercambios de especies provenientes de cuerpos de agua cercanos o de río arriba que llegan a poblar el sitio y, si estas subpoblaciones ocurren relativamente cerca y los individuos se mueven entre ellos, disminuyen las probabilidades de extinción (Gibbons *et al.* 2002), generando diversidades beta bajas. Entre más separados se encuentren los cuerpos de agua, la posibilidad para dispersarse de una especie se reduce (Angelibert y Giani 2003), por lo que la distancia entre cuerpos de agua podría ser un factor importante en la diferencia en la composición específica. Posiblemente esto explique las tasas de similitud alta (baja diversidad beta) entre sitios cercanos con condiciones climáticas y geográficas similares. Bajo esta perspectiva, se explicaría por qué las poblaciones no presentan un continuo a través del gradiente, al distribuirse en subpoblaciones, presentes a una escala espacial más grande, con los mismos requerimientos de nicho, como lo sugirió el AMM.

El valor más alto de beta se encontró entre sitios de altitud intermedia y el más elevado. Así, Real de Arriba obtuvo valores de beta más altos al compararlo con las otras localidades, éste fue el sitio con mayor altitud. En los lugares más altos (Río Chileros, Avándaro y Real de Arriba), existen condiciones climáticas diferentes, temperaturas más frías, vegetación de bosque de pino o pino-encino; en altitudes medias y bajas estuvieron constituidos por bosque tropical caducifolio con temperaturas más elevadas. Sin embargo, es evidente un cambio ambiental entre los sitios de altitud baja e intermedia, con respecto a los de mayor elevación. Tanto el clima, en especial la temperatura, como la vegetación riparia (Bried y Ervin 2005; Rouquette y Thompson 2007), son factores

importantes que contribuyen al establecimiento de las especies de odonatos como se ha indicado (Buchwald 1992; Steytler y Samways 1995; De Marco y Resende 2002; Foote y Rice 2005; Remsburg *et al.* 2008). Este planteamiento se reforzó con los resultados obtenidos del AMM, en los que se apreció la separación de los dos grupos de localidades, con base en los parámetros climáticos analizados, siendo la temperatura y la precipitación los más importantes, así también en el análisis de agrupamiento. La exposición solar es de suma importancia para estos organismos y podría explicar el por qué Zygoptera es más diverso en sitios elevados, dados sus requerimientos termales (De Marco y Resende 2002). En sitios más tropicales es posible encontrar más anisópteros, en cambio, en sitios más fríos, las especies estarían dependiendo de obtener calor de la temperatura del aire o de la radiación solar (De Marco *et al.* 2005), es por ello que existe una menor cantidad de especies en zonas altas, como se observó en este estudio. En sitios fríos, los organismos inician su actividad más tarde y su presencia estaría más reducida (De Marco y Resende 2002; De Marco *et al.* 2005). La forma del cuerpo de agua también afectaría la diversidad beta como se ha mencionado; se observaron valores más bajos en arroyos entre 3-5m de anchura promedio; y el mayor recambio se observó entre los ríos más amplios y el resto de las localidades.

En este estudio no se encontraron endemismos, aunque es muy interesante la presencia de *Aeshna persephone* con un distribución disyunta muy notable. Algunos factores que pudieron contribuir son la presencia de relativamente pocas montañas de tamaño considerable en el área en general o poca presencia de ambientes muy especializados.

Periodo de vuelo de los adultos

Se observó mayor número de especies en la temporada de lluvias con respecto a la temporada de estiaje, y el número de especies que vuelan en ésta fue mayor en casi todos los sitios. Esto sugiere que los adultos preferentemente se presentes en la temporada de lluvias y que atravesarían la etapa larval o de huevecillo durante la temporada de estiaje,

o en la vegetación alejada del cuerpo de agua, considerando un ciclo univoltino (Corbet 1999). Las especies que son observadas durante todo el año podrían ser multivoltinas o bivoltinas (Corbet 1999). Asimismo, se detectó una similitud entre estaciones (beta temporalidad), especialmente en sitios de clima cálido. Más de la mitad de las especies no se observaron en la temporada siguiente. La severidad del clima podría ser una razón o bien, la disponibilidad de recursos clave para las actividades reproductivas, es decir, mayor presencia de agua y vegetación e incluso alimento, estaría favoreciendo la presencia de adultos en la temporada de lluvias dado que habría sitios disponibles para actividades reproductivas, la presencia de mayores recursos alimentarios, entre otros factores. En Real de Arriba se observó que muchas de las especies se presentan a lo largo del año. A pesar de ser una zona relativamente más fría, posiblemente las variaciones en el flujo de agua y de temperatura no sean tan drásticas como en otros sitios lo que afectaría la presencia del adulto. O bien, la forma del canal, la velocidad del agua o los parámetros fisicoquímicos se mantienen constantes a lo largo del año.

En las zonas de bosque tropical caducifolio, los cuerpos de agua se ven claramente afectados en la temporada de estiaje por la reducción el volumen de agua que poseen, en comparación a sitios templados, además existe una presión antropogénica por la extracción de agua en los arroyos y ríos limitando aún más la cantidad disponible del caudal total. En los cuerpos de agua ubicados en los sitios más bajos, la cantidad de descarga de agua es muy variable en la temporada de estiaje, algunos se observaron casi secos, sin embargo es interesante la gran cantidad de especies que se encontraron. En estos sitios, la estacionalidad es más marcada.

8. CONCLUSIONES

En el gradiente de altitud analizado se registraron 75 especies, 35 géneros y 10 familias, 73 de ellas se registraron en el Estado de México, 61 especies corresponden a nuevos registros para el Estado de México y cuatro para el estado de Guerrero, incrementando el número de especies registradas a 85 y 94 especies respectivamente.

La mayor riqueza específica se observó en los sitios de Los Cuervos y Acamuchitlán, ubicados en altitudes intermedias (700-900 m) y la riqueza más baja se obtuvo en Real de Arriba, siendo el sitio de mayor altitud (1653 m). Se detectó una correlación negativa entre el incremento de la altitud en relación con la riqueza específica.

Los estimadores no paramétricos calcularon mayor número de especies teóricas con respecto a los estimadores paramétricos. El estimador Jack2 sobreestimó el número teórico de especies mientras que bootstrap mostró valores similares al número observado de especies.

El modelo exponencial negativo subestimó el número de especies teórico. Los datos mostraron un mejor ajuste al modelo de Clench. En ambos casos no se observaron asíntotas, por lo que sería conveniente continuar con los inventarios de especies en todos los sitios.

El valor de diversidad beta de Whittaker más bajo se observó entre Alborejo y los Cuervos y el valor más alto se obtuvo entre Real de Arriba y Rio San Felipe.

Se detectaron dos grupos de localidades de acuerdo a su composición faunística, uno conformado con las localidades de mayor altitud y el otro reunió el resto de las localidades, indicando que las localidades de altitudes más bajas son más similares en su

composición faunística y que es diferente a las que componen a los sitios de altitudes elevadas.

Los cambios en la altitud y por ende, de los parámetros climáticos, podrían influir en la composición de especies, sugiriendo que existen ensamblajes de regiones bajas y medias que son disímiles a los de sitios de altitudes elevadas. Algunos factores importantes serían la temperatura, la precipitación y el tipo de vegetación.

La diversidad beta contribuyó en mayor medida a la diversidad en comparación a alfa a nivel de paisaje.

El análisis de marginalidad media detectó que 21 especies presentaron marginalidad significativa. Las variables de temperatura y precipitación fueron las que más contribuyeron a la variación. De total de especies registradas, 24 presentaron distribución restringida.

El periodo de vuelo de los adultos de los odonatos es más extenso en la temporada de lluvia con respecto a la temporada de estiaje. En zonas bajas, la presencia de especies exclusivas de la temporada es más marcada, que en sitios de mayor altitud, pudiendo afectar a la composición de ensamblajes en cada temporada. En Los Cuervos, la similitud entre la temporada de estiaje y lluvias fue mayor; el valor más bajo se obtuvo en Real de Arriba.

