

Ecología

Distribución vertical de Coleoptera (Insecta) en un bosque tropical subcaducifolio en Jalisco, México

Vertical distribution of Coleoptera (Insecta) in a tropical sub-deciduous forest in Jalisco, Mexico

Viridiana Vega-Badillo ^a, Santiago Zaragoza-Caballero ^{a,*}, Claudia Moreno ^b e Irma Trejo ^c

^a Laboratorio de Entomología, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-153, 04510 Ciudad de México, México

^b Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Carretera Pachuca-Tulancingo Km 4.5, 42184 Mineral de la Reforma, Hidalgo, México

^c Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 20-850, 01000, Ciudad de México, México

* Autor para correspondencia: zaragoza@ib.unam.mx (S. Zaragoza-Caballero)

Recibido: 31 marzo 2017; aceptado: 30 enero 2018

Resumen

En este estudio se describe por primera vez la distribución vertical de los coleópteros de un bosque tropical subcaducifolio del Pacífico mexicano. Se han realizado estudios sobre las comunidades de insectos asociados a bosques tropicales en el Pacífico mexicano, con el objeto de conocer su diversidad y patrones de distribución; sin embargo, aún se desconocen los patrones ecológicos, tales como la distribución vertical a lo alto de los estratos del bosque. Con la finalidad de conocer este tipo de patrones, el presente trabajo evaluó la diversidad de coleópteros en 2 estratos verticales de 1 m y entre 9 -12 m de bosque tropical subcaducifolio. El estudio se realizó en la Estación de Biología Chamela, Jalisco, México, donde se instalaron 12 trampas de intercepción de vuelo durante 24 meses. Se recolectaron 3,882 ejemplares de Coleoptera, pertenecientes a 47 familias y 377 morfoespecies. Se encontró que la abundancia, riqueza y diversidad de morfoespecies son similares en el sotobosque y en el dosel; sin embargo, los índices de diversidad beta utilizados en el análisis, mostraron diferencias significativas en la composición de morfoespecies entre los estratos de cada sitio. Los cambios detectados en las comunidades de coleópteros del sotobosque y del dosel posiblemente se relacionan tanto con las condiciones ambientales y microambientales del hábitat, así como con las restricciones biológicas de las distintas especies.

Palabras clave: Diversidad alfa; Diversidad beta; Trampas de intercepción de vuelo; Escarabajos; Bosque tropical subcaducifolio; Chamela

Abstract

This study describes for the first time the vertical distribution of the Coleoptera of a tropical dry-forest of the Mexican Pacific. Even when some studies about the diversity and distributional patterns of insect communities in tropical dry forests of Mexican Pacific Coast have been made, there is no information about local ecological patterns, such as the vertical distribution among forest strata. In this study we assess this distributional pattern. We collected 3,882 individuals of Coleoptera, which belong to 47 families and 377 morphospecies at the Chamela Biological Station, Jalisco, Mexico, and using 12 flight intercept traps for 24 months. Morphospecies abundance, richness and

diversity are similar between the understory and canopy strata. However, the beta diversity indices used in the analysis showed significant differences in the composition of morphospecies between the strata of each site. These changes detected between the understory and the canopy, are probably related to environmental and micro-environmental habitat conditions, as well as to the biological constraints of the different species.

Keywords: Alpha diversity; Beta diversity; Flight intercept traps; Beetles; Tropical dry forest; Chamela

Introducción

En México la superficie total del bosque tropical subcaducifolio (BTSc) representa aproximadamente el 4% del territorio nacional distribuyéndose en la vertiente del Pacífico mexicano asociado al bosque tropical caducifolio (BTC) (Rzendowski, 1988). El BTSc se ubica en valles amplios asociados a ríos, donde menos de la mitad de los árboles pierden sus hojas durante la época de secas. El BTSc tiene alrededor de 15 m de altura, aunque algunos árboles alcanzan entre 20 a 30 m, formando un dosel uniforme (Rzendowski, 1988); las especies arbóreas características son *Astronium graveolens*, *Brosimum alicastrum*, *Bursera arborea*, *Coccoloba barbadensis*, *Couepia polyndra*, *Cynometra oaxacana* y *Ficus inipida* (Durán et al., 2002). Por otro lado, en el sotobosque los árboles y arbustos miden menos de 4 o 5 metros de altura, donde destacan *Acalypha cincta*, *A. schiedeana*, *Annona palmeri*, *Capparis verrucosa*, *Iresine interrupta*, *Piper* spp. Las herbáceas en general son escasas y están dominadas por *Dorstenia drakena*, *Justicia* spp. y *Pseuderanthemum alatum* (Durán et al., 2002).

Se ha documentado la entomofauna mexicana en la vertiente del Pacífico (Llorente y Morrone, 2002) donde se distribuye el BTC y el BTSc, encontrando 16,646 especies de insectos que corresponden al 52% de los registrados en México. Los órdenes mejor representados son Coleoptera e Hymenoptera, sin embargo, la riqueza de insectos presente en el BTC y BTSc es poco conocida, debido a que los estudios han sido exclusivamente locales (Deloya y Morón, 1994; Morón et al., 1988; Toledo et al., 2002; Zaragoza-Caballero et al., 2003).

