

Gradiente latitudinal de taxocenosis coleopterológicas epigeas en estepas de Chile semiárido

Latitudinal gradient of epigeal coleopteran taxocoenoses
in steppes of semiarid Chile

FRANCISCO SAIZ y JACQUELINE CAMPALANS

Sección Ecología, Universidad Católica de Valparaíso,
Casilla 4059, Valparaíso, Chile

RESUMEN

Se estudian diez estepas distribuidas en el gradiente latitudinal costero de Chile comprendido entre los 30°00'S y 31°54'S, con el fin de conocer su composición coleopterológica epigea, valorar la tasa de cambio faunístico a lo largo del gradiente y valorar la relación entre parámetros ecológicos y éste, así como definir un ordenamiento en continuo de las estepas estudiadas.

La información vegetacional se extrajo de parcelas de 25 x 25 m, ubicadas en el centro de las estepas y subdivididas en cuadrantes de 5 x 5 m. La información faunística se obtuvo mediante trampas de intercepción en 9 de los 25 cuadrantes, seleccionados en forma sistemática con comienzo aleatorio.

Se concluye que existe una alta diferenciación faunística entre estepas; que hay redundancia de *Amecocerus* sp. (Melyridae) y de *Nycterinus rugiceps* (Tenebrionidae) en todo el gradiente e incremento del cambio espacial de especies hacia las mayores latitudes y que existe una tendencia a la compensación de pérdidas y ganancias de especies a lo largo del gradiente, a la vez que un gradiente latitudinal biótico discontinuo caracteriza la distribución de la fauna coleopterológica en las estepas estudiadas.

Palabras claves: Comunidades, tasa de cambio faunístico, diversidad específica, congruencia.

ABSTRACT

The taxocoenoses of epigeal beetles from ten steppes distributed along a coastal latitudinal gradient in Chile, between 30°00'S and 31°54'S, were studied.

Main objectives of the study were to know the coleopterological composition of the steppes, to evaluate the faunistic turnover rate along the gradient, to find the relationships between some ecological parameters and the latitudinal gradient and also between those parameters and to define an orderly sequence of the studied steppes based on a criterion of continuum.

Sample sites of 25 x 25 m located in the center of each steppe, divided in 25 sample quadrats of 5 x 5 m, provided information about the vegetation. Pitfall traps placed at random in 9 of the 25 sample quadrats provided information about faunistic composition of the community.

Faunistic composition differed largely among steppes. Only *Amecocerus* sp. (Melyridae) and *Nycterinus rugiceps* (Tenebrionidae) are redundant along the gradient. The spatial turnover rate of coleopteran species increased from lower to higher latitudes, and a trend toward a balance between loss and gain of species occurs along the gradient. A discontinuous biotic gradient characterized the distribution of coleopteran fauna in the steppes studied.

Key words: Communities, faunistic turnover rate, species diversity, congruity.

INTRODUCCION

El efecto de un gradiente abiótico sobre la biocenosis se traduce en cambios en las especies y/o en la proporción de los individuos de cada una de ellas, presentándose algunos tipos básicos de respuesta biótica, por ejemplo:

1. Que a lo largo del gradiente existan las mismas especies con igual abundancia.

2. Que existiendo las mismas especies, sus abundancias relativas cambien de manera que las más importantes en un extremo disminuyan hacia el extremo opuesto.

3. Que a lo largo del gradiente exista sustitución de especies.

Estos esquemas generales de respuesta se verán modificados, acercándose a uno u otro, o combinando algunos de ellos, en función de: pendiente del gradiente si es

continuo, discontinuidades del mismo (cambio de ambiente y efecto de ecotono) o acción competitiva entre especies.

Los análisis más frecuentes al respecto están referidos a secuencias latitudinales (Pianka 1966, Kendeigh 1976, Huey 1978, Fuentes & Jaksic 1979, Feder & Lynch 1982, y otros), altitudinales (Bormann *et al.* 1970, Terborgh 1971, Yeaton & Cody 1979, Pemadasa & Mueller 1979, y otros), o a gradientes de una o más variables ecológicas particulares (Vohra 1971, Parsons & Moldenke 1975, Armstrong 1979, Keddy 1982, y otros). Especial preocupación dentro de estos estudios ha sido la respuesta de la diversidad específica a dichos gradientes. Pianka (1966) hace una revisión conceptual de las principales teorías explicativas al respecto. Whittaker (1967, 1971), Goff & Cottam (1967) y Terborgh (1971) discuten metodologías de análisis.

En el presente trabajo, el gradiente abiótico corresponde a una secuencia latitudinal de estepas y la biocenosis está representada por la coleopterofauna epigea.

Los objetivos específicos son:

- Conocimiento de la coleopterofauna asociada al estrato epigeo de cada estepa.
- Valoración de la tasa de cambio faunístico latitudinal y definición de su eventual tendencia.
- Análisis del comportamiento de la diversidad específica a lo largo del gradiente.
- Definición de un ordenamiento en continuo de las estepas basado en su componente coleopterológico, en caso que el gradiente latitudinal presente discontinuidades.
- Búsqueda de tendencias de otros parámetros ecológicos en relación al gradiente o entre ellos.

MATERIALES Y METODOS

A. Diseño muestral

Como lugar de estudio se consideró un transecto latitudinal costero (30°00'S–31°54'S) en el cual se seleccionaron 10 estepas caracterizadas por una o dos especies vegetales arbustivas dominantes (Tabla 1).

En el centro de ellas se trazó una parcela de 25 x 25 m, subdividida en 25 cuadrantes de 5 x 5 m, en cada uno de los cuales se identificaron las especies vegetales biológicamente activas en el momento de estudio (verdes) y se estimó su porcentaje de cobertura.

La información mesofaunística se obtuvo de 9 cuadrantes seleccionados en forma sistemática con inicio aleatorio. En cada uno de ellos se instaló una trampa de intercepción con formalina 5%, junto a la base del arbusto dominante. Las trampas permanecieron funcionando por períodos de 30 días aproximadamente. Se realizaron las siguientes recolecciones (1979):

- I: 6 septiembre – 12 octubre
- II: 12 octubre – 7 noviembre
- III: 7 noviembre – 11 diciembre

B Parámetros estadísticos.

En el análisis cuantitativo fueron usados los siguientes parámetros estadísticos con sus estimadores correspondientes:

B.1 Similaridad

$$1.1 \text{ Jaccard (Sáiz 1980): } S_j = \frac{c}{a+b+c}$$

donde: c = especies comunes a estepas A y B; a y b = especies exclusivas de las estepas A y B, respectivamente.

1.2 Coeficiente de correlación de Pearson (r).

B.2 Sobreposición para curvas de congruencia (Terborgh 1971).

$$2.1 \text{ Terborgh (1971): } I_C = \frac{c}{a}$$

donde: c = especies comunes entre dos estepas; a = especies de la estepa base de la comparación.

