



SECRETARÍA DE EDUCACIÓN PÚBLICA
TECNOLÓGICO NACIONAL DE MÉXICO



INSTITUTO TECNOLÓGICO DE BOCA DEL RÍO

**DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN DE ESCARABAJOS
NECRÓFILOS (INSECTA: COLEOPTERA) EN EL
VOLCÁN TACANÁ, CHIAPAS, MÉXICO.**

OPCIÓN TITULACIÓN INTEGRAL

TESIS

PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

ESPECIALIDAD

MARINA

PRESENTA

ANDREA MURILLO VÁZQUEZ

BOCA DEL RÍO, VER.

2020

Agradecimientos

A mi familia (Malu, Isabel, Helio y Andrés) por ser mi sostén en todo momento.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada (27994) para realizar este trabajo, durante el periodo de agosto de 2018 a julio de 2019 como parte del proyecto: “Cambios en el clima y en el uso de suelo como determinantes de la alteración espacial y la estructura de las comunidades de insectos en sistemas montañosos del sur de México. CONACyT, subprograma de ciencia básica general, 000000000258792, CB-2015-01” otorgado al Dr. Jorge Leonel León Cortés.

A mi director de tesis, el Dr. Jorge Leonel León Cortés, por darme la oportunidad de colaborar en el proyecto. Gracias por compartir su pasión por los insectos, por sus consejos en campo y por introducirme al mundo de los lepidópteros. Igualmente, por sus comentarios al escrito y su invaluable apoyo a lo largo de este proceso de aprendizaje. Gracias por creer en mí desde el inicio.

A mi codirectora de tesis, la Dra. Ana Lilia Gutiérrez Velázquez, por su ayuda en el desarrollo de la tesis, así como su retroalimentación y compromiso en la revisión del escrito. Gracias por atender siempre a mis llamadas para despejar mis dudas.

Al Instituto Tecnológico de Boca del Río por permitirme realizar mis estudios de Licenciatura.

A El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Unidad San Cristóbal de las Casas, por las facilidades otorgadas para hacer uso de las instalaciones. A Manuel Girón Intzin, de la colección entomológica, por el apoyo en la separación de los organismos colectados en el volcán Tacaná. Al Biólogo Geramael Hidalgo por su paciencia y apoyo en el trabajo de campo. A Luis Hernández por la colocación de las trampas a lo largo del gradiente del volcán.

Agradezco también la confirmación de la identificación de los especímenes por parte del Dr. Robert S. Anderson y François Génier del Canadian Museum of Nature.

Resumen

Se presenta un análisis de la diversidad y distribución espacio-temporal de cuatro familias de escarabajos necrófilos (Carabidae, Leiodidae, Scarabaeidae, Silphidae) y una familia de hábitos fitófagos (Curculionidae) en un gradiente de elevación del volcán Tacaná, Chiapas, México. La colecta de escarabajos consistió en la localización de necrotrampas permanentes (NTP-80) cebadas con calamar, en siete sitios de muestreo separados 500 metros (en elevación) uno de otro, desde el basamento hasta el cráter. Estas se revisaron de manera regular (i.e. aproximadamente cada dos meses) durante un periodo de dos años (2016-2018). Se recolectaron un total de 5,174 individuos, correspondientes a 62 morfoespecies. La familia Scarabaeidae presentó mayor número de individuos ($n= 2,228$), seguido de Leiodidae ($n= 1,955$), Carabidae ($n= 407$), Silphidae ($n= 435$) y Curculionidae ($n= 150$). En el sitio Pico de Gallo (ca. 2,000 msnm) se registraron los mayores índices de riqueza, con las cuatro familias representadas con un total de 1,261 individuos, seguido de los sitios Pico de Loro (1,000 msnm) y Río Malá (1500 msnm) con 846 y 636 individuos respectivamente. El sitio con mayor abundancia relativa fue INIFAP (444 msnm) con 1,634 individuos representados en dos familias. Los datos de distribución y diversidad sugieren que la mayor riqueza y abundancia se concentra en elevaciones circunscritas entre 2,000 y 2,500 msnm. Tal distribución indica una probable concentración de la diversidad en elevaciones intermedias, coincidente con valores de temperatura relativamente estables y con una mayor productividad del sistema. Se valoró la contribución relativa de tales factores y

los rasgos ecológicos de los escarabajos para la interpretación de su distribución en el gradiente de estudio.

Contenido

1. Introducción	1
2. Marco Teórico	4
2.1 Biodiversidad	4
2.1.1 Métodos para estimar la biodiversidad	5
2.2.2 Diversidad α , β , γ	6
2.2 Patrones de distribución altitudinal de las especies	9
2.3 Escarabajos como bioindicadores	11
2.4 Biología y ecología de escarabajos necrófilos	12
2.4.1 Familia Carabidae	13
2.4.2 Familia Leiodidae	13
2.4.3 Familia Scarabaeidae.....	14
2.4.4 Familia Silphidae	15
2.5 Familia Curculionidae	16
3. Antecedentes	17
3.1 Distribución espacio-temporal de escarabajos en gradientes de elevación	17
3.2 Diversidad de la entomofauna del volcán Tacaná	20
4. Objetivos	23
4.1 Objetivo general.....	23
4.2 Objetivos particulares	23
5. Área de Estudio	24
6. Método	27
6.1 Muestreo de escarabajos	27
6.2 Caracterización del hábitat	28
6.3 Obtención de parámetros ambientales	28
6.4 Trabajo de laboratorio.....	29
7. Resultados	31
7.1 Muestreo de escarabajos	31
7.1.1 Diversidad de coleópteros en el gradiente de elevación	32
7.1.2 Diversidad alfa, beta y gamma	33
7.2 Características del hábitat	38

7.3 Parámetros ambientales	41
7.4 Asociación entre la estructura de la comunidad de escarabajos y las variables abióticas (temperatura y elevación).....	42
8. Discusión	45
8.1 Diversidad y distribución de escarabajos en el volcán Tacaná.....	45
8.2 Composición de ensambles en el gradiente de elevación	48
8.3. Conservación de ensambles de escarabajos en el Tacaná.....	49
9. Conclusiones	50
10. Literatura citada	51

Índice de tablas

Tabla 1. Matriz de coeficiente de Jaccard.....	35
Tabla 2. Descripción de los sitios de muestreo.....	39
Tabla 3. Temperatura y humedad por sitio.....	42

Índice de figuras

Figura 1. Área de estudio.....	24
Figura 2. Abundancia de familias de coleópteros en el volcán Tacaná.....	32
Figura 3. Abundancia relativa y número de familias de coleópteros por cada sitio.	33
Figura 4. Distribución de la diversidad α en el gradiente de elevación.....	34
Figura 5. Recambio en la composición de especies entre sitios.....	36
Figura 6. Análisis Cluster de los sitios mediante similitud de Bray-Curtis.....	37
Figura 7. Diversidad de especies por cada sitio.....	38
Figura 8. Promedio anual de temperatura y humedad.....	41
Figura 9. Abundancia relativa de familias por sitios con respecto a temperatura.....	42
Figura 10. Índice de diversidad de Shannon con respecto a temperatura y elevación.....	43

Introducción

La fragmentación y el cambio de uso de suelo representan un problema actual que pone en riesgo la calidad y estructura de los ecosistemas terrestres, siendo la causa principal de la pérdida de la biodiversidad a nivel genético, poblacional y ecosistémico. La transformación puede estar generada por disturbios naturales, aunque los ecosistemas se enfrentan al aumento de disturbios de origen antrópico a diversas escalas espaciotemporales, entre los que se encuentran la sobreexplotación de los recursos y la sustitución de extensas áreas de bosques y selvas por zonas agrícolas y ganaderas (Harris 1984; Rapport y Whitford, 1999; Aguilar-Martínez y Arriaga, 2000; SEMARNAT, 2015). Lo anterior, trae consigo cambios en la abundancia, y en los patrones de distribución de las especies, cuyo origen y dinámica están determinadas por variables ambientales, físicas, geográficas, históricas y ecológicas- (Pulliam, 2000). Para evaluar el impacto que el hombre ejerce sobre dichos ecosistemas, o bien, para valorar su estado de conservación, se han implementado metodologías que pretenden entender la variación en la diversidad de especies a través de gradientes ambientales, no sólo mediante el conteo de las especies presentes, sino también con el uso de especies indicadoras, es decir, sensibles a cambios en su hábitat (Halffter, 1998; González-Valdivia *et al.* 2011)

Los insectos representan un modelo apropiado para estudios de carácter ecológico-funcional, debido, entre otras particularidades, a su elevada densidad poblacional, y a que contribuyen al aceleramiento en los flujos de materia y

energía, como resultado de la variedad de recursos que utilizan para su alimentación (Morón y Valenzuela, 1993).

En México, los estudios sobre fragmentación y cambio de uso de suelo usando escarabajos necrófilos como indicadores ecológicos, han sido escasamente abordados. No obstante, los trabajos realizados por Arellano *et al.* (2005); Pineda *et al.* (2005) y Deloya *et al.* (2007), sugieren que las actividades del sector agropecuario –en la mayoría de los casos- no causan impacto negativo sobre la diversidad de ciertas especies terrestres. A pesar de ello, es importante realizar investigaciones que expliquen los factores bióticos y abióticos en gradientes ambientales responsables de la presencia/ausencia de grupos funcionales usados como bioindicadores (i.e. escarabajos necrófilos), así como sus patrones de distribución emergentes. En un sentido análogo, una variedad de grupos insectos, responden a los cambios en la temperatura y humedad relativa en gradientes de elevación (Favila, 2004; Sandoval-Becerra *et al.* 2017). La medición de la diversidad a través de gradientes de disturbio, fisiográficos o climáticos, permite establecer relaciones empíricas cuyo poder predictivo puede ser de utilidad en la interpretación de la distribución y cambio de especies, gremios o ensambles (García-Morales *et al.* 2011; Scheiner *et al.* 2011). En general, la construcción de una plataforma de análisis comparativo permitiría valorar los cambios en la abundancia de estos grupos debido a los cambios naturales e inducidos.

De acuerdo con lo anterior, se plantean las siguientes preguntas: ¿Qué factores fisiográficos y biológicos determinan la diversidad y distribución espacio-temporal

de escarabajos necrófilos en un gradiente de elevación? ¿Cuál es la estructura de la comunidad de escarabajos necrófilos en sitios con distinto grado de fragmentación? ¿Cuál es la similitud entre sitios con respecto a la composición de especies, las características fisiográficas y de la vegetación?

En el presente trabajo se examina la diversidad y distribución de cuatro familias de escarabajos de hábitos necrófilos (*Carabidae* Latreille, 1802; *Leiodidae* Fleming, 1821; *Scarabaeidae* Latreille, 1802 y *Silphidae* Latreille, 1806) y una familia de hábitos –mayoritariamente- fitófagos (*Curculionidae* Latreille, 1802) en un gradiente de elevación en el volcán Tacaná, Chiapas, México. La región volcánica del Tacaná está considerada como área prioritaria para la conservación, puesto que ahí se localizan importantes extensiones de bosque de pino, bosque mesófilo de montaña, bosque tropical y pradera de alta montaña (CONANP, 2013). Además de la variación intrínseca de las coberturas vegetales a lo largo del gradiente de elevación, están sometidas a numerosos cambios por fenómenos naturales y/o por presiones antrópicas, principalmente la agricultura (cacao y café) -actividad que caracteriza a la región del Soconusco-, causando un deterioro del suelo y por consiguiente mermando la calidad ambiental de dicha zona. Los resultados de esta tesis se interpretan a la luz de los efectos de los cambios en la elevación, la temperatura, humedad relativa, así como las características biológicas prominentes de los gremios de estudio.

2. Marco Teórico

2.1 Biodiversidad

El concepto de biodiversidad no solo incluye la variedad de caracteres morfológicos entre plantas, animales, hongos, y microorganismos; también se entiende como la variedad de genes dentro y entre las poblaciones, así como la diversidad ecosistémica de la que forman parte las especies. Se reconocen tres niveles de organización: diversidad intraespecífica, diversidad interespecífica y diversidad ecosistémica. El nivel de organización con el que más se ha experimentado en estudios ecológicos es la diversidad interespecífica, que se entiende como la riqueza de especies que conforman una comunidad (Dirzo y Mendoza, 2008). Su importancia radica en que es fundamental para el buen funcionamiento de los ecosistemas; de manera que cuando la biodiversidad es elevada, permite al ecosistema recuperarse ante disturbios naturales e inducidos (Ferriol-Molina y Merle-Farinós, 2012.).

Luego de tres siglos de trabajo en sistemática y evaluaciones de la biodiversidad, se han descrito alrededor de 1 millón 740 mil especies en el planeta. No obstante, las cifras estiman que en el futuro podría describirse una cifra aproximada de 7 a 10 millones, lo cual muestra que nuestro conocimiento acerca de la biodiversidad mundial es aún limitado (Chapman, 2009; WCU, 2010).

Para México ocurre lo mismo; aun cuando los esfuerzos por inventariar la biodiversidad han aumentado, el conocimiento es escaso, pues al ser un país megadiverso, se estima que la biodiversidad contenida representa el 8.59% de la riqueza total que se encuentra en el mundo, con un aproximado de 100 mil

especies descritas (Llorente-Bousquets y Ocegüera, 2008; Martínez-Meyer *et al.* 2014). Lo anterior es producto de un largo e irrepetible proceso evolutivo por efecto de factores geológicos y biogeográficos (topografía y variantes altitudinales), dando lugar a marcadas diferencias de temperatura, humedad y a la disponibilidad de recursos a lo largo de gradientes de elevación, lo que trae consigo cambios en la diversidad y en los patrones de distribución de las especies debido a las diferentes condiciones ambientales (Espinosa-Organista *et al.* 2008).

2.1.1 Métodos para estimar la biodiversidad

La diversidad biológica en una comunidad puede estar expresada por dos componentes: riqueza específica y abundancia relativa.

A fin de comprender los cambios en las variables de respuesta de las especies, de examinar el funcionamiento de los ecosistemas y de implementar inventarios biológicos, se han desarrollado métodos que estiman el componente biótico en un área determinada, denominados índices de diversidad (Ricotta, 2007; Pereyra y Moreno, 2013).

El método más común se basa en el conteo total de las especies presentes en una comunidad, así como de los individuos de cada especie. Sin embargo, en muestreos en campo resulta complicado hacer un recuento total de los individuos de los taxones presentes, por lo que la enumeración se restringe a un grupo de interés ecológico-funcional en un área circunscrita (Moreno, 2001).

El total de especies encontradas estará relacionado con el esfuerzo de muestreo, es decir, que la incorporación de nuevas especies al inventario dependerá del

número de muestras que se han determinado, así como de la heterogeneidad y el tamaño del sitio (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003; Martella *et al.* 2012).

Para tener una aproximación concreta del número de especies colectadas en el muestreo, se emplean las curvas de acumulación de especies. Estas grafican el total de especies acumuladas con respecto al esfuerzo de muestreo. Al inicio del muestreo la pendiente de la curva se eleva rápidamente, puesto que los primeros individuos colectados -por lo general- pertenecen a especies comunes; a medida que el proceso de inventario avanza, individuos de especies raras -y/o provenientes de otros sitios- se suman a la captura, generando un comportamiento asintótico en la curva de acumulación (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003).

2.2.2 Diversidad α , β , γ

Los índices de diversidad muestran un panorama amplio -mas no completo- sobre la variación de especies en un hábitat. Son usados para obtener una medida que simplifique la heterogeneidad y de esta forma reducirlo a datos cuantitativos que podrán ser usados como herramienta comparativa entre distintos sitios de muestreo (Patton, 1975).

El componente más utilizado en la práctica es la diversidad alfa (α). Este es un concepto que corresponde al número de especies presentes en un mismo hábitat (Halffter y Moreno, 2005), en este caso, se refiere al número total de especies encontradas en una extensión mínima de espacio definido, luego entonces, para

obtener un parámetro completo sobre la estructura de la comunidad es pertinente estimar la diversidad alfa.

