

Sobre Diversidad Biológica:
El significado de las Diversidades

α β γ
alfa, beta y gamma

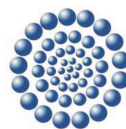
Gonzalo Halffter
Jorge Soberón
Patricia Koleff
& Antonio Melic
(eds.)



S.E.A.



CONABIO



CONACYT

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología



DIVERSITAS
an international programme
of biodiversity science



**Sobre Diversidad Biológica:
El significado de las Diversidades
alfa, beta y gamma**



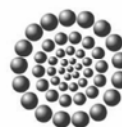
S.E.A.



CONABIO



DIVERSITAS
an international programme
of biodiversity science



CONACYT
Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología

Zaragoza, 2005

Primera edición: 30 Noviembre 2005

Título:

***Sobre Diversidad Biológica:
el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma.***

Editores:

Gonzalo Halffter, Jorge Soberón, Patricia Koleff & Antonio Melic

ISBN: 84-932807-7-1

Dep. Legal: Z-2275-05

m3m : Monografías Tercer Milenio
vol. 4, SEA, Zaragoza.

Patrocinadores del volumen:

• **SOCIEDAD ENTOMOLÓGICA ARAGONESA (SEA)**

<http://entomologia.rediris.es/sea>

Avda. Radio Juventud, 37; 50012 Zaragoza (ESPAÑA)

• **COMISION NACIONAL PARA EL CONOCIMIENTO Y USO DE LA BIODIVERSIDAD (CONABIO) MÉXICO**

• **GRUPO DIVERSITAS-MÉXICO**

• **CONSEJO NACIONAL DE CIENCIA Y TECNOLOGÍA (CONACYT) MÉXICO**

Portada, diseño y maqueta: A. Melic

Imprime:

GORFI, S.A. Menéndez Pelayo, 4 - Zaragoza (España)

Forma sugerida de citación de la obra:

Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff & A. Melic (eds.) 2005. *Sobre Diversidad Biológica: el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. m3m-Monografías Tercer Milenio, vol. 4. SEA, CONABIO, Grupo DIVERSITAS & CONACYT, Zaragoza. IV + 242 pp.

Sobre Diversidad Biológica:
El significado de las Diversidades

$\alpha\beta\gamma$

alfa, beta y gamma

Gonzalo Halffter
Jorge Soberón
Patricia Koleff
& Antonio Melic
(eds.)





S.E.A.

Sociedad Entomológica Aragonesa

D. Antonio Melic Blas
Presidente

D. César González Peña
Vicepresidente

D^a Inés Montañés Alcaine
Secretaria

Comité Editorial:
Director Publicaciones: A. Melic
Comité científico-editorial compuesto por
22 entomólogos



DIVERSITAS

an international programme
of biodiversity science

Grupo DIVERSITAS

Dr. Gonzalo Halffer
Presidente

Dra. Claudia E. Moreno
Secretaria Técnica



CONABIO

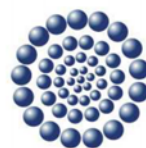
**Comisión Nacional para el
Conocimiento
y Uso de la Biodiversidad**

Ing. José Luis Luege Tamargo
Secretario Técnico

Dr. José Sarukhán Kermez
Coordinador Nacional

Mtra. Ana Luisa Guzmán y López Figueroa
Secretaría Ejecutiva

M. en C. María del Carmen Vázquez Rojas
Dirección de Evaluación de Proyectos



CONACYT

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología

Dr. Gustavo Chapela Castañares
Director General

Dr. Efraín Orestes Aceves Piña
Director de Asuntos Internacionales

Lic. Clara Morán Andrade
Subdir. de Organismos Multilaterales
y Estrategia de Cooperación



CAPÍTULO 14:

Transformación del bosque de niebla en agroecosistemas cafetaleros: cambios en las diversidades alfa y beta de tres grupos faunísticos *

Eduardo Pineda

Departamento de Biodiversidad y Ecología Animal
Instituto de Ecología, A.C.
Km 2.5 Carretera Antigua a Coatepec, 351.
Congregación El Haya.
Apartado Postal, 63.
Xalapa, Veracruz 91070, México
pinedaed05@hotmail.com

Gonzalo Halffter

Departamento de Biodiversidad y Ecología Animal
Instituto de Ecología, A.C.

Claudia E. Moreno

Centro de Investigaciones Biológicas
Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo
Ciudad Universitaria
Apartado Postal 69,
Pachuca, Hgo. 42001,
México

Federico Escobar

Departamento de Biodiversidad y Ecología Animal
Instituto de Ecología, A.C.

**Sobre Diversidad Biológica:
El significado de las Diversidades
Alfa, Beta y Gamma.**

Editores:

Gonzalo Halffter, Jorge Soberón,
Patricia Koleff & Antonio Melic

Patrocinadores:

COMISION NACIONAL PARA EL
CONOCIMIENTO Y USO DE LA
BIODIVERSIDAD (CONABIO) MÉXICO
SOCIEDAD ENTOMOLÓGICA ARAGONESA
(SEA), ZARAGOZA, ESPAÑA.
GRUPO DIVERSITAS-MÉXICO
CONSEJO NACIONAL DE CIENCIA Y
TECNOLOGÍA (CONACYT) MÉXICO

ISBN: 84-932807-7-1

Dep. Legal: Z-2275-05

m3m: Monografías Tercer Milenio
vol.4, S.E.A., Zaragoza, España
30 Noviembre 2005
pp: 177 – 190.

TRANSFORMACIÓN DEL BOSQUE DE NIEBLA EN AGROECOSISTEMAS CAFETALEROS: CAMBIOS EN LAS DIVERSIDADES ALFA Y BETA DE TRES GRUPOS FAUNÍSTICOS *

Eduardo Pineda, Gonzalo Halffter,
Claudia E. Moreno & Federico Escobar

* Una primera versión de este trabajo se publicó en: *Conservation Biology*, 19 (2): 400-410, Abril 2005

Resumen: Se comparan las diversidades alfa y beta de ranas, escarabajos copronecrófagos (Scarabaeinae) y murciélagos de bosque de niebla y cafetales con sombra en un paisaje del centro de Veracruz, México. Tres fragmentos de bosque de niebla (vegetación original) y tres plantaciones de café bajo sombra de policultivo tradicional fueron muestreadas entre 1998 y 2001. Los tres grupos de animales respondieron de manera diferente a la transformación del bosque de niebla en cafetales bajo sombra. La riqueza de especies (diversidad alfa) de ranas disminuyó una quinta parte y la disimilitud (diversidad beta) en la composición de especies entre los dos hábitats fue de dos tercios. Por otro lado, tanto el número de especies de escarabajos como su abundancia fueron notablemente mayores en cafetales bajo sombra que en bosque de niebla, mientras que en murciélagos la riqueza y composición de especies fue prácticamente la misma en ambos hábitats. La mayoría de las especies abundantes permanecieron como tales en ambas comunidades, mientras que las especies menos abundantes cambiaron en los dos hábitats. Las disimilitudes en los ensambles de especies pueden atribuirse a diferencias en los grados de permeabilidad de los bordes de cada tipo de hábitat y a diferencias en la historia natural de las especies. Los cafetales con sombra forman una matriz que envuelve a los fragmentos de bosque de niebla y los conectan con otros hábitats del paisaje. Los fragmentos de bosque y los cafetales con sombra actúan de manera complementaria como recurso funcional para la conservación de la biodiversidad en un paisaje notablemente transformado.

Palabras clave: Escarabajos copronecrófagos, murciélagos, ranas, diversidades alfa y beta, grupos indicadores, bosque de niebla, cafetales con sombra, transformación de hábitats, México.

Transformation of cloud forest into coffee agroecosystems: changes in alpha and beta diversity for three faunal taxa

Abstract: The alpha and beta diversities of frogs, copronecrophagous beetles (Scarabaeinae) and bats in tropical montane cloud forest (original vegetation) and shaded coffee plantations were compared for a landscape in central Veracruz, Mexico. Three tropical montane cloud forest fragments and three coffee plantations with traditional polyculture shade were sampled between 1998 and 2001. The three animal groups responded differently to the transformation of tropical montane cloud forest into shaded coffee plantations. The species richness (alpha diversity) of frogs decreased by one fifth and there was two thirds of dissimilarity (beta diversity) in the species composition between forest fragments and coffee plantations. In contrast, the number of beetle species and their abundance was notably greater in coffee plantations than in the forest fragments, whereas the species richness and species composition of bats were virtually the same in both habitats. Most of the abundant species remained as such in both communities, but species that were less abundant did not remain scarce in both habitats. The differences in the species assemblages can be attributed to the differing degrees of penetrability of the borders of the two habitat types and to the differences in natural history traits between species. Shaded coffee plantations form a matrix that envelops the remaining fragments of cloud forest and connects them with the other habitats of the landscape. Forest fragments and shaded coffee plantations act complementarily as a highly functional resource for the preservation of biodiversity in a notably modified landscape.

Key words: Copronecrophagous beetles, bats, frogs, alpha and beta diversity, indicator groups, tropical montane cloud forest, shaded coffee plantations, habitat transformation, Mexico.

1. Introducción

El café es uno de los productos agrícolas de exportación más importante para muchos países latinoamericanos (Perfecto *et al.*, 1996; Rice & Ward, 1997). En el centro de Veracruz, México, como en muchas otras zonas montañosas tropicales, los productores cultivan *Coffea arabica* Linnaeus 1753 bajo la sombra de un dosel producido por árboles de una (comúnmente una leguminosa) o muchas especies (poliespecífico), incluyendo árboles del bosque nativo (frecuentemente bosque de niebla conocido también como bosque mesófilo de montaña). El dosel que genera la sombra sobre los cafetos crea un microclima en el sotobosque, con las condiciones necesarias de humedad, luz y temperatura para el crecimiento de las plantas de café, particularmente para las variedades criolla y Borbón (cultivadas en la región). Asimismo, los árboles que producen la sombra protegen al suelo de la erosión y reducen la necesidad de adicionar fertilizantes y pesticidas. Comúnmente, en los cafetales con sombra poliespecífica (CSP) sobre todo en las fincas pequeñas, los productores siembran plátano, naranja y otros frutales entre las matas de café, lo cual representa una fuente de ingresos adicional.