2.2 Derivación de Winer (Sáiz y Vásquez 1980)

$$I_C' = \frac{\sum x_i y_i}{\sum x_i^2}$$

donde: x_i = frecuencia de la especie i en la estepa base de la comparación; y_i = frecuencia de la especie i en la estepa que completa la dupla de comparación.

B.3 Diversidad específica (Pielou 1969).

$$3.1 \text{ Shannon: } H' = -\sum p_i \log_2 p_i$$

donde: p_i = N^0 de individuos de la especie i en relación al total de individuos de la estepa.

TABLA 1

Descripción general de las estepas estudiadas
General description of the steppes studied

- A: Estepa de *Puya chilensis* Mol.: 31°54'00"S, de topografía plana, con clara influencia marítima, suelo pedregoso, 55% de superficie descubierta de arbustos.
- B: Estepa de *Baccharis concava* Pers.: 31°41'40"S, topografía de ligera pendiente, con influencia marítima directa, suelo arenoso, 45% de superficie descubierta de arbustos.
- C: Estepa de *Bahia ambrosioides* Lag., asociada a *Puya chilensis* Mol. y *Baccharis concava* Pers.: 31°38'50"S, topografía de ligera pendiente, con influencia marítima directa, suelo pedregoso, 20% de superficie descubierta de arbustos.
- D: Estepa de *Bahia ambrosioides* Lag. asociada a *Puya chilensis* Mol.: 31°25'30"S, topografía plana, con influencia marítima, suelo ligeramente arenoso, 15% de superficie descubierta de arbustos.
- E: Estepa de *Haplopappus foliosus* DC.: 31°23'10"S, topografía de ligera pendiente, influencia marítima limitada por barrera de cerros bajos, suelo pedregoso, 60% de superficie descubierta de arbustos.
- F: Estepa de *Bahia ambrosioides* Lag. asociada a *Haplopappus* sp.: 31°03'00"S, topografía de ligera pendiente, con influencia marítima, suelo pedregoso, 50% de superficie descubierta de arbustos.
- G: Estepa de *Puya chilensis* Mol.: 30°42'50"S, topografía plana, con influencia marítima, suelo pedregoso, 60% de superficie descubierta de arbustos.
- H: Estepa de *Gutierrezia paniculata* DC.: 30°27'30"S, topografía plana, suelo pedregoso, relativamente distante de la influencia marítima, 70% de superficie descubierta de arbustos.
- I: Estepa de *Haplopappus parvifolius* DC. asociado a *Cristaria betocaenifolia* Pers.: 30°10'00"S, topografía de ligera pendiente, suelo arenoso, con clara influencia marítima, 80% de superficie descubierta de arbustos.
- J: Estepa de *Heliotropium stenophyllum* H. et Arn.: 30°00'00"S, topografía plana, con influencia marítima, suelo rocoso, 70% de superficie descubierta de arbustos.

3.2 Uniformidad (Pielou 1969).

$$J = \frac{H' \text{ observada}}{H' \text{ máxima}}$$

B.4 Rango ecológico y sobreposición (Levins 1968, Yeaton & Cody 1979)

$$\text{Rango ecológico} = \frac{1}{\sum p_i^2}$$

$$\text{Sobreposición} = \frac{\sum p_i p_j}{\sum p_i^2}$$

donde: p_i = proporción de ocurrencia de la especie i en una clase dada (estepa) respecto al total de estepas; p_j = idem respecto a la especie j .

B.5 Método de agrupación

Para la construcción de los dendrogramas se utilizó el WPGM de Sokal & Michener, usando promedios (Sokal & Sneath 1963).

Finalmente, se utiliza el coeficiente de correlación (r_s) de Spearman para evaluar tendencias de parámetros ecológicos en función del gradiente latitudinal (Siegel 1979).

C. Características generales de las estepas estudiadas

Las tablas 1 y 2 informan sobre latitud, topografía, influencia marítima, características del suelo, porcentaje de superficie descubierta de arbustos, arbustos domi-

nantes y especies herbáceas en actividad biológica (verdes) presentes en cada una de ellas.

D. Material coleopterológico

Se colectaron 3.762 coleópteros distribuidos en 119 especies y 30 familias, detallados en la Tabla 3.

RESULTADOS Y DISCUSION

A. Características bióticas generales del gradiente latitudinal

Como primera aproximación al análisis de la naturaleza del gradiente biótico se compara la composición coleopterológica de las estepas (Tabla 3). De ella se deduce que las familias Tenebrionidae y Melyridae son ubicuistas para el gradiente. La primera por número de individuos y de especies, y la segunda sólo por redundancia de una especie (*Amecocerus* sp.) (Tabla 4). Les sigue Curculionidae, a niveles muy inferiores en número de individuos, pero con gran diversidad específica. Esta distribución se debería fundamentalmente a su carácter fitófago bastante específico. Por otra parte, Carabidae y Staphylinidae están muy poco representados, lo que corresponde claramente a ambientes xerófilos en que estas

familias tienen pocas probabilidades de vida (Crowson 1981, Borror *et al.* 1976, Coiffait & Sáiz, 1968).

De la Tabla 3 también puede deducirse una tendencia a la disminución de las especies en el sentido de la xerofilia (latitudes menores) y una irregular expresión de las densidades generales.

De acuerdo a la similaridad taxonómica (Fig. 1, S_J) entre estepas se puede concluir un alto grado de diferencia entre ellas, deducible del hecho que las uniones del dendrograma corresponden a valores entre 0,28 y 0,04. Sin embargo, usando estimadores estadísticos que consideran la frecuencia de individuos por especie (Fig. 1, r), se observa que la similaridad entre algunas estepas o grupos de ellas se acrecienta en forma considerable debido a la alta concordancia de esquemas de abundancias relativas altas. Es así como las estepas A y G aparecen como muy similares. En efecto, ambas tienen a *Puya chilensis* como especie vegetal predominante y a *Nycterinus rugiceps* (Tenebrionidae) y *Amecocerus* sp. (Melyridae) entre los coleópteros. La inclusión de J en el grupo es explicable por la dominancia de las mismas especies de coleópteros, por la naturaleza del suelo y por las características xerófilas extremas dentro del gradiente. La formación del grupo E-F-C y su posterior unión

