



Ecología

Diversidad alfa y beta de Cantharidae (Coleoptera) en el bosque tropical caducifolio de la vertiente del Pacífico mexicano

Alpha and beta diversity of Cantharidae (Coleoptera) in the tropical dry forest of the Mexican Pacific slope

Cisteil Xinum Pérez-Hernández* y Santiago Zaragoza-Caballero

Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153, 04510 México, D.F., México

Recibido el 31 de enero de 2014; aceptado el 28 de abril de 2015

Disponible en Internet el 31 de agosto de 2015

Resumen

Se presenta un análisis de la diversidad alfa y beta de 7 ensamblajes de Cantharidae asociados a bosque tropical caducifolio (BTC) de la vertiente del Pacífico mexicano, como una primera aproximación a los patrones de diversidad de insectos en ese tipo de vegetación. Se exploran los 2 procesos que originan la diversidad beta (β_{cc}): reemplazamiento de especies ($\beta_{.3}$) y diferencia en riqueza de especies (β_{rich}), así como la relación de la diversidad beta con la precipitación, temperatura, estacionalidad, altitud, latitud y distancia geográfica. Se revisaron 4,063 ejemplares, 10 géneros y 70 especies de cantáridos, 59% de las cuales fueron exclusivas de la localidad de recolecta. El género *Plectonotum* y 11 especies representan nuevos registros en el país y otros 15 son nuevos registros estatales. Se encontró una diversidad beta alta entre los 7 ensamblajes, con un promedio de 88% de disimilitud total, explicada principalmente por el reemplazamiento de especies. Este componente estuvo correlacionado positivamente con la distancia geográfica y ninguna otra variable influyó en la diversidad de Cantharidae del BTC. No se observó un patrón altitudinal o latitudinal. Se sugiere que la diversidad de cantáridos podría estar determinada por la diversidad florística o la historia biogeográfica de los BTC que habitan.

Derechos Reservados © 2015 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de la Licencia Creative Commons CC BY-NC-ND 4.0.

Palabras clave: Coleoptera; Reemplazamiento; Diferencias en riqueza

Abstract

An analysis of alpha and beta diversity between 7 assemblages of Cantharidae (Coleoptera) associated to the tropical dry forest (TDF) in the Mexican Pacific Slope is presented, as a first approximation to the study of insect diversity patterns in this type of vegetation. We explored beta diversity (β_{cc}) and its 2 components: species replacement ($\beta_{.3}$) and species richness differences (β_{rich}). Relationships between beta diversity and different environmental parameters (precipitation, temperature, seasonality, altitude, latitude and geographic distances) were analyzed as well. We examined 4,063 individuals, 10 genera and 70 species of cantharids; 59% of species were exclusive to each locality. The genus *Plectonotum* and 11 species are new reports for the country, and other 15 are new state reports. We found high beta diversity between the 7 assemblages, with 88% of mean total dissimilarity, mainly explained by the replacement ($\beta_{.3}$) component. Species replacement was correlated with geographic distance between assemblages and no other factor seems to influence beta diversity of Cantharidae from the TDF. The latitudinal or altitudinal pattern was not observed. We suggest that Cantharidae diversity could be determined by the floristic diversity or the biogeographic history of the TDF they inhabit.

All Rights Reserved © 2015 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. This is an open access item distributed under the Creative Commons CC License BY-NC-ND 4.0.

Keywords: Coleoptera; Species replacement; Richness differences

* Autor para correspondencia.

Correo electrónico: cxinum@gmail.com (C.X. Pérez-Hernández).

La revisión por pares es responsabilidad de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Introducción

En México, los bosques tropicales caducifolios (BTC) (Rzedowski, 1978) o selvas bajas caducifolias (Miranda y Hernández-Xolocotzi, 1963) presentan la mayor cobertura vegetal tropical y están más ampliamente distribuidos en la vertiente del Pacífico que en la del Atlántico (Trejo, 2010). Se estima que este tipo de vegetación ha perdido más del 70% de la cobertura que originalmente tenía en el país (Trejo-Vázquez y Dirzo, 2000), debido principalmente a actividades antropogénicas que aceleran el proceso de fragmentación de la selva baja, con la consecuente pérdida de la biodiversidad que se aloja en estas selvas (Miles et al., 2006). Ante esa situación, en las últimas décadas se ha incrementado de forma considerable el interés por estudiar la biodiversidad del BTC mexicano (p. ej., Ceballos et al., 2010; García-Aldrete y Ayala-Barajas, 2004; Noguera, Vega-Rivera, García-Aldrete y Quesada-Avedaño, 2002). La diversidad de especies es el resultado de las interacciones ecológicas entre éstas y de sus relaciones con el medio ambiente, además de la historia evolutiva y biogeográfica de las regiones y la biota que la habita (Halffter y Moreno, 2005; Lobo, 2001). Para comprender la importancia de todos esos elementos es necesario el estudio conjunto de los diferentes niveles de diversidad: alfa, beta y gamma (Halffter y Moreno, 2005).

La diversidad alfa es el componente más estudiado de los 3 (Moreno, Zuria, García-Zenteno y Sánchez-Rojas, 2006) y se define como el número de especies que habitan un lugar específico con cierta homogeneidad (Gaston, 1996; Koleff y Soberón, 2008). Biológicamente, la diversidad α refleja las relaciones ecológicas que se encuentran en un espacio puntual y un tiempo determinado (Halffter y Moreno, 2005).

La diversidad beta originalmente se definió como la variación o recambio en la identidad de las especies entre sitios (Whittaker, 1960). Dicha definición tiene implícitos distintos fenómenos relacionados con la estructura de un ensamble y al respecto, siguiendo la propuesta de Lennon, Koleff, Greenwood y Gaston (2001) y Williams (1996), existen 2 procesos que originan la variación en la composición de especies entre ensambles: las diferencias en riqueza de especies y el reemplazamiento de estas. La diferencia en riqueza se refiere a la diferencia absoluta entre el número de especies de 2 o más ensambles y puede reflejar la diversidad de nichos disponibles en distintas localidades de un mismo gradiente o área de estudio (Legendre, 2014). El reemplazamiento de especies, en cambio, ocurre cuando una especie de un ensamble es sustituida por otra de un ensamble distinto (Carvalho, Cardoso y Gomes, 2012). El reemplazamiento de especies entre ensambles, ya sea por ganancia o pérdida de especies, se debe a factores como la existencia de filtros ambientales, interacciones bióticas, como la competencia, y eventos históricos (Leprieur et al., 2011).

Recientemente, varios autores han intentado ordenar la pluralidad de conceptos existentes en torno a la diversidad beta tomando en cuenta los distintos fenómenos que refleja (p. ej., Anderson et al., 2011; Baselga, 2010, 2012; Carvalho et al., 2012; Carvalho, Cardoso, Borges, Schmera y Podani, 2013; Jurasinski, Retzer y Beierkuhnlein, 2009; Legendre, 2014; Moreno y Rodríguez, 2010, 2011; Podani y Schmera, 2011;

Tuomisto, 2010). También han habido avances en cuanto a los métodos adecuados para cuantificar las distintas facetas de la diversidad beta (véase Anderson et al., 2011; Carvalho et al., 2012, 2013). En la presente contribución se utilizó la metodología propuesta por Carvalho et al. (2012, 2013), ya que permite cuantificar la diversidad beta *per se* y explorar los distintos procesos involucrados en la diversidad beta: diferencias en riqueza y reemplazamiento de especies. Además, los resultados pueden asociarse con facilidad a factores macroecológicos que podrían explicar los patrones de diversidad.

