



El Colegio de la Frontera Sur

Variabilidad estructural de los ensambles de arañas y opiliones
en un bosque mesófilo de montaña en la Reserva de la Biosfera
El Triunfo, Chiapas.

TESIS

Presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural

por

Biol. José Francisco Gómez Rodríguez

2015

Dedicatoria y agradecimientos

A mi esposa e hijo que fueron mi fuerza y mi aliento en esta etapa de mi vida.

A todos aquellos que pusieron un granito de arena para fortalecer mi aprendizaje.

Y al cosmos por permitirnos ser un medio para conocerse a sí mismo.

Índice

Introducción.....	1
Capítulo 1. Variabilidad estructural de los ensamblajes de opiliones (Arachnida: Opiliones) del suelo en un Bosque Mesófilo de Montaña de Chiapas, México.	4
Capítulo 2. Análisis de la diversidad de arañas del suelo del Bosque Mesófilo de Montaña de la reserva de la Biosfera El Triunfo, México.	42
Conclusión	60
Literatura citada	62

Introducción

El bosque mesófilo de montaña (BMM) es el ecosistema que presenta mayor diversidad biológica por unidad de área (Alcántara y Luna, 1997) y uno de los ecosistemas más amenazados por las actividades humanas (Rzedowski, 1996; CONABIO, 2010). El BMM son un grupo de comunidades forestales bastante heterogéneas que incluyen bosques altos, medianos y bajos, tanto perenifolios como caducifolios. Sin embargo, se caracterizan por compartir una gran diversidad de hepífitas, leñosas trepadoras y helechos (Pérez Farrera, Tejada Cruz y Silva Rivera, 2010). Este conjunto de comunidades vegetales ha presentado una elevada proporción de endemismos que oscila entre el 30 y 60 %, albergando paleotaxa endémicos con distribución restringida (Rzedowski, 1996; CONABIO, 2010; Ibarra-Nuñez, Maya-Morales y Chamé-Vazquez, 2011). Además, estos bosques continúan siendo actualmente fuente de especies nuevas para la ciencia (Kohlmann, 2000; Warren y De la Maza, 2011).

Los BMM pueden encontrarse desde los 300 a los 4000 msnm y se cree que su presencia depende de la ocurrencia de nubes con cierta frecuencia, periodicidad o regularidad (Pérez Farrera, Tejada Cruz y Silva Rivera, 2010). En México el BMM se ubica desde Nuevo León y Tamaulipas hasta Chiapas, ocupando entre el 0.8 y 0.9% de la superficie del territorio nacional (Williams-Linera, 2007). La mayor área cubierta por el BMM se encuentra en el estado de Chiapas (CONABIO, 2010), aun cuando en los últimos 30 años se ha perdido cerca del 78% de su cobertura original (Solórzano y Oyama, 2002). En Chiapas se ubican principalmente en la sierra madre de Chiapas, y se encuentran protegidos dentro de un complejo de Áreas Naturales Protegidas (ANP) tanto estatales como federales. La Reserva de la biosfera el Triunfo es la reserva más importante por

presentar uno de los continuos de bosque mesófilo de montaña mas conservado de la región (Pérez Farrera, Tejada Cruz y Silva Rivera, 2010).

Las arañas y opiliones son participantes importantes en las redes tróficas de diversos ecosistemas, como depredadores de otros artrópodos o como presas (para aves, lagartijas y pequeños mamíferos) en los ciclos de nutrientes del suelo (Foelix, 2011; Bultman y DeWitt, 2007; Curtis y Machado, 2007; Acosta y Machado, 2007; Cokendolpher y Mitov, 2007). No obstante, en México la diversidad de arañas en BMM ha sido poco estudiada con respecto a otros ecosistemas (Ibarra-Núñez, Maya-Morales y Chamé-Vazquez, 2011; Campuzano-Granados, 2014) mientras que los estudios de opiliones en BMM son casi inexistentes (Curtis y Machado, 2007; Burns, Hunter y Townsend, 2007), a pesar que ambos grupos han sido considerados adecuados para estudios ecológico por ser relativamente diversos y presentar altas abundancias en casi todos los ecosistemas (Curtis y Machado, 2007; Foelix, 2011). Otra característica importante que presentan estos grupos es que son fuertemente influenciados por la variación en la estructura de las comunidades vegetales, la dinámica del ecosistema, factores ambientales (temperatura y humedad; Mcdonald, 2007; Curtis y Machado, 2007), así como cambios provocados por el hombre (Prieto-Benítez y Méndez, 2011; Machado, Pinto-da-Rocha y Giribet, 2007; Curtis y Machado, 2007).

Las arañas han sido consideradas como factor importante en la estabilidad de las poblaciones de insectos y han mostrado cambios en su diversidad y abundancia como respuesta al uso del suelo y contaminantes (Foelix, 2011; Prieto-Benítez y Méndez, 2011; Maelfait et al., 2002). Mientras que los opiliones por su alta cantidad de endemismos, su reducida movilidad y su marcada respuesta a cambios de temperatura y humedad

(Cokendolpher, MacKay y Muma, 1993; Kury y Cokendolpher, 2000; Todd, 1949; Edgar, 1971) son considerados buenos elementos para estudios ecológicos. Todas las características antes enfatizadas, junto a la dinámica dentro de la comunidad (como depredación y competencia por espacio y alimento; Burns, Hunter y Townsend, 2007; Schmitz, 2008; Proud et al., 2012) pueden llevar a estos arácnidos a mostrar patrones específicos en la estructura de los ensambles. Son dichos patrones (junto con la riqueza de especies de cada grupo) de importancia para estudios de conservación y evaluación de disturbios antrópicos.

El objetivo de esta investigación fue estudiar las variaciones en riqueza, abundancia y composición de los ensambles de arañas y de los opiliones del suelo del BMM y la posible relación que guardan las variaciones en estructura y composición de especies con algunos factores ambientales. Sin embargo, se dió mayor profundidad a los análisis de los resultados de los opiliones para la escritura y envío del artículo requisitado para la defensa de la tesis, por ser el grupo menos considerado en estudios de diversidad mexicana.

Capítulo 1. Variabilidad estructural de los ensamblajes de opiliones (Arachnida: Opiliones) del suelo en un Bosque Mesófilo de Montaña de Chiapas, México.



P15-43 Gomez-Rodriguez
Rick Vetter para: gibarra
cc: Stano Pekár

01/06/2015 11:07 a. m.

Guillermo

I have received your manuscript regarding "Harvestmen diversity in a cloud forest". Your manuscript has been assigned the number P15-43 and has been forwarded to the Associate Editor, Dr. Stano Pekár <pekar@sci.muni.cz>, for review. Please use this reference number in all correspondence regarding the manuscript and address all questions about this manuscript to the associate editor. Thank you for submitting your research to the Journal of Arachnology.

I gave your manuscript a quick look over before forwarding it on. It is very well formatted however, there are several things that I noticed that I would like to have you format correctly, if the manuscript is accepted. Do not make the changes now because I have already forwarded your manuscript on to the subject editor and editor-in-chief.

1- in the text, two author citations are linked with "&" not "and"

2- in the citations, there should be no space between author initials, no comma after the penultimate author and, again, use "&" not "and"

Example:

Hsieh, T. C., K. H. Ma, and A. Chao. 2014. should be Hsieh, T.C., K.H.
Ma & A. Chao. 2014.

Sincerely yours,

Rick

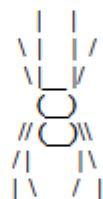
Rick Vetter

rick.vetter@ucr.edu

Managing editor, Journal of Arachnology

Instructions to Authors: <http://www.americanarachnology.org/JoA.html#instructions>

Sample articles can be found at: http://www.americanarachnology.org/JoA_online.html#issues



1 Running head:

2 GOMEZ-RODRIGUEZ ET AL.-STRUCTURAL VARIABILITY OF HARVESTMEN

3

4 Corresponding author:

5 Guillermo Ibarra-Núñez.

6 El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Tapachula. Apdo. Postal 36, Carretera Antiguo

7 Aeropuerto km 2.5, Tapachula, Chiapas, C.P. 30700, México.

8 Tel. (52) 962-628-9800, ext.5420

9 Fax (52) 962-628-9800, ext.5001

10 gibarra@ecosur.mx

11

12 Title:

13 Structural variability of harvestmen (Arachnida: Opiliones) assemblages in a cloud forest from

14 Chiapas, Mexico

15

16 Authors and address:

17 José-Francisco Gómez-Rodríguez, Guillermo Ibarra-Núñez, Daniel Sánchez-Guillén, Eduardo

18 Rafael Chamé-Vázquez and Javier Francisco Valle-Mora. El Colegio de la Frontera Sur Unidad

19 Tapachula, Apartado Postal 36, Carretera Antiguo Aeropuerto km 2.5, C.P. 30700, Tapachula,

20 Chiapas, México

21 **Abstract:**

22 Harvestmen (Arachnida, Opiliones) is a group of species considered suitable for ecological
23 studies given its relatively high abundance and diversity in many terrestrial ecosystems. Here, we
24 report changes on the abundance and diversity of a harvestmen assemblages during the rainy and
25 dry seasons in a cloud forest in Chiapas, Mexico. Temperature, relative humidity, tree diversity
26 and abundance, and number of fallen logs were recorded as potential explanatory variables.
27 Overall, we collected 2,732 specimens that were grouped into 7 families, 13 genera and 17
28 morphospecies. *Metopilio* sp1, was the most abundant species, accounting for 85.3% of all
29 specimens; four species were constant: *Metopilio* sp2, *Heterovonones* cf. *incrasatus*, *Vonones* cf.
30 *circumlineatus* and *Parageaya* sp1 and the remaining species had very low abundances. Tree
31 composition was found to be widely different among sampling transects; however, only
32 *Metopilio* sp1 abundance was positively correlated to number of fallen logs and to abundance of
33 one standing tree species (*Amphitecna montana*). Both abundance and diversity of harvestmen
34 were higher in the dry season than in rainy season; actually temperature and humidity had a
35 significant effect upon them. Finally, we found that complex interactions among time,
36 temperature and humidity affected the abundance of *Metopilio* sp1. Our study showed that
37 dynamics of harvestmen populations in a cloud forest in Mexico have temporal and spatial
38 conspicuous patterns that might be useful in arthropod conservation programs; however, it is
39 necessary to consider biological factors as potential variables that shape harvestmen populations
40 in future investigations.

41 **Key words:**

42 *Acropsopilio*, *Trilasma*, diversity, environmental heterogeneity, temporal variation

INTRODUCTION

43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

Species composition of arthropod communities is naturally linked to their physical and living environment (Perner et al. 2005). Typical patterns in diversity and abundance of these animals appear over time, as season's progress. Describing these patterns could help to distinguish natural variation in an animal community from those patterns that arise as result of human disturbance.

Harvestmen (Arachnida: Opiliones) is a group of arthropods that includes species that use a broad range of food sources (some are even considered omnivorous), which implies that they can be found in a variety of terrestrial ecosystems (Curtis and Machado 2007). Such diversity is originated by several biological and behavioral adaptations that Opiliones have. For example, vertical migration between the ground and the understory due to changes in microhabitat selection during growing or daily migration in response to light, temperature and humid, which makes them appropriate for biological and ecological studies (Todd 1949; Morse 2001; Burns et al. 2007; Chelini et al. 2012; Grether et al. 2014).

Harvestmen might potentially serve as indicators of ecosystem disturbance, since their guilds have been characterized as heavily dominant species (Curtis and Machado 2007) and by multi-species aggregations (Machado and Vasconcelos 1998; Chelini et al. 2012). These characteristics and the high proportion of endemism (Kury and Cokendolpher 2000) could promote spatial and temporal patterns in the structure of harvestmen communities. These patterns could be fostered by environmental factors (e. g., structural variation of plant communities and abiotic factors as temperature and humidity) or by biological interactions (e. g., predation and competition for food and space with other harvestmen species). Identify and explain these patterns in harvestmen communities are essential for understanding their importance in ecosystems.

66 Some authors have studied changes in harvestmen assemblage's structure along vertical
67 gradients between the ground and the understory (Almeida-Neto et al. 2006; Chatzaki et al.
68 2009; Proud et al. 2011), along time in an apple orchard (Pekár 2003), across different vegetation
69 types (Mitov and Stoyanov 2005) and along the succession process of a forest (Proud et al.
70 2012). The influence of temperature and humidity changes on harvestmen survival in laboratory
71 were studied by Todd (1949) and Edgar (1971) who described humidity preferences and
72 reactions to different temperature ranges for different harvestmen species, including temperature
73 death-point. Later Adams (1984) found that differences in structure of litter layers can influence
74 the presence of distinct species. Most of the works on Mexican harvestmen species have focused
75 on describing their diversity and taxonomy (Kury and Cokendolpher 2000), few of them
76 described their ecology (Goodnight and Goodnight 1953), but knowledge of their adaptations to
77 different ecosystems (Curtis and Machado 2007) is still limited. In this study, we asked the
78 following question: temporal variation in assemblage structure (i.e. the variation in the
79 abundances of all species that form an assemblage) could be explained by variation in
80 environmental characteristics and/or geographical location. To answer this question we carried
81 out the present work to gather data that could allow us (1) to know the diversity of ground
82 harvestmen in a cloud forest in Mexico, (2) to describe changes in abundance and diversity of
83 ground harvestmen assemblages during the dry and the rainy season and (3) to determine if
84 factors like temperature, humidity, tree diversity/abundance and number of fallen logs potentially
85 affect harvestmen diversity and abundance.

86 **METHODS**

87 **Study area.-** The study was carried out in the Biosphere Reserve El Triunfo, in the Sierra
88 Madre de Chiapas, Mexico (Fig 1), which altitudinal gradient permits the presence of tropical

89 vegetation and oak and pine forests. The largest area of conserved cloud forest in the Mexican
90 southeast region can be found within our study site (Pérez-Farrera et al. 2012). Core area I of El
91 Triunfo (camp “Polígono I”: -92.808°, 15.656°, T01: -92.811°O, 15.648°, T10: -92.805°,
92 15.663°, 1900 masl), comprises a continuous cloud forest around the camp. Climate is humid
93 temperate with heavy rainfalls in summer, an annual mean rainfall of 2500 - 4500mm and an
94 annual mean temperature of 12° - 18°C, but low of -3°C in December and January (García 1987;
95 INE and SEMARNAP 1998).

96 **Sampling.-** Ten transects (40 x 16 m), were established from South to North, with a
97 minimum separation of 70 m among them, so they included sloped and flat ground (Fig 1).
98 Sampling design followed methodologies proposed for harvestmen (Curtis 2007; Băncilă and
99 Plăiașu 2009; Sabu et al. 2011). Sampling of harvestmen was carried out during the dry
100 (February, March, April) and the rainy seasons (June, July and August). Harvestmen were
101 collected using pitfall traps, made of plastic containers 10.8 cm diameter, each with 200 ml of a
102 50% propylene-glycol and 50% water solution. Eight traps were laid out in pairs each 10 m at
103 each transect and left 72 hours. Next, specimens were recovered, transported, separated, labeled
104 and stored in the laboratory in vials with 96% ethanol. Specimens were identified under a
105 stereomicroscope using specialized literature (Goodnight and Goodnight 1953; Kury and
106 Cokendolpher 2000; Kury 2003; Pinto-da-Rocha and Giribet 2007). All collected specimens
107 were deposited at the Colección de Arácnidos del Sureste de México (ECOTAAR) of El Colegio
108 de la Frontera Sur, Tapachula, Chiapas, Mexico.