9. BIBLIOGRAFÍA

- Alonso-EguíaLis, P.E. 2004. Ecología de las asociaciones de Odonata en el área de influencia de las microcuencas afectadas por la Presa Zimapán, Querétaro e Hidalgo, México. *Tesis Doctoral*. UAQ. México. 218 pp.
- Angelibert, S. y Giani, N. 2003. Dispersal characteristics of three odonate species in a patchy habitat. *Ecography*, 26, 13-20.
- Angulo, J.A. 1994. Chironomidae (Insecta: Diptera) del embalse La Goleta y el estanque rural Flavio Cruz, Edo. de México. *Tesis de Licenciatura*. ENEP-Iztacala, UNAM, México. 79 pp.
- Apodaka, C.K. y Chapman, L.J. 2004. Adult Zygoptera of Kibale National Park, Uganda: habitat associations and seasonal occurrence. *Odonatologica*, 33(2), 129-146.
- Barba, H.C.P. 2009. Diversidad de Odonata en la región de Ixtlahuacán, Colima. *Tesis Profesional*. Facultad de Ciencias. UNAM, México. 92 pp.
- Baselga, A. y Jiménez-Valverde, A. 2007. Environmental and spatial determinants of beta diversity of leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) in the Iberian Peninsula. *Ecological Entomology*, 32, 312-318.
- Bhattarai, K.R. y Vetaas, O.R. 2003. Variation in plant species richness of different life forms along a subtropical elevation gradient in the Himalayas, east Nepal. *Global Ecology and Biogeography*, 12, 327-340.
- Brehm, G., Colwell, R.K. y Kluge, J. 2007. The role of environment and mid-domain effect on moth species richness along a tropical elevational gradient. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 205-219.
- Bried, J.T., y Ervin, G.N. 2005. Distribution of adult Odonata among localized wetlands in East-central Mississippi. *Southeastern Naturalist*, 4(4), 731-744.
- Brooks, S. 2003. *Dragonflies*. Smithsonian Books. Natural World Series. Washington, D.C., U.S.A. 96 pp.
- Brose, U. 2002. Estimating species richness of pitfall catches by non-parametric estimators. *Pedobiologia*, 46, 101-107.
- Brose, U. y Martinez, N.D. 2004. Estimating the richness of species with variable mobility. *Oikos*, 105, 292-300.
- Brose, U., Martinez, N.D. y Williams, R.J. 2003. Estimating species richness: sensitivity to sample coverage and insensitivity to spatial patterns. *Ecology*, 84(9), 2364-2377.
- Brühl, C.A., Mohamend, M. y Linsenmair, K.E. 1999. Altitudinal distribution of leaf litter ants along a transect in primary forest on Mount Kinabalu, Sabah, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology*, 15, 265-277.
- Buchwald, R. 1992. Vegetation and dragonfly fauna – characteristics and examples of biocenological field studies. *Vegetatio*, 101, 99-107.
- Bueno, J. 1972. Estudio comparativo de los insectos acuáticos de Valle de Bravo, México. *Tesis de Licenciatura*. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 65 pp.

- Chao, A., Chazdon, R.L., Colwell, R.K. y Shen, T.J. 2006. Abundance-based similarity indices and their estimation when there are unseen species in samples. *Biometrics*, 62, 361-371.
- Chatzaki, M., Lymberakis, P., Markakis, G. y Mylonas, M. 2005. The distribution of ground spiders (Araneae, Gnaphosidae) along the altitudinal gradient of Crete, Greece: species richness, activity and altitudinal range. *Journal of Biogeography*, 32, 813-831.
- Colwell, R.K. 2006. *EstimatesS: Statical estimation of species richness and shares species from samples*. Version 8.0. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>.
- Colwell, R.K. y Coddington, J.A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Real Society of London B*, 345, 101-118.
- Colwell, R.K. y Lees, D.C. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 15(2), 70-76.
- Colwell, R.K., Mao, C.X. y Chang, J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology*, 85(10), 2717-2727.
- Corbet, P. 1999. *Dragonflies. Behavior and Ecology of Odonata*. Cornell University Press. Ithaca, N.Y. 829 pp.
- Córdoba-Aguilar, A. 2008. *Dragonflies and Damselflies. Model organisms for ecological and evolutionary research*. Oxford University Press. G.B. 290 pp.
- Crowley, P.H. y Johansson, F. 2002. Sexual dimorphism in Odonata: age, size, and, sex ratio at emergence. *Oikos*, 96(2), 364-378.
- Cuevas-Yañez, K. 2007. Los odonatos (Insecta: Odonata) de la Hidroeléctrica de Patla (El Pozo) y del Río Tecpatlán, Zihuateutla, Puebla, México. *Dugesiana*, 14(2), 83-91.
- Cutz-Pool, L.Q., Palacios-Vargas, J.G. y Castaño-Meneses, G. 2008. Estructura de la comunidad de colémbolos (Hexapoda: Collembola) en musgos corticícolas en el gradiente altitudinal de un bosque subhúmedo de México. *Revista de Biología Tropical*, 56(2), 739-748.
- De Marco, P.Jr. y Resende, D.C. 2002. Activity patterns and thermoregulation in a tropical dragonfly assemblage. *Odonatologica*, 31(2), 129-138.
- De Marco, P.Jr., Latini, A.O. y Resende, D.C. 2005. Thermoregulatory constraints on behavior: Patterns in a Neotropical dragonfly assemblage. *Neotropical Entomology*, 34(2), 155-162.
- De Marmels, J. 1998. A five year study of an odonate community inhabiting north Venezuelan mountain stream. *Odonatologica*, 27(2), 189-199.
- Dolédec, S., Chessel, D. y Gimaret-Carpentier, C. 2000. Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology*, 81(10), 2914-2927.
- Dolé-Oliver, M.J., Malard, F., Martin, D., Leféburé, T. y Gibert, J. 2009. Relationships between environmental variables and groundwater biodiversity at the regional scale. *Freshwater Biology*, 54, 797-813.
- Dray, S. y Dufour, A.B. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologist. *Journal of Statistical Software*, 22(4), 1-20.

- Dray, S., Dufour, A.B. y Chessel, D. 2007. The ade4package-II: two table and K-table methods. *R News*, 7(2), 47-52.
- Escobar, F., Halffter, G. y Arellano, L. 2007. From forest to pasture: an evaluation of the influence of environment and biogeography on the structure of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages along three altitudinal gradients in the Neotropical region. *Ecography*, 30, 193-208.
- Escobar, F., Lobo, J.M. y Halffter, G. 2005. Altitudinal variation of dung beetle (Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in the Colombian Andes. *Global Ecology and Biogeography*, 14, 327-337.
- Fauth, J.E., Bernardo, J., Camara, M., Resetarits, W.J.Jr., Van Buskirk, J. y McCollum, S.A. 1996. *Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach*. *The American Naturalist*, 147(2), 282-286.
- Ferrusquía, I. 1998. Geología de México: una sinopsis. En: Rammamorthy, T.P., R.B. Bye, A. Lot y J. Fa. *Diversidad Biológica de México. Orígenes y Distribución*. Instituto de Biología, UNAM. 3-107 pp.
- Fleishman, E., Austin, G.T. y Weiss, A.D. 1998. An empirical test of Rapoport's rule: elevational gradients in montane butterfly communities. *Ecology*, 79(7), 2482-2493.
- Footo, L.A. y Rice, C.L. 2005. Odonates as indicators of grazing effects on Canadian prairie wetlands. *Ecological Entomology*, 30, 273-283.
- García, E. 1998. "Climas" (clasificación de Köppen, modificado por García). Escala 1:1000000 Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México. En línea.
- Gibbons, L.K., Reed, J.M. y Chew F.S. 2002. Habitat requirements and local persistence of three damselfly species (odonata: coenagrionidae) [sic]. *Journal of Insect Conservation*, 6, 47-55.
- Gómez, J.A. 2008. Ecología de los ensamblajes de náyades de Odonatos (Insecta) y su uso potencial como indicadores de calidad ecológica en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. *Tesis Doctoral*. UAHE. México. 296 pp.
- Gómez-Anaya, J.A. y Novelo-Gutiérrez, R. 1993. Odonata de la Sierra de Huauchinango, Puebla, México. *Bulletin of American Odonatology*, 1(4), 71-73.
- Gómez-Anaya, J.A., Novelo-Gutiérrez, R. y Arce-Pérez, R. 2000. Odonata de la Zona de influencia de la Central Hidroeléctrica "Ing. Fernando Hiriart Balderrama" (PH Zimapán), Hidalgo, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 108, 1-34.
- González, L. 2006. Análisis de la Odonatofauna de la localidad de Dominguillo, Oaxaca, México (Insecta: Odonata). *Tesis Profesional*. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 79 pp.
- González-Soriano, E. 1997. Odonata. En: González, E., R. Dirzo y R.C. Vogt. *Historia Natural de los Tuxtlas*. UNAM. México. 245-255.
- González-Soriano, E. y Novelo-Gutiérrez, R. 1991. Odonata de la Reserva de la Biosfera de la Michilía, Durango, México. Parte I. Imagos. *Folia Entomológica Mexicana*, 81, 67-105.
- González-Soriano, E. y Novelo-Gutiérrez, R. 1996. Odonata. En: Llorente, J., A. García, E. González. *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de los Artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. UNAM y CONABIO. 147-167.