Existen estudios sobre las comunidades de insectos asociados con el BTC y BTSc en localidades del Pacífico mexicano enfocados en conocer la diversidad y patrones de distribución de algunos grupos taxonómicos como Odonata, Coleoptera, Diptera (Syrphidae), Trichoptera e Hymenoptera (Apoidea), Heteroptera (Pentatomidae y Lygaeidae) (García-Aldrete y Ayala, 2004; Gaston et al., 1996; González-Soriano et al., 2008, 2009; Noguera et al., 2002, 2012; Pescador-Rubio et al., 2002; Zaragoza-Caballero y Ramírez-García 2009; Zaragoza-Caballero et al., 2003, 2010). Una parte considerable de los estudios de artrópodos de México se ha desarrollado en la región

de Chamela, Jalisco, donde se han registrado alrededor de 2,200 especies de artrópodos, aunque dista mucho del número real de especies presentes en esta región (García-Aldrete y Ayala, 2004; Rodríguez-Palafox y Corona, 2002). Particularmente, en ésta se han estudiado ampliamente sólo 14 familias de Coleoptera (Pescador-Rubio et al., 2002), entre las que destacan Cerambycidae (Chemsak y Noguera, 1993), Scarabaeidae (Morón et al., 1988), Chysomelidae (Noguera, 1988), Curculionidae (Scolininae) (Equihua y Atkinson, 1986) y Lampyridae (Zaragoza-Caballero, 2004); el resto de familias reportadas, solo han sido abordadas de manera superficial. Sin embargo, en ninguno de estos grupos se ha descrito la distribución vertical de los insectos entre los estratos de la vegetación.

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 ha observado que existe una baja similitud en gradientes verticales entre la entomofauna del sotobosque y la del dosel, lo que sugiere una posible diferencia en la disponibilidad de los recursos, lo cual influye en la distribución vertical de las especies (Boiteau et al., 1999; Charles y Basset, 2005; Chung, 2004; Deloya y Ordóñez-Reséndiz, 2008; Kato et al., 1995; Maguire et al., 2014; Su y Woods, 2001; Sutton y Hudson, 1980; Sutton et al., 1983; Ulyshen y Hanula, 2007).

Por el valor ecológico que el orden Coleoptera representa en los ecosistemas tropicales asociado a características como su amplio espectro alimenticio y su alto número de individuos, relacionadas con las características de la vegetación en el BTSc, es de esperarse que existan diferencias en la distribución vertical de los escarabajos en este tipo de bosque. Por ello, el propósito del presente trabajo, es evaluar las diversidades alfa y las diferencias en la composición de morfoespecies (diversidad beta) de escarabajos en 2 estratos (dosel y sotobosque) del BTSc de Chamela. Dado que tanto el dosel como el sotobosque son estructuralmente complejos y ambos pueden ofrecer recursos diferentes a los coleópteros, se espera que no haya diferencia en su riqueza, abundancia y diversidad alfa, pero sí en la composición de morfoespecies entre estratos (diversidad beta).

Materiales y métodos

El área de estudio se localiza dentro 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 (García-Aldrete y Ayala, 2004). Se encuentra dentro de la zona intertropical del hemisferio norte, localizada en la costa del Pacífico mexicano, cercana a la población de Chamela, en el estado de Jalisco, México (García-Oliva et al., 2002). En la EBCh, el tipo de vegetación predominante es el BTC y también se observa la presencia del BTSc cerca de causas mayores como el río Chamela.

El muestreo se realizó en 2 sitios con BTSc, separados entre sí aproximadamente por 2.54 km medidos en línea recta. En cada sitio se instalaron 6 trampas de intercepción de vuelo distribuidas en 3 puntos (fig. 1a). En cada punto de muestreo se colocó una trampa en el dosel (entre 9 y 12 m de alto) y una en el sotobosque (a un metro de altura). La distancia mínima entre los puntos de muestreo de un mismo sitio fue de 120 m.

Las trampas permanecieron activas durante 7 días por mes, por un periodo de 24 meses entre noviembre del 2012 y octubre del 2014, conjuntando un esfuerzo de muestreo total de 3,864 horas/trampa, coincidiendo 3 días antes y 3 días después con la fase de luna nueva. Las trampas consistieron en 2 paneles de plástico transparente perpendiculares entre sí, protegidas por un techo y con un cono, en la parte inferior un colector (fig. 1b) 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. El material recolectado en las trampas de intercepción de vuelo se filtró y se conservó en frascos con alcohol al 70%. Una parte representativa del material

se montó para su preservación en seco; el resto permanece en alcohol al 70%. Para la determinación taxonómica se siguió la clasificación de Boucharad et al. (2011), todo el material recolectado (tanto el montado como el preservado en alcohol) se depositó en la Colección Nacional de Insectos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (CNIN-IBUNAM).

Se calculó la completitud de los inventarios mediante la cobertura de la muestra (C_m) cuyos valores tienen un rango de 0-1 expresado en porcentaje, este mide la proporción del número total de individuos en la comunidad que pertenecen a las especies representadas en la muestra (Chao y Jost, 2012). También se realizaron curvas de extrapolación de especies usando como unidad de esfuerzo el número de individuos del muestreo (Pineda y Moreno, 2015). La comparación de los valores de riqueza específica se realizó estandarizando a un mismo número de individuos. 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. Para la riqueza estandarizada a un mismo número de individuos se calcularon 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 generar las curvas de acumulación de especies y extrapolación se utilizó el programa EstimateS v.9.1 (Colwell, 2013).

