



UNIVERSIDAD METROPOLITANA DE CIENCIAS DE LA EDUCACIÓN
FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS
INSTITUTO DE ENTOMOLOGÍA



Tesis: “Coleópteros asociados a cojines de musgos en el piso del bosque de la morrena del
Glaciar Exploradores (Región Aysén, Chile)”

TESIS PARA OPTAR AL GRADO DE
MAGÍSTER EN CIENCIAS CON MENCIÓN EN ENTOMOLOGÍA

Por:

James R. S. Colwell

Director/a de Tesis:

Patricia Estrada Mancilla

Co-Director/a de Tesis:

R. Isaí Madriz

SANTIAGO – CHILE

Abril 2023

INSTITUTO DE ENTOMOLOGÍA UMCE
INFORME DE APROBACIÓN
TESIS DE MAGÍSTER

Se informa al Instituto de Entomología que la Tesis de Magíster presentada por el candidato,

James R. S. Colwell

Ha sido aprobada por la comisión de evaluación de la tesis como requisito para optar al Grado de Magíster en Ciencias con Mención en Entomología en el examen de Defensa de Tesis rendido el día **xx**, de mes **xxxxxxxx** del año **xxxx**

Director de Tesis:

Patricia Estrada M.

Calificación:

Firma:

Comisión evaluadora de Tesis:

Mario Elgueta D.

Calificación:

Firma:

Antonio Rivera H.

Calificación:

Firma:



IDENTIFICACIÓN DE TESIS/INVESTIGACIÓN

Título de la tesis: **Coleópteros asociados a cojines de musgos en el piso del bosque de la morrena del Glaciar Exploradores (Región Aysén, Chile)**

Fecha:

Facultad: Ciencias Básicas

Departamento: Instituto de Entomología.

Programa: Magíster en Ciencias con Mención en Entomología.

Grado: Magíster en Ciencias con Mención en Entomología.

Profesor Director de Tesis: Patricia Estrada Mancilla

Profesor Co-Director de Tesis: R. Isaí Madriz

AUTORIZACIÓN

Se autoriza la reproducción total o parcial de este trabajo de investigación para fines académicos por cualquier medio o procedimiento, siempre que se haga la referencia bibliográfica que acredite el presente trabajo y sus autores/as, y a su vez el alojamiento de éstos en el repositorio institucional SIBUMCE del sistema de bibliotecas UMCE.

James R. S. Colwell

Santiago de Chile, 21 de abril, 2023.

DEDICATORIA

For my parents, Ann Shulman and Steve Colwell, who taught me to follow my dreams and always give 100% to whatever I do. You have constantly supported me, no matter how far away we are from one another, and none of this would have been possible without your endless love and generosity.

For my grandma, Mary-Anna Culleton Colwell, for showing two generations the value of education and inspiring me to break boundaries and take risks along this journey.

In memory of Neel Foon, you would have loved how beautifully weird my life has become.

AGRADECIMIENTOS

Thank you Isaí Madriz for inspiring me to move to Puerto Río Tranquilo, guiding me through the process of becoming an independent scientist, and supporting me with time, resources, and knowledge throughout this thesis, and to Kristina Lindsay-Madriz for being a positive and kind presence whenever I needed it. Thank you to all of the science teachers and professors who sparked and encouraged my passion for biology and entomology: Burt Reynolds, Matt Medeiros, Jill Miller, Ethan Temeles, Ethan Clotfelter, and too many others to list. Thank you Lisa Barcellos for giving me my first opportunity in a biology lab, and to Hong and Diana Quach for taking me under their wing and teaching me so many practical lab skills. Finally, thanks to all of my friends for putting up with me constantly talking about beetles.

Muchísimas gracias a mi profesora y tutora Patricia Estrada Mancilla por su paciencia, flexibilidad, habilidad de compartir su conocimiento experto, y comprensión y apoyo durante las dificultades del proceso. Gracias al Dr. Mario Elgueta por toda la ayuda con identificaciones durante mi visita al Museo Nacional, y por las preguntas técnicas durante el planteamiento de la tesis las cuales mejoraron la propuesta final. Gracias a Dr. Antonio Rivera Hutinel por el consejo estadístico que influyó el diseño del muestreo y el análisis de los resultados. Gracias a Francisco Croxatto por el acceso a su Parque Exploradores y los materiales y el espacio para el proyecto. Gracias a todos quienes trabajaban en PEX y compartían su espacio, comida, y tiempo conmigo. La recolección de muestras no hubiera sido posible sin la generosidad de todos con quienes hice dedo al valle, en particular los guías del glaciar Alex Mallea y Andrés Muñoz quien siempre me ofrecieron cupos en los vans. Finalmente, gracias a la Patagonia por ser un lugar de belleza y misterio infinito.

INDICE

I. RESUMEN.....	1
II. ABSTRACT	2
I. FORMULACIÓN GENERAL DE LA INVESTIGACIÓN	3
Referencias Formulación de la Investigación	6
II. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	12
III. HIPÓTESIS	13
IV. OBJETIVOS	14
V. CAPÍTULO 1:.....	15
Introducción	16
Coleoptera:	16
Briófitas:	16
Taxones transitorios:.....	17
Estacionalidad en los insectos:	18
Las briófitas como hábitats:.....	18
Coleópteros hidrofílicos:.....	19
Coleópteros briófagos:.....	20
Coleópteros brióbiontes:	21
Coleópteros briófilos:.....	22
Coleópteros brióxenos:.....	23
Relaciones Coleoptera-briófitas en Chile y Aysén:	23
Materiales y metodología:	25
Área del estudio:.....	25
Selección de cojines de musgo:	26
Domos:.....	27
Distintos métodos de muestreo:	28
Trampas Pitfall:	29
Trampas de emergencia:	30
Cajas Winkler-Colwell:	31
Procesamiento de las muestras:.....	32
Identificación taxonómica:.....	33
Organización, análisis y transformación de datos:	33
Resultados	34

Trampas individuales:	35
Métodos de recolección por género:	36
Cambio sucesional:	37
Discusión.....	38
Diferencias de diversidad y abundancia:	38
Deficiencias de la entropía de Shannon:	39
Taxones asociados a briófitas:	40
Patrones temporales notables:.....	43
Taxones no recolectados:	44
Direcciones futuras:.....	44
Conclusiones:.....	46
Tablas:.....	48
Tabla 1: El número total de especímenes recolectados de cada género y los números de especímenes recolectados por cada método de muestreo	48
Tabla 2: Enumeración de los días correspondiente con cada bloque temporal del estudio, y el número de especímenes colectado en cada bloque con su resultante entropía Shannon y número efectivo de especies	49
Tabla 3: El número de especímenes recolectado por cada trampa con su resultante entropía Shannon y número efectivo de especies.	50
Tabla 4a: Resultados de una ANOVA de una vía comparando la biodiversidad recolectada por distintos métodos de muestreo.....	51
Tabla 4b: Resultados de una prueba Tukey's HSD de la ANOVA de Tabla 5a. Celdas destacadas en verde indican una diferencia significativa entre la diversidad capturada por los métodos comparados.....	52
Tabla 5: Las especies y morfotipos del estudio separados por familia y subfamilia	52
Tabla 6: Los números de especímenes de cada género colectados de trampas pitfall durante cada bloque temporal del estudio.....	54
Tabla 7: Resultados de una ANOVA de medidas repetidas comparando la biodiversidad recolectada durante distintos bloques temporales por diferentes clases de trampas pitfall (O, I, o datos combinados).....	56
Referencias Capítulo 1.....	56
ANEXO	72
Anexo 1: Las fechas en que se recolectaron las trampas, y cuales trampas se recolectaron en esa fecha. E = emergencia, P = pitfall, W-C = caja W-C	72

I. RESUMEN

Las briófitas son hábitats importantes para muchos invertebrados, aunque es un ambiente poco estudiado por lo que su fauna es poco conocida. El grado de asociación entre invertebrados y briófitas varía desde habitantes obligatorios, hasta taxones sin relación con la planta. Considerando que Coleóptera es uno de los grupos más diversificados, se dispone de poca información sobre las asociaciones con briófitas, fundamentalmente por la falta de información sobre sus historias naturales. En la región de Aysén en Chile, se registra una gran diversidad de musgos y una fauna de Coleoptera mayormente desconocida, por lo que su relación, en esta área, sigue inexplorada. En este estudio se utilizaron domos de malla para aislar cojines de musgo en un bosque templado lluvioso, se muestrearon Coleoptera de los musgos utilizando trampas pitfall, trampas de emergencia y cajas tipo Winkler. También se colocaron trampas pitfall en el suelo del bosque y se compararon los resultados del interior y exterior del domo. Se examinan los cambios en la diversidad a lo largo del tiempo y se contrastan los diferentes ensambles recolectados por los tres métodos de muestreo.

Se recolectaron 791 especímenes que representaban 57 morfotipos, 45 géneros y 15 familias, con la mayor abundancia y riqueza de taxones en el suelo del bosque. El género *Ceroglossus* fue el más abundante y la familia Staphylinidae, la más rica en taxones. Las trampas pitfall del suelo del bosque recolectaron más especímenes y taxones distintos que las del interior de los domos, algunos taxones se recolectaron exclusivamente o preferentemente, en cajas tipo Winkler, y las trampas de emergencia fueron ineficaces en la captura de especímenes. La abundancia y la riqueza fueron máximas a finales del verano, y disminuyeron durante el otoño y el invierno. Las diferencias en diversidad entre hábitats o fechas de recolección no fueron estadísticamente significativas, probablemente debido a los sesgos inherentes a la entropía de Shannon, pero las trampas de emergencia recolectaron significativamente menos diversidad que otros métodos. No se registraron taxones previamente asociados con musgos, aunque muchos taxones se recolectaron preferentemente de cojines de musgo, el tamaño de las muestras fue pequeño.

Palabras clave: Coleoptera, escarabajos, briófitas, musgos, diversidad, Patagonia, Chile

II. ABSTRACT

Bryophytes are important habitats for many invertebrates, but they remain an under-studied environment with a poorly known fauna. Coleoptera are the most diverse group of organisms yet there is comparatively little information on the taxa known from bryophytes. The degree of association between invertebrates and bryophytes ranges from obligate bryophyte inhabitants to taxa with no specific relationship, but most Coleoptera taxa lack sufficient information regarding their natural histories to determine the extent of their relationships. The Aysen region of Chile contains a great diversity of mosses and a mostly unknown Coleoptera fauna, and the associations between Coleoptera and mosses in this area remain unexplored. This study used mesh domes to isolate moss cushions in a temperate rainforest and sampled Coleoptera from mosses using pitfall traps, emergence traps, and Winkler-like boxes. Pitfall traps were also set on the forest floor, and the diversities of both environments are compared. Changes in diversity over time are examined, and the different assemblages collected by the three sampling methods are contrasted.

791 specimens representing 57 morphotypes, 45 genera, and 15 families were collected, with the greatest abundance and taxon richness from the forest floor. The Carabidae genus *Ceroglossus* was the most abundant by a large margin, and the family Staphylinidae contained the greatest taxon richness. Pitfall traps on the forest floor collected more specimens and distinct taxa than those inside domes, some taxa were exclusively or preferentially collected from Winkler-like boxes, and emergence traps were mostly ineffective in capturing specimens. Taxon abundance and richness were highest during the late summer, then consistently declined through fall and winter. Of the techniques used to sample moss cushions, Winkler-like boxes collected the greatest diversity and abundance of specimens, followed by pitfall traps then emergence traps. The differences in diversity between habitats or different dates of collection were not statistically significant, likely due to biases inherent in Shannon's entropy, but emergence traps collected significantly less diversity than other methods. Many taxa were collected preferentially from moss cushions but the sample sizes were often small, and no previously-recognized moss-associated taxa were collected.

Key words: Coleoptera, beetles, bryophytes, mosses, diversity, Patagonia, Chile

I. FORMULACIÓN GENERAL DE LA INVESTIGACIÓN

Coleoptera es el grupo de organismos más rico en especies, y en investigaciones de cualquier ambiente se encuentran Coleópteros especializados que no se encuentran en otros ambientes (Hunt et al., 2007; Wardhaugh et al., 2013; Zhang et al., 2018). Las briófitas son un linaje anciano de plantas no vasculares, que incluye los musgos, y como grupo son colonizadores importantes, cuyos servicios ecosistémicos facilitan la colonización de plantas vasculares en áreas nuevas (Gerson, 1982; Longton, 1992; Sand-Jensen y Hammer, 2012; Božanić et al., 2013; Glime, 2017; Villagrán 2020). En general, los insectos están más activos en condiciones calurosas y húmedas (Wolda, 1988; Kishimoto-Yamada & Motomi, 2015), pero las preferencias de cada taxón suelen causar una sucesión temporal de distintos periodos de actividad, incluso en Coleoptera (Battán Horenstein y Linhares, 2011; Gillespie et al., 2017; Noriega et al., 2021). Sin embargo, los patrones estacionales no han sido explorados para Coleópteros en la Patagonia.

Se ha demostrado que las briófitas son refugios importantes para varios invertebrados, dado a su retención de humedad, su regulación de temperatura, y su creación de muchos espacios pequeños que se pueden habitar (Longton, 1992; Zötz et al., 2000; Sand-Jensen y Hammer, 2012; Soudzilovskaia et al., 2013.). Los taxones más recolectados de musgos son Acari y Collembola (Gerson 1982; Booth y Usher, 1984; Kinchin, 1990; Varga, 1992; Andrew et al., 2003; Božanić et al., 2013; Bokhorst et al. 2014; Minor et al., 2016; Luptáčík et al., 2021), pero las asociaciones entre artrópodos y briófitas son poco estudiadas para muchos taxones, entre ellos Coleoptera (Gerson, 1969; Gerson, 1982; Sipos et al., 2009; Bokhorst et al., 2014; Wulf y Pearson, 2017). Hay un gradiente de asociación entre briófitas e invertebrados: briobiontes pasan todas sus vidas en briófitas, briófilos suelen habitar briófitas, pero son capaces de sobrevivir en otros ambientes, brió Xenos se encuentran en briófitas en ciertas etapas de sus vidas, y los ocasionales no tienen una asociación conocida a briófitas (Gerson, 1982).

Una preferencia para condiciones húmedas, la que se han establecido para muchos géneros y familias de Coleoptera en el Hemisferio Norte (Henson, 1964; Amos y Waterhouse, 1967; Reichle, 1967; Dybas, 1978; Chown y van Drimmelen, 1992; Chown, 1993b; Weissling y Gibling-Davis, 1993; Bohac and Bezdek, 2002; Spitzer y Danks, 2006; Leonardo y Mariana, 2010;

Igondová y Majzlan, 2015; Kirichenko-Babko et al., 2020; Glime, 2017), podría predisponer taxones a asociar con musgos y sus interiores húmedos (Wulf y Pearson, 2017; Glime, 2017). El consumo de briófitas es otra característica que predispone a una asociación a ellas, porque en general los briófagos son especialistas dado al bajo valor calórico y altos niveles de celulosa, fibra, y químicas secundarias tóxicas en briófitas (Walton, 1985; Longton, 1992; Haines & Renwick, 2009; Glime, 2017). Los Byrrhidae son la única familia de Coleópteros en que la gran mayoría de especies, como adultos y larvas, principalmente se alimentan de briofitas (Johnson, 2002; Pyszko et al., 2021). Otros briófagos incluyen la tribu Ectemnorhinini (Curculionidae), el género *Cangshanaltica* (Chrysomelidae), unas especies del género *Cephalobyrrhus* (Limnichidae), dos especies de Promecheilidae, y una especie de Lagriidae (Putz, 1985; Chown, 1992 y 1993a, b; Worland et al., 1993; Konstantinov et al., 2013).

Se han determinado que varios taxones de Coleópteros se asocian a briófitas, pero casi todos son del hemisferio norte. Los briobiontes incluyen *Cretinis punctatostrata* (Hydrophilidae), *Mniophila muscorum* (Chrysomelidae), y muchos géneros de la tribu Alticini (Chrysomelidae: Galerucinae; Matthey, 1977; Gerson, 1982; Damaska, 2019; Konstantinov et al., 2020; Linzmeier y Konstantinov, 2020; Ruan et al., 2020). Los briofilos incluyen *Lochmaea suturalis* (Chrysomelidae), *Atractelmis wawona* (Elmidae), *Aquatica ficta* (Lampyridae), unas especies de *Miocalles* (Curculionidae), y algunas especies de Latridiidae (Shepard y Barr, 1991; Englund, 2003; Ho et al., 2010; Dudka y Romanenko, 2013). Los taxones considerados como brioxenos son Artematopidae norteamericanos, unas especies de la familia Hydraenidae y el género *Cyphon* (Scirtidae), y muchas especies de Carabidae (Nelson, 1966; Lindroth, 1974 y 1985; Wallin et al., 1999; Denton, 2013; Sarr et al., 2013; Glime 2017).

En Chile, se ha publicado sólo un estudio enfocado en coleópteros asociados a musgos, cual reconozco a dos especies de Byrrhidae como briobiontes, y hipotizo que *Sericoderus crassus* (Corylophidae), *Metopthalmus genae* (Latridiidae), y varias especies de Staphylinidae, son capaces de ser residentes de musgos por tamaño pequeño y frecuencia de recolección (Elgueta et al., 2023). Otros estudios en Magallanes se enfocaron en turberas ricas en *Sphagnum*, y recolectaron muchas especies de una gama de familias, pero sin alguna asociación estrecha con los musgos (Jerez y Muñoz-Escobar, 2015; Muñoz-Escobar y Jerez, 2017). La mayoría de la

diversidad eran Carabidae, Curculionidae y Staphylinidae, que son las familias más diversas de Coleoptera y están presentes en casi todos los ambientes terrestres.

Los ecosistemas de la Patagonia contienen una gran diversidad de briófitas que ocupan una variedad de nichos, pero una gran parte de esta diversidad no es conocida por la ciencia (Muller, 2009; Larrain, 2016; Villagrán, 2020; Larrain, 2023). La fauna de coleópteros de esta zona también es poco conocida en general, y aún menos se conoce sobre las relaciones entre coleópteros y musgos Patagónicos. Un inventario de coleópteros del Valle Soler dentro del Parque Nacional Laguna San Rafael registró 100 especies de 37 familias (Elgueta et al., 2002), pero ninguno de los taxones colectados en ese estudio tiene una relación conocida con briófitas. El estudio más comprensivo del Parque Nacional Laguna San Rafael enumeró 379 especies de todo el enorme parque, pero se calculó que el valor real probablemente está entre 2500-3000 especies (Hammond y Jackson, 1999, como citado en CONAF, 2018).

Se esperaría que un aumento en el esfuerzo de muestreo recuperaría muchas especies no registradas previamente dentro del Parque, lo que demuestra la necesidad de realizar más estudios con mayor duración y esfuerzo de muestreo en esa área. Las briófitas de todo Chile, y los bosques templados lluviosos del sur de Sudamérica, también se merecen más estudio para aportar al conocimiento actual de la diversidad de coleópteros en estos hábitats. Esta investigación se enfoca en el ambiente de los cojines de musgo del piso del bosque subantártico y compara la diversidad encontrada en ellos con la del resto del piso del bosque, examinando también cómo la diversidad en estos ambientes cambia en un intervalo de tiempo dentro del ciclo anual, y aplicando la combinación de diferentes técnicas de colecta que pueden aportar mayores resultados en cuanto a diversidad de coleópteros. Se plantea, como los cojines de musgos son un hábitat que requiere especialización por parte de los organismos residentes, que la diversidad de coleópteros del piso de bosque será mayor que la de los residentes, que la diversidad observada disminuirá hacia el invierno, y que las tres técnicas de muestreo de coleópteros, registrarán diferentes conjuntos de residentes de los cojines de musgos.

Referencias Formulación de la Investigación

- Amos, T. G., & Waterhouse, F. L. (1967). Phasic Behaviour Shown by Two *Carpophilus* Species (Coleoptera, Nitidulidae) in Various Humidity Gradients and Its Ecological Significance. *Oikos*, 18(2), 345. <https://doi.org/10.2307/3565110>
- Andrew, N. R., Rodgerson, L., & Dunlop, M. (2003). Variation in invertebrate-bryophyte community structure at different spatial scales along altitudinal gradients: Invertebrate-bryophyte community structure along altitudinal gradients. *Journal of Biogeography*, 30(5), 731–746. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00849.x>
- Battán Horenstein, M., & Linhares, A. X. (2011). Seasonal composition and temporal succession of necrophagous and predator beetles on pig carrion in central Argentina. *Medical and Veterinary Entomology*, 25(4), 395–401. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2915.2011.00969.x>
- Bohac, J., & Bezdek, A. (2002). Staphylinid beetles (Coleoptera, Staphylinidae) recorded by pitfall and light trapping in Mrtvy Luh peat bog. *Silva Gabreta*, 10, 141–150.
- Bokhorst, S., Wardle, D. A., Nilsson, M.-C., & Gundale, M. J. (2014). Impact of understory mosses and dwarf shrubs on soil micro-arthropods in a boreal forest chronosequence. *Plant and Soil*, 379(1–2), 121–133. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2055-3>
- Booth, R. G., & Usher, M. B. (1984). Arthropod Communities in a Maritime Antarctic Moss-Turf Habitat: Effects of the Physical and Chemical Environment. *The Journal of Animal Ecology*, 53(3), 879. <https://doi.org/10.2307/4665>
- Božanić, B., Hradílek, Z., Machač, O., Pižl, V., Šťáhlavský, F., Tufová, J., & Vele, A. (2013). Factors Affecting Invertebrate Assemblages in Bryophytes of the Litovelské Luh National Nature Reserve, Czech Republic. 11.
- Chown, S. L. (1992). A Preliminary Analysis of Weevil Assemblages in the Sub-Antarctic: Local and Regional Patterns. *Journal of Biogeography*, 19(1), 87. <https://doi.org/10.2307/2845622>
- Chown, S. L. (1993a). Bryophagy in Lagriidae (Coleoptera) from the Drakensberg, South Africa. *The Coleopterists Bulletin*, 47(2), 128–129.
- Chown, S. L. (1993b). Desiccation Resistance in Six Sub-Antarctic Weevils (Coleoptera: Curculionidae): Humidity as an Abiotic Factor Influencing Assemblage Structure. *Functional Ecology*, 7(3), 318. <https://doi.org/10.2307/2390211>
- Chown, S. L., & van Drimmelen, M. (1992). Water balance and osmoregulation in weevil larvae (Coleoptera: Curculionidae: Brachycerinae) from three different habitats on sub-antarctic Marion Island. *Polar Biology*, 12(5), 527–532. <https://doi.org/10.1007/BF00238192>

CONAF. (2018). Plan de Manejo “Parque Nacional Laguna San Rafael” <https://bibliotecadigital.ciren.cl/bitstream/handle/20.500.13082/29371/PN%20Laguna%20San%20Rafael%202018.pdf?sequence=1&isAllowed=y>

Damaška, A. (2019). Evolution, biogeography and systematics of moss-inhabiting flea beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Galerucinae). Univerzita Karlova.

