



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA

ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA

LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

**INFLUENCIA DE LAS VARIABLES
MICROAMBIENTALES Y EL TAMAÑO DEL ÁREA EN LAS
COMUNIDADES DE ARTRÓPODOS ASOCIADOS A ROCAS**

**TESIS QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA PRESENTA:
ANA PAOLA MARTÍNEZ FALCÓN**

ASESOR:

DRA. CLAUDIA ELIZABETH MORENO ORTEGA



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICA E INGENIERÍA
CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
COORDINACIÓN DE LA LICENCIATURA EN BIOLOGIA



M. EN D. ADOLFO PONTIGO LOYOLA
DIRECTOR DE CONTROL ESCOLAR

PRESENTE

Por este conducto le comunico que el Jurado asignado a la pasante de Licenciatura en Biología Ana Paola Martínez Falcón quien presenta el trabajo recepcional titulado “Influencia de las variables microambientales y el tamaño del área en las comunidades de artrópodos asociados a rocas”, después de revisarlo en reunión de sinodales ha decidido autorizar la impresión del mismo, hechas las correcciones que fueron acordadas.

A continuación se anotan las firmas de conformidad de los integrantes del Jurado:

PRESIDENTE: **Dr. Otilio Arturo Acevedo Sandoval**

PRIMER VOCAL Y
ASESORA DEL TRABAJO: **Dra. Claudia Elizabeth Moreno Ortega**

SEGUNDO VOCAL: **Dr. Atilano Contreras Ramos**

TERCER VOCAL: **Dr. Juan Márquez Luna**

SECRETARIO: **Dr. Gerardo Sánchez Rojas**

PRIMER SUPLENTE: **Dr. Aurelio Ramírez Bautista**

SEGUNDO SUPLENTE: **Dr. Miguel Ángel Martínez Morales**

[Firmas manuscritas de los miembros del jurado]

Sin otro particular, reitero a usted la seguridad de mi atenta consideración.

ATENTAMENTE
“AMOR, ORDEN Y PROGRESO”
Pachuca de Soto a 28 de abril de 2004

[Firma manuscrita de Ulises Iturbe Acosta]
Biol. Ulises Iturbe Acosta

Coordinador Adjunto de la Licenciatura en Biología



A mis padres

*Alma Rosa Falcón Peña
Juan Martínez Galván*

De los cuales he recibido
comprensión y cariño, así como apoyo
incondicional, por amarme, por los
momentos que hemos vivido juntos, por
enseñarme a hacer las cosas lo mejor
posible y por darme siempre
recomendaciones para la vida.

A mi hermano, a mis tíos y primos
de los cuales siempre
recibí palabras de aliento
para seguir adelante, además de
ser mi ejemplo a seguir.

A mi abuelita *Anita* quien siempre
me ha apoyado, amado y comprendido
en todo momento, por estar siempre
a mi lado, por darme sus consejos y
animarme a pesar de todos los problemas,
por enseñarme a no darme por vencida,
por enseñarme a apreciar todos
los momentos de la vida. Porque
nunca serán suficientes las palabras
para agradecerte todo lo que te tengo
que agradecer.

APOYO FINANCIERO

La terminación de esta tesis, fue posible gracias a la ayuda económica recibida del Programa Institucional de Investigación 2004 de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, a través del proyecto titulado “Influencia de las prácticas de manejo en la conservación de la biodiversidad de bosques templados del estado de Hidalgo” con clave UAEH-DIP-ICBI-AAB-014.

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Claudia Elizabeth Moreno Ortega por ser mi asesora y apoyarme en todo momento bajo diferentes circunstancias, por guiarme en mi formación académica, por inspirarme a conocer la diversidad biológica. Por tu paciencia. Gracias por transferirme la curiosidad por entenderlo todo y preguntarme siempre el porque de las cosas, por tu orientación en la tesis y otros aspectos de la ecología. Gracias por tu amistad.

Al Dr. Gerardo Sánchez Rojas por resolver todas mis dudas, por ayudarme en la realización de la tesis, tu asesoría, por enriquecer la tesis con sus sugerencias, por los ánimos brindados en tiempos difíciles y su buen humor en el laboratorio. Gracias por tu amistad.

A la Dirección de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán por haberme dado las facilidades para llevar a cabo los estudios de los artrópodos de la zona.

Al Dr. Juan Márquez Luna y Julieta Asiain que me inspiraron el amor por los insectos y la exploración, por su ayuda en la identificación del material recolectado, por sus consejos y por su amistad.

Al Dr. Alfredo Peretti por ayudarme a identificar a los arácnidos recolectados, por su aportación en aspectos teóricos a este trabajo.

Al Dr. Atilano Contreras por su apoyo en la identificación de algunos ejemplares recolectados y sus aportaciones para la redacción del manuscrito.

Al Dr. Otilio Acevedo por proporcionarme el equipo necesario para realizar los estudios de suelo y sus aportaciones a la tesis.

Al Dr. Miguel Martínez por su asesoría en los análisis multivariados y sus sugerencias para la tesis.

Al Dr. Aurelio Ramírez por sus sugerencias a la tesis.

A Antonio Quintero Romero por apoyarme en la elaboración de la tesis.

A Imelda Menchaca Armenta por identificar algunos dípteros y por su amistad.

A Aline, Amelia, Axel, Guillermo, Heli, Mara, Marcela, Norma, por apoyarme en desinteresadamente y con gran entusiasmo en las salidas a campo. Sin su ayuda no hubiera podido recolectar los artrópodos a tiempo. Gracias por haber hecho tan amenas las salidas y brindarme su amistad.

A todos los integrantes del Laboratorio de Conservación Biológica, Aline, Claudia, Helga, Helí, Gerardo, Guillermo, Marcela, con quienes he compartido gratos momentos, por estar dispuestos a resolver mis dudas y ayudarme siempre, por mantener siempre el buen humor en el laboratorio haciendo la redacción de la tesis muy amena.

A mis compañeros de la primera generación de Biología con los cuales aprendí entre otras cosas, el valor de la amistad. Por todas las experiencias que pasamos juntos tanto en prácticas como en congresos. Por todo lo que nos divertimos y aprendimos en los cuatro años y medio de estudios y durante la redacción de nuestras respectivas tesis.

A Axel por ser mi apoyo en todo momento, por compartir los mejores y peores momentos de la vida juntos, por compartir sueños y proyectos, por tu comprensión, cariño y sobre todo amor. Por enseñarme a valorar todas las experiencias de la vida. Por consolarme, escucharme y siempre estar conmigo cuando yo más lo necesitaba. Recibe todo mi ♥.

ÍNDICE

I. Resumen.....	6
II. Introducción.....	7
1. Ecología de comunidades.....	7
1.1. El concepto de comunidad.....	7
1.2. Propiedades de las comunidades.....	10
1.2.1. Riqueza de especies.....	10
1.2.2. Diversidad biológica.....	10
1.2.3. Composición de la comunidad.....	11
1.2.4. Abundancia relativa.....	12
1.2.5. Dinámica.....	14
1.2.6. Estructura de las comunidades.....	16
1.3. Factores que influyen en las propiedades y estructura de las comunidades.....	18
2. Relación especie-área (REA).....	20
2.1. Desarrollo del concepto de la REA.....	21
2.2. Mecanismos explicativos de la REA.....	23
2.3. Muestreo y prácticas estadísticas empleadas en la descripción de la REA.....	30
2.4. Forma funcional de la REA.....	31
2.5. Interpretación de los parámetros de los modelos de la REA.....	32
3. Las comunidades de artrópodos.....	33
4. Las comunidades de artrópodos asociadas a rocas.....	39
III. Objetivos e hipótesis.....	44
1. Objetivo general.....	44
2. Objetivos particulares.....	44
3. Hipótesis.....	45
IV. Método.....	46
1. Área de estudio.....	46
1.1. Localización y clima.....	46
1.2. Sitio de muestreo.....	47

2. Muestreo de artrópodos bajo rocas.....	50
3. Uso de lozas como rocas artificiales para analizar la REA.....	52
4. Análisis de datos.....	56
4.1. Estructura y composición de las comunidades de artrópodos asociados a rocas y lozas.....	56
4.2. Variables microambientales.....	59
4.3. Relación especie-área.....	62
V. Resultados.....	59
1. Estructura y composición de la comunidad.....	64
1.1. Riqueza de especies.....	64
1.2. Curvas de rango-abundancia.....	64
1.3. Índices de diversidad e índices de equidad.....	67
1.4. Índice de similitud.....	69
2. Variables microambientales.....	71
2.1. Influencia de las variables microambientales en rocas.....	71
2.1.1. Época de secas.....	71
2.1.2. Época de lluvias.....	74
2.1.3. Total rocas.....	76
2.2. Influencia de las variables microambientales en lozas.....	78
3. Relación especie-área (REA).....	81
3.1. REA en rocas.....	81
3.2. REA en lozas.....	84
VI. Discusión.....	87
1. Riqueza de morfoespecies.....	87
2. Estructura y composición.....	87
3. Variables microambientales.....	89
3.1. Época de secas.....	90
3.2. Época de lluvias.....	91
3.3. Total rocas.....	93
3.4. Lozas.....	94

4. REA.....	95
4.1. REA en rocas.....	95
4.2. REA en lozas.....	96
4.3. Comparación de la Rea en rocas y en lozas.....	96
VII. Conclusiones.....	101
VIII. Literatura citada.....	103
Apéndice I. Relación de morfoespecies recolectadas bajo rocas y lozas.....	112
Apéndice II. Valores promedio de las variables microambientales.....	117

Lista de Figuras

1. Enfoques para el estudio de las comunidades.....	9
2. Representación gráfica de la curva especies-área.....	21
3. Localización del área de estudio.....	49
4. Recolección de artrópodos bajo rocas.....	50
5. Tamaños de las lozas empleadas para analizar la REA.....	54
6. Lozas empleadas para analizar la REA.....	54
7. Distribución espacial de las lozas utilizadas para analizar la REA.....	55
8. Gráfico de rango-abundancia para las morfoespecies de artrópodos asociados a rocas.....	66
9. Gráfico del CCA de las morfoespecies recolectadas en la época de secas.....	73
10. Gráfico del CCA de las morfoespecies recolectadas en la época de lluvias.....	75
11. Gráfico del CCA de las morfoespecies recolectadas en total de rocas rocas.....	77
12. Gráfico del CCA de las morfoespecies recolectadas en las lozas.....	80
13. Regresiones lineales de la REA en la época de secas y en la época de lluvias.....	82
14. Regresión lineal de la REA con el total de rocas.....	83
15. Comparación múltiple de los tamaños de lozas.....	85
16. Regresión lineal de la REA con los datos de las categorías de lozas.....	86

Lista de Cuadros

1. Distribución de las rocas según la relación varianza-media.....	53
2. Valores de los índices de diversidad de Shannon-Wiener y Equidad de Pielou.....	68
3. Valores de los índices de similitud de Sørensen	69
4. Valores obtenidos de las regresiones lineales de la REA de la época de secas, época de lluvias y total de rocas.....	81
5. Resultados de la comparación múltiple por pares entre los tamaños de las lozas.....	84

I. RESUMEN

Las rocas al presentar diferentes dimensiones y formas funcionan como refugios a una amplia variedad de organismos. Existen pocos trabajos que han explorado los factores que estructuran las comunidades animales asociadas a rocas, es por esta razón que en el presente trabajo se estudiaron las variables microambientales, así como la estructura, composición y la relación especie-área de las comunidades de artrópodos bajo rocas. El estudio se llevó a cabo en un matorral crasicaule ubicado en Metztitlán, Hidalgo. Se realizaron dos muestreos, uno en época de secas y otro en época de lluvias. En cada uno se identificó la fauna existente bajo 70 rocas (140 rocas en total) y al mismo tiempo se registraron las condiciones microclimáticas (temperatura, arbusto, pH, humedad, área, porosidad y volumen). Con los datos obtenidos en la identificación de los artrópodos se exploró la relación existente entre la riqueza específica y el área de las rocas. De manera experimental se evaluó la relación especie-área utilizando lozas de cerámica de cuatro diferentes dimensiones donde también se evaluaron los parámetros antes mencionados. Los resultados obtenidos indican que: 1) los principales grupos identificados bajo las rocas naturales y las lozas fueron: Isopoda, Araneae, Hymenoptera, Scorpionida, Pseudoscorpionida, Coleoptera, Diplopoda, Chilopoda, Hemiptera, Diptera, Lepidoptera, Orthoptera, Diplura y Opiliones; 2) las condiciones microclimáticas varían e influyen en la presencia de los artrópodos bajo las rocas y las lozas creando gradientes de acuerdo a las diferentes épocas del año; y 3) en condiciones naturales no se detectó el patrón predicho por la relación especie-área. Sin embargo, en el experimento con las lozas se detectó una relación positiva entre el área de la loza y la riqueza de artrópodos. La información generada en el presente estudio permite entender que los factores microclimáticos influyen en distribución de los organismos que habitan bajo las rocas y lozas. El sistema de estudio utilizado podría ser una herramienta útil para futuras investigaciones para entender las relaciones ecológicas de comunidades, ensambles y paisajes, y como modelo experimental para el estudio de la biodiversidad.

II. INTRODUCCIÓN

1. Ecología de Comunidades

1.1. *El concepto de comunidad*

El concepto de comunidad a través de la historia de la ecología ha sido controvertido, debido a que las comunidades no necesariamente son entidades discretas y limitadas sino sistemas abiertos difíciles de reconocer y delimitar. Esto es por la naturaleza de las comunidades, ya que algunas muestran gradientes ambientales en lugar de zonas separadas tajantemente, lo que provoca que el concepto se vuelva una abstracción (Begon *et al.*, 1988). Clásicamente, el término de “comunidades” se refiere a conjuntos de poblaciones de diferentes especies que comparten el mismo tiempo y espacio e interactúan entre sí (Krebs, 1985; Begon *et al.*, 1988; Diamond y Case, 1986). Otra definición de comunidades es “conjuntos de especies que interactúan entre sí formando un sistema viviente distintivo con su propia estructura, composición, relaciones ambientales, desarrollo y función” (Morin, 1999). Algunas comunidades se encuentran definidas por la composición de especies que coexisten en un espacio o hábitat (Putman, 1994).

Una comunidad, al conformarse por organismos de varios niveles tróficos, puede volverse infinitamente grande, por lo que es necesario delimitarla para su estudio en varios factores: espacio, función, asociaciones taxonómicas y/o interacciones tróficas (Diamond y Case, 1986). El conocimiento de las comunidades se lleva a cabo mediante estudios parciales basándose en geografía, uso de recursos y filogenia. Bajo estos enfoques, el estudio de las comunidades puede ser dividido en tres áreas (Fig. 1) (Fauth *et al.*, 1996). Los investigadores limitan los grupos de organismos que ellos estudian, lo cual da como resultado unidades de

conjuntos. Algunos investigadores restringen sus trabajos hacia la filogenia, que se encuentra en el conjunto A de la Figura 1, éste conjunto puede ser denominado como “taxa” (especies emparentadas filogenéticamente dentro de la comunidad). Otros investigadores confinan sus estudios a una área o zona geográfica particular (conjunto B, Fig. 1). Otros trabajos se centran en estudiar los conjuntos de especies que ocupan los mismos recursos (conjunto C, Fig. 1). Estos conjuntos se sobrelapan unos con otros obteniendo subconjuntos que son las intersecciones entre los conjuntos. Así, del sobrelapamiento de los conjuntos A y B obtenemos los “ensamblajes”, que son grupos de especies filogenéticamente emparentadas que se encuentran dentro de la comunidad, restringidas a un área definida. La intersección entre el conjunto B y C son los “gremios locales”, que son grupos de especies que se encuentran dentro de la comunidad y que utilizan recursos similares, de forma similar, sin que tengan una relación filogenética necesariamente. De la intersección de todos los conjuntos resultan los “ensambles” que son especies filogenéticamente emparentadas que se encuentran dentro de la comunidad utilizando los mismos recursos.

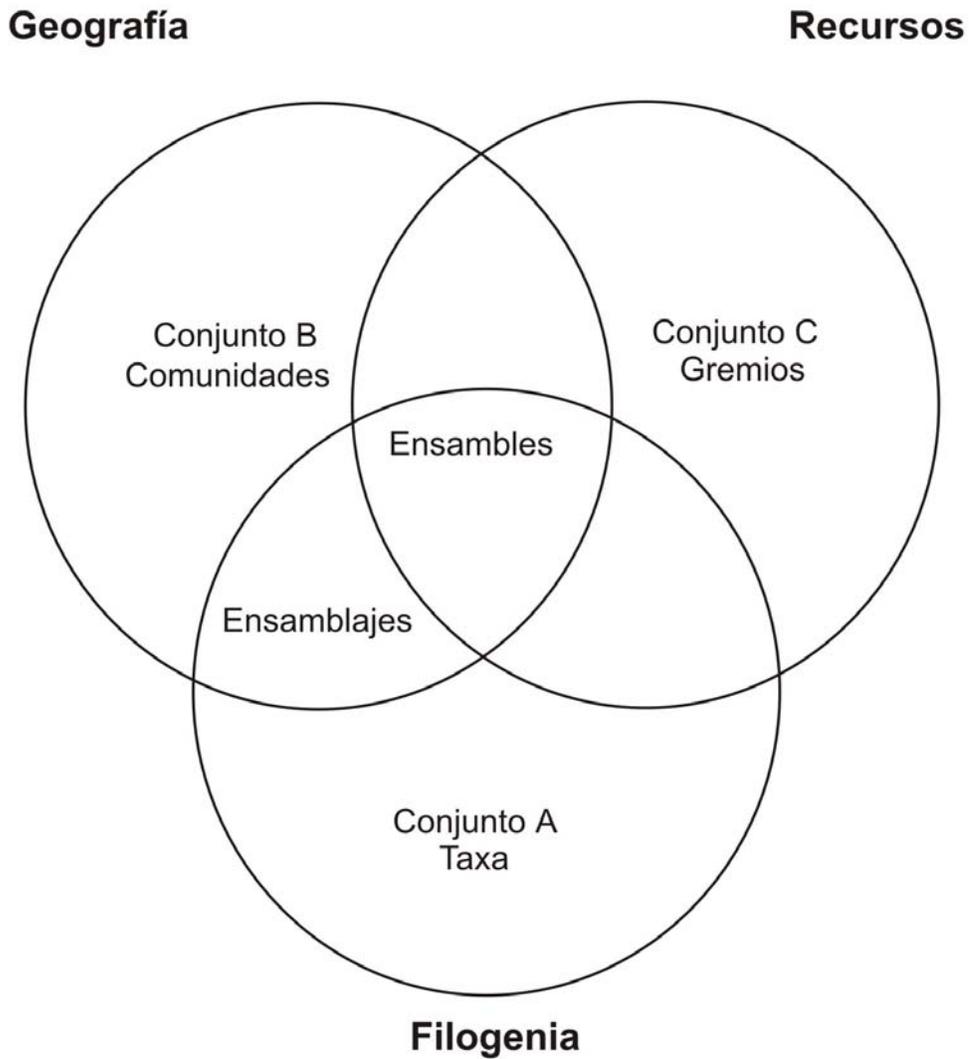


Figura 1. Las comunidades pueden ser divididas en tres conjuntos: aquellas definidas por filogenia (conjunto A), por geografía (conjunto B) y por uso de recursos (conjunto C). En este modelo, las comunidades ecológicas son solamente grupos de organismos que coexisten en el mismo lugar al mismo tiempo. Si se aplica este significado de comunidad, las intersecciones de estos conjuntos proveen definiciones operacionales (Fauth *et al.*, 1996).

1.2. Propiedades de las comunidades

Las propiedades de las comunidades, según Morin (1999) son: riqueza de especies, diversidad, composición, relaciones de abundancia de especies, dinámica y estructura. Estas propiedades son resultado de las adaptaciones de los organismos al medio físico en el cual viven y a las interacciones que ocurren entre ellos, dando como resultado una comunidad con estructura y composición específica así como con cierta estabilidad dinámica (Krebs, 1985; Begon *et al.*, 1988).

1.2.1. Riqueza de especies

La riqueza de especies es el número total de especies presentes en una comunidad. Esta propiedad es muy difícil de obtener ya que no existen listas completas de las especies de una comunidad aún para los grupos mejor conocidos debido a los problemas que conlleva la elaboración de éstas. Al realizar estudios faunísticos o florísticos existen numerosas confusiones taxonómicas (no identificar una especie correctamente) sobre todo para los grupos poco conocidos taxonómicamente. Los estudios son parciales debido a que generalmente se inventarían las especies más obvias existiendo pocos trabajos con especies pequeñas o de difícil muestreo.

1.2.2. Diversidad Biológica

La diversidad biológica o biodiversidad es la variedad de organismos vivos de cualquier fuente, incluidos, los ecosistemas terrestres, marinos y otros ecosistemas acuáticos y los complejos ecológicos de los que forman parte; incluye la diversidad

dentro de cada especie, entre las especies y de los ecosistemas (UNEP, 2004). Sin embargo, la aplicación más frecuente que se le da al término diversidad es la de número de especies, o bien, al valor o índice que se obtiene conjuntando información del número de especies y la abundancia relativa de cada una de las especies (Moreno, 2001).

1.2.3. Composición de la comunidad

Para caracterizar la composición de una comunidad se realiza una lista o recuento de las especies que existen en ella. Este acercamiento es difícil de realizar debido a los problemas al identificar las especies y que los estudios sólo cuentan con submuestras de las especies en una zona más grande, por lo que el número de especies registradas depende del número de muestras que se han tomado o del volumen del hábitat que se ha explorado (Jaksic, 2000). Cuando la composición de la comunidad se describe sólo en términos del número de especies, se ignora la estructura numérica de las comunidades ya que una comunidad posee especies raras y especies muy abundantes o comunes.

Para medir de manera simple el carácter de una comunidad se han creado varios índices de diversidad los cuales emplean la riqueza específica y las abundancias de las especies. Estos índices se pueden clasificar en índices de dominancia e índices de equidad (Moreno, 2001). Los índices de dominancia tienen en cuenta la representatividad de las especies con un valor de importancia mayor, no evalúan la contribución de las demás especies para la comunidad (Moreno, 2001). Algunos de los índices de dominancia más utilizados son: índice de Simpson, serie de números de Hill, índice D de McIntosh, índice de Berger-Parker (moreno,

2001). Los índices de equidad están basados en la equidad o igual repartición de las especies en la comunidad. Algunos de estos índices son: índice de Shannon-Wiener, equidad de Pielou, equidad de Brillouin, índice de equidad de Bulla, índice de equidad de Hill, índice de equidad de Alatalo e índice de equidad de Molinari (Moreno, 2001).

1.2.4. Abundancia relativa

La abundancia relativa de las especies es otra propiedad de las comunidades. Fisher *et al.* (1943), habían notado que existe una cierta distribución estadística de la rareza y la abundancia de las especies recolectadas. Observaron mariposas de Malasia notando que algunas de éstas eran muy comunes en el campo, mientras que otras eran menos frecuentes y muchas eran raras, con un solo ejemplar recolectado. Fisher *et al.* (1943) construyeron un diagrama en el que el número de individuos colectados se colocó en las abscisas y la cantidad de especies representadas en la colección por ese número de individuos, en las ordenadas, así la altura de cada punto de la gráfica indica el número de especies en la recolección representadas por un sólo individuo, el de las que se recolectaron sólo dos, tres, cuatro y así sucesivamente. Aceptando que el número de individuos con el que esta representada una especie en una muestra es una variable aleatoria con una media que representa el potencial biológico de la especie, Fisher *et al.* (1943) propusieron un modelo teórico que describe como deberían distribuirse las especies en las categorías de abundancia. Para estimar la distribución de todas las especies en la colección, Fisher *et al.* (1943) sumaron las distribuciones estadísticas esperadas

para cada una de las especies en la colección. Este modelo fue de gran trascendencia para la ecología de las comunidades y para la biogeografía.

