



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
Sistemática

DIVERSIDAD ESTACIONAL Y VERTICAL DE COLEOPTERA
(INSECTA) EN UN BOSQUE TROPICAL DEL PACÍFICO MEXICANO

T E S I S
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
P R E S E N T A

VIRIDIANA VEGA BADILLO

Tutor principal de tesis: Dr. Santiago Zaragoza Caballero
Instituto de Biología, UNAM
Comité tutor: Dra. Rosa Irma Trejo Vázquez
Instituto de Geografía, UNAM
Dra. Claudia Elizabeth Moreno Ortega
Centro de Investigaciones Biológicas, UAEH

México, Cd Mx. Octubre 2016



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.

Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 15 de agosto de 2016, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** de la alumna **VEGA BADILLO VIRIDIANA** con número de cuenta **515015469** con la tesis titulada **"DIVERSIDAD ESTACIONAL Y VERTICAL DE COLEOPTERA (INSECTA) EN UN BOSQUE TROPICAL DEL PACÍFICO MEXICANO"**, realizada bajo la dirección del **DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO**:

Presidente: DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI
Vocal: M. EN C. ENRIQUE GONZÁLEZ SORIANO
Secretario: DRA. CLAUDIA ELIZABETH MORENO ORTEGA
Suplente: DRA. PAULINA CIFUENTES RUIZ
Suplente: DRA. ROSA IRMA TREJO VÁZQUEZ

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx, a 14 de septiembre de 2016.

M. del Coro Ariz

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por el apoyo que recibí para realizar mis estudios de posgrado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por el apoyo recibido a través de Programa de Apoyos a Estudios de Posgrado (PAEP).

Agradezco a la Dra. Rosa Irma Trejo Vázquez y a la Dra. Claudia Elizabeth Moreno Ortega, por ser parte del Comité Tutorial. Al Dr. Santiago Zaragoza Caballero por aceptar ser el tutor principal.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por permitirme crecer.

Al Dr. Santiago Zaragoza Caballero, por el apoyo brindado para la realización de este trabajo, por sus comentarios tan valiosos y porque siempre se muestra con ese entusiasmo que es tan característico del él.

A los miembros del Jurado: Dr. Juan José Morrone Lupí, M. en C. Enrique González Soriano y Dra. Paulina Cifuentes Ruiz por la revisión y sus valiosos comentarios que ayudaron a mejorar este trabajo.

Al Dr. Juan Márquez Luna, M. en C. Geovanni Miguel Rodríguez Mirón, Dra. Paulina Cifuentes Ruiz y Dr. Martín Leonel Zurita García por la revisión y determinación de los ejemplares de las familias Staphylinidae, Chrysomelidae, Tenebrionidae y Elateridae.

A M. en C. Geovanni M. Rodríguez Mirón, M. en C. Sara López Pérez y M. en C. Carlos Balboa por sus valiosos comentarios que mejoraron este trabajo.

Al Sr. Abel Verduco por el apoyo brindado en campo y en la recolecta de material.

A la Biól. Susana Guzmán Gómez responsable del Laboratorio de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad (II) por su asesoría en la obtención de las fotografías.

Gracias a Sara, Geovanni, Paulina, Martín, Mireya, Erick, Edwin, Ishwari, Enya, Nayeli y Cisteil quienes siempre los he considerado como amigos, les agradezco la confianza que siempre me brindaron y por considerarme una más de ustedes.

A Uriel, por aparecer.

Dedicatoria

A mis padres y hermanos como un sencillo homenaje al esfuerzo y tolerancia que me han brindado en estos años y sobre todo por el amor, cariño, confianza y apoyo en todo momento, me han enseñado que con el paso del tiempo hay cosas que puedo cambiar y mejorar.

***La duda es uno de los nombres
de la inteligencia...***

Jorge Luis Borges

ÍNDICE

Resumen.....	1
Abstract.....	2
1. Introducción.....	3
2. Antecedentes.....	5
2.1 Bosque tropical caducifolio (BTC).....	5
2.1.1 Impactos sobre el BTC.....	7
2.1.2 Conocimiento de las comunidades de insectos asociados al BTC.....	8
2.2 Fenología de insectos en ambientes tropicales estacionales.....	9
2.3 Estudios de distribución vertical.....	9
3. Justificación.....	13
4. Hipótesis.....	14
5. Objetivos.....	15
5.1 General.....	15
5.2 Particulares.....	15
6. Método.....	16
6.1 Área de estudio.....	16
6.2 Trabajo de campo: diseño de muestreo.....	18
6.3 Trabajo de laboratorio: determinación taxonómica y preservación del material entomológico.....	19
6.4 Análisis de datos.....	20
6.4.1 Completitud de la muestra.....	20
6.4.2 Estimación de riqueza.....	20
6.4.3 Diversidad alfa.....	21
6.4.4 Diversidad beta.....	22
6.5 Fenología.....	23
6.6 Familias indicadoras.....	24
7. Resultados.....	25
7.1 Abundancia y riqueza.....	25
7.2 Estratos.....	26
7.2.1 Abundancia y riqueza.....	26
7.2.2 Completitud del muestreo.....	28
7.2.3 Diversidad alfa por estratos.....	29
7.2.4 Diversidad beta por estratos.....	30
7.3. Estacionalidad.....	30
7.3.1 Abundancia y riqueza.....	30
7.3.2 Completitud del muestreo por estacionalidad.....	31
7.3.3 Diversidad alfa por estacionalidad.....	33
7.3.4 Diversidad beta por estacionalidad.....	33
7.4 Estratos y estacionalidad.....	34

7.4.1 Abundancia y Riqueza.....	34
7.4.2 Completitud del muestreo por estratos y estacionalidad.....	34
7.4.3 Diversidad alfa por estratos y estacionalidad.....	35
7.4.4 Diversidad beta por Estratos y estacionalidad.....	36
7.5 Fenología.....	37
7.6 Familias indicadoras.....	42
8. Discusión.....	44
8.1 Estratos.....	44
8.2 Estacionalidad.....	47
8.3. Estrato por estacionalidad.....	49
8.4 Fenología.....	50
9. Conclusiones.....	54
10. Literatura citada.....	55
Anexo 1.....	70
Anexo 2.....	76
Anexo 3.....	77

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Distribución del BTC, en México, tomado de Trejo y Dirzo, 2000.....	5
Figura 2. Mapa de la ubicación de la Estación Biológica de Chamela, delimitada por las líneas negras, puntos de colecta marcados en amarillo.....	16
Figura 3. a) Posición de las trampas de intercepción de vuelo, colocadas en el dosel y sotobosque del BTSc y BTC. b) Trampas de intercepción de vuelo utilizadas durante el muestreo.....	18
Figura 4. Familias con más de 90 individuos registrados.....	25
Figura 5. Curvas de acumulación de especies de los estratos por sitio, en función de individuos registrados. Se grafican los estimados (líneas continuas) y la extrapolación a 1,470 individuos (líneas discontinuas).....	28
Figura 6. Comparación de la riqueza de especies acumulada (extrapolación a 1,470 individuos) de los estratos por sitio. Se muestran los valores calculados de riqueza (rombos) y sus intervalos de confianza superior e inferior al 84% (barras de error).....	29
Figura 7. Estratos por sitios a) Índice de Jaccard valor de estrés: 0.2711, b) Índice de Bray-Curtis valor de estrés: 0.17. Los polígonos de colores unen las trampas de un mismo estrato en cada sitio, se observa que las trampas que se encontraban dentro del sotobosque y del dosel de cada sitio se agrupan según el estrato correspondiente.	30
Figura 8. a) Curvas de acumulación de especies en dos épocas del año (lluvias y secas), en función de individuos registrados. Se grafican los estimados (líneas continuas) y la extrapolación a 2,750 individuos (líneas discontinuas). b) Comparación de la riqueza de especies en dos épocas (lluvia y secas). Se muestran los valores calculados de riqueza (rombos) y sus intervalos de confianza superior e inferior al 84% (barras de error).....	32
Figura 9. Estacionalidad. a) Índice de Jaccard, valor de estrés: 0.2152; b) Índice de Bray-Curtis valor de estrés: 0.1917. El polígono de color azul une a los meses en la época de lluvias y el polígono rojo une a los meses en la época de secas.....	33
Figura 10. Curvas de acumulación de especies por estratos y época del año (lluvia y secas), en función de individuos registrados. Se grafican los estimados (líneas continuas) y la extrapolación a 1,470 individuos (líneas discontinuas)...	35
Figura 11. Riqueza de especie en los estratos y épocas del año (lluvias y secas). Se muestran los valores calculados de riqueza (rombos) y sus intervalos de confianza superior e inferior al 84% (Barras de error).....	35

Figura 12. Riqueza de especies dentro de cada tipo de estrato dividido según la estacionalidad (círculos), y su diversidad calculada por el exponencial del índice de Shannon (especies efectivas) (triángulos) rojo-sitio 1, verde-sitio 2 y azul-sitio 3.....	36
Figura 13. Estrato y estación del año (época de lluvias y época de secas) a) Índice de Jaccard, valor de estrés: 0.2632; b) Índice de Bray-Curtis, valor de estrés: 0.2452. Dosel en época de lluvias (rojo); dosel en época de secas (Azul), sotobosque en época de lluvias (amarillo); sotobosque en época de secas (verde).....	37
Figura 14 . Abundancia del orden Coleoptera (eje de la izquierda) en relación al mes de colecta, precipitación y temperatura de la Estación Biológica de Chamela.....	38
Figura 15. Riqueza del orden Coleoptera (eje de la derecha) en relación al mes de colecta, precipitación y temperatura de la Estación Biológica de Chamela....	38
Figura 16. Abundancia del orden Coleoptera (eje de la izquierda) en relación al mes de colecta, precipitación, temperatura y tipo de estrato (dosel, sotobosque) de la Estación Biológica de Chamela.....	39
Figura 17. Riqueza del orden Coleoptera (eje de la derecha) en relación al mes de recolecta, precipitación, temperatura y tipo de estrato (dosel, sotobosque) de la Estación Biológica de Chamela.....	39
Figura 18. a) y b) Distribución temporal de las 7 familias más representativas de la época de lluvia donde se observa su mayor abundancia entre los meses de Junio a Septiembre del 2013 y 2014.	40
Figura 19. c) y d) Distribución temporal de las 7 familias más representativas de la época de secas donde su mayor abundancia se observa entre los meses Marzo a Junio del 2013 y 2014.....	41
Figura 20. Análisis de correlación realizado para la riqueza y abundancia entre las variables explícitas (precipitación y temperatura).....	42

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Ubicación de cada una de las 18 trampas utilizadas en la recolecta de Coleoptera.....	19
Cuadro 2. Comunidades consideradas en el cálculo de cobertura de muestra curvas de acumulación y extrapolación en color azul.....	21
Cuadro 3. Lista de familias con el número de especies e individuos capturados con trampas de intercepción de vuelo suspendidas en el dosel y en el sotobosque del BTC y BTSc.....	26
Cuadro 4. Cálculo de la cobertura de muestra (C_n), se muestran el número de singletons (f_1), número de doubletons (f_2) y número de individuos (n) registrados para cada estrato.....	28
Cuadro 5. Lista de las comunidades con su riqueza, abundancia y diversidad calculada por el exponencial del índice de Shannon (especies efectivas).....	29
Cuadro 6. Lista de familias con el número individuos y especies capturados con trampas de intercepción de vuelo en la época de lluvias y en la época de secas.....	31
Cuadro 7. Cálculo de la cobertura de muestra (C_n), se muestran el número de singletons (f_1), número de doubletons (f_2) y número de individuos (n) registrados para cada tipo de estación.....	32
Cuadro 8. Riqueza, abundancia y diversidad calculada por el exponencial del índice de Shannon (especies efectivas) para cada tipo de estación.....	33
Cuadro 9. Cálculo de la cobertura de muestra (C_n), se muestran el número de singletons (f_1), número de doubletons (f_2) y número de individuos (n) registrados para cada estrato dividido en cada estación.....	36
Cuadro 10. Lista de las comunidades con su riqueza, abundancia y diversidad calculada por el exponencial del índice de Shannon (especies efectivas) para cada tipo de estrato y su estacionalidad.....	36
Cuadro 11. Familias indicadoras del orden Coleoptera con alto valor en IndVal y con valores aleatorios significativamente diferentes a la media calculada en las aleatorizaciones.....	43

RESUMEN

El bosque tropical caducifolio (BTC) y el bosque tropical subcaducifolio (BTSc) se definen por su estacionalidad, fisonomía, afinidad climática y una gran variación en la estructura y composición de especies de plantas. En el presente trabajo se evaluó la diversidad de coleópteros en dos estratos verticales y el efecto que la estacionalidad del BTC tiene en la misma. El muestreo se realizó en la Estación de Biología Chamela, UNAM, en la costa del Pacífico mexicano, en tres sitios de recolecta, dos de los sitios con BTSc y uno con BTC, donde se instalaron trampas de intercepción de vuelo, en el dosel y en el sotobosque que permanecieron activas 7 días de cada mes, entre noviembre del 2012 y octubre del 2014. Se recolectaron 5,346 ejemplares de Coleoptera, se reconocieron 471 morfoespecies pertenecientes a 48 familias. La diversidad alfa se presenta con un mayor número de especies efectivas dentro del dosel en comparación con el sotobosque; el dosel del sitio 3BTC presentó 61 especies efectivas, seguido por el sitio 2BTSc con 51 especies y el sitio 1BTSc con 41 especies. Se observó una diversidad significativamente mayor en la época de lluvias, tanto en dosel como en el sotobosque, en comparación con la diversidad presente en secas en los mismos estratos. Los índices de Bray-Curtis y de Jaccard utilizados en análisis de Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMDS), mostraron una agrupación de las muestras asociada al tipo de estrato y la estación climática. Los resultados indican que la diversidad y composición de las comunidades de coleópteros del BTC y BTSc cambian en función de los estratos verticales y la época del año (seca/húmeda). Estos cambios posiblemente se relacionan tanto con las condiciones ambientales y microambientales del hábitat, así como con las restricciones biológicas de las distintas especies.

ABSTRACT

The tropical dry forest (TDF) and the tropical semideciduous forest (TSF) are defined by their seasonality, physiognomy, climatic affinity and a great variation in the vegetation structure and plant-species composition. In this work diversity of Coleoptera in two vertical strata (canopy and understory) and the effect that the seasonality of the TDF and TSF has on it were evaluated. The sampling was carried out at UNAM Biological Station in Chamela, Jalisco, Mexico. Three collecting sites were considered, two of which correspond to TSF and one to TDF. The study was carried out between November 2012 and October 2014. Flight interception traps were active during seven days of every month in the canopy and understory. Five thousand three hundred forty-seven specimens of Coleoptera were collected and 471 morphospecies belonging to 48 families were found. Alpha diversity shows a greater number of effective species in the canopy compared to the understory. Canopy of the third site (3TDF) presented 61 effective species, followed by the second site (2TSF) with 51 effective species and the first site (TSF) with 41 effective species. A significantly greater diversity was observed in the rainy season in the canopy and understory compared to the diversity present in the dry season in the same strata. Bray-Curtis and Jaccard indexes used in the non-metric multidimensional scaling (NMDS) showed a group of samples associated to the type of stratum and climatic season. Results point out that diversity and composition of the beetle communities of the TDF and TSF change in function of vertical strata and climatic seasons. These changes are possibly related to the environmental and micro-environmental conditions of the habitat as well as the biological restrictions of the different species.

1. INTRODUCCIÓN

El orden Coleoptera es uno de los grupos taxonómicos más diversos. Los coleópteros poseen un cuerpo fuertemente esclerotizado, el par de alas anteriores se encuentra transformado en estructuras resistentes e impermeables denominadas élitros (Beutel *et al.*, 2014). Los élitros cubren las alas posteriores de naturaleza membranosa, a veces reducidas o ausentes, dan al cuerpo una protección especial permitiendo a estos insectos excavar en suelos duros, soportar caídas de alturas considerables y evitar la deshidratación (Brusca y Brusca, 2003). Estas características permiten que se encuentren en diversos biomas terrestres, desde las tierras bajas tropicales y hasta los pastizales alpinos (Delgado y Márquez, 2006).

Los escarabajos utilizan diferentes fuentes de alimentación, la mayoría son fitófagos y saprófitos. Se alimentan de diversas partes de las plantas, así como de animales y materia vegetal en descomposición (Delgado y Márquez, 2006). Su ciclo de vida es variable y dependiendo de la especie pueden ser univoltinos o multivoltinos (Triplehorn y Johnson, 2005). Debido a su gran abundancia y diversidad ecológica, desempeñan un papel fundamental dentro de los ecosistemas terrestres. Regulan el crecimiento de las poblaciones vegetales o contribuyen en la polinización (Morón, 2004), participan en el reciclaje de materia orgánica en descomposición y son la base alimenticia de poblaciones de mamíferos, aves, reptiles y anfibios (Márquez, 2004).

A nivel mundial se conocen aproximadamente 387,100 especies de coleópteros (Zhang, 2011) clasificados en 211 familias (Bouchard *et al.*, 2011). En Latinoamérica se conocen 129 familias, 6,704 géneros y 72,479 especies; particularmente en México se reconocen 114 familias (Navarrete Heredia y Fierros-López 2001) con 13, 195 especies (Llorente-Bousquets y Ocegueda, 2008).

Las comunidades vegetales arbóreas estacionales secas, como el Bosque Tropical Caducifolio (BTC) pueden ser definidas por su estacionalidad, fisonomía y afinidad climática, aunque también exhiben variación en su estructura y composición de especies (Trejo y Dirzo, 2000). El BTC se caracteriza principalmente porque la vegetación pierde sus hojas en periodo de estío, que dura entre cinco y

ocho meses; presenta un estrato arbóreo que se ramifica a baja altura con árboles entre ocho a doce metros (Rzedowski, 1978; Trejo y Dirzo, 2000).

El BTC ha sido señalado por varios autores como una de las comunidades vegetales más ricas y con altos grados de endemismo cuando se contrasta con otros ecosistemas similares (Toledo y Ordoñez, 1993; Flores y Geréz, 1994; Bullock *et al.*, 1995; Ceballos y García, 1995; Arias *et al.*, 2001). Un ejemplo de esto es que el 50% de las especies endémicas de México pertenecen a esta comunidad vegetal (Dirzo y Ceballos, 2010).

Recientemente, se inició el estudio de las comunidades de insectos asociados con el BTC en localidades del Pacífico Mexicano con el objeto de conocer su diversidad y patrones de distribución. A pesar de que se han estudiado algunos grupos, la información disponible está restringida a estudios faunísticos regionales de grupos taxonómicos como Odonata, Coleoptera, Diptera (Syrphidae), Trichoptera e Hymenoptera (Apoidea), Heteroptera (Pentatomidae y Lygaeidae) (Gaston *et al.*, 1996; Pescador-Rubio *et al.*, 2002; Noguera *et al.*, 2002, 2012; García-Aldrete y Ayala, 2004; González-Soriano *et al.*, 2008, 2009; Zaragoza-Caballero, 2004 *et al.*, 2009, 2010). Sin embargo, en ninguno de estos grupos se conoce aún la variación vertical de los insectos dentro del BTC.

Con base en la importancia ecológica que el orden Coleoptera representa en los ecosistemas tropicales y las características de estacionalidad particulares del BTC; el propósito del presente trabajo, es estudiar la diversidad de escarabajos en dos estratos verticales y el efecto que la estacionalidad del BTC tiene en la misma.

2. ANTECEDENTES

2.1 Bosque tropical caducifolio (BTC)

Las comunidades vegetales arbóreas estacionales secas han sido denominadas de diferentes formas por varios autores: selva veranera decidua (Beard, 1946) bosque de árboles bajos (*short tree forest*; Gentry, 1982), bosque estacionalmente seco (*seasonally dry tropical forest*; Bullock *et al.*, 1995), entre otras clasificaciones. En cuanto a México, las dos denominaciones más utilizadas son: selva baja caducifolia (SBC) (Miranda y Hernández, 1963) y bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1978).

Las selvas y bosques representan el 35% de la superficie del planeta, donde el BTC solo representa el 2.4%, y dentro de América Latina y el Caribe corresponde al 8.8% (Bezaury-Creel, 2010). Se caracteriza principalmente porque la vegetación pierde entre el 50% y el 100% de su follaje en periodo de estío (Olson *et al.*, 2000). El BTC en México tiene una amplia distribución, desde Sonora (paralelo 29° de latitud Norte) (Búrquez *et al.*, 1999) hasta Chiapas, cubre aproximadamente el 8% de la superficie del país (Trejo y Dirzo, 2000), presentándose casi de manera continua en la vertiente del Pacífico Mexicano, (Varela-Espinosa, 2005) con importantes entrantes en las cuencas de los ríos Lerma-Santiago y Balsas. Mientras que en la vertiente del Golfo su distribución es fragmentada y discontinua (Fig. 1) (Trejo, 2010).

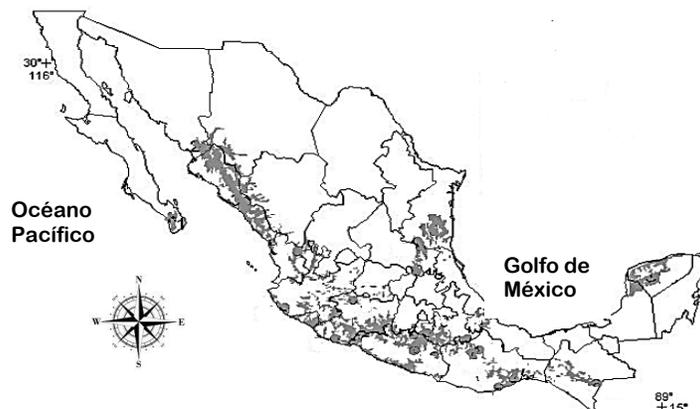


Figura 1. Distribución del BTC, en México, tomado de Trejo y Dirzo (2000).

Las condiciones climáticas en las que se presenta el BTC son variadas y se distribuye en zonas de climas semiáridos cálidos a semicálidos subhúmedos, con lluvias anuales que fluctúan de 350 mm a 1 500 mm, temperaturas medias anuales entre 20°C y 28°C y altitudinales que van del nivel del mar hasta casi los 2000 ms.n.m. (Rzedowski, 1978; Trejo y Dirzo, 2000).

Las comunidades vegetales del BTC crecen principalmente en terrenos rocosos con suelos someros ácidos o ligeramente alcalinos, con textura arcillosa hasta arenosa, rico en materia orgánica (Rzedowski, 1978). Fisionómicamente, el BTC es una asociación dominada por árboles de 8-12 metros, con copas extendidas que ramifican a alturas cortas y con diámetros de los tallos que generalmente no sobrepasan los 50 cm (Rzedowski, 1978; Trejo, 1998). Los elementos predominantes en la flora son de origen neotropical, destacando las familias Leguminosae, Euphorbiaceae, Cactaceae, Burseraceae, Compositae, Malpighiaceae, Rubiaceae y Anacardiaceae por su riqueza de especies (Lott *et al.*, 1985).

Con respecto a su flora, tiene un componente endémico muy importante (estimado en 25% al nivel de género y el 40% al de especie), considerando que la mayor proporción de endemismos se encuentran en la cuenca del Balsas, en la Península de Yucatán y en el noreste de México (Rzedowski, 1978). En conjunto contribuye con unas 6000 especies, lo que representa el 20% de la flora de México (Rzedowski 1998).

De acuerdo con su localización geográfica son evidentes varios patrones de distribución entre las especies de flora del BTC. Existe un grupo extenso de especies con una amplia distribución geográfica y de amplia tolerancia ecológica, que se encuentran en diferentes ecosistemas y en regiones geográficas amplias (Lott y Atkinson, 2010).

