

Relaciones entre tamaño corporal y biomasa en adultos de Tenebrionidae (Coleoptera) de la estepa costera del margen meridional del desierto chileno

Body size and biomass relationships in adults of Tenebrionidae (Coleoptera) in the coastal steppe of the southern border of the Chilean desert

JORGE G. CEPEDA-PIZARRO, HERNAN VASQUEZ,
HECTOR VEAS y GISELLA O. COLON

Departamento de Biología, Universidad de La Serena, Casilla 599, La Serena, Chile

RESUMEN

Se investigó la relación entre tamaño corporal (longitud) y biomasa (peso seco) en adultos de Tenebrionidae (Coleoptera) que habitan la estepa costera de la región meridional (27-30° S) del desierto chileno. Se evaluaron 3 modelos: la función de potencia (modelo alométrico, multiplicativo) y los modelos lineal y exponencial. Para los niveles taxonómicos superiores (p.e., género y familia), la función de potencia fue la más apropiada. Según este modelo y para Tenebrionidae en su conjunto, el valor estimado del coeficiente de regresión fue entre 2.690-2.819 (95% IC). Para los géneros, éste varió entre 2.812-3.483. A nivel de especies, los modelos fueron especie-específico. En aquellos casos donde el modelo alométrico fue el apropiado, el valor estimado del coeficiente de regresión mostró una aparente tendencia a disminuir desde el margen xérico al méxico.

Palabras clave: desiertos costeros, desiertos sudamericanos, insectos del suelo, insectos tenebriónidos, morfometría de insectos.

ABSTRACT

The relationship between body size (length) and biomass (dry weight) was investigated in adults of Tenebrionidae (Coleoptera) inhabiting the coastal steppe of the southern border (27-30° S) of the Chilean desert. Three models were evaluated: the power function (i.e., allometric model), and the exponential and linear models. The power function best described the relationship at the higher taxonomical levels (i.e., genus and family). For Tenebrionidae in toto the regression slope estimated by the power model was between 2,690-2,819 (95% CI). For the generic level, the regression slope was between 2,812-3,483. For the species level, the models were species-specific. In those cases where the allometric model was suitable, the estimated value of the regression coefficient displayed an apparent tendency to decrease from the xeric to the mesic limit of the pluviometric gradient.

Key words: coastal deserts, South-American deserts, soil insects, tenebrionid beetles, insect morphometry.

INTRODUCCION

En ambientes áridos ciertos taxa de Insecta son relativamente abundantes. Sus poblaciones pueden alcanzar elevadas densidades bajo pulsos favorables de temperatura, humedad y alimento. Entre los artrópodos epígeos, la tenebrionidofauna es uno de los más importantes grupos (Crawford 1979, 1981, Crawford et al. 1993, Wallwork 1982, Santos et al. 1988). En estos ambientes, los tenebriónidos y algunos otros grupos (p. e., termitas) juegan un rol clave en los procesos de fragmentación biológica del recurso vegetal,

en los ciclos de los nutrientes y en la dieta de otros organismos consumidores, particularmente vertebrados (Crawford 1981, 1988, Wallwork 1982, Dajoz 1984, Wise 1985, Sheldon & Rogers 1984).

En el margen meridional de la región norte-centro de Chile (32-33° S) los insectos son los principales consumidores del matorral (Solervicens & Elgueta 1989). Ellos emergen en primavera, una vez que el crecimiento vegetal ha logrado su máximo (Etchegaray & Fuentes 1980). En el margen más xérico (27-28° S), en los límites meridionales del desierto chileno, los tenebriónidos

nidos pueden alcanzar elevados niveles de densidad en años de lluvias mayores a 100 mm, momento en que el ecosistema expresa su máxima potencialidad biológica, fenómeno que es localmente conocido como el florecimiento de desierto (Armesto et al. 1993).

Gran parte de la información disponible sobre ecología de Tenebrionidae de ambientes áridos ha sido resumida por Ahearn (1971), Parmenter & MacMahon (1984, 1985), Parmenter et al. (1989), Dajoz (1984) y Santos et al. (1988). A la fecha existen importantes lagunas de información respecto de la tenebrionidofauna de desiertos costeros. En Chile, los principales trabajos han sido llevados a cabo por Peña (1966 1980), Vásquez & Saíz (1985), Saíz & Vásquez (1980) y Cepeda-Pizarro (1987, 1989).

En diferentes ecosistemas y hábitats, la relación entre tamaño corporal y biomasa en insectos ha sido usada para estimar producción secundaria de este taxón (Rogers et al. 1976, 1977), la biomasa disponible para los depredadores (Pagel et al. 1991, Brandl & Topp 1985, Beaver & Baldwin 1975), y para caracterizar comunidades (Damuth 1991, Morse et al. 1988, Blackburn et al. 1990, 1993a, 1993b, Stork & Blackburn 1993, Blackburn & Gaston 1994). Al presente, no existe información disponible para ecosistemas chilenos. En este trabajo se entregan los valores estimados de los parámetros de tres modelos de regresión usados para evaluar la relación tamaño corporal (longitud corporal, talla en adelante) y biomasa (peso seco) en insectos caminadores, adultos de Tenebrionidae (Coleoptera), de la estepa costera templada sin influencia de neblina de la región desértico-transicional de Chile.