Para entender como se distribuyen las frecuencias de las especies en las comunidades se han desarrollado principalmente cuatro modelos de abundancias relativas de especies:

a) *Serie logarítmica*: este tipo de distribución de frecuencias ocurre cuando la partición del nicho no es totalmente aleatoria. El modelo predice cuántas especies raras habrá en la colección, representadas por sólo un individuo, con dos, con tres y así sucesivamente (Fisher *et al.*, 1943). También se predice cuántas especies existen en el área que no han sido consideradas en la muestra porque su valor esperado para dicha muestra es menos de un individuo. La relevancia del modelo radica en que es capaz de describir la cantidad de especies presentes en una muestra como una función de la cantidad de individuos que tiene cada especie en la muestra y sumando los individuos de todas las especies, como una función del tamaño total de la muestra (Halffter y Ezcurra, 1992). Entre sea el área de muestreo, el número de especies en la colección será mayor, dado que aumenta la probabilidad de incluir especies raras. El modelo de Fisher *et al.* (1943) planteó por primera vez teóricamente la relación entre el número de especies recolectadas y el área de muestreo o relación especie-área, éste modelo es importante en problemas de conservación, ya que predice el comportamiento estadístico de las especies raras como una función del área que las contiene (Halffter y Ezcurra, 1992).

b) *Distribución log-normal*: este modelo se ajusta a una gran variedad de organismos siempre y cuando los tamaños de muestra sean grandes (Preston, 1962). Esta distribución es el resultado de la subdivisión jerárquica del nicho en la

cual la probabilidad de dividirlo es independiente de la longitud del segmento, o una comunidad especializada en diferentes elementos del hábitat que se subdividen jerárquicamente. Las poblaciones de las especies crecen de manera exponencial y responden independientemente a diferentes factores, o pueden ser un conjunto de poblaciones que están en equilibrio en pequeños parches (Moreno, 2001).

c) *Distribución de la vara quebrada*: este es un modelo que se ajusta a poblaciones de organismos en equilibrio, de tamaño corporal grande, larga vida, muy emparentadas filogenéticamente y muy competidoras (Halffter y Ezcurra, 1992). No se ajusta bien a las poblaciones con características opuestas a las mencionadas. Representa un eje de recursos unidimensional que se rompe de manera proporcional, al azar, simultáneamente o de forma secuencial a la longitud del segmento (Moreno, 2001).

d) *Serie geométrica*: este modelo se aplica cuando el muestreo es de efectos estocásticos (Whittaker, 1972). Las abundancias de las especies son ordenadas en secuencia y cada una es una fracción al azar de la especie previa (Moreno, 2001). Se asume que cada especie llega a intervalos de tiempo regulares y toma una fracción constante de los recursos. Es un modelo que se ajusta bien a poblaciones que se encuentran en las primeras etapas sucesionales o en condiciones ambientales adversas y supone que las especies dominantes se apropian de las mejores partes del nicho y solo dejan trozos pequeños para las demás especies.

1.2.5. Dinámica de las comunidades

La dinámica de las comunidades se refiere a que éstas no se mantienen inalteradas e inmutables, sino que se suscitan cambios que modifican la estructura

y la composición de la comunidad a través del tiempo. Estos cambios pueden deberse simplemente a la estacionalidad (variación entre una época y otra), como es el caso del cambio en la identidad de las especies en época de lluvias y secas que presentan algunos ambientes. Por otra parte, existen cambios drásticos sistemáticos en la comunidad a través del tiempo, a este proceso de cambio se le conoce como sucesión. La sucesión ecológica son los patrones de colonización de especies que ocurren en un espacio de manera direccional y continua, que no son debidos a la estacionalidad del ambiente (Smith, 1980). Estos cambios graduales suelen ser rápidos en las primeras etapas de desarrollo y más lentos en las etapas posteriores, esto puede verse alterado por los procesos de disturbios que acontecen en las comunidades. Los tipos de sucesión ecológica son: degradativas (heterotróficas), alogénicas y autogénicas (Smith, 1980).

La sucesión degradativa o heterotrófica ocurre en ambientes efímeros en los que la fuente de energía no son las plantas como por ejemplo, los restos animales en descomposición o las comunidades que se forman en las cuevas donde el recurso es el material excretado por otros animales como el guano de los murciélagos (Smith, 1980).

La sucesión alogénica ocurre en los ambientes cuando las condiciones geofisicoquímicas cambian de manera independiente a los seres vivos, es decir, los factores abióticos determina la sucesión, como es el caso de las marismas (Smith, 1980).

La sucesión autogénica se presenta en los ambientes en los cuales las plantas generan los recursos energéticos y ocurre cuando aparecen nuevos ambientes disponibles para los seres vivos (Smith, 1980). Este tipo de sucesión es

común cuando existe la deforestación o un incendio. Las sucesiones autogénicas pueden ser primarias o secundarias. Las primarias ocurren en ambientes donde la vida ha sido eliminada y todos los colonizadores vienen de otro sitio para habitar el ambiente y las secundarias ocurren en ambientes donde algunas formas de vida sobreviven a la destrucción del sitio (Smith, 1980).

1.2.6. Estructura de las comunidades

Las comunidades son sistemas vivos, se encuentran dispuestos de alguna manera, a esta organización es a lo que se llama estructura de la comunidad y pueden ser diversos los patrones que componen a ésta. Se ha propuesto que varias de las propiedades de la comunidad son evidencia de su estructura, sin embargo, este tema sigue siendo aún controversial (Diamond y Case, 1986). Al respecto se ha propuesto el término de membresía limitada para poder delimitar a las especies pertenecientes a una comunidad determinada. Existen varios rasgos que pueden considerarse como propiedades de la estructura de la comunidad: a) relaciones de abundancia de las especies, b) correlaciones entre la talla corporal y la abundancia, c) patrones de forrajeo, d) distribución de las especies en un espacio ecomorfológico y e) la diversidad de especies (Diamond y Case, 1986).

Una posible explicación de la existencia de la estructura de la comunidad es la membresía limitada, esto es, la posibilidad de que algunas especies solo estén presentes en unas comunidades particulares y no en otras. Se ha discutido que las causas de la membresía limitada son: a) ambiente físico, b) dispersión y c) interacción interespecífica (Diamond y Case, 1986).

El ambiente físico determina que, ante la falta de adaptaciones que permitan a una especie funcionar bajo ciertas condiciones físicas de su ambiente, la distribución de especies sea restringida. Por otro lado, las limitaciones de la dispersión explican porque los insectos herbívoros no coexisten con las plantas que no le son apetecibles. En ese sentido, el éxito frecuente de las especies introducidas por el hombre se debe a las barreras de dispersión y no a la falta de adaptación a un ambiente físico particular. Finalmente, las interacciones entre especies, la competencia y la depredación sobre todo, se han sugerido como las causas de las restricciones que definen a la membresía limitada. Las especies interactuantes se afectan unas a otras (positiva o negativamente), de manera que ellas mismas deben determinar la composición taxonómica y abundancia relativa de las especies en un ensamble (Jaksic, 2000). Puesto que los modos de interacción entre especies son limitados, solo se pueden conocer algunas generalidades de la estructura de los ensambles, estas generalidades son conocidas como los patrones comunitarios que determinan la estructura de la comunidad. Para entender la estructura comunitaria se debe en realidad conocer cómo los componentes interactúan entre sí en un plano espacio temporal.

La estructura comunitaria puede estudiarse desde varias perspectivas: a) Desde una perspectiva reduccionista, extrapolarlo desde la ecología de poblaciones, b) Desde una perspectiva holística, examinando gradientes de diversidad y patrones de tramas tróficas (por ejemplo, número y composición de niveles tróficos), sin prestar atención a las identidades de las especies componentes y c) Desde una perspectiva funcional, observando grupos animales que usan los mismos recursos de manera similar (los gremios) (Jaksic, 2000).

Las relaciones de ensamblaje de las especies en las comunidades están asociadas a varios factores como: temporales, ambientales y bióticos. En cada una de estos existen posturas que afirman que existe un equilibrio o desequilibrio en las comunidades en cuanto al grado de saturación de especies (Jaksic, 2000).

1.3. Factores que influyen en las propiedades y estructura de las comunidades

El desarrollo de la comunidad es el cambio y estructura de ésta a través del tiempo (Jaksic, 2000). Varios de los eventos que ocurren en la naturaleza tienden a ser organizados temporalmente, como son: la floración y la germinación en las plantas o la reproducción y la eclosión en muchos animales, por ello, las variaciones temporales juegan un papel importante en la organización de las comunidades. Para explicar el origen de la biodiversidad mediante factores temporales se han propuesto varias hipótesis como la del tiempo evolutivo (Whittaker, 1972), ésta se define como la riqueza de especies de una comunidad es resultado de los procesos evolutivos desde el origen del biotopo en que se encuentran. Bajo esta propuesta, los trópicos son más ricos en especies que las zonas templadas debido a la antigüedad de los primeros. Otra hipótesis es la del tiempo ecológico, en la cual la diversidad se debe a las invasiones de especies del último evento de perturbación de la comunidad. Un ejemplo de esto es la sucesión ecológica.

Entre los factores ambientales que influyen en los patrones de diversidad se encuentran el tamaño del área, la productividad ambiental, la favorabilidad ambiental, la estabilidad ambiental, la variabilidad ambiental y la predecibilidad ambiental. El tamaño del área enuncia que a mayor área, mayor es el número de especies que puede contener. Se explicará ampliamente la relación especie-área en

el siguiente apartado. La relación entre diversidad y productividad ambiental según Brown (1975) se refiere a que las zonas con mayor producción de recursos pueden sostener de mejor manera a una gran cantidad de especies que las zonas menos productivas. De acuerdo a la favorabilidad ambiental, los sitios con condiciones ambientales más favorables con poca varianza tendrán mayor cantidad de especies, sin embargo, identificar las condiciones más favorables está en función de la especie de estudio. Respecto a la estabilidad ambiental, los ambientes con poca variación climática son capaces de albergar más taxa. La hipótesis de variabilidad ambiental propone, al contrario de la hipótesis anterior, que los ambientes con perturbación intermedia tienen mayor riqueza. Finalmente, con respecto a la predecibilidad ambiental, los ambientes que varían en cuanto a sus condiciones, pero de forma periódica tienen ciertas especies las cuales se reemplazan al cambiar éstas.

Los factores bióticos que estructuran a las comunidades son los referentes a las interacciones. Se han propuesto varias teorías para explicar como las interacciones interespecíficas afectan la diversidad, entre éstas se encuentran la diversificación del nicho y las mortalidades compensatorias. Según la diversificación del nicho, a menor amplitud promedio de nicho y a mayor sobreposición promedio de nicho, mayor es la riqueza de especies que puede encontrarse en una comunidad (Jaksic, 2000). La teoría de las mortalidades compensatorias se refiere a que cuando las especies dominantes son depredadas en una mayor proporción, aumenta la existencia de más especies que coexisten con la dominante (Jaksic, 2000).

2. Relación especie-área (REA)

La relación especie-área (REA) se refiere a que el número de especies encontradas en una región es una función positiva del área de dicha región, es decir, a mayor área mayor riqueza de especies. La REA ha sido graficada como la riqueza de especies en el eje de las ordenadas y el tamaño del área en las abscisas, obteniendo una curva especies-área (Fig. 2). Esta relación ha sido observada en una amplia variedad de taxa y entidades geográficas. Se reconoció hace mucho tiempo que las islas contienen menos especies que en áreas comparables del continente; y no sólo esto, también se ha visto que el número de especies de las islas disminuye cuando se reduce su superficie (Rosenzweig, 1995).

La palabra islas no debe referirse necesariamente a las islas oceánicas. Existen casos donde las unidades pueden ser discretas y pueden distinguirse de la matriz (análoga al mar). Los lagos son islas en un mar de tierra; las cumbres de las montañas son islas de gran altitud en un océano de baja altitud; los espacios vacíos de un bosque, producidos cuando un árbol ha caído son islas en un mar de árboles; y pueden existir islas de tipos geológicos particulares, de tipos de suelo o de tipos de vegetación rodeadas por distintos tipos de rocas, de suelo o de vegetación (Wheater y Read, 1996). Las REAs pueden ser igualmente patentes en todos estos tipos de áreas. De hecho, no están limitadas de modo alguno a islas, también pueden ser observadas al comparar el número de especies que ocupan áreas arbitrarias de distinto tamaño, de una misma región geográfica (Simberloff, 1983). Existen muchas islas oceánicas, lagos, cimas de montañas, bosques rodeados por campos, y árboles aislados. Incluso un animal individual o una hoja es una isla

desde el punto de vista de sus parásitos. En resumen, pueden existir pocas comunidades naturales que carezcan de algún elemento de insularidad. Por ello, no podemos comprender la estructura de las comunidades sin entender la biogeografía de islas. En este apartado se presenta una revisión de los supuestos, mecanismos y aplicaciones generales de la relación especie-área.

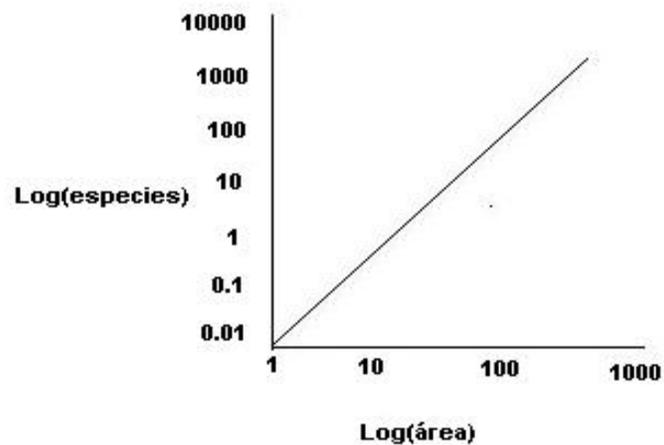


Figura 2. Representación gráfica de la curva especie-área con datos imaginarios. El logaritmo de la riqueza de especies está en función del logaritmo del área.

2.1. Desarrollo del concepto de la REA

Watson fue el primero que describió la relación especie-área en 1835; posteriormente De Candolle en 1855 también describió esta relación (Pozo y Llorente, 2001). Las islas oceánicas y la vida insular han sido de interés científico para varias disciplinas debido a la información que aportan sobre procesos evolutivos en espacio, tiempo y procesos ecológicos (Pozo y Llorente, 2001). Las

islas han sido fuente de inspiración de varias teorías como las Galápagos para Darwin o Ternate para Wallace (Pozo y Llorente, 2001). La exploración de las islas y el trabajo de los naturalistas sirvieron para conocer la fauna y flora de las islas, intensificándose su estudio. Pozo y Llorente (2001) mencionan que Grinnell y Stewart (1913) al estudiar el número de especies presentes en distintos picos de montañas, establecieron una notable ley: entre más pequeña sea el área desconectada de una zona determinada mayor escasez de tipos persisten ahí. Arrhenius (1921) y Gleason (1922) realizaron trabajos en comunidades terrestres con plantas pretendiendo establecer relaciones cuantitativas para explicar porque en más área existen mas especies (Krebs, 1985). Fisher *et al.* (1943), abordaron por primera vez un problema que ha resultado ser de inmensa trascendencia en la ecología de la conservación. Basados en la idea de que existe en la naturaleza un gran número de especies raras y que cuanto más grande sea una muestra biológica, mayor será el número de estas especies. Fisher *et al.* (1943) concluyeron que debería haber una relación entre el tamaño de una área y el número de especies incluido en dicha área y que ésta podía ajustarse con series logarítmicas. Preston (1962) demostró que, al convertir las abundancias en forma canónica, se obtenía una distribución normal; entonces, la relación del número de especies y su abundancia canónica sería log-normal (Pozo y Llorente, 2001). Esta relación adquirió prioridad en 1960 como una herramienta útil en determinar el tamaño de muestra óptimo para delimitar la mínima área de una comunidad y extrapolar la riqueza a grandes áreas (Rosenzweig, 1995). McArthur y Wilson (1963) exploraron esta relación bajo el contexto de la teoría del equilibrio en la biogeografía de islas, que fue el primer intento por formular una teoría con bases cuantitativas que pudiera unificar la

creciente masa de información sobre ecogeografía. En 1980, la discusión principal fue la utilización de esta relación en la conservación para el diseño de reservas y la estimación de pérdida de especies cuando se pierde un hábitat (Simberloff, 1983; Pozo y Llorente, 2001).

2.2. Mecanismos explicativos de la REA

Seis mecanismos biológicos han sido propuestos para explicar la relación especie-área: A) la hipótesis de la diversidad de hábitat, B) la hipótesis del área *per se* C) la hipótesis de la muestra pasiva, D) la hipótesis de la concentración de recursos, E) la hipótesis del efecto de borde y F) múltiples causas (Connor y McCoy, 2001).

A) Hipótesis de la diversidad de hábitat

El incremento de la riqueza en grandes áreas es debido a una mayor variedad de hábitats permitiendo que las especies que requieren hábitats específicos y las que requieren múltiples persistan en áreas grandes incrementado la riqueza. Probablemente esta sea la razón más obvia de que las áreas más extensas contengan más especies. En el contexto particular de la biogeografía insular, el principal defensor de esta hipótesis fue Lack (1969), quien argumentó que el número de especies que se hallaban en una isla reflejaba simplemente el tipo de isla, concepto en el que incluía al clima de la isla y a los hábitats que ésta proporciona. En esencia, creía que las áreas extensas contienen más especies porque contienen más hábitats. Esto ha sido objeto de pocas comprobaciones críticas entre las cuales destaca la de Clegg y Owens (2002) quienes afirman que el

problema principal de la idea de Lack estriba en que no considera la probabilidad más bien baja que tienen muchos organismos de dispersarse hasta islas apropiadas. Incluso entre las aves, no considera las limitaciones que indudablemente existen en la capacidad de dispersión de numerosas especies. Además, esta teoría es puramente ecológica y no evolutiva. No se ocupa del grado en que una comunidad de una isla puede reflejar la evolución que se ha producido dentro de la propia isla.

El argumento de la diversidad de los hábitats ha tratado de ser probado de diferentes maneras, uno de los ejemplos mejor documentados es el de los insectos. Sodre *et al.*, (2000) aplicaron la REA en los insectos sobre plantas. Las plantas ampliamente distribuidas viven en una amplia variedad de hábitats. Por ello, ofrecen a su vez una amplia variedad de hábitats a los insectos, puesto que el hábitat del insecto incluye no sólo la presencia de la propia planta, sino también las condiciones climáticas, la presencia de distintas plantas, entre otras. Una manera diferente de aplicar el argumento se centra en el tamaño, la estructura, la variedad de partes, o la arquitectura de las diferentes especies de plantas. El trabajo de Sodre *et al.* (2000) trata a las especies vegetales como áreas con distinta diversidad de hábitats, bajo este criterio se esperaría que las especies vegetales complejas alberguen más especies de insectos que las especies simples.

Una cuestión fundamental de la biogeografía de las islas estriba en si existe un efecto insular como tal o si las islas contienen simplemente menos especies porque se trata de áreas reducidas con pocos hábitats (Abbott *et al.*, 2000). Algunos estudios han intentado dividir la variación especies-área de las islas en aquella parte que puede ser aplicada completamente en términos de heterogeneidad

ambiental, y aquella otra que queda y que debe ser explicada por el propio efecto del área de la isla. Un tema a considerar es la influencia que ha ejercido el hombre al destruir los hábitats o el introducir competidores y depredadores (Primack *et al.*, 2001).

Un diferente modo de intentar distinguir un efecto independiente del área de las islas consiste en comparar las gráficas de especies-área de las islas con las de unas islas del continente definidas arbitrariamente (Connor y McCoy, 2001). En estas últimas, las relaciones especies-área deberían ser debidas casi exclusivamente a la diversidad de hábitats. Todas las especies podrían dispersarse entre dichas zonas y el continuo flujo de individuos a través de los límites arbitrarios enmascara por lo tanto las extinciones locales (es decir lo que en una isla sería una extinción se ve rápidamente compensado por el intercambio de individuos entre las zonas locales). Así, un área arbitrariamente definida del continente debería presentar más especies que una isla por lo demás equivalente, y esto se puede interpretar con la pendiente de la gráfica de la REA de islas debe ser más inclinada que la de áreas continentales (el efecto del aislamiento insular debe ser más marcado en las islas pequeñas donde las extinciones son más probables). La diferencia entre los dos tipos de gráficas sería atribuible al efecto insular por derecho propio. A pesar de que existen variaciones considerables, las gráficas de las islas tienen típicamente una pendiente más pronunciada (Connor y McCoy, 2001). Un número menor de especies por unidad de superficie en las islas debería conducir también a un valor inferior de la intersección sobre el eje R (riqueza de especies) de la gráfica especies-área. En conjunto, queda claro que las áreas más reducidas contienen una menor diversidad de hábitats y por consiguiente presentan

menos especies. Pero también existe a menudo un efecto insular reconocible, que reduce aún más la riqueza de especies de las comunidades que se hallan aisladas de otras comunidades similares (Connor y McCoy, 2001).

Esta hipótesis ha sido la más tratada en la literatura, utilizando principalmente plantas. El efecto de la diversidad estructural de las plantas fue puesto a prueba sobre las comunidades de insectos fitófagos mediante la comparación de plantas con distribuciones geográficas similares observándose que los árboles mantienen más especies de insectos que los arbustos leñosos, que a su vez mantienen más especies que las plantas herbáceas (Strong, 1982). Se trata de una secuencia de tipos vegetales que muestra una disminución del tamaño, una disminución de la variedad de microclimas ofrecidos, una disminución en el número de módulos (por ejemplo, de hojas) por individuo, una disminución de la variedad de partes de la planta, y una disminución de la gama de recursos disponibles para los insectos. Otro estudio se llevó a cabo con los insectos fitófagos que atacan a diversas especies de nopales del género *Opuntia* en función de la clasificación arquitectónica de cada especie de cactus (Moran, 1980). Los cactus con una clasificación elevada (mayor tamaño, más módulos y mayor variedad de partes en cada planta) tenían un número marcadamente superior de especies de insectos.

Es evidente que la arquitectura de las plantas ejerce una gran influencia sobre la riqueza de la comunidad de insectos fitófagos, pero tal como sucede con las especies de las islas, resulta difícil dilucidar hasta qué punto se trata simplemente de un efecto del tamaño (incluido el número de módulos) o bien de un efecto de la heterogeneidad de ambientes y recursos. Para los cactus, Moran (1980) calculó que el tamaño, por sí solo, explicaba un 35% de varianza de la

riqueza, mientras que todos los componentes juntos un 69%. Sin embargo, los cactus cubren una gama de tamaños mucho más reducida que la comparación árbol-hierba, y serían necesarios más trabajos sobre la división entre tamaño y heterogeneidad. En resumen, se encontró un mayor número de especies de insectos fitófagos en las especies vegetales mayores con una arquitectura más compleja, en las plantas comunes y ampliamente distribuidas, y quizás en las plantas que viven en la misma zona que otras especies afines.

B) Hipótesis del área *per se*

Se basa en la abundancia de cada especie en una muestra varia positivamente en función del área y la probabilidad de cada especie de sufrir extinción estocástica en esa área es una función negativa de la abundancia, es decir, las áreas grandes tienen más especies que las pequeñas porque más especies pueden persistir (no se extinguen) (Abbott *et al.*, 2000). Abbott (1980) encontró una relación significativa entre la riqueza de especies de aves y el área de las islas de la costa occidental de Australia, pero no encontró ninguna relación entre la riqueza de especies y la diversidad de hábitats. De hecho, no existía una relación entre el área de las islas y la diversidad de los hábitats. En este caso, parece que el área desempeña, *per se*, un papel muy importante. Ricklefs y Lovette (1999) al estudiar aves, murciélagos, mariposas, reptiles y anfibios encontraron que todos los grupos, excepto los murciélagos, tenían mayor riqueza en hábitats heterogéneos, en cambio, los murciélagos mostraron tener mayor riqueza en áreas más extensas que en hábitats heterogéneos.