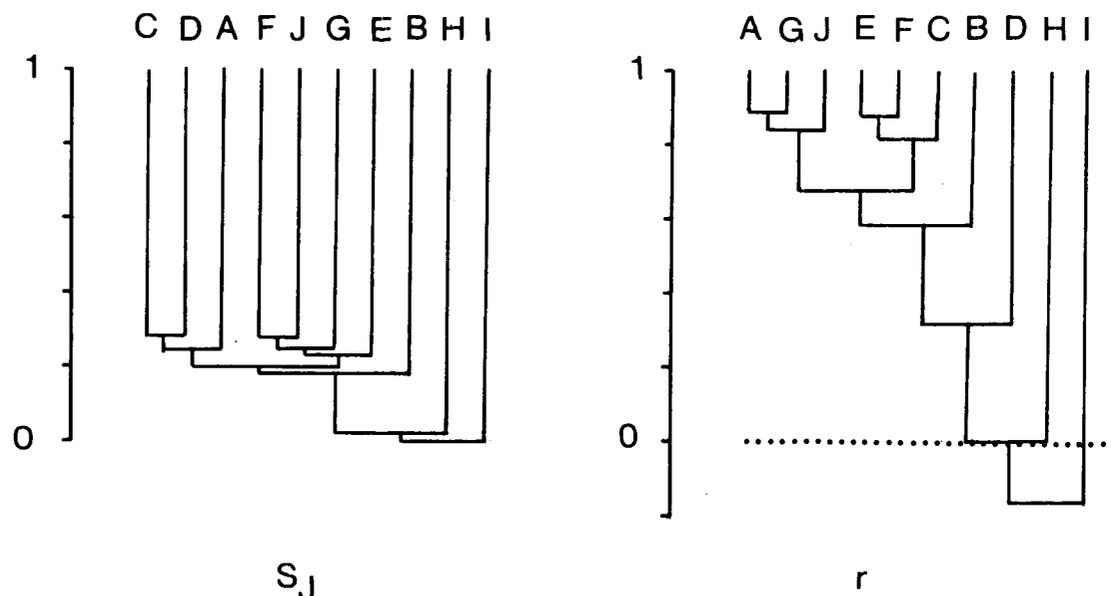


Fig. 1: Dendrogramas de similaridad taxonómica (S_J) y biocenótica (r) para la comparación de estepas según la coleopterofauna epigea.

Dendrograms of taxonomic (S_J) and biocenotic (r) similarity for steppes according to epigeal Coleoptera.

TABLA 3

Número de especies (S) y de individuos (N) por estepa y principales familias de Coleoptera
 Number of species (S) and individuals (N) for each steppe and principal families of Coleoptera

Estepa	Tenebrionidae		Melyridae		Carabidae		Curculionidae		Staphylinidae		Resto		Total	
	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S
A	142	5	115	1	2	1	18	5	27	3	89	14	393	29
B	49	6	68	1	52	3	25	6	14	1	113	13	321	30
C	23	2	49	1	2	2	10	4	8	1	27	15	119	25
D	65	4	59	2	—	—	24	8	3	2	151	10	302	26
E	110	4	147	1	1	1	11	5	—	—	66	14	335	25
F	99	3	805	2	—	—	3	1	1	1	73	12	981	19
G	179	6	105	4	—	—	59	6	6	1	86	10	435	27
H	335	9	—	—	—	—	1	1	—	—	15	6	351	16
I	49	5	—	—	—	—	44	4	—	—	5	5	98	14
J	141	4	191	1	—	—	13	5	1	1	81	11	427	22
	1192	24	1539	5	57	5	208	25	60	4	706	56	3762	119

TABLA 4

Número de individuos (N) por especie de Coleoptera
Number of individuals (N) of coleopteran species

FAMILIA	ESPECIE	N
Melyridae		1539
	<i>Amecocerus</i> sp.	1521
	<i>Amecocerus</i> sp.	14
	<i>Amecocerus</i> sp.	2
	<i>Arthrobrachus</i> sp.	1
	Malachiinae sp.	1
Tenebrionidae		1192
	<i>Archeocrypticus chilensis</i> Kasz.	4
	<i>Nycterinus rugiceps</i> Curt	526
	<i>Praocis curta</i> Sol.	171
	<i>Praocis pubescens</i> Phil.	69
	<i>Praocis chevrolati</i> Guér.	25
	<i>Praocis quadrisulcata</i> Germ.	10
	<i>Praocis spinolai</i> Sol.	5
	<i>Praocis submetallica</i> Guér.	3
	<i>Thinobatis arenaria</i> Peña	109
	<i>Nyctopetus maculipennis</i> (Lap.)	97
	<i>Scotobius gayi</i> Sol.	40
	<i>Scotobius</i> sp.	31
	<i>Geoborus costatus</i> Blanch.	22
	<i>Arthroconus</i> sp.	22
	<i>Discopleurus</i> sp.	17
	<i>Eremoeucus</i> sp.	12
	<i>Entomochilus tomentosus</i> (Guér.)	8
	<i>Entomochilus pilosus</i> Sol.	1
	<i>Hysselops oblonga</i> Sol.	6
	<i>Psectrascelis kuscheli</i> Kulz.	6
	<i>Diastoleus collaris</i> Guér.	2
	<i>Hexagonochilus dilaticollis</i> Sol.	2
	<i>Gyriosomus leechi</i> Kulz.	1
	<i>Gyriosomus</i> sp.	1
Curculionidae		208
	<i>Acalles</i> sp.	56
	<i>Acalles</i> sp.	3
	<i>Puranius</i> sp.	50
	<i>Puranius</i> sp.	8
	<i>Puranius</i> sp.	4
	<i>Cyphometopus</i> sp.	14
	<i>Cyphometopus</i> sp.	9
	<i>Listroderes</i> sp.	10
	<i>Geniocremnus</i> sp.	2
	<i>Cnemecoelus</i> sp.	20
	<i>Scotoeborus</i> sp.	8
	sp.	6
	sp.	4
	2 sp. con 2 ej. cada una	4
	10 sp. con 1 ej. cada una	10
Anobiidae		145
	sp.	127
	sp.	14
	sp.	2
	2 sp. con 1 ej. cada una	2
Chrysomelidae		111
	Criocerinae sp.	4
	Alticinae sp.	106
	Alticinae sp.	1

FAMILIA	ESPECIE	N
Anthicidae		109
	<i>Chileanticus lafertei</i> (Sol.)	92
	<i>Ischyropalpus curtisi</i> (Sol.)	12
	<i>Ischyropalpus maculosus</i> F. y G.	5
Bruchidae		61
	sp.	28
	sp.	15
	sp.	12
	sp.	6
Staphylinidae		60
	<i>Atheta obscuripennis</i> F. y G.	56
	<i>Atheta</i> sp.	2
	<i>Atheta</i> sp.	1
	<i>Euthorax scutellata</i> F. y G.	1
Lathridiidae		58
	<i>Melanophthalma australis</i> Dajoz	29
	<i>Melanophthalma</i> sp.	11
	<i>Metophtalmus</i> sp.	12
	<i>Metophtalmus</i> sp.	2
	<i>Metophtalmoides</i> sp.	2
	<i>Aridius setulosus</i> Belon	1
	<i>Aridius</i> sp.	1
Carabidae		57
	<i>Metius</i> sp.	42
	<i>Cnemalobus</i> sp.	10
	<i>Cnemalobus</i> sp.	1
	<i>Pterostichus meticulosus</i> Dej.	3
	<i>Falsodromius erythropus</i> Sol.	1
Ptinidae		56
	<i>Trigonogenius</i> sp.	56
Scarabaeidae		49
	<i>Cloeotus posticus</i> Germ.	33
	<i>Aulacopalpus ciliatus</i> Sol.	10
	<i>Athlia rustica</i> Er.	4
	<i>Liogenys palpalis</i> (Esch.)	1
Nitidulidae		43
	sp.	41
	2 sp. con 1 ej. cada una	2
Coccinellidae		22
	<i>Eriopis connexa</i> Germ.	1
	<i>Scymmus</i> sp.	19
	<i>Scymmus</i> sp.	1
	sp.	1
Bostrychidae		12
	<i>Dexicrates robustus</i> Blanch.	12
Cerambycidae		11
	<i>Microcleptes</i> sp.	8
	<i>Hebestola</i> sp.	3

