



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE
MORELOS**

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN BIODIVERSIDAD Y
CONSERVACIÓN**

**Comportamiento espacial y temporal de la
rareza de Buprestidae en cuatro localidades de
la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla**

T E S I S P R O F E S I O N A L

PARA OBTENER EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS NATURALES

P R E S E N T A:

M. en BIβC ROBERTO REYES GONZÁLEZ

**DIRECTORA DE TESIS: DRA. ANGÉLICA MARÍA
CORONA LÓPEZ**

CUERNAVACA, MORELOS.

Septiembre, 2021



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

DES de Ciencias Naturales
Doctorado en Ciencias Naturales



Cuernavaca, Morelos a 30 de junio de 2021

COMITÉ DE REVISIÓN DE TESIS

Dra. Angélica María Corona López (directora de tesis CIβγC-UAEM)

Dr. Víctor Hugo Toledo Hernández (CIβγC-UAEM)

Dr. Alejandro Flores Palacios (CIβγC-UAEM)

Dr. Julián Bueno Villegas (CIB-UAEH)

Dr. Matthias Rös (CIIDIR-IPN)

Dr. J. Rolando Ramírez Rodríguez (CIβγC-UAEM)

Dr. Miguel Vásquez Bolaños (CUCBA-UDG)

Tesis: Comportamiento espacial y temporal de la rareza de Buprestidae en cuatro localidades de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla.

Alumno que lo presenta a revisión: ROBERTO REYES GONZÁLEZ

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es

APROBADO

ATENTAMENTE

DRA. ANGÉLICA MARÍA CORONA LÓPEZ



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

ANGELICA MARIA CORONA LOPEZ | Fecha:2021-08-16 12:11:42 | Firmante

LzRPr0DMJTuzZPr2t5B+Ok4/IYSgal/T84+mgqsoagH+KT0Us1/SwJFL8Rs0TG/WpnHyvmJfG7C8LV16DoS4zS83tE4Q+xpFxmG0gwC4a8xl6ZTZ4SIGw70K1uyshddJmjAkpL9M35sOBi8EkapzhwaylcEalqLm8dNQ6iCsJZQ5U1w9VpktZpcgyfhBhBwQ1knKNLokrWsvWZ1pB5OB/kbsht09PgPALK50lzdArp3X/1KAa9zh3ldUXV3ZfkZLU2CcoaHUwsTlc5o3oq7zmL/AqfKbL3eF+zQ4Ma/tHjEsZ2MNfgrsfzejHeoL2Hlsz5ckwYc/KBxQ0v2Wb0KZw==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



HyW3F2

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/P2VdWSmfdNx94p0ofLU2KsxzsmVfhAbu>





UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

DES de Ciencias Naturales
Doctorado en Ciencias Naturales



Cuernavaca, Morelos a 30 de junio de 2021

COMITÉ DE REVISIÓN DE TESIS

Dra. Angélica María Corona López (directora de tesis CIβγC-UAEM)

Dr. Víctor Hugo Toledo Hernández (CIβγC-UAEM)

Dr. Alejandro Flores Palacios (CIβγC-UAEM)

Dr. Julián Bueno Villegas (CIB-UAEH)

Dr. Matthias Rös (CIIDIR-IPN)

Dr. J. Rolando Ramírez Rodríguez (CIβγC-UAEM)

Dr. Miguel Vásquez Bolaños (CUCBA-UDG)

Tesis: Comportamiento espacial y temporal de la rareza de Buprestidae en cuatro localidades de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla.

Alumno que lo presenta a revisión: ROBERTO REYES GONZÁLEZ

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es

APROBADO

ATENTAMENTE

DR. VÍCTOR HUGO TOLEDO HERNÁNDEZ



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

VICTOR HUGO TOLEDO HERNANDEZ | Fecha:2021-08-02 11:38:00 | Firmante

LJn6xbWrNEz2cW/iHERE9Ob4/TwSv7WUdQQ1ZuuORUtzLSrvFHilH/I4T2wkRlc8reZJ4LSWEeCEp79Ji39Usr0MVQW1+7YeFxRMMIEieNM0A3yvR0nq/mjzyUSStigHu2wvIPbETSDCisOIZjvw4LBQwrcoPD/CMkjbPRLH2PRL6x2UMTnxFI/FXjfiNHW6E+JPvMLBizi/RJrGJBk063632hsHSvHEZDTj/ouReLFm6NmGRP46vitUA8/94voCUI6pOVG8MPYULSm5f6K84QE42H+56UUebexMkRPe//URcxIFND3H6dtM8FOZkKFFcEYMr65HpgUpVt24Hd6+tQ==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



[8Lkw5q](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/B8fX2HeeZjNs05tWhUvu62jxCYw6tsGN>





UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

DES de Ciencias Naturales
Doctorado en Ciencias Naturales



Cuernavaca, Morelos a 30 de junio de 2021

COMITÉ DE REVISIÓN DE TESIS

Dra. Angélica María Corona López (directora de tesis CIβγC-UAEM)

Dr. Víctor Hugo Toledo Hernández (CIβγC-UAEM)

Dr. Alejandro Flores Palacios (CIβγC-UAEM)

Dr. Julián Bueno Villegas (CIB-UAEH)

Dr. Matthias Rös (CIIDIR-IPN)

Dr. J. Rolando Ramírez Rodríguez (CIβγC-UAEM)

Dr. Miguel Vásquez Bolaños (CUCBA-UDG)

Tesis: Comportamiento espacial y temporal de la rareza de Buprestidae en cuatro localidades de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla.

Alumno que lo presenta a revisión: ROBERTO REYES GONZÁLEZ

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es

APROBADO

ATENTAMENTE

DR. ALEJANDRO FLORES PALACIOS



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

ALEJANDRO FLORES PALACIOS | Fecha:2021-08-23 20:19:54 | Firmante

RBo1Jiqob8g3+JUUVovmrpMOGiYTxlfKPIq5Mmd2DX/wURVQTSCqPCh6qJbaiuFLgZ33WVxH2OSkF705Ytvd2USvDUEX3UzvbfftOINUB+MnHGAlrN6jp/twhPhd//4L7AR1eBL8Cj+CINJbQhZ4ldKpQ1lRaEuazd7LR0UJEyLL7sw2RQlf71XWxQeLHQYG+pVv8Bn3VH+TmvoW21ZksBMTTMkMgJlyfkRwW65RDcTRqE38HkAYWd1xJth7q7FYY5Gi50IW/C/PwfPXF8jhfT9FHCrHlfm6jqLrgPsiSSUdhIQP+API+PMcHEYT/wD3j+1kmpEN9Q/lspA0rsoaMQ==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



[2r1OUt](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/oszLaLiPuFJCashFXIaO5o9CgnLFwKk1>





UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

DES de Ciencias Naturales
Doctorado en Ciencias Naturales



Cuernavaca, Morelos a 30 de junio de 2021

COMITÉ DE REVISIÓN DE TESIS

Dra. Angélica María Corona López (directora de tesis CIβγC-UAEM)

Dr. Víctor Hugo Toledo Hernández (CIβγC-UAEM)

Dr. Alejandro Flores Palacios (CIβγC-UAEM)

Dr. Julián Bueno Villegas (CIB-UAEH)

Dr. Matthias Rös (CIIDIR-IPN)

Dr. J. Rolando Ramírez Rodríguez (CIβγC-UAEM)

Dr. Miguel Vásquez Bolaños (CUCBA-UDG)

Tesis: Comportamiento espacial y temporal de la rareza de Buprestidae en cuatro localidades de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla.

Alumno que lo presenta a revisión: ROBERTO REYES GONZÁLEZ

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es

APROBADO

ATENTAMENTE

DR. JULIÁN BUENO VILLEGAS



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

JULIÁN BUENO VILLEGAS | Fecha:2021-08-17 20:01:22 | Firmante

Zps0Lm3PZYALdb02ONvKcyVSHXDjUscs25k2nzlezZyxgGuNQKbCixFatZ98soDp/TI9Um8Yx5+pe2pIHL8VR+4CkTji2mtfV/gKi3ch8bSUIxzKo7jvyK1wXpiV5eFISHvUs6AnAhrLc
gWqG9YfvBCnQ0m9wBGilr7Wg9yyw/q7dj70KtE4qxhM9WLKk3KCu5DImZy1LeqE+Xq77MyIkgHo+JTEPrM4Bhbdk/u+Nu7Khv1+wt61OJrRZpO9eGyrPrctKsb828F7w3lSeAGfo
2GuRQl1jXmrZmn2qj5jsqSSHdRzvgnwPQQEuvkNbTWunZh55Ca5yRQCAbdQIO5WBw==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o
escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



50mq3T

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/5fc0GyGPSc3dLma50sFzY5dNFLC8sgpD>





UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

DES de Ciencias Naturales
Doctorado en Ciencias Naturales



Cuernavaca, Morelos a 30 de junio de 2021

COMITÉ DE REVISIÓN DE TESIS

Dra. Angélica María Corona López (directora de tesis CIβγC-UAEM)

Dr. Víctor Hugo Toledo Hernández (CIβγC-UAEM)

Dr. Alejandro Flores Palacios (CIβγC-UAEM)

Dr. Julián Bueno Villegas (CIB-UAEH)

Dr. Matthias Rös (CIIDIR-IPN)

Dr. J. Rolando Ramírez Rodríguez (CIβγC-UAEM)

Dr. Miguel Vásquez Bolaños (CUCBA-UDG)

Tesis: Comportamiento espacial y temporal de la rareza de Buprestidae en cuatro localidades de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla.

Alumno que lo presenta a revisión: ROBERTO REYES GONZÁLEZ

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es

APROBADO

ATENTAMENTE

DR. MATTHIAS RÖS



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

MATTHIAS ROS | Fecha:2021-08-19 12:41:20 | Firmante

ddfSjdHU6Q1YIvnbRiUF++jmjiieB7GAq1dQHEJkFqK/68r0fA3l7kyejyRcGLomFoAmh1J+kQ83owi2k4JyhkPjdayuN9Nj/V2mWJyQHgLh/5NOcXXp3ieT+F+sLH+75ezUmrTBSq2jgCH0xvk9mJO01N8b3XfeLhjfs9PKKLktSS+mXsyW+Qd7v3X27YcKAmhASSzmn2Mu1f5km4MaV86v7O7ZuQtJoe5JLMKcVl4zuHoZklldUz19rLmb001aki6sFGngWauaQcAyK8FUJySGdjylx6LAKstm7MFTZWT8zz4fkl/OM4MhzQqYECW3Y/E03yRPXpyTtxHfoyQ==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



HB6Gfg

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/TxpyU8rYumRAXyCBUlp5U84YkQbhOLL>





UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

DES de Ciencias Naturales
Doctorado en Ciencias Naturales



Cuernavaca, Morelos a 30 de junio de 2021

COMITÉ DE REVISIÓN DE TESIS

Dra. Angélica María Corona López (directora de tesis CIβγC-UAEM)

Dr. Víctor Hugo Toledo Hernández (CIβγC-UAEM)

Dr. Alejandro Flores Palacios (CIβγC-UAEM)

Dr. Julián Bueno Villegas (CIB-UAEH)

Dr. Matthias Rös (CIIDIR-IPN)

Dr. J. Rolando Ramírez Rodríguez (CIβγC -UAEM)

Dr. Miguel Vásquez Bolaños (CUCBA-UDG)

Tesis: Comportamiento espacial y temporal de la rareza de Buprestidae en cuatro localidades de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla.

Alumno que lo presenta a revisión: ROBERTO REYES GONZÁLEZ

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es

APROBADO

ATENTAMENTE

DR. J. ROLANDO RAMÍREZ RODRÍGUEZ



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

J ROLANDO RAMIREZ RODRIGUEZ | Fecha:2021-08-30 17:31:06 | Firmante

YVloFi+Dud6w54XxVxx9fGFTwmcQawMQXDDLGOcRvWRE6/k2BogbP/nKnhI+OLBz26CG29Y1C74mJlMmdjcQOLlogPba5JcN7YWik1elikgtH/zdiqw/7Xp0mntsW0X4wTWKtuSFRwALiV+dDyMBnSBaejkTtk4uqarPThoa0xDjKI8MaWKPJ1CptFPuNmYSWjXyYh0vRun7FIfhaiR/6VnlFmaNzIPat0arrNvGvQifyuUrpWpQeImIBRL16Q/o6CNXNEAMiisXEz7Ou0j5f2ke5tuimeKJl55BzddBsg78RdrRILA4yBvSthT6klk4GILSviweHlbWopjWqp9wdA==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



B6A5T2

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/C53WVLvfdCaiCWLZE65lbXA1rCbtPrDJ>





UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

DES de Ciencias Naturales
Doctorado en Ciencias Naturales



Cuernavaca, Morelos a 30 de junio de 2021

COMITÉ DE REVISIÓN DE TESIS

Dra. Angélica María Corona López (directora de tesis CIβγC-UAEM)

Dr. Víctor Hugo Toledo Hernández (CIβγC-UAEM)

Dr. Alejandro Flores Palacios (CIβγC-UAEM)

Dr. Julián Bueno Villegas (CIB-UAEH)

Dr. Matthias Rös (CIIDIR-IPN)

Dr. J. Rolando Ramírez Rodríguez (CIβγC-UAEM)

Dr. Miguel Vásquez Bolaños (CUCBA-UDG)

Tesis: Comportamiento espacial y temporal de la rareza de Buprestidae en cuatro localidades de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla.

Alumno que lo presenta a revisión: ROBERTO REYES GONZÁLEZ

Programa: DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES

VOTO

El documento ha sido revisado y reúne los requisitos para editarse como TESIS por lo que es

APROBADO

ATENTAMENTE

DR. MIGUEL VÁSQUEZ BOLAÑOS



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

MIGUEL VÁSQUEZ BOLAÑOS | Fecha:2021-08-26 13:41:34 | Firmante

XI8jEJWzvK6fYjyhteU51MDn8WT3b1/K+2BngHXLyBa3W2vBafk2CVcd/u8BonVJhgGKmqKlhiH65GvxNSQWt5rA01GnTz5omLUTKMrAH1mULAiwlh4LXKVguOIJ3Vf0mAAHNPWeKYb70mOoeTJN3sstk7IYXxoL5ggI6H+f2QFHE4YXppqICXtpBIWPyosJnWMezpiLanA+BgB1BWy27MWWWeQ5sS/EAx/fSKKeZxmLJu9wwS2PhoP8aCe3BQNiZuWTQbhmaYAkMCTp2PPI0CBmTvHOqsJCsT1Hom0OqjalFMFJg9o99vHnSSQb87dElfcp+JHqsT83OnXtlOcRHT0w==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



Q6bvdP

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/MHkcoPSeIn4GHt5w8aP1AcnvLSK8dsVs>



AGRADECIMIENTOS

Al CONACYT por la beca de manutención otorgada (número 573702) para el desarrollo de este proyecto.

Un agradecimiento muy especial a mi comité tutorial por su apoyo académico, económico, personal y por las buenas sugerencias que ayudaron a mejorar la tesis.

Dra. Angélica María Corona López

Dr. Víctor Hugo Toledo Hernández

Dr. Alejandro Flores Palacios

Dr. Matthias Rös

Dr. Julián Bueno Villegas

Agradezco sinceramente al Dr. J. Rolando Ramírez Rodríguez y al Dr. Miguel Vásquez Bolaños por formar parte de mi comité revisor de tesis y enriquecer el trabajo con sus comentarios.

Agradezco al M. en C. Gabriel Flores Franco por su disposición y ayuda en la identificación de ejemplares vegetales.

Al equipo de trabajo de la Colección de Insectos de la Universidad de Morelos (CIUM) por su apoyo en el trabajo de campo.

A las autoridades y pobladores de Huautla, por las facilidades otorgadas durante el trabajo de campo.

Al CIβγC-UAEM por las facilidades otorgadas para realizar este proyecto.

A la Colección de Insectos de la UAEM (CIUM) por la curación, determinación y resguardo del material colectado.

A la fundación IDEA WILD por el material donado para el trabajo de campo.

ÍNDICE

Resumen general	i
Capítulo 1	
Introducción general	1
Hipótesis	8
Objetivos	9
Área de estudio	10
Referencias	12
Capítulo 2	
New host and distribution records for Buprestidae (Coleoptera) from the state of Morelos, Mexico	
Abstract	19
Introduction	18
Materials and methods	18
Results	20
References	29
Capítulo 3	
Rareza de especies de insectos en bosques tropicales: una revisión	
Resumen	31
Introducción	32
Materiales y métodos	34
Resultados	36
Discusión	38
Conclusión	41
Referencias	42
Material suplementario	70
Capítulo 4	
Testing three hypotheses of rarity among the Buprestidae species of a tropical dry forest	
Abstract	95
Introduction	96
Materials and methods	98
Results	101
Discussion	103
Conclusions	106
References	107
Supplementary material	127
Capítulo 5	
¿Es la disponibilidad de hospederos un factor que determina la rareza local de Buprestidae?	
Resumen	138
Introducción	139
Materiales y métodos	141
Resultados	143
Discusión	144
Referencias	147
Material suplementario	156

Capítulo 6

Discusión general	157
Conclusión general	160
Referencias	161

ÍNDICE DE TABLAS

Capítulo 1	
Tabla 1. Tipología de especies raras basada en tres características; rango geográfico, especificidad del hábitat y tamaño de la población local. Tomado de Rabinowitz, 1981.	1
Capítulo 3	
Tabla 1. Proporción de especies raras en cada conjunto de datos, por cada orden y nivel taxonómico inferior.	62
Tabla 2. Resultados de los modelos lineales generalizados binomiales para probar el efecto de diferentes variables en la proporción de especies de raras en comunidades de insectos en general, coleópteros e himenópteros. np = no probado.	64
Tabla 3. Coeficientes de los modelos lineales generalizados binomiales para probar el efecto de diferentes variables en la proporción de especies de raras en comunidades de insectos en general, coleópteros e himenópteros. Sólo se muestran los coeficientes de los términos que ingresaron en cada modelo por ser significativos ($P < 0.05$).	65
Tabla 4. Hipótesis asociadas a la rareza y número estudios que las refieren.	66
Tabla S1. Atributos registrados de cada uno de los artículos. Número de especies registradas (S); Proporción de rareza; Criterio designado por el autor para definir a una especie rara (CR); Precipitación (mm) promedio durante el muestreo (pp); Temperatura (°C) promedio durante el muestreo (Temp); Altitud, elevación de la zona de estudio (Alt); Latitud (Lat); Método de recolecta utilizado y Causa de rareza.	69
Tabla S2. Correlaciones entre las variables de posición (altitud, latitud), ambientales (precipitación, temperatura) e intrínsecas a las comunidades (abundancia, riqueza, proporción de especies raras) de 148 comunidades de insectos o sólo de las comunidades de coleópteros (97 comunidades) e himenópteros (28 comunidades).	91
Capítulo 4	
Table 1. Localities studied in REBIOSH, with average annual temperature and precipitation values corresponding to each sampling period (INEGI 2004, 2009).	117
Table 2. Confusion matrices to measure the apparent error rate (APER) between Buprestidae collection methods (active and passive) to detect the rarity of species in each locality of REBIOSH. The cells of each matrix show the frequency of species in each locality and the combined data of all localities (region).	118
Table 3. Number of Buprestidae species, common, rare, or that changed their status between rare/common and their rank of occurrence from one to four localities of the tropical dry forest of REBIOSH, center of Mexico.	119
Table 4. Number of Buprestidae species in which each of three hypotheses was tested to explain the rarity of Buprestidae. For each hypothesis, the proportion of species that fits the same and the limits of the binomial confidence intervals at 95%	120

are shown. Different letters indicate significant differences between proportions according to the confidence intervals ($P < 0.05$).	
Table S1. Linear distance in kilometers between study localities. Taken from Martínez-Hernández (2013).	126
Table S2. Species and individuals of Buprestidae captured by active and passive sampling in four localities of the TDF of REBIOSH, center of Mexico.	127
Table S3. Nested ANOVA of body size between genus and abundance category of Buprestidae.	136

Capítulo 5

Tabla 1. Familias, especies y número de individuos de plantas leñosas en las localidades de Coaxitlán y Huaxtla. Datos proporcionados por Martínez-Hernández (2013).	151
Tabla 2. Especies e individuos de buprestidos que emergieron mediante el intercambio (si/no) de hospederos. (*) especies de Buprestidae registradas durante muestreos sistemáticos en Coaxitlán y Huaxtla.	152
Tabla 3. Modelo lineal generalizado (GLM) con distribución Poisson y binomial en el efecto de la planta hospedera y el intercambio entre localidades sobre la abundancia y presencia de Buprestidae.	153
Tabla S1. Riqueza de especies de Buprestidae y número de <i>singletons</i> y <i>doubletons</i> en dos zonas con BTC de Morelos. Datos proporcionados por Hernández-Villalba (2013) y Reyes-González (2014).	155

ÍNDICE DE FIGURAS

Capítulo 1	
Figura 1. Localidades de estudio (Coaxitlán, Huautla, Huaxtla y El Limón de Cuauchichinola) dentro de la REBIOSH. Figura proporcionada por Angélica Ma. Corona López.	11
Capítulo 2	
Figures 1–8. Dorsal habitus of: 1) <i>Acmaeodera aquila</i> Nelson 1994. 2) <i>A. marginarcuata</i> Westcott 1998. 3) <i>Tetragonoschema humerale</i> Waterhouse 1882. 4) <i>Agrilus albovariegatus</i> Hesperheide 1990. 5) <i>Ag. angustus</i> Chevrolat 1835. 6) <i>Ag. griseoniger</i> Hesperheide 1990. 7) <i>Ag. ruginosus</i> Waterhouse 1890. 8) <i>Ag. tejupilcoensis</i> Fisher 1933. Scale bars = 2 mm.	23
Figures 9–15. Dorsal habitus of: 9) <i>Agrilus verityi</i> Hesperheide 1990. 10) <i>Brachys intervallorum</i> Hesperheide 1990. 11) <i>Leiopleura balloui</i> Fisher 1938. 12) <i>Lius cuneiformis</i> Fisher 1922. 13) <i>L. hintoni</i> Fisher 1933. 14) <i>L. mexicanus</i> Fisher 1922. 15) <i>Pachyschelus pubicollis</i> Waterhouse 1889. Scale bars = 2 mm.	25
Capítulo 3	
Figura 1. Georreferenciación de los estudios (puntos rojos) dentro de la regionalización de biomas establecida por Olson <i>et al.</i> (2001), a) acercamiento continente americano, b) continente africano, c) continentes de Asia y Oceanía.	68
Figura 2. Proporción de especies raras para todas las especies, Coleoptera e Hymenoptera.	69
Capítulo 4	
Fig. 1 Species accumulation curves (a) and sample coverage (b) for the Buprestidae community sampled at REBIOSH. The species accumulation curve shows that with increasing sampling, doubletons decrease, but singletons increase; consequently, the Chao 2 estimator keeps incrementing. Contrary, sample coverage indicates that the probability that a newly sampled individual belongs to a new species is around 1.1% and that the sampling was efficient	123
Fig. 2 Rank/abundance curves for each sampling locality of REBIOSH, a) El Limón de Cuauchichinola (23 singletons, 8 doubletons), b) Huaxtla (36 singletons, 24 doubletons), c) Coaxitlán (47 singletons, 13 doubletons), and d) Huautla (51 singletons, 12 doubletons)	124
Fig. 3 Average accumulation curves of singletons, doubletons, duplicates and uniques when there was one (the average of four localities, green curves), two (the average of six pairs of localities, purple curves), three (the average of four triplets of localities, blue curves), and four localities (red curves)	125
Fig. 4 Curves fitted by the Clench model (Michaelis-Menten), with the expected number of singletons, doubletons, duplicates and uniques expected at each sampling intensity from one to four localities (12, 24, 36 and 48 months)	126
Capítulo 5	
Figura 1. Recursos hospederos ofertados para la oviposición de Buprestidae.	155

RESUMEN GENERAL

En este estudio en la comunidad de Buprestidae dentro del bosque tropical caducifolio (BTC) de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla (REBIOSH), se probaron cuatro hipótesis de rareza planteadas en varios estudios con diferentes grupos de insectos fitófagos, 1) submuestreo: especies cuya abundancia no es muestreada adecuadamente debido a la baja intensidad de muestreo o por los métodos utilizados; 2) rareza difusiva: especie que es rara en ciertas partes de su área de distribución, pero común en otras partes; 3) tamaño corporal: especies raras porque el tamaño pequeño limita la capacidad de capturarlas o su capacidad de dispersión; 4) disponibilidad de hospedero: especies son raras en un lugar debido a la falta de plantas hospederas. Se consideró como especie rara como aquella que presentó uno o dos individuos (*singletons* y *doubletons*).

Como primer paso, se realizó una revisión bibliográfica con el fin de conocer y resumir las hipótesis que se han discutido para explicar la presencia de especies raras en las comunidades de insectos, e identificar si existía un patrón de rareza con relación a variables de posición, ambientales e intrínsecas de la comunidad. En esta revisión se encontró que entre el 11-20% del total de las especies se consideran raras. La variable con mayor efecto en la rareza en todos los grupos de especies fue la abundancia, mientras que para coleópteros fue la riqueza y para los himenópteros fue la precipitación. De los artículos revisados, el 70% no especifica ninguna hipótesis, mientras que el resto se limitan a discutir la rareza como efecto de un posible submuestreo o especies capturada fuera de su rango de distribución o de su hábitat específico.

Para probar experimentalmente las hipótesis: de submuestreo, rareza difusiva y tamaño corporal, se analizaron los datos de un ciclo anual de la comunidad de Buprestidae muestreada en cuatro localidades de la REBIOSH con métodos activos y pasivos. Para probar la cuarta hipótesis (disponibilidad de hospedero), en dos localidades se seleccionaron 16 especies de plantas leñosas (ocho de cada localidad) con bajas abundancias y que fueran exclusivas de cada

localidad. A cada especie de planta seleccionada se le realizaron ocho cortes de los cuales una mitad fueron intercambiados entre ambas localidades para homogeneizar la oferta de recursos y la otra mitad se dejaron en donde fueron cortadas; todos los cortes se dejaron expuestos en campo durante dos meses para atraer a los escarabajos y permitir la oviposición.

Del muestreo sistemático anual se registraron 222 especies. Las tres hipótesis de rareza tuvieron un efecto simultáneo en la comunidad en Buprestidae, pero su importancia fue diferente. La hipótesis con mayor soporte que explica la rareza fue la de submuestreo, con el 41% (n = 41 especies). Posteriormente la rareza difusiva fue la segunda con mayor soporte, el 38% (n = 97 especies) de las especies cambió su estatus de abundancia (de rara a común) entre localidades. Por último, el tamaño corporal solamente tuvo soporte en 7.8% de especies (n = 179 especies) al interior del género *Chrysobothris*.

Del experimento de homogeneización de recursos hospederos emergieron 25 individuos y ocho especies. Estadísticamente el experimento de intercambio de recursos, al igual que el tipo de hospedero no tuvo un efecto significativo sobre la abundancia y presencia de Buprestidae. El intercambio de hospederos registró principalmente la emergencia de especies comunes y generalistas capaces usar distintos recursos para la oviposición.

Al examinar detalladamente la información sobre distribución (sitio de recolecta) y plantas hospederas en la base de datos de Buprestidae, se obtuvieron nuevos registros estatales y de plantas hospederas para 28 especies de buprestidos recolectadas en el estado Morelos.

Los resultados de esta investigación muestran que para representar de la mejor forma la abundancia de Buprestidae en el BTC y reducir sus elevados valores de rareza es necesario utilizar más de un tipo de muestreo y abarcar varias localidades. El tamaño corporal tuvo muy poco efecto en la abundancia. Por otra parte, las especies raras de Buprestidae presentan un alto grado de especialización en la selección de hospederos.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

En ningún ecosistema ya sea tropical o templado, terrestre o acuático, las especies tienen la misma abundancia (Magurran, 2004). Un patrón común que se ha observado en la naturaleza es que generalmente las comunidades biológicas están estructuradas por pocas especies con una elevada abundancia o dominantes, un número relativamente mayor de especies cuya abundancia es intermedia y una mayoría de especies con abundancias muy bajas o raras (Preston 1948; Colwell 2009).

La mayor parte del conocimiento generado sobre la naturaleza suele provenir del estudio sobre las especies comunes, sin embargo, las comunidades están estructuradas por una mayoría de especies raras (Kunin y Gaston 1993). Existen diferentes formas para clasificar a las especies como raras, el documento de Rabinowitz (1981) brindó la base para definir la rareza con base en tres factores cruzados: rango geográfico, especificidad del hábitat y abundancia (Tabla 1).

Tabla 1. Tipología de especies raras basada en tres características; rango geográfico, especificidad del hábitat y tamaño de la población local. Tomado de Rabinowitz (1981).

Rango geográfico	Grande		Pequeño	
Especificidad de hábitat	Amplio	Estrecho	Amplio	Estrecho
Tamaño local de población: grande, dominante	Abundante, en un amplio rango, en varios hábitats (común)	Abundante en un amplio rango en un hábitat específico	Abundante en varios hábitats, pero restringido geográficamente	Abundante en un hábitat específico, pero restringido geográficamente
Pequeño, no dominante	Constantemente escaso en un amplio rango y en varios hábitats	Constantemente escaso en un hábitat específico, pero en un amplio rango	Constantemente escaso y geográficamente restringido en varios hábitats	Constantemente escaso y geográficamente restringido en un hábitat específico

Se ha establecido que las especies comunes realizan funciones primordiales para mantener el funcionamiento de los ecosistemas (Smith y Knapp 2003), no obstante, las especies

raras también tienen el potencial de desempeñar un papel importante en dicho funcionamiento, ya sea ofreciendo aportaciones novedosas a la diversidad funcional o contribuyendo a la resiliencia de la comunidad mediante funciones redundantes (Lyons *et al.* 2005; Violle *et al.* 2017). Lyons y Schwartz (2001), en un estudio realizado en 54 parcelas de Sierra Nevada California, demostraron que las especies raras de plantas influyen significativamente en los eventos de invasión ya que lograron disminuir el porcentaje de establecimiento de especies exóticas como *Lolium temulentum* L. (Poaceae).

La rareza definida en términos de abundancia o por rango de distribución, generalmente es asociada con un riesgo de extinción (Pimm *et al.* 1988). De acuerdo con Wiens y Slaton (2012), para que una determinada especie presente un riesgo de extinguirse es que esta se vuelva rara. Es necesario considerar factores adicionales como, por ejemplo, atributos de la especie (tamaño corporal, especificidad de dieta, longevidad, capacidad de dispersión y nivel trófico) y atributos ambientales, ya que estos pueden contribuir a su extinción (Duncan y Young 2000).

Para lograr una mejor comprensión sobre la dinámica de la rareza, se requiere investigar a cerca de qué hace que las especies sean raras (Magurran 2007). Las causas de la rareza se pueden abordar de varias maneras, una de ellas es analizar la biología de las especies individualmente y los factores que restringen sus abundancias y rangos de distribución (Lesica 1992; Ulrich 2001).

No obstante, se debe tener en cuenta que los estudios realizados con una sola especie no muestran cómo los factores que afectan tanto la abundancia como el rango de distribución de las especies raras afectan a las especies comunes, ante esto, son recomendables las comparaciones entre ambas categorías de abundancia (Gaston 1994).

La abundancia, especialización de hábitat y rango de distribución han sido los factores más discutidos para entender la rareza de una comunidad biológica, sin embargo, sigue

existiendo una gran variedad de factores con un efecto en la rareza y que continúan en discusión (Kunin y Gaston 1993).

Principales hipótesis asociadas a la rareza

Submuestreo

En un inventario biológico, la baja abundancia de especies podría estar sesgada por planteamientos metodológicos, por ejemplo, tipo de muestreo empleado (extensivo, activo o pasivo) número de repeticiones o tipo de trampas, en donde, si el muestreo no es eficiente, probablemente muchas de las especies serán registradas durante el muestreo o presentarían bajas abundancias resultando en inventarios con grandes porcentajes de rareza (Sørensen *et al.* 2002; Scharff *et al.* 2003).

Dado el bajo número de individuos que caracteriza a las especies raras, es necesario un gran esfuerzo de muestreo para obtener valores de abundancias considerablemente grandes (Gaston 1994). Sin embargo, durante el muestreo difícilmente se alcanzan a obtener muestras representativas, por lo que dichas abundancias se deben estimar estadísticamente (Mao y Colwell 2005).

Ahora bien, entre mayores sean los sesgos de muestreo, la certeza de categorizar a las especies como raras o comunes se reduce considerablemente, además de que aumenta la probabilidad de que un gran número de especies no sean registradas durante dicho muestreo (Gaston 1994). Poder diferenciar las ausencias que son producto de la metodología, de las ausencias reales presenta un problema, en diversos temas biológicos además de la rareza (McArdle y Gaston 1993). A partir de esta problemática se han incrementado los estudios sobre la relación de la eficiencia de la metodología y las estimaciones de abundancia en una comunidad (Bibby *et al.* 1992).

El efecto de borde espacial es otro factor con efecto en la rareza, generalmente debido a características de microhábitat (especies especialistas), sin embargo, grandes valores de rareza

pueden ser consecuencia de especies capturadas ya sea fuera o en el límite de un cuadrante durante el muestreo (Coddington *et al.* 2009). Se debe tener en cuenta que los factores metodológicos y biológicos no son mutuamente excluyentes, por ejemplo, adultos atípicos registrados fuera de su temporada reproductiva también pueden ser raros (Longino *et al.* 2002; Basset *et al.* 2004).

Rareza ecológica: disponibilidad de recursos

La rareza ecológica puede aludir a varios conceptos, por ejemplo, especialización de hábitat o amplitud de nicho; hace referencia a la variedad de recursos o condiciones que una especie puede utilizar y tolerar, a medida que incrementa esta capacidad de tolerancia, existe una menor posibilidad de que dicha especie sea rara (Fattorini *et al.* 2013).

Se han registrado varios estudios los cuales registran correlaciones entre la abundancia de especies y el área de distribución, así como la abundancia de sus recursos (Hanski *et al.* 1993; Greenwood *et al.* 1996; Gaston y Curnutt 1998; Gaston *et al.* 1997; Gaston *et al.* 2000). Teóricamente las especies que utilizan recursos de amplia distribución serán especies con mayor distribución y abundancia, y viceversa, indistintamente de la gama de recursos que la especie pueda utilizar (Gaston y Blackburn 2000). Para los herbívoros, sus hospederos representan un factor clave ya que son la base de recursos alimenticios y son determinantes en las interacciones que pueden tener con otras especies (Brown 1984; Basset *et al.* 1997).

Rareza difusiva y sufusiva

Durante los muestreos biológicos se registran tanto las incidencias como las abundancias de las especies en la zona de estudio en un determinado lapso, en tales muestreos una observación frecuente es que su ocurrencia o abundancia puede ser variada, ya sea ocurriendo en pocos sitios o presentando bajas abundancias (Preston 1948, 1962; Rabinowitz 1981).

Schoener (1987), plantea una incógnita: ¿será posible que las especies que son raras en determinados sitios sean comunes en algunos otros, o permanecen como especies raras en todos

lados? Si el primer planteamiento de esta pregunta es correcto, entonces la rareza de una comunidad es resultado del desplazamiento de especies desde áreas donde presentan una mayor abundancia (rareza difusiva). De acuerdo con Brown (1984) dado que estas especies se localizan en los límites de su distribución, este patrón implica una distribución hacia las periferias a partir de un punto de mayor abundancia.

Por otro lado, si dentro de su área de distribución, una especie resulta ser rara en cualquier parte (rareza sufusiva), entonces distintos atributos biológicos adquieren mayor relevancia en la comprensión de este patrón (ej. especialización, factores microclimáticos, recursos adecuados, tamaño corporal; Schoener 1987). Rabinowitz (1981) considera a la rareza sufusiva como rareza verdadera y a la rareza difusiva como “pseudorareza”.

Endemismo

A través de los años se ha planteado que una especie es rara si presenta una distribución restringida, es específica de determinados hábitats o presenta bajas abundancias (Rabinowitz 1981). Si bien es cierto que el concepto de rareza está relacionado con el endemismo, debemos dejar en claro que el concepto de rareza y endemismo no son intercambiables, por ejemplo, una especie puede ser endémica en determinada área, pero presentar una gran abundancia (Gaston 1994).

Este concepto también se ha sido utilizado como una señal anticipada para las especies que se encuentran amenazadas y cuyos hábitats deben ser prioritarios en los trabajos de conservación (Das *et al.* 2006; Işık 2011). Las especies raras presentan una mayor vulnerabilidad a distintas amenazas (pérdida de diversidad genética, fragmentación de hábitat etc.) si resultan ser endémicas en más de una escala (Kattan 1992; Johnson 1998; Jankowski y Rabenold 2007).

Especies transitorias

En un área de estudio (ya sea a escala local o mayor), existen especies que solo están presentes ahí por lapsos cortos, no se reproducen, o no mantienen poblaciones con abundancias suficientes para prevalecer se les han nombrado: especies accidentales, turistas, casuales o transitorias (Gaston 1994). En términos de distribución y abundancia, estas especies, generalmente tienen abundancias bajas, distribución reducida y a menudo son consideradas raras (Novotny y Basset 2000; Lim *et al.* 2012).

De la misma forma que implica la dificultad de definir a una especie rara por su abundancia, definir a las especies turistas también es complejo y con frecuencia los criterios suelen ser arbitrarios (Basset *et al.* 2012). La manera de incluir a las especies transitorias dentro del contexto de rareza estará en función de la temática de un estudio. Por ejemplo, desde una perspectiva de conservación, las especies transitorias teóricamente no mantienen poblaciones que sean viables por lo que generalmente no son tomadas en cuenta. Por otra parte, si se considera un punto de vista ecológico, entonces adquieren relevancia el conjunto de interacciones interespecíficas de las que forman parte dentro de un ensamble (Violle *et al.* 2017).

Shmida y Wilson (1985) plantean que, con excepción de escalas muy grandes (paisaje), las especies transitorias están presentes a cualquier escala, sin embargo, esta presencia es variable, por ejemplo, las especies transitorias son menos perceptibles a grandes escalas (paisaje), mientras que en escalas locales el número de especies transitorias es mayor.

Tamaño corporal

Uno de los temas más controvertidos es la relación que existe entre la abundancia, el tamaño corporal y rango de distribución; esta relación se ha estudiado ampliamente en un intento de cuantificarla y comprender los procesos que la generan (White *et al.* 2007). Existen argumentos que sugieren que las especies de mayor tamaño teóricamente deberían tener rangos de distribución mayores y por lo tanto una mayor distribución de su abundancia, sin embargo, a

pesar de que este es un patrón comúnmente observado, existe evidencia de un patrón contrario que se ha reportado con frecuencia en distintos grupos de especies (Basset y Kitching 1991).

Desde el punto de vista geográfico y ecológico, se ha planteado gran variedad de teorías para explicar, por qué la mayoría de las especies son raras, por qué la abundancia de especies influye en otras formas de rareza principalmente el tamaño corporal y por qué el tamaño de una especie debería tener un efecto en la rareza de una comunidad (Fattorini *et al.* 2013).

Morse *et al.* (1988) examinaron las relaciones entre el número de especies, el número de individuos y la longitud corporal, en su conclusión destacaron la posible influencia de la metodología de muestreo en los patrones observados más que por el tamaño corporal. Este documento impulsó un debate en la ecología de comunidades respecto a los patrones de abundancia de especies y distribuciones de tamaño corporal dentro de las comunidades de insectos.