C) Hipótesis del muestreo pasivo

Las áreas grandes son más probables que reciban mas colonizadores que las áreas pequeñas y que esos colonizadores representan una amplia variedad de especies que un conjunto de especies que llegan a un lugar pequeño, se esperaría que más especies lleguen a áreas grandes (Connor y McCoy, 2001). De anterior se deduce que el efecto insular y el empobrecimiento de especies de una isla deberían ser más acentuados para las islas más remotas. De hecho la comparación de las islas oceánicas con las islas continentales es solo un ejemplo extremo de la comparación entre islas más o menos alejadas, ya que se puede considerar que las islas continentales locales tienen un alejamiento mínimo. Pero el alejamiento o distancia, puede significar dos cosas: a) referirse al grado de aislamiento físico y b) alejamiento según el tipo de organismo que se esté considerando, bajo este criterio, la misma isla puede ser remota desde el punto de vista de los mamíferos terrestres, pero no desde el punto de vista de las aves (Mueller-Dombois, 2001).

Las islas remotas de un tamaño determinado poseen menos especies que las islas similares más próximas a una masa de tierra. Un efecto más directo sobre el empobrecimiento de especies de las islas, en especial de las islas remotas, se debe al hecho de que muchas islas carecen de especies que podrían presentar potencialmente, debido simplemente a que las especies no han tenido tiempo suficiente para colonizar la isla (Lomolino, 2000). La importancia general estriba en que las comunidades de muchas islas no pueden ser comprendidas ni en términos de simple adecuación de los hábitats ni como una riqueza de equilibrio característica, sino más bien que muchas comunidades insulares no han alcanzado

el equilibrio y no están aún completamente saturadas de especies (Fox y Fox, 2000).

D) Hipótesis de concentración de recursos

La densidad poblacional debería estar correlacionada positivamente con el área del fragmento. La densidad de animales sería consecuencia de su conducta de movimiento. La concentración de recurso contribuye a observar la relación especie-área. Los herbívoros son más fáciles de encontrar donde existen grandes cantidades de la planta que consumen, que en pequeñas áreas o parches heterogéneos (Connor y McCoy, 2001).

E) Efectos de borde

La reducción en la abundancia de especies en parches pequeños por una gran proporción de área de borde da como resultado mayores probabilidades de extinción local. Una área grande tiene menos proporción de borde que una área pequeña, aunque también están implicados otros factores del área (Connor y McCoy, 2001).

F) Múltiples causas de la relación especie-área

La relación puede ser causada por la combinación de varias de las hipótesis antes mencionadas (Connor y McCoy, 2001).

En conclusión, las dificultades para conocer las causas de la relación especie-área son:

- a) La diversidad de hábitats es difícil de medir.

- b) Para demostrar un efecto de área *per se* o concentración de recursos se debe mostrar que las especies en promedio tienen grandes tamaños poblacionales y bajas probabilidades de extinción en fragmentos grandes.
- c) Para probar la hipótesis del muestreo pasivo se debe mostrar que la tasa de colonización de los fragmentos grandes es mayor que en fragmentos pequeños y que comprenden un número mayor de especies que arriban en fragmentos grandes que en pequeños.
- d) Para probar el efecto de borde se debe mostrar que la ausencia de especies en fragmentos pequeños es causada únicamente por efecto de borde y no por otra causa.

2.3. Muestreo y prácticas estadísticas empleadas en la descripción de la REA

Han existido tres aproximaciones de muestreo para el estudio de las REAs: muestreos de áreas aisladas independientes, áreas adyacentes o continuas pero independientes y áreas anidadas. Para las primeras, se selecciona una muestra de áreas de estudio. Para los hábitats continuos, se subdividen en series de secciones no traslapadas. Para las áreas anidadas se selecciona una región y subregiones de estudio dentro de esa región. Las áreas independientes han sido las más utilizadas por ser áreas geográficas naturales como las islas y que son estadísticamente independientes permitiendo utilizar regresiones lineales. Las áreas anidadas no son estadísticamente independientes por lo que no se utiliza la estadística simple, se requiere estadística espacial (Connor y McCoy, 2001). La forma estadística utilizada en el estudio de la REA ha sido tomando como logaritmos tanto la riqueza como el área utilizando el modelo OLS (mínimos

cuadrados ordinarios por sus siglas en inglés) donde la riqueza esta expresada como una regresión lineal del área. Se asume que la riqueza tiene distribución normal, se ha sugerido que se analicen los datos usando un modelo lineal generalizado tratando a la riqueza de especies como una distribución de Poisson, o una binomial haciendo inferencias estadísticas más rigurosas. Casi no se han utilizado estos últimos métodos (Ney-Nifle y Mangel, 2000; Connor y McCoy, 2001).

2.4. Forma funcional de la REA

La curva resultante puede ser lineal, cóncava descendente, cóncava ascendente y sigmoide. La forma de la curva esta en función del rango de áreas estudiadas. Las curvas lineales se obtienen de áreas a escalas intermedias, las cóncavas descendentes de áreas extensas, las cóncavas ascendentes de áreas a escalas finas y las curvas sigmoides cuando se estudian un amplio rango de escalas (Connor y McCoy, 2001).

Arrhenius (1921) propuso que la relación especie-área se describía con la siguiente función: $S = cA^z$ donde S es el número de especies presentes, A es el área de la isla, c es una constante de proporcionalidad que varía dependiendo del taxón y de la región biogeográfica y z es también una constante la cual varia poco entre los taxa o un taxón dado en diferentes partes del mundo y se obtiene de la pendiente de la regresión lineal al graficar $\log S$ vs $\log A$. Con una transformación logarítmica con c y z como constantes, $\log S = \log c + z \log A$. La transformación log-normal puede linearizar una amplia variedad de curvas y por esto es ampliamente utilizada (Pozo y Llorente, 2001; Connor y McCoy, 2001). Fisher *et al.* (1943) proponen un modelo descriptivo de la REA, expusieron la siguiente fórmula: $S = c +$

$z \log A$, éste modelo surgió como un intento de unir las curvas de especie-área con las curvas de distribución-abundancia (Keeley, 2003).

2.5. Interpretación de los parámetros de los modelos de REA

El parámetro de la pendiente de la curva y sus implicaciones biológicas fueron estudiados por Preston (1962). La pendiente mide la tasa en la que se adhieren especies conforme el área se incrementa y el parámetro interceptado ha sido considerado como una función de atributos específicos del taxón y variación ambiental (Lomolino, 2000).

Preston (1962) describió la distribución canónica de las especies, al demostrar que el valor de z puede encontrarse por medio de la abundancia relativa de las especies si se grafica en una forma log-normal, él propuso un valor de la pendiente de 0.262. Se ha sugerido que el valor de z no es una relación entre valores de pendiente sino un resultado de la varianza de la riqueza que siempre será menor que la varianza del tamaño de área (Pozo y Llorente, 2001). Así mismo, Preston (1962) definió las diferencias entre islas oceánicas e islas continentales determinando que el intervalo de valores de z para islas oceánicas es de 0.20 a 0.4, mientras que para hábitats insulares continentales los valores son entre 0.12 y 0.19.

La explicación a este patrón es que las islas verdaderas están realmente aisladas y no tienen individuos turistas como en los hábitats continentales. Otra causa podría ser por el flujo de especies entre áreas fragmentadas según el modelo de metapoblaciones.

Se predice que las pendientes deberán ser mayores para archipiélagos lejanos que para islas cercanas al continente, en este sentido la pendiente depende

del tamaño de la fuente de donde provienen los colonizadores (Pozo y Llorente, 2001).

3. Las comunidades de artrópodos

Los artrópodos constituyen un elemento muy importante de los ecosistemas terrestres, ya que una gran parte de ellos se encuentra interactuando y coexistiendo con varios elementos del paisaje, el papel ecológico que juegan éstos en los ecosistemas terrestres es variado, ya que actúan como depredadores, polinizadores, parásitos y recicladores de nutrimentos y materia orgánica (Ruppert y Barnes, 1999). Es el grupo más rico y diverso del reino animal, ocupando una gran variedad de nichos funcionales y microhábitats a lo largo de un amplio espectro de escalas temporales y espaciales (Kremen *et al.*, 1993).

Los artrópodos son animales invertebrados dotados de un esqueleto externo y apéndices articulados, como los crustáceos, los insectos y las arañas; artrópodo significa 'patas articuladas'. Son protóstomos eucelomados con una segmentación externa (Ruppert y Barnes, 1999). Forman el phylum Arthropoda, que se divide en cuatro subphyla (Ruppert y Barnes, 1999). El subphyla Uniramia comprende cinco clases: Diplopoda conocidos como milpiés, Chilopoda que son los ciempiés; Pauropoda que son animales pequeños sin ojos y de cuerpo cilíndrico que llevan 9 o 10 pares de patas, Symphyla conocidos como ciempiés de jardín y Hexapoda mejor conocida como Insecta. El subphylum Crustacea, incluye organismos marinos, terrestres y de agua dulce, comprende animales como las langostas, las quisquillas y los cangrejos, existen diez clases de crustáceos: Remipedia, Cephalocarida, Branchiopoda, Ostracoda, Copepoda, Mystacocarida, Tantulocarida,

Branchiura, Cirripedia y Malacostraca. Los crustáceos tienen dos pares de antenas. El subphylum Chelicerata está formado por tres clases que se caracterizan por presentar el primer par de apéndices modificados en quelíceros y por carecer de antenas. Los miembros de la clase Pycnogonida (arañas de mar) tienen largas patas y se alimentan sorbiendo los jugos de animales marinos. Los únicos representantes vivos de la clase Merostomata son los cangrejos cacerola. La clase Arachnida incluye animales como las arañas, los escorpiones, las garrapatas y los ácaros, que son por lo general terrestres.

Los insectos son el grupo más importante pues agrupan a aproximadamente el 57% de los organismos vivos, del cual el 26% corresponde a insectos fitófagos y el restante 31% a saprófagos y depredadores (Strong *et al.*, 1984). Los insectos se agrupan en 33 órdenes (Wheeler *et al.*, 2001): Collembola, Protura, Japygina, Campodeina, Archaeognatha, Zygentoma, Ephemera, Odonata, Orthoptera, Phasmida, Plecoptera, Embiidina, Grylloblattaria, Dermaptera, Zoraptera, Isoptera, Mantodea, Blattaria, Hemiptera, Thysanoptera, Psocoptera, Phthiraptera, Coleoptera, Neuroptera, Megaloptera, Raphidioptera, Hymenoptera, Trichoptera, Lepidoptera, Siphonaptera, Mecoptera, Strepsiptera y Diptera.

Las comunidades de artrópodos conforman un sistema complejo de estudio debido principalmente a su alta diversidad y abundancia relativa, su pequeño tamaño corporal y la falta de taxónomos especialistas para determinarlos (Derraik *et al.*, 2002). El phylum Arthropoda posee una antigüedad mínima de 400 millones de años, es el grupo con el mayor éxito evolutivo debido a que posee una gran abundancia, diversidad y tienen una amplia variedad de alimentos y hábitats. Es el phylum más diverso del reino animal, ya que constituye el 85% de la fauna mundial

y se calcula que este grupo contiene el 65% de las 1.7 millones especies vivas conocidas, además de que tiene el mayor número de especies descritas con 1,025,000 especies, de las cuales 950,000 son insectos (Llorente *et al.*, 2002).

Recientemente se ha calculado que el número de especies descritas de insectos es de 1,112,000 (Llorente *et al.*, 2002), aunque Erwin (1982) basándose en datos de insectos del dosel, ha sugerido que el número de especies de insectos podría situarse en un punto desconocido entre los 30 y 50 millones. Gaston (1996), por su parte, propone que el número de especies de insectos es de 10 millones. Los datos anteriores sugieren entonces que sólo se ha descrito entre el 2.2 y el 11.1% de los insectos. Los ácaros por su parte, suman aproximadamente unas 30,000 especies (Llorente *et al.*, 2002), mientras que los arácnidos contienen alrededor de 57,500 especies (Llorente *et al.*, 2002). Por lo anterior, resulta evidente que cuando se habla de extinción de especies y pérdida de diversidad, se está refiriendo en buena proporción a los artrópodos. Desgraciadamente, ha sido extremadamente difícil documentar la magnitud de la extinción de muchas especies, aún más cuando se trata de insectos.

Para estudiar la ecología de comunidades de artrópodos se ha empleado la identificación de los ejemplares a morfoespecie, la cual es aquella unidad taxonómica por abajo del nivel de Clase que presenta diferencias morfológicas conspicuas con respecto a las otras (Gaston, 1996). Debido a la gran riqueza de artrópodos, a la complejidad y a la falta de personas especializadas, este criterio es ampliamente utilizado en estudios ecológicos. Para las entidades resultantes de la separación de ejemplares de los parataxónomos se han empleado varios términos como: morfoespecies, morfotipos, unidades taxonómicas operacionales (OTUs por

sus siglas en inglés), unidades taxonómicas reconocibles (RTU, por sus siglas en inglés) y unidades parataxonómicas (PU, por sus siglas en inglés). Krell (2004) realizó una revisión éstos términos.

Las morfoespecies son un término ampliamente utilizado para nombrar a las entidades identificadas con base en sus características morfológicas. Sin embargo, morfoespecie es frecuentemente utilizado en estudios evolutivos creando confusión en su empleo. Morfotipo es usado frecuentemente en estudios relacionados al bauplan, algunos sistemáticos emplean este término en las variaciones morfológicas que se presentan dentro de una población. La OTU es usada para las entidades con relaciones filogenéticas desconocidas y son empleadas en estudios fenéticos o cladísticos. Las RTU son utilizadas para nombrar a las entidades que resultan de la identificación parataxonómica basada en las diferencias morfológicas, pero este término no es muy adecuado debido al empleo de la palabra “taxonómica”, ya que estas unidades no son la culminación de un trabajo en el cual se emplee la taxonomía porque no se describen ni se realizan claves taxonómicas para reconocer a estas entidades, tampoco se les da un nombre binomial que las distinga como especies. Las PUs son el término que mejor define al trabajo parataxonómico, el cual consta de la separación e identificación de ejemplares con base en características morfológicas. Krell (2004) sugiere que el término correcto es unidades parataxonómicas o PUs, el empleo de RTUs implica un estudio científico basado en el método de identificación taxonómica y el método empleado para clasificar a estos organismos no sigue este método. De todos estos términos, el más utilizado es el de morfoespecie ya que se encuentra ampliamente aplicado en estudios de ecología y taxonomía.

Algunas ventajas del uso de morfoespecies como criterio de identificación es la facilidad para separar los ejemplares de una forma rápida, barata y bastante precisa con el empleo de los caracteres morfológicos. Krell (2004) recomienda el uso de PUs en inventarios faunísticos o florísticos en los cuales no se tenga que reportar el nombre exacto de la especie, en estudios poblacionales y en selección de áreas para la conservación.

Una de las críticas al uso de morfoespecies es la sobreestimación y subestimación de especies, el primer caso se da cuando el grupo de estudio posee mucha variación intraespecífica, como dimorfismo sexual y sobre todo cuando los estadíos de vida son muy diferentes entre sí o la identificación de los ejemplares requiere de la disección de la genitalia. Krell (2004) critica el empleo de unidades parataxonómicas en estudios sobre el recambio y solapamiento de especies ya que las especies hermanas se pueden enmascarar y no ser reconocidas. Estas críticas se encuentran sujetas a la calidad y nivel de la identificación, así como de la experiencia del parataxónomo. Las PUs proveen limitada pero efectiva información en comparaciones globales de la riqueza de especies, en descripciones no comparativas de la riqueza de especies en una localidad o comparaciones entre hábitats en los cuales no se considere el solapamiento pero existan patrones razonables (Krell, 2004).

Las morfoespecies han probado ser una herramienta valiosa de identificación. Derrai *et al.* (2002), realizaron un estudio en el que tomaron muestras de lepidópteros, coleópteros y araneae separando los ejemplares en morfoespecies por un no-especialista y luego por taxónomos especializados. Al comparar ambas, encontró 91% de precisión de separación correcta en lepidópteros

seguida por 63% y 50% en coleópteros y araneae respectivamente. La precisión en la separación de morfoespecies es muy variable entre diferentes grupos de invertebrados. El trabajo de Derraik *et al.* (2002), muestra el empleo exitoso de la morfoespecie como criterio de separación de ejemplares en invertebrados. Por lo anterior el uso de las morfoespecies está ampliamente difundido, se justifica su empleo en trabajos de conservación y de biodiversidad y se ha propuesto su uso en lugar de especies taxonómicas como alternativa a las limitaciones taxonómicas en situaciones particulares, sobre todo ante la crisis de la biodiversidad al existir una creciente necesidad de métodos más rápidos, baratos y efectivos para alcanzar las metas de conservación (Derraik *et al.*, 2002). En resumen, la aplicabilidad de las morfoespecies es limitada, pero en aquellas disciplinas donde son usadas tienen un gran valor ya que son las únicas herramientas para obtener resultados a preguntas altamente importantes en dichas disciplinas (Kremen *et al.*, 1993; Derraik *et al.*, 2002; Krell, 2004).

Para México, en los últimos años han cobrado importancia los estudios sobre las comunidades de artrópodos (Llorente *et al.*, 2002). Algunos trabajos han analizado a las comunidades de artrópodos bajo la estructura de gremios utilizando como parámetros de la estructura de la comunidad a la biomasa relativa, la riqueza y la abundancia relativa, en los cuales se ha destacado la importancia de los herbívoros específicamente ortópteros y homópteros (Southwood *et al.*, 1982). Los estudios de comunidades de artrópodos se han enfocado principalmente a los habitantes del follaje en ecosistemas tropicales (Erwin, 1982), para lo cual se ha utilizado el método de aspersion de insecticidas, con lo que se garantiza la obtención de todos los artrópodos presentes al momento de la aplicación y durante

el periodo de acción de este (Southwood *et al.*, 1982). A pesar de este auge de estudios, aún faltan por desarrollar varios trabajos sobre comunidades en México sobre, todo en cuanto a microambientes o microcosmos (Jones y Bradford, 2001) y con ciertos grupos de artrópodos poco conocidos.

4. Las comunidades de artrópodos asociadas a rocas

Un paisaje es el espacio donde se llevan acabo los patrones y procesos ecológicos (Turner *et al.*, 2001). En el paisaje existen elementos que son preferidos por los organismos como hábitats, algunos de éstos son la hojarasca, los troncos caídos, la vegetación (como las epifitas), las rocas, entre otros (Wheater y Read, 1996). La elección de un organismo por un espacio o territorio determinado puede depender de propiedades biológicas y factores ambientales (Morin, 1999).

Las rocas funcionan como refugios que presentan una enorme variedad de dimensiones y formas. Ocurren en los paisajes de forma interrumpida, teniendo influencia en la estructura de las comunidades de animales asociadas a ellas. Las rocas proporcionan refugio a una amplia variedad de organismos, tanto que pueden ser considerados ecosistemas capaces de albergar taxa que cumplen funciones importantes en los paisajes (Wheater y Read, 1996).

La roca provee una importante interfase entre las húmedas profundidades del suelo y la tierra desprovista de vegetación y seca. Los animales que viven en ese espacio se han denominado “crytozoos”, “comunidades lapidoscópicas” o solamente comunidades bajo rocas (Wheater y Read, 1996; López y Souza, 2001).

Las rocas sirven como microhabitat que ofrece protección contra el frío, calor, depredadores; además de que pueden contener en el suelo alimento como hifas,

esporas, detritos entre otros (Wheater y Read, 1996). Las rocas pueden ser usadas como lugar de oviposición, hibernación, estibación, entre otros, por lo que el estudio de estos animales debe ser estacional (Borrór *et al.*, 1981; Moron, 1984; López y Souza, 2001). Los animales que viven bajo las rocas pueden ser visitantes temporales, estacionales o definitivos. Algunos animales muestran diferentes ritmos de actividad tanto de día como de noche, algunos pueden ser nocturnos, diurnos o crepusculares.

Entre la fauna terrestre que se encuentra interactuando con las rocas destacan los artrópodos, taxón que agrupa muchas especies herbívoras, la mayoría insectos y algunas de ácaros. Otras más, a pesar de no ser consumidores primarios utilizan a la rocas de diversas formas como refugio, lugar de alimento, entre otros (Wheater y Read, 1996).

Uno de los grupos importantes de artrópodos asociados a rocas son los arácnidos (arañas, pseudoescorpiones y opiliones), los cuales son casi todos depredadores, siendo los insectos sus principales presas (Ríos, 1993; Tovar, 1999).

La estructura de la comunidad de artrópodos asociados a rocas está definida por la composición y diversidad de especies que la conforman, aunque también puede ser definida por los gremios que la constituyen (Wheater y Read, 1996). La estructura de la comunidad de artrópodos puede analizarse de tres maneras: 1) estudiando las interacciones, 2) analizando la relación entre la riqueza de especies con el número de individuos y talla corporal y, 3) estudiando los gremios. Las investigaciones realizadas sobre la estructura de las comunidades de artrópodos en diferentes microhábitats se han enfocado en conocer la diversidad de insectos, en

determinar la variación espacial y temporal y reconocer el efecto de los disturbios en estas comunidades (Wheater y Read, 1996).

López y Souza (1991) han sugerido que el tamaño de la roca es un factor importante del hábitat para la fauna asociada a este tipo de refugios, así mismo, los factores abióticos como la temperatura, pH, humedad relativa, cantidad de materia orgánica, textura y precipitación podrían también presentar una correlación con la diversidad (Wheater y Read, 1996). Se ha sugerido que las características de la roca pueden influir en la comunidad de animales bajo ella. La cantidad y dimensiones de poros, y aberturas de la roca pueden influir en la riqueza de especies. La diversidad, abundancia y tamaño de los animales pueden estar relacionados con la complejidad arquitectónica de la roca (Wheater y Read, 1996; López y Souza, 2001). El tamaño y forma de la roca puede influir de igual manera así como la distancia entre rocas. El tipo de suelo, la posición de la roca y la forma son determinantes del tipo de fauna asociada a rocas (Wheater y Read, 1996). Las rocas son estructuras naturales del ambiente pero para probar algunas ideas acerca de la influencia de algunos factores en la fauna asociada a rocas se han creado microambientes artificiales equivalentes a las rocas como hojas arrugadas de metal, ladrillos y restos de material de construcción, los cuales pueden ser igual o más ricos en especies (Gilbert, 1989).

Para los habitantes de las rocas, los factores microclimáticos más importantes son la temperatura y la humedad (Bultman y Uetz, 1984; Butterfield y Malvido, 1992). La temperatura esta influenciada por la radiación solar recibida en la superficie de la roca la cual depende del material y el grosor de la roca. La temperatura que ofrece el espacio bajo la piedra es menos variable tanto a diario,

como estacionalmente (Wheater y Read, 1996). La humedad tiende a ser constante debido a la permanencia de la roca sobre la tierra. El tipo de suelo influye en la cantidad de humedad. La cantidad de agua del suelo se obtiene mediante las fuerzas capilares por medio de pequeños canales en la estructura del suelo. Los suelos áridos con partículas grandes no permiten que la capilaridad proporcione agua al suelo, por lo que la humedad es menor; en suelos arcillosos, la porosidad permite que las fuerzas capilares suministren agua suficiente, por lo que la disponibilidad del agua no es una limitante como en los suelos arenosos (Butterfield y Malvido, 1992). Los suelos arenosos se calientan rápidamente en el día y se enfrían durante la noche conservando menos el calor, mientras que los suelos arcillosos retienen más calor haciendo al ambiente menos extremo para la fauna del suelo ya que la temperatura no fluctúa tanto. Existen animales como los miriápodos y los isópodos que requieren mucha humedad y otros que pueden tolerar condiciones áridas como aquellos animales con cutículas resistentes a la desecación (Borror *et al.*, 1981; Wheater y Read, 1996). Algunos animales buscan escapar de las variaciones microambientales del suelo y el ambiente por medio de las rocas, las cuales actúan como “islas” que separan a los organismos del ambiente hostil que los rodea.