La diversidad alfa se calculó como el número efectivo de especies con el exponencial del índice de Shannon (diversidad del orden 1 sensu Jost, 2006). Para medir las diferencias en la composición de especies (diversidad beta) entre los estratos (sotobosque y dosel), se utilizaron

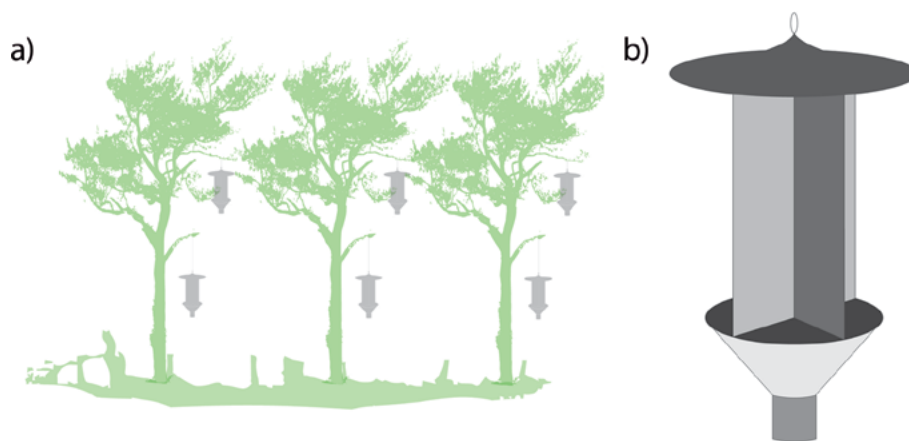


Figura 1. a) Posición de las trampas en el dosel y sotobosque del bosque tropical subcaducifolio de la Estación de Biología Chamela, en Jalisco, México y b) trampas de intercepción de vuelo utilizadas para recolectar escarabajos.

los índices de Bray-Curtis y de Jaccard, que utilizan información de abundancia y de presencia-ausencia, respectivamente (Villareal et al., 2004). Para comparar visualmente las diferencias en la composición de especies entre los sitios se utilizó el método de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS). La comparación estadística de la composición de especies se realizó con un análisis de Anosim con el software PAST v. 2.17 (Hammer et al., 2001).

Finalmente se identificaron las familias indicadoras de cada tipo de estrato (sotobosque y dosel) utilizando el índice de valor del indicador (IndVal) propuesto por Dufrene y Legendre (1997) con el software PC-ORD v. 4.0 (McCune y Mefford, 1999).

Resultados

Se recolectaron 3,882 ejemplares del orden Coleoptera, que corresponden a 377 morfoespecies de 47 familias. Se

observó una abundancia similar en ambos estratos, con 1,751 individuos que representan 40 familias en el dosel y 2,131 que representan 45 familias en el sotobosque. En cuanto al número de morfoespecies encontradas, dentro del dosel se reconocieron 265, de las cuales 133 fueron exclusivas, mientras 244 en el sotobosque y 124 fueron exclusivas.

En el dosel, las 3 familias más abundantes para cada ambiente (dosel/sotobosque) fueron: Curculionidae (507/939), Nitidulidae (502/375) y Bostrichidae (121/133). Las familias Elateridae, Dermestidae, Bostrichidae y Anthribidae no presentaron preferencia por algún tipo de estrato, ya que su abundancia se presentó de manera similar en ambos estratos. Las familias con un mayor número de morfoespecies dentro del dosel fueron: Curculionidae, Chrysomelidae, Elateridae, Scarabaeidae y Cleridae. Con respecto al sotobosque las familias más ricas fueron: Curculionidae, Elateridae, Staphylinidae y Scarabaeidae (tabla 1).

Tabla 1

Lista de familias con el número de morfoespecies e individuos de Coleoptera capturados con trampas de intercepción de vuelo suspendidas en el dosel y en el sotobosque del bosque tropical subcaducifolio de la Estación de Biología Chamela, Jalisco, México.

Familia	Núm. de especies dosel/sotobosque	Núm. total de morfoespecies	Núm. de individuos dosel/sotobosque	Núm. total de individuos
Aderidae	0/2	2	0/2	2
Anthicidae	2/1	3	3/1	4
Anthribidae	7/8	12	7/8	15
Biphylidae	1/1	1	2/4	6
Bostrichidae	6/6	6	121/133	254
Bothrideridae	1/2	2	3/3	6
Brentidae	2/0	2	2/0	2
Buprestidae	1/4	5	1/5	6
Byrrhidae	0/2	2	0/2	2
Carabidae	9/6	14	11/8	19
Cerylonidae	0/1	1	0/1	1
Chelonariidae	1/1	1	2/6	8
Chrysomelidae	26/11	32	36/17	53
Cleridae	14/6	16	44/13	57
Coccinellidae	5/1	6	6/1	7
Corylophidae	2/1	2	10/3	13
Curculionidae	44/36	51	507/939	1,437
Dermestidae	6/4	7	8/8	16
Dryophthoridae	0/1	1	0/2	2
Elateridae	15/15	25	37/33	70
Endomychidae	1/4	4	1/4	5
Erotylidae	7/4	9	10/6	16

Tabla 1. Continuación...

Familia	Núm. de especies dosel/sotobosque	Núm. total de morfoespecies	Núm. de individuos dosel/sotobosque	Núm. total de individuos
Eucnemidae	5/7	11	6/10	16
Helophoridae	1/1	1	1/2	3
Histeridae	6/5	7	34/132	166
Laemophloeidae	5/5	6	13/25	38
Lampyridae	1/2	2	2/2	4
Lathridiidae	3/3	3	6/19	25
Leiodidae	0/1	1	0/4	4
Lymexylonidae	1/0	1	1/0	1
Melandryidae	2/2	2	22/14	36
Meloidae	2/2	5	9/2	11
Melyridae	3/1	3	7/1	8
Monotomidae	1/1	1	6/7	13
Mordellidae	7/6	11	12/26	38
Mycetophagidae	0/3	3	0/4	4
Nitidulidae	7/5	8	502/375	877
Passandridae	3/5	5	22/7	29
Phalacridae	3/5	5	81/64	145
Ptinidae	4/6	8	6/11	17
Pyrochroidae	2/2	2	4/3	7
Scarabaeidae	17/15	23	55/33	88
Staphylinidae	17/25	28	69/112	181
Telegeusidae	0/1	1	0/1	1
Tenebrionidae	13/15	21	28/43	71
Trogositidae	4/4	5	43/38	81
Zopheridae	5/5	7	8/5	13
Indereterminados	3/1	3	3/1	4
Total	265/244	377	1,751/2,131	3,882

La cobertura de muestra (completitud de los inventarios) para cada uno de los estratos fueron altas, desde 85% hasta 95% (tabla 2). Las curvas de extrapolación de los 2 estratos de cada sitio estandarizadas a 1,470 individuos, mostraron que la mayor y la menor riqueza de especies correspondieron al sotobosque de los sitios de muestreo, mientras que el dosel tuvo valores de riqueza intermedios (fig. 2). Al comparar los intervalos de confianza se observa que en un sitio hubo diferencias significativas en la riqueza de morfoespecies entre el dosel y el sotobosque, mientras que en otro sitio no hubo diferencias, pero la riqueza de ambos estratos fue mayor a la del primer sitio (fig. 3).