Criterio de rareza en este trabajo

En la mayoría de los estudios ecológicos la rareza se ha definido con base en la distribución, abundancia y especialización (Rabinowitz 1981). En la mayoría de los estudios ecológicos establecer algún criterio para definir a las especies raras conlleva sus limitaciones. Gaston (1994) propuso utilizar el cuartil inferior de la distribución de frecuencias de abundancias y rango de distribución como una medida para delimitar la rareza de una comunidad; sin embargo, que este método tiene poca probabilidad de ajustarse a cualquier conjunto de datos, en comunidades donde singletons y doubletons representan un gran porcentaje de riqueza la rareza es sobrestimada (Siqueira *et al.* 2012).

Los procesos ecológicos determinan la rareza en las comunidades, mientras que los métodos de muestreo y análisis estadísticos influyen en cómo se aborda la rareza bajo un umbral de abundancia (singletons y doubletons) (Sørensen *et al.* 2002; Scharff *et al.* 2003). En insectos, los singletons y doubletons pueden representar hasta una tercera parte de la riqueza de

comunidad (e.j. 30%) (Bickel 1999; Lucky *et al.* 2002). Este patrón y la forma de abordar la rareza se ha registrado en el bosque tropical caducifolio (BTC) de Morelos para distintos grupos de insectos, como ejemplo: Cerambycidae (Martínez-Hernández *et al.* 2019), Coreidae (Martínez-Hernández *et al.* 2020) o Cleridae (Toledo-Hernández *et al.* 2015).

Estudios realizados en distintas localidades con BTC en Morelos, registraron que entre el 41– 61% de la riqueza total fueron especies raras, el umbral de abundancia para definir a las especies raras en estos estudios fue menos de tres (Reyes-González 2014, 2017), cuatro (Corona-López *et al.* 2017) y siete individuos (Hernández-Villalba 2013). En este estudio se definió a las especies raras como aquellas que presenten uno o dos individuos (singletons o doubletons).

Conocer los factores asociados a la rareza permitirá entender mejor la dinámica de la comunidad de buprestidos en un tipo de vegetación heterogéneo con una gran diversidad de especies. Considerando lo anterior, el objetivo de este estudio es conocer las causas que originan los altos valores de rareza de Buprestidae en el BTC de Morelos.

Hipótesis general

Las especies raras de insectos fitófagos están asociadas con procedimientos metodológicos o características biológicas, por ello se espera que en el BTC las especies raras de Buprestidae sean consecuencia de una o más de las siguientes causas: submuestreo, rango de distribución, diferencias en tamaño corporal o disponibilidad de hospederos.

Objetivos

General

- Determinar mediante la comprobación experimental si los elevados valores de rareza de buprestidos en el BTC de Morelos son consecuencia de las causas propuestas.

Particulares

- Analizar la abundancia de Buprestidae mediante comparaciones entre los métodos de recolecta activo y pasivo.
- Comparar los cambios de abundancia de especies de Buprestidae entre cuatro localidades en la REBIOSH.
- Determinar si las especies raras de Buprestidae son de menor longitud corporal que las especies comunes.
- Evaluar si las especies raras de Buprestidae están relacionadas con la disponibilidad de hospederos en dos localidades de la REBIOSH.
- Examinar los registros existentes de las especies de Buprestidae y verificar si existen especies que representen nuevos registros de distribución para Morelos, así como, nuevos registros de plantas hospederas.

Área de estudio

El estudio se realizó en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla (REBIOSH; Fig. 1). La REBIOSH está ubicada al sur del estado de Morelos entre los paralelos 18° 20'10" y 18° 34'20" N y los meridianos 98° 51'20" y 99° 08'15" O, cuenta con superficie cercana a las 60,000 ha, cubiertas en su mayoría por BTC. Posee una topografía accidentada y un rango altitudinal que va de 700 a 2200 m s.n.m., presenta un clima (Aw0 '(w)(i)'g), cálido subhúmedo, el más seco de los subhúmedos, régimen de lluvias de verano y sequía intraestival, época seca marcada en invierno y corta en verano y marcha de temperatura tipo Ganges, la temperatura media anual es de 22.7 °C con precipitación promedio anual de 850-910 mm (García 2004; SMN 2010). Se eligieron cuatro localidades: El Limón de Cuauchichinola, Huaxtla, Coaxitlán y Huautla que tienen como tipo de vegetación bosque tropical caducifolio (BTC).

Coaxitlán

Situada al Oeste de la REBIOSH, 18° 27'N y 99° 11'O, en la subprovincia fisiográfica Sierras y Valles guerrerenses (Provincia Sierra Madre del Sur), presenta una altitud de 810 m s.n.m., una temperatura y precipitación anual promedio de 24.5°C y 901.2 (INEGI, 2004).

Huautla

Situada en la parte centro Sur de la REBIOSH entre 18°26' N y 99°01' O, en la subprovincia fisiográfica Sur de Puebla (Provincia del Eje Neovolcánico). Tiene una altitud promedio de 950 m s.n.m., la temperatura y precipitación anual promedio es de 24.2°C y 929.5 mm (INEGI, 2004).

Huaxtla

Localizada al Sur de la REBIOSH entre 18°22' N y 99°02' O, en la subprovincia Sur de Puebla (Provincia del Eje Neovolcánico). Tiene una altitud promedio de 1000 m s.n.m., una temperatura promedio de 24.6°C y una precipitación promedio de 938.4 mm anuales (INEGI, 2004).

El Limón de Cuauchichinola

Situada al Este de la REBIOSH entre 18° 32' N y 98° 56' O, en la zona donde limitan las subprovincias Sur de Puebla y Lagos y Volcanes de Anáhuac. Presenta una altitud promedio de 1220 m s.n.m., la temperatura y precipitación anual promedio es de 22.5°C y 846.5 mm (INEGI, 2007).

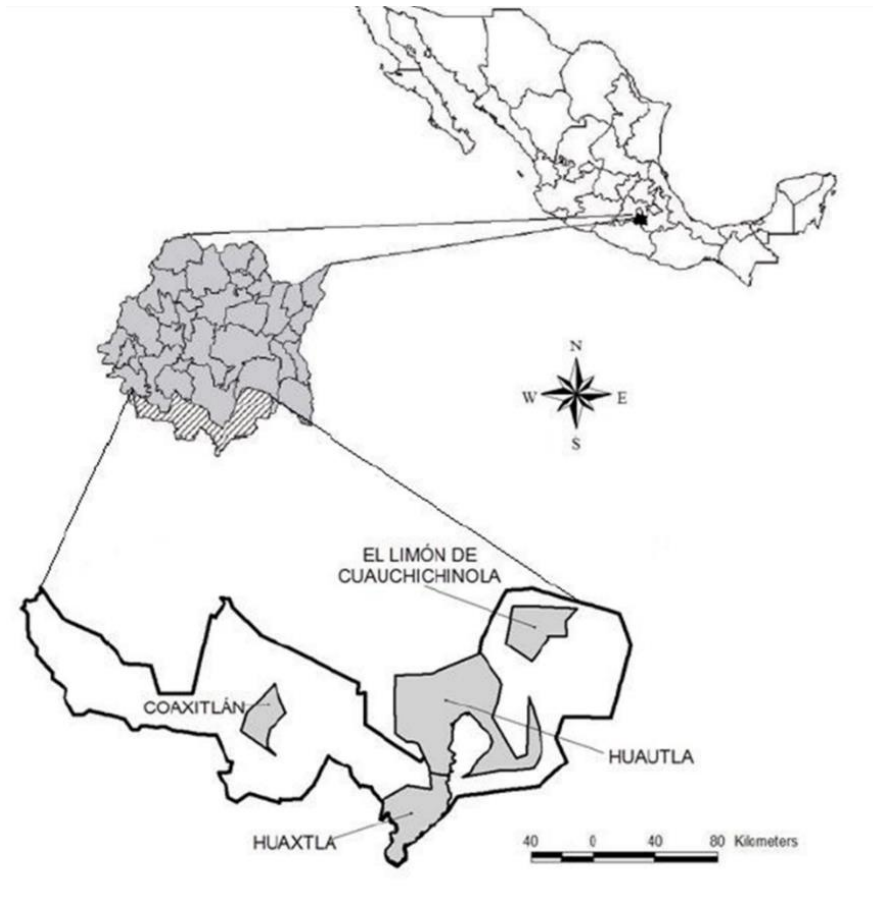


Figura 1. Localidades de estudio (Coaxitlán, Huautla, Huaxtla y El Limón de Cuauchichinola) dentro de la REBIOSH. Figura proporcionada por Angélica Ma. Corona López.

Análisis de información

La información del material entomológico obtenido en campo, así como la información obtenida de la literatura fue vaciada en hojas de cálculo en Microsoft Excel®. La base de datos del material obtenido en campo estuvo compuesta por los siguientes campos: orden, familia, subfamilia, género, especie, estado, municipio, localidad, latitud norte, longitud oeste, altitud, tipo de vegetación, plantas huésped, fecha de recolecta, fecha de corte. Por otro lado, la base de datos de la información obtenida de la literatura estuvo compuesta de la siguiente manera: autor, orden, familia, individuos, riqueza, rareza, precipitación, temperatura, altitud, latitud, método de recolecta, causa de rareza. De manera general, estos datos fueron analizados estadísticamente mediante modelos paramétricos y no paramétricos.

REFERENCIAS

- Basset Y, Cizek L, Cuénoud P, Didham RK, Guilhaumon F, Missa O, Novotny V, Ødegaard F, Roslin T, Schmidl J, Tishechkin AK, Winchester NN, Roubik DW, Aberlenc HP, Bail J, Barrios H, Bridle JR, Castaño-Meneses G, Corbara B, Curletti G, da Rocha WD, De Bakker D, Delabie JHC, Dejean A, Fagan LL, Floren A, Kitching RL, Medianero E, Miller SE, de Oliveira EG, Orivel J, Pollet M, Rapp M, Ribeiro SP, Roisin Y, Schmidt JB, Sørensen L, Leponce M (2012) Arthropod diversity in a tropical forest. *Science*, 338:1481–1484.
- Basset Y, Kitching RL (1991) Species number, species abundance and body length of arboreal arthropods associated with an Australian rainforest tree. *Ecological Entomology*, 16:391–402.
- Basset Y, Mavoungou JF, Mikissa JB, Weiblen GD, Missa O, Stewart AJA (2004) Discriminatory power of different arthropod data sets for the biological monitoring of anthropogenic disturbance in tropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 13:709–732.
- Basset Y, Springate ND, Aberlenc HP, Delvare G (1997) A review of methods for sampling arthropods in tree canopies. In: Stork NE, Adis JA, Didham RK (eds) *Canopy arthropods*. Chapman and Hall, London, pp 27–52.
- Bibby CJ, Burgess ND, Hill DA (1992) *Bird Census Techniques*. Academic Press, London.
- Bickel DJ (1999) What museum collections can reveal about species accumulation, richness, and rarity: an example from the Diptera. In: Ponder W, Lunney D (eds) *The other 99%: The conservation and biodiversity of invertebrates*. Royal Zoological Society of New South Wales, Mosman, pp 174–181.
- Brown JH (1984) On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*, 124:255–279.

- Coddington JA, Agnarsson I, Miller JA, Kuntner M, Hormiga G (2009) Undersampling bias: the null hypothesis for singleton species in tropical arthropod surveys. *Journal of Animal Ecology*, 78:573–584.
- Colwell RK (2009) Biodiversity: Concepts, patterns, and measurement. In: Levin S (ed) *The Princeton guide to ecology*. Princeton University Press, New York, pp 257–263.
- Corona-López AM, Reza-Pérez EV, Toledo-Hernández VH, Flores-Palacios A, MacRae TC, Westcott RL, Hespeneheide HA, Bellamy CL (2017) Diversity of Buprestidae (Coleoptera) from El Limón de Cuauichichinola, Tepalcingo, Morelos, México. *The Pan Pacific Entomology* 93(2):71–83
- Das A, Krishnaswamy J, Bawa KS, Kiran MC, Srinivas V, Kumar NS, Karanth KU (2006) Prioritisation of conservation areas in the Western Ghats, India. *Biological Conservation*, 133:16–31.
- Duncan RP, Young JR (2000) Determinants of plant extinction and rarity 145 years after European settlement of Auckland, New Zealand. *Ecology*, 81:3048–3061.
- Fattorini S, Sciotti A, Tratzi P, Giulio A (2013) Species distribution, ecology, abundance, body size and phylogeny originate interrelated rarity patterns at regional scale. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 51:279–286.
- García E (2004) *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. México, DF. Instituto de Geografía, UNAM.
- Gaston KJ (1994) *Rarity*. Chapman and Hall, London.
- Gaston K, Blackburn T (2000) *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford.
- Gaston KJ, Blackburn TM, Greenwood JJ, Gregory RD, Quinn RM, Lawton JH (2000) Abundance-occupancy relationships. *Journal of Applied Ecology*, 37:39–59.

- Gaston KJ, Blackburn TM, Gregory RD (1997) Interspecific abundance–range size relationships: range position and phylogeny. *Ecography*, 20:390–399.
- Gaston KJ, Curnutt JL (1998) The dynamics of abundance–range size relationships. *Oikos*, 81:38–44.
- Greenwood JJ, Gregory RD, Harris S, Morris PA, Yalden DW (1996) Relations between abundance, body size and species number in British birds and mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Biological Sciences*, 351:265–278.
- Hanski I, Kouki J, Halkka A (1993) Three explanations of the positive relationship between distribution and abundance of species. In: Ricklefs RE, Schluter D (eds) *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago, pp 108–116.
- Hernández-Villalba N (2013) *Diversidad de Buprestidae (Insecta: Coleoptera) en Selva Baja Caducifolia de Huaxtla, Tlaquiltenango, Morelos*. Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, México.
- Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática (2004) Tepalcingo, Morelos. *Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos*. 5 pp. En: [http:// www.inegi.gob.mx](http://www.inegi.gob.mx)
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (2007) Tlaquiltenango, Morelos. *Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos*. 6 pp. En: <http:// www.inegi.gob.mx>
- Işik K (2011) Rare and endemic species: why are they prone to extinction? *Turkish Journal of Botany*, 35:411–417.
- Jankowski JE, Rabenold KN (2007) Endemism and local rarity in birds of neotropical montane rainforest. *Biological Conservation*, 138:453–463.

- Johnson CN (1998) Species extinction and the relationship between distribution and abundance. *Nature*, 394:272–274.
- Kattan GH (1992) Rarity and vulnerability-the birds of the Cordillera Central of Colombia. *Conservation Biology*, 6:64–70.
- Kunin WE, Gaston KJ (1993) The biology of rarity: Patterns, causes and consequences. *Trends in Ecology and Evolution*, 8:298–301.
- Lesica P (1992) Autecology of the endangered plant *Howellia aquatilis*; implications for management and reserve design. *Ecological Applications*, 2:411–21.
- Lim GS, Balke M, Meier R (2012) Determining species boundaries in a world full of rarity: singletons, species delimitation methods. *Systematic Biology*, 61:165–169.
- Longino JT, Coddington JA, Colwell RK (2002) The ant fauna of a tropical rain forest: estimating species richness three different ways. *Ecology*, 83:689–702.
- Lucky A, Erwin TL, Witman JD (2002) Temporal and spatial diversity and distribution of arboreal Carabidae (Coleoptera) in a western Amazonian rain forest. *Biotropica*, 34:376–386.
- Lyons KG, Brigham C, Traut B, Schwartz MW (2005) Rare species and ecosystem functioning. *Conservation Biology*, 19:1019–1024.
- Lyons KG, Schwartz MW (2001) Rare species loss alters ecosystem function-invasion resistance. *Ecology letters*, 4:358–365.
- Magurran AE (2004) *Measuring Biological Diversity*. Blackwell, Oxford.
- Magurran AE (2007) Species abundance distributions over time. *Ecology letters*, 10:347–354.
- Mao CX, Colwell RK (2005) Estimation of species richness: mixture models, the role of rare species, and inferential challenges. *Ecology*, 86:1143–1153.
- Martínez-Hernández JG, Brailovsky H, Corona-López AM, Flores-Palacios A, Toledo-Hernández VH (2020) Diversidad y estacionalidad de Coreidae (Hemiptera:

- Heteroptera) en el bosque tropical caducifolio en Morelos, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 91:e913244.
- Martínez-Hernández JG, Corona-López AM, Flores-Palacios A, Rös M, Toledo-Hernández VH (2019) Seasonal diversity of Cerambycidae (Coleoptera) is more complex than thought: evidence from a tropical dry forest of Mexico. *PeerJ*, 7:e7866.
- McArdle BH, Gaston KJ (1993) The temporal variability of populations. *Oikos*, 67:187–91.
- Morse DR, Stork NE, Lawton JH (1988) Species number, species abundance and body length relationships of arboreal beetles in Bornean lowland rain forest trees. *Ecological Entomology*, 13:25–37.
- Novotny V, Basset Y (2000) Rare species in communities of tropical insect herbivores: pondering the mystery of singletons. *Oikos*, 89:564–572.
- Pimm SL, Jones HL, Diamond J (1988) On the risk of extinction. *The American Naturalist*, 132:757–785.
- Preston FW (1948) The commonness, and rarity, of species. *Ecology*, 29:254–283.
- Preston FW (1962) The canonical distribution of commonness and rarity: Part I. *Ecology*, 43:185–215.
- Rabinowitz D (1981) Seven forms of rarity. In: Synge H (ed) *The biological aspects of rare plant conservation*. John Wiley and Sons, Chichester, pp 205–217.
- Reyes-González R (2014) Los escarabajos joya (Coleoptera: Buprestidae) y su distribución temporal en la selva baja caducifolia de Coaxitlán, Tlaquiltenango, Morelos. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, México.
- Reyes-González R (2017) Comparación de la familia Buprestidae (Insecta: Coleoptera) capturada con cuatro diferentes trampas y recolecta directa en la selva baja caducifolia de San Andrés de la Cal, Tepoztlán, Morelos. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, México.

- Scharff N, Coddington JA, Griswold CE, Hormiga G, Bjørn P de P (2003) When to quit? Estimating spider species richness in a northern European deciduous forest. *The Journal of Arachnology*, 31:246–273.
- Schoener TW (1987) The geographical distribution of rarity. *Oecologia*, 74:161–173.
- Servicio Meteorológico Nacional (SMN) (2010) Normales climatológicas de la estación El Limón, periodo 1951-2010. Comisión Nacional del Agua. Consultado el 10 de agosto de 2019 en: <https://smn.conagua.gob.mx/tools/RECURSOS/Normales5110/NORMAL17057.TXT>.
- Shmida AVI, Wilson MV (1985) Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, 12:1–20.
- Siqueira T, Bini LM, Roque FO, Couceiro SRM, Trivinho-Strixino S, Cottenie K (2012) Common and rare species respond to similar niche processes in macroinvertebrate metacommunities. *Ecography*, 35:183–192.
- Smith MD, Knapp AK (2003) Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss. *Ecology Letters*, 6:509–517.
- Sørensen LL, Coddington JA, Scharff N (2002) Inventorying and estimating subcanopy spider diversity using semiquantitative sampling methods in an Afrotropical forest. *Environmental Entomology*, 31:319–330.
- Toledo-Hernández VH, Rifkind J, Corona-López AM, Flores-Palacios A, Leavengood JM (2015) Faunistic composition of Cleridae (Coleoptera) in El Limón de Cuauhichinola, Morelos, México. *Annals of the Entomological Society of America*, 108:771–776.
- Ulrich W (2001) Ecological characteristics of rare species: the case of parasitic Hymenoptera. *Polish Journal of Ecology*, 49:379–389.

- Violle C, Thuiller WN, Mouquet F, Munoz NJ, Kraft M, Cadotte W, Mouillot D (2017) Functional rarity: the ecology of outliers. *Trends in Ecology and Evolution*, 32:356–367.
- White EP, Ernest SM, Kerkhoff AJ, Enquist BJ (2007) Relationships between body size and abundance in ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 22:323–330.
- Wiens D, Slaton MR (2012) The mechanism of background extinction. *Biological Journal of the Linnean Society*, 105:255–268.

CAPÍTULO 2

Como resultado de los datos obtenidos del muestreo en campo, así como de la exploración de la base de datos de la Colección de Insectos de la Universidad del Estado de Morelos (CIUM) se publicaron nuevos registros estatales y de plantas hospederas para 28 especies de Buprestidae recolectadas en Morelos, México.

New host and distribution records for Buprestidae (Coleoptera) from the state of Morelos, Mexico

Roberto Reyes-González¹, Víctor Hugo Toledo-Hernández¹, Ana Gabriela Torresmanjarrez¹, Alejandro Flores-Palacios¹ & Angélica María Corona-López^{1*}

¹Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación (CIβγC), Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Morelos, México.

*Corresponding autor: acorona@uaem.mx

<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4920.2.3>

New host and distribution records for Buprestidae (Coleoptera) from the state of Morelos, Mexico

ROBERTO REYES-GONZÁLEZ¹, VÍCTOR HUGO TOLEDO-HERNÁNDEZ¹, ANA GABRIELA TORRES-MANJARREZ¹, ALEJANDRO FLORES-PALACIOS¹ & ANGÉLICA MARÍA CORONA-LÓPEZ^{1*}

¹Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación (CIByC), Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Morelos, México.

✉ roberto.reyesg@uaem.mx; <https://orcid.org/0000-0002-3189-3556>

✉ victor.toledo@uaem.mx; <https://orcid.org/0000-0002-1119-2189>

✉ torrean17@gmail.com; <https://orcid.org/0000-0002-6932-9889>

✉ alejandrosflorez@uaem.mx; <https://orcid.org/0000-0002-2000-9964>

*Corresponding author: ✉ acorona@uaem.mx; <https://orcid.org/0000-0003-3445-9306>

Abstract

New state and host records are provided for 28 species of Buprestidae collected in Morelos, Mexico in the following genera: *Acmaeodera* Eschscholtz 1829, *Actenodes* Dejean 1833, *Agriilus* Curtis 1825, *Brachys* Dejean 1833, *Chrysobothris* Eschscholtz 1829, *Leiopleura* Deyrolle 1864, *Lius* Deyrolle 1864, *Pachyschelus* Solier 1833, and *Tetragonoschema* Thomson 1857.

Key words: Metallic woodboring beetles, jewel beetles, geographical notes, host plants

Introduction

Buprestidae is one of the most diverse families of beetles. In his world catalog, Bellamy (2008) recognized four subfamilies (Agrilinae, Buprestinae, Chrysochroinae and Polycestinae) and 847 described species and subspecies for Mexico. MacRae & Bellamy (2013) added new records and reported a total of 852 species and subspecies. R. L. Westcott (pers. comm.) considers that at least 80 species have been added to the fauna since Bellamy's catalog was published. Despite this high diversity, it is a group that has not been completely studied; therefore, new species, new records and especially new associations with their host plants are to be expected.

In the state of Morelos, Westcott *et al.* (2008) reported 26 genera and 139 species, of which 73 species were found in the Sierra de Huautla Biosphere Reserve ("Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla" [REBIOSH]) based on collection records, bibliographic reviews, and material deposited in entomological collections.

Corona-López *et al.* (2017) reported systematic work on this family in the Tropical Deciduous Forest (TDF) of El Limón de Cuauhichinola, Tepalcingo, Morelos, in which they recorded 4 subfamilies, 12 tribes, 19 genera and 73 species, of which two were new records for Morelos and seven for REBIOSH.

The current work presents new distributional and host records for Buprestidae taken in the state of Morelos based on annual and sporadic collections in different localities with TDF.

Materials and methods

The specimens examined for this work are deposited in the University of Morelos Insect Collection ("Colección de Insectos de la Universidad del Estado de Morelos" [CIUM]).

The taxa are presented according to the catalogue by Bellamy (2008): subfamily, tribe, genus, species and author. Label data are included, and the number of adults collected from each locality are in parentheses.

Only Mexican geographical distribution and host records are included in this work, and were checked against

published records (Fisher 1922, 1933; Barr 1972, 1992; Nelson 1975, 1994; Nelson & Westcott 1976; Hespeneide 1990; Westcott *et al.* 1990; Westcott 1998, 2008; Westcott & Hespeneide 2006; Bellamy 2008; Hespeneide *et al.* 2011; Bílý 2012; MacRae & Bellamy 2013; López-Guillén *et al.* 2013; Jendek & Poláková 2014; López-Martínez *et al.* 2015; Hernández-Cárdenas *et al.* 2016; Amith & Lingafelter 2017; Zaragoza-Caballero & Pérez-Hernández 2017). The names of host plants were corroborated with the Missouri Botanical Garden Tropicos online database (2020).

Species preceded by an asterisk (*) are new distribution records, and newly recorded host plants denoted by bold text. Previous records are provided when new distributional and / or host plant records are reported.

Photographs were taken with a Leica Z16 APO A stereo microscope, with a Leica DFC 495 camera, controlled by Leica Application Suite V4.

Results

Subfamily Polycestinae

Tribe Acmaeoderini

**Acmaeodera aquila* Nelson 1994

(Fig. 1)

Tlaquiltenango, Coaxitlán, 1.5 km al Norte de Coaxitlán, 18.46451°N, 99.17762°W, elevación 873 m, 1-VII-2011 (2), 4-VII-2011 (3), golpeando vegetación, V. Rendón; 3-XII-2011 (1), golpeando vegetación, R. Reyes; Huaxtla, 18.3725°N, 99.04958°W, elevación 974 m, 20-VI-2009 (6), golpeando vegetación, V. H. Toledo; 18.37486°N, 99.05642°W, elevación 1090 m, 21-VI-2009 (7), 22-VII-2009 (1), golpeando vegetación, V. H. Toledo; 23-VII-2009 (1), golpeando vegetación, en flores de *Bursera* sp. (Burseraceae), V. H. Toledo; San Miguel de los Elotes, 18.50023°N, 99.13795°W, elevación 927 m, 2-VI-2010 (4), golpeando vegetación, E. Evangelino, J. G. Martínez, E. V. Reza, V. H. Toledo; 14-VII-2010 (3), golpeando vegetación, J. G. Martínez, V. H. Toledo; San Pablo Hidalgo, S San Pablo Hidalgo, 18°33'02.1"N, 99°04'05.9"W, 973 m, 26-VI-2006 (3), golpeando vegetación, en flores de *Senegalia picachensis* (Brandegge) Britton & Rose (Fabaceae), A. M. Corona, V. H. Toledo. Previously recorded from Oaxaca, Guerrero, and Michoacán; and host plant on *Prosopis* sp. and *Vachellia cochliacantha* Humb. & Bonpl. (Fabaceae) (Nelson 1994; Westcott 2008).

Acmaeodera digna Barr 1992

Tepalcingo, El Limón de Cuauchichinola, 18.52859°N, 98.90411°W, elevación 1270 m, reared from branches recently cut from *Lysiloma divaricatum* (Jacq.) J. F. Macbr. (Fabaceae) (1), corte 6-II-2016, emergencia 23-VII-2016, A. G. Torres; Tlaquiltenango, Huaxtla, 18.39025°N, 99.04887°W, elevación 1070 m, reared from branches recently cut from *Trichilia americana* (Sessé & Moc.) T. D. Penn. (Meliaceae) (1), corte 29-X-2017, emergencia 12-IV-2018, R. Reyes.

Previously recorded on *Cercidium plurifoliolatum* Micheli, on and beaten ex dead and live branch *V. cochliacantha* and on *V. pennatula* (Schltld. & Cham.) Seigler & Ebinger (Barr 1992; MacRae & Bellamy 2013).

Acmaeodera haemorrhoea LeConte 1858

Tepalcingo, El Limón de Cuauchichinola, 18.52859°N, 98.90411°W, elevación 1270 m, reared from branches recently cut from *Eysenhardtia polystachya* (Ortega) Sarg. (Fabaceae) (2), corte 6-II-2016, emergencia 23-VII-2016, A. G. Torres, A. Mercado. Previously recorded on flowers *Gymnosperma glutinosum* (Spreng.) Less., perched on *Pluchea* sp., on flowers *Viguiera dentata* (Cav.) Spreng. Blake, on flowers *Zinnia flavicoma* (DC.) Olorode & A. M. Torres (Asteraceae), beaten dead branches *Erythroxylon havanense* Jacq. (Erythroxylaceae), beaten ex *V. cochliacanthi*, perched on *Melochia tomentosa* L. (Malvaceae) (MacRae & Bellamy 2013).

Acmaeodera lauta Barr 1972

Tepalcingo, El Limón de Cuauhichinola, Estación Biológica, 18.5422°N, 98.9357°W, elevación 1331 m, reared from branches recently cut from *L. divaricatum* (1), corte 17-X-2015, emergencia 28-V-2016, A. G. Torres; Tlaquiltenango, Huaxtla, 18.39025°N, 99.04887°W, elevación 1070 m, reared from branches recently cut from *Bursera bicolor* (Willd. ex Schltl.) Engl. (1), corte 20-IV-2018, emergencia 25-V-2019, R. Reyes. Previously recorded from beaten ex dead branches *Haematoxylum brasiletto* H. Karst, beaten ex *Lonchocarpus* cf. *hintonii* Sandwith, beaten dead branches *Mimosa benthamii* Macbr., on and beaten ex *V. cochliacantha*, beaten ex dead branches *V. farnesiana* (L.) Wight & Arn, on *V. pennatula*, reared from *Lonchocarpus* sp. (Barr 1972; MacRae & Bellamy 2013).

**Acmaeodera marginarcuata* Westcott 1998

(Fig. 2)

Tlaquiltenango, Coaxitlán, 18.44624°N, 99.18999°W, elevación 908 m, 28-IX-2011 (1), golpeando vegetación, R. Reyes; Huautla, Camino antiguo a Xochipala, 18.42821°N, 99.03272°W, elevación 1040 m, 10-VIII-2018 (1), 13-VIII-2018 (1), golpeando vegetación, en Asteraceae, K. Y. Acosta, A. M. Corona, A. Delgado, J. A. Hernández, C. Lima, J. G. Martínez, R. Reyes, O. Reyes; Huaxtla, 18.37486°N, 99.05642°W, elevación 1090 m, 24-VIII-2009 (1), golpeando vegetación, V. H. Toledo. Previously recorded from Michoacán and Puebla; and host plant on flower *Z. flavicoma* (Westcott 1998; MacRae & Bellamy 2013).

Acmaeodera rustica Fisher 1949

Tlaquiltenango, Huaxtla, 18.39025°N, 99.04887°W, elevación 1070 m, reared from branches recently cut from *Pseudomodungium perniciosum* (Kunth) Engl. (Anacardiaceae) (2), corte 29-X-2017, emergencia 3-III-2018, R. Reyes; *T. americana* (1), corte 19-XII-2017, emergencia 24-I-2019, R. Reyes. Previously recorded on flowers *Allionia* sp. (Nyctaginaceae), *Ruellia nudiflora* (Engelm. & A. Gray) Urb. (Acanthaceae) and *Ipomoea costellata* Torr. (Convolvulaceae); reared from branches of *Ficus carica* L. (Moraceae) (MacRae & Bellamy 2013; López-Martínez et al. 2015).

Subfamily Buprestinae

Tribe Anthaxiini

**Tetragonoschema humerale* Waterhouse 1882

(Fig. 3)

Tlaquiltenango, Huaxtla, 2 km N de Huaxtla, 18.39084°N, 99.04836°W, elevación 1142 m, 22-V-2009 (17), 25-V-2009 (1), golpeando vegetación, en flores de *Bursera* sp., V. H. Toledo; 25-V-2009 (1), golpeando vegetación, N. Hernández. Previously recorded from Chiapas, Colima, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, Sinaloa, and Veracruz (Westcott et al. 1990; Westcott 2008); and host plant on *Vachellia* sp., on foliage *Acacia cymbispina* Sprague & Riley (Westcott 2008), on *Cnidioscolus urens* (L.) Arthur (Westcott et al. 1990), on *Croton* sp. and on flower of *C. cladotrichus* Müll. (Euphorbiaceae) (Bilý 2012).

Tribe Chrysobothrini

Chrysobothris acutipennis Chevrolat 1835

Tepalcingo, El Limón de Cuauhichinola, Estación Biológica, 18.5422°N, 98.9357°W, elevación 1331 m, reared from branches recently cut from *L. divaricatum* (2), corte 17-X-2015, emergencia 28-V-2016, A. G. Torres; *E.*

polystachya (25), corte 4-VI-2016, emergencia 22-X-2016, 26-XI-2016, 14-I-2017, A. G. Torres, A. Mercado. No host associations had been reported in Mexico for this species.

Chrysobothris analis LeConte 1860

Tepalcingo, El Limón de Cuauhichinola, Estación Biológica, 18.5422°N, 98.9357°W, elevación 1331 m, reared from branches recently cut from *E. polystachya* (4), corte 6-II-2016, emergencia 14-I-2017, A. G. Torres, A. Mercado. Previously recorded on *Haematoxylum* sp., beaten ex dead branch *L. cf. hintonii*, on *Prosopis* sp., beaten ex *Senna pallida* var. *pallida* (Vahl) H. S. Irwin & Barneby, beaten ex *V. cochliacantha*, reared from *F. carica*, reared from *Coccoloba liebmanni* Lidau (Polygonaceae) (Nelson & Westcott 1976; Westcott *et al.* 1990; MacRae & Bellamy 2013; López-Martínez *et al.* 2015).

Chrysobothris distincta Gory 1841

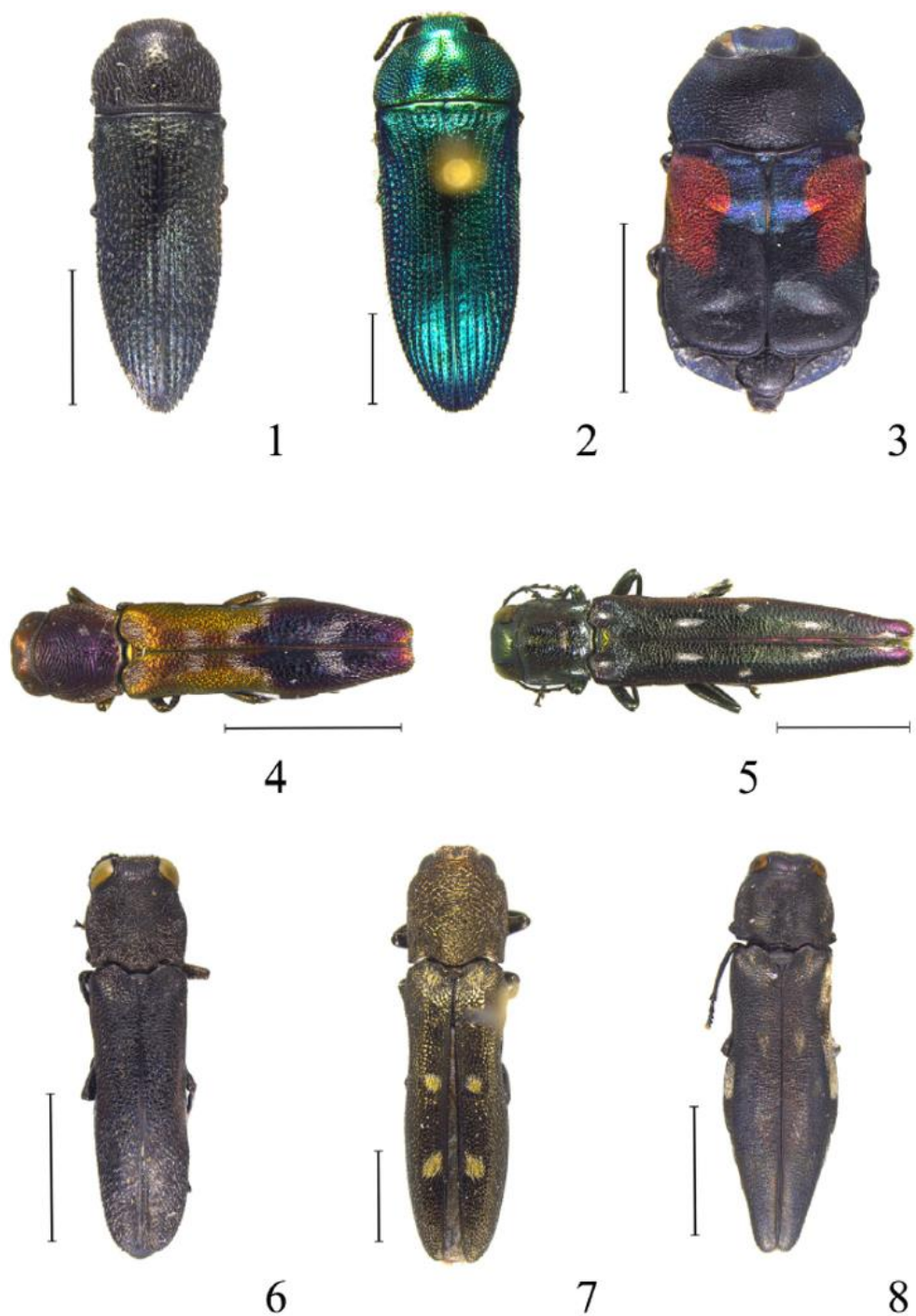
Tlaquiltenango, Huaxtla, 18.39025°N, 99.04887°W, elevación 1070 m, reared from branches recently cut from *B. bicolor* (1), corte 20-II-2018, emergencia 28-II-2019; *P. perniciosum* (2), corte 20-II-2018, emergencia 9-VIII-2019, corte 29-X-2017, emergencia 15-VIII-2019; *T. americana* (3), corte 20-II-2018, emergencia 16-VIII-2019, 27-IX-2019; Coaxitlán, 18.46325°N, 99.17847°W, elevación 871 m, reared from branches recently cut from *V. farnesiana* (1), corte 29-X-2017, emergencia 25-IX-2019, R. Reyes. Previously recorded attacking sun scorched *Cedrela odorata* L. (Meliaceae), reared from *Ipomoea pauciflora* M. Martens & Galeotti, reared from stems of *Jatropha curcas* L. (Euphorbiaceae), reared from *Conzattia multiflora* (B. L. Rob.) Standl., beaten from *E. polystachya*, on a large and recently fallen *Erythrina* sp., on *Leucaena esculenta* (DC.) Benth., on *Vachellia* sp., beaten ex *V. cochliacantha*, a dead adult from a dying branch of *Ficus retusa* L., reared from *F. carica* (Westcott *et al.* 1990; Westcott 2008; López-Guillén *et al.* 2013; MacRae & Bellamy 2013; López-Martínez *et al.* 2015; Hernández-Cárdenas *et al.* 2016).

Chrysobothris modesta Waterhouse 1887

Tepalcingo, El Limón de Cuauhichinola, Estación Biológica, 18.5422°N, 98.9357°W, elevación 1331 m, reared from branches recently cut from *L. divaricatum* (5), corte 6-II-2016, emergencia 29-V-2016, A. G. Torres; *E. polystachya* (1), corte 4-VI-2016, emergencia 24-VII-2016, A. G. Torres, A. Mercado; Tlaquiltenango, Coaxitlán, 18.46325°N, 99.17847°W, elevación 871 m, reared from branches recently cut from *V. farnesiana* (2), corte 20-IV-2018, emergencia 31-VIII-2019, 24-I-2020, R. Reyes; Huaxtla, 18.39025°N, 99.04887°W, elevación 1070 m, reared from branches recently cut from *T. americana* (1), corte 20-II-2018, emergencia 16-VIII-2019, R. Reyes. These are the first larval host records reported for this species.