Para lograr esto, se aplican dos métodos básicos de cuantificación: riqueza específica y abundancia relativa. El primero refiere al número de especies que componen la comunidad y el segundo al número de individuos presentes por cada especie, agregando también un valor de importancia, puesto que las especies de menor abundancia o escasa aparición dentro de la comunidad son consideradas como sensibles a perturbaciones ambientales (Moreno, 2001).

Los índices aplicados con frecuencia para calcular la diversidad alfa son el índice de Fisher (Fisher *et al.* 1943), el índice de Shannon-Wiener también utilizado para representar la equitatividad de especies encontradas en el muestreo (Shannon, 1948) y el índice de Simpson, que permite medir la riqueza de especies y es utilizado para medir la biodiversidad de un hábitat (Simpson, 1949) (Carmona & Carmona, 2013). Sin embargo, Pielou (1976) menciona que una comunidad biótica establecida en algún sitio no siempre está representada por las especies encontradas, por lo tanto, es importante precisar la escala espacial de muestreo, ya que cada sitio dentro del mismo paisaje difiere en composición y número de especies; a esto se le conoce como diversidad alfa puntual.

Otra variante de la diversidad alfa dentro del paisaje es la diversidad alfa promedio, que resulta de promediar los valores de la diversidad alfa puntual de cada sitio, teniendo una perspectiva más amplia y general sobre la diversidad y distribución de las especies (Halffter y Moreno, 2005).

Por otra parte, Whittaker (1972), define la diversidad beta (β) como el recambio en la composición de especies de una comunidad a través de gradientes ambientales dentro del mismo paisaje, señalando que puede ser medida por la presencia-ausencia de los organismos en las diferentes áreas, como la disminución de la similitud con la distancia y el recambio de especies entre diferentes hábitats. Nekola y White (1999), describen el patrón que surge entre estos dos fenómenos y proponen tres mecanismos por los que podría presentarse: condiciones ambientales, configuración espacio-temporal del hábitat y capacidad de dispersión de las especies.

A principios de la década del 2000, el concepto de diversidad beta estaba poco claro, de tal manera que aportaciones de Vellend (2001); Koleff *et al.* (2003); Halffter y Moreno (2005) y Anderson *et al.* (2011), esclarecieron dicho concepto y le han dado relevancia en campos como la ecología y la biogeografía (Calderón-Patrón *et al.* 2012).

Legendre *et al.* (2005) han considerado a la diversidad beta un componente clave para comprender la dinámica de los ecosistemas y plantear alternativas de manejo y conservación de estos.

De acuerdo con Lande (1996), la diversidad gamma (γ) es el número total de especies en una región o paisaje, es decir la suma de las diversidades alfa y beta.

Para definir correctamente la diversidad gamma (regional), es importante trabajar con grupos biológicos donde los individuos interactúen entre sí a una escala

espacio-temporal adecuada, y descartar posibles confusiones con la diversidad alfa (local) (Huston, 1999).

La diversidad gamma de un paisaje muestra un flujo elevado de interacciones entre comunidades con una historia evolutiva y geomorfológica en común. Es a este nivel de escala donde se presenta un mayor equilibrio de especies en comparación con la diversidad alfa y beta, sin embargo, estas determinan el elevado valor de riqueza de gamma (Halffter y Moreno, 2005).

2.2 Patrones de distribución altitudinal de las especies

Los cambios en la composición de ensamblajes –tanto de riqueza como abundancia- a lo largo de gradientes de elevación son constantes a través del tiempo y están relativamente asociados a los patrones de distribución de las especies (Gaston, 1996; Currie y Kerr, 2008). Tradicionalmente se han planteado ciertas hipótesis para entender y predecir los patrones de distribución espaciotemporales de las especies a través de los gradientes geográficos.

Una de estas hipótesis es el llamado efecto Rapoport, el cual argumenta que los rangos en los patrones de distribución y riqueza de las especies están estrechamente relacionados a cambios en la latitud y elevación. Dicha hipótesis asume que la variación en el clima y/o microclima, así como el tamaño y forma del continente, afectan la productividad y reproducción (Stevens, 1989; De la Vega y Schilman, 2015), de tal manera que el incremento en la riqueza de especies es inversamente proporcional al incremento en la altitud/latitud y extensión del hábitat.

El surgimiento de esta hipótesis en conjunto con modelos empíricos de distribución de especies en gradientes ambientales, pretende explicar que la coexistencia de un gran número de especies en los trópicos (i.e. alta riqueza), se debe –en cierta medida- a la presencia de especies raras que migran desde áreas de sumidero, las cuales disponen de un rango de distribución mucho más amplio (euritópicas) que las especies abundantes en latitudes bajas y de distribución restringida (estenotópicas), además de presentar mayor tolerancia a fluctuaciones ambientales (Stevens, 1992; Ruggiero, 1999).

La hipótesis del Efecto de Dominio Medio (MDE) es otra herramienta que hace posible comprender los patrones de distribución de las especies.

En contraste con la hipótesis de Rapoport, Colwell y Hurr (1994) propusieron que la riqueza no está lo suficientemente correlacionada con los gradientes ambientales, es decir, que los picos de riqueza se verán expresados en un dominio medio (i.e. altitud intermedia) de un área definida –preferentemente extensa- sin que necesariamente las variables ambientales (e.g. temperatura y humedad) ejerzan un efecto significativo a lo largo de los gradientes. Esto como resultado de condiciones ecológicas favorables, donde ocurre un traslape de distintos ecosistemas, creando el efecto ecotono.

A pesar de los esfuerzos por tratar de explicar las causas de distribución de los taxones, tales hipótesis presentan inconsistencias y no muestran un enfoque holístico sobre los patrones de distribución en los gradientes altitudinales.

2.3 Escarabajos como bioindicadores

Un indicador biológico –o bioindicador- es aquel que aporta información relevante sobre lo que no se puede observar directamente (e. g. sobreexplotación, grado de fragmentación, cambio climático) en cualquier ambiente que se desee estudiar. De todos los taxones empleados como indicadores ecológicos, se considera a los artrópodos como el grupo que mejor desempeña esta tarea, pues son relativamente fáciles de coleccionar, es el grupo terrestre con mayor éxito evolutivo, su estudio es de relativo bajo costo y debido a su exoesqueleto es posible conservarlos mediante procedimientos simples para estudios posteriores (Kremen *et al.* 1993; Purvis y Hector, 2000).

Para hacer uso correcto de los bioindicadores con fines predictivos y de conservación, se explora una correlación significativa –presencia/ausencia- con un conjunto de variables cuantitativas y cualitativas. Al identificar cambios significativos en la estructura espacio-temporal de los ensamblajes de artrópodos, permiten evaluar el impacto que se presenta en los ecosistemas terrestres como resultado de disturbios naturales o inducidos (e.g. prácticas agrícolas o el uso de fertilizantes) -siempre y cuando se cuente con la información necesaria sobre la historia biogeográfica y evolutiva del gremio pertinente- (Llorente y Morrone, 2001).

Los escarabajos son indicadores ecológicos relevantes, no solo por mantener una alta diversidad, sino por la estrecha relación que presentan con diversos taxones y por su sensibilidad ante cambios ambientales, razón por la cual se sugiere que es el grupo idóneo para evaluar los cambios estructurales de las

áreas naturales y el monitoreo de estas (Halffter, 1991; Halffter y Favila, 1993; Kremen *et al.* 1993).

La categoría taxonómica más utilizada para una aproximación en sus niveles de diversidad, es el nivel de familia (Gaston y Williams, 1993), pues resulta relativamente más sencilla la identificación –en tiempo y esfuerzo-, siendo así, las familias: Scarabaeidae, Carabidae, Staphylinidae, Silphidae e Hysteridae las más reconocidas en los estudios ecológicos (Navarrete-Heredia y Fierros-López, 2001; Arellano *et al.* 2008; Martínez *et al.* 2009; Caballero y León-Cortés, 2012; Pérez-Villamares *et al.* 2016; González-Ramírez *et al.* 2017).

2.4 Biología y ecología de escarabajos necrófilos

En la Clase Insecta, se encuentra el Orden Coleoptera, el cual representa el grupo más abundante y diverso, con el 40% del total de insectos (Halffter y Favila, 1993; Costa, 2000; Arriaga-Jiménez *et al.* n.d.). En este Orden se encuentra un gremio con hábitos necrófilos. La principal característica es su preferencia hacia la materia orgánica en descomposición, ya sea de origen vegetal y/o animal. La actividad degradadora de estos organismos es de vital importancia para el reciclaje, absorción y recirculación de nutrientes en el suelo, al ser eslabones en cadenas alimenticias y controlar poblaciones de otros organismos, contribuyendo así al funcionamiento de los ecosistemas terrestres. (Hanski 1983; Hortal-Muñoz *et al.* 2000; Jiménez-Sánchez *et al.* 2013).

El grado de especialización de este gremio –en hábitos alimenticios- y su sensibilidad a cambios ambientales, restringe su distribución geográfica, y

permite su empleo como indicadores ecológicos (Caballero y León-Cortés, 2012 Arriaga-Jiménez *et al.* n.d.).

2.4.1 Familia Carabidae

La familia Carabidae (Latreille, 1802) pertenece al suborden Adephaga. Estos se caracterizan por poseer glándulas en el abdomen posterior por las que secretan sustancias químicas (ácidos y cetonas) como mecanismo de defensa ante sus depredadores (Will *et al.* 2000). Actualmente esta familia la constituye una cifra aproximada de 40,000 especies, siendo una de las más numerosas de todos los insectos. Generalmente presentan mayor actividad por la noche y -por sus hábitos alimenticios- se clasifican en fitófagos y depredadores generalistas de otros insectos (Erwin 1991; Ortuño y Toribio, 2006; Erwin *et al.* 2015).

El conocimiento sobre la diversidad, distribución y comportamiento de los carábidos en México se debe a investigaciones realizadas por Ball y Shpeley (2000), quienes han estudiado aspectos importantes de respuesta a la pérdida de hábitat por cambios en el uso del suelo. Al ser un grupo bien estudiado y sensibles a cambios ambientales, son usados como bioindicadores de la calidad de ecosistemas terrestres que han sido modificados por actividades antrópicas (Rainio y Niemelä, 2003; Gómez-Castro, 2016).

2.4.2 Familia Leiodidae

Los Leiódidos (Leiodidae Fleming, 1821) son escarabajos relativamente pequeños (<10 mm) que pertenecen a la super familia Staphylinoidea; su distribución es cosmopolita, encontrándose en hormigueros, hojarasca, musgo,

humus, suelo, madera, hongos y en cadáveres de animales, por lo cual algunas especies son consideradas saprófagas. Presentan el cuerpo ovalado convexo y como característica especial, se doblan sobre sí mismos para formar una esfera. El tegumento varía en colores negro, pardo, rojizo y dorado (Pérez-Fernández y Pérez Ruiz, 2013).

En México existen pocos estudios que abordan la taxonomía y ecología de este grupo; no obstante, Peck (2000) reporta que Oaxaca, Veracruz, Hidalgo y Jalisco son los estados que presentan un mayor número de endemismos.

2.4.3 Familia Scarabaeidae

Son comúnmente llamados escarabajos peloteros, rodadores o escarabajos del estiércol, considerando que su principal fuente de alimento y sitio de reproducción son el excremento y la carroña. A diferencia de otras especies carroñeras, los escarabeidos se encuentran igualmente activos durante el día o la noche y su rango de distribución puede variar desde los 0 a los 3,300 m.s.n.m. (Deloya, 2011).

La familia Scarabaeidae (Latreille, 1802) es la más conocida debido a la intensidad de estudios que se han realizado en los últimos años. A nivel mundial se reporta una cifra aproximada de 7,800 especies y para México se han descrito alrededor de 456 especies dentro de 66 géneros y 7 subfamilias. Así mismo, se reporta que Chiapas es el estado que registra mayor riqueza con 455 especies pertenecientes a esta familia, si bien continúan los hallazgos de nuevas especies debido a la riqueza en ambientes prístinos (Morón, 1979; Deloya, 1992; Halffter

et al. 1995; Reyes-Castillo, 1997; Delgado y Pensado, 1998; Morón, 2003; Delgado *et al.* 2012). Para este grupo taxonómico, resulta complicado construir un catálogo completo de la diversidad de escarabeidos en México. Entre las especies más representadas se encuentran *Onthophagus*, *Ataenius*, *Canthon*, *Phanaeus*, *Aphodius*, *Eurysternus*, *Copris*, y *Deltochilum* (Halffter *et al.* 2001).

2.4.4 Familia Silphidae

Los sílfidos (Silphidae Latreille, 1806) son escarabajos que pertenecen al suborden Polyphaga. Los adultos generalmente miden más de 10 mm de longitud y su cuerpo es ligeramente aplanado con una variación de colores en los élitros, que van desde negro y marrón, hasta anaranjado. Algunas especies presentan pilosidad, característica que es útil para la identificación dentro del género *Nicrophorus* (Salgado-Costas y Régil-Cueto, 1979). Se considera una familia cosmopolita, empero Anderson y Peck (1985) han reportado que es posible que predominen en regiones templadas.

Sus hábitos alimenticios son mayoritariamente necrófagos (con excepción de algunos fitófagos), por lo cual, su presencia en ecosistemas terrestres es importante para la recirculación de nutrientes en el suelo. Entre su alimento se encuentran pequeños vertebrados en estado de descomposición temprana, los cuales algunas especies de la subfamilia Nicrophorinae entierran para depositar sus huevos en el cadáver, y al mismo tiempo asegurar protección y recurso alimenticio para sus larvas (Navarrete-Heredia, 2009). Presentan picos de actividad durante la noche con la finalidad de reducir la posible competencia con otros insectos de hábitos diurnos (Ratcliffe, 1996).

Por otra parte, los sílfidos son de gran interés en el ámbito forense, ya que son utilizados como indicadores para determinar el tiempo de muerte de un individuo y conocer en qué fase de descomposición se encuentra (Anderson y VanLaerhoven, 1996; Grassberger y Frank, 2004).

En México se registran 11 especies de las cuales –hasta el 2006- una se reportaba exclusiva para Chiapas y el resto para los estados de Veracruz, Hidalgo, Baja California, y Sonora (Navarrete-Heredia y Zaragoza-Caballero, 2006).

2.5 Familia Curculionidae

Los curculiónidos (Curculionidae Latreille, 1802) también conocidos como picudos o gorgojos constituyen una de las familias más abundantes del orden Coleoptera con más de 50,000 especies descritas (Anderson, 1993; 2000). Su principal característica morfológica es la prolongación que presentan en la cabeza, formando un rostro alargado con antenas ‘geniculadas’, el cual termina en las piezas bucales (Girón-Duque y Cardona-Duque, 2018). Debido a la coevolución que han desarrollado con algunas especies vegetales, su alimentación se ha especializado; a diferencia de las cuatro familias descritas anteriormente, los curculiónidos son estrictamente de hábitos fitófagos, por lo que se asocian a hospederos particulares como angiospermas de las familias Musaceae, Araceae, Poaceae, Cyperaceae y Bromeliaceae, formando complejos de individuos que comparten el mismo recurso alimenticio, y causando grandes pérdidas en cultivos de importancia económica (Anderson, 2002). Por ello, los trabajos reportados se han enfocado en el desarrollo de medidas de control y

pocos se concentran en las descripciones morfológicas (Sepúlveda-Cano y Rubio-Gómez, 2009), caso que resulta fundamental para el buen manejo de los recursos naturales terrestres.