FAMILIA	ESPECIE	N
Cryptophagidae		7
	sp.	1
	sp.	4
	sp.	2
Byrrhidae		4
	sp.	4
Scydmaenidae		4
	<i>Euconnus absconditus</i> Schauff	3
	<i>Euconnus</i> sp.	1
Dermestidae		2
	sp.	2
Cleridae		2
	<i>Solervicensia ovata</i> (Spin.) Barr.	1
	<i>Inhumeroclerus thomsoni</i> Pic.	1
Pselaphidae		2
	sp.	2
Histeridae		1
	<i>Hololepta</i> sp.	1
Mordellidae		1
	<i>Mordellistema bicolor</i> F. y G.	1
Trogositidae		1
	<i>Diontobus</i> sp.	1
Catopidae	sp.	1
Colydiidae	sp.	1
Cucujidae	sp.	1
Psoidae	sp.	1
Mycetophagidae	sp.	1
31	119	3.762

con A—G—J se explica por la concurrencia de dominancia de las dos especies antes mencionadas de Coleoptera. La influencia de *Amecocerus* sp. se proyecta hasta la estepa D en el dendrograma.

En conclusión, las estepas tienen una composición coleopterológica específica muy diferentes (S_j), pero al ser dos o tres especies comunes las más importantes numéricamente, se acrecienta la similaridad biocenótica (r) entre ellas. Por otra parte, la secuencia de asociaciones entre estepas no corresponde al gradiente latitudinal, es decir, el gradiente biótico no está ordenado en forma de continuo (cambios graduales).

B. Secuencialidad de cambios bióticos en el gradiente latitudinal

La secuencialidad y magnitud de los cambios bióticos a lo largo del gradiente latitudinal se analizan mediante la técnica de curvas de congruencia (Terborgh 1971).

Para ello hemos construido dos tipos, según el índice utilizado en su construcción.

1. Congruencia faunística, basada en el índice (I_C) expuesto en Terborgh (1971), mediante la cual se analiza el cambio de especies dentro del gradiente latitudinal

(Fig. 2). Este análisis se complementa con el de la tasa de cambio faunístico (Fig. 3).

2. Congruencia biocenótica, basada en una modificación del índice de Winer (Sáiz & Vásquez 1980) (I_C), mediante la cual se analizan los cambios biocenóticos (relación presencia de especies-frecuencia de individuos) dentro del gradiente latitudinal (Fig. 4). En ella, los valores superiores a 1 se dan cuando las especies comunes, o algunas de ellas, son más abundantes en la situación que hace dupla con la que sirve de base a la comparación.

En ambos casos, la secuencialidad y la magnitud de los cambios se aprecia en las pendientes de las curvas. Una mayor pendiente indica mayor cambio, ya sea por ganancia de especies y/o individuos (pendiente positiva) o por pérdida de ellos (pendiente negativa).

De la Fig. 2 se deduce una gran individualidad de las estepas en cuanto a la composición específica de su taxocenosis de coleópteros epigeos (todas las pendientes entre estepas adyacentes muy pronunciadas, manteniendo valores bajos con el resto de ellas); una tendencia gradual de desaparecimiento de especies desde el extremo sur del gradiente hasta la estepa I ($r_s = 0,24$, $P < 0,05$), fuertemente acentuada entre estepas G e I ($r_s = 0,64$,

$P < 0,01$), la existencia de una zona de quiebre faunístico en el espacio comprendido entre las latitudes $30^{\circ}00'S$ y $30^{\circ}20'S$; la estepa J recrea condiciones de latitudes superiores gracias a su vegetación arbustiva y a la naturaleza del suelo, traduciéndose en el dominio común de *Nycterinus rugiceps* y *Amecocerus* sp. entre los coleópteros.

A partir de la Fig. 2 es posible ver la evolución del cambio de especies en el gradiente al valorar la tasa de cambio faunístico (Terborgh 1971). Con tal objeto se miden en forma separada las pendientes ascendentes y descendentes de las curvas a un nivel de congruencia determinado. En este estudio se trabajó a base del nivel de 50% de congruencia. Las latitudes a las que ocurre dicho cambio se determinan por la proyección al eje X de los puntos de intersección de las pendientes con la línea del nivel de congruencia utilizado.

Del gráfico resultante (Fig. 3) se deduce una tendencia general de compensación de pérdidas y ganancias de especies a lo largo del gradiente, siendo la mayor magnitud del cambio en latitudes superiores. Al extremo norte del gradiente vuelve a aparecer la tendencia a cambios intensos.

Del análisis mediante curvas de congruencia biocenótica (Fig. 4), quedan en evidencia los siguientes hechos:

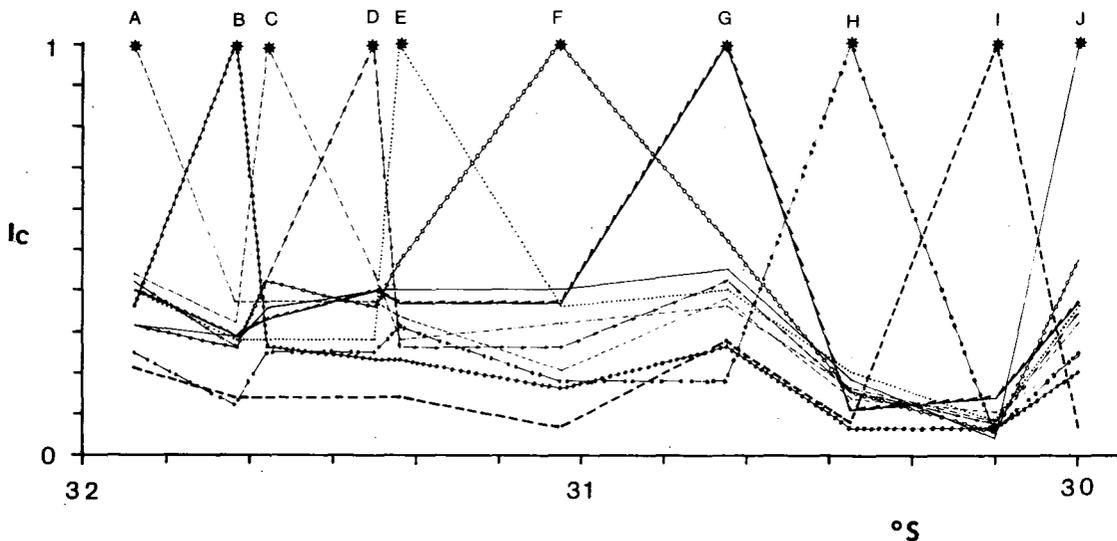


Fig. 2: Curvas de congruencia coleopterológica específica (I_C) en el gradiente latitudinal estudiado. Las curvas representan la similitud coleopterológica de las estepas respecto a la estepa marcada con asterisco.