El tercer componente de la diversidad es la diversidad gamma, y está definido por la riqueza de especies de un conjunto de localidades, sitios o comunidades (acervo regional de especies) que integran un paisaje (gamma) (Halffter y Moreno, 2005). Los estudios en el BTC mexicano han permitido identificar una alta diversidad alfa y beta de plantas, así como la presencia de muchas especies endémicas (Trejo, 2010), debido principalmente a la gran heterogeneidad ambiental que caracteriza este tipo de vegetación (Balvanera, Lott, Segura, Siebe e Islas, 2002). Por otro lado, los distintos grupos de vertebrados presentan patrones variados (Ceballos et al., 2010). En mamíferos y aves se han observado altos niveles de endemismo y de diversidad alfa y beta (Ceballos et al., 2010; Vega-Rivera, Arizmendi y Morales-Pérez, 2010), mientras que en anfibios y reptiles se han documentado altos valores de alfa, beta y gamma (García, Solano-Rodríguez y Flores-Villela, 2007).

Los estudios de insectos en el BTC se han enfocado casi exclusivamente en la elaboración de listados faunísticos de algunos grupos, en descripciones de nuevas especies y, en ocasiones, su fenología (p. ej., Deloya, Madora y Covarrubias, 2013; González-Soriano, Noguera, Zaragoza-Caballero y Ramírez-García, 2009; Noguera et al., 2007; Reyes-Novelo y Morón, 2005; Rodríguez-Vélez, Zaragoza-Caballero y Rodríguez, 2009; Zaragoza-Caballero, Noguera, González-Soriano, Ramírez-García y Rodríguez-Palafox, 2010). Por lo general, los estudios se basan en datos obtenidos en muestreos en una sola localidad (García-Aldrete y Ayala-Barajas, 2004) y en muy pocos casos en datos provenientes de regiones extensas (Atkinson, Martínez-Fernández, Saucedo-Céspedes y Burgos-Solorio, 1986; De La Maza, 2010; Deloya et al., 2013). Algunos estudios han reportado una alta diversidad y altos niveles de endemismos en insectos y otros artrópodos asociados al BTC (Noguera et al., 2012; Pescador-Rubio, Rodríguez-Palafox y Noguera, 2002; Rodríguez-Palafox y Corona, 2002); sin embargo, el análisis de los patrones de diversidad en el BTC es incipiente. Así, por ejemplo, algunos trabajos a escala local analizan el efecto de la fragmentación del BTC en la entomofauna, así como la diferencia en riqueza de insectos entre diferentes tipos de vegetación (p. ej., Burgos-Solorio y Anaya-Rosales, 2004; Halffter y Arellano, 2002).

Este trabajo representa un primer acercamiento al estudio de los patrones de diversidad de insectos en el BTC mexicano. Se seleccionó a los escarabajos Cantharidae como objeto de análisis por diversas razones. En primer lugar, es un grupo de coleópteros conspicuo, diurno y relativamente fácil de capturar directamente, con trampas de atracción luminosa o de intercepción (Pelletier y Hebert, 2014; Ramsdale, 2002; Zaragoza-Caballero,

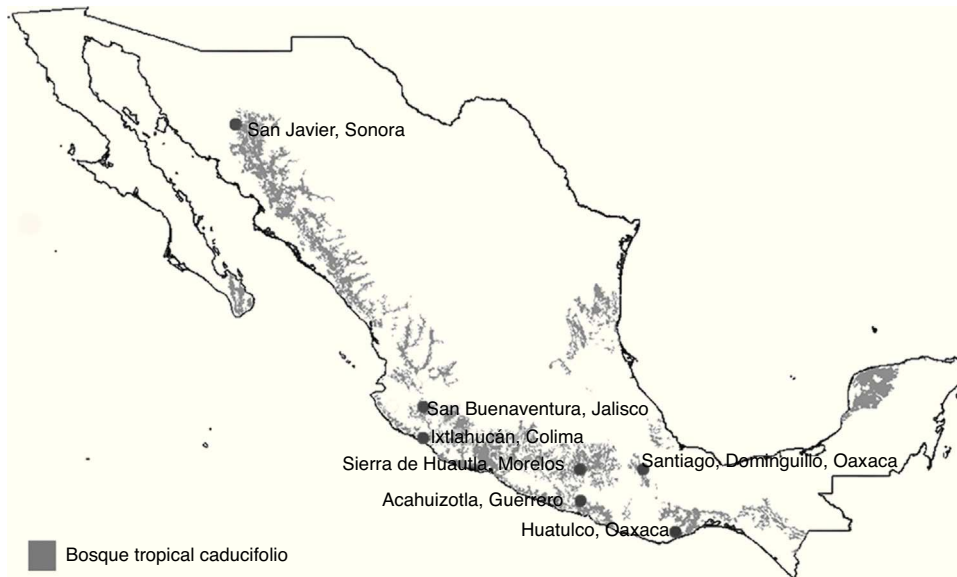


Figura 1. Localidades de muestreo de los Cantharidae (Coleoptera) consideradas en este trabajo. Las zonas en gris corresponden a las áreas de distribución del bosque tropical caducifolio obtenidas de Conabio (1999).

2004). Estos coleópteros están asociados a la vegetación herbácea (Miskimen, 1972), tienen una alta complejidad ecológica, morfológica, evolutiva y sistemática (Crowson, 1972), y son importantes polinizadores (Baskin, Walck, Baskin y Buchele, 2000; Schneider y Buchanan, 1980; Willmer, 2011).

La mayor parte de los trabajos realizados en los escarabajos Cantharidae son de tipo taxonómico (p. ej., Brancucci, 1980; Delkeskamp, 1977; Kazantsev, 2007). Sin embargo, con la idea de intentar reducir la pérdida de especies y, por lo tanto, de las funciones ecológicas que llevan a cabo en el BTC, es necesario generar información desde otras perspectivas. En este sentido, este trabajo representa un primer avance en el estudio de los patrones de diversidad del grupo, así como de los factores relacionados con su diversidad.

En el BTC existe una alta variación en la composición de especies de plantas, resultado de la gran heterogeneidad ambiental y de la distribución en manchones que lo caracteriza (Balvanera et al., 2002; Pennington, Prado y Pendry, 2000). Basado en este patrón, se espera que la diversidad beta de los cantáridos también sea alta. Más específicamente, en este estudio se intenta responder a las siguientes preguntas: ¿qué tan diferente es la entomofauna de cantáridos del BTC entre distintas localidades?; ¿existe un patrón en la distribución espacial de riqueza entre distintas localidades?; y ¿qué factores abióticos están asociados a la diversidad beta de la familia Cantharidae?

Materiales y métodos

Los ejemplares de Cantharidae usados en este estudio fueron recolectados en 7 localidades ubicadas en el BTC, en la vertiente del Pacífico mexicano (fig. 1). Los muestreos entomológicos se llevaron a cabo en distintos años en cada localidad, entre 1995 y 2009, como parte de un proyecto a largo plazo que tenía por objetivo elaborar el inventario de la entomofauna del BTC y analizar sus patrones fenológicos (Linbos, 2014). Las localidades

Santiago Domínguillo, sierra de Huautla y San Buenaventura fueron las primeras en ser visitadas y se muestrearon durante 12 meses. Las recolectas en otras localidades duraron entre 7 y 8 meses, debido a que se llevaron a cabo ajustes en función de la estacionalidad de los cantáridos. De cualquier forma, las recolectas en cada localidad fueron continuas e incluyeron las épocas de secas y de lluvias, y todas siguieron el mismo método de muestreo (tabla 1).