Las plantaciones de café bajo sombra, debido principalmente a similitudes ambientales y en estructura de la vegetación, poseen una riqueza de especies parecida al bosque nativo, especialmente cuando el dosel está constituido de una amplia variedad de especies de árboles. Además, este tipo de plantaciones sostiene una mayor riqueza de especies que las plantaciones donde el dosel está constituido únicamente de unas pocas especies (Perfecto *et al.*, 1996; Moguel & Toledo, 1999). La mayoría de los estudios sobre riqueza de especies en cafetales bajo sombra con distinto tipo de manejo se han hecho con artrópodos (Perfecto *et al.*, 1997; Ibarra-Núñez & García-Ballinas, 1998; Arellano & Halffter, 2003) especialmente con hormigas (Nestel & Dickschen, 1990; Perfecto & Vandermeer, 1994, 2002; Perfecto & Snelling, 1995) y aves (Greenberg *et al.*, 1997a, 1997b; Daily *et al.*, 2001; Tejeda-Cruz & Sutherland, 2004). Otros estudios se han realizado con mamíferos (Estrada *et al.*, 1993; Gallina *et al.*, 1996) ranas (Pineda & Halffter, 2004) y plantas (Soto-Pinto *et al.*, 2001). Pocos estudios han comparado simultáneamente la diversidad de especies de diferentes taxa en plantaciones de café y el bosque nativo, en el mismo escenario de transformación (Perfecto *et al.*, 2003). De hecho, actualmente existe un debate sobre si las plantaciones de café bajo sombra son refugios suficientes para preservar y mantener la biodiversidad de los bosques nativos cuya extensión se está reduciendo rápidamente (Rappole *et al.*, 2003).

En México, muchas zonas dedicadas al cultivo de café bajo sombra son áreas que originalmente fueron ocupadas por bosque de niebla. El bosque de niebla o bosque mesófilo de montaña, aunque ocupa menos del 1% de territorio nacional, es el tipo de vegetación más rico en especies por unidad de superficie, registrándose además, un elevado número de especies endémicas (Rzedowski, 1998; Challenger, 1998; Williams-Linera, 2002). En gran medida, la expansión del cultivo del café

ha sido a expensas del bosque de niebla, provocando con ello que la extensión y distribución de este último se reduzca y fragmente notablemente (Challenger, 1998). En nuestra zona de estudio, los fragmentos de bosque de niebla relativamente conservados representan poco más del 10% del área cubierta originalmente (Williams-Linera *et al.*, 2002).

En este trabajo aplicamos una estrategia para conocer los efectos de la transformación del hábitat sobre la biodiversidad a nivel de paisaje, poniendo especial atención en la importancia que tienen áreas tanto conservadas como manejadas, en la conservación y mantenimiento de especies. La estrategia seleccionada (Halffter, 1998) se basa en tres puntos fundamentales: 1) el uso de varios grupos indicadores con diferentes atributos biológicos y ecológicos, historias evolutivas distintas y que sean notablemente sensibles al disturbio del ambiente; 2) la evaluación de las diversidades alfa (riqueza de especies) y beta (recambio de especies) de cada grupo y 3) la comparación de las respuestas de los distintos grupos indicadores.

Las ranas, los escarabajos copronecrófagos y los murciélagos han sido considerados como indicadores del impacto de la modificación o alteración del hábitat. En este trabajo usamos el concepto de indicador ecológico (McGeoch, 1998) el cual hace referencia a un grupo altamente sensible a los cambios ambientales tales como la alteración y fragmentación del hábitat y el cambio climático. Algunos criterios para seleccionar un grupo indicador (ver Brown, 1991) son: 1) el grupo biológico debe ser taxonómicamente diverso y bien conocido; 2) deben existir abundante información sobre su historia natural; 3) los individuos deben ser registrados, muestreados y clasificados fácilmente; 4) las especies deben tener alta fidelidad ecológica e importancia funcional dentro del ecosistema y 5) el grupo debe responder de manera rápida a los cambios ambientales.

Las ranas, debido a que tienen un ciclo de vida bifásico, piel muy permeable, gran variedad de hábitos reproductivos, vagilidad limitada y fuerte filopatría, son organismos notablemente sensibles a cambios ambientales a pequeña escala (Wake, 1991; Blaustein *et al.*, 1994; Lips, 1998). Así, la transformación del hábitat ha causado la declinación de muchas poblaciones de anfibios alrededor del mundo (Pechmann & Wilbur, 1994; Blaustein *et al.*, 1994; Heyer, 2000). Los escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) tienen hábitos alimenticios y de anidación especializados y requerimientos de hábitat particulares (Klein, 1989; Halffter *et al.*, 1992; Escobar & Chacón-Ulloa, 2000). Además son conocidos por su papel en el reciclaje de nutrimentos y dispersión de semillas (Mittal, 1993; Andresen, 2001). Los murciélagos tienen una amplia variedad de dietas, incluyendo frutas, polen, néctar, pequeños vertebrados, insectos, otros artrópodos y sangre de mamíferos. Su papel en el ecosistema es notable sobre todo en la polinización, dispersión y depredación de semillas (Fenton *et al.*, 1992; Wilson *et al.*, 1996; Medellín *et al.*, 2000; Moreno & Halffter, 2000).

Fig. 1. Ubicación de los seis sitios de estudio en un paisaje fragmentado en Veracruz, México. BN = bosque de niebla, CSP = cafetales con sombra de policultivo tradicional.

Nuestro interés fue examinar las respuestas de ranas, escarabajos copronecrófagos y murciélagos a la transformación del bosque de niebla en CSP, a través del análisis de los patrones de diversidad de especies en ambos hábitats. Aunque las características ambientales de los CSP son similares a las del bosque nativo, el hábitat finalmente está alterado. Esperábamos que esta transformación del bosque reduciría la riqueza de especies en los tres grupos indicadores, pero que la magnitud de la reducción variará entre los taxa como resultado de los atributos específicos de cada grupo.

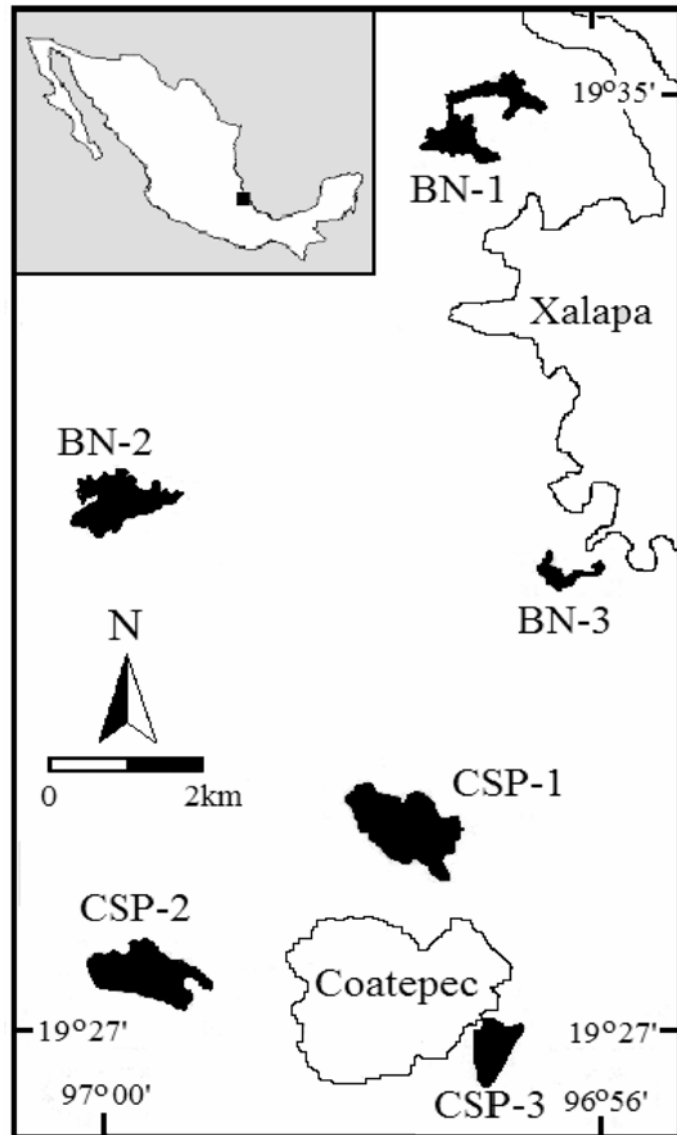
Nuestros objetivos fueron (1) examinar si la transformación del bosque de niebla en CSP reduce la riqueza de especies (diversidad alfa) de ranas, escarabajos copronecrófagos o murciélagos, (2) determinar cuántas especies de cada grupo indicador en el bosque de niebla están presentes también en CSP (diversidad beta), (3) evaluar los patrones de abundancia y equidad para los tres grupos en ambos hábitats, y (4) identificar a los gremios más afectados por la transformación del bosque de niebla en CSP.

Asimismo, evaluamos la confiabilidad y significado de la información proporcionada por los grupos indicadores sobre la diversidad de especies y sus cambios. Finalmente, pretendemos conocer qué tan útiles son los grupos indicadores para el monitoreo de la biodiversidad y su cambio en paisajes sujetos a actividades antropogénicas.

2. Métodos

2.1. ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se llevó a cabo en tres remanentes de bosque de niebla y tres plantaciones de CSP, ubicados en la parte alta de la cuenca del río La Antigua (entre 1120 y 1590 msnm), al oeste de la ciudad de Xalapa, Veracruz, México (Figura 1). La temperatura media anual oscila entre 17 y 20 °C y la precipitación total anual entre 1600 y 1900 mm, concentrada entre los meses de mayo y octubre (Soto & Gómez 1990). La topografía es accidentada y los elementos geodácticos son principalmente de origen volcánico (Geissert & Campos, 1993). Aunque el café entra a la región a principios del siglo XIX, es entre finales de ese siglo y mediados del siglo XX que la transformación del bosque se acentúa (Challenger, 1998). Actualmente, tanto los remanentes de bosque de niebla como los cafetales con sombra forman parte de un mosaico heterogéneo compuesto también por pastizales para ganado, cultivos de maíz y caña de azúcar, vegetación secundaria y asentamientos humanos (Williams-Linera *et al.*, 2002).



En los fragmentos de bosque de niebla se observó una gran diversidad de especies arbóreas, destacando los géneros *Quercus*, *Liquidambar*, *Ulmus*, *Clethra*, *Carpinus*, *Oreopanax* y *Platanus*, así como una gran cantidad de epífitas y lianas. El tamaño de los fragmentos de bosque estudiados fue de 62 (BN1), 72 (BN2) y 18 ha (BN3) y el promedio de la cobertura del dosel fue de 89, 92, y 84 %, respectivamente. Los fragmentos de bosque colindan con pastizal para ganado, vegetación secundaria y cafetal con sombra. Al interior de los fragmentos se detectaron señales de alteración antropogénica como extracción de árboles, helechos y epífitas, así como cacería. Por otra parte, para los escarabajos los cambios antrópicos incluyen el deambular de seres humanos y sus animales, con la consiguiente contribución de excrementos.