En la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, localizada en la vertiente pacífica mexicana en el estado de Jalisco. El 54% de la flora que se localiza tiene una distribución que abarca desde Sonora y Baja California Sur, hasta Sudamérica (Lott y Atkinson, 2006). Algunas de estas especies de distribución amplia son características de la vegetación secundaria y de sitios perturbados, por ejemplo

Guazuma ulmifolia Lam. Otro grupo de especies como *Handroanthus impetiginosa* (Mart. ex DC.) Standl y *Phyllostylon brasiliense* Capan. ex Benth. y Hook. f. se caracterizan por presentar una amplia distribución geográfica, pero restringida a este ecosistema. Estas especies presentan dos grandes patrones de distribución denominados Jalisco-centroamericano y Pacífico-mesoamericano. En la flora de Chamela-Cuixmala alrededor del 11.5% de las especies presentan un patrón de distribución Jalisco-centroamericano y el 42% un patrón Pacífico-mesoamericano (Lott y Atkinson, 2010).

Finalmente, hay un grupo de especies endémicas de México con una distribución variable, desde amplia hasta restringida. Estas especies presentan cuatro patrones generales de distribución denominados Noroeste, Costa Central, Pacífico Mexicano y locales. En este último caso hay ejemplos como *Bourreria rubra* E. J. Lott & J. S. Miller y *Matelea magallanesii* E.J.Lott que sólo se ha registrado en de la región de Chamela (Lott y Atkinson, 2002) o *Guinetia tehuantepecensis* L. Rico y M. Sousa, que sólo se conoce de las dunas de arena cercanas a Salina Cruz, Oaxaca (Sousa, 2010).

2.1.1 Impactos sobre el BTC

La destrucción de hábitats es la principal amenaza para la biodiversidad tropical, por lo que su cuantificación es un aspecto central para su conservación (Mendoza y Jerez, 2001). El BTC ha sido señalado como uno de los bosques más amenazados por la actividad antropogénica y en menor grado por eventos naturales (Maass, 1995).

Particularmente en México, la transformación gradual que ha llevado al bosque a convertirse en sitios urbanos, pastizales y tierras agrícolas ha tenido profundos impactos ecológicos. En la década pasada, se estimó que cubría 2,700, 000 km² (Rzendowski, 1990). Sin embargo, las estimaciones de Trejo y Dirzo (2000) indican que para el año 1990, solo 27% del área original estaba conservada, el otro 27% lo comprendían zonas con bosques alterados, 23% considerado como bosque muy degradado, y el 23% restante había sido convertido en campos agrícolas o en áreas abiertas para ganadería. Se ha señalado que actualmente la tasa de deforestación

anual es de 2.02% (Trejo, 1998; Trejo y Dirzo, 2000). Se considera que de seguir con las tenencias de deforestación actuales, solo el 13% del área original de los BTC en México persistirá para el año 2015 (Trejo y Dirzo, 2000).

2.1.2 Conocimiento de las comunidades de insectos asociados al BTC

Se han emprendido esfuerzos para aumentar el conocimiento de la entomofauna mexicana. Llorente y Morrone (2002) realizaron una compilación de la información acerca de la entomofauna de México, en ella se observa que los estados de la vertiente del Pacífico Mexicano donde se distribuye el BTC, reportan 16,646 especies de insectos, equivalentes a 52% de los registrados en México. Los órdenes mejor representados son Coleoptera e Hymenoptera. Sin embargo, la riqueza de insectos presente en el BTC es poco conocida, debido a que los estudios han sido exclusivamente regionales (Deloya y Morón, 1994; Toledo *et al.*, 2002, Zaragoza-Caballero *et al.*, 2003) así como de pocos grupos como Coleoptera, Diptera, Hymenoptera y Odonata (Zaragoza-Caballero *et al.*, 2010).

En particular, para el orden Coleoptera se han realizado estudios sobre las familias de Cantharidae, Lycidae, Lampyridae, Phengodidae, Telegeusidae (Zaragoza *et al.*, 2003; Zaragoza-Caballero y Ramírez-García, 2009), Cerambycidae (Noguera *et al.*, 2002, 2007, 2009 y 2012; Toledo *et al.*, 2002), Melolonthidae (Pérez, 1999), Hydrophilidae, Dytiscidae (Cruz, 2002), Staphylinidae (Jiménez-Sánchez, 2009), Elateridae (Zurita-García, 2004), Chrysomelidae y Tenebrionidae (Cifuentes- Ruiz, 2009).

Una parte considerable de los estudios de artrópodos del BTC de México se ha desarrollado en la región de Chamela, Jalisco, donde se registran alrededor de 2,200 especies de artrópodos, aunque dista mucho del número real de especies presentes en esta región (Rodríguez-Palafox y Corona, 2002; García-Aldrete y Ayala, 2004). Por lo que respecta al grupo de los insectos, se han descrito alrededor de 1,863 especies (Pescador-Rubio *et al.* 2002) de órdenes como Orthoptera (González-Soriano *et al.*, 2004), Heteroptera (Cervantes-Peredo y Brailovsky, 2004; Ortega-León y Thomas, 2004;), Psocoptera (García-Aldrete, 2004), Coleoptera

(Zaragoza-Caballero, 2004 a,b,c,d), Trichoptera (Bueno-Soria, 2004), Diptera (Ramírez-García y Sarmiento-Cordero, 2004) e Hymenoptera (Ayala, 2004).

2.2 Fenología de insectos en ambientes tropicales estacionales

Varios estudios han mostrado la existencia de patrones estacionales bien establecidos en la abundancia de insectos tropicales, en los sitios donde existe una alternancia de estaciones secas y húmedas (Wolda y Wong, 1988; Wolda, 1988, 1989). En México se ha documentado la fenología de varios grupos de insectos pertenecientes a órdenes hiperdiversos en el BTC, tal es el caso de Coleoptera y Lepidoptera (Noguera *et al.*, 2002; Pescador-Rubio *et al.*, 2002; Toledo *et al.*, 2002; Zaragoza-Caballero *et al.*, 2003; Cifuentes-Ruiz, 2009; Jiménez-Sánchez, 2009; Zaragoza-Caballero y Ramírez-García, 2009).

En el caso de Cerambycidae (Coleoptera) en el BTC de México (Noguera *et al.*, 2002, 2007, 2009 y 2012; Toledo *et al.*, 2002), se encontró que son un grupo particularmente estacional con el 62% de las especies registradas, activas sólo en la época de lluvias; muchas de ellas (40%) sólo durante 1 mes (Noguera *et al.*, 2012).

Otras familias como Cantharidae, Lampyridae, Lycidae, Phengodidae y Telegeusidae se observó que dentro del BTC existe una mayor abundancia de cantáridos, lampíridos y lícidos en la época de lluvias (julio-agosto), mientras que durante los meses secos (marzo-abril) las Telegeusidae son más frecuentes (Zaragoza-Caballero y Ramírez-García, 2009).

2.3 Estudios de distribución vertical

La distribución vertical representa la estratificación de los organismos a lo largo de un plano vertical y está marcada en función del sistema de estudio (especies de plantas en un bosque, microartrópodos en el suelo, plancton dentro de un lago, etc.) (Basset, *et al.*, 2003). Se han realizado varios estudios sobre la diversidad vertical de los insectos (Sutton y Hudson 1980; Sutton *et al.*, 1983; Su y Woods, 2001; Chung, 2004; Charles y Basset, 2005; Ulyshen y Hanula, 2007; Maguire *et al.*, 2014) donde se observa, una baja similitud de la entomofauna entre el sotobosque y el

dosel, lo que sugiere, una posible diferencia en la disponibilidad de los recursos, lo cual influye en la distribución vertical de las especies (Charles y Basset, 2005).

El monitoreo de la distribución vertical de los insectos se ha realizado en diferentes tipos de vegetación, en los cuales el tipo de muestreo ha sido distinto. En Zaire, África, se utilizaron dos tipos de trampas (trampas pegajosas y Actinic traps) (Sutton y Hudson, 1980), encontrando una marcada concentración de insectos voladores dentro y encima del dosel, y poca abundancia de insectos voladores en el sotobosque.

En las selvas tropicales de Panamá, Papua Nueva Guinea, Brunei (Sutton *et al.*, 1983) y en Sarawak, Malasia (Kato *et al.*, 1995) se utilizaron trampas de luz, donde se encontraron patrones en la distribución vertical de varios taxones (Ephemeroptera, Orthoptera, Psocoptera, Hemiptera, Trichoptera, Hymenoptera y Coleoptera). Específicamente en Brunei, para el orden Coleoptera se observó que la diversidad estaba principalmente concentrada en el dosel (Sutton *et al.*, 1983). Las dos familias más abundantes de este orden en el dosel de Sarawak fueron Tenebrionidae y Nitidulidae. Para el sotobosque Staphylinidae y Scarabaeidae, y para el nivel del suelo Staphylinidae y Carabidae (Kato *et al.*, 1995). Se concluyó que los distintos grupos taxonómicos mostraron diferentes distribuciones verticales, donde el dosel presentó una mayor frecuencia de capturas en muchos grupos taxonómicos y gremios en comparación con los niveles inferiores (Kato *et al.*, 1995).

En el Bosque Experimental de Penobscot, E.U.A. (Su y Woods, 2001), utilizando trampas de intercepción de vuelo, se observó que los insectos mostraron diferentes asociaciones dentro un gradiente vertical, donde la mayor abundancia y diversidad de insectos se encuentra dentro y justo por encima de las copas de los árboles. En este trabajo se menciona que para comparar las comunidades de insectos en distintos tipos de bosque, donde su estructura de la vegetación es diferente, el muestreo vertical deberá hacerse dentro de las clases fisonómicas comparables de la vegetación.

En Malaysia, Chung (2004) estudió la composición de los ensambles de especies de escarabajos, utilizando trampas de intercepción, sus resultados muestran que muy pocas especies se compartían entre los dos estratos. Es decir,

se observó un gran número de especies exclusivas para cada uno de los niveles muestreados, este patrón también se observa con la familia Chrysomelidae (Charles y Basset, 2005) en el bosque húmedo y en el bosque seco en Panamá, donde fueron significativamente más ricos en el dosel que dentro del sotobosque, con el 26 y 28 % de especies exclusivas en el dosel del bosque húmedo y en el bosque seco respectivamente.

Por otro lado, este patrón también se observa en la familia de Cerambycidae (Vance *et al.*, 2003) y en el orden de Hymenoptera (Vance, *et al.*, 2007) en el bosque templado del centro-sur de Ontario, donde la abundancia de cerambicidos fue significativamente más alta dentro del sotobosque, pero la riqueza fue igual en ambos estratos, identificando 11 especies únicas para el dosel, 11 dentro del sotobosque, mientras que para los himenópteros fue similar entre los estratos del bosque, pero la riqueza de esta familia era más alta en el dosel.

Ulyshen y Hanula (2007) compararon la fauna de escarabajos capturados en trampas de intercepción de vuelo, a dos alturas diferentes, en un bosque caducifolio templado en el sureste de Estados Unidos. Sus resultados demuestran que la diversidad y uniformidad fueron más altas cerca del suelo que en el dosel. De igual forma observaron que tres familias (Cerambycidae, Cleridae y Coccinellidae) eran más abundantes y ricas en especies en el dosel, mientras que Carabidae, Staphylinidae y Curculionidae eran tanto más abundantes y ricas en especies cerca el suelo. Concluyeron que diferían considerablemente los patrones de distribución vertical entre las familias de acuerdo con su historia de vida.

Dentro de partes intactas del bosque de Quebec, así como en sus claros, se observó que existe diferencia entre las comunidades a lo largo del gradiente vertical, debido probablemente a las diferencias en características físicas y biológicas, registrando una mayor diversidad dentro del dosel (Schroeder, *et al.*, 2009), los resultados son similares a los obtenidos por Davis y colaboradores (2011) en una selva tropical de Morowali, Indonesia, donde utilizaron trampas de luz (Actinic light traps) donde la fauna de coleópteros muestra un claro dominio de especies en el dosel (mayor riqueza y abundancia) en comparación con las que se encuentran a

nivel del suelo, siendo evidente que el dosel juega un papel importante en la conformación de las comunidades.

Maguire *et al.* (2014) colocaron trampas de intercepción de vuelo y trampas troncales (trunk traps) en tres estratos verticales obteniendo como resultado que la composición de la comunidad de Coleoptera y Diptera varía significativamente de acuerdo a la altura y el tipo de trampa, y que dentro del dosel de los bosques templados, las comunidades de artrópodos son ricas, diversas y frecuentemente albergan una diversidad única para cada tipo de gradiente vertical.

Las familias dominantes en cada estrato variaron; para el dosel Scolytinae (Curculionidae), Elateridae, Cerambycidae (Coleoptera), Phoridae y Muscidae (Diptera); mientras que el sotobosque se caracterizó por la presencia de Nitidulidae, Curculionidae, Staphylinidae (Coleoptera) y Chironomidae (Diptera).

En la zona centro de Veracruz, en un fragmento de bosque mesófilo de montaña, se estudió la diversidad y estacionalidad de la coleopterofauna del suelo, sotobosque y dosel, utilizando distintos tipos de trampas (necrotrampas permanentes, trampas Malaise, redes de golpeo y trampas McPhail), dando como resultado que el lugar con mayor diversidad es el suelo con 50 familias, y esta diversidad decrece hacia el dosel con solo 24 familias (Deloya y Ordóñez-Reséndiz, 2008).

Finalmente se atribuye que las diferencias en los patrones de estratificación vertical pueden depender tanto de las condiciones locales, así como las diferencias en el suministro de recurso (ejemplo: alimento y refugio) (Schroeder, *et al.*, 2009). Las diferencias en el grado de estratificación vertical también pueden ser el resultado de la topografía local donde el paisaje es relativamente plano, se puede producir una mayor estratificación vertical de los insectos en comparación con los sitios más accidentados (Sutton y Hudson, 1980), esta última observación puede estar relacionada con las diferencias en la fisonomía del bosque (un dosel alto y cerrado en el lugar húmedo) y a la alta interconectividad a través de lianas entre el sotobosque y el dosel en el lugar seco (Charles y Basset, 2005).

3. JUSTIFICACIÓN

La actividad estacional de los insectos se ha registrado como un fenómeno que sucede muchas veces en ecosistemas tropicales donde hay una clara alternancia entre una estación seca y una húmeda (Wolda, 1988, 1989, Wolda y Wong, 1988). Sin embargo, esta estacionalidad puede variar de acuerdo con el grupo taxonómico que se trate y en general cada patrón representa una solución diferente de cada especie a limitaciones locales de agua, alimento, fotoperiodo, temperatura, etc. (Pescador *et al.*, 2002), dando lugar ello a una gran variedad de patrones temporales de diversidad (Kato *et al.*, 1995). Determinar la variación temporal en la diversidad de coleópteros en un sitio con bosque tropical caducifolio y subcaducifolio del Pacífico Mexicano, contribuirá a conocer patrones presentes en este grupo.

Por otro lado, se han realizado algunos estudios sobre la diversidad vertical de los insectos (Sutton y Hudson 1980; Sutton, *et al.*, 1983; Chung, 2004; Charles y Basset, 2005; Ulyshen y Hanula, 2007; Maguire *et al.*, 2014; Deloya y Ordóñez-Resendiz, 2008) en donde se ha observado, que la abundancia y riqueza son similares y además existe una baja similitud de fauna entre el sotobosque y el dosel, lo que sugiere una posible diferencia en la disponibilidad de los recursos, que influye en la distribución vertical de las especies (Charles y Basset, 2005). Sin embargo, los estudios de distribución vertical de insectos en el BTC son escasos. Tomando en cuenta que el orden Coleoptera se ha utilizado para investigar la distribución vertical en los insectos en otros tipos de vegetación (Rowe y Potter 1996; Boiteau *et al.*, 1999; Charles y Basset, 2005), donde se ha demostrado que menos del 15% de las especies de escarabajos como adultos pueden estar restringidos al dosel como adultos, resulta interesante y necesario investigar los ensambles de especies presentes en diferentes estratos del bosque Tropical Caducifolio y Subcaducifolio del Pacífico Mexicano, ya que algunos grupos de escarabajos pueden ser característicos de diferentes niveles verticales.

4. HIPÓTESIS

La riqueza y abundancia de especies de Coleoptera (Insecta) del dosel y sotobosque del bosque tropical caducifolio (BTC) y del bosque tropical subcaducifolio (BTSc) varían de acuerdo con el tiempo y el espacio, como consecuencia de los atributos físicos y biológicos tales como microhábitats y fuentes únicas de alimentos, favoreciendo así una mayor riqueza de especies y abundancia dentro del dosel en época de lluvias, siendo que este estrato es aquel que cuenta con un mayor tipo de microhábitats.

5. OBJETIVOS

5.1 General

Analizar la variación estacional y vertical de Coleoptera (Insecta) en un bosque tropical caducifolio y subcaducifolio de una zona del Pacífico Mexicano.

5.2 Particulares

1.- Analizar la diversidad alfa de Coleoptera para el sotobosque y dosel de cada uno de los sitios dentro de la Estación de Biología de Chamela.

2.- Evaluar la disimilitud en composición de especies entre sotobosque y dosel de cada uno de los sitios.

3.- Analizar la diversidad alfa de Coleoptera para las dos estaciones (seca/húmeda) presentes en bosque tropical caducifolio y subcaducifolio.

4.- Comparar la disimilitud en la composición de especies entre las estaciones (seca/húmeda) y los dos tipos de estratos (sotobosque/dosel).

5.- Describir la fenología de las especies del bosque tropical caducifolio y subcaducifolio.

6.- Identificar las familias indicadoras para: cada tipo de estrato, estación (seca/húmeda) y estrato por estación, del bosque tropical caducifolio y subcaducifolio.

6. MÉTODO

6.1 Área de estudio

El área de estudio se localiza en terrenos de la Estación de Biología Chamela (EBCh) del Instituto de Biología de la UNAM, la cual contribuye con 3,339 hectáreas, a la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, que cuenta con una superficie total de 13,142 hectáreas (García-Aldrete y Ayala, 2004). Se encuentra dentro de la zona intertropical del hemisferio norte a 19° 39' N de latitud y 105° 01' O de longitud, localizada en la costa del Pacífico Mexicano, cercana a la población de Chamela, en el estado de Jalisco, México (Fig. 2) (García-Oliva, *et al.*, 2002).

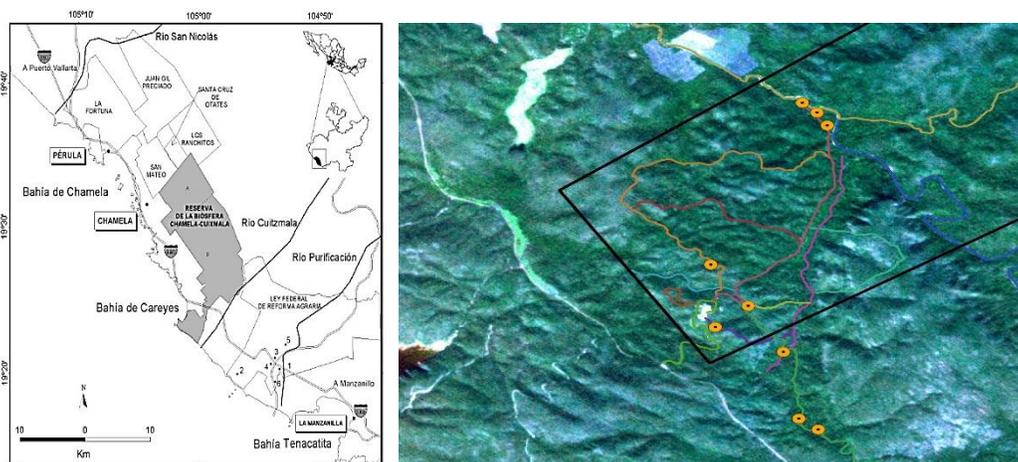


Figura 2. Mapa de la ubicación de la Estación Biológica de Chamela, delimitada por las líneas negras, puntos de colecta marcados en amarillo.

El clima de la EBCh es cálido subhúmedo, con un cociente de precipitación anual- temperatura media anual de 32 (P/T), con lluvias en verano, 5.6% de lluvia invernal y con un régimen isotermal, de acuerdo con la clasificación de Köppen (modificada por García, 1988) es A_{wi} (García-Oliva, *et al.*, 2002).

En la EBCh el tipo de vegetación predominante es el bosque tropical caducifolio (BTC), que determina la fisionomía de la mayor parte del paisaje. Se distribuye en los lomeríos y cerros donde la geomorfología y los tipos de suelo son variables.

Este tipo de vegetación se caracteriza por la pérdida de hojas en la mayoría de los árboles al término de la época de lluvias. En general su altura oscila entre 5-10 m, con las copas de los árboles generalmente convexas y el dosel semicerrado o cerrado. La mayor parte de los árboles tienen troncos delgados con diámetro a la altura del pecho menores a diez centímetros; son poco ramificados y con contrafuertes pequeños (cuando los hay) o escasos. Los bejucos y las epífitas son abundantes y diversos, las formas arbustivas que crecen en el sotobosque no son mayores a los cinco metros de altura. Los géneros característicos de la región son *Albizia*, *Caesalpinia*, *Jatropha*, *Lonchocarpus*, *Lysiloma*, *Mimosa*, *Platymiscium* y *Poeppigia* (Lott y Atkinson, 2002), y arbustos como *Acalypha*, *Casearia*, *Croton*, *Erythroxylum*, *Phyllanthus* y *Randia*. Durante la temporada de lluvia las herbáceas son evidentes, abundan especies de las familias Acanthaceae, Commelinaceae y Convolvulaceae (Durán, *et al.* 2002).

Otro tipo de vegetación presente en la EBCh es el bosque tropical subcaducifolio (BTSc), que a diferencia del BTC mantiene parcialmente las hojas durante la época de secas y se ubica en valles amplios asociados con los ríos y arroyos principales. La densidad de individuos es menor y abundan árboles de tallos gruesos. El dosel mide alrededor de 20 metros de altura. Las especies características de este tipo de vegetación son *Astronium graveolens* Jacq., *Brosimum alicastrum* Sw., *Bursera arbórea* (Rose) Riley, *Coccoloba barbadensis* Jacq., *Couepia polyandra* (Kunth) Rose, *Cynometra oaxacana* Brandegee, *Ficus insípida* Willd., *Ficus pertusa* L.f., *Guarea glabra* Vahl., *Lonchocarpus guatemalensis* Benth., *Sciadodendron excelsum* Griseb., *Sideroxylon capiri* A. DC., *Tabebuia rosea* (Bertol.) DC., *T. smithii* Rose, *Thouinidium decandrum* (Bonpl.) Radlk., *Urera caracasana* (Jacq.) Griseb. y *Vitex hemsleyi* Briq. (Rzedowski, 1978; Durán *et al.*, 2002). En el sotobosque, los arbustos tienen menos de cuatro o cinco metros de altura, el estrato herbáceo en general es escaso y está dominado por *Dorstenia drakena* L., *Justicia* spp. y *Pseuderanthemum alatum* (Nees) Radlk. (Durán *et al.*, 2002).

6.2 Trabajo de campo: diseño de muestreo

Para el muestreo de los insectos se eligieron tres sitios de muestreo, dos con BTSc y uno con BTC (Cuadro 1). En cada sitio se instalaron seis trampas de intercepción de vuelo: tres se ubicaron en el dosel y tres en el sotobosque (18 trampas en total). En el caso del BTC las trampas en el dosel se instalaron entre 5-6 m y para el BTSc entre 9-12 m. En ambos tipos de vegetación las trampas en el sotobosque se localizan a un metro de altura (Fig. 3a).

Las trampas permanecieron activas siete días de cada mes, entre noviembre del 2012 y octubre del 2014, conjuntando un total de 3,864 horas de trabajo, coincidiendo tres días antes y tres días después con la fase de luna nueva.