109 **Environmental and biotic variables.-** Temperature and humidity were recorded in all
110 transects during the rainy season, but only for two transect during the dry season due to logistic
111 problems. Following vegetation variables were measured in all transects: [1] Tree species

112 composition and abundance as an indirect measure of litter structure, assuming that litter
113 characteristics depend on these trees characteristics (Edgar 1971; Makkonen et al. 2012). [2]
114 Number of fallen trees is used as shelter by some harvestmen species (Proud et al. 2011) because
115 add structural complexity to the ground (Carroll 1996). [3] Canopy coverage, for its effects on
116 ground exposure to light, rain and wind.
117 Temperature and humidity were recorded with a data logger. Abundance and composition of tree
118 species, and number of fallen logs were recorded inside each transect at the end in 40 x10 m
119 plots (Williams-Linera 1991). Canopy coverage was recorded using a digital camera (8 pictures
120 per transect) at the end of each season (Korhonen and Heikkinen 2009). These images were
121 analyzed with software package (MATLAB 8.01) to obtain canopy cover percentages.

122 **Data analysis.- *Harvestmen diversity*:** Species richness estimations and species
123 accumulation curves were performed using EstimateS 9.1 program (Colwell 2013), then
124 completeness values were computed from observed versus estimated richness for Chao1 and
125 ACE estimators. For species richness comparisons, two approaches to estimate rarefaction
126 curves were applied: Coleman rarefaction curves and Hill number-based rarefaction curves
127 (Gotelli and Colwell 2001; Colwell et al. 2012; Chao et al. 2014; Hsieh et al. 2014). We
128 undertake both approaches because they use different methods to represent diversity
129 accumulation curves and distinct procedures to obtain unconditional variance (Chao et al. 2014).
130 A plot of harvestmen abundance versus frequency was elaborated to classify species as following
131 categories: dominant (about 10% of relative abundance each time), constant (under 10% of
132 relative abundance each time), temporal (about 10% of relative abundance and under 50% of
133 frequencies) and rare (neither abundant, neither frequent). Limits among categories were fixed

134 with 50% of relative frequencies and 10% of relative abundance (Curtis and Machado 2007;
135 Maya-Morales et al. 2011).

136 *Composition and structure:* To analyze tree and harvestmen assemblages' structure for temporal
137 (month and season) and spatial (slopes and transects) changes, Non-Metric Multidimensional
138 Scaling (NMDS) was applied to pairwise abundance-based Bray-Curtis, (abBC) similarity index
139 values (Faith et al. 1987; Zuur et al. 2007). To test the null hypothesis of no difference among
140 comparison levels in harvestmen species structure, a Monte Carlo random test of Permutational
141 Multivariate Analysis of variance (PERMANOVA) was applied to pairwise abundance-based
142 (Bray-Curtis) and presence/absence-based Kulczynski (pbK) similarity index values. NMDS and
143 PERMANOVA tests were performed with PRIMER (Anderson 2001; Clarke and Gorley 2006;
144 Anderson and Walsh 2013). Tree structure was analyzed with NMDS applied to abBC similarity
145 index values (Faith et al. 1987; Zuur et al. 2007). Coverage data were fitted to a linear model
146 regression, and transects were compared with orthogonal contrasts.

147 *Environmental factors variability:* Temperature and humidity variables were fitted with
148 generalized least squares model for correlated data and comparisons were done with orthogonal
149 contrasts. Both analysis were carried out with R program (Fox 2005; Pinheiro et al. 2014; R Core
150 Team 2014). To analyze a possible correlation of harvestmen's abundance and richness with
151 fallen logs number and abundance of trees for each transect, we performed a Pearson correlation
152 test for normalized abundance data (with squared root) and Spearman correlation for non-normal
153 data (Fox 2005; R Core Team 2014). For correlation analysis, missing temperature and humidity
154 data from the dry season (mean per month) were estimated with the Multiple Iterative Regression
155 Imputation package for R program (Su et al. 2011). The correlation of dominants species with
156 temperature and humidity between months (as repeated measurements) was modeled with mixed

157 models and ANOVA was applied. This model following the Akaike Information Criterion,
158 performed with R program packages (Fox 2005; Zuur et al. 2007; Pinheiro et al. 2014; R Core
159 Team 2014). Also, Chord similarity distance-based Redundancy Analysis (dbRDA) was
160 performed in PRIMER to analyze a possible correlation of response variables (species) with
161 possible explanatory variables, two are continuous (temperature and humidity) and three are
162 nominal variables (month, slopes and transects; (Zuur et al. 2007).

163 RESULTS

164 **Harvestmen diversity and structure.-** We collected 2,732 specimens (36.5% females, 29%
165 males and 34.3% immatures), which represent 7 families, 13 genera and 17 morphospecies
166 (Table 1). Almost 75% of specimens (grouped into 10 species). They were caught during dry
167 season and the rest specimens (grouped into 17 species) during rainy season (Fig. 5). For
168 statistical analyses were excluding 90 unidentified immature specimens (83 sclerosomatids and 7
169 cosmetids).

170 *Metopilio* sp1 was the dominant species with 85% of all specimens. Four species were constant
171 (*Metopilio* sp2, *Heterovonones* sp. cf. *incrasatus*, *Vonones* sp. cf. *circumlineatus* and *Parageaya*
172 sp1) and the others species were rare (Fig. 6). *Metopilio* sp1 drove the assemblage structure for
173 each month, with its highest abundance peak (74% juveniles) in February, and was decreasing
174 monthly, with a peak of females (61%) in March and other peak of males (65%) in June (Figs. 5
175 and 7). Harvestmen abundance along whole sampling did not differ apparently among transects,
176 but higher abundances of *Metopilio* sp1 were registered in transects 4, 5, 7 and 8.

177 Concerning the sampling efficiency, the estimated accumulation curves for the whole sampling
178 attained the asymptote, with general completeness values of 97.1% and 94.2% for Chao1 and
179 ACE estimators respectively, with 11.8% of singletons. For the South slope completeness values

180 were 80.3% Chao1 and 80.7% ACE, and for the North slope 83.3% Chao1 and 85.4% ACE, with
181 33 and 25% of singletons respectively. The dry season reached a completeness value of 50.0%
182 for both estimators, while in the rainy season were 48.6% Chao1 and 68.6% ACE, with 50 and
183 35.7% of singletons respectively.

184 **Tree composition and coverage.-** Vegetation NMDS showed a large dispersion of
185 transects (Fig. 2), with abBC similarity no more than 66%, showing a wide heterogeneity.
186 Transect 1, dominated by *Spathacanthus hahnianus* Baill (Acanthaceae Juss), was very different
187 to all transect. Transects 6 and 10, dominated by *Matudaea trinervia* Lundell (Hamamelidaceae
188 R. Br.), were the most similar between them with 65%, followed by transects 7 and 8, dominated
189 by *Ardisia compressa* Kunth (Primulaceae Batsch x Borkh) with 55%, and transects 2 and 3,
190 with high trees, mostly *Quercus* spp. (Fagaceae Dumort), with 46%. The rest of transects
191 displayed a clearly distinct structure with different dominant species, *Amphitecna montana* L.O.
192 Williams (Bignoniaceae Juss) for transect 4, *Matudaea trinervia* and *Quercus* spp. for transect 5,
193 and *Cinnamomum* spp. (Lauraceae Juss) and *Quercus* spp. for transect 9. Canopy coverage
194 between transects for each season were not significant different. However, the North slope
195 displayed a significant difference between seasons ($F = 20.445$; $p < 0.0001$), with higher canopy
196 coverage during rainy season.

197 **Environmental factors.-** Temperature ($F=11.65$; $p<0.0001$) and humidity ($F=32.19$;
198 $p<0.0001$) during rainy season were different among months, but few transects displayed slight
199 difference in temperature (transect 1 differed from transects 4, 5 and 10). Temperature increase
200 from transects 1 to 5 (South slope) and decrease from June to August (Fig. 3), while humidity
201 displayed a markedly pattern of dispersion from June to August and a diffuse pattern between
202 transects (where transects 1, 4, 7, 8, 9 showed a relative shorter dispersion ranges; Fig. 4).

203 Richness clearly differed between seasons (higher during rainy than during dry season with both
204 Coleman and Hill number-based rarefaction curves), among some transects (1 vs 2, 3, 5, 6 and
205 10 only with Hill number-based rarefaction curves) and marginally between slopes (only with
206 Hill number-based rarefaction curves, see Table 1 and Fig. 8). All Hill number-based rarefaction
207 curves display sample coverages greater than 98%.

208 Harvestmen assemblages' species composition differed among months and between slopes, but
209 neither between seasons nor among transects (PERMANOVA of pbK similarity, Table 2).

210 Assemblages' structure of harvestmen changed along months and seasons, but neither between
211 slopes nor among transects (PERMANOVA and NMDS of abBC similarity, Table 2, Figs. 5 and
212 9), and spearman correlation revealed an important contribution from *Metopilio* sp1 ($r_s=0.9$) to
213 this changes.

214 **Environmental influence on harvestmen assemblages.-** There was no relation between
215 fallen logs number and harvestmen richness (correlation test $r=0.1$; $p=0.6$). Nevertheless, there
216 were positive relations of *Metopilio* sp1 abundance with fallen logs number (correlation test
217 $r=0.68$; $p=0.02$), abundance of *Amphitecna montana* ($r_s=0.86$; $p=0.001$), months (ANOVA of
218 mixed effects model $F=112.263$; $p < 0.0001$), and as interactions across months with temperature
219 (ANOVA $F=13.494$; $p=0.019$) and humidity (ANOVA $F=12.955$; $p=0.023$) (Table 3). On the
220 other side, relative humidity seems to have a negative influence on *Metopilio* sp1 abundance, as
221 shown by Chord similarity dbRDA analysis (Fig 10, Tables 4 and 5). However, the variability
222 explained by all the included factors, represented only 21% of total variability (Table 5).

223 **DISCUSSION**

224 In this study, we aimed to find potential abiotic and biotic factors that determine harvestmen
225 assemblages in a cloud forest in Chiapas, Mexico. Tree composition resulted very heterogeneous

226 across transects, even though the study area was relatively small. However, the cloud forest
227 studied has higher tree diversity than expected, but this was not related to changes on harvestmen
228 assemblages. Canopy coverage changed only in one slope, but we could not find any association
229 with either harvestmen presence or abundance.

230 We found a high diversity (17 morphospecies) of harvestmen in our study area in comparison
231 with temperate regions (generally < 10 species) and open habitats (< 8 species; Curtis and
232 Machado 2007). Species richness found was lower than other tropical areas (Curtis and
233 Machado, 2007). However, considering its altitude is higher in comparison to Brazil (1000m
234 altitude; Almeida-Neto et al. 2006) and Greece (Chatzaki et al. 2009), although there is a
235 possible effect of latitudinal differences (Mittelbach et al. 2007).

236 Cokendolpher et al. (1993) found high abundance of a *Metopilio* species in the highest elevation
237 of a mountain range (about 61% at 2440 m asl) in New Mexico, decreasing at intermediate and
238 lower elevations (about 39% at 2100 m asl and 15% at 1800 m asl). In concordance with this, in
239 a Costa Rican rain forest (35-150 m asl) Proud et al. (2012) found *Metopilio ornatipes*
240 representing only 5% of total harvestmen abundance. So, it seems that *Metopilio* spp. abundance
241 tend to increase with high altitude. In this study (with 85%) is within high-abundance category.

242 As our results showed, *Metopilio* sp1 was a markedly dominant species that drove the
243 assemblage structure. For this reason, hereafter the emphasis was made to discuss the
244 environmental factors that could explain the variation of this species.

245 *Metopilio* sp1 phenological pattern (Fig 7) was similar to other *Metopilio* species from New
246 Mexico (Cokendolpher et al. 1993) where most of its activity was from June to October,
247 revealing similar but asynchronous life cycles, possibly due to climatic differences between both
248 areas.

249 There are evidences that some ecophysiological factors (as osmoregulation, biological rhythms
250 or light sensibility) can drive abundance of harvestmen species (Curtis and Machado 2007;
251 Santos 2007). These physiological characteristics can be a key to understand *Metopilio* sp1
252 population cycle. For example, the eggs of *Phalangium opilio* (genus closer to *Metopilio*) are
253 more tolerant to low temperatures than adults (Bachmann and Schaefer 1983; Santos 2007). This
254 could explain why juveniles of *Metopilio* sp1 were more abundant in February than in the
255 subsequent warmer months. Our results point to another possible factor, with a negative response
256 of adult abundance related with increasing of humidity during rainy months (July to August;
257 Table 4 and Fig. 10).

258 *Metopilio* sp1 abundance reported an interaction of humidity and temperature along time,
259 displaying results in concordance with those found by Todd (1949) and Edgar (1971), who
260 demonstrated the importance of these variables in their temporal abundance and distribution.
261 Furthermore, our results showed evidence of spatial changes associating the *Metopilio* sp1
262 abundance to temperature and humidity. This observations can be related with a trend found for
263 temperature, and a dispersion pattern showed for humidity (Figs. 3 and 4), that could be
264 explained because each slope orientation expose them to different winds that influence
265 temperature and humidity, as transects with higher abundances of *Metopilio* sp1 were at low
266 elevation (transects 4, 5, 7 and 8).

267 A positive correlation of *Metopilio* sp1 abundance with *Amphictena montana* abundance, suggest
268 that the litter structure layers formed with the fallen leaves of this species could favor the
269 *Meteopilio* sp1 presence as observed by Adams (1984) with other species. Although our spatial
270 sample was small and will require other experimental tests. On other side, the number of fallen
271 logs showed a relation with abundance of *Metopilio* sp1, suggesting that more structure on

272 ground favor refuges availability (Proud et al. 2011, 2012) for this species. However, this not
273 resulted significative to explain harvestmen richness.

274 The difference in harvestmen composition between slopes could be related to their differences in
275 temperature, humidity and probably to exposure to winds (Todd 1949; Edgar 1971). This
276 difference may attribute to fine changes in other environmental characteristics (Adams 1984;
277 Mitov and Stoyanov 2005), low vagility of harvestmen (Morales Soto 1980) or other
278 interspecific interactions as predation and competition for food and space (Acosta and Machado
279 2007; Cokendolpher and Mitov 2007). Further studies will conduct to know which of these
280 interactions are more important.

281 Though environmental factors influence spatial and temporality distribution of harvestmen, it is
282 necessary consider other possible influence factors as levels of primary productivity, competitive
283 interactions or populations' processes (Carroll 1996). This highlight the need to study other
284 topics of harvestmen biology, as they can contribute to understanding of their ecology.

285 **ACKNOWLEDGMENTS**

286 Thanks go to Héctor Montaña, Franco Campuzano and Gabriela Angulo (ECOSUR) for their
287 company and help during sampling. We also want to thank Jannete González, Ismael Gálvez and
288 Ramiro Gálvez (Comisión Nacional de Areas Naturales Protegidas) for lodging us in El Triunfo
289 campsite, for their support and assistance in fieldwork, and for introduce us to the edibles “yuyo”
290 (*Amanita* sp mushrooms) and “sisil” herb. To Dr. Jose Luis Rangel (ECOSUR) and his group,
291 for help us with logistic at El Triunfo Campsite and for the pin-pong fun. This study was funded
292 by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), Mexico with a scholarship to
293 JFGR and a research grant to GIN (grant number 179476).