La mayor diversidad alfa se presentó en el sitio 2 con 52.19 especies efectivas en el dosel y 44.26 en el sotobosque y la menor en el sitio 1 con 41 y 27 especies efectivas respectivamente.

Los índices de Bray-Curtis y de Jaccard utilizados en los análisis de NMDS, mostraron una agrupación de las muestras asociadas a cada estrato (fig. 4). El Anosim refuerza los resultados ya que se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la composición de especies entre sitios y estratos verticales (Jaccard $R = 0.7202$, $p < 0.001$; Bray-Curtis $R = 0.7402$, $p < 0.002$).

Las familias indicadoras para el dosel fueron Passandridae, Cleridae y Chrysomelidae y para el sotobosque fueron Histeridae, Curculionidae y Mordellidae (índice IndVal; tabla 3).

Discusión

En el presente trabajo los resultados señalan que la abundancia y riqueza de especies del orden Coleoptera no

muestran diferencias significativas entre los estratos, lo que resulta similar a lo observado en los bosques secos de Norte América (Preisser et al., 1998; Ulyshen y Hanula, 2007). En contraste con esto, se ha detectado una mayor abundancia de Coleoptera en el sotobosque del bosque de coníferas (Nielsen, 1987; Vance et al., 2003). En cambio, las selvas húmedas (Davis et al., 2011; Kato et al., 1995; Schroeder et al., 2009; Su y Woods, 2001) y algunos bosques templados (Maguire et al., 2014) presentan una mayor abundancia en el dosel, por lo que su presencia podría estar condicionada a la disponibilidad de recursos en diferentes tipos de vegetación. En estudios anteriores (Basset et al., 2003; Vulinec et al., 2007) se ha comparado la abundancia y riqueza de insectos entre el dosel y el sotobosque en diversos tipos de vegetación, mostrando que muchos de estos grupos no se distribuyen por igual a lo largo del gradiente vertical.

Por otro lado, y de acuerdo con nuestra predicción, la composición de especies es distinta entre el dosel y el sotobosque, siendo el 32% de las especies exclusivas

del sotobosque y el 35% del dosel (377 = 100%), lo cual concuerda con otros trabajos realizados en diferentes tipos de vegetación, como selvas tropicales y bosques secos que reportan diferencias en la composición de especies entre estratos (Davis et al., 2011; Kato et al., 1995; Maguire et al., 2014; Schroeder et al., 2009; Su y Woods, 2001). En las selvas tropicales la mayoría de las especies se encuentran en el dosel y juegan un papel importante en la conformación de la biodiversidad global (Davis et al., 2011; Ulyshen y Hanula, 2007). Sin embargo, existe un continuo de opciones de diversificación de nicho vertical desde la tierra hasta el dosel (Davis et al., 2011).

Algunas observaciones consideran que las condiciones climáticas en el dosel son mucho más variables, incluso durante períodos cortos de tiempo, en comparación con las condiciones climáticas que están cerca del suelo del bosque (Shaw, 2004). 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), afectando así la distribución vertical de las especies ya que no todas pueden soportar alguna u otra condición presente en cada uno de los estratos. Sin embargo, se ha observado que las fluctuaciones del clima son más moderadas en las cavidades de los árboles y otros hábitats protegidos por el dosel (Ulyshen, 2011), por lo que se puede suponer que a pesar de la variación climática del dosel del BTSc, éste podría proporcionar, aún en época de secas, las condiciones favorables para algunas familias como: Scarabaeidae, Trogositidae, Cleridae, Passandridae y Chrysomelidae.

La alta diversidad beta encontrada también es congruente con los hábitos de vida de algunas familias de coleópteros asociados a su distribución vertical, 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 BTSc, se han reportado en estudios similares de distribución vertical en el mismo estrato de selva tropical (Kato et al., 1995) y de bosque caducifolio templado (Ulyshen y Hanula, 2007). Esto quizás se deba a que la humedad encontrada en el sotobosque puede ser mayor a la del dosel ya que la familia Staphylinidae se encuentra preferentemente en hábitats con mayor humedad, además el sotobosque también le proporciona a esta familia recursos para su alimentación (Navarrete-Heredia et al., 2002). En el caso de la familia Curculionidae, la mayoría de los ejemplares capturados son descortezadores, los cuales se asocian principalmente con los procesos de descomposición debido a que la mayoría se establecen en plantas muertas o moribundas (Equihua y Burgos, 2002).

Tabla 2

Cobertura de muestra (Cm %), número de especies con 1 solo individuo (*singletons*, f_1), número de especies con 2 individuos (*doubletons*, f_2) y número total de individuos (n) registrados para los estratos de 2 sitios de bosque tropical subcaducifolio en la Estación de Biología Chamela, Jalisco, México.