MATERIALES Y METODOS

Métodos de recolección

Los ejemplares sobre los cuales se basó el presente estudio fueron capturados con trampas de intercepción instaladas en sitios costeros, sin influencia de neblina y con suelos de textura arenoso-gruesa (% de arena ≥ 85). Estos sitios fueron, de sur a norte: Lagunillas (30° S), Los Choros (29° S), Carrizal Bajo (28° S) y Rodillo (27° S), cu-

biendo un transecto latitudinal de aproximadamente unos 450 km. Patrones pluviométricos y detalles de la vegetación del transecto son entregados por Armesto et al. (1993).

Las trampas consistieron en un dispositivo formado por dos vasos plásticos dispuestos uno dentro del otro, de manera que el vaso interior conteniendo los especímenes capturados fuera fácilmente removido. Las dimensiones de ambos vasos fueron 7,4-7,6 cm de diámetro x 10,2-12 cm de alto, respectivamente. El dispositivo fue enterrado en el suelo teniendo particular cuidado del ajuste del borde de los vasos respecto de su superficie. La trampa fue llenada hasta los dos tercios de su capacidad con una mezcla de formalina (10%), glicerina y agua con detergente doméstico (30%), en una proporción de 3:1:6, respectivamente.

Las trampas, un total de 20 por sitio, fueron instaladas en septiembre de 1989, y revisadas y reacondicionadas mensualmente hasta enero de 1990. Según observaciones de terreno, las trampas permanecieron funcionales por unos 10-15 días cada mes, dependiendo de las características de ventosidad del lugar.

Conservación y tratamiento del material colectado

El material colectado fue retirado de las trampas, limpiado y conservado en alcohol glicerinado hasta el momento de su procesamiento taxonómico y recuento. Para el estudio de la relación talla-peso se seleccionaron los especímenes mejor conservados de Tenebrionidae, éstos fueron separados en morfoespecies y luego deshidratados a 50° C hasta peso constante. La cutícula de los ejemplares más grandes fue cuidadosamente partida para favorecer el secado. El número de días de permanencia en la estufa de los diferentes lotes de tamaño fue determinado según ensayos previos de laboratorio. Los ejemplares, una vez secos, fueron medidos en su longitud total (distancia frente-extremo abdominal, considerándose ésta como una dimensión lineal del espécimen) con un pie de metro Digitimatic (Mitutoyo-500, + 0,02 mm) y pesados en balanza analítica, según el tamaño, Sartorius L420S-Plus, + 0,001 g o Chio JK-180, +0,05 mg. La nomenclatura

taxonómica sigue a Peña (1966 y 1980). Ejemplares de referencia son mantenidos en la insectoteca del Laboratorio de Entomología Ecológica del Departamento de Biología de la Universidad de La Serena.

Ajuste de modelos de regresión para la relación tamaño corporal (talla)-biomasa (peso seco)

En el análisis de la relación talla-peso se consideraron 3 modelos de regresión. Estos fueron: (1) $W_t = \beta_0 + \beta_1 L_t$; (2) $\ln W_t = \ln \beta_0 + \beta_1$

$\ln L_t$, y (3) $\ln W_t = \beta_0 + \beta_1 L_t$. En adelante estos modelos son identificados como modelo 1, 2 (alométrico) y 3, respectivamente. W_t y L_t corresponden a peso seco total (biomasa, mg) y talla (longitud total, mm). La terminología de regresión sigue a Draper & Smith (1966).

RESULTADOS Y DISCUSION

Ejemplares de 22 especies de Tenebrionidae de la estepa costera del desierto transicional

TABLA I

Promedios (prom) y variabilidad (CV) asociada del largo y peso de adultos de Coleoptera Tenebrionidae de la estepa costera del desierto transicional del de Chile

Means and variability associated to total length and dry weight of adults Tenebrionidae Coleoptera inhabiting the coastal steppe of the transitional desert of Chile