294

295

LITERATURE CITED

- 296 Acosta, L. E., and G. Machado. 2007. Diet and foraging. pp. 309–338. Harvestmen: The Biology of
297 Opiliones. (R. Pinto-da-Rocha, G. Machado, G. Gonzalo eds.). Harvard University Press,
298 Cambridge, Massachusetts, USA.
- 299 Adams, J. 1984. The habitat and feeding of woodland ecology harvestmen (Opiliones) in England. *Oikos*.
300 42: 361–370.
- 301 Almeida-Neto, M., G. Machado, R. Pinto-da-rocha, and A. A. Giaretta. 2006. Harvestman (Arachnida:
302 Opiliones) species distribution along three Neotropical elevational gradients: an alternative rescue
303 effect to explain Rapoport ' s rule? *Journal of Biogeography*. 33: 361–375.
- 304 Anderson, M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral*
305 *Ecology*. 26: 32–46.
- 306 Anderson, M. J., and D. C. I. Walsh. 2013. PERMANOVA , ANOSIM , and the Mantel test in the face of
307 heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing? *Ecological Monographs*. 83: 557–
308 574.
- 309 Bachmann, K. S., and M. Schaefer. 1983. Notes on the life cycle of *Phalangium opilio* (Arachnida:
310 Opilionida). *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg*. 26: 255–263.
- 311 Băncilă, R. I., and R. Plăiașu. 2009. Sampling efficiency of pitfall traps and winkler extractor for
312 inventory of harvestmen (Arachnida: Opilionidae). *Travaux de l'Institut de spéologie Emile*
313 *Racovitza*. 48: 59–67.
- 314 Burns, J. A., R. K. Hunter, and V. R. Townsend. 2007. Tree Use by Harvestmen (Arachnida: Opiliones)
315 in the Rainforests of Trinidad , W . I . *Caribbean Journal of Science*. 43: 138–142.

- 316 Carroll, C. R. 1996. Coarse Woody Debris in Forest Ecosystems: An Overview of Biodiversity Issues and
317 Concepts. p. 146. Biodiversity and Coarse Woody Debris in Southern Forests. (J.W. McWinn, J.
318 Crossley, D.A. eds.). USDA Forest Service, Asheville, North Carolina, USA.
- 319 Chao, A., N. J. Gotelli, T. C. Hsieh, E. L. Sander, R. K. Colwell, and A. M. Ellison. 2014. Rarefaction
320 and extrapolation with Hill numbers : a framework for sampling and estimation in species diversity
321 studies. *Ecological Monographs*. 84: 45–67.
- 322 Chatzaki, M., P. Lymberakis, P. Mitov, and M. Mylonas. 2009. Phenology of Opiliones on an altitudinal
323 gradient on Lefka Ori Mountains, Crete, Greece. *The Journal of Arachnology*. 37: 139–146.
- 324 Chelini, M.-C., R. H. Willemart, and P. Gnaspini. 2012. Gregarious behavior of two species of
325 Neotropical harvestmen (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae). *Journal of Arachnology*. 40: 256–
326 258.
- 327 Clarke, K. R., and R. N. Gorley. 2006. PRIMER v6 : User Manual / Tutorial. PRIMER-E, PRIMER-E,
328 Plymouth.
- 329 Cokendolpher, J. C., W. P. MacKay, and M. H. Muma. 1993. Seasonal population phenology and habitat
330 preferences of montane harvestmen (Arachnida: Opiliones) from southwestern New Mexico. *The*
331 *Southwestern Naturalist*. 38: 236–240.
- 332 Cokendolpher, J. C., and P. G. Mitov. 2007. Natural Enemies. pp. 339–373. *Harvestmen: The Biology of*
333 *Opiliones*. (R. Pinto-da-Rocha, G. Machado, G. Gonzalo eds.). Harvard University Press,
334 Cambridge, Massachusetts, USA.
- 335 Colwell, R. K. 2013. *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples*.
336 Version 9.

- 337 Colwell, R. K., A. Chao, N. J. Gotelli, S.-Y. Lin, C. X. Mao, R. L. Chazdon, et al. 2012. Models and
338 estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of
339 assemblages. *Journal of Plant Ecology*. 5: 3–21.
- 340 Curtis, D. J. 2007. Ecological sampling. pp. 489–494. *Harvestmen: The Biology of Opiliones*. (R. Pinto-
341 da-Rocha, G. Machado, G. Gonzalo eds.). Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts,
342 USA.
- 343 Curtis, D. J., and G. Machado. 2007. Ecology. pp. 280–308. *Harvestmen: The Biology of Opiliones*. (R.
344 Pinto-da-Rocha, G. Machado, G. Gonzalo eds.). Harvard University Press, Cambridge,
345 Massachusetts.
- 346 Edgar, A. L. 1971. Studies on the biology and ecology of Michigan Phalangida (Opiliones), Misc. Publ.
347 Museum Zool. Univ. Michigan. Alma, Michigan.
- 348 Faith, D. P., P. R. Minchin, and L. Belbin. 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of
349 ecological distance. *Vegetatio*. 69: 57–68.
- 350 Fox, J. 2005. The R Commander: A Basic Statistics Graphical User Interface to R. *Journal of Statistical*
351 *Software*. 14: 1–42.
- 352 García, E. 1987. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (para adaptarlo a las
353 condiciones de la República Mexicana). Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- 354 Goodnight, C. J., and M. L. Goodnight. 1953. The opilionid fauna of Chiapas, Mexico, and adjacent areas
355 (Arachnoidea, Opiliones). *American Museum Novitates*. 25: 1–82.
- 356 Gotelli, N. J., and R. K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the
357 measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*. 4: 379–391.

- 358 Grether, G. F., T. L. Aller, N. K. Grucký, A. Levi, C. C. Antaky, and V. R. Townsend. 2014. Species
359 differences and geographic variation in the communal roosting behavior of *Prionostemma*
360 harvestmen in Central American rainforests. *Journal of Arachnology*. 42: 257–267.
- 361 Hsieh, T. C., K. H. Ma, and A. Chao. 2014. iNEXT: iNterpolation and EXTrapolation for species
362 diversity.
- 363 INE, and SEMARNAP. 1998. Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, 1° ed.
364 Instituto Nacional de Ecología, México, D.F.
- 365 Korhonen, L., and J. Heikkinen. 2009. Automated analysis of in situ canopy images for the estimation of
366 forest canopy cover. *Forest Science*. 55: 323–334.
- 367 Kury, A. B. 2003. Annotated catalogue of the Laniatores of the New World (Arachnida, Opiliones).
368 *Revista Ibérica de Aracnología*. 1: 5–337.
- 369 Kury, A. B., and J. C. Cokendolpher. 2000. Opiliones. pp. 137–157. *Biodiversidad, Taxonomía Y*
370 *Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia Una Síntesis de Su Conocimiento, Volumen II*. (J.
371 Llorente-Bousquets, E. González-Soriano, N. Papavero eds.). Universidad Nacional Autónoma de
372 México, D.F., México.
- 373 Machado, G., and C. H. F. Vasconcelos. 1998. Multi-species aggregations in neotropical harvestmen
374 (Opiliones, Gonyleptidae). *The Journal of Arachnology*. 26: 389–391.
- 375 Makkonen, M., M. P. Berg, I. T. Handa, S. Hättenschwiler, J. van Ruijven, P. M. van Bodegom, et al.
376 2012. Highly consistent effects of plant litter identity and functional traits on decomposition across a
377 latitudinal gradient. *Ecology letters*. 15: 1033–1041.

- 378 Maya-Morales, J., G. Ibarra-Núñez, J. L. León-Cortés, and F. Infante. 2011. Understory spider diversity
379 in two remnants of tropical montane cloud forest in Chiapas, Mexico. *Journal of Insect*
380 *Conservation*. 16: 25–38.
- 381 Mitov, P. G., and I. L. Stoyanov. 2005. Ecological profiles of harvestmen (Arachnida, Opiliones) from
382 Vitosha Mountain (Bulgaria): a mixed modelling approach using GAMS. *The Journal of*
383 *Arachnology*. 33: 256–268.
- 384 Mittelbach, G. G., D. W. Schemske, H. V. Cornell, A. P. Allen, J. M. Brown, M. B. Bush, et al. 2007.
385 Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology*
386 *letters*. 10: 315–31.
- 387 Morales Soto, M. 1980. Contribución al conocimiento de los opiliones de la Republica Mexicana
388 (Arachnida; Phalangida). Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autonoma de México,
389 Mexico, D.F.
- 390 Morse, D. H. 2001. Harvestmen as commensals of crab spider. *The Journal of Arachnology*. 29: 273–275.
- 391 Pekár, S. 2003. Change in the community of epigeal spiders and harvestmen (Araneae, Opiliones) with
392 the age of an apple orchard. *Plant Soil Environ*. 49: 81–88.
- 393 Pérez-Farrera, M. A., R. Martínez-Camilo, N. Martínez-Meléndez, O. Farrera-Sarmiento, and S. Maza-
394 Villalobos. 2012. Listado florístico del Cerro Quetzal (Polígono III) de la Reserva de la Biosfera El
395 Triunfo, Chiapas, México. *Botanical Sciences*. 90: 113–142.
- 396 Perner, J., C. Wytrykush, A. Kahmen, N. Buchmann, I. Egerer, S. Creutzburg, et al. 2005. Effects of plant
397 diversity, plant productivity and habitat parameters on arthropod abundance in montane European
398 grasslands. *Ecography*. 28: 429–442.

399 Pinheiro, J., D. Bates, S. DebRoy, D. Sarkar, and R. Core Team. 2014. nlme: Linear and Nonlinear Mixed
400 Effects Models.

401 Pinto-da-Rocha, R., and G. Giribet. 2007. Taxonomy. p. 597. Harvestmen: The Biology of Opiliones. (R.
402 Pinto-da-Rocha, G. Machado, G. Gonzalo eds.). Harvard University Press, Cambridge,
403 Massachusetts, USA.

404 Proud, D. N., B. E. Felgenhauer, V. R. Townsend, D. O. Osula, W. O. Gilmore III, Z. L. Napier, et al.
405 2012. Diversity and habitat use of Neotropical Harvestmen (Arachnida: Opiliones) in a Costa Rican
406 Rainforest. *ISRN Zoology*. 2012: 1–16.

407 Proud, D. N., J. A. Tibbetts, M. K. Moore, and V. R. Townsend. 2011. Diversity of Neotropical
408 Harvestmen (Arachnida: Opiliones) Inhabiting Logs and Palm Fronds in the Rain Forests of
409 Trinidad. *Annals of the Entomological Society of America*. 104: 241–248.

410 R Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. <http://www.r-project.org/>.

411 Sabu, T. K., R. T. Shiju, K. Vinod, and S. Nithya. 2011. A comparison of the pitfall trap, Winkler
412 extractor and Berlese funnel for sampling ground-dwelling arthropods in tropical montane cloud
413 forests. *Journal of Insect Science*. 2: 1–19.

414 Santos, F. H. 2007. Ecophysiology. pp. 473–488. Harvestmen: The Biology of Opiliones. (R. Pinto-da-
415 Rocha, G. Machado, G. Gonzalo eds.). Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.

416 Su, Y.-S., A. Gelman, J. Hill, and M. Yajima. 2011. Multiple Imputation with Diagnostics (mi) in R:
417 Opening Windows into the Black Box. *Journal of Statistical Software*. 45: 1–31.

418 Todd, V. 1949. The habits and ecology of the British Harvestmen (Arachnida, Opiliones), with special
419 reference to those of the Oxford District. *Journal of Animal Ecology*. 18: 209–229.

- 420 Williams-Linera, G. 1991. Nota sobre la estructura del estrato arbóreo del bosque mesófilo de montaña en
421 los alrededores del campamento “El Triunfo”, Chiapas. *Acta Botánica Mexicana*. 13: 1–7.
- 422 Zuur, A. F., E. N. Ieno, and G. M. Smith. 2007. *Analysing ecological data*, 1st ed. Springer Science +
423 Business Media, LLC, New York, USA.
- 424

425 Table 1. Abundance of the species collected in the cloud forest of El Triunfo Biosphere Reserve
 426 at South (SS) and North slope (NS). [*] first record of this family for Chiapas.

Taxa	SS	NS	Total
Suborder EUPNOI			
Metopilio Group			
<i>Metopilio</i> sp1	1413	910	2323
<i>Metopilio</i> sp2	55	72	127
Sclerosomatidae			
<i>Parageaya</i> sp1	13	13	26
<i>Parageaya</i> sp2	1	5	6
<i>Prionostema</i> sp1	5	6	11
<i>Prionostema</i> sp3	1		1
Morfotipo 1	1	2	3
Not identify	19	64	83
Caddidae			
<i>Acropsopilio</i> sp	1		1
Suborder DYSPOI			
Nemastomatidae*			
<i>Trilasma</i> sp	2		2
Suborder LANIATORES			
Cosmetidae			
<i>Heterovonones</i> cf. <i>incrassatus</i> (Pickard-Cambridge, 1904)	35	34	69
<i>Eucynorta</i> cf. <i>albipustulata</i> Roewer, 1912	5	1	6
<i>Vonones</i> cf. <i>circumlineatus</i> Goodnight & Goodnight, 1953	44		44
<i>Vonones</i> sp2	3	10	13
<i>Paecilaema</i> sp	4		4
Not identify	6	1	7
Stygnopsidae			
<i>Paramitraceras</i> sp	1	1	2
Biantidae			
<i>Stygnomma</i> cf. <i>planum</i> Goodnight & Goodnight. 1953	2		2
<i>Stygnomma</i> cf. <i>bispinatum</i> Goodnight & Goodnight. 1953	2		2
Total abundance	1613	1119	2732
Species richness	17	10	17

427

428

429 Table 2. P values of PERMANOVA Monte Carlo test for harvestmen abundance-based Bray-Curtis and
430 presence/absence-based Kulczynski similarity for season, month, slope and transects comparison.

	Season	Month	Slope	Transects
p (mct) / Bray-Curtis	0.04	0.001	0.31	0.24
p (mct) / Kulczynski	0.19	0.001	0.03	0.12

431

432

433

434 Table 3. P values of ANOVA of mixed effects model for *Metopilio* sp1 abundance as response to
435 humidity and temperature.

	Chi squared	Df	<i>p</i> value
Month	112.2631	5	<2.00E-16***
Mean temperature	1.9375	1	0.16394
Mean humidity	0.0135	1	0.90754
Month* Mean temperature	13.4943	5	0.01916*
month* Mean humidity	12.9551	5	0.0238*
Mean temperature * Mean humidity	0.0254	1	0.87348
month* Mean temperature * Mean humidity	3.7146	5	0.59119

436

437

438 Table 4. *Metopilio* sp1 dbRDA percentage of variation explained by individual axes.

Axis	% explained variation out of fitted model		% explained variation out of total variation	
	Individual	Cumulative	Individual	Cumulative
1	43.18	43.18	12.47	12.47
2	32.02	75.21	9.25	21.71

439

440

441 Table 5. *Metopilio* sp1 importance values of five principal factors on each dbRDA coordinate axes (MT,
442 mean temperature; MH, mean humidity; T01...T10, transects; South and North, slopes).

Variable	<i>dbRDA1</i>	Variable	<i>dbRDA2</i>
MH	-0.599	T02	0.56
T02	-0.407	North	-0.326
T04	0.358	South	0.326
MT	-0.311	Aug	0.308
T08	0.251	MT	-0.141

443

444

445 **Figure legends**

446 Figure 1. Location of sampling transects around of camp in core area I of the Biosphere Reserve
447 “El Triunfo” (Chiapas, Mexico).

448 Figure 2. Non-Metric Multidimensional Scaling (NMDS) of pairwise abundance-based Bray-
449 Curtis similarity of tree abundance and composition of cloud forest in the Biosphere Reserve “El
450 Triunfo”.

451 Figure 3. Mean diary temperature for each transect (left graph) showing a trend that provability
452 is response to slope exposure to winds, and mean diary temperature for each month (right graph)
453 decreasing more into rainy season.

454 Figure 4. Mean diary humidity for each transect (left graph) showing transect four (riparian site)
455 as wetter, and mean diary humidity for each month (right graph) showed a trend of dispersion,
456 may be effect of the canicula.