Specific coleopterological congruity curves (I_C) in the latitudinal gradient. Curves represent the coleopteran similarity of steppes with the steppe noted by an asterisk.

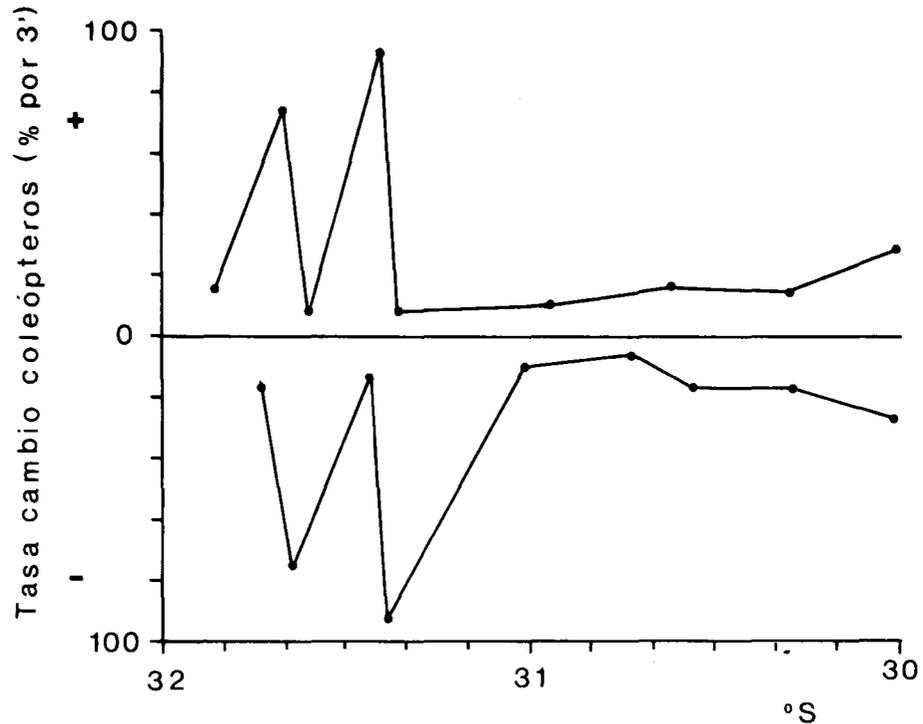


Fig. 3: Tasa de cambio coleopterológico, medido al nivel de congruencia del 50%, en el gradiente latitudinal estudiado.

Coleopterological turnover rate, measured at 50% congruity level, in the latitudinal gradient.

1. Se confirma la fractura del gradiente biótico entre las latitudes 30°00'S y 30°20'S.

2. Se detecta otra fractura entre las latitudes 31°30'S y 31°40'S.

3. El sector comprendido entre las latitudes 30°50'S y 31°30'S se caracteriza por poseer la taxocenosis más simple del conjunto, la que en general está incluida en las taxocenosis de las otras estepas.

4. En conclusión, biocenóticamente, el gradiente latitudinal no se proyecta en un gradiente biótico en continuo.

C. Regularidades bióticas

Las conclusiones expuestas precedentemente nos llevan a intentar un ordenamiento de las estepas, en función de las respuestas bióticas, de manera de establecer un gradiente ecológico en continuo.

Para ello se consideraron los siguientes parámetros ecológicos: porcentajes de suelo

descubierto de arbustos, diversidad específica de coleópteros y vegetales, número de individuos y de especies de las familias Tenebrionidae, Carabidae, Staphylinidae, Curculionidae y Melyridae (Figs. 5 y 6).

De las Figs. 5 y 6 se deducen las siguientes tendencias generales, considerando el gradiente en sentido de la disminución de la latitud:

1. Disminución del número de las especies de Coleoptera ($r_s = 0,75, P < 0,01$).

2. Disminución del número de especies y de individuos de Staphylinidae ($r_s = -0,73, P < 0,02$).

3. Desaparición de Carabidae en la mitad xérica del gradiente y concentración en la estepa más higrófila del gradiente.

4. No definición de tendencias para especies e individuos de Curculionidae.

5. Aumento del número de individuos y de especies de Tenebrionidae, a excepción de los extremos ($r_{s\ B-H} = 0,95; P < 0,01$).

6. Concentración de individuos de Melyridae al centro del gradiente.

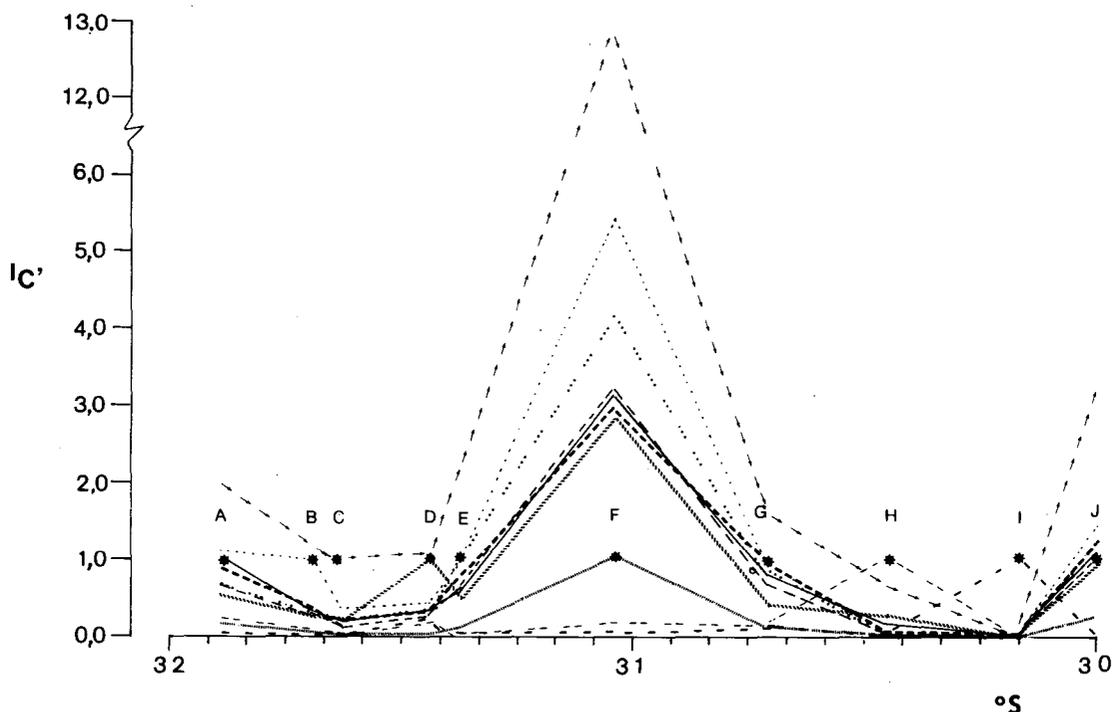


Fig. 4: Curvas de congruencia coleopterológica biocenótica (I_C') en el gradiente latitudinal estudiado. Las curvas representan la similitud coleopterológica de las estepas respecto a la estepa marcada con un asterisco.