	Largo total (mm)			Peso seco (mg)			
	n	rango	prom	cv	rango	prom	cv
Lagunillas (30° S)							
<i>Geoborus costatus</i> Bl.	4	10.77-12.03	11.26	4.81	31.30-173.70	11.26	76.022
<i>Hypselops oblonga</i> Sol.	4	11.26-12.78	11.92	5.42	20.90-26.90	22.85	12.15
<i>Nyctopetus</i> sp.	20	8.40-9.83	8.98	4.72	12.10-28.10	18.18	21.53
<i>Arthroconus</i> sp.	3	3.69-4.06	3.83	5.24	1.10-1.80	1.40	25.75
<i>Grammicus chilensis</i> Wat.	3	3.37-3.87	3.58	7.26	0.50-0.80	0.66	22.91
<i>Gyriosomus luczoti</i> Chev.	6	17.25-21.80	18.74	8.82	125.20-279.10	180.12	36.55
<i>Nycterinus rugiceps</i> Curt.	15	13.49-19.25	16.08	8.60	63.00-150.00	88.93	25.53
<i>Entomochilus pilosus</i> Sol.	16	8.05-11.15	9.37	9.77	17.40-55.50	35.93	31.20
<i>Praocis quadrisulcata</i> Germ.	14	6.06-9.97	7.61	14.81	15.90-31.50	22.31	26.11
Los Choros (29°S)							
<i>Hypselops oblonga</i> Sol.	5	9.58-11.33	10.46	6.22	18.01-30.30	22.92	21.89
<i>Thinobatis</i> sp.	14	2.81-3.44	3.25	5.74	0.80-2.50	1.77	28.99
<i>Gyriosomus elongatus</i> Wat.	60	20.98-27.20	24.46	7.08	219.00-632.00	392.67	22.89
<i>Diastoleus girardi</i> Peñ.	5	14.11-18.50	16.47	9.54	129.20-317.60	189.02	38.98
<i>Scotobius</i> sp.	16	14.41-17.58	16.24	5.05	94.00-210.00	142.31	24.25
<i>Praocis chilensis</i> (Gray)	20	12.56-16.58	14.53	7.44	120.00-207.00	152.05	15.81
<i>Praocis</i> sp.	4	7.19-8.69	8.06	8.41	29.00-62.00	42.75	33.33
Carrizal Bajo (28° S)							
<i>Arthroconus</i> sp.	4	3.75-4.37	4.17	7.06	1.70-2.80	2.20	24.33
<i>Gyriosomus kingi</i> Reed	61	15.08-21.04	17.86	8.18	95.00-229.00	155.23	29.69
<i>Gyriosomus planicollis</i> Geb.	39	15.00-19.71	16.72	7.82	79.00-231.00	131.44	33.04
<i>Psectrascelis pilosa</i> Sol.	17	18.39-23.39	19.99	7.37	139.00-359.00	219.59	29.45
<i>Psammetichus pilipes</i> Guér.	16	12.45-16.85	14.77	8.23	39.00-96.00	66.62	22.24
<i>Diastoleus girardi</i> Peña	19	12.91-17.09	15.47	7.74	83.00-199.00	135.52	23.00
<i>Scotobius</i> sp.	15	16.41-19.64	17.74	5.32	58.00-163.00	128.33	23.42
<i>Physogaster</i> sp.	2	4.18-5.06	4.62	13.37	4.30-5.30	4.80	14.73
<i>Praocis calderana</i> Kul.	26	7.81-11.75	9.51	8.64	21.00-74.00	38.76	33.13
Rodillo (27°S)							
<i>Arthroconus</i> sp.	10	4.00-5.81	4.72	13.22	1.80-6.70	3.50	48.84
<i>Gyriosomus batesi</i> Fair.	11	18.33-25.07	21.50	9.25	141.00-338.00	257.90	28.96
<i>Psammetichus pilipes</i> Guér.	5	11.68-15.09	13.28	9.74	36.00-85.00	48.40	42.58
<i>Scotobius</i> sp.	3	10.00-12.39	11.12	10.80	10.00-69.00	39.00	75.67
<i>Praocis calderana</i> Kul.	2	6.13-7.37	6.75	12.99	12.00-15.00	13.50	15.71

chileno fueron pesados y medidos. Los especímenes de menor tamaño (3,25 mm) correspondieron a miembros del género *Thinobatis* Esch. y los de mayor tamaño (24,46 mm) a miembros del género *Gyriosomus* Guér. La caracterización estadística de las muestras en las que se basó el análisis de regresión se presenta en la Tabla 1.

A nivel genérico y de familia, el modelo 2 (alométrico) resultó ser el más explicativo de la variación observada en biomasa de los adultos de Tenebrionidae (Tabla 2). Para Tenebrionidae in toto β_1 estimado tiene un valor de 2.755, su IC al 95% es de 2.690-2.819. El R^2 del ajuste es cercano al 94% (Fig. 1). Los valores de IC (95%) para β_1 genérico estimados según el modelo alométrico para aquellos casos de ajuste significativo (prueba de ANDEVA, $\alpha = 0.05$) se presentan en la Tabla 3. Como se notará en la tabla referida, β_1 toma valores estimados puntuales entre 2.182 (*Diastoleus* Sol.) y 3.483 (*Arthroconus* Sol.). La significancia de las diferencias (IC, 95%) entre los β_1 genérico se compara gráficamente en Fig. 2. Aun cuando no se detectaron diferencias significativas entre ellos, es conveniente indicar que existe una aparente segregación de β_1 en tres grupos: alrededor de 3.0 (p.e., *Gyriosomus* Guér., *Psammetichus* Latr. y *Praocis* Esch.); bajo 3.0 (p.e., *Diastoleus* Sol.) y sobre 3.0 (p.e., *Arthroconus* Sol.).

Resultados ligeramente distintos a los encontrados a nivel de familia o de género se obtienen cuando se consideran las especies separadamente. En 12 de los 28 casos, ninguno de los tres modelos fue adecuado (Tabla 4). En 2 (*Scotobius* sp. y *Psammetichus pilipes* Guér.) de los 16 casos restantes sólo el modelo lineal fue significativo, ambas especies están asociadas al extremo xérico del gradiente. En un caso (*Diastoleus girardi* Peña), sólo los modelos no-lineales fueron significativos. En la mayoría de los casos de no-significancia de los modelos (prueba de ANDEVA, Tabla 4), ésta probablemente se debió al reducido tamaño de n (< 8). La Tabla 5 entrega las estimaciones de los parámetros para los casos de significación. Para el modelo 2 (alométrico), R^2 varía desde 55,8% (*Diastoleus girardi* Peña, Los Choros, 29° S) a 88,4% (*Psammetichus pilipes* Guér., Carrizal Bajo, 28° S). A pesar de la no-signi-

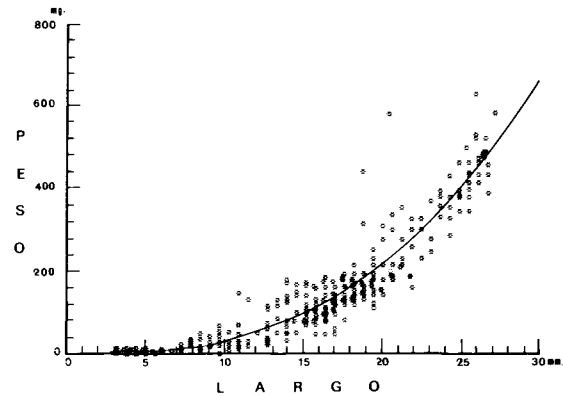


Fig. 1: Gráfico de la relación alométrica entre talla-peso de adultos de Tenebrionidae (in toto) de la estepa costera del desierto transicional de Chile.