La caracterización de las comunidades asociadas a rocas es un área de estudio poco explorada (López y Souza, 2001). La mayoría de los estudios realizados sobre la fauna asociada a rocas se han enfocado a grupos específicos, sobre todo arañas, ya que ocupan estas como áreas de cacería (Halaj *et al.*, 2000). Las rocas constituyen un microcosmos particular, las relaciones entre diversidad y complejidad de hábitat muestran un ecosistema y pueden extrapolarse a otras

escalas, lo que permite entender mejor la dinámica de los paisajes. Esto abre grandes posibilidades para el estudio de la relación artrópodos y rocas y su uso para el mejor entendimiento de los ecosistemas. La mayor parte de los estudios sobre este tema se han llevado a cabo en zonas tropicales o en zonas que antes habían servido para cultivos y ahora son áreas con vegetación secundaria (López y Souza, 2001); por lo que existe desconocimiento y carencia de datos para ambientes áridos.

III. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

1. Objetivo general

Evaluar la influencia de variables microambientales (temperatura, cercanía a arbustos, pH, humedad, área, porosidad, volumen y tamaño del área) en la riqueza, composición y estructura de las comunidades de artrópodos que habitan bajo rocas en un matorral crasicaule en dos épocas del año (secas-lluvias); así como probar si los mismos patrones ocurren con los artrópodos bajo lozas artificiales.

2. Objetivos particulares

1. Describir la riqueza, estructura y composición de las comunidades de artrópodos asociados a rocas y lozas en dos estaciones del año (época de secas y época de lluvias), así como para el total de datos del año (secas y lluvias).
2. Determinar si existe una relación entre las variables microambientales (temperatura, cercanía a arbustos, pH, humedad, área, porosidad y volumen) del hábitat y la distribución de la fauna asociada a rocas y lozas en época de secas y de lluvias, así como para el total de datos del año (secas y lluvias).
3. Probar si la riqueza de la fauna que habita bajo las rocas y lozas está relacionada con el área de éstas en época de secas y época de lluvias, así como en el total del año (secas-lluvias).

3. Hipótesis

- La distribución de los artrópodos asociados a rocas y lozas puede predecirse con base en la variación microambiental.
- Existe una relación positiva entre el área y la riqueza de artrópodos. Se espera que la mayor riqueza ocurra a mayor área de la roca y la loza en todas las estaciones y el total del año.

IV. MÉTODO

1. Área de estudio

1.1. Localización y clima

El trabajo se realizó en una zona árida ubicada en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo; decretada área protegida en marzo de 2000. La reserva se localiza al este del estado de Hidalgo, en los municipios de Acatlán, Atotonilco El Grande, Eloxochitlán, Huasca de Ocampo, Metztitlán, San Agustín Metzquititlán y Zacualtipán. La barranca presenta una topografía accidentada, con pendientes pronunciadas y escarpadas. Predominan las rocas calizas y el suelo de tipo leptosol lítico (Comunicación personal, Acevedo 2004). El clima es seco subhúmedo con lluvias en verano (García, 1998). La temperatura ambiente promedio anual oscila entre 18 y 22°, la precipitación promedio anual es de 427.35 mm y la altitud varía entre 1000 y 2000 m (CONANP-SEMARNAT, 2003).

La Barranca de Metztitlán queda incluida en dos provincias florísticas: Sierra Madre Oriental y Altiplanicie (Rzedowski, 1983). En la Reserva se presentan cinco tipos de vegetación natural: matorral submontano (66.73% del área de la reserva), bosque de táscate (9.58%), bosque de encino, (9.03%), selva baja caducifolia (6.93%) y matorral crasicaule (5.96%). El resto del área de la reserva (1.77%) se ocupa para agricultura de riego y temporal (CONANP-SEMARNAT, 2003).

De acuerdo con la CONANP-SEMARNA (2003), en el matorral crasicaule se pueden distinguir grupos ecológicos caracterizados por las comunidades de *Cephalocereus*, *Lemaireocereus*, *Myrtillocactus* y *Opuntia*. Estas comunidades arbustivas de clima árido y semiáridos son dominadas fisonómicamente por grandes

cactáceas. Entre ellas se encuentran mezcladas plantas arbustivas y herbáceas xerófilas y a menudo espinosas.

1.2. Sitio de muestreo

El estudio de los artrópodos asociados a rocas se llevó a cabo en un matorral crasicaule, en un sitio denominado “La casita” que se encuentra en la entrada de la reserva en las coordenadas 20°26'42.6" latitud norte y 98°40'30.4" longitud oeste a 1625 m de altitud (Fig. 3). El sitio pertenece al municipio de Metztlán, localizándose en la proximidad de la carretera federal Pachuca-Tampico. CONANP-SEMARNAT (2003), establece con base en las estaciones meteorológicas de Metztlán y San Cristóbal, establece que de acuerdo a la clasificación de Köppen modificada por García (1998) el clima para esta localidad es Bsohw(w)(i')gw". **Bso** es el más seco de los Bs (seco árido) con un cociente P/T <22.9, **h** semicálido con invierno fresco, temperatura media anual entre 18° y 23° y la del mes más frío <18°, **w(w)** con régimen de lluvias de verano (por lo menos 10 veces mayor cantidad de lluvia en el mes más húmedo de la mitad caliente del año que en el mes más seco) con porcentaje de lluvia invernal <5 de la anual, **(i')** con poca oscilación entre 5° y 7°, **g** marcha de la temperatura tipo ganges, y **w"** con presencia de canícula. Los meses de mayor precipitación son de junio a septiembre con el mayor valor para septiembre. La temperatura más alta se reporta en mayo y la más baja en diciembre (CONANP-SEMARNAT, 2003).

En el caso de la localidad “La casita” se trata de un matorral crasicaule definido por el cacto candelabroforme *Stenocereus dumortieri*, que es del tipo biológico ologodendricaule que puede alcanzar de 5 a 6 m de altura (CONANP-

SEMARNAT, 2003). El tipo de suelo característico a este cacto es de phaeozem de color castaño, ligeramente ácido, derivado de toba volcánica, esta asociación vegetal es característica de las laderas (CONANP-SEMARNAT, 2003).

En el estrato arbóreo, además de *Stenocereus dumortieri* se pueden encontrar *Yuca filifera*, *Prosopis laegivigata*, *Plumena rubra*, *Karwinskia humboldtiana*, *Celtis pallida*, *Senna pringlei*, *Bursera schaffneri*, *Pseudosmodingium andrieuxii* y *Acacia subangulata*. El estrato arbustivo medio (1.5 a 3 m) se encuentra definido por *Opuntia leucotrichica*, *Myrtillocactus geometrizzans*, *Jatropha spathulata*, *Nicotiana glauca*, *Prosopis juliflora*, *Acacia farnesiana*, *Cercidum floridum*, *Zaluzania augusta*, *Trixis inula*, *Montanoa tormentosa*, *Sebastiania pavoniana*, *Brongniartia lupinoides* y *Decatropis bicolor*.

El estrato herbáceo es escaso, pero se pueden encontrar los siguientes géneros *Aster*, *Corton*, *Euphorbia*, *Flaveria*, *Hibiscus*, *Loeselia*, *Oxybaphus*, *Ruellia*, *Sedumm*, *Aneilema*, *Trichacne*, y *Portulaca*. Algunas epífitas y parásitas que se pueden observar son *Plumbago pulchella*, *Tillandsia usneioides*, *T. fasciculata* y *Phoradendron brachystachyum*.

Debido a que la Reserva de la Biosfera de Metztitlán se decretó principalmente por su riqueza de cactáceas, no existen trabajos sobre su fauna de artrópodos, por lo que este trabajo contribuirá al conocimiento de éste grupo en la zona.

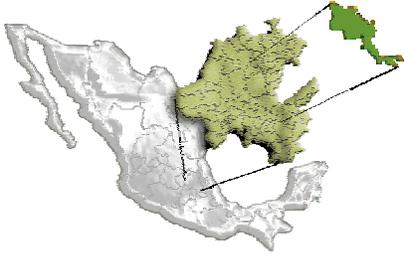


Figura 3. Localización del área de estudio donde se realizaron los muestreos de artrópodos, en el sitio denominado “La casita” ubicado en Metztlán, Hidalgo, México (CONANP-SEMARNAT, 2003).

2. Muestreo de artrópodos bajo rocas

Se realizaron recolectas en cuatro ocasiones, dos en cada época del año: época de secas (enero y marzo 2003) y estación de lluvias (junio y agosto 2003). En cada muestreo se revisaron 35 rocas, dando un total final de 140 rocas muestreadas.

Se seleccionaron las rocas que tuvieran tamaño mínimo de 5 x 5 cm a un máximo de 40 x 40 cm aproximadamente y que estuvieran separadas una de otra por lo menos cinco metros. Mediante fotografías digitales se midió el área de cada roca muestreada (Fig. 4) utilizando el software SigmaScan Pro 5.0.0. Image Analysis (SPSS, 1999) con el cual se obtuvo el área y el volumen de las rocas.

A)



B)



Figura 4. Recolección de artrópodos bajo rocas. A) Imagen de una roca en la cual se recolectaron artrópodos. B) Proceso de recolección de artrópodos bajo rocas.

Se recolectó la fauna debajo de estas rocas mediante pinzas y pinceles (búsqueda directa). Wallwork (1970) categorizó los invertebrados del suelo en tres grupos de acuerdo con su tamaño. La microfauna está compuesta por organismos con menos de 0.2 mm de largo y requiere técnicas especiales para su colecta. En este estudio solo se consideraron los artrópodos pertenecientes a las categorías de

mesofauna (animales de 0.2 a 10 mm de largo) y macrofauna (mayor 10 mm). Los cinco centímetros de profundidad de suelo debajo de la roca se colocaron en una bolsa de plástico y se trasladaron al laboratorio para buscar organismos pequeños, también se recolectaron seis muestras de suelo sin roca mediante el mismo procedimiento para comparar a los artrópodos habitantes de rocas y los del suelo. La fauna recolectada en campo fue depositada en frascos debidamente etiquetados y fijados en alcohol al 70%.

Se tomaron datos de pH, temperatura y humedad del suelo bajo la roca. El pH se calculó en el laboratorio con muestras de 10g de suelo debajo de cada roca, mezcladas con 25 ml de agua destilada y colocadas en el agitador mecánico Daigger® durante 30 minutos, posteriormente se tomó la lectura del pH en el potenciómetro (Conductronic 45CC). Para la humedad relativa del suelo bajo roca, en el campo se colocó una pequeña cantidad de suelo en bolsitas de papel aluminio fabricadas previamente en el laboratorio con la finalidad de que este material sirva de aislante y no se evapore el agua del suelo; luego de ser pesadas, las bolsas se colocaron en la estufa a 70° C de temperatura durante 48 horas, después nuevamente se pesaron las bolsas y se calculó la humedad relativa de cada muestra mediante la diferencia entre el peso húmedo menos el peso seco multiplicado por 100, obteniéndose el porcentaje de humedad relativa (NOM-021-RECNAT, 2000). Para la temperatura se utilizó un termómetro industrial que comúnmente se usa en estudios de suelo, tomándose el valor directamente del suelo durante la recolecta de organismos.

En el laboratorio se utilizó un microscopio estereoscópico para separar a los organismos recolectados. Se cuantificó la abundancia de los organismos bajo cada

roca. El presente estudio se llevó a cabo a nivel de morfoespecie. La mayoría de los ejemplares se determinaron hasta familia. En cada recolecta se realizó el mismo procedimiento de muestreo. Para identificar a los ejemplares se contó con el apoyo de varios investigadores y especialistas en los grupos de artrópodos. Las familias de arácnidos fueron identificadas por el Dr. Alfredo Peretti, los coleópteros y otros ejemplares de diversos órdenes por el Dr. Juan Márquez Luna, los hemípteros fueron corroborados por el Dr. Atilano Contreras y los dípteros por la P.L.B. Imelda Menchaca Armenta. Los ejemplares de otros órdenes fueron identificados con las claves de identificación de Borror *et al.* (1981). El material recolectado se encuentra depositado en el Laboratorio de Conservación Biológica del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

3. Uso de lozas como rocas artificiales para analizar la REA

Para determinar si existe una relación entre el tamaño de la roca y la riqueza de fauna, además de los datos del muestreo de rocas, se estableció un experimento en una cuadrícula de 55 x 45 m, en el cual se colocaron 80 lozas de cada uno de los siguientes tamaños: 5 x 5 cm, 10 x 10 cm, 20 x 20, cm y 40 x 40 cm (Figs. 5 y 6). La distribución de las lozas fue de 10 x 8 dejando cinco metros de separación entre ellas. Las lozas fueron colocadas al azar con respecto al tamaño en los puntos de la cuadrícula (Fig. 7). En la zona donde se colocaron las lozas se determinó primero la distribución espacial de las rocas mediante la relación varianza media. Existen tres tipos de patrones espaciales básicos: aleatorio, agregado y uniforme. Las relaciones entre la media y la varianza del número de individuos de cada unidad de

muestreo esta influenciado por el patrón de dispersión poblacional (Ludwing y Reynolds, 1988).

En el patrón aleatorio la varianza es igual a la media: $\sigma^2=\mu$

En el patrón agregado: $\sigma^2>\mu$

En el patrón uniforme: $\sigma^2<\mu$

Para determinar esta relación se marcaron siete transectos de 40 m cada uno, y se contaron las rocas que había en cada transecto. Se obtuvo un patrón aleatorio de distribución de las rocas. De acuerdo a los datos del Cuadro 1, la varianza es menor que la media por lo que en la zona las rocas se presentan con una distribución espacial de tipo uniforme.

Cuadro 1. Resultados del cálculo de la relación varianza media para conocer la distribución de las rocas naturales en el sitio de estudio. Se aprecian el número de rocas por transecto encontrándose un patrón uniforme debido a que la varianza fue menor que la media ($\sigma^2<\mu$)

Número de transecto	Número de rocas	Relación varianza-media
1	115	$\mu = 113, \sigma^2= 65.33$
2	125	
3	106	
4	102	
5	112	
6	121	
7	110	

Cada loza simuló a una roca que sería colonizada por fauna asociada a rocas. Se controló la distancia a las rocas naturales, el volumen y material de la loza, y se probó el efecto del tamaño de la loza en la riqueza de especies. Para cada loza también se midieron los factores abióticos, como en el caso de las rocas. El experimento se dejó durante seis meses de diciembre de 2002 a junio de 2003. Posteriormente, se recolectaron todos los organismos que se encontraron bajo las lozas de la misma manera que en el muestreo con las rocas naturales.

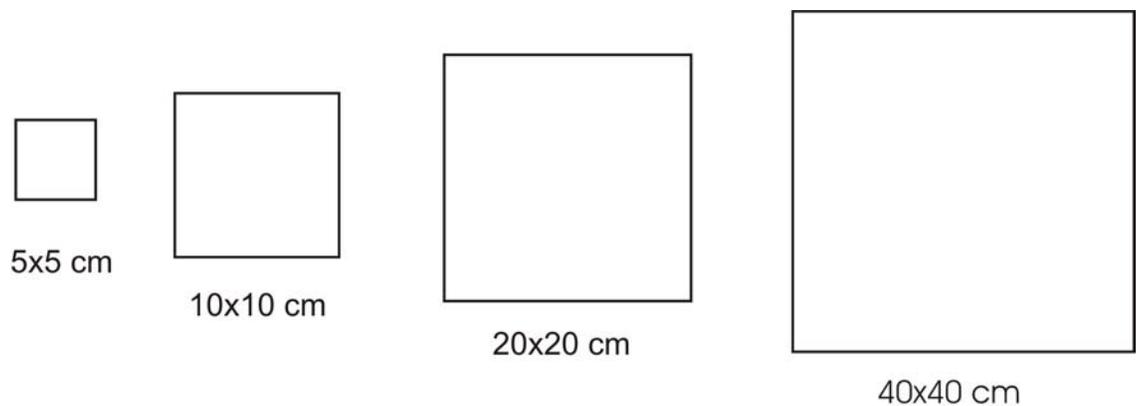


Figura 5. Tamaño proporcional de las lozas empleadas en el experimento para analizar la REA

A)



B)



Figura 6. A) Loza más pequeña de 5x5 cm, B) Loza más grande de 40x40 cm.

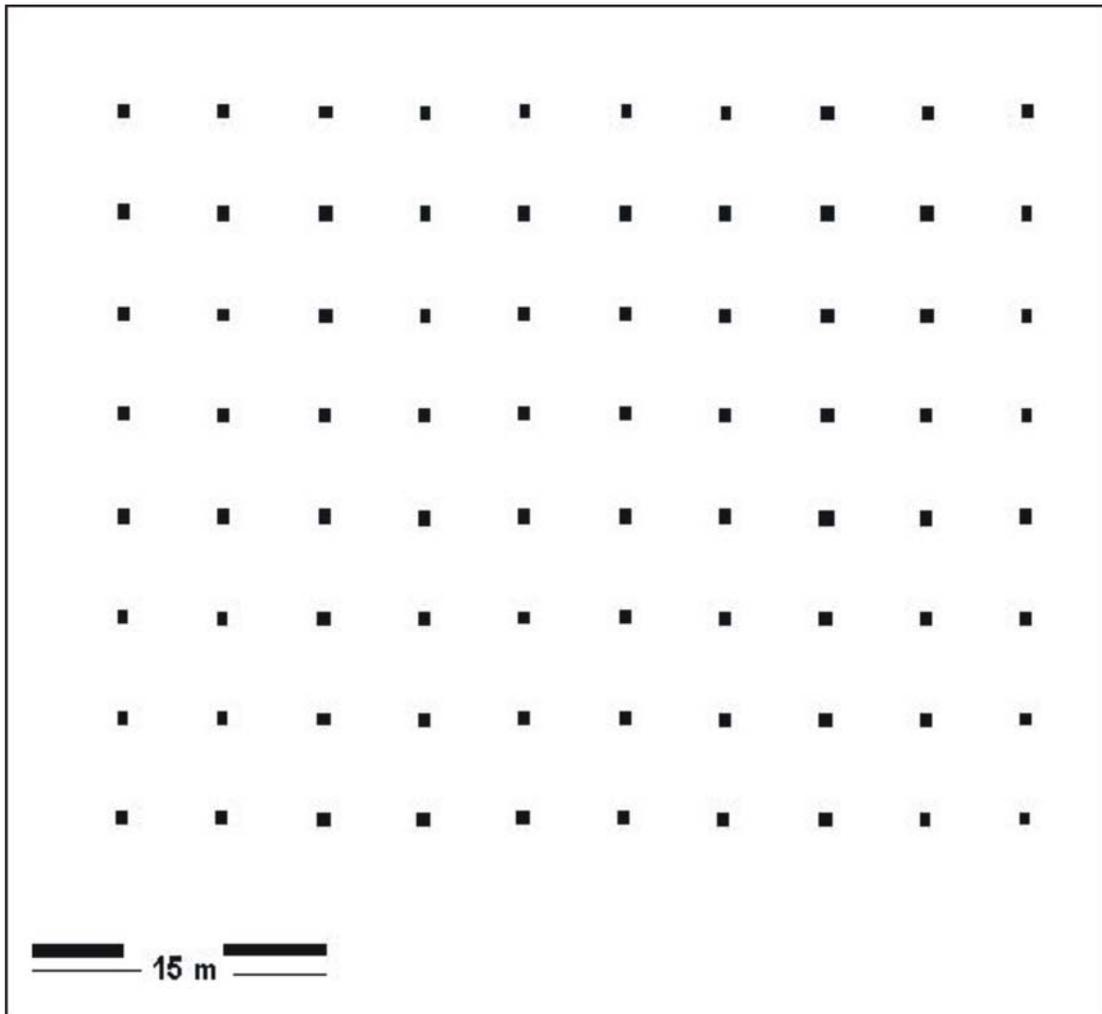


Figura 7. Distribución espacial de las lozas en la cuadrícula de 55 x 45 m del experimento para analizar la REA. En cada punto se colocaron los diferentes tamaños de lozas con una separación entre cada una de cinco metros.

4. Análisis de datos

4.1. Riqueza, estructura y composición de las comunidades de artrópodos asociados a rocas y lozas

Para conocer la riqueza, estructura y composición de las comunidades de artrópodos asociados a rocas se analizó: a) la riqueza de morfoespecies, b) gráficas de rango-abundancia, c) índice de diversidad de Shannon y el índice de equidad de Pielou, y d) índices de similitud de Sørensen. Los análisis de rango-abundancia y los índices de diversidad y equidad se emplearon para conocer la estructura de las comunidades, mientras que los análisis de similitud se realizaron para describir la composición de las comunidades mediante las diferencias entre la riqueza y abundancia de las morfoespecies. Los análisis mencionados se aplicaron en cada una de las estaciones muestreadas (secas/lluvias) y entre tipo de microhábitat (total rocas y lozas). Siendo el total rocas el conjunto de artrópodos muestreados en época de secas y lluvias bajo las rocas.

a) Riqueza de morfoespecies

Para conocer la riqueza de morfoespecies simplemente se realizaron conteos del número de morfoespecies colectadas en las rocas y en las lozas tomando en cuenta las dos estaciones muestreadas.

b) Curvas de rango-abundancia

Las curvas de rango abundancia son también conocidas como gráficas de diversidad-abundancia o curvas de Whittaker (Feinsinger, 2001). Estas curvas se

calculan obteniendo la proporción de cada especie de la comunidad de estudio (p_i), posteriormente se calcula el logaritmo de p_i ($\log p_i$). Con estos valores, se grafica en la abscisa (x) a las morfoespecies ordenadas de la más abundante a la menos abundante. En la ordenada (y) se colocan los valores de $\log p_i$. Los puntos de la abscisa no representan algún valor absoluto, es simplemente el ordenamiento de las morfoespecies de acuerdo a sus abundancias. Posteriormente, se identifica en el gráfico el nombre de la morfoespecie a la que corresponde cada punto. Estas gráficas permiten observar la dominancia o equidad de las especies y la identidad de cada una (Feinsinger, 2001). Cuando una comunidad es altamente equitativa la curva del gráfico es horizontal, en cambio cuando existe dominancia de alguna especie se observa la curva en forma vertical.

c) *Índices de diversidad y equidad*

El índice de Shannon-Wiener (H') es un valor que toma en cuenta el número de especies y la igualdad o desigualdad de la distribución de individuos en las diferentes especies. Manifiesta los valores de importancia a través de todas las especies muestreadas (Moreno, 2001). Mide el grado promedio de incertidumbre en predecir a cuál especie pertenecerá un individuo escogido al azar en una colección (Magurran, 1988). Infiere que todos los individuos se muestrearon al azar y que hay una alta representatividad de las especies en las muestras. Los valores son cero cuando hay una sola especie y el logaritmo de S (riqueza específica) cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos (Moreno, 2001).

$$H' = -\sum p_i \ln p_i$$

El índice de equidad de Pielou (J') mide la proporción de la diversidad observada en relación con la máxima diversidad esperada, su valor va de 0 a 1 siendo este último valor correspondiente a los casos donde todas las especies se encuentran igualmente repartidas en sus abundancias en la comunidad (Moreno, 2001).

$$J' = H' / H'_{max}$$

Donde:

J' = equidad de Pielou

H' = índice de Shannon-Wiener

H'_{max} = \ln (número total de especies)

El valor de este índice es menor que el de Shannon-Wiener, debido a que define una colección conocida en la cual no existe incertidumbre (Moreno, 2001).

d) Índices de similitud

Para comparar la composición de especies de las diferentes comunidades en las diferentes épocas se realizaron índices de similitud, los cuales expresan el grado en el que dos muestras son semejantes por las especies presentes en ellas (Magurran, 1988). Estos índices pueden calcularse a partir de datos cualitativos (cuando sólo se tiene el registro de presencia o ausencia de las especies en cada comunidad) o cuantitativos (cuando además de la presencia o ausencia se conoce la abundancia de cada especie en cada comunidad). El coeficiente de similitud de

Sørensen (Czekanovski-Dice-Sørensen) para datos cualitativos relaciona el número de especies en común con la media aritmética de las especies en ambos sitios (Magurran, 1988).

$$I_s = \frac{2c}{a+b}$$

Donde:

I_s = coeficiente de similitud de Sørensen

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.