457 Figure 5. Relative proportion of each harvestmen species and their total abundance per month.
458 *Metopilio* sp1 (Met_sp1), *Metopilio* sp2 (Met_sp2), *Parageaya* sp1 (Pge_sp1), *Parageaya* sp2
459 (Pge_sp2), *Prionostemma* sp3 (Pri_sp3), *Heterovonones* cf. *incrassatus* (Hvo_cf.inc) and
460 *Vonones* cf. *circumlineatus* (Von_cf.cir) , ten species (Other spp).

461 Figure 6. Abundance-frequency of harvestmen species: *Metopilio* sp1 (Met_sp1), *Metopilio* sp2
462 (Met_sp2), *Heterovonones* cf. *incrassatus* (Hvo_cf.in), *Vonones* cf. *circumlineatus* (Von_cf.cir)
463 and *Parageaya* sp1 (Pge_sp1), and 12 species rare.

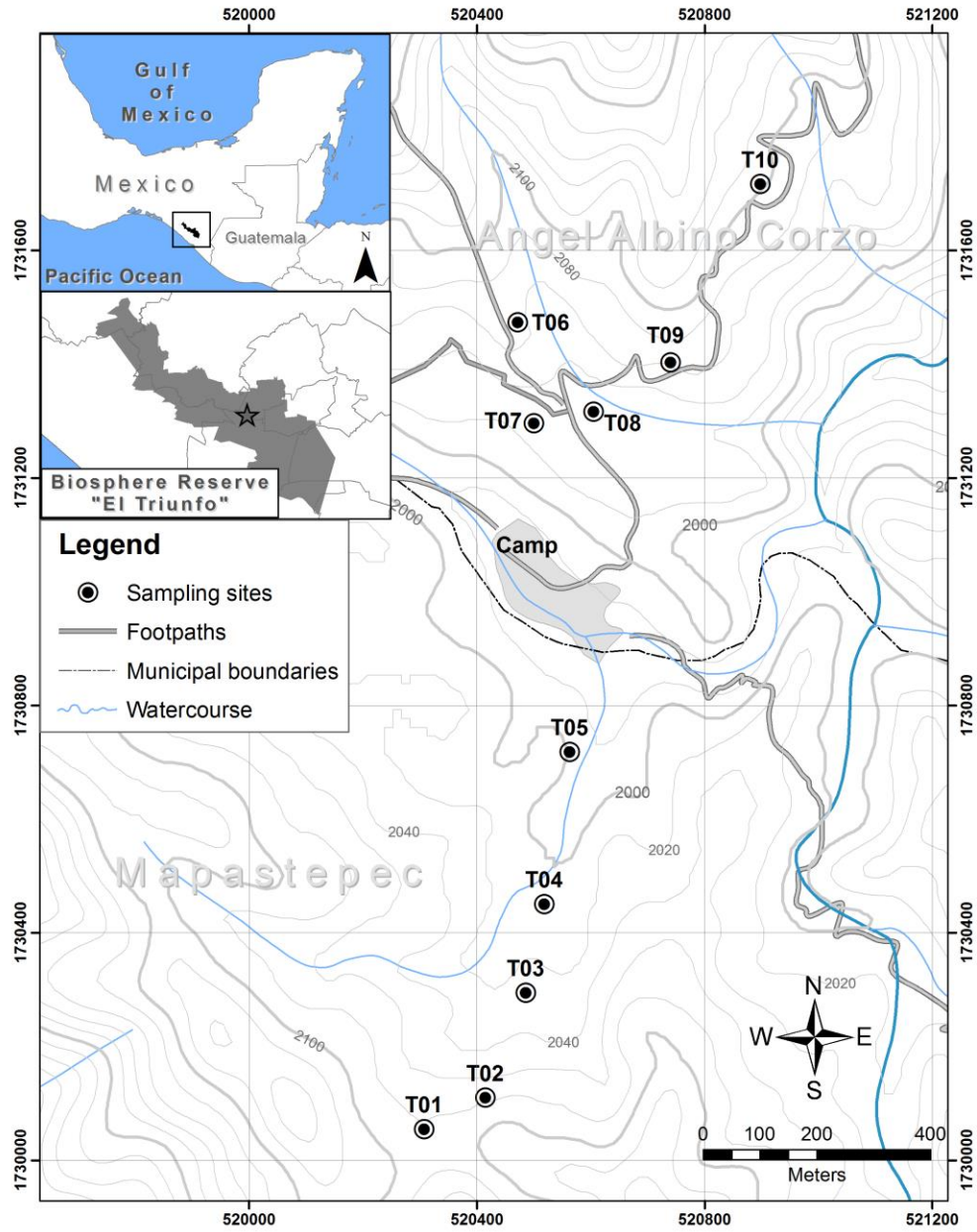
464 Figure 7. Abundance per month of *Metopilio* sp1 by age and sex categories showed in whole
465 sample.

466 Figure 8. Harvestmen's Coleman rarefaction curves (left) and Hill number (q_0) rarefaction
467 curves (right) of seasons (up) and slopes (middle). Bottom plots are rarefaction values (with
468 corresponding 95% confidence intervals) for each transect, at same abundance value to compare.

469 Figure 9. Non-Metric Multidimensional Scaling (NMDS) with pairwise abundance-based Bray-
470 Curtis similarity of harvestmen abundance and composition of cloud forest in the Biosphere
471 Reserve "El Triunfo".

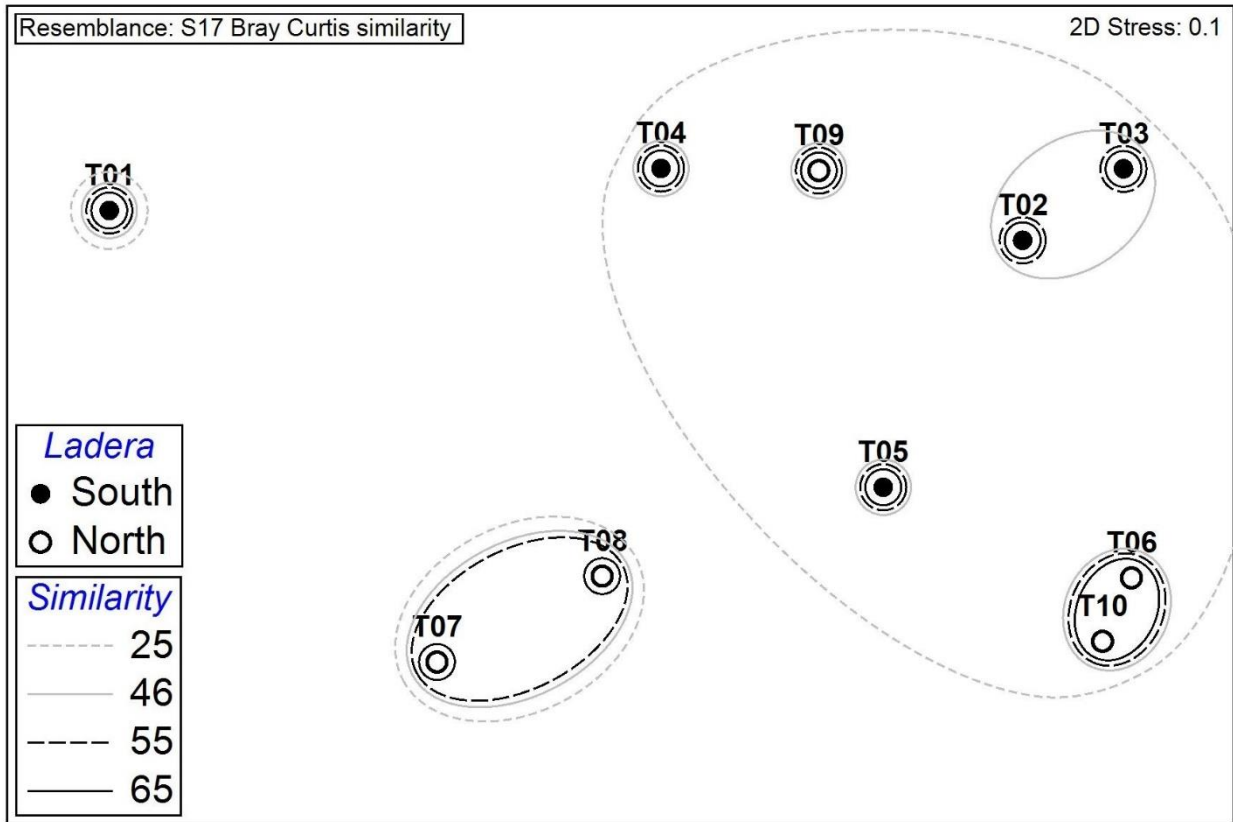
472 Figure 10. Chord similarity dbRDA, displaying variables that explained most of the variability
473 (MT, mean temperature; MH, mean humidity; T02...T10, transects; South and North slopes) and
474 the harvestmen species that responded to these variables (Met_sp1 and 2, *Metopilio* spp; Pri_sp1,
475 *Prionostemma* sp1; Hvo_cf.inc, *Heterovonones* cf. *incrasatus*; Von_cf.cir, *Vonones* cf.
476 *circumlineatus*; Von_sp, *Vonones* sp).

477



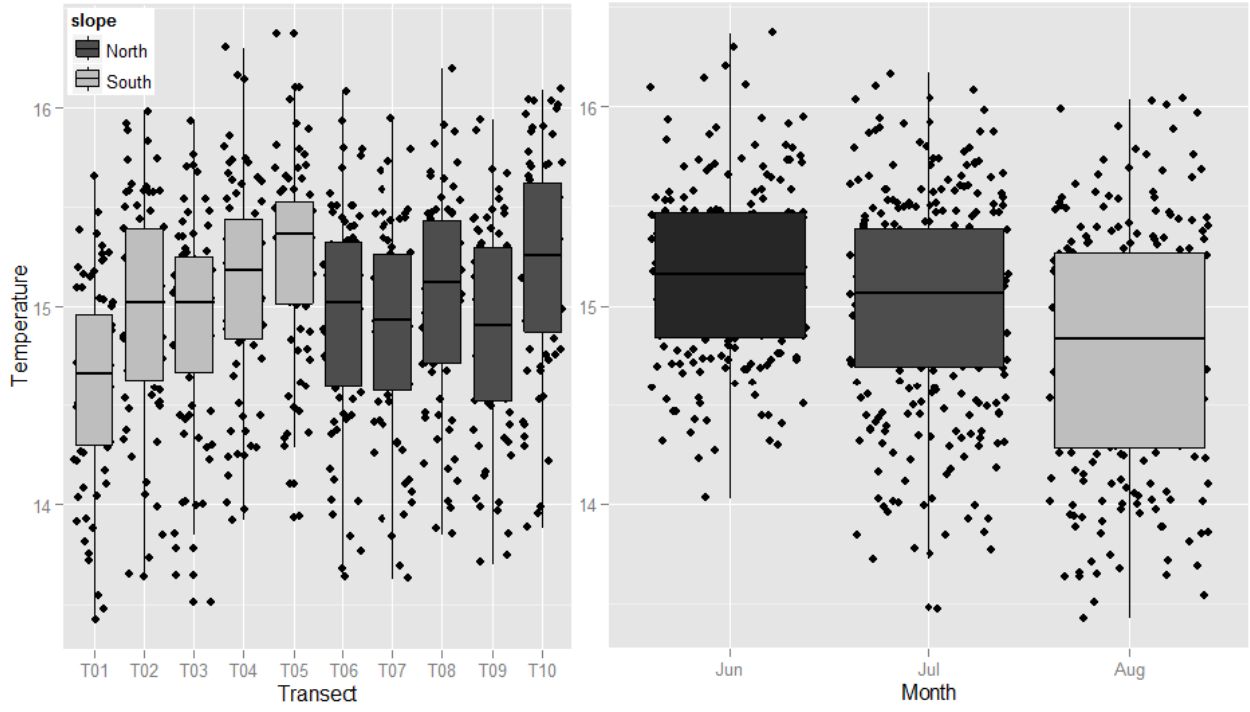
478

479 Figure 1.



480

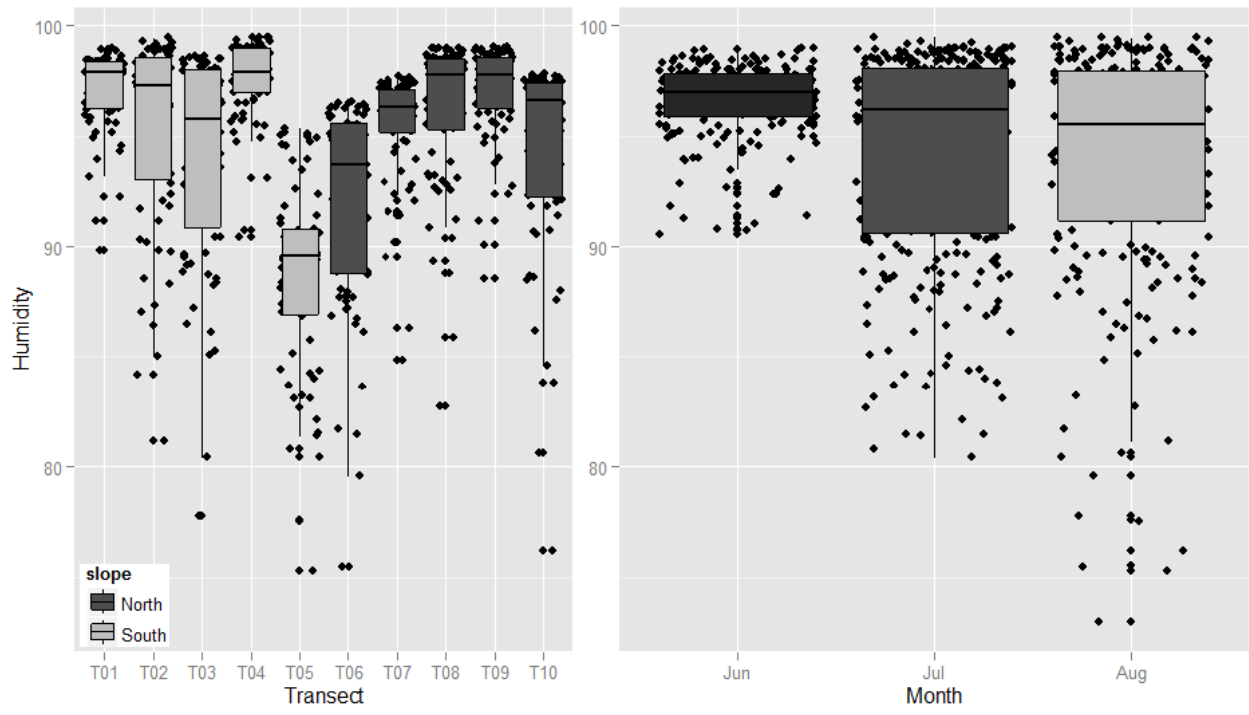
481 Figure 2.