Graph for the allometric relationship for body size-weight in adults of Tenebrionidae (in toto) inhabiting the transitional desert of Chile.

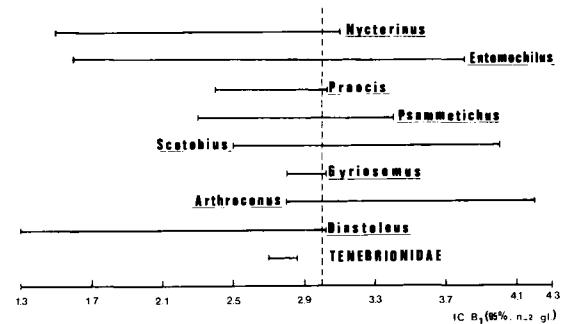


Fig. 2: Comparación de los IC (95%) de β_1 genérico para la relación talla-peso en adultos de Tenebrionidae. β_1 estimado por ajuste alométrico.

Comparison of CI (95%) of generic β_1 for the body size-weight relationship in adults of Tenebrionidae. β_1 estimated by allometric fit.

ficancia del modelo 2 en *Arthroconus* sp. (Lagunillas), *Psammetichus pilipes* Guér. (Carrizal Bajo) y *Scotobius* sp. (Rodillo), R^2 fue notoriamente alto ($> 70\%$) (Tabla 5, Lagunillas). Existe una aparente tendencia de los valores de β_1 estimado por el modelo 2 (alométrico) a aumentar del extremo méxico (Lagunillas) al extremo xérico (Rodillo, Fig. 3).

En general, los valores estimados de β_1 según el modelo alométrico concuerdan con lo reportado por otros autores (Rogers et al. 1976 1977, Gowing & Recher 1984). Para Tenebrionidae in toto el valor estimado de β_1 (2,75) no difiere significativamente ($p >$

TABLA 2

Estimaciones de los parámetros y error estándar (ee) de modelos de regresión para la relación talla-peso de los adultos de los géneros más comunes de Tenebrionidae de un ecosistema costero de la región desértico-transicional de Chile. Modelo 1: regresión lineal simple; modelo 2: $\ln W_t = \ln \beta_0 + \beta_1 \ln L_t$; modelo 3: $\ln W_t = \beta_0 + \beta_1 L_t$. β_0 y β_1 corresponden, respectivamente, al intercepto y a la pendiente de la línea regresión; ee representa el error asociado a la estimación del parámetro (n-2 gl; $\alpha = 0.05$). F_c es el valor calculado de F de la prueba de significancia de la regresión (ANOVA, $\alpha = 0.05$, 1 y n-2 gl)

Estimates of parameters and standard errors (ee) of regression models of the length-weight relationship in adults of most common genera of Tenebrionidae in a coastal ecosystem of the desert-transitional region of Chile. Model 1: simple linear regression; model 2: $\ln W_t = \ln \beta_0 + \beta_1 \ln L_t$; model 3: $\ln W_t = \beta_0 + \beta_1 L_t$. β_0 and β_1 correspond, respectively, to the intercept and to the slope of the regression line; ee represents the standard error of the estimates (n-2 gl; $\alpha = 0.05$). F_c is the calculated value of the F-test for significance of regression (ANOVA, $\alpha = 0.05$, 1 y n-2 gl)

Taxon	modelo	n	β_0	$\pm ee$	β_1	+ee	F_c	R^2
<i>Geoborus</i> Bl.	1	4	-	-	-	-	1.596	ns
	2	4	-	-	-	-	1.416	ns
	3	4	-	-	-	-	1.410	ns
<i>Nyctopetus</i> Guér.	1	20	-	-	-	-	2.265	ns
	2	20	-	-	-	-	1.697	ns
	3	20	-	-	-	-	1.768	ns
<i>Thinobatis</i> Esch.	1	14	-	-	-	-	1.980	ns
	2	14	-	-	-	-	2.011	ns
	3	14	-	-	-	-	1.981	ns
<i>Grammicus</i> Wat.	1	3	-	-	-	-	0.498	ns
	2	3	-	-	-	-	0.364	ns
	3	3	-	-	-	-	0.394	ns
<i>Psectrascelis</i> Sol.	1	17	-	-	-	-	2.932	ns
	2	17	-	-	-	-	4.003	ns
	3	17	-	-	-	-	3.716	ns
<i>Hypselops</i> Sol.	1	9	-	-	-	-	3.081	ns
	2	9	-	-	-	-	3.769	ns
	3	9	-	-	-	-	3.615	ns
<i>Entomochilus</i> Sol.	1	16	-53.774	19.181	9.570	2.037	22.070	61.1**
	2	16	-2.468	1.264	2.686	0.565	22.580	61.8
	3	16	0.889	0.576	0.282	0.061	21.220	60.2**
<i>Nycterinus</i> Esch.	1	15	-137.713	37.549	14.089	2.326	36.680	73.8**
	2	15	-1.895	1.161	2.291	0.418	29.900	69.7**
	3	15	2.140	0.402	0.144	0.025	33.610	72.0**
<i>Diastoleus</i> Sol.	1	24	-150.028	59.977	18.683	3.850	23.551	51.7**
	2	24	-1.058	1.134	2.182	0.413	27.838	55.9**
	3	24	2.683	0.428	0.144	0.027	27.520	55.6**
<i>Arthroconus</i> Sol.	1	17	-7.955	0.923	2.429	0.206	138.770	90.3**
	2	17	-4.243	0.481	3.483	0.324	115.755	88.5**
	3	17	-2.389	0.320	0.745	0.072	108.174	87.8**
<i>Gyriosomus</i> Guér.	1	177	-453.420	17.238	34.382	0.844	1661.000	90.5**
	2	177	-3.433	0.193	2.934	0.065	20 69.000	92.2**
	3	177	2.450	0.067	0.143	0.003	1 921.800	91.6**
<i>Scotobius</i> Germar.	1	34	-120.623	37.226	14.892	2.246	43.969	58.0**
	2	34	-4.369	1.024	3.259	0.367	79.110	71.2**
	3	34	1.167	0.460	0.217	0.028	60.751	65.5**
<i>Psammetichus</i> Latr.	1	21	-110.310	16.366	11.973	1.130	112.164	85.5**
	2	21	-3.538	0.692	2.864	0.259	121.800	86.5**
	3	21	1.157	0.263	0.204	0.018	125.764	86.9**
<i>Praocis</i> Sch.	1	68	-118.106	10.489	17.963	0.964	347.140	84.0**
	2	68	-2.414	0.340	2.739	0.146	349.840	84.1**
	3	68	1.225	0.147	0.257	0.014	361.078	84.5**
Tenebrionidae (in toto)	1	444	-145.872	7.902	19.034	0.485	1541.200	77.8**
	2	444	-2.866	0.089	2.750	0.033	6905.861	94.0**
	3	444	0.943	0.073	0.223	0.004	2 478.667	84.8**