3. Antecedentes

3.1 Distribución espacio-temporal de escarabajos en gradientes de elevación

Los estudios ecológicos y biogeográficos a lo largo de gradientes de elevación, representan una parte fundamental en el entendimiento de los procesos que determinan las variables de respuesta de los ensambles. Una variedad de estudios ha reportado los rangos de distribución espaciotemporales de la coleopterofauna en gradientes de elevación (Morón, 1987; Romdal y Grytnes, 2007; Morón y Márquez, 2012; Deloya *et al.* 2013; Castillejos-Lemus, 2013; Moreno-Fonseca y Amat-García, 2015). Estos análisis regularmente se llevan a cabo en paisajes perturbados o fragmentados y en los que se desea conocer el estado de conservación de estos. En ellos se establece –en la mayoría de los casos- que existe una correlación positiva significativa entre el incremento de la elevación con el rango de distribución de las especies a lo largo de estos gradientes; y a su vez, las variables ambientales (temperatura, humedad, pH, estacionalidad) constituyen un elemento determinante en dicho proceso.

Estudios realizados en el sur del Neotrópico, reportan que la coleopterofauna de la familia Passalidae presenta rangos de distribución espacial relativamente amplios, desde los 270m hasta 3,000 metros sobre el nivel del mar, mostrando picos de abundancia en ecosistemas como bosques nublados, generalmente

circunscritos a elevaciones entre los 600m a los 3,500 m.s.n.m (Hincks, 1940; Bonilla y Moreno 1994; Reyes-Castillo, 2000; Amat-García *et al.* 2004; Jiménez-Ferbans *et al.* 2014; Beltrán-Marín, 2014; Moreno-Fonseca y Amat-García, 2015). Por otra parte, Huertas y Arias (2007) reportaron la distribución espacial de escarabajos coprófagos en un gradiente de elevación entre 350m y 1450 m.s.n.m., observando una tendencia de disminución en los valores de riqueza con el incremento de la altitud (con un alto índice de riqueza en elevaciones entre 350m y 700 m.s.n.m). Tal resultado coincide con lo reportado por Saavedra-Alburquerque *et al.* (2017), quienes evaluaron la diversidad de la coleopterofauna de escarabeidos (Scarabaeidae: Ceratocanthinae, Melolonthinae, Rutelinae, Dynastinae, Scarabaeinae, Cetoniinae) en un gradiente entre 2,700m y 3,500 m.s.n.m. En particular, la zona de mayor elevación presentó menor número de especies; además, demostraron que las variables ambientales influyen en la diversidad, siendo la temporada de estiaje la de menor índice de abundancia.

Para el caso de los escarabajos necrófilos, Pulido-Herrera *et al.* (2003); Celi *et al.* (2004); Martínez *et al.* (2009), reportaron que, en zonas montañosas del Neotrópico, los altos índices de riqueza se presentan en elevaciones intermedias (entre 500m-1500 m.s.n.m.), posiblemente definida por la estructura de la vegetación (cobertura vegetal), la disponibilidad de recursos y las características del suelo.

En México, los estudios de distribución espacio temporal de coleópteros en gradientes de elevación se concentran en paisajes de bosque mesófilo, o bien se

realizan análisis comparativos entre dos –o más- sitios (paisaje fragmentado/conservado/modificado).

Castillejos-Lemus (2013), evaluó la diversidad y distribución de coleópteros de la familia Curculionidae en un gradiente de elevación en la Sierra de la Chinantla, Oaxaca, el cual comprendió desde los 100 m a los 2,100 m.s.n.m. Los resultados obtenidos mostraron una correlación positiva entre la diversidad y la elevación, pues los sitios con altos índices de riqueza y abundancia están entre 1,300 m a los 2,100 m.s.n.m., posiblemente debido al grado de conservación que presenta esta cota de elevación. Sin embargo, los curculiónidos muestran estrecha asociación con la vegetación característica de bosque mesófilo de montaña.

Morón y Terrón (1984) precisaron la distribución estacional y altitudinal de la entomofauna necrófila en la Sierra norte del estado de Hidalgo, estableciendo tres sitios de muestreo –con distinto grado de perturbación-: 1) bosque tropical (650 m.s.n.m.), 2 y 3) bosque mesófilo de montaña (1,120 m y 1,550 m.s.n.m.) Los autores reportaron que las variables medioambientales tales como temperatura y precipitación están relacionadas con los porcentajes de abundancia de la coleopterofauna, siendo la temporada de lluvias la que presenta mayor abundancia en las tres localidades.

Trevilla-Rebollar y Deloya (2010), analizaron la diversidad y similitud faunística de tres familias de escarabajos necrófilos (Scarabaeidae, Silphidae, Trogidae) en tres paisajes distintos: bosque tropical caducifolio (paisaje conservado), bosque de pino-encino (paisaje sustituido a pastizal) y bosque de pinus-quercus (paisaje modificado por deforestación), donde establecieron cinco sitios de muestreo en

un gradiente de elevación desde 1,253 m a los 2,300 m.s.n.m. Los resultados mostraron que existe una correlación negativa entre la elevación y la riqueza, siendo esta menor al incrementarse la elevación. Algo semejante a lo que ocurre con la abundancia en la temporada de estiaje.

Otras investigaciones relacionadas con la diversidad de coleopterofauna en gradientes de elevación de México (particularmente en la zona Neotropical) incluyen los trabajos de Halffter *et al.* (1995), Cejudo-Espinosa y Deloya (2005), Arellano *et al.* (2005), Deloya *et al.* (2007), Mora-Aguilar y Montes de Oca (2009) y Pérez-Villamares *et al.* (2016). En general, tales reportes coinciden en señalar que la elevación y las variaciones estacionales (lluvias y secas) tienen efectos sobre la diversidad y distribución de escarabajos necrófilos, mostrando mayor dominancia en la época de lluvias.

3.2 Diversidad de la entomofauna del volcán Tacaná

Para la región del volcán Tacaná, son escasas las investigaciones que muestran el impacto generado por perturbaciones de origen antrópico sobre la biodiversidad de la entomofauna presente a lo largo del gradiente completo.

Morón (1987), realizó un análisis sobre la diversidad y abundancia de escarabajos necrófagos en cultivos de cacao y café a 430 m.s.n.m., cerca de la localidad Cacahoatán. Reportó especies representativas carroñeras como *Deltochilum gibbosum*, *Canthon viridis*, *Coprophanæus telamón*, *Phanaeus endymion* y *Onthophagus belorhinus*. Sus resultados mostraron que la abundancia de *Onthophagus sp.*, está asociada a los meses de lluvia (en invierno

y verano), caso contrario para *Phanaeus sp.*, que obtuvo mayor dominancia en la época de secas (marzo-mayo). El autor menciona que, debido al reemplazo de extensas áreas de bosque tropical por plantaciones de cacao y café, la estructura de la entomofauna necrófila ha sido fuertemente modificada en un lapso de veinte años.

Cancino-López *et al.* (2014), analizaron y compararon la diversidad de escarabajos necrófilos en dos periodos del año (secas y lluvias), en tres tipos de hábitats: 1) bosque mesófilo (conservado), 2) cafetal de sombra y 3) cultivo de temporal (perturbados); localizados a una elevación de 1,459 metros sobre el nivel del mar. El bosque mesófilo de montaña albergó la mayor abundancia y producción de biomasa, debido a la presencia de escarabajos de tamaño mayor y sus hábitos necrófagos estrictos. No obstante, el cafetal cuenta con un alto índice de riqueza en comparación con el bosque mesófilo y el cultivo temporal. Así mismo, determinaron que existen diferencias significativas con respecto a las temporadas estacionales, encontrando que la mayoría de las especies presentaron mayor abundancia en la época de secas (marzo-mayo).

Chamé-Vázquez *et al.* (2018), compararon la distribución de pasálidos (*Passalidae spp.*) en relación con la disponibilidad y características de la madera muerta, en un gradiente de elevación en la zona del Soconusco, desde los 10m a los 3,000 m.s.n.m. donde tres (Benito Juárez El Plan, Chiquihuites y Papales) de los nueve sitios de muestreo se encuentran dentro de la Reserva de la Biósfera del volcán Tacaná. Los autores reportaron que la distribución de los pasálidos fue –relativamente- diferente a lo largo del gradiente, mostrando altos

índices de riqueza y abundancia en los sitios con mayor estado de conservación, siendo estos los tres que se encuentran en la Reserva del volcán Tacaná. Así mismo, concluyen que las zonas de cultivos (cacao y café) influyen de manera -negativa- significativa sobre la comunidad de pasálidos.

En lo que concierne a otros taxones pertenecientes a la entomofauna, Vandermeer *et al.* (2002), realizaron un estudio ecológico empleando hormigas (*Azteca* sp.) como control biológico sobre plagas de lepidópteros y homópteros en cultivos de café, ubicados en la finca Irlanda al norte del volcán Tacaná. Por otra parte, Ruiz-Utrilla *et al.* (2018) evaluaron la distribución espacial de *Drucina championi* (Lepidoptera: Nymphalidae) en la Reserva de la Biósfera volcán Tacaná y áreas circundantes, encontrando que la distribución se restringe a zonas de bosque de pino-encino y bosque mesófilo de montaña, a elevaciones que van desde los 1,900 m a los 2,650 m.s.n.m.

Las investigaciones ecológicas realizadas en la Reserva de la Biósfera volcán Tacaná –usualmente- se enfocan en áreas de cultivos, (en consecuencia, los autores excluyen la variedad de vegetación y microclimas presentes a lo largo de gradiente de elevación) de modo que, los datos obtenidos en los trabajos mencionados, no presentan un panorama completo sobre cómo es el comportamiento de la entomofauna asociada a los hábitats con distintos grados de perturbación.

4. Objetivos

4.1 Objetivo general

- Relacionar el cambio en los valores de la diversidad de escarabajos necrófilos con factores fisiográficos y del hábitat en el gradiente de elevación suroeste del volcán Tacaná, Chiapas, México.

4.2 Objetivos particulares

- Estimar la diversidad alfa, beta y gamma espaciotemporal de la comunidad de escarabajos necrófilos presentes en el gradiente de elevación.
- Asociar los patrones de distribución espacial de la comunidad de escarabajos necrófilos en función de la composición vegetal del gradiente de elevación.

5. Área de Estudio

El volcán Tacaná, cuyo nombre en idioma Mam significa “Casa del Fuego”, es un estratovolcán de origen andesítico formado durante el Pleistoceno, hace aproximadamente 38 mil años (Macías, *et al* 2000). Se localiza entre las coordenadas 15° 7' 50. 65" N; 92° 6' 33.45" W, con una elevación de 4,092 m.s.n.m., en el límite geográfico que separa México de Guatemala. Está ubicado en los municipios de Tapachula, Tuxtla Chico, Cacahoatán y Unión Juárez en el estado de Chiapas, México; y en el departamento de San Marcos, en Guatemala.

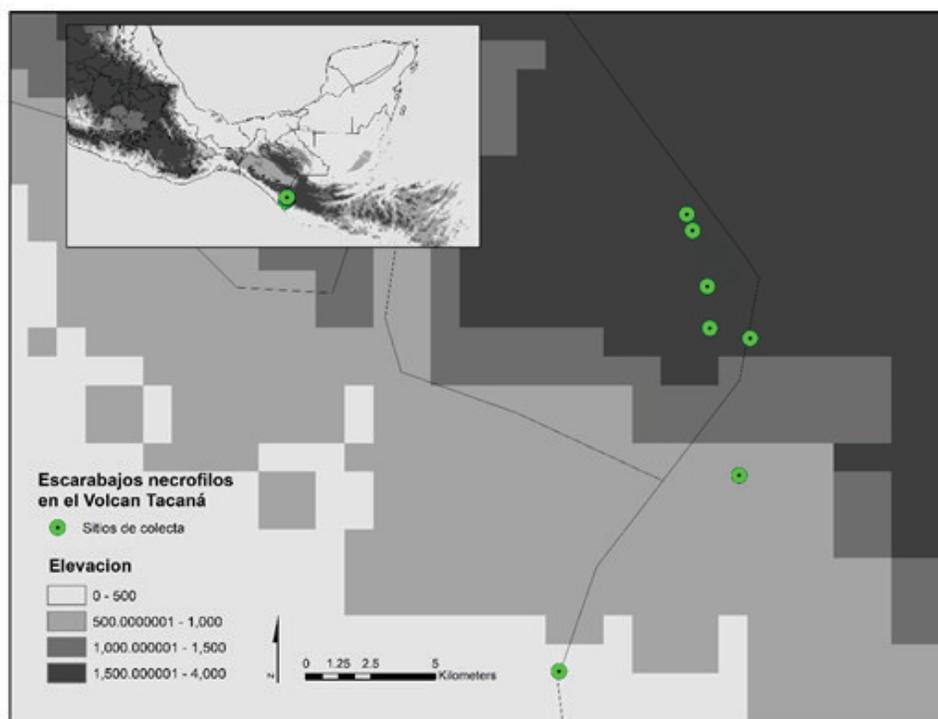


Fig. 1. Sitios de muestreo a lo largo del gradiente de elevación SW del volcán Tacaná. De abajo hacia arriba: INIFAP (440m); Pico Loro (1251m); Río Malá (1762m); Pico Gallo (1960m); Las Flores (2397m); Cueva Oso (3500m) y Cráter (4092m)

Representa el punto final de la Sierra Madre de Chiapas y el inicio de una cadena montañosa denominada Núcleo Centroamericano, conformada por un conjunto de 40 volcanes a lo largo de América central (Mercado y Rose, 1992). Así mismo, forma parte del Corredor Biológico Mesoamericano, permitiendo el intercambio y migración de una variedad de especies a lo largo del territorio centroamericano (Elizondo, 2002). Esta zona es considerada como una de las más importantes de México a nivel biológico, por efecto de la latitud/elevación y su ubicación en la región neotropical. La región volcánica del Tacaná es un sitio representativo de diversos ecosistemas terrestres con alta diversidad, creando un reservorio natural de endemismos (CONANP, 2013), y está considerada como un área prioritaria para la conservación, decretada el 28 de enero del 2003 como Reserva de la Biósfera.

Está conformada por cuatro 'edificios' (o formaciones) alineados en dirección NE-SW, nombrados: Chichuj (3,800 msnm), Tacaná (4,092 msnm), Domo las Ardillas y San Antonio (3,700 msnm) (Macías, 2005).

A lo largo del gradiente de elevación, existe gran variación en los aspectos del clima y microclima, así como diferencias en los niveles de precipitación pluvial (CONANP, 2013).

Con base en la clasificación climática propuesta por Köppen (1936), modificada por García (1964), los tipos de clima que prevalecen en el área de estudio son:

<i>Tipo de Clima</i>	<i>Descripción</i>	<i>% de ocurrencia anual</i>
<i>(A)C(m)</i>	Semicálido, templado húmedo con temperatura anual media entre 18° y 22° C. Precipitación anual mayor a 1,000 mm	57
<i>C(m)</i>	Templado con temperatura media anual entre 12° y 18° C. El mes más frío presenta temperaturas de hasta -3° C.	22
<i>Am</i>	Cálido húmedo con temperatura media anual entre 18° y 22° C. Precipitación anual de 5 al 10.2 %.	19
<i>C(w2)x'</i>	Templado con temperatura media anual entre 12° y 18° C. Precipitación anual de 200 a 1,800 mm, presentando lluvias en verano mayores al 10.2 % anual.	2

Debido a variaciones fisiográficas, de temperatura y humedad, la distribución de la vegetación se ve definida a lo largo del gradiente, encontrando ecosistemas como: Bosque de Pino, Chusqueal, Páramo de Montaña, Bosque Mesófilo de Montaña y Bosque Tropical Perennifolio (CONANP, 2013).

6. Método

6.1 Muestreo de escarabajos

El muestreo se circunscribió en la zona suroeste (SW) del volcán Tacaná, en los municipios Tuxtla Chico y Unión Juárez, en ocho sitios a lo largo del gradiente de elevación, que correspondieron a: 1) INIFAP (440 msnm), 2) Pico de Loro (1,251 msnm), 3) Río Malá (1,762 msnm), 4) Pico de Gallo (1,970 msnm), 5) Las Flores (2,397 msnm), 6) Cueva del Oso (3,500 msnm) y 7) Cráter (4,092 msnm).

