



# **UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA**  
**SISTEMÁTICA**

**Patrones de diversidad de escarabajos fitófagos (Coleoptera:  
Chrysomelidae y Cerambycidae) de las Sierras de Taxco-Huautla**

## **TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**GEOVANNI MIGUEL RODRÍGUEZ MIRÓN**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA**  
Facultad de Estudios Superiores Zaragoza

**COMITÉ TUTOR: Dr. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO**  
Instituto de Biología

**COMITÉ TUTOR: Dr. ISAÍAS HAZARMABETH SALGADO UGARTE**  
Facultad de Estudios Superiores Zaragoza



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

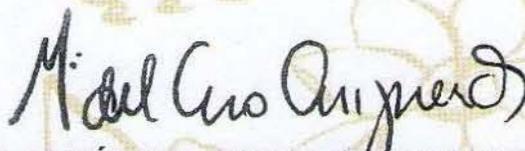
**Dr. Isidro Ávila Martínez**  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 28 de enero de 2013, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (SISTEMÁTICA)** del (la) alumno (a) **RODRÍGUEZ MIRÓN GEOVANNI MIGUEL** con número de cuenta **404033970** con la tesis titulada **"Patrones de diversidad de escarabajos fitófagos (Coleoptera: Chrysomelidae y Cerambycidae) de las Sierras de Taxco-Huautla"**, realizada bajo la dirección del (la) **DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA:**

Presidente: DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI  
Vocal: DR. GENARO RIVAS LECHUGA  
Secretario: DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO  
Suplente: DRA. LUCRECIA ARELLANO GÁMEZ  
Suplente: DR. ISAÍAS HAZARMABETH SALGADO UGARTE  
Emergente DRA. TANIA ESCALANTE ESPINOSA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"**  
Cd. Universitaria, D.F., a 7 de marzo de 2013.



**DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**  
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)

**MÉXICO, D.F. MARZO, 2013**

## ***AGRADECIMIENTOS***

***Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.***

***Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca 255129 otorgada durante mis estudios de maestría.***

***A la Universidad Nacional Autónoma de México, por el apoyo recibido a través del Programa de Apoyo a Estudios de Posgrado (PAEP)***

***Al Dr. Santiago Zaragoza Caballero y el Dr. Isaías Hazarmabeth Salgado Ugarte por ser parte del Comité Tutoral, al Dr. David Nahum Espinosa Organista mi director de tesis.***

---

## ***AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL***

***Agradezco a la UNAM por permitirme ser parte de ella.***

***A los miembros del jurado por las valiosas aportaciones a este trabajo, Dr. Juan José Morrone Lupi, Dr. Santiago Zaragoza Caballero, Dr. Gerardo Rivas Lechuga, Dra. Lucrecia Arellano Gámez, Dr. Isaías Hazarmabeth Salgado Ugarte y Dra. Tania Escalante Espinosa.***

***Al Posgrado en Ciencias Biológicas, por el apoyo en el seguimiento de los trámites necesarios: Dra. María del Coro Arizmendi coordinadora del posgrado, Lilia Espinosa, Lilia Jiménez. A los auxiliares del Posgrado en la FES-Zaragoza: Dr. Germán Calva Vázquez y Maricela Cabrera García por su interminable apoyo durante todo el proceso.***

***A la colección coleopterológica de la FES-Zaragoza y a su responsable Biól. Ma. Magdalena Ordóñez Reséndiz, por la facilitación del material y uso de sus instalaciones, pieza fundamental para el desarrollo de este trabajo.***

***A Erick y Cesar por el apoyo en campo.***

***A David N. Espinosa, por mantener abierta la puerta para todos aquellos que tenemos distintas inquietudes, por compartir y transmitirme su conocimiento a su manera. Gracias por su amistad.***

***A la maestra Magda, por todos estos años en la enseñanza de los escarabajos, por transmitirme su pasión y gusto por ellos, por su ayuda, soporte y amistad durante todo este camino.***