Denton, D. J. (2013). The Water Beetles of North Hampshire. Albion Ecology.

Dudka, I. O., & Romanenko, K. O. (2013). Co-existence and interaction between myxomycetes and other organisms in shared niches. *Acta Mycologica*, 41(1), 99–112. <https://doi.org/10.5586/am.2006.014>

Dybas, H. S. (1978). The Systematics, and Geographical and Ecological Distribution of *Ptiliopycna*, a Nearctic Genus of Parthenogenetic Featherwing Beetles (Coleoptera: Ptiliidae). *American Midland Naturalist*, 99(1), 83. <https://doi.org/10.2307/2424935>

Elgueta, M., Mondaca, J., & Vera, A. (2002). Fauna de Coleopteros (Insecta: Coleoptera) del Parque Nacional Laguna San Rafael, Aisen-Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile*, 14.

Elgueta, M., Solervicens, J., & Estrada, P. (2023). Estudio preliminar de coleópteros (Insecta: Coleoptera) asociados a musgos en Chile central. *Revist Chilena de entomologia*, 49(4), 151–177. <https://doi.org/10.35249/rche.49.1.23.17>

Englund. (2003). Report for the 2002 Pacific Biological Survey, Bishop Museum, Austral Islands, French Polynesia Expedition to Raivavae and Rapa Iti.

Gerson, U. (1969). Moss-arthropod associations. *The Bryologist*.

Gerson, U. (1982). Bryophytes and invertebrates. In *Bryophyte ecology*.

Gillespie, M. A. K., Birkemoe, T., & Sverdrup-Thygeson, A. (2017). Interactions between body size, abundance, seasonality, and phenology in forest beetles. *Ecology and Evolution*, 7(4), 1091–1100. <https://doi.org/10.1002/ece3.2732>

Englund. (2003.). Report for the 2002 Pacific Biological Survey, Bishop Museum, Austral Islands, French Polynesia Expedition to Raivavae and Rapa Iti.

Glime, J. M. (2017). Volume 2, Chapter 1: The Fauna: A Place to Call Home. In: Glime, J. M. *Bryophyte Ecology*. Volume 2. Bryological Interaction, <http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology2/>.

Haines, W. P., & Renwick, J. A. A. (2009). Bryophytes as food: Comparative consumption and utilization of mosses by a generalist insect herbivore. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 133(3), 296–306. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2009.00929.x>

Henson, W. R. (1964). Laboratory Studies on the Adult Behavior of *Conophthorus coniperdus* (Coleoptera: Scolytidae). IV. Responses to Temperature and Humidity. *Annals of the Entomological Society of America*, 57(1), 77–85. <https://doi.org/10.1093/aesa/57.1.77>

Ho, J.-Z., Chiang, P.-H., Wu, C.-H., & Yang, P.-S. (2010). Life cycle of the aquatic firefly *Luciola ficta* (Coleoptera: Lampyridae). *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 13(3), 189–196. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2010.03.007>

Hunt, T., Bergsten, J., Levkanicova, Z., Papadopoulou, A., John, O. St., Wild, R., Hammond, P. M., Ahrens, D., Balke, M., Caterino, M. S., Gómez-Zurita, J., Ribera, I., Barraclough, T. G., Bocakova, M., Bocak, L., & Vogler, A. P. (2007). A Comprehensive Phylogeny of Beetles Reveals the Evolutionary Origins of a Superradiation. *Science*, 318(5858), 1913–1916. <https://doi.org/10.1126/science.1146954>

Jerez, V. y C. Muñoz-Escobar. (2015). Coleópteros y otros insectos asociados a turberas del páramo magallánico en la Región de Magallanes, Chile. En: E. Domínguez y D. Vega Valdés (eds.). *Funciones y servicios ecosistémicos de las turberas en Magallanes*. Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Cap. 7 p. 199 - 224.

Igondová, E., & Majzlan, O. (2015). Assemblages of ground beetles (Carabidae, Coleoptera) in peatland habitat, surrounding dry pine forests and meadows. *Folia Oecologica*, 42(1), 21–28.

Kinchin, I. M. (1990). The moss fauna 3: Arthropods. *Journal of Biological Education*, 24(2), 93–99. <https://doi.org/10.1080/00219266.1990.9655117>

Kirichenko-Babko, M., Danko, Y., Musz-Pomorksa, A., Widomski, M. K., & Babko, R. (2020). The Impact of Climate Variations on the Structure of Ground Beetle (Coleoptera: Carabidae) Assemblage in Forests and Wetlands. *Forests*, 11(10), 1074. <https://doi.org/10.3390/f11101074>

Kishimoto-Yamada, K., & Itioka, T. (2015). How much have we learned about seasonality in tropical insect abundance since Wolda (1988)? Seasonality in tropical insect abundance. *Entomological Science*, 18(4), 407–419. <https://doi.org/10.1111/ens.12134>

Konstantinov, A., Chamorro, M. L., Prathapan, K. D., Ge, S.-Q., & Yang, X.-K. (2013). Moss-inhabiting flea beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Galerucinae: Alticini) with description of a new genus from Cangshan, China. *Journal of Natural History*, 47(37–38), 2459–2477. <https://doi.org/10.1080/00222933.2012.763068>

Konstantinov, A. S., Linzmeier, A. M., Scheffer, S. J., & Lewis, M. L. (2020). Moss-inhabiting flea beetles of the West Indies I: New species of *Borinken* Konstantinov and Konstantinova and *Kiskeya* Konstantinov and Chamorro-Lacayo (Coleoptera: Chrysomelidae: Galerucinae: Alticini) from Puerto Rico. *Insecta Mundi*, 771, 1–12.

Larraín, J. (23 Marzo, 2023). Musgos de Chile. <https://www.musgosdechile.cl/musgos.html>

Larraín, J. (2016). The mosses (Bryophyta) of Capitán Prat Province, Aisén Region, southern Chile. *PhytoKeys*, 68, 91–116. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.68.9181>

- Leonardo, I. A., & Mariana, M. (2010). The genus *Donacia* Fabricius 1775 (Coleoptera: Chrysomelidae) in Romania. *Studii Și Comunicări. Științele Naturii*, 26(1), 4.
- Lindroth, C. H. (1974). Coleoptera – Carabidae. Handbooks for the Identification of British insects, volume 4, part 2. Royal Entomological Society, London.
- Lindroth, C. H. (1985). The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna Entomologica Scandinavica* Vol. 15. B. J. Brill, Scandinavian Science Press Ltd., Leiden.
- Linzmeier, A. M., & Konstantinov, A. S. (2020). Moss inhabiting flea beetles (Coleoptera: : Alticini) of the West Indies II: *Menudos*, a new genus from Puerto Rico and description of methods to collect moss inhabiting flea beetles. *Zootaxa*, 4786(1), 1–22. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4786.1.1>
- Longton, R.E. (1992) The role of bryophytes and lichens in terrestrial ecosystems. In: Bates, J.W. & Farmer, A.M. (eds.). *Bryophytes and Lichens in a Changing Environment*. Clarendon press, Oxford, 32–75.
- Łuptáčík, P., Čuchta, P., Jakšová, P., Miklisová, D., Kováč, Ľ., & Alatalo, J. M. (2021). Cushion plants act as facilitators for soil microarthropods in high alpine Sweden. *Biodiversity and Conservation*, 30(11), 3243–3264. <https://doi.org/10.1007/s10531-021-02247-y>
- Matthey, W. (1977). Observations sur *Crenitis punctatostrigata* (Letzn.) (Col., Hydrophilidae) dans les tourbières jurassiennes: Comportement reproducteur, cycle de développement et facteurs de mortalité des adultes.
- Minor, M. A., Babenko, A. B., Ermilov, S. G., Khaustov, A. A., & Makarova, O. L. (2016). Effects of Cushion Plants on High-Altitude Soil Microarthropod Communities: Cushions Increase Abundance and Diversity of Mites (Acari), but not Springtails (Collembola). *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 48(3), 485–500. <https://doi.org/10.1657/AAAR0015-064>
- Muller, F. (2009). An updated checklist of the mosses of Chile. *Archive for Bryology*, 58.
- Muñoz-Escobar, C., & Jerez, V. (2017). Diversidad y composición de coleópteros del Parque Nacional Bernardo O'Higgins (región de Magallanes, Chile). *Bosque (Valdivia)*, 38(2), 285–297. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002017000200006>
- Nelson, B. (1996) *Species Inventory for Northern Ireland: Aquatic Coleoptera*. Ulster Museum, Belfast
- Noriega, J. A., Santos, A. M. C., Calatayud, J., Chozas, S., & Hortal, J. (2021). Short- and long-term temporal changes in the assemblage structure of Amazonian dung beetles. *Oecologia*, 195(3), 719–736. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04831-5>
- Pütz, A. (1998). II. Taxonomic revision of the genus *Cephalobyrrhus* Pic. *Wiener Coleopterologenverein*, 341–371.
- Reichle, D. E. (1967). The Temperature and Humidity Relations of Some Bog Pselaphid Beetles. *Ecology*, 48(2), 208–215. <https://doi.org/10.2307/1933102>

Ruan, Y., Konstantinov, A. S., & Damaška, A. F. (2020). The Biology and Immature Stages of the Moss-Eating Flea Beetle *Cangshanaltica fuanensis* sp. Nov. (Coleoptera, Chrysomelidae, Galerucinae, Alticini), with Description of a Fan-Driven High-Power Berlese Funnel. *Insects*, 11(9), 571. <https://doi.org/10.3390/insects11090571>

Sand-Jensen, K., & Hammer, K. J. (2012). Moss cushions facilitate water and nutrient supply for plant species on bare limestone pavements. *Oecologia*, 170(2), 305–312. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2314-z>

Sarr, Amadou B., Benetti, Cesar João, Fernández-Díaz, Marta, & Garrido, Josefina. (2013). The microhabitat preferences of water beetles in four rivers in Ourense province, Northwest Spain. *Limnetica*, 32, 1–10. <https://doi.org/10.23818/limn.32.01>

Shepard, W., & Barr, C. (1991). Description of the larva of *Atractelmis* (Coleoptera: Elmidae) and new information on the morphology, distribution, and habitat of *Atractelmis wawona* Chandler. *The Pan-Pacific Entomologist*, 67(3), 195–199.

Sipos, J., Damaška, A., & Drozd, P. (2009). Predation risk for insects living in moss cushions: Comparison between different strata of mountain forest. Third International Bryological Meeting.

Soudzilovskaia, N. A., van Bodegom, P. M., & Cornelissen, J. H. C. (2013). Dominant bryophyte control over high-latitude soil temperature fluctuations predicted by heat transfer traits, field moisture regime and laws of thermal insulation. *Functional Ecology*, 27(6), 1442–1454. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12127>

Spitzer, K., & Danks, H. V. (2006). Insect Biodiversity of Boreal Peat Bogs. *Annual Review of Entomology*, 51(1), 137–161. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.51.110104.151036>

Varga, J. (1992). Analysis of the fauna of protected moss species. *Biological Conservation*, 59(2–3), 171–173. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(92\)90578-B](https://doi.org/10.1016/0006-3207(92)90578-B)

Villagrán Moraga, C. (2020). Historia biogeográfica de las briófitas de Chile. *Gayana. Botánica*, 77(2), 73–114. <https://doi.org/10.4067/S0717-66432020000200073>

Wallin. (1999). [The hairy ground beetle (*Chlaenius quadrisulcatus* (Paykull)) (Coleoptera: Carabidae) in central Sweden—Activity, mandible wear and age.

Walton, D. (1985). Cellulose Decomposition and Its Relationship to Nutrient Cycling at South Georgia. *Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs*. https://doi.org/10.1007/978-3-642-82275-9_27

Wardhaugh, C. W., Edwards, W., & Stork, N. E. (2013). Variation in beetle community structure across five microhabitats in Australian tropical rainforest trees. *Insect Conservation and Diversity*, 6(4), 463–472. <https://doi.org/10.1111/icad.12001>

Weissling, T. J., & Giblin-Davis, R. M. (1993). Water Loss Dynamics and Humidity Preference of *Rhynchophorus*

cruentatus (Coleoptera: Curculionidae) Adults. *Environmental Entomology*, 22(1), 93–98.
<https://doi.org/10.1093/ee/22.1.93>

Wolda, H. (1988). Insect Seasonality: Why? *Annual Review of Ecology Systematics*, 20.

Worland, R., Block, W., & Rothery, P. (1993). Ice nucleation studies of two beetles from sub-antarctic South Georgia. *Polar Biology*, 13(2). <https://doi.org/10.1007/BF00238543>

Wulf, P., & Pearson, R. G. (2017). Mossy stones gather more bugs: Moss as habitat, nurseries and refugia for tropical stream invertebrates. *Hydrobiologia*, 790(1), 167–182. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-3028-8>

Zhang, S.-Q., Che, L.-H., Li, Y., Dan Liang, Pang, H., Ślipiński, A., & Zhang, P. (2018). Evolutionary history of Coleoptera revealed by extensive sampling of genes and species. *Nature Communications*, 9(1), 205.
<https://doi.org/10.1038/s41467-017-02644-4>

Zotz, G., Schweikert, A., Jetz, W., & Westerman, H. (2000). Water relations and carbon gain are closely related to cushion size in the moss *Grimmia pulvinata*. *New Phytologist*, 148(1), 59–67.
<https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00745.x>

II. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

A nivel mundial, Coleoptera (escarabajos) es el grupo de organismos más diverso, sin embargo, aproximadamente el 80% de sus especies aún no son descritas. Estudios nuevos aumentan el conocimiento diariamente del orden, pero la gran mayoría se enfocan en el hemisferio norte. Las briófitas son un linaje anciano de plantas no vasculares que se encuentra por todos ambientes como pioneras, pero su diversidad e importancia frecuentemente es subestimada por su similaridad visual y su tamaño pequeño. Varios estudios han demostrado el valor de musgos como hábitats para invertebrados, y en particular como refugios, dado a su regulación de temperatura y humedad interna en adición a la forma física que impide el ingreso de muchos depredadores. Sin embargo, esta forma igual limita el tamaño posible de los organismos cuales habitan los musgos, y el bajo valor calórico y altos niveles de celulosa, fibra, y químicas secundarias tóxicas también se ponen necesarios rasgos especializados en los herbívoros que se alimentan de briófitas. Los elementos más comunes de la fauna de musgos son los Ácaros y las Collembola, y aunque varios taxones de coleópteros se han encontrados en asociación a musgos, han sido muy pocos estudios con el objetivo de calificar el nivel de diversidad de coleópteros que hay dentro de cojines de musgos. El hemisferio sur es particularmente sub-estudiado en este aspecto, y no se ha hecho ningún estudio de coleópteros asociados a musgos en el Cono Sur de Sudamérica. Esa área tiene una gran diversidad de musgos, y una fauna de coleópteros mayormente desconocida. Esta investigación se ha hecho con los propósitos de cuantificar la diversidad de coleópteros que se encuentran en cojines de musgo del piso de un bosque templado lluvioso, comparar esa diversidad a la del piso del bosque, y medir cómo cambian las diversidades sobre un periodo de aproximadamente cinco meses.

III. HIPÓTESIS

Considerando que los cojines de musgos son un hábitat que requiere especialización por parte de los organismos que se asocian de forma permanente en este sistema, se propone que, en piso de bosques subantárticos del Valle Exploradores, Aysén:

1. La diversidad de coleópteros del piso del bosque será mayor que la de residentes de cojines de musgos.
2. La diversidad observada en cojines de musgos y áreas adyacentes, disminuirá hacia el período de menor actividad biológica (invierno).
3. La aplicación combinada de tres técnicas de muestreo, focalizadas en la colecta de coleópteros, registrará diferentes conjuntos de residentes de los cojines de musgos.

IV. OBJETIVOS

1. Objetivo General

Los coleópteros y los musgos son dos grupos diversos y comunes en los bosques subantárticos de la Patagonia Chilena, y se requiere más información sobre ambos, para comprender cómo funcionan estos ecosistemas. El objetivo de este estudio es aportar al conocimiento de las relaciones e interacciones entre cojines de musgos y coleópteros. En particular, se comparará la diversidad de coleópteros del piso del bosque respecto de los que son residentes habituales de musgos.

2. Objetivos específicos

Respecto del estudio de los coleópteros colectados en cojines de musgos se pretende:

1. Diseñar e implementar un sistema de trapeo adecuado para distinguir taxones residentes en musgos
2. Comparar la diversidad de los coleópteros asociados a musgos respecto de la de los coleópteros que transitan por el piso del bosque
3. Determinar si hay variación temporal en la diversidad de taxones residentes y transitorios
4. Comparar la diversidad residente en musgos colectada por diferentes técnicas de muestreo

V. CAPÍTULO 1:

Coleópteros asociados a cojines de musgos en el piso del bosque de la morrena del Glaciar Exploradores (Región Aysén, Chile)

Resumen:

Las briófitas son hábitats importantes para muchos invertebrados, aunque es un ambiente poco estudiado por lo que su fauna es poco conocida. El grado de asociación entre invertebrados y briófitas varía desde habitantes obligatorios, hasta taxones sin relación con la planta. Considerando que Coleóptera es uno de los grupos más diversificados, se dispone de poca información sobre las asociaciones con briófitas, fundamentalmente por la falta de información sobre sus historias naturales. En la región de Aysén en Chile, se registra una gran diversidad de musgos y una fauna de Coleoptera mayormente desconocida, por lo que su relación, en esta área, sigue inexplorada. En este estudio se utilizaron domos de malla para aislar cojines de musgo en un bosque templado lluvioso, se muestrearon Coleoptera de los musgos utilizando trampas pitfall, trampas de emergencia y cajas tipo Winkler. También se colocaron trampas pitfall en el suelo del bosque y se compararon los resultados del interior y exterior del domo. Se examinan los cambios en la diversidad a lo largo del tiempo y se contrastan los diferentes ensambles recolectados por los tres métodos de muestreo.

Se recolectaron 791 especímenes que representaban 57 morfotipos, 45 géneros y 15 familias, con la mayor abundancia y riqueza de taxones en el suelo del bosque. El género *Ceroglossus* fue el más abundante y la familia Staphylinidae, la más rica en taxones. Las trampas pitfall del suelo del bosque recolectaron más especímenes y taxones distintos que las del interior de los domos, algunos taxones se recolectaron exclusivamente o preferentemente, en cajas tipo Winkler, y las trampas de emergencia fueron ineficaces en la captura de especímenes. La abundancia y la riqueza fueron máximas a finales del verano, y disminuyeron durante el otoño y el invierno. Las diferencias en diversidad entre hábitats o fechas de recolección no fueron estadísticamente significativas, probablemente debido a los sesgos inherentes a la entropía de Shannon, pero las trampas de emergencia recolectaron significativamente menos diversidad que otros métodos. No se registraron taxones previamente asociados con musgos, aunque muchos taxones se recolectaron preferentemente de cojines de musgo, el tamaño de las muestras fue pequeño.

Palabras clave: Coleoptera, escarabajos, briófitas, musgos, diversidad, Patagonia, Chile

Introducción

Coleoptera:

Coleoptera, con más del 20% de todas las especies animales conocidas, es el grupo de organismos más rico en especies y el orden más diverso de insectos (Hunt et al., 2007; Zhang et al., 2018; McKenna et al., 2019). La diversidad de este grupo se ha relacionado con una baja tasa de extinción de sus linajes, propiciando la evolución de variadas historias de vida en nichos terrestres y dulceacuícolas, acompañado de repetidas radiaciones de herbívoros con las angiospermas (Ponomarenko, 2002; Hunt et al., 2007; Zhang et al., 2018; McKenna et al., 2019). Aunque se ha estimado que, aproximadamente, el 20% de las especies de insectos ha sido descrita, Coleoptera es uno de los órdenes cuya biodiversidad sigue siendo en gran parte desconocida para la ciencia (Stork, 2018). Bouchard et al. (2011), en su revisión, reconocieron 24 superfamilias, 211 familias, 541 subfamilias, 1663 tribus y 740 subtribus. Estas cifras han cambiado en los últimos 12 años, debido al frecuente trabajo sistemático en el orden, con nuevas descripciones y sinonimias en diferentes partes del mundo. Los estudios de micro- o macrohábitats que constituyen pequeñas áreas del ambiente total, como flores, frutos, y madera muerta al igual que en el dosel de una selva tropical (Wardhaugh, 2013; Wardhaugh et al., 2013) o turberas boreales en Eurasia (Bohac y Bezdek, 2002; Spitzer y Danks, 2006), recuperan información de diversas comunidades de coleópteros especializados y no encontrados en otros ambientes.

Briófitas:

Las briófitas (Anthocerotophyta: Bryophyta), es uno de los primeros linajes de plantas terrestres, son plantas no vasculares cuya larga historia geológica se remonta al Paleozoico (Villagrán 2020). Importantes pioneras en turberas y bosques, facilitan la sucesiva colonización de plantas vasculares porque enriquecen los suelos producto de los servicios ecosistémicos que prestan como, la prevención de la erosión del suelo, el enriquecimiento de la materia orgánica disponible por la descomposición de su hojarasca y la regulación la disponibilidad de agua en el ecosistema, entre otros (Longton, 1992; Sand-Jensen y Hammer, 2012; Božanić et al., 2013). Por su estructura, generan un microhábitat para artrópodos terrestres, ya que proporcionan

potenciales fuentes de alimento, refugios temporales de depredadores o protección a condiciones climáticas adversas, constituyéndose, además, como hábitats seguros para el desarrollo de estados inmaduros de algunos artrópodos (Gerson, 1982; Glime, 2017a). Sin embargo, las relaciones entre artrópodos y briófitas han sido parcialmente estudiadas y la información está fragmentada para muchos taxones, entre ellos Coleoptera (Gerson, 1969; Gerson, 1982; Sipos et al., 2009; Soudzilovskaia et al., 2013; Bokhorst et al., 2014; Wulf y Pearson, 2017; Ohgue et al., 2018).