Los organismos se recolectaron durante el periodo febrero del 2016 a enero del 2018. La recolección de escarabajos consistió en la localización de por lo menos tres necrotrampas permanentes tipo NTP-80 (modificada por Rodríguez y Navarrete Heredia (2014)) en cada sitio, cebadas con calamar en descomposición como atrayente, colocadas a ras de suelo y cubiertas con troncos secos. Las trampas se revisaron de manera regular (i.e. mensual o bimensualmente) para la recolección de los especímenes, el reemplazo del atrayente y de la mezcla de alcohol y ácido acético.

La fauna de artrópodos que fue recolectada de las necrotrampas, se depositó en viales de plástico con etanol al 90% y posteriormente se trasladaron a la Colección Entomológica de El Colegio de la Frontera Sur, Unidad San Cristóbal de las Casas (ECOSC-E).

Para estimar la riqueza esperada de las especies y comparar los resultados del análisis de cobertura de la muestra, se utilizó el estimador de cobertura basado en la abundancia (ACE). El cálculo de la cobertura de la muestra se realizó con

el paquete iNEXT (Chao *et al.* 2014). Además, se emplearon los datos de abundancia relativa (número total de individuos recolectados) por familia y género, así como la riqueza específica registrada en cada sitio para construir índices de diversidad (α , β , γ), mediante el software PAST© versión 3.16 (Hammer, *et al.* 2001).

6.2 Caracterización del hábitat

En cada sitio se establecieron al azar diez cuadrículas (400 cm² c/u), con el propósito de registrar la proporción de cobertura y el tipo de vegetación presente, estimando los porcentajes (%) de hierba, pastos, arbustos, musgo, vegetación muerta y suelo desnudo. Así mismo, se estimó la altura de la vegetación circundante a las necrotrampas con la ayuda de una regla flexible (Forest Suppliers®). Además, se determinó la cobertura de dosel con un densiómetro esférico convexo (Forest Suppliers®), así como la orientación del terreno con una brújula Suntoo®.

Se tomó una muestra representativa de suelo en cada sitio; se almacenó en bolsas plásticas y se etiquetó. Posteriormente, las muestras fueron analizadas en el laboratorio de suelos y plantas ECOSUR-SC.

Con dichos registros se realizó una caracterización general de cada sitio.

6.3 Obtención de parámetros ambientales

Para la obtención de parámetros ambientales (temperatura y humedad) se estableció un dispositivo electrónico (Data logger MEASUREMENT COMPUTING®) en las inmediaciones de cada sitio de muestreo. Los sensores

fueron monitoreados regularmente (i.e. aproximadamente cada dos meses) al mismo tiempo que las necrotrampas. Finalmente, se usó el software MEASUREMENT COMPUTING® para descargar y visualizar los parámetros ambientales de cada piso altitudinal.

En cuanto al análisis, se utilizaron medidas de tendencia central para datos agrupados, con el propósito de resumir el conjunto de datos (i.e. temperatura y humedad) obtenidos diariamente (c/6 hrs) durante el periodo de muestreo.

Se realizaron pruebas paramétricas bivariadas como: análisis de varianza (ANOVA) -para comparar las diferencias de los valores ambientales entre cada sitio, así como las variaciones en la temperatura y humedad sobre el cambio en los valores de diversidad de la coleopterofauna-; coeficiente de correlación de Pearson (r) -para determinar el grado de asociación entre las variables de respuesta y las variables ambientales-, con el software estadístico SPSS®.

Finalmente, los valores de los datos obtenidos (e.g. variables ambientales, características de vegetación, muestras de suelo y variables de respuesta) se tabularon y graficaron.

6.4 Trabajo de laboratorio

Luego de ser trasladados a la Colección Entomológica, los organismos se separaron inicialmente a nivel taxonómico de familia. Posteriormente, se distinguieron las familias que serían empleadas para el presente trabajo y fueron identificadas a nivel de género y morfoespecie, con la ayuda de claves dicotómicas, usando el criterio de clasificación de Lawrence y Newton, 1982 y

Borrór *et al.* 1989. Además, se consultó el material depositado en la Colección Entomológica de ECOSUR (ECOSC-E). Se utilizó un microscopio estereoscópico para identificar los especímenes de menor tamaño como el caso de la familia Leiodidae y algunas características morfológicas de las familias Scarabaeidae y Carabidae. Para la familia Silphidae se utilizó la clave ilustrada para las especies de Silphidae de México de Navarrete-Heredia y Nuñez-Yépez, 2005. Por lo que se refiere a la familia Curculionidae, los individuos fueron inicialmente separados por morfo-especies, y corroborados taxonómicamente por especialistas del grupo (ver agradecimientos). Después de finalizar la identificación, se inició con el proceso curatorial, mediante la técnica convencional, que consiste en montaje y etiquetado. El montaje se llevó a cabo pinchando con un alfiler entomológico la parte dorsal del escarabajo, en el ángulo superior interno del élitro derecho. A continuación, se etiquetó cada individuo, indicando la clasificación taxonómica, colector, lugar y fecha de colecta.

Todos los organismos colectados se depositaron en la Colección Entomológica de El Colegio de la Frontera Sur, Unidad San Cristóbal de las Casas, Chiapas (ECOSC-E).

7. Resultados

7.1 Muestreo de escarabajos

Durante el periodo de muestreo (febrero 2016 - enero 2018) se colectaron 5,174 individuos pertenecientes a 62 morfoespecies: cuatro familias de hábitos necrófagos y una familia de hábitos mayoritariamente fitófagos. La familia con mayor abundancia relativa (n) fue Scarabaeidae (SC) (n= 2,228) con el 43.05%, seguida por Leiodidae (LD) (n= 1,955) con el 37.77%; Silphidae (SLP) (n= 435) representó el 8.4%, Carabidae (CB) (n= 407) el 7.8% y el menor porcentaje lo presentó la familia Curculionidae (CCP) (n= 150) con un 2.8% (Figura 2).

Dentro de la familia Scarabaeidae, el género *Onthophagus* Latreille, 1802 fue el mejor representado con 1,553 individuos pertenecientes a 9 (morfo) especies; la familia Silphidae, estuvo representada por 2 géneros y 3 especies: *Nicrophorus quadrimaculatus* (Matthews, 1888) (n= 234), *N. mexicanus* (Matthews, 1888) (n= 14) y *Oxelytrum discicolle* (Brullè, 1840) (n= 187); En la familia Carabidae, se identificaron dos géneros: *Dyscolus* Dejean y *Galerita* Fabricius, 1801 (n= 368 y 39 individuos respectivamente); en lo que refiere a la familia Curculionidae, se identificaron 6 géneros: *Tylodinus* Champion, 1905; *Anchonus* Schönherr, 1825; *Epibaenus* Kuschel, 1959; *Dioprophorus* Faust, 1892; *Trachphloeomimus* e *Isodacrys*.

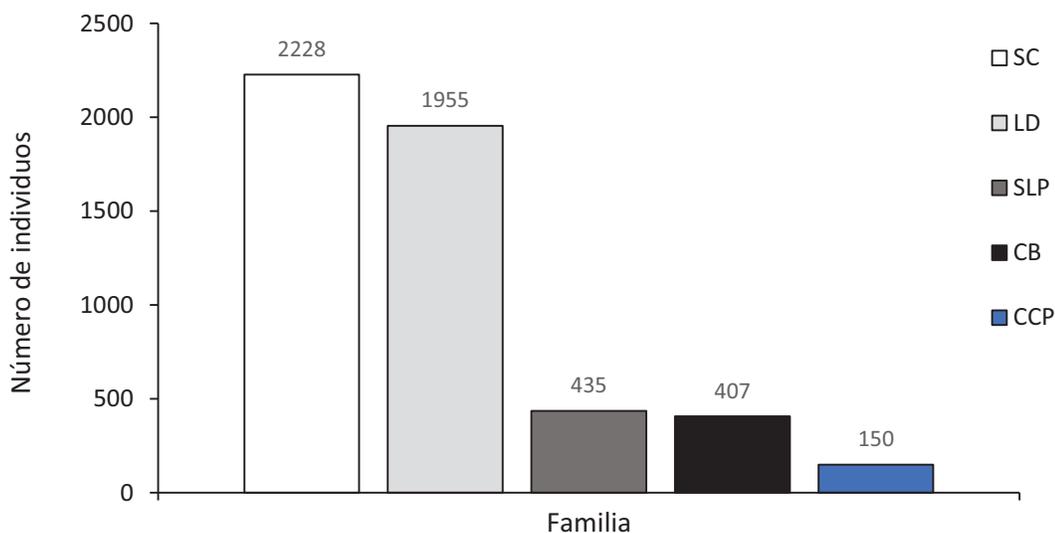


Fig. 2. Abundancia de las familias de coleópteros en el volcán Tacaná. En color blanco se representa la familia Scarabaeidae (SC); en gris claro la familia Leiodidae (LD); gris oscuro la familia Silphidae (SLP); negro la familia Carabidae (CB) y en azul la familia Curculionidae (CCP).

7.1.1 Diversidad de coleópteros en el gradiente de elevación

El sitio con mayor abundancia relativa (n) fue INIFAP (450 m.s.n.m.) con 1,634 individuos pertenecientes a dos familias: Scarabaeidae y Leiodidae ($n= 1,369$ y 265 respectivamente). En Pico de Loro (1,251 m), se colectaron 846 individuos pertenecientes a las cinco familias, de las cuales, la familia Leiodidae fue la mejor representada ($n= 531$), y en menor número la familia Curculionidae ($n= 4$). En Río Malá (1,762 m) se colectaron 636 individuos representando las cinco familias, siendo así Leiodidae y Silphidae las más abundantes ($n= 245$ y 232 respectivamente). Para el sitio Pico de Gallo (1,970 m) se registra otro pico de abundancia -aunque menor que en INIFAP-, con 1,261 individuos, los cuales 354 pertenecen a la familia Scarabaeidae, 354 a la familia Carabidae, 442 a Leiodidae, 86 a Silphidae y 25 a la familia Curculionidae. En Las Flores (2,397 m)

se colectaron 712 individuos de las cinco familias: Scarabaeidae (n= 200), Carabidae (n= 28), Leiodidae (n= 411), Silphidae (n= 4) y Curculionidae (n= 69). En Cueva de Oso (3,500 m) se colectaron 52 individuos de tres familias: Carabidae (n= 2), Leiodidae (n= 34) y Curculionidae (n= 16); y para el Cráter (4,092 m) se registraron 34 individuos correspondientes a dos familias: Leiodidae (n= 27) y Curculionidae (n= 7).

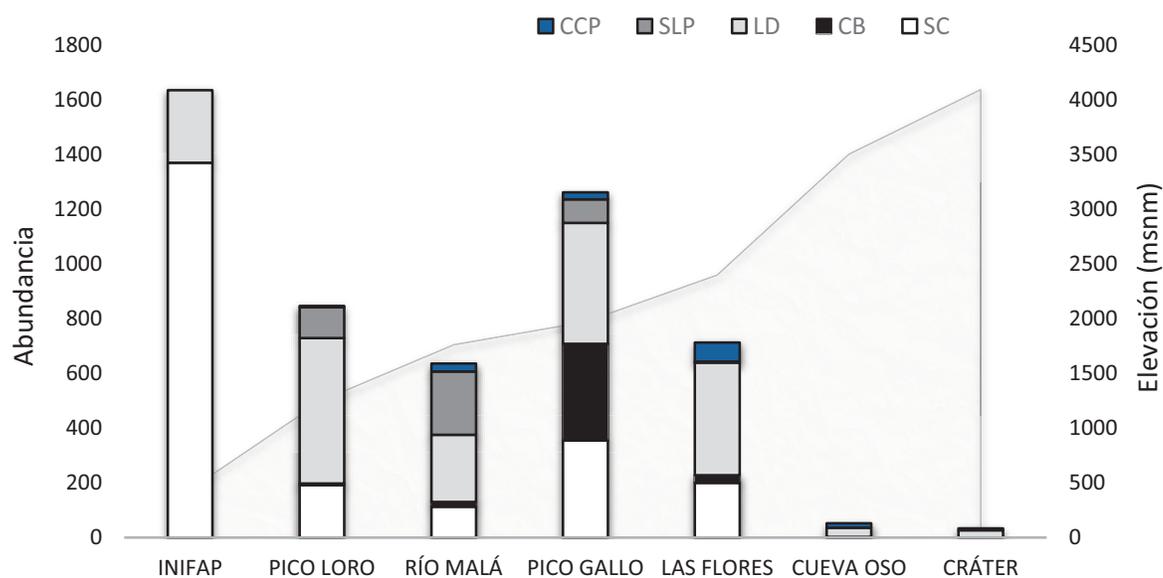


Fig. 3. Abundancia relativa y número de familias de escarabajos registradas para cada sitio.

7.1.2 Diversidad alfa, beta y gamma

Los valores de riqueza, expresados a partir del índice de Fisher, difieren entre cada sitio, indicando que Pico de Gallo es el sitio más diverso (α) con 30 especies, seguido de Pico de Loro y Río Malá con 23 y 22 especies respectivamente. Por el contrario, Las Flores, Cueva de Oso y Cráter registraron una diversidad menor de especies/familias representadas (Figura 4).

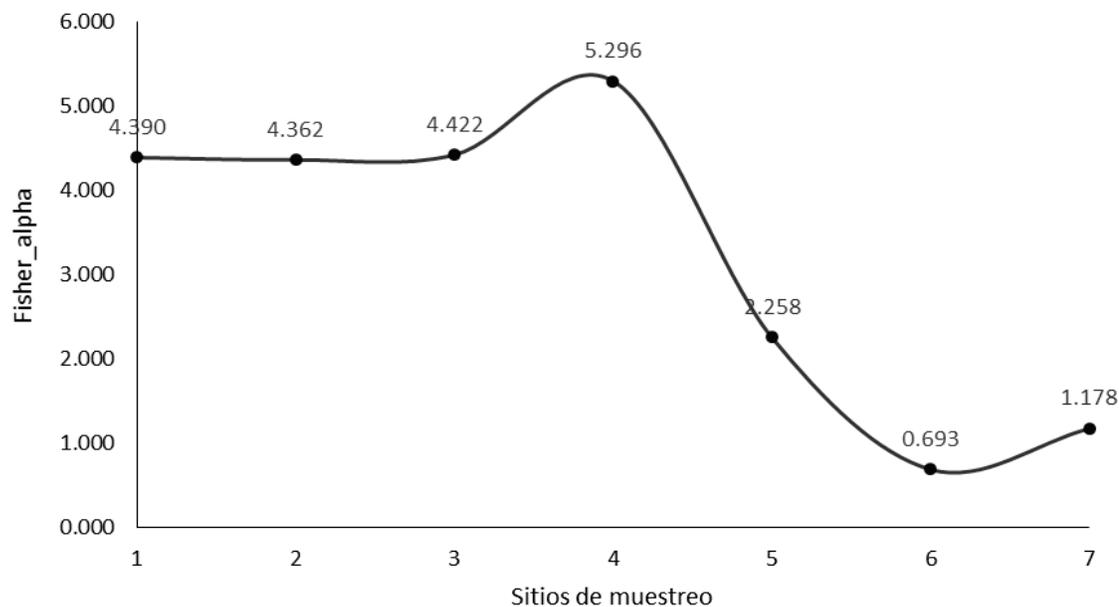


Fig. 4. Distribución de la diversidad α en el gradiente de elevación. En los puntos se muestran los valores del índice alfa de Fisher para cada sitio.