Chrysobothris multistigmata (Mannerheim 1837)

Tepalcingo, El Limón de Cuauhichinola, Estación Biológica, 18.5422°N, 98.9357°W, elevación 1331 m, reared from branches recently cut from *Lysiloma acapulcense* (Kunth) Benth. (4), corte 6-II-2016, emergencia 25-VI-2016, 27-VIII-2016; *L. divaricatum* (17), corte 6-II-2016, emergencia 19-III-2016, 29-IV-2016, 27-VIII-2016, 24-IX-2016, 22-X-2016, 14-I-2017, A. G. Torres; 18.52859°N, 98.90411°W, elevación 1270 m, *L. acapulcense* (7), corte 6-II-2016, emergencia 30-IV-2016, 29-V-2016, 23-VII-2016, A. G. Torres. Previously recorded reared from branches from *Inga* sp., adult on *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit, adult on *L. esculenta*, adult on *Mimosa* sp., beaten ex *M. mollis* Benth., adult on *Prosopis juliflora* (Sw.) DC., beaten ex *P. laevigata* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M.C. Johnst, boring in branches from *Tamarindus indica* L., adult on *Vachellia* sp., beaten ex *V. cochliacantha* and *V. pennatula* (Nelson 1975; Westcott *et al.* 1990; Westcott 2008; MacRae & Bellamy 2013; Amith & Lingafelter 2017).



FIGURES 1–8. Dorsal habitus of: 1) *Acmaeodera aquila* Nelson 1994. 2) *A. marginarcuata* Westcott 1998. 3) *Tetragonoschema humerale* Waterhouse 1882. 4) *Agrilus albovariegatus* Hespeneide 1990. 5) *A. angustus* Chevrolat 1835. 6) *A. griseoniger* Hespeneide 1990. 7) *A. ruginosus* Waterhouse 1890. 8) *A. tejupilcoensis* Fisher 1933. Scale bars = 2 mm.

Tribe Actenodini

Actenodes calcaratus (Chevrolat 1835)

Tepalcingo, El Limón de Cuauchichinola, Estación Biológica, 18.5422°N, 98.9357°W, elevación 1331 m, reared from branches recently cut from *L. acapulcense* (2), corte 17-X-2015, emergencia 11-VI-2016; corte 6-II-2016, emergencia 18-VI-2016, A. G. Torres, A. Mercado. Previously recorded adult on *Pithecellobium* sp., on burnt *Prosopis* sp., on *Vachellia* sp., beating dead branch *V. cochliacantha*, on *V. constricta* (Benth.) Seigler & Ebinger, adult on *V. pennatula* (Westcott *et al.* 1990; Westcott 2008; MacRae & Bellamy 2013).

Subfamily Agrilinae

Tribe Agrilini

**Agrilus albovariegatus* Hespheide 1990

(Fig. 4)

Puente de Ixtla, Camino a El Zapote, 18°30'13.7"N, 99°20'09.6"W, elevación 1109 m, 3-VIII-2006 (1), golpeando vegetación, V. H. Toledo. Previously recorded from Colima, Jalisco, Guerrero, Nayarit, and Oaxaca (Hespheide 1990; Westcott & Hespheide 2006; Westcott 2008). No host association has been reported for this species.

**Agrilus angustus* Chevrolat 1835

(Fig. 5)

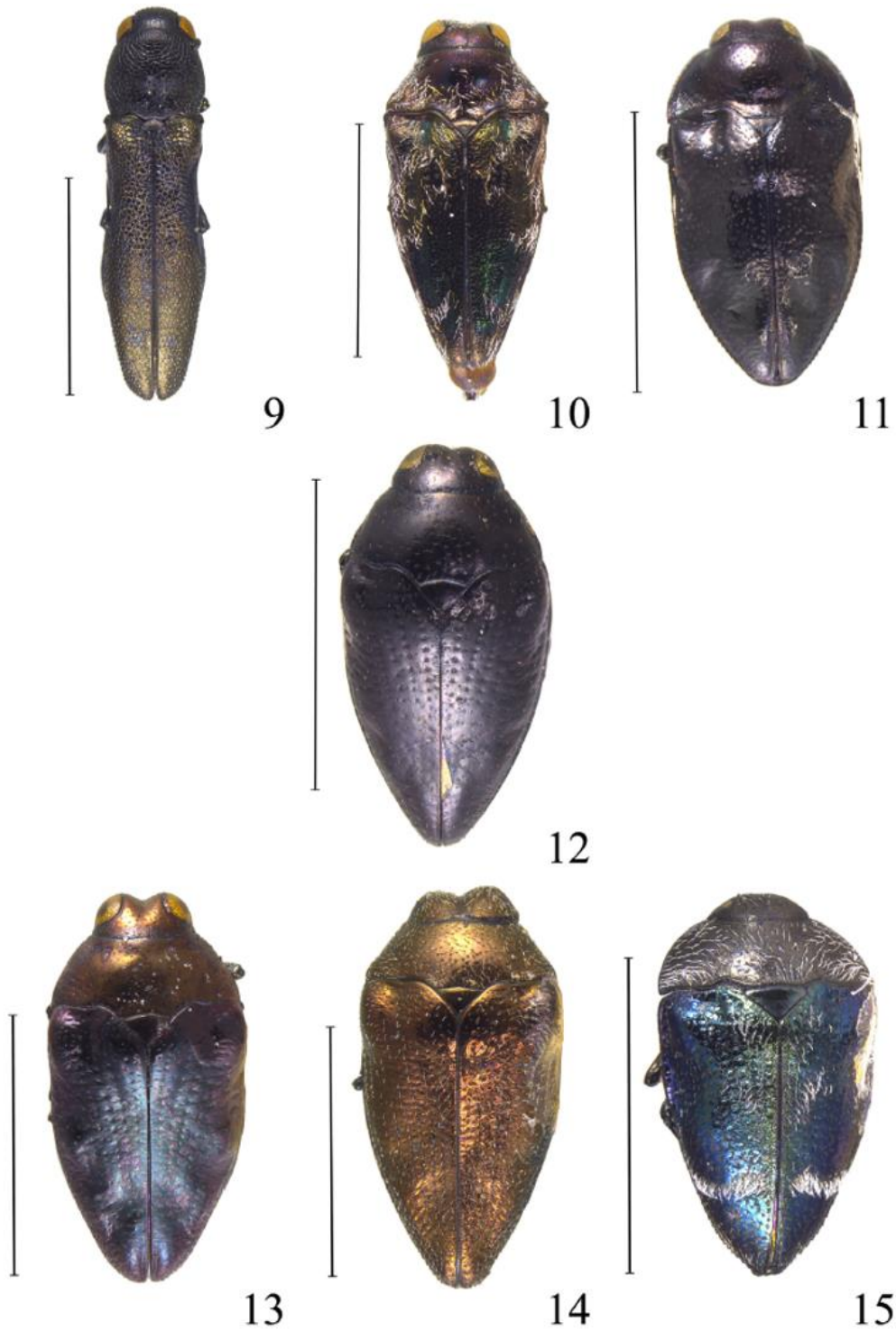
Tlaquiltenango, Huautla, Tlachichilpa, 18.42937°N, 99.03676°W, elevación 1100 m, 2-II-2019 (1), golpeando vegetación, K. Y. Acosta, A. Delgado, J. A. Hernández, C. Lima, E. O. Martínez, J. G. Martínez, R. Reyes, O. Reyes; H. Toledo; 23-IV-2009 (2), golpeando vegetación, en *Thouinidium decandrum* (Bonpl.) Radlk. (Sapindaceae), J. G. Martínez, Y. T. Viveros; 25-IV-2009 (1), golpeando vegetación, en *T. decandrum*, V. H. Toledo; 21-V-2009 (2), golpeando vegetación, E. Evangelino, V. H. Toledo; 23-V-2009 (1), golpeando vegetación, E. V. Reza; 18-VI-2009 (2), golpeando vegetación, N. Campos, V. H. Toledo; 24-VII-2009 (1), golpeando vegetación, N. Campos, J. G. Martínez. Previously recorded from Jalisco, Veracruz, Quintana Roo, and Yucatán (Hespheide 1990). No other host association had been reported for this species.

Agrilus delicatulus Waterhouse 1889

Tepalcingo, El Limón de Cuauchichinola, Estación Biológica, 18.5422°N, 98.9357°W, elevación 1331 m, reared from branches recently cut from *E. polystachya* (7), corte 4-VI-2016, emergencia 22-X-2016, A. G. Torres, A. Mercado; *V. cochliacantha* (7), corte 4-VI-2016, emergencia 24-VII-2016, 27-VIII-2016, 22-X-2016, A. G. Torres, A. Mercado. These are the first larval host records reported for this species.

Agrilus detractus Waterhouse 1889

Tepalcingo, El Limón de Cuauchichinola, 18.52859°N, 98.90411°W, elevación 1270 m, reared from branches recently cut from *E. polystachya* (1), corte 4-VI-2016, emergencia 22-X-2016, A. G. Torres. Previously recorded beaten ex *L. cf. hintonii*, beaten live branch *P. laevigata*, on *Vachellia* sp., beaten ex live and recently cut branches *V. cochliacantha*, on living twigs/small limbs *V. farnesiana* (Westcott *et al.* 1990; Hespheide *et al.* 2011; MacRae & Bellamy 2013; Jendek & Poláková 2014).



FIGURES 9–15. Dorsal habitus of: 9) *Agrilus verityi* Hespeneheide 1990. 10) *Brachys intervallorum* Hespeneheide 1990. 11) *Leiopleura balloui* Fisher 1938. 12) *Lius cuneiformis* Fisher 1922. 13) *L. hintoni* Fisher 1933. 14) *L. mexicanus* Fisher 1922. 15) *Pachyschelus pubicollis* Waterhouse 1889. Scale bars = 2 mm.

Agrilus fuscus Hespeneide 1990

Tepalcingo, El Limón de Cuauhichinola, 18.52859°N, 98.90411°W, elevación 1270 m, reared from branches recently cut from *V. cochliacantha* (1), *L. divaricatum* (1), corte 6-II-2016, emergencia 29-V-2016, A. G. Torres. Previously recorded on *Acaciella angustissima* (Mill.) Britton & Rose, on *V. pennatula* (Hespeneide 1990; Zaragoza-Caballero & Pérez-Hernández 2017).

**Agrilus griseoniger* Hespeneide 1990

(Fig. 6)

Tlaquiltenango, Coaxitlán, 18.46451°N, 99.17762°W, elevación 873 m, 6-VI-2011 (1), golpeando vegetación, V. H. Toledo; 4-VII-2011 (1), golpeando vegetación, Y. Camacho. Previously recorded from Jalisco, Guerrero, Michoacán, Oaxaca, and Puebla; and host plant on *Vachellia* sp., beaten ex *V. cochliacantha* (Hespeneide 1990; Westcott & Hespeneide 2006; MacRae & Bellamy 2013; Jendek & Poláková 2014).

**Agrilus ruginosus* Waterhouse 1890

(Fig. 7)

Tlaquiltenango, Huaxtla, 18.37486°N, 99.05642°W, elevación 1090 m, 24-V-2009 (1), golpeando vegetación, E. V. Reza; 18.37313°N, 99.05717°W, elevación, 1059 m, 22-VII-2009 (2), golpeando vegetación, en flores de *Croton* sp., J. G. Martínez. Previously recorded from Durango, Jalisco, Nayarit, and Sinaloa; and host plant on yellow composite (Westcott *et al.* 1990; Westcott & Hespeneide 2006).

**Agrilus tejupilcoensis* Fisher 1933

(Fig. 8)

Tlaquiltenango, Huaxtla, 18.37486°N, 99.05642°W, elevación 1090 m, 24-VIII-2009 (1), golpeando vegetación, en *Acaciella* sp., V. H. Toledo. Previously recorded from Estado de México, Guerrero, Jalisco, and Oaxaca (Fisher 1933; Hespeneide 1990; Westcott *et al.* 1990). No other host associations had been reported for this species.

**Agrilus verityi* Hespeneide 1990

(Fig. 9)

Tlaquiltenango, Coaxitlán, 1.5 km al Norte de Coaxitlán, 18.46451°N, 99.17762°W, elevación 873 m, 2,3-VI-2011 (2), golpeando vegetación, J. G. Martínez; 1-VII-2011 (1), golpeando vegetación, V. H. Toledo; 29-VII-2011 (1), golpeando vegetación, N. Campos; Huautla, Camino a Rancho Viejo, 18.43286°N, 99.00708°W, elevación 984 m, 11-VI-2018 (1), golpeando vegetación, en Asteraceae, J. N. Arriola, A. M. Corona, J. G. Martínez, J. A. Hernández, R. Reyes, T. Valle. Previously recorded from Guerrero, Jalisco, Michoacán, and Puebla; and host plant on *Mimosa arenosa* (Willd.) Poir. (Hespeneide 1990; Jendek & Poláková 2014).

Tribe Tracheini

**Brachys intervallorum* Hespeneide 1990

(Fig. 10)

Tepalcingo, El Limón de Cuauhichinola, 18.541283°N, 98.937069°W, elevación 1278 m, 11-III-2019 (1), trampa de platos color amarillo, J. N. Arriola, A. M. Corona, J. G. Martínez, J. A. Hernández, R. Reyes, T. Valle; Tlaquiltenango, Coaxitlán, 18.44624°N, 99.18999°W, elevación 908 m, 18-II-2012 (1), golpeando vegetación, J. G.

Martínez; 18.45786°N, 99.1999°W, elevación 795 m, 5-III-2011 (5), golpeando vegetación, en *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth., *V. farnesiana*, V. H. Toledo; 5 km Oeste de Coaxitlán, 18.45062°N, 99.1999°W, elevación 900 m, 2-III-2011 (8), golpeando vegetación, V. Rendón, V. H. Toledo; 4-III-2011 (1), golpeando vegetación, V. H. Toledo; 6-V-2011 (1), golpeando vegetación, J. G. Martínez; 18.45936°N, 99.21664°W, elevación 1017 m, 20-IV-2011 (4), golpeando vegetación, en *Ficus* sp., V. Rendón, V. H. Toledo; 18.45975°N, 99.22006°W, 1030 m, 11-III-2019 (1), trampa Malaise; Huautla, Estación Cruz pintada, 18.46273°N, 99.03507°W, elevación 1015 m, 17-VII-2019 (2), golpeando vegetación, J. N. Arriola, A. M. Corona, J. G. Martínez, J. A. Hernández, R. Reyes, T. Valle; 18.44989°N, 99.0428°W, elevación 1028 m, 1-II-2019 (8), golpeando vegetación, en *Annona* sp. (Annonaceae), 5-IV-2019 (8), golpeando vegetación, K. Y. Acosta, A. Delgado, J. A. Hernández, C. Lima, E. O. Martínez, J. G. Martínez, R. Reyes, O. Reyes; 18.42389°N, 98.98208°W, elevación 1040 m, 9-IV-2019 (1), trampa Malaise; 18.42402°N, 98.97862°W, elevación 1046 m, 9-I-2019 (1), golpeando vegetación, K. Y. Acosta, A. Delgado, J. A. Hernández, C. Lima, E. O. Martínez, J. G. Martínez, R. Reyes, O. Reyes; Camino a Santiopa, 18.44158°N, 98.97658°W, 1060 m, 9-III-2019 (6), golpeando vegetación, en *Ficus* sp., 5-IV-2019 (9), golpeando vegetación, K. Y. Acosta, A. Delgado, J. A. Hernández, C. Lima, E. O. Martínez, J. G. Martínez, R. Reyes, O. Reyes; Tlachichilpa, 18.42937°N, 99.03676°W, 1100 m, 2-II-2019 (4), golpeando vegetación, en *Annona* sp., Y. Acosta, A. Delgado, J. A. Hernández, C. Lima, E. O. Martínez, J. G. Martínez, R. Reyes, O. Reyes; 6-VI-2019 (2), golpeando vegetación, K. Y. Acosta, A. Delgado, J. A. Hernández, J. G. Martínez, J. Néstor, R. Reyes, O. Reyes, P. J. Trejo; 18.42894°N, 99.03574°W, 1109 m, 2-II-2019 (5), golpeando vegetación, en *Annona* sp., K. Y. Acosta, A. Delgado, J. A. Hernández, C. Lima, E. O. Martínez, J. G. Martínez, R. Reyes, O. Reyes; Huautla, 18.3725°N, 99.04958°W, elevación 974 m, 2-III-2009 (1), golpeando vegetación, en *T. decandrum*, V. H. Toledo; 26-II-2009 (2), golpeando vegetación, M. de León; 2-III-2009 (1), golpeando vegetación, N. Hernández; 23-IV-2009 (1), golpeando vegetación, Y. T. Viveros, J. G. Martínez; 25-IV-2009 (2), golpeando vegetación, Y. T. Viveros; 10-IX-2018 (1), trampa Malaise. Previously recorded from Colima, Jalisco, Nayarit, Oaxaca, and Sinaloa (Hespenheide 1990). No other host associations had been reported for this species.

****Leiopleura balloui* Fisher 1938**

(Fig. 11)

Tlaquitenango, Coaxitlán, 18.45892°N, 99.2173°W, elevación 969 m, 18-II-2012 (30), golpeando vegetación, J. G. Martínez, V. H. Toledo, R. Reyes, I. A. Villanueva; 1 km al Sur de Coaxitlán, 18.43854°N, 99.18675°W, elevación 975 m, 3-III-2011 (7), golpeando vegetación, en *Ficus* sp., R. Reyes, V. H. Toledo; Huautla, 18.3725°N, 99.04958°W, elevación 974 m, 2-III-2009 (7), golpeando vegetación, en *T. decandrum*, 26-III-2009 (4), trampa de luz, 23-IV-2009 (4), golpeando vegetación, en *Ficus* sp., V. H. Toledo; 2-III-2009 (4), 23-IV-2009 (1), golpeando vegetación, en *Ficus* sp., E. V. Reza, 26-III-2009 (3), golpeando vegetación, N. Hernández, E. V. Reza, Y. T. Viveros; 29-III-2009 (3), golpeando vegetación, N. Hernández, V. H. Toledo; 23-IV-2009 (2), golpeando vegetación *T. decandrum*, Y. T. Viveros, J. G. Martínez; 25-IV-2009 (3), golpeando vegetación, en *T. decandrum*, V. H. Toledo, Y. T. Viveros, J. G. Martínez; 18.37805°N, 99.04597°W, elevación 990 m, 23-IV-2009 (1), golpeando vegetación, J. G. Martínez; 18.38567°N, 99.05113°W, elevación 1023 m, 30-I-2009 (2), golpeando vegetación, M. de León, V. H. Toledo; 18.38452°N, 99.05001°W, elevación 1028 m; 30-I-2009 (1), golpeando vegetación, V. H. Toledo; Puente de Ixtla, La Tigra, 18.52599°N, 99.33199°W, elevación 1015 m, 1-VII-2010 (1), golpeando vegetación, V. H. Toledo; Tepoztlán, San Andrés de la Cal, 18.939115°N, 99.11616°W, elevación 1475 m, 18,21-III-2015 (3), golpeando vegetación, en *Ficus cotinifolia* Kunth, Y. Hernández, J. G. Martínez, O. Martínez, R. Reyes; 18.9404°N, 99.11476°W, elevación 1507 m, 18,21-II-2015 (41), golpeando vegetación, en *F. cotinifolia*, Y. Hernández, J. G. Martínez, O. Martínez, R. Reyes. Previously recorded from Chiapas and Sinaloa (Westcott & Hespenheide 2006). No other host associations had been reported for this species.

****Lius cuneiformis* Fisher 1922**

(Fig. 12)

Tlaquitenango, Coaxitlán, 18.44624°N, 99.18999°W, elevación 908 m, 2-III-2011 (3), 21-IV-2011 (5), 2-VII-2011 (1), golpeando vegetación, V. H. Toledo; 20-IV-2011 (3), golpeando vegetación, V. Rendón; Huautla, 18.43612°N,

99.0036°W, elevación 958 m; 12-VIII-2018 (2), golpeando vegetación, K. Y. Acosta, A. M. Corona, A. Delgado, J. A. Hernández, C. Lima, J. G. Martínez, R. Reyes, O. Reyes; 18.44989°N, 99.0428°W, elevación 1028 m; 10-XI-2018 (8), golpeando vegetación, J. N. Arriola, K. Y. Acosta, A. Delgado, J. A. Hernández, C. Lima, E. O. Martínez, J. G. Martínez, R. Reyes; 5-IV-2019 (4), golpeando vegetación, K. Y. Acosta, A. M. Corona, A. Delgado, J. A. Hernández, C. Lima, J. G. Martínez, R. Reyes, O. Reyes; 18.42389°N, 98.98208°W, elevación 1040 m; 7-IX-2018 (3), golpeando vegetación, J. N. Arriola, K. Y. Acosta, A. Delgado, J. A. Hernández, C. Lima, E. O. Martínez, J. G. Martínez, R. Reyes; 18.42402°N, 98.97862°W, elevación 1046 m; 6-VI-2019 (2), K. Y. Acosta, A. M. Corona, A. Delgado, J. A. Hernández, C. Lima, J. G. Martínez, R. Reyes, O. Reyes; Camino a Santiopa, 18.44158°N, 98.97658°W, 1060 m; 14-V-2018 (1), golpeando vegetación, en *Ficus* sp., J. N. Arriola, A. M. Corona, J. A. Hernández, J. G. Martínez, R. Reyes, T. Valle; 5-IV-2019 (4), golpeando vegetación, J. N. Arriola, K. Y. Acosta, A. Delgado, J. A. Hernández, C. Lima, E. O. Martínez, J. G. Martínez, R. Reyes; 18.42554°N, 98.98463°W, elevación 1066 m, 11-VIII-2018 (2), golpeando vegetación, K. Y. Acosta, A. Delgado, J. A. Hernández, C. Lima, J. G. Martínez, R. Reyes, O. Reyes; 18.47689°N, 99.00635°W, elevación 1094 m, 10-VIII-2018 (1), golpeando vegetación, K. Y. Acosta, A. Delgado, J. A. Hernández, C. Lima, J. G. Martínez, R. Reyes, O. Reyes. Previously recorded from Chiapas and Guerrero (Westcott & Hespeneide 2006). No other host associations had been reported for this species.

****Lius hintoni* Fisher 1933**

(Fig. 13)

Tlaquiltenango, Huaxtla, 18.3725°N, 99.04958°W, elevación 974 m, 1-III-2009 (1), golpeando vegetación, J. G. Martínez. Previously recorded from Estado de México (Fisher 1933). No host association has been reported for this species.

****Lius mexicanus* Fisher 1922**

(Fig. 14)

Tlaquiltenango, Huaxtla, 18.3725°N, 99.04958°W, elevación 1974 m, 23-VIII-2009 (2), golpeando vegetación, V. H. Toledo; 19-IX-2009 (1), golpeando vegetación, J. G. Martínez. Previously recorded from Chiapas, Colima, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Nayarit, and Puebla (Fisher 1922; Hespeneide 1990; Westcott *et al.* 1990). No host association has been reported for this species.

****Pachyschelus pubicollis* Waterhouse 1889**

(Fig. 15)

Tlaquiltenango, Huaxtla, 18.3725°N, 99.04958°W, elevación 974 m, 29-III-2009 (1), golpeando vegetación, V. H. Toledo; Huautla, 18.44989°N, 99.0428°W, elevación 1028 m, 1-II-2019 (3), golpeando vegetación, en *Ammona* sp., 5-IV-2019 (1), golpeando vegetación, K. Y. Acosta, A. Delgado, J. A. Hernández, C. Lima, J. G. Martínez, R. Reyes, O. Reyes; Camino a Santiopa, 18.44158°N, 98.97658°W, elevación 1060 m, 5-IV-2019 (3), golpeando vegetación, J. N. Arriola, A. M. Corona, J. G. Martínez, J. A. Hernández, R. Reyes, T. Valle. Previously recorded from Durango, Jalisco, Tabasco, and Veracruz (Fisher 1922; Hespeneide 1990; MacRae & Bellamy 2013). No other host associations had been reported for this species.

Acknowledgments

We express our sincere thanks to the team of the University of Morelos Insect Collection (CIUM) for their support provided during field work. Thanks to Henry A. Hespeneide for determining the Agrilini species from the CIUM. Roberto Reyes González was awarded a CONACYT scholarship (573702). This work was completed as part of RRG's doctoral dissertation in the Doctorado en Ciencias Naturales-UAEM. We also thank the IDEA WILD Foundation for equipment donated for field work and Richard L. Westcott for his constructive comments.

References

- Amith, J.D. & Lingafelter, S.W. (2017) Ethnoentomological and distributional notes on Cerambycidae and other Coleoptera of Guerrero and Puebla, Mexico. *The Coleopterists Bulletin*, 71 (2), 301–314.
<https://doi.org/10.1649/0010-065X-71.2.301>
- Barr, W.F. (1972) New species of North American *Acmaeodera* (Coleoptera: Buprestidae). *Arquivos do Museo Bocage*, 2ª Série, 3 (7), 145–202.
- Barr, W.F. (1992) New species of Mexican *Acmaeodera* with lectotype designations and synonymical notes (Coleoptera: Buprestidae). *Melandria*, 48, 63–83.
- Bellamy, C.L. (2008) *A World Catalogue and Bibliography of the Jewel Beetles (Coleoptera: Buprestoidea)*. Vols. 1–5. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, 3264 pp.
- Bilý, S. (2012) A revision of the genera *Anilaroides* Théry, 1934, stat. nov. and *Tetragonoschema* Thomson, 1857 (Coleoptera: Buprestidae: Buprestinae: Anthaxiini). *Zootaxa*, 3521 (1), 1–38.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.3521.1.1>
- Corona-López, A.M., Reza-Pérez, E.V., Toledo-Hernández, V.H., Flores-Palacios, A., MacRae, T.C., Westcott, R.L., Hespeneide, H.A. & Bellamy, C.L. (2017) Diversity of Buprestidae (Coleoptera) from El Limón de Cuauichinola, Tepalcingo, Morelos, Mexico. *The Pan-Pacific Entomologist*, 93 (2), 71–83.
<https://doi.org/10.3956/2017-93.2.71>
- Fisher, W.S. (1922) The leaf and twig mining buprestid beetles of Mexico and Central America. *Proceedings of the United States National Museum*, 62 (8), 1–95.
<https://doi.org/10.5479/si.00963801.2454>
- Fisher, W.S. (1933) New species of buprestid beetles from Mexico and Central America. *Proceedings of the United States National Museum*, 82 (27), 1–47.
<https://doi.org/10.5479/si.00963801.2968>
- Hernández-Cárdenas, J.A., Flores-Palacios, A., Corona-López, A.M. & Toledo-Hernández, V.H. (2016) Escarabajos saproxilófagos asociados a seis especies de plantas leñosas en un bosque tropical caducifolio de Tepoztlán, Morelos. *Entomología Mexicana*, 3, 495–501.
- Hespeneide, H.A. (1990) Buprestidae of the subfamilies Agrilinae, and Trachyinae from the Chamela Biological Station, Jalisco. *Folia Entomológica Mexicana*, 77 (1988–1989), 141–210.
- Hespeneide, H.A., Westcott, R.L. & Bellamy, C.L. (2011) *Agrilus* Curtis (Coleoptera: Buprestidae) of the Baja California peninsula, Mexico. *Zootaxa*, 2805 (1), 36–56.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.2805.1.4>
- Jendek, E. & Poláková, J. (2014) *Host plants of world Agrilus (Coleoptera, Buprestidae)*. A critical review. Springer, Berlin, 706 pp.
<https://doi.org/10.1007/978-3-319-08410-7>
- López-Guillén, G., Barrera, J.F., López, J. & Zamarripa-Colmenero, A. (2013) Plagas de *J. curcas*. In: Zamarripa-Colmenero, A. & Solís, J.L. (Eds.), *Jatropha curcas* L. *Alternativa bioenergética en México*. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Mexico City, pp. 69–82.
- López-Martínez, V., Vargas, O.R., Alía-Tejacal, I., Toledo-Hernández, V.H., Corona-López, A.M., Delfin-González, H., Guillén-Sánchez, D. & Jiménez-García, D. (2015) Xylophagous Beetles (Coleoptera: Buprestidae and Cerambycidae) from *Ficus carica* L. (Moraceae) in Morelos, Mexico. *The Coleopterists Bulletin*, 69 (4), 780–788.
<https://doi.org/10.1649/0010-065X-69.4.780>
- MacRae, T.C. & Bellamy, C.L. (2013) Two new species of *Actenodes* Dejean (Coleoptera: Buprestidae) from southern Mexico, with distributional and biological notes on Buprestidae from Mexico and Central America. *The Pan-Pacific Entomologist*, 89 (2), 102–119.
<https://doi.org/10.3956/2013-05.1>
- Missouri Botanical Garden (2020) *Tropicos.org*. Missouri Botanical Garden, Available from <http://www.tropicos.org/> (accessed 2 September 2020)
- Nelson, G.H. (1975) A review of the *basalis* group of the genus *Chrysobothris* (Coleoptera: Buprestidae). *The Coleopterists Bulletin*, 29 (1), 1–30.
- Nelson, G.H. & Westcott, R.L. (1976) Notes on the distribution, synonymy, and biology of Buprestidae (Coleoptera) of North America. *The Coleopterists Bulletin*, 30 (3), 273–284.
- Nelson, G.H. (1994) Six new species of *Acmaeodera* Eschscholtz from Mexico (Coleoptera: Buprestidae). *The Coleopterists Bulletin*, 48 (3), 272–282.
- Westcott, R.L. (1998) Eight new species and one new subspecies of *Acmaeodera* (Coleoptera: Buprestidae) from Mexico, with notes on two other species. *Jewel Beetles*, 7, 7–15.
- Westcott, R.L. (2008) A new species of *Xenorhipis* LeConte and of *Mastogenius* Solier from Mexico, with a discussion of *Chrysobothris ichthyomorpha* Thomson and its allies and notes on other Mexican and Central American Buprestidae (Coleoptera). *Zootaxa*, 1929 (1), 47–68.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.1929.1.3>
- Westcott, R.L., Atkinson, T., Hespeneide, H.A. & Nelson, G.H. (1990) New country and state records, and other notes for

- Mexican Buprestidae (Coleoptera). *Insecta Mundi*, 3 (3), 217–232.
- Westcott, R.L. & Hespeneide, H.A. (2006) The description of a new species of *Agrilus* Curtis, with distributional records and taxonomic and biological notes for Agrilinae and Trachyinae (Coleoptera: Buprestidae) of Mexico and Central America. *Zootaxa*, 1367 (1), 1–35.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.1367.1.1>
- Westcott, R.L., Hespeneide, H.A., Romero, J.N., Burgos, A.S., Bellamy, C.L. & Equihua, A.M. (2008) The Buprestidae (Coleoptera) of Morelos, Mexico, with description of six new species, and a partially annotated checklist. *Zootaxa*, 1830 (1), 1–20.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.1830.1.1>
- Zaragoza-Caballero, S. & Pérez-Hernández, C.X. (2017) An annotated catalogue of the Coleoptera types deposited in the National Insect Collection (CNIN) of the National Autonomous University of Mexico. *Zootaxa*, 4288 (1), 1–128.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4288.1.1>

CAPÍTULO 3

RAREZA DE ESPECIES DE INSECTOS EN BOSQUES TROPICALES: UNA REVISIÓN

Roberto Reyes-González, Víctor Hugo Toledo-Hernández, Alejandro Flores-Palacios, Matthias Rös, Julián Bueno-Villegas, Angélica María Corona-López

Corresponding author: acorona@uaem.mx

RESUMEN

Teóricamente las especies raras en una comunidad deberían ser escasas, sin embargo, en las comunidades de insectos las especies raras pueden representar un alto porcentaje de la riqueza, pero no hay una revisión que señale cuán elevado es este porcentaje y si realmente es así en cualquier grupo de insectos. Para identificar si el porcentaje de rareza entre los insectos está relacionado con la altitud, latitud, precipitación, temperatura, riqueza y abundancia, se llevó a cabo una revisión de la literatura. Se encontró información para ocho órdenes de insectos, siendo Coleoptera el más estudiado. La proporción de especies raras fue entre el 11% y 20%. En el 70% de los estudios, los autores no discuten ninguna causa para explicar la rareza; en el 30% restante, las hipótesis más discutidas fueron que la rareza es causada por especies capturadas fuera de su hábitat específico y submuestreo. Dos estudios trataron de probar alguna hipótesis de rareza. De acuerdo con los *GLMs* las variables con mayor efecto en la rareza de especies fueron la abundancia, riqueza y precipitación. Los datos de esta revisión muestran que en comunidades de insectos las especies raras representan un porcentaje alto de la riqueza (> 10%). Este elevado porcentaje es inusual, se espera que en una comunidad pocas especies sean raras y otras pocas sean abundantes. A pesar de este patrón, no hay estudios que prueben los factores que ocasionan la rareza, lo que ofrece oportunidades de investigación.

Palabras clave: rara, Insecta, singletons, doubletons, abundancia, biodiversidad.

INTRODUCCIÓN

Las especies comunes han propiciado un mayor interés en la investigación ecológica generada en los últimos años, paradójicamente, las comunidades biológicas están constituidas por muchas especies raras (McGill et al. 2007). Esta estructuración de las comunidades se ha registrado frecuentemente entre distintos grupos taxonómicos (insectos, plantas y mamíferos) y en ecosistemas biodiversos (ej. bosques tropicales), así que ha recibido atención teórica e investigación empírica (Preston 1948, 1962; Hubbell 2001).

La forma de distribución de las abundancias puede variar entre grupos debido a características intrínsecas de la comunidad (Magurran 2011), por ejemplo, estudios realizados en bosques tropicales a menudo registran una mayor rareza de insectos que los realizados en bosques templados (Marquis 1991; Price et al. 1995).

Rabinowitz (1981), dio la pauta para un mayor interés en la investigación destinada a evaluar la rareza de especies de una gran variedad de taxones. La mayoría de las investigaciones al respecto, han sido realizadas en mamíferos (Yu y Dobson 2000; Vazquez y Gaston 2004), plantas (Murray y Lepshi 2004) y aves (Goerck 1997), mientras que los insectos, han sido menos investigados (Ulrich 2001; Dennis *et al.* 2012).

Diferentes procesos ecológicos determinan la rareza de las especies (ej. especialización y dispersión) (Sgarbi y Melo 2018), pero una especie puede ser rara si los métodos de muestreo no la capturan (falso positivo) o si los criterios de análisis consideran a una especie rara cuando cae en un umbral amplio de abundancia (ej. $\leq 10\%$ de los individuos); por ejemplo, las especies raras pueden ser definidas como especies con uno o dos individuos (*singletons* o *doubletons*), o como aquellas que tienen menos del 10% de los individuos (Sørensen *et al.* 2002; Scharff *et al.* 2003). En algunos estudios de comunidades de insectos tropicales, aproximadamente el 30% de las especies son *singletons* y *doubletons* (Lucky *et al.* 2002).

Una elevada rareza en una comunidad es paradójica, puesto que los modelos teóricos de la estructura de las comunidades (ej. *lognormal model*, *broken stick model*) sugieren que las especies raras deberían ser escasas (Magurran 1988; Wilson 1991). Diversos estudios en insectos han planteado diferentes hipótesis para explicar la rareza, por ejemplo, 1) submuestreo: especies cuya abundancia no es muestreada adecuadamente debido a la baja intensidad de muestreo o por los métodos utilizados (Rainio 2012; Corona-López *et al.* 2017); 2) rango de distribución / especialización de hábitat / especies turistas: especies muestreadas fuera de su hábitat específico o área de distribución, posiblemente debido a que se encontraban en búsqueda de recursos (Price *et al.* 1995; Novotny y Basset 2000); 3) rareza difusiva: especie que es rara en ciertas partes de su área de distribución, pero común en otras partes (Borges *et al.* 2008); 4) fenología: especies muestreadas fuera de su periodo de máxima abundancia (Rodríguez-Vélez *et al.* 2009, 2011); y 5) tamaño corporal: especies raras porque el tamaño pequeño limita la capacidad de capturarlas o su capacidad de dispersión (Fattorini y Di Giulio 2013; Pitzalis *et al.* 2014).

En los bosques tropicales las fluctuaciones espaciotemporales de la abundancia de insectos son frecuentes, ocasionando que especies localmente abundantes se vuelven raras, mientras que otras, originalmente raras, se vuelven abundantes. Estos cambios en la abundancia son debidos a procesos ecológicos que la determinan directa (ej. abundancia de alimento) o indirectamente (ej. precipitación y temperatura) (Wolda 1992).

Si bien se ha registrado un incremento de las investigaciones destinadas a comprender de una mejor manera las causas y patrones de rareza en las comunidades (Kunin y Gaston 1993; Coddington *et al.* 2009), la información aún es incompleta. La información generada al respecto ha sido enfocada en ciertos grupos como mamíferos, aves y plantas (Rabinowitz 1981; Gregory y Gaston 2000; Yu y Dobson 2000). En insectos el tema de rareza ha sido poco abordado y estudiado, especialmente en bosques tropicales. En este trabajo se llevó a cabo una revisión

bibliográfica sobre las especies raras en comunidades de insectos tropicales, se analizó si el porcentaje de rareza se relaciona con la altitud, latitud, temperatura, precipitación, riqueza, abundancia, y se resumieron las causas discutidas por los autores para explicar la rareza encontrada.

Materiales y métodos

Búsqueda de literatura

Utilizando las palabras clave: *insects, rare, rarity, diversity, abundance, tropical forest, singletons* o *doubletons*, se llevó a cabo una búsqueda bibliográfica digital de artículos a través de *Google Scholar, Elsevier, Bio One, Scielo* y *JSTOR*. La búsqueda de artículos incluyó investigaciones realizadas en bosques tropicales que reportaran valores de rareza de insectos y sus categorías taxonómicas inferiores publicados hasta el 2020. A la par de la búsqueda digital, también se revisó la base de datos para los organismos depositados en la Colección de Insectos de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos (CIUM), resguardada en el Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación (CIβγC), de la Universidad Autónoma de Morelos (UAEM). En dicha base de datos, se consultaron tesis de licenciatura y posgrado.

Una vez realizada la búsqueda, solamente se utilizaron aquellos que: 1) fueron realizados con insectos terrestres, de cualquier nivel taxonómico; 2) en bosques tropicales; se siguió el criterio de bosque tropical establecido por Olson *et al.* (2001), para esto, se cotejaron las coordenadas geográficas de cada estudio, si éste caía en la zona del mapa que corresponden con bosques húmedos tropicales y subtropicales, bosques secos tropicales y subtropicales y bosques de coníferas tropicales y subtropicales. El mapa de referencia se descargó en línea (04-02-2020), y la superposición de los sitios reportados en la bibliografía se hizo con el programa ArcMap 10.2.; 3) que estuvieran disponibles los datos crudos de abundancia absoluta por especie o los valores de *singletons* y *doubletons*; 4) que proporcionaran el método de recolecta utilizado; y 5) que estuvieran disponibles las coordenadas geográficas, altitud y

preferentemente los valores promedios anuales de precipitación y temperatura de la zona de estudio.

Análisis de datos

En los trabajos donde se reportó un rango de variables ambientales (temperatura y precipitación medias mensuales), se calculó el valor promedio de las mismas. Para los estudios que no reportaron alguna de las variables ambientales, estos valores se obtuvieron de la base mundial de datos climática *WorldClim* (Fick y Hijmans 2017) mediante el uso de las coordenadas geográficas proporcionadas en cada estudio. Los atributos registrados de cada uno de los artículos se integraron en una base datos (Tabla S1).

Se consideró a las especies raras como aquellas que tenían hasta dos individuos en la muestra (*singletons* y *doubletons*) (Preston 1948). Para cada estudio se calculó la proporción de *singletons* y *doubletons*, de esta forma se ponderó la rareza con respecto a la riqueza total de cada estudio. En los artículos que no reportaron los valores de *singletons* y *doubletons* estos valores se obtuvieron de tablas o material suplementario.