482

483 Figure 3.

484

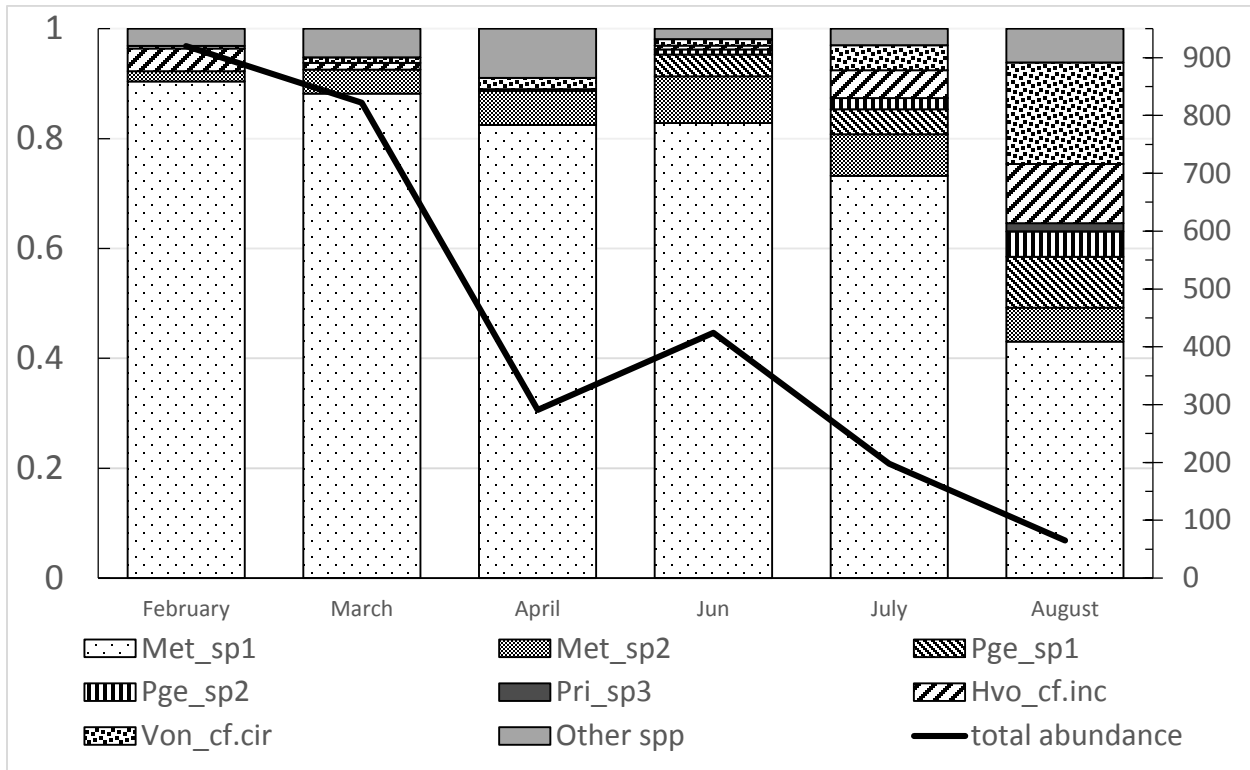


485

486 Figure 4.

487

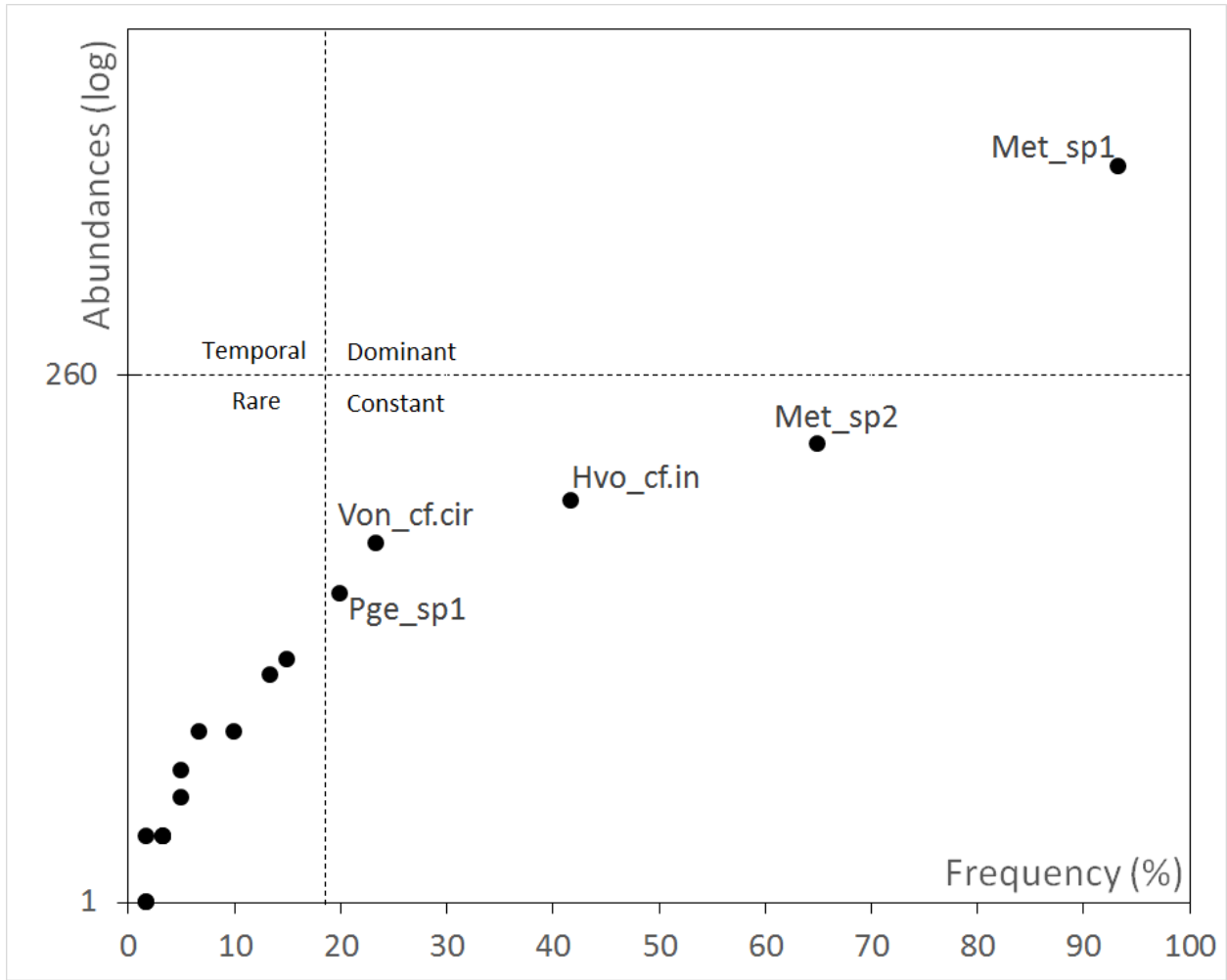
488



489

490 Figure 5.

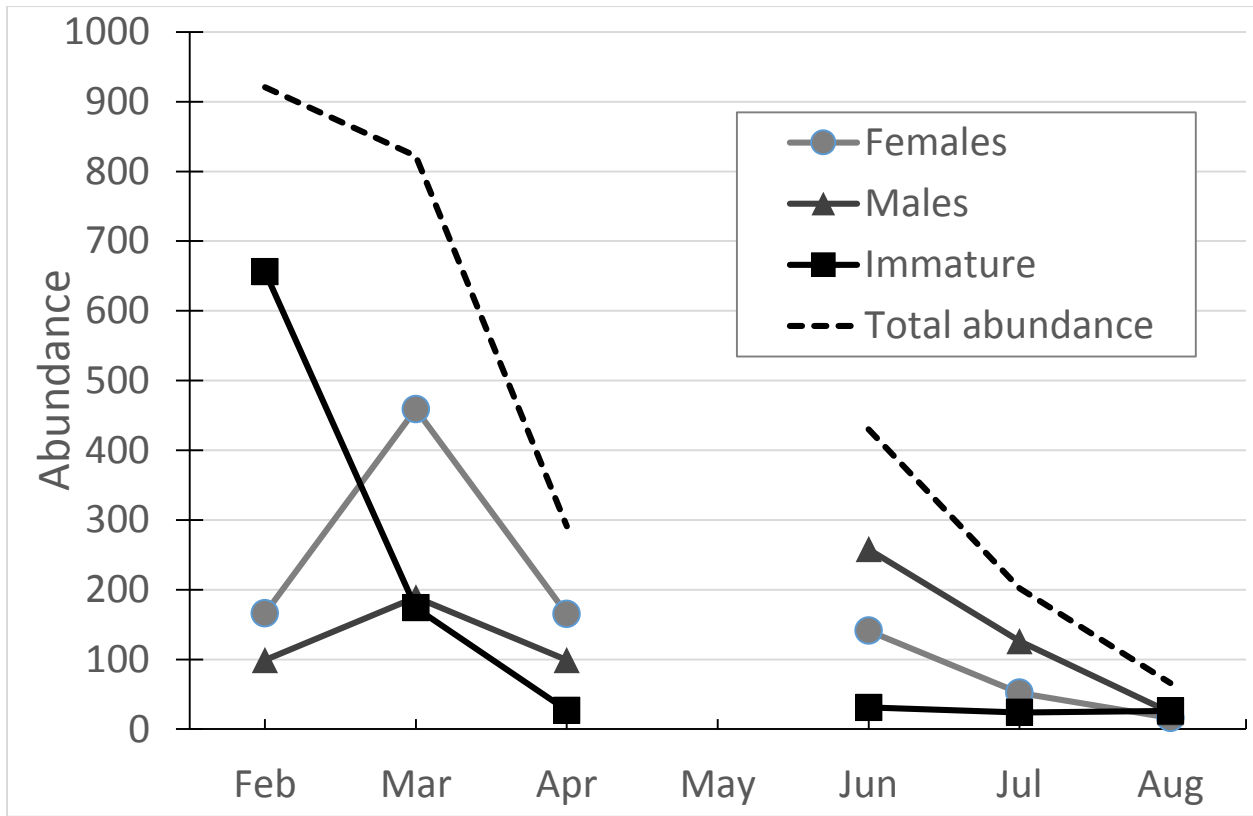
491



492

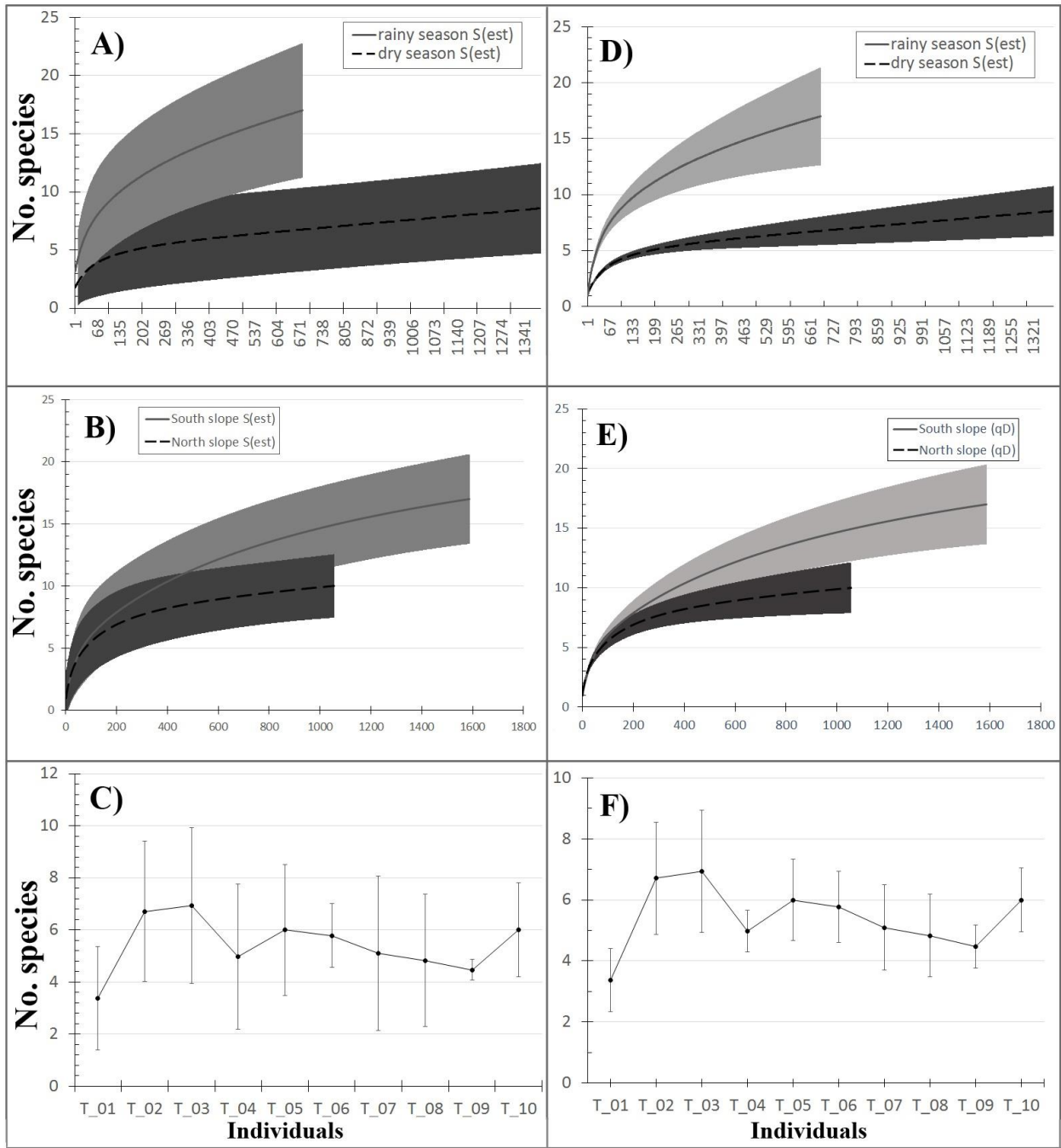
493 Figure 6.