Biocoenotic coleopterological congruity curves (I_C') in the latitudinal gradient. Curves represent the coleopteran similarity of steppes with the steppe noted by an asterisk.

7. Aumento de los espacios libres de cobertura arbustiva ($r_s = 0,77, P < 0,01$).

8. Disminución de la diversidad específica (H') ($r_s = -0,61, P < 0,05$).

9. Relación positiva entre la diversidad de coleópteros (H') y la diversidad vegetal considerada como número de especies (S) ($r_s = 0,66, P < 0,05$).

E. Ordenamiento en continuo

Considerando las posiciones relativas de las estepas según los parámetros ecológicos considerados y otorgándole mayor importancia a la diversidad específica de coleópteros, se postula el siguiente ordenamiento en continuo de ellas:

B C D G A E I H F J

Desde el punto de vista de la composición arbustiva queda la siguiente secuencia:

Estepas	Arbustos dominantes
B	<i>Baccharis concava</i>
C	<i>Bahia ambrosioides, Puya chilensis, Baccharis concava</i>
D	<i>Bahia ambrosioides, Puya chilensis</i>
G	<i>Puya chilensis</i>
A	<i>Puya chilensis</i>
E	<i>Haplopappus foliosus</i>
I	<i>Haplopappus parvifolius, Cristaria betocaenifolia</i>
H	<i>Gutierrezia paniculata</i>
F	<i>Bahia ambrosioides, Haplopappus foliosus</i>
J	<i>Heliotropium stenophyllum</i>

La desubicación de la estepa F es debida a que fue la única estepa que permaneció seca durante la investigación, acentuándose su carácter árido respecto a su composición arbustiva.

El ordenamiento propuesto implica los siguientes cambios en los valores de correlación anotados para el gradiente latitudinal (r_s):

a) Tendencias que se incrementan = número de individuos de: Tenebrionidae de

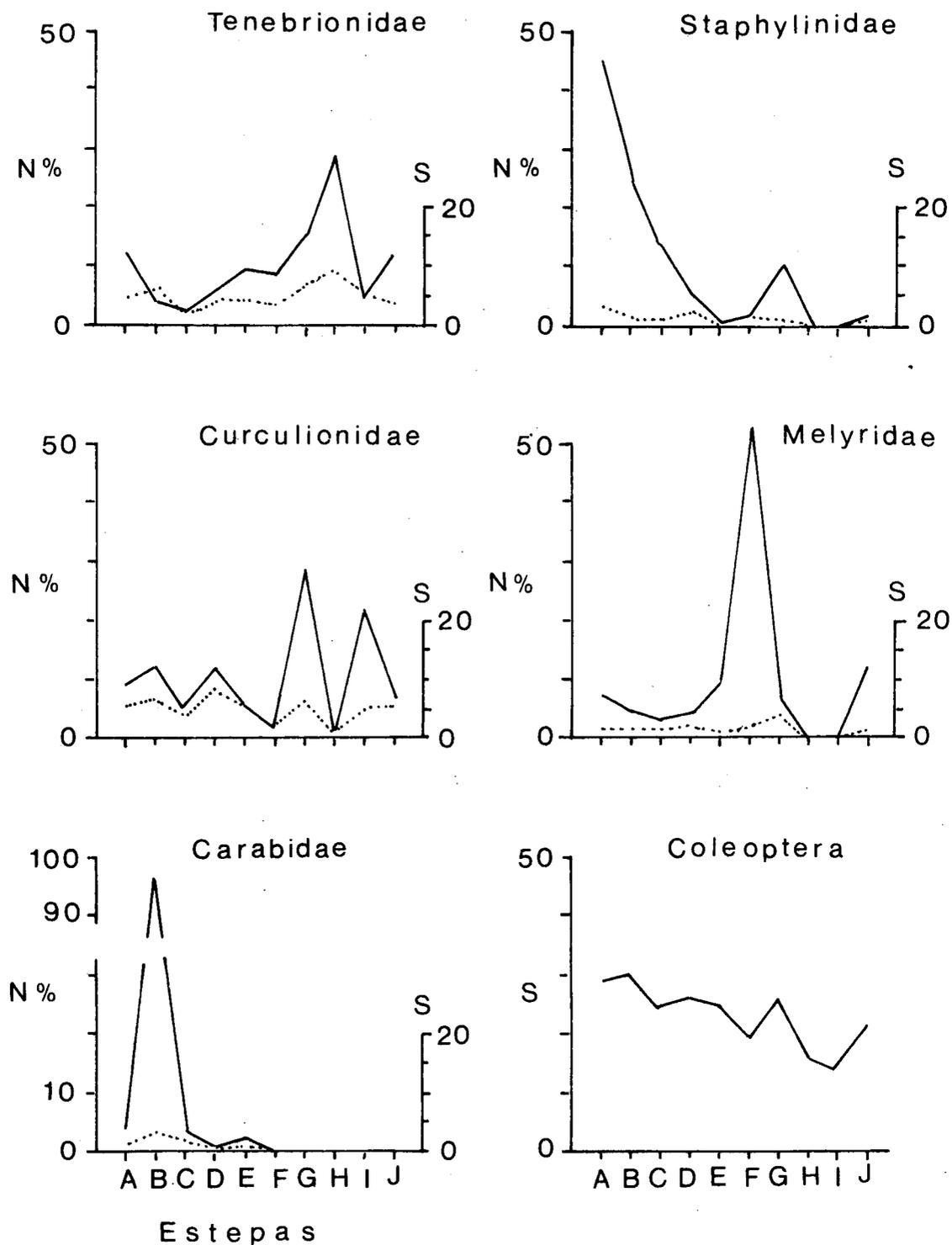


Fig. 5: Tendencias latitudinales del número de especies (S) y de individuos (N) de las familias Tenebrionidae, Staphylinidae, Curculionidae, Melyridae y Carabidae y del número de especies (S) de Coleoptera. Línea continua: individuos; línea de puntos: especies.