Para probar el efecto de altitud, latitud (variables de posición), precipitación y temperatura (variables ambientales), así como de la riqueza y abundancia total muestreada (variables intrínsecas a las comunidades), en la proporción de especies raras, se realizaron modelos lineales generalizados (*GLM*) con distribución binomial (raro / no raro) y enlace logit (Crawley 1993). Un primer modelo (*GLM* general) se hizo con todas las comunidades ($n = 148$), otro modelo con las comunidades de Coleoptera ($n = 97$) y un último con las comunidades de Hymenoptera ($n = 28$). En estos modelos las variables de abundancia y riqueza fueron transformadas a sus logaritmos naturales para linealizar la relación. Para hacer comparables las magnitudes de los coeficientes, los valores de todas las variables independientes fueron estandarizados (Crawley 2015). Cada *GLM* se realizó con un procedimiento paso a paso hacia adelante, utilizando la devianza como una medida para la incorporación de variables al modelo

(Crawley 1993). Para evitar multicolinealidad se exploraron los coeficientes de correlación entre las variables (Tabla S2); en el modelo general de todas las especies y de las especies de Hymenoptera, no se usó a la riqueza de especies, pues estaba correlacionada con la abundancia y tenía una correlación débil con la proporción de especies raras (Tabla S2). Dado que la gran mayoría de los trabajos sólo usaron un método, no se contempló en el metaanálisis el factor de número de métodos de muestreo lo que reducía la variabilidad de dicho factor. Todos los análisis se realizaron en R 3.6.1 (R Core Team 2019).

RESULTADOS

Resultados de la búsqueda

Se encontraron 1170 estudios, de los cuales 100 cumplieron con los criterios para el análisis (Tabla S2). Los 100 estudios reportaron datos sobre diversidad a nivel local y/o de paisaje de ocho órdenes de insectos en bosques tropicales y subtropicales de América, África, Asia y Oceanía (Fig. 1).

En la latitud norte (entre 1.2° y 28.5° N), se realizaron 60 estudios, de los cuales 53 fueron en América, seis en Asia y uno en África. La mayoría de los estudios en el hemisferio sur (entre 0.5° y 29.6° S) se realizaron en América, particularmente al oeste y sur de la Cuenca del Amazonas (Ecuador, Perú y Bolivia), sur de Brasil y norte de Argentina (Fig. 1b), en África dos estudios se realizaron en Madagascar (Fig. 1c), mientras que en Asia se hicieron tres en el sur de Indonesia y finalmente cuatro en Oceanía (Tabla S2, Fig. 1d).

Criterios de rareza utilizados en los estudios

En el 49% de los estudios, los autores no especifican sus criterios para incluir a una especie como rara, pero sí reportan porcentajes de rareza. En el 27% de los estudios, el límite para considerar a una especie como rara fue que tuvieran una abundancia ≤ 2 individuos y en el 24% restante el criterio estuvo en un rango de 4–50 individuos (Tabla S1).

Hipótesis de rareza y métodos de recolecta

El número de métodos de recolecta varió de uno a cinco. En 75 estudios sólo se utilizó un método de recolecta, en 12 se usaron dos, en ocho se usaron tres métodos, en cuatro se usaron cuatro métodos y uno usó cinco métodos, respectivamente. Los métodos más frecuentes fueron las trampas *Pitfall*, trampa de luz, red entomológica y trampa Malaise.

En 70 estudios los autores no discutieron ninguna hipótesis para explicar la rareza en sus muestreos. Treinta artículos discutieron alguna hipótesis de rareza, de éstas, las más discutidas estuvieron relacionadas con especies muestreadas fuera de su hábitat específico o rango de distribución (15 estudios) y submuestreo (10 estudios; Tabla 4).

Sólo en dos estudios se probaron hipótesis de rareza (Novotny y Basset 2000; Reyes-González 2017); ambos estudios utilizaron más de un método de recolecta y midieron la rareza con el número de *singletons* y *doubletons*. Estos trabajos probaron las hipótesis de especialización de hábitat y submuestreo, respectivamente.

Órdenes taxonómicos

Entre los 100 estudios se extrajeron datos para 148 comunidades. La gran mayoría del orden Coleoptera (97 juegos de datos) e Hymenoptera (28). Sólo en cuatro juegos de datos éstos eran de más de un orden y no fue posible diferenciar los datos por orden. En 114 juegos de datos daban mayor precisión taxonómica, pero para los análisis todos los juegos de datos se utilizaron a nivel de orden (Tabla 1).

Al homogeneizar la forma de medir la rareza (*singletons* y *doubletons*) entre los juegos de datos, en pocos, la rareza es menor al 10% (12 casos), y sólo en cinco la rareza es mayor al 70%; en la mayor parte de los estudios la proporción de especie raras está entre el 11% y 20% (Fig. 2). Este valor se desplaza entre los himenópteros, donde no hay un rango claro en la frecuencia de la proporción de especies raras y la proporción promedio de especies raras tiende a ser más alta (Tabla 1 y Fig. 2).

Modelos predictivos de la rareza

La proporción de especies raras estuvo significativamente relacionada por tres (modelo general y modelo para himenópteros) o cuatro variables (modelo para coleópteros; Tabla 2). Las variables significativas de cada modelo fueron diferentes, sólo la altitud fue significativa en los tres (Tabla 2 y 3).

Para el *GLM* general, la variable más influyente (el coeficiente de mayor valor absoluto) es la abundancia (Tabla 3). Para coleópteros, la variable más importante es la riqueza y para himenópteros la variable más importante es la precipitación (Tabla 3).

DISCUSIÓN

Teóricamente las especies raras en una comunidad deben ser pocas, sin embargo, en las comunidades de insectos las especies raras pueden representar un alto porcentaje de la riqueza. Actualmente, no hay una revisión que señale con certeza qué tan elevado es el porcentaje de rareza en insectos, si es una característica de cualquier grupo y si esta rareza se relaciona con alguna variable ambiental, de posición o intrínseca de la comunidad. Esto ha hecho que las causas de los patrones de rareza en las comunidades de insectos aún no sean claras o simplemente son desconocidas. La presente recopilación muestra las hipótesis generales de rareza discutidas en insectos para bosques tropicales y distintas variables que influyen en la misma.

Alrededor del 70% de los estudios analizados se realizaron solamente con coleópteros o incluyeron a este grupo en su muestra. Esto puede deberse a que es el orden con mayor número de especies (392,415) descritas, presentan una distribución mundial y cuyas especies ocupan gran variedad de hábitats y nichos, además de que tienen varios gremios alimenticios como fitófagos, coprófagos, depredadores o saprófagos por mencionar algunos (Bouchard *et al.* 2017; Footitt y Adler 2017). Dichos aspectos en conjunto aumentarían el interés de los autores para realizar investigaciones con este grupo.

Los datos registrados en esta revisión muestran claramente que la mayor parte de los estudios registran porcentajes de rareza entre el 11% y 20%. Este patrón es similar a lo reportado para comunidades de insectos fitófagos donde 10-30% de la riqueza son *singletons* y *doubletons* (Bickel 1999).

En himenópteros, la proporción promedio de especies raras tiende a ser más alta, en la revisión, los pocos autores que discuten esta rareza atribuyen esto a que la mayoría de las especies son raras porque tienen periodos cortos de vida y que su época activa como adultos no coincidió con el periodo de recolecta (fenología, Rodríguez-Vélez y Woolley 2005; Rodríguez-Vélez *et al.* 2009; 2011), o que no fueron muestreadas eficientemente en todos los hábitats dentro de la zona de estudio (submuestreo, Longino *et al.* 2002).

Sólo en pocos grupos (ej. coprófagos Scarabaeinae) los valores de rareza fueron bajos, esto es producto de métodos de muestreo eficientes, donde un recurso (principalmente excrementos de mamíferos) atrae a una gran parte o incluso a todas las especies de una comunidad (Escobar 2004; Navarrete y Halfpeter 2008).

La mayoría de los insectos son fitófagos, por lo que su diversidad está asociada con la diversidad de plantas, existe evidencia evolutiva de que la diversidad de estos dos grupos está estrechamente relacionada (Feeny 1976), por lo que los patrones de rareza serían similares. Se ha planteado que las zonas de mayor diversidad en plantas se encuentran en los trópicos y se superponen a las zonas de mayor rareza (Enquist *et al.* 2019). Los datos no muestran un efecto de la latitud en los trópicos, sin embargo, se puede considerar que este patrón podría ser similar en los insectos fitófagos dada su asociación con las plantas, ya que el patrón de distribución de rareza encontrado en esta revisión es similar a los patrones de distribución de rareza en plantas (Myers *et al.* 2000; Enquist *et al.* 2019).

En el *GLM* general, la variable más influyente es la abundancia, conforme aumenta la abundancia de organismos muestreados disminuye la proporción de especies raras, esto

refuerza la hipótesis de submuestreo planteada por los estudios de esta revisión, donde las especies son raras debido a métodos de colecta o esfuerzo de muestreo que no registran una mayor abundancia de las especies (Coddington *et al.* 2009).

Para los coleópteros, la variable más importante que incrementa la proporción de especies raras es la riqueza, esto sugiere que una alta proporción de especies raras es intrínseca a este grupo. Para los himenópteros la variable más importante es la precipitación, este orden estuvo conformado principalmente por Encyrtidae y Formicidae. El modelo predice que al aumentar la precipitación disminuye la proporción de especies raras; respecto a esto, se ha sugerido que una mayor precipitación favorece la productividad primaria (Jaramillo *et al.* 2011) y con ello una mayor abundancia de consumidores primarios, mismos que representan un recurso importante para encértidos y formícidos, favoreciendo su abundancia y por consecuencia una disminución de su rareza (Castaño-Meneses *et al.* 2009; Rodríguez-Vélez *et al.* 2009).

A pesar de la notoria frecuencia con que se presenta una elevada proporción de especies raras ($\geq 10\%$) entre las comunidades de insectos, más de la mitad de los estudios no discuten causas acerca de la proporción de especies raras encontradas. Tal vez esto se debe a que en los mismos no se planteó el objetivo de analizar las causas de la rareza. Sin embargo, la revisión muestra que consistentemente las comunidades de insectos tienen un elevado porcentaje de especies raras.

La recolecta de insectos requiere de una amplia variedad de métodos debido al gran número de especies, hábitos de vida y objetivos de cada de estudio (Leather 2008). Sin embargo, la gran mayoría de los estudios sólo realizaron un tipo de colecta, este uso limitado de métodos podría estar relacionado con la elevada rareza entre los insectos (Longino y Nadkarni 1997). El método de recolecta es inherente al grupo taxonómico, entre más específico, es probable que se aumente la captura y se represente mejor tanto la riqueza de especies, así como la distribución

de abundancias entre las especies; por ejemplo, trampas cebadas con excremento (coprotrampas) son empleadas para la captura de escarabajos de la subfamilia Scarabaeinae cuyo porcentaje de rareza fue relativamente bajo (ej. <10%, Navarrete y Halffter 2008).

Por otro lado, se observó una escasez de trabajos destinados a probar las hipótesis que ocasionan la rareza de insectos. Solamente dos estudios plantearon y probaron alguna hipótesis de rareza, mientras que en el 70% a pesar de tener altos porcentajes de especies raras, no discutieron ninguna hipótesis para explicar dicha rareza, en el resto, el submuestreo y especies turistas fueron las causas más discutidas. Esto sugiere que a pesar de que las especies raras pueden estar presentes en grandes proporciones en una comunidad, conocer las causas que generan esta rareza también puede estar en función de los objetivos en cada estudio (Queheillalt *et al.* 2002).

Ante esta situación, surgen interrogantes como ¿por qué pocos trabajos, no sólo en insectos sino en el amplio panorama que representa la flora y fauna tropical, ponen a prueba las hipótesis de rareza? Un acercamiento a responder esta cuestión está desde el propio diseño de la investigación. De acuerdo con Gaston (1994), factores metodológicos (esfuerzo de muestreo y análisis estadísticos) y factores ecológicos como la distribución espacial de las especies, recambio temporal o variables ambientales se deben tomar en cuenta a la hora de investigar la rareza.

CONCLUSIÓN

La alta proporción de especies raras en las comunidades de insectos es un patrón constante en la mayoría de los grupos de insectos, pero las variables y causas asociadas a esta rareza son diferentes. Los datos sugieren una tendencia hacia la disminución de rareza con el incremento de la precipitación y abundancia, mientras que la riqueza mostró un efecto contrario. Para las especies en general la variable con mayor efecto fue la abundancia, para coleópteros fue la riqueza y para himenópteros fue la precipitación. Los resultados de esta revisión muestran que

pocos estudios discuten hipótesis para explicar la rareza que obtuvieron y aún más escasos son los que prueban dichas hipótesis. Conocer porqué las especies raras están presentes en grandes proporciones en las comunidades de insectos dependerá directamente de los objetivos planteados para cada estudio. Especies fuera de su hábitat o rango de distribución y submuestreo fueron las hipótesis más discutidas para explicar la rareza. No obstante, factores ajenos los cuales no pudieron ser cuantificados en el análisis (ej. esfuerzo de muestreo) pueden tener un efecto importante en la rareza de insectos. Se considera necesario determinar los factores asociados a la rareza de insectos sometiendo a comprobación las hipótesis aquí encontradas.

AGRADECIMIENTOS

Al CONACYT por la beca de manutención (573702) otorgada al primer autor. Este trabajo se completó como parte de la tesis doctoral de Roberto Reyes González en el Doctorado en Ciencias Naturales-UAEM.

REFERENCIAS

- Abrahamczyk S, Gottleuber P, Matauschek C, Kessler M. 2011. Diversity and community composition of euglossine bee assemblages (Hymenoptera: Apidae) in western Amazonia. *Biodiversity and Conservation* 20(13):2981–3001 DOI 10.1007/s10531-011-0105-1
- Alcázar-Ruiz JA, Morón-Ríos A, Morón MA. 2003. Fauna de Coleoptera Melolonthidae de Villa Las Rosas, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana* (88):59–86.
- Allison A, Samuelson GA, Miller SE. 1993. Patterns of beetle species diversity in New Guinea rain forest as revealed by canopy fogging: preliminary findings. *Selbyana* 14:16–20.
- Allison A, Samuelson GA, Miller SE. 1997. Patterns of beetle species diversity in *Castanopsis acuminatissima* (Fagaceae). Trees studied with canopy fogging techniques in mid-montane New Guinea rain forest. In: Stork NE, Adis J, Didham RK, eds. *Canopy Arthropods*. London: Chapman and Hall, 224–236.

- Alvarado F, Escobar F, Montero-Muñoz J. 2014. Diversity and biogeographical makeup of the dung beetle communities inhabiting two mountains in the Mexican Transition Zone. *Organisms Diversity y Evolution* 14(1):105–114 DOI 10.1007/s13127-013-0148-0.
- Andresen E. 2005. Effects of Season and Vegetation Type on Community Organization of Dung Beetles in a Tropical Dry Forest 1. *Biotropica: The Journal of Biology and Conservation* 37(2):291–300 DOI 10.1111/j.1744-7429.2005.00039.x.
- Andresen E. 2008. Dung beetle assemblages in primary forest and disturbed hábitats in a tropical dry forest landscape in western Mexico. *Journal of Insect Conservation* 12(6):639–650 DOI 10.1007/s10841-007-9100-y.
- Arellano L, Favila ME, Huerta C. 2005. Diversity of dung and carrion beetles in a disturbed Mexican tropical montane cloud forest and on shade coffee plantations. *Biodiversity and Conservation* 14(3):601–615 DOI 10.1007/s10531-004-3918-3.
- Basset Y. 1999. Diversity and abundance of insect herbivores collected on *Castanopsis acuminatissima* (Fagaceae) in New Guinea: relationships with leaf production and surrounding vegetation. *European Journal of Entomology* 96(4):381–391.
- Bickel DJ. 1999. What museum collections reveal about species accumulation, richness, and rarity: an example from the Diptera. In: Ponder W, Lunney D, eds. *The other 99%: the conservation and biodiversity of invertebrates*. Mosman: Society of New South Wales, 174–181.
- Borges PA, Uglan KI, Dinis F, Gaspar C. 2008. Insect and spider rarity in an oceanic island (Terceira, Azores): true rare and pseudo-rare species. In: Fattorini S, ed. *Insect ecology and conservation*. Kerala: Research Signpost, 47–70.

- Bouchard P, Grebennikov VV, Smith ABT, Douglas H. 2017. Biodiversity of Coleoptera. In: Footit RG, Adler PH eds. *Insect biodiversity: science and society*. West Sussex: John Wiley and Sons, 337–417.
- Braga RF, Korasaki V, Andresen E, Louzada J. 2013. Dung beetle community and functions along a hábitat-disturbance gradient in the Amazon: a rapid assessment of ecological functions associated to biodiversity. *PLoS One* 8(2):e57786. DOI 10.1371/journal.pone.0057786.
- Caballero U, León-Cortés JL. 2012. High diversity beetle assemblages attracted to carrion and dung in threatened tropical oak forests in Southern Mexico. *Journal of Insect Conservation* 16(4):537–547 DOI 10.1007/s10841-011-9439-y.
- Campos-Bueno NA. 2012. Fauna de cléridos (Coleoptera: Cleridae) de Huaxtla, Tlaquiltenango, Morelos. Bachelor thesis, Autonomous University of the State of Morelos, México.
- Campos RC, Hernández MIM. 2013. Dung beetle assemblages (Coleoptera: Scarabaeinae) in Atlantic forest fragments in southern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 57(1):47–54 DOI 10.1590/S0085-56262013000100008.
- Carlton C, Dean M, Tishechkin A. 2004. Diversity of two beetle taxa at a western Amazonian locality (Coleoptera: Histeridae; Staphylinidae, Pselaphinae). *The Coleopterists Bulletin* 58(2):63–170 DOI 10.1649/603.
- Cassenote S, Da Silva PG, Di Mare RA, Paladini A. 2019. Seasonality of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in Atlantic Forest sites with different levels of disturbance in southern Brazil. *Iheringia. Série Zoologia* 109:1–9 DOI 10.1590/1678-4766e2019035.

- Castaño-Meneses G, Benrey B, Palacios Vargas JG. 2009. Diversity and temporal variation of ants (Hymenoptera: Formicidae) from Malaise traps in a tropical deciduous forest. *Sociobiology* 54(2):633–645.
- Chung AYC, Eggleton P, Speight MR, Hammond PM, Chey VK. 2000. The diversity of beetle assemblages in different hábitat types in Sabah, Malaysia. *Bulletin of Entomological Research* 90(6):475–496 DOI 10.1017/s0007485300000602.
- Coddington JA, Agnarsson I, Miller JA, Kuntner M, Hormiga G. 2009. Undersampling bias: the null hypothesis for singleton species in tropical arthropod surveys. *Journal of Animal Ecology* 78(3):573–584 DOI 10.1111/j.1365-2656.2009.01525.x.
- Corona-López AM, Reza-Pérez EV, Toledo-Hernández VH, Flores-Palacios A, MacRae TC, Westcott RL, Hespeneheide HA, Bellamy CL. 2017. Diversity of Buprestidae (Coleoptera) from El Limón de Cuauhichinola, Tepalcingo, Morelos, México. *The Pan Pacific Entomology* 93(2):71–83 DOI 10.3956/2017-93.2.71.
- Cotgreave P. 1993. The relationship between body size and population abundance in animals. *Trends in Ecology and Evolution* 8(7):244–248 DOI 10.1016/0169-5347(93)90199-Y.
- Crawley MJ. 1993. *Glim for Ecologists*. Oxford: Blackwell.
- Crawley MJ. 2015. *Statistics: an introduction using R. 2nd Edition*. Chichester: John Wiley and Sons.
- Da Silva PG, Di Mare RA. 2012. Escarabeíneos copro-necrófagos (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae) de fragmentos de Mata Atlântica em Silveira Martins, Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia. Série Zoologia* 102(2):197–205 DOI 10.1590/S0073-47212012000200012.
- Da Silva PG, Vaz-de-Mello FZ, Di Mare RA. 2013. Diversity and seasonality of Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) in forest fragments in Santa Maria, Rio Grande do Sul,

- Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 85(2):679–697 DOI 10.1590/S0001-37652013005000033.
- Davis AJ, Sutton SL, Brendell MJD. 2011. Vertical distribution of beetles in a tropical rainforest in Sulawesi: the role of the canopy in contributing to biodiversity. *Sepilok Bulletin* 13(14):59–83.
- Deloya C, Madora M, Covarrubias MD. 2013. Scarabaeidae y Trogidae (Coleoptera) necrófilos de Acahuizotla, Guerrero, México. *Revista Colombiana de Entomología* 39(1):88–94.
- Dennis RLH, Dapporto L, Hardy PB. 2012. Nestedness in island faunas: novel insights into island biogeography through butterfly community profiles of colonization ability and migration capacity. *Journal of Biogeography* 39(8):1412–1426 DOI 10.1111/j.1365-2699.2012.02698.x.
- DeVries PJ. 1988. Stratification of fruit-feeding nymphalid butterflies in a Costa Rican rainforest. *Journal of Research on the Lepidoptera* 26(1–4):98–108.
- DeVries PJ, Murray D, Lande R. 1997. Species diversity in vertical, horizontal, and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society* 62(3):343–364 DOI 10.1111/j.1095-8312.1997.tb01630.x.
- DeVries PJ, Walla TR. 2001. Species diversity and community structure in Neotropical fruit-feeding butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society* 74(1):1–15 DOI 10.1111/j.1095-8312.2001.tb01372.x.
- DeVries PJ, Walla TR, Greeney HF. 1999. Species diversity in spatial and temporal dimensions of fruit-feeding butterflies from two Ecuadorian rainforests. *Biological Journal of the Linnean Society* 68(3):333–353 DOI 10.1111/j.1095-8312.1999.tb01175.x.
- Do Carmo Costacurta N, Marinoni RC, De Carvalho CJ. 2003. Fauna de Muscidae (Diptera) em três localidades do Estado do Paraná, Brasil, capturada por armadilha

- Malaise. *Revista Brasileira de Entomologia* 47(3):389–397 DOI 10.1590/S0085-56262003000300005.
- Enquist BJ, Feng X, Boyle B, Maitner B, Newman EA, Jørgensen PM, Roehrdanz PR, Thiers BM, Burger JR, Corlett RT, Couvreur TLP, Dauby G, Donoghue JC, Foden W, Lovett JC, Marquet PA, Merow C, Midgley G, Morueta-Holme N, Neves DM, Oliveira-Filho AT, Kraft NJB, Park DS, Peet RK, Pillet M, Serra-Diaz JM, Sandel B, Schildhauer M, Šímová I, Violle C, Wieringa JJ, Wisser SK, Hannah L, Svenning JC, McGill BJ. 2019. The commonness of rarity: Global and future distribution of rarity across land plants. *Science advances*, 5(11): eaaz0414.
- Escobar F. 2004. Diversity and composition of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages in a heterogeneous Andean landscape. *Tropical Zoology* 17(1):123–136 DOI 10.1080/03946975.2004.10531202.
- Fagundes CK, Di Mare RA, Wink C, Manfio D. 2011. Diversity of the families of Coleoptera captured with pitfall traps in five different environments in Santa Maria, RS, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 71(2):381–390 DOI 10.1590/S1519-69842011000300007.
- Fattorini S, Di Giulio A. 2013. Should we correct rarity measures for body size to evaluate arthropod vulnerability? Insights from Mediterranean tenebrionid beetles. *Biodiversity and Conservation* 22:2805–2819. DOI 10.1007/s10531-013-0556-7
- Feeny P. 1976. Plant apparency and chemical defense. In: Wallace J, Mansell R. eds. *Biochemical interaction between plants and insects*. Boston: Springer, 1–40.
- Fick SE, Hijman, RJ. 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37(12):4302–4315 DOI 10.1002/joc.5086.

- Footitt RG, Adler PH. 2017. *Insect biodiversity: science and society, volume I*. Chichester: John Wiley and Sons.
- Gaston KJ. 1994. *Rarity*. London: Chapman and Hall.
- Goerck JM. 1997. Patterns of rarity in the birds of the atlantic forest of Brazil. *Conservation Biology* 11(1):112–118 DOI 10.1046/j.1523-1739.1997.95314.x.
- Gómez-Cifuentes A, Munevar A, Gimenez VC, Gatti MG, Zurita GA. 2017. Influence of land use on the taxonomic and functional diversity of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in the southern Atlantic forest of Argentina. *Journal of Insect Conservation* 21(1):147–156 DOI 10.1007/s10841-017-9964-4.
- González-Soriano E, Noguera FA, Zaragoza-Caballero S, Ramírez-García E. 2009. Odonata de un bosque tropical caducifolio: sierra de San Javier, Sonora, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80(2):341–348 DOI 10.22201/ib.20078706e.2009.002.622.
- González-Soriano E, Noguera FA, Zaragoza-Caballero S, Morales-Barrera MA, Ayala-Barajas R, Rodríguez-Palafox A, Ramírez-García E. 2008. Odonata diversity in a tropical dry forest of Mexico, Sierra de Huautla, Morelos. *Odonatologica* 37(4):305–315.
- Gregory RD, Gaston KJ. 2000. Explanations of commonness and rarity in British breeding birds: separating resource use and resource availability. *Oikos* 88(3):515-526.
- Halffter G, Pineda E, Arellano L, Escobar F. 2007. Instability of copronecrophagous beetle assemblages (Coleoptera: Scarabaeinae) in a mountainous tropical landscape of Mexico. *Environmental Entomology* 36(6):1397–1407 DOI 10.1603/0046-225X(2007)36[1397:IOCBAC]2.0.CO;2.
- Hayes L, Mann D J, Monastyrskii AL, Lewis OT. 2009. Rapid assessments of tropical dung beetle and butterfly assemblages: contrasting trends along a forest disturbance gradient. *Insect Conservation and Diversity* 2(3):194–203 DOI 10.1111/j.1752-4598.2009.00058.x.

- Hernández MI, Barreto PS, Costa VH, Creao-Duarte AJ, Favila ME. 2014. Response of a dung beetle assemblage along a reforestation gradient in Restinga forest. *Journal of Insect Conservation* 18(4):539–546 DOI 10.1007/s10841-014-9645-5.
- Hernández MIM, Vaz-de-Mello FZ. 2009. Seasonal and spatial species richness variation of dung beetle (Coleoptera, Scarabaeidae s. str.) in the Atlantic Forest of southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 53(4):607–613 DOI 10.1590/S0085-56262009000400010.
- Hernández-Villalba N. 2013. Diversidad de Buprestidae (Insecta: Coleoptera) en Selva Baja Caducifolia de Huaxtla, Tlaquiltenango, Morelos. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, México.
- Hilt N, Brehm G, Fiedler K. 2006. Diversity and ensemble composition of geometrid moths along a successional gradient in the Ecuadorian Andes. *Journal of Tropical Ecology* 22(2):155–166 DOI 10.1017/S0266467405003056Publ.
- Hopkins GW, Thacker JJ, Dixon AFG, Waring P, Telfer MG. 2002. Identifying rarity in insects: the importance of host plant range. *Biological Conservation* 105(3):293–307 DOI 10.1016/S0006-3207(01)00203-8.
- Hubbell SP. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton: University Press.
- Jaramillo VJ, Martínez-Yrizar A, Sanford-Jr RL. 2011. Primary productivity and biogeochemistry of seasonally dry tropical forests. In: Dirzo R, Young HS, Mooney HA, Ceballos G, eds. *Seasonally dry tropical forests*. Washington, D.C.: Island Press/Center for Resource Economics, 109–128.
- Jiménez-Sánchez E, Zaragoza-Caballero S, Noguera FA. 2009. Variación temporal de la diversidad de estafilínidos (Coleoptera: Staphylinidae) nocturnos en un bosque tropical

- caducifolio de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80(1):157–168 DOI 10.22201/ib.20078706e.2009.001.593.
- Jones RW, O'brien CW, Ruiz-Montoya L, Gómez-Gómez B. 2008. Insect diversity of tropical montane forests: diversity and spatial distribution of weevils (Coleoptera: Curculionidae) inhabiting leaf litter in southern Mexico. *Annals of the Entomological Society of America* 101(1):128–139 DOI 10.1603/0013-8746(2008)101[128:IDOTMF]2.0.CO;2.
- Jorge CM, Marinoni L, Marinoni, RC. 2007. Diversidade de Syrphidae (Diptera) em cinco áreas com situações florísticas distintas no Parque Estadual Vila Velha em Ponta Grossa, Paraná. *Iheringia Série Zoologia* 97(4):452–460.
- Kunin WE, Gaston KJ. 1993. The biology of rarity: patterns, causes and consequences. *Trends in Ecology and Evolution* 8:298–301.
- Lara-Pérez LA, Campos-Domínguez J, Díaz-Fleischer F, Adame-García J, Andrade-Torres A. 2017. Species richness and abundance of Saturniidae (Lepidoptera) in a tropical semi-deciduous forest of Veracruz, Mexico and the influence of climatic variables. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88(1):173–182 DOI 10.1016/j.rmb.2016.10.020.
- Leather SR. 2008. Insect sampling in forest ecosystems. John Wiley and Sons.
- Linzmeier AM, Ribeiro-Costa CS, Marinoni RC. 2006. Fauna de Altícini (Newman) (Coleoptera, Chrysomelidae, Galerucinae) em diferentes estágios sucessionais na Floresta com Araucária do Paraná, Brasil: diversidade e estimativa de riqueza de espécies. *Revista Brasileira Entomologia* 50(1):101–109 DOI 10.1590/S0085-56262006000100015.
- Longino JT, Coddington JA, Colwell RK. 2002. The ant fauna of a tropical rain forest: estimating species richness three different ways. *Ecology* 83(6):689–702 DOI 10.1890/0012-9658(2002)083[0689:TAFOAT]2.0.CO;2.

- Longino JT, Nadkarni NM. 1990. A comparison of ground and Canopy leaf litter ants (Hymenoptera: Formicidae) in a Neotropical montane forest. *Psyche* 97(1):81–93 DOI 10.1155/1990/36505.
- Lopes J, Korasaki V, Catelli LL, Marçal VV, Nunes MPB. 2011. A comparison of dung beetle assemblage structure (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) between an Atlantic forest fragment and adjacent abandoned pasture in Paraná, Brazil. *Zoologia (Curitiba)* 28(1):72–79 DOI 10.1590/S1984-46702011000100011.
- Lucky A, Erwin TL, Witman JD. 2002. Temporal and spatial diversity and distribution of arboreal Carabidae (Coleoptera) in a western Amazonian rain forest. *Biotropica* 34(3):376–386 DOI 10.1111/j.1744-7429.2002.tb00551.x.
- Luna-Reyes MM, Llorente-Bousquets J, Luis-Martínez A. 2008. Papilionoidea de la Sierra de Huautla, Morelos y Puebla, México (Insecta: Lepidoptera). *Revista de Biología Tropical* 56(4):1677–1716 DOI 10.15517/RBT.V56I4.5754.
- Luna-Reyes MM, Llorente-Bousquets J, Luis-Martínez A, Vargas-Fernández I. 2010. Composición faunística y fenología de las mariposas (Rhopalocera: Papilionoidea) de Cañón de Lobos, Yautepec, Morelos, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81(2):315–342 DOI 10.22201/ib.20078706e.2010.002.257.
- Magurran AE. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton: University Press.
- Marinoni L, Miranda GFG, Thompson FC. 2004. Abundância e riqueza de espécies de Syrphidae (Diptera) em áreas de borda e interior de floresta no Parque Estadual de Vila Velha, Ponta Grossa, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 48(4):553–559 DOI 10.1590/S0085-56262004000400019.
- Marquis RJ. 1991. Herbivore fauna of Piper (Piperaceae) in a Costa Rican wet forest: diversity, specificity, and impact. In: Price PW, Lewinsohn TM, Fernandes GW, Benson WW,

- eds. *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*, New York: John Wiley and Sons, 179–208.
- Martínez-Hernández J. G. 2013. Diversidad de la familia Cerambycidae (Coleoptera) en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, México
- Martínez-Hernández JG, Brailovsky H, Corona-López AM, Flores-Palacios A, Toledo-Hernández VH. 2020. Diversidad y estacionalidad de Coreidae (Hemiptera: Heteroptera) en el bosque tropical caducifolio en Morelos, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 91 (2020) e913244 DOI 10.22201/ib.20078706e.2020.91.3244.
- Martínez-Hernández JG, Corona-López AM, Flores-Palacios A, Rös M, Toledo-Hernández VH. 2019. Seasonal diversity of Cerambycidae (Coleoptera) is more complex than thought: evidence from a tropical dry forest of Mexico. *PeerJ* 7:e7866 DOI 10.7717/peerj.7866.
- Martínez NJ, Franz NM, Acosta JA. 2009. Structure of the scarab beetle fauna (Coleoptera: Scarabaeoidea) in forest remnants of western Puerto Rico. *Entomotropica* 24(1):1–9.
- McGill BJ, Etienne RS, Gray JS, Alonso D, Anderson MJ, Benecha HK, Hurlbert AH. 2007. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters* 10(10):995–1015 DOI 10.1111/j.1461-0248.2007.01094.x.
- Mora-Aguilar EF, Montes de Oca E. 2009. Escarabajos necrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae y Trogidae) de la región central baja de Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana* 25(3):569–588 DOI 10.21829/azm.2009.253662.
- Morón-Ríos A, Morón MA. 2001. La fauna de Coleoptera Melolonthidae de la reserva de la biosfera " El Triunfo", Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana* (84):1–25 DOI 10.21829/azm.2001.84841836.

- Muñoz-López NZ, Andrés-Hernández AR, Carrillo-Ruiz H, Rivas-Arancibia SP. 2016. Coleoptera associated with decaying wood in a tropical deciduous forest. *Neotropical Entomology* 45(4):341–350 DOI 10.1007/s13744-016-0367-0.
- Murray BR, Lepschi BJ (2004) Are locally rare species abundant elsewhere in their geographical range? *Austral Ecology* 29:287–293.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GA, Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403(6772):853–858 DOI 10.1038/35002501.
- Navarrete D, Halffter G. 2008. Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) diversity in continuous forest, forest fragments and cattle pastures in a landscape of Chiapas, Mexico: the effects of anthropogenic changes. *Biodiversity and Conservation* 17(12):2869–2898 DOI 10.1007/s10531-008.
- Nemesio A, Silveira FA. 2006. Edge effects on the orchid-bee fauna (Hymenoptera: Apidae) at a large remnant of Atlantic Rain Forest in southeastern Brazil. *Neotropical Entomology* 35(3):313–323 DOI 10.1590/S1519-566X2006000300004.
- Noguera FA, Chemsak JA, Zaragoza-Caballero S, Rodríguez-Palafox A, Ramírez-García E, González-Soriano E, Ayala R. 2002. Diversity of the family Cerambycidae (Coleoptera) of the tropical dry forest of Mexico, Sierra de Huautla, Morelos. *Annals of the Entomological Society of America* 95(5):617–627 DOI 10.1603/0013-8746(2002)095.
- Noguera FA, Chemsak JA, Zaragoza-Caballero S, Rodríguez-Palafox A, Ramírez-García E, González-Soriano E, Ayala R. 2007. A faunal of Cerambycidae (Coleoptera) from one region with tropical dry forest in Mexico: San Buenaventura. *The Pan-Pacific Entomology* 83(4):296–314 DOI 10.3956/2007-14.1.
- Noguera FA, Ortega-Huerta MA, Zaragoza-Caballero S, González-Soriano E, Ramírez-García E. 2009. A faunal of Cerambycidae (Coleoptera) from one region with tropical dry forest

- in Mexico: Sierra de San Javier, Sonora. *The Pan-Pacific Entomology* 82(4):70–90 DOI 10.3956/2009-04.1.
- Noguera FA, Ortega-Huerta MA, Zaragoza-Caballero S, González-Soriano E, Ramírez-García E. 2018. Species richness and abundance of Cerambycidae (Coleoptera) in Huatulco, Oaxaca, Mexico; relationships with phenological changes in the tropical dry forest. *Neotropical Entomology* 47(4):457–469 DOI 10.1007/s13744-017-0534-y.
- Noguera FA, Zaragoza-Caballero S, Rodríguez-Palafox A, González-Soriano E, Ramírez-García E, Ayala R, Ortega-Huerta MA. 2012. Cerambícidos (Coleoptera: Cerambycidae) del bosque tropical caducifolio en Santiago Domingullo, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83(3):611–622 DOI 10.7550/rmb.25088.
- Novais S, Evangelista LA, Reis-Júnior R, Neves FS. 2016. How does dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) diversity vary along a rainy season in a tropical dry forest? *Journal of Insect Science* 16(1):1–6 DOI 10.1093/jisesa/iew069.
- Novotny V, Basset Y. 2000. Rare species in communities of tropical insect herbivores: pondering the mystery of singletons. *Oikos* 89(3):564–572 DOI 10.1034/j.1600-0706.2000.890316.x.
- Nyeko P. 2009. Dung beetle assemblages and seasonality in primary forest and forest fragments on agricultural landscapes in Budongo, Uganda. *Biotropica* 41(4):476–484 DOI 10.1111/j.1744-7429.2009.00499.x.
- Olson DM, Dinerstein E, Wikramanayake ED, Burgess ND, Powell GV, Underwood EC, D'amico JA, Itoua I, Strand HE, Morrison JC, Loucks CJ, Allnutt TF, Ricketts TH, Kura Y, Lamoreux JF, Wettengel WW, Hedao P, Kassem KR. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience* 51(11): 933–938

- DOI 10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2. Discharged February-2020, <https://www.worldwildlife.org/publications/terrestrial-ecoregions-of-the-world>
- Ødegaard F. 2004. Species richness of phytophagous beetles in the tropical tree *Brosimum utile* (Moraceae): the effects of sampling strategy and the problem of tourists. *Ecological Entomology* 29(1):76–88 DOI 10.1111/j.0307-6946.2004.00580.x.
- Pedraza M, Márquez J, Gómez-Anaya J. 2010. Estructura y composición de los ensamblajes estacionales de coleópteros (Insecta: Coleoptera) del bosque mesófilo de montaña en Tlanchinol, Hidalgo, México, recolectados con trampas de intercepción de vuelo. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81(2):437–456 DOI 10.22201/ib.20078706e.2010.002.234.
- Pérez-De la Cruz M, Equihua-Martínez A, Romero-Nápoles J, Sánchez-Soto S, García-López E. 2009. Diversidad, fluctuación poblacional y plantas huésped de escolitinos (Coleoptera: Curculionidae) asociados con el agroecosistema cacao en Tabasco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80(3):779–791 DOI 10.22201/ib.20078706e.2009.003.173.
- Pérez-De la Cruz M, Hernández-May MA, Pérez De la Cruz D, Sánchez-Soto S. 2016. Scolytinae y Platypodinae (Coleoptera: Curculionidae) de dos áreas de conservación en Tabasco, México. *Revista de Biología Tropical* 64(1):319–326 DOI 10.15517/rbt.v64i1.15931.
- Pérez-Hernández CX, Zaragoza-Caballero S. 2015. Diversidad alfa y beta de Cantharidae (Coleoptera) en el bosque tropical caducifolio de la vertiente del Pacífico mexicano. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86(3):771–781 DOI 10.1016/j.rmb.2015.07.001.