***A Sara...***

---

## Contenido

|  |    |
|--|----|
| <b>RESUMEN</b> .....   | 1  |
| <b>ABSTRACT</b> .....  | 2  |
| <b>INTRODUCCIÓN</b> .....  | 3  |
| <b>OBJETIVOS</b> .....   | 7  |
| <b>MATERIAL Y MÉTODOS</b> .....  | 8  |
| <i>Área de estudio.</i> .....  | 8  |
| <i>Obtención de datos.</i> .....   | 10 |
| <i>Análisis de datos.</i> .....  | 10 |
| <b>RESULTADOS</b> .....  | 15 |
| <i>Diversidad alfa.</i> .....  | 15 |
| <i>Diversidad beta.</i> .....  | 17 |
| <i>Componentes bióticos.</i> .....   | 23 |
| <b>DISCUSIÓN</b> .....   | 26 |
| <i>Diversidad alfa.</i> .....  | 26 |
| <i>Diversidad Beta.</i> .....  | 28 |
| <i>Componentes bióticos.</i> .....   | 31 |
| <b>CONCLUSIONES</b> .....  | 38 |
| <b>LITERATURA CITADA</b> .....   | 39 |
| <b>APÉNDICE 1. Morfoespecies y número de individuos por localidad.</b> ..... | 47 |
| <b>APÉNDICE 2. Géneros representantes de las faunas externas.</b> .....      | 65 |

## ÍNDICE DE CUADROS

|  |    |
|--|----|
| <b>Cuadro 1.</b> <i>Sitios de recolecta de las Sierras de Taxco-Huautla.</i> .....   | 11 |
| <b>Cuadro 2.</b> <i>Valores de disimilitud a partir del coeficiente de Jaccard y Sørensen clásicos (a) y modificados (b) entre cada uno de los intervalos altitudinales estudiados en la Sierras de Taxco-Huautla. Se encierran en líneas oscuras los valores de unidades contiguas utilizados en la elaboración de la Figura 4.</i> ..... | 19 |
| <b>Cuadro 3.</b> <i>Géneros que caracterizan los patrones y subpatrones de distribución involucrados en el ensamble de escarabajos fitófagos (Cerambycidae* y Chrysomelidae) en las Sierras de Taxco-Huautla. Incluye el número de especies por región geográfica.</i> .....   | 33 |

## ÍNDICE DE FIGURAS

|   |    |
|---|----|
| <b>Figura 1.</b> <i>Localización de las Sierras de Taxco-Huautla y sitios de recolecta.</i> .....   | 9  |
| <b>Figura 2.</b> <i>Riqueza de especies y valores de la estimación de la riqueza de Chao<sub>1</sub> con intervalos de confianza (+0.95%). Las líneas y sus marcas representan la riqueza estimada con límites superiores e inferiores. Los rombos indican los valores observados de riqueza en cada intervalo altitudinal.</i> ..... | 15 |
| <b>Figura 3.</b> <i>Diversidad taxonómica, indicada por los valores del índice de Shannon-Wiener (H') y la proporción de número de géneros por número de especies (D).</i> .....  | 16 |
| <b>Figura 4.</b> <i>Patrones de correlación entre disimilitud y el incremento de elevación</i> .....  | 18 |
| <b>Figura 5.</b> <i>Dendrogramas de disimilitud generados a partir del análisis de cluster entre los intervalos altitudinales y cuatro coeficientes distintos; a) 1-J<sub>clásico</sub>, b) 1-S<sub>clásico</sub>, c) 1-J<sub>mod.</sub>, d) 1-S<sub>mod.</sub></i> .....   | 20 |
| <b>Figura 6.</b> <i>Amplitud de distribución altitudinal de los géneros de escarabajos fitófagos en el gradiente estudiado dividido en bloques.</i> .....   | 22 |
| <b>Figura 7.</b> <i>Árboles de consenso obtenidos del análisis de parsimonia con información de los géneros. a) Primer árbol obtenido a partir de los datos originales. b) Árbol generado en ausencia de géneros sinendemicos del primer árbol.</i> .....   | 25 |

## RESUMEN

Los patrones de diversidad alfa y beta de los escarabajos fitófagos de las Sierras de Taxco-Huautla (Estado de México y Guerrero) se estudiaron a lo largo de un gradiente altitudinal entre 800 y 2,500 msnm. Así también, los elementos involucrados dentro de esta fauna típicamente transicional fueron reconocidos. El objetivo de este análisis fue reconocer los patrones de distribución propuestos por Halffter y su comportamiento sobre la altitud.