TABLA 3

Valor e IC (95%) para el parámetro β_1 estimado según el modelo alométrico (ajuste significativo) para la relación talla-peso en adultos de los géneros más comunes de Tenebrionidae del desierto costero transicional de Chile

Value of the parameter β_1 and its IC (95%) estimated by the allometric model for the length-weight relationship in adults of the most common genera of Tenebrionidae of the transitional coastal desert of Chile

Taxón	β_1	Rango IC (95%)
<i>Diastoleus</i> Sol.	2.182	1.324-3.039
<i>Arthroconus</i> Sol.	3.483	2.793-4.173
<i>Gyriosomus</i> Guér.	2.934	2.807-3.060
<i>Scotobius</i> Germar.	3.256	2.511-4.008
<i>Psammetchichus</i> Latr.	2.864	2.320-3.407
<i>Praocis</i> Esch.	2.739	2.446-3.032
<i>Entomochilus</i> Sol.	2.686	1.556-3.816
<i>Nycterinus</i> Esch.	2.291	1.455-3.127
<i>Tenebrionidae</i> (in toto)	2.755	2.690-2.819

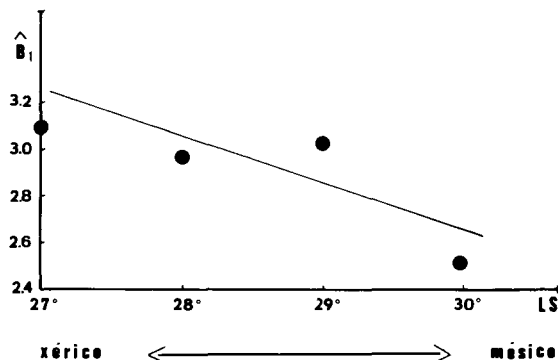


Fig. 3: Tendencia en un gradiente de humedad para el valor estimado del parámetro β_1 de la ecuación alométrica de la relación talla-peso en adultos de Tenebrionidae de la estepa costera del norte-centro de Chile.

Trend of β_1 estimated by allometric equation in the body size-weight relationship over a gradient of moisture in adults of Tenebrionidae inhabiting the steppe of north-central Chile.

0.05) del valor reportado para los adultos epigeos de Tenebrionidae (2.68) de una estepa fría norteamericana (Rogers et al. 1976, 1977) y de Coleoptera (2.68) de un bosque semiárido australiano (Gowing & Recher 1984). Valores significativamente menores ($p < 0.05$) han sido encontrados en adultos de Coleoptera de bosques tropicales (Tabla 6). Schoener (1980) sugiere una aparente

TABLA 4

Valores de F_c de la prueba de ANDEVA de la regresión talla-peso en adultos de Coleoptera: Tenebrionidae de la estepa costera del desierto transicional de Chile. **: regresión significativa al 1%; *: regresión significativa al 5%. ns: regresión no significativa ($p > 0.05$).

Identificación de los modelos como en la Tabla 2

F_c -values of ANOVA test for length-weight regressions in adults of Coleoptera: Tenebrionidae of the coastal steppe of the transitional desert of Chile. **: regression significant at 1%; *: regression significant at 5%. ns: regression no significant ($p > 5\%$). Model identification as in Table 2