- Peruquetti RC, Campos LA DO, Coelho CDP, Abrantes CVM, Lisboa LCDO. 1999. Abelhas Euglossini (Apidae) de áreas de Mata Atlântica: abundância, riqueza e aspectos biológicos. *Revista Brasileira de Zoologia* 16(2):101–118.
- Pitzalis M., Amore V, Montalto F, Luiselli L, Bologna MA. 2014. Rarity of blister beetles (Coleoptera: Meloidae) in Southern Africa correlates with their phylogeny and trophic habits, but not body size. *European Journal of Entomology* 111(4):529–535 DOI 10.14411/eje.2014.058.
- Preston F.W. 1948. The commonness, and rarity, of species. *Ecology* 29(3):254–283 DOI 10.2307/1930989.
- Preston FW. 1962. *The canonical distribution of commonness and rarity: Part I. Ecology* 43(2):185–215.
- Price PW, Diniz IR, Morais HC, Marques ESA. 1995. The abundance of insect herbivore species in the tropics: the high local richness of rare species. *Biotropica* 27(4):468–478. DOI 10.2307/2388960
- Queheillalt DM, Cain III JW, Taylor DE, Morrison ML, Hoover SL, Tuatoo–Bartley N, Ruggie L, Christopherson K, Hulst MD, Harris MR, Keough HL. 2002. The exclusion of rare species from community-level analyses. *Wildlife Society Bulletin* 30:756–759.
- Rabinowitz D. 1981. Seven forms of rarity. In: Syngé H ed, *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation*. Chichester: John Wiley and Sons, 205–217.
- Rabinowitz D, Rapp JK, Dixon PM. 1984. Competitive abilities of sparse grass species: means of persistence or cause of abundance. *Ecology* 65(4):1144–1154 DOI 10.2307/1938322.
- Rainio J. 2012. Distribution and community composition of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in Ranomafana National Park, Madagascar. *International Journal of Tropical Insect Science* 32(2):69–77 DOI 10.1017/S1742758412000124.

- Rainio J. 2013. Seasonal variation of carabid beetle (Coleoptera: Carabidae) abundance and diversity in Ranomafana National Park, Madagascar. *Journal of Entomology and Zoology Studies* 1(5):92–98.
- Rasmussen C. 2009. Diversity and abundance of orchid bees (Hymenoptera: Apidae, Euglossini) in a tropical rainforest succession. *Neotropical Entomology* 38(1):66–73 DOI 10.1590/S1519-566X2009000100006.
- Rendón-Santiago AV. 2012. Caracterización de la estructura de la comunidad de cerambícidos (Coleoptera: Cerambycidae) en Huaxtla, Morelos. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, México.
- Reyes-González R. 2014. Los escarabajos joya (Coleoptera: Buprestidae) y su distribución temporal en la selva baja caducifolia de Coaxitlán, Tlaquiltenango, Morelos. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, México.
- Reyes-González R. 2017. Comparación de la familia Buprestidae (Insecta: Coleoptera) capturada con cuatro diferentes trampas y recolecta directa en la selva baja caducifolia de San Andrés de la Cal, Tepoztlán, Morelos. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, México.
- Reyes-Novelo, E, Delfín-González H, Morón MÁ. 2007. Copro-necrophagous beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) diversity in an agroecosystem in Yucatan, Mexico. *Revista de Biología Tropical* 55(1):83–99 DOI 10.15517/rbt.v55i1.6059.
- Rodríguez JM, Rodríguez-Vélez B, Zaragoza-Caballero S, Noguera FA, González-Soriano E, Ramírez-García E. 2010. Diversity of Encyrtidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) collected with Malaise traps in the tropical dry forest of San Javier, Sonora, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81(3):813–822 DOI 10.22201/ib.20078706e.2010.003.651.

- Rodríguez-Vélez B, Woolley JB. 2005. La fauna de la familia Encyrtidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) en el bosque tropical caducifolio de la sierra de Huautla, Morelos, México. *Folia Entomológica Mexicana* 44(1):147–155.
- Rodríguez-Vélez B, Zaragoza-Caballero S, Noguera FA, González-Soriano E, Ramírez-García E, Rodríguez-Palafox A, Ayala R. 2011. Diversidad de avispas parasitoides de la familia Encyrtidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) del bosque tropical caducifolio en San Buenaventura, Jalisco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82(3):836–843 DOI 10.22201/ib.20078706e.2011.3.696.
- Rodríguez-Vélez B, Zaragoza-Caballero S, Rodríguez JM. 2009. Diversidad de Encyrtidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) y otras familias de Hymenoptera obtenidas con trampas Malaise en el bosque tropical caducifolio de la región de Huatulco, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80(3):709–719 DOI 10.22201/ib.20078706e.2009.003.167.
- Roque F, Da Mata RA, Tidon R. 2013. Temporal and vertical drosophilid (Insecta; Diptera) assemblage fluctuations in a neotropical gallery forest. *Biodiversity and Conservation* 22(3):657–672 DOI 10.1007/s10531-013-0433-4.
- Ryder Wilkie KT, Mertl AL, Traniello JFA. 2010. Species diversity and distribution patterns of the ants of Amazonian Ecuador. *PLoS ONE* 5:e13146. DOI 10.1371/journal.pone.0013146.
- Rös M, Escobar F, Halffter G. 2012. How dung beetles respond to a human-modified variegated landscape in Mexican cloud forest: a study of biodiversity integrating ecological and biogeographical perspectives. *Diversity and Distributions* 18(4):377–389 DOI 10.1111/j.1472-4642.2011.00834.x.

- Sackis GD, Morais ABB. 2008. Butterflies (Lepidoptera: Hesperioidea and Papilionoidea) from Universidade Federal de Santa Maria campus, Santa Maria, Rio Grande do Sul. *Biota Neotropica* 8(1):151–158 DOI 10.1590/S1676-06032008000100018.
- Sarmiento-Cordero MA, Ramírez-García E, Contreras Ramos A. 2010. Diversidad de la familia Syrphidae (Diptera) en la Estación de Biología “Chamela”. Jalisco, México. *Dugesiana* 17(2):197–207.
- Scharff N, Coddington JA, Griswold CE, Hormiga G, Bjørn P de P. 2003. When to quit? Estimating spider species richness in a northern European deciduous forest. *Journal of Arachnology* 31:246–273.
- Scheffler PY. 2005. Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) diversity and community structure across three disturbance regimes in eastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 21(1):9–19 DOI 10.1017/S0266467404001683.
- Schoener TW. 1987. The geographical distribution of rarity. *Oecologia* 74(2):161–173 DOI 10.1007/bf00379356.
- Schulze CH, Linsenmair EK, Fiedler K. 2001. Understory versus canopy: patterns of vertical stratification and diversity among Lepidoptera in a Bornean rain forest. *Plant Ecology* 153(1–2):133–152 DOI 10.1023/A:1017589711553.
- Sgarbi LF, Melo AS. 2018. You don't belong here: explaining the excess of rare species in terms of hábitat, space and time. *Oikos* 127:497–506.
- Shahabuddin, Hidayat P, Manuwoto S, Noerdjito WA, Tschardtke T, Schulze CH. 2010. Diversity and body size of dung beetles attracted to different dung types along a tropical land-use gradient in Sulawesi, Indonesia. *Journal of Tropical Ecology* 26(1):53–65 DOI 10.1017/S0266467409990423.

- Silva FAB, Costa CMQ, Moura RC, Farias AI. 2010. Study of the dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) community at two sites: Atlantic forest and clear-cut, Pernambuco, Brazil. *Environmental Entomology* 39(2):359–367 DOI 10.1603/EN09180.
- Silva FAB, Hernández MIM, Ide S, Moura RC. 2007. Comunidade de escarabeíneos (Coleoptera, Scarabaeidae) copro-necrófagos da região de Brejo Novo, Caruaru, Pernambuco, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 51(2):228–233 DOI 10.1590/S0085-56262007000200014.
- Slade EM, Mann DJ, Lewis OT. 2011. Biodiversity and ecosystem function of tropical forest dung beetles under contrasting logging regimes. *Biological Conservation* 144(1):166–174 DOI 10.1016/j.biocon.2010.08.011.
- Smith MD, Knapp AK. 2003. Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss. *Ecology Letters* 6(6):509–517 DOI 10.1046/j.1461-0248.2003.00454.x.
- Spector S, Ayzama S. 2003. Rapid turnover and edge effects in dung beetle assemblages (Scarabaeidae) at a Bolivian Neotropical forest-savanna Ecotone. *Biotropica* 35(3):394–404 DOI 10.1111/j.1744-7429.2003.tb00593.x.
- Stork NE, Grimbacher PS. 2006. Beetle assemblages from an Australian tropical rainforest show that the canopy and the ground strata contribute equally to biodiversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273(1596):1969–1975 DOI 10.1098/rspb.2006.3521.
- Sørensen LL, Coddington JA, Scharff N. 2002. Inventorying and estimating subcanopy spider diversity using semiquantitative sampling methods in an Afrotropical forest. *Environmental Entomology* 31:319–330.
- R Core Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria URL <https://www.R-project.org>. 2019.

- Toledo-Hernández VH, Noguera FA, Chemsak JA, Hovore FT, Giesbert EF. 2002. The cerambycid fauna of the tropical dry forest of “El Aguacero,” Chiapas, México (Coleoptera: Cerambycidae). *The Coleopterists Bulletin* 56(4):515–532 DOI 10.1649/0010-065X(2002)056[0515:TCFOTT]2.0.CO;2.
- Toledo-Hernández VH, Rifkind J, Corona-López AM, Flores-Palacios AM, Leavengood JMJr. 2015. Faunistic composition of Cleridae (Coleoptera) in El Limón de Cuauchichinola, Morelos, México. *Annals of the Entomological Society of America* 108(5):771–776 DOI 10.1093/aesa/sav039.
- Torres-Manjarrez AG. 2014. Estudio faunístico de Cerambycidae (Coleoptera) en la localidad de Coaxitlán, Tlaquiltenango, Morelos. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Estado de Morelos, México.
- Ulrich W. 2001. Ecological characteristics of rare species: the case of parasitic Hymenoptera. *Polish Journal of Ecology* 49(4):379–389.
- Vargas-Cardoso OR, Corona-López AM, López-Martínez V, Figueroa-Brito R, Toledo-Hernández VH. 2018. New host records of Cerambycidae (Coleoptera) from central Mexico. *The Pan-Pacific Entomologist* 94(2):91–103 DOI 10.3956/2018-94.2.91.
- Vásquez-Vélez LM, Bermúdez C, Chacón P, Lozano-Zambrano FH. 2010. Analysis of the richness of Staphylinidae (Coleoptera) on different scales of a sub-Andean rural landscape in Colombia. *Biodiversity and Conservation* 19(7):1917–1931 DOI 10.1007/s10531-010-9812-2.
- Vazquez LB, Gaston K. J. 2004. Rarity, commonness, and patterns of species richness: the mammals of Mexico. *Global Ecology and Biogeography* 13(6):535–542 DOI 10.1111/j.1466-822X.2004.00126.x.
- Wilson JB. 1991. Methods for fitting dominance/diversity curves. *Journal of Vegetation Science* 2(1):35–46.

- Wolda H. 1992. Trends in abundance of tropical forest insects. *Oecologia* 89(1):47–52.
- Yu J, Dobson FS. 2000. Seven forms of rarity in mammals. *Journal of Biogeography* 27(1):131–139 DOI 10.1046/j.1365-2699.2000.00366.x.
- Zaragoza-Caballero S, Ramírez-García E. 2009. Diversidad de Cantharidae, Lampyridae, Lycidae, Phengodidae y Telegeusidae (Coleoptera: Elateroidea) en un bosque tropical caducifolio de la sierra de San Javier, Sonora, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80(3):675–686 DOI 10.22201/ib.20078706e.2009.003.164.

Tablas

Tabla 1. Proporción de especies raras en cada conjunto de datos, por cada orden y nivel taxonómico inferior.

Orden	Nivel inferior reportado	n	Proporción promedio de especies raras	sd
Coleoptera		97	0.293	± 0.161
	Buprestidae	4	0.484	0.052
	Cantharidae	7	0.334	0.118
	Carabidae	3	0.354	0.065
	Cerambycidae	9	0.371	0.127
	Chrysomelidae	1	0.453	--
	Cleridae	2	0.332	--
	Coreidae	1	0.281	--
	Curculionidae	7	0.247	0.112
	Elateroidea	1	0.200	--
	Melolonthidae	2	0.325	0.035
	Scarabaeoidea	2	0.077	0.000
	Scarabeidae	35	0.210	0.107
	Varias familias	6	0.223	0.159
	Staphylinidae	2	0.304	0.005
Diptera		6	0.258	0.070
	Muscidae	3	0.215	0.068
Hemiptera		1	0.281	--
Hymenoptera		28	0.469	0.239
	Apidae	17	0.488	0.200
	Encyrtidae	4	0.802	0.098
	Formicidae	3	0.294	0.061

	Varias familias	3	0.215	0.014
Lepidoptera		10	0.299	0.131
	Papilionoidea	1	0.159	--
	Varias familias	1	0.494	--
Odonata		2	0.154	0.055
Varios ordenes		4	0.371	0.135
General		148	0.325	0.185

Tabla 2. Resultados de los modelos lineales generalizados binomiales para probar el efecto de diferentes variables en la proporción de especies raras en comunidades de insectos en general, coleópteros e himenópteros. np = no probado.

Fuente de variación	Todas las especies			Coleópteros		Himenópteros	
	g.l.	X ²	P	X ²	P	X ²	P
Altitud estandarizada	1	9.475	0.0021	8.318	0.0039	6.2400	0.0125
Latitud estandarizada	1	0.099	0.7526	11.300	0.0008	7.7600	0.0053
Precipitación estandarizada	1	33.712	0.0000	0.051	0.8215	215.2200	0.0000
Temperatura estandarizada	1	0.003	0.9541	83.235	0.0000	3.4300	0.0640
(Ln Abundancia) estandarizada	1	22.098	0.0000	3.506	0.0612	3.5900	0.0581
(Ln Riqueza) estandarizada	np	np	np	200.070	0.0000	np	np

Tabla 3. Coeficientes de los modelos lineales generalizados binomiales para probar el efecto de diferentes variables en la proporción de especies raras en comunidades de insectos en general, coleópteros e himenópteros. Sólo se muestran los coeficientes de los términos que ingresaron en cada modelo por ser significativos ($P < 0.05$).

Variable	Coeficientes		
	Todas las especies	Coleópteros	Himenópteros
Intercepto	-0.423	-0.245	-0.649
Altitud estandarizada	-0.059	0.081	0.159
Latitud estandarizada		0.052	-0.193
Precipitación estandarizada	0.075		-0.762
Temperatura estandarizada		-0.202	
(Ln Abundancia) estandarizada	-0.126		
(Ln Riqueza) estandarizada		0.458	

Tabla 4. Hipótesis asociadas a la rareza y número estudios que las refieren.

Hipótesis planteadas	Número de estudios
No discuten hipótesis acerca de las razones de la rareza que encontraron	70
Submuestreo	10
Especies muestreadas fuera de su hábitat específico o rango de distribución	15
Rareza difusiva	1
Fenología	4

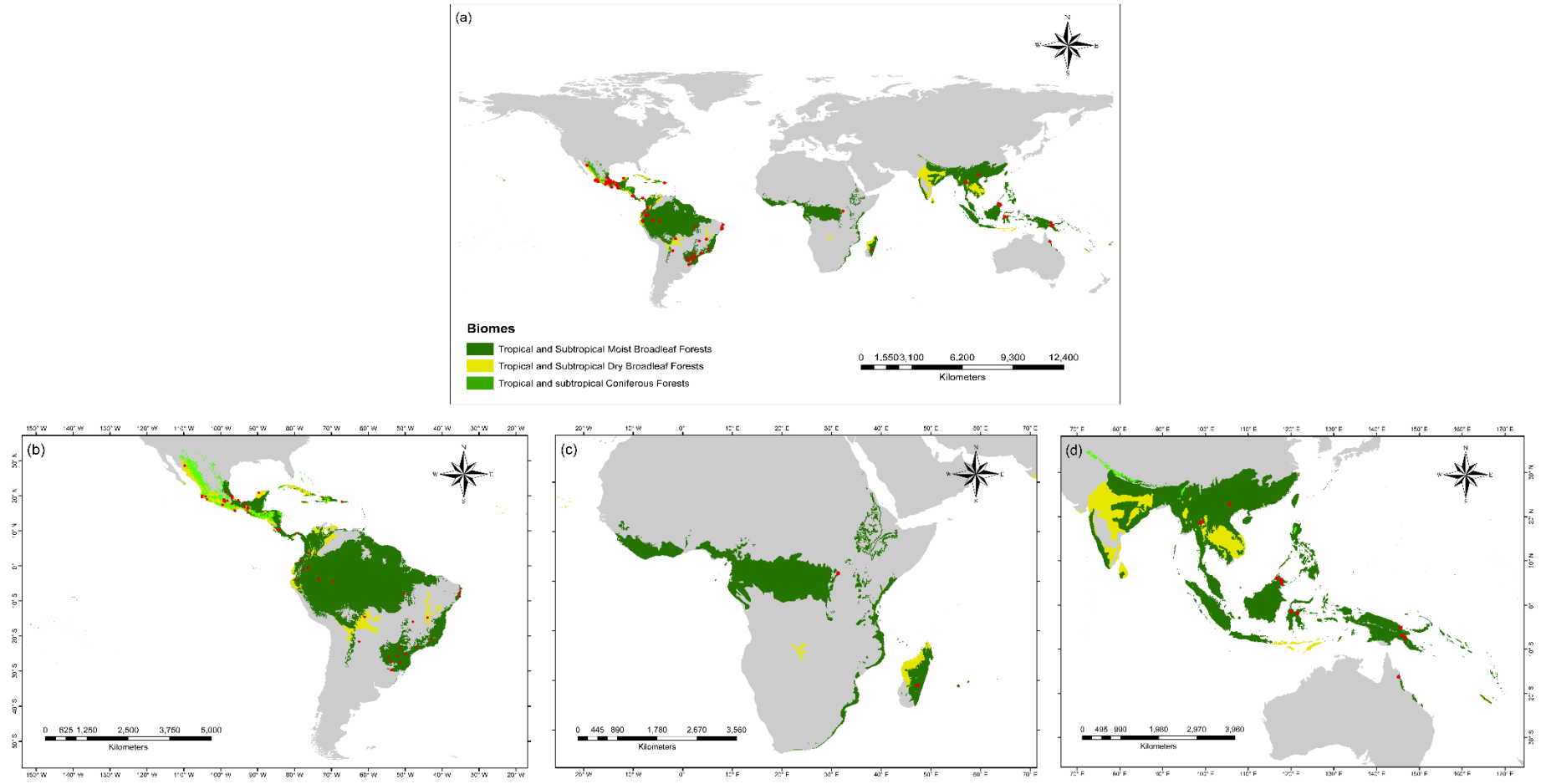


Figura 1. Georreferenciación de los estudios (puntos rojos) dentro de la regionalización de biomas establecida por Olson et al. (2001), a) acercamiento continente americano, b) continente africano, c) continentes de Asia y Oceanía.

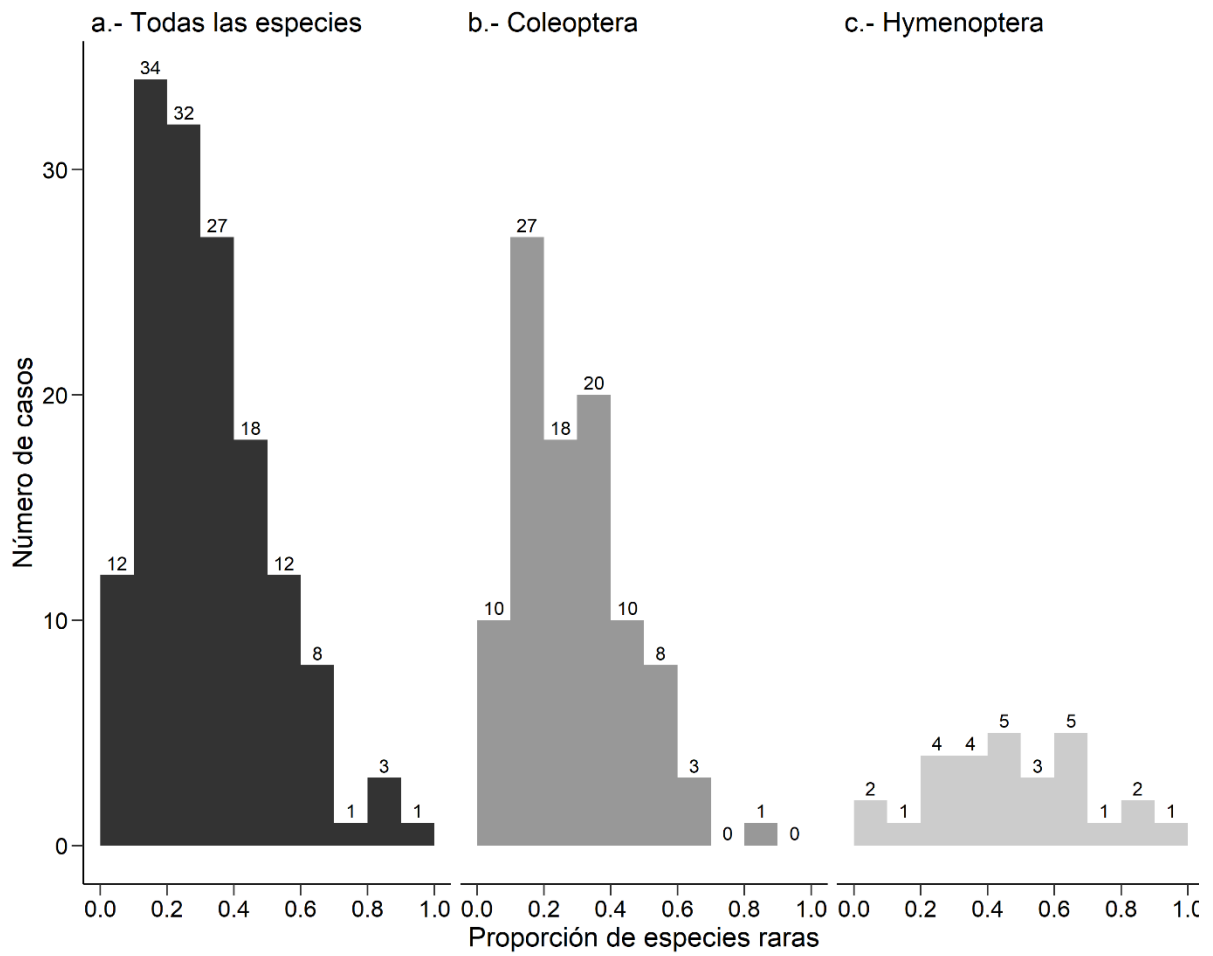


Figura 2. Proporción de especies raras para todas las especies, Coleoptera e Hymenoptera.

MATERIAL SUPLEMENTARIO

RAREZA DE ESPECIES DE INSECTOS EN BOSQUES TROPICALES: UNA REVISIÓN

Tabla S1. Atributos registrados de cada uno de los artículos. Número de especies registradas (S); Proporción de rareza; Criterio designado por el autor para definir a una especie rara (CR); Precipitación (mm) promedio durante el muestreo (pp); Temperatura (°C) promedio durante el muestreo (Temp); Altitud, elevación de la zona de estudio (Alt); Latitud (Lat); Método de recolecta utilizado y Causa de rareza.

Autor	Orden	Familia	Individuos	S	Rareza	CR	pp	Temp	Alt	Lat	Método de recolecta	Causa de rareza
DeVries 1988	Lepidoptera		182	46	0.4565	NA	4000	25.8	75	10.4	Trampas cebadas	No especificada
Longino y Nadkarni 1990	Hymenoptera	Formicidae	3998	53	0.2264	NA	2450	26.5	1550	10.3	Trampa Winkler	No especificada
Allison et al. 1993	Coleoptera		4840	633	0.5071	NA	1900	25	1230	-7	Fumigación de dosel	No especificada
Allison et al. 1997	Coleoptera		3977	418	0.6746	≤2	1900	22	1230	-7	Fumigación de dosel	No especificada
DeVries et al. 1997	Lepidoptera		6690	130	0.1538	≤4	4000	23.9	450	-1.07	Trampas cebadas	Rango de distribución/especialización de hábitat/turistas

Basset 1999	Coleoptera, Lepidoptera y Hemiptera		3390	59	0.2712	1	1900	22	1200	-7.42	Golpeando vegetación	Rango de distribución/especialización de hábitat/turistas
DeVries et al. 1999	Lepidoptera		883	91	0.3956	≤4	3500	28	236	-0.497	Trampas cebadas	No especificada
Peruquetti et al. 1999	Hymenoptera	Apidae	893	10	0.1	NA	1200	20.9	649	-20.75	Trampas cebadas	No especificada
	Hymenoptera	Apidae	308	15	0.4	NA	1250	18	450	-19.5	Trampas cebadas	No especificada
Chung et al. 2000	Coleoptera		8028	1711	0.481	NA	3100	30	51	5.75	Trampa Winkler, intercepción de vuelo y fumigación	No especificada
Novotny y Basset 2000	Orthoptera, Phasmatodea, Coleoptera, Lepidoptera y Hemiptera		80062	1050	0.2648	1	3558	26.5	200	-5.14	Recolecta manual y aspirador	Rango de distribución/especialización de hábitat/turistas
DeVries y Walla 2001	Lepidoptera		11861	128	0.2266	NA	3500	25	236	-0.497	Trampas cebadas	No especificada

Morón-Ríos y Morón 2001	Coleoptera	Melolonthidae	557	40	0.35	≤5	3044	20	2000	15.15	Trampa de luz	Rango de distribución/especialización de hábitat/turistas
Schulze et al. 2001	Lepidoptera		485	53	0.4151	<5	2000	22	700	6.05	Golpeando vegetación y trampa de luz	No especificada
Longino et al. 2002	Hymenoptera		7904	437	0.1167	1	4000	26	150	10.43	Fumigación, Malaise, Berlese y Winkler	Submuestreo
Lucky et al. 2002	Coleoptera	Carabidae	2329	318	0.2862	≤2	2400	28	248	-0.65	Fumigación de dosel	No especificada
Noguera et al. 2002	Coleoptera	Cerambycidae	3025	153	0.3137	<10	850	24.7	1000	18.46	Recolecta directa, trampa Malaise y trampa de luz	No especificada
Toledo-Hernández et al. 2002	Coleoptera	Cerambycidae	871	121	0.6364	NA	802	23.8	600	16.75	Red entomológica, golpeo de vegetación y trampa de luz	No especificada

Alcázar-Ruíz et al. 2003	Coleoptera	Melolonthidae	4029	50	0.3	NA	1251	19.8	1240	16.36	Trampa de luz	No especificada
Do Carmo Costacurta et al. 2003	Diptera	Muscidae	2001	71	0.2253	NA	1749	17.3	740	-25.67	Malaise	No especificada
	Diptera	Muscidae	3559	77	0.1428	NA	1749	17.3	915	-25.333	Malaise	No especificada
	Diptera	Muscidae	1454	65	0.2769	NA	1749	17.3	880	-25.23	Malaise	No especificada
Spector 2003	Coleoptera		4050	73	0.1232	NA	1500	25	2000	-14.58	Trampas de caída	No especificada
Carlton et al. 2004	Coleoptera	Histeridae, Staphylinidae	3465	385	0.512	≤2	3200	25	250	-0.68	Redeando y golpeando vegetación, Berlese, trampa de luz y cebadas	No especificada
Escobar 2004	Coleoptera	Scarabeidae	12027	12	0.1667	NA	4900	22	1575	1.28	Trampas de caída	No especificada
Marinoni et al. 2004	Diptera		1076	95	0.2842	NA	1500	17.8	850	-25.25	Malaise	No especificada

Ødergaard 2004	Coleoptera		3009	364	0.3819	1	3152	25.8	1350	9.28	Golpeando vegetación	Rango de distribución/especialización de hábitat/turistas
Andresen 2005	Coleoptera	Scarabeidae	1397	15	0.2	NA	748	25	730	20	Trampas cebadas	No especificada
Arellano et al. 2005	Coleoptera		434	11	0.2727	NA	1517	18	1360	19.5	Trampas de caída	No especificada
Rodríguez- Vélez y Woolley 2005	Hymenoptera	Encyrtidae	293	82	0.7683	NA	850	24.7	1000	18.46	Malaise	No especificada
Scheffler 2005	Coleoptera	Scarabeidae	6213	60	0.1333	NA	1855	25.4	242	-7.83	Trampas de caída	No especificada
Hilt et al. 2006	Lepidoptera		23720	868	0.2903	1	2000	15.6	1952	-3.97	Trampa de luz	No especificada
Linzmeier et al. 2006	Coleoptera	Chrysomelidae	1891	106	0.4528	≤2	1750	17.8	880	-25.25	Malaise	Rango de distribución/especialización de hábitat/turistas
Stork y Grimbacher 2006	Coleoptera		29986	1473	0.5377	≤2	3926	25	45	-16.28	Malaise	Rango de distribución/especialización de hábitat/turistas

Jorge et al. 2007	Coleoptera		1345	97	0.1234	NA	1500	17.8	880	-25.25	Malaise	No especificada
Halfpeter et al. 2007	Coleoptera	Scarabeidae	1151	18	0.1111	≤ 3	1500	18.5	1355	19.23	Trampas de caída	Rango de distribución/especialización de hábitat/turistas
Noguera et al. 2007	Coleoptera	Cerambycidae	1265	109	0.2018	<10	747	24.7	1050	19.81	Recolecta directa, trampa Malaise y trampa de luz	No especificada
Reyes-Novelo et al. 2007	Coleoptera	Scarabeidae	5807	17	0.1176	≤ 6	900	25.9	15	20.84	Trampas cebadas	Rango de distribución/especialización de hábitat/turistas
Silva et al. 2007	Coleoptera	Scarabeidae	1540	28	0.1786	≤ 9	609	24	660	-8.7	Trampas de caída	No especificada
González-Soriano et al. 2008	Odonata		2595	57	0.193	NA	824	24.7	1000	18.57	Red entomológica	No especificada
Jones et al. 2008	Coleoptera	Curculionidae	2102	57	0.3333	≤ 2	1300	14.5	2470	16.74	Trampa Berlese	Rango de distribución/especialización de hábitat/turistas

Luna-Reyes et al. 2008	Lepidoptera		8790	142	0.162	NA	850	24	1200	18.31	Red entomológica	No especificada
Andresen 2008	Coleoptera	Scarabeidae	1295	16	0.1875	NA	748	25	730	20	Trampas de caída	No especificada
Navarrete y Halffter 2008	Coleoptera	Scarabeidae	20539	49	0.08163	NA	1222	22	900	16.28	Trampas de caída	No especificada
Sackis y Morais 2008	Lepidoptera	Hesperioidea y Papilionoidea	872	89	0.4944	1	1600	27	95	-29.7	Golpeando vegetación	Rango de distribución/especialización de hábitat/turistas
Castaño-Meneses et al. 2009	Hymenoptera	Formicidae	1256	48	0.3125	NA	707	24	51	19.5	Malaise	No especificada
González-Soriano et al. 2009	Odonata		1015	52	0.1153	<10	630	22	795	28.58	Red entomológica	No especificada
Hayes et al. 2009	Coleoptera y Lepidoptera	Scarabeidae, Lepidoptera	584	48	0.3958	NA	1300	22	145	22.82	Van Someren-Rydon	Rango de distribución/especialización de hábitat/turistas
	Coleoptera y Lepidoptera	Scarabeidae, Lepidoptera	700	47	0.5531	NA	1300	22	145	22.82	Van Someren-Rydon	Rango de distribución/especialización de hábitat/turistas

Hernández y Vaz de Mello 2009	Coleoptera	Scarabeidae	3524	39	0.1795	NA	1637	17.4	1000	-23.2	Trampas de caída	No especificada
Jiménez-Sánchez et al. 2009	Coleoptera	Staphylinidae	14886	91	0.3077	NA	850	24.7	900	18.57	Trampa de luz	No especificada
Mora-Aguilar y Montes de Oca 2009	Coleoptera	Scarabeidae, Trogidae	2135	18	0.2778	NA	1250	25.5	300	19.32	Trampas de caída	No especificada
Martínez et al. 2009	Coleoptera	Scarabaeoidea	1111	13	0.0769	1	1400	32	20	18.21	Trampas de caída	No especificada
	Coleoptera	Scarabaeoidea	1288	13	0.0769	1	1400	25.6	80	18.22	Trampas de caída	No especificada
Noguera et al. 2009	Coleoptera	Cerambycidae	1886	71	0.2676	<10	1000	18.7	638	28.53	Recolecta directa, trampa Malaise y trampa de luz	No especificada
Nyeko 2009	Coleoptera		18073	45	0.2889	<50	1410	25	1100	1.59	Trampas de caída	Submuestreo

Pérez de la Cruz et al. 2009	Coleoptera	Curculionidae	6620	40	0.1	NA	3424	26	20	17.99	Trampas cebadas con alcohol, trampas de luz y recolecta manual	No especificada
	Coleoptera	Curculionidae	6857	35	0.1714	NA	1193.7	26.4	10	17.621	Trampas cebadas con alcohol, trampas de luz y recolecta manual	No especificada
	Coleoptera	Curculionidae	2595	39	0.20512	NA	1193.7	26.4	10	17.969	Trampas cebadas con alcohol, trampas de luz y recolecta manual	No especificada
	Coleoptera	Curculionidae	3192	34	0.2352	NA	1193.7	26.4	10	18.042	Trampas cebadas con alcohol, trampas de	No especificada

											luz y recolecta manual	
Rasmussen 2009	Hymenoptera	Apidae, Euglossini	598	26	0.2308	NA	2661	26	116	-3.95	Trampas cebadas químicamente	No especificada
	Hymenoptera	Apidae, Euglossini	635	29	0.2069	NA	2686	26	126	-3.9	Trampas cebadas químicamente	No especificada
	Hymenoptera	Apidae, Euglossini	839	29	0.2069	NA	2714	26	114	-3.85	Trampas cebadas químicamente	No especificada
Rodríguez-Vélez et al. 2009	Hymenoptera	Encyrtidae	22	13	0.9231	1	1000	22	1000	15.65	Malaise	Fenología
Zaragoza-Caballero y Ramírez-García 2009	Coleoptera	Elateroidea	1501	30	0.2	NA	508	21.7	614	28.53	Trampa de luz y red entomológica	No especificada
Ryder et al. 2010	Hymenoptera	Formicidae	8601	489	0.3436	1	3000	25	215	-0.62	Trampas de caída, Winkler, cebadas y	No especificada

Luna-Reyes et al. 2010	Lepidoptera	Papilionoidea	3708	145	0.1586	1	800	22	1520	18.85	recolecta manual	Red entomológica	No especificada
Pedraza et al. 2010	Coleoptera		3308	352	0.5739	NA	2600	19	1485	21.02		Intercepción de vuelo	No especificada
Rodríguez et al. 2010	Hymenoptera	Encyrtidae	142	52	0.8269	≤ 2	638	18.7	795	28.54		Malaise	Fenología
Sarmiento-Cordero et al. 2010	Diptera	Syrphidae	1832	76	0.3552	NA	748	25	500	19.55		Red entomológica y Malaise	No especificada
Silva et al. 2010	Coleoptera	Scarabeidae	2560	40	0.175	NA	2000	25	116	-8.3		Trampas de caída	No especificada
Shahabuddin et al. 2010	Coleoptera		1429	28	0.1786	NA	1978	23.6	950	-1.51		Trampas de caída	No especificada
Vásquez-Vélez et al. 2010	Coleoptera	Staphylinidae	2623	139	0.3	≤ 26	1400	17	1700	3.6		Trampas Winkler y de caída	No especificada
Abrahamczyk et al. 2011	Hymenoptera	Apidae	55	16	0.625	NA	2910	26.3	134	-3.53		Trampas cebadas químicamente	No especificada

Hymenoptera	Apidae	96	24	0.5417	NA	2355	27.1	119	-5.43	Trampas cebadas químicamente	No especificada
Hymenoptera	Apidae	108	27	0.4815	NA	2336	27.1	121	-5.52	Trampas cebadas químicamente	No especificada
Hymenoptera	Apidae	42	17	0.8235	NA	1493	21.9	954	-6.04	Trampas cebadas químicamente	No especificada
Hymenoptera	Apidae	92	26	0.6154	NA	2379	25.9	944	-6.28	Trampas cebadas químicamente	No especificada
Hymenoptera	Apidae	77	18	0.4444	NA	1993	25.7	167	-7.13	Trampas cebadas químicamente	No especificada
Hymenoptera	Apidae	74	15	0.4667	NA	1835	26.2	159	-8.09	Trampas cebadas químicamente	No especificada
Hymenoptera	Apidae	71	18	0.5	NA	1896	24.4	202	-9.37	Trampas cebadas químicamente	No especificada

Hymenoptera	Apidae	146	26	0.5	NA	2324	25.3	164	-12.28	Trampas cebadas químicamente	No especificada
Hymenoptera	Apidae	45	17	0.5882	NA	3146	24.7	230	-12.34	Trampas cebadas químicamente	No especificada
Hymenoptera	Apidae	224	22	0.5909	NA	3710	24.9	400	-16.97	Trampas cebadas químicamente	No especificada
Hymenoptera	Apidae	81	14	0.6429	NA	2782	25.1	204	-17.09	Trampas cebadas químicamente	No especificada
Hymenoptera	Apidae	147	25	0.64	NA	2101	24.1	424	-17.52	Trampas cebadas químicamente	No especificada
Hymenoptera	Apidae	78	9	0.3333	NA	1085	24.1	397	-17.78	Trampas cebadas químicamente	No especificada
Hymenoptera	Apidae	8	2	0	NA	733	24.3	434	-18.72	Trampas cebadas químicamente	No especificada

Davis et al. 2011	Coleoptera		11692	701	0.592	≤2	2503	27	5	-1.85	Trampa de luz	Rango de distribución/especialización de hábitat/turistas
Fagundes et al. 2011	Coleoptera		1812	45	0.0888	NA	1708	19.2	137	-29.72	Trampas de caída	No especificada
Lopes et al. 2011	Coleoptera	Scarabeidae	4687	27	0.1481	≤2	1686	24.1	630	-23.45	Trampas de caída	No especificada
Slade et al. 2011	Coleoptera	Scarabeidae	1461	26	0.1154	NA	2822	24.5	210	5.04	Trampas de caída	No especificada
	Coleoptera	Scarabeidae	1049	30	0.2	NA	2822	24.5	210	4.98	Trampas de caída	No especificada
	Coleoptera	Scarabeidae	1107	30	0.2	NA	2822	24.5	210	4.98	Trampas de caída	No especificada
	Coleoptera	Scarabeidae	1996	27	0.2222	NA	2822	24.5	210	5.09	Trampas de caída	No especificada
	Coleoptera	Scarabeidae	1105	27	0.2222	NA	2822	24.5	210	5.1	Trampas de caída	No especificada
	Coleoptera	Scarabeidae	1205	31	0.1613	NA	2822	24.5	210	4.97	Trampas de caída	No especificada

Rodríguez-Vélez et al. 2011	Hymenoptera	Encyrtidae	214	61	0.69	NA	747	23.8	780	19.76	Malaise	Fenología
Campos-Bueno 2012	Coleoptera	Cleridae	898	63	0.381	≤ 2	938	24.6	1000	18.38	Golpeando vegetación y trampa de luz	Submuestreo
Caballero y León-Cortes 2012	Coleoptera		14989	406	0.628	≤ 2	1200	15	860	16.81	Trampas de caída	No especificada
Da Silva y Di Mare 2012	Coleoptera	Scarabeidae	1611	28	0.3929	≤ 2	1600	18	290	-29.64	Trampas de caída	Rango de distribución/especialización de hábitat/turistas
Rös et al. 2012	Coleoptera	Scarabeidae	4247	23	0.1739	≤ 2	3567	17.5	1200	19.92	Trampas de caída	Rango de distribución/especialización de hábitat/turistas
Noguera et al. 2012	Coleoptera	Cerambycidae	1414	97	0.3711	< 10	521	25.2	1000	17.66	Recolecta directa, trampa Malaise y trampa de luz	No especificada
Rainio 2012	Coleoptera	Carabidae	4312	125	0.416	≤ 2	3033	20	1050	-21.03	Recolecta manual y	Submuestreo