Un conjunto de 43 localidades fueron agrupadas en nueve intervalos altitudinales de 200 m. La muestra total corresponde a 4, 629 registros de 500 morfoespecies pertenecientes a 197 géneros

La diversidad alfa mostró un patrón de campana asimétrica, con un máximo de riqueza en el intervalo 1201-1400 con 300 especies, el cual contrasta con lo observado en los intervalos superiores, como el de 2201-2400, donde se registraron sólo 18 especies. Este patrón se mantuvo al estimar la riqueza mediante el coeficiente de Chao<sub>1</sub>.

La diversidad beta, fue estimada como disimilitud, usando los coeficientes de Jaccard y Sorensen clásicos y modificados. La menor diversidad beta ocurrió entre intervalos altitudinales adyacentes de niveles inferiores (801-1000 vs 1201-1400), mientras que la más alta se observó entre los intervalos más distantes entre sí. Se identificó un aumento escalonado de la diversidad beta entre intervalos vecinos conforme aumenta la elevación, siendo más evidente entre los intervalos superiores a los 2,000 msnm. Se reconocieron dos elementos entomofaunísticos con relaciones bióticas propias. De los 800 a 1,600 msnm, con predominio tropical; en tanto que de los 2,000 a 2,600 msnm son propios de zonas templadas. A nivel genérico se observa una estructura jerárquica, con un patrón de amplitud altitudinal sucesivamente anidado.

Distintos géneros de escarabajos fitófagos caracterizaron los patrones de distribución propuestos por Halffter, entre ellos, el neotropical moderno y el antiguo, el septentrional antiguo y el mesoamericano de montaña con una mayor relación septentrional, del cual se reconocen dos variantes. A lo largo del gradiente estudiado se observa una alta heterogeneidad en la estructura del ensamble de escarabajos fitófagos, relacionado con la superposición de los cuatro componentes bióticos, lo que confirma la complejidad de la fauna de escarabajos fitófagos.

## ABSTRACT

There were a total of 4,629 specimens, belonging to 500 morphospecies, included in 197 genera. Were studied the alpha and beta diversity patterns of the fauna of phytophagous beetles in an altitudinal gradient between 800 to 2,500 msnm in the Taxco-Huautla Sierras (Estado de México y Guerrero); was identified the biotic components involved in this fauna, for this was built nine altitudinal ranges of 200 m from 43 locations.

The diversity alpha showed a pattern with bell-shaped form, the highest richness was identified in intermediate levels, the range 1201-1400 with 300 species, in contrasted with the higher elevations, in the range 2201-2400 was recognized 18 species. The richness maintained the trend by using Chao1.

The lower turnover was recognized between adjacent altitudinal lower levels (801-1000 vs.1201-1400), the highest turnover occurs between more distant classes, observing a staggered turnover of species between adjacent classes. Beta diversity is highest between adjacent classes, above 2,000 meters. Two entomofaunas, each one with its own biotic affinities were recognized, from 800 to 1,600 MASL with tropical predominance, the second from 2,000 to 2,600 MASL characteristic of temperate zones. At generic level there is a pattern of altitudinal range successively nested.

Were recognized different phytophagous beetle genera, who characterized the different distribution patterns proposed by Halffter, including both modern neotropical patterns, like the old, the old septentrional, and the mesoamerican montane with septentrional affinity, which emerge with two variants.

In the studied gradient were identified a high heterogeneity in the structure of phytophagous beetles assembly related to four overlapping biotic components, with his own biogeographic history, which generates a complex phytophagous beetle fauna.

**PALABRAS CLAVE:** Biogeografía, componentes bióticos, Coleoptera, diversidad biológica, fitófagos, gradiente altitudinal, patrones de distribución.

**KEY WORDS:** Biogeography, biotic components, biological diversity, Coleoptera, distribution patterns, elevation gradient, phytophagous.