El coeficiente de similitud de Sørensen (Czekanovski-Dice-Sørensen) para datos cuantitativos es:

$$I_{scuant} = \frac{2pN}{aN + bN}$$

Donde:

I_{scuant} = coeficiente de similitud de Sørensen cuantitativo

aN = número total de individuos en el sitio A

bN = número total de individuos en el sitio B

pN = sumatoria de la abundancia más baja de cada una de las especies compartidas entre ambos sitios (Magurran, 1988).

4.2. Variables microambientales

Para evaluar la importancia de las siete variables ambientales (temperatura, pH, humedad, porosidad, cercanía a un arbusto, área y volumen) en la riqueza y

abundancia de los artrópodos asociados a rocas y lozas, se construyeron dos bases de datos: una con los datos de presencia y número de individuos de las morfoespecies asociadas a cada roca, y otra con todas las variables de hábitat medidas para cada roca. Estos datos fueron analizados mediante métodos multivariados.

Los análisis multivariados son un conjunto de métodos estadísticos que tiene por objeto el estudio de las relaciones existentes entre varias variables dependientes o interdependientes, que han sido medidas sobre los mismos individuos (McGarigal *et al.*, 2000). Existen varios tipos de análisis multivariados, los más utilizados en estudios de ecología son: 1) técnicas de ordenación como el análisis de componentes principales y el análisis de correspondencia canónica, 2) análisis de agrupamiento, 3) análisis discriminantes, y 4) análisis de correlación canónica (McGarigal *et al.*, 2000).

Los análisis de ordenación comprenden una amplia familia de técnicas cuyo principal propósito es organizar las entidades muestrales a través de un espacio gráfico formando continuos o gradientes. Las técnicas de ordenación son empleadas para cuantificar las interrelaciones entre grandes cantidades de variables independientes y explicar aquellas variables en un conjunto de dimensiones pequeño (componentes). Esta aproximación permite la concentración de la información contenida en las variables originales en un pequeño grupo de ellas con mínima pérdida de información (McGarigal *et al.*, 2000).

El análisis de correspondencias comparte con las técnicas de análisis multidimensionales más tradicionales una relativa libertad respecto a sus supuestos básicos. Una de las ventajas de utilizar este análisis es que permite analizar las

respuestas existentes o conseguir respuestas con el tipo de medida menos restrictivo, al nivel nominal o categórico. Entre las limitaciones de este análisis se puede mencionar que es una técnica de análisis exploratoria de datos, no cuenta con un método para determinar concluyentemente el número de dimensiones apropiado, es muy sensible a los casos atípicos y, se pueden presentar problemas si se omite algún individuo o atributo relevante (Ter Braak, 1986).

En este trabajo se realizó un análisis de correspondencias canónicas (CCA por sus siglas en inglés) con la matriz de rocas-morfoespecies y la matriz de variables ambientales mediante el programa informático PC-ORD for Windows v.4,17 (McCune y Mefford, 1999), seleccionando las siguientes opciones a) los puntos de los ejes centrados y estandarizados, b) ejes escalados optimizando las especies, c) los puntos de los sitios como combinaciones lineales de las variables ambientales y d) aplicación de la prueba de Montecarlo. Con ello se establecieron las relaciones existentes entre las morfoespecies y las variables ambientales de las rocas colectadas.

El CCA es una análisis directo de gradientes que combina métodos de ordenación y de regresión múltiple, se usa como técnica exploratoria donde mediante observación de factores abióticos se detecta la variación de la comunidad en el ambiente (Ter Braak, 1986). Los ejes sobre los que la ordenación se realiza se extraen mediante combinaciones lineales de las variables microambientales. El gráfico de ordenación que resulta muestra las relaciones entre las variables, en este caso, rocas, morfoespecies y variables ambientales, que por su longitud indica la importancia del parámetro en el análisis y por su dirección y sentido, el gradiente de influencia del mismo (Ter Braak, 1986). La prueba de Montecarlo permite saber si

existe una relación lineal entre las matrices de datos de abundancia de las especies y las variables ambientales por medio de aleatorizaciones entre ambas matrices (McCune y Mefford, 1999).

El CCA es un método de uso común en ecología para relacionar la presencia de especies con factores ambientales. En trabajos con artrópodos y condiciones edáficas se ha utilizado el CCA. Arroyo *et al.* (2003) realizaron un CCA sobre las abundancias de artrópodos en agroecosistemas y variables químicas edáficas para inferir grupos bioindicadores de algunas características de parcelas para la agricultura. Blakely *et al.* (2002) utilizan el CCA para cuantificar la abundancia de nematodos y ácaros con respecto a la presencia en el suelo de algunos contaminantes químicos. Goldsbrough *et al.* (2003) en un trabajo similar de ensamblajes de artrópodos bajo rocas utilizaron este método de ordenación para encontrar patrones de abundancia entre taxa de artrópodos y propiedades microambientales de rocas.

4.3. Relación especie-área

La relación especie-área para los artrópodos asociados a rocas se analizó mediante regresiones lineales simples de las variables transformadas a logaritmos: logaritmo de la riqueza de morfoespecies como variable dependiente, y logaritmo del área como variable independiente utilizando el programa estadístico SigmaStat for Windows v. 2.03.0. (SPSS, 1997). Para los análisis de las lozas, por ser el tamaño una variable discontinua (cuatro tamaños conocidos), se utilizó un análisis de varianza de una vía mediante el mismo programa. En este caso, por no cumplirse el requisito de normalidad, se aplicó el análisis de varianza en rangos de

Kruskal-Wallis. Para comparar entre sí las categorías de lozas se utilizó la prueba de Dunn que es un procedimiento de comparación múltiple con el cual se detectó entre cuales pares de tamaño hay diferencias significativas en la riqueza de morfoespecies. Posteriormente se realizó una regresión lineal mediante SigmaStat 2.03.0 (SPSS, 1997).

V. RESULTADOS

1. Estructura y composición de la comunidad

1.1. Riqueza de especies

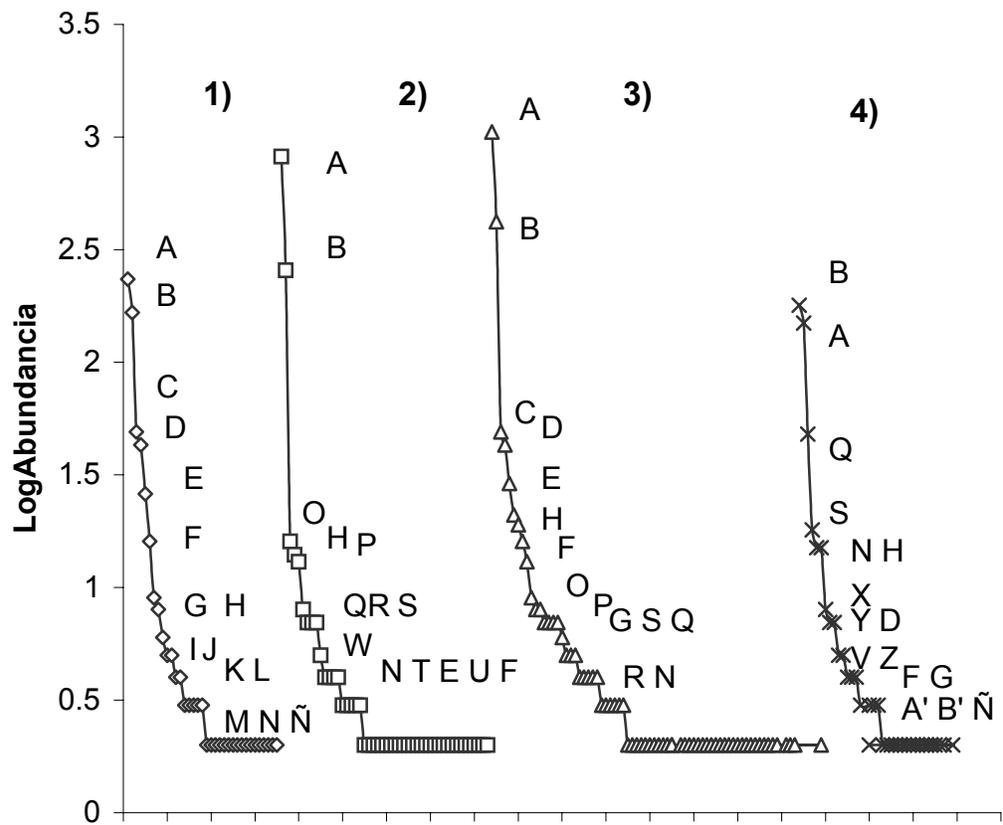
Se recolectaron en rocas y lozas 89 morfoespecies de artrópodos con 2259 individuos. En las muestras de suelo sin roca no se encontraron individuos de artrópodos. En las rocas se registró un total de 70 morfoespecies representadas por 1785 individuos. De ellos, en la época seca se recolectaron 35 morfoespecies con un total de 589 individuos, mientras que en lluvias se recolectaron 49 morfoespecies representadas por 1196 individuos. En las lozas se registraron 37 morfoespecies con 474 individuos. Los datos de las familias de las morfoespecies, la abundancia y la época en que fueron registrados se encuentran en el Apéndice I.

1.2. Curvas de rango-abundancia

En las curvas de rango-abundancia de la Figura 8 se aprecia que en todos los casos se presenta alta dominancia, es decir, muchas especies raras y pocas dominantes. Existe alta dominancia de dos grupos principalmente, las morfoespecies A y B (Fig. 8) que corresponden a las familias Formicidae (hormigas) y Armadillidae (isópodos), respectivamente. Las hormigas (Hymenoptera) son el grupo de insectos más abundante en ambas épocas, con una alta diferencia sobre el segundo grupo más abundante (isópodos) en las estaciones muestreadas. La presencia de otros artrópodos es muy escasa. En el caso de las lozas, aunque se invierte la abundancia (primero isópodos y luego hormigas), los grupos A y B siguen siendo los más dominantes en la comunidad.

Destaca la gran abundancia de hormigas de la morfoespecie Formicidae 1 sobre todo en la época de lluvias. El orden con mayor riqueza fue el de las arañas (Araneae) con varios representantes de diversas familias (Apéndice I). Cabe destacar la presencia de grupos poco documentados en otros trabajos de comunidades de artrópodos bajo rocas como son los dipluros, arqueognatos y zygentoma.

Existen varias diferencias en la identidad de las especies de las épocas de secas, lluvias y lozas, en la Figura 8 se aprecia que cambia drásticamente la identidad de las especies que siguen después de las hormigas e isópodos. En la época seca, C y D corresponden a otras morfoespecies de hormigas (Formicidae 3 y 2), E y H son Campodeidae (dipluros) y Lygaeidae (hemípteros); mientras que en la época lluvia, O, H, P y Q son morfoespecies de Forficulidae 1 (Thysanoptera), Carabidae 1 (Coleoptera), Geometridae 1 (larvas de Lepidoptera) y Oniscidae (Isopoda) respectivamente. En el caso de las lozas, las morfoespecies Q, S, N y H son Oniscidae 1 (Isopoda), Sicariidae (Araneae), Pholcidae 1 (Araneae) y Carabidae 1 (Coleoptera).



Rango de morfoespecies de la más abundante a la menos abundante

Figura 8. Gráfico de rango-abundancia para las morfoespecies de artrópodos asociados a rocas en la 1) época de secas, y la 2) época de lluvias, así como el 3) total rocas y 4) lozas. La letra A corresponde a la morfoespecie Formicidae 1 (Hymenoptera), B a Armadillidae 1(Isopoda), C a Formicidae 3, D a Formicidae 2, E a Campodeidae 1, F a Lygaeidae 1 G a Clubionidae 1, H a Carabidae 1, a Oribatida 2, J a Nesticidae 1, K a Salticidae 1, L a Vaejebidae 1, M a Saturnidae 1, N a Pholcidae 1, Ñ a Pseudoscorpion 1, O a Forficulidae 1, P a Geometridae 1 Q a Oniscidae, R a Oribatida 3, S a Sicariidae 1, T a Filistatidae 1, U a Diptera 4, V a Lyniiphidae, X a Gryllidae 2, Y a Clubionidae 2, Z a Scydmaenidae 1, A' a Clubionidae 4 y B' a Pholcidae 6.

1.3. Índices de diversidad e índices de equidad.

En el cuadro 2 se aprecian los valores de los índices de diversidad calculados. Los resultados de la diversidad muestran que aunque la época de lluvias posee un mayor número de morfoespecies, su diversidad es menor que la diversidad en la época de secas y en las lozas. Esto se debe a que tanto la época de secas y las lozas poseen mayor equidad en cuanto a la distribución de la abundancia de los individuos de las morfoespecies, mientras que en la época de lluvias incrementa considerablemente la abundancia relativa de Formicidae 1 y Armadillidae 1. De modo que la diversidad y la equidad disminuyen en época de lluvias por la dominancia de las hormigas. Las lozas, a pesar de tener menor número de morfoespecies, tienen mayor diversidad que las otras muestras, inclusive si comparamos el total de morfoespecies capturadas en las rocas con las capturadas en las lozas se encuentra mayor diversidad en las lozas.

Cuadro 2. Valores de los índices de diversidad de Shannon-Wiener (H'), Equidad de Pielou (J') y riqueza de morfoespecies observada de las épocas de secas, lluvias y total rocas, así como de las lozas. Las comunidades asociadas a las lozas tuvieron el valor más alto de diversidad y equidad. Mientras que las comunidades de la época de lluvias tuvieron el valor más bajo de diversidad y equidad.

	Época de secas	Época de lluvias	Total rocas	Lozas
Shannon-Wiener (H')	1.87	1.16	1.53	1.941
Equidad (J')	0.5336	0.2981	0.3622	0.5459
Riqueza de morfoespecies observada	35	49	70	37

1.4. Similitud

Los valores resultantes de la comparación de morfoespecies en los diferentes muestreos se aprecian en el cuadro 3.

Cuadro 3. Valores de los índices de similitud de Sørensen de las estaciones de lluvias, secas, total de rocas y lozas. Se observa debajo de la línea los resultados del índice de similitud de Sørensen cualitativo, sobre la línea se encuentran los valores del índice de Sørensen cuantitativo.

	Lluvias	Lozas	Secas	Total rocas
Lluvias		0.07	0.11	0.08
Lozas	0.65*		0.42	0.47
Secas	0.58	0.29		0.62*
Total rocas	0.5	0.34	0.23	

* Indica la pareja de comunidades que en cada índice obtuvieron el valor de similitud más alto.

Los resultados del índice de similitud de Sørensen cualitativo difieren de los obtenidos con el mismo índice pero utilizando datos cuantitativos. Con el primero se observa que la época de lluvias y las lozas son más parecidas en cuanto a la composición de morfoespecies, por otra parte, con el índice basado en abundancia muestra baja similitud entre estas. Con los valores cualitativos los menos parecidos son la época de secas y total rocas. Sin embargo, el índice de Sørensen cuantitativo indica una mayor similitud entre estos tomando en cuenta la abundancia. Se aprecia que con el índice cualitativo, las rocas y lozas tienen baja similitud, lo cual es muy parecido con los datos cuantitativos por lo que, tanto la identidad y abundancia de las morfoespecies que habitan éstos tipos de habitats son diferentes.

En cuanto a la comparación entre estaciones, con los datos cualitativos se observa una similitud media. En cambio, con los valores basados en abundancia se observa una baja similitud; es decir, ambas estaciones comparten ciertas morfoespecies pero la abundancia entre ellas es muy distinta en cada estación. La similitud de la época seca y la época de lluvias es media con el índice cualitativo y baja con el índice basado en abundancia. La época más diferente del total de rocas fue la de lluvias con el índice cuantitativo, pero con el índice utilizando datos cualitativos fue media, esto indica que la identidad de las especies es similar pero con abundancias diferentes.

El recambio estacional de especies es notable apareciendo en lluvias especies que no se encontraban en secas y desapareciendo algunas otras. La estructura de los ensamblajes de las rocas y las lozas es igual en cada estación, sin embargo, la composición es diferente.

2. Variables Microambientales

2.1. Influencia de las variables microambientales en rocas

2.1.1. Época de secas

Los valores de las variables ambientales medidos en las rocas se presentan en el Apéndice II. El CCA para la época de secas (Fig. 9) mostró que los dos primeros ejes representaron el 6.3% de la varianza explicada para la distribución de las especies en los sitios. El primer eje presentó un valor característico (eigenvalue) de 0.72 y el segundo eje un valor de 0.494 lo cual indica un alto grado de correspondencia entre las especies y los sitios (Ter Braak, 1986), aunque no fue significativo de acuerdo a la prueba de Montecarlo (eje 1, $P= 0.13$; y eje 2, $P= 0.61$). Los coeficientes de correlación de las variables con los ejes mostraron que el eje 1 está definido por las variables temperatura (-0.607), humedad (0.618) y porosidad (0.639); mientras que el eje 2 se relaciona con pH (-0.723). El gráfico de la ordenación (Fig. 9) mostró que a lo largo del eje 1, las morfoespecies que presentan afinidades de microhábitat con menor temperatura, mayor humedad y porosidad, mientras que a lo largo del eje 2 se separaron de las morfoespecies con preferencias a pH menores. Se aprecia un gradiente en el cual algunas morfoespecies prefieren rocas con temperaturas mayores y otras con gran afinidad a la humedad evitando rocas con altas temperaturas. Las morfoespecies con preferencias a rocas con poca humedad y mayor temperatura son: Araneidae 2, Chilopoda 1, Formicidae 1, Formicidae 3, Machilidae 1, Saturniidae 1, Blattidae 1, Campodeidae 1, Carabidae 1, Lygaeidae 1, Oribatida 1, Oribatida 2 y Rhopalidae 1.

Los organismos que utilizan las rocas más húmedas son: Clubionidae 1, Cyphophthalmi 1, Armadillidae 1, Diptera 1, Diptera 2, Theridiidae 1, Salticidae 1, Gryllidae 1, Pholcidae 1, Reduviidae 1, Hemiptera 1, Araneidae 1, Tenebrionidae 1, Diplocentridae 1, Vaejobidae 1, Pseudoscorpion 1, Nesticidae 1, Formicidae 2, Gryllidae 2 y Araneae 1, Plectreuridae 1 y pupa 1.

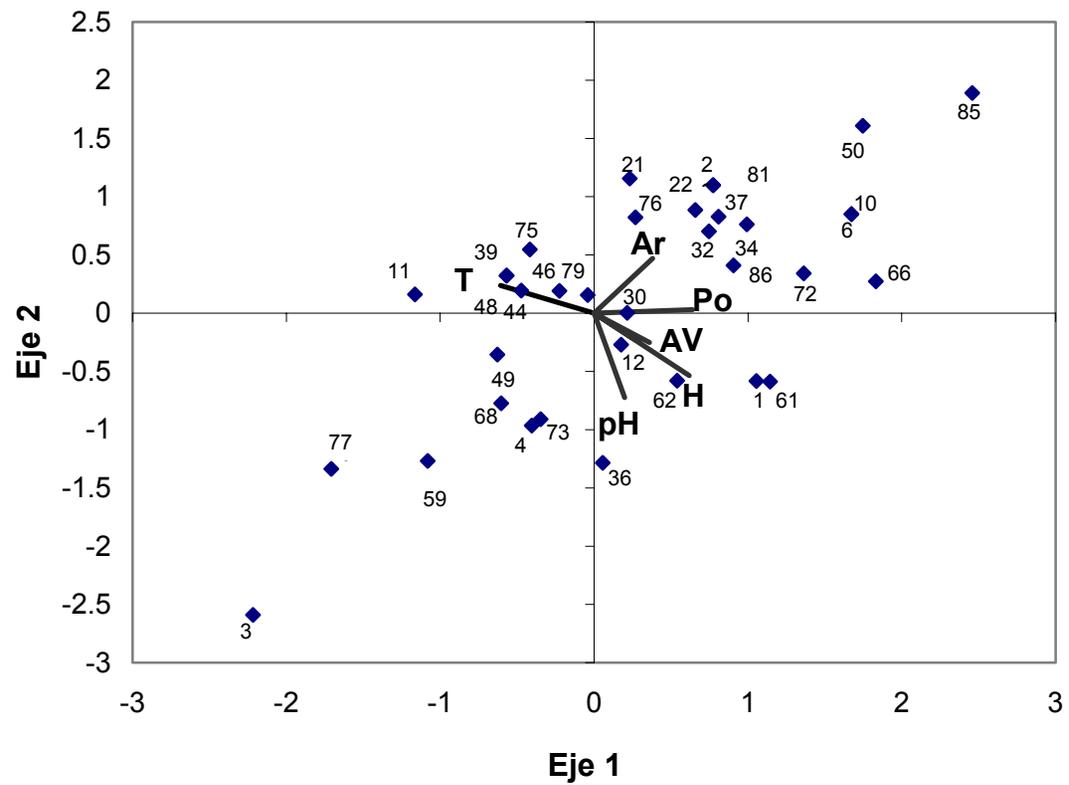


Figura 9. Ordenación de las morfoespecies colectadas en función de las variables microambientales de la época seca obtenidas del CCA. Las abreviaturas de las variables ambientales son: A= área, T= temperatura, Po= porosidad, H= humedad, V= volumen, Ar= arbusto, pH= pH. Las morfoespecies están representadas con números cuyos nombres se encuentran en el Apéndice I.

2.1.2. Época de Lluvias

Respecto al análisis de los datos de la época de lluvias, en el CCA los dos primeros ejes acumularon el 6.4% de la varianza explicada para la distribución de las especies en los sitios (Fig. 10). Los valores característicos (eigenvalues) de los ejes 1 y 2 fueron 0.685 y 0.243, respectivamente y la prueba de Montecarlo no indicó una correspondencia significativa para ninguno de los dos (eje 1, $P= 0.07$ y eje 2, $P= 0.76$). De acuerdo con los coeficientes de correlación de las variables, se observó que las variables estuvieron poco relacionadas con los ejes, siendo el valor más alto para el eje 1 el volumen (0.571). Para el eje 2 el valor más alto fue el del pH (0.355). La Figura 10 muestra que las morfoespecies se agruparon hacia la parte superior e inferior izquierda del gráfico, aglomerándose la mayor parte de estas sin que se aprecie una clara influencia microambiental en cuanto a la distribución de las morfoespecies. Los nombres de las morfoespecies se encuentran en el Apéndice I. Debido a que las morfoespecies 34 y 47 presentaron una distribución totalmente diferente a la del resto, se realizó el CCA sin estas dos morfoespecies, sin embargo, la dispersión de los datos no varió permaneciendo la agrupación de morfoespecies antes mencionada.