Rendón-Santiago 2012	Coleoptera	Cerambycidae	3163	203	0.3054	<4	938	24.6	1000	18.38	trampa en troncos Golpeando vegetación y trampa de luz	Submuestreo
Alvarado et al. 2013	Coleoptera	Scarabeidae	2296	31	0.0967	NA	1500	26	900	18.75	Trampas de caída	No especificada
	Coleoptera	Scarabeidae	3077	40	0.125	NA	2500	26	1400	18.2	Trampas de caída	No especificada
Braga et al. 2013	Coleoptera	Scarabeidae	1159	45	0.3111	NA	2562	25.7	111	-4.35	Trampas de caída	No especificada
Campos y Hernández 2013	Coleoptera	Scarabaeinae	1502	33	0.2121	NA	1613	18	945	-27.38	Trampas de caída	No especificada
Deloya et al. 2013	Coleoptera	Scarabeidae y Trogidae	904	16	0.1875	NA	772	22	790	17.35	Trampas de caída	No especificada
	Coleoptera	Scarabeidae y Trogidae	1638	16	0.1875	NA	772	22	877	17.37	Trampas de caída	No especificada
	Coleoptera	Scarabeidae y Trogidae	796	12	0.0833	NA	772	22	944	17.38	Trampas de caída	No especificada

	Coleoptera	Scarabeidae y Trogidae	770	11	0.0909	NA	772	22	956	17.37	Trampas de caída	No especificada
Hernández-Villalba 2013	Coleoptera	Buprestidae	2028	103	0.4466	<7	938	24.6	1000	18.38	Red entomológica	Fenología
Roque et al. 2013	Diptera		7623	61	0.2623	<1%	1461	22.6	1100	-16.05	Trampas de retención	Submuestreo
Rainio 2013	Coleoptera	Carabidae	1175	50	0.36	NA	3033	17	900	-21.03	Recolecta manual y golpeando vegetación	No especificada
Da Silva et al. 2013	Coleoptera	Scarabeidae	7087	31	0.0645		1700	19	249	-29.68	Trampas de caída	No especificada
	Coleoptera	Scarabeidae	11089	28	0.1429	≤2	1700	19	169	-29.701	Trampas de caída	No especificada
	Coleoptera	Scarabeidae	1523	20	0.15		1700	19	95	-29.724	Trampas de caída	No especificada
Hernández et al. 2014	Coleoptera		3634	14	0.2857	<10	1755	26	66	-6.6	Trampas de caída	No especificada

Reyes-González 2014	Coleoptera	Buprestidae	2019	99	0.5051	≤3	901	24.5	810	18.45	Golpeando vegetación	Submuestreo
Torres-Manjarrez 2014	Coleoptera	Cerambycidae	1757	140	0.4214	<10	901	24.5	810	18.45	Golpeando vegetación y trampa de luz	Submuestreo
Pérez-Hernández y Zaragoza-Caballero 2015	Coleoptera	Cantharidae	855	12	0.0833	NA	655	22.2	614	28.58	Golpeando vegetación, red entomológica, trampa de luz y Malaise	No especificada
	Coleoptera	Cantharidae	478	23	0.3478		834	24.2	810	19.79	Golpeando vegetación, red entomológica, trampa de luz y Malaise	No especificada
	Coleoptera	Cantharidae	391	18	0.3333		945	25.4	258	18.99	Golpeando vegetación, red entomológica, trampa de luz y Malaise	No especificada

Coleoptera	Cantharidae	942	22	0.4545	850	25.1	1000	18.46	Golpeando vegetación, red entomológica, trampa de luz y Malaise	No especificada
Coleoptera	Cantharidae	977	11	0.3636	495	24.2	845	17.66	Golpeando vegetación, red entomológica, trampa de luz y Malaise	No especificada
Coleoptera	Cantharidae	330	20	0.4	1261	23.9	881	17.38	Golpeando vegetación, red entomológica, trampa de luz y Malaise	No especificada
Coleoptera	Cantharidae	90	14	0.3571	871	26.8	103	15.77	Golpeando vegetación, red entomológica, trampa de luz y Malaise	No especificada

Toledo-Hernández et al. 2015	Coleoptera	Cleridae	284	39	0.282	<9	793	23.5	1220	18.53	Golpeando vegetación y trampa de luz	Submuestreo
Muñoz-López et al. 2016	Coleoptera		93	44	0.8636	NA	852	25.6	1400	18.55	Recolecta manual	No especificada
Novais et al. 2016	Coleoptera	Scarabeidae	2018	39	0.1538	NA	540	24.4	448	-14.81	Trampas de caída	No especificada
Pérez de la Cruz et al. 2016	Coleoptera	Curculionidae	1239	27	0.4444	NA	2000	27	18	17.98	Trampas cebadas	No especificada
	Coleoptera	Curculionidae	5818	38	0.2368		2000	27	12	17.99	Trampas cebadas	No especificada
Corona-López et al. 2017	Coleoptera	Buprestidae	822	55	0.4364	≤2	793	23.5	1220	18.06	Golpeando vegetación	Submuestreo
Gómez-Cifuentes et al. 2017	Coleoptera	Scarabeidae	671	19	0.4211	NA	2000	20	230	-26.01	Trampas de caída	No especificada
	Coleoptera	Scarabeidae	291	14	0.2143	NA	2000	21.7	239	-25.98	Trampas de caída	No especificada

	Coleoptera	Scarabeidae	605	20	0.4	NA	2000	23.7	252	-26.38	Trampas de caída	No especificada
	Coleoptera	Scarabeidae	132	9	0.3333	NA	2000	24.1	184	-26.57	Trampas de caída	No especificada
Lara-Pérez et al. 2017	Lepidoptera		336	30	0.2333	≤2	130	21	757	19.44	Trampa de luz	No especificada
Noguera et al. 2017	Coleoptera	Cerambycidae	1093	145	0.3517	<10	1000	28	200	18.79	Recolecta directa, trampa Malaise y trampa de luz	No especificada
Reyes-González 2017	Coleoptera	Buprestidae	898	84	0.5476	≤2	1200	20	1500	18.96	Red entomológica, panel cruzado, ventana, Malaise y trampa de colores	Rareza difusiva
Cassenote et al. 2019	Coleoptera	Scarabeidae	1901	30	0.4	NA	1787	18.8	250	-27.14	Trampas de caída	No especificada

	Coleoptera	Scarabeidae	1306	31	0.1935	NA	1600	20.7	500	-27.61	Trampas de caída	No especificada
	Coleoptera	Scarabeidae	2180	26	0.2308	NA	1708	19.2	169	-29.7	Trampas de caída	No especificada
	Coleoptera	Scarabeidae	148	21	0.5238	NA	1600	20	290	-29.64	Trampas de caída	No especificada
Martínez-Hernández et al. 2019	Coleoptera	Cerambycidae	1570	126	0.4683	NA	1200	20	1300	18.96	Golpeando vegetación y trampa de luz	No especificada
Martínez-Hernández et al. 2020	Hemiptera	Coreidae	846	32	0.28125	≤4	938	24.6	1000	18.38	Red entomológica	No especificada

Tabla S2. Correlaciones entre las variables de posición (altitud, latitud), ambientales (precipitación, temperatura) e intrínsecas a las comunidades (abundancia, riqueza, proporción de especies raras) de 148 comunidades de insectos o sólo de las comunidades de coleópteros (97 comunidades) e himenópteros (28 comunidades).

Todas las especies	Latitud estandarizada	Precipitación estandarizada	Temperatura estandarizada	(Ln Abundancia) estandarizada	(Ln Riqueza) estandarizada	Proporción de especies raras
Altitud estandarizada	0.25	-0.23	-0.46	0.14	0.18	0.04
Latitud estandarizada		-0.33	0.27	0.07	0.07	0.03
Precipitación estandarizada			0.15	0.17	0.23	0.04
Temperatura estandarizada				-0.10	0.00	0.04
(Ln Abundancia) estandarizada					0.60	-0.43
(Ln Riqueza) estandarizada						0.21
Coleópteros						
Altitud estandarizada	0.26	-0.11	-0.42	-0.03	0.15	0.18
Latitud estandarizada		-0.32	0.35	-0.06	-0.01	0.05
Precipitación estandarizada			-0.02	0.30	0.23	0.02

Temperatura estandarizada				0.01	0.07	-0.02
(Ln Abundancia) estandarizada					0.47	-0.13
(Ln Riqueza) estandarizada						0.55

Himenópteros

Altitud estandarizada	0.36	-0.39	-0.34	-0.01	0.02	0.33
Latitud estandarizada		-0.29	-0.08	0.30	0.57	0.31
Precipitación estandarizada			0.59	0.35	0.35	-0.20
Temperatura estandarizada				0.12	0.16	-0.25
(Ln Abundancia) estandarizada					0.79	-0.46
(Ln Riqueza) estandarizada						0.01

CAPÍTULO 4

Testing three hypotheses of rarity among the Buprestidae species of a tropical dry forest

Roberto Reyes-González¹, Víctor Hugo Toledo-Hernández¹, Alejandro Flores-Palacios¹, Matthias Rös², Julián Bueno-Villegas³ Angélica María Corona-López^{1*}

¹ Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación (CIβyC), Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca, Morelos, México.

² Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, CIIDIR-Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional, Xoxocotlán, Oaxaca, México.

³ Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Mineral de la Reforma, Hidalgo, México.

*Corresponding author: acorona@uaem.mx

Abstract

The high proportion of rare species in insect communities is paradoxical because rarity is associated with extinction and under-sampling. We tested the importance of three rarity hypotheses (under-sampling, diffusive rarity, body size) in a Buprestidae community from a tropical dry forest (TDF) in central Mexico. In four localities of the Sierra de Huautla Biosphere Reserve, the community of Buprestidae was sampled with active and passive methods. In total, 222 species were recorded. Doubletons and duplicates decreased with the increase of sampled locations, while singletons and uniques increased. At local level, 67% of the species were no longer rare when all collection methods were considered ($n = 60$ species) and 41% at regional level ($n = 41$ species). The diffusive rarity hypothesis was tested in 97 species that appeared in more than two localities; 38% of the species changed their abundance status between localities. The body size hypothesis was tested considering 179 species, and rare species were smaller only in the species of the genus *Chrysobothris*. More than one rarity hypothesis operated simultaneously in a community, but their contribution was different. In the Buprestidae community studied, the hypothesis with the greatest support (affecting a higher proportion of species) is under-sampling. Subsequently, the second most important is the diffusive rarity hypothesis, and the least support showed the body size hypothesis, as the size was determined mainly by the taxonomic genus.

Keywords Singletons, doubletons, Coleoptera, buprestids, community

Introduction

Species abundance distributions in animal and plant communities have been a long-time subject of research (e.g. Preston 1948; Gaston 1994). There is a fundamental pattern in biodiverse communities (e.g. Coleoptera), where few species are abundant while a much larger number are rare species (Fisher et al. 1943; Preston 1962; Magurran and Henderson 2011). Though it is true that abundant species influence ecosystem functioning significantly (Smith and Knapp 2003; Gaston 2010), rare species should not be ignored since some of the functions they perform are unique; while others are redundant and contribute to community resilience (e.g. Lyons and Schwartz 2001; Lyons et al. 2005; Violle et al. 2017).

There are different criteria for recognizing rarity; for example, Rabinowitz (1981) defined seven types of plant rarity based on three crossed factors: geographic range, abundance, and habitat specialization. Nevertheless, there has been little empirical research testing any of these rarity hypotheses.

Research on the causes of rarity has been conducted with insects (Novotny and Basset 2000; Pitzalis et al. 2014), vertebrates (Cotgreave 1993; Yu and Dobson 2000; Harcourt et al. 2005), and plants (Rabinowitz 1981; Murray and Lepschi 2004). It has been found, for example, that regarding animal communities, the largest proportion of rare species is found in the tropics (Schoener 1987; Novotny 1993; Price et al. 1995; Stork et al. 1997). A high species rarity in a community is paradoxical since rarity is associated with extinction (Wiens and Slaton 2012), and theoretical models of community structure suggest a reduced number of rare species (e.g. the lognormal model, Preston 1948).

Whereas ecological factors and processes determine rarity in communities, sampling and analytical methods influence of how rarity has been approached in community ecology, where rare species are often defined as species with one (singletons) or two individuals (doubletons) (Sørensen et al. 2002; Scharff et al. 2003; Coddington et al. 2009). In some studies of tropical

insect communities, approximately 30% of the species within a community has been approached as singletons and doubletons (Bickel 1999; Novotny and Basset 2000; Lucky et al. 2002).

Different hypotheses have been postulated to explain the rarity among tropical insect communities, for example: a) rare species are determined by body size (body size hypothesis; Ulrich 2001; Fattorini and Di Giulio 2013; Pitzalis et al. 2014), b) species that is rare in certain parts of its range but common in other parts (diffusive rarity hypothesis; Borges et al. 2008), c) species were sampled outside their specific habitat (habitat specialization hypothesis; Price et al. 1995; Novotny and Basset 2000); d) species are rare because they are under-sampling due to the methods used (under-sampling hypothesis; Rainio 2012; Toledo-Hernández et al. 2015; Corona-López et al. 2017).

Although these hypotheses have been used to explain the rarity found in different groups of insects, they have not been tested analytically to know the relative importance of them within the same community. Some works have proven the importance of one hypothesis, for example, host specificity (Novotny and Basset 2000) or under-sampling (Reyes-González 2017). In most works, rare species often represent problems in statistical analysis and interpretation of results (Colwell and Coddington 1994; Coddington et al. 2009), causing them to be excluded from data analyses (Queheillalt et al. 2002).

Buprestidae is one of the most diverse families of Coleoptera (14,700 species; Bouchard et al. 2017). Adults are phytophagous, and in their larval stages, most species are saproxylophagous associated with some groups of host plants. The body length of adults ranges from 3 to 100 mm (Hespenheide 1996; Triplehorn and Johnson 2005). Several Buprestidae studies conducted in different areas of tropical dry forest (TDF) of Morelos recorded that between 41 – 61% of the species were rare, the cut-off points for delimiting rare species were different with respect to the total number of individuals, for example, species with less than three (e.g. Reyes-González

2014, 2017), four (Corona-López et al. 2017) and seven individuals (Hernández-Villalba 2013), and the authors concluded that rarity is caused by under-sampling.

No studies have been conducted to prove the causes of species rarity in Buprestidae communities are. In a TDF in central Mexico, we conducted a sampling where we expanded the sampling methods and sampling sites, and predictions were based on three hypotheses: a) the number of rare species will decrease when we increase (under-sampling hypothesis): i) sampling methods, and ii) number of collection localities; b) rare species in one locality will be common in another (diffusive rarity hypothesis); and c) rare species will be smaller than common species (body size hypothesis).

Materials and methods

Study area

The study was conducted in the TDF of the Sierra de Huautla Biosphere Reserve (REBIOSH). The REBIOSH is located in the south of the state of Morelos, the predominant climate is warm sub-humid (Aw0) with rainfall during the summer. The topography is rugged and the altitude ranges from 700 to 2200 m asl (Dorado et al. 2005).

Buprestidae were sampled at four REBIOSH localities (Table 1) separated by 7.1–27.4 km (Table S1, Martínez-Hernández 2013). Active and passive sampling were conducted at each locality. Active sampling was conducted for five consecutive days each month during an annual cycle (Table 1), with methods commonly employed for capturing jewel beetles in the TDF (Corona-López et al. 2017; Reyes-González 2017). Collection was carried out from 10:00 to 16:00 h, by a team of five people on average that walked the same trails on each occasion. Specimens were captured using the aerial entomological net and manual collection by looking at flowering plants, trunks and fallen branches.

To complement the active sampling, simultaneous passive sampling was carried out in all localities during May 2018 – April 2019. In each locality, three sites were chosen at least 1 km

apart. At each site, along two 80 m long transects (separated by a minimum distance of 10 m), four Malaise traps and four yellow-colored traps were placed alternately, separated by 20 m distance (Høye et al. 2018). Traps were active five days for each month. Colored traps were used because they have proven effective for catching flying insects and pollinators (Crook et al. 2012).

Beetle specimens were deposited in the University of Morelos Insect Collection (“Colección de Insectos de la Universidad de Morelos” [CIUM]). The material was identified by taxonomic keys (Nelson 1975; Hespeneide 2002; Hespeneide and Bellamy 2009), compared with reference material deposited in the CIUM and corroborated by specialists in the group (Dr. H. A. Hespeneide, Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of California).

Data analysis

After preliminary analysis (using relative abundance, quantiles) we decided that the best way to represent rare species to use singletons and doubletons (Preston 1948).

Sampling efficiency was evaluated using sample coverage; sample coverage measures the completeness of an inventory in terms of the species abundances observed, and enables interpolation/extrapolation of the richness expected, based on the estimator Chao 1, allowing the comparison of richness between communities at the same coverage, this analysis was performed using iNEXT online (Chao et al. 2016). In addition, species accumulation curves were performed to assess whether the assemblage of buprestids had been sampled exhaustively using EstimateS 8 program (Colwell 2016). After the construction of the curve, the expected richness was estimated using the non-parametric estimator Chao 2.

$$\hat{S}_{Chao\ 2} = S_{obs} + \left(\frac{m-1}{m}\right) \left(\frac{Q_1(Q_1-1)}{2(Q_2+1)}\right)$$

To learn how under-sampling (under-sampling hypothesis) affects the detection of rare species, two analyses were performed. It has been hypothesized that the number of new singletons, doubletons, uniques and duplicates should decrease to zero as new samples accumulate

(Colwell and Coddington 1994), and their accumulation curve becomes asymptotic with increasing sampling effort. In the first analysis we calculated the average accumulation curves for singletons, doubletons, uniques and duplicates for one (the average of four localities), two (the average of six pairs of localities), three (the average of four triplets of localities) and four localities. In all cases, the unit of sampling effort was the month within the locality (for 12, 24, 36 and 48 months). To calculate the asymptote, we fitted each average curve to the Clench (Michaelis-Menten) species accumulation model, a model that fits the shape of the species accumulation curve (Soberón and Llorente-Bousquets 1993). Each asymptote is the estimated number of singletons, doubletons, uniques and duplicates at each sampling intensity (from one to four localities) and is expected to decrease as the number of samples increases.

In the second analysis of the under-sampling hypothesis, a contingency table was created (confusion matrix, Johnson and Wichern 2002). For each locality, the frequencies of species that were rare: a) in both sampling methods (active and passive), b) in the active but common in the passive, c) in the passive, but common in the active, and d) in neither method (they were common in both) were tabulated. Only species that were collected with both methods at each locality were used for this analysis. For each confusion matrix we calculated the apparent error rate (APER), which is defined as the fraction of observations in the sample that are misclassified (Johnson and Wichern 2002).

To test whether the rare species in one locality were common in another (diffusive rarity hypothesis), a contingency table was created where the columns contained the frequency of occurrence between the localities (from 1 to 4), and the rows to the species which were always: a) common, b) rare, or c) if their status changes between localities.

To determine whether body size was associated with rarity (body size hypothesis), the length of 1 – 20 individuals of each species was measured. The average body length of singletons and doubletons was compared to the average length of common species (Coddington et al. 2009)

using a Nested Analysis of Variance (Nested ANOVA). For this nested design, the top factor was the genus, and the bottom factor was rarity (nested within genus). This analysis was performed only on genera that recorded enough rare and common species (>3).

Finally, using 95% confidence intervals for binomial variables, we compared the proportion of species supporting each hypothesis (Zar 2010). All analyses were performed in R 3.6.1 and the only library used was multcomp (multiple comparisons methods; Bretz et al. 2010).

Results

A total of 7781 individuals of 222 species were collected (Table S2), of which 88 were singletons and 24 doubletons. Active sampling recorded 162 species (75 singletons and 20 doubletons), while passive sampling recorded 19 species (13 singletons), and 41 species were shared in both methods.

The species accumulation curves suggested that the sampling efficiency was low (50%), although the doubletons decreased, the singletons increased as the sampling effort increased and the Chao 2 estimator predicted more species than observed (Fig. 1a). However, the sample coverage suggested that the sampling was efficient despite having recorded many rare species (98.9%, Fig. 1b).

At each locality, the distribution of abundances was similar, most species were rare, and few were abundant (Fig. 2). Regarding the number of rare species per locality, Huautla recorded the highest number of rare species (63), followed by Coaxitlán (60), Huaxtla (49), and El Limón de Cuauhichinola (31).

Under-sampling hypothesis

We found that the accumulation curves of singletons, doubletons, uniques, and duplicates were similar regarding the different sampling efforts (12, 24, 36 and 48 months, Fig. 3). Despite the similarity of the observed curves, the values of the expected number of species changed as sampling effort increased (Fig. 3); the expected number of doubletons and duplicates decreased

as sampling effort increased, while the estimated number of singletons and uniques increased with sampling effort (Fig. 4).

The apparent error rate (APER) across localities averaged $67.4 \pm 10.0\%$ and was always greater than 50% (Table 2); this error was always caused because passive sampling overestimated rarity (Table 2). The same pattern was observed when pooling the data and measuring the error rate at the regional level (REBIOSH), but the error rate decreased by more than 20 percent compared to the localities average (Table 2).

Diffusive rarity hypothesis

Most species (56.3%) were only recorded at one locality, and of these, most were always rare (Table 3). Species that occurred in more than one locality could be tested to see if their rarity status changed between localities. Rarity decreased as the number of sampling localities increased, and no species were singleton or doubleton in each of the four localities, while common species were found in all (Table 3). In total, for 37 species (38.1% of the 97 that occurred in at least two localities), their rarity status was found to change between localities (Table 3).

Body size hypothesis

Only the genera *Acmaeodera* Eschscholtz (13 common species, 7 rare), *Agrilus* Curtis (57 common species, 88 rare) and *Chrysobothris* Eschscholtz (10 common species, 4 rare) had enough rare and common species (> 3) to perform the nested analysis of variance. These three genera included 179 (80%) of the 222 species found. The results show that species size differed between genera ($P < 0.0001$, $df = 3,173$, $F = 427.4$, Table S3), and between rare and common species within genus ($P < 0.01$, $df = 3,173$, $F = 5.0$, Table S3). The difference between genera explained the greatest variance (87%), and the multiple comparison test showed that the size of the three genera differed from each other (Tukey $P < 0.05$), in the decreasing order *Chrysobothris* (11.9 ± 5.2 cm) $>$ *Acmaeodera* (8.6 ± 1.62 cm) $>$ *Agrilus* (6.1 ± 2.2 cm).

The difference between rare and common species explained very little variance (1%), and the multiple comparison test showed that only in the genus *Chrysobothris*, size differed between rarity status, with rare species being smaller (8.0 ± 2.8 cm) than common species (13.5 ± 5.1 cm). Of the three genera (179 species) tested, this hypothesis found support only in the 14 species of *Chrysobothris*.

Differences between hypotheses

The proportion of species whose rarity is associated with each hypothesis differed between hypotheses. The under-sampling hypothesis had the highest proportion, regardless of whether it was measured on a local or regional scale (Table 4), and the hypothesis with the least support was the body size hypothesis. Only in a few species rarity was caused by more than one hypothesis (*Agrilus alborubronigrus* Hesperheide, *A. aurantioguttatus* Hesperheide, *A. nigroauratus* Hesperheide, *A. sallei* Duges and *Chrysobothris analis* LeConte).

Discussion

The high proportion of rare species in insect communities is a constant pattern over time, and the causes are not well known. Several authors have proposed hypotheses to explain species rarity, but no studies have tested their importance within a single community. In this study, we tested three rarity hypotheses for Buprestidae (two biological and one methodological). Our data indicate that no single cause affects the establishment of the proportion of rare species among the Buprestidae community; all three hypotheses are supported, but they contrast in importance.

Among the different hypotheses formulated in the literature, it has been suggested that rarity in a community may be caused mainly by the effect of under-sampling (Longino and Colwell 1997). In our study, this hypothesis was the most strongly supported one in the Buprestidae community, both locally (67%) and regionally (41.4%). Under-sampling often involves collecting species whose may be underrepresented by the collecting methods used (Longino et

al. 2002; Scharff et al. 2003). Our data showed that, depending on the sampling method, rarity could be strongly overestimated. The apparent error rate (APER) was mainly due to an overestimation of rarity by the passive method. When collecting insects, it is unlikely that any sampling method will be free from sampling bias, but complementary approaches generate more complete inventories (Basset et al. 1997).

As the number of localities increased, the estimated number of doubletons and duplicates decreased, but this did not compensate for the huge increase in singletons and uniques.

Statistical estimates suggest that great sampling efforts are necessary to achieve the absence of rarity. Even small decreases in singletons require logarithmic increases in sampling effort (e.g. Novotny and Basset 2000; Ulrich 2001). That is why under-sampling is considered the main factor causing a high proportion of species with only one or two individuals, those being considered as rare when possibly they are not (Coddington et al. 2009).

However, this pattern is not the only one present in insects or beetles. In some beetle communities (e.g. coprophagous Scarabaeinae) under-sampling is rare and the frequency of singletons and doubletons can be low. This is the product of efficient sampling methods, where one resource (mainly mammal excrement) attracts large part or even all species of a community (Escobar 2004).

The diffusive rarity hypothesis was the second most important in our study. Our data showed that 38.1% of Buprestidae species that were rare at one locality were common at another. This type of rarity is also known as pseudorarity (Rabinowitz 1981) and might be caused due to the spread of abundant species of an optimal habitat to a nearby suboptimal one (Shmida and Wilson 1985; Gaston 1996; Gaston and Blackburn 1996).

Species abundance and distribution tend to be linked, such that species with low abundances tend to show declines in the number of sites they occupy, while abundant species also tend to increase their range of occupancy (Gaston et al. 2000). Brown (1984) suggested that a positive

relationship between distribution and abundance might be a reflection of interspecific differences in ecological specialization. According to Hanski et al. (1993), the underlying mechanism is that species capable of exploiting a wide range of resources are generalists and abundant, whereas specialists have restricted distribution and low abundance (Gaston and Lawton 1990).

The 56.3% of the buprestid species were present in only one locality, of these, most were rare. According to ecological theory, these species would show a tendency to be resource specialists (Gaston 1994, 1996; Gaston and Curnutt 1998), occurring only in a few localities or for brief periods (e.g. flowers, plants on which adults feed, dead trees where their larvae develop; Hespenheide 1991, 1996; Jendek and Poláková 2014).

It has also been hypothesized that the abundance of phytophagous insects might be related to the distribution and abundance of their hosts, e.g. insects specific to rare plants should also be rare, as hosts increase in abundance and distribution range, the probability of a species being rare would decrease (Novotny and Basset 2000; Hopkins et al. 2002).

The body size hypothesis predicts that rare species will be small. This hypothesis could only be tested in three genera (*Acmaeodera*, *Agrilus* and *Chrysobothris*), and it was only supported in 14 species of the 179 included in the analysis. The results suggest that the body size is determined mainly by the taxonomic genus among species of Buprestidae. The evolutionary history of this family is the main factor determining body size (Ricklefs and Schluter 1993; Tong et al. 2020), resulting from a random diversification around an ancestral body size (Maurer et al. 1992).

Only among the genus *Chrysobothris* the rare species are the smallest. This difference may be the consequence of interspecific competition in a resource such as wood (Brin and Bouget 2018). For xylophagous beetles (e.g. Buprestidae), it has been suggested that a partition of resources based on body size may decrease this competition (Hespenheide 1976; Schoener

1986; Dangalle and Pallewatta 2015; Satoh et al. 2016). On large trunks, both small and large buprestid species can reproduce, while on very thin branches, only the smallest species can be found (Brin et al. 2011; Lemes et al. 2012).

In a landscape where pressures on biodiversity are increasing rapidly (Tilman et al. 2017) and the rarity of species is commonly associated with extinction, rarity measures are important tools to determine the vulnerability of these species and establish conservation priorities (Fattorini et al. 2013).

Species with a higher degree of habitat specialization, restricted distribution, and low abundance, are more vulnerable to anthropogenic or environmental changes, making them prone to extinction (Pullin 2002; Jaworski and Hilszczanski 2013; Zattara and Aizen 2021). In wood borer beetles with marked habitat specialization, the disappearance of these species would affect ecosystem services, particularly nutrient recycling due to the degradation of dead wood (Berkov 2018).

Given that the rarity of species in a community can be caused by under-sampling, it should be borne in mind that rarity does not necessarily indicate an actual risk of extinction. According to Gaston (1994), some factors must be considered when evaluating rarity; for example, rare species might only be under-sampling. If sampling is not efficient enough, possibly many of the species in a community will be considered rare when they possibly are not and may not even be recorded during sampling. Therefore, we suggest it is essential to consider this aspect when focusing on conservation efforts to avoid bias in the results and their interpretation.

Conclusions

Theoretically, rare species in a community should be few, which raises the question of how so many rare species can be recorded in a sample. More than one rarity hypothesis applied simultaneously in the Buprestidae community within a TDF, but their impact was different. The results clearly show that to know more complete Buprestidae abundances in the TDF, more

than one type of sampling and covering several locations to reduce the probability of misclassifying a species as rare are necessary.

The body size of Buprestidae species was determined mainly by their taxonomic genus, and only within *Chrysobothris*, the rare species were the smallest.

Because Buprestidae are closely related to their host plants for larval development, availability of this resource might determine their local abundance (hypothesis of habitat specialization). It might also favor their movement between localities in search of these resources. Therefore, it will be necessary for future work to test the hypothesis of habitat specialization and to experiment if the offer of different resources for the development of their larvae (for example, wood) complements the patterns of rarity that have been observed in this research.

Acknowledgments

We express our sincere thanks to the team of the University of Morelos Insect Collection (CIUM) for their support provided during field work. Thanks to Henry A. Hespenheide for determining the Agrilini species from the CIUM. Thanks to Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) for the doctoral studies scholarship (573702). This work was completed as part of RRG's doctoral dissertation in the Doctorado en Ciencias Naturales-UAEM. We also thank to the IDEA WILD Foundation for the material donated for the field work and anonymous reviewers for their constructive comments.

References

- Basset Y, Springate ND, Aberlenc, HP, Delvare G (1997) A review of methods for sampling arthropods in tree canopies. In: Stork NE, Adis J, Didham RK (eds) *Canopy Arthropods*. Chapman and Hall, London, pp 27–52
- Berkov A (2018) Seasonality and stratification: neotropical saproxylic beetles respond to a heat and moisture continuum with conservatism and plasticity. In: Ulyshen MD (ed)

- Saproxylic insects: diversity, ecology and conservation. Springer, Chamonia, pp 547–578. https://doi.org/10.1007/978-3-319-75937-1_16
- Bickel DJ (1999) What museum collections can reveal about species accumulation, richness, and rarity: an example from the Diptera. In: Ponder W, Lunney D (eds) *The other 99%: The conservation and biodiversity of invertebrates*. Royal Zoological Society of New South Wales, Mosman, pp 174–181. <https://doi.org/10.7882/RZSNSW.1999.029>
- Borges PA, Ugland KI, Dinis F, Gaspar C (2008) Insect and spider rarity in an oceanic island (Terceira, Azores): true rare and pseudo-rare species. In: Fattorini S (ed) *Insect ecology and conservation*. Research Signpost, Kerala, pp 47–70
- Bouchard P, Grebennikov VV, Smith ABT, Douglas H (2017) Biodiversity of Coleoptera. In: Footit RG, Adler PH (eds) *Insect biodiversity: science and society*. John Wiley and Sons Ltd, West Sussex, pp 337–417. <https://doi.org/10.1002/9781444308211.ch11>
- Bretz F, Hothorn T, Westfall P (2010) *Multiple comparisons using R*. CRC Press, Boca Raton
- Brin A, Bouget C (2018) Biotic interactions between saproxylic insect species. In: Ulyshen MD (ed) *Saproxylic insects: diversity, ecology and conservation*. Springer, Chamonia, pp 471–514. https://doi.org/10.1007/978-3-319-75937-1_14
- Brin A, Bouget C, Brustel H, Jactel H (2011) Diameter of downed woody debris does matter for saproxylic beetle assemblages in temperate oak and pine forests. *J Insect Conserv* 15:653–669. <https://doi.org/10.1007/s10841-010-9364-5>
- Brown JH (1984) On the relationship between abundance and distribution of species. *Am Nat* 124:255–279. <https://doi.org/10.1086/284267>
- Chao A, Ma KH, Hsieh TC (2016) iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity. http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/. Accessed January 2021

- Coddington JA, Agnarsson I, Miller JA, Kuntner M, Hormiga G (2009) Undersampling bias: the null hypothesis for singleton species in tropical arthropod surveys. *J Anim Ecol* 78:573–584. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01525.x>
- Colwell RK (2016) EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9.1.0 user's guide and application. <http://purl.oclc.org/estimates>. Accessed January 2021
- Colwell RK, Coddington JA (1994) Estimating the extent of terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 345:101–118. <https://doi.org/10.1098/rstb.1994.0091>
- Corona-López AM, Reza-Pérez EV, Toledo-Hernández VH, Flores-Palacios A, MacRae TC, Westcott RL, Hespeneheide HA, Bellamy CL (2017) Diversity of Buprestidae (Coleoptera) from El Limón de Cuauhichinola, Tepalcingo, Morelos, Mexico. *Pan-Pac Entomol* 93:71–83. <https://doi.org/10.3956/2017-93.2.71>
- Cotgreave P (1993) The relationship between body size and population abundance in animals. *Trends Ecol Evol* 8:244–248. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90199-Y](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90199-Y)
- Crook DJ, Khrimian A, Cossé A, Fraser I, Mastro VC (2012) Influence of trap color and host volatiles on capture of the emerald ash borer (Coleoptera: Buprestidae). *J Econ Entomol* 105:429–437. <https://doi.org/10.1603/EC11204>
- Dangalle CD, Pallewatta N (2015) An invertebrate perspective to Hutchinson's ratio using co-occurring tiger beetle (Coleoptera: Cicindelidae) assemblages. *Taprobanica* 7:224–234
- Dorado O, Maldonado B, Arias DM, Sorani V, Ramírez R, Leyva E, Valenzuela D (2005) Programa de conservación y manejo Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, México

- Escobar F (2004) Diversity and composition of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages in a heterogeneous Andean landscape. *Trop Zool* 17:123–136. <https://doi.org/10.1080/03946975.2004.10531202>
- Fattorini S, Di Giulio A (2013) Should we correct rarity measures for body size to evaluate arthropod vulnerability? Insights from Mediterranean tenebrionid beetles. *Biodivers Conserv* 22:2805–2819 <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0556-7>
- Fattorini S, Sciotti A, Tratzi P, Giulio A (2013) Species distribution, ecology, abundance, body size and phylogeny originate interrelated rarity patterns at regional scale. *J Zoolog Syst Evol Res* 51:279–286. <https://doi.org/10.1111/jzs.12026>
- Fisher RA, Corbet AS, Williams CB (1943) The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J Anim Ecol* 12:42–58. <https://doi.org/10.2307/1411>
- Gaston KJ (1994) *Rarity*. Chapman and Hall, London. <https://doi.org/10.1007/978-94-011-0701-3>
- Gaston KJ (1996) The multiple forms of the interspecific abundance-distribution relationship. *Oikos* 76:211–220. <https://doi.org/10.2307/3546192>
- Gaston KJ (2010) Valuing common species. *Science* 327:154–155. <https://doi.org/10.1126/science.1182818>
- Gaston KJ, Blackburn TM (1996) Range size-body size relationships: evidence of scale dependence. *Oikos* 75:479–485. <https://doi.org/10.2307/3545889>
- Gaston KJ, Blackburn TM, Greenwood JJ, Gregory RD, Quinn RM, Lawton JH (2000) Abundance-occupancy relationships. *J Appl Ecol* 37:39–59. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2000.00485.x>
- Gaston KJ, Curnutt JL (1998) The dynamics of abundance range size relationships. *Oikos* 81:38–44. <https://doi.org/10.2307/3546465>

- Gaston KJ, Lawton JH (1990) Effects of scale and hábitat on the relationship between regional distribution and local abundance. *Oikos* 58:329–335. <https://doi.org/10.2307/3545224>
- Hanski I, Kouki J, Halkka A (1993) Three explanations of the positive relationship between distribution and abundance of species. In: Ricklefs RE, Schluter D (eds) *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago, pp 108–116
- Harcourt AH, Coppeto SA, Parks SA (2005) The distribution-abundance (density) relationship: its form and causes in a tropical mammal order Primates. *J Biogeogr* 32:565–579. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01214.x>
- Hernández-Villalba N (2013) *Diversidad de Buprestidae (Insecta: Coleoptera) en Selva Baja Caducifolia de Huaxtla, Tlaquiltenango, Morelos*. Dissertation, Autonomous University of the State of Morelos, México.
- Hespenheide HA (1976) Patterns in the use of single plant hosts by wood-boring beetles. *Oikos* 27: 161–164. <https://doi.org/10.2307/3543446>
- Hespenheide HA (1991) Bionomics of leaf-mining insects. *Annu Rev Entomol* 36:535–560. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.36.010191.002535>
- Hespenheide HA (1996) Buprestidae (Coleoptera). In: Llorente-Bousquets J, García-Aldrete AN, González-Soriano E (eds) *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. Instituto de Biología, UNAM, D. F. México, pp 411–421
- Hespenheide HA (2002) A review of North and Central American *Paragrilus* Saunders, 1871 (Coleoptera: Buprestidae: Agrilinae). *Zootaxa* 43:1–28. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.43.1.1>

- Hespenheide HA, Bellamy CL (2009) New species, taxonomic notes, and records for *Agrilus* Curtis (Coleoptera: Buprestidae) of México and the United States. *Zootaxa* 2084:50–68. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2084.1.2>
- Hopkins GW, Thacker JI, Dixon AFG, Waring P, Telfer MG (2002) Identifying rarity in insects: the importance of host plant range. *Biol Conserv* 105:293–307. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00203-8](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00203-8)
- Høye TT, Bowden JJ, Hansen OL, Hansen RR, Henriksen TN, Niebuhr A, Skytte MG (2018) Elevation modulates how Arctic arthropod communities are structured along local environmental gradients. *Polar Biol* 41:1555–1565. <https://doi.org/10.1007/s00300-017-2204-2>
- Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática INEGI (2004) Tepalcingo, Morelos. Municipal Statistical Notebook, Tepalcingo, Morelos, Mexico. <http://www3.inegi.org.mx/sistemas/biblioteca/ficha.aspx?upc=702825000668>. Accessed August 2019
- Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática INEGI (2009) Tlaquiltenango, Morelos. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos (available in www.inegi.gob.mx). Accessed August 2019
- Jaworski T, Hilszczanski J (2013) The effect of temperature and humidity changes on insect development and their impact on forest ecosystems in the context of expected climate change. *For Res Papers* 74:345–355. <https://doi.org/10.2478/frp-2013-0033>
- Jendek E, Poláková J (2014) Host plants of world *Agrilus* (Coleoptera, Buprestidae) A critical review. Springer, New York. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-08410-7>
- Johnson RA, Wichern DW (2002) Applied multivariate statistical analysis. Prentice Hall, New Jersey