## INTRODUCCIÓN

La gran diversidad biológica de México se expresa geográficamente como un mosaico complejo de la distribución de especies, pero con tendencias geográficas claras (Espinosa y Ocegueda, 2008). Los patrones de distribución son un aspecto esencial de la biodiversidad, su principal indicador es la riqueza de especies o diversidad alfa (Koleff y Soberón, 2008), la cual es el resultado de la evolución en espacio y tiempo, y se manifiesta como complejos ensambles de especies, pero su existencia es una realidad que no depende sólo de la naturaleza de éstos (Halffter y Moreno, 2005), ya que la riqueza de especies es dependiente de los eventos históricos (biogeográficos) de una región. Sin embargo, Arrellano y Halffter (2003) asumen que son los factores ecológicos quienes determinan la estructura de los ensambles locales de una manera relativamente más importante.

Los ensambles son arreglos espacio-temporales de especies que interactúan, proporcionando características típicas a la comunidad. Las especies presentes en un ensamble dependen de la historia evolutiva del área y de los linajes que la habitan, así como de la heterogeneidad ambiental que permite que existan en ese espacio (Halffter y Moreno, 2005). La riqueza de especies y la diversidad  $\beta$  son aspectos cercanamente relacionados con el área de distribución de las especies y su arreglo espacial (Koleff y Soberón, 2008). La diversidad gamma depende de la historia biogeográfica de una región, y representa la expresión de la biodiversidad más estable (Arrellano y Halffter, 2003).

Cuando se pretende determinar la distribución de un grupo de organismos, se descubre que los patrones de distribución geográfica de los mismos no son efecto de una sola causa, sea ecológica o histórica (Crisci *et al.*, 2000), encontrando que dichas causas tienen una importancia relativamente distinta en cada proceso (Rickleffs y Schluter, 1993).

La alta riqueza biológica en México ha sido explicada como producto de la relación entre eventos geológicos y climáticos, que repercutieron en eventos de especiación, como por ejemplo la diversificación de *Pinus*, *Quercus* y *Bursera*. El producto de la convergencia de las dos regiones biogeográficas, neártica y neotropical, persistente en el territorio mexicano, sólo puede explicar el elevado número de taxones supraespecíficos (Espinosa *et al.*, 2006), pero no

así la diversidad de especies. Ese es el caso del orden Coleoptera, el cual comprende 114 familias registradas en México (Navarrete-Heredia y Fierro-López, 2001).

Un patrón de distribución es una síntesis de los rasgos esenciales de distribución de un conjunto de organismos que se originaron o integraron en un área y tiempo determinado. Estos organismos coexisten y están sometidos a las mismas presiones macroecológicas por un lapso prolongado y viven bajo las mismas condiciones geográficas, por lo que comparten una historia biogeográfica común (Halffter, 1987; Halffter *et al.*, 1995; Halffter, 2003), lo cual coincide con la definición de componente biótico propuesto por Morrone (2005). Halffter (1964, 1976, 1987, 2003) reconoce tres grandes grupos de patrones en la entomofauna mexicana: (1) septentrional, el cual incluye dos patrones, septentrional antiguo (paleoamericano) y el patrón septentrional moderno (neártico); (2) neotropical, que contiene, a su vez, al patrón neotropical antiguo y al patrón neotropical moderno; finalmente (3), el patrón mesoamericano de montaña, que incluye varios componentes bióticos superpuestos sobre las montañas mexicanas de diversificación reciente.

La Zona de Transición Mexicana (ZTM) resulta de la superposición de los cinco componentes bióticos, sobre las montañas intra-continetales. Así, a lo largo de la ZTM, los patrones antiguos en general, tienen un espectro ecológico más amplio, y están más diversificados en el viejo mundo que en esta zona. En el caso de los patrones modernos presentan distribuciones ecológicas más estrechas, y tienen una diversidad específica mayor en Mesoamérica que en el resto de América del norte o del sur (Halffter, 1964, 1976, 1987, 2003). Este origen mixto en la ZTM presenta su equivalente altitudinal en las montañas que conforman dicha zona (Halffter *et al.*, 1995). Donde las tierras bajas se encuentran ocupadas por linajes de relación neotropical, las altitudes superiores están colonizadas por linajes de relación septentrional y en zonas intermedias existen biotas mixtas, algunas endémicas o de origen local.