La estructura de la vegetación de los CSP es compleja y similar a lo que Moguel & Toledo (1999) clasifican como cafetales bajo sombra de policultivo tradicional. El dosel está integrado por dos estratos: uno

superior cuya altura oscila entre 20 y 25 m, compuesto principalmente de *Ulmus*, *Heliocarpus*, *Quercus*, *Ficus* y *Oreopanax*, y uno inferior cuya altura varía entre 5 y 15 m, constituido principalmente de especies cultivadas de los géneros *Inga* (jinicuil), *Citrus* (naranja y limón), *Musa* (plátano) y *Psidium* (guayaba). La abundancia de epifitas fue notable. El tamaño de los CSP estudiados fue de 104 (CSP1), 63 (CSP2) y 41 ha (CSP3), y el promedio en la cobertura del dosel fue 52, 68 y 48%, respectivamente. Los CSP colindan con remanentes de bosque, pastizales con ganado y asentamientos humanos.

Tanto los fragmentos de bosque como los CSP estudiados contenían al menos un río o arroyo y la distancia mínima entre ellos fue superior a 2250 m. Asimismo, todos los sitios muestreados tienen más de 20 años con el mismo uso de suelo.

2.2. REGISTRO DE ORGANISMOS

2.2.1. Colecta de ranas

Los muestreos de ranas se hicieron entre mayo y noviembre de 1998 a 2000. Cada fragmento de bosque y CSP se visitó de 11 a 13 ocasiones. En cada visita se hicieron búsquedas directas en tiempo fijo en todos los microhábitats posibles (Scott 1994) en horario crepuscular (vespertino y matutino) y nocturno. El esfuerzo de captura se midió como horas persona (1 visita = 1.5 horas x 2 personas = 3 horas persona). Los primeros ejemplares de cada especie se conservaron en alcohol al 70% y se mantuvieron como especímenes testigo. El resto de ejemplares, después de ser identificados, se liberaron en el sitio donde se colectaron. El formato de registro fue presencia-ausencia.

2.2.2. Colecta de escarabajos copronecrófagos

Los escarabajos se muestrearon entre abril y octubre de 2001. Cada remanente de bosque y cada CSP fue visitado tres veces. En cada visita se trazó una línea compuesta de 16 a 18 trampas de caída, separadas 25 m entre sí, cebadas de forma intercalada con excremento humano y calamar en descomposición. Las trampas permanecieron expuestas durante 48 horas; posteriormente, se revisó y guardó el contenido de cada trampa en bolsas plásticas. Finalmente, en el laboratorio se limpió cada muestra y se contó el número de individuos de cada especie.

2.2.3. Colecta de murciélagos

El muestreo de murciélagos se restringió a las familias Phyllostomidae y Mormoopidae, las cuales pertenecen a una unidad taxonómica y biogeográfica común, además de que su captura es relativamente fácil con redes de niebla (Moreno & Halffter, 2000). Cada remanente de bosque o cafetal fue muestreado en dos ocasiones entre junio de 1998 y mayo de 1999, completando seis noches de muestreo por hábitat. En cada sitio se colocaron siete redes de niebla (malla de 38 mm, altura de 2.5 m, cuatro redes de 12 m de largo y tres de 9 m) a nivel del piso, lo cual produce un esfuerzo de muestreo total de 75 m lineales de red, abiertas durante tres horas a partir del anochecer en cada ocasión. El esfuerzo total de muestreo en cada hábitat representa el mínimo sugerido

para registrar el 90% del total de la fauna de murciélagos en un área homogénea (Moreno & Halffter, 2000). Sin embargo, dado que el inventario en bosques no parecía aún completo, entre mayo y junio de 2001 se realizaron otras cuatro noches de muestreo en bosques. Los muestreos se realizaron evitando los días de luna llena para disminuir sesgos en la captura debido a la fobia lunar. Las redes fueron revisadas cada 30 minutos y cada organismo capturado fue identificado a nivel de especie con claves de campo (Medellín *et al.*, 1997), marcado con collar plástico y liberado en el sitio de captura.

2.3. ANÁLISIS DE DATOS

La diversidad alfa (dentro del hábitat) de cada grupo indicador, tanto en bosque de niebla como en CSP, fue evaluada usando curvas de acumulación de especies y estimadores de riqueza de especies. Las curvas de acumulación "suavizadas" se produjeron mediante reordenamiento aleatorio repetido (50 repeticiones) de las muestras con el programa EstimateS (Colwell, 2000). Para evaluar el nivel del inventario en cada hábitat usamos cuatro estimadores: dos paramétricos, modelo de Clench y modelo de dependencia lineal (Soberón & Llorente, 1994) y dos no paramétricos (Chao 2 y Bootstrap, Colwell & Coddington, 1995; Colwell, 2000). La diversidad beta (entre hábitats) de cada grupo se calculó mediante el índice de complementariedad de Colwell & Coddington (1995), el cual expresa la diferencia, en porcentaje, en la composición de las listas de especies de dos hábitats:

$$C = \frac{S_j + S_k - 2V_{jk}}{S_j + S_k - V_{jk}} \times 100$$

donde S_j y S_k son el número de especies en los hábitats j y k , respectivamente, y V_{jk} es el número de especies encontrados en ambos hábitats. El valor mínimo de C es cero cuando las listas de especies de los dos hábitats son idénticas. Por otro lado, el valor máximo de 100 indica que las listas son completamente diferentes.

Para comparar patrones de abundancia y equidad de especies entre hábitats y entre grupos se usaron gráficas de dominancia-diversidad, conocidas también como curvas de Whittaker o gráficas de rango-abundancia (Feinsinger, 2001). En escarabajos y murciélagos se analizaron patrones de abundancia, mientras que en ranas se analizaron patrones de frecuencias de observación (número de ocasiones que fue observada la especie en cada sitio).

Para detectar si la proporción de gremios de cada grupo es dependiente del hábitat, las especies de cada uno fueron agrupadas en diferentes categorías de acuerdo a sus atributos de historia natural. Las especies de ranas fueron clasificadas siguiendo criterios sugeridos por Duellman (1970), Crump (1974) y Campbell (1999b) por tamaño (longitud hocico-cloaca) como grandes (>40 mm) o pequeñas (≤ 40 mm), y por modo reproductivo: (1) desarrollo de huevos y larvas en el agua, (2) desarrollo de huevos fuera del agua y el de larvas en el agua, o (3) desarrollo de huevos y de larvas fuera del agua. Los escarabajos fueron caracterizados

por tamaño (longitud total) como grandes (> 10 mm) o pequeños (≤ 10 mm) (siguiendo criterios de Hanski & Cambefort 1991) y por hábito alimenticio como: (1) coprófagos si más del 75% de los individuos fueron capturados en trampas cebadas con excremento, (2) necrófagos si más de 75% de los individuos fueron capturados en trampas cebadas con calamar, o (3) generalistas o copronecrófagos (especies que no se incluyeron en ninguno de los dos grupos anteriores). Las especies de murciélagos colectadas fueron clasificadas por tamaño (longitud de antebrazo) como grandes (> 50 mm) o pequeñas (≤ 50 mm) y por hábito alimenticio como frugívoras, insectívoras, nectarívoras o hematófagas. Finalmente, se usó una prueba G para cuadros de contingencia (previa corrección de Yates): 2×6 con las ranas y los murciélagos, y 2×5 con los escarabajos (debido a que un gremio no se detectó en el estudio). Para detectar de manera específica a los gremios cuyo tamaño o proporción dependió del tipo de hábitat, subdividimos los cuadros de contingencia y reanalizamos los datos con la misma prueba (Zar, 1996).

3. Resultados

3.1. ESTIMACIÓN DE RIQUEZA DE ESPECIES Y DIVERSIDAD BETA.

Un total de 21 especies de ranas se registró en el conjunto de sitios estudiados: 16 en bosque de niebla y 13 en cafetales. Las curvas de acumulación alcanzaron una fase asintótica en ambos hábitats (Figura 2) y los estimadores de riqueza indicaron un nivel de inventario superior al 89% en los dos ambientes (Tabla II). La mayor riqueza estimada para los dos sitios, de acuerdo con el modelo de Clench, fue de 23 especies. Los valores de complementariedad (62%) son los más altos de los tres grupos indicadores. De las 21 especies de ranas registradas, 8 se colectaron exclusivamente en bosque de niebla y 5 en CSP (Tabla I).

Con respecto a los escarabajos, en total se colectaron 17 especies, de las cuales ocho fueron registradas en bosque de niebla y 16 en CSP. La curva de acumulación de especies para el bosque de niebla alcanzó una fase asintótica, mientras que en el caso del cafetal con sombra estuvo próxima a alcanzarla (Figura 2). Los estimadores de riqueza indican que se capturó más del 94 % de las especies presentes en el bosque de niebla y más del 90% en los cafetales (Tabla II). Asimismo, los estimadores predicen que se podrían registrar hasta 18 especies en el conjunto de sitios estudiados. Los valores de complementariedad (59%) estuvieron determinados por las nueve especies registradas exclusivamente en CSP y la única especie que es exclusiva del bosque de niebla (Tabla I). Siete especies fueron registradas en ambos hábitats.

Un total de 11 especies de murciélagos fue registrado en el conjunto de hábitats. El mismo número de especies (10) se encontró en cada tipo de hábitat, con sólo una especie diferente entre ellos (Tabla I). Las curvas de acumulación de especies no alcanzaron una fase asintótica definida (Figura 2). Los estimadores de riqueza indicaron que los niveles del inventario en

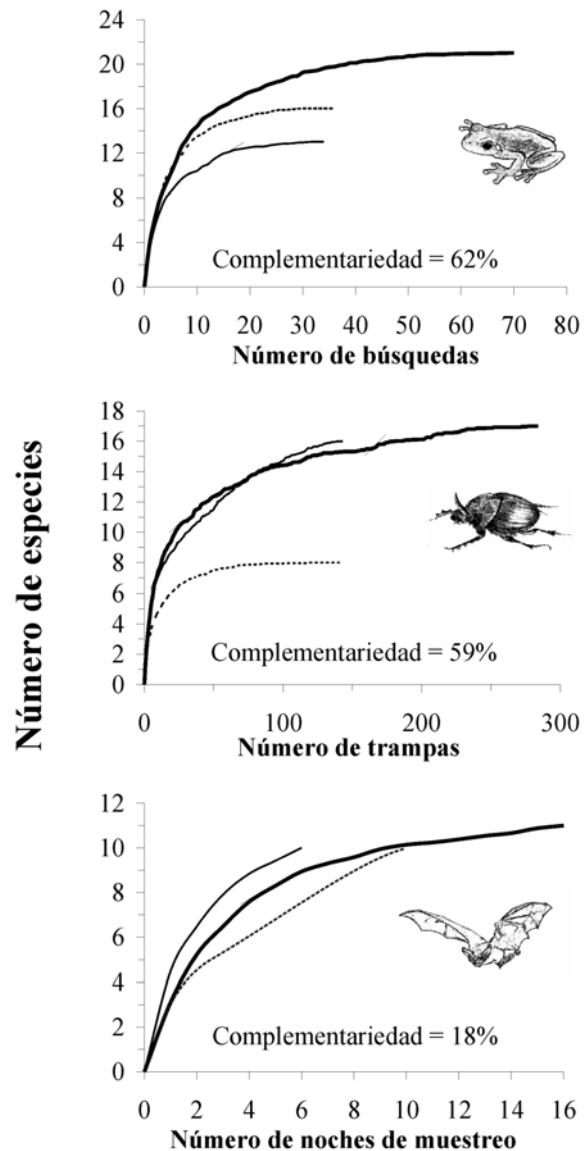


Fig. 2. Curvas de acumulación de especies de tres taxa en bosque de niebla (línea discontinua), cafetales bajo sombra de policultivo tradicional (línea delgada) y ambos hábitats (línea gruesa). El valor de complementariedad expresa la diferencia en la composición de las listas de especies de dos hábitats (Colwell & Coddington, 1995; ver Métodos).

bosque de niebla y en CSP estuvieron por encima del 76% y 86%, respectivamente (Tabla II), a pesar de que en el bosque el esfuerzo de muestreo fue mayor que en los cafetales. Según el estimador Chao 2 la mayor riqueza de especies estimada para el conjunto de los dos hábitats es de 13 especies, dos más que las registradas en este trabajo. Debido a que sólo se registró una especie exclusiva en bosque de niebla (*Desmodus rotundus*) y una en CSP (*Mormoops megalophylla*), los valores de complementariedad (18%) fueron los más bajos de los tres grupos estudiados.