- González-Soriano, E. y Novelo-Gutiérrez, R. 2007. Odonata of Mexico revisited. En: Tyagi, B.K.. *Odonata: Biology of Dragonflies*. Scientific Publishers, India. 105-136.
- González-Soriano, E. Delgado, O. y Harp, G.L. 2004. Libélulas de la Estación de Biología Chamela (Insecta: Odonata). En: García, A. y R. Ayala. *Artrópodos de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM. 37-61 pp.
- González-Soriano, E., Noguera, F.A., Zaragoza-Caballero, S., Morales-Barrera, M.A., Ayala-Barajas, R., Rodríguez-Palafox, A. y Ramírez-García, E. 2008. Odonata diversity in a tropical dry forest of Mexico, 1. Sierra de Huautla, Morelos. *Odonatologica*, 37(4), 305-315.
- González-Soriano, E, Noguera, F.A., Zaragoza-Caballero, S. y Ramírez-García, E. 2009. Odonata de un bosque tropical caducifolio: sierra de San Javier, Sonora, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80, 341-348.
- Gotelli, N.J. y Colwell, R.K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4, 379-391.
- Harper, J.L. y Hawksworth, D.L. 1994. Biodiversity: measurement and estimation. Preface. *Philosophical Transactions of the Real Society of London B*, 345, 5-12.
- Harrison, S., Ross, S.L. y Lawton, J.H. 1992. Beta diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology*, 61, 151-158.
- Hawking, J.H. y New, T.R. 1999. The distribution pattern of Dragonflies (Insecta: Odonata) along Kiewa River, Australia, and their relevance in conservation assessment. *Hydrobiologia*, 392, 249-260.
- Heino, J. 2005. Positive relationship between regional distribution and local abundance in stream insects: a consequence of niche breadth or niche position? *Ecography*, 28, 345-354.
- Hellmann, J.J. y Fowler, G.W. 1999. Bias, precision, and accuracy of four measures of species richness. *Ecological Applications*, 9(3), 824-834.
- Hernández-Mejía, C. Llorente-Bousquets, J., Vargas-Fernández, I. y Luis-Martínez, A. 2008 Las mariposas (Hesperioidea y Papilionoidea) de Malinalco, Estado de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 79, 117-130.
- Hodkinson, I.D. 2005. Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biological Reviews*, 80, 489-513.
- INE, 2000. La Cuenca del río Balsas. En línea:
<http://www.ine.gob.mx/ueajei/publicaciones/libros/402/cuencabalsas.html>.
- INEGI, 1998. "Uso de suelo y vegetación". Agrupado por CONABIO. Escala 1:1000000. Instituto Nacional de Ecología (INE). México. En línea.
- INEGI, 2001. *Síntesis de información geográfica del Estado de México*. 139 pp.
- INEGI, 2006. *Anuario Estadístico*. Guerrero. Tomo I. 383 pp.
- Jacobsen, D. 2004. Contrasting patterns in local and local family richness of stream invertebrates along an Andean altitudinal gradient. *Freshwater Biology*, 49, 1293-1305.
- Janzen, D.H., Ataroff, M., Fariñas, M., Reyes, S., Rincon, N., Soler, A., Soriano, P., y Vera, M. 1976. Changes in the arthropod community along an elevational transect in the Venezuelan Andes. *Biotropica*, 8(3), 193-203.

- 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 Ibérica de Aracnología*, 8, 151-161.
- Jurasinski, G., Retzer, V. y Beierkuhnlein, C. 2009. Inventory, differentiation, and proportional diversity: a consistent terminology for quantifying species diversity. *Oecologia*, 159(1), 15-26.
- Kalkman, V.J., Clausnitzer, V., Dijkstra, K.D.B., Orr, A.G., Paulson, D.R. y van Tol, J. 2008. Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595, 351-363.
- Keating, K.A., Quinn, J.F., Ivie, M.A. y Ivie, L.L. 1998. Estimating the effectiveness of further sampling in species inventories. *Ecological Applications*, 8(4), 1239-1249.
- Kneitel, J.M. y Chase, J.M. 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology letters*, 7, 69-80.
- Koleff, P., Gaston, K.J. y Lennon, J.J. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*, 72, 367-382.
- Körner, C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(11), 569-574.
- Lande, R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*, 76, 5-13.
- Lawton, J.H, MacGarvin, M. y Heads, P.A. 1987. Effects of altitude on the abundance and species richness of insect herbivores on bracken. *Journal of Animal Ecology*, 56, 147-160.
- León-Cortés, J.L., Soberón-Mainero, J. y Llorente-Bousquets, J. 1998. Assessing completeness of Mexican sphinx moth inventories through species accumulation curves. *Diversity and Distributions*, 4, 37-44.
- Li, J., He, Q., Hua, X., Zhou, J., Xu, H., Chen, J. y Fu, C. 2009. Climatic and history explain the species richness peak at mid-elevation for *Schizothorax* fishes (Cypriniformes: Cyprinidae) distributed in the Tibetan Plateau and its adjacent regions. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 264-272.
- Lobo, J.M. y Halffter, G. 2000. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea): a comparative study. *Annals of the Entomological Society of America*, 93(1), 115-126.
- Lomolino, M.V. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, 10, 3-13.
- Longino, J.T., Coddington, J. y Colwell, R.K. 2002. The ant fauna of a tropical rain forests: estimating species richness three different ways. *Ecology*, 83(3), 689-702.
- Luis, A., Vargas, I. y Llorente, J. 1991. *Lepidopteroфаuna de Oaxaca I: Distribución y fenología de los Papilionoidea de la Sierra de Juárez*. Publicaciones Especiales del Museo de Zoología No. 3. UNAM. México. 122 pp.
- Magurran, A. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing Science. U.K. 260 pp.
- Manual OMI Niche, 1997. En línea: <http://pbil.univ-lyon1.fr/ade4html/00Index.html>.