La historia biológica de la ZTM es compleja, ya que ahí convergen las biotas neotropical y neártica antiguas y modernas, la cual abarca desde el suroeste de los Estados Unidos, todo México y América Central hasta las tierras bajas de Nicaragua (Halffter, 1964, 1976, 1987). De acuerdo con Corona *et al.* (2005), en sentido estricto, la ZTM incluye a las provincias biogeográficas de la Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Eje Neovolcánico (Faja

Volcánica Transmexicana), del Balsas y Sierra Madre del Sur. La fisiografía accidentada que prevalece en la zona es el resultado de la interacción de al menos cinco placas tectónicas, específicamente durante el Paleógeno y Neógeno (Ortega *et. al.*, 2000). La distribución de las especies en la ZTM ha sido fuertemente delineada por eventos tectónicos ocurridos en los últimos 25 millones de años, en combinación con los ciclos paleoclimáticos correspondientes a los últimos 400 mil años, producidos por las variaciones en la excentricidad de la órbita de traslación terrestre (cada 100 mil años) de la inclinación del eje de rotación (cada 40 mil años) y orientación de los hemisferios norte y sur en el afelio y perihelio (cada 20 mil años). Estos ciclos descritos por Milanovic (1998) han tenido una fuerte influencia en el comportamiento más o menos estacional, húmedo o seco, caliente o frío del clima, con todas sus combinaciones. En síntesis, la elevada heterogeneidad ambiental de la ZTM, interpretada frecuentemente como causa de la elevada diversidad de México, no es sino otra manifestación de la compleja historia tectónica y paleoclimática, por lo que su poder predictivo sobre la biodiversidad debe asociarse finalmente con la historia.

Como producto de dicha historia en México, los escarabajos fitófagos presentan una alta tasa de diversificación y endemismo. Entre ellos, la familia Cerambycidae con el 49% de especies restringidas a los límites geopolíticos, de las 1,605 especies descritas en el país. Los cerambícidos presentes en México están incluidos en 450 géneros (Toledo y Corona, 2006, Noguera y Chemsak, 1996), mientras que la familia Chrysomelidae está representada por 282 géneros y 1,947 especies (Ordóñez, 2008). Dentro del orden Coleoptera, las familias Chrysomelidae y Cerambycidae (Chrysomeloidea) son de las más diversas en el mundo, con 36,500 y 35,000 especies descritas, respectivamente (Costa, 2000). Las especies de la superfamilia Chrysomeloidea basan su dieta en el 99% de las angiospermas (Farrell 2024, Grimaldi y Engel 2005), y suelen mostrar una estrecha relación con sus plantas hospederas (Linsley, 1961 y Farrell, 2004).

Desde una perspectiva macroecológica, los patrones de diversidad  $\beta$  a lo largo de gradientes han sido interpretados como el reflejo de las diferencias de los procesos ecológicos que están activos en el intervalo de un gradiente ambiental determinado, así como por el tamaño del mismo; además de las características intrínsecas de los organismos (Arita y Rodríguez, 2004). De acuerdo con esta explicación, la diversidad de escarabajos cambiará dentro del gradiente

altitudinal, dependiendo de la respuesta particular que tiene cada especie hacia las condiciones ambientales en que habitan (Hodkinson, 2005). En cambio, Halffter (2003) señala que particularmente en la ZTM, por arriba de los 2,000 m, la entomofauna es abruptamente distinta a las de las tierras bajas contiguas por razones más bien históricas. De acuerdo con este punto de vista, la ZTM está conformada por una serie de patrones que se superponen en esta zona.

En este trabajo se busca reconocer el comportamiento de la diversidad  $\alpha$ , expresada como riqueza de especies a lo largo de un gradiente altitudinal en las Sierras de Taxco-Huautla. Por otra parte, se busca describir los cambios en la diversidad  $\beta$  para contrastar el modelo de patrones propuestos por Halffter en esta fauna de escarabajos fitófagos particularmente. Donde no sólo se busca reconocer la magnitud de los cambios en la composición de especies, sino revelar cuáles son los principales componentes bióticos involucrados en esos cambios.