sitio/ especie	modelo	n	F_c
Lagunillas (30°S)			
<i>Geoborus costatus</i> Bl.	1	4	1.59 ns
	2	4	1.42 ns
	3	4	1.41 ns
<i>Hypselops oblonga</i> Sol.	1	4	24.51*
	2	4	24.70*
	3	4	28.69*
<i>Nyctopetus</i> sp.	1	20	2.26 ns
	2	20	1.70 ns
	3	20	1.77 ns
<i>Arthroconus</i> sp.	1	3	64.90 ns
	2	3	31.79 ns
	3	3	29.35 ns
<i>Grammicus chilensis</i> Wat.	1	3	0.50 ns
	2	3	0.36 ns
	3	3	0.39 ns
<i>Gyriosomus luczoti</i> Chevr.	1	6	2.87 ns
	2	6	2.04 ns
	3	6	2.14 ns
<i>Nycterinus rugiceps</i> Curt.	1	15	36.68**
	2	15	29.90**
	3	15	33.61**
<i>Entomochilus pilosus</i> Sol.	1	16	22.07**
	2	16	22.58**
	3	16	21.22**
<i>Praocis quadrisulcata</i> Germ.	1	14	2.04 ns
	2	14	1.83 ns
	3	14	1.52 ns
Los Choros (29°S)			
<i>Hypselops oblonga</i> Sol.	1	5	17.40*
	2	5	15.05*
	3	5	16.55*
<i>Thinobatis</i> sp.	1	14	1.98 ns
	2	14	2.01 ns
	3	14	1.98 ns
<i>Gyriosomus elongatus</i> Wat.	1	60	117.15**
	2	60	132.18**
	3	60	133.90**
<i>Diastoleus girardi</i> Peña	1	5	8.13 ns
	2	5	10.76*
	3	5	13.67*
<i>Scotobius</i> sp.	1	16	15.67**
	2	16	20.60**
	3	16	20.69**
<i>Praocis chilensis</i> (Gray)	1	20	1.93 ns
	2	20	2.77 ns
	3	20	2.45 ns

TABLA 4 (Continuación)

sitio/ especie	modelo	n	F _c
<i>Praocis</i> sp.	1	4	2.18 ns
	2	4	2.60 ns
	3	4	2.60 ns
Carrizal Bajo (28°S)			
<i>Arthroconus</i> sp.	1	4	4.63 ns
	2	4	4.32 ns
	3	4	4.63 ns
<i>Gyriosomus kingi</i> Reed	1	61	103.05**
	2	61	117.40**
	3	61	120.05**
<i>Gyriosomus planicollis</i> Geb.	1	39	86.60**
	2	39	111.19**
	3	39	107.42**
<i>Psectrascelis pilosa</i> Sol.	1	17	2.93 ns
	2	17	4.00 ns
	3	17	3.71 ns
<i>Psammetichus pilipes</i> Guér.	1	16	97.78**
	2	16	106.56**
	3	16	109.34**
<i>Diastoleus girardi</i> Peña	1	19	17.18**
	2	19	21.53**
	3	19	21.49**
<i>Scotobius</i> sp.	1	15	13.08**
	2	15	11.60**
	3	15	10.98**
<i>Praocis calderana</i> Kul.	1	26	1.88 ns
	2	26	4.12 ns
	3	26	3.64 ns
Rodillo (27°S)			
<i>Arthroconus</i> sp.	1	10	56.95**
	2	10	40.08**
	3	10	43.76**
<i>Gyriosomus batesi</i> Fair.	1	11	32.54**
	2	11	45.59**
	3	11	38.56**
<i>Psammetichus pilipes</i> Guér.	1	5	7.85 ns
	2	5	8.67 ns
	3	5	10.30 ns
<i>Scotobius</i> sp.	1	3	181.18*
	2	3	11.16 ns
	3	3	9.06 ns

tendencia de los adultos de insectos de zonas tropicales a tener cuerpos más largos y delgados que aquéllos de zonas templadas, aspecto aún en discusión (Blackburn & Gaston 1994). En nuestro caso, la aparente tendencia de β_1 a adquirir valores mayores desde el extremo méxico (Lagunillas, 30° S) al extremo xérico (Rodillo, 27° S) puede interpretarse como una estrategia morfológica para contrarrestar los efectos de la temperatura ambiental y la menor disponibilidad de agua de la estepa costera estudiada. Bajo estas condiciones tenderían a dominar en el margen xérico de la gradiente estudiada especies o subespecies con formas corporales más compactas y robustas, aspecto actualmente en estudio.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la colaboración de M. Elgueta (Museo Nacional de Historia Natural, Sección Entomología, Santiago) en la determinación taxonómica de varias de las especies estudiadas. Extendemos nuestros agradecimientos a dos revisores anónimos y a los comentarios editoriales, los que contribuyeron a mejorar el manuscrito. Este trabajo fue posible gracias al apoyo económico de la Dirección de Investigación y Desarrollo de la Universidad de La Serena, a través del proyecto 120.2.72.

TABLA 5

Estimación de parámetros de tres modelos de regresión para la relación talla-peso en adultos de Tenebrionidae (Coleoptera) de la estepa costera del desierto transicional de Chile. Modelos como en Tabla 2. (*): ajuste no significativo con modelo 2 (prueba de ANDEVA), pero alto valor de R²

Parameter estimation from 3 regression models for the total length (mm)-dry weight (mg) relationship of adults Tenebrionidae (Coleoptera) of the coastal steppe of the transitional desert of Chile. Models as in Table 2. (*) non significant fit with model 2 (ANOVA test), but high R²