Los métodos de recolecta utilizados fueron: a) redes aéreas y paraguas entomológico, por 2 personas entre las 09:00 y las 15:00 h; b) trampas de atracción luminosa tipo Minnesota (Southwood, 1966), que se colocaron en 3 sitios seleccionados de forma aleatoria en cada localidad, y c) trampas de intercepción tipo Malaise basadas en el modelo de Townes (1972). La atracción luminosa se logró con la combinación de 2 fuentes luminosas: una lámpara de vapor de mercurio y 2 bulbos –con y sin filtro– de luz ultravioleta de 15 watts, colocados sobre un contenedor de 20 cm de diámetro lleno con alcohol al 70%. Las fuentes luminosas se instalaron contra una sábana blanca de 1.80 × 1.50 m, colocada en posición vertical, activadas 4 h diarias durante 5 días consecutivos cada mes, con el día de luna nueva como tercer día de recolecta. Las trampas tipo Malaise se colocaron en sitios distintos de las trampas de atracción luminosa, pero siempre dentro del área de trabajo, estuvieron activas durante los mismos días y permanecieron abiertas durante 24 h. En Acahuizotla, Guerrero, no se colocaron las trampas Malaise. Los detalles de la ubicación de los sitios en los que fueron colocadas las trampas y aquellos en los que se realizó la recolecta directa pueden consultarse en las publicaciones de Noguera et al. (2007, 2012), Rodríguez-Vélez et al. (2009) y Zaragoza-Caballero et al. (2003), Zaragoza-Caballero y Ramírez-García, (2009).

Se analizó la diversidad alfa midiendo el número (riqueza) de especies y la “diversidad verdadera”, que se midió utilizando el exponencial del índice de Shannon (Jost, 2006). La unidad de

Tabla 1

Localidades con BTC en la vertiente del Pacífico mexicano que fueron incluidas en el presente estudio. Se ordenaron según su latitud, de norte a sur.

Localidad	Meses de recolecta	Ubicación geográfica	Altitud promedio (m snm)	PMA (mm)	TMA (°C)	Estacionalidad
San Javier, Sonora	XI/2003; II, V-VI, VII, VIII-IX, X/2004	28°34'53" N –109°44'51.5" O	614	655	22.2	103
San Buenaventura, Jalisco	XI/1996 a X/1997	19°47'37" N –104°03'19" O	810	834	24.2	98
Ixtlahuacán, Colima	IV, VI a XI/2006, y II/2007	18°59'10.2" N –103°42'13.5" O	258	945	25.4	105
Sierra de Huautla, Morelos	XI/1995 a X/1996	18°27'26" N –99°07'33" O	1,000	850	25.1	110
Santiago Dominguillo, Oaxaca	XI/1997 y X/1998	17°39'23" N –96°54'39.6" O	845	495	24.2	94
Acahuizotla, Guerrero	II, III, V a XI/2008, III y V/2009	17°22'44" N –99°27'16" O	881	1,261	23.9	109
Huatulco, Oaxaca	II, V-VI, VII, VIII-IX, X y XI/2005	15°46'10.4" N –96°11'40.6" O	103	871	26.8	105

estacionalidad: medida como el coeficiente de variación estacional; PMA: precipitación media anual; TMA: temperatura media anual. Los meses se representan en números romanos, iniciando con enero.

medida es el número de especies efectivas, que es la diversidad que tendría una comunidad virtual, en la cual todas las especies tuvieran exactamente la misma abundancia (Jost, 2006). Se calculó, además, la máxima diversidad alfa esperada en cada localidad con el estimador no paramétrico ACE (Chao y Lee, 1992), así como la diversidad verdadera esperada con el estimador del índice de Shannon Bias-corrected Shannon Diversity estimator (Chao y Shen, 2003). Todos estos cálculos se realizaron mediante el *software* SPADE (Chao y Shen, 2010).

La diversidad gamma verdadera utiliza la partición multiplicativa de la diversidad propuesta por Whittaker (1972) y se calculó como el producto del número efectivo de especies de cada unidad de muestreo virtual (alfa verdadera de cada ensamble) por el número efectivo de tales unidades composicionales (beta verdadera de todos los ensambles) (Jost, 2006, 2007). El rango de valores que toma la diversidad beta verdadera en este caso va desde 1, en caso de que todos los ensambles de Cantharidae compartieran a todas sus especies, y un valor máximo de 7, cuando ningún par de localidades compartiera especies.

La diversidad beta y sus 2 componentes se calcularon mediante el *software* R de acuerdo con las fórmulas de Carvalho et al. (2012, 2013). La diversidad beta absoluta (β_{cc}) o disimilitud en la composición de especies es originada por 2 factores: el reemplazamiento de especies (β_{-3}) y la diferencia en riqueza de especies (β_{rich}), entre 2 o más ensambles. Ambos factores son aditivos, de manera que la fórmula completa es $\beta_{cc} = \beta_{-3} + \beta_{rich}$. Este método permite el reconocimiento de la variación en la composición de especies entre los 7 ensambles de cantáridos y, además, permite la visualización de la relación del componente beta de la diversidad con los factores espaciales y ambientales.

Para evaluar la relación de beta (β_{cc} , β_{-3} , β_{rich}) con distintas variables ambientales como la precipitación, la temperatura y la estacionalidad, con la distancia geográfica entre localidades y con la altitud y la latitud de cada localidad (tabla 1) se realizaron pruebas de Mantel (Sokal y Rohlf, 1995), mediante el programa R y el paquete Vegan (Oksanen et al., 2011). Se utilizaron los promedios de las variables abióticas de cada

localidad que se obtuvieron del Atlas Climático Digital de México (Uniatmos, 2011), de acuerdo con los periodos de recolecta y las coordenadas geográficas de cada localidad (tabla 1). Se construyeron matrices de disimilitud de cada factor examinado. También se realizaron pruebas de correlación entre la diversidad beta y variables ambientales descartando el efecto de la distancia geográfica, y entre la diversidad beta y la distancia geográfica, descartando la influencia de las variables ambientales. Este análisis se realizó mediante pruebas parciales de Mantel (Sokal y Rohlf, 1995). Todas las correlaciones fueron evaluadas mediante 9,999 permutaciones aleatorias. Las pruebas simples y parciales de Mantel permitieron evaluar el nivel de asociación entre la diversidad beta y los distintos factores abióticos, además de que dieron idea de la dirección de la relación.

Resultados

Se examinaron 4,063 ejemplares de Cantharidae, que se clasificaron en 10 géneros y 70 especies (tabla 2). Del total, 59% de las especies fueron exclusivas de la localidad en que fueron recolectadas (tabla 3) y ninguna se recolectó en todas las localidades; los porcentajes de exclusividad de especies para cada ensamble van del 15 al 75% (tabla 3). Dos de las 7 localidades estudiadas sobresalen por su riqueza de especies: San Buenaventura (23 especies) y sierra de Huautla 22 (tabla 3). En contraste, la mayor abundancia se encontró en Santiago Dominguillo (977 ejemplares, 24% del total), la localidad con menor riqueza de especies. La menor abundancia correspondió a Huatulco (90 ejemplares, 2.21% del total).

Los resultados del estimador no paramétrico ACE revelan que las recolectas efectuadas variaron entre el 65 y el 100% de la riqueza esperada. La riqueza de especies que se encontró en Santiago Dominguillo, San Buenaventura y sierra de Huautla correspondieron al 65, el 67 y el 68% de la riqueza de especies esperada, respectivamente; es decir, en estas localidades aún falta por registrar más del 30% de las especies. En San Javier, Sonora, se alcanzó el 100% de la riqueza esperada. Al integrar

Tabla 2

Individuos y especies de Cantharidae asociadas a bosque tropical caducifolio en 7 localidades de la vertiente del Pacífico mexicano.