Las trampas consistieron en dos paneles de plástico transparente perpendiculares entre sí, protegidas por un techo, un cono colocado en la parte inferior y un colector (Fig.3b) en el cual se colocaron 500 ml de una mezcla de agua, alcohol y sal de grano para la conservación de los ejemplares durante el muestreo.

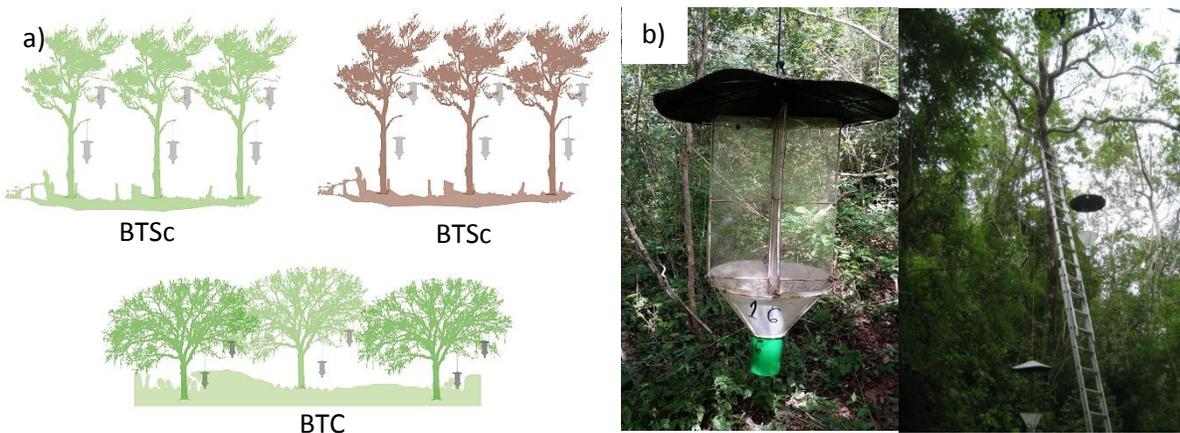


Figura 3. a) Posición de las trampas de intercepción de vuelo, colocadas en el dosel y sotobosque del BTSc y BTC. b) Trampas de intercepción de vuelo utilizadas durante el muestreo.

Cuadro 1. Ubicación de cada una de las 18 trampas utilizadas para la recolecta de Coleoptera.

Sitio	Tipo de Vegetación	Trampa	Ubicación Geográfica (Grados decimales)	Elevación (m.n.m.)	Altura (m)	
1	Cuencas	BTSc	1	19.49 928 N, 105.03 639 O	87	12
	Cuencas	BTSc	2	19.49 928 N, 105.03 639 O	87	1
	Cuencas	BTSc	3	19.48 928 N, 105. 03 768 O	107	11
	Cuencas	BTSc	4	19.48 928 N, 105. 03 768 O	107	1
	Cuencas	BTSc	5	19.49 012 N, 105.03 886 O	107	11.5
	Cuencas	BTSc	6	19.49 012 N, 105.03 886 O	107	1
2	Eje Central	BTSc	7	19.51 465 N, 105.03 864 O	88	9.4
	Eje Central	BTSc	8	19.51 465 N, 105.03 864 O	88	1
	Eje Central	BTSc	9	19.51 390 N, 105.03 776 O	77	8.4
	Eje Central	BTSc	10	19.51 390 N, 105.03 776 O	77	1
	Eje Central	BTSc	11	19.51 290 N, 105.03 713 O	90	11.3
	Eje Central	BTSc	12	19.51 290 N, 105.03 713 O	90	1
3	Tejón	BTC	13	19.50 209 N, 105.044 22 O	98	4.1
	Tejón	BTC	14	19.50 209 N, 105.044 22 O	98	1
	Búho	BTC	15	19.49 888 N, 105.04 194 O	113	6.25
	Búho	BTC	16	19.49 888 N, 105.04 194 O	113	1
	Chachalacas	BTC	17	19.49 724 N, 105.04 394 O	87	5.2
	Chachalacas	BTC	18	19.49 724 N, 105.04 394 O	87	1

6.3 Trabajo de laboratorio: determinación taxonómica y preservación del material entomológico

El material recolectado en las trampas de intercepción de vuelo se filtró y se guardó en frascos con alcohol al 70%.

Una parte representativa del material de Coleoptera se montó en el laboratorio con alfileres entomológicos; el resto permanece preservado en alcohol al 70%. Todo el material recolectado se depositó en la Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (CNIN-IBUNAM). El material entomológico fue separado a morfoespecie con la ayuda de un estereoscópico marca Zeiss (Discovery.V8), y fue identificado a nivel de familia con literatura especializada (Arnett *et al.*, 2002; Leschen *et al.*, 2010). Se consideró la clasificación de Bouchard *et al.* (2011) para ordenar a nivel de familia. Para este estudio no se tomó en cuenta a la familia Cerambycidae.

Así mismo se consultaron especialistas para las corroboraciones taxonómicas.

6.4 Análisis de datos

6.4.1 Completitud de la muestra

La cobertura es considerada una medida de completitud de la muestra, indicando el número total de individuos de un ensamblaje que pertenecen a las especies representadas en la muestra (Chao y Jost, 2012).

La cobertura de la muestra se estima con los datos que se obtienen a partir del muestreo, sin necesidad de conocer de antemano las abundancias relativas reales de todas las especies que componen el ensamblaje. Para esto Chao y Jost (2012) derivaron una ecuación a partir de la propuesta inicial de Alan Turing usando la información contenida en la propia muestra. El cálculo se basa en la integración de tres elementos fundamentales: El tamaño de la muestra, esto es el número total de los individuos registrados (n), el número de singletons (especies representadas por solamente un individuo en la muestra: f_1) y el número de doubletons (especies representadas por dos individuos en la muestra: f_2) (Pineda y Moreno, 2015), los cuales se relacionan de la siguiente manera:

$$\hat{C}_n = 1 - \frac{f_1}{n} \left[\frac{(n-1)f_1}{(n-1)f_1 + 2f_2} \right]$$

6.4.2 Estimación de riqueza

Se realizaron curvas de acumulación de especies usando como unidad de esfuerzo el número de individuos del muestreo, lo cual facilita la comparación con estudios publicados en otros lugares o en otros momentos (Pineda y Moreno, 2015).

La comparación de los valores de riqueza específica se debe hacer considerando un mismo esfuerzo de muestreo. Para ello, en este trabajo se tomó la alternativa propuesta por Colwell *et al.* (2012) la cual permite extrapolar, mediante métodos no paramétricos, las curvas de acumulación más allá del esfuerzo de muestreo invertido en el estudio. También se utilizaron los intervalos de confianza, al 84% que mimetizan de manera robusta pruebas estadísticas con un $\alpha=0.05$ y por lo tanto determinan si existe diferencia o no en la riqueza acumulada, dependiendo de si los intervalos se traslapan (MacGregor y Payton, 2013).

Para extrapolar las curva de acumulación se tomó como referencia la ensamble con el mayor número de muestra y las comparaciones se hicieron a ese nivel de esfuerzo (Pineda y Moreno, 2015).

Para generar las curvas de acumulación de especies y extrapolación se utilizó el programa EstimateS v.9.1 (Colwell, 2013) usando una matriz con datos de abundancia tomado en cuenta las comunidades del Cuadro 2.

Cuadro 2. Comunidades consideradas en el cálculo de cobertura de muestra curvas de acumulación y extrapolación en color azul.

Sitio	Tipo de vegetación	Comunidades	
1	BTSc	Dosel (1BTSc-D)	Dosel época de secas (1BTSc-DS)
			Dosel época de lluvias (1BTSc-DL)
		Sotobosque(1BTSc-S)	Sotobosque época de secas (1BTSc-SS)
			Sotobosque época de lluvias (1BTSc-SL)
2	BTSc	Dosel (2BTSc-D)	Dosel época de secas (2BTSc-DS)
			Dosel época de lluvias (2BTSc-DL)
		Sotobosque (2BTSc-S)	Sotobosque época de secas (2BTSc-SS)
			Sotobosque época de lluvias (2BTSc-SL)
3	BTC	Dosel (3BTC-D)	Dosel época de secas (3BTC-DS)
			Dosel época de lluvias (3BTC-DL)
		Sotobosque (3BTC-S)	Sotobosque época de secas (3BTC-SS)
			Sotobosque época de lluvias (3BTC-SL)
Estacionalidad		Época de lluvias	Dosel en época de lluvias (Dosel-L)
			Sotobosque en época de lluvias (Sotobosque-L)
		Época de secas	Dosel en época de secas (Dosel-S)
			Sotobosque en época de lluvias (Sotobosque-S)

6.4.3 Diversidad alfa

Se consideró el análisis de diversidad alfa bajo el concepto de diversidad verdadera, término definido por Jost (2006), cuya unidad de medición es el “número efectivo de especies”. Específicamente mide la diversidad que tendría una comunidad integrada por i especies igualmente comunes. El número efectivo de especies se calcula a través de la ecuación:

$${}^qD = \left(\sum_{i=1}^S p_i^q \right)^{1/(1-q)}$$

Dónde:

qD = la diversidad.

p_i = la proporción de individuos en el total de la muestra que pertenecen a la especie i .

q = una constante que determina qué tanto influyen las especies comunes o las especies raras en la medida de la diversidad verdadera.

Cabe mencionar que q puede tomar cualquier valor. El exponente $q=0$ indica que es completamente insensible a las abundancias de las especies, por lo tanto equivale simplemente a la riqueza de especies, en tanto los valores de q a <1 sobrevaloran las especies raras. Cuando $q = 1$ todas las especies son incluidas con un peso exactamente proporcional a su abundancia en la comunidad, los valores de $q > 1$ toman más en cuenta las especies comunes (Moreno *et al.*, 2011). La diversidad de orden 1 se calculó como el exponencial del índice de Shannon, cuando la abundancia de las especies es muy similar (Chao y Shen 2003).

6.4.4 Diversidad beta

Para evaluar la diversidad beta que mide las diferencias (el recambio) entre las especies de los estratos por sitio (Dosel y Sotobosque), estacionalidad (Lluvias y secas); y el tipo de estrato por estación, se utilizaron los índices de Bray-Curtis y de Jaccard.

El índice de similitud de Bray-Curtis es una modificación del índice de Sorensen e incluye la abundancia de las especies (Badii, *et al.* 2008):

$$I_{B\&C} = 2jN / (aN + bN)$$

Donde:

aN = número total de individuos en la comunidad A

bN = número total de individuos de la comunidad B

jN = suma de las abundancias menores de las especies encontradas en ambas comunidades.

El coeficiente de similitud de Jaccard expresa la semejanza entre comunidades.

$$I_J = \frac{c}{a+b-c}$$

a = número de especies presentes en el sitio A

b = número de especies presentes en el sitio B

c = número de especies presentes en ambos sitios A y B

Para comparar visualmente las diferencias en la composición de especies entre los sitios se utilizó el método de Escalamiento Multi-Dimensional No Métrico (NMDS) calculado mediante el programa PAST. Este método se basa en resumir entre dos o tres dimensiones la configuración espacial de las entidades comparadas en un espacio matemático multidimensional.

6.5 Fenología

En otras regiones del BTC se ha delimitado la época de lluvias con base en el registro de precipitaciones mayores a 15 mm durante el mes, debido a que se ha registrado que eventos menores son interceptados casi en un 100% por el dosel y que su efecto a escala de la comunidad es reducido (Cervantes, 1988). En el presente estudio la temporada de lluvias comprende de junio a octubre y la de secas de noviembre a mayo. Cabe señalar que las muestras de los meses de enero y febrero del 2013 se extraviaron.

Para evaluar la fenología de Coleoptera, se analizó la relación entre el número de especies y el número de individuos (variables de respuesta) con la precipitación y temperatura (variables explícitas) de manera separada, mediante la correlaciones de Spearman, con un $p \leq 0.05$ de nivel de significancia.

6.6 Familias indicadoras

Finalmente se identificaron las familias indicadoras para: cada tipo de estrato, estación y estrato por estación, utilizando el índice de valor del indicador (IndVal) propuesto por Dufrene y Legendre (1997). Este índice se calcula con la siguiente fórmula:

$$A_{ij} = N_{individuos_{ij}} / N_{individuos_i}$$

En donde: A_{ij} es una medida de especificidad, (abundancia relativa) $N_{individuos_{ij}}$ es el número promedio de individuos de la especie i en todos los sitios del grupo j , y $N_{individuos_i}$ es la suma de los números promedios de individuos de la especie i en todos los grupos. En este trabajo se usaron los individuos pertenecientes a cada familia.

$$B_{ij} = N_{sitios_{ij}} / N_{sitios_j}$$

En donde B_{ij} es una medida de fidelidad, $N_{sitios_{ij}}$ es el número de sitios en el grupo j en donde la especie i está presente, mientras que N_{sitios_j} es el número total de sitios en ese grupo. Por lo tanto, el porcentaje de valor indicador (Ind-Val) para la especie i en el grupo j es:

$$INDVAL_{ij} = A_{ij} \times B_{ij} \times 100$$

Se realizó el análisis IndVal con el software PC-ORD v. 4.0 (McCune y Mefford, 1999), la significación estadística se evaluó utilizando una prueba de aleatorización de Monte Carlo. El valor de p indica que si el valor calculado con los datos es estadísticamente distinto de la media calculada en las aleatorizaciones. Es decir, si además de tener un valor de indicador alto, es significativo con $p \leq 0.05$.

7. RESULTADOS

7.1 Abundancia y riqueza

Se recolectaron 5,345 ejemplares del orden Coleoptera, que corresponden a 471 morfoespecies dentro de 48 familias (Anexo 1). Doce familias fueron las más abundantes, que corresponden al 89% de los individuos recolectados, la familia con mayor abundancia es Curculionidae con 1862 individuos (33%), Nitidulidae con 1,001 (19%) y Bostrichidae con 463 (9%) (Fig. 4). Las familias Aderidae, Cerylonidae, Biphyllidae, Byrrhidae, Dryophthoridae, Helophoridae, Lampyridae, Lymexylonidae y Telegeusidae se consideran raras, ya que solo se recolectaron entre 1 a 5 individuos (Cuadro 3).

Las familias más diversas son Curculionidae (60 spp.) Chrysomelidae (38 spp.), Elateridae (34 spp.), Staphylinidae (36 spp.), Scarabaeidae (31 spp.), Tenebrionidae (28 spp.) y Carabidae (23 spp.).

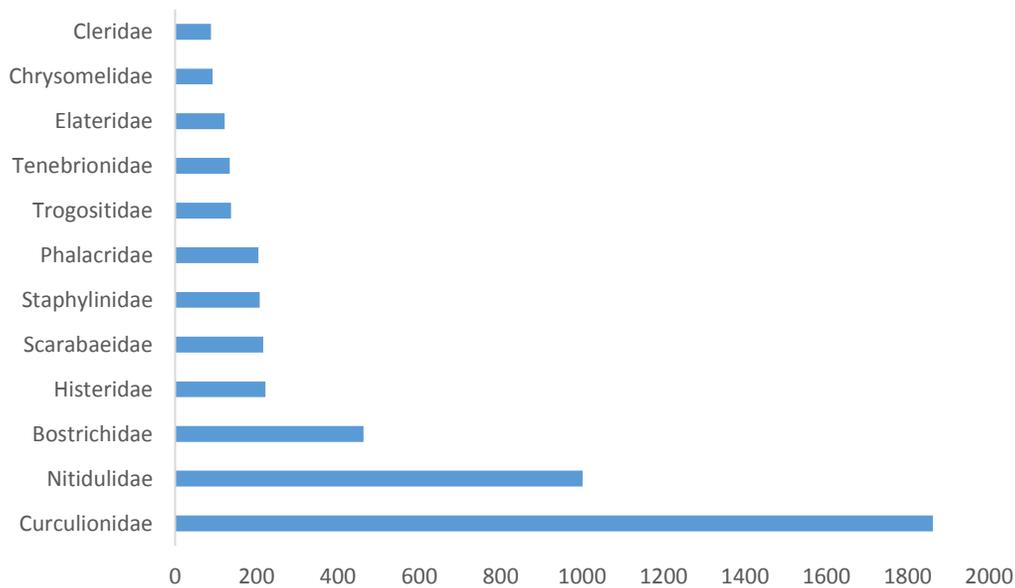


Figura 4. Familias con más de 90 individuos registrados.

7.2 Estratos

7.2.1 Abundancia y riqueza

Se observó una abundancia similar en ambos estratos, con 2,580 individuos que representan 44 familias dentro del dosel y 2,774 en que representan 46 familias dentro del sotobosque. En dosel las familias más abundantes fueron: Scarabaeidae con 133 individuos, Trogositidae con 83, Chrysomelidae con 61, Cleridae con 68 y Passandridae con 49, por otro lado en el sotobosque las familias como Curculionidae (Scolytinae) con 1,077, Histeridae con 172, Staphylinidae con 126, y Mordellidae con 31 individuos fueron las más representativas. Las familias Elateridae, Laemophloeidae, Bostrichidae, Anthribidae y Nitidulidae no presentaron preferencia por algún tipo de estrato, ya que su abundancia se presenta de manera similar en ambos estratos (Cuadro 3).

En cuanto al número de morfoespecies encontradas dentro del dosel se reconocieron 332 spp. mientras que dentro sotobosque 304 spp. Las familias con un mayor número de morfoespecies dentro del dosel son Chrysomelidae (31 spp.), Elateridae (22 spp.), Cleridae (19 spp.) y Mordellidae (11 spp.), para el sotobosque Staphylinidae (26 spp.) y Scarabaeidae (22 spp.)(Cuadro 3).

Cuadro 3. Lista de familias con el número de especies e individuos capturados con trampas de intercepción de vuelo suspendidas en el dosel y en el sotobosque del BTC y BTSc.

Familia	No. Especies Dosel/ Sotobosque	No. total de especies	No. de Individuos Dosel/Sotobosque	No. Total de individuos
Aderidae	1/3	4	1/3	4
Anthicidae	2/2	3	4/1	5
Anthribidae	8/9	12	10/10	20
Biphyllidae	1/2	2	2/4	6
Bostrichidae	6/6	6	250/213	463
Bothrideridae	3/2	4	5/3	8
Brentidae	4/6	6	4/6	10
Buprestidae	1/4	5	1/6	7
Byrrhidae	0/2	2	0/3	3
Carabidae	13/11	23	17/13	30
Cerylonidae	0/1	1	0/2	2
Chelonariidae	1/1	1	3/6	9
Chrysomelidae	31/17	38	61/31	92
Cleridae	19/7	22	68/20	88

Familia	No. Especies Dosel/ Sotobosque	No. total de especies	No. de Individuos Dosel/Sotobosque	No. Total de individuos
Coccinellidae	5/4	8	6/6	12
Corylophidae	2/1	2	13/7	20
Curculionidae*	28/28	47	55/89	144
Scolytinae	13/13	13	649/1077	1726
Dermestidae	6/5	8	8/10	18
Dryophthoridae	1/1	1	1/2	3
Elateridae	22/19	34	62/62	124
Endomychidae	4/2	4	4/5	9
Erotylidae	7/4	9	13/8	21
Eucnemidae	6/7	13	18/13	31
Helophoridae	1/1	1	1/2	3
Histeridae	7/7	7	50/172	222
Laemophloeidae	7/6	8	24/27	51
Lampyridae	1/3	3	2/3	5
Lathridiidae	3/4	4	7/22	29
Leiodidae	0/1	1	0/4	4
Lycidae	1/0	1	5/0	5
Lymexylonidae	1/0	1	1/0	1
Melandryidae	2/4	4	28/16	44
Meloidae	4/0	4	10/2	12
Melyridae	5/1	5	17/1	18
Monotomidae	1/2	2	10/11	21
Mordellidae	11/8	15	19/31	50
Mycetophagidae	1/3	3	1/4	5
Nitidulidae	8/6	9	590/411	1001
Passandridae	4/5	5	47/9	56
Phalacridae	3/5	5	107/98	205
Ptinidae	7/8	11	14/16	30
Pyrochroidae	3/2	3	5/4	9
Scarabaeidae	20/22	31	133/83	216
Staphylinidae	21/26	31	80/126	206
Telegeusidae	0/1	1	0/1	1
Tenebrionidae	21/19	28	78/56	134
Trogossitidae	6/4	6	83/53	137
Zopheridae	6/7	8	10/8	18
Indeterminados	4/2	6	4/3	7
Total	332/304	471	2580/2774	5345

*No incluye la subfamilia Scolytinae.

7.2.2 Completitud del muestreo

Las estimaciones de la cobertura de muestra para cada uno de los estratos son altas, van desde un 85% en el 2BTSc-S hasta un 95% en el 1BTSc-S (Cuadro 4). La comparación de las curvas de extrapolación de los dos estratos de cada sitio (1BTSc-D, 1BTSc-S, 2BTSc-D, 2BTSc-S, 3BTC-D y 3BTC-S) a 1,470 individuos muestra que precisamente la comunidad que obtuvo una mayor cobertura de muestra 1BTSc-S es el estrato con menor riqueza acumulada (Fig. 5) al ser comparada con los demás estratos de los diferentes sitios. La riqueza de los estratos restantes es similar, esto se corrobora con sus intervalos de confianza superior e inferior al 84% dado que estos se traslapan (Fig. 6).

Cuadro 4. Cálculo de la cobertura de muestra (C_n), se muestran el número de singletons (f_1), número de doubletons (f_2) y número de individuos (n) registrados para cada estrato.

Comunidades	f_1	f_2	n	C_n
1BTSc-D	91	33	1127	0.9193
1BTSc-S	72	25	1470	0.951
2BTSc-D	85	17	624	0.8638
2BTSc-S	98	21	662	0.8521
3BTC-D	81	28	804	0.8993
3BTC-S	92	18	599	0.8465

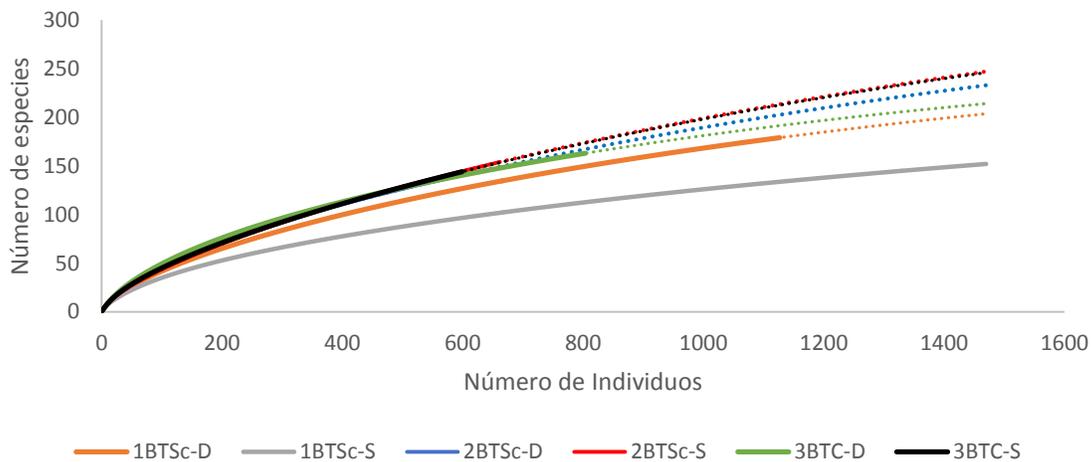


Figura 5. Curvas de acumulación de especies de los estratos por sitio, en función de individuos registrados. Se grafican los estimados (líneas continuas) y la extrapolación a 1,470 individuos (líneas discontinuas).