Comunidades	f_1	f_2	n	Cm
Dosel 1	91	33	1127	0.9193
Sotobosque 1	72	25	1470	0.951
Dosel 2	85	17	624	0.8638
Sotobosque 2	98	21	662	0.8521

Tabla 3

Familias indicadoras del orden Coleoptera con alto valor y significativo de IndVal en los estratos del bosque tropical subcaducifolio en la Estación de Biología Chamela, Jalisco, México.

Estrato	Familia	IndVal	P
Dosel	Passandridae	75.9	0.0324
	Cleridae	70.1	0.0666
	Chrysomelidae	67.9	0.0654
Sotobosque	Histeridae	79.5	0.0084
	Curculionidae	64.8	0.0194
	Mordellidae	68.4	0.1294

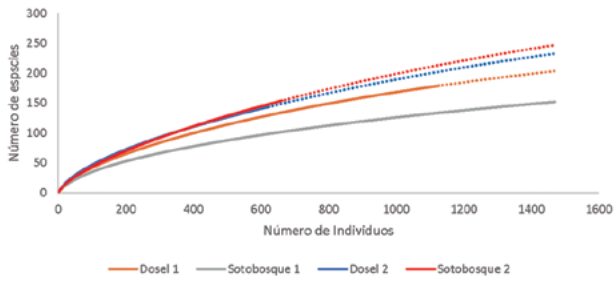


Figura 2. Curvas de acumulación de morfoespecies de coleópteros, en función del número de individuos en los estratos y 2 sitios de bosque tropical subcaducifolio de la Estación de Biología Chamela, en Jalisco, México. Se grafican las curvas de acumulación con los datos recolectados en función de individuos (líneas continuas) y la extrapolación a 1,470 individuos (líneas discontinuas).

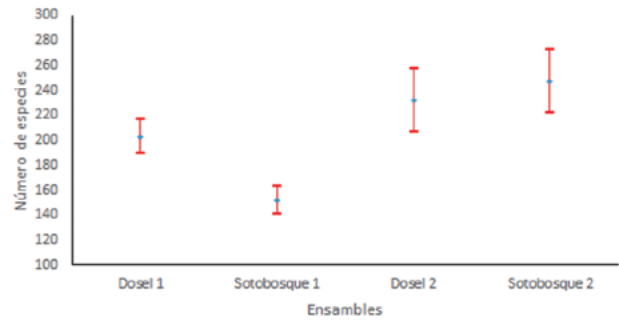


Figura 3. Comparación de la riqueza de morfoespecies acumulada de coleópteros (extrapolación a 1,470 individuos) de los estratos por sitio de muestreo en el bosque tropical subcaducifolio de la Estación de Biología Chamela, en Jalisco, México. Se muestran los valores calculados de riqueza (puntos) y sus intervalos de confianza superior e inferior al 84% (barras de error).

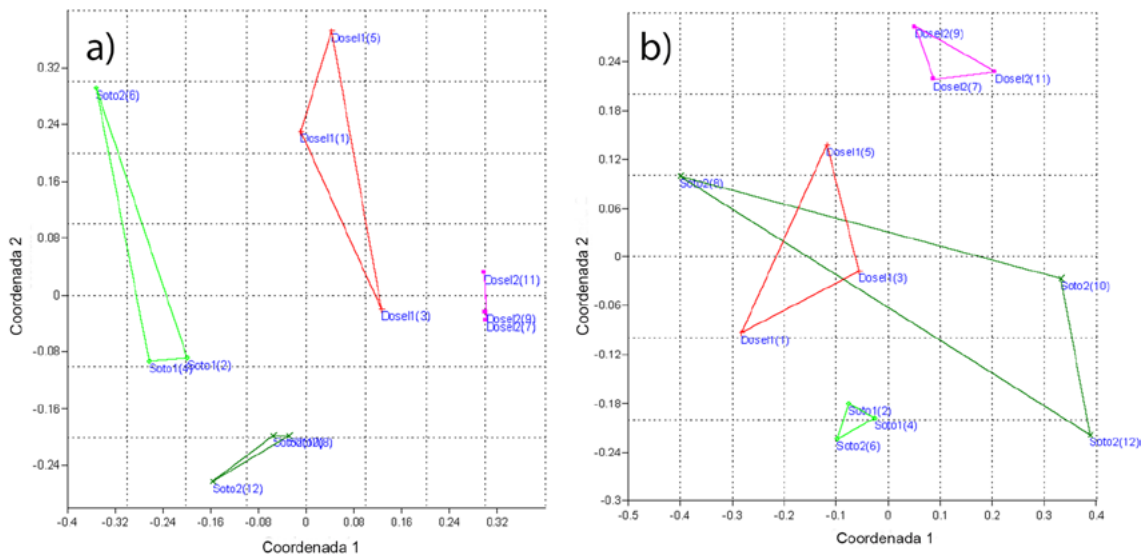


Figura 4. Diferencia en la composición de morfoespecies entre muestras de distintos estratos y sitios de muestreo. a) NMSD con el índice de Bray-Curtis, valor de estrés: 0.1414, b) NMDS con el índice de Jaccard, valor de estrés: 0.2163. Los polígonos de colores unen las trampas de un mismo estrato (sotobosque y dose).

En el dose1 del BTSc se detectaron 3 familias indicadoras: Chrysomelidae, Passandridae y Cleridae. En el caso de la familia Chrysomelidae, posiblemente se deba a que en el BTSc, aun en la época de secas, no todas las especies de plantas pierden sus hojas, por lo que proporcionan recursos nutricionales para completar su ciclo de vida, el cual lo pasan en mayor parte en las hojas actuando como herbívoros defoliadores específicos, asociados frecuentemente a uno o más hospederos (Burgos-

Solorio y Anaya-Rosales, 2004; Ordóñez-Reséndiz et al., 2014). Por otro lado, las larvas de la familia Passandridae parecen ser exclusivamente ectoparásitos de insectos que habitan en la madera, como Scolitidae e himenópteros (Burckhardt y Ślipiński, 2010), y especialmente de pupas de Cerambycidae, sin embargo, los hábitos alimenticios de los adultos son desconocidos (Thomas, 2002). De la misma forma, la mayoría de los miembros de la familia Cleridae están asociados a plantas leñosas encontrándose sobre

o debajo de la corteza (Opitz, 2012), son depredadores de diversas especies de insectos xilófagos (Bostrichidae, Anobidae, Scolitidae, Buprestidae, Cerambycidae), por lo que actúan como importantes reguladores de sus poblaciones (Luna-Murillo y Obregón, 2014).