Gerson (1982) propuso un gradiente de asociación entre briófitas e invertebrados, como “brióbiontes” con una asociación estricta con briófitas; “briófilos”, frecuentes en briófitas pero capaces de sobrevivir en otros hábitats bajo ciertas condiciones; “brióxenos” se encuentran regularmente en briófitas en ciertas etapas de sus ciclos de vida pero pueden existir de forma totalmente independiente en otros momentos, y los “ocasionales” que se encuentran en o sobre briófitas sin una relación conocida. La información más completa y reciente sobre las relaciones conocidas entre briofitas y otros organismos, incluyendo Coleoptera, típicamente proviene de estudios realizados en el hemisferio Norte (Glime, 2017 a-q; Glime & Lissner, 2017), lo que deja abiertas muchas preguntas sobre las comunidades asociadas a briófitas en otras partes del mundo.

Taxones transitorios:

Cuando se recolecta un insecto de una planta, a veces se toma como evidencia de que existe alguna relación ecológica entre el insecto y la planta en que se lo encontró, pero no siempre es así. El estudio de Gaston et al. (1993) demostró que el 20% de las especies del ensamble de Coleópteros en el dosel de *Quercus robur*, se podía considerar como “transitorias”, debido a que el nivel de conocimiento de la historia de vida de las especies, permite distinguirlas de una relación de dependencia del hábitat prospectado. Se puede aplicar la categorización de Gerson (1982) para distinguir las especies transitorias en los ensambles de insectos asociados a briófitas. De manera que, aquellos elementos que tienen una relación más estrecha con el musgo, porque requieren cumplir la totalidad o parte de su desarrollo en el sistema, se podría recolectar de un musgo aislado por un intervalo largo, en cambio, los elementos ocasionales o transitorios, deberían registrarse sólo en un corto intervalo de tiempo después de aislar el musgo.

Estacionalidad en los insectos:

La actividad biológica de los insectos, en términos de desplazamiento, crecimiento y reproducción, se ha relacionado con las fluctuaciones del clima en los hábitats en que se desarrollan (Wolda, 1988; Kishimoto-Yamada & Motomi, 2015). Wolda (1988) ha planteado que, en condiciones de calidez y humedad, más constantes en los trópicos que en las zonas templadas, la actividad de los insectos es mayor, aun cuando, los patrones estacionales de actividad y abundancia, no solo se observan en insectos de zonas templadas (Kishimoto-Yamada & Motomi, 2015). Se han registrado sucesiones estacionales para coleópteros de diversos hábitats y climas de Sudamérica y Europa (Battán Horenstein y Linhares, 2011; Gillespie et al., 2017; Noriega et al., 2021) como también, en dípteros asociados a musgos en Europa (Nolte, 1991). En el Sur de Sudamérica, el mayor período de actividad de polinizadores de comunidades altoandinas (Arroyo et al., 1985) como en áfidos de islas Subantárticas (Abraham et al., 2011) se ha observado en verano, entre diciembre y febrero. Los patrones estacionales no han sido explorados para Coleópteros en musgos de la Patagonia. Considerando las afinidades climáticas y biogeográficas entre las regiones Andina y Subantártica, es posible suponer que, en la Patagonia, se podrían establecer patrones de estacionalidad similares a los observados en ambientes altoandinos e islas subantárticas.

Las briófitas como hábitats:

Diversos estudios han confirmado la importancia de las briófitas como refugios para una serie de taxones de artrópodos, especialmente Acari y Collembola (Gerson 1982; Booth y Usher, 1984; Kinchin, 1990; Varga, 1992; Andrew et al., 2003; Božanić et al., 2013; Bokhorst et al. 2014; Minor et al., 2016; Luptáček et al., 2021). En el caso de Tasmania y Nueva Zelanda, Andrew et al. (2003) demostraron el predominio de Acari (45%) y Collembola (41%) en las briófitas prospectadas, comparado con Diptera, que solo representó un 9% de la colecta, y el resto de los invertebrados un 5%. En el mismo sentido, la remoción de cojines de musgos en un ambiente de bosque templado disminuyó la diversidad de Acari y Collembola en, al menos, un 50% en el sistema, lo que fue interpretado como una pérdida de hábitat irremplazable para esos grupos (Bokhorst et al., 2014).

Una de las características de los cojines de musgos que los convierte en un importante refugio para artrópodos, es la capacidad de conservar o retener humedad, condición que se relaciona positivamente con el volumen del cojín (Longton, 1992; Zotz et al., 2000; Sand-Jensen y Hammer, 2012; Soudzilovskaia et al., 2013.) Cuanto mayor es la superficie y/o el volumen del cojín de musgo, más alto es el contenido hídrico y su deshidratación es más lenta, comparado con unidades más pequeñas, haciendo un hábitat más heterogéneo (Zotz et al., 2000; Soudzilovskaia et al., 2013). Božanić et al. (2013) demostraron una relación directa entre tamaño del cojín de musgos y diversidad biológica sustentada en dichas unidades. Mientras que, Varga (1992) estableció una relación inversa entre la concentración de metales pesados absorbidos por los cojines de musgo y la diversidad de Collembola dentro de esos cojines, apuntando que no sólo el volumen del musgo puede influir la gama de taxones capaces de utilizarlo como hábitat.

Aunque los Acari y los Collembola son los taxones más comunes dentro de las briofitas, también se han registrado otros grupos de invertebrados, como Annelida (Glime, 2017d), Gastrotricha (Glime, 2017b), Mollusca (Glime, 2017f), Nematoda (Glime, 2017c), Nemertea (Glime, 2017b), Onychophora (Glime, 2017h), Platyhelminthes (Glime, 2017b), y Rotifera (Glime, 2017e), algunos grupos de Crustacea (Glime, 2017j) y Arachnida (Glime, 2017i; Glime and Lissner, 2017) además de la mayoría de los órdenes de Insecta (Glime, 2017k, n). Uno de los grupos de Hexapoda que constituyen un componente importante en las formaciones de musgos terrestres y acuáticos en el hemisferio norte es Diptera, particularmente las familias Chironomidae, Tipulidae, Psychodidae, Culicidae, Ceratopogonidae, Simuliidae y Tabanidae, especialmente en estados larvarios (Gerson, 1982; Glime, 2017a, k, n).

Coleópteros hidrofílicos:

Como los musgos retienen humedad (Longton, 1992; Zotz et al., 2000; Sand-Jensen y Hammer, 2012), es posible que Coleópteros hidrofílicos se encontrarían asociados a musgos donde los entornos están menos húmedos. La relación de Coleópteros con ambientes higrófilos se ha establecido, mayoritariamente en el Hemisferio Norte, para: varios Carabidae (Spitzer y Danks, 2006; Igondová y Majzlan, 2015; Kirichenko-Babko et al., 2020; Glime, 2017i, p), numerosas especies de la subfamilia Pselaphinae (Reichle, 1967; Spitzer y Danks, 2006) y otros Staphylinidae (Bohac and Bezdek, 2002; Glime 2017m, q), unos géneros de Ptiliidae (Dybas, 1978;

Glime, 2017m, q), Nitidulidae, género *Carpophilus* (Amos y Waterhouse, 1967), Chrysomelidae, género *Donacia* (Leonardo y Mariana, 2010), Curculionidae, géneros *Conophthorus* (Henson, 1964), *Rhynchophorus* (Weissling y Giblin-Davis, 1993), y algunos géneros de la tribu Ectemnorhinini (Chown y van Drimmelen, 1992; Chown, 1993), y familias acuáticas como Dryopidae, Dytiscidae, Elmidae, Gyrinidae e Hydrophilidae (Spitzer y Danks, 2006; Wulf y Pearson, 2017; Glime, 2017k-m).

Coleópteros briófagos:

Se ha postulado que los invertebrados que se alimentan de briófitas serían especialistas en lugar de herbívoros generalistas, quienes, por su amplitud de dieta, pueden seleccionar alimentos con mayor aporte calórico y mayor facilidad de digestión (Haines y Renwick, 2009; Glime, 2017a). Lo anterior, fundamentado en que el aporte calórico de las briófitas es menor, en unidades de peso seco, comparado con plantas vasculares y, en que los altos niveles de celulosa y fibra sumado a sustancias químicas secundarias tóxicas o con menor palatabilidad, las hacen un alimento de consumo más restringido (Forman, 1968; Rastorfer, 1976; Walton, 1985; Longton, 1992; Haines & Renwick, 2009; Glime, 2017a).

La familia de Coleópteros con mayor proporción de especies consumidoras de briófitas es Byrrhidae, ya que la mayoría de los adultos se alimentan de musgos o raramente de hepáticas y plantas vasculares, mientras que las larvas se encuentran normalmente excavando dentro de las briófitas hospedadoras (Johnson, 2002). Se estudió el contenido intestinal de algunas especies de Byrrhidae en República Checa y Polonia, reconociéndose que contenían más especies de briófitas que las presentes en su entorno inmediato en el momento de la captura, lo que sugiere que los adultos se desplazan entre diferentes briófitas mientras buscan alimento (Pyszko et al., 2021). Los microbiomas intestinales de Byrrhidae eran significativamente más diversos que los microbiomas abdominales de los mismos especímenes y contenían microbios capaces de neutralizar o digerir diferentes clases de compuestos de defensa producidos por briófitas (Pyszko et al., 2019), proporcionando más apoyo a la hipótesis de que sus dietas contienen una amplia gama de briófitas. Los Byrrhidae, como familia, se ajustan más a la categoría de briófilos, ya que todas las etapas del ciclo vital, de la mayoría de las especies, tienen asociaciones claras con briófitas aunque algunas, pueden recolectarse ocasionalmente en otros lugares (Johnson, 2002).

Lawrence et al. (2013) plantean que muchos géneros y especies de Byrrhidae esperan una descripción formal, especialmente, de la poca conocida fauna del hemisferio sur. Es probable entonces, que existan más especies y géneros de Byrrhidae, verdaderos brióbiontes, que no han sido detectados por los métodos de recolección comunes, como las trampas pitfall, sensibles a la actividad de los insectos y, por lo tanto, ineficientes para taxones que permanecen en la seguridad de su hogar briofítico (Johnson, 2002; Drozd et al., 2009; Glime, 2017p).

En la tribu Ectemnorhinini (Curculionidae: Entiminae) se cuentan especies de Coleópteros brióbiontes, briófilos o brióxenos de islas subantárticas, cuyas larvas se desarrollan típicamente dentro de musgos, mientras que los adultos pueden alimentarse ocasional o exclusivamente de briófitas, y en algunos casos son los herbívoros dominantes en estos ecosistemas (Smith, 1977; Chown, 1989; Chown y Scholtz, 1989; Crafford y Chown, 1991; Chown, 1992; Chown y van Drimmelen, 1992; Chown, 1993b; Chown y Klok, 2001). *Hydromedion sparsutum* y *Perimylops antarcticus* (Promecheilidae) de la isla subantártica de Georgia del Sur, también consumen musgos, potencialmente para obtener compuestos que ayudan al superenfriamiento para sobrevivir el clima frío (Worland et al., 1993). Otros informes de briófagia en coleópteros incluyen: el género *Cangshanaltica* (Chrysomelidae: Galerucinae) (Konstantinov et al., 2013), algunas especies del género *Cephalobyrrhus* (Limnichidae) (Putz, 1985), y una especie desconocida de Lagriidae en Sudáfrica (Chown, 1993a).

Coleópteros brióbiontes:

Con respecto al tipo de relación que se ha podido establecer entre musgos y coleópteros, *Cretinis punctatostriata* (Hydrophilidae) y *Mniophila muscorum* (Chrysomelidae) se consideran verdaderos brióbiontes porque sólo se han recolectado en briófitas (Matthey, 1977; Gerson, 1982). Gerson (1982) definió como brióbiontes a miembros de las familias Elmidae, Hydraenidae (como Limnebiidae), Sphaeriusidae (como Sphaeriidae) y Staphylinidae debido a sus frecuentes recolecciones en briófitas. Sin embargo, ninguna de estas relaciones se cuantificó formalmente, por lo que el nivel de estas asociaciones Coleoptera-briófitas sigue siendo incierto.

En los últimos veinte años, se han descrito especies y géneros de la tribu Alticini (Chrysomelidae: Galerucinae) que solo se recolectan en musgos y, por lo tanto, se consideran brióbiontes (Konstantinov y Duckett, 2005; Konstantinov y Chamorro-Lacayo, 2006; Prapathan y

Konstantinov, 2009; Konstantinov et al., 2013; Konstantinov et al., 2014; Damaska y Konstantinov, 2016; Damaska, 2019; Konstantinov et al., 2020; Linzmeier y Konstantinov, 2020; Ruan et al., 2020). La filogenia propuesta para Alticini, que incluye representantes de 13 géneros brióbiontes, interpretó, al menos, nueve orígenes independientes del hábito muscicola, a través de múltiples continentes y una variedad de condiciones ambientales (Damaska et al., 2022). Estos géneros han evolucionado de forma convergente con similitudes morfológicas que incluyen una forma corporal convexa y aerodinámica, pérdida del vuelo y patas traseras agrandadas que les confieren una gran capacidad de salto (Damaska et al., 2022; Douglas et al., 2023). La repetida adaptación de los linajes de Alticini a vivir dentro de los musgos y la sobrevivencia de esos taxones sugiere que esta estrategia es evolutivamente favorable, debido potencialmente a la protección contra la depredación y los cambios climáticos. Otra especie de Galerucinae, *Lochmaea suturalis* (Galerucini), se considera como brióxeno, ya que sus larvas dependen de los musgos durante su desarrollo (Brown, 1991). Konstantinov ha comunicado que cree que pueda haber Alticini u otros Galerucinae que habitan en musgos presentes en la Patagonia (com. pers.).

Coleópteros briófilos:

Atractelmis wawona (Elmidae: Elminae) se reconoce como briófilo, ya que adultos y larvas se recolectan con mayor frecuencia en musgos acuáticos en arroyos, aunque también se han colectado en otros hospederos (Shepard y Barr, 1991). *Aquatica ficta* (Lampyridae: Luciolinae) es el único Lampyridae conocido por ser briofílico, ya que sus estados inmaduros se desarrollan en musgos y, posterior a la emergencia, los adultos se reproducen y ponen huevos en esos mismos musgos (Ho et al., 2010). Algunos mohos limosos (Myxomycetes) crecen preferentemente sobre o dentro de briófitas, lo que hace que algunas especies de Latridiidae que consumen Myxomycetes, se recolecten principalmente de briófitas (Dudka y Romanenko, 2013). Estos Latridiidae pueden considerarse briofílicos, ya que su principal fuente de alimento se encuentra en el ecosistema briofítico. Englund (2003) informó de 11 especies no descritas del género *Miocalles* (Curculionidae incertae sedis) recolectadas únicamente por “fogging” sobre musgos epífitos en islas del Pacífico Sur, por lo que se puede inferir una condición de brióxenos y posiblemente brióbiontes, si también se registran sus larvas en briófitas.

Coleópteros brióxenos:

Los Artematopidae norteamericanos son brióxenos, ya que sus larvas se encuentran en musgos (Glime 2017p y comunicaciones personales citadas). Unas especies de la familia Hydraenidae y el género *Cyphon* (Scirtidae: Scirtinae), cuyos adultos son frecuentes en musgos ribereños, depositan sus huevos en sustratos de musgo (Nelson, 1966; Denton, 2013; Sarr et al., 2013; Glime, 2017m), por lo que se consideran como especies brioxénicas. Lindroth (1974 y 1985) enumera muchos carábidos adultos de Gran Bretaña y Escandinavia que se encuentran normalmente bajo los musgos durante el invierno, lo que convierte a esos taxones en brióxenos. *Chlaenius costulatus* (Carabidae: Licininae) es otra Carabidae brióxeno, y se consideraba una especie rara y potencialmente amenazada hasta que Wallin et al. (1999) encontraron poblaciones robustas invernando debajo y dentro de musgos. La relación de Carabidae y Staphylinidae depredadores con los musgos, donde son los elementos dominantes (Sipos et al., 2009), es más difícil de cuantificar, ya que no suelen habitar ni refugiarse en los musgos, y rara vez se sabe si estos taxones cazan en briófitas de forma preferente u ocasional (Glime, 2017q). Sin embargo, la mayoría de los géneros y especies con algún nivel de asociación con musgos, han sido estudiados para el hemisferio norte, de manera que, sigue existiendo la posibilidad de que taxones relacionados del sur de Sudamérica, compartan una tendencia de asociarse a musgos.

Relaciones Coleoptera-briófitas en Chile y Aysén:

En Chile, recientemente, se ha publicado sólo un estudio enfocado, específicamente en Coleoptera que habitan musgos (Elgueta et al., 2023), pero este estudio usó trampas de interceptación de vuelo y no aisló los musgos del entorno, entonces recolectaban taxones transitorios en adicción a los con una asociación más específica. Los autores notan que varias de las especies abundantes en sus trampas igual se conocen de otros ambientes en las localidades de recolección, lo que sugiere que son transitorios (Elgueta et al., 2023). Sin embargo, se encontraron dos especies de Byrrhidae briobiontes y otras especies que por su tamaño pequeño y frecuencia en las muestras se consideran asociadas a musgos, incluso: *Sericoderus crassus* (Corylophidae), *Metopthalmus genae* (Latridiidae), y varias especies de Staphylinidae (Elgueta et al., 2023). Esta última familia era la más abundante en especies distintas y especímenes totales, pero unas de las especies más abundantes en las trampas han sido registradas en otros

ambientes de esa área (Elgueta et al., 2023). El género *Microhaetes* (Byrrhidae) es un habitante frecuente de musgos desde la región Metropolitana de Chile hasta Los Lagos en el sur (Solervicens, 2014 y 2016; Solervicens y Elgueta, 2019; Elgueta et al., 2023).

Se han estudiado algunos ambientes en los cuales los musgos son elementos importantes de la vegetación, como lo de Jeréz y Muñoz-Escobar (2015) cual registró más de 90 especies de Coleoptera en ambientes de turberas ricas en *Sphagnum* del Páramo Magallánico. Las familias más diversas en este hábitat fueron Carabidae y Curculionidae, seguidas en importancia, por Lucanidae, Scarabaeidae, Staphylinidae, Byrrhidae y Nitidulidae (Jerez y Muñoz-Escobar, 2015). Un estudio similar realizado en el Parque Nacional Bernardo O'Higgins, que también se encuentra en Magallanes, con gran cobertura de musgos a lo largo de sus pantanos y bosques, registró 38 especies de Coleoptera de 15 familias distintas (Muñoz-Escobar y Jerez, 2017). El 63% de las especies pertenecen solo a tres familias, Carabidae, Curculionidae y Staphylinidae. Las 12 familias restantes sólo estaban representadas por una o dos especies cada una, y siete familias sólo estaban representadas por cuatro o menos especímenes totales (Muñoz-Escobar y Jerez, 2017).

Los ecosistemas templado-lluviosos del sur de Sudamérica presentan una gran diversidad de briófitas que ocupan roles en casi todos los ecosistemas de la Patagonia, y gran parte de esta diversidad aún espera ser descubierta y descrita (Muller, 2009; Larrain, 2016; Villagrán, 2020; Larrain, 2023). La fauna de Coleópteros de esta región también es poco conocida en general, y aún menos se sabe acerca de los ensambles que se asocian a musgos en estas áreas. La alta proporción de especies raramente colectadas en la mayoría de los estudios de bosques templados lluviosos chilenos, indica que estos estudios no se han acercado a la asíntota de su curva de acumulación y requerirían un esfuerzo de muestreo adicional para evaluar adecuadamente la diversidad total dentro del área de estudio (Arias et al., 2008; Richardson y Arias-Bohart, 2011). Esto concuerda con la tendencia general de submuestreo en comparación con el esfuerzo necesario para recuperar sistemáticamente especies raras de Coleoptera, especialmente cuando se utiliza un único tipo de trampa (Spence y Niemela, 1994; Vennila y Rajagopal, 1999; Timm et al., 2007; Coddington et al., 2009; Driscoll, 2010; Burner, 2021).

Elgueta et al. (2002) realizaron un inventario de Coleópteros colectados en el área de Valle Soler dentro del Parque Nacional Laguna San Rafael ("PNLSR"; comuna de Río Ibáñez, provincia

de Coyhaique, región de Aysén), registrando 100 especies de 37 familias. Ninguno de los taxones colectados en ese estudio tiene una relación conocida con briófitas, aunque algunas otras especies de las familias diversas Curculionidae y Staphylinidae se consideran como brióbiontes o briófilos (Gerson, 1982; Chown, 1989 y 1992; Chown y Scholtz, 1989; Sipos et al., 2009). Hammond y Jackson (1999, como citado en CONAF, 2018), enumeran 379 especies en todo el material recolectado en el PNLSR de 17.420 km², pero sus cálculos indican que el valor real está entre 2000-5000 especies, con un valor más probable entre 2500-3000 especies. Por lo tanto, se esperaría que un aumento en el esfuerzo de muestreo recuperaría muchas especies no registradas previamente dentro del PNLSR, lo que indica que es necesario realizar más estudios con mayor duración y esfuerzo de muestreo en el área del parque, en las briófitas de todo Chile, y/o a través de los bosques templados lluviosos del sur de Sudamérica, para aportar al conocimiento actual de la diversidad de Coleópteros en estas regiones y hábitats. Esta investigación se enfoca en el ambiente de los cojines de musgo del piso del bosque subantártico y compara la diversidad encontrada en ellos con la del resto del piso del bosque, examinando también cómo la diversidad en estos ambientes cambia en un intervalo de tiempo dentro del ciclo anual, aplicando la combinación de diferentes técnicas de colecta que pueden aportar mayores resultados en cuanto a diversidad de Coleópteros.