sitio/ especie	modelo	β_0	+ee	β_1	+ee	R ²
Lagunillas (30° S)						
<i>Hypselops oblonga</i> Sol.	1	-26.376	9.953	-114.129	0.834	92.3
	2	-2.027	1.036	2.079	0.418	92.5
	3	1.053	0.387	0.174	0.032	93.5
<i>Arthroconus</i> sp.	1	-5.430	0.849	1.782	0.221	98.4
	2	-6.086	1.136	4.767	0.845	97.0(*)
	3	-4.386	0.868	1.226	0.226	96.6
<i>Nycterinus rugiceps</i> Curt.	1	-137.713	37.549	14.089	2.326	73.8
	2	-1.895	1.161	2.291	0.418	69.7
	3	2.140	0.402	0.144	0.025	72.0
<i>Entomochilus pilosus</i> Sol.	1	-53.774	19.181	9.570	2.037	61.1
	2	-2.468	1.264	2.686	0.565	61.8
	3	0.889	0.576	0.282	0.061	60.2
Los Choros (29° S)						
<i>Hypselops oblonga</i> Sol.	1	-51.497	17.865	7.110	1.704	85.2
	2	-4.240	1.896	3.133	0.808	83.4
	3	-0.055	0.780	0.303	0.074	84.6
<i>Gyriosomus elongatus</i> Wat.	1	-645.436	96.147	42.437	3.920	66.9
	2	-2.787	0.760	2.734	0.238	69.6
	3	3.148	0.242	0.114	0.010	69.7
<i>Diastoleus girardi</i> Peña	1	-471.337	232.504	40.095	14.06	63.1
	2	-3.351	2.605	3.053	0.931	78.1
	3	1.996	0.867	0.194	0.052	81.9
<i>Scotobius</i> sp.	1	-354.094	125.540	30.549	7.717	52.8
	2	-4.897	2.166	3.527	0.777	59.6
	3	1.343	0.790	0.221	0.048	59.6
Carrizal Bajo (28° S)						
<i>Gyriosomus kingi</i> Reed	1	-294.167	44.416	25.154	2.478	63.5
	2	-2.861	0.726	2.732	0.252	66.6
	3	2.271	0.250	0.153	0.014	67.0
<i>Gyriosomus planicollis</i> Geb.	1	-333.203	50.091	27.791	2.987	70.0
	2	-4.973	0.930	3.484	0.330	75.0
	3	1.420	0.330	0.204	0.020	74.3
<i>Psammotichus pilipes</i> Guér.	1	-101.779	17.084	11.401	1.153	87.4
	2	-2.807	0.677	2.506	0.251	88.4
	3	1.512	0.255	0.180	0.017	88.5
<i>Diastoleus girardi</i> Peña	1	-149.717	69.005	18.343	4.447	50.3
	2	-1.081	1.286	2.180	0.470	55.8
	3	2.647	0.484	0.144	0.031	55.8
<i>Scotobius</i> sp.	1	-271.422	110.687	22.534	6.231	50.1
	2	-6.038	3.194	3.777	1.111	47.1
	3	1.106	1.122	0.209	0.063	45.8
Rodillo (27°S)						
<i>Arthroconus</i> sp.	1	-8.600	1.616	2.561	0.339	87.6
	2	-3.715	0.772	3.154	0.498	83.4
	3	-1.918	0.469	0.651	0.098	84.5
<i>Gyriosomus batesi</i> Fair.	1	-456.822	125.778	33.233	5.826	78.3
	2	-3.700	41.366	3.007	0.445	83.5
	3	2.547	0.479	0.138	0.022	81.0
<i>Psammotichus pilipes</i> Guér.	1	-131.454	64.429	13.543	4.833	72.4
	2	-4.260	2.748	3.130	1.063	74.3(*)
	3	0.644	0.994	0.239	0.074	77.4
<i>Scotobius</i> sp.	1	-233.490	20.322	24.497	1.820	99.4
	2	-17.819	6.351	8.819	2.639	91.8(*)
	3	-5.298	2.898	0.781	0.259	90.0

TABLA 6

Valores de β_1 (estimado según modelo alométrico) para la relación largo total-peso seco en adultos de Coleoptera de diferentes ecosistemas

Values of β_1 (estimated by allometric model) of the length-weight (dry) relationship in adults of Coleoptera from different ecosystems

ecosistema	taxón	$\beta_1 \pm 1C$ (95%)	fuerce
Bosque templado mixto (Mass., USA)	Col.	1.990 + 0.270	Schoener, 1980
Bosque tropical árido (Cañas, Costa Rica)	Col.	2.110 + 0.170	Schoener, 1980
Bosque tropical lluvioso (Guapiles)	Col.	1.910 + 0.190	Schoener, 1980
Bosque semiárido (NS Wales, Australia)	Col.	2.689 + 0.296	Gowing & Recher, 1984
Estepa fría árida (Washington, USA)	Ten.	2.790 + 0.110	Rogers et al. 1977
Estepa fría árida (Washington, USA)	Col.	2.681 + 0.16	Rogers et al. 1977
Estepa templada árida (desierto costero, Chile)	Ten.	2.755 + 0.065	este trabajo