La diversidad beta (β , Coeficiente de Jaccard) mostró que los sitios que presentaron mayor semejanza son: Río Malá, Pico de Gallo y Las Flores en elevaciones medias (1,462 m a 2,400 msnm), y Cueva de Oso con Cráter en elevaciones por arriba de los 3,500 msnm. Por otra parte, INIFAP y Cráter son los sitios con mayor disimilitud -o recambio- de especies/familias (Tabla 1 y figura 5).

Tabla 1. Matriz de coeficiente de Jaccard que expresa el recambio en la composición de especies a lo largo del gradiente. Los sitios marcados en negrita son los más semejantes.

	INIFAP	PICO LORO	RÍO MALÁ	PICO GALLO	LAS FLORES	CUEVA OSO	CRÁTER
INIFAP	1	0.341	0.317	0.271	0.154	0.094	0.091
PICO LORO		1	0.342	0.381	0.235	0.185	0.179
RÍO MALÁ			1	0.541	0.323	0.240	0.185
PICO GALLO				1	0.412	0.188	0.182
LAS FLORES					1	0.375	0.353
CUEVA OSO						1	0.625
CRÁTER							1

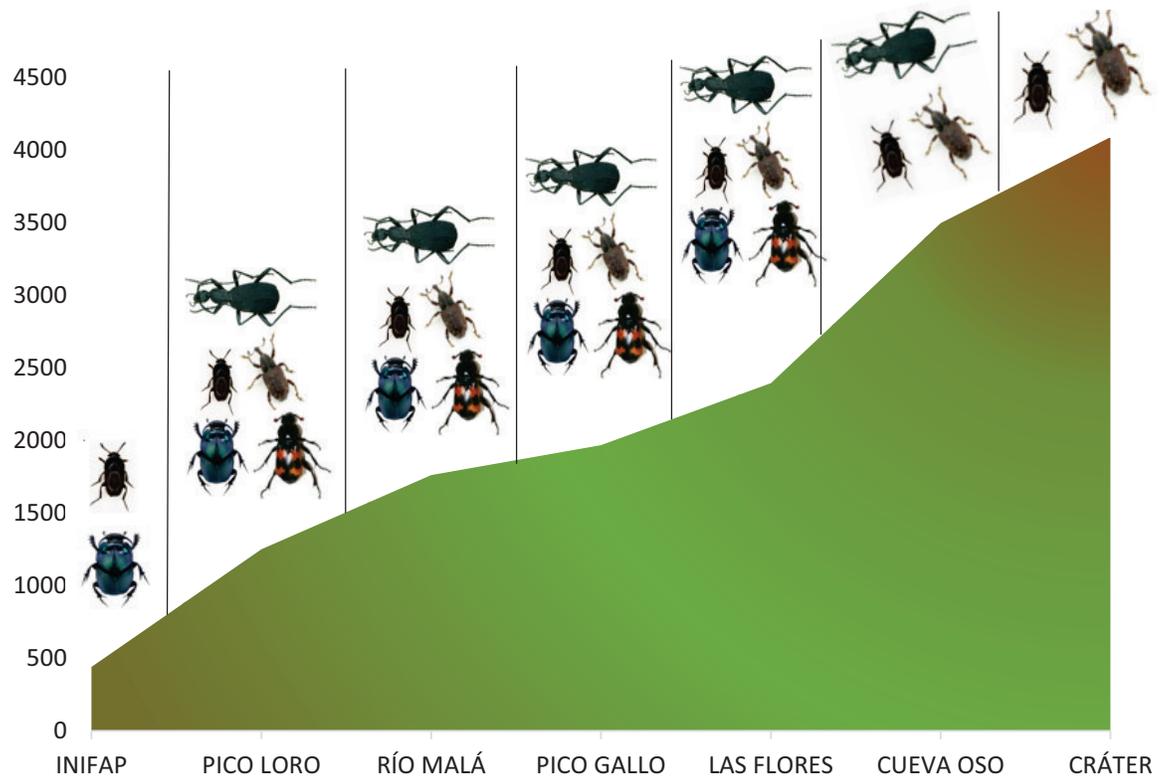
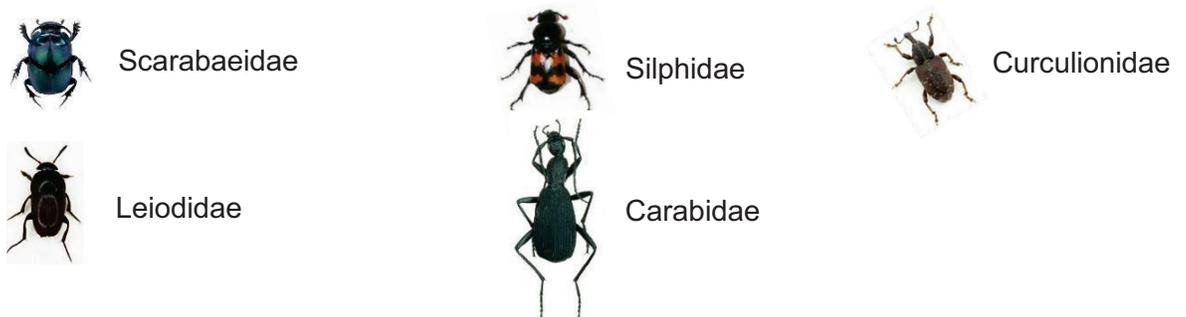


Fig. 5. Recambio en la composición de especies entre sitios a medida que aumenta la distancia y la elevación. El mayor recambio de especies se registró entre INIFAP-PICO LORO; y LAS FLORES-CUEVA OSO-CRÁTER.



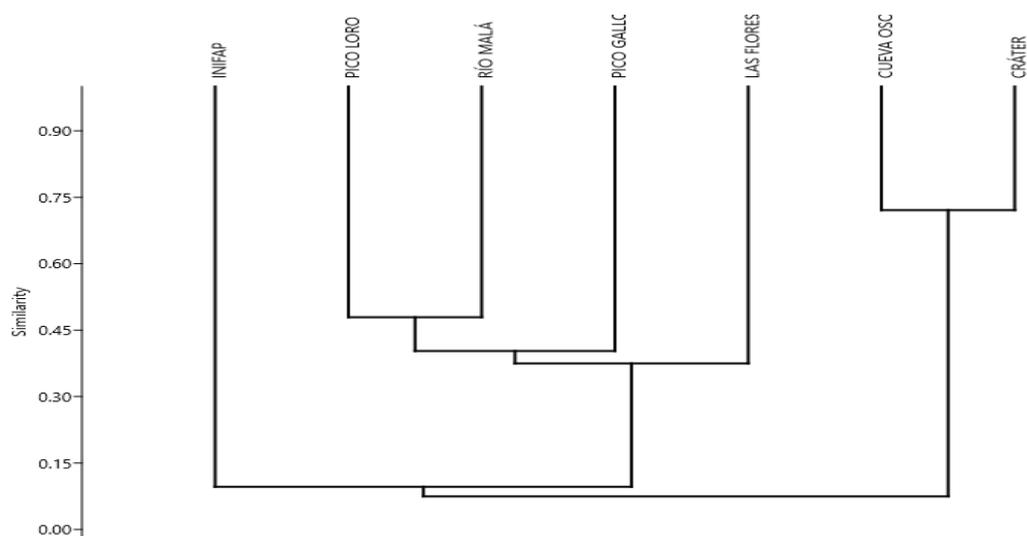


Fig. 6. Análisis cluster de los sitios mediante similitud de Bray-Curtis, usando la abundancia relativa de cada sitio.

En el análisis de similitud de Bray-Curtis (figura 6), se forman 3 grupos de acuerdo a la semejanza de los sitios con respecto a la abundancia de individuos colectados. INIFAP es el sitio con menor similitud, ya que presenta menor diversidad taxonómica pero mayor abundancia de la familia Scarabaeidae. El grupo dos, conformado por los sitios Pico de Loro, Río Malá, Pico de Gallo y Las Flores, presentan abundancias mayores a 600 individuos. El tercer grupo, conformado por Cueva del Oso y Cráter se encuentra la menor abundancia, con 52 y 34 individuos respectivamente.

La riqueza acumulada –o diversidad gamma (γ)- a lo largo del gradiente de elevación, comprendió un total de 5,174 individuos correspondientes a 62 morfoespecies. La curva de acumulación de especies es lineal al inicio de la colecta y a medida que el tamaño de la muestra aumenta, se aprecia un comportamiento asintótico (figura 7).

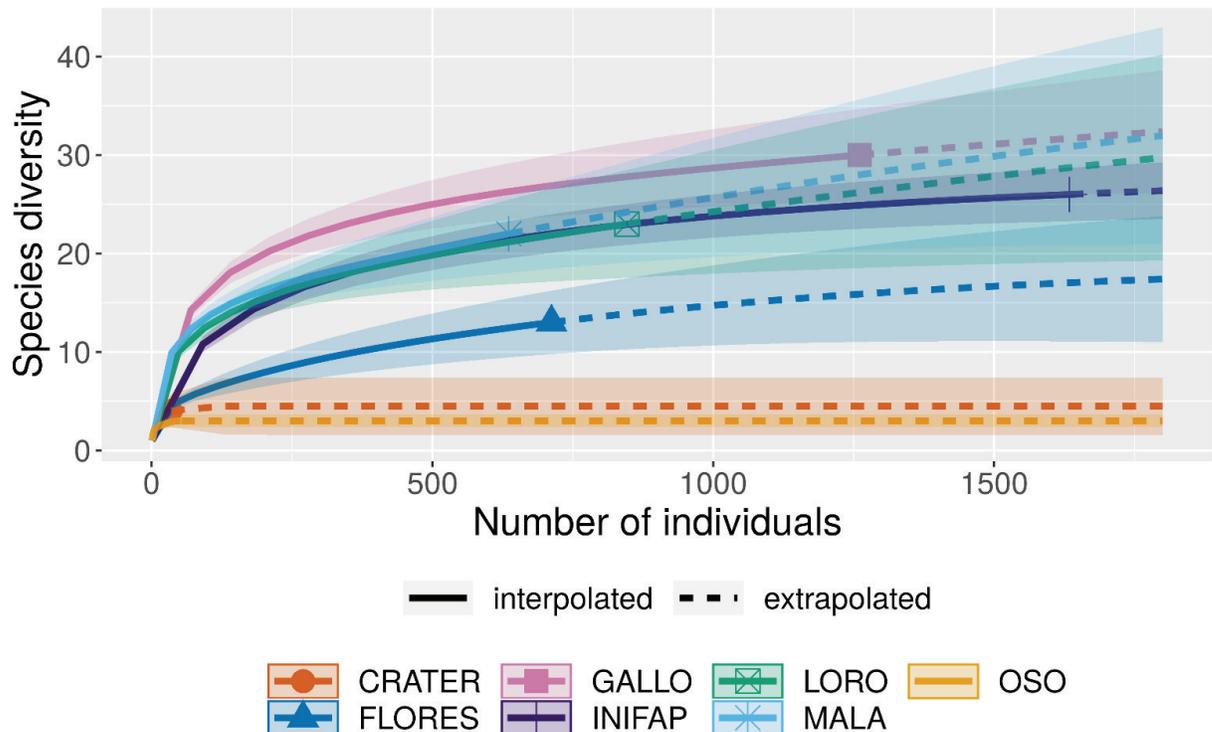


Fig. 7. Diversidad de especies estimada para cada sitio. Se muestran las curvas de rarefacción a partir del número de individuos. Las líneas sólidas representan la riqueza específica y abundancia relativa; las líneas punteadas una extrapolación. La región de color simboliza el intervalo de confianza a 95%.

7.2 Características del hábitat

En la tabla 2 se describe de manera general la estructura de la vegetación por sitio. Se tomaron como referencia las observaciones en campo y los resultados

de Hidalgo-Juárez (2018), quien analizó la lluvia de polen a lo largo del gradiente de elevación. En adición, también se tomaron muestras representativas de suelo.

Tabla 2. Descripción de los sitios de muestreo tomando como referencia las observaciones hechas en campo y los resultados de Hidalgo-Juárez, 2018

Sitio	Coordenadas geográficas	Elevación (m.s.n.m.)	Temperatura promedio	Descripción
INIFAP	14° 58' 19.2" N; 92° 09' 08.7" W	444	24.6° C	Presenta características de Bosque tropical perennifolio con fragmentos de suelo cubierto de vegetación muerta (79%), cobertura herbácea (9%) y arbustiva (11.5%) con una altura promedio de 42 cm., por lo tanto la cobertura de dosel es escasa (16%). Predominan elementos arbóreos de las familias <i>Asteraceae</i> , <i>Poaceae</i> , <i>Ephobiaceae</i> y <i>Piperaceae</i> .
PICO DE LORO	15° 03' 24.8" N; 92° 05' 45" W	1,251	20° C	Presenta características de Bosque Tropical Perennifolio, con elementos arbóreos dominantes de las familias: <i>Moraceae</i> , <i>Fabaceae</i> (<i>Acacia spp.</i>). Presenta 66% de vegetación muerta, con 11% de elementos arbustivos y herbáceos respectivamente, en menor porcentaje helechos y pastos; la cobertura de dosel es de 47% y la altura de vegetación es de 52 cm en promedio, lo cual indica que la vegetación predominante es arbustiva. Debido a las condiciones climáticas y las características del suelo, en esta zona generalmente se intercala la vegetación nativa con el cultivo de temporal, especialmente café (<i>Coffea spp.</i>).
RÍO MALÁ	15° 05' 35.3" N; 92° 05' 46.6" W	1,762	19° C	Presenta características de Bosque Tropical Perennifolio. El área muestreada presenta 52% de vegetación muerta, 27% de vegetación arbustiva con altura de 78 cm promedio, además de otros elementos vegetativos como

				musgo, hierba y pastos. Predominan los elementos tropicales de las familias <i>Bombacaceae</i> , <i>Alchornea</i> , <i>Ericaceae</i> y <i>Moraceae</i> . Sobre esta zona se encuentran especies representativas de Chusquea.
PICO DE GALLO	15° 05' 28.8" N; 92° 05' 59.80"W	1,970	15° C	Presenta vegetación asociada a Bosque Mesófilo de Montaña, predominando las familias <i>Betulaceae</i> (<i>Alnus</i> sp), <i>Bombacaceae</i> , <i>Anacardiaceae</i> , <i>Moraceae</i> y <i>Fagaceae</i> (<i>Quercus</i> spp), con presencia de Chusqueal. Dentro del transecto, el 47% fue vegetación muerta, 19% vegetación arbustiva, 27% con presencia de helechos y 5% de hierbas y pastos. La vegetación tiene una altura de 82 cm en promedio. El sitio de colecta se encuentra en un terreno con pendiente de 41° hacia el SW.
LAS FLORES	15° 06' 21.2" N; 92° 06' 02.8" W	2,397	12.3° C	Presenta características de Bosque Mesófilo de Montaña: vegetación densa con una altura promedio de 83 cm., particularmente de Chusquea. El 54% del área muestreada abunda vegetación muerta, seguido con 12% de helechos y 11% de arbustos.
CUEVA DE OSO	15° 07' 31.13"N; 92° 06' 21.45" W	3,500	7.7° C	La vegetación está caracterizada por elementos de Bosque de Pino, dominado por los géneros <i>Pinus</i> (65%) y <i>Alnus</i> (17%). La cobertura de dosel es relativamente baja considerando la forma y la cantidad de elementos arbóreos que se encuentran en el sitio. El suelo presenta poca compactación y bajo contenido de materia orgánica.
CRÁTER	15° 07' 51.45"N; 92° 06' 28.39"W	4,092	7.9°	El sitio más elevado de la Reserva; presenta elementos arbóreos característicos de Bosque de Pino y Pradera de alta montaña

7.3 Parámetros ambientales

Los registros diarios de cada sitio muestran un patrón de gradiente térmico con respecto a la elevación (gradiente térmico vertical), es decir, la temperatura se ve disminuida a medida que la elevación aumenta. Por otra parte, la humedad relativa presenta fluctuaciones a lo largo del gradiente por distintos factores: la estructura arbórea, captación de agua, insolación, evaporación, inclinación de la pendiente y orientación de las laderas en los sitios.