Tabla I. Ranas, escarabajos y murciélagos registrados en bosque de niebla (BN) y cafetales con sombra poliespecífica (CSP), su abundancia y atributos de historia natural.

Especie	BN	CSP	Total	Atributos de historia natural	
Ranas*				Tamaño	MR
A. <i>Hyla miotympanum</i> Cope, 1863	26	14	40	P	1
B. <i>Rana berlandieri</i> Baird, 1854	21	18	39	G	1
C. <i>Eleutherodactylus rhodopsis</i> (Cope, 1867)	15	13	28	P	3
D. <i>Eleutherodactylus pygmaeus</i> Taylor, 1937	14	11	25	P	3
E. <i>Eleutherodactylus cystignathoides</i> (Cope, 1877)	9	13	22	P	3
F. <i>Hyalinobatrachium fleischmanni</i> (Boettger, 1893)		16	16	P	2
G. <i>Bufo valliceps</i> Wiegmann, 1833	2	11	13	G	1
H. <i>Eleutherodactylus mexicanus</i> (Brocchi, 1877)	7	6	13	P	3
I. <i>Eleutherodactylus decoratus</i> Taylor, 1942	10		10	P	3
J. <i>Eleutherodactylus berkenbuschii</i> Peters, 1870	8		8	G	3
K. <i>Hyla taeniopus</i> Günther, 1901	7		7	G	2
L. <i>Bufo cristatus</i> Wiegmann, 1833	6		6	G	1
M. <i>Hyla picta</i> (Günther, 1901)	3	2	5	P	2
N. <i>Leptodactylus fragilis</i> Brocchi 1877	4		4	P	2
O. <i>Hyla arborescens</i> Taylor, 1939	3		3	G	2
P. <i>Eleutherodactylus alfredi</i> Boulenger, 1898		3	3	P	3
Q. <i>Eleutherodactylus spatulatus</i> Smith, 1939	3		3	P	3
R. <i>Gastrophryne usta</i> (Cope, 1866)		3	3	P	1
S. <i>Hyla mixomaculata</i> Taylor, 1950	2		2	P	2
T. <i>Scinax staufferi</i> (Cope, 1865)		2	2	P	1
U. <i>Smilisca baudini</i> (Duméril & Bibron, 1841)		2	2	G	1
Total	140	114	254		
Escarabajos				Tamaño	HA
A. <i>Dichotomius satanas</i> Harold, 1867	146	573	719	G	C
B. <i>Onthophagus cyanellus</i> Bates, 1887	33	127	160	P	Ge
C. <i>Deltochilum mexicanum</i> Burnmeister, 1848	131	1	132	G	C
D. <i>Onthophagus rhinolophus</i> Harold, 1869		113	113	P	Ge
E. <i>Onthophagus incensus</i> (Say, 1835)	4	80	84	P	C
F. <i>Coprophanaeus telamon</i> Harold, 1863		61	61	G	N
G. <i>Onthophagus subcancer</i> Howden, 1973	60		60	P	C
H. <i>Ontherus mexicanus</i> Harold, 1869	25	2	27	P	C
I. <i>Phanaeus endymion</i> Harold, 1863		18	18	G	Ge
J. <i>Copris incertus</i> (Say, 1835)	4	10	14	G	C
K. <i>Eurysternus magnus</i> Castelnau, 1840	8	2	10	G	C
L. <i>Onthophagus höepfneri</i> Harold, 1869		4	4	P	C
M. <i>Dichotomius colonicus</i> (Say, 1835)		3	3	G	C
N. <i>Eurysternus mexicanus</i> Harold, 1869		2	2	G	Ge
O. <i>Onthophagus nasicornis</i> Harold, 1869		2	2	P	Ge
P. <i>Onthophagus mextexus</i> Howden, 1979		1	1	P	Ge
Q. <i>Scatimus ovatus</i> Harold, 1862		1	1	P	C
Total	411	1000	1411		
Murciélagos				Tamaño	HA
A. <i>Sturnira ludovici</i> Anthony, 1924	100	121	221	P	F
B. <i>Artibeus jamaicensis</i> Leach, 1821	1	59	60	G	F
C. <i>Carollia brevicauda</i> (Schinz, 1821)	15	8	23	P	F
D. <i>Artibeus lituratus</i> (Olfers, 1818)	1	9	10	G	F
E. <i>Glossophaga soricina</i> (Pallas, 1766)	2	6	8	P	Ne
F. <i>Artibeus intermedius</i> Allen 1897	1	5	6	G	F
G. <i>Anoura geoffroyi</i> Gray, 1838	3	2	5	P	Ne
H. <i>Dermanura phaeotis</i> Miller, 1902	4	1	5	P	F
I. <i>Pteronotus davyi</i> Gray, 1838	2	1	3	P	I
J. <i>Mormoops megalophylla</i> Peters, 1864		1	1	G	I
K. <i>Desmodus rotundus</i> (Geoffroy, 1810)	1		1	G	H
Total	130	213	343		

P = pequeña, G = grande, HA = hábito alimenticio, C = coprófaga, N = necrófaga, Ge = generalista, F = frugívora, I = insectívora, H = hematófaga, Ne = nectarívora, MR = modo reproductivo: 1 – desarrollo de huevos y larvas en el agua, 2 – desarrollo de huevos fuera del agua y el de larvas en el agua, 3 – desarrollo de huevos y larvas fuera del agua.

* La abundancia en el caso de las ranas se consideró como el número de ocasiones en que la especie fue observada en cada hábitat.

Tabla II. Riqueza de especies observada y estimada de ranas, escarabajos y murciélagos en bosque de niebla y cafetales con sombra poliespecífica, usando métodos paramétricos y no paramétricos. El nivel del inventario es el porcentaje de la riqueza de especies estimada (mínimo-máximo).

	Bosque de niebla	Cafetales con sombra	Ambos hábitats
Ranas			
Especies observadas	16	13	21
Modelo de Clench	17.9	14.5	23.0
Chao 2	16.0	13.0	21.0
Bootstrap	16.4	13.5	21.6
Nivel del inventario	89-100	90-100	91-100
Escarabajos			
Especies observadas	8	16	17
Modelo de Clench	8.5	17.8	17.6
Chao 2	8.0	17.1	17.8
Bootstrap	8.1	17.7	18.1
Nivel del inventario	94-100	90-94	94-97
Murciélagos			
Especies observadas	10	10	11
Modelo de dependencia lineal	10.8	10.2	10.7
Chao 2	13.1	11.6	13.0
Bootstrap	11.9	11.2	11.8
Nivel del inventario	76-93	86-99	85-100

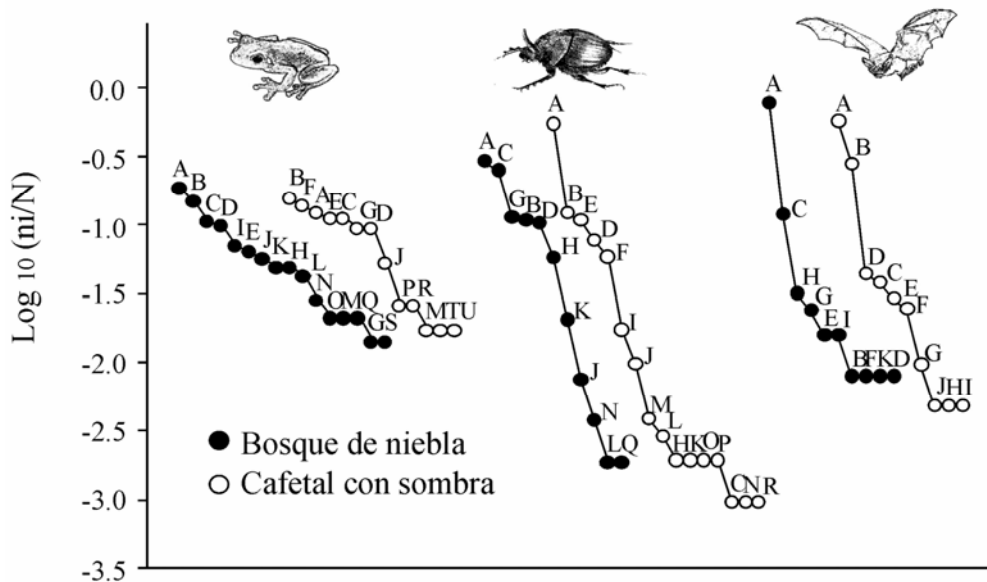


Fig. 3. Relación dominancia-diversidad en tres grupos indicadores en un bosque de niebla y cafetales con sombra. Las especies (letras mayúsculas) están enlistadas en el Tabla I. N indica el número de individuos de todas las especies y n_i indica el número de individuos de cada especie.

3.2. PATRONES DE ABUNDANCIA

De un total de 254 registros de ranas, 54% fueron en bosque de niebla y 46% en CSP (Tabla I). Visualmente, las pendientes de las gráficas de dominancia-diversidad de los dos hábitats son similares y son menos verticales que las de murciélagos y escarabajos copronecrófagos. Los patrones de dominancia-diversidad también son menos definidos que los de los otros dos grupos (Figura 3). Ninguna especie fue claramente dominante en términos de frecuencia de observación, ni tampoco mantuvo la misma posición en el orden jerárquico en ambos hábitats. Sin embargo, *Hyla miotympanum* y *Rana berlandieri* se mantuvieron dentro de las tres primeras posiciones e *Hyla picta* fue la única especie poco fre-

cuenta en los dos hábitats. Salvo *Bufo valliceps* que en cafetales fue moderadamente frecuente y en bosque de niebla fue rara, el resto de las especies poco frecuentes fueron exclusivas de uno u otro ambiente.