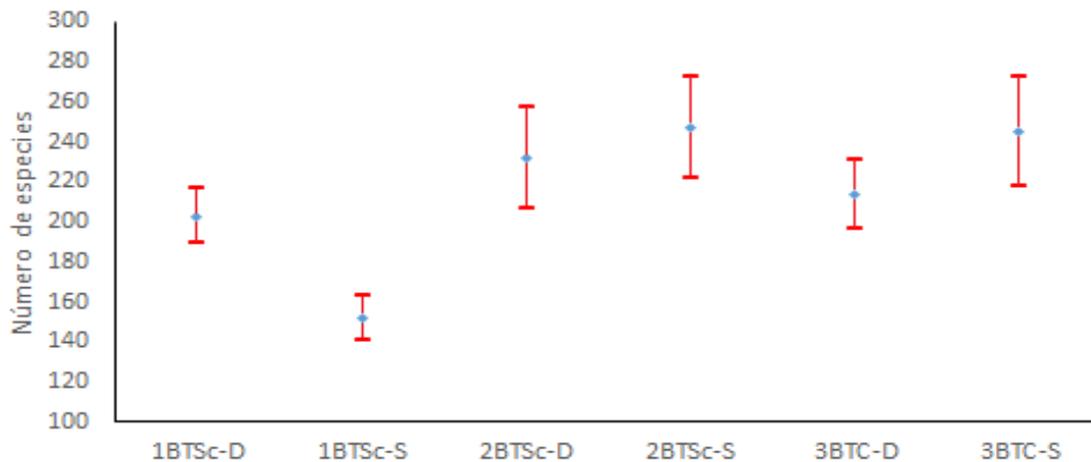


Figura 6. Comparación de la riqueza de especies acumulada (extrapolación a 1470 individuos) de los estratos por sitio. Se muestran los valores calculados de riqueza (rombos) y sus intervalos de confianza superior e inferior al 84% (barras de error).

7.2.3 Diversidad alfa por estratos

La diversidad alfa se presenta con un mayor número de especies efectivas dentro del dosel en comparación con el sotobosque; en el dosel el sitio 3BTC presenta 61 especies efectivas, seguido del sitio 2BTSc 51 especies efectivas y el sitio 1BTSc con 41 especies efectivas, por otro lado en el sotobosque la mayor diversidad se observó en sitio 3BTC con 49 especies efectivas y la menor diversidad se observó en el sotobosque del sitio 1 BTSc con 27 especies efectivas (Cuadro 5).

Cuadro 5. Lista de las comunidades con su riqueza, abundancia y diversidad calculada por el exponencial del índice de Shannon (especies efectivas).

Comunidades	Riqueza	Abundancia	Diversidad
1BTSc-D	179	1127	41.85
1BTSc-S	152	624	27.49
2BTSc-D	143	804	52.19
2BTSc-S	154	1470	44.26
3BTC-D	163	662	61.37
3BTC-S	144	599	49.21

7.2.4 Diversidad beta por estratos

Los índices de Bray-Curtis y de Jaccard utilizados en un análisis de Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMDS), mostraron una agrupación de las muestras asociada al tipo de estrato (Fig. 7) donde el recambio de las especies entre pares de estrato (dosel y sotobosque) es baja.

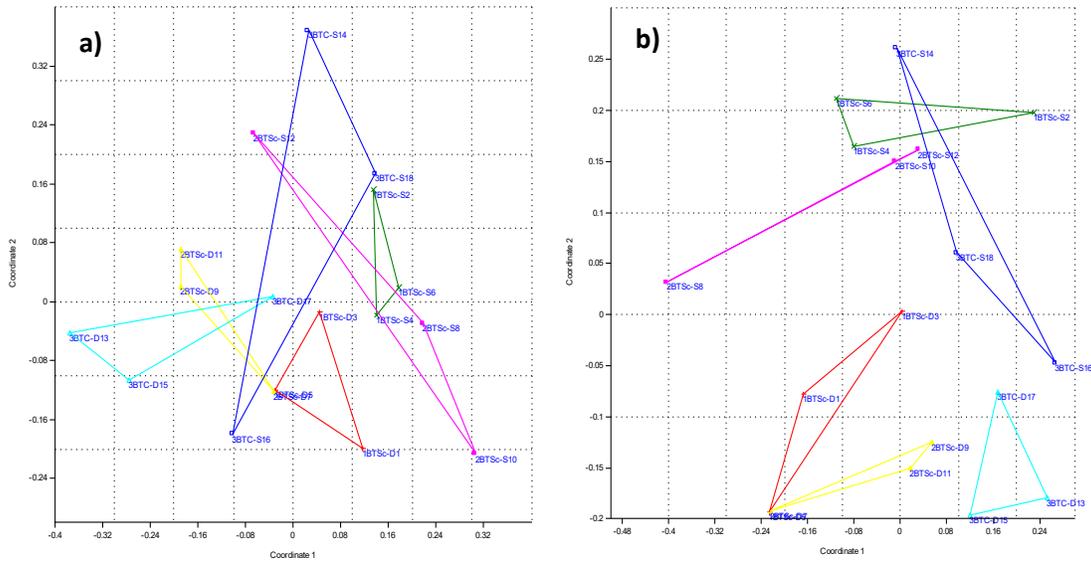


Figura 7. Estratos por sitios a) Índice de Jaccard valor de estrés: 0.2711, b) Índice de Bray-Curtis valor de estrés: 0.17. Los polígonos de colores unen las trampas de un mismo estrato en cada sitio, se observa que las trampas que se encontraban dentro del sotobosque y del dosel de cada sitio se agrupan según el estrato correspondiente.

7.3. Estacionalidad

7.3.1 Abundancia y riqueza

Se observó una abundancia similar en ambas épocas con 2,592 individuos que representan 44 familias en la época de lluvias y 2,750 en que representan 43 familias en la época de secas. Las familias más abundantes en la época de lluvias fueron Bostrichidae, Carabidae, Chrysomelidae, Curculionidae, Elateridae, Histeridae, Nitidulidae, Phalacridae, Scarabaeidae y Tenebrionidae, mientras que en la época de secas se presentan Bostrichidae, Curculionidae, Laemophloeidae, Nitidulidae y Staphylinidae (cuadro 6).

En cuanto al número de especies que se presentan estacionalmente es mayor durante la época de lluvias con 355, mientras en secas se encontraron 245 especies. Las familias más ricas en la época de lluvias son Carabidae (20 spp.), Chrysomelidae (29 spp.), Curculionidae (50 spp.), Elateridae (32 spp.), Mordellidae (12 spp.), Scarabaeidae (25 spp.), Staphylinidae (21 spp.) y Tenebrionidae (25 spp.). En la época de secas las familias más ricas son Cleridae (21 spp.), Curculionidae (30 spp.), Scarabaeidae (10 spp.), Staphylinidae (22 spp.) y Tenebrionidae (15 spp.).

Cuadro 6. Lista de familias con el número individuos y especies capturados con trampas de intercepción de vuelo en la época de lluvias y en la época de secas.

Familia	Abundancia Lluvias/Secas	Número de especies Lluvias/Secas	Familia	Abundancia Lluvias/Secas	Número de especies Lluvias/Secas
Aderidae	1/3	1/3	Laemophloeidae	8/43	2/7
Anthicidae	2/3	1/2	Lampyridae	5/0	3/0
Anthribidae	11/9	9/6	Lathridiidae	19/15	3/4
Biphyllidae	6/0	2/0	Leiodidae	0/4	0/1
Bostrichidae	110/353	4/6	Lycidae	5/0	1/0
Bothrideridae	2/6	2/3	Lymexylonidae	1/0	1/0
Brentidae	6/4	3/3	Melandryidae	20/24	4/2
Buprestidae	5/2	4/2	Meloidae	7/5	4/2
Byrrhidae	1/2	1/1	Melyridae	5/3	3/1
Carabidae	24/6	20/5	Monotomidae	7/14	2/1
Cerylonidae	2/0	1/0	Mordellidae	46/4	12/3
Chelonariidae	8/1	1/1	Mycetophagidae	6/3	1/3
Chrysomelidae	72/20	25/12	Nitidulidae	607/392	11/6
Cleridae	22/61	11/19	Passandridae	10/46	4/5
Coccinellidae	8/6	6/4	Phalacridae	186/18	4/4
Corylophidae	10/10	2/2	Ptinidae	11/17	6/7
Curculionidae	627/1242	29/30	Pyrochroidae	3/6	2/2
Dermestidae	3/14	3/9	Scarabaeidae	192/24	16/10
Dryophthoridae	1/2	1/1	Staphylinidae	58/148	21/20
Elateridae	99/25	32/5	Telegeusidae	1/0	1/0
Endomychidae	7/2	3/2	Tenebrionidae	92/42	25/15
Erotylidae	9/12	4/6	Trogossitidae	56/81	5/7
Eucnemidae	24/7	11/4	Zopheridae	7/11	5/7
Helophoridae	1/2	1/1	Indeterminados	3/4	3/4
Histeridae	182/40	5/6			

7.3.2 Completitud del muestreo por estacionalidad

Las estimaciones de la cobertura de muestra para la época de lluvias es de 93% y en la época de secas es de 96% (Cuadro 7). La comparación de las curvas de extrapolación para ambas épocas a 2,750 individuos, muestra una mayor riqueza en la época de lluvias con 365 especies y en la época de secas con 243 especies, esto se corrobora con sus intervalos de confianza superior e inferior al 84% donde las barras de error de ambas épocas no se traslapan y los intervalos de confianza de la época de lluvia son mayores (Fig. 8).

Cuadro 7. Cálculo de la cobertura de muestra (C_n), se muestran el número de singletons (f_1), número de doubletons (f_2) y número de individuos (n) registrados para cada tipo de estación.

Comunidades	f_1	f_2	n	C_n
Lluvias	177	59	2596	0.9318
Secas	104	45	2750	0.9622

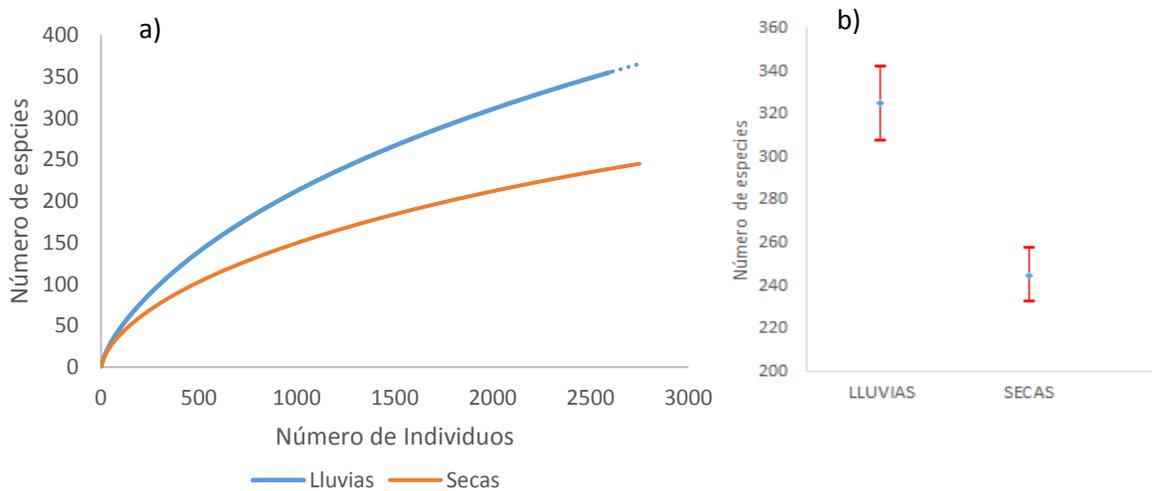


Figura 8. a) Curvas de acumulación de especies de dos épocas del año (lluvias y secas), en función de individuos registrados. Se grafican los estimados (líneas continuas) y la extrapolación a 2,750 individuos (líneas discontinuas). b) Comparación de la riqueza de especies en dos épocas (lluvia y secas). Se muestra los valores calculados de riqueza (rombos) y sus intervalos de confianza superior e inferior al 84% (barras de error).

7.3.3 Diversidad alfa por estacionalidad

En cuanto a la diversidad alfa por la estacionalidad se observó que la diversidad es mayor en la época de lluvias con 67.49 especies efectivas, en comparación con la época de secas con tan solo 44.03 (Cuadro 8).

Cuadro 8. Riqueza, abundancia y diversidad calculada por el exponencial del índice de Shannon (especies efectivas) para cada tipo de estación.

Estación	Riqueza	Abundancia	Diversidad
Lluvias	355	2596	67.49
Secas	245	2750	43.86

7.3.4 Diversidad beta por estacionalidad

Los índices de Bray-Curtis y de Jaccard utilizados en análisis de Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMDS), mostraron una agrupación de las muestras asociada al tipo de estacionalidad (Fig. 9) donde el recambio de las especies entre la estaciones (época de lluvia y de secas) es bajo.

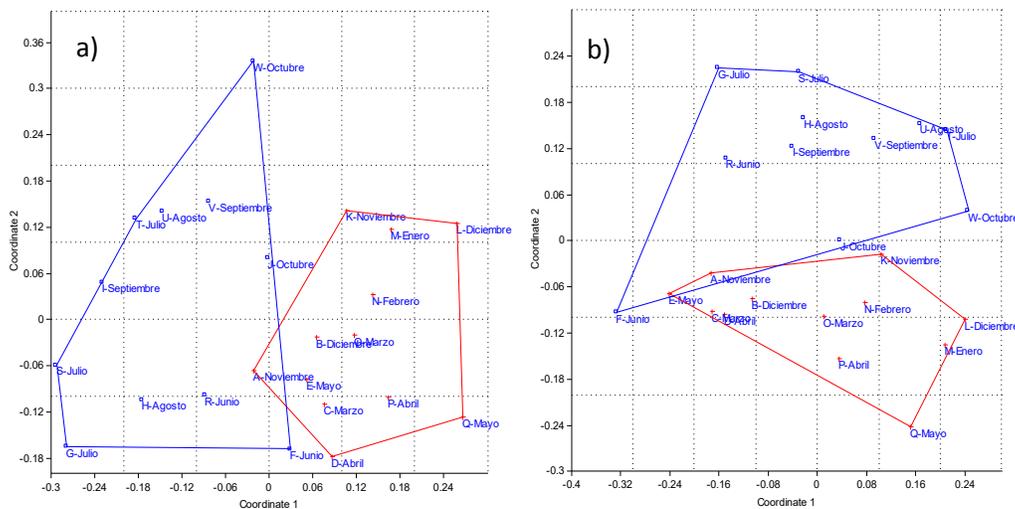


Figura 9. Estacionalidad a) Índice de Jaccard valor de estrés: 0.2152, b) Índice de Bray-Curtis valor de estrés: 0.1917. El polígono de color azul une a los meses en la época de lluvias y el polígono rojo une a los meses en época de secas.

7.4 Estratos y estacionalidad

7.4.1 Abundancia y Riqueza

Se observó una abundancia similar entre los estratos en diferentes épocas del año. Durante la época de lluvias se capturaron en el dosel 1,315 y en el sotobosque 1,221; en la época de secas se capturaron en el dosel 1,240 y en el sotobosque 1,510. El número de especies capturadas en el dosel y en el sotobosque en la época de lluvias fue de 246 y 207, mientras que en la época de secas se capturó 163 y 169 (Anexo 2).

7.4.2 Completitud del muestreo por estratos y estacionalidad

Las estimaciones de la cobertura de muestra por estrato y la estación se encuentran entre el 90% al 94%, con mayor la cobertura de muestra en el sotobosque en la época de secas con un 94%, seguido del dosel en la misma época con 93%. En la época de lluvias se observa una cobertura del 90% (Cuadro 9). Las curvas de acumulación, en función de individuos registrados con una extrapolación a 1,470 individuos, muestran una mayor riqueza en el dosel durante la época de lluvias, seguido por el sotobosque en la misma época (Fig.10). En el caso del dosel, las barras de error de ambas épocas no se traslapan, lo que indica que su riqueza es diferente, siendo ésta mayor en la época de lluvias. En cuanto al sotobosque en ambas épocas sus barras de error se traslapan, lo que indica que la riqueza entre las dos épocas del año es similar (Fig. 11).

Cuadro 9. Cálculo de la cobertura de muestra (C_n), se muestran el número de singletons (f_1), número de doubletons (f_2) y número de individuos (n) registrados para cada estrato dividido en cada estación.

Comunidades	f_1	f_2	N	C_n
Dosel-L	131	42	1315	0.9004
Sotobosque-L	119	35	1221	0.9025
Dosel-S	78	27	1240	0.9371
Sotobosque-S	88	29	1510	0.9417

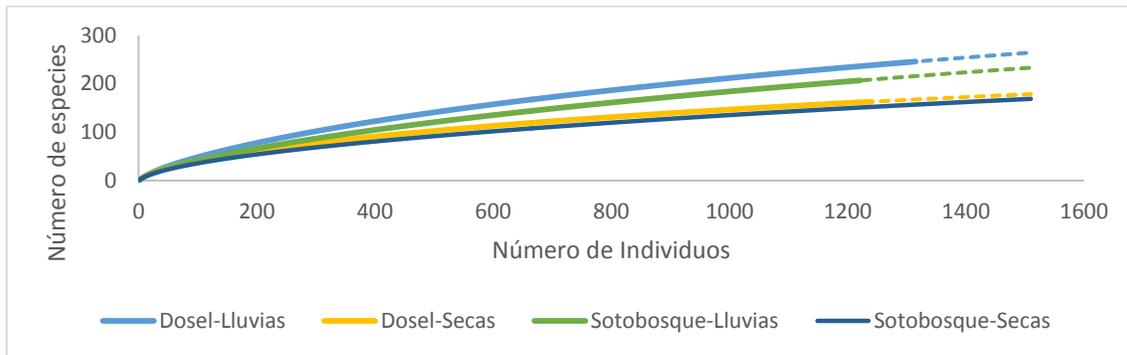


Figura 10. Curvas de acumulación de especies por estratos y época del año (lluvia y secas), en función de individuos registrados. Se grafican los estimados (líneas continuas) y la extrapolación a 1,470 individuos (líneas discontinuas).

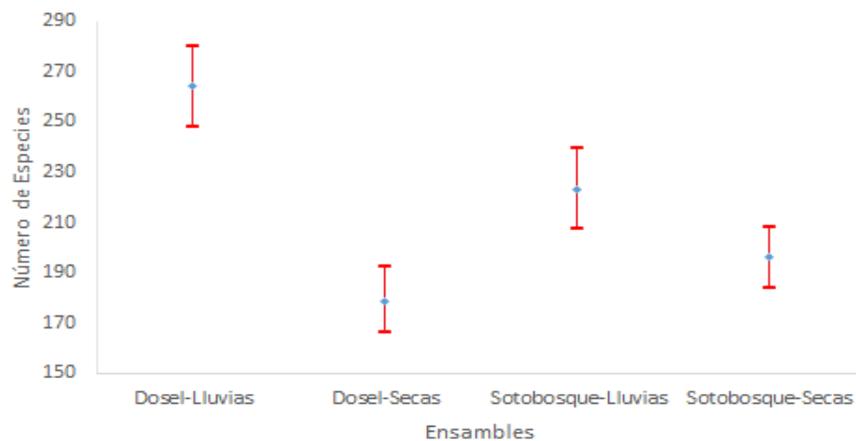


Figura 11. Riqueza de especie en los estratos y épocas del año (lluvias y secas). Se muestran los valores calculados de riqueza (rombos) y sus intervalos de confianza superior e inferior al 84% (Barras de error).

7.4.3 Diversidad alfa por estratos y estacionalidad

En cuanto a la diversidad alfa por estratos y estacionalidad fue mayor durante la de época de lluvias tanto en dosel como en sotobosque, con 66.35 y 44.03 especies efectivas respectivamente, en comparación con la diversidad en la época de secas en los mismos estratos con 44.65 y 31.72 especies efectivas (Cuadro 10). Se

observa que la diversidad es mayor en los estratos de cada sitio en la época de lluvias (Fig.12).

Cuadro 10. Lista de las comunidades con su riqueza, abundancia y diversidad calculada por el exponencial del índice de Shannon (especies efectivas) para cada tipo de estrato t su estacionalidad.

Comunidades	Riqueza	Abundancia	Diversidad
Dosel-L	246	1315	66.35
Sotobosque-L	207	1221	44.03
Dosel-S	163	1240	44.65
Sotobosque-S	169	1510	31.72

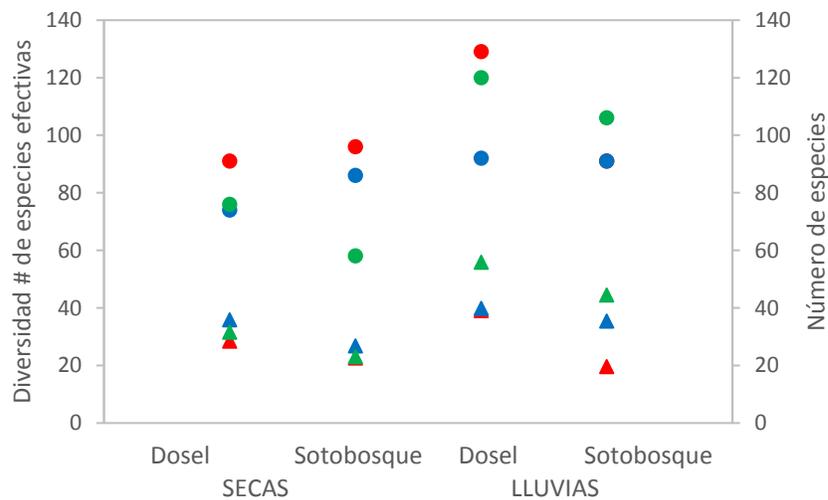


Figura 12. Riqueza de especies dentro de cada tipo de estrato dividido según la estacionalidad (círculos), y su diversidad calculada por el exponencial del índice de Shannon (especies efectivas) (triángulos) rojo-sitio 1, verde-sitio 2 y azul-sitio 3.

7.4.4 Diversidad beta por estratos y estacionalidad

En el caso de los estratos más la estacionalidad, los índices de Bray-Curtis y de Jaccard utilizados en análisis NMDS, mostraron un leve solapamiento en los tipos de estratos de las especies de Coleoptera en la misma estación del año (Fig. 13).

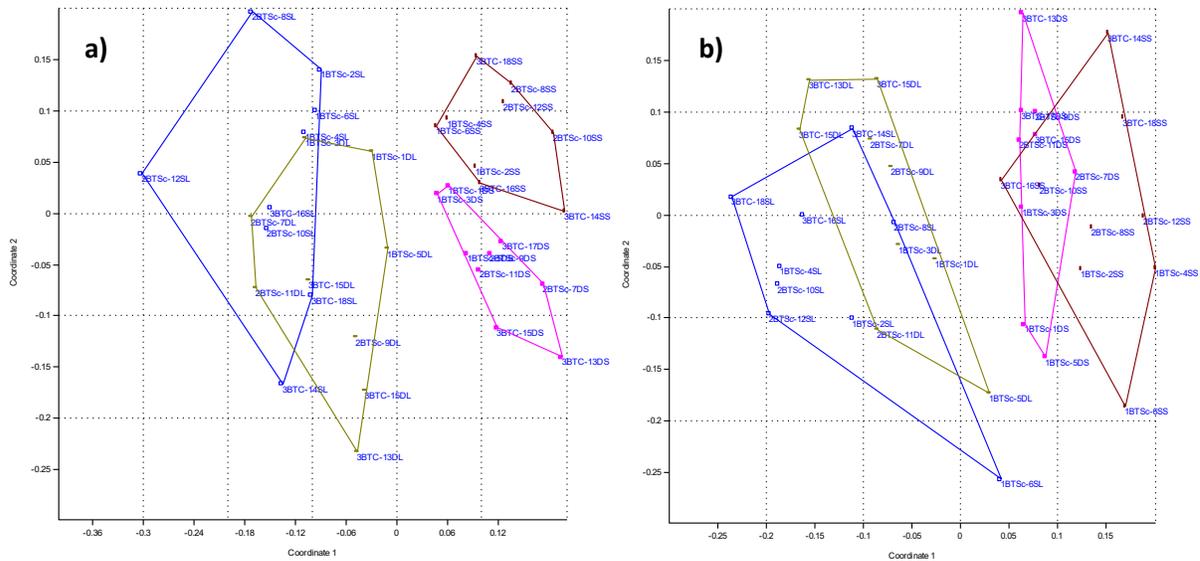


Figura 13. Estrato y estación del año (época de lluvias y época de secas) a) Índice de Jaccard valor de estrés: 0.2632, b) Índice de Bray-Curtis, valor de estrés: 0.2452. Dosel en época de lluvias (Azul); dosel en época de secas (Rosa), sotobosque en época de lluvias (Verde); sotobosque en época de secas (Café).