- Martín-Piera, F. y Lobo, J.M. 1993. Altitudinal distribution patterns of copro-necrophage Scarabaeoidea (Coleoptera) in Veracruz, México. *The Coleopterists Bulletin*, 47(4), 321-334.
- McCoy, E.D. 1990. The distribution of insects along elevational gradients. *Oikos*, 58, 313-322.
- Melo, A.S., Pereira, R.A.S, Santos, A.J., Shepherd, G.J., Machado, G. Medeiros, H.F. y Sawaya, R.J. 2003. Comparing species richness among assemblages using sample units: why not use extrapolation methods to standardize different sample sizes? *Oikos*, 101: 398-410.
- Michiels, N.K. y Dhondt, A.A. 1991. Characteristics of dispersal in sexually mature dragonflies. *Ecological Entomology*, 16, 449-459.
- Mittermeier, R.A. y Goestch, C. 1992. La importancia de la diversidad biológica de México. En: Sarukhán, J. y R. Dirzo. *México ante los retos de la diversidad*. CONABIO. México. 63-73.
- Moreno, C.E. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. M y T-Manuales y Tesis SEA, Vol. 1. Zaragoza, 84 pp.
- Navarro, A.G. 1992. Altitudinal distribution of birds in the Sierra Madre del Sur, Guerrero, Mexico. *The Condor*, 94, 29-39.
- Niba, A.S. y Samways, M.J. 2006. Development of the concept of "core resident species" for quality assurance of an insect reserve. *Biodiversity and Conservation*, 15, 4181-4196.
- Nogués-Bravo, D., Araújo, M.B., Romdal, T. y Rahbek, C. 2008. Scale effects and human impact on the elevational species richness gradients. *Nature*, 453, 216-219.
- Novelo-Gutiérrez, R., Canul-González, O, y Camal-Méx, J. 1988. Los odonatos del Estado de Quintana Roo, México (Insecta: Odonata). *Folia Entomológica Mexicana*, 74, 13-68.
- Novelo-Gutiérrez, R. y Gómez-Anaya, J.A. 2009. A comparative study of Odonata (Insecta) assemblages along an altitudinal gradient in the sierra de Coalcomán Mountains, Michoacán, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 18, 679-698.
- Novelo-Gutiérrez, R. y González-Soriano, E. 1991. Odonata de la Reserva de la Biosfera La Michilía, Durango, México. Parte II. Náyades. *Folia Entomológica Mexicana*, 81, 107-164.
- Novelo-Gutiérrez, R. y Peña-Olmedo, J. 1991. Odonata from the Northern Mountain Range of Hidalgo State, Mexico. *Notulae Odonatologicae*, 3(8), 129-131.
- Novotny, V. y Weiblen, G.D. 2005. From communities to continents: beta diversity of herbivorous insects. *Annales Zoologici Fennici*, 42, 463-475.
- Otaña, J.J.M. 1994. Las larvas del Orden Trichoptera (Insecta) y su distribución longitudinal en un transecto del río Almoloya. *Tesis de Licenciatura*. ENEP-Iztacala, UNAM, México. 79 pp.
- Palmer, M.W. 1990. The estimation of species richness by extrapolation. *Ecology*, 71(3), 1195-1198.
- Plotkin, J.B. y Muller-Landau, H.C. 2002. Sampling the species composition of a landscape. *Ecology* 83(12), 3344-3356.
- Pringle, C. y Ramirez, A. 1998. Use of both benthic and drift sampling techniques to assess tropical stream invertebrate communities along an altitudinal gradient, Costa Rica. *Freshwater Biology*, 39, 359-373.

- Quinn, G.P. y Keough, M.J. 2003. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press. UK. 520 pp.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography*, 18(2), 200-205.
- Rahbek, C. 1997. The relationship among area, elevation, and regional species richness in Neotropical birds. *The American Naturalist*, 149(5), 875-902.
- Rahbek, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*, 8, 224-239.
- Rehn, A.C. 2003. Phylogenetic analysis of higher level relationships of Odonata. *Systematic Entomology*, 28, 181-239.
- Reichard, M., Jurajda, P. Šimková, A. y Matêjusová, I. 2002. Size-related habitat use by bitterling (*Rhodeus sericeus*) in a regulated lowland river. *Ecology of Freshwater Fish*, 11, 112-122.
- Remsburg, A.J., Olson, A.C. y Samways, M.J. 2008. Shade alone reduces adult dragonfly (Odonata: Libellulidae) abundance. *Journal of Insect Behavior*, 21, 460-468.
- Ricklefs, R.E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, 7, 1-15.
- Robles, G. 1997. Estudio de los Díptera y Coleoptera (Insecta) acuáticos en el río Almoloya, Edo. de México, México. *Tesis de Licenciatura*. ENEP-Iztacala, UNAM, México. 148 pp.
- Rojas, A. 1995. Estudio taxonómico de los insectos del Orden Trichoptera del arroyo Colorado en Real de Arriba, municipio de Temascaltepec, Edo. de México. *Tesis de Licenciatura*. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Rouquette, J.R., y Thompson, D.J. 2007. Roosting site selection in the endangered damselfly, *Coenagrion mercuriale*, and implications for habitat design. *Journal of Insect Conservation*, 11, 187-193.
- Rowe, R.J. 2009. Environmental and geometric drivers of small mammal diversity along elevational gradients in Utah. *Ecography*, 32(3), 411-422.
- Rzedowski, J. 1998. *Vegetación de México*. Limusa-Noriega Editores. México. 432 pp.
- Sahlén, G. y Ekestubbe, K. 2001. Identification of dragonflies (Odonata) as indicators of general species richness in boreal forest lakes. *Biodiversity and Conservation*, 10, 673-690.
- Samways, M.J. 1989. Taxon turnover in Odonata across a 3000m altitudinal gradient in Southern Africa. *Odonatologica*, 18(3), 263-274.
- Samways, M.J., Caldwell, P.M. y Osborn, R. 1996. Spatial patterns of dragonflies (Odonata) as indicators for design of a conservation pond. *Odonatologica*, 25(2), 157-166.
- Sánchez-Cordero, V. 2001. Elevation gradients of diversity for rodents and bats in Oaxaca, Mexico. *Global Ecology and Biogeography*, 10, 63-76.
- Sanders, N.J. 2002. Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography*, 25, 25-32.

- Sanders, N.J., Moss, J. y Wagner, D. 2003. Patterns of ant species richness along elevational gradients in an arid ecosystem. *Global Ecology and Biogeography*, 12, 93-102.
- Sato, M. y Riddiford, N. 2008. A preliminary study of the Odonata of S'Albufera Natural Park, Mallorca: status, conservation priorities and bio-indicator potential. *Journal of Insect Conservation*, 12(5), 539-548.
- Schindler, M., Fesl, C. y Chovanec, A. 2003. Dragonfly associations (Insecta: Odonata) in relation to habitat variables: a multivariate approach. *Hydrobiologia*, 497, 169-180.
- Silby, J. 2001. *Dragonflies of the World*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C. U.S.A. 200 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.
- Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. 1995. *Biometry*. (3a. Ed.). W.H. Freeman Company. U.S.A. 887 pp.
- Southwood, T.R.E. y Henderson, P.A. 2000. *Ecological Methods*. Blackwell Science, U.K. 592 pp.
- StatSoft, 2007. *Statistica*. Versión 8.0. StatSoft Inc. USA.
- Stevens, L.E. y Bailowitz, R.A. 2009. Odonata Biogeography in the Grand Canyon Ecoregion, Southwestern USA. *Annals of the Entomological Society of America*, 102(2), 261-274.
- Steytler, N.S. y Samways, M.J. 1995. Biotope selection by adult male dragonflies (Odonata) at an artificial lake created for insect conservation in South Africa. *Biological Conservation*, 72, 381-386.
- Stork, N.E. y Samways, M.J. 1996. Inventorying and monitoring biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 11(1), 39-40.
- Tati-Subahar, S.S., Amasya, A.F. y Choesin, D.N. 2007. Butterfly (Lepidoptera: Rhopalocera) distribution along an altitudinal gradient on Mount Tangkuban Parahu, west Java, Indonesia. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 55(1), 175-178.
- Terborgh, J. 1977. Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology*, 58, 1007-1019.
- Thioulouse, J., Chessel, D., Dolédec, S. y Olivier, J.M. 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing*, 7, 75-83.
- Toledo, V. 1994. La diversidad biológica de México. Nuevos retos para la investigación de los noventas. *Ciencias*, 34, 43-59.
- Tuomisto, H. y Ruokolainen, K. 2006. Analyzing or explaining beta diversity? Understanding the targets of different methods of analysis. *Ecology*, 87(11), 2697-2708.
- Upton, S., Danforth, D., González-Soriano, E., Behrstock, R.A. y Bailowitz, R.A. 2007. A preliminary checklist of the Odonata of Sonora, Mexico. *Bulletin of American Odonatology*, 10(2), 23-51
- Vargas-Contreras, J.A. y Hernández-Huerta, A. 2001. Distribución altitudinal de la mastofauna de la Reserva de la Biosfera "El Cielo", Tamaulipas, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 82, 83-109.
- Vargas, I., Llorente, J. y Luis, A. 1991. *Lepidoptero fauna de Guerrero I: Distribución y fenología de los Papilionoidea de la Sierra de Atoyac*. Publicaciones Especiales del Museo de Zoología No. 2. UNAM. México. 127 pp.