Materiales y metodología:

Área del estudio:

Se realizó el muestreo para este estudio en la comuna de Río Ibáñez dentro de la región de Aysén en Chile, específicamente dentro del Parque Exploradores, un parque privado adyacente al PNLSR. El sitio de colecta (-46.4944606, -73.1499613; Figura 1) está ubicado en una pequeña isla semipermanente que se encuentra entre los ríos Exploradores y Deshielo, la que se formó en la última década, por una inundación que la aisló del bosque circundante.

Siguiendo la clasificación biogeográfica de Morrone (2015, 2018), esta zona se encuentra en la provincia Bosque Magallánico de la subregión Subantártica dentro de la gran región Andina. Se considera un bosque templado lluvioso subantártico con una notable diversidad de líquenes y briófitas presentes en el ecosistema (Larrain, 2016). El sitio es un bosque secundario con suelo arenoso, aproximadamente 3-6 centímetros de hojarasca acumulada y un sotobosque menos

denso que áreas cercanas con árboles más maduros (Figura 2). La especie arbórea dominante en el lugar de recolección es *Drimys winteri* (Winteraceae), y *Nothofagus betuloides* (Nothofagaceae) también es común. Hay abundante madera muerta en diversos estados de descomposición y con amplios parches de hongos, especialmente, entre enero y abril (obs. pers.). Se observó una alta abundancia de colémbolos, los que pueden encontrarse en cualquier microhábitat. Los impactos antropogénicos en la zona se asocian casi exclusivamente, a la presencia de ganado vacuno (*Bos taurus*) que transitan esporádicamente por las cercanías.



Figura 1a: El sitio de recolección en el sur de Sudamérica.
1b: El terreno del sitio de recolección de una vista aérea.

Selección de cojines de musgo:

No existe una definición precisa de cojín de musgo en la literatura. Para este estudio se considera como cojín de musgo a una formación semiesférica de musgo, cuyo punto más alto se encuentra al menos 5 cm por encima del sustrato al que está adherido. Entre la alta abundancia de musgos en el área de estudio, se seleccionaron diez cojines, considerados de tamaño mediano, cuyas dimensiones fueron en promedio entre 30-35 cm por 20-25 cm horizontalmente y 11-16 cm verticalmente en el punto más alto. Todos los cojines se situaron cerca de la base de los árboles y lejos de cualquier característica ambiental única, como acumulaciones de madera muerta o agua estancada. Todos los cojines estaban compuestos principalmente por el musgo

más común en el lugar, una especie de *Platyneuron*, con una especie de *Acrocladium* y una especie de *Sanionia* que constituían casi todo el volumen restante de los cojines. Se encontraron otras briófitas, hongos y plantas vasculares en todos los cojines, pero representaban un porcentaje muy menor del volumen.



Figura 2: El sitio de recolección, el 4 de enero de 2022.

Domos:

Con el propósito de aislar los cojines de musgos y evitar el efecto de desplazamiento de la fauna hacia y desde el cojín en estudio, se confeccionaron domos de malla de alambre, tipo gallinero, con una capa interior de tela tipo muselina (tamaño de poro $<0,1$ mm), procurando evitar un efecto de sombra que disminuyera la viabilidad del musgo (Figura 3). El domo se reforzó a nivel del suelo con un anillo de piedras encima de la tela para evitar el ingreso de fauna a lo largo del período de estudio (Figura 3b).



Figura 3a: Un diagrama de un domo de exclusión encima de un cojín de musgo con las trampas pitfall y emergencia. **3b:** Un domo de exclusión puesto en sitio con trampas. En ambos, la flecha roja indica al alambre, la flecha naranja indica a la tela, las flechas moradas indican a las trampas pitfall, y la flecha azul indica la trampa de emergencia.

Distintos métodos de muestreo:

En este estudio se utilizaron trampas pitfall, trampas de emergencia y cajas Winkler-Colwell (W-C) para aumentar la biodiversidad total de Coleópteros recolectados. Las trampas tipo pitfall, es la técnica de muestreo más utilizada en estudios de musgos, hojarasca y otros hábitats a nivel del suelo. Sin embargo, el uso exclusivo de trampas pitfall es insuficiente, debido a su dependencia a la actividad de los insectos, para recolectar consistentemente especies raras, incluso con un número de trampas superior al de los estudios típicos y un muestreo prolongado (Driscoll, 2010). Existe una asíntota en la que añadir más trampas pitfall no aumenta significativamente la diversidad de Carábidos recolectados (Vennila y Rajagopal, 1999). Las trampas pitfall sólo recuperaron el 50% de la diversidad de Carabidae registrada combinando el tamizado de hojarasca, las trampas pitfall y la recolección manual (Timm et al., 2007). Otros estudios han demostrado que las trampas pitfall y los embudos Berlese o Winkler recolectan taxones que no se encuentran con el otro método, ya que las trampas pitfall están sesgadas hacia la recolección de organismos más grandes y móviles, mientras que ambos tipos de embudo están sesgados hacia organismos más pequeños que son capaces de pasar a través de sus filtros (Ivanov

y Keiper, 2009; Sabu y Shiju, 2010; Hopp et al., 2011; Mahon et al., 2017).

Los embudos Berlese y Winkler suelen recolectar los mismos taxones en abundancias similares, aunque el proceso de secado del sustrato y recolección de especímenes es más lento en los embudos Winkler debido a la ausencia de una fuente de calor artificial (Belshaw y Bolton, 1994; Krell et al., 2005; Owens y Carlton, 2015). Los estudios en los que se recolecta una mayor diversidad y/o abundancia en embudos Berlese (Sakchoowong et al., 2007; Smith et al., 2008) se deben normalmente a que los embudos Winkler no han permanecido por un tiempo suficiente para finalizar el proceso de recolección (Owens y Carlton, 2015). El secado más lento de los embudos Winkler puede ser beneficioso cuando se recolectan grupos sensibles a la humedad, como algunos residentes de musgos, ya que un secado más rápido puede matar a estos taxones por desecación antes de que puedan moverse para escapar y, por tanto, ser recolectados por el embudo (Krell et al., 2005). Glime (2017n) señala que esa rápida desecación es una explicación probable de por qué Bozanic et al. (2013) recuperaron muchos menos especímenes desde musgos que otros estudios comparables, ya que los pocos taxones que se recolectaron eran todos muy móviles. Por lo tanto, para este estudio se diseñaron cajas W-C utilizando el concepto de embudos de Winkler para maximizar la diversidad potencial recolectada de los cojines de musgo aislados.

Trampas Pitfall:

Cada trampa pitfall (Figura 4) consistía en dos vasos de plástico de 300 ml apilados y enterrados de forma que el superior, quedaba a ras del suelo. Se ha demostrado que esta técnica de doble vaso, aumenta la tasa de retención de muestras capturadas y reduce el tiempo necesario para recolectar muestras de las trampas (Brown y Matthews, 2016; Costa-Silva et al., 2019). Se mantuvo la continuidad entre el borde de la trampa y el suelo circundante, para facilitar el ingreso hasta de los ejemplares más pequeños (Brown y Matthews, 2016). El vaso colector mantuvo un volumen de 50 ml de una solución acuosa con detergente al 3% aproximadamente. Cada trampa estuvo provista de un embudo de plástico y una cubierta de fibra de vidrio (Figura 4b) para mejorar la tasa de captura, evitar escapes y proteger de las precipitaciones frecuentes en el área de estudio (Bucholtz y Hannig, 2009; Brown y Matthews, 2016; Csazar et al., 2018). Se aplicaron dos trampas pitfall adyacentes al límite del cojín de musgo, una dentro del área cerrada

por el domo y una fuera de ésta. Se ha demostrado que las barreras guía aumentan el rendimiento total de especímenes y la homogeneidad entre las trampas pitfall (Hansen y New, 2005; Boetzi et al., 2018; Horn, 2020), y la estructura de los domos era una barrera parcial para sus trampas pitfall interiores. La frecuencia de recolección fue, en promedio, cada 4 días y su contenido se transportó al laboratorio en recipientes de plástico herméticamente cerrados. El estudio se prolongó entre el 7 de febrero hasta el 14 de junio de 2022 (véase el Apéndice 1 para el calendario de recolección).

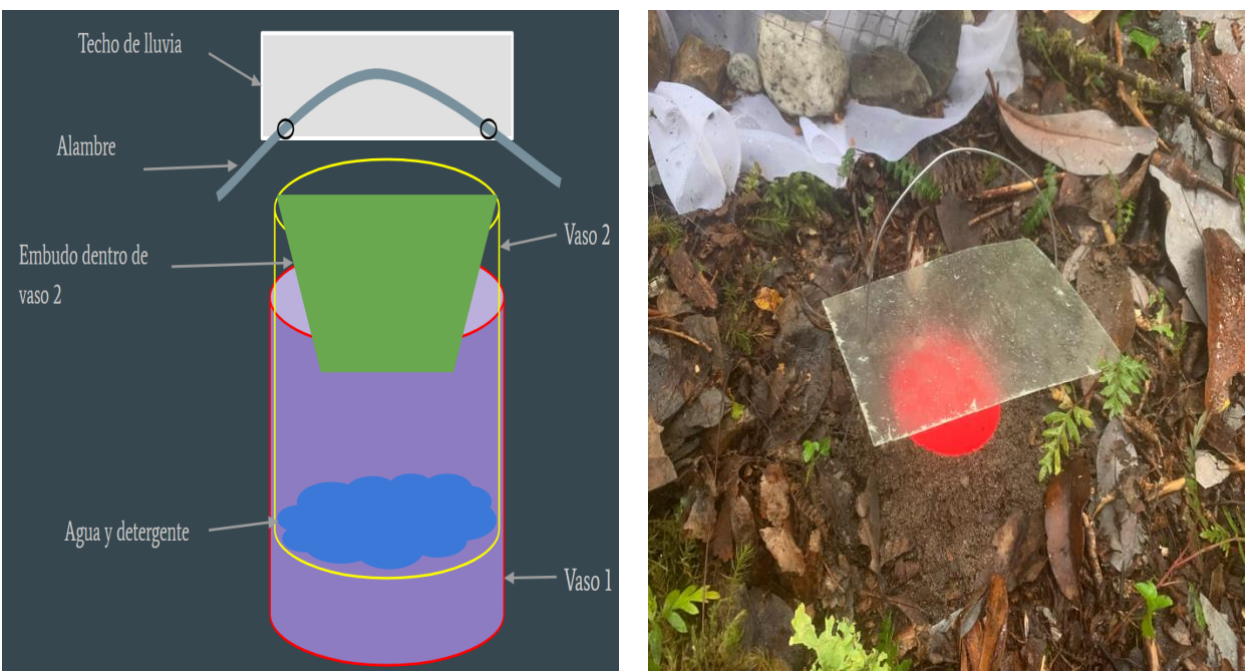


Figura 4a: Un diagrama de un corte transversal de una trampa pitfall con todos sus componentes. **4b:** Una trampa pitfall y su techo de lluvia puestos en sitio afuera de un domo de exclusión.

Trampas de emergencia:

Las trampas de emergencia se construyeron sobre la base de botellas de plástico de 150 ml adaptados y unidos a una junta acodada de PVC cuyo extremo se conectó al punto más alto del domo (Figura 3 y 5). Las botellas se llenaron con 100 ml de alcohol al 70% y se fijaron al domo mediante un cinturón de alambre para soportar su peso (Figura 3b y 5). Las trampas de emergencia se recolectaron durante la primera recolección de cada mes (Apéndice 1) y su contenido se transportó al laboratorio en recipientes de plástico herméticamente cerrados.

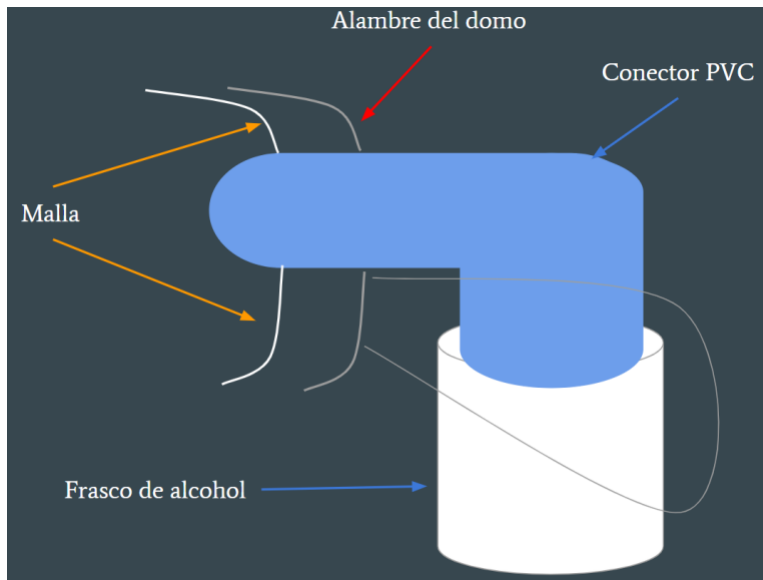


Figura 5: Un diagrama de un corte transversal de una trampa de emergencia y su conexión al domo de exclusión. La flecha roja indica al alambre, las flechas naranjas indican a la malla, y las flechas azules indican los dos componentes de la trampa de emergencia.

Cajas Winkler-Colwell (W-C):

Este sistema de colecta se adaptó de los embudos Winkler que, típicamente, consisten en una serie de capas de malla cada vez más finas, que cuelgan sobre un receptáculo y utilizan el secado natural del sustrato en lugar de una bombilla como se utiliza en los embudos Berlese (Owens y Carlton 2015). Este diseño no era factible debido a limitaciones de material, por lo que se utilizó un sistema modificado que utilizaba los mismos principios y que se denominó caja Winkler-Colwell (caja W-C). Cada una de las diez cajas W-C se construyó con dos recipientes de plástico de 20 litros apilados y con agujeros en la base del recipiente superior, hechos con un cautín eléctrico (Figura 6a). Los diez cojines de musgo se extrajeron del piso del bosque ayudado de un machete y se trasladaron al laboratorio envueltos en un saco cerrado de tela, para ser instalados en las cajas W-C. Se colocó una malla fina en la parte superior para cerrar la unidad de colecta (Figura 6b). Al recipiente inferior se agregó un volumen de una solución acuosa con detergente al 2%, suficiente para cubrir toda la base con aproximadamente tres centímetros de líquido.

Los musgos de las cajas W-C fueron separados manualmente en trozos más pequeños para aumentar la rapidez del secado y reducir los posibles refugios para los organismos del interior. Los musgos se revolvieron cada día y manualmente dentro de su misma caja W-C para aumentar

el número de especímenes recolectados y mantener la homogeneidad de las colecciones entre las cajas (Guenard y Lucky, 2011). Todas las cajas W-C se almacenaron en la misma ubicación interior, lejos de la luz solar. Se crearon dos grupos arbitrarios de cinco cajas W-C al azar y el contenido de cada grupo se recolectó cada dos días, de modo que se revisaron cinco cajas diariamente del 15 de junio al 27 de septiembre de 2022. El último Coleóptero se recolectó el 25 de septiembre, y los dos últimos días se confirmó que no había más material por registrar. Adicionalmente, el sustrato de musgo restante de cada muestra, se colocó en un balde de agua y la superficie se raspó con una red fina para encontrar cualquier espécimen potencialmente perdido por las cajas W-C, de lo que no se obtuvieron más colectas.



Figura 6a: El recipiente superior de una caja W-C. **6b:** Cajas W-C llenas de musgos y cubiertas con malla.

Procesamiento de las muestras:

Las muestras de las trampas pitfall y de las cajas W-C se lavaron sobre un filtro para eliminar los sedimentos finos y luego se transfirieron a un plato blanco con abundante agua para facilitar la separación de los especímenes. Las muestras de las trampas de emergencia se transfirieron directamente al plato, ya que no acumulaban sedimentos. Los especímenes se separaron manualmente y se colocaron en tubos etiquetados con la fecha y técnica de colecta.

Identificación taxonómica:

Los especímenes se clasificaron inicialmente por morfotipo y luego se identificaron al nivel taxonómico más específico posible, utilizando una combinación de claves dicotómicas, una base de datos en línea (Barriga, 2009) y la comparación con material identificado en las colecciones de la Universidad Metropolitana de las Ciencias de la Educación (UMCE) y el Museo Nacional de Historia Natural de Chile (MNHNC). Las identificaciones a nivel de familia y subfamilia se realizaron utilizando la clave de Lawrence y Slipinski (2013). Para la identificación al nivel de tribus y los rangos taxonómicos inferiores, se utilizaron las claves de Kissinger (2005): Apioninae; Gimmel y Leschen (2022): Cryptophagidae: Picrotini; Leschen y Lobl (2005): Staphylinidae: Scaphisomatini; Darby y Johnson (2011): Ptiliidae: *Smicrus*; y Hackston (2023): Staphylinidae y taxones contenidos. Los especímenes de las familias Carabidae, Curculionidae, Elateridae, Leiodidae, Protocucujidae, Scarabaeidae y Scirtidae se identificaron mediante comparación directa con material de la colección UMCE, las familias Erotylidae, Melandryidae, Nitidulidae, y diversos géneros dentro de Staphylinidae se identificaron mediante comparación directa con material del MNHNC, y el único morfotipo de Chrysomelidae se identificó únicamente a través de una base de datos en línea (Barriga, 2009) debido a la ausencia de material comparable o literatura apropiada. Cuatro morfotipos sólo pudieron identificarse a nivel de tribu y pueden representar taxones nuevos o raramente recolectados, ya que no se dispuso de especímenes identificados comparables en la literatura publicada o en las colecciones consultadas. Estos morfotipos se enumeran como (Tabla 1): Cyllochini gen. 1 (Nitidulidae; Nitidulinae), Homalotini gen. 1 aff. *Leptusa* (Staphylinidae, Aleocharinae), Oxypodini gen. 1 (Staphylinidae, Aleocharinae), Omaliini gen. 1 aff. *Omaliopsis* (Staphylinidae, Omaliinae).

Organización, análisis y transformación de datos:

Se utilizaron cuatro técnicas de recolección en esta investigación: Trampas pitfall fuera de los domos (O, “outside”) y dentro de los domos (I, “inside”), trampas de emergencia (E) y cajas Winkler-Colwell (W-C). Por ejemplo, los especímenes asociados al cojín 5 se habrían recolectado en 5O, 5I, 5E o 5W-C. Se dividió la duración del muestreo en 10 bloques, A-J, con los bloques A-I de 15 días cada uno y el bloque J, que se extendió por 19 días, hasta finalizar el periodo de colecta

(Tabla 2). Las trampas de emergencia se recolectaron mensualmente, razón por la cual, sus resultados no se utilizaron en los cálculos de diversidad entre bloques temporales.

El análisis de datos se realizó en RStudio (RStudio Team, 2020) utilizando la versión 4.2.2 de R (R Core Team, 2022). Se calcularon valores de entropía de Shannon, ANOVAs unidireccionales, ANOVAs de medidas repetidas y pruebas HSD de Tukey utilizando funciones de los paquetes "AICcmodavg" (Mazerolle, 2020), "broom" (Robinson et al., 2023), "ggplot2" (Wickham, 2016), "ggpubr" (Kassambara, 2023), "tidyverse" (Wickham et al., 2019) y "vegan" (Oksanen et al., 2022). Todos los cálculos de diversidad se realizaron a nivel de género, ya que estas identificaciones eran más precisas que las designaciones de morfotipos. Los valores de entropía de Shannon se transformaron en números efectivos de especies, para evitar la distorsión de los resultados, causados por la comparación de métricas no lineales como la entropía de Shannon, como una verdadera medida de diversidad (Jost, 2006; Thukral, 2017; Jost, 2019). Esta transformación se calculó elevando el logaritmo natural e ($\sim 2,718$) a la potencia de S , e^S , donde S es la entropía de Shannon para un subconjunto determinado de especímenes (Jost, 2006).

Se calculó una ANOVA de una vía utilizando el método de recolección (O, I, E o W-C) como variable independiente y el número efectivo de especies recolectadas como variable dependiente para determinar si existían diferencias significativas en la diversidad recolectada por cada método. Se utilizó un ANOVA de medidas repetidas con el bloque de tiempo (A-J) y el tipo de trampa pitfall (O, I, o datos combinados para todas las trampas pitfall) como variables independientes y el número efectivo de especies recolectadas como variable dependiente para determinar si había diferencias significativas en la biodiversidad recolectada por cada tipo de trampa durante diferentes bloques de tiempo y si había alguna interacción entre las variables independientes.

Resultados

A lo largo del estudio se recolectaron un total de 791 especímenes de Coleoptera, pertenecientes a 57 morfotipos distintos, 45 géneros, y 15 familias (Tablas 1 y 5). Las trampas pitfall externas al domo obtuvieron la mayor abundancia de especímenes (61% del total) y

riqueza de géneros (69% del total; Tabla 1). Mientras que, en las trampas pitfall al interior de los domos se recolectaron el 11% de los especímenes y el 42% de los géneros, y siete de los géneros registrados al interior no fueron recolectados en las trampas externas (Tabla 1). El segundo método en orden de abundancia de colecta fue las cajas W-C, con el 26% de los especímenes y 47% de la riqueza de géneros (Tabla 1). Las trampas de emergencia obtuvieron sólo el 2% de la colecta en número de especímenes y el 20% de riqueza de géneros (Tabla 1).

El 60% de los morfotipos pertenecen a la familia Staphylinidae, representativos de 11 subfamilias y 28 géneros, y el grupo más importante de esta familia es Aleocharinae que corresponde al 54% de los Staphylinidae de la muestra. Mientras que, el género más diverso, *Achilia* (Pselaphinae) registró 5 morfotipos diferentes. El segundo grupo importante en la muestra es Carabidae con 3 géneros y 5 morfotipos. Las otras familias no registraron, en su mayoría, más de un morfotipo (Tabla 5).