7.5 Fenología

En la época de lluvias se presentó la mayor abundancia de escarabajos con 2,596 individuos que corresponden a 355 morfoespecies en 45 familias, la mayor abundancia se observó de mayo a octubre del 2013. En los mismos meses del año del 2014 se observa un decremento en la abundancia considerable. El mes de Julio 2014 se reportó el mayor número de individuos con 303 (Fig. 14). La mayor riqueza se registró en los meses de Julio (108), Agosto (110) y Septiembre (79) del 2013 y de Junio (99) del 2014 (Fig. 15). Las familias con un mayor número de especies en esta época son: Carabidae (20 spp.), Chrysomelidae (29 spp.), Curculionidae (50 spp.), Elateridae (34 spp.), Scarabaeidae (25 spp.), Staphylinidae (23 spp.) y Tenebrionidae (25 spp.).

En la época de secas se colectaron 2,750 ejemplares que corresponden a 45 familias con 245 morfoespecies, cabe señalar que los meses de noviembre 2012, diciembre 2012 y marzo 2013 tienen un mayor número de especies, y que no se

repite esta riqueza en los mismos meses del año siguiente (noviembre 2013- marzo 2014) (Fig. 15) Cleridae (20 spp.), Curculionidae (30 spp.) y Staphylinidae (27 spp.) son las familias con mayor número de especies. La mayor abundancia en esta época se ubica de Noviembre del 12 a Abril del 2013, siendo marzo el mes con mayor número de individuos (582), sin embargo, la subfamilia Scolytinae fue la más abundante para este mes (Fig. 14).

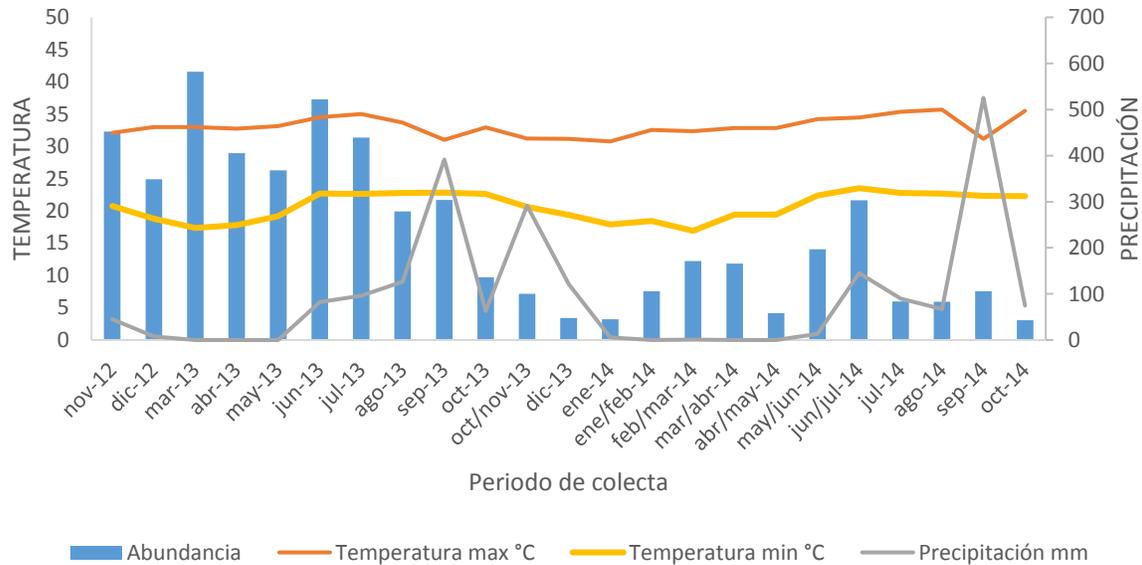


Figura 14. Abundancia del orden Coleoptera (eje de la izquierda) en relación con el mes de colecta, precipitación y temperatura de la Estación Biológica de Chamela.

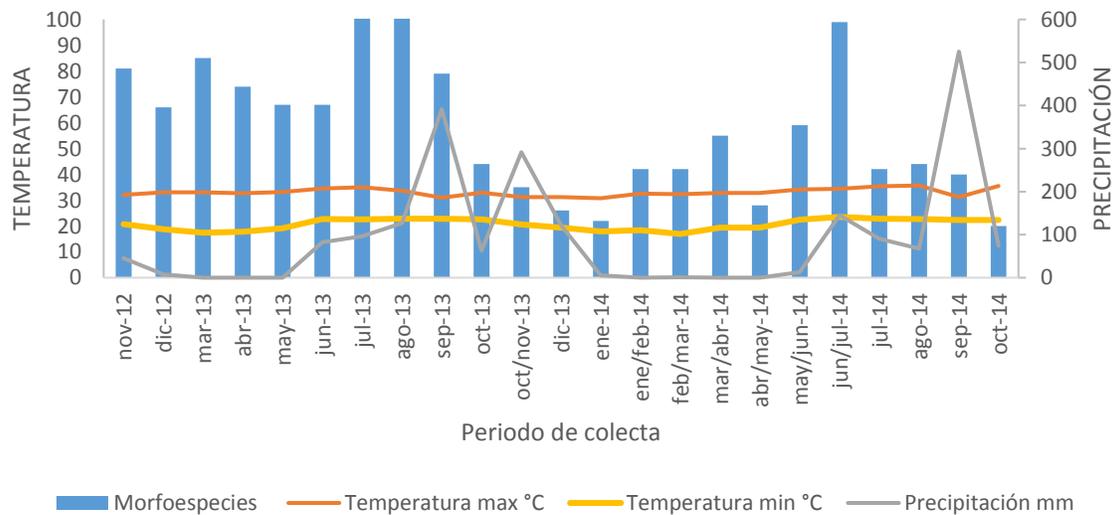


Figura 15. Riqueza del orden Coleoptera (eje de la derecha) en relación con el mes de colecta, precipitación y temperatura de la Estación Biológica de Chamela.

Se observa una mayor abundancia en el sotobosque durante noviembre del 2012 a junio del 2013, con un pico justo en este mes, sin embargo, en el resto de los meses de recolecta no se percibe una diferencia significativa entre los individuos dentro del sotobosque y dentro dosel dentro de cada mes ($t_{44} = -0.299$, $P = 0.05$) (Fig. 16). En cuanto a la riqueza por estrato por mes tampoco existe una diferencia significativa ($t_{44} = 0.483$, $P = 0.05$) (Fig. 17).

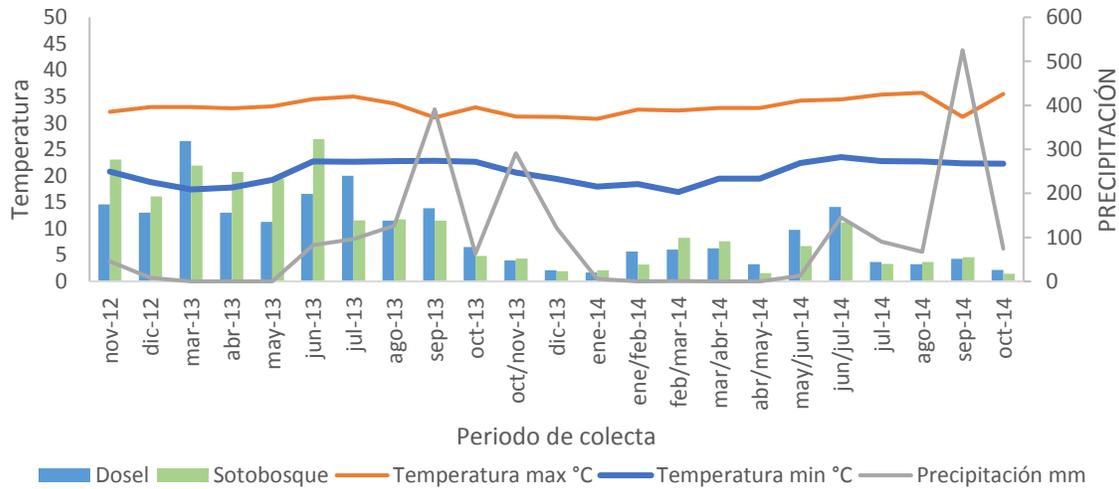


Figura 16. Abundancia del orden Coleoptera (eje de la izquierda) en relación con el mes de colecta, precipitación, temperatura y tipo de estrato (dosel, sotobosque) de la Estación Biológica de Chamela.

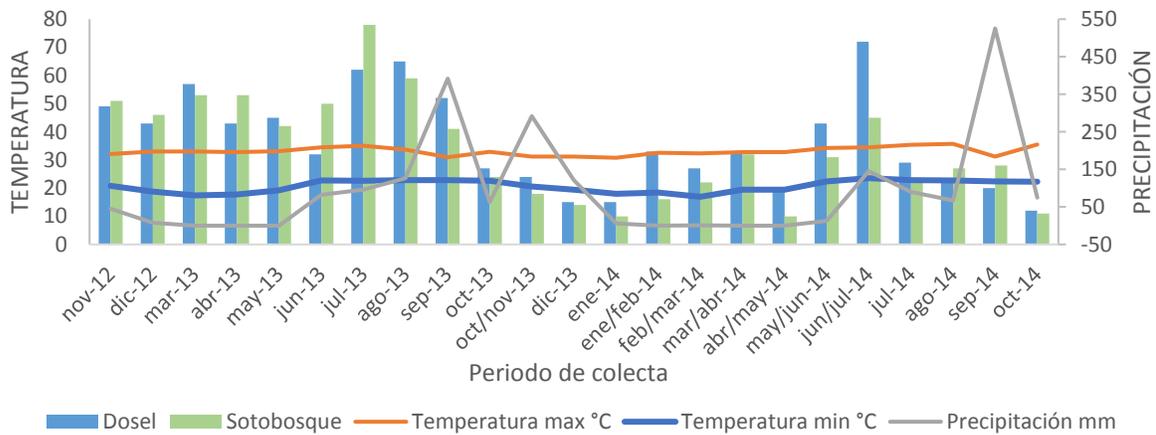


Figura 17. Riqueza del orden Coleoptera (eje de la derecha) en relación con el mes de recolecta, precipitación, temperatura y tipo de estrato (dosel, sotobosque) de la Estación Biológica de Chamela.

Las familias que se recolectaron de manera representativa durante la época de lluvias fueron Chrysomelidae 78%, Elateridae 79%, Histeridae 81%, Mordellidae 92%, Phalacridae 91%, Scarabaeidae 68%, Tenebrionidae 68% y Nitidulidae (60%). Mientras que las familias Curculionidae con 66%, Dermestidae 82%, Laemophloeidae 84%, Passandridae 82%, Staphylinidae 71% Bostrichidae 75% y Trogositidae 59% se encuentran presentes en la época de secas. La subfamilia Scolytinae es la que obtuvo una mayor abundancia con el 45% del total de los ejemplares de la época de secas. Se pueden observar las variaciones de la abundancia mediante la distribución temporal de estas familias (Fig. 18 y 19). Se agrega en el anexo 3 la distribución de las familias restantes.

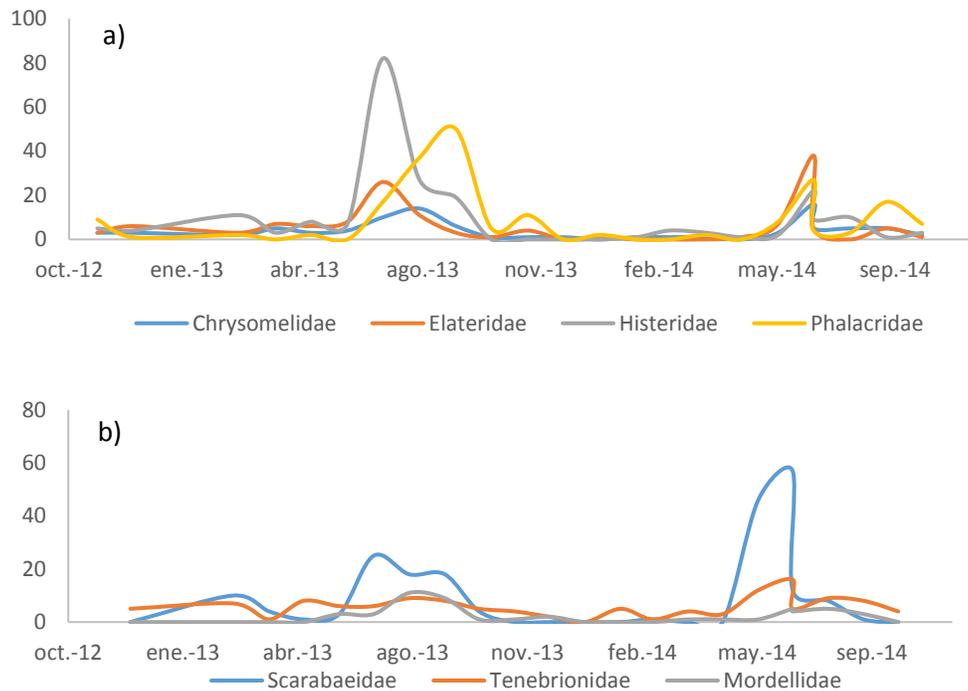


Figura 18. a) y b) Distribución temporal de las 7 familias más representativas de la época de lluvia donde se observa su mayor abundancia entre los meses de junio a septiembre del 2013 y 2014.

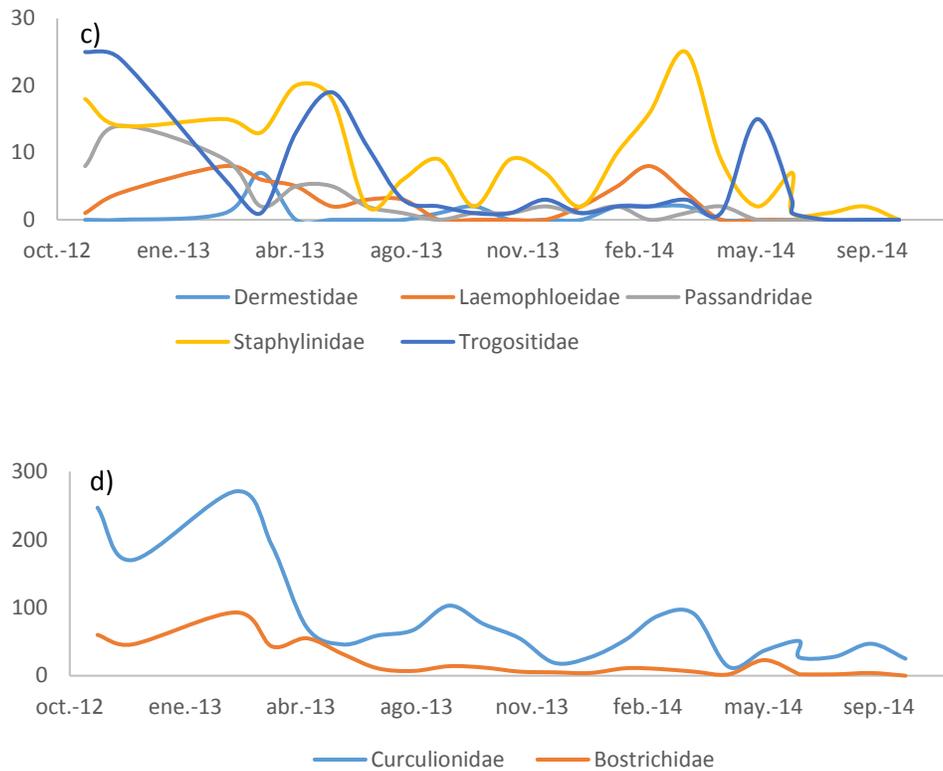


Figura 19. c) y d) Distribución temporal de las 7 familias más representativas de la época de secas donde su mayor abundancia se observa entre los meses marzo a junio del 2013 y 2014.

El análisis de correlación realizado para la abundancia y riqueza y las variables ambientales (Fig. 20) indica que se presentó una correlación positiva entre la riqueza y temperatura con $r= 0.672$ ($p=0.000396$); una correlación positiva entre la abundancia y la temperatura con $r=0.685$ ($p=0.000312$), no se presentó una correlación con la abundancia y la riqueza con respecto a la precipitación con $r=0.036$ ($p=0.870$) entre riqueza y precipitación, y $r=-0.133$ ($p=0.544$) entre abundancia y precipitación.

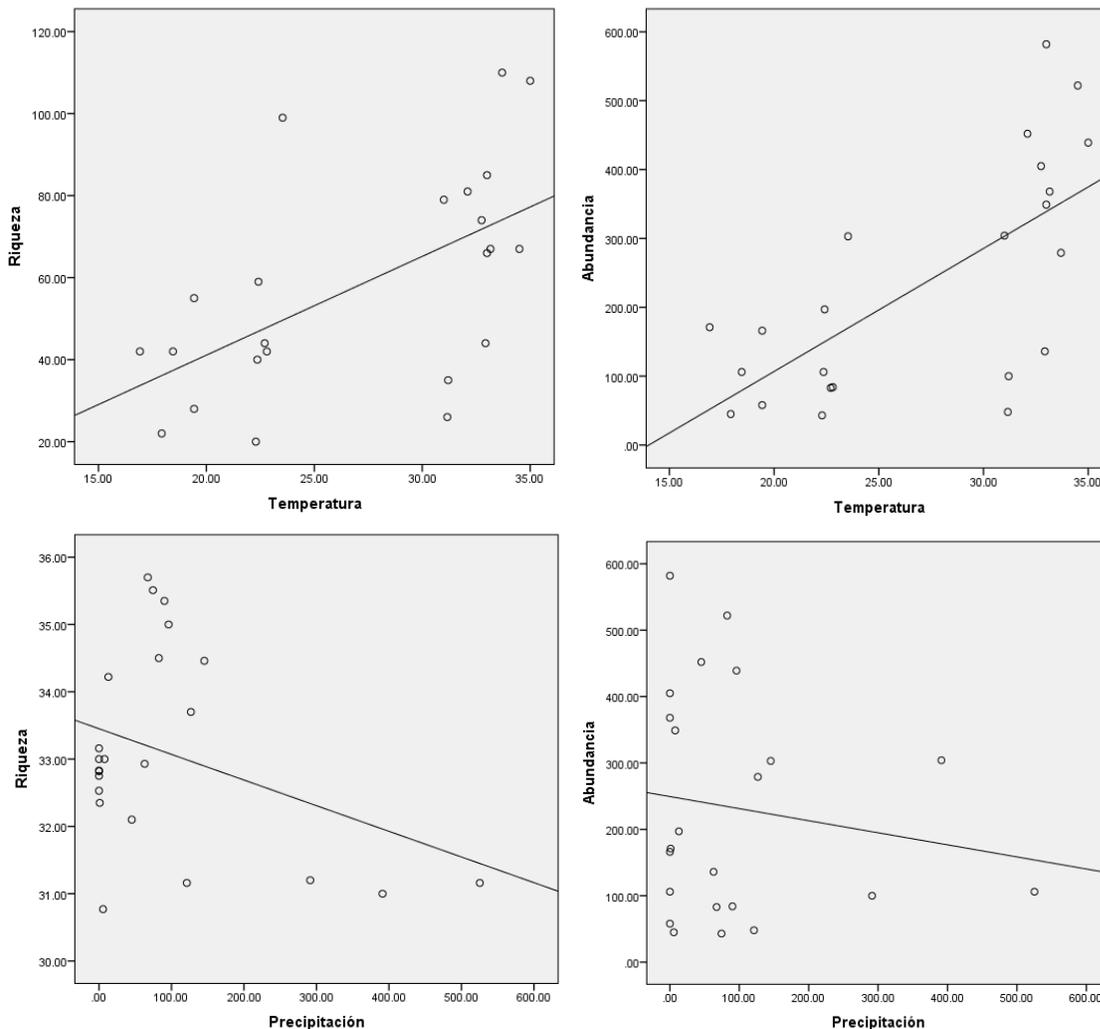


Figura 20. Análisis de correlación realizado para la riqueza y abundancia entre las variables explícitas (precipitación y temperatura).

7.6 Familias indicadoras

Mediante el análisis de especies indicadoras (Ind Val) se reconocieron 3 familias de las 48 como indicadoras para el dosel y 3 familias para el sotobosque, para la época de lluvias de identificaron 7 familias y para la época de secas 5 familias (Cuadro 11).

Las familias que son indicadoras para el dosel en la época de lluvias son Chrysomelidae, Elateridae, Phalacridae, Scarabaeidae y Tenebrionidae; para el sotobosque en época de lluvias son Mordellidae e Histeridae, mientras que en la época de secas en el dosel se reconocieron las familias Bostrichidae, Cleridae,

Passandridae, Monotomidae y Trogossitidae, y para el sotobosque solo se reconoció una familia (Curculionidae) (Cuadro 11).

Cuadro 11: Familias indicadoras del orden Coleoptera con alto valor en IndVal y con valores aleatorios significativamente diferentes a la media calculada en las aleatorizaciones.

	Familia	IndVal	<i>P</i>
Tipo de estrato			
Dosel	Chrysomelidae	67	0.0164
	Cleridae	72.6	0.0198
	Passandridae	83.9	0.0014
Sotobosque	Coccinellidae	46.2	0.13
	Curculionidae	62.2	0.0282
	Histeridae	80.5	0.0034
Estación			
Lluvias	Chrysomelidae	70.1	0.0348
	Elateridae	72.2	0.0338
	Histeridae	76.2	0.032
	Mordellidae	76	0.0022
	Phalacridae	70.6	0.0302
	Scarabaeidae	73.3	0.148
	Tenebrionidae	68.5	0.0016
Secas	Curculionidae	70.8	0.0152
	Dermestidae	42.9	0.048
	Laemophloeidae	63.3	0.0092
	Passandridae	68.8	0.019
	Staphylinidae	68	0.0256
Tipo de estrato por estación			
Dosel – Lluvias	Chrysomelidae	51.6	0.0004
	Elateridae	40	0.038
	Phalacridae	49	0.0032
	Scarabaeidae	53.3	0.0052
	Tenebrionidae	42.5	0.0208
Sotobosque-Lluvias	Histeridae	64	0.00002
	Modellidae	49.8	0.0074
Dosel-Secas	Bostrichidae	40.2	0.028
	Cleridae	52.1	0.0038
	Passandridae	67.9	0.0002
	Monotomidae	37	0.33
	Trogossitidae	44.4	0.0058
Sotobosque-Secas	Curculionidae	45.5	0.0004

8. DISCUSIÓN

El orden Coleoptera presenta una variación de las especies, tanto estacional como verticalmente (Basset *et al.*, 2003), debido a esto, la dominancia en función del tipo de estrato y estacionalidad, se pueden identificar diferentes familias dominantes. Estos resultados concuerdan con otros estudios de Coleoptera en bosques templados (Vance *et al.*, 2003; Ulyshen y Hanula, 2007; Hardersen *et al.*, 2014), donde la estratificación vertical se encuentra definida, por familias de Coleoptera que se encuentran distribuidas en ciertos tipos de estratos.