494



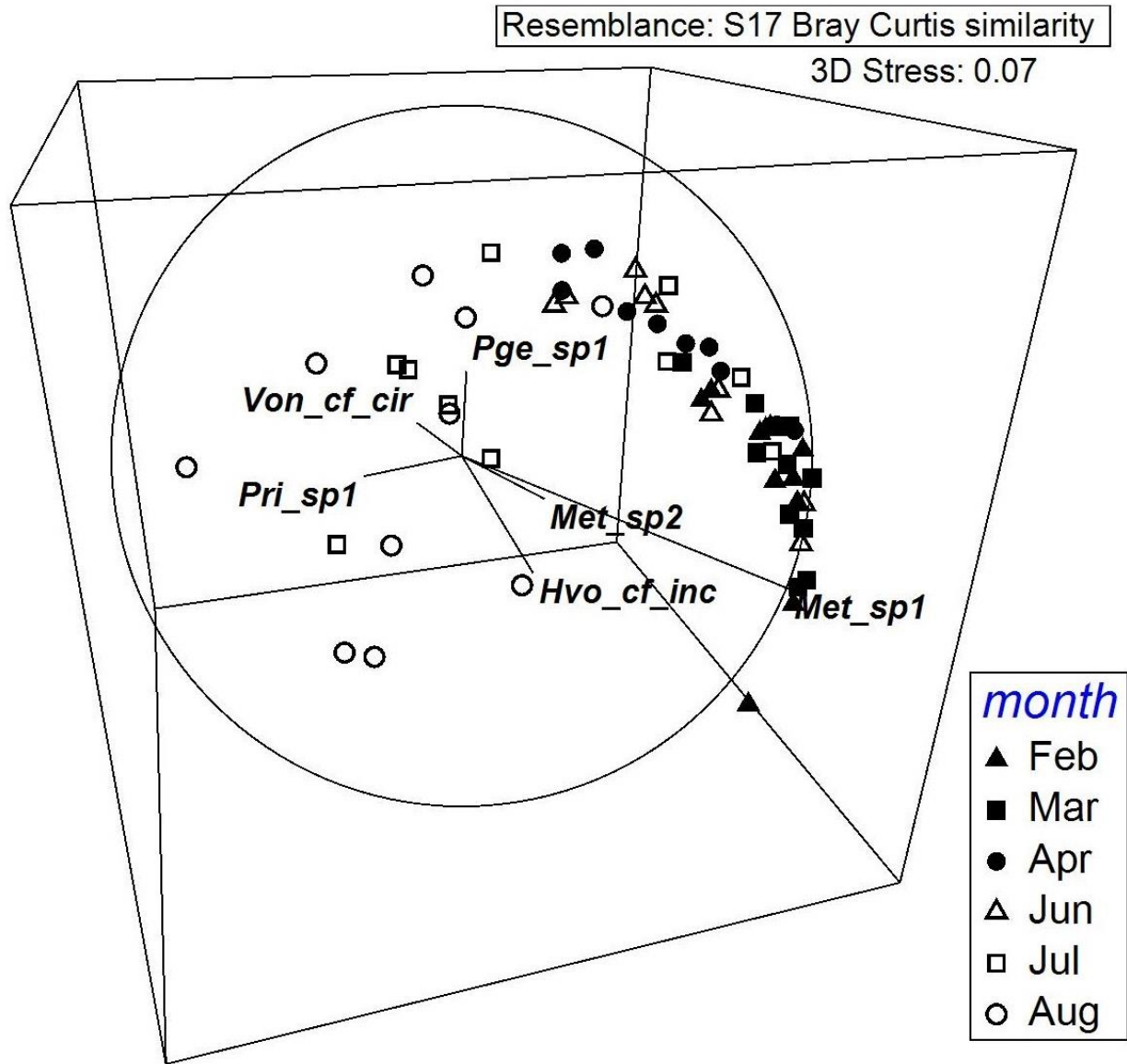
495

496 Figure 7.



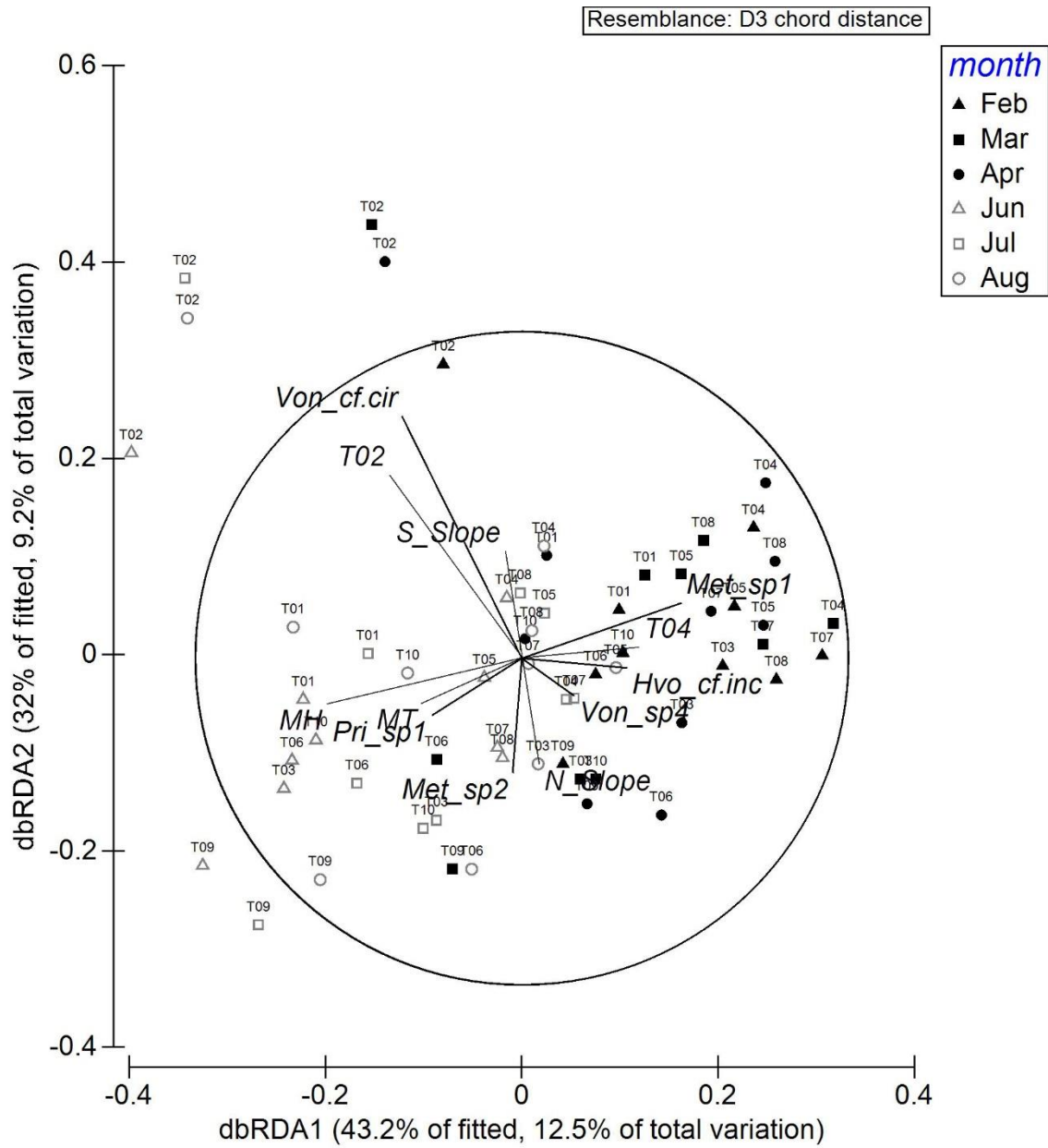
498

499 Figure 8.



500

501 Figure 9.



502

503 Figure 10.

Capítulo 2. Análisis de la diversidad de arañas del suelo del Bosque Mesófilo de Montaña de la reserva de la Biosfera El Triunfo, México.

Introducción

Las arañas son un componente importante de casi todos los ecosistemas del planeta (Foelix, 2011) y han sido consideradas como indicadoras de disturbio (Ibarra-Núñez y Chamé-Vázquez, 2009; Maya-Morales et al., 2012; Prieto-Benítez y Méndez, 2011). Sin embargo, aún se conoce poco de las arañas del suelo de los Bosques Mesófilos de Montaña en México (Ibarra-Núñez; Maya-Morales y Chamé-Vázquez, 2011).

Las arañas han resultado tener respuestas rápidas y visibles hacia distintos grados de disturbio, y a la presencia de contaminantes químicos (Maelfait et al., 2002; Bultman y DeWitt, 2007). Algunas especies tienen requerimientos específicos de humedad, alimento, hojarasca, tipo y estructura de vegetación, entre otros. (Maelfait et al., 2002; McDonald, 2007; Cramer y Maywright, 2008). Entonces, es de esperarse encontrar una gran variedad de respuestas a los distintos cambios ambientales que se pueden presentar en un sistema natural o artificial, estas variaciones ambientales podrían promover patrones espaciales y temporales en los ensambles de arañas.

Considerando que pudiera existir una variabilidad temporal de los ensambles de arañas se realiza la siguiente pregunta. ¿Puede la variabilidad temporal de los ensambles de arañas ser explicada por variables ambientales? Para esto se midieron algunas variables ambientales que pudieran estar afectando la presencia y abundancia de algunas arañas durante la temporada de estiaje y de lluvias en un BMM de la Reserva de la Biosfera El Triunfo.

Metodología

El estudio fue realizado en la Reserva de la Biosfera El Triunfo ubicado dentro de la Sierra Madre de Chiapas. Siendo esta una de las áreas de BMM mas conservadas de Chiapas (Pérez-Farrera et al. 2012). Se establecieron diez transectos (40 x 16 m) de muestreo, en línea de sur a norte dentro del zona nucleo “El Triunfo” (Poligono I).

Para la colecta de arañas del suelo se utilizaron dos métodos de colecta (Coddington et al., 1991; Silva, 1996), con base en estudios previos (Niemelä, Haila y Punttila, 1996; Baker y Barmuta, 2006; Ibarra-Núñez y Chamé-Vazquez, 2009). El primer método consistió en el establecimiento de ocho trampas pitfall distribuidas a los lados de la línea central de cada transecto. Estas trampas consisten en recipientes de plástico de 1 L enterrados al ras del suelo y rellenos con 200 ml de una solución preservante (50% propilenglicol, 50% agua). Estas trampas eran recogidas a las 72 horas y vaciadas en frascos PET de 250 ml para su traslado a la colección, donde se separaron y pasaron al alcohol al 80%. El segundo método de colecta consistió en colectas de hojarasca, tomando cuatro muestras de aproximadamente 2,500 cm² de área en parcelas de 50 x 50 cm por cada transecto. Las muestras se depositaron individualmente en bolsas de nylon con sus datos de colecta. Posteriormente, las muestras de hojarasca fueron procesadas en el campamento, donde se vaciaba individualmente el contenido de las bolsas en recipientes de plástico para buscar y coleccionar las arañas con la ayuda de pinzas o tubos aspiradores. Los organismos extraídos se colocaron en un frasco con alcohol al 80%, con sus datos de colecta. Todos los ejemplares fueron determinados a especie con ayuda de claves generales y literatura especializada (Jocqué y Dippenaar-

Schoeman, 2006; Ubick et al., 2005; Miller, 2004) y se registraron como morfo-especies cuando no fue posible ubicarlos taxonómicamente.

Para evaluar la eficiencia del muestreo se estimó la completitud del muestreo con los estimadores Chao1 y ACE, usando EstimateS 9.1 (Colwell, 2013). Se comparó la riqueza de especies entre temporadas y laderas con curvas de rarefacción de Coleman para matrices basadas en individuos (Gotelli y Colwell, 2001; Colwell et al., 2012). Finalmente se realizó un gráfico de abundancia/frecuencia relativa para la separación de las especies en categorías: dominantes, constantes, temporales y raras, tomando como límites entre las categorías el valor del 50% de frecuencias y el 2% de la abundancia total (Maya-Morales et al., 2012).

Se tomaron datos de temperatura y humedad con data-loggers en todos los sitios durante la temporada de lluvia, mientras que solo se tomaron en dos sitios durante la temporada de estiaje por problemas de logística y diseño. Los valores de temperatura y humedad de la temporada de lluvia fueron ajustados a un modelo lineal generalizado de mínimos cuadrados y comparados los sitios con contrastes ortogonales. Los valores perdidos fueron calculados con el paquete de regresión múltiple iterativa en R para análisis de correlación (Zuur, Ieno y Smith, 2007).

Para analizar los cambios en los ensamblajes de arañas se aplicó el escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) aplicado a una matriz de distancias de Chord (Zuur, Ieno y Smith, 2007). La hipótesis nula de no diferencia entre comparaciones se hizo con un Análisis de Varianza de Permutación (PERMANOVA) en el programa PRIMER (Anderson, 2001; Clarke y Gorley, 2006; Anderson y Walsh, 2013). Para

buscar la existencia de relaciones de temperatura y humedad con las abundancias de las arañas más abundantes se realizó un análisis de Redundancia con una matriz base de distancias de similitud de Chord y una prueba de correlacion de Spearman (Zuur, Leno y Smith, 2007).

Resultados

Se colectaron un total de 2,139 ejemplares de arañas representados en 22 familias, 40 géneros y 45 especies, delos cuales 1,014 se colectaron en secas y 1,125 en lluvias. Se encontró una proporción de 25.9% de hembras, 45.4% de machos y 28.5% de juveniles. Del total señalado solamente 1,910 ejemplares fueron considerados para los análisis, debido a que 229 ejemplares juveniles no se pudieron ubicar taxonómicamente (Cuadro 1). La completitud del muestreo fue de 87.5% para Chao1 y de 77.3% para ACE, siendo valores bastante altos para muestreos en zonas de alta diversidad (Coddington et al., 2009), como se consideran los BMM (Rzedowski, 1996).

Las familias más abundantes fueron Linyphiidae, Zodariidae, Phrurolitidae, Agelenidae y Oonopidae, de las cuales la familia más diversa fue Linyphiidae (Cuadro 1). Sin embargo, la gran mayoría de las familias restantes fue representada únicamente por una especie o un género. La gráfica de abundancia versus frecuencia reveló ocho especies dentro de la categoría de dominantes, 12 especies constantes y el resto como especies raras (Figura 1). Mientras que las comparaciones de riqueza entre temporadas y laderas no mostraron diferencia alguna (Figura 2).

El análisis NMDS no mostró ninguna agrupación aparente entre meses, temporadas o transectos (Figura 3). De igual manera, el análisis de similitud permutacional no calculó ninguna diferencia significativa entre los transectos.

Por su parte, la temperatura y humedad fueron notablemente distintas entre meses ($F=11.65$; $p<0.0001$ y $F=32.19$; $p<0.0001$ respectivamente), pero con pocas diferencias entre transectos (T01 diferente al T04, T05 y T10; $p<0.0009$, $p<0.0001$ y $p<0.0001$, respectivamente). Finalmente los análisis de Redundancia mostraron evidencia de una relación positiva entre humedad media y abundancia de *Agyreta* sp1 (Cuadro 2 y Figura 4; $S=26644$, $p=0.045$). El análisis de Redundancia también mostro una relación negativa con *Ishania* sp (Figura 4), sin embargo no se pudo probar con análisis de correlación por carecer de una distribución normal.

Discusión y conclusión

Los valores de riqueza fueron muy similares a los registrados en un sitio conservado de bosque mesófilo de montaña en la Reserva de la Biosfera Volcán Tacaná (RBVT). De igual manera, Linyphiidae fue también la familia más abundante y diversa en el sitio conservado de la RBVT (Chamé-Vázquez, 2011).

Los resultados no mostraron cambios estadísticamente significativos en los ensambles de arañas durante las temporadas. Esto sugiere que ninguna o muy pocas de las especies de arañas son sensibles a cambios pequeños en temperatura y humedad. Sin embargo, encontramos relación de una sola de las especies con los cambios de humedad. Lamentablemente, sólo de muy pocas especies se conoce los ciclos de vida completos (Foelix, 2011) y sólo de unas cuantas se le conoce el rango de tolerancia de

temperatura o humedad (Frick, Kropf y Nentwig, 2007, Cramer y Maywright, 2008).

Esto nos limita en la interpretación de los resultados, puesto que en su inmensa mayoría, las arañas han resultado ser generalistas y muy tolerantes a leves cambios ambientales en comparación a grupos como los opiliones. Esto junto a que el sitio de muestreo es una área de conservación, pueden estar influyendo en la estabilidad de este grupo, que mantiene los ensambles sin cambios abruptos aparentes.

Se pudo observar de manera directa que los transecto 1 y 2 fueron los únicos que presentaron ejemplares de *Novalena* sp y *Tegenaria* sp y una alta abundancia de *Grammonota* sp, aunque fue estadísticamente irrelevante. Ambos transectos fueron los que se encontraron más expuestos a los vientos costeros que depositan una mayor cantidad de agua en la vegetación de la cresta, que resulta en una humedad más elevada y constante. Los análisis de humedad mostraron a los sitios 1 y 2 con una dispersión mucho menor en comparación al resto de los sitios. También los transectos 1 y 2 junto con el 3, fueron los que mostraron las temperaturas medias más bajas. Además, los análisis de correlación mostraron evidencia de un efecto de la humedad sobre *Agyneta* sp1. Sin embargo, es necesario probarlo con experimentos de laboratorio, pues siendo las arañas especies generalmente sin marcadas restricciones alimenticias y muy tolerantes al ambiente, podríamos estar incurriendo en falsos positivos.

Aunque pudimos ver que existían diferencias puntuales en la composición de especies, hacen falta más estudios ecológicos y de laboratorio donde se consideren otros tipos de variables ambientales, como productividad primaria, depredación, competencia o

parámetros poblacionales. Ya que lo que se conoce sobre la biología de las especies de arañas de los BMM, aún es muy escaso para poder dar conclusiones definitivas.

Bibliografía

Anderson, M.J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26, pp.32–46.

Anderson, M.J. y Walsh, D.C.I., 2013. PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing? *Ecological Monographs*, 83(4), pp.557–574.