En el sotobosque del BTSc se detectó a Histeridae, Mordellidae y Curculionidae como familias indicadoras, esto puede deberse a las funciones ecológicas que desempeña cada familia. En el caso de Histeridae sus nichos ecológicos se encuentran en madrigueras de mamíferos, asociados a hormigas Ecitoninae, en galerías de troncos y debajo de corteza (Navarrete-Heredia y González Estrada, 2003) siendo sus especies principalmente depredadoras (Naranjo-López y Navarrete-Heredia, 2011). Los adultos de la familia Mordellidae se encuentran en árboles muertos o semimuertos, pero principalmente en las flores, que a cambio de alimento efectúan el proceso de polinización (Liljeblad, 1945; Viejo-Montesinos y Ornos-Gallego, 1997), por otro lado, sus larvas viven en árboles muertos siendo algunas de ellas carnívoras, alimentándose de larvas de lepidópteros y dípteros (Liljeblad, 1945). Finalmente, las especies de la familia Curculionidae se alimentan fundamentalmente de tejidos de plantas angiospermas, desde la raíz hasta las semillas, sin embargo varias especies de plantas dependen de esta familia para su polinización (Morrone, 2014).

Los estudios sobre patrones de distribución vertical de los artrópodos revelan comunidades muy estratificadas (Kato et al., 1995), y este trabajo no es la excepción, debido a que la diversidad beta muestra diferencias significativas, en la composición de especies del BTCs en un gradiente de distribución vertical, donde este gradiente está conformado al menos por 2 comunidades distintas. Estos patrones pueden estar determinados por múltiples factores que actúan simultáneamente, tales como el tiempo, estructura del bosque, composición de la comunidad vegetal, gradientes climáticos, disponibilidad de recursos, interacciones inter-específicas y habilidades de dispersión (Ulyshen, 2011; Vulinec et al., 2007).

El tiempo es una de las mayores fuentes de variabilidad en la distribución vertical. En primer lugar el dosel forestal se vuelve cada vez más complejo estructuralmente a medida que avanza la sucesión de árboles con la edad (Ulyshen, 2011). De esta forma el dosel de bosques viejos contiene 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 como son el BTSc y BTC son más drásticos que en cualquier otro tipo de bosque (Trejo y Dirzo, 2002), con posibles implicaciones importantes para la distribución vertical de los artrópodos, otros estudios en el BTCs de Chamela podrían evaluar el efecto de la

estacionalidad en la diversidad alfa y beta de insectos en los estratos del BTSc.

En este estudio, no detectamos diferencias claras en la riqueza, abundancia y diversidad alfa de coleópteros, pero sí diferencias en la composición de morfoespecies entre estratos, posiblemente relacionadas con la variación de nichos ecológicos que ambos estratos ofrecen a los coleópteros. Además, por la importancia ecológica y de servicios ambientales que los coleópteros ofrecen en los ecosistemas tropicales, nuestros resultados pueden ser la base para futuros estudios de familias de escarabajos que no habían sido analizadas, estos resultados describen por primera vez la distribución vertical de los coleópteros en un BTSc de la costa del Pacífico mexicano, y contribuyen a describir los patrones ecológicos del grupo en este ecosistema altamente diverso.

Agradecimientos

Por la determinación de los ejemplares, a la Dra. Paulina Cifuentes-Ruiz (Tenebrionidae), al Dr. Geovanni Rodríguez-Mirón (Chrysomelidae), al Dr. Martín Zurita-García (Elateridae) y al Dr. Juan Márquez Luna (Staphylinidae). Por sus valiosos comentarios para mejorar el escrito al Biol. Uriel Garduño Montes de Oca y al Dr. Geovanni Rodríguez-Mirón. Por la beca otorgada por Conacyt con el número 385622.

Referencias

- Basset, Y., Hammond, P. M., Barrios, H., Holloway, J. D. y Miller, S. E. (2003). Vertical stratification of arthropod assemblages. En Y. Basset, V., Novotny, S. E., Miller y R. L., Kitching. (Eds.), *Arthropods of tropical forest: spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy* (pp. 17–27) Cambridge: Cambridge University Press.
- Boiteau, G., Bousquet, Y. y Osborn, W. P. L. (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. et al. (2011). Family-group names in Coleoptera (Insecta). *ZooKeys*, 88, 1–972.
- Brokaw, N. V. L. y Lent, R. A. (1999). Vertical structure. En M. L. Hunter (Ed.), *Maintaining biodiversity in forest ecosystems* (pp. 373–399). Cambridge: Cambridge University Press.
- Burckhardt, D. y Ślipiński, S. A. (2010). Passandridae Blanchard, 1845/Erichson, 1845. En R. A. B. Leschen, R. G. Beutel y J. F. Lawrence (Eds.), *Handbook of zoology, Vol. 2: Arthropoda: Insecta, Coleoptera, Beetles* (pp. 363–368). Berlin: Walter de Gruyter.
- Burgos-Solorio, A. y Anaya-Rosales, S. (2004). Los crisomelinos (Coleoptera: Chrysomelidae: Chrysomelinae) del estado de