Latitudinal trends of the number of species (S) and individuals (N) of Tenebrionidae, Staphylinidae, Curculionidae, Melyridae and Carabidae, and the number of species (S) of Coleoptera. Solid line: species; dotted line: individuals.

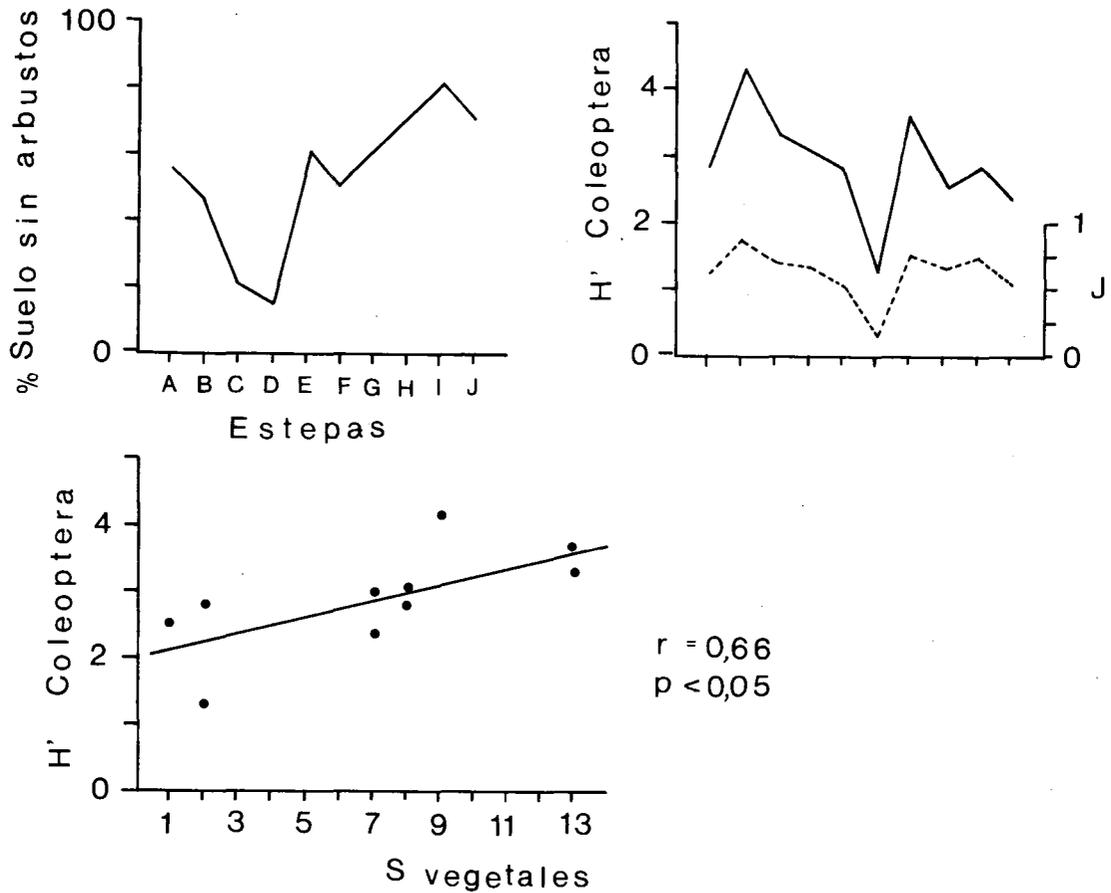


Fig. 6: Tendencias latitudinales del porcentaje de suelo descubierto de arbustos, de la diversidad coleopterológica específica (H') y de la uniformidad de la misma (J). Relación entre la diversidad coleopterológica específica (H') y de la diversidad de vegetales (S).

Latitudinal trends of the percentage of soil not covered by shrubs, the specific diversity of Coleoptera (H') and its evenness (J). Relationship between specific diversity of Coleoptera (H') and vegetational diversity (S).

0,31 a 0,47; Curculionidae de $-0,03$ a $-0,41$; Melyridae de $-0,03$ a $0,36$ y diversidad específica de Coleoptera de $-0,61$ ($P < 0,05$) a $-0,95$ ($P < 0,01$).

b) Tendencias inalteradas: especies de Coleoptera.

c) Tendencias que disminuyen ligeramente: número de individuos de Staphylinidae y porcentaje de suelo descubierto de arbustos, descendiendo a $-0,64$ y $0,69$, respectivamente, permaneciendo significativas a $P < 0,025$.

E. Sobreposición y rango ecológico de Tenebrionidae a lo largo del gradiente.

Considerando que la familia Tenebrionidae es la más representativa del gradiente latitudinal estudiado se expone, para cada especie, el rango de distribución dentro del gradiente (rango ecológico) así como el grado de sobreposición espacial

entre las especies. Para ello se utilizó la metodología de Levins (1968) bajo la misma concepción que Yeaton & Cody (1979).

Los resultados se presentan en la Tabla 5, de la cual se puede destacar:

a) Ausencia de especies 100% ubicuistas para el gradiente.

b) Una sola especie altamente ubicuista, *Nycterinus rugiceps*, con un rango ecológico superior al 50% del máximo posible.

c) El 68% de las especies de Tenebrionidae están restringidas a una sola estepa.

d) Escasa sobreposición de las especies del género *Praocis*.

Del análisis realizado en el texto destacan las siguientes conclusiones:

1. Las estepas, consideradas en el gradiente latitudinal, presentan una composición coleopterológica muy diferente. Esta diferencia se ve fuertemente atenuada por

TABLA 5

Matriz de valores de sobreposición de especies de Coleoptera a lo largo del gradiente y rango ecológico de las mismas. Tenebrionidae

Matrix of coleopteran overlap values along the latitudinal gradient and ecological range values of coleopteran species. Tenebrionidae