Las causas probables de la variación estacional del orden Coleoptera pueden estar relacionadas con los distintos tiempos en los que se completan sus ciclos de vida, así como con sus requerimientos ambientales (Gruppe *et al.*, 2008). En cuanto a la estratificación vertical, parecen existir diferencias entre el dosel y el sotobosque, particularmente entre los tipos de recursos, así como en la calidad y cantidad de estos. Se ha documentado que en el dosel se encuentra la mayor cantidad de hojas, flores y frutos, mientras que el sotobosque se encuentra próximo a recursos como la madera, flores y materia en descomposición (Stork y Grimbacher, 2006). En segundo lugar, el microclima de la cubierta del dosel difiere considerablemente al del sotobosque (Turton y Siegenthaler, 2004), dando lugar a condiciones específicas para cada estrato.

Debido a estas características tanto físicas como biológicas se observó que el dosel es el lugar con mayor riqueza durante la época de lluvia, con una clara diferencia en la composición de la comunidad que se presenta en el sotobosque durante esta misma época, por lo que estos patrones pueden reflejar la biología específica de algunas familias de coleópteros.

8.1 Estratos

En estudios anteriores se ha comparado la abundancia y riqueza de insectos entre el dosel y el sotobosque en diversos tipos de vegetación, mostrando que muchos grupos de estos no se distribuyen por igual a lo largo del gradiente vertical (Basset *et al.*, 2003).

En el presente trabajo los resultados señalan que la abundancia y riqueza de especies del orden Coleoptera no muestran diferencias marcadas entre el dosel y el sotobosque, similar a lo observado en los bosques secos de Norte América (Preisser *et al.*, 1998; Ulyshen y Hanula, 2007).

En contraste con esto, otros trabajos han encontrado una mayor abundancia en el sotobosque del bosque de coníferas (Nielsen, 1987; Vance *et al.*, 2003). En cambio las selvas húmedas (Kato *et al.*, 1995; Su y Woods, 2001; Davis *et al.*, 2011; Schroeder *et al.*, 2009) y algunos bosques templados (Maguire *et al.*, 2014) presentan una mayor abundancia en el dosel. Esto sugiere que los patrones de distribución vertical de las comunidades de coleópteros en BTC pueden estar dados por las diferencias físicas del hábitat, proporcionando un hábitat único, fuentes de alimentos únicas y dando lugar a diferencias en la composición de especies y la especialización de estas del hábitat.

La diversidad registrada en este trabajo resultó ser mayor en el dosel en comparación con el sotobosque, esto se debe a que la mayoría de los individuos presentes en el sotobosque pertenecen a la subfamilia Scolytinae con el 39% del total de los individuos capturados para este estrato. Una posible causa es el tipo de hábitos que tienen, ya que la mayoría barrenan bajo la corteza o en el interior de la madera, atacan principalmente troncos, ramas, raíces. Según la especie del hospedero, se pueden dividir en tres grandes grupos: descortezadores, barrenadores xilófagos y barrenadores micófagos (Piña-Luján y Muñoz Vélez, 1981).

Esta diversidad presente dentro el dosel concuerda con diferentes trabajos realizados en diferentes tipos de vegetación, como selvas tropicales y bosques secos (Kato *et al.*, 1995; Su y Woods, 2001; Davis *et al.*, 2011; Schroeder, *et al.*, 2009 y Maguire *et al.*, 2014). Sin embargo, en un trabajo realizado en bosque de coníferas (Vance *et al.*, 2003) se observó una diversidad similar en ambos estratos, Ulyshen y Hanula (2007) realizaron un trabajo en bosque seco, donde encontraron una diversidad mayor en el sotobosque, estas diferencias se pueden atribuir a la heterogeneidad de las especies y a los patrones espaciales en la estructura de cada tipo de bosque (Schroeder *et al.*, 2009).

Algunas observaciones consideran que las condiciones climáticas en el dosel son mucho más variables, incluso durante períodos cortos de tiempo, en comparación a las condiciones climáticas que están cerca del suelo del bosque (Shaw, 2004), por lo que la tolerancia a los rangos de temperatura es importante en la determinación de los patrones de distribución de los artrópodos (Gruppe *et al.*, 2008). Otras características como la exposición a la luz, la temperatura y la velocidad del viento disminuyen de manera constante desde las copas de los árboles al suelo, mientras que la humedad exhibe el patrón opuesto (Parker, 1995; Tal *et al.*, 2008).

La disponibilidad de recursos es otro de los aspectos importantes a considerar, en las fases larvianas de los coleópteros y en la fase adulta de muchos taxones holometábolos, se requieren diferentes hábitats o recursos. Por ejemplo, muchos insectos saproxílicos (Cerambycidae y Buprestidae) habitan en la madera cerca del suelo del bosque en fase larvaria, pero utilizan los recursos del dosel cuando son adultos (Schmidl y Bussler, 2008), por lo que sería apropiado implementar estudios que consideren ambos estados de su vida, así como su asociación con los recursos que se utilizan durante los diferentes estadios de los taxones, para observar y explicar las causas y factores que determinan su distribución vertical durante su desarrollo ontológico.

El 27% de especies se capturaron exclusivamente en el sotobosque y el 32% en el dosel, resultan similares a los obtenidos en un bosque caducifolio templado del sureste de Estados Unidos, donde encontraron diferencias significativas entre la fauna del sotobosque y del dosel, obteniendo especies exclusivas del dosel y del sotobosque (Ulyshen y Hanula, 2007).

El efecto de la distribución vertical del BTC se observa en la estructura de sus comunidades, un ejemplo de esto es que se encontraron familias indicadoras del dosel y del sotobosque, estas familias pueden variar para cada estrato según el tipo de bosque y su ubicación geográfica. En el bosque caducifolio templado, se ha observado que Cerambycidae, Cleridae y Coccinellidae son más abundantes y ricas en especies en el dosel, mientras que Carabidae, Staphylinidae y Curculionidae presentan una mayor riqueza y abundancia cerca del suelo (Ulyshen y Hanula, 2007). En cuanto al bosque tropical, se ha observado que Tenebrionidae y

Nitidulidae suelen ser las familias más abundantes en el dosel, mientras que Staphylinidae y Carabidae lo son en el sotobosque (Kato *et al.*, 1995). Chales y Basset (2005), en un bosque húmedo y en un bosque seco de Panamá, observaron que Chrysomelidae es significativamente más rica en especies en el dosel que en el sotobosque, con un 69% de especies.

En el caso de Scolytinae (Curculionidae), se encuentra con mayor abundancia en el sotobosque del BTC, esto puede deberse a sus hábitos alimenticios y a su función principal es participar en los procesos de descomposición de la materia orgánica, atacando árboles muertos, moribundos, débiles o trocería recién cortada (Equihua y Burgos 2002).

La alta diversidad beta que se presenta en los distintos bosques y, la distribución vertical de algunas familias de coleópteros, coincide con la congruencia de sus hábitos de vida, tales como la alimentación y reproducción, así como también las interacciones que presentan, como la depredación y la competencia (Ulyshen, 2011). Por ejemplo, las familias Staphylinidae y Curculionidae, presentes en el sotobosque del BTC, también se encuentran en el sotobosque de la selva tropical de Sarawak (Kato *et al.*, 1995) y en el bosque caducifolio templado (Ulyshen y Hanula, 2007). De la misma forma la familia Tenebrionidae se encuentra en el dosel del BTC al igual que en el dosel de la selva húmeda de Sarawak; y la familia Chrysomelidae se encuentra en el dosel del bosque húmedo y seco en Panamá (Charles y Basset, 2005).

Los estudios sobre patrones de distribución vertical de los artrópodos revelan comunidades muy estratificadas (Kato *et al.*, 1995). Estos patrones están determinados por múltiples factores que actúan simultáneamente (tiempo, estructura del bosque, composición de la comunidad vegetal, gradientes climáticos, disponibilidad de recursos, interacciones inter-específica y habilidades de dispersión, de proximidad a los sitios de emergencia, zonas de vuelo abiertas) (Ulyshen, 2011).

El tiempo es una de las mayores fuentes de variabilidad en la distribución vertical, en primer lugar los doseles forestales se vuelven cada vez más complejos estructuralmente a medida que avanza la sucesión de árboles con la edad (Ulyshe,

2011). Los doseles de bosques viejos contienen una mayor variedad de hábitats y recursos que los de bosques jóvenes (Brokaw y Lent, 1999).

En segundo lugar, los cambios estacionales característicos de los bosques tropicales caducifolios son más drásticos que en cualquier otro tipo de bosque (Trejo y Dirzo, 2002), con implicaciones importantes para la distribución vertical de los artrópodos.

8.2 Estacionalidad

Los resultados muestran que la abundancia es similar en ambas épocas del año, sin embargo el 45% de los individuos capturados en la época de secas pertenecen a la subfamilia Scolytinae, mientras que en la época de lluvias representa solo el 25%, esto se puede deber a que las frecuentes y fuertes lluvias no favorecen el desarrollo de algunos descortezadores, ya que estas los matan y arrastran antes de que ovipositen, por otro lado se ha señalado que la sequía como el factor más importante en el desarrollo de los descortezadores (Piña-Luján y Muñiz Vélez, 1981).

Las familias más abundantes en la época de lluvias como Chrysomelidae, Elateridae y Scarabaeidae, así como también la familia Staphylinidae que se encuentra en la época de secas, muestran el mismo patrón en Acahuizotla, Guerrero en los mismos periodos estacionales (González-Ramírez, 2014). Esto se puede relacionar con las condiciones ambientales presentes en cada época, siendo estas las apropiadas para cada tipo de familia. Por ejemplo la familia Scarabaeidae en otros estudios realizados en tipos de vegetación distinta, muestra este mismo patrón (Labidi *et al.*, 2012).

La riqueza de las especies fue mayor en la época de lluvias, en comparación con la época de secas. Las familias como Carabidae, Chrysomelidae, Curculionidae y Elateridae son las más ricas en época de lluvias, al igual que los datos encontrados en la Sierra de Huautla, Morelos (Zurita-García, 2004) y Acahuizotla, Guerrero (González-Ramírez, 2014). Mientras que las familias Cleridae, Curculionidae y Staphylinidae son ricas en la época secas coincidiendo también con lo obtenido en Acahuizotla, Guerrero (González-Ramírez, 2014).

Se observa que la diversidad de Coleoptera es mayor durante la época de lluvias, como ocurre en San Pablo, Brasil (Gnaspini *et al.*, 2000), utilizando el mismo tipo de métodos (trampas de intercepción) y en Acahuizotla, Guerrero (González-Ramírez, 2014), donde se utilizó otro tipo de muestreo (trampas de caída), lo que sugiere que las condiciones climáticas pueden interferir tanto con la abundancia como en la riqueza de coleópteros.

La variación estacional de la composición de las comunidades está relacionada con cambios en los factores climáticos (temperatura y precipitación) que afectan a la actividad y el desarrollo (Landin 1961, Hanski y Cambefort 1991). Los índices de Bray-Curtis y de Jaccard muestran un alto recambio de las especies de Coleoptera entre las estaciones, lo que indica que se presentan diferentes comunidades temporales (Agoglitta, *et al.*, 2012, Labidi, *et al.*, 2012).

En los resultados se presentan familias indicadoras para cada época del año (cuadro 6), lo que indica que no hay una sola temporada que sea mala para todas las especies. Muchas plantas tropicales florecer y dar frutos durante la temporada seca y por lo tanto proporcionar recursos estacionales para los insectos polinizadores, frugívoros, y depredadores de semillas. Por el contrario, las lluvias pueden destruir los sitios de anidación y de oviposición insectos que viven en el suelo. Para las especies carroñeras, al final de una larga y seca temporada marca un pico en la abundancia de las canales de vertebrados. Por lo tanto el hábitat de los insectos, así como la disponibilidad de los sitios de alimentación y de oviposición, puede verse influida profundamente por los ritmos estacionales (Denlinger, 1986; Chesson y Huntly 1997).

Un ejemplo es la familia Elateridae que se presenta en agregaciones abundantes unas pocas semanas durante la época de lluvias, donde muchas de las especies se alimentan de frutos maduros, néctar, polen, partes florales, cuerpos fructíferos de ascomicetos, nectarios extra-florales y secreciones radiculares. (Zurita-García *et al.*, 2014). Otro ejemplo es la familia Chrysomelidae en la que su ciclo de vida se correlaciona con el ciclo de su planta hospedera (García-Ocejo *et al.*, 1992).

En el caso de Scolytinae (Curculionidae), que se presenta con mayor abundancia en la época de secas, se sabe que las fuertes y frecuentes lluvias no favorecen su desarrollo, en cambio se ha señalado que las sequías son un factor favorable para este (Piña-Luján y Muñiz-Vélez, 1981).

8.3 Estrato por estacionalidad

Uno de los factores que pueden explicar los patrones de distribución vertical es la historia de vida, es decir las familias que se encuentran en el dosel en época de lluvias y las familias que se encuentran en el mismo estrato en época de secas (cuadro 6), tienen historias de vida distintas, lo que hace que la composición de las comunidades cambie. Lo mismo sucede dentro del sotobosque, en época de lluvias encontramos a Histeridae y Modellidae, y en época de secas a Curculionidae (Scolytinae).

Estudios realizados en distintos tipos de vegetación han encontrado que existe una clara estratificación en distintos grupos de insectos (Sutton y Hudson 1980; Sutton, *et al.*, 1983; Vance *et al.*, 2003; Chung, 2004; Charles y Basset, 2005; Deloya y Ordóñez-Reséndiz, 2008; Davis *et al.*, 2011; Ulyshen y Hanula, 2007; y Maguire *et al.*, 2014), la determinación de estos intervalos verticales deben ser un primer paso en cualquier estudio que trate de la dinámica de las comunidades en los bosques (Davis *et al.*, 2011).

En el BTC y BTSc de Chamela se encontró que el dosel juega un papel crucial en la manifestación de la diversidad, ya que en ellos se encuentra la mayor riqueza y diversidad de coleópteros, este hábitat provee características específicas tanto bióticas como abióticas. Esta relación entre la heterogeneidad ambiental y biológica se evidencia mediante los análisis de diversidad.

8.4 Fenología

Una característica muy evidente de los bosques tropicales caducifolios es la marcada estacionalidad que determina los ciclos de vida de los animales y de las plantas.

En el BTC se ha registrado la mayor abundancia y riqueza de especies del orden Coleoptera, durante la temporada de lluvias (Chemsak y Noguera, 1993;

Noguera *et al.*, 2002; Zaragoza-Caballero, 2004a, 2004b, 2004c; Noguera *et al.*, 2007; Deloya y Ordóñez-Resendiz, 2008; Noguera *et al.*, 2009; Noguera *et al.*, 2012; Pérez-Hernández, 2012; González-Ramírez, 2014), lo que concuerda con los resultados de este trabajo, ya que se colectaron 76.5% de las especies en la época de lluvias, mientras que en la época secas se colectaron el 52%.

Las familias representativas durante la época de lluvias son Chrysomelidae, Elateridae, Histeridae, Mordellidae, Phalacridae, Scarabaeidae, Tenebrionidae y Nitidulidae. Este patrón de actividad ha sido reportado para la familia Elateridae en BTC de la Sierra de Huautla, Morelos (Zurita-García, 2004) y en el matorral xerófilo de *Senecio praecox* del pedregal (Zaragoza-Caballero, 2009).

La mayoría de las especies de la familia de Chrysomelidae se observan en primavera, entre abril y agosto (García-Ocejo *et al.*, 1992; Zaragoza-Caballero, 2009). La familia Mordellidae tiene un porcentaje alto (89%) de captura durante el periodo de abril a julio, sin registro de actividad en los meses de diciembre, enero y febrero (Jackman y Nelson, 1995; Zaragoza-Caballero, 2009), coincidiendo así su presencia con el periodo de floración de la mayoría de las plantas.

Por otro lado, la familia Histeridae ha sido encontrada con mayor abundancia en los meses secos, particularmente entre marzo y mayo en el BTC de Jalisco (Naranjo-López y Navarrete-Heredia, 2011); en cambio, en este estudio fue más abundante en los meses de julio y agosto. Se ha observado que la actividad de la familia Scarabaeidae dependiendo del grupo las especies pueden predominar en la época de lluvias en los meses de menor precipitación o en los meses secos (Agoglitta, *et al.*, 2012). Dentro del BTC en Jalisco (Naranjo-López y Navarrete-Heredia, 2011) y en el matorral xerófilo de *Senecio praecox* del pedregal (Zaragoza-Caballero, 2009), se observa este patrón, mientras que en Acahuizotla, Guerrero, solo se presenta en la época de lluvias (González-Ramírez, 2014).

La familia Tenebrionidae ha sido reportada con mayor abundancia en la época de secas en Sierra de Huautla, Morelos (Cifuentes-Ruiz, 2009), mientras que en Acahuizotla, se reporta su presencia en ambas épocas (González-Ramírez, 2014), lo que concuerda con las observaciones de Catarino y Seva-Román (1990),

donde hay períodos de actividad bastante largos (primavera-otoño), mientras que otras especies solo se restringen a los meses de abril, junio y julio.

Las familias Curculionidae, Dermestidae, Laemophloeidae, Passandridae, Staphylinidae, Bostrichidae y Trogositidae, fueron encontradas en la época de secas en el presente estudio.

Estos resultados son similares a los reportados para la familia Staphylinidae en Acahuizotla, Guerrero (González-Ramírez, 2014) donde se observó un 92% de presencia en época de secas, y en el Pedregal, donde se reporta su mayor abundancia en el mes de marzo (Zaragoza-Caballero, 2009). Sin embargo, en la Sierra de Huautla se reporta que la riqueza y abundancia de la familia Staphylinidae son más altas en la época de lluvias (Jiménez-Sánchez, 2009).

Con respecto a las familias restantes, en las cuales la abundancia no supera más de 10 individuos, no fue posible observar la fenología a lo largo del año, por lo que para contribuir al conocimiento específico de la fenología de estas familias, deben implementarse más muestreos con características adecuadas para la recolecta de representantes de cada una de ellas.

La temperatura es un factor que actúa independientemente, y que afecta la presencia de organismos, para la mayoría de los insectos, la temperatura media diaria es mucho menos importante que la temperatura durante una parte de selección del día. Así, las temperaturas durante el día, noche, o incluso períodos más específicos puede llegar a ser más útiles indicadores de temporada (Denlinger, 1986). En este trabajo se observó que a mayor temperatura mayor número de especies del orden Coleoptera, siendo la temperatura máxima alrededor de los 35 °C, esta temperatura se presta en los meses de julio, junio y agosto. Sin embargo, no se presentan registros de coleópteros en temperaturas que van de 23 a 31°C, esto es debido a que esas condiciones de temperatura no se presentaron registradas como temperatura máxima durante los meses de colecta.

La precipitación no fue un factor que determinara la abundancia de los coleópteros, estos resultados son similares a los obtenidos por Del Toro y Méndez (2007) al estudiar tres especies de insectos plaga asociados al cultivo del tabaco. Sin embargo, el aumento en el crecimiento de plantas estimulado por las lluvias

ofrece una gran cantidad de nuevos recursos alimenticios, para muchos insectos fitófagos (Denlinger, 1986), observa que promedio, la precipitación pluvial tiene un efecto en la abundancia de las comunidades de artrópodos tres semanas después de su comienzo, por lo que la disponibilidad de agua provoca cambios en el desarrollo, la reproducción y la conducta de los insectos (Denlinger, 1986; Tanaka y Tanaka, 1982).

Las trampas de intercepción de vuelo utilizadas en este muestreo, son una forma de explorar el BTC y BTSc siendo una región normalmente no accesible por lo que con este tipo de muestreo se puede dar una idea de la diversidad presente y revelar ciertos patrones ecológicos. Este muestreo puede ser complementado con diferentes tipos de recolecta, por ejemplo la colecta directa, debido a que se recolectaron familias con pocos representantes y algunas simplemente no fueron recolectadas, a pesar de que se encuentran reportadas en la literatura dentro de la zona de muestreo.

En este sentido, las Cantharidae debido a sus hábitos de vida, no requieren transportarse largas distancias mediante el vuelo, o en caso de algunas especies de la familia Tenebrionidae y en especial la familia Passalidae su capacidad de vuelo se ha perdido, por lo que este tipo de muestreo no es ideal para su recolecta y requieren de otro tipo de técnicas para su estudio.

9. CONCLUSIONES

La distribución vertical de coleópteros del BTC y BTSc ha sido poco estudiada en comparación con los que habitan en otros tipos de vegetación, en este trabajo se observó que la diversidad y la composición de las comunidades de Coleoptera cambian en función de los estratos verticales y las estaciones, dicha variación puede estar relacionada tanto con restricciones biológicas de las especies, como con las condiciones macro y microambientales del bosque.

La diversidad alfa se presenta con un mayor número de especies efectivas en el dosel en comparación con el sotobosque; en el dosel del sitio 3BTC presenta 61 especies efectivas, seguido del sitio 2BTSc 51 especies efectivas y el sitio 1BTSc con 41 especies efectivas.

Los índices de diversidad beta (Jaccard y Bray-Curtis) mostraron que las trampas de dosel de los tres sitios, son más similares entre sí que a las trampas de sotobosque y, viceversa.

La diversidad alfa de Coleoptera por estacionalidad es mayor en la época de lluvias con 67.49 especies efectivas, en comparación con la época de secas con tan solo 44.03 especies efectivas.

Existen diferencias en la composición de especies en los dos tipos de estratos (dosel y sotobosque) dependiendo de la época ya sea lluvias o secas, obteniendo una mayor diversidad en ambos estratos en la época de lluvias.

Se identificaron familias indicadoras para cada tipo de estrato así como también para la estacionalidad.

La fenología de las especies de Coleoptera presente en el BTC y BTSc dentro de la Estación de Biología de Chamela, es dirigida principalmente por la época de lluvias, donde se encontró la mayor abundancia y riqueza.

La temperatura ambiental se encontró correlacionada de manera positiva con las variables de respuesta (riqueza y abundancia). La precipitación pluvial no presentó correlación con ninguna de las variables, sin embargo, esta puede estar relacionada indirectamente con el aumento en el crecimiento de las plantas estimulado por las lluvias ofreciendo una gran cantidad de nuevos recursos alimenticios.

10. LITERATURA CITADA

- Agoglitta, R., Moreno, C.E., Zunino, M., Bonsignori, G. y M., Dellacas. 2012. Cumulative annual dung beetle diversity in Mediterranean seasonal environments. *Ecological Research* 27: 387–395.
- Arias, D.M., Dorado, O. y B., Maldonado. 2001. Diversidad e importancia de la selva baja caducifolia. Reserva de la biosfera sierra de Huautla. *Biodiversitas* 7:7-10.
- Arnett, R. H., Thomas, M. C., Skelley, P. E. y J. H. Frank (eds). 2002. *American Beetles, Volumen 2, Poliphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea*. CRP Press, Boca Raton, Florida. 861 p.
- Ayala, R. 2004. Fauna de abejas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) En: *Artrópodos de Chamela*. Instituto de Biología, García-Aldrete A. N. y R. Ayala (eds.) Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Badii, M. H., Landeros, J., y E., Cerna. 2008 Patrones de asociación de especies y sustentabilidad. *International Journal of Good Conscience*. 3(1): 632-660
- Basset, Y., Hammond, P. M., Barrios, H., Holloway, J. D. y S. E., Miller. 2003. Vertical stratification of arthropod assemblages. En Basset, Y., Novotny, V., Miller, S. E., y Kitching R. L. (eds.), *Arthropods of tropical forest; Spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy*. Cambridge University Press, United Kingdom, p. 17-27.
- Beard, J.S. 1946. Los climax de vegetación en la América tropical. *Revista facultad nacional de agronomía Medellín*, 6: 225-293.
- Beutel, R.G., Friedrich, F., Ge, S. Q. y X. K. Yang. 2014. *Insect Morphology and Phylogeny*. De Gruyter Graduate, Berlin/Boston. p. 533
- Bezaury-Creel, J. Las Selvas secas del Pacífico mexicano en el contexto mundial. En *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*, G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury Creel y R. Dirzo (eds.). Fondo de Cultura Económica/ CONABIO, México, D. F. p. 21-40.
- Boiteau, G., Bousquet, Y. y W.P.L., Osborn. 1999. Vertical and temporal distribution of Coccinellidae (Coleoptera) in flight over an agricultural landscape. *Canadian Entomologist* 131: 269-277.