Baker, S.C. y Barmuta, L.A., 2006. Evaluating spatial autocorrelation and depletion in pitfall-trap studies of environmental gradients. *Journal of Insect Conservation*, 10(3), pp.269–276.

Bultman, T.L. y DeWitt, D.J., 2007. Effect of an invasive ground cover plant on the abundance and diversity of a forest floor spider assemblage. *Biological Invasions*, 10(5), pp.749–756.

Chamé-Vazquez, D., 2011. *Arañas de suelo del bosque mesófilo de montaña, conservado y alterado en el Soconusco, Chiapas, México*. Tesis de Licenciatura, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas.

Clarke, K.R. y Gorley, R.N., 2006. *PRIMER v6 : User Manual / Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth: PRIMER-E.

- Coddington, J.A., Agnarsson, I., Miller, J.A., Kuntner, M. y Hormiga, G., 2009. Undersampling bias : the null hypothesis for singleton species in tropical arthropod surveys. *Journal of Animal Ecology*, 78, pp.573–584.
- Coddington, J.A., Griswold, C.E., Silva Davila, D., Peñaranda, E. y Larcher, S.F., 1991. Designing and testing sampling protocols to estimate biodiversity in Tropical Ecosystems. *Critical Issues in Biodiversity*. Symposium, 2, pp.44–60.
- Colwell, R.K., 2013. *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Version 9. Available at: <purl.oclc.org/estimates>.
- Colwell, R.K., Chao, A., Gotelli, N.J., Lin, S.-Y., Mao, C.X., Chazdon, R.L. y Longino, J.T., 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology*, 5(1), pp.3–21.
- Cramer, K.L. y Maywright, A. V, 2008. Cold temperature tolerance and distribution of the brown recluse spider *Loxosceles reclusa* (Araneae, Sicariidae) in Illinois. *Journal of Arachnology*, 36, pp.136–139.
- Foelix, R.F., 2011. *Biology of spider*. Third ed. New York: Oxford University Press.
- Frick, H., Kropf, C. y Nentwig, W., 2007. Laboratory temperature preferences of the wolf spider *Pardosa riparia* (Araneae: Lycosidae). *Bulletin of British Arachnological Society*, 14(1), pp. 45-48

- Gotelli, N.J. y Colwell, R.K., 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, (4), pp.379–391.
- Ibarra-Núñez, G. y Chamé-Vázquez, D., 2009. Las arañas del suelo del Bosque Mesófilo de Montaña de la reserva de la Biosfera Volcán Tacaná, Chiapas: Efectos de las perturbaciones antropogénicas. *Entomología Mexicana*, 8, pp.47–52.
- Ibarra-Núñez, G., Maya-morales, J. y Chamé-Vázquez, D., 2011. Las arañas del bosque mesófilo de montaña de la Reserva de la Biosfera Volcán Tacaná, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82, pp.1183–1193.
- Jocqué, R. y Dippenaar-Schoeman, A.S., 2006. *Spiders families of the world. History*. Tervuren: Musée Royal de l’Afrique Central.
- Maelfait, J., Baert, L., Bonte, D., De Bakker, D., Guarebeke, S. y Hendrickx, F., 2002. The use of spiders as indicators of habitat quality and anthropogenic disturbance in Flanders, Belgium. *Proceedings of the 20th European Colloquium of Arachnology*, pp.129–141.
- Maya-Morales, J., Ibarra-Núñez, G., León-Cortés, J.L. e Infante, F., 2012. Understory spider diversity in two remnants of tropical montane cloud forest in Chiapas, Mexico. *Journal of Insect Conservation*, 16(1), pp.25–38.

- Mcdonald, B., 2007. Effects of vegetation structure on foliage dwelling spider assemblages in native and non-native Oklahoma Grassland Habitats. *Proceedings of the Oklahoma Academy of Science*, 87, pp.85–88.
- Miller, J.A., 2004. *Key to the genera of Erigonine spiders in the neotropics (Araneae, Linyphiidae, Erigonine)*. Available at: <<http://www.gwu.edu/~spiders>>.
- Niemelä, J., Haila, Y. y Punttila, P., 1996. The importance of small-scale heterogeneity in boreal forests: variation in diversity in forest-floor invertebrates across the succession gradient. *Ecography*, 19(3), pp.352–368.
- Pérez-Farrera, M. A., R. Martínez-Camilo, N. Martínez-Meléndez, O. Farrera-Sarmiento, and S. Maza-Villalobos. 2012. Listado florístico del Cerro Quetzal (Polígono III) de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, México. *Botanical Sciences*. 90: 113–142.
- Prieto-Benítez, S. y Méndez, M., 2011. Effects of land management on the abundance and richness of spiders (Araneae): A meta-analysis. *Biological Conservation*, 144(2), pp.683–691.
- Rzedowski, J., 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los Bosques Mesófilos de Montaña de México. *Acta Botanica Mexicana*, 35, pp.25–44.
- Silva, D., 1996. Species composition and community structure of peruvian rainforest spiders: A case study from a seasonally inundated forest along the Samiria river. *Revue Suisse de Zoologie*, serie ocasional, pp.597–610.

Ubick, D., Paquin, P., Cushing, P.E. y Roth, V. eds., 2005. *Spiders of North America. An identification manual*. 1° ed. American Arachnology Society.

Zuur, A.F., Leno, E.N. y Smith, G.M., 2007. *Analysing ecological data*. 1st ed. New York, USA.: Springer Science + Business Media, LLC.

Cuadro 4. Matriz de abundancias obtenidas para arañas para cada transecto.

Familia y especie	T01	T02	T03	T04	T05	T06	T07	T08	T09	T10	Total
Agelenidae											
<i>Novalena</i> sp.	62	26			1						89
<i>Tegenaria</i> sp.	2										2
Pholcidae											
<i>Modissimus</i> _sp1	4	1		2			1	1	1		10
<i>Ixchela pecki</i>	1	1									2
<i>Ixchela</i> sp									1		1
Oonopidae											
<i>Costarina plena</i>	8	11		9	6		5	5	12	4	60
<i>Oonops</i> sp.	1					1					2
<i>Pescennina</i> sp.		1									1
Zodariidae											
<i>Ishania</i> sp1	10	44	44	12	4	5			7	9	135
<i>Ishania</i> sp2	1	17				4					22
Phrurolitidae											
<i>Piabuna</i> sp1	4	5	10	9	17	8	14	10	17	4	98
<i>Piabuna</i> sp2	1	2	1	4	5	3	4	4	4	3	31
Corinnidae											
<i>Trachelas</i> sp.							1				1
Gnaphosidae											
<i>Zimiris</i> sp.		1									1
Clubionidae											
<i>Elaver</i> sp.	2	1	1	2	1		2	1			10
Linyphiidae											
<i>Grammonota</i> sp.	26	19	16	1	17	7		32	31	9	158
<i>Fissiscapus</i> sp.	43		1	2	8			1			55
<i>Laminocauda</i> sp.	14		1	1	4		2	5			27
<i>Pocadicnemis</i> sp.						2		2	1	1	6
<i>Traematisis</i> sp.	1	1	2		1	1	1			7	14
<i>Toltecaria</i> sp.	1	1	2	3	4	1	3	2	5		22
<i>Paraletes</i> sp.	4		2		3	4	2	6	1		22
<i>Walckenaeria</i> sp. 1 y 2	74	43	30	49	46	50	55	78	71	25	521
<i>Lygarina</i> sp.	2	18	3		12						35
<i>Agyneta</i> sp1	59	50	46	42	20	34	59	60	55	36	461
<i>Agyneta</i> sp2	2		2	4	3			1			12
<i>Jalapiphantes</i> sp1			1							1	2
<i>Linyphia trifalcata</i>							1				1

Continúa Cuadro 1...

Familia y especie	T01	T02	T03	T04	T05	T06	T07	T08	T09	T10	Total
Ochyroceratidae											
<i>Ochyrocera</i> sp.		2	2	2							6
<i>Speocera</i> sp.			1		7	11		2	13	2	36
Tetragnathidae											
<i>Chrysometa</i> sp.				1							1
<i>Glenognatha</i> sp.	1				1		1			2	5
Theridiosomatidae											
<i>Theridiosoma davisii</i>	1		2	5	3	1	3	1	1	3	20
Theriidae											
<i>Dipoena</i> sp.	2	3	2	4	2	2		2	1	3	21
Dipluridae											
Morfotipo	1	1									2
Teraphosidae											
Morfotipo	1									1	2
Paratropididae											
<i>Paratropis</i> sp.							2			2	4
Ctenizidae											
<i>Hebestatis</i> sp.									2		2
Nesticidae											
<i>Gaucelmus</i> sp.		1									1
Haniidae											
<i>Hania</i> sp.			2								2
Salticidae											
<i>Zygoballus</i> sp.									1		1
Morfotipo		1									1
Araneidae											
<i>Micrathena</i> sp.								1			1
Anyphaenidae											
<i>Anyphaena</i> sp.	4										4
Abundancia total	332	250	171	152	165	134	156	214	224	112	1910
Riqueza total	28	23	21	18	21	16	17	19	18	17	45

Cuadro 2. Ajuste del modelo del RDA y porcentaje de la variabilidad explicada para la relación arañas versus temperatura y humedad.

Axis	% ajuste del modelo		% variación explicada	
	Individual	Cumulative	Individual	Cumulative
1	76.35	76.35	3.1	3.1
2	23.65	100	0.96	4.06

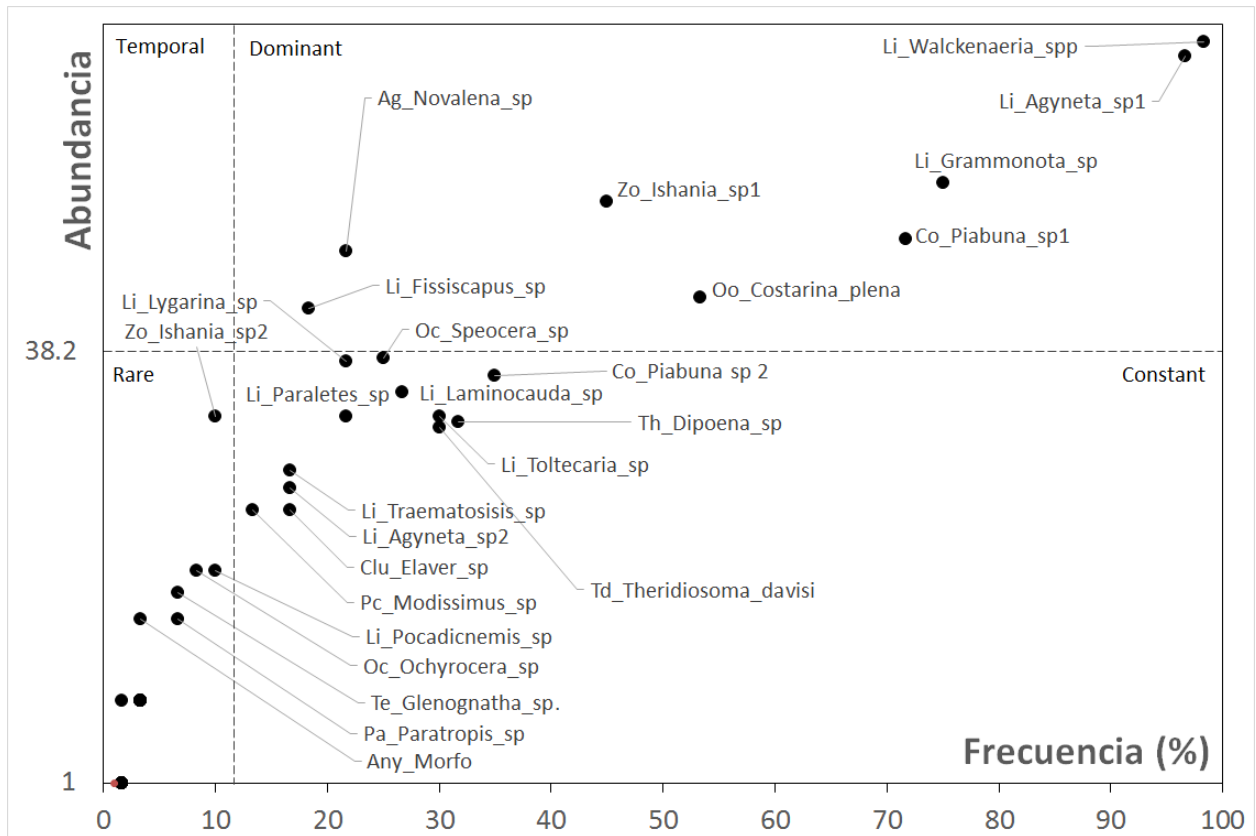


Figura 1. Gráfico de abundancia/frecuencia expresando la categorización de las especies de arañas en dominantes (área superior derecha), constantes (área inferior derecha), temporales (área superior izquierda) y raras (área inferior izquierda)

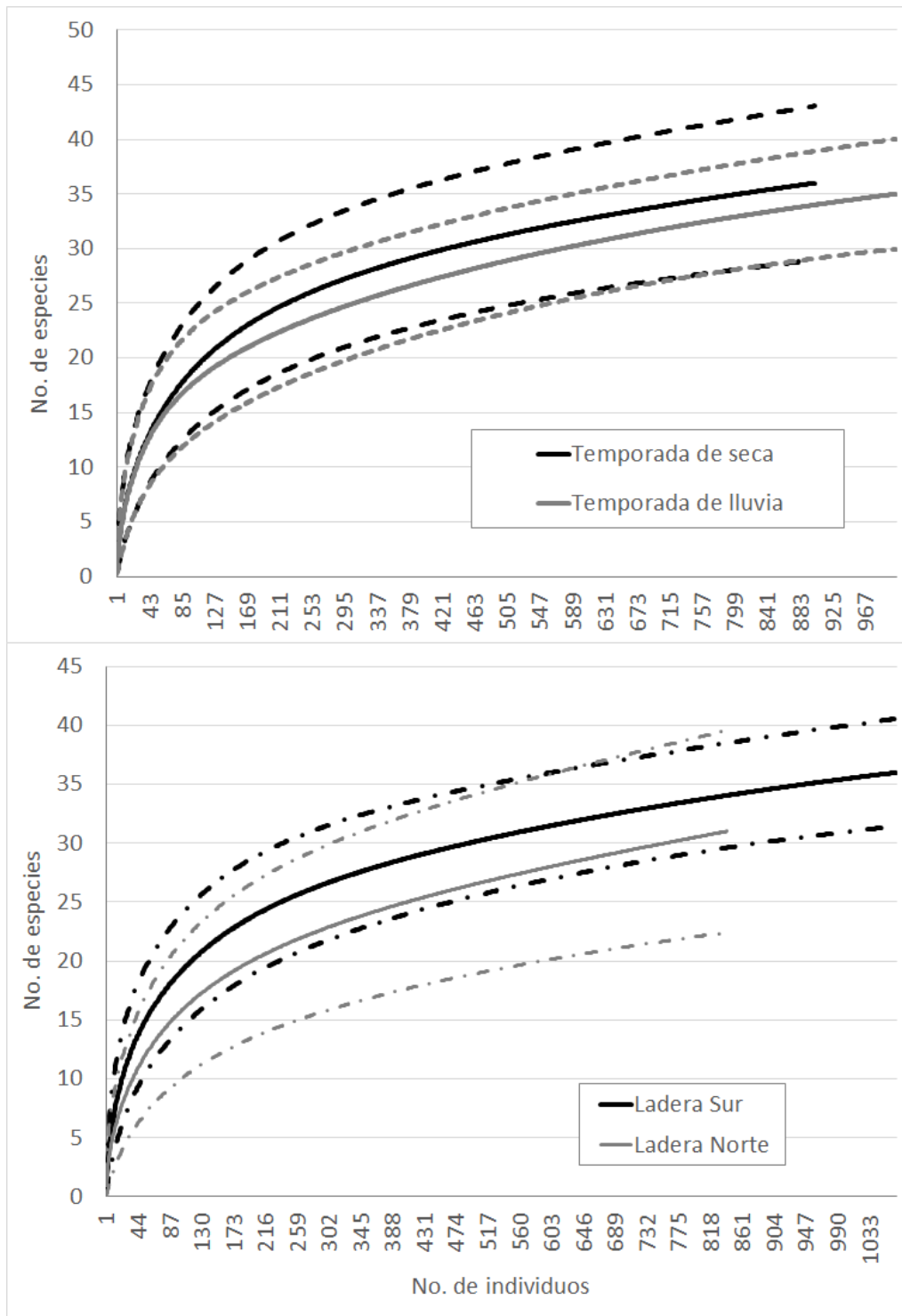


Figura 2. Curvas de rarefacción de Coleman para las temporadas (gráfica superior) y laderas (gráfica inferior) con sus intervalos de confianza.