Con relación a los escarabajos copronecrófagos, se colectaron 1411 individuos de los cuales el 71 % fueron encontrados en CSP y 29% en bosque de niebla (Tabla I). En las gráficas dominancia-diversidad de los escarabajos en los dos hábitats (Figura 3) se observa que las pendientes son similares, aunque no el patrón de distribución de abundancia, ni el orden jerárquico de las especies. En bosque de niebla dos especies fueron dominantes en cuanto a su abundancia, cuatro tuvieron

una abundancia moderadamente alta, dos más mostraron abundancia moderadamente baja y no hubo especies con abundancia baja o raras (uno o dos individuos). En los CSP sólo una especie fue notablemente abundante, cuatro tuvieron abundancia moderadamente alta, otras cuatro mostraron abundancia moderadamente baja y siete fueron raras (Figura 3). *Dichotomius satanas* fue la especie más abundante en ambos hábitats y la única que mantuvo la misma posición jerárquica. De hecho, esta especie representó el 50% de todas las capturas en el conjunto de hábitats. *Deltochilum mexicanum* fue la segunda especie más abundante en bosque de niebla, aunque en CSP prácticamente desapareció. Además del marcado aumento del número de especies en CSP, también fue notoria la presencia de varias especies con muy pocos individuos.

Un total de 343 murciélagos filostómidos y mormoópodos fueron capturados en este estudio: 62% en los CSP y 38% en bosque de niebla (Tabla I). Las gráficas de dominancia-diversidad (Figura 3) muestran pendientes similares y el mismo patrón de distribución: dos especies dominantes, cuatro especies de abundancia intermedia y cuatro especies raras. Aunque nueve de las diez especies fueron las mismas en los dos hábitats, sólo dos especies se mantuvieron en la misma posición jerárquica en las gráficas: *Sturnira ludovici* y *Glossophaga soricina* (Figura 3). *S. ludovici* fue la especie más abundante tanto en bosque de niebla como en CSP (77% y 57% del total de individuos, respectivamente, Tabla I). Como segunda especie dominante encontramos a *Carollia brevicauda* en el bosque de niebla y a *Artibeus jamaicensis* en CSP. Ninguna de las cuatro especies raras en un hábitat, fue especie rara en el otro hábitat.

3.3. MODIFICACIÓN DEL HÁBITAT Y GREMIOS

Las 21 especies de ranas registradas se agruparon en seis gremios. Todos los gremios se detectaron en bosque de niebla y sólo cuatro en CSP; en este último hábitat no se encontraron especies grandes con desarrollo del huevo fuera del agua y larvario en el agua (modo reproductivo 2, *Hyla arborescens* e *H. taeniopus*) ni tampoco la única especie grande cuyo desarrollo de huevo y larva es fuera del agua (modo reproductivo 3, *Eleutherodactylus berkenbuschi*, Figura 4). El gremio más abundante en bosque y en cafetal fue el de especies pequeñas con modo reproductivo 3 (42% y 37%, respectivamente). La proporción de individuos pertenecientes a cada gremio fue dependiente del tipo de hábitat ($\chi^2=18.87$ $p<0.005$). Los gremios que mostraron tal dependencia fueron especies grandes con modo reproductivo 2 ($\chi^2=7.98$, $p<0.005$); especies grandes con modo reproductivo 3 ($\chi^2=4.77$, $p<0.05$) y especies pequeñas con modo reproductivo 2 ($\chi^2=5.55$, $p<0.025$) (Figura 4).

Las 17 especies de escarabajos encontradas se agruparon en cinco de los seis gremios posibles. Faltaron los escarabajos necrófagos de tamaño pequeño. Los cinco gremios se registraron en CSP y sólo tres en bosque de niebla, en donde faltaron los necrófagos grandes (*Coprophanaeus telamon*) y generalistas

grandes (*Phanaeus endymion* y *Eurysternus mexicanus*). En ambos hábitats el gremio de los coprófagos grandes fue el más abundante (Figura 4), representando en bosque de niebla el 70% de los individuos colectados y en cafetales con sombra el 59%. La proporción de individuos pertenecientes a cada gremio fue dependiente del tipo de hábitat ($\chi^2=135.41$, $p<0.001$). Todos los gremios mostraron dependencia del tipo de hábitat: coprófagos grandes ($\chi^2=15.99$, $p<0.01$); generalistas grandes ($\chi^2=10.08$, $p<0.01$); necrófagos grandes ($\chi^2=38.15$, $p<0.001$); coprófagos pequeños ($\chi^2=40.15$, $p<0.001$) y generalistas pequeños ($\chi^2=54.72$, $p<0.001$) (Figura 4).

Se detectaron seis gremios de murciélagos a partir de las 11 especies registradas. Cuatro estuvieron presentes en bosque y cuatro en CSP. El único hematófago (*Desmodus rotundus*) sólo se encontró en el bosque y el único insectívoro grande (*Mormoops megalophylla*) sólo se encontró en CSP. En ambos hábitats el gremio de los frugívoros pequeños fue el más abundante (92% y 61% del total de individuos colectados en bosque y en cafetal, Figura 4). Al igual que lo observado en ranas y murciélagos, la proporción de individuos pertenecientes a cada gremio fue dependiente del tipo de hábitat ($\chi^2=57.58$, $p<0.001$). Los gremios que mostraron tal dependencia fueron los frugívoros pequeños ($\chi^2=40.75$, $p<0.001$) y los frugívoros grandes ($\chi^2=57.43$, $p<0.001$, Figura 4).

4. Discusión

Nuestros resultados indican que los tres grupos estudiados respondieron de manera distinta ante el mismo escenario de transformación del hábitat. En el caso de las ranas, el CSP parece ser un hábitat menos apropiado que el bosque de niebla, ya que además de una reducción de la quinta parte de la riqueza de especies, hay una disimilitud del 62% en la composición de los ensambles. Con respecto a los escarabajos copronecrófagos, el CSP es un hábitat que permite una mayor riqueza de especies, ya que su número y abundancia de individuos fue notablemente mayor que en los fragmentos de bosque. Finalmente, para los murciélagos no parece haber diferencias ambientales importantes entre los dos hábitats, dado que el número e identidad de las especies fue casi el mismo.

4.1. RIQUEZA DE ESPECIES, DIVERSIDAD BETA Y GREMIOS

4.1.1. Ranas

Las ranas fueron el único grupo de los tres examinados que se aproximó a la hipótesis propuesta: las diferencias ambientales ocasionadas por la transformación del bosque se vieron reflejadas en una reducción de la riqueza de especies. En los CSP hay un 20% menos de especies (13) que en el bosque de niebla (16); por lo tanto, el CSP no es suficiente para mantener todas las especies de ranas del bosque de niebla nativo. Incluso en el cafetal sólo se registró la mitad de las 16 especies de ranas encontradas en los tres fragmentos de bosque estudiados.

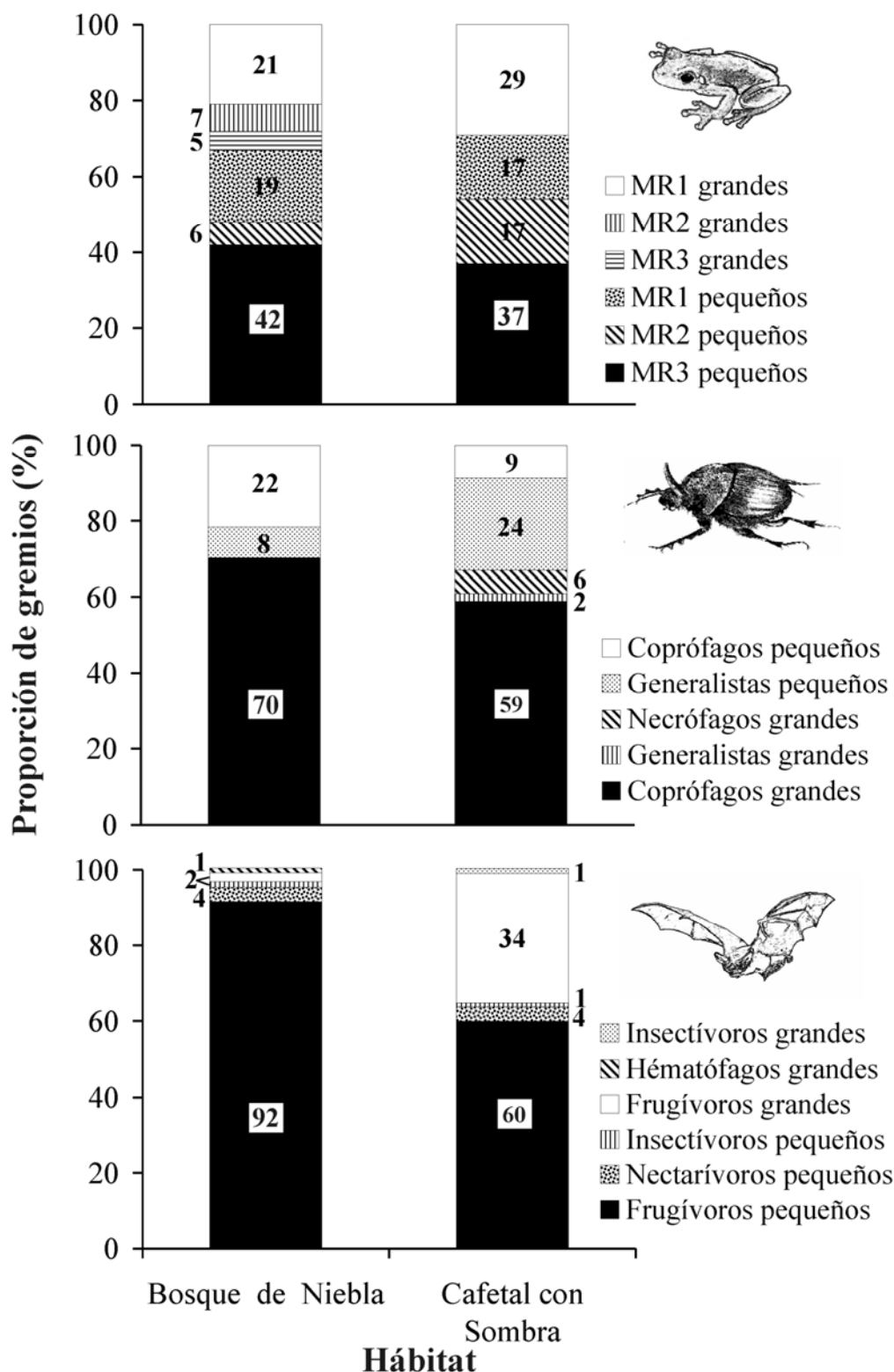


Fig. 4. Proporción de gremios de los tres grupos indicadores en bosque de niebla y cafetales con sombra de policul-tivo tradicional. MR1, MR2 y MR3 se refieren a modo reproductivo 1, 2 y 3, respectivamente (ver Métodos). Los números en las barras indican la proporción (en porcentaje) de individuos que pertenecieron a cada gremio.