- Bouchard, P., Bousquet Y., Davies A.E., Alonso-Zarazaga M.A., Lawrence J.F., Lyal C.H.C., Newton A.F., Reid C.A.M., Schmitt M., Ślipiński S.A. y A.B.T., Smith. (2011) Family-group names in Coleoptera (Insecta). *ZooKeys* 88: 1–972.
- Brokaw, N.V.L. y R.A., Lent. 1999. Vertical structure. In: Hunter, M.L. (ed.), and *Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 373–399.
- Brusca, R. C., y G. J., Brusca. 2003. *Invertebrates*. Segunda edición. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Massachusetts, USA. p 599.
- Bueno-Soria, J. 2004. Trichoptera (Insecta). En: *Artrópodos de Chamela*. Instituto de Biología, García-Aldrete A. N. y R. Ayala (eds.) Universidad Nacional Autónoma de México, México, p.171-179.
- Bullock, S., Mooney H. y E., Medina (eds.). 1995. *Seasonally dry forests*. Cambridge University press Cambridge, 455 p.
- Búrquez, A., Martínez-Yrizar, A., Felger, R.S. y D., Yetman.1999. Vegetation and habitat diversity at the southern edge of the Sonoran Desert. Pp. 36-67. En: *Ecology of Sonoran Desert Plants and Plant Communities*. Robichaux, R.H. (ed.). University of Arizona Press, Tucson Az.
- Catarino, C. M. y E. Seva Román. 1990. Ciclos estacionales de actividad y modelos espaciales en las poblaciones de Coleoptera tenebrionidae de las dunas costeras de la playa de El Saladar (Alicante-Elche, SE. de España). *Mediterránea: serie de estudios biológicos*, ISSN-e 1130-6203, N°. 12, 97-11.
- Ceballos, G. y A., García. 1995. Conserving Neotropical diversity: the role of dry forests western Mexico. *Conservation Biology* 9:1349-1356.
- Cervantes, S. L. 1988. Intercepción de lluvia por el dosel en una comunidad tropical. *Ingeniería Hidráulica en México*, II época 77: 5-17.
- Cervantes-Peredo, L y H., Brailovsky. 2004. Listado de Lygaeidae (Heteroptera). En: *Artrópodos de Chamela*. Instituto de Biología, García-Aldrete A. N. y R. Ayala (eds.) Universidad Nacional Autónoma de México, México, p. 83-105.

- Chao, A. y T.J., Shen. 2003. Nonparametric estimation of Shannon's index of diversity when there are unseen species in simple. *Environmental and Ecological Statistics*. 10:429-433.
- Chao, A. y L., Jost. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93:2533–2547.
- Charles, E. y Y., Basset. 2005. Vertical stratification of leaf-beetle assemblages (Coleoptera: Chrysomelidae) in two forest types in Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 21:329–336.
- Chemsak, R. K. y J. A. Coddington. 1993. Annotated checklist of the Cerambycidae, Jalisco, Mexico (Coleoptera), with descriptions of new genera and species. *Folia Entomológica Mexicana*. N. 89, pp 55-102.
- Chesson, P. y N. Huntly. 1997. The roles of harsh and fluctuating conditions in the dynamics of ecological communities. *American Naturalist* 150:519–553.
- Chung, A.Y.C. 2004. Vertical stratification of beetles (Coleoptera) using flight intercept traps in a lowland rainforest of Sabah, Malaysia Sepilok. *Bulletin* 1: 29-41
- Cifuentes-Ruiz, P. 2009. Distribución temporal de Tenebrionidae (Insecta: Coleoptera) en una localidad de bosque tropical caducifolio en la reserva de la biosfera sierra de Huautla, Morelos. Tesis de Maestría, Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 95 pp.
- Cruz, M. S. G. 2002. Coleópteros acuáticos de tres arroyos de la Reserva de la Biosfera "Sierra de Huautla", en el estado de Morelos, México. Tesis Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. México. 69 pp.
- Colwell, R.K. 2013. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 9.1 Guía de usuario y aplicaciones en <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Colwell, R.K., A. Chao, N.J. Gotelli, S. Lin, C.X. Mao, R.L. Chazdon y J.T. Longino. 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation, and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology* 5:3–21.

- Davis, A.J., Sutton, S.L. y M.J.D., Brendell. 2011. Vertical distribution of beetles in a tropical rainforest in Sulawesi: the role of the canopy in contributing to biodiversity. *Sepilok Bulletin* 13 y 14: 59-83.
- Del Toro Borrego, M. y A., Méndez. 2007. Influencia de la temperatura media, humedad relativa y precipitaciones en el comportamiento de tres especies de insectos plagas asociados al cultivo del tabaco al sol en el municipio de puerto padre *Fitosanidad*, vol. 11, núm. 1:19-24.
- Delgado, L. y J., Márquez. 2006. Estado del conocimiento y conservación de los coleópteros Scarabaeoidea (Insecta) del estado de Hidalgo, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 22 (2): 46-56.
- Dehlinger, D. L. 1986. Dormancy in tropical insects. *Annual Review of Entomology*, 31: 239-264.
- Deloya, C. y M.A., Morón. 1994. Listados Faunísticos de México V. Coleópteros lamelicornios del Distrito de Jojutla, Morelos, México (Melolonthidae, Scarabaeidae, Trogidae y Passalidae). Instituto de Biología, UNAM, México, D.F., p. 7-47.
- Deloya, C. y M. M., Ordóñez-Resendiz. 2008. Escarabajos (Insecta: Coleoptera) En: *Agroecosistemas Cafetaleros de Veracruz, biodiversidad, manejo y conservación*. Manson, R.H., Hernández-Ortiz, V., Gallina, S. y K., Mehltreter (eds.). Instituto de Ecología A.C. (INECOL) e Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT), México, 348 p.
- Dirzo, R. y G., Ceballos. 2010. Las selvas secas de México: un reservorio de biodiversidad y laboratorio viviente. En *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*, Ceballos, G., Martínez, L., García. A., Espinoza, E., Bezaury Creel, J. y R. Dirzo (eds.). Fondo de Cultura Económica/ CONABIO, México, D.F. p. 13-17.
- Dufrene, M. y P., Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67:345-366
- Durán, E., Balvanera, P., Lott, E., Segura, G., Pérez-Jiménez, A., Islas, A., y M., Franco. 2002. Estructura, composición y dinámica de la vegetación. En: *Historia Natural de Chamela*. F.A. Noguera, J. H. Vega-Rivera, A.N. García-Aldrete y M. Quesada-Avenidaño (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Pp. 443-472.

- Equihua M., A. y S.A., Burgos. 2002. Scolytidae. pp. 539-557. In: Llorente. B. J. & J. J. Morrone (Eds.). Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento Vol. III. CONABIO-IBUNAM. México.
- Flores, V. O. y P. Geréz. 1994. Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo. 2da edición. CONABIO-UNAM, México, 463p.
- Gaston, K.J., Gauld I.D. y P., Hanson. 1996. The size and composition of the hymenopteran fauna of Costa Rica. *Journal of Biogeography* 23:105-113.
- García, E. 1988. Modificaciones al Sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, Universidad Autónoma de México, México, D.F.
- García-Aldrete, A. N. y R., Ayala. (eds.) 2004. Artrópodos de Chamela. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, México, 227p.
- García-Aldrete, A. 2004. Descripciones de especies de Psocoptera y adiciones de la fauna. En: Artrópodos de Chamela. Instituto de Biología, García-Aldrete A. N. y Ayala, R. (eds.) Universidad Nacional Autónoma de México, México, p. 107-125.
- García-Ocejo, A., Gurrea, P. y Petitpierre, E., 1992. Chrysornelidae (Coleoptera) de la sierra de Gredos (Sistema Central): datos faunísticos, ecológicos y fenológicos. *Miscellanea zoológica* 16: 81-92.
- García-Oliva, F., Ezcurra y L. E., Galicia. 1991. Pattern of rainfall distribution in the Central Pacific coast of Mexico. *Geografiska Annaler* 73: 179-186.
- García-Oliva, F., Camou A. y J. M., Maass. 2002. El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. En: Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología. F. A. Noguera, M. Quesada, J. Vega y A. Garcia- Aldrete (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, Pp. 3-10.
- Gentry, A.H. 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15: 154.
- Gnaspini, P.; R. B. Francini-Filho & M. R. Burgierman. 2000. Abundance and seasonal activity of beetles (Coleoptera) in an Atlantic Forest reservation in São Paulo (Brazil). *Revista Brasileira de Entomologia* 44: 115–127.

- González-Ramírez, M. 2014. Análisis de la biodiversidad y fenología de coleóptera en el bosque tropical caducifolio en Acahuizotla, Guerrero. Tesis de licenciatura, Fes Zaragoza Nacional Autónoma de México, México, D.F. 95 pp.
- González-Soriano, E., Delgado-Hernández, O. y G. L., Harp. 2004. Libélulas de la Estación de Biología Chamela (Insecta. Odonata). En: Artrópodos de Chamela. Instituto de Biología, García-Aldrete A. N. y R. Ayala (eds.) Universidad Nacional Autónoma de México, México, p. 37-61.
- González-Soriano, E., Noguera, F. A., Zaragoza-Caballero, S., Morales-Barrera, M.A., Ayala-Barajas, R., Rodríguez-Palafox, A. y E., Ramírez-García. 2008. Odonata diversity in a tropical dry forest of Mexico. 1. Sierra de Huautla, Morelos. *Odonatologica* 37:305-315.
- González-Soriano, E., Noguera, F. A., Zaragoza-Caballero S. y E. Ramírez-García. 2009. Odonata de un bosque tropical caducifolio: sierra de San Javier, Sonora, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 341-348.
- Gruppe, A., Gofiner, M., Engel, K. y U., Simon. 2008. Vertical and horizontal distribution of arthropods in temperate forests. In: Floren, A., Schmidl, J. (Eds.), *Canopy Arthropod Research in Europe*. Bioform Entomology, Nuremberg, pp. 383–405.
- Hanski I. y Y. Cambefort. 1991. Competition in dung beetles, 481 ppIn. Hanski I., Cambefort Y. *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Hardersen S., Curletti, G., Leseigneur, L., Platia, G., Liberti, G., Leo, P., Cornacchia, P., y E. Gatti. 2014. Spatio-temporal analysis of beetles from the canopy and ground layer in an Italian lowland forest. *Bulletin of Insectology* 67 (1): 87-97.
- Jackman, J.A. y C.R. Nelson. 1995. Diversity And Phenology Of Tumbling Flower Beetles (Coleoptera, Mordellidae) Captured In A Malaise Trap. *Entomological News* 106:97-107.
- Jiménez-Sánchez, E., Zaragoza-Caballero, S. y F. A. Noguera. 2009. Variación temporal de la diversidad de estafilínidos (Coleoptera: Staphylinidae) nocturnos en un bosque tropical caducifolio de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 157- 168.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113: 363-375.

- Kato, M., T. Inoue, A. A. Hamid, T. Nagamitsu, M. B. Merdek, A. R. Nona, T. Itino, S. Yamane y T., Yumoto. 1995. Seasonality and vertical structure of light-attracted insect communities in a dipterocarp forest in Sarawak. *Researches on Population Ecology* 37:59-79.
- Labidi, I., F. Errouissi y S. Nouria. 2012. Spatial and Temporal Variation in Species Composition, Diversity, and Structure of Mediterranean Dung Beetle Assemblages (Coleoptera: Scarabaeidae) Across a Bioclimatic Gradient. *Environmental Entomology* 41(4): 785-801.
- Landin B.O., 1961. Ecological studies on dung beetles (Col. Scarabaeidae). *Opusc. Entomol. (suppl.)*. 19: 1–227
- Leschen, R.A.B., Beutel, R.G. y J.F. Lawrence. 2010. *Handbook of Zoology, Coleoptera, Beetles, Volume 2: Morphology and Systematics*. Walter de Gruyter, Berlin, Germany. 786 p.
- Llorente, J. y J.J., Morrone (eds.). 2002. *biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. Vol. III. Las prensas de ciencias, Facultad de Ciencias. UNAM. México D.F 69pp.
- Llorente-Bousquets, J., y S. Ocegueda. 2008. Estado de conocimiento de la biota. En: *Capital natural de México*, vol. 1: Conocimiento actual de la biodiversidad. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad, México pp. 283-322.
- Lott, E.J. 1985. *La Estación de Biología Chamela, Jalisco. Listados Florísticos de México III*. Instituto de Biología, UNAM. México.
- Lott E.J. y T.H. Atkinson. 2002. Biodiversidad y fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco. En: *Historia Natural de Chamela*. F.A. Noguera, J. H. Vega-Rivera, A.N. García-Aldrete y Quesada-Avenidaño, M. (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Pp 83-97.
- Lott, E.J. y T.H., Atkinson. 2006. Mexican and Central American seasonally dry tropical forests: Chamela-Cuixmala, Jalisco, as a focal point for comparison. Pp. 315-342. En: *Neotropical savannas and seasonally dry forests; plant diversity, biogeography, and conservation*. R.T. Pennington, G.P. Lewis y J.A. Ratter (eds.). CCR Press, Boca Raton, Florida.

- Lott, E.J. y T. H., Atkinson. 2010. Diversidad florística En Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México, G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury Creel y R. Dirzo (eds.). Fondo de Cultura Económica/ CONABIO, México, D. F. p. 63-76.
- Maguire, D. Y., Robert, K., Brochu, K., Larrivéé, M., Buddle, C.M. y T. A., Wheeler. 2014. Vertical Stratification of Beetles (Coleoptera) and Flies (Diptera) in Temperate Forest Canopies. *Entomological Society of America*, 43(1):9-17.
- Majka, C.G. y D. Langor (2011) the byrrhidae (Coleoptera) of Atlantic Canada. *Acadian Entomological Societ* 7: 32-43.
- Márquez J. 2004. Colección de coleópteros del Centro de Investigaciones Biológicas, UAEH. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. México.
- Miranda J. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 28: 29-179.
- Maass, J.M.1995. Tropical deciduous forest conversión to pasture and agricultura. In: S.H. Bullock, H.A. Mooney y Medina (eds.) *Seasonally Dry Tropical Forest*, Cambridge U. press. 399-422 pp.
- MacGregor, I. y M.E., Payton. 2013. Contrasting diversity values: statistical inferences based on overlapping confidence intervals. *PLoS ONE* 8: e56794 doi:10.1371/journal.pone.0056794
- McCune B., y M. J., Mefford. (1999) PC-ORD for windows multivariate analysis of ecological data V.4.0. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon.
- Mendoza, G. y V., Jerez. 2001. Coleopteros asociados a *Peumus boldus* Mol. En la Reserva Nacional Isla Mocha. Chile (Insecta-Coleoptera). *Gayana (Concepc.)* 65 (2): 129-136pp.
- Miranda, F. y Hernández-Xolocotzi. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 23. C.P. SARH. México.
- Moreno, C.E., F. Barragán, E. Pineda y N.P., Pavón. 2011. Reanalizando la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 82: 1249-1261.

- Morón. M.A. 2004. Escarabajos, 200 millones de años de evolución. Instituto de Ecología, A.C. y Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza España. 204 pp.
- Naranjo-López, A.G. y J. L., Navarrete-Heredia. 2011. Coleópteros necrócolos (Histeridae, Silphidae y Scarabaeidae) en dos localidades de Gómez Farías, Jalisco, México. *Revista Colombiana de Entomología* 37 (1): 103-110.
- Navarrete-Heredia, J. L. y H.E., Fierros-López, 2001. Coleoptera de México: Situación actual y perspectivas de estudio. p. 1-13. En: *Tópicos sobre Coleoptera de México*. Navarrete-Heredia, JL, H.E Fierros-López y A Burgos Solorio (eds.). Centro de Zoología, Universidad de Guadalajara.
- Nielsen, B. O. 1987. Vertical distribution of insect populations in the free air space of beech woodland. *Entomologiske Meddelelser*, 54:169–178.
- Noguera, F. A., Zaragoza-Caballero, S., Chemsak, J. A., Rodríguez-Palafox, A., Ramírez, E., González-Soriano, E. y R., Ayala. 2002. Diversity of the family Cerambycidae (Coleoptera) of the tropical dry forest of Mexico. I. Sierra de Huautla, Morelos. *Annals of the Entomological Society of America* 95:617-627.
- Noguera, F. A., Chemsak, J. A., Zaragoza-Caballero, S., Rodríguez-Palafox, A., Ramírez-García, E. González-Soriano, E. y R., Ayala. 2007. A faunal study of Cerambycidae (Coleoptera) from one region with tropical dry forest in México: San Buenaventura, Jalisco. *The Pan-Pacific Entomologist* 83:296-314.
- Noguera, F. A., Ortega-Huerta, M. A., Zaragoza-Caballero, S., Ramírez-García E. y E., González-Soriano. 2009. A faunal study of Cerambycidae (Coleoptera) from one region with tropical dry forest in México: San Javier, Sonora. *The Pan-Pacific Entomologist* 85:70-90.
- Noguera, F. A., Zaragoza-Caballero, S., Rodríguez-Palafox A., González-Soriano, E., Ramírez-García, E., Ayala, R. y M. A., Ortega-Huerta. 2012 Cerambycidos (Coleoptera: Cerambycidae) del bosque tropical caducifolio en Santiago Domingillo, Oaxaca, México, *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 611-622.
- Olson, D., Dinerstein, E., Abell, R., Allnutt, T., Carpenter, C., McClenachan, L., D'Amico, J., Hurley, P., Kassem, H., Strand, H., Taye, M. y M., Thieme. 2000. *The Global 200: A Representation Approach to Conserving the Earth's Distinctive Ecoregions*. World Wildlife Fund.

- Ortega-Leon, G. y D. B., Thomas. 2004. Pentatomini (Heteroptera: Pentatomidae) En: Artrópodos de Chamela. Instituto de Biología, García-Aldrete A. N. y Ayala, R. (eds.) Universidad Nacional Autónoma de México, México, Pp. 63-81.
- Parker, G.G., 1995. Structure and microclimate of forest canopies. In: Lowman, M.D., Nadkarni, N.M. (Eds.), Forest Canopies. Academic Press, San Diego, pp. 73–106.
- Paulin, J. S. 2004. Estudio de la Familia Chrysomelidae (Insecta: Coleoptera), de la Reserva de la Biosfera “Sierra de Huautla”, Morelos, México. Tesis Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Campus Iztacala, UNAM. México. 147 pp.
- Pérez, G. A. 1999. Los coleópteros Melolonthidae de la Reserva de Huautla, Morelos. Tesis Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 84 pp.
- Pérez-Hernández, C.X. 2012. Diversidad alfa y beta de Cantharidae (Coleoptera) en el Bosque tropical caducifolio en la vertiente del Pacífico Mexicano. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F. México. 97 p.
- Pescador-Rubio, A., Rodríguez-Palafox, A. y F.A., Noguera, 2002. Diversidad y estacionalidad de Arthropoda. En: Historia Natural de Chamela. F.A. Noguera, J. H. Vega-Rivera, A.N. García-Aldrete y Quesada-Avendaño, M. (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Pp. 183-201.
- Pineda, E y C. E. Moreno. 2015 Evaluación de la diversidad de especies en ensamblajes de vertebrados: un primer acercamiento midiendo y comparando la riqueza de especies. En: Manual de técnicas del estudio de la fauna. Gallinatessaro, S. (ed.). Instituto de Ecología, Veracruz, México, 210 pp.
- Piña-Luján, I. y R. Muñoz Vélez. 1981. Los escolítidos como plagas forestales. Monografía III. Laboratorios Nacionales de fomento industrial. México. 117 pp.
- Preisser, E., Smith, D. C. y M. D., Lowman. 1998. Canopy and ground level insect distribution in a temperate forest. *Selbyana*, 19:141–146.
- Ramírez-García, E y M. A., Sarmiento-Cordero. 2004. Syrphidae (Diptera) de la Estación de Biología Chamela En: Artrópodos de Chamela. Instituto de

Biología, García-Aldrete A. N. y R. Ayala (eds.) Universidad Nacional Autónoma de México, México, Pp. 181-191

Rodríguez-Palafox, A. y A.M., Corona. 2002. Lista de artrópodos de la región de Chamela, Jalisco, México. En: Historia Natural de Chamela. F. Noguera, J. A. Vega-Rivera, A.N. García-Aldrete y Quesada-Avendaño, M. (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Pp. 203-232.

Rowe, W.J. y D.A., Potte. 1996. Vertical stratification of feeding by Japanese beetles within linden tree canopies: selective foraging or height per se? *Oecologia* 108: 459-466.

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa. México.

Rzedowski, J. 1990. Vegetación potencial. Atlas Nacional de México. Sección Naturaleza. Hoja IV. 8.2 Vol. II. Mapa escala 1:400 000. Instituto de Geografía-UNAM, México, D.F.

Rzedowski, J. 1998. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México, en T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y Fa, J. (eds.) Diversidad biológica de México: orígenes y distribución. Instituto de Biología, UNAM, México, Pp. 129-145.

Schmidl, J. y H., Bussler. 2008. Xylobiontic beetle guild composition and diversity driven by forest canopy structure and management. In: Floren, A. y Schmidl, J. (Eds.), *Canopy Arthropod Research in Europe*. Bioform Entomology, Nuremberg, Pp. 299–323.

Schroeder, B., Buddle, C. M. y M., Saint-Germain. 2009. Activity of flying beetles (Coleoptera) at two heights in canopy gaps and intact forests in a hardwood forest in Quebec. *Canadian Entomologist*, 141: 515-520

Shaw, D.C., 2004. Vertical organization of canopy biota. In: Lowman, M.D. y Rinker, H.B. (Eds.), *Forest Canopies*. Elsevier Academic Press, Burlington, Pp. 73–101.

Sousa, M. 2010. Salina Cruz, Oaxaca. En *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*, G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury Creel y R. Dirzo (eds.). Fondo de Cultura Económica/ CONABIO, México, D. F. Pp. 356-357.

- Stork, N.E. y P.S., Grimbacher. 2006. Beetle assemblages from an Australian tropical rainforest show that the canopy and the ground strata contribute equally to biodiversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273, 1969–1975.
- Su, J. C. y S. A., Woods. 2001. Importance of sampling along a vertical gradient to compare the insect fauna in managed forests. *Environmental Entomology*, 30:400–408.
- Sutton S. L. y P. J., Hudson. 1980. The vertical distribution of small flying insects in the lowland rain forest of Zaire. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 68:111-123.
- Sutton, S. L., Ash, C. P.J. y A., Grundy. 1983. The vertical distribution of flying insects in lowland rain-forests of Panama, Papua New Guinea and Brunei. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 78: 287-297.
- Tal, O., Freiberg, M. y W., Morawetz. 2008. Micro-climatic variability in the canopy of a temperate forest. In: Floren, A. y J. Schmidl (Eds.), *Canopy Arthropod Research in Europe*. Bioform Entomology, Nuremberg, pp. 49–59.
- Tanaka, L. K. y S. K. Tanaka. 1982. Rainfall and seasonal changes in Arthropod abundance on a typical oceanic island. *Biotropica*, 14: 114-123.
- Toledo, V. H., Noguera, F. A., Chemsak, J. A., Hovore F. T. y E., Giesbert. 2002. The cerambycid fauna of the tropical dry forest of “El Aguacero”, Chiapas, Mexico (Coleoptera: Cerambycidae). *The Coleopterists Bulletin* 56:515-532.
- Toledo, V. M. y J. de M., Ordóñez. 1993. The biodiversity scenario of Mexico: a review of terrestrial habitats. Pp.757- 777. En: *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). Oxford University Press, Nueva York.
- Trejo, I. 1998. Distribución y diversidad de selvas bajas de México: relaciones con el clima y el suelo. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 210 pp.
- Trejo, I. 2010. Las selvas secas del Pacífico mexicano. En: *Diversidad, amenazas y áreas protegidas, para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*. Ceballos, G., Martínez, L., García. A., Espinoza, E., Bezaury Creel, J.