Vargas, I., Llorente, J. y Luis, A. 1999. *Distribución de los Papilionoidea (Lepidoptera: Rhopalocera) en la Sierra de Manantlán (250-1650 m) en los Edos. de Jalisco y Colima. Publicaciones Especiales del Museo de Zoología*. No.II. UNAM. México. 153 pp.

von Ellenrieder, N. 2000. Species composition and temporal variation of odonate assemblages in the subtropical-pampasic ecotone, Buenos Aires, Argentina. *Odonatologica*, 29(1), 17-30.

Walther, B.A. y Martin, J.L. 2001. Species richness estimation of birth communities: how to control for sampling effort? *Ibis*, 143, 413-419.

Ward, L. y Mill, P.J. 2005. Habitat factors influencing the presence of adult *Calopteryx splendens* (Odonata: Zygoptera). *European Journal of Entomology*, 102, 47-51.

Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21, 213-251.

Wilson, M.V. y Shmida, A. 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology*, 72, 1055-1064.

Wolda, H. 1987. Altitude, habitat and tropical insect diversity. *Biological Journal of the Linnean Society B*, 30, 313-323.

ANEXOS

ANEXO 1. Listado actualizado de las especies de Odonata del Estado de México. Los nuevos registros se marcan en negritas, el resto comprenden a las especies reportadas en González-Soriano y Novelo-Gutiérrez (2007). En la presente lista se incluyen tanto las especies recolectadas como los registros visuales.

FAMILIA	ESPECIE
Calopterygidae	<i>Hetaerina americana</i> (Fabricius, 1798) <i>Hetaerina cruentata</i> (Rambur, 1842) <i>Hetaerina vulnerata</i> Hagen in Selys, 1853
Lestidae	<i>Archilestes grandis</i> (Rambur, 1842) <i>Lestes alacer</i> Hagen, 1861
Pseudostigmatidae	<i>Mecistogaster ornata</i> Rambur, 1842
Platystictidae	<i>Palaemnema domina</i> Calvert, 1903
Protoneuridae	<i>Protoneura cara</i> Calvert, 1903
Coenagrionidae	<i>Apanisagrion lais</i> (Brauer in Selys, 1876) <i>Argia anceps</i> Garrison, 1996 <i>Argia carlcooki</i> Daigle, 1995 <i>Argia deami</i> Calvert, 1902 <i>Argia extranea</i> (Hagen, 1861) <i>Argia funcki</i> (Selys, 1854) <i>Argia harknessi</i> Calvert, 1899 <i>Argia lacrimans</i> (Hagen, 1861) <i>Argia lugens</i> (Hagen, 1861) <i>Argia nahuana</i> Calvert, 1902 <i>Argia oculata</i> Hagen in Selys, 1865 <i>Argia oenea</i> Hagen in Selys, 1865 <i>Argia pallens</i> Calvert, 1902 <i>Argia plana</i> Calvert, 1902 <i>Argia pulla</i> Hagen in Selys, 1865 <i>Argia tarascana</i> Calvert, 1902 <i>Argia tezpi</i> Calvert, 1902 <i>Enallagma civile</i> (Hagen, 1861) <i>Enallagma novaehispaniae</i> Calvert, 1907 <i>Enallagma praevarum</i> (Hagen, 1861) <i>Enallagma semicirculare</i> Selys, 1876 <i>Hesperagrion heterodoxum</i> (Selys, 1868) <i>Ischnura demorsa</i> (Hagen, 1861) <i>Ischnura denticollis</i> (Burmeister, 1839) <i>Ischnura hastata</i> (Say, 1840) <i>Ischnura ramburii</i> (Selys 1868) <i>Telebasis salva</i> (Hagen, 1861)
Aeshnidae	<i>Aeshna persephone</i> Donnelly, 1961 <i>Anax amazili</i> (Burmeister, 1839) <i>Oplonaeschna armata</i> (Hagen, 1861) <i>Oplonaeschna magna</i> González y Novelo, 1998 <i>Remartinia luteipennis</i> (Burmeister, 1893) <i>Rhionaeschna dugesi</i> (Calvert, 1905) <i>Rhionaeschna jalapensis</i> (Williamson, 1908) <i>Rhionaeschna multicolor</i> (Hagen, 1861) <i>Rhionaeschna vazquezae</i> (González, 1986) <i>Rhionaeschna psilus</i> (Calvert, 1947)
Gomphidae	<i>Erpetogomphus bothrops</i> Garrison, 1994

ANEXO 1. Continuación.

FAMILIA	ESPECIE
Cordulegastridae Libellulidae	<i>Erpetogomphus cophias</i> Selys, 1858
	<i>Erpetogomphus crotalinus</i> (Hagen in Selys, 1854)
	<i>Erpetogomphus elaps</i> Selys, 1858
	<i>Erpetogomphus sipedon</i> Calvert, 1905
	<i>Phyllocycla elongata</i> (Selys, 1858)
	<i>Phyllogomphoides luisi</i> González y Novelo, 1990
	<i>Phyllogomphoides pacificus</i> (Selys, 1873)
	<i>Progomphus belyshevi</i> Belle, 1991
	<i>Progomphus borealis</i> McLachlan in Selys, 1973
	<i>Progomphus clendoni</i> Calvert, 1905
	<i>Cordulegaster diadema</i> Selys, 1898
	<i>Brechmorhoga nubecula</i> (Rambur, 1842)
	<i>Brechmorhoga pertinax</i> (Hagen, 1861)
	<i>Brechmorhoga praecox</i> (Hagen, 1861)
	<i>Dythemis maya</i> Calvert, 1906
	<i>Dythemis nigrescens</i> Calvert, 1899
	<i>Erythemis vesiculosa</i> (Fabricius, 1775)
	<i>Erythemis plebeja</i> (Burmeister, 1839)
	<i>Erythrodiplax basifusca</i> (Calvert, 1895)
	<i>Erythrodiplax funerea</i> (Hagen, 1861)
	<i>Erythrodiplax fusca</i> (Rambur, 1842)
	<i>Libellula croceipennis</i> Selys, 1868
	<i>Libellula nodistictica</i> Hagen, 1861
	<i>Macrothemis inacuta</i> Calvert, 1898
	<i>Macrothemis inequiunguis</i> Calvert, 1895
	<i>Macrothemis pseudimitans</i> Calvert, 1898
	<i>Miathyria marcella</i> (Selys in Sagra, 1857)
	<i>Micrathyria aequalis</i> (Hagen, 1861)
	<i>Micrathyria schumanni</i> Calvert, 1906
	<i>Orthemis discolor</i> (Burmeister, 1839)
	<i>Orthemis ferruginea</i> (Fabricius, 1775)
	<i>Paltothemis lineatipes</i> Karsch, 1890
	<i>Perithemis domitia</i> (Drury, 1773)
	<i>Pantala flavescens</i> (Fabricius, 1798)
	<i>Perithemis intensa</i> Kirby, 1889
	<i>Pseudoleon superbus</i> (Hagen, 1861)
	<i>Sympetrum corruptum</i> (Hagen, 1861)
	<i>Sympetrum illotum</i> (Hagen, 1861)
	<i>Tauriphila azteca</i> Calvert, 1906
	<i>Tamea abdominalis</i> (Rambur, 1842)
<i>Tamea onusta</i> Hagen, 1861	

ANEXO 2. Parámetros del análisis de marginalidad media y la probabilidad de significancia de las especies analizadas. Inercia= cuantificación de las variables ambientales en la separación de nicho de las especies; AMM= valor de marginalidad media; t1= tolerancia; t2= tolerancia residual; d2= aporte de la marginalidad a la tolerancia; T1= aporte de la tolerancia a la inercia total; T2= aporte de la tolerancia residual a la inercia total; P= probabilidad; NS= no significativo de acuerdo con la prueba de Monte Carlo; * con marginalidad significativa.