INIFAP es el sitio con la temperatura media anual más elevada, mientras que Cueva de Oso y Cráter, son los sitios con la temperatura más baja. En elevaciones intermedias, la temperatura media anual va de 20° C en Pico de Loro a 12° C en Las Flores.

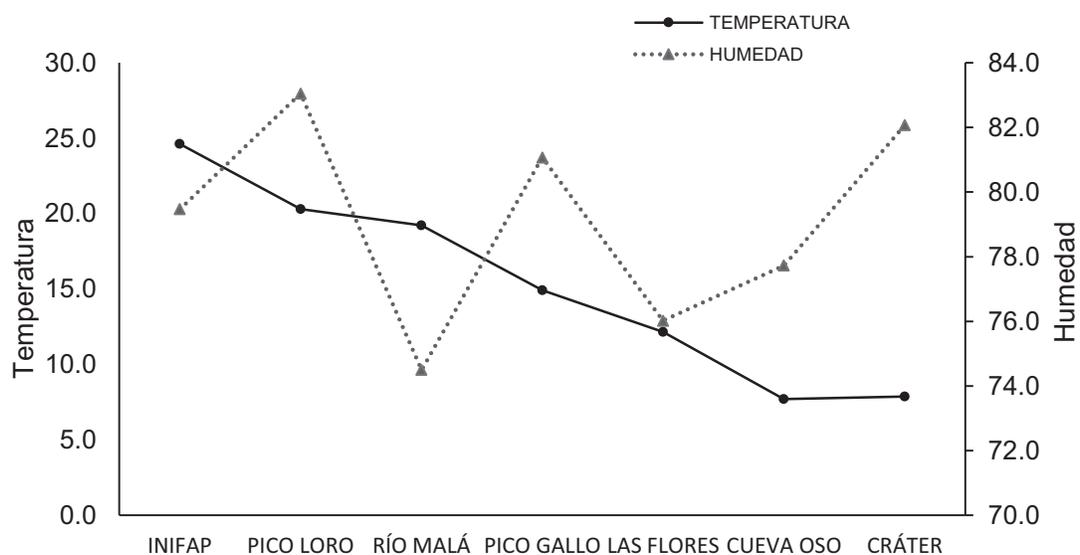


Fig. 8. Promedio anual de temperatura y humedad a lo largo del gradiente de elevación.

Tabla 3. Temperatura media y porcentaje de humedad relativa por sitio durante los dos años de muestreo.

SITIOS	M.S.N.M.	TEMPERATURA °C	% HUMEDAD
INIFAP	444	24.6	79.5
PICO LORO	1,251	20.3	83.1
RÍO MALÁ	1,762	19.2	74.5
PICO GALLO	1,970	15.0	83.3
LAS FLORES	2,397	12.2	76.0
CUEVA OSO	3,500	7.7	77.7
CRÁTER	4,092	7.9	82.0

7.4 Asociación entre la estructura de la comunidad de escarabajos y las variables abióticas (temperatura y elevación).

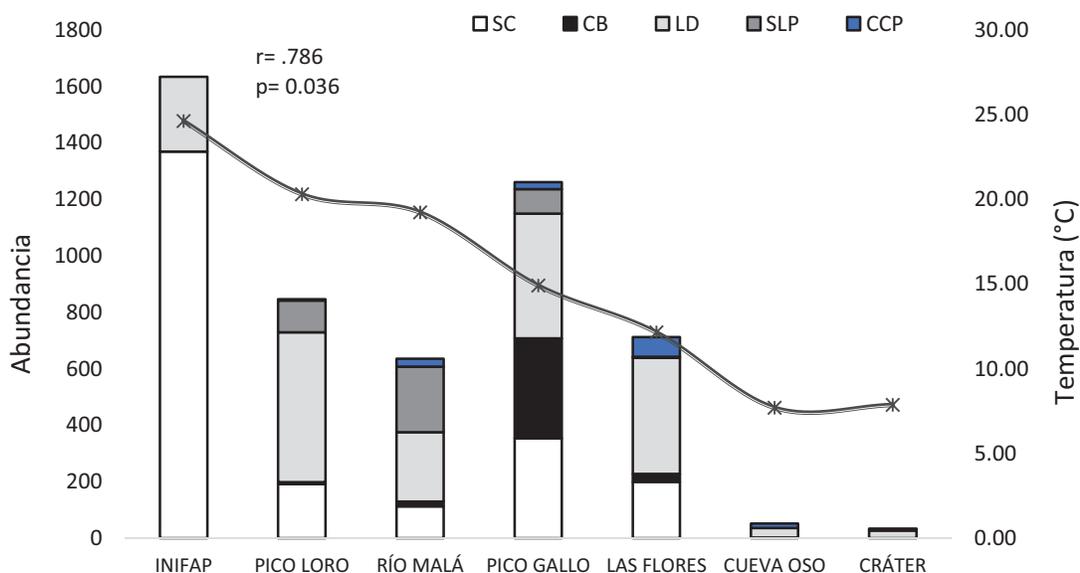
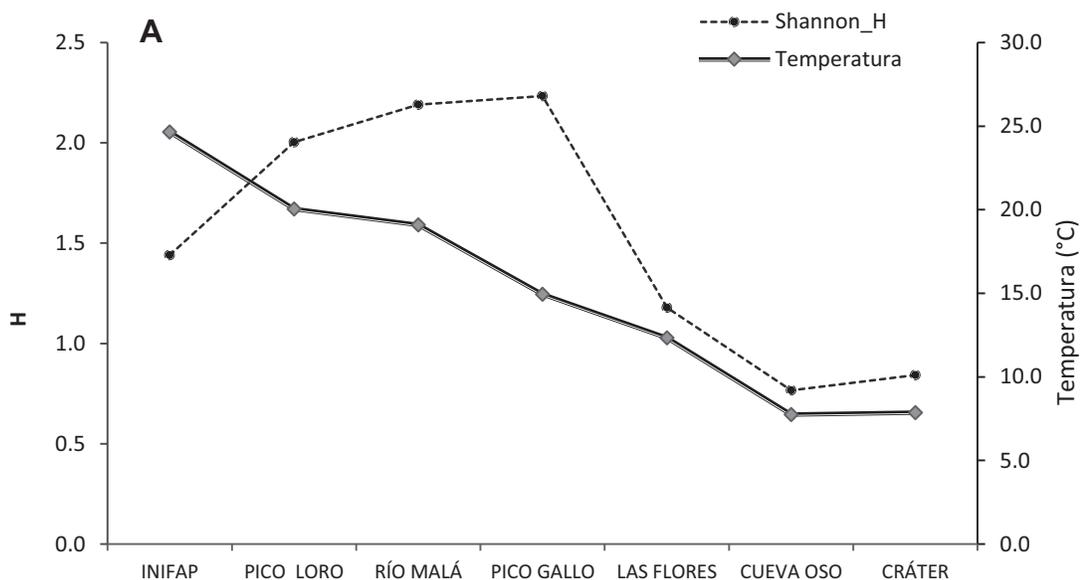


Fig.9. Abundancia relativa de las familias colectadas por sitio con respecto a la temperatura en el gradiente de elevación. Cada tono representa a una familia.

El análisis de coeficiente de correlación de Pearson sugiere que la temperatura tiene influencia –negativa- sobre las variables de respuesta del gremio; es decir,

que la disminución de esta a lo largo del gradiente se asoció de manera significativa con la disminución en los valores de abundancia. Así mismo, se considera que la elevación también influye sobre los valores de abundancia y los patrones de distribución de las especies.

La distribución de la familia Scarabaeidae se concentra en elevaciones relativamente bajas (444 m a 2,397 m.s.n.m.), caso contrario a lo que sucede con la familia Curculionidae, la cual se encuentra mayormente distribuida a partir de los 1,762 m.s.n.m., (desde Río Malá, hasta el Cráter). Las familias Silphidae y Carabidae tienen una distribución más específica, siendo su mayor incidencia a partir de los 1251 m.s.n.m. (desde Pico de Loro hasta Las Flores).



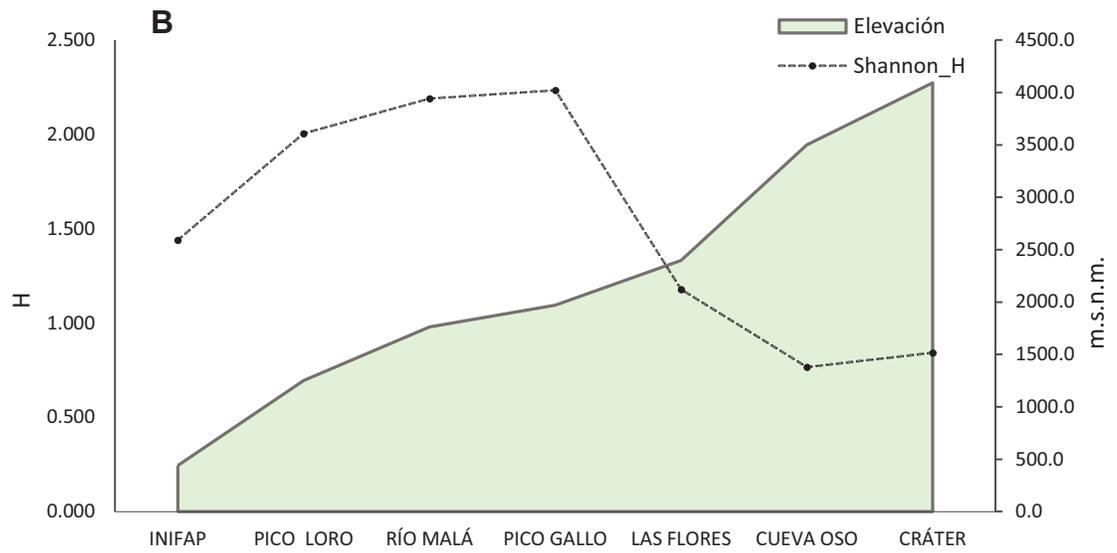


Fig. 10. Índice de diversidad de Shannon_H a lo largo del gradiente en relación con: **A)** temperatura y **B)** elevación.

8. Discusión

8.1 Diversidad y distribución de escarabajos en el volcán Tacaná

Los resultados de esta tesis representan una aproximación analítica importante sobre la distribución espaciotemporal de las comunidades de escarabajos necrófilos presentes a lo largo del gradiente de elevación (SW) del volcán Tacaná, Chiapas.

El muestreo en el gradiente arrojó 55 morfoespecies de escarabajos carroñeros de cuatro familias taxonómicas.

Los estudios de coleopterofauna en el volcán Tacaná, se han circunscrito únicamente a zonas de cultivo y partes de Bosque Mesófilo; además, el conocimiento se concentra en las familias Passalidae y Scarabaeidae. Para los escarabeidos se reportaron los géneros: *Onthophagus*, *Coprophanaeus*, *Phanaeus*, *Deltochilum*, *Canthon*, *Copris*, *Canthidium* y *Ateuchus* (Morón, 1987; Coutiño-Ramos, 2006; Cancino-López *et al.* 2014). En adición, en este trabajo se reporta el género *Uroxys* (antes no citado) en el gradiente. Se colectó en INIFAP (444 msnm), Río Malá (1,762 msnm) y Pico de Gallo (1,970 msnm), restringiendo su distribución en Pico de Loro (1,251 msnm), lo cual sugiere que las zonas fragmentadas (i. e. cultivos de temporal) no son adecuadas para la presencia de este género.

En otro gradiente de elevación en Chiapas, Sánchez-Hernández *et al.* (2018), reportan 8 géneros de escarabeidos necrófilos en tres tipos de hábitat de la Reserva de la Biósfera Selva el Ocote, encontrando mayor diversidad en sitios de Selva Mediana (>700 msnm). En general, la distribución de escarabeidos

necrófilos se circunscribe en gradientes desde el nivel del mar hasta los 2,000 msnm, donde se ha encontrado mayor diversidad (Mora-Aguilar y Montes de Oca, 2009; Trevilla-Rebollar *et al.* 2010; Naranjo-López y Navarrete-Heredia, 2011).

Por otra parte, se colectaron las tres especies de Silphidae reportadas para Chiapas: *Oxelytrum discicolle*, *Nicrophorus mexicanus* y *N. quadrimaculatus*. Hasta el año 2006, se reportaba a *N. quadrimaculatus* como especie exclusiva para Chiapas (Navarrete-Heredia y Zaragoza-Caballero, 2006), sin embargo, Mora-Aguilar y Delgado (2015), obtuvieron nuevos registros en la región de Los Chimalapas, Oaxaca a los 1,200 msnm, lo que coincide con la elevación registrada en este trabajo.

El hallazgo de *N. quadrimaculatus*, extiende el conocimiento sobre la distribución de esta especie, sugiriendo que existe una conexión biogeográfica entre la Sierra Madre de Chiapas y la zona montañosa de Los Chimalapas, ya que esta última se encuentra en los límites de ambas regiones. Por otra parte, López-Avendaño (2015), reportó dos especies de sílfidos en un gradiente de elevación en La Chinantla, Oaxaca, encontrando mayor abundancia y riqueza por arriba de los 800 m.s.n.m.

Las elevaciones reportadas en esta tesis para la familia Silphidae, son consistentes con otros trabajos, sugiriendo que la distribución geográfica de estas especies se restringe a zonas montañosas, debido a su tolerancia ambiental y disponibilidad del recurso (Peck y Anderson, 1985; Navarrete-Heredia y Fierros-López, 2000; Quiroz-Rocha *et al.* 2008).

Respecto a los carábidos, la riqueza reportada representa el 0.1% de las especies presentes en México. De los dos géneros colectados, el género *Platynus* fue el más abundante. Los valores bajos de riqueza podrían deberse al método de muestreo, ya que los carábidos no son estrictamente necrófagos, sino depredadores de otros insectos que se alimentan de la carroña y sus huevecillos (hábitos necrófilos). Esto difiere con el resultado de López-Avendaño (2015), quien usó cadáver de rata como atrayente y reportó cuatro géneros y 18 morfoespecies en un gradiente de elevación en la Chinantla, Oaxaca, encontrando mayor diversidad a los 1,700 msnm.

Los Leiódidos estuvieron presentes a lo largo de todo el gradiente. Desde INIFAP (444m) hasta el Cráter (4,092 msnm). Sin embargo, debido a la escasa literatura sobre su taxonomía, no se determinaron los individuos a nivel de género. Peck y Cook (2017), reportaron 28 especies de leiódidos en Centroamérica, mencionando que todas las especies –al parecer- son carroñeras, pudiendo encontrarlas desde tierras bajas tropicales hasta elevaciones por arriba de los 2,600 msnm. Para el volcán Tacaná no se tienen registros de los rangos de distribución de esta familia, de modo que, los resultados de este trabajo serán una herramienta útil para construir mapas de distribución de los leiódidos en el sur de México.

Los sitios más diversos se circunscriben entre los 1,200 m a 2,300 m.s.n.m (en elevaciones intermedias). En estos sitios la estabilidad ambiental parece

favorecer los niveles de diversidad encontrados. Además de esto, se sugiere que el efecto ecotono ejerce una influencia en la estructura de la comunidad: el gremio necrófilo se concentra en esos sitios dentro del gradiente y como resultado, se puede observar que el patrón geográfico de diversidad responde al modelo nulo “Efecto de Dominio Medio” (MDE).

Esta tesis se trata del primer muestreo sistemático llevado a cabo en la Reserva de la Biósfera volcán Tacaná, cuyos resultados muestran claramente la enorme diversidad contenida en el gradiente de estudio, en dónde se aborda la pregunta: ¿Cómo está distribuida la riqueza específica a lo largo del gradiente del Tacaná?