## **OBJETIVOS**

### ***Objetivo general***

Examinar los patrones geográficos de la diversidad de especies de escarabajos fitófagos pertenecientes a las familias Cerambycidae y Chrysomelidae a lo largo de un gradiente altitudinal en las Sierras de Taxco-Huautla.

### ***Objetivos particulares***

- ✓ Determinar el patrón de la diversidad alfa en el gradiente altitudinal.
- ✓ Determinar el patrón de la diversidad beta en el gradiente altitudinal.
- ✓ Identificar los componentes bióticos involucrados en el ensamble de los escarabajos fitófagos, con base en el modelo de clasificación de los patrones propuestos por Halffter.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### *Área de estudio.*

Se seleccionó como área de estudio a las Sierras de Taxco–Huautla, las cuales se localizan en la parte central de México (Fig. 1), dentro de los márgenes de latitud 18°18'32'' – 18°52'21'' N y entre los 98°48'49'' - 100°09' de longitud W. Las Sierras de Taxco-Huautla han sido reconocidas como la Región Terrestre Prioritaria 120 (Arriaga et al. 2000), y están delimitadas como una entidad natural, con identidad ecológica y biogeográfica, cubren una superficie de aproximadamente 3,000 Km<sup>2</sup>, con altitudes que van de los 800 a los 2800 msnm.

El área de estudio tiene una forma alargada, en la cual la elevación aumenta en sentido sureste a noroeste, la fracción suroriental forma parte de la provincia biogeográfica del Balsas mientras la formación noroccidental se encuentra dentro de los límites de la provincia de la Faja Volcánica Transmexicana. La vegetación está determinada por la orografía (elevación, exposición y pendiente) la cual es muy heterogénea (Martínez-Gordillo *et al.*, 2004). Debido a su mayor elevación, en su extremo noroeste las fisonomías dominantes de la Sierra de Taxco, son los bosques templados de pinos, encinos, mixtos y bosques mesófilos de montaña, mientras que, en la Sierra de Huautla, la cual tiene un recorrido oeste a este y con elevaciones más bajas, predominan la selvas bajas caducifolias, con variantes fisonómicas determinadas por la humedad y el suelo (Arriaga *et al.*, 2000).

La Sierra de Taxco es un desprendimiento austral adjunto al Nevado de Toluca y junto con sus derivaciones hacia las Sierras de Huautla, Sultepec y Teloloapan, y los cerros Gigante y Gallego, constituyen el límite entre las dos subcuencas, alta y la baja, del río Balsas. La mayor parte de la formación de la Sierra de Taxco tiene su origen en eventos de vulcanismo del Cretácico Superior (Figueroa de Contín, 1980), por lo que su origen es más antiguo que el de la adyacente Faja Volcánica Transmexicana, con la cual colinda y se le asocia biogeográficamente. El sustrato geológico de la Sierra de Huautla, consiste en una plataforma caliza marina del Mesozoico, que se manifiesta hacia el norte de Tilzapotla y hacia la cuenca del Río Mezcala. Esta plataforma fue interrumpida y disectada por fenómenos orogénicos ígneos del Cenozoico, que elevaron los cuerpos de las Sierras de Huitzucó y Huautla (Dorado 1999).