- Morelos. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 20, 39–66.
- Chao, A. y Jost, L. (2012). Coverage based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93, 2533–2547.
- Charles, E. y Basset, Y. (2005). Vertical stratification of leaf-beetle assemblages (Coleoptera: Chrysomelidae) in two forest types in Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 21, 329–336.
- Chemsak, J. A. y Noguera, F. A. (1993). Annotated checklist of the Cerambycidae of the Estación de Biología Chamela, Jalisco, Mexico, (Coleoptera) with descriptions of new genera and species. *Folia Entomológica Mexicana*, 89, 55–102.
- 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.
- Colwell, R. K. (2013). EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 9.1 Guía de usuario y aplicaciones, <http://purl.oclc.org/estimates>
- Colwell, R. K., Chao, A., Gotelli, N. J., Lin, S., Mao, C. X., Chazdon, R. L. et al. (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 Brendell, M. J. D. (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.
- Deloya, C. y Morón, M. A. (1994). *Listados faunísticos de México V. Coleópteros lamelicornios del Distrito de Jojutla, Morelos, México (Melolonthidae, Scarabaeidae, Trogidae y Passalidae)*. México D.F.: Instituto de Biología, UNAM.
- Deloya, C. y Ordóñez-Reséndiz, M. M. (2008). Escarabajos (Insecta: Coleoptera) En R. H. Manson, V. Hernández-Ortiz, S. Gallina y K. Mehlreter (Eds.), *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz, biodiversidad, manejo y conservación* (pp. 123–134). México D.F.: Instituto de Ecología A.C./ Instituto Nacional de Ecología (INE-Semarnat).
- Durán, E., Balvanera, P., Lott, E., Segura, G., Pérez-Jiménez, A., Islas, A. et al. (2002). Estructura, composición y dinámica de la vegetación. En F. A. Noguera, J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quesada-Avedaño (Eds.), *Historia natural de Chamela* (pp. 443–472). México D.F.: Instituto de Biología, UNAM.
- Dufrene, M. y Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67, 345–366.
- Equihua, M. A. y Atkinson, T. H. (1986). Annotated checklist of bark and ambrosia beetles (Coleoptera, Scolytidae & Platypodidae) associated with a tropical deciduous forest at Chamela, Jalisco, México. *Florida Entomologist*, 64, 619–635.
- Equihua, M. A. y Burgos, S. A. (2002). Scolytidae. En B. J. Llorente y J. J. Morrone (Eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento Vol. III* (pp. 539–557). México D.F.: Conabio/ IB-UNAM.
- García-Aldrete, A. N. y Ayala, R. (Eds.) (2004). *Artrópodos de Chamela*. México D.F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- García-Oliva, F., Camou A. y Maass, J. M. (2002). El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. En A. Noguera, M. Quesada, J. Vega y A. García-Aldrete (Eds.), *Historia natural de Chamela* (pp. 3–10). México D.F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gaston, K. J., Gauld I. D. y Hanson, P. (1996). The size and composition of the hymenopteran fauna of Costa Rica. *Journal of Biogeography*, 23, 105–113.
- González-Soriano, E., Noguera, F. A., Zaragoza-Caballero, S., Morales-Barrera, M. A., Ayala-Barajas, R., Rodríguez-Palafox, A. et al. (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 Ramírez-García, E. (2009). Odonata de un bosque tropical caducifolio: sierra de San Javier, Sonora, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80, 341–348.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T. y Ryan, P. D. (2001). PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4, 9.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113, 363–375.
- Kato, M., Inoue, T., Hamid, A. A., Nagamitsu, T., Merdek, M. B., Nona, A. R. et al. (1995). Seasonality and vertical structure of light-attracted insect communities in a dipterocarp forest in Sarawak. *Researches on Population Ecology*, 37, 59–79.
- Liljebland, E. (1945). *Monograph of the family Mordellidae (Coleoptera) of North America, North of Mexico*. Ann Arbor: University of Michigan Press.
- Llorente, J. y Morrone, J. J. (Eds.). (2002). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento. Vol. III*. México D.F.: Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Luna-Murillo, A. y Obregón, R. (2014). Nuevas aportaciones a la fauna de Cleridae (Coleoptera) de la provincia de Córdoba (Andalucía, España). *Sociedad Entomológica Aragonesa*, 23, 45–62.
- MacGregor, I. y Payton, M. E. (2013). Contrasting diversity values: statistical inferences based on overlapping confidence intervals. *Plos One*, 8, e56794.
- Maguire, D. Y., Robert, K., Brochu, K., Larrivé, M., Buddle, C.M. y Wheeler, T. A. (2014). Vertical stratification of beetles (Coleoptera) and flies (Diptera) in temperate forest canopies. *Entomological Society of America*, 43, 9–17.
- McCune, B. y Mefford, M. J. (1999). PC-ORD for windows multivariate analysis of ecological data V.4.0. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon.
- Morón, M. A., Deloya, C. y Delgado, L. (1988). Fauna de coleópteros Melolonthidae, Scarabaeidae y Trogidae de la Región de Chamela, Jalisco, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 77, 313–378.
- Morrone, J. J. (2014). Biodiversidad de Curculionoidea (Coleoptera) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*