Especie	SJav	SBue	Ixtl	Huau	Domi	Acah	Huat	Total
<i>Belotus mexicanus</i> ^a		127						127
<i>Belotus</i> sp. c.a. <i>bicolor</i> +		1			131			132
<i>Belotus</i> sp. c.a. <i>bipunctatus</i> +					254			254
<i>Belotus</i> sp. 3			59					59
<i>Caccodes</i> sp. 1			7					7
<i>Caccodes</i> sp. 2							1	1
<i>Chauliognathus aterrimus</i> ^a		1						1
<i>Chauliognathus cinguliventris</i> ^a							3	3
<i>Chauliognathus constrictus</i>	158	23		1				182
<i>Chauliognathus corvinus</i> ^a		20	5	1		1		27
<i>Chauliognathus distinguendus</i> ^a			6			2	23	31
<i>Chauliognathus flavomarginatus</i> ^a		1	2					3
<i>Chauliognathus forreri</i> ^a		95	237	132		47	4	515
<i>Chauliognathus histrio</i> ^a						72		72
<i>Chauliognathus nigriceps</i> ^a		9	7			29	27	72
<i>Chauliognathus nigrocinctus</i> ^a	81	17				88		186
<i>Chauliognathus profundus</i>				4	3	21		28
<i>Chauliognathus vestitus</i>					10			10
<i>Chauliognathus misellus</i>	57							57
<i>Chauliognathus</i> sp. 2			3					3
<i>Chauliognathus</i> sp. 3	69							69
<i>Chauliognathus</i> sp. 4					276			276
<i>Chauliognathus</i> sp. 5	62							62
<i>Chauliognathus</i> sp. 6	38							38
<i>Discodon atronitens</i> ^a				22		1		23
<i>Discodon combustum</i> +		8						8
<i>Discodon divisum</i> ^a				39		4		43
<i>Discodon</i> sp. ca. <i>vitticole</i>		11		3		5		19
<i>Discodon</i> sp. 1							6	6
<i>Discodon</i> sp. 2		3	7					10
<i>Discodon</i> sp. 3				619		2		621
<i>Discodon</i> sp. 4	314							314
<i>Discodon</i> sp. 5			33					33
<i>Discodon</i> sp. 6	3							3
<i>Discodon</i> sp. 7			6	1		16		23
<i>Discodon</i> sp. 8		49					1	50
<i>Discodon</i> sp. 9	5							5
<i>Discodon</i> sp. 10	10							10
<i>Ichthyurus</i> sp. 1+			1					1
<i>Ichthyurus</i> sp. 2							6	6
<i>Ichthyurus</i> sp. 3				5				5
<i>Ichthyurus</i> sp. 4					233			233
<i>Ichthyurus</i> sp. 5							1	1
<i>Ichthyurus</i> sp. 6							3	3
<i>Malthinus ingens</i> ^a	56							56
<i>Plectonotum</i> sp. 1+						1		1
<i>Polemium</i> sp. 1					1			1
<i>Polemium</i> sp. 2		1		2				3
<i>Polemium</i> sp. 3		5		1				6
<i>Polemium</i> sp. 4		1						1
<i>Silis abdominalis</i> +		1		19				20
<i>Silis dilacerata</i> ^a		7	7	1		3	9	27
<i>Silis distorta</i> +			1			1		2
<i>Ditemnus fossiger</i> +		15		1	65			81
<i>Silis lineata</i> ^a				1	2			3
<i>Silis ocellaris</i> +		7				3		10
<i>Ditemnus tricornis</i> +	2	74	1	4				81
<i>Silis</i> sp. 1			6					6
<i>Silis</i> sp. 2					1			1
<i>Silis</i> sp. 3			2					2
<i>Silis</i> sp. 4					1			1
<i>Silis</i> sp. 5						4		4
<i>Silis</i> sp. 6				1				1
<i>Silis</i> sp. 7						28	2	30

Tabla 2 (continuación)

Especie	SJav	SBue	Ixtl	Huau	Domi	Acah	Huat	Total
<i>Silis</i> sp. 8				2		1		3
<i>Silis</i> sp. 9		1	1	42				44
<i>Tytthonyx T. bicolor</i>		1				1	3	5
<i>Tytthonyx T. obscuricollis</i>				21				21
<i>Tytthonyx T. perezii</i>				20				20
<i>Tytthonyx ruficollis</i> +							1	1
Totales	855	478	391	942	977	330	90	4,063

Acah: Acahuizotla, Guerrero; Huat: Huatulco, Oaxaca; Ixtl: Ixtlahuacán, Colima; SBue: San Buenaventura, Jalisco; SJav: San Javier, Sonora.

^a Nuevos registros estatales, + nuevos registros para el país.

los datos de recolecta de todas las localidades y analizar la curva de acumulación de especies se encontró que los más de 4 mil registros corresponderían al 86% de la riqueza esperada, es decir, a escala regional faltaría por recolectar el 14% de las especies (tabla 3).

En el BTC cada ensamble presentó 6 o 7 especies del género *Chauliognathus*, a excepción de en Santiago Domingullo, donde solamente se capturaron 3 especies. En todos los ensambles se encontraron representantes de este taxon, que suele ser muy conspicuo y de hábitos nectarívoros y florífagos (Miskimen, 1972), y representantes del género *Discodon* en cantidades similares (representan el 29 y el 40% del total de ejemplares, respectivamente). En los 7 ensambles se recolectaron especies del género *Silis*, aunque la frecuencia fue bastante menor (8%) que la de *Chauliognathus* y *Discodon*. *Ichthyurus* (6%) y *Tytthonyx* (1.15%) estuvieron presentes en 4 ensambles, mientras que los géneros *Belotus* (14%), *Caccodes* (0.19%) y *Polemium* (0.27%) se registraron en 3 localidades. *Malthinus* fue exclusivo de San Javier (2% del total recolectado), mientras que en Acahuizotla se capturó sólo 1 ejemplar de *Plectonotum* (0.02%).

Diversidad alfa, beta y gamma verdaderas

La mayor diversidad alfa verdadera se obtuvo en San Buenaventura (9.38 especies efectivas) y la menor, en la sierra de Huautla, Morelos (3.79 especies efectivas). La diversidad alfa verdadera observada resultó muy cercana a la esperada en todas las localidades (tabla 3). La diversidad gamma o regional de cantáridos en el BTC fue de 23.04 especies efectivas, con

una diversidad alfa promedio de 5.58 especies efectivas y una beta de 4.29 comunidades efectivas. La diversidad beta verdadera resultó alta, considerando que el valor máximo alcanzable era 7.

Análisis de la diversidad beta

Para la diversidad beta, o β_{cc} , se obtuvieron porcentajes menores al 34% de disimilitud (p. ej., entre sierra de Huautla y San Buenaventura). Los valores promedio de β_{cc} fluctuaron entre 82% (San Buenaventura) y 97% (Santiago Domingullo). La β_{-3} varió entre el 60% (San Buenaventura) y el 76% (San Javier); mientras que la β_{rich} explica entre el 15% (Ixtlahuacán) y el 24% (Santiago Domingullo) de la diversidad beta total (tabla 4). Los ensambles más similares en cuanto a composición de especies fueron San Buenaventura-Huautla y Huautla-Acahuizotla, y los más disímiles fueron San Javier-Santiago Domingullo y Huatulco, Ixtlahuacán-Santiago Domingullo y Santiago Domingullo-Huatulco (tabla 4).

Relación de la diversidad beta con parámetros ambientales

Las pruebas simples y parciales de Mantel dieron como resultado una correlación positiva y moderada entre la disimilitud debida al recambio de especies (β_{-3}) y la distancia geográfica ($r=0.458$; $p<0.01$). La correlación se mantuvo, aun cuando se eliminó el efecto de los factores climáticos considerados ($r=0.445$; $p<0.01$) (tabla 5). El resto de las correlaciones no fueron significativas.