Especies		Inercia	AMM	t1	t2	d2	T1	T2	OMI	P	
<i>Hetaerina americana</i>	Hame	16.82	5.774	0.5891	10.46	34.3	35	62.2	5.774	0.00	*
<i>Hetaerina cruentata</i>	Hcru	5.814	5.814	1.972E-31	-1.972E-31	1	0	0	5.814	0.88	NS
<i>Hetaerina vulnerata</i>	Hvul	35.35	23.09	0.7278	11.53	65.3	21	32.6	23.09	0.00	*
<i>Archilestes grandis</i>	Agra	26.01	1.414	10.79	13.81	54	41.5	53.1	1.414	0.49	NS
<i>Lester alacer</i>	Lala	31.68	20.92	0.0135	10.74	66.1	0	33.9	20.92	0.09	NS
<i>Mecistogaster ornata</i>	Morn	14.88	14.88	7.889E-31	-7.889E-31	1	0	0	14.88	0.66	NS
<i>Palaemnema domina</i>	Pdom	16.97	9.356	3.329	4.29	55.1	19.6	25.3	9.356	0.34	NS
<i>Protoneura cara</i>	Pcar	17.53	9.099	2.686	5.749	51.9	15.3	32.8	9.099	0.04	*
<i>Apanisagrion lais</i>	Alai	22.29	2.69	7.683	11.92	12.1	34.5	53.5	2.69	0.09	NS
<i>Argia anceps</i>	Aanc	19.3	0.776	2.565	15.96	4.0	13.3	82.7	0.7765	0.31	NS
<i>Argia carlcooki</i>	Acar	16.67	7.645	1.209	7.818	45.9	7.3	46.9	7.645	0.27	NS
<i>Argia extranea</i>	Aext	20.2	1.936	3.599	14.67	96	17.8	72.6	1.936	0.47	NS
<i>Argia funcki</i>	Afun	14.88	14.88	7.889E-31	-7.889E-31	1	0	0	14.88	0.66	NS
<i>Argia harknessi</i>	Ahar	28.66	23.71	0.002884	4.941	82.7	0	17.2	23.71	0.07	NS
<i>Argia lacrimans</i>	Alac	27.08	11.99	9.557	5.541	44.3	35.3	20.5	11.99	0.02	*
<i>Argia lugens</i>	Alug	23.27	9.259	1.455	12.56	39.8	62	54.0	2.259	0.37	NS
<i>Argia oculata</i>	Aocu	17.06	2.88	1.375	12.81	16.9	81	75.1	2.88	0.03	*
<i>Argia oenea</i>	Aoen	18.79	2.685	2.531	13.58	14.3	13.5	72.2	2.685	0.00	*
<i>Argia pallens</i>	Apal	16.67	7.645	1.209	7.818	45.9	73	46.9	7.645	0.27	NS
<i>Argia plana</i>	Apla	22.06	4.834	10.3	6.936	21.9	46.7	31.4	4.834	0.23	NS
<i>Argia pulla</i>	Apul	17.21	6.613	1.583	9.018	38.4	92	52.4	6.613	0.01	*
<i>Argia tarascana</i>	Atar	23.77	5.021	9.379	9.375	21.1	39.5	39.4	5.021	0.07	NS
<i>Argia tezpi</i>	Atez	16.82	5.774	0.5891	10.46	34.3	35	62.2	5.774	0.00	*
<i>Enallagma novaehispaniae</i>	Enov	13.65	8.046	2.08	3.525	58.9	15.2	25.8	8.046	0.19	NS
<i>Enallagma praevarum</i>	Epra	31.68	20.92	0.0135	10.74	66.1	0	33.9	20.92	0.09	NS
<i>Enallagma semicirculare</i>	Esem	5.814	5.814	1.972E-31	-1.972E-31	1	0	0	5.814	0.88	NS
<i>Hesperagrion heterodoxum</i>	Hhet	32.74	32.74	0	0	1	0	0	32.74	0.12	NS
<i>Ischnura denticollis</i>	Iden	32.74	32.74	0	0	1	0	0	32.74	0.12	NS
<i>Ischnura hastata</i>	Ihas	28.14	28.14	7.889E-31	-7.889E-31	1	0	0	28.14	0.45	NS
<i>Ischnura ramburii</i>	Iram	32.74	32.74	0	0	1	0	0	32.74	0.12	NS
<i>Telebasis salva</i>	Tsal	21.2	0.741	5.182	15.27	35	24.4	72.1	0.741	0.39	NS
<i>Aeshna persephone</i>	Aper	30.61	30.61	7.889E-31	-7.889E-31	1	0	0	30.61	0.23	NS
<i>Gynacantha sp.*</i>	Gspp	5.814	5.814	1.972E-31	-1.972E-31	1	0	0	5.814	0.88	NS
<i>Rhionaeschna jalapensis</i>	Rjal	37.72	32.89	0.1885	4.638	87.2	5	12.3	3.289	0.00	*
<i>Rhionaeschna multicolor</i>	Rmul	32.74	32.74	0	0	1	0	0	32.74	0.12	NS
<i>Rhionaeschna psilus</i>	Rpsi	10.94	6.568	0.5893	3.783	60.0	54	3.46	6.568	0.70	NS