LITERATURA CITADA

- AHEARN GA (1971) Ecological factors affecting population sampling of desert tenebrionid beetles. *American Midland Naturalist* 86: 385-406.
- ARMESTO J, PE VIDIELLA & JR GUTIERREZ (1993) Plant communities of the fog-free coastal desert of Chile: plant strategies in a fluctuating environment. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 271-283.
- BEAVER DL & PH BALDWIN (1975) Ecological overlap and the problem of competition and sympatry in the western and Hammond's flycatchers. *Condor* 77: 1-13.
- BLACKBURN TM, PH HARVEY & MD PAGEL (1990) Species number, population density and body size in natural communities. *Journal of Animal Ecology* 59: 335-346.
- BLACKBURN TM, JH LAWTON & SL PIMM (1993a) Non-metabolic explanations for the relationship between body size and animal abundance. *Journal of Animal Ecology* 62: 694-702.
- BLACKBURN TM, VK BROWN, BM DOUBE, JJD GREENWOOD, JH LAWTON & NE STORK (1993b) The relationship between abundance and body size in natural animal assemblages. *Journal of Animal Ecology* 62: 519-528.
- BLACKBURN TM & KJ GASTON (1994) Animal body size distributions: patterns, mechanisms and implications. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 471-474.
- BRANDT R & W TOPP (1985) Size structure of *Pterostichus* spp. (Carabidae): aspects of competition. *Oikos* 44: 234-238.
- CEPEDA-PIZARRO JG (1987) Respuesta al trapeo de los adultos de *Gyrinosomus luczoti* Chev. (Coleoptera: Tenebrionidae) a las trampas de intercepción en un ecosistema árido-costero del norte de Chile. *Folia Entomológica Mexicana* 73: 89-99.
- CEPEDA-PIZARRO JG (1989) Actividad temporal de tenebriónidos epígeos (Coleoptera) y su relación con la vegetación arbustiva en un ecosistema árido de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 62: 115-125.
- CRAWFORD CS (1979) Desert detritivores: a review of life history patterns and trophic levels. *Journal of Arid Environments* 2: 31-42.
- CRAWFORD CS (1981) *Biology of desert invertebrates*. Springer-Verlag, New York. xii + 314 pp.
- CRAWFORD CS (1988) Nutrition and habitat selection in desert detritivores. *Journal of Arid Environments* 14: 111-121.
- CRAWFORD CS, WP MACKAY & JG CEPEDA-PIZARRO (1993) Detritivores of the Chilean Arid Zone and the Namib desert: a preliminary comparison. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 283-290.
- DAJOZ R (1984) Les Coleópteres Ténébrionides des deserts. *Cashiers des Naturalistes. Bulletin des Naturalistes Parisiens, Nouvelle Serie*: 26-57.
- DAMUTH J (1991) Of size and abundance. *Nature* 351: 268-269.
- DRAPER NR & H SMITH (1966) *Applied regression analysis*. John Wiley & Sons Inc, New York. x + 407 pp.
- ETCHEGARAY J & ER FUENTES (1980) Insectos defoliadores asociados a siete especies arbustivas del matorral. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* 13: 159-166.
- GOWING G & HF RECHER (1984) Length-weight relationships for invertebrates from forests in south-eastern New South Wales. *Australian Journal of Ecology* 9: 5-8.
- MORSE DR, NE STORK & JH LAWTON (1988) Species number, species abundance and body length relationships of arboreal beetles in Bornean lowland rain forest trees. *Ecological Entomology* 13: 25-37.
- PAGEL MD, PH HARVEY & HC GODFRAY (1991) Species Abundance, biomass and resource use distribution. *American Naturalist* 138: 836-850.
- PARMENTER RR & JA MACMAHON (1984) Factors influencing the distribution and abundance of ground-dwelling beetles (Coleoptera) in a shrub steppe ecosystem: the role of shrub architecture. *Pedobiologia* 26: 21-34.
- PARMENTER RR & JA MACMAHON (1985) Factors limiting populations of aridland darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae): predation by rodents. *Environmental Entomology* 17: 280-286.
- PARMENTER RR, CA PARMENTER & CD CHENEY (1989) Factors influencing microhabitat partitioning in aridland darkling beetles (Tenebrionidae): temperature and water conservation. *Journal of Arid Environments* 17: 57-67.
- PEÑA LE (1966) *Catálogo de los Tenebrionidae (Coleoptera) de Chile*. Entomologische Arbeiten aus dem Museum G. Frey, Tutzing Band 17: 397-453.
- PEÑA LE (1980) Aporte al conocimiento de los tenebriónidos de América del Sur (Coleoptera: Tenebrionidae). *Revista Chilena de Entomología* 10: 37-59.
- ROGERS LE, WT HINDS & RL BUSCHBOM (1976) A general weight vs length relationship for insects. *Annals of the Entomological Society of America* 69: 387-389.
- ROGERS LE, RL BUSCHBOM & CR WATSON (1977) Length-weight relationships of shrub-steppe invertebrates. *Annals of the Entomological Society of America* 70: 51-53.
- SAIZ F & E VASQUEZ (1980) Taxocenosis coleopterológica epigeas en estepas de Chile semiárido. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso (Chile)* 13: 145-157.

- SANTOS A DE LOS, C MONTES & L RAMIREZ D (1988) Life histories of some darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) in two mediterranean ecosystems in the lower Guadalquivir (Southwest Spain). *Environmental Entomology* 17: 799-814.
- SCHOENER TW (1980) Length-Weight regresions in tropical and temperate forest-understory insects. *Annals of the Entomological Society of America* 73: 106-109.
- SHELDON JK & LE ROGERS (1984) Seasonal and habitat distribution of tenebrionid beetles in shrub-steppe communities of the Hanford Site in eastern Washington. *Environmental Entomology* 13: 214-220.
- SOLERVICENS J & M ELGUETA (1989) Entomofauna asociada al matorral costero del Norte Chico. *Acta Entomológica Chilena* 15: 91-122.
- STORK NE & TM BLACKBURN (1993) Abundance, body size and biomass of arthropod in tropical forest. *Oikos* 67: 483-489.
- VASQUEZ E & F SAIZ (1985) Respuesta de Carabidae y Tenebrionidae (Coloeptra) de una estepa de Acacia caven a la presencia de un focode agua permanente. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* 16: 71-86.
- WALLWORK JA (1982) Desert soil fauna. Praeger, New York. x + 295 pp.
- WISE DA (1985) Negative correlation between numbers of a darkling beetle and a carabid predator. *Southwestern Naturalist* 30: 148-150.