Trampas individuales:

Los resultados indican diferencias de la abundancia recolectada por las trampas individuales. Cuatro de las diez trampas pitfall externas (12O, 5O, 1O y 10O) recolectaron el 58% del total obtenido por ese método (Tabla 3). Mientras que, en las trampas pitfall interiores se recolectaron entre tres (8I) y doce (1I, 2I, 5I, 6I y 10I) especímenes (Tabla 3). En tres trampas de emergencia (1E, 4E y 8E) no se obtuvieron Coleópteros, y en las trampas 3E, 6E, 9E, 10E y 12E se recolectaron uno o dos ejemplares (Tabla 3). En la trampa 2E se registraron 5 Coleópteros lo que representa un 29% del total recolectado mediante este método (Tabla 3). En las cajas W-C se recolectaron entre 3 (12W-C) y 46 (5W-C) especímenes de Coleoptera, en cinco de diez cajas (1W-C, 2W-C, 3W-C, 6W-C, 9W-C) se registraron entre 10 y 20 individuos (Tabla 3). De las tres cajas W-C más productivas (4W-C, 8W-C y 5W-C) se obtuvieron el 57% de los Coleópteros capturados con este método.

La prueba de ANOVA unidireccional utilizando el método de recolección (O, I, E o W-C) como variable independiente y el número efectivo de especies recolectadas como variable dependiente, indicó que existen diferencias altamente significativas entre la diversidad recolectada mediante los distintos métodos ($P < 0.001$; Tabla 4a). Sin embargo, una prueba de "Honestly Significant Differences" (HSD) de Tukey (Tabla 4b), indicó que esta diferencia se debe

casi en su totalidad a las diferencias de diversidad entre las cajas W-C y las trampas de emergencia ($P < 0.001$) y las existentes entre las cajas W-C y las trampas pitfall exteriores ($P = 0.0139$). Todas las demás comparaciones de la diversidad efectiva recolectada entre métodos no fueron significativas ($P > 0.05$).

Métodos de recolección por género:

El género *Ceroglossus* fue el más recolectado en este estudio, representando el 45% del total de Coleópteros (Tabla 1). Más del 99% de los especímenes de *Ceroglossus* (Carabidae; Carabinae) se recolectaron en trampas pitfall exteriores, mientras que sólo dos especímenes se recolectaron en trampas pitfall interiores (Tabla 1). *Paractium* (Staphylinidae; Pselaphinae) y *Cheilocolpus* (Staphylinidae; Staphylininae) fueron los siguientes géneros más abundantes y cada uno representó aproximadamente el 12% del total de especímenes recolectado en el estudio (Tabla 1). El 85% de los especímenes de *Paractium* se recolectaron en las cajas W-C, seguidas de las trampas pitfall exteriores (11%) e interiores (3%; Tabla 1). De los géneros representados por más de 6 especímenes, *Cheilocolpus* era el único que se recolectaba con más frecuencia en trampas pitfall interiores (49%) que en trampas pitfall exteriores (38%; Tabla 1). *Cheilocolpus* representó el 52% (45/87) de todos los Coleoptera recolectados en trampas interiores (Tabla 1).

De los siete géneros restantes representados por diez o más especímenes, dos se recolectaron con mayor frecuencia en trampas pitfall que en cajas W-C (Tabla 1): *Cascellius* (Carabidae; Broscinae) y *Oxypodini* género 1 (Staphylinidae; Aleocharinae). Los *Cascellius* se distribuyeron a partes relativamente iguales entre las trampas pitfall al exterior (56%) y al interior (40%) de los domos, con un individuo recolectado en una caja W-C (Tabla 1). El 62% de los especímenes del género *Oxypodini* 1 se recolectaron en trampas pitfall exteriores, mientras que el 38% restante se obtuvieron de trampas pitfall interiores. Los otros cinco géneros representados por diez o más especímenes, *Achilia* (Staphylinidae; Pselaphinae), *Medon* (Staphylinidae; Paederinae), *Ophioglossa* (Staphylinidae; Aleocharinae), *Silusa* (Staphylinidae; Aleocharinae), y *Smicrus* (Ptiliidae; Acrotrichinae), se recolectaron principalmente en cajas W-C (Tabla 1). De estos géneros, *Medon* fue el proporcionalmente más recolectado en cajas W-C (92%), seguido de *Achilia* (82%), *Smicrus* (80%), *Silusa* (76%) y *Ophioglossa* (64%; Tabla 1). Todos los especímenes restantes de estos géneros se recolectaron en trampas pitfall, la mayoría exteriores (Tabla 1).

Veintidós géneros estaban representados por más que un ejemplar, pero menos de diez individuos. De estos géneros, sólo *Bolitochara* (Staphylinidae; Aleocharinae) se recolectó exclusivamente en trampas exteriores (n=4), mientras que *Phloepora* (Staphylinidae; Aleocharinae) fue el único otro género para que el 70% o más de los especímenes se recolectaron en trampas exteriores (75%; Tabla 1). *Leucotachinus* (Staphylinidae; Tachyporinae) y *Spanioda* (Staphylinidae; Aleocharinae) fueron los únicos géneros recolectados exclusivamente en trampas pitfall interiores (Tabla 1). *Xenomma* (Staphylinidae; Aleocharinae), *Lordithon* (Staphylinidae; Mycetoporinae) y *Tyropsis* (Staphylinidae; Pselaphinae) se recolectaron exclusivamente en cajas W-C, mientras que *Deromecus* (Elateridae; Elaterinae) también se encontró predominantemente en cajas W-C (71%; Tabla 1). *Gnathotrupes* (Curculionidae; Scolitinae) fue el único género representado por múltiples especímenes y recolectado exclusivamente en trampas de emergencia (Tabla 1). Todos los demás géneros representados por más de uno pero menos de diez especímenes, no superaron el 70% de especímenes de ningún método de recolección (Tabla 1). Doce géneros estuvieron representados por un solo espécimen, de los cuales siete se recolectaron en trampas pitfall al exterior, tres en trampas pitfall al interior y uno en trampas de emergencia y cajas W-C, respectivamente (Tabla 1).

Cambio sucesional:

El bloque temporal A, produjo con diferencia el mayor número de especímenes de trampas pitfall de cualquier periodo de 15 días, con el 58% de la abundancia recolectada por este método (Tabla 2). En el bloque B, se capturaron el 17% de la abundancia, mientras que en el bloque C se recolectaron el 14% (Tabla 2). En los 7 bloques restantes combinados, D-J, se capturaron solo el 11% de la abundancia. El análisis de ANOVA de medidas repetidas no indicó una relación significativa entre el bloque temporal en el que se recolectaron los especímenes y las diferencias en el número efectivo de especies recolectadas mediante trampas pitfall exteriores, interiores o todas (Tabla 7). También se recolectaron la mayor diversidad de géneros durante el bloque A (62%), seguido en diversidad por los siguientes bloques más abundantes, C (46%) y B (31%), encontrándose muchos de estos géneros en más de un bloque (Tabla 6). Sin embargo, estos datos muestran que no hubo una asociación estricta entre la abundancia de especímenes y la riqueza de géneros, ya que se recolectaron más especímenes en el bloque B que en el C, pero el bloque

C tuvo una mayor riqueza de géneros. Notablemente, durante el bloque E se recolectaron 13 géneros a pesar de que sólo se recolectaron 19 especímenes en total durante ese periodo.

La abundancia de los géneros fue mayor durante el bloque A, pero algunos géneros siguieron patrones de distribución temporal diferentes (Tabla 6). *Dasydema* y Homalotini gen. 1 se recolectaron únicamente durante el bloque temporal B, Cyllochini gen. 1, *Medon*, Omaliini gen. 1, *Oxydema*, y *Scydmaenus* se recolectaron únicamente durante el bloque temporal C, y *Chrestomera* y *Orchesia*, representados por un solo espécimen de cada género, se recolectaron en los bloques E y J, respectivamente (Tabla 6). Los dos géneros de carábidos más abundantes, *Cascellius* y *Ceroglossus*, alcanzaron su máximo en el bloque A y luego, disminuyeron en abundancia en cada bloque hasta que se recolectó un solo espécimen de esos géneros en el bloque E (Tabla 6). El estafilínido más abundante en trampas pitfall, *Cheilocolpus*, también alcanzó su máximo en el bloque A, pero fue el único género que se recolectó durante más de cinco bloques temporales, ya que se recolectaron especímenes en los bloques A-I (Tabla 6). *Thinodromus* fue el único otro género que se recolectó tanto en el bloque A como en el I, pero no se lo recolectó en los bloques B, C, F o H (Tabla 6). Sólo un taxón, Oxypodini gen. 1, fue claramente más abundante durante los bloques temporales posteriores. Se recolectó un ejemplar en el bloque C pero ningún otro hasta los bloques G (1), H (2), I (5) y J (4), por lo que Oxypodini gen. 1 es el único género recolectado en esos cuatro bloques (Tabla 6). *Bolitochara* fue el género con el intervalo más largo entre recolecciones, ya que se recolectaron dos especímenes durante el bloque A y dos en el bloque F, pero ninguno en los bloques de tiempo intermedios (Tabla 6). *Paractium* fue el único género para el que se recolectaron más de dos especímenes durante el bloque A (n=14) y no se recolectaron especímenes durante ningún otro bloque temporal (Tabla 6).

Discusión

Diferencias de diversidad y abundancia:

Las trampas pitfall en el exterior recolectaron mayor riqueza de géneros y mayor abundancia de ejemplares respecto de las trampas de pitfall en el interior de los domos de aislamiento. Sin embargo, la prueba post-hoc HSD de la ANOVA unidireccional, que analizó el número efectivo de

especies capturadas mediante diferentes métodos de muestreo, no encontró diferencias significativas entre los dos tipos de pitfall, y de hecho arrojó el valor P más alto de cualquier par de métodos comparados (Tabla 4b). Los especímenes fueron más abundantes y la riqueza de géneros fue mayor durante el bloque temporal A, seguido por los bloques B y C en términos de abundancia y los bloques C y E en cuanto a riqueza genérica, mientras que los bloques F-J fueron, comparativamente, menos importantes en cuanto a riqueza y abundancia. No obstante, estas diferencias no se reflejaron en la ANOVA de medidas repetidas realizada sobre el número efectivo de especies recolectadas durante cada bloque temporal (Tabla 7), puesto que no estableció diferencias significativas en la diversidad a lo largo del tiempo entre las diferentes categorías de trampas pitfall.

Deficiencias de la entropía de Shannon:

Esta desconexión entre las diferencias observadas en riqueza y abundancia entre métodos de recolección y bloques temporales y la falta de significancia de los análisis, puede atribuirse, principalmente, a las deficiencias de los valores de entropía de Shannon utilizados como aproximación de la biodiversidad en este estudio. Aunque la entropía de Shannon es una de las métricas de diversidad más utilizadas en ecología y otros campos de la biología, se ha enfrentado a escrutinios y críticas en las últimas décadas por ser un reflejo impreciso y a veces incorrecto de las comunidades de organismos que supuestamente representa (Colwell y Coddington, 1994; Chao y Shen, 2003; Jost, 2006; Barrantes y Sandoval, 2008; Strong, 2016; Jost, 2019). Dos críticas, en el centro del debate sobre la utilidad de la entropía de Shannon, se refieren a, que el valor dado se calcula utilizando tanto la riqueza como la uniformidad de la población estudiada (Jost, 2006; Strong, 2016; Thukral, 2017; Jost, 2019) y, que no hay un mecanismo incorporado para ajustar o aproximar la riqueza que añadirían las especies raras que no se recolectaron en estudios no exhaustivos (Colwell y Coddington, 1994; Chao y Shen, 2003; Barrantes y Sandoval, 2008). La transformación logarítmica natural estándar de la entropía de Shannon al número efectivo de especies en una población hace que los valores resultantes sean más comparables entre sí, pero no elimina los sesgos inherentes a los cálculos de los valores de entropía iniciales (Jost, 2006; Thukral, 2017; Jost, 2019).

Un análisis compuesto de 32 modelos de regresión mostró que la uniformidad de las especies en

una población contribuyó, en promedio, tres veces más a la entropía de Shannon calculada que la riqueza de especies en esa población, y que este efecto generó mayor uniformidad a medida que aumentó la riqueza (Strong, 2016). En el contexto de este estudio, esta discrepancia puede observarse comparando las entropías de Shannon calculadas del bloque temporal A y el bloque I (Tabla 2). Durante el bloque A se recolectaron 24 géneros mientras que, durante el bloque I sólo se recolectaron cuatro, pero dado que 74% de los especímenes recolectados durante el bloque A fueron *Ceroglossus*, lo que influyó a la uniformidad de la muestra, arrojando un valor de la entropía de Shannon inferior al del bloque I, en el que los cuatro géneros estaban representados por cinco, tres, dos y dos especímenes (Tabla 7) y, por tanto, mucho más uniformemente distribuidos (Tabla 6). Este mismo sesgo se puede observar al calcular la entropía de Shannon de las trampas individuales, ya que el valor más alto de entropía se registró para 4I (Tabla 3), que recolectó seis géneros representados cada uno por un único espécimen (Tabla 7) y debido a esta uniformidad se calculó como más diversa que la trampa pitfall con la mayor riqueza genérica, 12O. Nuevamente, la predominancia de *Ceroglossus*, que constituyó el 69% de los especímenes recolectados por la trampa 12O (datos no incluidos), determinó la tendencia del indicador de diversidad.

Las especies raras que están presentes en un sitio pero que no se recolectan, añaden una capa adicional de distorsión a los datos. Hacen que las riquezas percibidas sean menores que las reales, y afectarían de forma variable a la uniformidad dependiendo de la abundancia de los taxones ya presentes en la población (Chao y Shen, 2003; Barrantes y Sandoval, 2008). Volviendo a la comparación de las trampas 4I y 12O, si se añadiría a la 4I un espécimen de un género no recolectado previamente por la trampa, la riqueza aumentaría y la equidad también, ya que habría siete géneros con igual representación, aumentando así la entropía de Shannon. Sin embargo, para 12O la riqueza aumentaría de forma similar, pero sería más que compensada por la reducción de la equidad causada por la adición de otra especie rara a un conjunto de datos dominado por una especie abundante, debido a las contribuciones desproporcionadas de la uniformidad y la riqueza a la entropía de Shannon (Strong, 2016).

Taxones asociados a briófitas:

Con la excepción del único espécimen de *Elodes* (Scirtidae: Scirtinae), recolectado en una trampa

de emergencia, no se registró otra familia de Coleópteros acuáticos que se relacionan con musgos (Spitzer y Danks, 2006; Denton, 2013; Wulf y Pearson, 2017; Glime, 2017k-m). El espécimen de *Elodes* se recolectó durante el primer mes de muestreo (datos no incluidos) y se considera una captura casual. Adicionalmente, no fueron registrados otros grupos de Coleópteros hidrófilos, ni ningún taxón estrechamente relacionado a hidrófilos, como se esperaba en un muestreo de entomofauna terrestre.

La mayoría de los taxones conocidos en la literatura como brióbiontes, briófilos o brióxenos no se recolectaron durante este estudio. Esto incluye a la única familia de Coleópteros consumidores de briófitas, Byrrhidae, que aún no han sido citados para la región de Aysén, cuya distribución en Chile, abarca desde la zona centro - sur hasta Los Lagos (Solervicens, 2016; Solervicens y Elgueta, 2019) y Magallanes (Moroni, 1985). Otras tres familias conocidas por tener especies briófagas, Lagriidae (Chown, 1993), Limnichidae (Putz, 1985) y Promecheilidae (Worland et al., 1993), tampoco fueron registradas en este estudio. De igual manera, no se registró a la tribu Ectemnorhinini (Curculionidae: Entiminae), taxón briófago conocido de islas subantárticas, relativamente cercanas a la zona de estudio (Smith, 1977; Chown, 1989; Chown y Scholtz, 1989; Crafford y Chown, 1991; Chown, 1992; Chown y van Drimmelen, 1992; Chown, 1993; Chown y Klok, 2001). La especie de Entiminae, *Dasydema hirtella*, fue colectada exclusivamente dentro de los domos de exclusión, con dos especímenes del interior de trampas pitfall y dos de trampas de emergencia (Tabla 1). Aunque se esperaba recolectar algún espécimen de Alticini (Chrysomelidae: Galerucinae), particularmente, en las cajas W-C (Konstantinov, com. pers.), no se obtuvo material de la tribu como de la subfamilia hiper-diversa.

El género más común de Carabidae en este estudio, *Ceroglossus*, se recolectó casi en su totalidad de trampas pitfall externas (Tabla 1) y, el segundo grupo de la familia en importancia, el género *Cascellius*, se distribuyó más uniformemente en las trampas pitfall (O=14, I=10, W-C=1; Tabla 1). Lo que permite inferir, que es otro Carábido que caza o busca refugio en los musgos (Lindroth, 1974 y 1985; Wallin et al., 1999; Sipos et al., 2009). También puede desarrollarse al interior de cojines de musgo, ya que un individuo, recolectado de una caja W-C, no se registró como adulto cuando el musgo se cortó en trozos y se colocó en el sistema (obs. pers.), lo que indica que, al momento de la extracción del musgo del suelo, estaba presente como pupa o larva y que emergió

dentro del sistema, lo que también explica la recolección, relativamente frecuente, de adultos en trampas pitfalls internas. Como los adultos tienen un tamaño mayor al filtro que representaron los domos de exclusión, se presume que el taxón es brióxeno, con uno o más estados inmaduros desarrollándose dentro de los cojines de musgo.

Staphylinidae es una familia citada con frecuencia en briófitos y/o zonas húmedas con un alto porcentaje de cobertura de musgo, pero a menudo se indica que se desconoce su grado de asociación con los briófitos (Reichle, 1967; Gerson, 1982; Bohac y Bezdek, 2002; Spitzer y Danks, 2006; Sipos et al., 2009; Glime, 2017m, q). Esta familia representó más de la mitad de la diversidad genérica recuperada en este estudio, con algunos taxones aparentemente asociados a musgos. *Achilia*, *Dalminiastes*, *Lordithon*, *Medon*, *Nomimocerus*, *Ophioglossa*, *Paractium*, *Scydmaenus*, *Silusa*, *Tyropsis* y *Xenomma* se recolectaron, principal o exclusivamente, en cajas W-C (Tabla 1), lo que demuestra la diversidad de Staphylinidae que habitan en musgos. De los géneros representados por más de dos especímenes (n=6), *Xenomma* fue el único que se recolectó exclusivamente de cajas W-C y es, potencialmente, un brióbionte. Las especies de *Achilia*, *Medon*, *Paractium* y *Silusa* recolectadas en este estudio, parecen ser briófilos, ya que se recolectaron con mayor frecuencia en cajas W-C respecto de las trampas pitfall internas y externas. Sin embargo, hay que tener en cuenta que estos dos métodos representan un esfuerzo de muestreo desigual durante dos marcos temporales diferentes. Los otros géneros enumerados estuvieron representados por pocos especímenes y/o presentaban diferencias marginales en cuanto al lugar donde se recolectaron y no se les puede asignar con seguridad un grado de asociación briófitica.

Los géneros *Deromecus* y *Smicrus* fueron recolectados predominantemente por cajas W-C. En el caso de Ptiliidae la presencia de *Smicrus*, era esperada debido a su presencia en musgos de humedales (Dybas, 1978; Glime, 2017m, q). Sin embargo, este género se encuentra fácilmente tamizando la hojarasca y el mantillo del lugar (obs. pers.), por lo que esta tendencia de aparecer en cajas W-C en lugar de trampas pitfall, puede explicarse por los respectivos sesgos de tamaño de los métodos de recolección. La aparición de *Deromecus* en las cajas W-C es sorprendente, ya que no hay registros de Elateridae asociados a musgos y casi ninguno para la superfamilia Elateroidea (Ho et al., 2010). Es importante destacar que *Deromecus* estaba representado por

tres morfotipos en este estudio. El único espécimen del morfotipo 1, se recolectó en una trampa pitfall exterior, los dos especímenes del morfo 2, se recolectaron en una trampa de emergencia y en una caja W-C, y los cuatro especímenes del morfo 3, se encontraron todos en cajas W-C (datos no incluidos). Esto puede indicar una variación a nivel de especie en la asociación con los musgos, ya que el morfo 1 no tiene relación aparente, el morfo 2 puede ser briófilo, ya que ambos especímenes se recolectaron de musgos aislados, pero la presencia de un espécimen en una trampa de emergencia demuestra que este morfo no es un brióbionte, mientras que el morfo 3, es potencialmente un brióbionte, ya que aún no se lo ha recolectado fuera de un cojín de musgo. Estas designaciones son provisionarias, debido al bajo número de muestras, pero los especímenes adicionales de *Deromecus*, en la colección privada del autor, podrían aclarar mejor la relación de este género con los cojines de musgo.

Patrones temporales notables:

El rápido descenso de la abundancia a partir del bloque temporal A (Tabla 2) muestra que la actividad de los Coleópteros es, sustancialmente, mayor en el sitio de estudio durante el periodo de transición de verano a principios de otoño, comparado a los períodos de otoño o invierno. La abundancia de Coleópteros es mayor desde finales de primavera hasta mediados de verano, respecto de cualquier otro bloque temporal en este estudio (datos no incluidos). Como se esperaba, tanto la abundancia como la diversidad fueron muy bajas durante el invierno, en el que se produjeron frecuentes nevadas y largos periodos en que la temperatura no superó el 0 C° (obs. pers.). El predominio de *Oxypodini* gen. 1 durante los bloques invernales (Tabla 6) fue sorprendente, ya que existen pocos registros de Staphylinidae que sean más abundantes y/o activos en condiciones frías. Cabe destacar que, ha sido imposible determinar con seguridad el género, e incluso la tribu no está totalmente confirmada a pesar del aporte de varios expertos en la familia y en Coleoptera chilena, planteando la posibilidad que este taxón no esté descrito. *Bolitochara* fue el género con el mayor intervalo entre recolecciones (Tabla 6), y esto se debe a la separación temporal entre las dos morfoespecies identificadas en el estudio, ya que los dos especímenes de la especie 1 se recolectaron durante el bloque temporal A, mientras que los dos especímenes de la especie 2 se encontraron durante el bloque F. La distribución temporal de *Paractium* parece indicar un cambio en la utilización del hábitat a medida que cambiaba el clima,

ya que los especímenes fueron relativamente abundantes en las trampas pitfall durante el bloque A, pero totalmente ausentes durante los bloques B-J (Tabla 6). Sin embargo, fue el taxón más abundante en las cajas W-C (Tabla 2), lo que demuestra que el género estuvo presente en los cojines de musgo del lugar del estudio durante los últimos bloques temporales, pero rara vez o nunca salió y, por lo tanto, no fue recolectado. Un muestreo de cojines de musgo en cajas W-C durante el verano siguiente, ha registrado, sustancialmente menos abundancia de *Paractium* que este estudio y, considerando que, el género se recolectó en trampas pitfall durante toda la primavera y el verano (datos no incluidos), se apoya aún más, la idea de un cambio de hábitat en el tiempo.