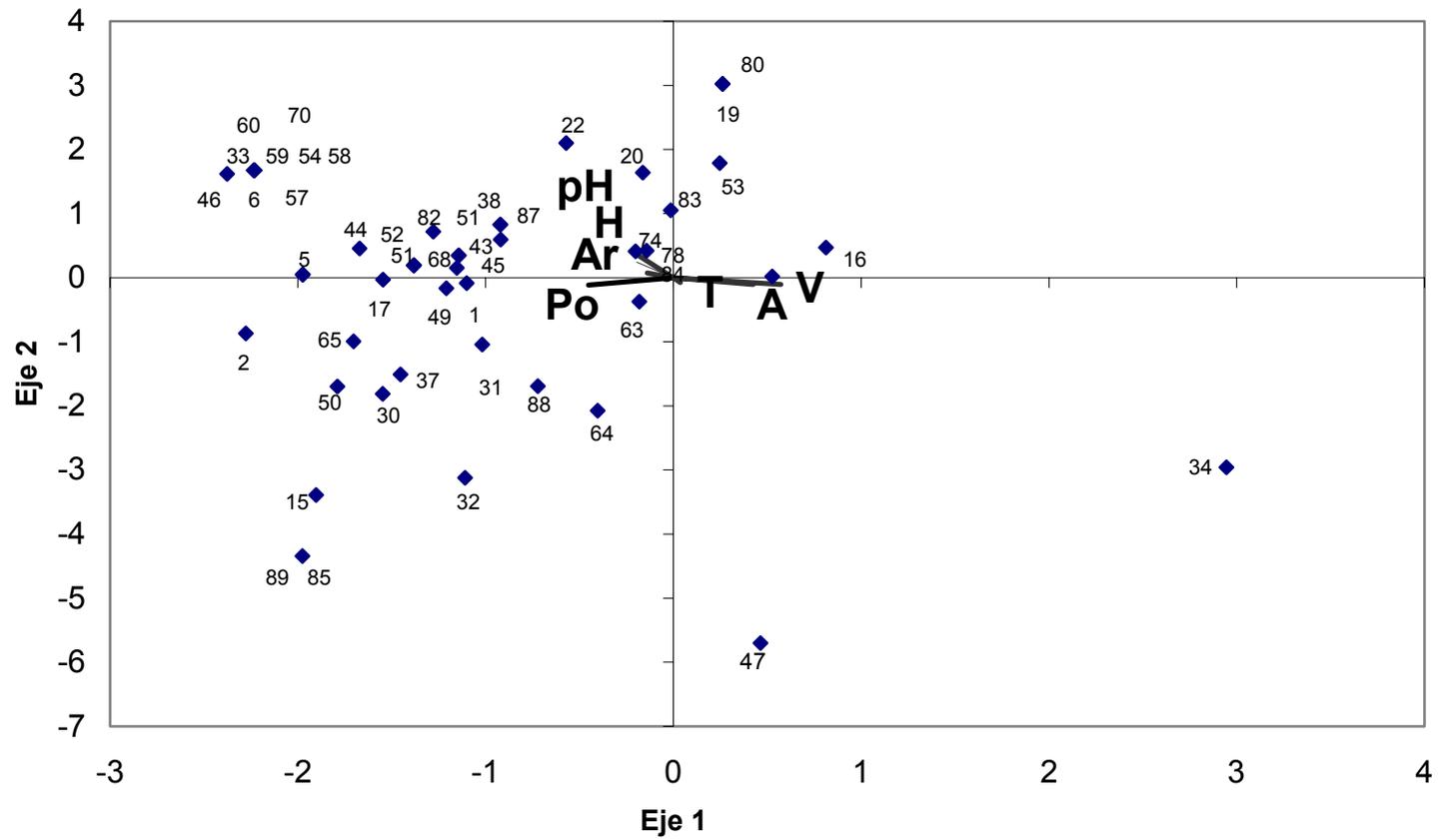


Figura 10. Ordenación de las morfoespecies colectadas en función de las variables microambientales de la época de lluvias obtenidas del CCA. Las abreviaturas de las variables ambientales son: A= área, T= temperatura, Po = porosidad, H = humedad, V = volumen, Ar = arbusto, ph = pH. Las morfoespecies están representadas con números cuyos nombres se encuentran en el Apéndice I.

2.1.3. Total rocas

El CCA para el total de rocas tuvo un porcentaje de la varianza acumulada para los dos primeros ejes de 3.4% (Fig. 11). El eje 1 tuvo un valor característico de 0.500 y el eje 2 un valor de 0.399. La correspondencia entre las especies y los sitios, según la prueba de Montecarlo no fue significativa para ninguno de estos ejes (eje 1, $P= 0.37$ y eje 2, $P= 0.12$). Según lo indican los coeficientes de correlación, las variables que estuvieron relacionadas con la distribución de las especies en el eje 1 fue la temperatura (0.700), y para el eje 2 fueron la humedad (-0.690) y el pH (0.544). Para la identificación de las morfoespecies en la Figura 11, se ubicaron en alguno de los cuatro cuadrantes, (A, B, C y D). Al cuadrante A lo integran las siguientes morfoespecies: 3, 6, 21, 31, 32, 50, 73, 76, 77, 2 y 88. Las morfoespecies del cuadrante B son 11, 19, 46, 33, 57, 58, 71, 58, 54, 60, 62, 75, 80, 87, 38 y 70. En el cuadrante C se encuentran las morfoespecies: 4, 15, 48, 63, 64, 45, 65, 39, 82 y 68; y en el cuadrante D se encuentran las morfoespecies 53, 1, 40, 51, 52, 29, 85, 10, 86, 74, 61, 43, 16, 79, 12, 20, 30, 49, 44, 66, 34, 36, 37, 83, 89, 72, 81, 84, 47, 5, 17, 22 y 78. El gráfico mostró que a lo largo del eje 1, los grupos de morfoespecies se separaron por la temperatura, que es el factor microambiental más importante que estructura a las comunidades de artrópodos bajo rocas. En el eje 2 las morfoespecies se separaron por la mayor humedad y pH que ofrecen las rocas (Fig. 11).

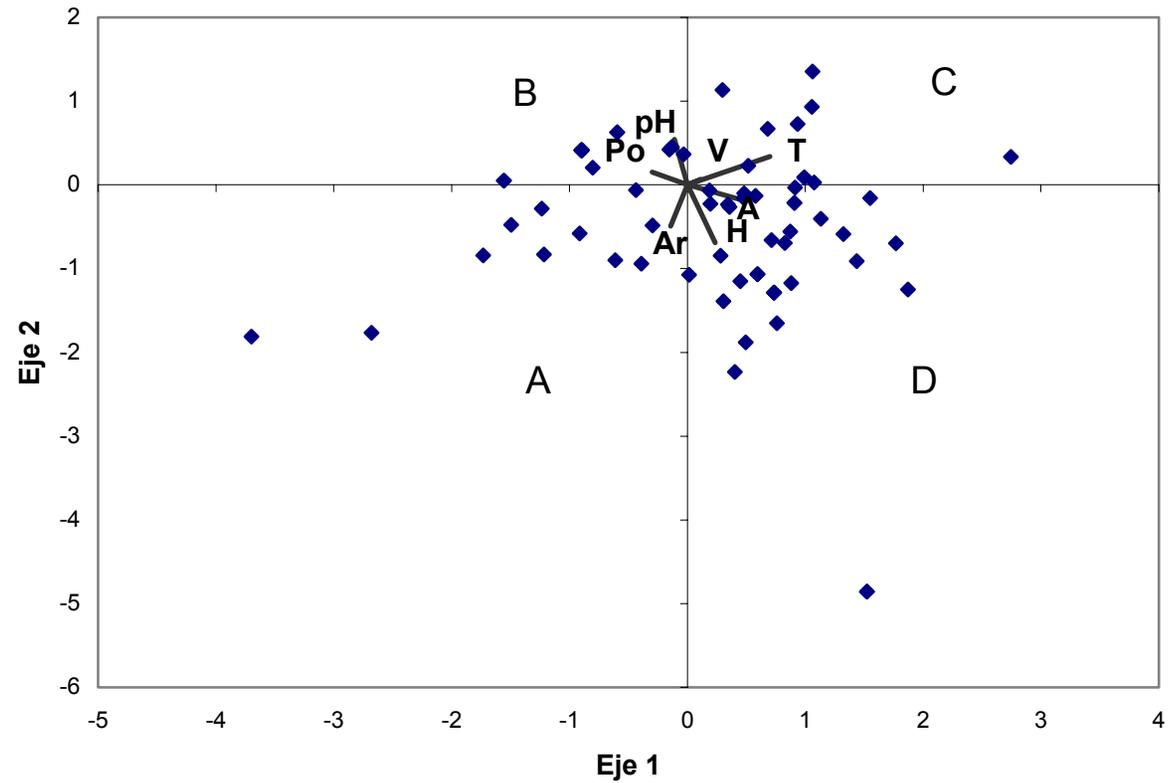


Figura 11. Ordenación de las morfoespecies colectadas en función de las variables microambientales del total de rocas colectadas (secas, lluvias), obtenidas del CCA. Las abreviaturas de las variables ambientales son: A = área, T = temperatura, Po = porosidad, H = humedad, V = volumen, Ar = arbusto, pH = pH. Las morfoespecies están representadas con números cuyos nombres se encuentran en el Apéndice I.

2.2. Influencia de las variables microambientales en lozas

El CCA para los datos en las lozas mostró que los dos primeros ejes acumularon el 5.7% de la varianza explicada para la distribución de las especies en las lozas muestreadas (Fig. 12). El primer eje presentó un valor característico de 0.299 y el segundo eje de 0.266, lo que indica un bajo grado de correspondencia entre las especies y las características de las lozas; esto no fue significativo de acuerdo a la prueba de Montecarlo (eje 1, $P= 0.670$ y eje 2, $P= 0.750$). Los coeficientes de correlación de las variables con los ejes mostraron que el eje 1 está definido por las variables pH (0.758) y área (0.644). El eje 2 estuvo definido por la presencia de arbusto (-0.924).

En la Figura 12 se aprecia que en el eje 1 se separaron las morfoespecies por el pH y el área. A lo largo del eje 2 las morfoespecies se separaron en un gradiente de presencia de arbusto desde las encontradas cerca de arbustos (parte inferior izquierda del gráfico) hasta las encontradas donde no había arbusto (superior izquierda).

Las morfoespecies que prefirieron a las lozas grandes y cercanas a arbustos fueron: Antocaridae 1, Carabidae 1, Pseudoscorpion 1, Campodeidae 1, Scarabaeidae 1, Diplopoda 1, Scydmaenidae 1, Diplopoda 2, Clubionidae 1, Clubionidae 2, Clubionidae 3, Clubionidae 4, Gryllidae 2, Pholcidae 1, Pholcidae 3, Pholcidae 6, Pholcidae 7, Formicidae 2, Gnaphosidae 1, Filistatidae 1, Armadillidae 1, Lynphiidae 1, Formicidae 1, Lygaeidae 1, Diplocentridae 1, Pentatomidae 1 y Sicariidae 1.

Las morfoespecies que prefirieron a las lozas alejadas de arbustos fueron:
Araneae 3, Araneae 4, Araneae 5, Pholcidae 5, Oniscidae 1, Lygaeidae 2,
Pholcidae 4, Staphylinidae 1, Pholcidae 2, y Homoptera 1.

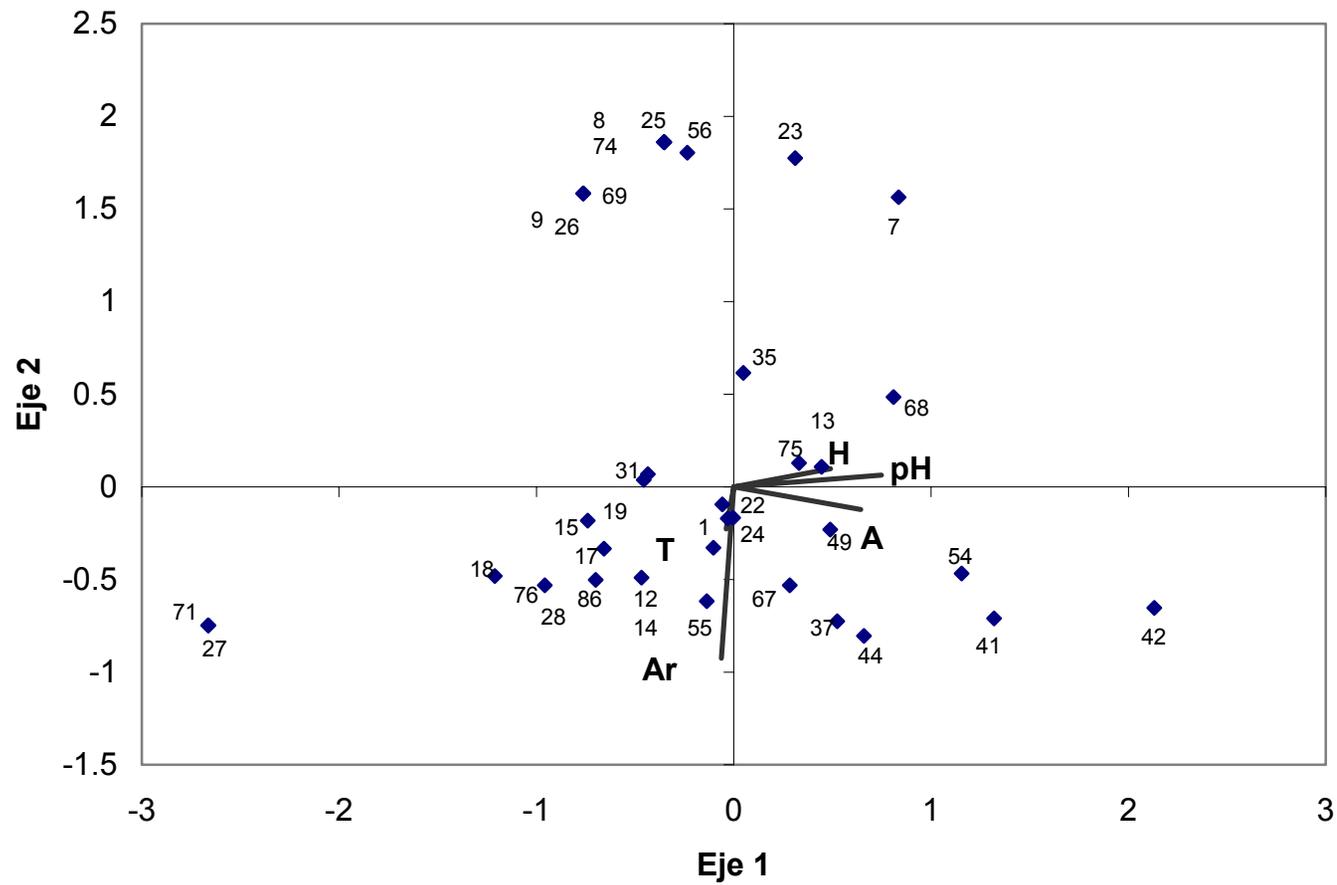


Figura 12. Ordenación de las morfoespecies colectadas en función de las variables microambientales en las lozas obtenida del CCA. Las abreviaturas de las variables ambientales son: A = área, T = temperatura, Po = porosidad, H = humedad, V = volumen, Ar = arbusto, pH= pH. Las morfoespecies están representadas con números cuyos nombres se encuentran en el Apéndice I.

3. Relación especie-área

3.1. REA en rocas

La regresión lineal entre la riqueza de morfoespecies y el área de la roca en la época de secas fue significativa y la época de lluvias no fue significativa como se aprecian en el cuadro 4. La regresión lineal simple del total rocas (secas-lluvias) si fue significativa. Sin embargo, la varianza explicada fue muy baja en los tres casos (Cuadro 4). Además, los tres modelos no pasaron la prueba de normalidad y de homogeneidad de varianza. Las ecuaciones de las regresiones se aprecian en las figuras 13 y 14. El valor de z para la época de secas fue de 0.16, para la época de lluvias fue de 0.12 y para el total rocas fue de 0.146. Debido a que los datos de las rocas no fueron normales, se agruparon en tres intervalos de tamaños y se aplicó la prueba de ANOVA en cada época y el total de rocas para ver si existían diferencias en la riqueza de las categorías de tamaños propuestas. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas.

Cuadro 4. Valores obtenidos de las regresiones lineales entre el tamaño de las rocas y la riqueza de morfoespecies de cada una de estas. Se muestran los resultados para cada época (secas, lluvias) de colecta y el total de rocas muestreadas.

	F	g.l.	P	R ²
Secas	6.494	1	0.013	0.087
Lluvias	2.689	1	0.106	0.0380
Total rocas	9.497	1	0.002	0.064

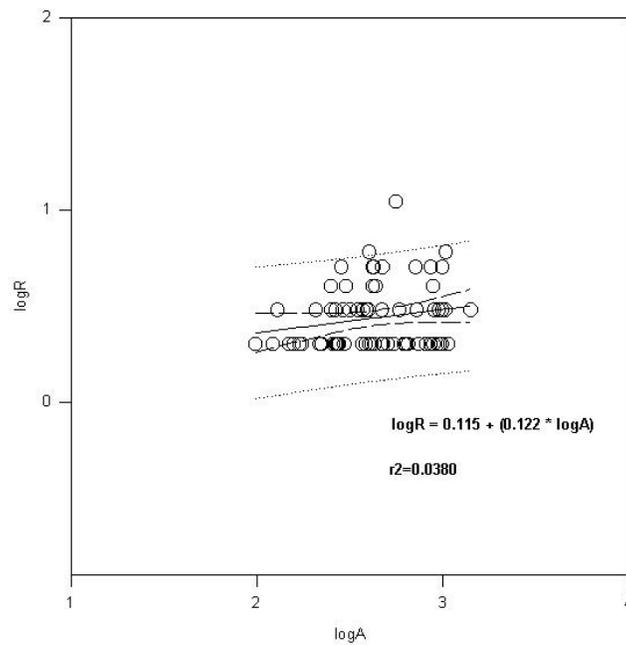
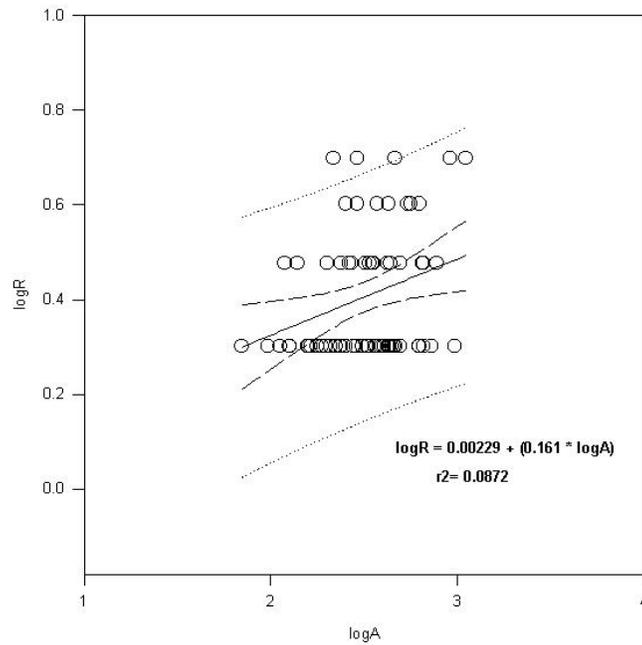


Figura 13 . Regresiones lineales entre el logaritmo del área de la roca ($\log A$) y el logaritmo de la riqueza de morfoespecies ($\log R$) de las rocas colectadas. (A) Regresión lineal de la época seca, (B) Regresión lineal de la época de lluvias. En ambos casos se incluye la ecuación de la regresión.

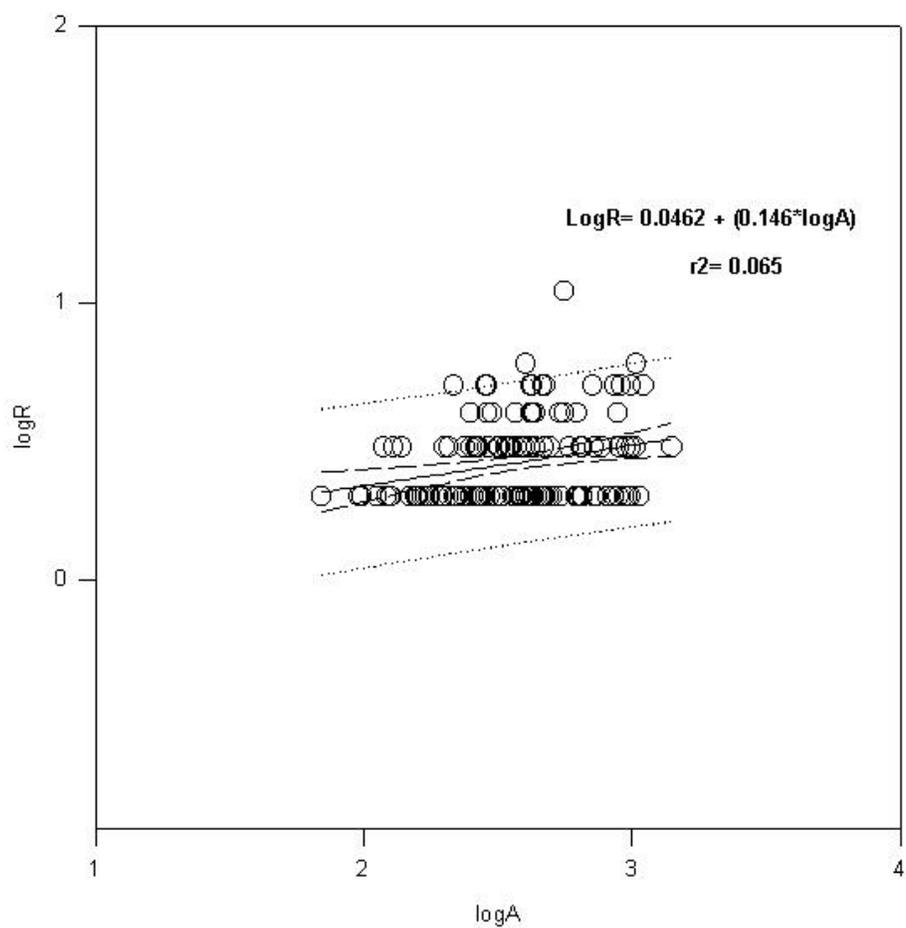


Figura 14. Regresión lineal entre el logaritmo del área de la roca (logA) y el logaritmo de la riqueza de morfoespecies (logR) del total de rocas colectadas. Se incluye la ecuación de la regresión.

3.2. REA en lozas

Los datos de las lozas no pasaron la prueba de normalidad, por lo que se aplicó la prueba de análisis de varianza por rangos de Kruskal Wallis que es un ANOVA no paramétrico de una vía. Las diferencias entre las categorías de tamaños de lozas fueron significativas ($H = 32.518$; g.l = 3; $P < 0.001$). Con la prueba de comparación múltiple de Dunn se detectó entre cuales pares de tamaño hay diferencias significativas en la riqueza de morfoespecies (Cuadro 5, Fig. 15). La regresión lineal simple para los datos de las lozas fue significativa ($F = 51.533$, g.l. = 1, $P < 0.001$), explicando el 60% de la varianza. La ecuación se aprecia en la Figura 16. El valor de la pendiente (z) fue de 0.29.

Cuadro 5. Resultados de la comparación múltiple por pares (Prueba de Dunn).