Tabla 3

Riqueza y diversidad verdadera de especies de 7 ensambles de Cantharidae (observadas, estimadas y exclusivas), asociados a bosque tropical caducifolio en la vertiente del Pacífico mexicano.

Localidad	Individuos	Géneros	Riqueza			Diversidad	
			Obs.	Est.	Excl.	Obs.	Est.
San Javier	855	4	12	12.0 (100)	9 (13)	6.75	6.77 (99)
San Buenaventura	478	6	23	34.1 (67)	4 (6)	9.38	9.78 (96)
Ixtlahuacán	391	6	18	20.0 (90)	7 (10)	4.41	4.61 (96)
Sierra de Huautla	942	6	22	32.1 (68)	4 (6)	3.79	3.93 (96)
Santiago Domingullo	977	5	11	16.9 (65)	7 (10)	4.94	5.00 (99)
Acahuizotla	330	6	20	27.2 (73)	3 (4)	8.41	9.59 (88)
Huatulco	90	5	14	17.1 (82)	7 (10)	7.87	8.78 (90)
Total regional	4,063	10	70	78.2 (86)	41 (59)	23.9	24.2 (99)

Entre paréntesis el porcentaje de riqueza y diversidad verdadera obtenida en campo respecto al valor estimado.

Tabla 4

Valores y promedios de la diversidad beta total (β_{cc}), el reemplazo de especies ($\beta_{.3}$) y las diferencias en riqueza (β_{rich}) entre 7 ensamblajes de Cantharidae asociados a bosque tropical caducifolio en la vertiente del Pacífico mexicano.

		SBue	Ixtl	Huau	Domi	Acah	Huat	Promedio
San Javier	β_{cc}	0.906	0.965	0.937	1	0.967	1	0.96
	$\beta_{.3}$	0.562	0.758	0.625	0.956	0.709	0.923	0.76
	β_{rich}	0.343	0.206	0.312	0.043	0.258	0.076	0.21
San Buenaventura	β_{cc}		0.757	0.676	0.937	0.771	0.843	0.82
	$\beta_{.3}$		0.606	0.647	0.562	0.685	0.562	0.60
	β_{rich}		0.151	0.029	0.375	0.085	0.281	0.21
Ixtlahuacán	β_{cc}			0.823	1	0.774	0.857	0.86
	$\beta_{.3}$			0.705	0.758	0.709	0.714	0.71
	β_{rich}			0.117	0.241	0.064	0.142	0.15
Huatla	β_{cc}				0.9	0.687	0.941	0.83
	$\beta_{.3}$				0.533	0.625	0.705	0.64
	β_{rich}				0.366	0.062	0.235	0.19
Santiago Dominguillo	β_{cc}					0.966	1	0.97
	$\beta_{.3}$					0.666	0.88	0.73
	β_{rich}					0.3	0.12	0.24
Acahuizotla	β_{cc}						0.785	0.83
	$\beta_{.3}$						0.571	0.66
	β_{rich}						0.214	0.16
Huatulco	β_{cc}							0.90
	$\beta_{.3}$							0.73
	β_{rich}							0.18

Discusión

Las 70 especies de Cantharidae halladas en las 7 localidades con BTC en la vertiente del Pacífico mexicano representan el 31% del total de especies reportado para México (Zaragoza-Caballero y Pérez-Hernández, 2014). El número de Cantharidae que se conocía para el BTC se incrementó un 34% (Zaragoza-Caballero y Mendoza, 1996; Zaragoza-Caballero et al., 2003; Zaragoza-Caballero, 2004; Zaragoza-Caballero y Ramírez-García, 2009). En este trabajo, el género *Pletonotum* y 11 especies se anotan como nuevos registros para el país, y otras 15 representan nuevos registros estatales.

Ensamblajes de Cantharidae como los de San Buenaventura y sierra de Huautla presentaron una riqueza comparable con la de otras regiones del mundo, con distinto tipo de vegetación y capturados con distinto método de muestreo (p. ej., Diéguez-Fernández et al., 2006). Otros ensamblajes como los de San Javier, Santiago Dominguillo y Huatulco mostraron una riqueza muy baja, pero importante para la fauna nacional de cantáridos, ya que más del 50% de las especies son endémicas de México (tabla 2).

La diversidad alfa de Cantharidae del BTC mostró grandes diferencias entre los ensamblajes. Ensamblajes tan ricos en especies como Ixtlahuacán y sierra de Huautla tuvieron valores de diversidad más bajos que otros con menor riqueza, como Santiago Dominguillo, debido principalmente a la presencia de especies muy dominantes en los primeros y a un mejor reparto en la abundancia de especies en los segundos (tabla 3). El mejor ejemplo para el primer caso fue el de sierra de Huautla, donde el 66% del total de los individuos de Cantharidae recolectados correspondieron a 1 sola especie de *Discodon*, con el consecuente valor de diversidad bajo. La mayoría de los ensamblajes se encontraron conformados de manera similar al de sierra de Huautla.

En cuanto a las estimaciones de riqueza obtenidas con ACE, las localidades en las que el muestreo resultó ser el más incompleto fueron aquellas en las que el esfuerzo de muestreo fue mayor: San Buenaventura, sierra de Huautla y Santiago Dominguillo, localidades en las que se efectuaron 12 muestreos. Estos resultados indican que aún falta por descubrirse entre el 15 y el 25% de la fauna de Cantharidae, lo que concuerda con otros estudios (Zaragoza-Caballero y Pérez-Hernández, 2014). Un muestreo más extensivo e intensivo en ambientes tan

Tabla 5

Correlación de la diversidad beta (*sensu* Carvalho et al., 2012) de 7 ensamblajes de Cantharidae (Coleoptera) con distancias geográficas, precipitación, temperatura, estacionalidad y altitud de cada localidad (a partir de pruebas de Mantel); entre la diversidad beta y los factores ambientales, cuando se elimina el efecto de la distancia geográfica (Amb-geogr), y entre la diversidad beta y la distancia geográfica, si se elimina el efecto de las variables ambientales (Geogr-amb) (pruebas parciales de Mantel).

	Factores ambientales		Distancia geográfica		Altitud		Amb-geogr		Geogr-amb	
	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
Diversidad beta (β_{cc})	0.421	0.069	0.533	0.056	0.064	0.376	0.418	0.080	0.530	0.079
Recambio ($\beta_{.3}$)	0.197	0.221	0.458	0.003	0.178	0.245	0.155	0.288	0.445	0.009
Riqueza (β_{rich})	0.188	0.17	0.018	0.420	-0.127	0.67	0.187	0.177	-0.006	0.473

heterogéneos como el BTC podría incrementar de forma considerable la riqueza de especies de cantáridos registrada hasta ahora. Es de esperarse que en estos muestreos se capturen muchas especies endémicas y raras, pues a excepción de *Chauliognathus*, *Discodon* y *Silis*, la mayoría de las especies son exclusivas y presentaron frecuencias bajas (p. ej., *Caccodes*, *Plectonotum* y *Polemius*).