Taxones no recolectados:

La alta proporción de especies rara vez recolectadas en la mayoría de los estudios de bosques templados lluviosos chilenos (Arias et al., 2008; Richardson y Arias-Bohart, 2011) indica que estos estudios no se han acercado a la asíntota de su curva de acumulación y requerirían un esfuerzo de muestreo adicional para evaluar adecuadamente la biodiversidad total dentro del área de estudio (Colwell y Coddington, 1994). Esto coincide con la tendencia general de un muestreo insuficiente en comparación con el esfuerzo necesario para recuperar sistemáticamente especies raras de Coleoptera (Coddington et al., 2009; Burner, 2021). La prospección exhaustiva de un grupo tan diverso como Coleoptera, es altamente compleja, lo que queda en evidencia con la estimación, para el PNLRSR, de cerca de 2000-5000 especies cuando sólo se habían registrado 379 hasta 1999 (Hammond y Jackson, 1999, citado en CONAF, 2018). Sin duda hay muchas especies en el área muestreada en este estudio, que no se registraron debido a alguna combinación de rareza, uso de nicho, métodos de recolección u otros factores.

Direcciones futuras:

Aunque la recolección de datos de campo para esta tesis finalizó el 14 de junio de 2022 con la transferencia de los cojines de musgo a las cajas W-C, los domos de aislamiento y las trampas asociadas se transfirieron a diez cojines de musgo nuevos y similares, y las recolecciones continuaron cada cuatro días hasta el 3 de marzo de 2023, cuando se extrajo el segundo grupo de cojines de musgo y se los transfirió a las cajas W-C. Lo que ha permitido obtener más de un

año de datos continuos de trampas pitfall y de emergencia junto con un muestreo exhaustivo en cajas W-C de 20 cojines de musgo enteros, incrementándose el número total de Coleópteros recolectados de 791 a 5.332 (un aumento del 675%) hasta abril de 2023. Los especímenes se identificarán a nivel de especie utilizando material de la colección del Field Museum of Natural History durante una pasantía del autor, y las identificaciones serán confirmadas por expertos mundiales en Staphylinidae, Al Newton y Margaret Thayer.

Las identificaciones más precisas, mejorarán el conjunto de datos haciendo más fiable la lista de especies declaradas en la zona de estudio y eliminando los sesgos asociados a la parataxonomía, o el uso de morfotipos en lugar de especies taxonómicas oficiales, que suele sobreestimar la diversidad debido a la interpretación de la variación intraespecífica o el dimorfismo sexual como especies distintas, aunque esta tendencia se reduce en taxones hiper-diversos como los Coleoptera (Krell, 2004). Ejemplos relevantes en el material ya identificado incluyen el género *Achilia*, sexualmente dimórfico, ya que los morfotipos 2 y 3 son muy similares entre sí, al igual que los morfotipos 4 y 5, los que presentan diferencias que podrían ser atribuidas a rasgos conocidos por su variabilidad entre sexos. Sin embargo, las disecciones o pruebas genéticas necesarias para establecer la conspecificidad de estos taxones no fueron factibles en el ámbito de esta tesis, y su estatus no afectó a los resultados, ya que todos los cálculos de diversidad se realizaron a nivel de género. Un segundo ejemplo de errores, potencialmente introducidos por la parataxonomía, son las dos subespecies de *Ceroglossus buqueti* recolectadas durante el estudio, las que se clasificaron como morfotipos distintos hasta que el estudio del material identificado en la UMCE confirmó que eran conspecíficos.

El conjunto de datos ampliado y más preciso resultante se utilizará para reevaluar las hipótesis de esta tesis con respecto a las diferencias entre la biodiversidad del suelo del bosque y la de los cojines de musgo, las diferencias en la biodiversidad a lo largo del tiempo y las diferencias en las comunidades recolectadas de los cojines de musgo mediante pitfalls, trampas de emergencia y cajas W-C. Se utilizará una métrica de diversidad más robusta en vez de la entropía de Shannon, la que debería permitir una resolución más clara de los ensambles de Coleópteros asociados a los cojines de musgo en el área estudiada y su comparación con el resto del piso forestal.

Conclusiones:

En síntesis, esta investigación no ha identificado, de forma concluyente, diferencias en la diversidad de coleópteros entre los cojines de musgo y el suelo forestal cercano, pero proporciona una base para seguir estudiando el tema.

- La abundancia y riqueza de taxones son mayores en las trampas pitfall del suelo del bosque que las adyacentes a musgos aislados, pero estas diferencias no son estadísticamente significativas.
- Los cambios temporales en los ensambles de Coleópteros tampoco se demostraron de forma concluyente. La abundancia y la riqueza de taxones fueron mayores al inicio del estudio durante la transición entre el otoño y el verano, descendieron a un nivel moderado durante el mes siguiente y luego se redujeron de manera importante durante el invierno, pero las diferencias en diversidad no resultaron estadísticamente significativas.
- Las trampas pitfall interiores y las cajas W-C recolectaron algunos taxones diferentes entre sí, pero con niveles similares de diversidad, mientras que las trampas de emergencia recolectaron muy pocos especímenes y con una diversidad significativamente menor que los otros dos métodos de muestreo de musgos.
- Este estudio es la investigación más larga sobre Coleoptera en la región de Aysén y es el primero en examinar específicamente las relaciones entre briófitas y Coleoptera en la Patagonia. Proporciona datos valiosos sobre cuales especies están presentes y en qué abundancias en una zona de bosque templado lluvioso poco impactada y raramente estudiada, y muchos taxones de este estudio no han sido registrados de la región previamente en publicaciones. Algunos taxones se recolectaron predominantemente en asociación con cojines de musgo, lo que apoyará estudios futuros que permitan entender mejor sus historias naturales y el alcance de sus relaciones con los musgos.
- Un taxón mostró un sorprendente aumento de abundancia y/o actividad durante el invierno y es morfológicamente distintivo, mientras que varios otros taxones fueron difíciles de identificar que pueden no estar descritos, todos los cuales merecen un estudio más detallado.

- Los próximos trabajos, en los que se utilizarán los datos de un año corriente, pueden arrojar luz sobre otros patrones de actividad atípicos y permitirán un análisis más completo de si existen realmente diferencias en la diversidad de Coleópteros que se encuentran en los cojines de musgo y en el suelo del bosque, y de cómo cambia esa diversidad con el tiempo.

Tablas:

Tabla 1: El número total de especímenes recolectados de cada género y los números de especímenes recolectados por cada método de muestreo

Género	Total	Colectado de O	Colectado de I	Colectado de W-C	Colectado de E
<i>Ceroglossus</i>	353	351	2		
<i>Paractium</i>	96	11	3	82	
<i>Cheilocolpus</i>	92	35	45	12	
<i>Achilia</i>	33	6		27	
<i>Casellius</i>	25	14	10	1	
<i>Silusa</i>	17	2	2	13	
<i>Smicrus</i>	15	3		12	
<i>Medon</i>	13	1		12	
Oxypodini gen. 1	13	8	5		
<i>Ophioglossa</i>	11	3	1	7	
<i>Scydmaenus</i>	9	3		6	
<i>Thinodromus</i>	9	5	3	1	
<i>Baeocera</i>	8	5	2	1	
<i>Nomimocerus</i>	8	3		5	
<i>Chiliotis</i>	7	4			3
<i>Deromecus</i>	7	1		5	1
<i>Sericoides</i>	7	3			4
<i>Leptusa</i>	6	1	2	3	
<i>Neocamiarus</i>	6	3	1	2	
<i>Xenomma</i>	6			6	
<i>Bolitochara</i>	4	4			
<i>Dasydema</i>	4		2		2
<i>Phloepora</i>	4	3			1
<i>Apion</i>	3	1	1		1
<i>Hornius</i>	3		1		2

<i>Chrestomera</i>	2	1		1	
<i>Ericmodes</i>	2	1		1	
<i>Gnathotrupes</i>	2				2
<i>Leucotachinus</i>	2		2		
<i>Lordithon</i>	2			2	
<i>Spanioda</i>	2		2		
<i>Tyropsis</i>	2			2	
<i>Abropus</i>	1	1			
<i>Blepharymenus</i>	1	1			
<i>Dalminiastes</i>	1			1	
<i>Elodes</i>	1				1
Homalotini gen. 1	1	1			
Cyllodini gen. 1	1	1			
<i>Oligota</i>	1	1			
Omalini gen. 1	1		1		
<i>Orchesia</i>	1		1		
<i>Oxypoda</i>	1	1			
<i>Polylobus</i>	1	1			
<i>Stengita</i>	1		1		
Total	785	479	87	202	17

Tabla 2: Enumeración de los días correspondiente con cada bloque temporal del estudio, y el número de especímenes colectado en cada bloque con su resultante entropía Shannon y número efectivo de especies

Bloque temporal	Fecha (2022)	Número de especímenes	Entropía de Shannon	Número efectivo de especies
A	Feb 11-25	332	1.179	3.251
B	Feb 26- Mar 12	98	1.249	3.487
C	Mar 13-27	78	1.901	6.693
D	Mar 28- Apr 11	16	1.84	6.297
E	Apr 12-26	19	2.306	10.034

F	Apr 27- May 11	3	0.637	1.891
G	May 12-26	5	0.95	2.586
H	May 27- Jun 10	4	0.693	2.000
I	Jun 11-25	12	1.31	3.706
J	Jun 26- Jul 14	5	0.5	1.649

Tabla 3: El número de especímenes recolectado por cada trampa con su resultante entropía Shannon y número efectivo de especies.

Trampa	Número de especímenes	Entropía de Shannon	Número de especies efectivo
120	80	1.353	3.869
50	72	1.042	2.835
10	66	1.042	2.835
100	61	0.977	2.656
5W-C	46	2.326	10.237
20	40	0.992	2.697
80	40	1.183	3.264
8W-C	38	1.201	3.323
60	37	1.104	3.016
90	37	0.963	2.620
30	35	1.516	4.554
4W-C	31	1.628	5.094
3W-C	19	1.923	6.841
40	17	1.282	3.604
6W-C	17	1.869	6.482
2W-C	15	1.969	7.164
1W-C	13	1.631	5.109
1I	12	1.583	4.870
2I	12	1.748	5.743
5I	12	1.589	4.899

6I	12	0.721	2.056
10I	12	0.824	2.280
9W-C	11	1.034	2.812
10W-C	9	1.427	4.166
9I	8	1.074	2.927
4I	6	1.792	6.001
2E	5	1.332	3.789
3I	5	0.95	2.586
12I	5	1.332	3.789
5E	3	0.637	1.891
8I	3	0.637	1.891
12W-C	3	1.099	3.001
3E	2	0.693	2.000
6E	2	0.693	2.000
10E	2	0.693	2.000
12E	2	0.693	2.000
9E	1	0	1.000
1E	0	N/A	N/A
4E	0	N/A	N/A
8E	0	N/A	N/A

Tabla 4a: Resultados de una ANOVA de una vía comparando la biodiversidad recolectada por distintos métodos de muestreo

Variable	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Promedio de cuadrados	Valor F	Pr(>F)
Tipo.Trampa	3	50.2	16.733	7.07	0.000848
Residuales	33	78.11	2.367		

Tabla 4b: Resultados de una prueba Tukey's HSD de la ANOVA de Tabla 5a. Celdas destacadas en verde indican una diferencia significativa entre la diversidad capturada por los métodos comparados.

Comparacion	diff	lwr	upr	p adj
I:E	1.607	-0.444	3.658	0.168
O:E	1.098	-0.953	3.149	0.479
W-C:E	3.326	1.275	5.377	0.00061
O:I	-0.509	-2.37	1.352	0.88
W-C:I	1.719	-0.142	3.58	0.0788
W-C:O	2.228	0.367	4.089	0.0139

Tabla 5: Las especies y morfotipos del estudio separados por familia y subfamilia

Familia	Subfamilia	Genero	Especies
Brentidae	Apioninae	<i>Apion</i>	<i>sp.1</i>
Carabidae	Broscinae	<i>Cascellius</i>	<i>gravesii</i>
	Carabinae	<i>Ceroglossus</i>	<i>buqueti</i>
		<i>Ceroglossus</i>	<i>chilensis</i>
		<i>Ceroglossus</i>	<i>suturalis</i>
	Harpalinae	<i>Abropus</i>	<i>carnifex</i>
Chrysomelidae	Spilopyrinae	<i>Hornius</i>	<i>sulcifrons</i>
Cryptophagidae	Cryptophaginae	<i>Chiliotis</i>	<i>sp.1</i>
Curculionidae	Enteminae	<i>Dasydema</i>	<i>hirtella</i>
	Scolitinae	<i>Gnathotrupes</i>	<i>sp.1</i>
Elateridae	Elaterinae	<i>Deromecus</i>	<i>sp.1</i>
		<i>Deromecus</i>	<i>sp.2</i>

		<i>Deromecus</i>	<i>sp.3</i>
Erotylidae	Cryptophilinae	<i>Stengita</i>	<i>sp.1</i>
Leiodidae	Camiarinae	<i>Neocamiarus</i>	<i>kuscheli</i>
Melandryidae	Melandryinae	<i>Orchesia</i>	<i>picta</i>
Nitidulidae	Nitidulinae	<i>Cyllodini gen. 1</i>	<i>sp.1</i>
Protocucujidae		<i>Ericmodes</i>	<i>tarsalis</i>
Ptiliidae	Acrotrichinae	<i>Smicrus</i>	<i>sp.1</i>
	Acrotrichinae	<i>Smicrus</i>	<i>sp.2</i>
	Acrotrichinae	<i>Smicrus</i>	<i>sp.3</i>
Scarabaeidae	Melolonthinae	<i>Sericoides</i>	<i>sp.1</i>
Scirtidae	Scirtinae	<i>Elodes</i>	<i>sp.1</i>
Staphylinidae	Aleocharinae	<i>Blepharymenus</i>	<i>sp.1</i>
		<i>Bolitochara</i>	<i>sp.1</i>
		<i>Bolitochara</i>	<i>sp.2</i>
		<i>Dasymera</i>	<i>tuberculata</i>
		<i>Homalotini gen. 1 aff.</i> <i>Leptusa</i>	<i>sp.1</i>
		<i>Leptusa</i>	<i>aff. parallela</i>
		<i>Oligota</i>	<i>sp.1</i>
		<i>Ophioglossa</i>	<i>sp.1</i>
		<i>Oxypoda</i>	<i>sp.1</i>
		<i>Oxypodini gen.1</i>	<i>sp.1</i>
		<i>Phloepora</i>	<i>sp.1</i>
		<i>Polylobus</i>	<i>sp.1</i>
		<i>Silusa</i>	<i>sp.1</i>
		<i>Spanioda</i>	<i>sp.1</i>
		<i>Xenomma</i>	<i>sp.1</i>
	Habrocerinae	<i>Nomimocerus</i>	<i>peckorum</i>
	Mycetoporinae	<i>Lordithon</i>	<i>sp.1</i>

	Omaliinae	<i>Omaliini gen.1 aff. Omaliopsis</i>	<i>sp.1</i>
	Oxytelinae	<i>Thinodromus</i>	<i>sp.1</i>
	Paederinae	<i>Medon</i>	<i>vittatipennis</i>
	Pselaphinae	<i>Achilia</i>	<i>sp.1</i>
		<i>Achilia</i>	<i>sp.2</i>
		<i>Achilia</i>	<i>sp.3</i>
		<i>Achilia</i>	<i>sp.4</i>
		<i>Achilia</i>	<i>sp.5</i>
		<i>Chrestomera</i>	<i>sp.1</i>
		<i>Dalminiastes</i>	<i>aff. kuscheli</i>
		<i>Paractium</i>	<i>aff. nigrum</i>
		<i>Tyropsis</i>	<i>sp.1</i>
	Scaphidiinae	<i>Baeocera</i>	<i>sp.1</i>
		<i>Baeocera</i>	<i>sp.2</i>
	Scydmaeninae	<i>Scydmaenus</i>	<i>sp.1</i>
	Staphylininae	<i>Cheilocolpus</i>	<i>sp.1</i>
	Tachyporinae	<i>Leucotachinus</i>	<i>sp.1</i>

Tabla 6: Los números de especímenes de cada género colectados de trampas pitfall durante cada bloque temporal del estudio

Género	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
<i>Abropus</i>	1									
<i>Achilia</i>	2	1	1		2					
<i>Apion</i>	1			1						
<i>Baeocera</i>	3	2	2							
<i>Blepharymenus</i>	1									
<i>Bolitochara</i>	2					2				
<i>Cascellius</i>	11	6	4	2	1					
<i>Ceroglossus</i>	245	65	36	6	1					
<i>Cheilocolpus</i>	31	15	17	2	6	1	3	2	3	

<i>Chiliotis</i>	3	1							
<i>Chrestomera</i>					1				
Cyllodini gen. 1			1						
<i>Dasydema</i>		2							
<i>Dasymera</i>	4		1	1					
<i>Deromecus</i>	1								
<i>Ericmodes</i>	1								
Homalotini gen. 1		1							
<i>Hornius</i>	1								
<i>Leptusa</i>	1	2							
<i>Leucotachinus</i>		1			1				
<i>Medon</i>			1						
<i>Neocamiarus</i>	1				1			2	
<i>Nomimocerus</i>			2		1				
<i>Oligota</i>	1								
Omaliini gen. 1			1						
<i>Ophioglossa</i>	1		1	1	1				
<i>Orchesia</i>									1
<i>Oxypoda</i>			1						
Oxypodini gen. 1			1			1	2	5	4
<i>Paractium</i>	14								
<i>Phloepora</i>	1		2						
<i>Polylobus</i>	1								
<i>Scydmaenus</i>			3						
<i>Sericoides</i>		1	1		1				
<i>Silusa</i>		1	1	2					
<i>Smicrus</i>			2		1				
<i>Spanioda</i>	1				1				
<i>Stengita</i>	1								
<i>Thinodromus</i>	3			1	1	1		2	

Tabla 7: Resultados de una ANOVA de medidas repetidas comparando la biodiversidad recolectada durante distintos bloques temporales por diferentes clases de trampas pitfall (O, I, o datos combinados)

Variable	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Promedio de cuadrados	Valor F	Pr(>F)
Bloque temporal	9	99.2	11.02		
Bloque temporal: Tratamiento	2	9.551	4.776	2.842	0.0846
Residuales	18	30.252	1.681		

Referencias Capítulo 1

Abraham, Shalin, Michael J. Somers, and Steven L. Chown. "Seasonal, Altitudinal and Host Plant-Related Variation in the Abundance of Aphids (Insecta, Hemiptera) on Sub-Antarctic Marion Island." *Polar Biology* 34, no. 4 (April 2011): 513–20. <https://doi.org/10.1007/s00300-010-0905-x>.

Amos, T. G., and F. L. Waterhouse. "Phasic Behaviour Shown by Two *Carpophilus* Species (Coleoptera, Nitidulidae) in Various Humidity Gradients and Its Ecological Significance." *Oikos* 18, no. 2 (1967): 345. <https://doi.org/10.2307/3565110>.

Andrew, N. R., L. Rodgerson, and M. Dunlop. "Variation in Invertebrate-Bryophyte Community Structure at Different Spatial Scales along Altitudinal Gradients: Invertebrate-Bryophyte Community Structure along Altitudinal Gradients." *Journal of Biogeography* 30, no. 5 (May 2003): 731–46. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00849.x>.

Arias, Elizabeth T., Barry J. Richardson, and Mario Elgueta. "The Canopy Beetle Faunas of Gondwanan Element Trees in Chilean Temperate Rain Forests." *Journal of Biogeography* 35, no. 5 (May 2008): 914–25. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01837.x>.

Arroyo, Mary T. Kalin, Juan J. Armesto, and Richard B. Primack. "Community Studies in Pollination Ecology in the High Temperate Andes of Central Chile II. Effect of Temperature on Visitation Rates and Pollination Possibilities." *Plant Systematics and Evolution* 149, no. 3–4 (1985): 187–203. <https://doi.org/10.1007/BF00983305>.

Barrantes, Gilbert, and Luis Sandoval. "Conceptual and Statistical Problems Associated with the Use of Diversity Indices in Ecology." *Revista de Biología Tropical* 57, no. 3 (August 31, 2008). <https://doi.org/10.15517/rbt.v57i3.5467>.

Barriga, Juan Enrique. "Familias de Coleopteras Presentes En Chile," November 13, 2009. http://www.coleoptera-neotropical.org/paginas/1_HOME_PAGE/Oicono/Ch-famicono.html.

Battán Horenstein, M., and A. X. Linhares. "Seasonal Composition and Temporal Succession of Necrophagous and Predator Beetles on Pig Carrion in Central Argentina." *Medical and Veterinary Entomology* 25, no. 4 (December 2011): 395–401. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2915.2011.00969.x>.

Belshaw, Robert, and Barry Bolton. "A Survey of the Leaf Litter Ant Fauna in Ghana, West Africa (Hymenoptera: Formicidae)." *Journal of Hymenoptera Research* 3 (1994): 5–16.

Boetzl, Fabian A., Elena Ries, Gudrun Schneider, and Jochen Krauss. "It's a Matter of Design—How Pitfall Trap Design Affects Trap Samples and Possible Predictions." *PeerJ* 6 (June 25, 2018): e5078. <https://doi.org/10.7717/peerj.5078>.

Bohac, Jaroslav, and Ales Bezdek. "Staphylinid Beetles (Coleoptera, Staphylinidae) Recorded by Pitfall and Light Trapping in Mrtvy Luh Peat Bog." *Silva Gabreta* 10 (2002): 141–50.