ANEXO 2. Continuación

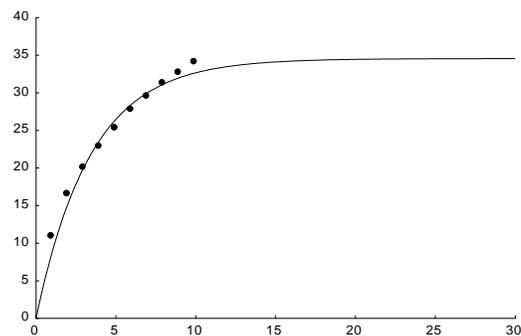
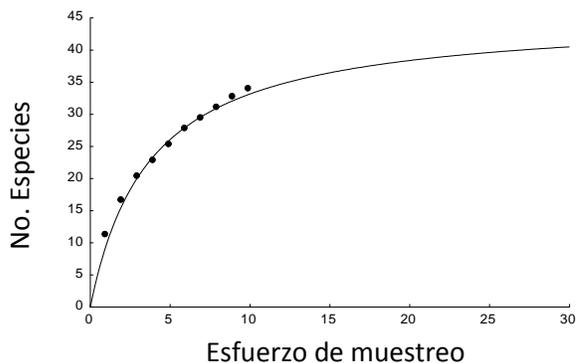
Especies		Inercia	AMM	t1	t2	d2	T1	T2	OMI	P	
<i>Rhionaeschna vazquezae</i>	Rvaz	5.814	5.814	1.972E-31	-1.972E-31	1	0	0	5.814	0.88	NS
<i>Erpetogomphus bothrops</i>	Ebot	14.48	4.944	0.3064	9.234	34.1	21	66.8	4.944	0.23	NS
<i>Erpetogomphus cophias</i>	Ecop	35.35	23.09	0.7278	11.53	65.3	21	32.6	23.09	0.00	*
<i>Erpetogomphus crotalinus</i>	Ecro	30.61	30.61	7.889E-31	-7.889E-31	1	0	0	30.61	0.23	NS
<i>Erpetogomphus elaps</i>	Eela	16.82	5.774	0.5891	10.46	34.3	35	62.2	5.774	0.00	*
<i>Phyllocycla elongata</i>	Pelo	17.5	8.29	4.117	5.091	47.4	23.5	29.1	8.29	0.55	NS
<i>Phyllogomphoides luisi</i>	Plui	14.56	5.139	0.2565	9.167	35.3	18	63.0	5.139	0.05	NS
<i>Phyllogomphoides pacificus</i>	Ppac	13.65	8.046	2.08	3.525	58.9	15.2	25.8	8.046	0.19	NS
<i>Progomphus belyshevi</i>	Pbel	16.45	5.991	0.3655	10.09	36.4	22	61.4	5.991	0.13	NS
<i>Progomphus borealis</i>	Pbor	30.61	30.61	7.889E-31	-7.889E-31	1	0	0	30.61	0.23	NS
<i>Progomphus clendonii</i>	Pcle	16.82	5.774	0.5891	10.46	34.3	35	62.2	5.774	0.00	*
<i>Cordulegaster diadema</i>	Cdia	35.35	23.09	0.7278	11.53	65.3	21	32.6	23.09	0.00	*
<i>Brechmorhoga nubecula</i>	Bnub	5.814	5.814	1.972E-31	-1.972E-31	1	0	0	5.814	0.88	NS
<i>Brechmorhoga pertinax</i>	Bper	30.61	30.61	7.889E-31	-7.889E-31	1	0	0	30.61	0.23	NS
<i>Brechmorhoga praecox</i>	Bpra	16.82	5.774	0.5891	10.46	34.3	35	62.2	5.774	0.00	*
<i>Dythemis maya</i>	Dmay	10.34	7.533	0.6813	2.13	72.8	66	20.6	7.533	0.60	NS
<i>Dythemis nigrescens</i>	Dnig	20.15	3.447	5.156	11.55	17.1	25.6	57.3	3.447	0.16	NS
<i>Erythemis plebeja</i>	Eple	28.14	28.14	7.889E-31	-7.889E-31	1	0	0	28.14	0.45	NS
<i>Erythemis vesiculosa</i>	Eves	28.14	28.14	7.889E-31	-7.889E-31	1	0	0	28.14	0.45	NS
<i>Erythrodiplax basifusca</i>	Ebas	29.37	7.145	0.05374	22.18	24.3	2	75.5	7.145	0.65	NS
<i>Erythrodiplax funerea</i>	Efun	21.44	14.6	1.884	4.959	68.1	88	23.1	14.6	0.02	*
<i>Erythrodiplax fusca</i>	Efus	17.03	8.259	0.9839	7.783	48.5	58	45.7	8.259	0.20	NS
<i>Libellula croceipennis</i>	Lcro	19.07	2.987	1.251	14.84	15.7	66	77.8	2.987	0.25	NS
<i>Macrothemis inacuta</i>	Mina	21.44	14.6	1.884	4.959	68.1	88	23.1	14.6	0.02	*
<i>Macrothemis inequiunguis</i>	Mine	6.41	4.892	0.01816	1.499	76.3	3	23.4	4.892	0.97	NS
<i>Macrothemis pseudimitans</i>	Mpse	18.79	2.685	2.531	13.58	14.3	13.5	72.2	2.685	0.00	*
<i>Miathyria marcella</i>	Mmar	14.88	14.88	7.889E-31	-7.889E-31	1	0	0	14.88	0.66	NS
<i>Micrathyria aequalis</i>	Maeq	28.14	28.14	7.889E-31	-7.889E-31	1	0	0	28.14	0.45	NS
<i>Micrathyria schumanni</i>	Msch	7.006	7.006	1.972E-31	-1.972E-31	1	0	0	7.006	0.77	NS
<i>Orthemis discolor</i>	Odis	14.35	5.928	0.1833	8.242	41.3	13	57.4	5.928	0.03	*
<i>Orthemis ferruginea</i>	Ofer	21.44	14.6	1.884	4.959	68.1	88	23.1	14.6	0.02	*
<i>Paltotemis lineatipes</i>	Plin	14.85	3.68	1.261	9.908	24.8	85	66.7	3.68	0.15	NS
<i>Pantala flavescens</i>	Pfla	16.82	5.774	0.5891	10.46	34.3	35	62.2	5.774	0.00	*
<i>Perithemis intensa</i>	Pint	22.39	3.025	6.25	13.11	13.5	27.9	58.6	3.025	0.26	NS
<i>Pseudoleon superbus</i>	Psup	16.82	5.774	0.5891	10.46	34.3	35	62.2	5.774	0.00	*
<i>Sympetrum illotum</i>	Sill	35.35	23.09	0.7278	11.53	65.3	21	32.6	23.09	0.00	*
<i>Tauriphila azteca</i>	Tazt	14.88	14.88	7.889E-31	-7.889E-31	1	0	0	14.88	0.66	NS
<i>Tramea abdominalis</i>	Tabd	7.006	7.006	1.972E-31	-1.972E-31	1	0	0	7.006	0.77	NS
<i>Tramea onusta</i>	Tonu	29.18	29.18	7.889E-31	-7.889E-31	1	0	0	29.18	0.34	NS

ANEXO 3. Curvas de acumulación de especies generadas a partir de los modelos de Clench y Exponencial negativo para los sitios y total. Los procedimientos, esfuerzo de muestreo, los parámetros utilizados y sus resultados se detallan en la sección de Métodos y en el Cuadro 6.7.

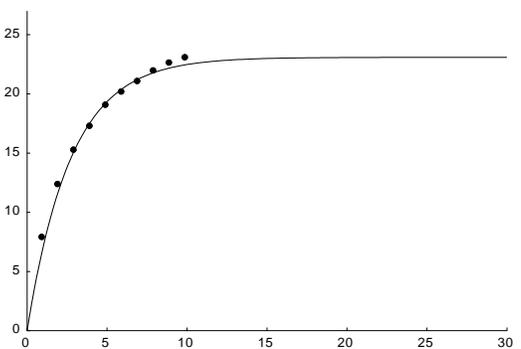
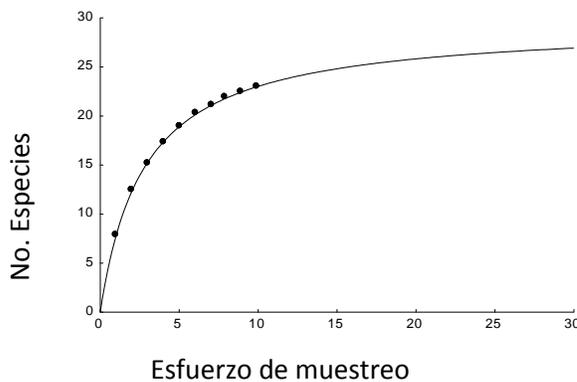
Clench

Exponencial negativo

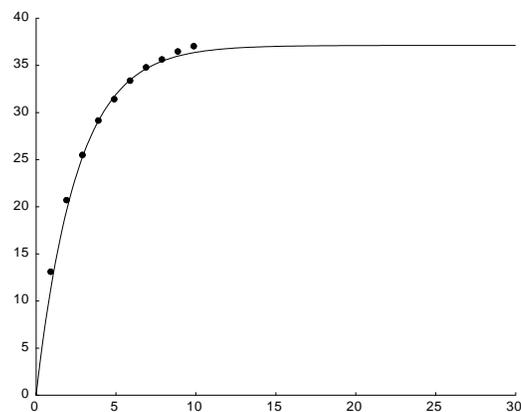
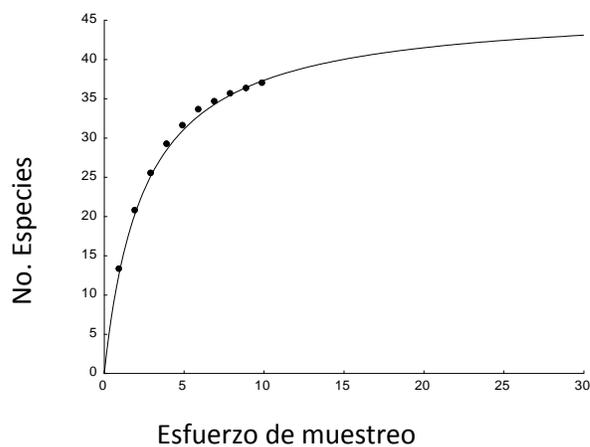
a) Alborejo