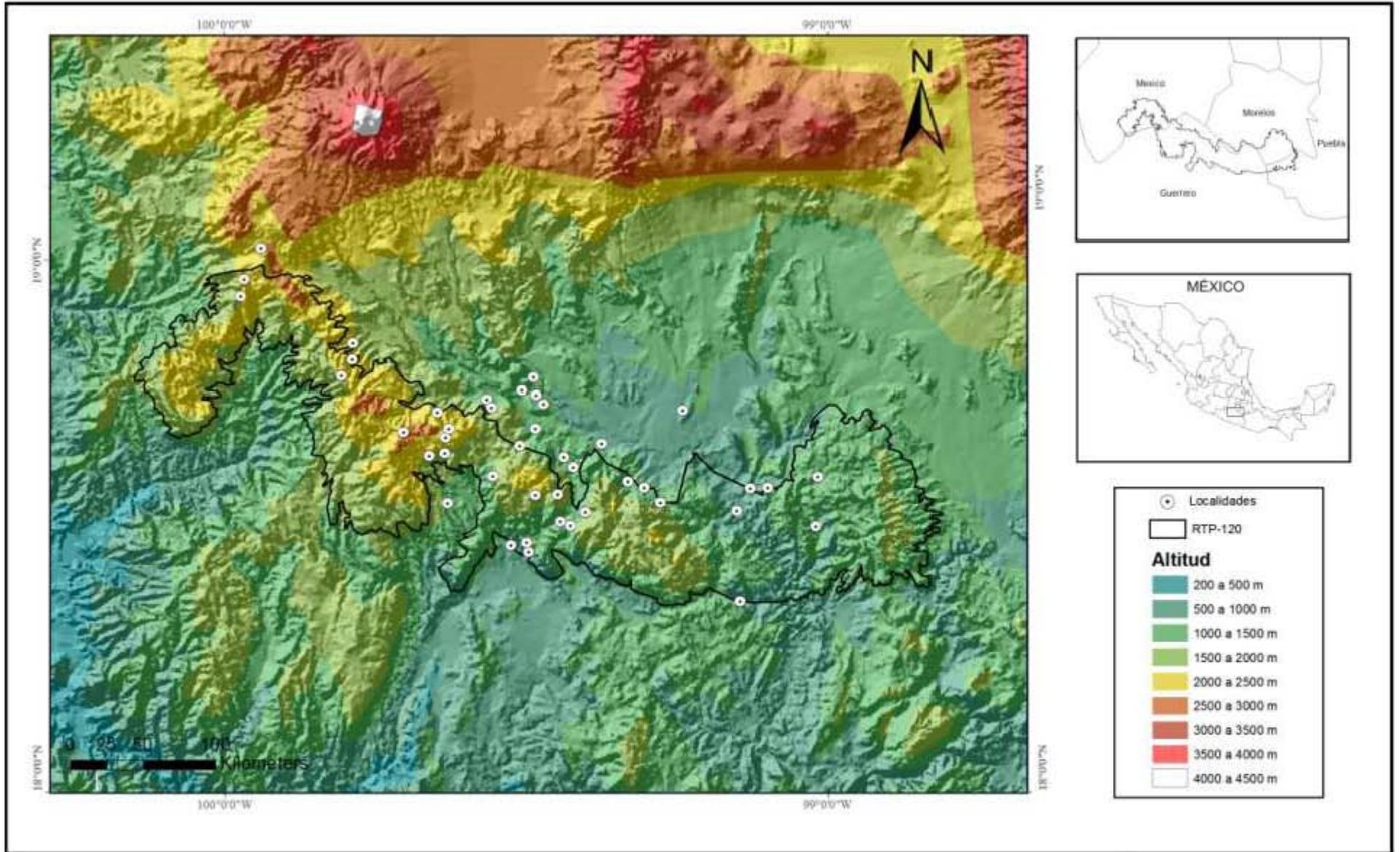


Figura 1. Localización de las Sierras de Taxco-Huautla y sitios de recolecta.

### ***Obtención de datos.***

Los datos de distribución de las especies de Chrysomelidae y Cerambycidae utilizadas para identificar los patrones de diversidad se obtuvieron de la “Colección Coleopterológica del Museo de Zoología de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza” (CCFEZ-Z), que fue recolectado entre los años 2003 a 2009. Para tener mayor representación en la parte alta del gradiente altitudinal se obtuvo información adicional sobre la distribución de escarabajos fitófagos mediante trabajo de campo en el periodo de septiembre a noviembre del 2012. Los escarabajos fueron capturados mediante método de barrido y golpeo de la vegetación herbácea, arbustiva y de la parte baja de los árboles, así como por medio de captura directa. El material obtenido de la CCFEZ-Z fue capturado de la misma manera.

El material entomológico procede de 43 localidades (Cuadro 1) distribuidas dentro de un gradiente de elevación que va desde 800 hasta 2,500 msnm, a lo largo de las Sierras Taxco-Huautla. Los sitios fueron georreferenciados en el programa Arcview 3.2 (ESRI, 1999) y sobrepuestos de acuerdo con las curvas de nivel de la carta topográfica nacional 1: 250,000 (Conabio, 1998). Así, se agruparon en nueve intervalos altitudinales (pisos) de 200 m, de los 801 a los 2,600 msnm (ver Cuadro 1).