- (Suplem.), 85, S312–S324.
- Naranjo-López, A. G. y Navarrete-Heredia, J. L. (2011). Coleópteros necrócolos (Histeridae, Silphidae y Scarabaeidae) en dos localidades de Gómez Farías, Jalisco, México. *Revista Colombiana de Entomología*, 37, 103–110.
- Navarrete-Heredia, J. L. y González Estrada, D. (2003). Las especies de Histeridae (Coleoptera) de la colección entomológica del Centro de Estudios en Zoología, Universidad de Guadalajara, México. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 33, 125–129.
- Navarrete-Heredia, J. L., Newton, A. F., Thayer, M. K., Ashe, J. S. y Chandler, D. S. (2002). *Guía ilustrada para los géneros de Staphylinidae (Coleoptera) de México*. México D.F.: Universidad de Guadalajara/ Conabio.
- 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. (1988). Hispine y Cassidinae (Coleoptera: Chrysomelidae) de Chamela, Jalisco, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 77, 277–311.
- Noguera, F. A., Zaragoza-Caballero, S., Chemsak, J. A., Rodríguez-Palafox, A., Ramírez, E., González-Soriano, E. et al. (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., Zaragoza-Caballero, S., Rodríguez-Palafox, A., González-Soriano, E., Ramírez-García, E., Ayala, R. et al. (2012). Cerambycidos (Coleoptera: Cerambycidae) del bosque tropical caducifolio en Santiago Dominguillo, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83, 611–622.
- Opitz, W. (2012). Cleridae Latreille 1804. En R. H. Arnett, M. C. Thomas, P. E. Skelley y J. H. Frank (Eds.), *American beetles, Volumen 2, Poliphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea* (pp. 267–280). Boca Raton: CRP Press.
- Ordóñez-Reséndiz, M. M., López-Pérez, S. y Rodríguez-Mirón, G. (2014). Biodiversidad de Chrysomelidae (Coleoptera) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad (Suplem.)*, 85, S271–S278.
- Parker, G. G. (1995). Structure and microclimate of forest canopies. En M. D. Lowman y N. M. Nadkarni (Eds.), *Forest canopies* (pp. 73–106). San Diego: Academic Press.
- Pescador-Rubio, A., Rodríguez-Palafox, A. y Noguera, F. A. (2002). Diversidad y estacionalidad de Arthropoda. En F. A. Noguera, J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quesada-Avedaño (Eds.), *Historia natural de Chamela* (pp. 183–201). México D.F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Pineda, E. y Moreno, C. E. (2015) Evaluación de la diversidad de especies en ensamblajes de vertebrados: un primer acercamiento midiendo y comparando la riqueza de especies. En S. Gallina-Tessaro (Ed.), *Manual de técnicas del estudio de la fauna* (pp.114–134). Veracruz: Instituto de Ecología.
- Preisser, E., Smith, D. C. y Lowman, M. D. (1998). Canopy and ground level insect distribution in a temperate forest. *Selbyana*, 19, 141–146.
- Rodríguez-Palafox, A. y Corona, A. M. (2002). Lista de artrópodos de la región de Chamela, Jalisco, México. En F. Noguera, J. A. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quesada-Avedaño (Eds.), *Historia natural de Chamela* (pp. 203–232). México D.F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rzedowski, J. (1988). *Vegetación de México*. México D.F.: Editorial Limusa.
- Schroeder, B., Buddle, C. M. y Saint-Germain, M. (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. En M. D. Lowman y H. B. Rinker (Eds.), *Forest canopies* (pp. 73–101). Burlington: Elsevier Academic Press.
- Su, J. C. y Woods, S. A. (2001). Importance of sampling along a vertical gradient to compare the insect fauna in managed forests. *Environmental Entomology*, 30, 400–408.
- Sutton, S. L., Ash, C. P. J. y Grundy, A. (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.
- Sutton S. L. y Hudson, P. J. (1980). The vertical distribution of small flying insects in the lowland rain forest of Zaire. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 68, 111–123.
- Tal, O., Freiberg, M. y Morawetz, W. (2008). Micro-climatic variability in the canopy of a temperate forest. En A. Floren, y J. Schmidl (Eds.), *Canopy arthropod research in Europe* (pp. 49–59). Nuremberg: Bioform Entomology.
- Thomas, M. C. (2002). Passandridae Erichson 1845. En R. H. Arnett, M. C. Thomas, P. E. Skelley y J. H. Frank (Eds.), *American beetles, Volumen 2, Poliphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea* (pp. 327–328). Boca Raton: CRP Press.
- Toledo, V. H., Noguera, F. A., Chemsak, J. A., Hovore F. T. y Giesbert, E. (2002). The cerambycid fauna of the tropical dry forest of “El Aguacero”, Chiapas, Mexico (Coleoptera: Cerambycidae). *The Coleopterists Bulletin*, 56, 515–532.
- Trejo, I. y Dirzo, R. (2002). Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 11, 2063–2048.
- 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 Hanula, J. L. (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 Smith, S. M. (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.
- Viejo-Montesinos, J. L. y Ormosa-Gallego, C. (1997). Los

- insectos polinizadores: una aproximación antropocéntrica. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 20, 71–74.
- Villareal, H., Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F. et al. (2004). *Manual de biodiversidad. Programa de Inventarios de Biodiversidad*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Vulinec, K., Mellow, D. J. y Vasconcellos-Da Fonseca, C. R. (2007). Arboreal foraging height in a common neotropical dung beetle, *Canthon subhyalinus* Harold (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, 61, 75–81.
- Zaragoza-Caballero, S. (2004). Lampyride (Coleoptera). En A. N. García-Aldrete y R. Ayala (Eds.), *Artrópodos de Chamela* (pp. 139–150). México D.F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Zaragoza-Caballero, S., Noguera, F. A., Chemsak, J. A., González-Soriano, E., Rodríguez-Palafox, A., Ramírez-García, E. et al. (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., Noguera, F. A., González-Soriano, E., Ramírez-García, E. y Rodríguez-Palafox, A. (2010). Insectos. En G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury-Creel y R. Dirzo (Eds.), *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México* (pp. 195–214). México D.F.: Fondo de Cultura Económica/ Conabio.
- Zaragoza-Caballero, S. y Ramírez-García, E. (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.