b) Río Bejucos

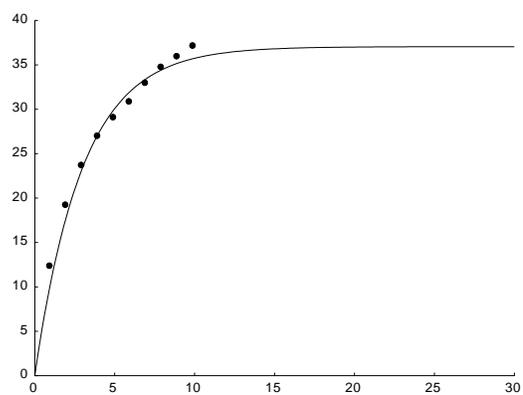
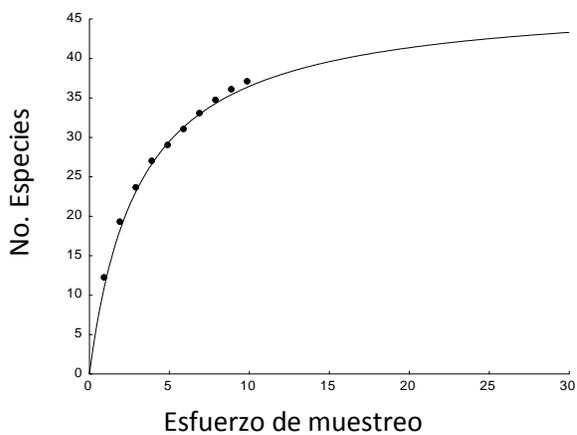


c) Acamuchitlán

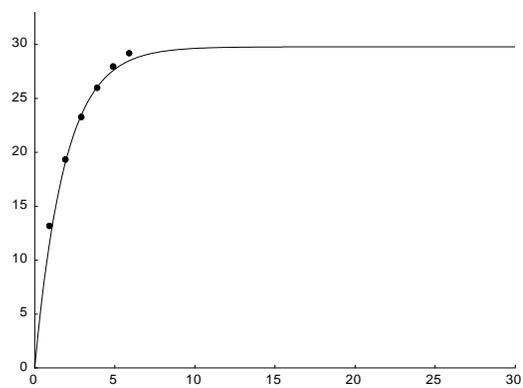
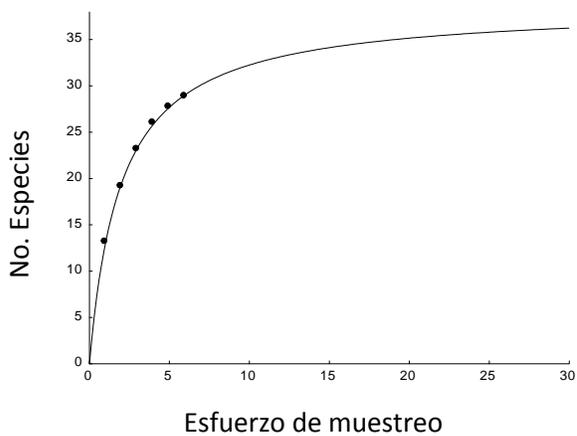


ANEXO 3. Continuación.

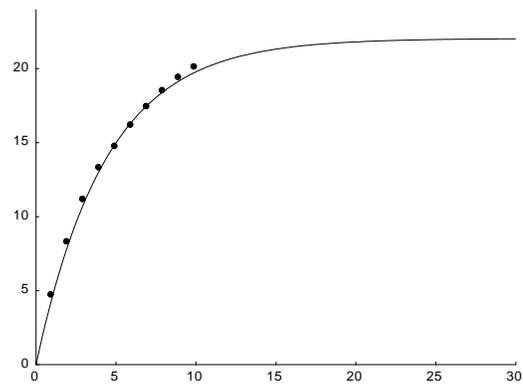
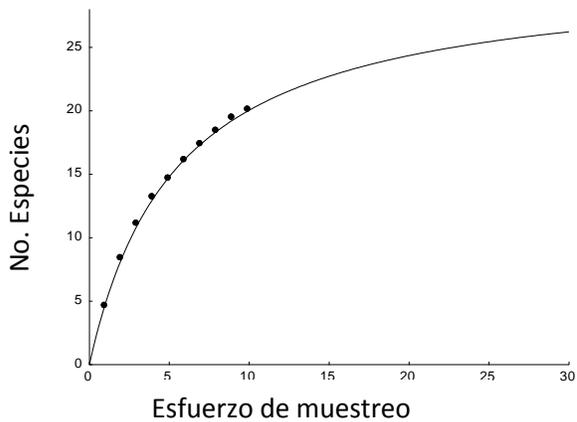
d) Arroyo San Felipe



e) Río San Felipe

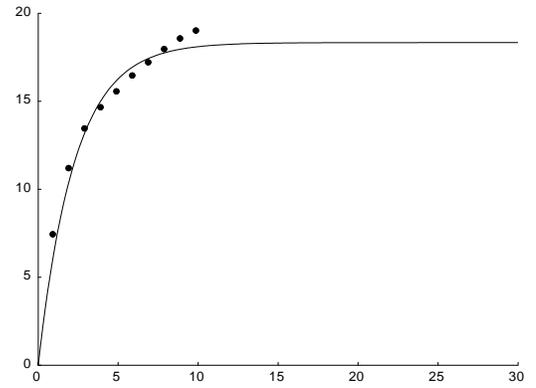
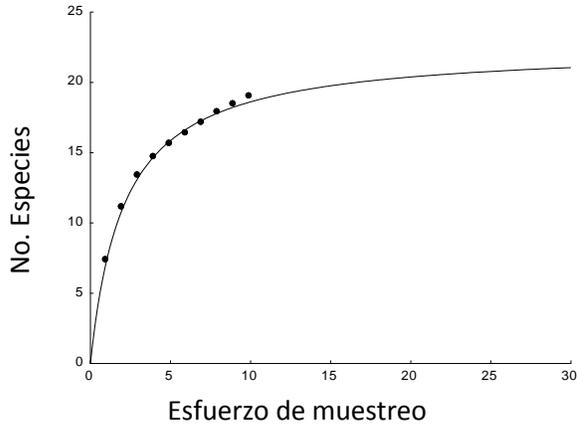


f) Río Chileros

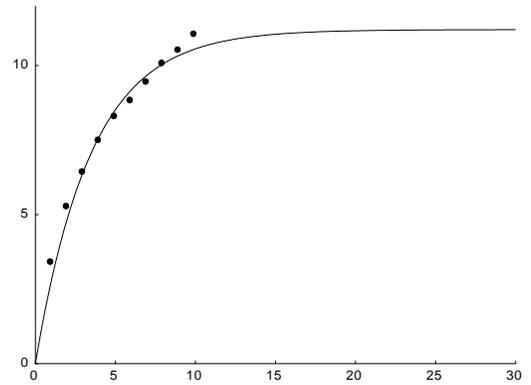
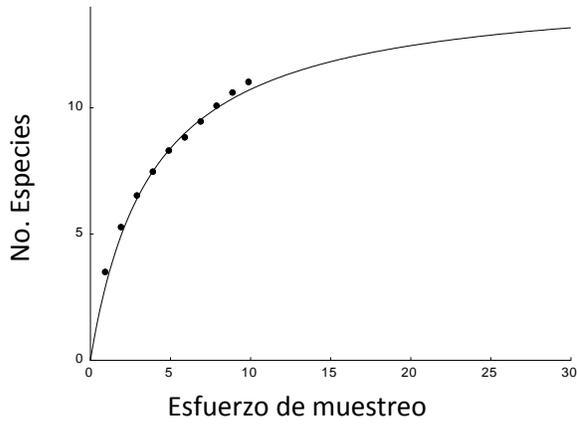


ANEXO 3. Continuación.

g) Avándaro



h) Real de Arriba



i) Total gradiente