Comparación	Diferencia de rangos	Q	P<0.05
40 x 40 vs 5 x 5	39.975	5.440	*
40 x 40 vs 10 x 10	21.650	2.946	*
40 x 40 vs 20 x 20	14.775	2.011	ns
20 x 20 vs 5 x 5	25.200	3.429	*
20 x 20 vs 10 x 10	6.875	0.936	ns
10x10 vs 5x5	18.325	2.494	ns

* Indica las parejas de lozas que tuvieron diferencias significativas, ns= sin diferencias significativas

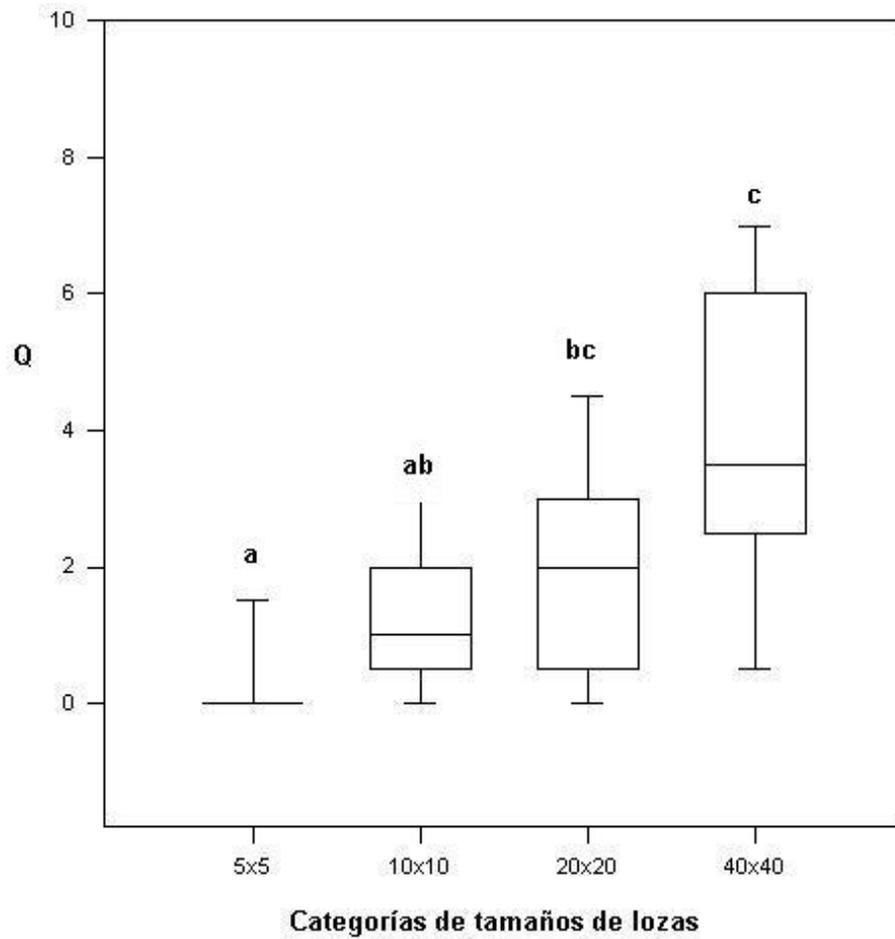


Figura 15. Comparación múltiple (Método de Dunn), en el gráfico se aprecian las diferencias entre las categorías de tamaños de lozas. Los tamaños con la misma letra no presentaron diferencias significativas $P < 0.05$. Los pares de tamaños con diferencias significativas fueron 40 x 40 vs 5 x 5, 40 x 40 vs 10 x 10 y 20 x 20 vs 5 x 5.

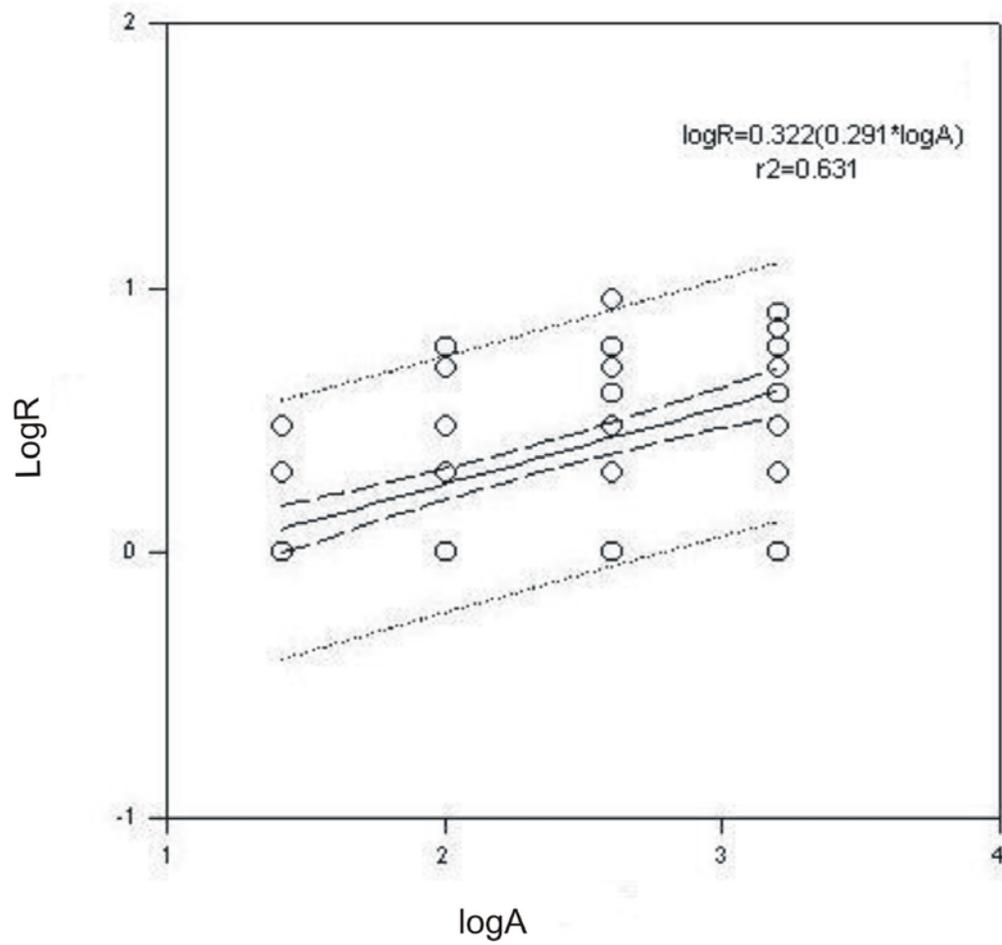


Figura 16. Regresión lineal de la relación especie-área con los datos categorías de lozas. En el eje "x" se presenta el logaritmo del área (logA) y en el eje "y" se encuentra la riqueza de morfoespecie transformada igualmente en logaritmo (logR).

VI. DISCUSIÓN

1. Riqueza de morfoespecies

La riqueza de morfoespecies encontrada en este estudio muestra la importancia de las rocas y lozas como sistemas capaces de albergar a una amplia variedad de taxa. Además, se encontró una importante densidad de artrópodos asociados a rocas y lozas con 1785 individuos demostrando que estas estructuras presentes en el ambiente son capaces de sostener un alto número de individuos, por lo que el estudio de éstos sistemas. En la época de secas se reportaron menos morfoespecies (35) que en la época de lluvias (49), lo cual es común en la mayoría de los ambientes con una estacionalidad marcada ya que las restricciones de la época de sequía imposibilitan la existencia de poblaciones grandes y de una gran cantidad de especies. El hecho de que las lozas presentaran bajo número de morfoespecies (37) y de individuos (474) se debe al poco tiempo que tuvieron los artrópodos para colonizar dichos ambientes.

2. Estructura y composición de la comunidad

Los organismos recolectados cubren un amplio rango de taxa, siendo las hormigas (Formicidae) y las cochinillas (Armadillidae) los grupos con mayor número de individuos, mientras que las arañas fueron el grupo con el mayor número de morfoespecies. Este trabajo demuestra que las rocas son capaces de soportar una diversa fauna de invertebrados. Las comunidades de artrópodos bajo rocas estuvieron dominadas por la abundancia de nidos de hormigas, los cuales ocasionaron el gran número de ejemplares recolectados ya que en cada roca donde se encontró un nido, se recolectaron alrededor de 200 individuos. En

general se encontraron más depredadores y detritívoros que posiblemente causen una baja productividad del sistema.

La mayor parte de las especies recolectadas presentaron poca abundancia, con menos de diez individuos por taxa, por lo que estas comunidades parecen estar conformadas por especies pasajeras u ocasionales como es el caso de los dípteros, los dermápteros, thysanópteros y algunas larvas y pupas que sólo ocupan a las rocas como refugios para sobrevivir a alguna estación o para estivar. Otras en cambio, son habitantes permanentes, como el caso de las arañas, que se encontraron ocupando las rocas y las lozas en todas las estaciones. Este grupo presentó la mayor riqueza con 28 morfoespecies pertenecientes a 14 familias identificadas. Un grupo de detritívoros importante fueron los dipluros, que se reportaron en todas las estaciones tanto en rocas como en lozas, con una abundancia considerable, siendo los habitantes con presencia más estable durante todo el año y eligiendo indistintamente entre los materiales utilizados como refugios. Los cambios de estación se marcaron con la diferencia en riqueza e identidad de las morfoespecies recolectadas. Un ejemplo interesante se presenta en los coleópteros, en época seca sólo se recolectaron carábidos (Carabidae) y tenebriónidos (Tenebrionidae), en cambio, las familias Chrysomelidae, Scarabaeidae, Scydmaenidae, Colydiidae, Melolonthidae y Staphylinidae sólo se encontraron en época de lluvias.

El estudio de la estructura muestra que las comunidades de artrópodos de las rocas y lozas son dominantes tanto en época seca como en lluvias pero difieren en su composición.

A pesar de que las morfoespecies son una herramienta útil para el estudio de comunidades de artrópodos (Kremen *et al.*, 1993; Derraik *et al.*, 2002; Krell, 2004), la identificación taxonómica más fina debe ser el siguiente paso para que el conocimiento generado en este estudio sea asignado apropiadamente y poder obtener conocimientos ecológicos y conductuales más específicos que ayuden a entender los patrones encontrados. La diversidad reportada bajo las rocas sugiere que los invertebrados deben de ser considerados como un grupo ideal para evaluar asociaciones faunísticas, identificar impacto antropogénico y evaluar la restauración. El empleo de las rocas o lozas resulta un modelo ideal para estudiar procesos ecológicos como competencia, depredación, patrones ecológicos y poblacionales.

3. Variables microambientales

A pesar de que las relaciones entre las distribuciones de las morfoespecies y las características microambientales no fueron estadísticamente significativas según la prueba de Montecarlo, y la varianza explicada fue poca, varias tendencias pueden ser observadas. La dispersión de los valores propios sugiere que la utilización de las rocas por los artrópodos no es aleatoria con respecto a las variables, por lo menos en la época seca.

En los datos se observa “el efecto del arco”, que se refiere a que el segundo eje explique gran variación de los datos por no haber una distribución homogénea de los datos, esto es consecuencia de la presencia de muchas especies raras, ya sea por tener poca abundancia o por haber sido registradas en un solo sitio.

3.1. Época de secas

A partir de los análisis de ordenación, se encontró que las variables microambientales que influyen en la distribución de las especies que viven bajo las rocas en la época seca son la temperatura, la humedad y la porosidad. La baja riqueza y abundancia en la época de secas sugiere un alto grado de restricción ambiental. Las condiciones de esos microambientes probablemente funcionen como una barrera para la colonización y persistencia de muchos grupos en este periodo del año.

La temperatura y la humedad forman un gradiente en el cual se observa que los artrópodos eligen a las rocas que habitan con base en sus preferencias de microhábitat. Debido a las restricciones microambientales de la época seca se aprecia que la mayor parte de los artrópodos buscan a las rocas para protegerse de las altas temperaturas que poseen las zonas áridas, sobre todo para los organismos con cutícula suave como es el caso de algunas arañas que sólo se les encuentra en las rocas que son capaces de mantener bajas temperaturas y guardar suficiente humedad. En cambio, en las rocas con alta temperatura y baja humedad no se encuentran a estos organismos. Por otra parte, a los organismos con cutícula gruesa se les encuentra en ambas condiciones, como es el caso de los insectos.

La porosidad repercute en la abundancia de las especies debido a que la arquitectura compleja de la roca es capaz de albergar más organismos. La estructura de la roca puede también incidir en la identidad de las especies presentes en éstas ya que tal vez las especies de tamaños corporales pequeños o con conductas específicas prefieran las rocas con mayor número de poros para

resguardarse o resguardar a sus descendientes (huevos, larvas). Las hormigas se encontraron en ambientes más cálidos, capaces de retener calor por periodos amplios con poca variación de la temperatura. Un estudio complementario sería estudiar tanto el tipo de suelo bajo la roca como el material de la roca debido a que la elección de la roca por las hormigas podría deberse a las cualidades intrínsecas de ésta.

La influencia del pH sobre la distribución de artrópodos puede deberse a las tolerancias intrínsecas de cada especie siendo que algunas prefieran ambientes más ácidos o básicos de acuerdo a sus propias necesidades.

3.2. *Época de Lluvias*

En la época de lluvias se encontró que las condiciones microambientales que ofrecen las rocas se homogeneizaron por efecto del agua, atenuándose las restricciones de la época de secas. Como consecuencia, las variables microambientales estudiadas no influyen o influyen poco en la distribución de las especies en lluvias. El incremento en el número de morfoespecies presentes y su abundancia en la época de lluvias indica la importancia de la humedad para los ensamblajes de artrópodos que usan las rocas. El análisis de ordenación muestra que la distribución de las morfoespecies no se encuentra correlacionada con las variables microambientales medidas, por lo que el uso de la roca es al azar con respecto a estos factores y la estación del año. Para conocer cómo se modelan las comunidades de artrópodos bajo rocas en época de lluvias, se podrían integrar las variables bióticas, como las interacciones que pueden ser las responsables de la distribución de los taxa en esta estación.

Generalmente, la hojarasca provee de humedad y protección a detritívoros como los isópodos, algunos ácaros y larvas (Bultman y Uetz, 1984). En los ambientes áridos, existe escasez de hojarasca por lo que las rocas sirven como refugios y reservorios de humedad, permitiendo la supervivencia de estos organismos en los sitios áridos, tal y como lo hace el mantillo en el suelo de los bosques. La abundancia de detritívoros en sustratos pobres en materia orgánica (la mayoría de las rocas no tiene hojarasca bajo ellas) en época seca sugiere el uso de las rocas contra la pérdida de humedad. En contraste, el alto número de detritívoros indica el empleo de la roca no solo para evitar la pérdida de humedad sino como sitios donde se encuentra materia orgánica disponible en estas rocas tras las lluvias. Así, las condiciones selectivas parecen ser más moderadas para las comunidades de artrópodos bajo rocas en la época de lluvias que en la época de secas.

Este patrón de cambio de distribución de las especies de acuerdo a la estación, concuerda con la teoría propuesta para las poblaciones denominada distribución ideal libre, en la cual cuando la calidad de los manchones de hábitat varía, los individuos tienden a distribuirse en los paisajes en proporción a lo apropiado del ambiente (Ricklefs, 1998). Lo apropiado de un manchón depende, no solo de sus características intrínsecas, sino de la densidad y el tipo de los otros individuos que viven en el sitio. Muchos organismos son capaces de decidir en qué lugares deben vivir con base en la calidad de hábitat y de la identidad de los otros taxa que ya habiten la zona (Ricklefs, 1998). Un sitio no ofrece buena calidad cuando ya está ocupado. Cuando un sitio tiene altos niveles de recursos es más atractivo para la mayoría de los taxa. La distribución ideal libre es cuando una

población explota un sitio de la misma calidad reconocida, cualquiera que sea la variación intrínseca del sitio. Ricklefs (1998) menciona un ejemplo imaginario donde dos sitios, uno con más recursos que el otro esta a disposición de ser habitado, al principio los individuos eligen el de mayores recursos, pero conforme se satura de individuos, el sitio decrece en calidad, ocasionando que el segundo sitio se vuelva una opción buena optando por elegir el primero y el segundo sitio indistintamente a medida que la calidad de ambos sigue disminuyendo. Esto se ajusta al patrón encontrado en la época de secas y la lluvias, ya que en época de secas los artrópodos tienden a seleccionar las rocas con bajas temperaturas y más húmedas, y en lluvias este patrón se pierde los artrópodos eligen las rocas libremente debido a que con las lluvias todos los sitios ofrecen igual calidad de humedad y temperatura, siendo las interacciones ecológicas las que probablemente influyen en la estructura y composición de las comunidades de artrópodos asociados a las rocas. Aunque la teoría de la distribución ideal libre esta diseñada para poblaciones, el resultado obtenido en este estudio puede deberse a la suma de la respuesta de varias poblaciones. Los mecanismos conductuales para lograr una distribución ideal libre han sido poco estudiados, sin embargo, este trabajo demuestra la sensibilidad de los organismos a las condiciones del ambiente y la flexibilidad de algunos de estos para elegir el hábitat que más favorece su supervivencia.

3.3. Total rocas

En el análisis total de las rocas se encontró que existe un gradiente a través del año, siendo la temperatura y la humedad las variables microambientales más

influyentes en la distribución de las especies. Desde una perspectiva no temporal parecería ser el patrón regular durante el año, sin embargo, al realizar el análisis estacional se contempla que de acuerdo a la época del año la distribución de los ensamblajes cambia por efecto de las variaciones en el ambiente. Estas variaciones climáticas pueden funcionar como disturbios que causan cambios temporales en la estructura. Dependiendo de la estación, varios grupos pueden aparecer o ausentarse de los refugios, reflejando así su alta dependencia con el ambiente.

La desaparición de ciertos grupos de taxa en lluvias contrasta con la aparición de otros grupos probablemente por el incremento de humedad bajo las rocas en esa época. La humedad trae consigo aumento de materia orgánica, por lo que aumentan las especies de detritívoros, explicándose la gran abundancia de isópodos en lluvias.

3.4. Lozas

Las variables microambientales que más influencia tuvieron sobre la distribución de artrópodos fueron el área, el pH y la presencia de arbustos. En general, se formó un gradiente en el cual existen diferentes preferencias de baja hacia alta acidez por parte de las morfoespecies de artrópodos lo cual esta en función de la tolerancia de cada grupo, aunque la mayor parte de las morfoespecies prefirieron los valores intermedios de pH. Los artrópodos bajo rocas se distribuyeron preferentemente en áreas sin arbusto, lo cual indica que la roca les proporciona la sombra que necesitan supliendo la función del arbusto. Este resultado no es concluyente debido a que solo se tomó la presencia o ausencia del arbusto y no

me midieron distancias. Tal vez el estudiar diferentes distancias al arbusto permita observar gradientes. En el caso del área en el siguiente apartado se sugieren explicaciones sobre la influencia del tamaño de la loza sobre la distribución de los artrópodos recolectados.

4. REA

4.1. REA en rocas

Los resultados para el total de especies de artrópodos indican que el incremento de área de la roca no provoca un aumento en el número de especies capaces de ocupar esa roca. A pesar de que algunos modelos de regresión si fueron significativos, la poca varianza explicada y el no haber pasado la prueba de normalidad y homogeneidad de varianza le resta robustez a los modelos empleados. A este respecto, las pendientes de las regresiones en las rocas presentaron un valor bajo más parecido al de las islas continentales o cuadrantes siendo de 0.16, 0.12 y 0.14 en la época de secas, lluvias y total de rocas respectivamente. A pesar de haber aleatorizado el muestreo de las rocas, los tamaños de las rocas muestreadas estuvieron sesgados hacia ciertos intervalos de área lo que ocasionó la no detección de la relación especie-área. Este sesgó se debió a que en el sitio de estudio, por algún motivo, la mayor parte de las rocas se encuentran dentro de cierto rango de tamaño existiendo naturalmente rocas con área similar. En posteriores estudios se sugiere seleccionar rocas de diferentes tamaños para poder observar la REA.

4.2. REA en lozas

En el caso de las lozas se presenta el patrón contrario, es decir, existe un aumento en la riqueza de especies con el aumento del área de la loza. El valor de la pendiente encontrado en las lozas (0.29) fue más parecido al reportado para islas oceánicas (0.20-0.35) que el reportado comúnmente para islas continentales (0.12-0.17). Esto indica que las lozas sirven como hábitats con características similares a las que ofrecen las islas oceánicas al estar inmersas en un hábitat hostil como es el mar, y en este caso, el suelo desprovisto de roca, esto significa que los taxa tienen rangos de distribución más restringidos estando las especies confinadas a las lozas. Ricklefs y Lovette (1999) en un estudio con mariposas reportaron valores de las pendientes ligeramente elevados (0.20-0.26) a los esperados para sitios continentales, estos valores son bastante altos tomando en cuenta la gran habilidad de las mariposas para dispersarse. Los valores encontrados con los artrópodos también son consistentes con los reportados para abejas solitarias en huertos fragmentados (Steffan-Dewenter, 2001), donde se encontraron valores de 0.23. Al parecer, los artrópodos tienen valores de z más altos que otros taxa como son los vertebrados y las plantas.

4.3. Comparación de la REA en rocas y en lozas

Se incluyó el tamaño de la roca y las lozas en el análisis microambiental debido a que las rocas más grandes experimentan menores variaciones en temperatura diarias que las rocas pequeñas y retienen calor por periodos más largos (Goldsbrough *et al.*, 2003). Sin embargo, en este estudio se detectó que la asociación entre área y riqueza de especies está influenciada por la época del año

en que se lleva a cabo el estudio. En algunos estudios se ha observado que el tamaño de la roca influye más en época de lluvias que en época de secas (Goldsbrough *et al.*, 2003), lo cual es consistente con lo obtenido en lozas que fueron recolectadas en época de lluvias, aunque las rocas verdaderas recolectadas en esta misma época no mostraron la relación.

La ausencia de este patrón en las rocas se puede explicar por varios factores entre los que destacan los factores históricos que han moldeado la roca a través del tiempo. Cuando se recolectó la roca se desconocían las condiciones de formación y tiempo de presencia en el sitio de las rocas estudiadas, así como los patrones de colonización de la roca y qué papel jugaron las interacciones en la distribución de las especies de la misma. Estos factores parecen influir demasiado en la estructura y formación de la comunidad de artrópodos en la roca, por lo que se sugiere en estudios posteriores incluir estas variables en el estudio de la estructura y composición de las comunidades asociadas a las rocas. En cambio, en las lozas se han controlado estos factores históricos mediante el experimento planteado, por lo que la observación de la REA ha sido posible. Los estudios que relacionan la riqueza y el área en las rocas naturales sólo los han realizado en ambientes tropicales (López y Souza, 2001), en cambio, el estudio de Goldsbrough *et al.* (2003) realizado en un ambiente árido sólo pudo probar esta relación en un sitio, argumentando la estacionalidad y las interacciones para explicar la no presencia de este patrón. Existen pocos trabajos que ocupen a estructuras artificiales para estudiar este patrón en las comunidades asociadas a rocas. Halaj *et al.* (2000) ocuparon estructuras de cartón para estudiar la colonización de las arañas a estos refugios y su impacto en el control de plagas en

cultivos. Gilbert (1989) utilizó residuos de material para construcción de edificios para conocer las taxa que pueden albergar estas estructuras en las ciudades. Sin contar estos trabajos, el experimento realizado con las lozas es pionero en la utilización de éstas para probar patrones y observar tendencias. Los resultados sugieren en general que las lozas son eficaces para el estudio de estos patrones. Una aproximación más realista utilizando este diseño sería el realizar censos sistemáticos, esto permitiría conocer las tasas de extinción y colonización de las lozas obteniéndose un estudio más integrado de la teoría de la biogeografía de islas (Pozo y Llorente, 2001).

El área puede influir en la riqueza de las comunidades de distintas maneras, algunas comunidades se encuentran limitadas por los recursos, en este caso, el área, la temperatura y humedad parecen ser los recursos limitantes en las comunidades de artrópodos de rocas y lozas. La REA significativa para las lozas sugiere la importancia del espacio como recurso. Las lozas más grandes proveen de mayor cantidad de materia orgánica y mayor estabilidad microambiental (menor pérdida de agua y temperatura moderada). Por lo que la selección de las lozas más grandes por organismos puede causar mayor riqueza en estos refugios.

Es también posible que la coexistencia de las especies esté facilitada por el incremento en la disponibilidad de espacio. En las áreas pequeñas las probabilidades de contacto entre individuos son mayores que en las áreas grandes (Holt, 2001). De acuerdo a esto, una comunidad distribuida sobre un espacio mayor podrá evitar más fácilmente las interacciones antagónicas permitiendo un mayor grado de coexistencia.