En un trabajo realizado en la misma área, Pineda & Halffter (2004) colectaron 21 especies de ranas en todo el paisaje. En plantaciones de café se encontró un conjunto de 13 especies, ninguna exclusiva de este tipo de agroecosistema. Nosotros colectamos también un

total de 21 especies, 8 de ellas sólo en el bosque de niebla y 5 sólo en CSP, lo cual significa una alta diversidad beta (63%) entre los dos tipos de hábitat. De las ocho especies que se encontraron exclusivamente en bosque, cinco de ellas (*Bufo cristatus*, *Hyla arbore-*

scandens, *H. mixomaculata*, *H. taeniopus* y *Eleutherodactylus berkenbuschi*) han sido registradas en otras localidades exclusivamente en bosques de niebla bien conservados (Duellman, 1970; Mendelson, 1997; Campbell & Savage, 2000), lo cual sugiere que son especies particularmente sensibles a la transformación del bosque de niebla. Las otras tres especies (*Hyla picta*, *Eleutherodactylus spatulatus* y *Leptodactylus fragilis*) han sido registradas en diferentes tipos de vegetación o en hábitats perturbados (Lee, 1996; Vogt *et al.*, 1997; Campbell, 1999a).

De igual manera, las cinco especies que se encontraron en este estudio exclusivamente en CSP, también han sido registradas en fragmentos de bosque de niebla aunque de tamaño pequeño en el mismo paisaje (Pineda & Halffter, 2004). Probablemente las características microambientales de los fragmentos de bosque pequeños y las de los cafetales con sombra poliespecífica sean similares para las ranas, lo cual podría explicar que en estas condiciones ambos ambientes contengan especies similares.

El hecho de que ninguna de las especies de ranas mantuviera la misma posición jerárquica en los dos hábitats, sugiere que todas se vieron afectadas en algún grado por la transformación del bosque. La disminución de la cobertura del dosel puede ser una de las causas principales que determinan la presencia y abundancia de ranas, ya que una reducción del dosel conlleva un aumento de la temperatura atmosférica y un descenso de la humedad relativa y edáfica (Murcia, 1995). Las ranas necesitan mantener su piel húmeda para facilitar el intercambio gaseoso y también dependen del calor externo para regular su temperatura corporal (Duellman & Trueb, 1986). Un ambiente más caliente y menos húmedo tendería a afectar negativamente a varias especies, principalmente aquellas con oviposición fuera del agua y desarrollo larvario acuático, cuyas puestas estarían sometidas a una mayor desecación atmosférica. También especies de tamaño grande, por tener mayor superficie de intercambio gaseoso y por ende mayor pérdida de agua por evapotranspiración. La importancia principal del dosel como determinante de la presencia y abundancia de diversas especies de ranas, coincide con lo informado por Toral *et al.* (2002) quienes señalan que la cobertura arbórea es la variable más importante para la presencia de anuros Leptodactylidos en un bosque de niebla en Ecuador.

Las ranas responden fuertemente, pero de manera diferencial según la especie, al grado de fragmentación del paisaje. Dos de los cafetales estudiados por Pineda & Halffter (2004) fueron tan ricos o más ricos en especies de lo que individualmente fueron algunos fragmentos de bosque de niebla (los más pequeños). Estos cafetales tenían 23 a 36% menos cubierta de dosel que el bosque de niebla, pero eran notablemente mayores (2 a 7 veces) que los fragmentos de bosque.

4.1.2. Escarabajos copronecrófagos

De todas las especies capturadas en ambos hábitats, 94% fueron capturadas en CSP, así como una alta proporción de individuos. De las 17 especies capturadas, sólo tres (*Deltochilum mexicanum*, *Onthophagus sub-*

cancer y *Ontherus mexicanus*) fueron más abundantes en bosque de niebla que en CSP. En el mismo paisaje, Arellano y Halffter (2003) registran 18 especies, entre 1990 y 1996, para el conjunto de bosques de niebla y cafetales con sombra. En el presente trabajo encontramos una especie (*Eurysternus mexicanus*) que Arellano y Halffter (2003) no colectaron en el paisaje, aunque si en el nivel altitudinal inmediatamente inferior (por debajo de 1000 msnm).

Sumando los registros de Arellano y Halffter (2003) y de este trabajo, la lista acumulada de especies para los dos tipos de hábitats llega a 20, cifra que coincide con las estimaciones que incluimos en resultados. De este total de especies, el 25% está representado por muestras muy poco abundantes (tres individuos o menos). Por otra parte en los dos periodos de muestreo hay diferencias en las especies raras que se colectan en cada hábitat. En el bosque de niebla, durante un año de muestreo, Arellano y Halffter (2003) encontraron cinco especies más que el número que nosotros encontramos, aunque todas con abundancias muy bajas (uno o dos individuos). En este trabajo colectamos en CSP las cinco especies mencionadas previamente, con abundancias igualmente bajas (Tabla I). La distribución de estas especies en el conjunto del paisaje llevan a considerar que se trata de especies turistas para los dos hábitats estudiados, aunque no para el conjunto del paisaje.

En CSP, la abundancia de *Dichotomius satanas*, un escarabajo coprófago grande, fue casi cuatro veces mayor que la registrada en bosque de niebla. Esto pudo estar relacionado con una mayor disponibilidad de excremento humano en las plantaciones de café. Hanski & Cambefort (1991) proponen que una mayor disponibilidad de recursos da como resultado un aumento en la abundancia de escarabajos coprófagos y permite el mantenimiento de especies de mayor tamaño corporal. Por otro lado, la abundancia de *Deltochilum mexicanum*, otra especie coprófaga grande, se redujo drásticamente al pasar de 131 individuos en bosque, a un solo individuo en CSP. Lo cual sugiere que esta especie es altamente sensible a los cambios microambientales provocados por la transformación del bosque en cafetales con sombra. Arellano *et al.* (2005) también encontraron que *D. mexicanum* se distribuye en el bosque de niebla pero no en CSP u otro tipo de hábitat. De la misma manera, la abundancia de *Onthophagus subcancer* y *Ontherus mexicanus*, ambos coprófagos, de tamaño pequeño y mediano respectivamente, se redujo notablemente en cafetales. De hecho, la primera especie no fue registrada en las plantaciones de café, lo cual sugiere que pueden ser especies altamente sensibles a la transformación del bosque.

Si comparamos las cifras de número de especies de escarabajos copronecrófagos por hábitat dadas por Arellano y Halffter (2003), Arellano *et al.* (2005) y este trabajo, lo más llamativo es la inestabilidad para el mismo hábitat en colectas hechas con pocos años de diferencia (11 en el caso extremo), en el mismo paisaje e incluso, en algunos casos, en el mismo sitio. Consideramos que estas diferencias intra-hábitat se deben a la inestabilidad producida por la presencia del hombre y sus animales (caballos, perros, gatos, ratas), así como a

la permeabilidad de los bordes que permite la entrada de especies turistas. Los otros dos grupos indicadores no muestran la misma inestabilidad, lo cual se debe a que su fuente de alimento no es tan variable.

Otros trabajos que informan sobre una mayor riqueza de especies de distintos grupos en cafetales con sombra, en comparación con los bosques originales, son Torres (1984) quien lo señala para hormigas en Puerto Rico, Stork & Brendell (1990) para insectos en Sulawesi, y Juárez (2000) para macrofauna y mesofauna del suelo.

Llama la atención la alta permeabilidad de los bordes de los hábitats para los Scarabaeinae, lo cual ocurre en condiciones ambientales como las del paisaje estudiado. Lo contrario (baja permeabilidad) ocurre en la mayor parte de los paisajes tropicales (Halffter & Arellano, 2002). La explicación de esta permeabilidad puede estar en las características climáticas (alta nubosidad, lluvias frecuentes, alta humedad ambiental) del paisaje en estudio, pero también en la perturbación de los fragmentos del bosque de niebla y la peculiar composición arbórea de los CSP, dos elementos que diluyen el ecotono entre ambos tipos de comunidad.

4.1.3. Murciélagos

En el caso de los murciélagos, la capacidad de volar varios kilómetros en una sola noche y la cobertura arbórea de los cafetales, homogeneizan el paisaje reduciendo las diferencias estructurales y microambientales entre el bosque y los cafetales, lo cual puede explicar la riqueza y composición de especies similares entre ambos ambientes. Las diferencias en la posición jerárquica de la mayoría de las especies de murciélagos en cada hábitat (exceptuando a *Sturnira ludovici* y *Glossophaga soricina*), pueden estar relacionadas con la variación en recursos disponibles. La remoción del sotobosque e introducción de plantas cultivadas en los cafetales podría generar diferencias en la oferta de alimento para algunas especies. En los CSP de esta región suelen plantarse árboles frutales de los géneros *Ficus*, *Musa* y *Psidium*, que proporcionan alimento para los murciélagos frugívoros grandes, por lo que este gremio es favorecido en los cafetales con sombra (Véase también Estrada *et al.*, 1993).

Para la fauna de murciélagos, los CSP podrían funcionar claramente como reservorios en el contexto del paisaje, proporcionando sitios de resguardo y alimento. No obstante la enorme similitud en diversidad de especies de los cafetales con sombra con los hábitats naturales, la conservación a largo plazo de este grupo puede depender en gran medida de los fragmentos de bosque en el mosaico del paisaje, tal como ha sido sugerido para otras regiones altamente transformadas del Neotrópico (Estrada & Coates-Estrada, 2001).

4.1.4. Comparación con registros históricos

Los patrones de diversidad de especies que encontramos en este estudio para los tres grupos son el resultado de una comparación entre plantaciones de café y fragmentos de bosque de niebla. Una pregunta interesante es si tales patrones de diversidad serían los mismos si hubiésemos hecho la comparación con bosques de niebla

extensos bien conservados. Desafortunadamente, no hay un área con tales características en la zona de estudio. Para tener un punto de referencia sobre la diversidad de especie en todo el paisaje de estudio, comparamos nuestros resultados con la información acumulada de diversos estudios realizados en paisajes similares (incluso con mayor disturbio). En el caso de las ranas, durante más de 100 años de colecta se han registrado 24 especies (Ramírez-Bautista *et al.*, 1996; Flores-Villela, 1998; Pineda & Halffter, 2004), 21 de las cuales (el 88%) las registramos en este trabajo. Asimismo, colectamos el 85% (17 especies) de las 20 especies de escarabajos copronecrófagos registrados en el mismo paisaje (Arellano & Halffter, 2003; Arellano *et al.*, 2005). Con respecto a los murciélagos no tenemos información "histórica" disponible para comparar con resultados de este estudio. Finalmente, nuestro conjunto de datos sugieren que los fragmentos de bosque de niebla y los CSP, considerándolos de manera conjunta, pueden mantener una proporción importante de la diversidad de especies en el paisaje estudiado.