La gran diferencia en la composición de especies entre pares de ensamblajes (altos valores de β_{cc}), resultaron estar modeladas básicamente por uno solo de los componentes de beta: el reemplazamiento de especies (β_3), que a su vez es un reflejo del número de especies exclusivas de cada localidad. La disimilitud debida a las diferencias en cantidad de especies de cada ensamblaje fue mucho menos importante. El reemplazamiento de especies refleja la ganancia o pérdida de especies que resulta de las diferencias en las condiciones ambientales, la competencia entre especies y los eventos históricos propios de la localidad de estudio (Leprieur et al., 2011). En el caso de los ensamblajes de Cantharidae del BTC, este estudio sugiere que las condiciones ambientales no tienen mucha influencia sobre ellos, y la competencia entre especies de cantáridos no ha sido evaluada con suficiente detalle. Sin embargo, la compleja historia geomorfológica y evolutiva del BTC ha dado lugar a que este tipo de vegetación presente una distribución en forma de manchones aislados (Prado y Gibbs, 1993; Trejo, 2005), lo que ha favorecido la especiación alopatrica en taxones como plantas y lepidópteros (De la Maza, 2010; Pennington et al., 2000). Los manchones del BTC podrían estar actuando como una barrera biogeográfica importante para taxones como Cantharidae, que presentan escasa vagilidad y una fuerte relación con sus plantas huéspedes (Gambardella y Vaio, 1978; Miskimen, 1972), lo que generaría un alto nivel de endemismos en los ensamblajes.

La alta exclusividad de especies de coleópteros en el BTC no es una novedad, pues ya había sido notada en la familia Cerambycidae (Coleoptera) de 5 localidades con BTC (Noguera et al., 2012; Zaragoza-Caballero et al., 2010). Entre los cerambycidos se registran altos porcentajes de endemismo (29 a 65%) y de exclusividad (6 a 40%), pero también altos porcentajes de especies compartidas (27 a 54%). En cambio, para ensamblajes de Odonata de las mismas localidades, se ha propuesto un patrón distinto del observado aquí, con valores de disimilitud menores al 50% y una cantidad de especies exclusivas baja (González-Soriano et al., 2009; Venegas-Suárez-Peredo, 2011).

Por otro lado, las pruebas simples y parciales de Mantel sugieren que el reemplazamiento de especies (β_3) está modelado fundamentalmente por las distancias geográficas, lo que no sucede con la diferencia en la riqueza de especies (β_{rich}) (tabla 4). Este resultado ya se había reportado para Coleoptera del BTC mexicano (p. ej., Mora-Aguilar y Montes de Oca, 2007; Trevilla-Rebollar, Deloya y Padilla-Ramírez, 2010) y, en general, la correlación positiva entre beta y la distancia geográfica es un patrón frecuente en una gran variedad de taxones (Nekola y White, 1999).

La diversidad de cantáridos del BTC no presenta el clásico patrón altitudinal o latitudinal de la diversidad, en el que esta aumenta de latitudes y altitudes mayores a menores (Gaston, 2000). En este caso, los mayores valores de riqueza y diversidad

se encontraron en latitudes intermedias del rango latitudinal, en las localidades del Eje Neovolcánico Transversal (San Buenaventura, sierra de Huautla y Santiago Dominguillo). Esta región corresponde a la ecorregión bosques secos del Balsas, reconocida como una zona de alta diversidad de distintos grupos y de altas concentraciones y endemismos de plantas (Dinerstein et al., 1995; Rzedowski, 1991). El patrón de diversidad de los cantáridos es similar al de los escarabajos necrófilos (Trevilla-Rebollar et al., 2010). La ausencia de un patrón latitudinal o altitudinal en Coleoptera del BTC también se había notado en Cerambycidae (Noguera et al., 2012), con la salvedad de que la diversidad más alta se presentó en la costa del Pacífico.

No se encontró una correlación significativa entre los factores macroclimáticos y la diversidad beta de cantáridos que señale la influencia de estos factores sobre la distribución de los escarabajos en el BTC. Sin embargo, es importante señalar que la marcada estacionalidad del BTC determina los ciclos de vida de muchas especies de insectos. Por ejemplo, la mayor abundancia y riqueza de especies en estado adulto ocurre en los meses de mayor precipitación (Pescador-Rubio et al., 2002) y los ciclos de vida de los Cantharidae están asociados estrechamente al reverdecimiento de las plantas del BTC (Zaragoza-Caballero y Mendoza, 1996; Zaragoza-Caballero et al., 2003; Zaragoza-Caballero, 2004; Zaragoza-Caballero y Ramírez-García, 2009). Estos elementos sugieren la necesidad de explorar fenómenos en escalas más locales que consideren la heterogeneidad propia del BTC (Balvanera et al., 2002).

La influencia de factores bióticos, particularmente de la flora presente en cada ensamblaje, también debería analizarse en profundidad, pues la relación cantárido-planta (p. ej., Crowson, 1972; Miskimen, 1972) no se ha explorado de forma adecuada. Una explicación podría ser que se trata de un grupo con una diversidad ecológica alta, conformado por especies difíciles de identificar (Crowson, 1972; Ramsdale, 2002). La alta diversidad beta de la flora de los BTC mexicanos (Trejo, 2005, 2010) podría influir de forma considerable en los insectos asociados a ella. En el caso de los Cantharidae, sería importante analizar su distribución en relación con las plantas Asteraceae, con las que se han asociado recurrentemente (p. ej., Dickinson y McKone, 1992).

Los factores históricos constituyen otro aspecto muy importante en la conformación de los ensamblajes, otro elemento que debe considerarse en futuros trabajos en los que se analicen los patrones de insectos en el BTC. Para ello, es necesario tomar en cuenta que la historia biogeográfica y la actual distribución de ese tipo de vegetación en México actúan como un factor de especiación en distintos taxones (De la Maza, 2010; Pennington et al., 2000). En el caso de los Cantharidae, también podría ser la causa de la alta exclusividad de especies hallada, que se refleja en un alto reemplazo de especies entre los ensamblajes, más que en una diversidad alfa alta, como se mencionó en párrafos anteriores.

La familia Cantharidae es una de las más conspicuas y diversas del orden Coleoptera, y se distribuye principalmente en zonas tropicales (Zaragoza-Caballero, 2004). Sin embargo, no se ha explorado de forma adecuada en términos de sus patrones de diversidad, ni tampoco en lo que respecta a su historia natural. Con estos resultados podría considerarse que en el BTC habita

casi el 50% del total de la fauna mexicana de cantáridos. Muchas de esas especies seguramente son todavía desconocidas para la ciencia, y otro tanto supondrán nuevos registros para el país.

Agradecimientos

Los autores desean agradecer a Felipe A. Noguera-Martínez, Enrique Ramírez-García y Enrique González-Soriano por su apoyo en el trabajo de campo. Además, agradecemos a este último, a Claudia E. Moreno-Ortega, Pilar Rodríguez-Moreno y a 2 revisores anónimos por sus comentarios y sugerencias que mejoraron sustancialmente el manuscrito. Este trabajo fue financiado parcialmente por Conacyt (4751N y 993555), Conabio y DGAPA-PAPIIT (IN228707-3). Además, la primera autora agradece al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Referencias