8.2 Composición de ensamblajes en el gradiente de elevación

Los resultados muestran que existe una diferenciación en la composición de los ensamblajes a lo largo del gradiente de estudio. Es decir, ciertos grupos de escarabajos o especies están preferentemente asociados a elevaciones distintas, i.e. los miembros de Scarabaeidae fueron más diversos en elevaciones bajas; por su parte, los Silphidae han sido más abundantes en elevaciones intermedias (1,200 msnm), probablemente debido a condiciones micro ambientales a las que están mejor adaptados (zonas montanas) (Peck y Anderson, 1985). Las especies *N. mexicanus* y *O. discicolle* colectadas en este trabajo, son de amplia distribución en México y se encuentran mayormente en zonas de bosque de pino-encino y bosque mesófilo de montaña, (en elevaciones por arriba de los 1,500 msnm) coincidiendo con lo reportado por Pérez-Villamares *et al.* en 2016.

Los Carábidos muestran un patrón de distribución asociado a las elevaciones por arriba de los 1,900 m. La preferencia de hábitat se vio marcada a zonas más conservadas y características de Bosque Mesófilo (Pico de Gallo, 1,970 msnm), donde se obtuvo el valor más alto de abundancia (n= 354). Esto coincide con lo reportado en otros gradientes del sur de México, donde la mayor concentración de especies se encuentra a los 1,700m, apareciendo a partir de los 800 m (Martínez, 2005; López-Avendaño, 2015).

8.3. Conservación de ensambles de escarabajos en el Tacaná

Por otra parte, dichos resultados permiten vislumbrar patrones de distribución y abundancia de escarabajos carroñeros en un gradiente de elevación considerable. Los valores más altos de diversidad se encontraron entre los 1,200 m a 2,300 m.s.n.m (en elevaciones intermedias) y son precisamente aquellos sitios bajo mayor presión de cambio.

En general, la distribución de los elementos de la diversidad está sometida a distintas variaciones, debido al efecto de fenómenos naturales y/o presiones antrópicas (e.g. cultivos de cacao, café, deforestación), generando pérdida de conectividad ecológica, lo que a su vez, propicia que las poblaciones de escarabajos experimenten cambios en su composición y persistencia a diferentes escalas espacio-temporales.

En el largo plazo tales reglas empíricas pueden representar la base de una estrategia de conservación de especies o gremios de especies en gradientes de elevación desde un enfoque holístico.

9. Conclusiones

- Esta aproximación al análisis de la distribución del gremio necrófilo en el gradiente, sugiere un comportamiento bimodal para los valores de abundancia y probablemente un efecto de dominio medio ('Mid-domain effect') para la distribución de la riqueza de especies.
- Un análisis de similitud para la composición de los escarabajos sugirió que es posible reconocer tres grupos faunísticos relativamente asociados.
- La distribución y abundancia de las familias de coleópteros estudiadas, está condicionada no solo por el gradiente de elevación y las variables ambientales (temperatura y humedad), también está fuertemente influenciada por la composición vegetal de los sitios, cobertura arbórea y las adaptaciones que estos han desarrollado a las condiciones climáticas donde se encuentran.
- Los sitios en elevaciones bajas obtuvieron mayor abundancia pero menos diversidad, caso contrario a los sitios que se encuentran en elevaciones intermedias, que fueron más diversos aunque con menor abundancia relativa.

10. Literatura citada

- Aguilar-Martínez, C.E. y Arriaga, L. (2000). Deforestación y fragmentación de ecosistemas: ¿Qué tan grave es el problema en México? *CONABIO. Biodiversitas* 30: 7-11.
- Amat-García, G. D., Blanco-Vargas, E. y Reyes-Castillo, P. (2004). Lista de especies de los escarabajos pasálidos (Coleoptera: Passalidae) de Colombia. *Biota Colombiana* 5:173-181.
- Anderson, G. S., y VanLaerhoven, S. L. (1996). Initial studies on insect succession on carrion in southwestern British Columbia. *Journal of Forensic Science*, 41: 617-625.
- Anderson, M.J., Thomas, O.C., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., Sanders, N.J., Cornell, H.V., Comita, L.S., Davies, K.F., Harrison, S.P., Kraft, N.J.B., Stegen, J.C. y Swenson, N.G. (2010). Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14: 19-28.
- Anderson, R. S. y Peck, S. B. (1985). The carrion beetles of Canada and Alaska. Coleoptera: Silphidae and Agytidae. En: "Insects and Arachnids of Canada". Part 13, pp.121.
- Anderson, R. S. (1993). Weevils and plants: Phylogenetic versus ecological mediation of evolution of host plant associations in Curculioninae (Coleoptera: Curculionidae). *Mem. Ent. Soc. Can.* 165, 197–232.
- Anderson, R. S. (2000). Superfamily Curculionoidea. En: Arnett R., Thomas M., Skelley P. E. y Frank J. H. *American Beetles, Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea*. 2: 692-815.
- Anderson, R. S. (2002). The Dryophthoridae of Costa Rica and Panama: Checklist with keys, new synonymy and descriptions of new species of *Cactophagus*, *Mesocordylus*, *Metamasius* and *Rhodoabaenus* (Coleoptera: Curculionoidea). *Zootaxa* 80: 1-94.
- Arellano, L., Favila, M. E. y Huerta, C. (2005). Diversity of dung and carrion beetles in a disturbed Mexican tropical montane cloud forest and on shade coffee plantations. *Biodiversity and Conservation*, 14(3): 601–615.
- Arellano, L., León-Cortés, J.L. y Ovaskainen, O. (2008). Patterns of abundance and movement in relation to landscape structure: a study of a common scarab (*Canthon cyanellus cyanellus*) in Southern Mexico. *Landscape Ecology*, 23 (1):69-78.

- Arriaga-Jiménez, A., Jean-Pierre, L. y Halffter G. (n.d). Escarabajos coprófagos como bioindicadores del estado de conservación en áreas protegidas del oriente del Sistema Volcánico Transversal. *Maison Universitaire Franco-Mexicaine (MUFM)*. Disponible en: http://www.mufm.fr/sites/mufm.univ-toulouse.fr/files/evenement/symposium/ponencias/alfonsina_arriaga_jimenez.pdf
- Ball, G.E. y Shpeley, D. (2000). Carabidae (Coleoptera). Cap. 19 pp. 363-399. En: Llorente-Bousquets, J.E., González-Soriano, E. y Papavero, N. (Eds.). Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento. Vol. 2. CONABIO, México.
- Beltrán-Marín, N.J. (2014). Escarabajos pasálidos (Coleoptera: Passalidae) en un gradiente de disturbio en los robledales del parque municipal Tipacoque-Boyacá. Tesis Maestría. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Bogotá, Colombia. pp. 118.
- Bonilla, H. y Moreno, S. (1994). Reconocimiento exploratorio de los Lamellicornia de las familias Passalidae, Lucanidae y Scarabaeidae (Coleoptera) de algunas zonas del Departamento del Huila. Tesis Ingeniero Forestal. Universidad del Tolima. 71 pp.
- Caballero, U. y León-Cortés, J. L. (2012). High diversity beetle assemblages attracted to carrion and dung in threatened tropical oak forest in Southern Mexico. *Journal of Insect Conservation*, 16: 537-547.
- Calderón-Patrón, J. M., Moreno, C. E. y Zuria, I. (2012). La diversidad beta: medio siglo de avances. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83: 879-891.
- Cancino-López, R.J., Chamé-Vázquez, E.R. y Gómez, B. (2014). Escarabajos necrófilos (Coleoptera: Scarabaeinae) en tres hábitats del volcán Tacaná, Chiapas, México. *Dugesiana*, 21(2): 135-142.
- Carmona-Galindo, V.D. y Carmona, T.V. (2013). La Diversidad de los Análisis de Diversidad. *Bioma*, 14: 20-28.
- Castillejos-Lemus, D.E. (2013). Diversidad y distribución de curculiónidos (Coleoptera: Curculionidae) asociados a hojarasca en un gradiente altitudinal de "La Chinantla", Oaxaca. Tesis de Licenciatura. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. 59 pp.
- Cejudo-Espinosa E. y Deloya, C. (2005). Coleoptera necrófilos del bosque de *Pinus Hartwegii* del Nevado de Toluca, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 44(1): 67-73.

- Celi, J.E., Terneus, E., Torres, J. y Ortega-Andrade, M.H. (2004). Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) diversity in an altitudinal gradient in the Cutucu range, Morona Santiago, Ecuadorian Amazon. *Iyonia a Journal of Ecology and Application*, 7(2): 37-52.
- Chamé-Vázquez, E.R., Reyes-Castillo, P., Gómez, B. e Ibarra-Núñez, G. (2018). Distribución de la familia Passalidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) en un gradiente altitudinal en el Soconusco, Chiapas, México. *Dugesiana*, 25(2): 115-124.
- Chao, A., Ma, K. H., and Hsieh, T. C. (2016) iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity. Program and User's Guide published at http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/.
- Chapman, A. D. (2009). Numbers of living species in Australia and the World. 2nd edition. Australian Government, Department of the Environment, Water, Heritage and the Arts. Canberra. 80 pp.
- Colwell, R.K. y Hurr, G.C. (1994). Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *The American Naturalist*, 144(4): 570-595.
- COMISION NACIONAL DE AREAS NATURALES PROTEGIDAS. CONANP. (2013), Programa de Conservación y Manejo de la Reserva de la Biosfera Volcán Tacaná, México.
- Costa, C. (2000). Estado de conocimiento de los Coleoptera neotropicales. *Sociedad Entomológica Aragonesa*. 32(1): 99-114.
- Coutiño-Ramos, T.A. (2006). Análisis comparativo de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en tres ambientes diferentes en el Municipio de Unión Juárez, Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.
- Currie, D.J. y Kerr, J.T. (2008). Test of the mid-domain hypothesis: a review of the evidence. *Ecological Monographs*, 78(1): 3-18.
- De la Vega G.J. y Schilman, P.E. (2015). La importancia de la fisiología en la distribución geográfica de los insectos. *Revista de la Sociedad Entomológica de Argentina*, 74(3-4): 101-108.
- Delgado, J. M., Castro-Ramírez, A. E., Morón, M.A. y Ruiz-Montoya, L. (2012). Diversidad de Scarabaeoidea (Coleoptera) en las principales condiciones de hábitat de Montebello, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 28(2): 185-210.

- Delgado, L. y Pensado, M. (1998). Una nueva especie mexicana de *Onthophagus* del grupo *clypeatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana* 103: 75-80.
- Deloya, A.C. (2011). Escarabajos coprófagos y necrófagos (Insecta Coleoptera: Scarabaeidae) en: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio). 2011. "La biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado". Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C. México.
- Deloya, A.C., Parra-Tabla, V y Delfín-González, H. (2007). Fauna de coleópteros Scarabaeidae Laparosticti y Trogidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) asociados al bosque mesófilo de montaña, cafetales bajo sombra y comunidades derivadas en el centro de Veracruz, México. *Neotropical Entomology*, 36(1): 5-21.
- Deloya, A.C. (1992). Lista de las especies de Coleoptera Lamellicornia del estado de Veracruz, México (Passalidae, Trogidae, Lucanidae, Scarabaeidae y Melolonthidae) *Boletín de la Sociedad Veracruzana de Zoología*, 2(2): 19-32.
- Deloya, A.C., Madora, M. y Covarrubias, D. (2013). Scarabaeidae y Trogidae (Coleoptera) necrófilos de Acahuzotla, Guerrero, México. *Revista Colombiana de Entomología*, 39(1): 88-94.
- Dirzo, R. y Mendoza, E. (2008). Biodiversity. En: *Encyclopedia of Ecology*. pp. 368-377.
- Elizondo, C. (2002). El Corredor Biológico Mesoamericano, un proyecto internacional de desarrollo sustentable. Tesis de maestría. El Colegio de la Frontera Sur. México.
- Erwin, T. L. (1991). Natural history of the carabid beetles at the BIOLAT Rio Manu Biological Station, Pakitza, Peru. *Revista Peruana de Entomología*, 33: 1-85.
- Erwin, T. L., Micheli, Ch. y Simmirita-Chaboo, C. (2015). Beetles (Coleoptera) of Peru: A survey of the Families. Carabidae. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 88(2): 151-162.
- Espinosa-Organista, D. y Ocegueda-Cruz, S. (eds.). (2008). El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. En: Conabio. *Capital Natural de México, Volumen I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 2008.

- Favila, M. E. (2005). Diversidad alfa y beta de los escarabajos del estiércol (Scarabaeinae) en Los Tuxtlas, México. Pp: 209-219. En: Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.). Sobre Diversidad Biológica: el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma. M3m-Monografías 3er Milenio, vol. 4. SEA. CONABIO, Grupo DIVERSITAS & CONACYT, Zaragoza, España. IV, 242 pp.
- Fisher, R.A., Corbet, A.S. y Williams, C.B. (1943). The relation between the number of species and the number of individuals in a random simple of an animal population. *The Journal of Animal Ecology*, 12 (1): 42-58.
- García-Morales, R., Moreno, C.E. y Bello-Gutiérrez, J. (2011). Renovando las medidas para evaluar la diversidad en comunidades ecológicas: El número de especies efectivas de murciélagos en el sureste de Tabasco, México. *THERYA*, 2(3): 205-215.
- Gaston, K.J. (1996). Biodiversity: latitudinal gradients. *Progress in Physical Geography*, 20(4): 466-476.
- Gaston, K.J. y Williams, P.H. (1993). Mapping the world's species: the higher taxon approach. *Biodiversity Letters*, 1: 2-8.
- Girón-Duque, J. y Cardona-Duque, J. (2018). Estado del conocimiento de los Curculionidae (Coleoptera: Curculionoidea) en Colombia. En: Deloya, C. y Gasca-Álvarez, H. (Coords.) (2018). "Escarabajos del Neotrópico (Insecta: Coleoptera)" Corporación Sentido Natural. S y G Editores, México, Ciudad de México. 264 pp.
- Gómez-Castro, A.I. (2016). Géneros comunes de carábidos (Coleoptera: Carabidae) de la zona urbana y periurbana del municipio de Querétaro, México. *Boletín Sociedad Mexicana de Entomología*, 2: 30-33.
- González-Ramírez, M., Zaragoza-Caballero, S. y Pérez-Hernández, C.X. (2017). Análisis de la diversidad de Coleoptera en el bosque tropical caducifolio en Acahuzotla, Guerrero, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88: 381-388.
- González-Valdivia, N., Ochoa-Gaona, S., Pozo, C., Ferguson, B.G., Rangel-Ruiz, J.L. Arriaga-Weiss, S.L., Ponce-Mendoza, A. y Kampichler, C. (2011). Indicadores ecológicos de hábitat y biodiversidad en un paisaje neotropical: perspectiva multitaxonómica. *Revista de Biología Tropical*, 59(3): 1433-1451.
- Grassberger, M. y Frank, C. (2004). Initial Study of Arthropod Succession on Pig Carrion a Central European Urban Habitat. *Journal of Medical Entomology*, 41(3): 511-523.