4.1.5 Patrones de abundancia

En los tres grupos indicadores y en los dos tipos de ensamble, los patrones de abundancia son semejantes (ver Resultados), aunque hay diferencias en los rangos de abundancia de las distintas especies. Es en los escarabajos donde se encuentran más diferencias entre el bosque de niebla y el CSP, debido a la presencia en este último de siete especies raras. Como muestran Arellano *et al.* (2005) hay un cierto cambio en el rango de las abundancias relativas según la estación en que se hagan las colectas.

5. Consideraciones finales

El haber colectado en dos ensambles de un paisaje tres grupos indicadores y en el caso de dos de estos grupos el haber realizado muy pocos años antes un trabajo equivalente en los mismos lugares, nos permite vislumbrar algunas consideraciones interesantes sobre comunidades (ensambles) y grupos indicadores, especialmente en relación a la fragmentación y otras acciones antrópicas.

1) Aunque la composición de especies a nivel paisaje (diversidad gamma) se mantiene estable en un lapso de pocos años como el que corresponde a las distintas colectas que estamos examinando, en escarabajos y ranas hay cambios en las especies que se encuentran en cada una de las dos comunidades.

La mayoría de los cambios ocurrió en especies con pocos individuos, lo cual sugiere un alto grado de inestabilidad en estas especies. Esto se relaciona con la permeabilidad de los límites entre una y otra comunidad y entre los cafetales y el resto del paisaje, lo cual permite la presencia aleatoria, pero frecuente, de especies turistas. Por el contrario las especies más abundantes son muy estables.

En el caso de las ranas y particularmente en el de los escarabajos, el cafetal bajo sombra de policultivo tradicional (un agroecosistema que conserva muchos

elementos del bosque original) tiene una fauna de composición inestable. Dicha fauna comprende elementos originales del bosque de niebla, más un cierto número, importante pero variable, de elementos procedentes de otros hábitats más heliófilos del paisaje. Este hecho, unido a la mayor oferta del alimento, se traduce en un incremento en el número de especies en relación a los fragmentos de bosque de niebla, aunque muchas de estas especies están representadas por pocos individuos y su presencia parece ser aleatoria.

Cuanto más alterado está el bosque y cuanto más intrincado es su contacto con los cafetales, menor es el efecto de los bordes. Como consecuencia, más similares son las faunas que se encuentran a uno y otro lado del borde (aunque también más pobres en el bosque alterado). Para los escarabajos lo anterior resalta en el trabajo de Arellano *et al.* (2005), realizado en un bosque realmente muy perturbado.

2) Otro elemento importante para entender las relaciones entre los dos hábitats es el tiempo transcurrido desde el inicio de la perturbación y fragmentación. Varios trabajos muestran de manera dramática el descenso del número de especies de Scarabaeinae en aquellos lugares donde se tala un bosque tropical (como un ejemplo, véase Klein, 1989). Pero este descenso tiende a compensarse a medida que pasa el tiempo. La visión es otra al cambiar las escalas de tiempo y espacio (véanse los resultados de Quintero, 2002, en los mismos lugares trabajados por Klein). En el paisaje en que hemos trabajado, la modificación del bosque para sembrar cafetales se inicia hace 130 años y nunca ha representado un cambio total en superficies muy extensas.

En una interesante comparación de la riqueza en especies entre distintos fragmentos del bosque de neblina del paisaje en estudio, Arellano *et al.* (2005) encuentran que la diversidad alfa decrece un 50% de bosques con poca perturbación a bosques muy perturbados. Según estos autores, en los bosques con poca perturbación el 61% de las especies son típicamente forestales. Por el contrario, en los bosques con alta perturbación el 66% de las especies no son típicas del bosque. En un sitio de CSP encontraron el mismo número de especies y la misma relación entre forestales y no forestales que en el bosque con menor perturbación.

3) En relación a la pregunta sobre la bondad relativa como indicador de cada uno de los tres grupos utilizados, los murciélagos no fueron útiles en el paisaje y a la escala que trabajamos, mientras que escarabajos y ranas claramente señalan los cambios y permiten su monitoreo. Sin embargo, aún las evidencias de los buenos grupos indicadores deben tomarse con cuidado. Los cambios en el número de especies debidos a aquellas representadas por muy pocos individuos, pueden tener su origen en la captura aleatoria de especies realmente raras, pero también pueden deberse a la captura de especies turistas. En un hábitat visitado por especies turistas, la presencia de éstas es puramente ocasional, aunque en otras comunidades del paisaje puedan existir poblaciones abundantes. Cuando son muchas, las especies turistas falsean el valor de diagnóstico del número

de especies de una comunidad. Son necesarios más trabajos que comparen distintos grupos indicadores en diferentes paisajes, para recomendar o no la exclusión en los cálculos de las especies representadas por muy pocos individuos (tres o menos) en el conjunto de muestras. La exclusión de estas especies puede ser una forma de evitar los sesgos debidos a una presencia numerosa de especies turistas.

4) Este trabajo pone de manifiesto la importancia que un agroecosistema, como los cafetales con sombra poli-específica, tiene en la conservación de la biodiversidad en este tipo de paisaje. Esta importancia no es igual para todos los grupos de organismos. Perfecto *et al.* (2003), al analizar lo que ocurre al convertir el bosque de niebla en cafetal en Chiapas (sureste de México) encuentra que mariposas y hormigas forrajeras son afectadas, no así las aves. En consecuencia, los cafetales serán más importantes para la conservación de las aves que para los otros dos grupos.

Dada la mayor superficie de los cafetales con sombra en comparación con los fragmentos remanentes de bosque de niebla, así como la compleja topología de la distribución de los dos ensambles, los cafetales actúan como una matriz que permite la conexión de los fragmentos. Esta matriz es relativamente permeable a la entrada ocasional de especies turistas frecuentes en los ambientes no arbolados. Sin embargo, en un paisaje donde otros agroecosistemas proporcionan menos o ninguna cobertura arbórea y tienen menor número de especies (como es el caso en cafetales con sombra monoespecífica o sin sombra, pastizales, cañaverales) los CSP actúan como un recurso altamente funcional para el mantenimiento de la biodiversidad en un ambiente relativamente hostil.

Agradecimiento

Agradecemos a Lucrecia Arellano su ayuda en la identificación de escarabajos. Clara Luz Sampieri, Julián Bueno, Antonio Guerrero, Areli Rizo, Gerardo Sánchez, Guillermo Gil, Marta Valle y Susana Cárcamo nos apoyaron de manera significativa en el trabajo de campo. Juan Francisco Ormelas y Guadalupe Williams-Linera hicieron sugerencias útiles a las primeras versiones del manuscrito. A Blackwell Publishing por permitir usar parte del material publicado en una primera versión en *Conservation Biology*, 19 (2): 400-410. Este estudio estuvo financiado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (proyecto 37514-V, "Efectos de la fragmentación sobre la biodiversidad. El caso de la selva de Los Tuxtlas y los escarabajos del estiércol"), la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (proyecto BE012, "Análisis de las relaciones entre las diversidades alfa, beta y gamma a distintos niveles de escala espacial: Procesos históricos y ecológicos que intervienen"), ORCYT-UNESCO (Contrato No. 3073.4, "Conclusión de los estudios para inventario y monitoreo de la diversidad biológica medida mediante grupos indicadores en cinco reservas de Biosfera"), SEMARNAT-CONACYT (proyecto FOSEMARNAT-2004-01-56 "Diagnóstico de la biodiversidad ante la fragmentación y la modificación antropica en tres reservas de la biosfera en México") y la International Foundation for Science.