Bokhorst, Stef, David A. Wardle, Marie-Charlotte Nilsson, and Michael J. Gundale. "Impact of Understorey Mosses and Dwarf Shrubs on Soil Micro-Arthropods in a Boreal Forest Chronosequence." *Plant and Soil* 379, no. 1–2 (June 2014): 121–33. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2055-3>.

Booth, R. G., and M. B. Usher. "Arthropod Communities in a Maritime Antarctic Moss-Turf Habitat: Effects of the Physical and Chemical Environment." *The Journal of Animal Ecology* 53, no. 3 (October 1984): 879. <https://doi.org/10.2307/4665>.

Bouchard, Patrice, Yves Bousquet, Anthony E. Davies, Miguel A. Alonso-Zarazaga, John F. Lawrence, Chris H. C. Lyal, Alfred F. Newton, et al. "Family-Group Names in Coleoptera (Insecta)." *ZooKeys*, no. 88 (2011): 1. <https://doi.org/10.3897/zookeys.88.807>.

Božanić, Bojana, Zbyněk Hradílek, Ondřej Machač, Václav Pižl, František Štáhlavský, Jana Tufová, and Adam Véle. "Factors Affecting Invertebrate Assemblages in Bryophytes of the Litovelské Luhy National Nature Reserve, Czech Republic," (June 2013), 11.

Brown, Grant R., and Iain M. Matthews. "A Review of Extensive Variation in the Design of Pitfall Traps and a Proposal for a Standard Pitfall Trap Design for Monitoring Ground-active Arthropod Biodiversity." *Ecology and Evolution* 6, no. 12 (June 2016): 3953–64. <https://doi.org/10.1002/ece3.2176>.

Brown, V. K. 1991. The effects of changes in habitat structure during succession in terrestrial communities. In: Bell, S. S., McCoy, E. D., and Mushinsky, H. R. (eds.) *Habitat Structure*, Volume 8. Springer, The Hague, The Netherlands, pp. 141-168.

Buchholz, Sascha, and Karsten Hannig. "Do Covers Influence the Capture Efficiency of Pitfall Traps?" *European Journal of Entomology* 106, no. 4 (November 20, 2009): 667–71. <https://doi.org/10.14411/eje.2009.083>.

Burner, Ryan C., Tone Birkemoe, Jens Åström, and Anne Sverdrup-Thygeson. "Flattening the Curve: Approaching Complete Sampling for Diverse Beetle Communities." *Insect Conservation and Diversity*, October 25, 2021, icad.12540. <https://doi.org/10.1111/icad.12540>.

Chao, Anne, and Tsung-Jen Shen. "Nonparametric Estimation of Shannon's Index of Diversity When There Are Unseen Species in Sample." *Environmental and Ecological Statistics* 10, no. 4 (2003): 429–43. <https://doi.org/10.1023/A:1026096204727>.

Chown, S.L. "Habitat Use and Diet as Biogeographic Indicators for Subantarctic Ectemnorhini (Coleoptera: Curculionidae)." *Antarctic Science* 1, no. 1 (March 1989): 23–30. <https://doi.org/10.1017/S0954102089000052>.

Chown, S. L. "A Preliminary Analysis of Weevil Assemblages in the Sub-Antarctic: Local and Regional Patterns." *Journal of Biogeography* 19 (1992): 87. <https://doi.org/10.2307/2845622>.

Chown, S. L. "Bryophagy in Lagriidae (Coleoptera) from the Drakensberg, South Africa." *The Coleopterists Bulletin* 47, no. 2 (1993a): 128–29.

Chown, S. L. "Desiccation Resistance in Six Sub-Antarctic Weevils (Coleoptera: Curculionidae): Humidity as an Abiotic Factor Influencing Assemblage Structure." *Functional Ecology* 7, no. 3 (1993b): 318. <https://doi.org/10.2307/2390211>.

Chown, S, and C Klok. "Habitat Use, Diet and Body Size of Heard Island Weevils." *Polar Biology* 24, no. 9 (September 1, 2001): 706–12. <https://doi.org/10.1007/s003000100281>.

Chown, S. L., and C. H. Scholtz. "Biology and Ecology of the *Dusmoecetes* Jeannel (Col. Curculionidae) Species Complex on Marion Island." *Oecologia* 80, no. 1 (March 1989): 93–99. <https://doi.org/10.1007/BF00789937>.

Chown, S. L., and M. van Drimmelen. "Water Balance and Osmoregulation in Weevil Larvae (Coleoptera: Curculionidae: Brachycerinae) from Three Different Habitats on Sub-Antarctic Marion Island." *Polar Biology* 12, no. 5 (October 1992): 527–32. <https://doi.org/10.1007/BF00238192>.

Coddington, Jonathan A., Ingi Agnarsson, Jeremy A. Miller, Matjaž Kuntner, and Gustavo Hormiga. "Undersampling Bias: The Null Hypothesis for Singleton Species in Tropical Arthropod Surveys." *Journal of Animal Ecology* 78, no. 3 (May 2009): 573–84. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01525.x>.

Colwell, Robert K., and Jonathan A. Coddington. "Estimating Terrestrial Biodiversity through Extrapolation." *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 345, no. 1311 (July 29, 1994): 101–18. <https://doi.org/10.1098/rstb.1994.0091>.

CONAF. "Plan de Manejo 'Parque Nacional Laguna San Rafael,'" 2018. <https://bibliotecadigital.ciren.cl/bitstream/handle/20.500.13082/29371/PN%20Laguna%20San%20Rafael%202018.pdf?sequence=1&isAllowed=y>.

Costa-Silva, V, M D Grella, and P J Thyssen. "Optimized Pitfall Trap Design for Collecting Terrestrial Insects (Arthropoda: Insecta) in Biodiversity Studies." *Neotropical Entomology* 48, no. 1 (February 2019): 50–56. <https://doi.org/10.1007/s13744-018-0613-8>.

Crafford, J. E., and S. L. Chown. "Comparative Nutritional Ecology of Bryophyte and Angiosperm Feeders in a Sub-Antarctic Weevil Species Complex (Coleoptera: Curculionidae)." *Ecological Entomology* 16, no. 3 (August 1991): 323–29. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1991.tb00223.x>.

Csaszar, Peter, Attila Torma, Nikolett Galle-Szpisjak, Csaba Tolgyesi, and Robert Galle. "Efficiency of Pitfall Traps with Funnels and/or Roofs in Capturing Ground-Dwelling Arthropods." *European Journal of Entomology* 115 (January 29, 2018): 15–24. <https://doi.org/10.14411/eje.2018.003>.

Damaška, Albert. "Evolution, Biogeography and Systematics of Moss-Inhabiting Flea Beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Galerucinae)." *Univerzita Karlova*, 2019.

Damaška, Albert František, Alexander Konstantinov, and Martin Fikáček. "Multiple Origins of Moss-Inhabiting Flea Beetles (Coleoptera: Chrysomelidae): Molecular Phylogeny, Overview of Genera and a New Genus from Africa." *Zoological Journal of the Linnean Society* 196, no. 2 (October 7, 2022): 647–76. <https://doi.org/10.1093/zoolinlean/zlab112>.

Damaška, Albert, and Alexander Konstantinov. "A New Species of *Cangshanaltica* Konstantinov et al., a Moss-Inhabiting Flea Beetle from Thailand (Coleoptera: Chrysomelidae: Galerucinae: Alticini)." *Zootaxa* 4106, no. 2 (April 29, 2016): 93. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4107.1.7>.

Denton, Jonty. "The Water Beetles of North Hampshire." *Four Marks: Albion Ecology*, 2013.

Dominguez, Erwin. *Funciones y Servicios Ecosistémicos de Las Turberas En Magallanes*. 1st ed. Instituto de Investigaciones Agropecuarias, 2015. https://www.researchgate.net/publication/278849699_Funciones_y_servicios_ecosistemicos_de_las_turberas_en_Magallanes.

Douglas, Hume B., Alexander S. Konstantinov, Adam J. Brunke, Alexey G. Moseyko, Julie T. Chapados, Jackson Eyres, Robin Richter, et al. "Phylogeny of the Flea Beetles (Galerucinae: Alticini) and the Position of *Aulacothorax* Elucidated through Anchored Phylogenomics (Coleoptera: Chrysomelidae: Alticini)." *Systematic Entomology and Biogeography* 47, no. 1 (2021): 1–12. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syaa012>.

Systematic Entomology, March 3, 2023, syen.12582. <https://doi.org/10.1111/syen.12582>.

Driscoll, Don A. "Few Beetle Species Can Be Detected with 95% Confidence Using Pitfall Traps." *Austral Ecology* 35, no. 1 (February 2010): 13–23. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2009.02007.x>.

Drozd, Pavel, A. Dolny, Petr Kocarek, and Vitezslav Plasek. "Patterns of Abundance and Higher Taxa Composition of Moss Arthropod Association in Submountain and Mountain Forest Ecosystem." *Nowellia Bryologica* 38 (December 2009): 23–30.

Drozd, Pavel, Vitezslav Plasek, Petr Kocarek, A. Dolny, and M. Jasik. "Factors of Mosses – What the Bryobionts Prefer?" *Nowellia Bryologica* 34 (2007): 9–10.

Dudka, Irina O., and Katerina O. Romanenko. "Co-Existence and Interaction between Myxomycetes and Other Organisms in Shared Niches." *Acta Mycologica* 41, no. 1 (December 23, 2013): 99–112. <https://doi.org/10.5586/am.2006.014>.

Dybas, Henry S. "The Systematics, and Geographical and Ecological Distribution of *Ptiliopycna*, a Nearctic Genus of Parthenogenetic Featherwing Beetles (Coleoptera: Ptiliidae)." *American Midland Naturalist* 99, no. 1 (January 1978): 83. <https://doi.org/10.2307/2424935>.

Elgueta, Mario, Jose Mondaca, and Alejandro Vera. "Fauna de Coleópteros (Insecta: Coleoptera) del parque nacional Laguna San Rafael, Aysén-Chile" *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile*, 2002, 14.

Elgueta, Mario, Jaime Solervicens, and Patricia Estrada. "Estudio preliminar de coleópteros (Insecta: Coleoptera) asociados a musgos en Chile central." *Revista Chilena de Entomología* 49, no. 4 (March 31, 2023): 151–77. <https://doi.org/10.35249/rche.49.1.23.17>.

Englund, R. A. "Report for the 2002 Pacific Biological Survey, Bishop Museum, Austral Islands, French Polynesia Expedition to Raivavae and Rapa Iti." Honolulu: Bishop Museum. Contribution (2003-004).

Forman, Richard T. T. "Caloric Values of Bryophytes." *The Bryologist* 71, no. 4 (1968): 344. <https://doi.org/10.2307/3241119>.

Gaston, Kevin J., Tim M. Blackburn, Peter M. Hammond, and Nigel E. Stork. "Relationships between Abundance and Body Size: Where Do Tourists Fit?" *Ecological Entomology* 18, no. 4 (November 1993): 310–14. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1993.tb01106.x>.

Gerson, U. "Moss-arthropod associations." *The Bryologist*, 72 (1969): 495-500

Gerson, U. "Bryophytes and Invertebrates." In: Smith A. J. E. (Ed.): *Bryophyte Ecology*. Chapman & Hall

Ltd, 1982, 291-332.

Gillespie, Mark A. K., Tone Birkemoe, and Anne Sverdrup-Thygeson. "Interactions between Body Size, Abundance, Seasonality, and Phenology in Forest Beetles." *Ecology and Evolution* 7, no. 4 (February 2017): 1091–1100. <https://doi.org/10.1002/ece3.2732>.

Gimmel, Matthew L., and Richard A. B. Leschen. "Revision of the Genera of Picrotini (Coleoptera: Cryptophagidae: Cryptophaginae)." *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, June 21, 2022, 61–109. <https://doi.org/10.37520/aemnp.2022.006>.

Glime, J. M. "The Fauna: A Place to Call Home." Chapt. 1. In: Glime, J. M. *Bryophyte Ecology. Volume 2. Bryological Interaction*, 2017(a). <http://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology2/>.

Glime, J. M. "Invertebrates: Sponges, Gastrotrichs, Nemertean, and Flatworms." Chapt. 4-2. In: Glime, J. M. *Bryophyte Ecology. Volume 2. Bryological Interaction*, 2017(b).

Glime, J. M. "Invertebrates: Nematodes." Chapt. 4-3. In: Glime, J. M. *Bryophyte Ecology. Volume 2. Bryological Interaction*, 2017(c).

Glime, J. M. "Invertebrates: Annelids." Chapt. 4-4. In: Glime, J. M. *Bryophyte Ecology. Volume 2. Bryological Interaction*, 2017(d).

Glime, J. M. "Invertebrates: Rotifers." Chapt. 4-5. In: Glime, J. M. *Bryophyte Ecology. Volume 2. Bryological Interaction*, 2017(e).

Glime, J. M. "Invertebrates: Molluscs." Chapt. 4-8. In: Glime, J. M. *Bryophyte Ecology. Volume 2. Bryological Interaction*, 2017(f).

Glime, J. M. "Tardigrade Ecology." Chapt. 5-6. In: Glime, J. M. *Bryophyte Ecology. Volume 2. Bryological Interaction*, 2017(g).

Glime, J. M. "Onychophora." Chapt. 6-1. In: Glime, J. M. *Bryophyte Ecology. Volume 2. Bryological Interactions*, 2017(h).

Glime, J. M. "Arthropods: Harvestmen and pseudoscorpions." Chapt. 8. In: Glime, J. M. *Bryophyte Ecology. Volume 2. Bryological Interaction*, 2017(i).

Glime, J. M. "Arthropods: Crustacea – Copepoda and Cladocera." Chapt. 10-1. In: Glime, J. M. *Bryophyte Ecology. Volume 2. Bryological Interaction*, 2017(j).

Glime, J. M. "Aquatic insects: Biology." Chapt. 11-1. In: Glime, J. M. *Bryophyte Ecology. Volume 2. Bryological Interaction*, 2017(k).

Glime, J. M. "Aquatic Insects: Holometabola – Coleoptera, Suborder Adephaga." Chapt. 11-9. In: Glime, J. M. Bryophyte Ecology. Volume 2. Bryological Interaction, 2017(l).

Glime, J. M. "Aquatic Insects: Holometabola – Coleoptera, Suborder Polyphaga." Chapt. 11-10. In: Glime, J. M. Bryophyte Ecology. Volume 2. Bryological Interaction, 2017(m).

Glime, J. M. "Terrestrial Insects: Habitat and Adaptations." Chapt. 12-1. In: Glime, J. M. Bryophyte Ecology. Volume 2. Bryological Interaction, 2017(n).

Glime, J. M. "Terrestrial Insects: Holometabola – Coleoptera Biology and Ecology." Chapt. 12-9a. In: Glime, J. M. Bryophyte 1 Ecology. Volume 2. Bryological Interaction, 2017(o).

Glime, J. M. "Terrestrial Insects: Holometabola – Coleoptera Families." Chapt. 12-9b. In: Glime, J. M. Bryophyte Ecology. 1 Volume 2. Bryological Interaction, 2017(p).

Glime, J. M. "Terrestrial Insects: Holometabola – Coleoptera Families." Chapt. 12-9c. In: Glime, J. M. Bryophyte Ecology. Volume 2. Bryological Interaction, 2017(q).

Glime, J. M. and Lissner, J. "Arthropods: Arachnida – Spider Habitats." Chapt. 7-3. In: Glime, J. M. Bryophyte Ecology. Volume 2. Bryological Interaction, 2017.

Guénard, Benoit, and Andrea Lucky. "Shuffling Leaf Litter Samples Produces More Accurate and Precise Snapshots of Terrestrial Arthropod Community Composition." *Environmental Entomology* 40, no. 6 (December 1, 2011): 1523–29. <https://doi.org/10.1603/EN11104>.

Hackston, Mike. "Mikes Insect Keys - Keys for the Identification of British Staphylinidae." Accessed March 23, 2023. <https://sites.google.com/view/mikes-insect-keys/mikes-insect-keys/keys-for-the-identification-of-british-beetles-coleoptera/keys-for-the-identification-of-british-staphylinidae>.

Haines, William P., and J. Alan A. Renwick. "Bryophytes as Food: Comparative Consumption and Utilization of Mosses by a Generalist Insect Herbivore." *Entomologia Experimentalis et Applicata* 133, no. 3 (December 2009): 296–306. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2009.00929.x>.

Hansen, J. E., and T. R. New. "Use of Barrier Pitfall Traps to Enhance Inventory Surveys of Epigeic Coleoptera." *Journal of Insect Conservation* 9, no. 2 (June 2005): 131–36. <https://doi.org/10.1007/s10841-004-5537-4>.

Henson, W. R. "Laboratory Studies on the Adult Behavior of *Conophthorus Coniperdus* (Coleoptera: Scolytidae). IV. Responses to Temperature and Humidity." *Annals of the Entomological Society of America* 57, no. 1 (January 1, 1964): 77–85. <https://doi.org/10.1093/aesa/57.1.77>.

Ho, Jen-Zon, Pi-Hei Chiang, Chia-Hsiung Wu, and Ping-Shih Yang. "Life Cycle of the Aquatic Firefly *Luciola Ficta* (Coleoptera: Lampyridae)." *Journal of Asia-Pacific Entomology* 13, no. 3 (September 2010): 189–96. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2010.03.007>.

Horn, Scott. "Barrier Pitfall Traps Increase Captures of Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae) on Exposed Riverine Sediments." *European Journal of Entomology* 117 (February 10, 2020): 76–82. <https://doi.org/10.14411/eje.2020.008>.

Hopp, Philipp Werner, Edilson Caron, Richard Ottermanns, and Martina Roß-Nickoll. "Evaluating Leaf Litter Beetle Data Sampled by Winkler Extraction from Atlantic Forest Sites in Southern Brazil." *Revista Brasileira de Entomologia* 55, no. 2 (June 2011): 253–66. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262011000200017>.

Hunt, Toby, Johannes Bergsten, Zuzana Levkanicova, Anna Papadopoulou, Oliver St. John, Ruth Wild, Peter M. Hammond, et al. "A Comprehensive Phylogeny of Beetles Reveals the Evolutionary Origins of a Superradiation." *Science* 318, no. 5858 (December 21, 2007): 1913–16. <https://doi.org/10.1126/science.1146954>.

Hyvärinen, Esko, Jari Kouki, and Petri Martikainen. "A Comparison of Three Trapping Methods Used to Survey Forest-Dwelling Coleoptera." *European Journal of Entomology* 103, no. 2 (April 6, 2006): 397–407. <https://doi.org/10.14411/eje.2006.054>.

Igondová, Erika, and Oto Majzlan. "Assemblages of Ground Beetles (Carabidae, Coleoptera) in Peatland Habitat, Surrounding Dry Pine Forests and Meadows." *Folia Oecologica* 42, no. 1 (2015): 21–28.

Ivanov, Kaloyan, and Joe Keiper. "Effectiveness and Biases of Winkler Litter Extraction and Pitfall Trapping for Collecting Ground-Dwelling Ants in Northern Temperate Forests." *Environmental Entomology* 38, no. 6 (December 1, 2009): 1724–36. <https://doi.org/10.1603/022.038.0626>.

Jerez, V. y C. Muñoz-Escobar. "Coleópteros y otros insectos asociados a turberas del páramo magallánico en la Región de Magallanes, Chile." Cap. 7 p. 199 - 224. En: E. Domínguez y D. Vega Valdés (eds.). *Funciones y servicios ecosistémicos de las turberas en Magallanes*. Instituto de Investigaciones Agropecuarias, 2015.

Johnson, P.J. "Byrrhidae Latreille 1804." En: Arnett, R.H. Jr., Thomas, M.C., Skelley, P.E. & Frank, J.H. (Eds.), *American Beetles*. Volume 2. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea. CRC Press, Boca Raton, Florida, (2002) pp. 113–116.

Jost, Lou. "Entropy and Diversity." *Oikos* 113, no. 2 (May 2006): 363–75. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>.

Jost, Lou. "What Do We Mean by Diversity? The Path towards Quantification." *Mètode Science Studies Journal* 9 (2019): 55–61.

Kassambara, A. `_ggpubr: 'ggplot2' Based Publication Ready Plots_`. R package version 0.6.0, <<https://CRAN.R-project.org/package=ggpubr>>, 2023.

Kinchin, Ian M. "The Moss Fauna 3: Arthropods." *Journal of Biological Education* 24, no. 2 (June 1990): 93–99. <https://doi.org/10.1080/00219266.1990.9655117>.

Kirichenko-Babko, Marina, Yaroslav Danko, Anna Musz-Pomorksa, Marcin K. Widomski, and Roman Babko. "The Impact of Climate Variations on the Structure of Ground Beetle (Coleoptera: Carabidae) Assemblage in Forests and Wetlands." *Forests* 11, no. 10 (October 8, 2020): 1074. <https://doi.org/10.3390/f11101074>

Kishimoto-Yamada, Keiko, and Takao Itioka. "How Much Have We Learned about Seasonality in Tropical Insect Abundance since Wolda (1988)?: Seasonality in Tropical Insect Abundance." *Entomological Science* 18, no. 4 (October 2015): 407–19. <https://doi.org/10.1111/ens.12134>.

Kissinger, David G. "Review of Apioninae of Chile (Coleoptera: Curculionoidea: Apionidae)." *The Coleopterists Bulletin* 59, no. 1 (March 2005): 71–90. [https://doi.org/10.1649/0010-065X\(2005\)059\[0071:ROAOCC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1649/0010-065X(2005)059[0071:ROAOCC]2.0.CO;2).

Konstantinov, Alexander, Maria Lourdes Chamorro, K. D. Prathapan, Si-Qin Ge, and Xing-Ke Yang. "Moss-Inhabiting Flea Beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Galerucinae: Alticini) with Description of a New Genus from Cangshan, China." *Journal of Natural History* 47, no. 37–38 (October 1, 2013): 2459–77. <https://doi.org/10.1080/00222933.2012.763068>.

Konstantinov, Alexander S, Adelita Maria Linzmeier, Sonja J Scheffer, and Matthew L Lewis. "Moss-Inhabiting Flea Beetles of the West Indies I: New Species of *Borinken* Konstantinov and Konstantinova and *Kiskeya* Konstantinov and Chamorro-Lacayo (Coleoptera: Chrysomelidae: Galerucinae: Alticini) from Puerto Rico." *Insecta Mundi*, no. 771 (May 2020): 1–12.