- y R. Dirzo (eds.) Fondo de cultura económica/ CONABIO México, D. F., pp.41-62.
- Trejo, I. y Dirzo, R. 2000. Deforestation of seasonality dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94:133-142.
- Trejo, I. y Dirzo, R. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 11: 2063–2048.
- Triplehorn, C.A. y N. F., Johnson. 2005. Borror and Delong's introduction to the study of insects. 7 edition. Thomson, Brooks/ Cole U.S.A.
- Turton, S. M. y D. T., Siegenthaler. 2004. Immediate impacts of a severe tropical cyclone on the microclimate of a rainforest canopy in north-east Australia. *Journal of Tropical Ecology*. 20, 583–586.
- Ulyshen M.D. 2011. Arthropod vertical stratification in temperate deciduous forests: Implications for conservation-oriented management. *Forest Ecology and Management* 26: 1479–1489.
- Ulyshen, M.D. y J. L., Hanula. 2007. A comparison of the beetle (Coleoptera) fauna captured at two heights above the ground in a North American temperate deciduous forest. *American Midland Naturalist*. 158:260–278.
- Vance, C. C., Kirby, K. R., Malcolm, J. R., y S. M. Smith. 2003. Community composition of longhorned beetle (Coleoptera: Cerambycidae) in the canopy and understory of sugar maple and white pine stands in southcentral Ontario. *Environmental Entomology*. 32: 1066- 1074.
- Vance, C. C., Smith, S. M., Malcolm, J. R., Huber, J. y M. Belloc. 2007. Differences between forest type and vertical strata in the diversity and composition of hymenopteran families and mymarid genera in northeastern temperate forests. *Environmental Entomology*. 36: 1073-1083.
- Varela- Espinosa, L. 2005. Estructura y composición de una selva baja caducifolia en su límite de distribución: sierra de San Javier, Sonora. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F. 104p.
- Wolda H. 1988. Insect seasonality: Why? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*.19:1-18.

- Wolda H. 1989. Seasonal cues in tropical organisms. Rainfall? Not necessarily! *Oecologia*. 80:437-447.
- Wolda H. y Wong, M. 1988. Tropical insect diversity and seasonality. Sweep-samples vs. light-traps. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*. 91:203-216.
- Zaragoza-Caballero, S. 2004a. Cantharidae (Coleoptera). En: *Artrópodos de Chamela*. Instituto de Biología, García-Aldrete A. N. y Ayala, R. (eds.) Universidad Nacional Autónoma de México, México, Pp. 127-137.
- Zaragoza-Caballero, S. 2004b. Lampyride (Coleoptera). En: *Artrópodos de Chamela*. Instituto de Biología, García-Aldrete A. N. y Ayala, R. (eds.) Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp. 139-150.
- Zaragoza-Caballero, S. 2004c. Lycidae (Coleoptera). En: *Artrópodos de Chamela*. Instituto de Biología, García-Aldrete A. N. y Ayala, R. (eds.) Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp. 151-162.
- Zaragoza-Caballero, S. 2004d. Phengodidae (Coleoptera). En: *Artrópodos de Chamela*. Instituto de Biología, García-Aldrete A. N. y Ayala, R. (eds.) Universidad Nacional Autónoma de México, México, Pp. 163-169.
- Zaragoza-Caballero, S. 2009. Aspectos fenológicos de Coleoptera. En: *Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel*, Lot, A. y Z. Cano-Santana (eds.) Universidad Nacional Autónoma de México, México, Pp. 403-409.
- Zaragoza-Caballero, S., Noguera, F.A., Chemsak, J.A., González-Soriano, E., Rodríguez-Palafox, A., Ramírez- García, E., y R., Ayala. 2003. Diversity of Lycidae, Phengodidae, Lampyridae and Cantharidae (Coleoptera) in a tropical dry forest region in Mexico: Sierra de Huautla, Morelos. *Pan Pacific Entomologist* 79:23-37.
- Zaragoza-Caballero, S. y E. Ramírez-García. 2009. Diversidad de Cantharidae, Lampyridae, Lycidae, Phengodidae y Telegeusidae (Coleoptera: Elateroidea) en un bosque tropical caducifolio de la sierra de San Javier, Sonora, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 675- 86.
- Zaragoza-Caballero, S., Noguera, F. A., González-Soriano, E., Ramírez-García, E. y A., Rodríguez-Palafox. 2010. Insectos. En *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*,

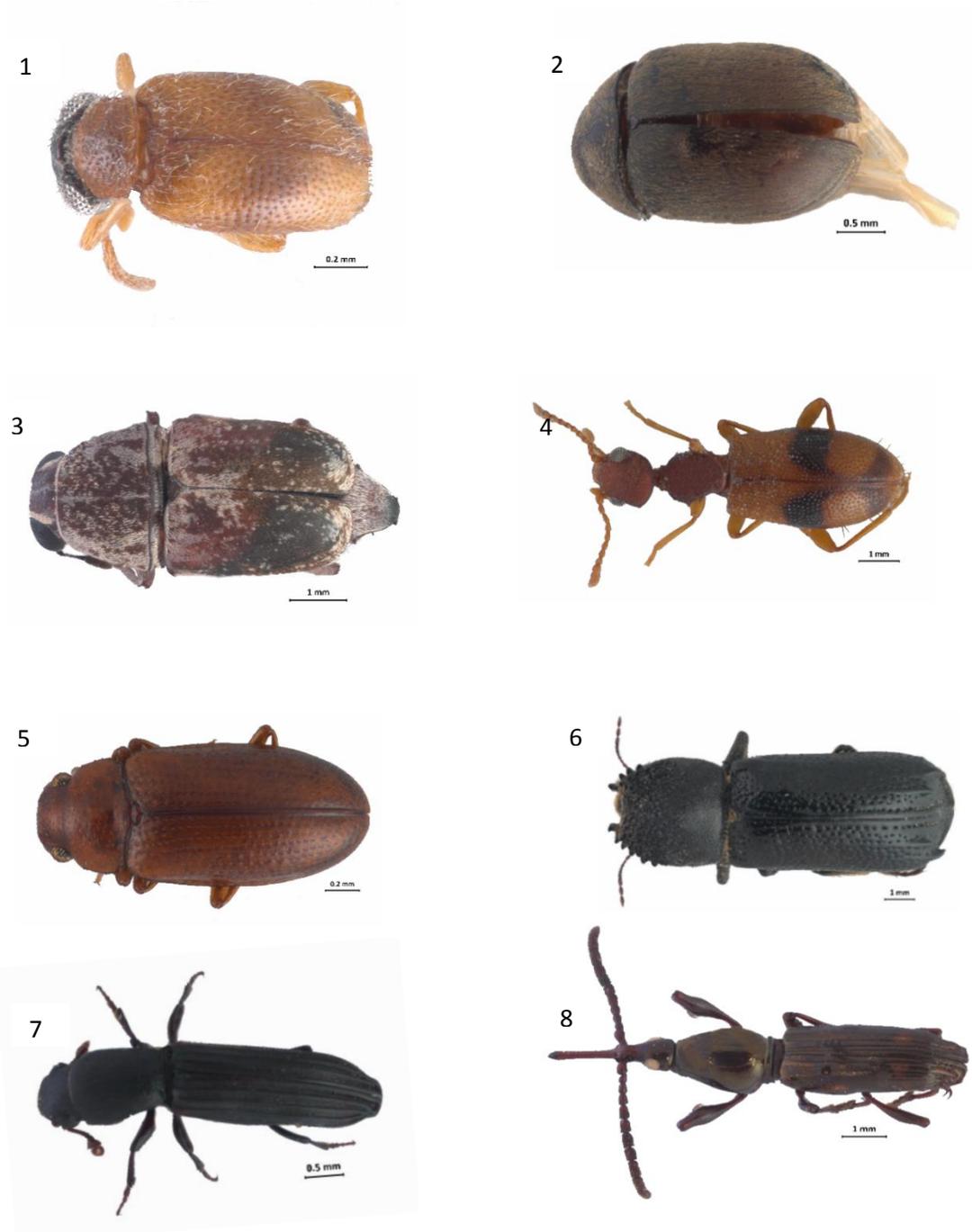
G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury Creel y R. Dirzo (eds.). Fondo de Cultura Económica/ CONABIO, México, D. F. Pp. 195-214.

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

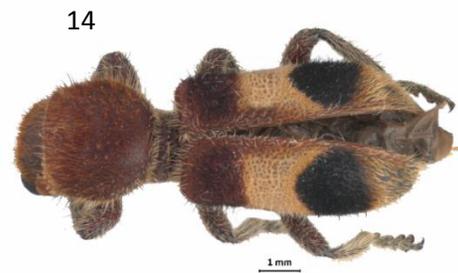
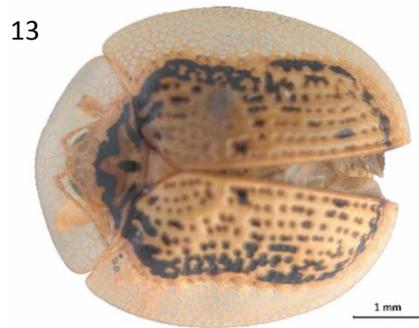
Zurita-García, M. L., Johnson, P. y S., Zaragoza-Caballero. 2014. Biodiversidad de Elateridae (Coleoptera) en México. Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S303-S311.

Zhang, Z.-Q. 2011. Animal biodiversity: An introduction to higher-level classification and taxonomic richness. Zootaxa 3148: 7–12.

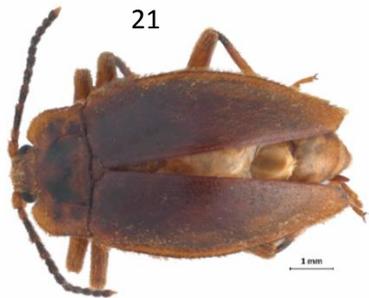
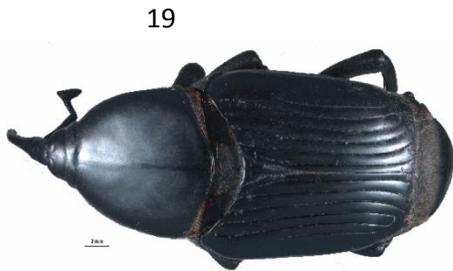
Anexo 1: Imágenes de las familias recolectadas en la Estación de Biología Chamela (EBCh) del Instituto de Biología de la UNAM.



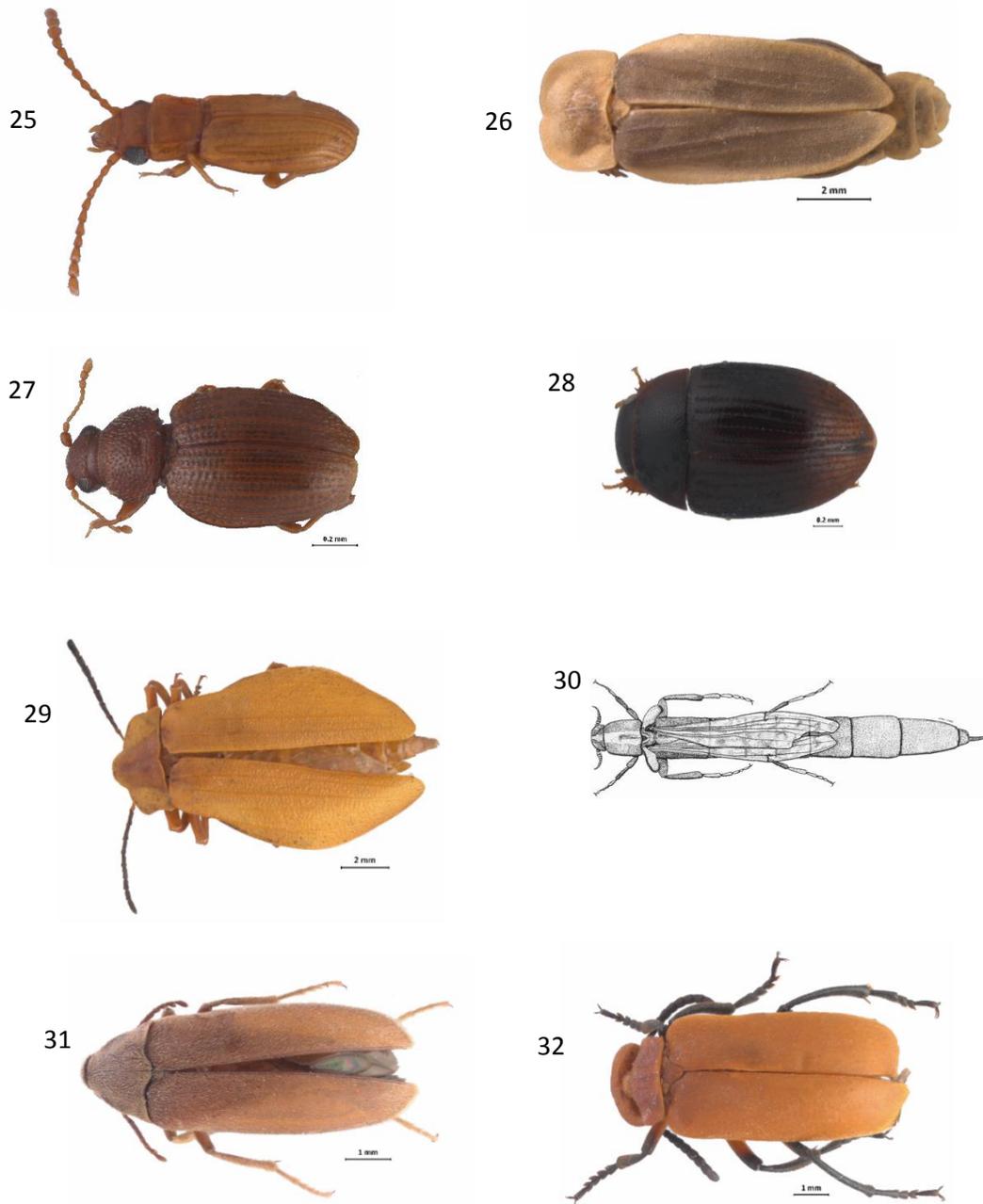
1)Aderidae, 2) Anobiinae, 3) Anthicidae, 4) Anthribidae, 5) Biphyllidae, 6) Bostrichidae, 7) Bothrideridae, 8) Brentidae.



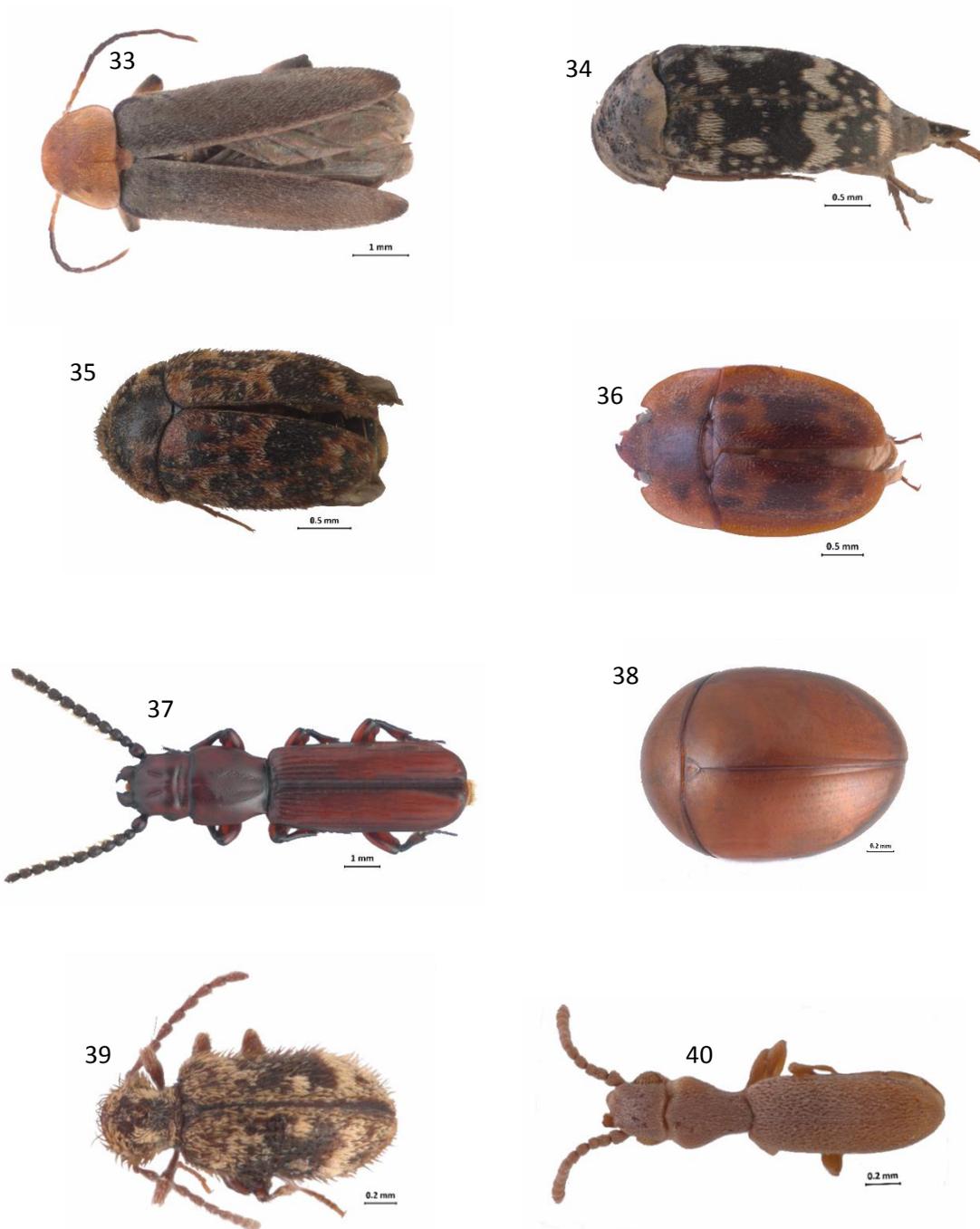
9)Buprestidae, 10) Byrrhidae (tomada de Majka y Langor, 2011), 11) Carabidae, 12) Chelonariidae, 13) Chrysomelidae 14)Cleridae, 15) Coccinellidae, 16) Corylophidae



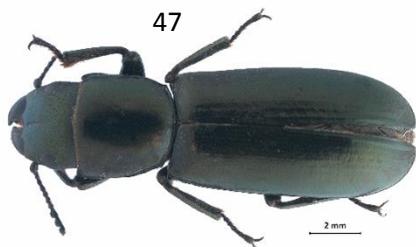
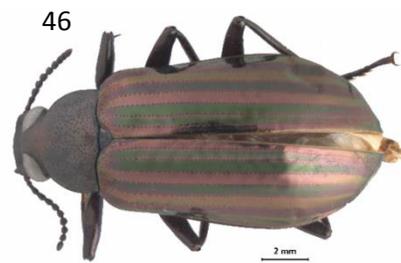
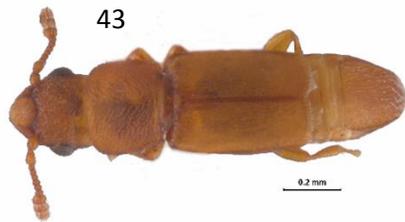
17) Curculionidae, 18) Dermestidae, 19) Dryophthoridae, 20) Elateridae, 21) Endomychidae, 22) Erotylidae, 23) Eucnemidae, 24) Histeridae.



25) Laemophloeidae, 26) Lampyridae, 27) Lathridiidae, 28) Leoididae, 29) Lycidae, 30) Lymexylonidae, 31) Melandrydae, 32) Meloidae.



33) Melyridae, 34) Mordellidae, 35) Mycetophagidae, 36) Nitidulidae, 37) Passandridae, 38) Phalacridae, 39) Ptinidae, 40) Pyrochoidae



41) Scarabaeidae , 42) Scolytinae, 43) Monotomidae, 44) Staphylinidae, 45) Telegeusidae, 46) Tenebrionidae, 47) Trogossitidae 48) Zopheridae

Anexo 2. Lista de familias con el número de especies e individuos capturados con trampas de intercepción de vuelo suspendidas en el dosel y en el sotobosque del BTC y BTSc en dos diferentes estaciones.

Familias	Época de Lluvias		Época de Secas		Familia	Época de Lluvias		Época de Secas	
	Dosel	Sotobosque	Dosel	Sotobosque		Dosel	Sotobosque	Dosel	Sotobosque
	Número de especies / Abundancia					Número de especies / Abundancia			
Aderidae	1/1	0/0	0/0	1/1	Laemophloeidae	1/5	2/2	7/19	5/24
Anthicidae	1/2	0/0	1/2	1/1	Lampyridae	1/2	3/3	0/0	0/0
Anthribidae	4/4	7/7	5/6	3/3	Lathridiidae	2/6	3/13	3/4	3/11
Biphyllidae	0/0	0/0	0/0	1/1	Leiodidae	0/0	0/0	0/0	1/4
Bostrichidae	4/62	3/45	4/179	4/155	Lycidae	1/5	0/0	0/0	0/0
Bothrideridae	1/1	1/1	1/3	0/0	Lymexylonidae	1/1	0/0	0/0	0/0
Brentidae	3/3	3/3	1/1	3/3	Melandryidae	2/17	3/3	1/11	2/13
Buprestidae	1/1	3/4	0/0	2/2	Meloidae	4/7	0/0	1/3	1/2
Byrrhidae	0/0	0/0	0/0	1/1	Melyridae	3/5	0/0	1/2	1/1
Carabidae	10/13	8/8	1/1	4/5	Monotomidae	0/0	2/7	1/10	1/4
Cerylonidae	0/0	1/2	0/0	0/0	Mordellidae	10/18	5/28	1/1	3/3
Chelonariidae	1/2	1/6	1/1	0/0	Mycetophagidae	1/2	2/4	0/0	3/3
Chrysomelidae	22/47	14/24	10/14	4/6	Nitidulidae	9/330	8/278	6/262	5/137
Cleridae	10/24	2/2	17/61	10/31	Passandridae	4/9	1/1	4/38	4/8
Coccinellidae	1/2	5/5	2/2	2/4	Phalacridae	4/100	3/86	2/7	4/11
Corylophidae	2/9	1/1	2/4	2/6	Ptinidae	4/8	2/3	5/6	5/9
Curculionidae	27/304	23/315	18/398	17/844	Pyrochroidae	1/1	1/2	2/4	2/2
Dermestidae	2/2	1/1	5/6	3/8	Scarabaeidae	14/112	12/74	6/18	5/6
Dryophthoridae	1/1	0/0	0/0	1/2	Staphylinidae	12/21	17/37	12/59	18/89
Elateridae	22/46	17/47	3/13	4/12	Telegeusidae	0/0	1/1	0/0	0/0
Endomychidae	2/5	3/4	3/3	3/4	Tenebrionidae	19/57	15/35	8/21	10/21
Erotylidae	2/2	1/1	1/3	1/1	Trogossitidae	4/23	4/29	7/59	2/22
Eucnemidae	6/14	6/10	2/4	2/3	Zopheridae	4/5	2/2	4/6	6/8
Helophoridae	1/1	0/0	0/0	1/2	Identificados	2/2	1/1	2/2	2/2
Histeridae	5/32	4/128	4/7	4/33					

Anexo 3: Distribución de las familias del orden Coleóptera en el BTC con más de 10 registros.