- Lemes PG, Afonso RN, Anjos N, Sarmiento RA, Leite PJB, Coronetti JA (2012) First host record of *Oncideres mirim* Martins and Galileo, 1996 (Coleoptera: Cerambycidae) on *Acacia mangium* Willd. (Fabaceae). *Coleopt Bull* 66:173–176. <https://doi.org/10.1649/072.066.0218>
- Longino JT, Coddington JA, Colwell RK (2002) The ant fauna of a tropical rain forest: estimating species richness three different ways. *Ecology* 83:689–702. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[0689:TAF0AT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0689:TAF0AT]2.0.CO;2)
- Longino JT, Colwell RK (1997) Biodiversity assessment using structured inventory: capturing the ant fauna of a tropical rain forest. *Ecol Appl* 7:1263–1277. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1997\)007\[1263:BAUSIC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1997)007[1263:BAUSIC]2.0.CO;2)
- Lucky A, Erwin TL, Witman JD (2002) Temporal and spatial diversity and distribution of arboreal Carabidae (Coleoptera) in a western Amazonian rain forest. *Biotropica* 34:376–386. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2002.tb00551.x>
- Lyons KG, Brigham C, Traut B, Schwartz M (2005) Rare species and ecosystem functioning. *Conserv Biol* 19:1019–1024. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00106.x>
- Lyons KG, Schwartz MW (2001) Rare species loss alters ecosystem function-invasion resistance. *Ecol Lett* 4:358–365. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00235.x>
- Magurran AE, Henderson PA (2011) Commonness and rarity. In: Magurran AE, McGill BJ (eds) *Biological Diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press, Oxford, pp 97–104
- Martínez-Hernández JG (2013) Diversidad de la familia Cerambycidae (Coleoptera) en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla. Dissertation, Autonomous University of the State of Morelos, México.
- Maurer BA, Brown JH, Rusler RD (1992) The micro and macro in body size evolution. *Evolution* 46:939–953. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1992.tb00611.x>

- Murray BR, Lepschi BJ (2004) Are locally rare species abundant elsewhere in their geographical range? *Austral Ecol* 29:287–293. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2004.01365.x>
- Nelson GH (1975) A review of the *Basalis* group of the genus *Chrysobothris* (Coleoptera: Buprestidae). *Coleopt Bull* 29:1–30
- Novotny V (1993) Spatial and temporal components of species diversity in Auchenorrhyncha (Insecta: Hemiptera) communities of Indochinese montane rain forest. *J Trop Ecol* 9:93–100. <https://doi.org/10.1017/S026646740000701X>
- Novotny V, Basset Y (2000) Rare species in communities of tropical insect herbivores: pondering the mystery of singletons. *Oikos* 89:564–572. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.890316.x>
- Pitzalis M, Amore V, Montalto F, Luiselli L, Bologna MA (2014) Rarity of blister beetles (Coleoptera: Meloidae) in Southern Africa correlates with their phylogeny and trophic habits, but not body size. *Eur J Entomol* 111:529–535. <https://doi.org/10.14411/eje.2014.058>
- Preston FW (1948) The commonness, and rarity, of species. *Ecology* 29:254–283. <https://doi.org/10.2307/1930989>
- Preston FW (1962) The canonical distribution of commonness and rarity: Part I. *Ecology* 43:185–215. <https://doi.org/10.2307/1931976>
- Price PW, Diniz IR, Morais HC, Marques ESA (1995) The abundance of insect herbivore species in the tropics: the high local richness of rare species. *Biotropica* 27:468–478. <https://doi.org/10.2307/2388960>
- Pullin AS (2002) *Conservation biology*. Cambridge University Press, Cambridge. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139051927>

- Queheillalt DM, Cain III JW, Taylor DE, Morrison ML, Hoover SL, Tuatoo-Bartley N, Ruggie L, Christopherson K, Hulst MD, Harris MR, Keough HL (2002) The exclusion of rare species from community-level analyses. *Wildl Soc Bull* 30:756–759
- Rabinowitz D (1981) Seven forms of rarity. In: Synge H (ed) *The biological aspects of rare plant conservation*. John Wiley and Sons, Chichester, pp 205–217
- Rainio J (2012) Distribution and community composition of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in Ranomafana National Park, Madagascar. *Int J Trop Insect Sci* 32:69–77. <https://doi.org/10.1017/S1742758412000124>
- Reyes-González R (2014) Los escarabajos joya (Coleoptera: Buprestidae) y su distribución temporal en la selva baja caducifolia de Coaxitlán, Tlaquiltenango, Morelos. Dissertation, Autonomous University of the State of Morelos, México.
- Reyes-González R (2017) Comparación de la familia Buprestidae (Insecta: Coleoptera) capturada con cuatro diferentes trampas y recolecta directa en la selva baja caducifolia de San Andrés de la Cal, Tepoztlán, Morelos. Dissertation, Autonomous University of the State of Morelos, México.
- Ricklefs RE, Schluter D (1993) *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago
- Satoh T, Yoshida T, Koyama S, Yamagami A, Takata M, Doi H, Kurachi T, Hayashi S, Hirobe T, Hata Y (2016) Resource partitioning based on body size contributes to the species diversity of wood-boring beetles and arboreal nesting ants. *Insect Conserv Divers* 9:4–12. <https://doi.org/10.1111/icad.12136>
- Scharff N, Coddington JA, Griswold CE, Hormiga G, Bjørn P de P (2003) When to quit? Estimating spider species richness in a northern European deciduous forest. *J Arachnol* 31:246–273. [https://doi.org/10.1636/0161-8202\(2003\)031\[0246:WTQESS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1636/0161-8202(2003)031[0246:WTQESS]2.0.CO;2)

- Schoener TW (1986) Resource partitioning. In: Kikkawa I, Anderson DJ (eds) Community ecology-pattern and process. Blackwell Scientific, Oxford, pp 91–126
- Schoener TW (1987) The geographical distribution of rarity. *Oecologia* 74:161–173. <https://doi.org/10.1007/BF00379356>
- Shmida AVI, Wilson MV (1985) Biological determinants of species diversity. *J Biogeogr* 12:1–20. <https://doi.org/10.2307/2845026>
- Smith MD, Knapp AK (2003) Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss. *Ecol Lett* 6:509–517. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00454.x>
- Soberón MJ, Llorente-Bousquets J (1993) The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conserv Biol* 7:480–488. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1993.07030480.x>
- Sørensen LL, Coddington JA, Scharff N (2002) Inventorying and estimating subcanopy spider diversity using semiquantitative sampling methods in an Afrotropical forest. *Environ Entomol* 31:319–330. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-31.2.319>
- Stork NE, Adis J, Didham RK (1997) *Canopy Arthropods*. Chapman and Hall, London
- Tilman D, Clark M, Williams DR, Kimmel K, Polasky S, Packer C (2017) Future threats to biodiversity and pathways to their prevention. *Nature* 546:73–81. <https://doi.org/10.1038/nature22900>
- Toledo-Hernández VH, Rifkind J, Corona-López AM, Flores-Palacios A, Leavengood JM (2015) Faunistic composition of Cleridae (Coleoptera) in El Limón de Cuauichichinola, Morelos, México. *Ann Entomol Soc Am* 108:771–776. <https://doi.org/10.1093/aesa/sav039>
- Tong Y, Yang H, Yang X, Bai M (2020) The Relationship Between Category Richness and Morphological Diversity in Jewel Beetles. *Preprints* <https://doi.org/10.20944/preprints202009.0378.v1>

- Triplehorn CA, Johnson NF (2005) Borror and delong's introduction to the study of insects.
Thomson Brooks/Cole, California
- Ulrich W (2001) Ecological characteristics of rare species: the case of parasitic Hymenoptera.
Pol J Ecol 49:379–389
- Violle C, Thuiller WN, Mouquet F, Munoz NJ, Kraft M, Cadotte W, Mouillot D (2017)
Functional rarity: the ecology of outliers. *Trends Ecol Evol* 32:356–367.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.02.002>
- Wiens D, Slaton MR (2012) The mechanism of background extinction. *Biol J Linn Soc Lond*
105: 255–268. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01819.x>
- Yu J, Dobson FS (2000) Seven forms of rarity in mammals. *J Biogeogr* 27:131–139.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00366.x>
- Zar JH (2010) *Biostatistical Analysis*, 5th edn. Pearson Prentice Hall, Upper Saddle River
- Zattara EE, Aizen MA (2021) Worldwide occurrence records suggest a global decline in bee
species richness. *One Earth* 4:114–123. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2020.12.005>

Table 1 Localities studied in REBIOSH, with average annual temperature and precipitation values corresponding to each sampling period (INEGI 2004, 2009)

Locality	Location	Mean annual:		Sampling period
		Temperature	Precipitation	
El Limón de	18° 32' N,	22°C	817 mm	May 2006 –
Cuauchichinola	98° 56' W 1220 m asl			April 2007
Huaxtla	18°22' N, 99°02' W, 1000 m asl	24°C	938 mm	January – December 2009
Coaxitlán	18° 27' N, 99° 11' W, 810 m asl	24°C	900 mm	March 2011 – February 2012
Huautla	18°26' N, 99°01' W, 950 m asl	24°C	929 mm	May 2018 – April 2019

Table 2 Confusion matrices to measure the apparent error rate (APER) between Buprestidae collection methods (active and passive) to detect the rarity of species in each locality of REBIOSH. The cells of each matrix show the frequency of species in each locality and the combined data of all localities (region)

Locality	Passive method	Active method		APER
		Common species	Rare species	
El Limón de	Common species	3	0	
Cuauchichinola	Rare species	6	2	54.5
Huaxtla	Common species	5	1	
	Rare species	10	1	64.7
Coaxitlán	Common species	3	1	
	Rare species	9	0	76.9
Huautla	Common species	4	1	
	Rare species	13	1	73.6
Region	Common species	17	2	
	Rare species	15	7	41.4

Table 3 Number of Buprestidae species, common, rare, or that changed their status between rare/common and their rank of occurrence from one to four localities of the tropical dry forest of REBIOSH, center of Mexico

	Number of localities				Total
	1	2	3	4	
Common	21	10	6	21	58
Rare	104	17	6	0	127
Rare/common	--	13	14	10	37
Total	125	40	26	31	222

Table 4 Number of Buprestidae species in which each of three hypotheses was tested to explain the rarity of Buprestidae. For each hypothesis, the proportion of species that fits the same and the limits of the binomial confidence intervals at 95% are shown. Different letters indicate significant differences between proportions according to the confidence intervals ($P < 0.05$)

Hypothesis	Number of species used	P	Lower	Upper
Under-sampling (local)	60	0.67 ^a	0.52	0.78
Under-sampling (region)	41	0.41 ^{ab}	0.26	0.58
Diffusive rarity	97	0.38 ^b	0.28	0.49
Body size	179	0.08 ^c	0.04	0.13

Fig. 1 Species accumulation curves (a) and sample coverage (b) for the Buprestidae community sampled at REBIOSH. The species accumulation curve shows that with increasing sampling, doubletons decrease, but singletons increase; consequently, the Chao 2 estimator keeps incrementing. Contrary, sample coverage indicates that the probability that a newly sampled individual belongs to a new species is around 1.1% and that the sampling was efficient

Fig. 2 Rank/abundance curves for each sampling locality of REBIOSH, a) El Limón de Cuauchichinola (23 singletons, 8 doubletons), b) Huaxtla (36 singletons, 24 doubletons), c) Coaxitlán (47 singletons, 13 doubletons), and d) Huautla (51 singletons, 12 doubletons)

Fig. 3 Average accumulation curves of singletons, doubletons, duplicates and uniques when there was one (the average of four localities, green curves), two (the average of six pairs of localities, purple curves), three (the average of four triplets of localities, blue curves), and four localities (red curves)

Fig. 4 Curves fitted by the Clench model (Michaelis-Menten), with the expected number of singletons, doubletons, duplicates and uniques expected at each sampling intensity from one to four localities (12, 24, 36 and 48 months)

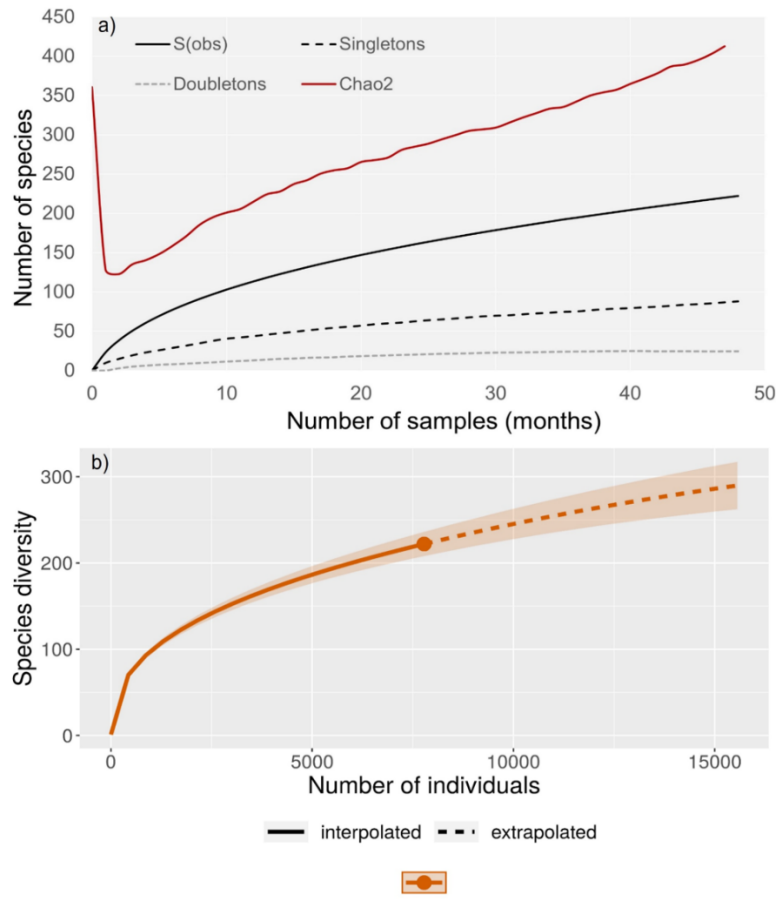


Fig. 2

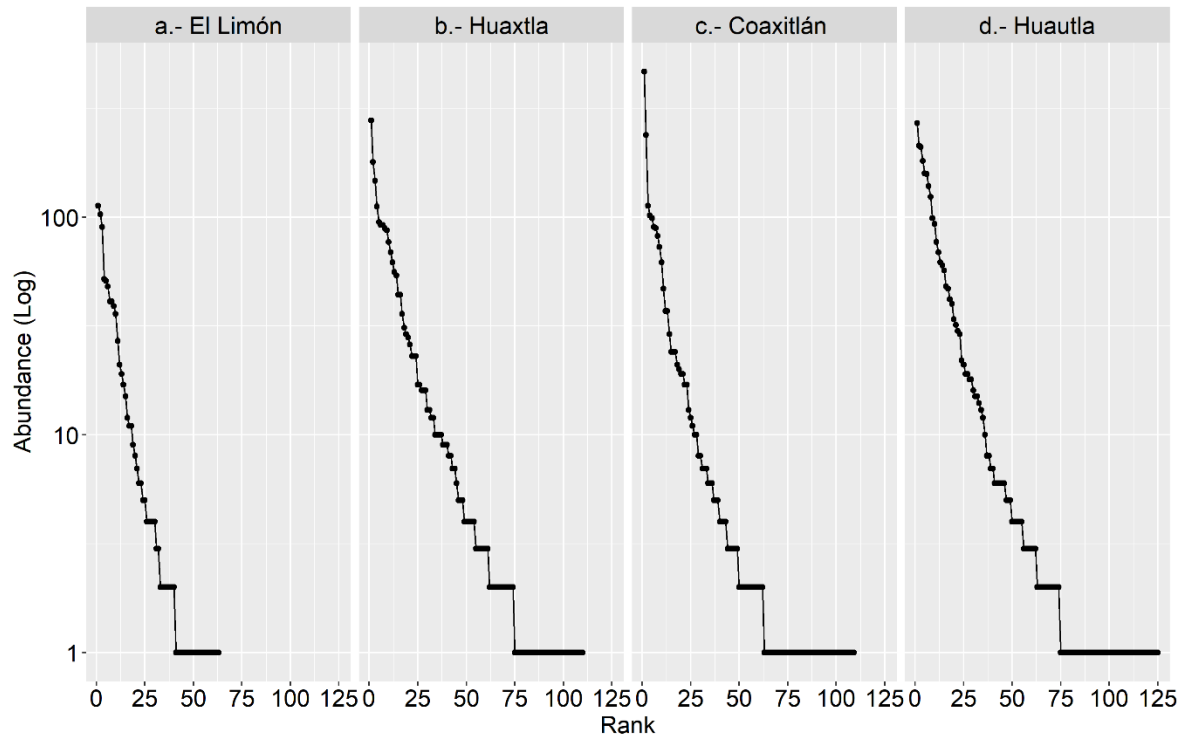


Fig. 3

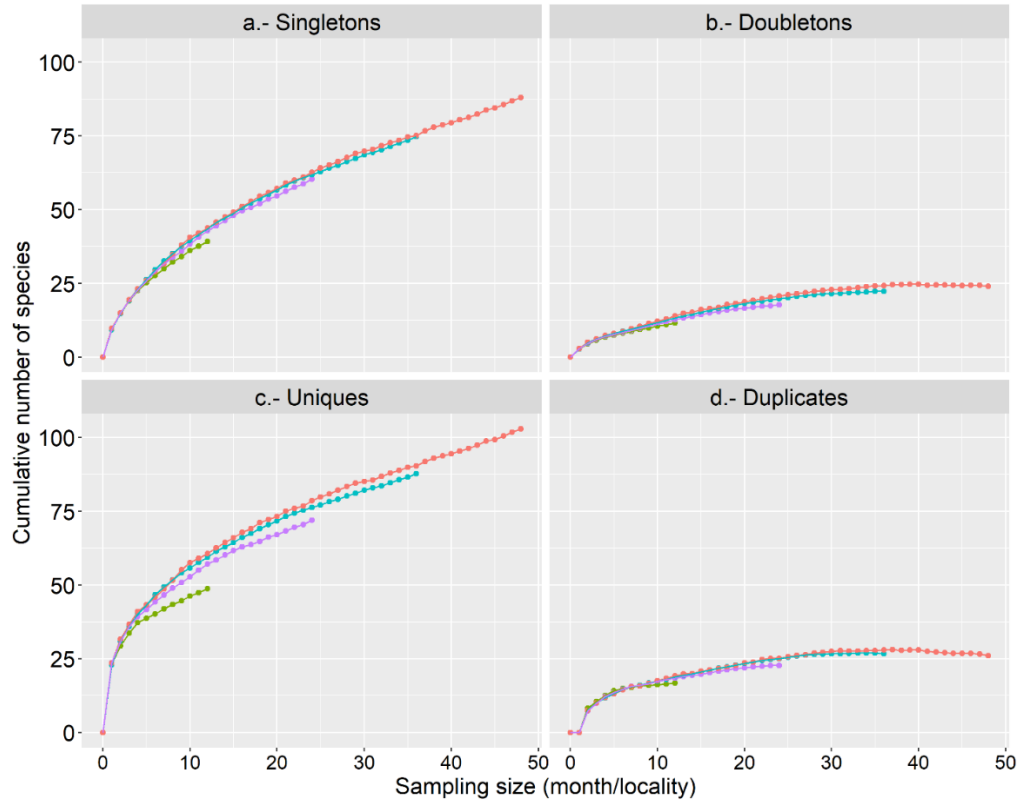
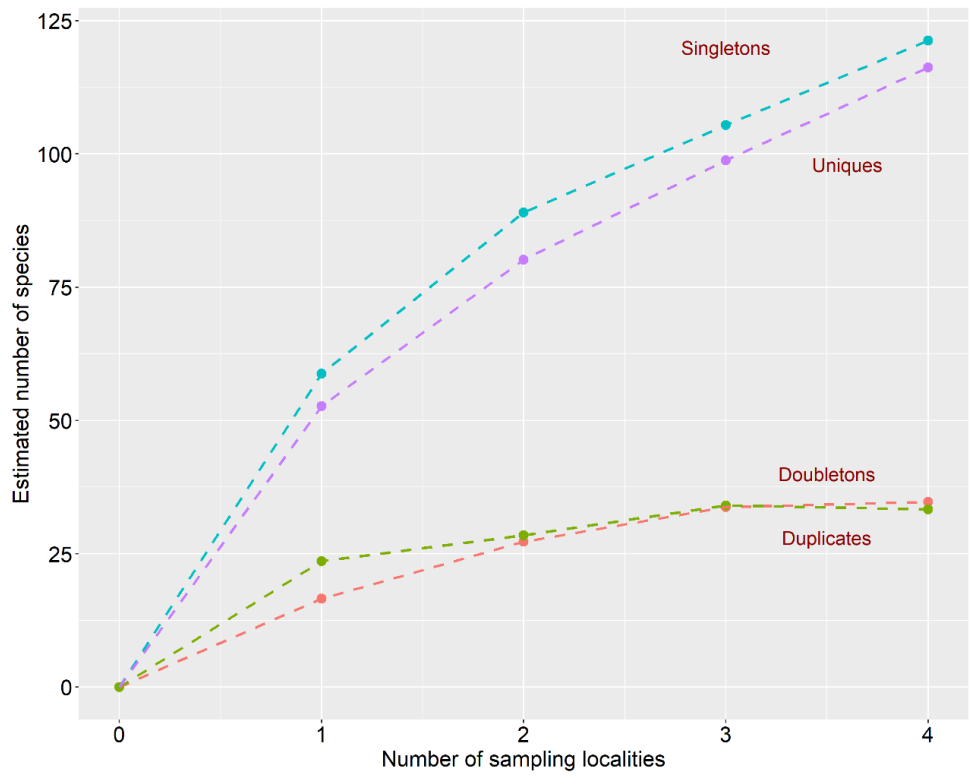


Fig. 4



SUPPLEMENTARY MATERIAL

Testing three hypotheses of rarity among the Buprestidae species of a tropical dry forest

Table S1 Linear distance in kilometers between study localities. Taken from Martínez-Hernández (2013)

Locality	Huautla	El Limón de Cuauchichinola	Huaxtla
El Limón de Cuauchichinola	13.41	-----	-----
Huaxtla	7.1	20.2	-----
Coaxitlán	17	27.4	16.3

Table S2 Species and individuals of Buprestidae captured by active and passive sampling in four localities of the TDF of REBIOSH, center of Mexico

Species	El Limón de Cuauchichinola		Huaxtla		Coaxitlán		Huautila	
	Active	Passive	Active	Passive	Active	Passive	Active	Passive
<i>Acmaeodera aeneoflava</i> Westcott 1998	2	-	31	-	-	-	19	-
<i>Acmaeodera alacris</i> Horn 187	1	-	-	-	-	-	1	-
<i>Acmaeodera aquila</i> Nelson 1994	-	-	16	-	6	-	-	-
<i>Acmaeodera cactophila</i> Westcott & Noguera 1995	-	-	3	-	-	-	1	-
<i>Acmaeodera crossi</i> Barr 1992	11	1	16	-	5	1	56	1
<i>Acmaeodera cuprina</i> Spinola 1838	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Acmaeodera digna</i> Barr 1992	-	-	3	-	-	-	2	-
<i>Acmaeodera haemorrhoea</i> LeConte 1858	52	-	179	-	89	-	269	1
<i>Acmaeodera lauta</i> Barr 1972	4	-	44	-	19	-	4	-
<i>Acmaeodera marginarcuata</i> Westcott 1998	-	-	1	-	1	-	3	-
<i>Acmaeodera philippinensis</i> Obenberger 1924	4	-	29	-	47	-	39	1
<i>Acmaeodera rubroguttula</i> Nelson 1994	-	-	-	-	-	-	2	-
<i>Acmaeodera rubrovittata</i> Nelson 1994	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Acmaeodera rustica</i> Fisher 1949	41	-	22	1	7	-	59	3
<i>Acmaeodera scalaris</i> Mannerheim 1837	10	1	86	3	10	-	69	-
<i>Acmaeodera</i> sp 1	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>Acmaeodera</i> sp 2	-	-	-	-	-	1	1	-
<i>Acmaeodera</i> sp 3	-	-	-	-	-	-	1	-

<i>Acmaeodera superba</i> Waterhouse 1882	-	-	54	-	-	-	-	-
<i>Acmaeodera tenuivittata</i> Westcott 2008	-	-	-	44	-	8	-	6
<i>Polycesta embriki</i> Obenberger 1936	1	-	1	-	-	-	1	-
<i>Paratyndaris lateralis</i> (Barr) 1972	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Hippomelas brevipes</i> Casey 1909	15	-	62	-	99	-	99	-
<i>Hippomelas mexicanus</i> (Laporte & Gory 1837)	11	-	95	-	24	-	47	-
<i>Hippomelas saginatus</i> (Mannerheim 1837)	20	1	92	-	37	-	42	-
<i>Lampetis (Spinthoptera)</i> <i>cyanitarsis</i> Corona 2005	19	-	4	-	2	-	12	-
<i>Euchroma gigantea</i> (Linnaeus) 1758	-	-	-	-	-	-	8	-
<i>Agaeocera gigas</i> (Gory & Laporte 1839)	6	-	77	-	7	-	77	-
<i>Hiperantha interrogationis</i> (Klug 1825)	1	-	1	-	-	-	1	-
<i>Spectralia uniformis</i> (Waterhouse) 1889	-	-	3	1	-	-	-	-
<i>Anthaxia (Agrilaxia)</i> sp 1	-	-	7	1	-	2	8	-
<i>Anthaxia (Agrilaxia)</i> sp 2	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Anthaxia (Agrilaxia)</i> sp 3	-	-	9	-	-	-	-	-
<i>Tetragonoschema humerale</i> Waterhouse 1882	-	-	17	-	-	-	-	-
<i>Xenorhipis parallellus</i> (Waterhouse 1889)	1	-	-	1	-	-	-	-
<i>Melanophila atra</i> Gory 1841	-	-	2	-	-	-	-	-
<i>Actenodes biarti</i> Bleuzen 1989	-	-	3	-	1	-	1	1
<i>Actenodes calcaratus</i> (Chevrolat 1835)	3	-	23	-	7	-	-	-

<i>Actenodes chalybeitarsis</i> (Chevrolat 1833)	17	-	28	-	-	-	33	1
<i>Actenodes scabrosus</i> MacRae & Bellamy 2013	4	-	2	-	-	-	-	-
<i>Actenodes</i> sp 1	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Actenodes</i> sp 2	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Chrysobothris acutipennis</i> Chevrolat 1835	7	-	22	1	10	-	10	3
<i>Chrysobothris analis</i> LeConte 1860	6	-	3	1	6	-	2	-
<i>Chrysobothris distincta</i> Gory 1841	51	-	55	1	4	1	205	8
<i>Chrysobothris melazona</i> Chevrolat 1835	-	-	-	1	-	2	-	1
<i>Chrysobothris modesta</i> Waterhouse 1887	90	-	278	-	465	2	157	1
<i>Chrysobothris multistigmata</i> (Mannerheim 1837)	103	-	112	-	73	-	93	-
<i>Chrysobothris nigropicta</i> Nelson 1988	-	-	2	-	-	-	1	-
<i>Chrysobothris paratabalipa</i> Nelson 1975	9	-	5	-	21	-	3	-
<i>Chrysobothris</i> sp 1	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Chrysobothris</i> sp 2	-	-	-	-	-	4	-	3
<i>Chrysobothris</i> sp 3	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chrysobothris</i> sp 4	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chrysobothris tessellata</i> Westcott 2008	2	-	1	-	1	-	3	-
<i>Chrysobothris viridiimpressa</i> Gory & Laporte 1837	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Colobogaster aureoviridis</i> Fisher 1933	2	-	1	-	-	-	1	-
<i>Paragrillus aroticollis</i> Waterhouse 1889	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Paragrillus lesueuri</i> Waterhouse 1889	5	-	6	-	17	-	7	-

<i>Paragrillus rugatulus</i> Thomson 1879	-	-	-	-	19	1	6	-
<i>Agrilus alborubronigrus</i> Hespenheide 1990	1	-	-	-	1	-	9	1
<i>Agrilus angustus</i> (Chevrolat) 1835	-	-	12	-	-	-	1	-
<i>Agrilus anthaxioides</i> Hespenheide 2009	-	-	-	-	2	-	-	-
<i>Agrilus atkinsoni</i> Hespenheide 1990	1	-	-	-	24	-	3	-
<i>Agrilus atripennis</i> Chevrolat 1835	36	-	-	-	-	-	29	1
<i>Agrilus aurantioguttatus</i> Hespenheide 1990	2	-	26	-	8	-	13	2
<i>Agrilus aurulentus</i> Hespenheide 1990	1	2	3	1	1	-	18	-
<i>Agrilus balaenoides</i> Waterhouse 1889	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Agrilus cavatus</i> Chevrolat 1838	1	-	-	2	-	-	-	-
<i>Agrilus civacoatlae</i> Fisher 1938	-	-	1	-	1	-	5	-
<i>Agrilus delicatulus</i> Waterhouse 1889	109	4	10	6	17	2	58	2
<i>Agrilus detractus</i> Waterhouse 1889	37	2	67	2	79	3	136	3
<i>Agrilus divaricatus</i> Waterhouse 1889	-	-	-	-	1	-	1	-
<i>Agrilus emarginatus</i> (Waterhouse) 1889	2	-	-	-	1	-	4	-
<i>Agrilus femoralis</i> Waterhouse 1889	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Agrilus fuscus</i> Hespenheide 1990	48	-	5	-	61	1	32	-
<i>Agrilus giesberti</i> Hespenheide & Bellamy 2009	-	-	-	-	5	-	-	-

<i>Agrilus griseoniger</i>	-	-	-	-	2	-	-	-
Hespenheide 1990								
<i>Agrilus ixcuinae</i> Fisher 1938	-	-	1	-	2	-	-	-
<i>Agrilus latifrons</i> Waterhouse 1889	21	6	72	15	96	6	157	2
<i>Agrilus luctator</i> Kerremans 1903	33	8	140	7	335	4	122	2
<i>Agrilus mecoatli</i> Fisher 1938	2	-	-	-	1	-	2	-
<i>Agrilus nigroauratus</i>	-	-	1	6	-	-	-	2
Hespenheide 1990								
<i>Agrilus nodifrons</i> Waterhouse 1889	1	1	-	-	-	-	-	-
<i>Agrilus paraimpexus</i>	2	-	75	17	1	10	210	-
Hespenheide 2007								
<i>Agrilus pseudosallei</i>	-	-	-	-	1	-	15	-
Hespenheide 2008								
<i>Agrilus rubrovittatus</i> (Waterhouse 1889)	3	1	10	-	-	2	13	1
<i>Agrilus ruginosus</i> (Waterhouse) 1889	-	-	3	-	-	-	-	-
<i>Agrilus sallei</i> Dugès 1878	7	1	-	-	1	-	-	1
<i>Agrilus scabrosus</i> Waterhouse 1889	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Agrilus sparsus</i> Waterhouse 1889	-	-	1	-	1	-	2	-
<i>Agrilus speciosus</i> Waterhouse 1889	-	-	9	-	-	-	16	-
<i>Agrilus tejupilcoensis</i> Fisher 1933	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Agrilus toteci</i> Fisher 1938	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Agrilus verityi</i> Hespenheide 1988	-	-	-	-	4	-	1	-
<i>Agrilus yiacatecutli</i>	-	-	-	-	2	-	1	-
Hespenheide 1988								
<i>Agrilus</i> sp 1	-	-	-	-	1	-	1	-
<i>Agrilus</i> sp 2	-	-	1	-	-	-	-	-

<i>Agrilus</i> sp 3	-	1	-	-	2	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 4	-	-	2	-	-	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 5	1	-	5	-	-	-	6	-
<i>Agrilus</i> sp 6	-	-	-	-	1	-	2	-
<i>Agrilus</i> sp 7	-	-	-	-	1	-	4	-
<i>Agrilus</i> sp 8	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 9	-	1	9	1	4	-	6	-
<i>Agrilus</i> sp 10	-	-	2	-	1	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 11	1	-	2	-	-	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 12	-	-	13	-	13	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 13	-	-	4	-	5	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 14	-	-	12	-	-	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 15	5	-	-	-	-	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 16	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Agrilus</i> sp 17	-	-	1	2	3	1	5	-
<i>Agrilus</i> sp 18	-	-	10	-	-	-	6	-
<i>Agrilus</i> sp 19	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 20	-	-	7	-	1	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 21	-	-	2	-	-	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 22	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 23	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Agrilus</i> sp 24	4	-	-	-	-	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 25	-	-	13	-	3	-	1	-
<i>Agrilus</i> sp 26	-	-	2	-	-	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 27	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 28	-	-	9	-	1	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 29	-	-	-	-	2	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 30	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Agrilus</i> sp 31	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Agrilus</i> sp 32	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 33	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Agrilus</i> sp 34	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 35	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Agrilus</i> sp 36	-	-	2	-	-	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 37	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 38	-	-	-	-	-	-	4	-

<i>Agrilus</i> sp 39	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Agrilus</i> sp 40	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 41	-	-	-	-	-	-	2	-
<i>Agrilus</i> sp 42	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 43	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Agrilus</i> sp 44	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Agrilus</i> sp 45	-	-	-	-	-	-	4	-
<i>Agrilus</i> sp 46	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 47	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Agrilus</i> sp 48	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 49	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Agrilus</i> sp 50	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 51	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 52	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Agrilus</i> sp 53	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 54	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 55	-	-	-	2	-	1	1	5
<i>Agrilus</i> sp 56	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 57	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 58	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 59	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Agrilus</i> sp 60	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 61	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 62	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Agrilus</i> sp 63	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 64	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Agrilus</i> sp 65	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 66	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>Agrilus</i> sp 67	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Agrilus</i> sp 68	-	-	-	-	2	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 69	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Agrilus</i> sp 70	-	-	-	-	-	-	2	-
<i>Agrilus</i> sp 71	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 72	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 73	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 74	-	-	2	-	-	-	-	-

<i>Agrilus</i> sp 75	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Agrilus</i> sp 76	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 77	-	-	-	-	-	-	2	-
<i>Agrilus</i> sp 78	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>Agrilus</i> sp 79	-	-	-	-	-	1	-	4
<i>Agrilus</i> sp 80	-	1	-	-	-	-	2	-
<i>Agrilus</i> sp 81	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 82	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Agrilus</i> sp 83	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Agrilus</i> sp 84	-	-	-	1	-	-	1	-
<i>Agrilus</i> sp 85	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 86	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Agrilus</i> sp 87	-	-	10	-	-	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 88	-	-	-	-	-	3	-	-
<i>Agrilus</i> sp 89	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Agrilus</i> sp 90	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Agrilus</i> sp 91	-	-	-	-	3	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 92	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Agrilus</i> sp 93	-	-	-	-	113	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 94	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 95	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 96	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Agrilus</i> sp 97	-	-	-	-	3	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 98	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Agrilus</i> sp 99	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Agrilus</i> sp 100	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Agrilus</i> sp 101	-	-	-	-	-	-	3	-
<i>Agrilus</i> sp 102	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Agrilus</i> sp 103	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 104	-	-	-	-	-	3	-	-
<i>Agrilus</i> sp 105	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 106	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 107	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Agrilus</i> sp 108	-	-	-	-	-	-	5	-
<i>Agrilus</i> sp 109	-	-	-	-	1	-	-	-

<i>Omochyceus terminalis</i>	-	-	1	-	-	-	1	-
Waterhouse 1887								
<i>Brachys exquisitus</i>	-	-	4	-	3	-	19	-
Hespenheide 2008								
<i>Brachys intervallorum</i>	-	-	2	-	17	-	21	-
Hespenheide 1990								
<i>Brachys</i> sp 1	-	1	7	1	23	1	47	1
<i>Brachys</i> sp 2	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>Taphrocerus sulcifrons</i> Fisher	-	-	-	1	2	-	3	-
1922								
<i>Leiopleura balloui</i> Fisher	1	-	36	-	37	-	181	-
1938								
<i>Leiopleura</i> sp 1	1	-	-	-	1	-	-	-
<i>Leiopleura</i> sp 2	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Hylaeogena</i> sp	-	-	17	-	-	-	1	-
<i>Lius cuneiformis</i> Fisher 1922	-	-	-	-	12	-	29	-
<i>Lius hintoni</i> Fisher 1933	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Lius mexicanus</i> Fisher 1922	-	-	3	-	-	-	-	-
<i>Pachyschelus pubicollis</i>	-	-	1	-	-	-	7	-
Waterhouse 1889								
<i>Pachyschelus purpureus</i> (Say)	-	-	-	3	28	1	22	-
1833								
<i>Pachyschelus secedens</i>	-	-	-	-	2	-	-	-
Waterhouse 1889								
<i>Pachyschelus</i> sp	-	-	-	-	90	-	18	-
Total	822	36	2028	125	2019	65	2627	59

Table S3 Nested ANOVA of body size between genus and abundance category of Buprestidae

Source	DF	SS	MS	<i>F-value</i>	<i>P-value</i>
Genus	3	7690.6	2563.5	427.4	< 0.0001
Abundance status (Genus)	3	89.6	29.9	5.0	< 0.01
Error	173	1037.7	6.0		
Total	179	8817.9			

CAPÍTULO 5

¿ES LA DISPONIBILIDAD DE HOSPEDEROS UN FACTOR QUE DETERMINA LA RAREZA LOCAL DE BUPRESTIDAE?

Roberto Reyes-González, Víctor Hugo Toledo-Hernández, Alejandro Flores-Palacios, Matthias Rös, Julián Bueno-Villegas, Angélica María Corona-López

Corresponding author: acorona@uaem.mx

RESUMEN

Distintos hábitats proporcionan diferentes condiciones ambientales, factores que influyen en la abundancia intra e interespecífica. En insectos saproxilófagos, la variación en la disponibilidad de recursos hospederos para el desarrollo de sus larvas puede ser un factor que determine su abundancia local. Se probó experimentalmente si la homogeneización de la oferta de recursos hospederos para oviponer entre dos zonas homogeniza la presencia de especies raras de Buprestidae. En dos localidades con bosque tropical caducifolio, se seleccionaron ocho especies de plantas no compartidas entre ellas, más una que fuera común en ambos sitios. De cada especie de planta se realizaron ocho cortes bimestrales durante un año, los cortes fueron distribuidos en ambas localidades y después de dos meses se colectaron y se registraron las especies de buprestidos emergentes. En total, de las especies de plantas emergieron 25 individuos y ocho especies de buprestidos. Con modelos lineales generalizados, no se encontró efecto de la especie de planta, ni del intercambio de recursos entre localidades sobre la presencia y abundancia de buprestidos entre las zonas. Del hospedero control emergieron dos especies generalistas. Con una excepción, ninguna de las especies raras de una localidad apareció en la otra al intercambiar los recursos de oviposición. Se sugiere que las especies raras de Buprestidae son específicas de sus hospederos; la homogeneización de los recursos hospederos sólo registró la emergencia de especies generalistas; probablemente las especies de plantas seleccionadas o

no tienen especies de buprestidos específicos o la oferta del recurso fue muy baja para que estas especies migraran y las usaran. Los resultados obtenidos no descartan a la especificidad en el uso de un recurso como un factor que ocasiona rareza entre las comunidades y aumenta la diversidad beta entre los Buprestidae, para probarlo es necesario utilizar experimentos como éste, pero con una mayor diversidad y volumen de recursos.

INTRODUCCIÓN

Un patrón constante en las comunidades ecológicas es que el número de individuos no se distribuye uniformemente entre las especies (Fisher 1943). La comprensión de los mecanismos que gobiernan la abundancia y la distribución de las especies es una meta desde los inicios de la ecología y es fundamental para el manejo y la conservación de las especies en sus comunidades (Azeria y Kolasa 2008).