Bibliografía

- Andresen, E. 2001. Effects of dung presence, dung amount, and secondary dispersal by dung beetles on the fate of *Micropopholis guyanensis* (Sapotaceae) seeds in Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, **17**: 61-78.
- Arellano, L. & G. Halffter. 2003. Gamma diversity: derived from and a determinant of alpha diversity and beta diversity. An analysis of three tropical landscapes. *Acta Zoológica Mexicana*, **90**: 27-76.
- Arellano, L., M. E. Favila & C. Huerta. 2005. Diversity of dung and carrion beetles in a disturbed Mexican tropical montane cloud forest and on shade coffee plantations. *Biodiversity and Conservation*, **14**: 601-615.
- Blaustein, A. R., D. B. Wake & W. P. Sousa. 1994. Amphibians decline: judging stability, persistence, and susceptibility of populations to local and global extinctions. *Conservation Biology*, **8**: 60-71.
- Brown, K. S. 1991. Conservation of Neotropical environments: insects as indicators. En: N. M. Collins & J. A. Thomas (eds.), *The conservation of insects and their habitats*. Academic Press, Londres, pp. 349-404.
- Campbell, J. A. 1999a. Distribution patterns of amphibians in Middle America. En: W. E. Duellman (ed.), *Patterns of distribution of amphibians: a global perspective*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 111-210.
- Campbell, J. A. 1999b. *Amphibians and reptiles of Northern Guatemala, the Yucatan and Belize*. University of Oklahoma Press, Norman.
- Campbell, J. A. & J. M. Savage. 2000. Taxonomic reconsideration of Middle American frogs of the Eleutherodactylus group (Anura: Leptodactylidae): a reconnaissance of subtle nuances among frogs. *Herpetological Monographs*, **14**: 186-292.
- Challenger, A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Universidad Nacional Autónoma de México, Agrupación Sierra Madre, S. C., México, D. F.
- Colwell, R. K. 2000. *EstimateS 6.0b1: statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut, Storrs, U.S.A. Disponible en <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates> (Consultada en 09- 2002).
- Colwell, R. K. & J. A. Coddington. 1995. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. En: D. L. Hawksworth (ed.), *Biodiversity measurement and estimation*. Chapman & Hall, Nueva York, pp. 101-118.
- Crump, M. L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. *Miscellaneous Publication of Museum of Natural History of the University of Kansas*, **61**: 1-68.
- Daily, G. L., P. R. Ehrlich & A. Sánchez-Azofeifa. 2001. Countryside biogeography: use of human-dominated habitats by the avifauna of southern Costa Rica. *Ecological Applications*, **11**: 1-13.
- Duellman, W. E. 1970. *The hylid frogs of Middle America*. Monographs of the Museum of Natural History of the University of Kansas, Kansas City.
- Duellman, W. E. & L. Trueb. 1986. *Biology of amphibians*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Escobar, F. & P. Chacón-Ulloa. 2000. Distribución espacial y temporal en un gradiente de perturbación de la fauna de coleópteros coprófagos (Scarabaeidae, Aphodiinae) en la Reserva Natural La Planada, Nariño, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, **48**: 961-975.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada & D. M. Merritt Jr. 1993. Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography*, **16**: 309-318.
- Estrada A. & R. Coates-Estrada. 2001. Species composition and reproductive phenology of bats in a tropical landscape at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, **17**: 627-646.
- Feinsinger, P. 2001. *Designing field studies for biodiversity conservation*. The Nature Conservancy and Island Press, Washington, D.C.
- Fenton, M. B., L. Acharya, D. Audet, M. B. C. Hickey, C. Merriman, M. K. Obrist & D. M. Syme. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics. *Biotropica*, **24**: 440-446.
- Flores-Villela, O. 1998. *Herpetología del Estado de Veracruz: base de datos. Informe del proyecto A27*. Sistema Nacional de Inventarios Biológicos – Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F.
- Gallina, S., S. Mandujano & A. González-Romero. 1996. Conservation of mammalian biodiversity in coffee plantations of central Veracruz, Mexico. *Agroforestry Systems*, **2**: 11-17.
- Geissert, D. & A. Campos. 1993. Los paisajes morfoedafológicos del área de influencia de la ciudad de Xalapa. En: I. R. López-Moreno (ed.), *Ecología urbana aplicada a la ciudad de Xalapa*. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, pp. 65-79.
- Greenberg R., P. Bichier, A. Cruz-Angon & R. Reitsma. 1997a. Bird populations in shade and sun coffee plantations in Central Guatemala. *Conservation Biology*, **11**: 448-459.
- Greenberg, R., P. Bichier & J. Sterling. 1997b. Bird population in rustic and planted shade coffee plantations of Eastern Chiapas, Mexico. *Biotropica*, **29**: 501-514.
- Halffter, G. 1998. A strategy for measuring landscape biodiversity. *Biology International*, **36**: 3-17.
- Halffter, G. & L. Arellano. 2002. Response of dung beetle diversity to human-induced changes in a tropical landscape. *Biotropica*, **34**: 144-154.
- Halffter, G., M. E. Favila & V. Halffter. 1992. A comparative study of the structure of the scarab guild in Mexican tropical rain forest and derived ecosystems. *Folia Entomológica Mexicana*, **84**: 131-156.
- Hanski, I. & Y. Cambefort. 1991. Resource partitioning. En: I. Hanski & Y. Cambefort (eds.), *Dung beetles ecology*. Princeton University, Princeton, New Jersey, pp. 331-349.
- Heyer, W. R. 2000. Amphibian declines and extinctions: the situation in Latin America. En: J. E. Páfar (ed.), *Ecología Latinoamericana. Actas III Congreso Latinoamericano de Ecología*. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Ibarra-Núñez, G. & J. A. García-Ballina. 1998. Diversidad de tres familias de arañas tejedoras (Araneae: Araneidae, Tetragnathidae, Theridiidae) en cafetales del Soconusco, Chiapas, México. *Folia Entomológica Mexicana*, **102**: 11-20.
- Juárez, R. D. 2000. *Patrones de la macro y meso-fauna edáfica en agroecosistemas cafetaleros con distinto grado de intensificación*. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, México.
- Klein, B. C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia. *Ecology*, **70**: 1715-1725.

- Lee, J. C. 1996. *The amphibians and reptiles of the Yucatán Peninsula*. Cornell University Press, Ithaca, Nueva York.
- Lips, K. R. 1998. Decline of a tropical montane amphibian fauna. *Conservation Biology*, **12**: 106-117.
- McGeoch, M. D. 1998. The selection, testing and applications of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Transactions*, **73**: 181-201.
- Mendelson, J. R. III. 1997. A new species of toad (Anura: Bufonidae) from Oaxaca, México with comments on the status of *Bufo cavifrons* and *Bufo cristatus*. *Herpetologica*, **53**: 268-286.
- Medellín, R. A., H. T. Arita & O. Sánchez. 1997. *Identificación de los murciélagos de México: clave de campo*. Publicaciones especiales No. 2 Asociación Mexicana de Mastozoología Asociación Civil, México, D.F.
- Medellín, R. A., M. Equihua & M. A. Amin. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in neotropical rainforests. *Conservation Biology*, **14**: 1666-1675.
- Mittal, I. C. 1993. Natural manuring and soil conditioning by dung beetles. *Tropical Ecology*, **34**: 150-159.
- Moguel, P. & V. M. Toledo. 1999. Biodiversity conservation in traditional coffee systems of Mexico. *Conservation Biology*, **13**: 11-21.
- Moreno, C. E. & G. Halffter. 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology*, **37**: 149-158.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**: 58-62.
- Nestel, D. & F. Dicksen. 1990. The foraging kinetics of ground ant communities in different coffee agroecosystems. *Oecologia*, **84**: 58-63.
- Pechmann, J. H. K. & H. M. Wilbur. 1994. Putting declining amphibian populations in perspective - natural fluctuations and human impacts. *Herpetologica*, **50**: 65-84.
- Perfecto, I. & J. H. Vandermeer. 1994. Understanding biodiversity loss in agroecosystems: reduction of ant diversity resulting from transformation of the coffee ecosystem in Costa Rica. *Entomology Trends in Agricultural Science*, **2**: 7-13.
- Perfecto, I. & R. Snelling. 1995. Biodiversity and the transformation of a tropical agroecosystem: ants in coffee plantations. *Ecological Applications*, **5**: 1084-1097.
- Perfecto, I., R. A. Rice, R. Greenberg & M. E. Vander Voort. 1996. Shade coffee: a disappearing refuge for biodiversity. *Bioscience*, **46**: 598-608.
- Perfecto, I., J. H. Vandermeer, P. Hanson & V. Cartin. 1997. Arthropod biodiversity loss and the transformation of a tropical agro-ecosystem. *Biodiversity and Conservation*, **6**: 935-945.
- Perfecto, I. & J. Vandermeer. 2002. The quality of the agricultural matrix in a tropical montane landscape: ants in coffee plantations in southern Mexico. *Conservation Biology*, **16**: 174-182.
- Perfecto, I., A. Mas, T. Diestch & J. Vandermeer. 2003. Conservation of biodiversity in coffee agroecosystems: a tri taxia comparison in southern Mexico. *Biodiversity and Conservation*, **12**: 1239-1252.
- Pineda, E. & G. Halffter. 2004. Species diversity and habitat fragmentation: Frogs in a tropical montane landscape in Mexico. *Biological Conservation*, **117**: 499-508.
- Quintero-Silva, I. 2002. *Avaliação do impacto da fragmentação da floresta sobre Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) na Amazônia central*. Tesis de Maestría, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Universidade Federal de Amazonas, Manaus, Brasil.
- Ramírez-Bautista, A., A. González-Romero & C. A. López-González. 1993. Estudio preliminar de la herpetofauna del municipio de Xalapa. En: I. R. López-Moreno (ed.), *Ecología urbana aplicada a la ciudad de Xalapa*. Instituto de Ecología, A.C., Program on Man and the Biosphere y Ayuntamiento de Xalapa, Xalapa, Veracruz, México, pp. 165-185.
- Rappole, J. H., D. I. King & J. H. Rivera-Vega. 2003. Coffee and conservation. *Conservation Biology*, **17**: 334-336.
- Rice, R. A. & J. R. Ward. 1997. *Coffee, conservation, and commerce in the Western Hemisphere*. Smithsonian Migratory Bird Center and Natural Resources Defense Council. Washington, D.C.
- Rzedowski, J. 1998. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. En: T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot & J. Fa (eds). *Diversidad Biológica de México: orígenes y distribución*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. pp. 129-145.
- Scott, N. J. 1994. Complete species inventories. En: W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. A. C. Hayek, M. S. Foster (eds). *Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. pp. 84-92.
- Soberón, J. M. & J. E. Llorente-Bousquets. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, **7**: 480-488.
- Soto, E. M. & M. Gómez. 1990. *Atlas Climático del Municipio de Xalapa*. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa. Veracruz.
- Soto-Pinto, L., Y. Romero-Alvarado, J. Caballero-Nieto & G. S. Warnholtz. 2001. Woody plant diversity and structure of shade-grown-coffee plantations in Northern Chiapas, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, **49**: 977-987.
- Stork, N. E. & M. J. D. Brendell. 1990. Variation in the insect fauna of Sulawesi trees with season, altitude and forest type. En: W. J. Knight & J. D. Holloway (eds.), *Insects and the rain Forest of South East Asia (Wallacea)*. The Royal Entomological Society of London, U.K. pp. 173-194.
- Tejeda-Cruz, C. & W. Sutherland. 2004. Bird responses to shade coffee production. *Animal Conservation*, **7**: 169-179.
- Toral, E., P. Feinsinger & M. Crump. 2002. Frogs and a cloud forest edge in Ecuador. *Conservation Biology*, **16**: 735-744.
- Torres, J. A. 1984. Diversity and distribution of ant communities in Puerto Rico. *Biotropica*, **16**: 296-303.
- Wake, D. B. 1991. Declining amphibian populations. *Science* **253**: 860.
- Williams-Linera, G. 2002. Tree species richness complementary, disturbance and fragmentation in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodiversity and Conservation*, **11**: 1825-1843.
- Williams-Linera, G., R. H. Manson & E. V. Isunza. 2002. La fragmentación del bosque mesófilo de montaña y patrones de uso del suelo en la región oeste de Xalapa, Veracruz, México. *Madera y Bosques*, **8**: 73-89.
- Wilson, D. E., C. F. Ascorra & S. T. Solari. 1996. Bats as indicators of habitat disturbance. En: D. E. Wilson & A. Sandoval (eds.), *Manu, the biodiversity of southeastern Peru*. U.S. National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C. y Editorial Horizonte, Lima, Peru, pp. 613-625.
- Zar, J. 1996. *Biostatistical analysis*. 4th edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.

Entre los días 18 y 20 de mayo del 2004 se celebró en la Ciudad de México el simposium titulado “Conversaciones sobre diversidad: el significado de alfa, beta y gamma” organizado por CONABIO y el grupo DIVERSITAS-México, con el apoyo financiero de la Dirección de Asuntos Internacionales del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México. La celebración de esta reunión respondió a una verdadera necesidad, sentida por muchos investigadores: convocar a una parte importante de los interesados en esta temática para discutir ideas y enfrentar puntos de vista sobre lo que significan las distintas expresiones de la biodiversidad, las relaciones que tienen entre sí y la forma de medirlas. El simposio fue un éxito, tanto por las comunicaciones presentadas, como por la amplia discusión desarrollada en su seno y ello nos llevó a considerar la publicación de sus contenidos, con la ayuda de la Sociedad Entomológica Aragonesa (España), para ofrecer al mundo científico un libro que los editores creemos nuevo y original, y en español, con las contribuciones más destacadas de aquel evento.