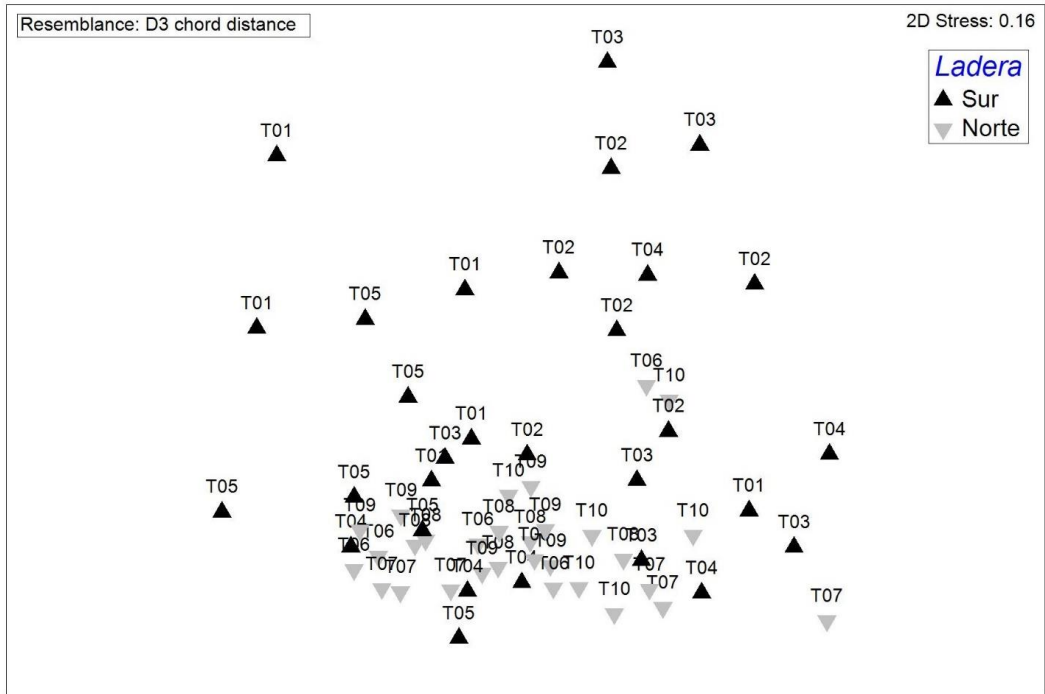


Figura 3. Escalamiento Multidimensional No Métrico con la composición y abundancia de arañas para cada transecto (Transectos del 1 al 10 =T01 a T10, respectivamente). Se muestra al mismo tiempo el traslape de ambas laderas.

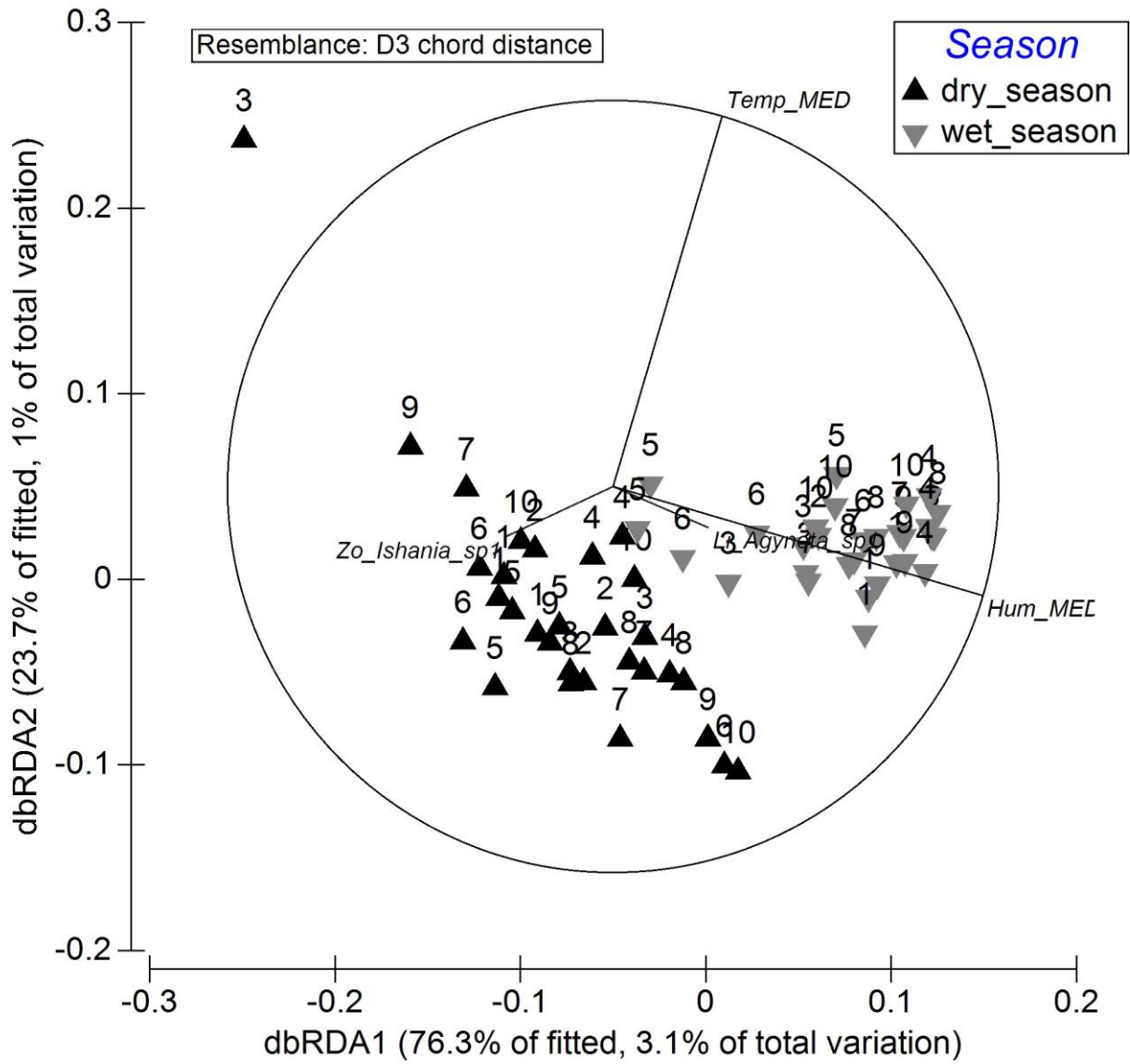


Figura 4. Analisis de redundancia para la relación de abundancia de arañas con temperatura y humedad media.

Conclusión

Los dos grupos de arácnidos del suelo estudiados tuvieron una riqueza relativamente alta, en comparación a otros estudios y otros sitios. Para las arañas, los resultados muestran algunas coincidencias (en riqueza y grupos dominantes) con otro estudio de un hábitat similar en esta misma región. Esto muestra un posible patrón para este grupo, con las especies de la familia Linyphiidae como dominantes en abundancia y riqueza de zonas altas, en comparación con las faunas registradas a menores altitudes en esta región. Sin embargo, no mostraron cambios significativos a través de las temporadas, ni entre transectos. Si bien no se pudo encontrar relación de ninguna especie con temperatura, si encontramos evidencia de un posible efecto de la humedad sobre *Agyneta* sp1. Aunque esta relación fue relevante, las arañas son organismos en su gran mayoría generalistas. Por lo que es necesario realizar futuras investigaciones en laboratorio que corroboren dicha respuesta de esta especie hacia leves cambios de humedad.

En el caso de los opiliones, los resultados demostraron la importancia que tienen las variables ambientales sobre la distribución temporal de su diversidad, y mostraron como una especie muy dominante puede estar influenciando todo el ensamble de especies. *Metopilio* sp1 resultó ser la especie más importante por su tamaño poblacional, y por su notable respuesta a la humedad podría ser de utilidad para estudiar la conservación o el disturbio en este tipo de ecosistemas, considerando la variación temporal observada.

Aunque el tamaño de la muestra espacial fue relativamente pequeño para demostrar resultados contundentes sobre la variabilidad espacial, pudimos observar un notable efecto de ladera desde el transecto uno al diez, demostrando la importancia de la exposición de las áreas hacia factores ambientales cíclicos. Otros factores que revelaron su importancia potencial para los ensambles de opiliones fueron la composición de la hojarasca y la densidad de troncos caídos, ambos factores influyen en la heterogeneidad del suelo como biotopo en el que se desplazan o resguardan estos organismos. Todo esto nos da elementos para diseñar futuras investigaciones de este grupo.

El estudio de opiliones de México se ha enfocado principalmente en su taxonomía aunque aún falta mucho por conocer. Sin embargo, en México no existían estudios metódicos dedicados a conocer su ecología hasta el presente trabajo, el cual reveló indicios de que este grupo puede ser de utilidad para futuros trabajos de conservación y además, por sus endemismos serían de gran ayuda para estudios biogeográficos.

Literatura citada

- Acosta, L.E. y Machado, G., 2007. Diet and foraging. In: R. Pinto-da-Rocha, G. Machado and G. Gonzalo, eds., *Harvestmen: The Biology of Opiliones*, 1st ed. Cambridge, Massachusetts, USA: Harvard University Press, pp.309–338.
- Alcántara Ayala, O. y Luna Vega, I., 1997. Florística y análisis biogeográfico del Bosque Mesófilo de Montaña de Tenango de Doria, Hidalgo, México. *Anales Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, 68(2), pp.57–106.
- Bultman, T.L. y DeWitt, D.J., 2007. Effect of an invasive ground cover plant on the abundance and diversity of a forest floor spider assemblage. *Biological Invasions*, 10(5), pp.749–756.
- Burns, J.A., Hunter, R.K. and Townsend, V.R., 2007. Tree Use by Harvestmen (Arachnida: Opiliones) in the Rainforests of Trinidad, W. I. *Caribbean Journal of Science*, 43(1), pp.138–142.
- Campuzano-Granados, E.F., 2014. *Variación de los ensambles de arañas del sotobosque y su relación con la estructura de un bosque de niebla en el sureste de México*. Tesis para obtener grado de Maestría. El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Tapachula, Chiapas.
- Cokendolpher, J.C., MacKay, W.P. y Muma, M.H., 1993. Seasonal population phenology and habitat preferences of montane harvestmen (Arachnida:

- Opiliones) from southwestern New Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 38(3), pp.236–240.
- Cokendolpher, J.C. y Mitov, P.G., 2007. Natural Enemies. In: R. Pinto-da-Rocha, G. Machado y G. Gonzalo, eds., *Harvestmen: The Biology of Opiliones*, 1st ed. Cambridge, Massachusetts, USA: Harvard University Press, pp.339–373.
- CONABIO, 2010. *El Bosque Mesófilo de Montaña en México: Amenazas y Oportunidades para su Conservación y Manejo Sostenible*. México, D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Curtis, D.J. y Machado, G., 2007. Ecology. In: R. Pinto-da-Rocha, G. Machado and G. Gonzalo, eds., *Harvestmen: The Biology of Opiliones*, 1st ed. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, pp.280–308.
- Edgar, A.L., 1971. Studies on the biology and ecology of Michigan Phalangida (Opiliones). *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan*, (144), pp.1–64.
- Foelix, R.F., 2011. *Biology of spider*. Third ed. New York: Oxford University Press, p.419.
- Ibarra-Núñez, G., Maya-morales, J. y Chamé-Vazquez, D., 2011. Las arañas del bosque mesófilo de montaña de la Reserva de la Biosfera Volcán Tacaná, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82, pp.1183–1193.

- Kohlmann, B., 2000. New species and distribution records of Mesoamerican *Ateuchus* (Coleoptera:Scarabaeidae). *Revista de biología tropical*, 48, pp.235–2446.
- Kury, A.B. y Cokendolpher, J.C., 2000. Opiliones. In: J. Llorente-Bousquets, E. González-Soriano y N. Papavero, eds., *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento, Volumen II*. D.F., México: Universidad Nacional Autónoma de México, pp.137–157.
- Machado, G., Pinto-da-Rocha, R. y Giribet, G., 2007. What Are Harvestmen? In: R. Pinto-da-Rocha, G. Machado and G. Gonzalo, eds., *Harvestmen: The Biology of Opiliones*, 1st ed. Cambridge, Massachusetts, USA: Harvard University Press, pp.1–13.
- Maelfait, J., Baert, L., Bonte, D., De Bakker, D., Guarebeke, S. y Hendrickx, F., 2002. The use of spiders as indicators of habitat quality and anthropogenic disturbance in Flanders, Belgium. *Proceedings of the 20th European Colloquium of Arachnology*, pp.129–141.
- Mcdonald, B., 2007. Effects of vegetation structure on foliage dwelling spider assemblages in native and non-native Oklahoma Grassland Habitats. *Proceedings of the Oklahoma Academy of Science*, 87, pp.85–88.
- Pérez Farrera, M.A., Tejada Cruz, C. y Silva Rivera, E., 2010. *Los bosques mesófilos de montaña en Chiapas. Situación actual, diversidad y conservación*. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México: Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas.

- Prieto-Benítez, S. y Méndez, M., 2011. Effects of land management on the abundance and richness of spiders (Araneae): A meta-analysis. *Biological Conservation*, 144(2), pp.683–691.
- Proud, D.N., Felgenhauer, B.E., Townsend, V.R., Osula, D.O., Gilmore III, W.O., Napier, Z.L. y Van Zandt, P.A., 2012. Diversity and habitat use of Neotropical Harvestmen (Arachnida: Opiliones) in a Costa Rican Rainforest. *ISRN Zoology*, 2012, pp.1–16.
- Rzedowski, J., 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los Bosques Mesófilos de Montaña de México. *Acta Botanica Mexicana*, 35, pp.25–44.
- Schmitz, O.J., 2008. Effects of predator hunting mode on grassland ecosystem function. *Science*, 319(5865), pp.952–4.
- Solórzano, S. y Oyama, K., 2002. El Quetzal, una especie en peligro de extinción. *Biodiversitas*, 45, pp.2–6.
- Todd, V., 1949. The habits and ecology of the British Harvestmen (Arachnida, Opiliones), with special reference to those of the Oxford District. *Journal of Animal Ecology*, 18(2), pp.209–229.
- Warren, A.D. y De la Maza E., R.G., 2011. A new species of *Dalla* from Chiapas, Mexico (Lepidoptera, HesperIIDae, Heteropterinae). *Tropical Lepidoptera Research.*, 21(1), pp.7–11.

Williams-Linera, G., 2007. *El bosque de niebla del centro de Veracruz: ecología, historia y destino en tiempos de fragmentación y cambio climático*. Xalapa, Veracruz, México: CONABIO, Instituto de Ecología A. C.