Konstantinov, Alexander S., and Catherine N. Duckett. "New Species of *Clavicornaltica* Scherer (Coleoptera: Chrysomelidae) from Continental Asia." *Zootaxa* 1037, no. 1 (August 19, 2005): 49. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1037.1.5>.

Konstantinov, Alexander S., Adelita M. Linzmeier, and Vilma P. Savini. "*Stevenaltica*, a New Genus of Moss and Leaf-Litter Inhabiting Flea Beetles from Bolivia (Coleoptera: Chrysomelidae: Galerucinae: Alticini)." *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 116, no. 2 (April 2014): 159–71. <https://doi.org/10.4289/0013-8797.116.2.159>.

Konstantinov, Alexander S., and Maria Lourdes Chamorro-Lacayo. "A New Genus of Moss-Inhabiting Flea Beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) from the Dominican Republic." *The Coleopterists Bulletin* 60, no. 4 (December 29, 2006): 275–90. [https://doi.org/10.1649/0010-065X\(2006\)60\[275:ANGOMF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1649/0010-065X(2006)60[275:ANGOMF]2.0.CO;2).

Krell, Frank-Thorsten. "Parataxonomy vs. Taxonomy in Biodiversity Studies – Pitfalls and Applicability of 'Morphospecies' Sorting." *Biodiversity and Conservation* 13, no. 4 (April 2004): 795–812. <https://doi.org/10.1023/B:BIOC.0000011727.53780.63>.

Krell, Frank-Thorsten, Arthur Y.C. Chung, Emma DeBoise, Paul Eggleton, Alessandro Giusti, Kelly Inward, and Sylvia Krell-Westerwalbesloh. "Quantitative Extraction of Macro-Invertebrates from Temperate and Tropical Leaf Litter and Soil: Efficiency and Time-Dependent Taxonomic Biases of the Winkler Extraction." *Pedobiologia* 49, no. 2 (March 2005): 175–86. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2004.10.005>.

Larraín, Juan. "Musgos de Chile." Accessed March 23, 2023. <https://www.musgosdechile.cl/musgos.html>.

Larraín, Juan. "The Mosses (Bryophyta) of Capitán Prat Province, Aisén Region, Southern Chile." *PhytoKeys* 68 (August 16, 2016): 91–116. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.68.9181>.

Lawrence, John, and Adam Slipinski. "Australian Beetles Volume 1." Collingwood VIC Australia: CSIRO publishing, 2013.

Lawrence, John F., Adam Slipinski, Olaf Jäger, and Andreas Putz. "The Australian Byrrhinae (Coleoptera: Byrrhidae) with Descriptions of New Genera and Species." *Zootaxa* 3745, no. 3 (December 2013): 301–29. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3735.3.1>.

Leschen, Richard A. B., and Ivan Löbl. "Phylogeny and Classification of Scaphisomatini (Staphylinidae: Scaphidiinae) with Notes on Mycophagy, Termitophily, and Functional Morphology." *The Coleopterists Bulletin* 59, no. sp3 (December 2005): 1–63. [https://doi.org/10.1649/0010-065X\(2005\)059\[0001:PACOSS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1649/0010-065X(2005)059[0001:PACOSS]2.0.CO;2).

Leonardo, Aurelian, and Marinescu Mariana. "The Genus *Donacia* Fabricius 1775 (Coleoptera: Chrysomelidae) in Romania." *Studii Şi Comunicări. Ştiinţele Naturii* 26, no. 1 (2010): 4.

Lindroth, C. H. "Coleoptera – Carabidae." *Handbooks for the Identification of British insects*, volume 4, part 2. Royal Entomological Society, London, 1974, 148 pp.

Lindroth, C. H. "The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark." *Fauna Entomologica Scandinavica* 15 (1985): 54.

Linzmeier, Adelita M., and Alexander S. Konstantinov. "Moss Inhabiting Flea Beetles (Coleoptera: Alticini) of the West Indies II: *Menudos*, a New Genus from Puerto Rico and Description of Methods to Collect Moss Inhabiting Flea Beetles." *Zootaxa* 4786, no. 1 (May 29, 2020): 1–22. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4786.1.1>.

Longton, R.E. "The role of bryophytes and lichens in terrestrial ecosystems." In: Bates, J.W. & Farmer, A.M. (eds.). *Bryophytes and Lichens in a Changing Environment*. Clarendon press, Oxford, (1992): 32–75.

Ľuptáčík, Peter, Peter Čuchta, Patrícia Jakšová, Dana Miklisová, Ľubomír Kováč, and Juha M. Alatalo. "Cushion Plants Act as Facilitators for Soil Microarthropods in High Alpine Sweden." *Biodiversity and Conservation* 30, no. 11 (September 2021): 3243–64. <https://doi.org/10.1007/s10531-021-02247-y>.

Mahon, Michael B., Kaitlin U. Campbell, and Thomas O. Crist. "Effectiveness of Winkler Litter Extraction and Pitfall Traps in Sampling Ant Communities and Functional Groups in a Temperate Forest." *Environmental Entomology* 46, no. 3 (June 2017): 470–79. <https://doi.org/10.1093/ee/nvx061>.

Matthey, W. "Observations sur *Crenitis punctatostriata* (Letzn.) (Col., Hydrophilidae) dans les tourbières jurassiennes: Comportement reproducteur, cycle de développement et facteurs de mortalité des adultes." *Bull. Soc. Entomol. Suisse* 50 (1977): 299-306.

Mazerolle, Marc J. AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). R package version 2.3-1. <https://cran.r-project.org/package=AICcmodavg>, 2020.

McKenna, Duane D., Seungwan Shin, Dirk Ahrens, Michael Balke, Cristian Beza-Beza, Dave J. Clarke, Alexander Donath, et al. "The Evolution and Genomic Basis of Beetle Diversity." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116, no. 49 (December 3, 2019): 24729–37. <https://doi.org/10.1073/pnas.1909655116>.

Minor, M. A., A. B. Babenko, S. G. Ermilov, A. A. Khaustov, and O. L. Makarova. "Effects of Cushion Plants on High-Altitude Soil Microarthropod Communities: Cushions Increase Abundance and Diversity of Mites (Acari), but Not Springtails (Collembola)." *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 48, no. 3 (August 2016): 485–500. <https://doi.org/10.1657/AAAR0015-064>.

Moroni, B. J. "Addenda y Corrigenda al Elenco Sistemático, Sinonímico y Distribución de Coleópteros Acuáticos Chilenos." *Revista Chilena de Entomología*, 1985. http://www.insectachile.cl/rchen/pdfs/1985v12/Moroni_1985b.pdf.

Morrone, Juan J. "Biogeographical Regionalisation of the Andean Region." *Zootaxa* 3936, no. 2 (March 19, 2015): 207. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3936.2.3>.

Morrone, Juan J. "Evolutionary Biogeography of the Andean Region". CRC Biogeography Series. Boca Raton: Taylor and Francis, 2018.

Muller, Frank. "An Updated Checklist of the Mosses of Chile." *Archive for Bryology* 58 (2009).

Muñoz-Escobar, Christian, and Viviane Jerez. "Diversidad y Composición de Coleópteros Del Parque Nacional Bernardo O'Higgins (Región de Magallanes, Chile)." *Bosque (Valdivia)* 38, no. 2 (2017): 285–97. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002017000200006>.

Nelson, B. "Species Inventory for Northern Ireland: Aquatic Coleoptera." Ulster Museum, Belfast, 1996, 36 p.

Nolte, Ulrike. "Seasonal Dynamics of Moss-Dwelling Chironomid Communities." *Hydrobiologia* 222, no. 3 (September 1991): 197–211. <https://doi.org/10.1007/BF00016159>.

Noriega, Jorge Ari, Ana M. C. Santos, Joaquín Calatayud, Sergio Chozas, and Joaquín Hortal. "Short and Long-Term Temporal Changes in the Assemblage Structure of Amazonian Dung Beetles." *Oecologia* 195, no. 3 (March 2021): 719–36. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04831-5>.

Ohgue, Takayuki, Yume Imada, Akira Armando Wong Sato, Juana Rosa Llacsahuanga Salazar, and Makoto Kato. "The First Insect-Induced Galls in Bryophytes." *Bryophyte Diversity and Evolution* 40, no. 1 (June 30, 2018): 1. <https://doi.org/10.11646/bde.40.1.1>.

Oksanen J, Simpson G, Blanchet F, Kindt R, Legendre P, Minchin P, O'Hara R, Solymos P, Stevens M, Szoecs E, Wagner H, Barbour M, Bedward M, Bolker B, Borcard D, Carvalho G, Chirico M, De Caceres M, Durand S, Evangelista H, FitzJohn R, Friendly M, Furneaux B, Hannigan G, Hill M, Lahti L, McGlenn D, Ouellette M, Ribeiro Cunha E, Smith T, Stier A, Ter Braak C, Weedon J. *_vegan: Community Ecology Package_*. R package version 2.6-4, 2022, <<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>>.

Owens, Brittany E., and Christopher E. Carlton. "'Berlese vs. Winkler': Comparison of Two Forest Litter Coleoptera Extraction Methods and the Ecoli (Extraction of Coleoptera in Litter) Protocol." *The Coleopterists Bulletin* 69, no. 4 (December 2015): 645–61. <https://doi.org/10.1649/0010-065X-69.4.645>.

Ponomarenko, Alexandr G. "Ecological Evolution of Beetles (Insecta: Coleoptera)." *Acta Zoologica Cracoviensia* 46 (August 30, 2002): 319–28.

Prathapan, K. D., and A. S. Konstantinov. "Descriptions of Eight New Species of *Phaelota* (Coleoptera: Chrysomelidae) with a New Generic Synonymy and a Key to Species of Indian Subcontinent." *Zootaxa* 1991, no. 1 (January 30, 2009): 1–27. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1991.1.1>.

Pütz, A. "II. Taxonomic Revision of the Genus *Cephalobyrrhus* Pic." *Wiener Coleopterologenverein*, 1998, 341–71.

Pyszko, Petr, Vítězslav Plášek, and Pavel Drozd. "Don't Eat Where You Sleep: Unexpected Diversity of Food Web for Beetles Feeding on Mosses." *Insect Conservation and Diversity* 14, no. 3 (May 2021): 325–34. <https://doi.org/10.1111/icad.12453>.

Pyszko, Petr, Martin Sigut, Martin Kostovcik, Pavel Drozd, and Jiri Hulcr. "High-Diversity Microbiomes in the Guts of Bryophagous Beetles (Coleoptera: Byrrhidae)." *European Journal of Entomology* 116 (November 26, 2019): 432–41. <https://doi.org/10.14411/eje.2019.044>.

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>, 2022.

Rastorfer, James R. "Caloric Values of Three Alaskan-Arctic Mosses." *The Bryologist* 79, no. 1 (1976): 76. <https://doi.org/10.2307/3241868>.

Reichle, David E. "The Temperature and Humidity Relations of Some Bog Pselaphid Beetles." *Ecology* 48, no. 2 (March 1967): 208–15. <https://doi.org/10.2307/1933102>.

Richardson, Barry J, and Elizabeth T Arias-Bohart. "Why so Many Apparently Rare Beetles in Chilean Temperate Rainforests?" *Revista Chilena de Historia Natural* 84, no. 3 (September 2011): 419–32. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2011000300009>.

Robinson D, Hayes A, Couch S. `_broom`: Convert Statistical Objects into Tidy Tibbles_. R package version 1.0.3, <<https://CRAN.R-project.org/package=broom>>, 2023.

RStudio Team. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, Boston, MA <http://www.rstudio.com/>, 2020.

Ruan, Yongying, Alexander S. Konstantinov, and Albert F. Damaška. "The Biology and Immature Stages of the Moss-Eating Flea Beetle *Cangshanaltica Fuanensis* Sp. Nov. (Coleoptera, Chrysomelidae, Galerucinae, Alticini), with Description of a Fan-Driven High-Power Berlese Funnel." *Insects* 11 (2020): 571. <https://doi.org/10.3390/insects11090571>.

Sabu, Thomas K., and Raj T. Shiju. "Efficacy of Pitfall Trapping, Winkler and Berlese Extraction Methods for Measuring Ground-Dwelling Arthropods in Moist-Deciduous Forests in the Western Ghats." *Journal of Insect Science* 10, no. 98 (July 2010): 1–17. <https://doi.org/10.1673/031.010.9801>.

Sakchoowong, W, S Nomura, K Ogata, and J Chanpaisaeng. "Comparison of Extraction Efficiency between Winkler and Tullgren Extractors for Tropical Leaf Litter Macroarthropods." *Thai Journal of Agricultural Science* 40 (January 2007): 97–105.

Sand-Jensen, Kaj, and Kathrine Jul Hammer. "Moss Cushions Facilitate Water and Nutrient Supply for Plant Species on Bare Limestone Pavements." *Oecologia* 170, no. 2 (October 2012): 305–12. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2314-z>.

Sarr, Amadou B., Benetti, Cesar João, Fernández-Díaz, Marta, and Garrido, Josefina. "The microhabitat preferences of water beetles in four rivers in Ourense province, Northwest Spain." *Limnetica*, no. 32 (June

15, 2013): 1–10. <https://doi.org/10.23818/limn.32.01>.

Shepard, WD, and Cheryl Barr. “Description of the Larva of *Atractelmis* (Coleoptera: Elmidae) and New Information on the Morphology, Distribution, and Habitat of *Atractelmis Wawona* Chandler.” *The Pan-Pacific Entomologist* 67, no. 3 (1991): 195–99.

Sipos, Jan, Albert Damaška, and Pavel Drozd. “Predation Risk for Insects Living in Moss Cushions: Comparison between Different Strata of Mountain Forest,” *Third International Bryological Meeting, 2009*.

Smith, V. R. “Notes on the Feeding of *Ectemnorhinus Similis* Waterhouse (Curculionidae) Adults on Marion Island.” *Oecologia* 29, no. 3 (1977): 269–73. <https://doi.org/10.1007/BF00345701>.

Smith, Joanne, Simon Potts, and Paul Eggleton. “Evaluating the Efficiency of Sampling Methods in Assessing Soil Macrofauna Communities in Arable Systems.” *European Journal of Soil Biology* 44, no. 3 (May 2008): 271–76. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2008.02.002>.

Solervicens Alessandrini, Jaime. *Coleópteros de la Reserva Nacional Río Clarillo, en Chile Central: taxonomía, biología y biogeografía, 2014*.

Solervicens Alessandrini, Jaime. “Description of Two New Species of *Microchaetes* Hope from Chile (Coleoptera: Byrrhidae).” *Revista Chilena Entomología*, no. 41 (2016): 11–21.

Solervicens Alessandrini, Jaime, and Mario Elgueta. “Nueva Especie de *Microchaetes* Hope (Coleoptera: Byrrhidae) de Chile Central, Con Datos de Distribucion y Clave para las especies Chilenas.” *Boletín Del Museo Nacional de Historia Natural, Chile*, no. 68 (1-2) (2019): 73–81.

Soudzilovskaia, Nadejda A., Peter M. van Bodegom, and Johannes H.C. Cornelissen. “Dominant Bryophyte Control over High-Latitude Soil Temperature Fluctuations Predicted by Heat Transfer Traits, Field Moisture Regime and Laws of Thermal Insulation.” Edited by Jennifer Schweitzer. *Functional Ecology* 27, no. 6 (December 2013): 1442–54. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12127>.

Spence, John R., and Jari K. Niemelä. “Sampling Carabid Assemblages With Pitfall Traps: the Madness and the Method” *The Canadian Entomologist* 126, no. 3 (June 1994): 881–94. <https://doi.org/10.4039/Ent126881-3>.

Spitzer, Karel, and Hugh V. Danks. “Insect Biodiversity of Boreal Peat Bogs.” *Annual Review of Entomology* 51, no. 1 (January 1, 2006): 137–61. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.51.110104.151036>.

Stork, Nigel E. “How Many Species of Insects and Other Terrestrial Arthropods Are There on Earth?” *Annual Review of Entomology* 63, no. 1 (January 7, 2018): 31–45. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-020117-043348>.

Strong, W.L. "Biased Richness and Evenness Relationships within Shannon–Wiener Index Values." *Ecological Indicators* 67 (August 2016): 703–13. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.03.043>.

Thukral, Ashwani K. "A Review on Measurement of Alpha Diversity in Biology." *Agricultural Research Journal* 54, no. 1 (2017): 1. <https://doi.org/10.5958/2395-146X.2017.00001.1>.

Timm, Anika, Tamar Dayan, Tal Levanof, and David Wrase. "Towards Combined Methods for Recording Ground Beetles: Pitfall Traps, Hand Picking and Sifting in Mediterranean Habitats of Israel." In XIII European Carabidologists Meeting, 13, 2007.

Varga, J. "Analysis of the Fauna of Protected Moss Species." *Biological Conservation* 59, no. 2–3 (1992): 171–73. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(92\)90578-B](https://doi.org/10.1016/0006-3207(92)90578-B).

Vennila, S., and D. Rajagopal. "Optimum Sampling Effort for Study of Tropical Ground Beetles (Carabidae: Coleoptera) Using Pitfall Traps." *Current Science* (00113891), July 25, 1999, 4.

Villagrán Moraga, Carolina. "Historia Biogeográfica de Las Briófitas de Chile." *Gayana. Botánica* 77, no. 2 (December 2020): 73–114. <https://doi.org/10.4067/S0717-66432020000200073>.

Ulyshen, Michael D., James Hanula, and Scott Horn. "Using Malaise Traps to Sample Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae)." *Canadian Entomology*, 2005.

Wallin, H., Lindeloew, A., Roos, P., and Holmer, M. "Strimmiga sammetsloeparen (*Chlaenius quadrisulcatus* (Paykull)) (Coleoptera: Carabidae) i norra Uppland - aktivitet, kaekslitage och alder. [The hairy ground beetle (*Chlaenius quadrisulcatus* (Paykull)) (Coleoptera: Carabidae) in central Sweden - activity, mandible wear and age.]" *Entomol. Tidskr.* 120(3)[1999]: 101-110.

Walton, D.W.H. "Cellulose Decomposition and Its Relationship to Nutrient Cycling at South Georgia." In: Siegfried, W.R., Condy, P.R., Laws, R.M. (eds) *Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs*. Springer, Berlin, Heidelberg, 1985. https://doi.org/10.1007/978-3-642-82275-9_27

Wardhaugh, Carl W. "The Importance of Flowers for Beetle Biodiversity and Abundance." In *Treetops at Risk*, edited by Margaret Lowman, Soubadra Devy, and T. Ganesh, 275–88. New York, NY: Springer New York, 2013. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-7161-5_27.

Wardhaugh, Carl W., Will Edwards, and Nigel E. Stork. "Variation in Beetle Community Structure across Five Microhabitats in Australian Tropical Rainforest Trees." Edited by Yves Basset and Thomas Crist. *Insect Conservation and Diversity* 6, no. 4 (July 2013): 463–72. <https://doi.org/10.1111/icad.12001>.

Weissling, Thomas J., and Robin M. Giblin-Davis. "Water Loss Dynamics and Humidity Preference of *Rhynchophorus Cruentatus* (Coleoptera: Curculionidae) Adults." *Environmental Entomology* 22, no. 1

(February 1, 1993): 93–98. <https://doi.org/10.1093/ee/22.1.93>.

Wickham, H. “ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis.” Springer-Verlag New York, 2016.

Wickham, H., Averick M, Bryan J, Chang W, McGowan LD, François R, Grolemund G, Hayes A, Henry L, Hester J, Kuhn M, Pedersen TL, Miller E, Bache SM, Müller K, Ooms J, Robinson D, Seidel DP, Spinu V, Takahashi K, Vaughan D, Wilke C, Woo K, Yutani H . “Welcome to the tidyverse.” *Journal of Open Source Software*, 4(43), 2019. doi:10.21105/joss.01686

Wolda, H. “Insect Seasonality: Why?” *Annual Review of Ecology Systematics* 20, 1988.

Worland, Roger, William Block, and Peter Rothery. “Ice Nucleation Studies of Two Beetles from Sub-Antarctic South Georgia.” *Polar Biology* 13, no. 2 (March 1993). <https://doi.org/10.1007/BF00238543>.

Wulf, Peter, and Richard G. Pearson. “Mossy Stones Gather More Bugs: Moss as Habitat, Nurseries and Refugia for Tropical Stream Invertebrates.” *Hydrobiologia* 790, no. 1 (April 2017): 167–82. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-3028-8>.

Zhang, Shao-Qian, Li-Heng Che, Yun Li, Dan Liang, Hong Pang, Adam Ślipiński, and Peng Zhang. “Evolutionary History of Coleoptera Revealed by Extensive Sampling of Genes and Species.” *Nature Communications* 9, no. 1 (December 2018): 205. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-02644-4>.

Zotz, Gerhard, Anja Schweikert, Walter Jetz, and Herta Westerman. “Water Relations and Carbon Gain Are Closely Related to Cushion Size in the Moss *Grimmia Pulvinata*.” *New Phytologist* 148 (2000): 59–67. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00745.x>.

ANEXO

Anexo 1: Las fechas en que se recolectaron las trampas, y cuales trampas se recolectaron en esa fecha.

E = emergencia, P = pitfall, W-C = caja W-C

Fecha (d/m/a)	Trampas recolectadas
7/2/2022	P
11/2/2022	P
14/2/2022	P
18/2/2022	P
21/2/2022	P
25/2/2022	P
1/3/2022	EP
5/3/2022	P
10/3/2022	P
15/3/2022	P
19/3/2022	P
22/3/2022	P
26/3/2022	P
30/3/2022	P
3/4/2022	EP
7/4/2022	P
12/4/2022	P
15/4/2022	P
19/4/2022	P
23/4/2022	P
27/4/2022	P
1/5/2022	EP
5/5/2022	P
13/5/2022	P
17/5/2022	P
21/5/2022	P
25/5/2022	P

29/5/2022	P
2/6/2022	EP
6/6/2022	P
12/6/2022	P
17/6/2022	P
21/6/2022	P
26/6/2022	P
6/7/2022	EP
14/7/2022	P
15/7/2022-27/9/2022	W-C