- Halffter G., Favila M.E. y Arellano L. (1995). Spatial distribution of three groups of Coleoptera along an altitudinal transect in the Mexican Transition Zone and its biogeographical implications. *Elytron*, 9: 151–185.
- Halffter, G. y Moreno, C.E. (2005). Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. *Sociedad Entomológica Aragonesa*, 4: 5-18.
- Halffter, G. (1991). Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 82: 195-238.
- Halffter, G. (1998). A strategy for measuring landscape biodiversity. *Biology International*, 36: 3-17.
- Halffter, G. y M.E. Favila. (1993). The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera), an animal group for analyzing, inventorying and monitoring biodiversity. En: *Tropical rainforest and modified landscapes*. *Biology International*, 27: 15-21
- Halffter, G., Moreno, C.E. y Pineda, E.O. (2001). Manual para evaluación de la biodiversidad en Reservas de la Biosfera. M&T: Manuales y Tesis SEA, vol. 2. Zaragoza, 80 pp.
- Hammer, O., Harper, D.A.T., y Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp.
- Hanski, I. (1983). Distributional ecology and abundance of dung and carrion-feeding beetles (Scarabaeidae) in tropical rain forests in Sarawak, Borneo. *Acta Zoológica Fennica*, 167: 1-45.
- Harris, L. D. (1984). *The fragmented forest*. University of Chicago Press, Chicago
- Hidalgo-Juárez, G. (2018). Distribución de la lluvia de polen en el gradiente altitudinal del volcán Tacaná, Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás Bravo.
- Hincks, W. D. (1940). Preliminary key to the “Petrejus” section of the genus *Passalus* (Coleoptera, Passalidae). *The Annals and Magazine of Natural History* 5:486-496.
- Hortal-Muñoz, J., Martín-Piera, F. y Lobo, M. (2000). Dung beetle geographic diversity variation along a western Iberian latitudinal transect (Coleoptera: Scarabaeidae). *Annals of the Entomological Society of America*. 93: 235-243

- Huertas, B.C. y Arias, J.J. (2007). Estudio preliminar de la entomofauna de la Serranía de los Churumbelos: mariposas diurnas y escarabajos coprófagos. *Conservación Colombiana*, 3: 67-76.
- Huston, M.A. (1999). Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos*, 86: 393-401.
- Jiménez-Ferbans, L. Reyes-Castillo, P. y Amat-García, G.D. (2014). Tres especies colombianas nuevas de Passalidae (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: 31-37.
- Jiménez-Sánchez, E., Quezada-García, R. y Padilla-Ramírez, J. (2013). Diversidad de escarabajos necrófilos (Coleoptera: Scarabaeidae, Silphidae, Staphylinidae y Trogidae) en una región semiárida del valle de Zapotitlán en las Salinas, Puebla, México. *Revista de Biología tropical*, 61: 1465-1491.
- Jiménez-Valverde, A. y Hortal, J. (2003). Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*, 8: 151-161.
- Koleff, P., Gaston, K.J. y Lennon, J. (2003). Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology*, 72: 367-382.
- Köppen, W. (1936). Das geographische System der Klimate. En: García, E. (1964). *Modificaciones al sistema de Clasificación Climática de Köppen*. No. 6. Instituto de Geografía Universidad Nacional Autónoma de México.
- Kremen, C., Cowell, R.K., Erwin, T.L., Murphy, D.D., Noss, R.F. y Sanjkayan, M.A. (1993). Terrestrial arthropod assemblages: Their use in conservation planning. *Conservation Biology*, 7(4): 796-808.
- Lande, R. (1996). Statistics and partitioning of species diversity and similarity among multiple communities. *Oikos*, 76: 5-13.
- Lawrence, J.F. y Newton, A.F. (1982). Evolution and Classification of Beetles. *Annual Review of Ecology and Sistematics*, 13: 261-290.
- Legendre, P., Borcard, D. y Peres-Neto, P. R. (2005). Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, 75: 435-450.
- Llorente-Bousquets J. y Morrone, J.J. (eds.). (2001). *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones*. UNAM. México. 277 pp.

- Llorente-Bousquets, J. y Ocegüera, S. (2008). Estado del conocimiento de la biota. En: Capital natural de México. Vol. I. Conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio, México, D. F. 290 pp.
- López-Avenidaño, M.E. (2015). Diversidad, distribución y sucesión ecológica de coleópteros carábidos y sílfidos (Insecta: Coleoptera: Carabidae, Silphidae) en "La Chinantla", Oaxaca. Tesis de Licenciatura. Instituto de Ciencias Biológicas. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.
- Macías, J.L. (2005). Geología e historia eruptiva de algunos de los grandes volcanes activos de México. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 57(3): 379-424.
- Macías, J.L., Espíndola, J.M., García-Palomo, A., Scott, K.M., Hughes, S., Mora, J.C., (2000), Late Holocene Peléan style eruption at Tacana Volcano, Mexico–Guatemala: Past, present, and future hazards: Geological Society of America Bulletin, 112(8): 1234-1249.
- Martella, M.B. Trumper, E.V., Bellis, L.M., Renison, D., Giordano, P.F., Bazzano, G. y Gleiser, R.M. (2012). Manual de Ecología, evaluación de la biodiversidad. Reduca (Biología). Serie Ecología, 5(1): 71-115.
- Martínez, C. (2005). Introducción a los escarabajos Carabidae (Coleoptera) de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt. Bogotá, D.C., Colombia. 546 pp.
- Martínez-H., N.J., Cañas-M., L.M., Rangel-A., J.L., Blanco-R., O., Mendoza-P., J.D. y Cohen-B., S. (2010). Coleoptera (VIII) Coleópteros coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en la Reserva Natural las Delicias (RND), Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM), Colombia. Boletín Científico. Museo de Historia Natural, 14(2): 187-200.
- Martínez-Meyer, E., Sosa-Escalante, J.E. y Álvarez, F. (2014). El estudio de la biodiversidad en México: ¿una ruta con dirección? Revista Mexicana de Biodiversidad, 85: 1-9.
- Mercado, R. y Rose, W. (1992). Reconocimiento geológico y evaluación preliminar de peligrosidad del volcán Tacaná, Guatemala/México. Geofísica Internacional, 3(31): 205-237.
- Mora-Aguilar, E. F. y Montes de Oca, E. (2009). Escarabajos necrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae y Trogidae) de la región central baja de Veracruz, México. Acta Zoológica Mexicana, 25(3): 569-588.
- Moreno, C.E. (2001). Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y Tesis Sociedad Entomológica Aragonesa, 1: 84.

- Moreno-Fonseca, C.J. y Amat-García, G.D. (2015). Morfoecología de gremios en escarabajos (Coleoptera: Passalidae) en un gradiente altitudinal en robledales de la Cordillera Oriental, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 61(1): 305-319.
- Morón, M. A. (1987). The necrophagous Scarabaeinae beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) from a coffee plantation in Chiapas, Mexico: Habitats and phenology. *The Coleopterists Bulletin*, 41(3): 225-232.
- Morón, M. A. y Márquez, J. (2012). Nuevos registros estatales y nacionales de escarabajos (Coleoptera: Scarabaeoidea) y comentarios sobre su distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83: 698-711.
- Morón, M. A. y Valenzuela-González, J. E. (1993). Estimación de la biodiversidad de insectos en México; análisis de un caso. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 44: 303-312.
- Morón, M. A. (2003). Antecedentes. En: Morón M. A. (Ed.), *Atlas de los escarabajos de México. Coleoptera: Lamellicornia. Vol. II. Familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae* pp. 11–18. Barcelona: Argania Edition.
- Morón, M.A. (1979). Fauna de coleópteros lamellicornios de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz, UNAM, México. *Anales del Instituto de Biología UNAM*, 50(1): 375-454.
- Naranjo-López, A.G. y Navarrete-Heredia, J.L. (2011). Coleópteros necrócolos (Histeridae, Silphidae y Scarabaeidae) en dos localidades de Gómez Farías, Jalisco, México. *Revista Colombiana de Entomología*, 37(1): 103–110.
- Navarrete-Heredia, J.L. y Fierros-López, H. (2001). Coleoptera de México: Situación actual y perspectivas de estudio. En: *Tópicos sobre coleoptera de México. Entomología, Centro de Estudios en Zoología CUCBA, Universidad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco.* pp. 2-21.
- Navarrete-Heredia, J.L. y Zaragoza-Caballero, S. (2006). Diversidad de los Staphylinoidea de México: Análisis de grupos selectos (Hydraenidae, Agyrtidae, Silphidae y Staphylinidae). *Dugesiana*, 13(2): 53-65.
- Navarrete-Heredia, J.L. (2009). Silphidae (Coleoptera) de México: Diversidad y distribución. Universidad de Guadalajara, Guadalajara, Jalisco, México.
- Nekola, J.C. y White, P.S. (1999). The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*. 26: 867-878.

- Ortuño, V. M. y Toribio, M. (2006). Ecological relocation of the Palaeoendemic *Iberotrechus bolivari* (Jeannel): from Troglobiont to Epigeal (Coleoptera: Carabidae: Trechini). *The Coleopterists Bulletin*. 60(1): 23-30.
- Patton, D. (1975). A diversity index for quantifying habitat edge. *Wildlife Society Bulletin*, 3(4): 171-173.
- Peck, S. B. (2000). Leiodidae (Coleoptera). Cap. 23. pp. 439-452. En: Llorente-Bousquets, J.E., González-Soriano, E. y Papavero, N. (Eds.). *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*. Vol. 2. CONABIO, Mexico.
- Peck, S.B. y Anderson, R.S. (1985). Taxonomy, phylogeny and biogeography of the carrion beetles of Latin America (Coleoptera: Silphidae). *Quaestiones Entomologicae*, 21: 247–317.
- Peck, S.B. y Cook, J. (2017). A review of the small carrion beetle genus *Dissochaetus* Reitter (Coleoptera: Leiodidae: Cholevinae) of Central America. *Dugesiana* 24(2): 91-119.
- Pereyra, L. y Moreno, C.E. (2013). Divide y vencerás: revisión de métodos para la partición de la diversidad regional de especies en sus componentes alfa y beta. *Revista Chilena de Historia Natural*. 86: 231-239.
- Pérez-Fernández, T. y Pérez Ruiz, A. (coord.) (2013). *Los invertebrados de hábitats subterráneos de Jaén*. Grupo de Espeleología de Villacarrillo (G.E.V.) (ed.), 188 pp. Jaén.
- Pérez-Villamares, J.C., Jiménez-Sánchez, E. y Padilla-Ramírez, J. (2016). Escarabajos atraídos a la carroña (Coleoptera: Scarabaeidae, Geotrupidae, Hybosoridae, Trogidae y Silphidae) en las cañadas de Coatepec Harinas, Estado de México, México. 87(2): 443-450.
- Pielou, E. C. (Ed.) (1976). *Population and Community Ecology*. Pp. 424 Gordon and Breach, Chicago.
- Pineda, E., Moreno, C., Escobar, F y Halffter, G. (2005). Frog, bat and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz, Mexico. *Conservation Biology*, 19(2): 400-410
- Pulido-Herrera, L.A., Medina, C.A. y Riveros, R.A. (2007). Nuevos registros de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) para la región Andina de Colombia. Parte I. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencia*, 31(119): 305-310.
- Pulliam, R.H. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3: 349-361.

- Purvis, A. y Hector, A. (2000). Getting the measure of biodiversity. *Nature*, 405: 212-219.
- Quiroz-Rocha, G.A., Navarrete-Heredia, J.L., Martínez-Rodríguez, P.A. (2008). Especies de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) y Silphidae (Coleoptera) necrófilas de bosque de pino-encino y bosque mesófilo de montaña en el municipio de Mascota, Jalisco, México. *Dugesiana*, 15: 27-37.
- Rainio, J. y Niemelä J. (2003). Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodiversity and Conservation*. 12: 487–506.
- Rapport, D.J. y Whitford, W.G. (1999). How ecosystems respond to stress: common properties of arid and aquatic systems. *BioScience*, 49(3): 193-203.
- Ratcliffe, B. C. (1996). The carrion beetles (Coleoptera: Silphidae) of Nebraska. *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*. 13: 2-84.
- Reyes-Castillo, P. (1997). *Termitodius peregrinus*. En: González Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R. C. (eds.), "Historia natural de Los Tuxtlas" IBUNAM/Conabio, pp. 334.
- Reyes-Castillo, P. (2000). Coleoptera Passalidae de México. En: Martín-Piera, F., Morrone, J.J. y Melic, A. (eds.). Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PRIBES2000, M3M: Monografías Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. pp. 171-182.
- Ricotta, C (2007). A semantic taxonomy for diversity measures. *Acta Biotheoretica* 55:23 - 33.
- Rodríguez, W. y Navarrete-Heredia, J.L. (2014). Modificación de la necrotampa permanente (NTP-80) para la recolecta de estafilínidos necrócolos (Coleoptera: Staphylinidae) y aspectos metodológicos para estudios sistemáticos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 55: 147-152.
- Romdal, T.S. y Grytnes, J.A. (2007). An indirect area effect on elevational species richness patterns. *Ecography*, 30(3): 440-448.
- Ruggiero, A. (1999). Búsqueda de patrones en macroecología: la regla de Rapoport. *Ecología Austral*, 9(1-2): 45-63.
- Ruiz-Utrilla, Z. P., León-Cortés, J.L., Enríquez, P.L. y Molina-Martínez, A. (2018). Spatial distribution and population ecology of *Drucina championi* (Lepidoptera: Nymphalidae), a threatened butterfly from mountain

- landscapes of southern México. *Annals of the Entomological Society of America*. 111(5): 1-10.
- Saavedra-Alburquerque, D., Vaz de Mello, F., Ugaz-Cherre, A. y Pacherre-Timaná, C. (2017). Coleópteros (Coleoptera: Scarabaeidae) de los bosques de niebla, Ramos y Chin Chin, Ayabaca-Huancabamba, Piura-Perú. *INDES*, 3(1): 108-116.
- Salgado-Costas, J. M. y Régil-Cueto, J.A. (1979). Aportación al conocimiento de los Sílfidos (Col. Silphidae) de León. *Bol. Asoc. Esp. Entom.* (3): 85-93.
- Sánchez-Hernández, G., Gómez, B., Delgado, L., y Chamé-Vázquez, E. (2018). Diversidad de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en la Reserva de la Biósfera Selva el Ocote, Chiapas, México. *Caldasia*, 40(1): 144-160.
- Sandoval-Becerra, F. M., Niño-Maldonado, S., Sánchez-Reyes, U.J., Horta-Vega, J.V., Venegas-Barrera, C.S. y Martínez-Sánchez, I. (2017). Respuesta de la comunidad de Chrysomelidae (Coleoptera) a la variación microclimática en un fragmento de bosque de encino del noreste de México. *Entomología mexicana* 4: 420-426.
- Scheiner, S.M., Chiarucci, A., Fox, G.A. y Helmus, M.R. (2011). The underpinnings of the relationship of species richness with space and time. *Ecological Monographs*, 81(2): 195-213.
- SEMARNAT. (2015). Informe de la situación del Medio Ambiente en México. Compendio de Estadísticas Ambientales. Indicadores clave de desempeño ambiental y de crecimiento verde. Edición 2015. Semarnat. México.
- Sepúlveda-Cano, P. y Rubio-Gómez, J. (2009). Especies de Dryophthorinae (Coleoptera: Curculionidae) asociadas a plátano y banano (*Musa* spp.) en Colombia. *Acta Biológica Colombiana*, 14(2): 49-72.
- Shannon, C.E. (1948). A mathematic theory of communication. *Bell Syst. Tech. J.* 27: 379-243, 623-656.
- Simpson, E.H. (1949). Measurement of Diversity. *Nature*, 163: 688.
- Stevens, G. C. (1989). The latitudinal gradients in geographical range: how so many species co-exist in the tropics. *American Naturalist*, 133: 240-256.
- Stevens, G.C. (1992). The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist* 140(6): 1-19.

- 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(4): 486-495.
- Vandermeer, J., Perfecto, I., Ibarra-Núñez, G., Phillpott, S. y García-Ballinas, A. (2002). Ants (*Azteca* sp.) as potential biological control agents in shade coffee production in Chiapas, México. *Agroforestry Systems*, 56(3): 271-276.
- Vellend, M. (2001). Do commonly used indices of β -diversity measure species turnover? *Journal of Vegetation Science*, 12(4): 545-552.
- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 12:213–251.
- Will, K. W., Attygalle, A. B. y Herath, K. (2000). New defensive chemical data for ground beetles (Coleoptera: Carabidae): interpretations in a phylogenetic framework. *Biological Journal of the Linnean Society*. 71: 459-481.
- World Conservation Union. (2010). IUCN Red list of threatened species. Summary Statistics for Globally Threatened Species.