- Anderson, M. J., Crist, T. O., Chase, J. M., Vellend, M., Inouye, B. D., Freeston, A. L., et al. (2011). Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, *14*, 19–28.
- Atkinson, T. H., Martínez-Fernández, E., Saucedo-Céspedes, E. y Burgos-Solorio, A. (1986). Scolytidae y Platypodidae (Coleoptera) asociados a selva baja y comunidades derivadas en el estado de Morelos, México. *Folia Entomológica Mexicana*, *69*, 41–82.
- Balvanera, P., Lott, E., Segura, G., Siebe, C. y Islas, A. (2002). Patterns of β -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science*, *13*, 145–158.
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, *19*, 134–143.
- Baselga, A. (2012). The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography*, *21*, 1223–1232.
- Baskin, J. M., Walck, J. L., Baskin, C. C. y Buchele, D. E. (2000). *Solidago shortii* (Asteraceae). Ecology and Conservation Biology of the endangered plant species. *Native Plants Journal*, *1*, 35–41.
- Brancucci, M. (1980). Morphologie compare, evolution et systématique des Cantharidae (Insecta: Coleoptera). *Entomologica Basiliensia*, *5*, 215–388.
- Burgos-Solorio, A. y Anaya-Rosales, S. (2004). Los crisomelinos (Coleoptera: Chrysomelidae: Chrysomelinae) del estado de Morelos. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, *20*, 39–66.
- Carvalho, J. C., Cardoso, P. y Gomes, P. (2012). Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns. *Global Ecology and Biogeography*, *21*, 760–771.
- Carvalho, J. C., Cardoso, P., Borges, P. A. V., Schmera, D. y Podani, J. (2013). Measuring fractions of beta diversity and their relationships to nestedness: a theoretical and empirical comparison of novel approaches. *Oikos*, *122*, 825–834.
- Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Bezaury-Creel, J. y Dirzo, R. (Eds.). (2010). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*. México, D.F.: Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Protegidas, Ecociencia, Telmex.
- Chao, A. y Lee, S. M. (1992). Estimating the number of classes via sample coverage. *Journal of the American Statistical Association*, *87*, 210–217.
- Chao, A. y Shen, T. J. (2003). Nonparametric estimation of Shannon's index of diversity when there are unseen species in sample. *Environmental and Ecological Statistics*, *10*, 429–433.
- Chao, A. y Shen, T. J. (2010). Programa SPADE (Species Prediction and Diversity Estimation). Programa y guía de uso. [Consultado 23 ene 2014]. Disponible en: <http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-download/spade/>
- Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). (1999). *Mapa de uso de suelo y vegetación modificado por Conabio*. Escala 1:1,000,000. México, D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Crowson, R. A. (1972). A review of the classification of Cantharoidea (Coleoptera), with the definition of two new families Cneoglossidae and Omethidae. *Revista de la Universidad de Madrid*, *21*, 35–77.
- De la Maza, R. (2010). Lepidópteros diurnos. En G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury Creel y R. Dirzo (Eds.), *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México* (p. 179–194). México, D.F.: Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Protegidas, Ecociencia, Telmex.
- Delkeskamp, K. (1977). Cantharidae. En *Coleopterorum catalogus supplementa pars 165. Fasc. 1*. La Haya: W. Junk.
- Deloya, C., Madora, A. M. y Covarrubias, M. D. (2013). Scarabaeidae y Trogidae (Coleoptera) necrófilos de Acahuizotla, Guerrero, México. *Revista Colombiana de Entomología*, *39*, 88–94.
- Dickinson, J. A. y McKone, M. J. (1992). Insect visitors to tall-grass prairie composites. *Prairie Naturalist*, *24*, 159–174.
- Diéguez-Fernández, J., Anadón, M. A., Ocharan, F. J., Rosa-García, R., Vázquez-Felechosa, M., Melero, V. X., et al. (2006). La fauna de Cantharidae (Coleoptera) de la Reserva de la Biosfera de Muniellos (Asturias, Norte de España). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, *39*, 251–255.
- Dinerstein, E., Olson, D. M., Graham, D. J., Webster, A. L., Primm, S. A., Bookbinder, M. P., et al. (1995). *A conservation assessment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean*. Washington, D.C.: The World Bank.
- García, A., Solano-Rodríguez, H. y Flores-Villela, O. (2007). Patterns of alpha, beta and gamma diversity of the lowlands and adjacent interior valleys. *Animal Biodiversity and Conservation*, *30*, 169–177.
- García-Aldrete, A. N. y Ayala-Barajas, R. (Eds.). (2004). *Artrópodos de Chamela*. México, D.F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gambardella, L. A. y Vaio, E. S. (1978). Estudio morfológico, biológico y cariológico de *Chauliognathus scriptus* (Germ.) (Coleoptera, Cantharidae). *Revista de Biología del Uruguay*, *4*, 69–86.
- Gaston, K. J. (1996). Species richness: measure and measurement. En K. J. Gaston (Ed.), *Biodiversity: A biology of numbers and differences* (pp. 77–113). Oxford: Blackwell Science.
- Gaston, K. J. (2000). Global patterns in biodiversity. *Nature*, *405*, 220–227.
- González-Soriano, E., Noguera, F. A., Zaragoza-Caballero, S. y Ramírez-García, E. (2009). Odonata de un bosque tropical caducifolio: sierra de San Javier, Sonora, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *80*, 341–348.
- Halfitter, G. y Arellano, L. (2002). Response of dung beetle diversity to human-induced changes in a tropical landscape. *Biotropica*, *34*, 144–154.
- Halfitter, G. y Moreno, C.E. (2005). Significado biológico de las diversidad alfa, beta y gamma. En G. Halfitter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (Eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Vol. 4 (pp. 5–18). Zaragoza: m3m-Monografías Tercer Milenio. Sociedad Entomológica Aragonesa, Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad, Grupo Diversitas y Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, *113*, 363–375.
- Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, *88*, 2427–2439.
- Jurasinski, G., Retzer, V. y Beierkuhnlein, C. (2009). Inventory, differentiation, and proportional diversity: a consistent terminology for quantifying species diversity. *Oecologia*, *159*, 15–26.
- Kazantsev, S. V. (2007). New nomenclatorial and taxonomic acts, and comments. Cantharidae. En I. Löbl y A. Smetana (Eds.), *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*. (Vol. 4) (pp. 47–54). Stenstrup, Dinamarca: Apollo Books.
- Koleff, P. y Soberón, J. (2008). Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies. En J. Soberón, G. Halfitter, y J. Llorente (Eds.), *Capital natural de México. Vol. I: conocimiento actual de la biodiversidad* (pp. 323–364). México, D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Legendre, P. (2014). Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, *23*, 1324–1334.