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1. <i>Archeocrypticus chilensis</i>	1,00	0,20	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,33	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
2. <i>Nycterinus rugiceps</i>	0,04	1,00	0,35	0,42	0,89	0,00	0,00	0,20	0,55	0,41	0,56	0,40	1,08	0,41	1,23	0,00	0,20	1,37	0,42
3. <i>Praocis curta</i>	0,00	0,03	1,00	1,40	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,40	0,01	0,83	0,00	1,40	0,00	0,00	0,61	0,11	1,40
4. <i>Praocis pubescens</i>	0,00	0,74	0,57	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,59	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00
5. <i>Praocis chevrolati</i>	0,00	0,30	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,20	0,00	0,30	0,60	0,00	0,00	0,46	0,00	0,00	0,00	0,00
6. <i>Praocis quadrisulcata</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,42	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00
7. <i>Praocis spinolai</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,42	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00
8. <i>Praocis submetallica</i>	1,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	1,33	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
9. <i>Thinobatis arenaria</i>	0,00	0,17	0,00	0,00	0,24	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,17	0,44	0,00	0,00	0,52	0,00	0,00	0,00	0,00
10. <i>Nyctopetus maculipennis</i>	0,00	0,07	0,57	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,59	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00
11. <i>Scotobius gayi</i>	0,47	0,30	0,06	0,00	0,15	0,15	0,15	0,47	0,28	0,00	1,00	0,01	0,00	0,00	0,91	0,42	0,00	0,14	0,00
12. <i>Geoborus costatus</i>	0,00	0,15	0,70	1,22	0,06	0,00	0,00	0,00	0,52	1,22	0,01	1,00	0,00	1,22	0,00	0,00	0,00	0,09	1,22
13. <i>Entomochilus tomentosus</i>	0,00	0,19	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
14. <i>Entomochilus pilosus</i>	0,00	0,07	0,57	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,59	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00
15. <i>Hypselops oblonga</i>	0,00	0,22	0,00	0,00	0,24	0,00	0,00	0,00	0,30	0,00	0,32	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00
16. <i>Psectrascelis kuscheli</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,15	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00
17. <i>Diastoleus collaris</i>	0,00	0,04	0,25	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00
18. <i>Hexagonochilus dilaticollis</i>	0,00	0,25	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,45	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00
19. <i>Gyriosomus leechi</i>	0,00	0,07	0,57	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,59	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00
Rango ecológico	1,00	5,61	2,44	1,00	1,80	1,00	1,00	1,00	1,73	1,00	2,81	2,07	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
Rango máximo = 10,00																			

el efecto redundante de *Nycterinus rugiceps* (Tenebrionidae) y *Amecocerus* sp. (Melyridae), especies comunes con alta densidad de individuos.

2. El cambio de especies entre estepas es mayor a altas latitudes, pero con una tendencia general a la compensación de ganancias y pérdidas de especies.

3. El gradiente latitudinal no se traduce en un gradiente continuo de la coleoptero-fauna epigea, presentando claras fracturas en las latitudes 30°00'S-30°20' y 31°30'S-31°40'S.

4. El sector del gradiente comprendido entre las latitudes anteriores se caracteriza por poseer la taxocenosis más simple del conjunto, la que en general está incluida en las taxocenosis de las otras estepas.

5. El ordenamiento en continuo propuesto corresponde, aproximadamente, a un ordenamiento secuencial de los arbustos dominantes.

6. Las tendencias ecológicas en el sentido del gradiente hacia la menor latitud (mesofilia-xerofilia) son:

a) Disminución: Número de especies de Coleoptera, diversidad específica de Coleoptera, número de especies y de individuos de Staphylinidae.

b) Aumento: Espacios descubiertos de arbustos, número de especies y de individuos de Tenebrionidae.

c) Desaparición de Carabidae en la mitad xérica del gradiente.

7. Se establece una relación positiva entre la diversidad de especies vegetales y la diversidad específica de Coleoptera.

8. Dentro de Tenebrionidae destaca el alto porcentaje de especies restringidas a una sola estepa, siendo *Nycterinus rugiceps* la única especie de la familia ampliamente distribuida.

9. *Nycterinus rugiceps* y *Amecocerus* sp. (Melyridae) son las especies más ubicuistas y numéricamente predominantes del gradiente.

AGRADECIMIENTOS

A los Sres. Jaime Solervicens, Patricio Ojeda y Mario Elgueta por su ayuda en la determinación del material de coleópteros.

LITERATURA CITADA

- ARMSTRONG R (1979) Prey replacement along a gradient of nutrient enrichment: a graphical approach. *Ecology* 60 (1): 76-84.
- BORMANN F, T SICCAMI, G. LIKENS & R WHITTAKER (1970) The Hubbard Brooks ecosystem study: composition and dynamics of the tree stratum. *Ecological Monographs* 40: 373-388.
- BORROR D, D DELONG & CH TRIPLEHORN (1976) An introduction to the study of insects. Holt, Rinehart & Winston. New York.
- COIFFAIT H & SAIZ (1968) Les Staphylinidae (sensu lato) du Chili. *Biologie de l'Amérique Australe* 4: 339-468.
- CROWSON R (1981) The biology of the Coleoptera. Academic Press. London.
- FEDER M & J LYNCH (1982) Effects of latitude, season, elevation and microhabitat on field body temperatures of neotropical and temperate zone salamanders. *Ecology* 63 (6): 1657-1664.
- FUENTES E & F JAKSIC (1979) Latitudinal size variation of Chilean foxes: test of alternative hypotheses. *Ecology* 60 (1): 43-47.
- GOFF F & G COTTAM (1967) Gradient analysis: the use of species and synthetic indices. *Ecology* 48 (5): 793-806.
- HUEY R (1978) Latitudinal pattern of between-altitude faunal similarity: mountains might be "higher" in the tropics. *The American Naturalist* 112 (983): 225-229.
- KEDDY P (1982) Population ecology on an environmental gradient: *Cakile edentula* on sand dune. *Oecologia* 52 (3): 348-355.
- KENDEIGH S (1976) Latitudinal trends in the metabolic adjustment of house sparrow. *Ecology* 57 (3): 509-520.
- LEVINS R (1968) Evolution in changing environments. Some theoretical explorations. Princeton University Press. New York.
- PARSON D & A MOLDENKE (1975) Convergence in vegetation structure along analogous climatic gradients in California and Chile. *Ecology* 56 (4): 950-957.
- PEMADASA M & M MUELLER-DOMBOIS (1979) An ordination study of montane grassland of Sri Lanka. *The Journal of Ecology* 67 (3): 1009-1024.
- PIANKA E (1966) Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *The American Naturalist* 100 (910): 33-46.
- PIELOU E (1969) An introduction to mathematical ecology. John Wiley & sons. New York.
- SAIZ F (1980). Experiencias en el uso de criterios de similitud en el estudio de comunidades. *Archivos de Biología y Medicina Experimentales* 13 (4): 387-402.
- SAIZ F & E VASQUEZ (1980) Taxocenosis coleoptero-lógicas epigeas en estepas de Chile semiárido. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* 13: 145-157.
- SIEGEL S (1979) Estadística no paramétrica. Ed. Trillas. México.
- SOKAL R & P SNEATH (1963) Principles of numerical taxonomy. Freeman. San Francisco.
- TERBORGH J (1971) Distribution on environmental gradients: Theory and preliminary interpretation of distributional patterns in avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Perú. *Ecology* 52 (1): 23-40.
- VOHRA F (1971) Zonation on a tropical sandy shore. *Journal of Animal Ecology* 40 (3): 679-708.
- WHITTAKER R (1967) Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews* 49: 207-264.
- WHITTAKER R (1971) Communities and ecosystems. MacMillan. New York.
- YEATON R & M CODY (1979) The distribution of cacti along environmental gradients in the Sonoran and Mohave deserts. *Journal of Ecology* 67: 529-541.