Existen características que pueden diferenciar a las especies raras de las comunes, por ejemplo, el uso de recursos (Sugihara *et al.* 2003), tamaños corporales y niveles tróficos (Gaston *et al.* 1997), especialización de hábitat (Silcock y Fensham 2014), éxito reproductivo (Kunin y Gaston 1993) o capacidad de competir (Jelks *et al.* 2008).

Entre las diversas teorías utilizadas para explicar la variación en la abundancia de una especie, las basadas en nichos han sido las más aceptadas (Sugihara 1980; Gaston 1994). Esto es, la distribución y abundancia de las especies puede ser explicada por usos sutilmente diferentes de un mismo eje del nicho (ej. todos los saproxilófagos usan madera, pero hay preferencia y/o especificidad en el uso de este eje del nicho); un ejemplo de cómo la disponibilidad de un recurso (eje de nicho) puede afectar a la población de una especie que depende de él se puede observar en la sincronización de depredadores especializados y sus presas (Gaston y Blackburn 2000).

La variación en la abundancia de una especie entre diferentes tipos de hábitat suele asociarse con la variación espacial o temporal en la disponibilidad, cantidad o calidad de

recursos (Gaston y Blackburn 2000; Menin *et al.* 2008). Por lo que una especie que es rara en un lugar y momento determinados, probablemente se deba a la falta de recursos y condiciones óptimas (Sgarbi y Melo 2018).

Se ha sugerido que relaciones interespecíficas podrían surgir entre la variación en la abundancia y distribución de los recursos de los que dependen las diferentes especies (Hanski *et al.* 1993), por ejemplo, las especies generalistas deberían ser siempre abundantes porque pueden usar una amplia gama de recursos y éstos podrían estar ampliamente distribuidos; mientras que la distribución y abundancia de especies especialistas está limitada por la disponibilidad del recursos o hábitat al que se especializaron (Phillips *et al.* 2014).

Los ecosistemas tropicales se caracterizan por presentar un gran porcentaje de especies raras de insectos (Novotny 1993; Price *et al.* 1995; Stork *et al.* 1997; Reyes-González *et al.* en preparación). Una de la hipótesis utilizada frecuentemente para explicar esta rareza es la la disponibilidad de recursos (Novotny y Basset 2000). En los bosques, muchas especies de insectos que dependen de recursos como las plantas, son raras, y al ser capturadas sólo en una especie de planta parecen ser específicas de ésta (Basset *et al.* 1997). Ante esto, las diferencias ecológicas entre las especies comunes y raras, son un enfoque prometedor para comprender las causas de la rareza y el estudio sobre el uso de plantas hospederas es factor relevante en tales comparaciones (Hopkins *et al.* 2002).

Buprestidae es una de las familias más diversas de coleópteros tanto a nivel mundial (14,700 especies, Bouchard *et al.* 2017), como en México (852 especies, MacRae y Bellamy 2013). En etapa adulta sus especies son fitófagas y en etapa larval la mayoría de las especies son saproxilófagos y pueden estar asociadas con alguna especie o grupo de plantas hospederas (Hespenheide 1996). Estudios realizados con esta familia reportan que entre 41–61% de las especies aparecen con un máximo de dos individuos (Hernández-Villalba 2013; Reyes-González 2014; Corona-López *et al.* 2017).

Las especies de Buprestidae están relacionadas con sus plantas hospederas donde se desarrollan sus larvas, la disponibilidad de este recurso podría determinar su abundancia local. Con base en esto, se predice que la homogeneización de recursos hospederos entre zonas con diferente riqueza de plantas propiciará que las especies raras de buprestidos de una zona aparezcan en la otra, y viceversa. En este trabajo se probó experimentalmente la hipótesis anterior. En dos zonas de un bosque tropical caducifolio donde se conoce la riqueza y distribución de las abundancias de la comunidad de Buprestidae, se realizó un experimento de oferta recíproca de recursos no compartidos entre zonas. Se espera que al homogeneizar la oferta de madera para oviponer, la comunidad de buprestidos se homogeneizará entre zonas y las especies raras de cada zona aparecerán en ambas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en dos localidades del bosque tropical caducifolio de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla (REBIOSH). La REBIOSH se localiza al sur del estado de Morelos, el clima predominante es cálido subhúmedo (Aw0) y presenta una marcada estacionalidad, siendo en los meses de mayo a octubre el periodo de lluvias y de noviembre a abril el periodo de sequía, la topografía es accidentada y la altitud va de 700 a 2200 m s. n. m. (Dorado *et al.* 2005). Las cuatro localidades de la REBIOSH están separadas por 7.1–27.4 km (Tabla S1, Martínez-Hernández 2013).

Datos de vegetación

Para este trabajo se utilizaron datos de riqueza y abundancia de plantas leñosas de cuatro localidades (Huautla, Coaxitlán, Huautla y El Limón de Cuauchichinola) dentro de la REBIOSH proporcionados por Martínez-Hernández (2013). A partir de estos datos de vegetación, de las cuatro localidades, se seleccionaron dos, por presentar la mayor (Huautla) y la menor (Coaxitlán) riqueza de plantas leñosas.

La localidad de Coaxitlán cuenta con una riqueza de 109 especies, de las cuales 39 son raras (29 *singletons* y 10 *doubletons*) y exclusivas de esta localidad, mientras que la localidad de Huaxtla cuenta con una riqueza de 110 especies, de las cuales 44 son raras (37 *singletons* y 7 *doubletons*) y exclusivas de esta localidad (Tabla S2).

Diseño experimental

De cada localidad (Huaxtla y Coaxitlán) se seleccionaron ocho especies de plantas poco abundantes (1-2 individuos) y no compartidas entre localidades (Tabla 1). Sumado a estas especies, se incorporó a *Conzattia multiflora* una especie común (≥ 10 individuos) compartida en ambas localidades.

De todas las plantas seleccionadas en cada localidad, cada dos meses (a partir octubre del 2017, en 6 eventos de corte), se realizaron ocho cortes de material vegetal leñoso de 50 cm de longitud con un diámetro mayor a dos centímetros (6 eventos de corte \times 8 secciones \times 17 especies de plantas = 816 secciones de vegetal leñoso). De las ocho secciones obtenidas de cada especie de planta, la mitad se dejaron expuestas en donde fueron cortadas y la otra mitad fue transportadas a la otra localidad, para homogeneizar la oferta del recurso de oviposición entre localidades (excepto los cortes realizados a *Conzattia multiflora*).

Todas las secciones cortadas se dejaron expuestas en el sotobosque durante dos meses, permitiendo que los insectos ovipositaran en ellas (Fig. 1). Después de dos meses fueron recolectadas y trasladadas al Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación (CIβγC) donde fueron etiquetadas, envueltas con malla de alambre galvanizado (reforzado 1.2 \times 30 m Toolcraft®). Todo el material leñoso fue humedecido y monitorearon periódicamente.

Teniendo en cuenta el ciclo de vida de las especies de esta familia (1-2 años, Evans *et al.* 2004), el monitoreo comenzó una vez envuelto el primer bloque de cortes y finalizó el 3/XII/2020. Todos los bupréstidos que emergieron fueron recolectados, preservados y

etiquetados con los datos correspondientes al lugar de oviposición, especie de planta de la que emergieron, fecha del corte, fecha de emergencia y nombre del recolector.

El material fue identificado mediante claves taxonómicas (Barr 1949; Nelson 1975), comparación con material de referencia depositado en la CIUM y corroborados por especialistas en el grupo (Dr. H. A. Hespeneide, Departamento de Ecología y Biología evolutiva de la Universidad de California).

Análisis de datos

Para probar si la abundancia y presencia de Buprestidae cambia entre especies de plantas leñosas y entre los tratamientos de intercambio (si/no) se realizaron modelos lineales generalizados (*GLM*) con distribución binomial (presencia de insectos) y Poisson (abundancia) con enlaces logit y log, respectivamente (Crawley 1993). En estos modelos el intercambio entre localidades fue un factor anidado en la especie de planta hospedera.

Para conocer si las especies raras registradas previamente en Coaxitlán y Huaxtla (muestreos sistematizados) dejaban de serlo, se realizaron comparaciones directas entre los *singletons* y *doubletons* obtenidos previamente en estas localidades (Tabla S2) con las especies emergidas mediante el intercambio de hospederos en el presente trabajo.

RESULTADOS

Los organismos comenzaron a emerger desde seis meses después de la oviposición. La emergencia de bupréstidos tuvo un periodo de tiempo de 32 meses aproximadamente (12/IV/18 – 3/XII/2020).

Del total de secciones ($n = 816$) de todas las especies de plantas, emergieron 25 individuos de ocho especies de bupréstidos (Tabla 2). De la especie compartida en ambas localidades (*Conzattia multiflora*) emergieron las especies *Agrilus* sp. (59 individuos) y *Chrysobothris distincta* (ocho individuos).

Al disgregar los valores de riqueza y abundancia se encontró que del intercambio de recursos hospederos entre localidades, emergieron seis especies y 11 individuos de Buprestidae, mientras que de los recursos no intercambiados emergieron siete especies y 14 individuos. (Tabla 2).

Seis especies (*Acmaeodera lauta*, *A. rustica*, *Agrilus luctator*, *Chrysobothris acutipennis*, *C. distincta*, *C. modesta*) de Buprestidae ya habían sido registradas en muestreos sistematizados en ambas localidades, de estas, cuatro especies (*Acmaeodera rustica*, *Agrilus luctator*, *Chrysobothris distincta*, *C. modesta*) utilizaron en promedio el $9.37\% \pm 3.6\%$ de nuevos recursos ofertados (recursos intercambiados). Ninguna de las especies singletons o *doubletons* que estuvieron presentes sólo en una localidad (Tabla S2) emergió del recurso hospedero ofertado.

Los valores del *GLM* no mostraron un efecto significativo en cuanto a las especies de plantas hospederas ni del intercambio de recursos entre localidades sobre abundancia de Buprestidae (Tabla 3). *Acmaeodera digna* fue la única especie que sólo había sido registrada en Huaxtla y que emergió en Coaxitlán de los recursos intercambiados.

Los hospederos *Vachellia farnesiana* y *Trichilia americana* registraron la mayor emergencia de especies de buprestidos con cuatro especies cada una, mientras que *Ceiba aesculifolia*, *Stemmadenia obovata*, *Thevetia ovata* e *Hippocratea celastroides* registraron el menor número de especies e individuos.

Seis especies de Buprestidae fueron raras en un hospedero particular, pero su abundancia total se incrementó al considerar más de un hospedero. Las especies de Buprestidae con mayor número de plantas hospederas utilizadas fueron *Chrysobothris distincta* y *Agrilus* sp con cuatro hospederos diferentes cada una. Dos especies (*Acmaeodera digna* y *A. lauta*) emergieron solamente de una sola especie de planta hospedera.

DISCUSIÓN

La variación en la abundancia de una especie suele asociarse con la variación espacial o temporal en la cantidad o calidad de recursos. En insectos fitófagos, la abundancia puede verse influenciada por las diferentes condiciones de un hábitat y una especie puede ser considerada rara en un lugar debido a la falta de recursos específicos. En este trabajo se registró principalmente la emergencia de especies comunes y generalistas capaces de usar distintos recursos hospederos. Por lo que se puede suponer que las especies raras de Buprestidae presentan un elevado grado de especialización.

No se encontró un efecto significativo ni del intercambio de recursos, ni de las especies de hospederos sobre la rareza de Buprestidae en BTC. Ninguno de los *singletons* o *doubletons* registrados mediante muestreos sistemáticos previos de una sola localidad (Huaxtla o Coaxitlán) emergieron de la oferta de recurso. Esto puede deberse a que estas especies raras presentan un mayor grado de especialización en el uso de ciertos hospederos que no fueron contemplados en este trabajo. Por ejemplo, *Agrilus sparsus* Waterhouse una especie rara registrada en muestreos sistematizados (Huaxtla, Hernández-Villalba 2013) fue reportada por Torres-Manjarrez (2017) emergiendo de ramas cortadas de *Vachellia cochliacantha* Humb. & Bonpl, una especie de planta que no fue considerada en este experimento. Solamente una especie (*Acmaeodera digna*) se registró en ambas localidades y apoyó la hipótesis, esta sólo había sido registrada previamente en Huaxtla (3 individuos).

Por otra parte, seis especies ya habían sido registradas previamente (consideradas comunes), en muestreos sistematizados en ambas localidades, de éstas, dos son muy abundantes, *Chrysobothris modesta* Waterhouse y *Agrilus luctator* Kerremans, estas especies han sido reportadas por MacRae y Bellamy (2013), en *Vachellia cochliacantha*. En este estudio, las especies de buprestidos que ya se conocían en ambas localidades utilizaron el 9% de nuevos recursos hospederos ofertados, por lo que pueden ser consideradas generalistas.

Los datos de *Conzattia multiflora*, muestran que es utilizada por la misma especie de Buprestidae en ambas localidades, pero las localidades inducen una fuerte variabilidad en la abundancia con que es usado este hospedero. En insectos saproxilófagos, la abundancia está influenciada no sólo por la variación espacial en la abundancia de plantas hospederas (Courtney y Forsberg 1988), sino por otros factores de la zona, por ejemplo, cantidad y calidad de madera en descomposición (ej. Cerambycidae, Martínez-Hernández 2019), estructura de la vegetación (Siitonen 1994), idoneidad de hospedero y competencia interespecífica (Singer y Parmesan 1993; Økland *et al.* 1996), por lo que la variación en la abundancia de especies de esta investigación, además de la disponibilidad del hospedero, puede estar determinada por características ambientales y ecológicas de cada zona.

La mayoría de las especies que eran raras en un hospedero particular, también fueron registradas en otras plantas. De acuerdo con Novotny y Basset (2000), las especies que están usando varias plantas hospederas pero que son raras en cada una de ellas, son generalistas, ya que cuando se consideran todas las plantas hospederas utilizadas, su abundancia general se vuelve relativamente mayor.

Dado que en Buprestidae existe una tendencia de las especies raras al uso específico de recursos y el conocimiento sobre el uso de hospederos es escaso, se considera necesario una exploración más amplia de potenciales hospederos que permita ampliar el conocimiento sobre relaciones planta-huésped en esta familia.

Por otra parte, debido a que también existen características de cada hábitat que pueden tener un efecto en la abundancia de buprestidos sobre un hospedero y en la posible llegada de otras especies al mismo, se debe tener en cuenta factores potenciales (ej. idoneidad de hospederos o competencia interespecífica) que pueden influir en la variación de dicha abundancia.

AGRADECIMIENTOS

Al equipo de la Colección de Insectos de la Universidad de Morelos (CIUM). Al CONACYT por la beca de manutención (573702). Al maestro Gabriel García Franco por su ayuda en la determinación de las plantas en campo. Este trabajo se completó como parte de la tesis doctoral de Roberto Reyes González en el Doctorado en Ciencias Naturales-UAEM. También agradecemos a la Fundación IDEA WILD por el material donado para el trabajo de campo.

REFERENCIAS

- Azeria TE, Kolasa J (2008) Nestedness, niche metrics and temporal dynamics of a metacommunity in a dynamic natural model system. *Oikos*, 117:1006–1019.
- Barr WF (1949) A revision of the species of the genus *Polycesta* occurring in the United States (Coleoptera, Buprestidae). *American Museum Novitates*, 1432:1–42.
- Basset Y, Springate ND, Aberlenc, HP, Delvare G (1997) A review of methods for sampling arthropods in tree canopies. In: Stork NE, Adis JA, Didham RK (eds) *Canopy arthropods*. Chapman & Hall, London, pp 27–52.
- Bouchard P, Grebennikov VV, Smith ABT, Douglas H (2017) Biodiversity of Coleoptera. In: Footit RG, Adler PH eds. *Insect biodiversity: science and society*. John Wiley & Sons, West Sussex, 337–417.
- Corona-López AM, Reza-Pérez EV, Toledo-Hernández VH, Flores-Palacios A, MacRae TC, Westcott RL, Hespeneide HA, Bellamy CL. 2017. Diversity of Buprestidae (Coleoptera) from El Limón de Cuauchichinola, Tepalcingo, Morelos, México. *The Pan-Pacific Entomologist*, 93:71–83.
- Courtney SP, Forsberg J (1988) Host use by two pierid butterflies varies with host density. *Functional Ecology*, 2:65–75.
- Crawley MJ (1993) *Glim for Ecologists*. Blackwell, Oxford.
- Escobar F (2004) Diversity and composition of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages in a heterogeneous Andean landscape. *Tropical Zoology*, 17:123–136.

- Evans HF, Moraal LG, Pajares JA (2004) Biology, ecology and economic importance of Buprestidae and Cerambycidae. In: Lieutier KRD F, Battisti A, Grégoire J-C, Evans HF, (eds) Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, A Synthesis. Springer, Dordrecht, pp 447–474.
- Dorado O, Maldonado B, Arias DM, Sorani V, Ramírez R, Leyva E, Valenzuela D (2005) Programa de conservación y manejo Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, México.
- Fisher RA, Corbet AS, Williams CB (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.
- Gaston KJ (1994) *Rarity*. Chapman & Hall, London.
- Gaston KJ, Blackburn TM (2000) *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford.
- Gaston KJ, Blackburn TM, Lawton JH (1997) Interspecific abundance–range size relationships: an appraisal of mechanisms. *Journal of Animal Ecology*, 66:579–601.
- Hanski I, Kouki J, Halkka A (1993) Three explanations of the positive relationship between distribution and abundance of species. In: Ricklefs RE, Schluter D (eds) *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago, pp 108–116.
- Hernández-Villalba N. 2013. Diversidad de Buprestidae (Insecta: Coleoptera) en Selva Baja Caducifolia de Huautla, Tlaquiltenango, Morelos. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, México.
- Hespenheide HA (1996) Buprestidae (Coleoptera). In: Llorente Bousquets J, García Aldrete AN, González Soriano E, (eds) *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos*

- de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. Instituto de Biología, UNAM, D. F. México, pp 411–421.
- Hopkins GW, Thacker JI, Dixon AFG, Waring P, Telfer MG (2002) Identifying rarity in insects: the importance of host plant range. *Biological Conservation*, 105:293–307.
- Jaenike J (1990) Host specialization in phytophagous insects. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics*, 21:243–273.
- Jelks HL, Walsh SJ, Burkhead NM, Contreras-Balderas S, Diaz-Pardo E, Hendrickson DA, Lyons J, Mandrak NE, McCormick F, Nelson JS, Platania SP, Porter BA, Renaud CB, Schmitter-Soto JJ, Taylor EB, Warren Jr ML (2008) Conservation status of imperiled North American freshwater and diadromous fishes. *Fisheries*, 33:372–407.
- Kunin WE, Gaston KJ (1993) The biology of rarity: patterns, causes and consequences. *Trends Ecological Evolution*, 8:298–301.
- Martínez-Hernández JG (2013) Diversidad de la familia Cerambycidae (Coleoptera) en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, México.
- Martínez-Hernández JG (2019) Influencia de la composición de plantas leñosas sobre la comunidad de Cerambycidae (Coleoptera) de San Andrés de la Cal, Tepoztlán, Morelos. Tesis doctoral, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, México.
- MacRae TC, Bellamy CL (2013) Two new species of *Actenodes* Dejean (Coleoptera: Buprestidae) from southern Mexico, with distributional and biological notes on Buprestidae from Mexico and Central America. *The Pan-Pacific Entomologist*, 89:102–119.
- Menin M, Waldez F, Lima AP (2008) Temporal variation in the abundance and number of species of frogs in 10,000 ha of a forest in Central Amazonia, Brazil. *South American Journal Herpetology*, 3:68–81.

- Nelson GH (1975). A review of the basalis group of the genus *Chrysobothris* (Coleoptera: Buprestidae). *The Coleopterists Bulletin*, 29:1–30.
- Novotny V (1993) Spatial and temporal components of species diversity in Auchenorrhyncha (Insecta: Hemiptera) communities of Indochinese montane rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 9:93–100.
- Novotny V, Basset Y (2000) Rare species in communities of tropical insect herbivores: pondering the mystery of singletons. *Oikos*, 89:564–572.
- Økland B, Bakke A, Hågvar S, Kvamme T (1996) What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway. *Biodiversity & Conservation*, 5:75–100.
- Phillips RD, Peakall R, Hutchinson MF, Linde CC, Xu T, Dixon KW, Hopper SD (2014) Specialized ecological interactions and plant species rarity: the role of pollinators and mycorrhizal fungi across multiple spatial scales. *Biological Conservation*, 169:285–295.
- Preston FW (1948) The commonness, and rarity, of species. *Ecology*, 29:254–283.
- Price PW, Diniz IR, Morais HC, Marques ESA (1995) The abundance of insect herbivore species in the tropics: the high local richness of rare species. *Biotropica*, 27:468–478.
- Reyes-González R (2014) Los escarabajos joya (Coleoptera: Buprestidae) y su distribución temporal en la selva baja caducifolia de Coaxitlán, Tlaquiltenango, Morelos. Bachelor thesis, Autonomous University of the State of Morelos, México.
- Sgarbi LF, Melo AS (2018) You don't belong here: explaining the excess of rare species in terms of hábitat, space and time. *Oikos*, 127:497–506.
- Siitonen J (1994) Decaying wood and saproxylic Coleoptera in two old spruce forests: a comparison based on two sampling methods. *Annales Zoologici Fennici*, 31:89–95.

- Silcock JL, Fensham RJ (2014) Specialized and stranded: hábitat and biogeographical history determine the rarity of plant species in a semi-arid mountain range. *Journal of Biogeography*, 41:2332–2343.
- Singer MC, Parmesan C (1993) Sources of variation in patterns of plant–insect association. *Nature*, 361:251–253.
- Sugihara G (1980) Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns. *American Naturalist*, 116:770–787.
- Sugihara G, Bersier LF, Southwood TRE, Pimm SL, May RM (2003) Predicted correspondence between species abundances and dendrograms of niche similarities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100:5246–5251.
- Torres-Manjarrez A (2017) Caracterización del uso de la leña y su impacto en la comunidad de escarabajos saproxilófagos en selva baja caducifolia. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, México.

Tablas

Tabla 1. Familias, especies y número de individuos de plantas leñosas en las localidades de Coaxitlán y Huaxtla. Datos proporcionados por Martínez-Hernández (2013).

Localidad	Familia	Especie de planta	Abundancia
Huaxtla	Anacardiaceae	<i>Amphipterygium adstringens</i> (Schltdl.) Standl.	2
Huaxtla	Anacardiaceae	<i>Pseudosmodium perniciosum</i> (Kunth) Engl.	1
Huaxtla	Malvaceae	<i>Ceiba aesculifolia</i> (Kunth) Britten & Baker	2
Huaxtla	Malvaceae	<i>Heliocarpus velutinus</i> Rose	2
Huaxtla	Burseraceae	<i>Bursera bicolor</i> (Willd. ex Schltdl.) Engl.	1
Huaxtla	Meliaceae	<i>Trichilia americana</i> (Sessé & Moc.) T.D. Penn	1
Huaxtla	Fabaceae	<i>Senna skinneri</i> (Benth.) H.S. Irwin & Barneby	1
Huaxtla	Rutaceae	<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	2
Ambas	Fabaceae	<i>Conzattia multiflora</i> (B.L. Rob.) Standl.	10
Coaxitlán	Apocynaceae	<i>Stemmadenia obovata</i> K. Schum.	2
Coaxitlán	Apocynaceae	<i>Thevetia ovata</i> (Cav.) A. DC.	2
Coaxitlán	Fabaceae	<i>Vachellia farnesiana</i> (L.) Wight & Arn.	2
Coaxitlán	Picramniaceae	<i>Alvaradoa amorphoides</i> Liebm.	1
Coaxitlán	Bignoniaceae	<i>Astianthus viminalis</i> (Kunth) Baill.	1
Coaxitlán	Hippocrateaceae	<i>Hippocratea celastroides</i> Kunth	1
Coaxitlán	Rubiaceae	<i>Randia echinocarpa</i> Moc. & Sessé ex DC	1
Coaxitlán	Burseraceae	<i>Bursera morelensis</i> Ramirez	1

Tabla 2. Especies e individuos de bupréstidos que emergieron mediante el intercambio (si/no) de hospederos. (*) Especies de Buprestidae registradas durante muestreos sistemáticos en Coaxitlán y Huaxtla.

	<i>Acmaeodera digna</i>	*A. <i>lauta</i>	*A. <i>rustica</i>	*A. <i>luctator</i>	A. <i>sp</i>	*C. <i>acutipennis</i>	*C. <i>distincta</i>	*C. <i>modesta</i>
<i>P. pernicosum</i>								
no	0	0	1	0	0	0	1	0
si	0	0	1	0	0	0	1	0
<i>A. adstringens</i>								
no	0	0	0	0	0	0	0	0
si	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>B. bicolor</i>								
no	0	1	0	0	0	0	1	0
si	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. aesculifolia</i>								
no	0	0	0	0	0	0	0	1
si	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>T. americana</i>								
no	0	0	0	0	0	0	2	1
si	1	0	1	0	0	0	1	0
<i>V. farnesiana</i>								
no	0	0	0	0	0	3	1	0
si	0	0	0	1	0	0	0	2
<i>H. celastroides</i>								
no	0	0	0	1	0	0	0	0
si	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>S- obovata</i>								
no	0	0	0	0	0	0	0	0
si	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>T. ovata</i>								
no	0	0	0	0	1	0	0	0
si	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. multiflora</i>								
no	0	0	0	0	59	0	8	0
si	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
Total	1	1	3	2	63	3	15	4

Tabla 3. Modelo lineal generalizado (*GLM*) con distribución Poisson y binomial en el efecto de la planta hospedera y el intercambio entre localidades sobre la abundancia y presencia de Buprestidae.

Fuente de variación	g.l.	Poisson		Binomial	
		χ^2	P	χ^2	P
Especie de planta hospedera	8	14.3	0.07	11.9	0.15
Intercambio entre localidades (especie de planta hospedera)	9	11.2	0.26	8.9	0.45



Figura 1. Recursos hospederos ofertados para la oviposición de Buprestidae.

MATERIAL SUPLEMENTARIO

¿ES LA DISPONIBILIDAD DE HOSPEDEROS UN FACTOR QUE DETERMINA LA RAREZA LOCAL DE BUPRESTIDAE?

Tabla S1. Distancia lineal en kilómetros entre localidades de estudio. Tomado de Martínez-Hernández (2013).

Localidad	Huautla	El Limón de Cuauchichinola	Huaxtla
El Limón de Cuauchichinola	13.41	-----	-----
Huaxtla	7.1	20.2	-----
Coaxitlán	17	27.4	16.3

Tabla S2. Riqueza de especies de Buprestidae y número de *singletons* y *doubletons* en dos zonas con BTC de Morelos. Datos proporcionados por Hernández-Villalba (2013) y Reyes-González (2014).

Variable	Coaxitlá	
	Huaxtla	n
Número de especies	110	109
Número de <i>singletons</i>	36	47
Número de <i>doubletons</i>	13	13
Número de especies que han sido recolectados en una localidad, pero no en otra	56	57
Número de especies ausentes que son <i>singletons</i> en otra localidad	37	29
Número de especies ausentes que son <i>doubletons</i> en otra localidad	7	10

CAPÍTULO 6

DISCUSIÓN GENERAL

Las especies raras suelen representar una parte importante de la riqueza, son una característica común de las comunidades, sin embargo, es difícil definir las y determinar sus causantes. En comunidades de insectos, de manera general, las especies raras representan más del 10% de la riqueza; esto es contradictorio ya que los modelos de distribución sugieren que las especies raras deberían ser escasas (Preston 1948; Hartley y Kunin 2003). El conocimiento alrededor de este patrón ha recibido principalmente atención teórica y poca investigación experimental donde la mayoría de los estudios se enfocan en determinar la estructura de la abundancia (Preston 1962; Magurran 2017), pero pocos estudios han abordado causas que expliquen los elevados porcentajes de rareza (Magurran 2003; Sgarbi y Melo 2018).

Este estudio proporciona información notable respecto a los factores causantes de los patrones de rareza de insectos fitófagos. Los resultados obtenidos de la revisión bibliográfica corroboran que un alto porcentaje de rareza caracteriza las investigaciones realizadas con comunidades de insectos tropicales, sin embargo, también corroboran que el conocimiento en torno a este patrón ha sido poco abordado. A pesar de que las especies raras están presentes en grandes porcentajes generalmente, no se discute ninguna hipótesis que permita conocer las causas de la rareza, esto permite inferir que conocer por qué las especies raras están presentes en las comunidades de insectos dependerá principalmente de las metas y los objetivos planteados en las diferentes investigaciones.

Algunas explicaciones para los *singletons* y *doubletons* en insectos tropicales involucran aspectos biológicos (Price *et al.* 1995) y metodológicos (Basset *et al.* 2004). En la revisión, este patrón fue consistente debido a que las especies raras fueron principalmente asociadas a hipótesis biológicas (especies capturadas fuera de su hábitat específico o rango de distribución) y metodológicas (submuestreo).

El metaanálisis muestra un efecto de diferentes variables en la proporción de especies raras en comunidades de insectos. En términos generales la abundancia tiene el mayor efecto en la rareza para la mayor parte de los insectos (excepto Coleoptera e Hymenoptera). La relación entre la abundancia y la rareza de insectos refuerza la hipótesis del submuestreo, en el sentido de que conforme aumenta el número de individuos capturados la proporción de especies raras disminuye (Sgarbi *et al.* 2020).

Generalmente en conjuntos o ensamblajes que contienen especies raras y comunes, el número de especies raras es una función directa de la riqueza de especies (Gaston 1994). Solamente en Coleoptera (ej. Buprestidae), la riqueza tuvo el mayor efecto en la rareza de especies, conforme aumenta la riqueza el número de especies raras también se incrementa. Mientras que para himenópteros (Formicidae y Encyrtidae) la relación entre la precipitación y la rareza indica una tendencia hacia la disminución de rareza con el incremento de la precipitación. Un aumento en la precipitación puede favorecer la productividad primaria, (foliación, tasa de descomposición de la madera, Maass *et al.* 2002), y con ello una mayor presencia de insectos fitófagos, recursos indispensables para la mayoría de los himenópteros analizados (Castaño-Meneses *et al.* 2009; Rodríguez-Vélez *et al.* 2009).

El elevado porcentaje de rareza en la literatura (>10%) es inusual y escasamente estudiado, esto ofrece un amplio panorama para la investigación. Este es el primer estudio que prueba de manera experimental tres hipótesis de manera conjunta (dos biológicas y una metodológica) asociadas a la rareza de insectos fitófagos. Al probar de manera experimental el submuestreo, rareza difusiva y tamaño corporal como causas de rareza de Buprestidae en BTC, este trabajo aporta un acercamiento al conocimiento de las causantes de la rareza de insectos en bosques tropicales.

La hipótesis general se cumple al probar que la rareza en la comunidad de buprestidos no depende de una sola causa, tres hipótesis tienen soporte y no son excluyentes entre ellas,

siendo el submuestreo la hipótesis con mayor soporte estadístico, seguida de la hipótesis de rareza difusiva y por último el tamaño corporal. Asimismo, los resultados muestran de manera clara que si solamente se utilizara un método de recolecta y se muestreara una sola localidad, la probabilidad de registrar especies raras de buprestidos sería mayor que si se utilizaran métodos de recolecta complementarios y se abarcara más de una localidad.

Evidencia que apoya lo anterior ha sido encontrada por Coddington *et al.* (2009), quienes reportaron un patrón similar donde hipótesis biológicas no explican los grandes valores de *singletons* en arañas, mientras que el submuestreo es la hipótesis aceptada para explicar las elevadas proporciones de rareza, también proponen que el submuestreo sea la causa principal de la rareza en comunidades de artrópodos. A pesar de ser grupos diferentes es claro que el incremento en la intensidad de muestreo en un inventario biológico aumentará la abundancia y disminuirá la probabilidad de registrar especies raras o especies comunes como raras (raras falsas).

Ahora bien, las especies de Buprestidae están relacionadas con sus plantas hospederas (Hespenheide 1996) y la disponibilidad de este recurso influye en la abundancia local de buprestidos (Hernández-Villalba 2013; Corona-López *et al.* 2017). Los resultados muestran que la homogeneización de recursos entre dos localidades favorece principalmente a las especies abundantes (acorde a los muestreos sistemáticos previos) de ambas localidades que son más bien generalistas y que pueden usar nuevos recursos y no a las especies raras (Reyes-González *et al.* 2021, en preparación).

Este patrón también puede deberse a la ausencia del hospedero idóneo, ya que la distribución y abundancia de insectos fitófagos está influenciada por distintos factores del hábitat como la calidad de la madera, adaptación del huésped o la competencia interespecífica (Carlucci *et al.* 2011), por lo que se puede suponer que la rareza de Buprestidae en ambas localidades está determinada por otras características propias del hospedero y del entorno

(grado de descomposición, ocupación del hospedero, estructura y composición de la vegetación, Geiger *et al.* 2011) que no fueron objeto de análisis en este estudio.

Por otra parte, también se puede sugerir que las especies raras de Buprestidae presentan un alto grado de especialización en el uso de ciertos hospederos que no fueron considerados en esta investigación, por lo que ampliar el rango de hospederos posiblemente permitiría encontrar dichas especies especialistas (Vargas-Cardozo *et al.* 2018) que fueron consideradas como raras en Huaxtla y Coaxitlán.

Más allá de la rareza de las especies, recientemente la rareza de las funciones o rareza funcional ha tomado relevancia para comprender el impacto de la disminución de la biodiversidad y el impacto en el mantenimiento a largo plazo de los ecosistemas (Jain *et al.* 2014; Violle *et al.* 2017). En ese mismo sentido, las especies raras y especialistas de insectos fitófagos tienen el potencial de desempeñar funciones ecológicas importantes mediante interacciones únicas con especies vegetales (Phillips *et al.* 2013).

En el caso particular de los saproxilófagos como los bupréstidos las especies raras con alta especificidad de hospederos contribuyen al reciclaje de nutrientes mediante la degradación de la madera muerta de plantas leñosas particulares que probablemente no son explotadas por otras especies de bupréstidos, así como también pueden desempeñar otras interacciones como la polinización específica. A pesar de lo anterior, falta una mayor exploración y evidencia sobre estas relaciones. Por lo tanto, es necesario continuar con investigaciones que contribuyan a delimitar y definir el marco conceptual de la rareza funcional para este y otros grupos de insectos.

CONCLUSIÓN GENERAL

Aunque los grandes porcentajes de especies raras son una característica común en la comunidad de Buprestidae, nuestra comprensión sobre esta rareza se encuentra incompleta y la mayor parte de las explicaciones sobre dicha rareza en los últimos años están basadas principalmente en

especulaciones acerca de las causas que la originan. Los resultados obtenidos en esta investigación contribuyen al conocimiento de la rareza de bupréstidos. Se demuestra claramente que la rareza en este grupo no se explica, ni ocasiona por una sola causa y estas no son excluyentes entre ellas. Asimismo, dentro de un hábitat hay factores que pueden influir en la abundancia de bupréstidos que es necesario investigar con mayor profundidad, por ejemplo, en para entender como la disponibilidad de hospederos afecta la rareza del grupo de estudio, hace falta registrar mayor evidencia ecológica que ayude a comprender como son las relaciones de bupréstidos y sus plantas hospederas, en el sentido de cómo o porque las escogen.

Debido a que la abundancia de especies se distribuye de manera desigual y que las menos abundantes tienen un mayor riesgo de extinción local que las especies comunes, así como relevancia funcional, es razonable enfocar una mayor investigación en las especies raras como componentes importantes claves de la biodiversidad. Tomando en cuenta la importancia ecológica de las especies raras, la paradoja entre la teoría y realidad sobre la cantidad de especies raras en una comunidad, este trabajo reafirma la importancia de utilizar las causas de rareza como herramientas que permitan predecir de una mejor manera la vulnerabilidad de las especies.

REFERENCIAS

- Basset Y, Mavoungou JF, Mikissa JB, Weiblen GD, Missa O, Stewart AJA (2004) Discriminatory power of different arthropod data sets for the biological monitoring of anthropogenic disturbance in tropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 13:709–732.
- Carlucci MB, Duarte LDS, Pillar V D (2011) Nurse rocks influence forest expansion over native grassland in southern Brazil. *Journal of Vegetation Science*, 22:111–119.
- Corona-López AM, Reza-Pérez EV, Toledo-Hernández VH, Flores-Palacios A, MacRae TC, Westcott RL, Hespeneide HA, Bellamy CL (2017) Diversity of Buprestidae

- (Coleoptera) from El Limón de Cuauchichinola, Tepalcingo, Morelos, Mexico. *The Pan-Pacific Entomologist*, 93:71–83.
- Gaston KJ (1994) *Rarity*. Chapman and Hall, London.
- Gaston KJ, Blackburn TM (1996) Range size-body size relationships: evidence of scale dependence. *Oikos*, 75:479–485.
- Geiger EL, Gotsch SG, Damasco G, Haridasan M, Franco AC, Hoffmann WA (2011) Distinct roles of savanna and forest tree species in regeneration under fire suppression in a Brazilian savanna. *Journal of Vegetation Science*, 22:312–321.
- Hartley S, Kunin WE (2003). Scale dependency of rarity, extinction risk, and conservation priority. *Conservation Biology*, 17:1559-1570.
- Hernández-Villalba N (2013) *Diversidad de Buprestidae (Insecta: Coleoptera) en Selva Baja Caducifolia de Huaxtla, Tlaquiltenango, Morelos*. Bachelor thesis, Autonomous University of the State of Morelos, México.
- Hespenheide HA (1996) Buprestidae (Coleoptera). In: Llorente Bousquets J, García Aldrete AN, González Soriano E, (eds) *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. Instituto de Biología, UNAM, D. F. México, pp 411–421.
- Jain M, Flynn DF, Prager CM, Hart GM, DeVan CM, Ahrestani FS, Naeem S (2014) The importance of rare species: a trait-based assessment of rare species contributions to functional diversity and possible ecosystem function in tall-grass prairies. *Ecology and Evolution*, 4:104-112.
- Maass M, Jaramillo V, Martínez-Yrizar A, García-Oliva F, Pérez-Jiménez A, Sarukhán J. 2002. Aspectos funcionales del ecosistema de selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. In: Noguera FA, Vega JH, García AN, Quesada M, eds. *Historia natural de Chamela*. D.F. México: Instituto de Biología, UNAM, pp 525–542.

- Magurran AE (2017) The important challenge of quantifying tropical diversity. *BMC Biology*, 15:1–3.
- Magurran AE Henderson P A (2003) Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature*, 422:714–716.
- Phillips RD, Peakall R, Hutchinson M, Linde CC, Xu T, Dixon KW, Hopper SD (2014) Specialized ecological interactions and plant species rarity: the role of pollinators and mycorrhizal fungi across multiple spatial scales. *Biological Conservation*, 169:285–295.
- Preston FW (1948) The commonness, and rarity, of species. *Ecology*, 29:254–283.
- Preston FW (1962) The canonical distribution of commonness and rarity: Part I. *Ecology*, 43:185–215.
- Price PW, Diniz IR, Morais HC, Marques ESA (1995) The abundance of insect herbivore species in the tropics: the high local richness of rare species. *Biotropica*, 27:468–478.
- Sgarbi LF, Bini LM, Heino J, Jyrkänkallio-Mikkola J, Landeiro VL, Santos EP, Schneck F, Siqueira T, Soininen J, Kimmo T, Tolonen AS, Melo AS (2020) Sampling effort and information quality provided by rare and common species in estimating assemblage structure. *Ecological Indicators*, 110:1–7.
- Vargas-Cardoso OR, Corona-López AM, López-Martínez V, Figueroa-Brito R, Toledo-Hernández VH (2018) New host records of Cerambycidae (Coleoptera) from central Mexico. *The Pan-Pacific Entomologist*, 94:91–103.