- Lennon, J. J., Koleff, P., Greenwood, J. J. D. y Gaston, K. J. (2001). The geographical structure of British bird distribution: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology*, 70, 966–979.
- Leprieur, F., Tedesco, P. A., Hugueny, B., Beauchard, O., Dürr, H. H., Brosse, S., et al. (2011). Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climate changes. *Ecology Letters*, 14, 325–334.
- Linbos (Los Insectos del Bosque Seco). (2014). Los insectos del bosque seco. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Responsable: Dr. Felipe A. Noguera-Martínez. [consultado ene 2014]. Disponible en: <http://1.linbos.net/>
- Lobo, J. M. (2001). Prólogo. En C. E. Moreno (Ed.), *Métodos para medir la biodiversidad* (Vol. 1) (pp. 5–7). Zaragoza: M&T-Manuales y Tesis Sociedad Entomológica Aragonesa.
- Miles, L., Newton, A. C., DeFries, R. S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., et al. (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, 33, 491–505.
- Miranda, F. y Hernández-Xolocotzi, E. (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 28, 29–179.
- Miskimen, G. W. (1972). Environmental factors affecting soldier beetle distribution and coloration in Columbia. *The Association for Tropical Biology and Conservation*, 4, 85–92.
- Mora-Aguilar, E. F. y Montes de Oca, E. (2007). Escarabajos necrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae y Trogidae) de la región central de baja de Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 25, 569–588.
- Moreno, C. E., Zuria, I., García-Zenteno, M. y Sánchez-Rojas, G. (2006). Trends in the measurement of alpha diversity in the last two decades. *Interciencia*, 31, 67–71.
- Moreno, C. E. y Rodríguez, P. (2010). A consistent terminology for quantifying species diversity? *Oecologia*, 163, 279–282.
- Moreno, C. E. y Rodríguez, P. (2011). Commentary: do we have a consistent terminology for species diversity? Back to basics and toward a unifying framework. *Oecologia*, 167, 889–892.
- Nekola, J. C. y White, P. S. (1999). The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, 26, 867–878.
- Noguera, F. A., Vega-Rivera, J. H., García-Aldrete, A. N. y Quesada-Avedaño, M. (2002). *Historia natural de Chamela*. México, D.F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Noguera, F. A., Chemsak, J. A., Zaragoza-Caballero, S., Rodríguez-Palafox, A., Ramírez-García, E., González-Soriano, E., et al. (2007). A faunal study of Cerambycidae (Coleoptera) from one region with tropical dry forest in Mexico: San Buenaventura, Jalisco. *The Pan-Pacific Entomologist*, 83, 296–314.
- Noguera, F. A., Zaragoza-Caballero, S., Rodríguez-Palafox, A., González-Soriano, E., Ramírez-García, E., Ayala, R., et al. (2012). Cerambycidos (Coleoptera: Cerambycidae) del bosque tropical caducifolio en Santiago Dominguillo, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83, 611–622.
- Oksanen, J., Guillaume-Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., et al. (2011). *Vegan: community ecology package*. Versión, 1, 17–18.
- Pelletier, G. y Hébert, C. (2014). The Cantharidae of Eastern Canada and Northeastern United States. *Canadian Journal of Arthropod Identification*, 25, 246.
- Pennington, R. T., Prado, D. y Pendry, C. (2000). Neotropical seasonally dry forest and Pleistocene vegetation changes. *Journal of Biogeography*, 27, 261–273.
- Pescador-Rubio, A., Rodríguez-Palafox, A. y Noguera, F. A. (2002). Diversidad y estacionalidad de Arthropoda. En F. A. Noguera, J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quesada-Avedaño (Eds.), *Historia natural de Chamela* (pp. 183–201). México, D.F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Podani, J. y Schmera, D. (2011). A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence-absence data. *Oikos*, 120, 1625–1638.
- Prado, D. E. y Gibbs, P. E. (1993). Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80, 902–927.
- Ramsdale, A. S. (2002). Cantharidae Imhoff 1856. Cap. 64. En R. H. Jr., Arnett, M. C. Thomas, P. E. Skelley y J. H. Frank (Eds.), *American beetles. Vol. 2. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea* (pp. 202–218). Boca Raton: CRC Press.
- Reyes-Novelo, E. y Morón, M. A. (2005). Fauna de Coleoptera Melolonthidae y Passalidae de Tzucacab y Conkal, Yucatán, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 21, 15–49.
- Rodríguez-Palafox, A. y Corona, A. M. (2002). Lista de artrópodos de la región de Chamela, Jalisco, México. En F. Noguera, J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quesada-Avedaño (Eds.), *Historia natural de Chamela* (pp. 203–232). México, D.F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rodríguez-Vélez, B., Zaragoza-Caballero, S. y Rodríguez, J. M. (2009). Diversidad de Encyrtidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) y otras familias de Hymenoptera obtenidas con trampas Malaise en el bosque tropical caducifolio de la región de Huatulco, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80, 709–719.
- Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. México, D.F.: Editorial Limusa.
- Rzedowski, J. (1991). El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botanica Mexicana*, 15, 47–64.
- Schneider, E. L. y Buchanan, J. D. (1980). Morphological studies of the Nymphaeaceae. XI. The floral biology of *Nelumbo pentapetala*. *American Journal of Botany*, 67, 182–193.
- Sokal, R. R. y Rohlf, F. J. (1995). *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. (Tercera edición). New York: W. H. Freeman and Company.
- Southwood, T. R. E. (1966). *Ecological methods with particular reference to the study of insect population*. London: Methuen.
- Townes, H. (1972). A light-weight malaise trap. *Entomological News*, 83, 239–247.
- Trejo, I. (2005). Análisis de la diversidad de la selva baja caducifolia en México. En G. Halfiter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (Eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. (Vol. 4) (pp. 111–122). Zaragoza: m3m-Monografías Tercer Milenio. SEA, Conabio, Grupo Diversytas y Conacyt.
- Trejo, I. (2010). Las selvas secas del Pacífico mexicano. En G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury y R. Dirzo (Eds.), *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*. (pp. 41–52). México, D. F.: Fondo de Cultura Económica-Conanp.
- Trejo-Vázquez, I. y Dirzo, R. (2000). Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*, 94, 133–142.
- Trevilla-Rebollar, A., Deloya, C. y Padilla-Ramírez, J. (2010). Coleópteros necrófilos (Scarabaeidae, Silphidae y Trogidae) de Malinalco, Estado de México, México. *Neotropical Entomology*, 39, 486–495.
- Tuomisto, H. (2010). A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha diversity. *Ecography*, 33, 2–22.
- Uniatmos (Unidad de Informática para las Ciencias Atmosféricas y Ambientales). (2011). *Bases de datos de la Unidad de Informática para las Ciencias Atmosféricas y Ambientales*. [consultado dic 2011]. Disponible en: <http://www.atmosfera.unam.mx/uniatmos/atlas/uniatmos.html>
- Vega-Rivera, J.H., Arizmendi, M.C. y Morales Pérez, L. (2010). Aves. En G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury-Creel y R. Dirzo (Eds.), *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México* (p. 137–157). México, D.F.: Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Protegidas, Ecociencia, Telmex.
- Venegas-Suárez-Peredo, C. D. (2011). *Diversidad de Odonata en la región de Huatulco, Oaxaca*. Tesis. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Whittaker, R. H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30, 279–338.

- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21, 213–251.
- Willmer, P. (2011). *Pollination and floral ecology*. Princeton: Princeton University Press.
- Williams, P. H. (1996). Mapping distributions in the strength and breadth of biogeographic transition zones using species turnover. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 263, 579–588.
- Zaragoza-Caballero, S. (2004). Cantharidae (Coleoptera). En A. N. García-Aldrete y R. Ayala (Eds.), *Artrópodos de Chamela*. (pp. 127–138). México, D.F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Zaragoza-Caballero, S. y Mendoza, R. A. (1996). Malacodermata (Coleoptera). En J. Llorente, A. N. García-Aldrete y E. González-Soriano (Eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento* (pp. 353–368). México, D.F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Zaragoza-Caballero, S., Noguera, F. A., Chemsak, J. A., González-Soriano, E., Rodríguez-Palafox, A., Ramírez-García, E., et al. (2003). Diversity of Lycidae, Phengodidae, Lampyridae and Cantharidae (Coleoptera) in a tropical forest region in Mexico: Sierra de Huautla, Morelos. *Pan-Pacific Entomologist*, 79, 23–37.
- Zaragoza-Caballero, S. y Ramírez-García, E. (2009). Diversidad de Cantharidae, Lampyridae, Lycidae, Phengodidae y Telegeusidae (Coleoptera: Elateroidea) en un bosque tropical caducifolio de la sierra de San Javier, Sonora, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80, 675–686.
- Zaragoza-Caballero, S., Noguera, F. A., González-Soriano, E., Ramírez-García, E. y Rodríguez-Palafox, A. (2010). Insectos del bosque tropical caducifolio del oeste de México. En G. Ceballos, J. Bezaury y E. Espinoza-Medinilla (Eds.), *Diversidad, amenazas y regiones prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México* (pp. 195–214). México, D.F.: Conabio, WWF y Universidad Nacional Autónoma de México.
- Zaragoza-Caballero, S. y Pérez-Hernández, C. X. (2014). Biodiversidad de Cantaroides [Coleoptera: Elateroidea (Cantharidae, Lampyridae, Lycidae, Phengodidae, Telegeusidae)] en México. *Suplemento de la Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, S279–S289.