Existe la posibilidad de que en la distribución de especies en las rocas influyen factores bióticos, como la presencia de depredadores. Las arañas pueden comer a los insectos que llegan de la vegetación, generalmente creando trampas en las rocas para capturarlas. Las arañas de la familia Clubionidae se encontraron en la mayoría de las rocas muestreadas, sobre todo en la época de lluvias. Su presencia puede influir en la estructura de las comunidades debido a que crean áreas de caza impidiendo que otros artrópodos se establezcan en la roca. Las arañas Theridiidae (*Latrodectus mactans*) construyen redes de seda bajo la roca por lo que una vez que seleccionan su roca casi no se mueven de ésta y todo lo que pasa por ese sitio le sirve de alimento evitando la colonización de más organismos en esa roca (Halaj *et al.*, 2000). En todas las rocas tanto de la época seca como de lluvias, se encontraron representantes de ésta familia. En cambio en las lozas no se recolectaron este tipo de arañas, lo que podría explicar la ausencia de la REA en las rocas, ya que los hábitos territoriales antes mencionados impiden que otros artrópodos persistan. La habilidad de colonización de algunas arañas en las rocas implica la pérdida de espacio para otros organismos, ya que muchas de ellas no comparten el mismo espacio. En las lozas se encontraron más individuos de las arañas Sicariidae y Pholcidae que son arañas que pueden compartir mejor los espacios que las Theridiidae (Halaj *et al.*, 2000). El incremento en la disponibilidad de presas dentro de las lozas grandes puede ser responsable de la mayor riqueza de arañas en varios microambientes (López y Souza, 2001). La alta riqueza de morfoespecies de arañas encontrada en este estudio ocurre probablemente aunada a la disponibilidad de presas en la vegetación presente en los sitios aledaños.

El espacio es un recurso importante que estructura los ensamblajes bajo las lozas. Aunque no es el único factor. La riqueza de especies es muy variable en espacio y tiempo, y puede haber muchos otros factores que la estructuran. Por ejemplo, habría que analizar el movimiento de estos organismos entre rocas para conocer los patrones de dispersión de especies entre rocas y lozas. La dinámica de movimiento entre refugios es desconocida y merece mayor estudio.

VII. CONCLUSIONES

1. Las rocas y lozas son microambientes capaces de albergar una alta riqueza y abundancia de morfoespecies de artrópodos en ambientes áridos.
2. La época de lluvias presentó mayor riqueza de morfoespecies de artrópodos y la época de secas reportó baja riqueza de morfoespecies
3. La estructura observada en las comunidades de artrópodos bajo rocas y lozas en las estaciones de secas y de lluvias fue de pocas morfoespecies muy abundantes y muchas raras.
4. Las lozas presentaron alta diversidad mientras que la época de lluvias tuvo baja diversidad. La época de secas y el total de rocas tuvieron diversidad media.
5. La composición de las comunidades varió con la estacionalidad del ambiente, pero la estructura se mantuvo.
6. La distribución de las morfoespecies varió de acuerdo a los factores microambientales.
7. En la época de secas la mayoría de las morfoespecies recolectadas se distribuyeron preferentemente bajo las rocas que proporcionaron temperaturas medias y alta humedad. La porosidad y el pH también tuvieron efecto en la distribución de los artrópodos bajo rocas en ésta estación.
8. En la época de lluvias los factores microambientales estudiados no tuvieron un efecto en la distribución de los artrópodos asociados a rocas.
9. Los factores más importantes que influyen en la variación de la distribución de los artrópodos asociados a rocas en el año fueron la temperatura y la humedad.
10. Los factores que estructuraron la distribución de las morfoespecies en las lozas fueron el área, el pH y la cercanía a arbustos.

11. La porosidad y el volumen no tuvieron efecto en la distribución de los artrópodos asociados a rocas y a lozas en ninguna de las épocas muestreadas.
12. La influencia de los factores microambientales varía su intensidad con los cambios estacionales.
13. En las rocas naturales no se detectó la relación especie-área.
14. Se encontró una relación positiva entre el área y la riqueza de morfoespecies en las lozas.
15. Los artrópodos asociados a rocas demuestran ser un modelo de estudio adecuado para contestar preguntas actuales en ecología de comunidades y de paisajes.

VIII. LITERATURA CITADA

- Abbott, I. 1980. Theories dealing with ecology of landbirds on island. *Advances in Ecological Research* **11**: 329-371.
- Abbott, I., N. Marchant and R. Cranfield. 2000. Long-term change in the floristic composition and vegetation structure of Carnac Island, Western Australia. *Journal of Biogeography* **27**: 1365-1378.
- Arrhenius, O. 1921. Species and Area. *Journal of Ecology* **9**: 95-99.
- Arroyo, J., J.C. Iturrondobeitia, A. I. Caballero y S. González-Carcedo. 2003. Una aproximación al uso de taxones de artrópodos como bioindicadores de condiciones edáficas en agrosistemas. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* **32**: 73-79.
- Begon, M., J. L. Harper. y C. R. Townsend. 1988. *Ecología: Individuos, Poblaciones y Comunidades*. Ediciones Omega. Barcelona. 865 pp.
- Blakely, J.K., D.A. Neher and A.L. Spongberg. 2002. Soil invertebrate and microbial communities and decomposition as indicators of polycyclic aromatic hydrocarbon contamination. *Applied Soil Ecology* **21**: 71-88
- Borror, D.J, De Long and C.A. Triplehorn. 1981. *An introduction to the study of insects*. Chicago. 5th ed. Saunders College Publishing. 827 pp.
- Brown, J.H. 1975. Geographical ecology of desert rodents. *En: Ecology and Evolution of Communities*. Cody, M.L. and J.M. Diamond, Eds., Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts 315-341.
- Bultman, T.L. and G.W. Uetz. 1984. Effect of structure and nutritional quality of litter on abundance of litter-dwelling arthropods. *American Midland Naturalist* **111**: 165-172.

- Butterfield, J. and J. B. Malvido. 1992. Effect of mixed-species tree planting on the distribution of soil invertebrates. *En: The Ecology of Mixed-species Stands of Trees*. Cannell, M.G., D.C. Malcolm, and P. A. Robertson, Eds., British Ecological Society Special Publication 11. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 349 pp.
- CONANP-SEMARNAT. 2003. *Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán*. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas – Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Eds., México, D.F. 202 pp.
- Clegg S.M. and I. P.F. Owens. 2002. The “island rule” in birds, medium body size and its ecological explanation. *Proceedings of Royal Society of London. B*. 269: 1359-1365.
- Connor, E. and E.D. McCoy. 2001. Species-Area Relationships. *En: Encyclopedia of Biodiversity*. Levin, S.A. Ed., Academic Press (Elsevier Science), San Diego, California. **5**: 397-411.
- Derraik, J.G., G.P. Closs, K.J.M. Dickinson, P. Sirvid, B.I.P. Barratt and B. H. Patrick. 2002. Arthropod Morphospecies versus taxonomic species: A case study with Araneae, Coleoptera and Lepidoptera. *Conservation Biology* **16**: 1015-1023.
- Diamond, M.J. and T.J. Case, eds. 1986. *Community Ecology*. Harper and Row, New York.
- Erwin, T.L. 1982. Tropical forests: Their richness in Coleoptera and other arthropod species. *The Coleopterists Bulletin* **36**: 74-75

- Fauth, J.E., J. Bernardo., M. Camara., W.J. Restarits., J. Van Buskirk and S.A. McCollum. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: A conceptual approach. *American Naturalist* **147**:282-286.
- Feinsinger P. 2001. Species diversity: Easy to quantify, but what does it mean?. *En: Designing field studies for biodiversity conservation: The Nature Conservancy*. Feinsinger P. Island Press. 212 pp.
- Fisher, R.A., A.S. Corbet, and D.B. Williams. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology* **12**: 42–58.
- Fox y Fox, E. 2000. Factors determining mammal species richness on habitat islands and isolates: habitat diversity, disturbance, species interactions and guild assembly rules. *Global Ecology and Biogeography* **9**: 19-37
- García, E. 1998. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Kopen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)* Offset Larios, México, D.F. 212 pp.
- Gaston, K. ed. 1996. *Biodiversity: A Biology of numbers and difference*. Blackwell Science. Londres. 396 pp.
- Gilbert, O.L. 1989. *The Ecology of urban habitats*. Chapman & Hall, London. 112 pp.
- Gleason, H.A. 1922. On the relation between species and area. *Ecology*: **3**: 158-162.
- Goldsbrough, C.L., D.F. Hochuli and R. Shine. 2003. Invertebrate biodiversity under hot rocks: habitat use by the fauna of sandstone outcrops in the Sydney region. *Biological Conservation* **109**: 85-93.

- Halaj, J., A.B. Cady and G. W. Uetz. 2000. Modular habitat refugia enhance generalist predators and lower plant damage in soybeans. *Environmental Entomology* **29**: 383-393.
- Halffter, G y E. Ezcurra 1992. ¿Qué es la Biodiversidad?. *En La Diversidad Biológica de Iberoamérica*. Halffter, G. Cytod-D Programa Iberoamericano de ciencia y tecnología para el desarrollo I, Instituto de Ecología A.C., Secretaría de Desarrollo Social. Xalapa, Veracruz, México. 389 pp.
- Holt, R.D. 2001. Species Coexistence. *En Enciclopedia of Biodiversity*. Levin, S.A. Ed., Academic Press Elsevier Science, San Diego, California. **5**: 413-426.
- Jaksic, F.A. 2000. *Ecología de Comunidades*. Ediciones Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile. 233 pp.
- Jones, T.H. and M.A. Bradford. 2001. Assessing the functional implications of soil biodiversity in ecosystems. *Ecological research* **16**: 845-858.
- Keeley, J. E. 2003. Relating species abundance distributions to species-area curves in two Mediterranean-type shrublands. *Diversity and Distributions* **9**:253-259.
- Krebs, J.C. 1985. *Ecología: Estudio de la distribución y la abundancia*. Second edition. Harper and Row. New York. 753 pp.
- Krell, F.T. 2004. Parataxonomy in biodiversity studies-pitfalls and applicability of “morphospecies” sorting. *Biodiversity and Conservation* **13**: 795-812.
- Kremen, C., R.K. Colwell, T.L. Erwin, D.D. Murphy, R.F. Noss and M.A. Sanjayan. 1993. Terrestrial Arthropod assemblages: their use in conservation planning. *Conservation biology* **7**: 796-808.

- Lack, D. 1969. *Island biology illustrated by landbirds of Jamaica*. Oxford Blackwell Scientific. 210 pp.
- Lomolino, M. V. 2000. A call for a new paradigm of island biogeography. *Global Ecology and Biogeography* **9**:1-6
- Lomolino, M. V. 2000. A species-based theory of insular zoogeography. *Global Ecology and Biogeography* **9**: 39-58.
- López, R. and M. Souza. 2001. Biodiversity under rocks: the role of microhabitats in structuring invertebrate communities in Brazilian outcrops. *Biodiversity and Conservation* **10**: 1171 – 1183.
- Ludwing, J.A. and J. F. Reynolds 1988. *Statistical Ecology*. John Wiley & Sons. New York, 337 pp.
- Llorente, J., E. González, J. A. N. García y C. Cordero. 2002. Breve panorama de la taxonomía en México. *En*: Llorente, J. A.N. García y E. González – Soriano. Eds. 2002. Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía: Hacia una síntesis de su conocimiento. UNAM, Facultad de Ciencias. México. 660 pp.
- MacArthur, R.H. and E.O. Wilson. 1963. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton. 224 pp.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey 179 p.
- McGarigal, K. S. Cushman. and S. Stafford. 2000. *Multivariate Statistics for Wildlife and Ecology Research*. Springer-Verlag. Nueva York. 283 pp.
- McCune, B. and M.J. Mefford. 1999. *PC-ORD, multivariate analysis of ecological data*. Version 2.05. MjM software, Gleneden Beach, Oregon, USA.

- Moran, V. C. 1980. Interactions between phytophagous insects and their Opuntia hosts. *Ecological Entomology* **5**: 153-164.
- Moreno, C. 2001. *Manual de métodos para medir la biodiversidad*. Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz, México. 49 pp.
- Morin, P. J. 1999. *Community Ecology*. Blackwell Science. Massachusetts, USA. 429 pp.
- Morón, M.A. 1984. Escarabajos: 200 millones de años de evolución. Instituto de Ecología. Museo de Historia Natural de la Ciudad de México. México, D.F. 131 pp.
- Mueller-Dombois, D. 2001. Island Biogeography. *En: Enciclopedia of Biodiversity*. Levin, S.A., Ed. Academic Press Elsevier Science, San Diego, California. **3**: 565-580
- Ney-Nifle, M and M., Mangel. 2000 Habitat Loss and Changes in the Species-Area Relationship. *Conservation Biology* **14**: 893-899
- Pozo, C. y J. Llorente. 2001. La teoría del equilibrio insular en la biogeografía y bioconservación. *En Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones*. Llorente – Bousquets. y Morrone, J.J., Eds. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México D.F. 95 – 196
- Preston, F.W. 1962. The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology*: part I. **43**:185-215; part II. **43**: 410-432.
- Primack, R., R. Rozzi, R. Dirzo. y F. Massardo. 2001. IV Extinciones. *En: Fundamentos de Conservación Biológica: Perspectivas latinoamericanas*.

- Primack, P., P. Rozzi, P. Feinsinger, R. Dirzo y F. Massardo. Fondo de cultura económica. México, D.F. 797pp
- Putman, R.J. 1994. *Community Ecology*. Chapman & Hall. Londres. 178 pp.
- Ricklefs, R.E. 1998. *Invitación a la Ecología: La economía de la Naturaleza*. Cuarta edición. Editorial Médica Panamericana. México. 692 pp.
- Ricklefs, R.E. and J. Lovette. 1999. The roles of island area *per se* and habitat diversity in the species-area relationship of four lesser Antillean faunal groups. *Journal of Animal Ecology* **68**:1142-1159.
- Ríos, L. 1993. Análisis espacial y temporal de la comunidad de artrópodos epifitos del Pedregal de San Angel, D.F. México. Tesis de Licenciatura. UNAM. 48pp.
- Rosenzweig, M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press. Cambridge. 436 pp.
- Ruppert, E.E. y R.D. Barnes. 1999. *Zoología de los invertebrados*. Sexta edición. McGraw-Hill Interamericana. México. 1114 pp.
- Rzedowzky J. 1983. *Vegetación de México*. Limusa, México. 432 pp.
- Simberloff., D.S. 1983. Island Biogeographic theory and the design of wildlife refuges. *Ekologia GYA*. 215225: 214-225
- Smith, R.L. 1980. *Ecology and Field Biology*. Tercera edición. Harper and Row Publishers. Nueva York. 835 pp.
- Sodre, E., P. W., Price and N.S. Cobb. 2000. Resource abundance and insects herbivore diversity on woody fabaceous desert plants. *Environmental Entomology* **29**:695-703

- Southwood, T.R.E., V.C. Moran and C.E.J. Kennedy. 1982. The richness, abundance and biomass of the arthropod communities on trees. *Journal of Animal Ecology* **51**: 635-649.
- SPSS. 1997. SigmaStat for Windows v. 2.03.0.
- SPSS. 1999. Sigma Scan Pro Image Analysis v. 5.0.0.
- Steffan-Dewenter, I. 2001. Importance of Habitat Area and Landscape richness of bees and wasps in fragmented orchard meadows. *Conservation Biology* **17**: 1036-1044.
- Strong, D.R. 1982. Critical thought on island biogeography. *Ecology* **63**: 590.
- Strong, D. R., J. H. Lawton and R. Southwood. 1984. *Insects on plants. Community patterns and mechanisms*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 331 pp.
- Ter Braak, C.J.F. 1986. Canonical correspondence analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* **67**: 1167-1179.
- Tovar, E. 1999. Estructura de las comunidades de artrópodos epífitos asociados a los encinos (*Quercus* spp.) del Valle de México. Tesis de Licenciatura. UNAM. México. 76pp.
- Turner, M., R.H. Gardner and R.V. O'Neill. 2001. *Landscape Ecology: in theory and practice*. Springer-Verlag. Nueva York 40 pp.
- UNEP (Programa de las Naciones Unidas para el Ambiente). 2004. *Convenio sobre Diversidad Biológica*. <http://www.unep.ch/biodiv.html>. Fecha de consulta: 1 de febrero 2004.
- Wallwork, J.A. 1970. *Ecology of soil animals*. McGraw-Hill, Londres. 157 pp.

- Wheater, C.P. and H. I. Read. 1996. *Animals under logs and stones*. Naturalists' Handbooks 22. The Richmond Publishing. Gran Bretaña. 90 pp.
- Wheeler, W.C., M. Whiting, Q.D. Wheeler and J. Carpenter. 2001. The phylogeny of the extant hexapod orders. *Cladistics* **17**: 113-169.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* **21**: 213-251.

APÉNDICE I

Relación de morfoespecies recolectadas en época de secas, época de lluvias y total de rocas en rocas y en lozas.

Orden	Familia	Morfoespecie	# CCA	Secas	Lluvias	Total	Lozas
Abundancia							
Isopoda	Armadillidae	Armadillidae sp 1	1	165	255	420	178
	Oniscidae	Oniscidae sp 1	2	0	7	7	47
Acari (suborden Oribatida)		Oribatida sp 1	3	1	0	1	0
		Oribatida sp. 2	4	5	0	5	0
		Oribatida sp. 3	5	0	6	6	0
Araneae		Araneae sp. 1	6	1	1	2	0
		Araneae sp. 3	7	0	0	0	1
		Araneae sp. 4	8	0	0	0	1
		Araneae sp. 5	9	0	0	0	1
	Araneidae	Araneidae sp.1	10	1	0	1	0
		Araneidae sp.2	11	1	0	1	0
	Clubionidae	Clubionidae sp 1	12	8	0	8	2
		Clubionidae sp. 2	13	0	0	0	6
		Clubionidae sp. 3	14	0	0	0	1
		Clubionidae sp. 4	15	0	1	1	2
	Dysderidae	Dysderidae Sp.1	16	0	1	1	0
	Filistatidae	Filistatidae sp. 1	17	0	3	3	1

Orden	Familia	Morfoespecie	# CCA	Secas	Lluvias	Total	Lozas rocas
	Gnaphosidae	Gnaphosidae sp. 1	18	0	0	0	1
	Linyphiidae	Linyphiidae sp. 1	19	0	2	2	4
		Mygalomorpha (suborden) sp. 1	20	0	1	1	0
	Nesticidae	Nesticidae sp. 1	21	4	0	4	0
	Pholcidae	Pholcidae sp 1	22	2	4	6	12
		Pholcidae sp 2	23	0	0	0	2
		Pholcidae sp 3	24	0	0	0	1
		Pholcidae sp 4	25	0	0	0	1
		Pholcidae sp 5	26	0	0	0	1
		Pholcidae sp 6	27	0	0	0	2
		Pholcidae sp 7	28	0	0	0	1
	Plectreuridae	Plectreuridae sp.1	29	1	0	1	0
	Salticidae	Salticidae sp. 1	30	4	2	6	0
	Sicariidae	Sicariidae sp. 1	31	0	6	6	17
	Theridiidae	Theridiidae sp. 1	32	1	6	7	0
	Thomisidae	Thomisidae sp. 1	33	0	1	1	0
Scorpionida	Vaejebidae	Vaejebidae sp. 1	34	3	1	4	0
	Diplocentridae	Diplocentridae sp. 1	35	0	0	0	1
Opiliones (suborden		Cyphophthalmi sp.1	36	1	0	1	0

Orden	Familia	Morfoespecie	# CCA	Secas	Lluvias	Total	Lozas rocas
Cyphophthalmi)							
Pseudoscorpionida		Pseudoscorpionida sp.1	37	2	2	4	2
Solifugae	Ammotrochidae	Ammotrochidae sp. 1	38	0	1	1	0
Chilopoda		Chilopoda sp. 1	39	1	0	1	0
		Chilopoda sp. 2	40	0	1	1	0
Diplopoda		Diplopoda sp. 1	41	0	0	0	1
		Diplopoda sp. 2	42	0	0	0	1
Lithobiomorpha	Lithobiidae	Lithobiidae sp. 1	43	0	1	1	0
Diplura	Campodeidae	Campodeidae sp. 1	44	25	3	28	2
	Japygidae	Japygidae sp. 1	45	0	1	1	0
Arqueognatha	Machilidae	Machilidae sp. 1	46	2	1	3	0
Zygentoma	Lepismatidae	Lepismatidae sp. 1	47	0	1	1	0
Blattaria	Blattidae	Blattidae sp. 1	48	1	0	1	0
Coleoptera	Carabidae	Carabidae sp. 1	49	7	13	20	14
	Tenebrionidae	Tenebrionidae sp.1	50	2	1	3	0
	Melolonthidae	Melolonthidae sp. 1	51	0	1	1	0
		Melolonthidae sp. 2	52	0	1	1	0
	Chrysomelidae	Chrysomelidae sp. 1	53	0	1	1	0
	Scarabaeidae	Scarabaeidae sp. 1	54	0	1	1	0
	Scydmaenidae	Scydmaenidae sp. 1	55	0	0	0	4
	Staphylinidae	Staphylinidae	56	0	0	0	1

Orden	Familia	Morfoespecie	# CCA	Secas	Lluvias	Total	Lozas rocas
	Colydiidae	Colydiidae sp. 1	57	0	1	1	0
	Larva 1	Larva 1	58	0	3	3	0
Dermaptera	Forficulidae	Forficulidae sp. 1	60	0	15	15	0
Diptera		Diptera sp. 1	61	2	0	2	0
		Diptera sp. 2	62	1	0	1	0
		Diptera sp. 4	63	0	3	3	0
		Diptera sp. 5	64	0	1	1	0
	Lauxaniidae	Lauxaniidae sp. 1	65	0	2	2	0
Hemiptera		Hemiptera sp. 1	66	1	0	1	0
	Antocaridae	Antocaridae sp. 1	67	0	0	0	1
	Lygaeidae	Lygaeidae sp. 1	68	15	3	18	4
		Lygaeidae sp. 2	69	0	0	0	1
	Piesmatidae	Piesmatidae sp. 1	70	0	1	1	0
	Pentatomidae	Pentatomidae sp. 1	71	0	1	1	1
	Reduviidae	Reduviidae sp. 1	72	1	0	1	0
	Rhopalidae	Rhopalidae sp.1	73	1	0	1	0
		Hemiptera sp 2	59	1	1	2	0
Homoptera		Homoptera sp. 1	74	0	1	1	1
Hymenoptera	Formicidae	Formicidae sp. 1	75	233	818	1051	145
		Formicidae sp.2	76	42	0	42	6
		Formicidae sp. 3	77	48	0	48	0

Orden	Familia	Morfoespecie	# CCA	Secas	Lluvias	Total	Lozas rocas
Lepidoptera	Geometridae	Geometridae sp. 1	78	0	12	12	0
	Saturniidae	Saturniidae sp. 1	79	3	0	3	0
		Lepidoptera sp. 1	80	0	1	1	0
Desconocido	Pupa	Pupa sp.1	81	1	0	1	0
Desconocido	Pupa	Pupa sp.2	82	0	1	1	0
Desconocido	Pupa	Pupa sp.3	83	0	1	1	0
Desconocido	Pupa	Pupa sp.4	84	0	1	1	0
Orthoptera	Gryllidae	Gryllidae sp. 1	85	1	1	2	0
		Gryllidae sp. 2	86	1	0	1	7
		Gryllidae sp. 3	87	0	1	1	0
	Acrididae	Acrididae sp.1	88	0	1	1	0
Thysanoptera		Thysanoptera sp. 1	89	0	1	1	0

Apéndice II

Valores promedio de las variables microambientales medidas y entre paréntesis su desviación estándar. Para las variables Arbusto y Porosidad los valores sólo fueron presencia o ausencia. En las lozas el área y volumen fueron categóricos.

Variables	Rocas			Lozas
	<i>Secas</i>	<i>Lluvias</i>	<i>Total</i>	
ambientales				
Temperatura	17.65 (4.22)	20.24 (1.12)	18.94 (3.34)	21.18 (1.73)
PH	7.30 (0.94)	6.94 (0.91)	7.11 (0.94)	7.41 (0.73)
Humedad	10.99 (7.96)	14.22 (5.00)	12.61 (6.82)	17.1 (9.72)
Área	374.13 (210.18)	514.29 (292.03)	444.22 (265.29)	-
Volumen	2184.42 (1972.40)	36.72.46 (33.16.52)	2928.44 (2819.37)	-