### ***Análisis de datos.***

La riqueza de especies (diversidad  $\alpha$ ) fue analizada para cada uno de los pisos altitudinales. Para conocer el número potencial de especies y la calidad del inventario se empleó el estimador no paramétrico Chao 1, que se basa en el número de especies raras en la muestra (de cada localidad) (Moreno, 2001; Escalante, 2003). Para esto, se construyó una matriz cuadrática de número de ejemplares de cada morfoespecie (renglones) por muestra (columnas) (ver Apéndice 1), dentro de cada una de los pisos altitudinales con datos de abundancia de las especies. Cada conjunto de muestras correspondiente a una intervalo altitudinal fue procesado mediante el programa EstimateS 8.2 (Colwell, 2009).

Cuadro 1. Sitios de recolecta de las Sierras de Taxco-Huautla.

| No. | Localidad/estado                    | Latitud      | Longitud      | Intervalo altitudinal | Tipo de vegetación |
|-----|-------------------------------------|--------------|---------------|-----------------------|--------------------|
| 1   | Agua salada, Gro.                   | 18°28'2.2"   | -99°9'5.4"    | 801-1000              | SBC                |
| 2   | Camino a Chimalacatlán, Mor.        | 18°30'20.3"  | -99°5'59.0"   | 801-1000              | SBC                |
| 3   | Coahuixtla, Mor.                    | 18°34'40.7"  | -99°22'29.81" | 801-1000              | SBC                |
| 4   | El Mirador, Mor.                    | 18°30'18.62" | -99°18'17.72" | 801-1000              | SBC                |
| 5   | Los Elotes, Mor.                    | 18°30'15.9"  | -99°7'44.7"   | 801-1000              | SBC                |
| 6   | El Naranjo, Gro.                    | 18°24'37"    | -99°31'32.9"  | 1001-1200             | SBC                |
| 7   | El Platanillo, Gro.                 | 18°23'57.1"  | -99°29'45"    | 1001-1200             | SBC                |
| 8   | El Transformador, Gro.              | 18°39'27.1"  | -99°29'2.8"   | 1001-1200             | SBC                |
| 9   | Huixastla, Mor.                     | 18°26'27.3"  | -99°01'15.4"  | 1001-1200             | SBC                |
| 10  | La Tigra, Mor.                      | 18°30'57"    | -99°19'53.7"  | 1001-1200             | SBC                |
| 11  | Quetzalapa, Gro.                    | 18°19'2.8"   | -99°8'45.5"   | 1001-1200             | SBC                |
| 12  | Vicente Aranda, Mor.                | 18°37'57.2"  | -99°14'26.8"  | 1001-1200             | SBC                |
| 13  | Coamazac, Gro.                      | 18°36'7.7"   | -99°29'6.9"   | 1201-1400             | SBC                |
| 14  | Grutas, Gro.                        | 18°39'54.2"  | -99°30'25"    | 1201-1400             | SBC                |
| 15  | Las Vías, Gro.                      | 18°26'58.1"  | -99°26'36.5"  | 1201-1400             | SBC                |
| 16  | Los Amates, Gro.                    | 18°24'52.7"  | -99°30'0.1"   | 1201-1400             | SBC                |
| 17  | Palmillas, Gro.                     | 18°32'19.1"  | -99°25'18.8"  | 1201-1400             | SBC                |
| 18  | Quilamula, Mor.                     | 18°31'24.5"  | -99°00'59.7"  | 1201-1400             | SBC                |
| 19  | San José del Potrero, Gro.          | 18°38'36.1"  | -99°28'18.9"  | 1201-1400             | SBC                |
| 20  | Santa Fe, Gro.                      | 18°33'21.3"  | -99°26'17.3"  | 1201-1400             | SBC                |
| 21  | Santa Teresa, Gro.                  | 18°41'13.2"  | -99°29'18.6"  | 1201-1400             | SBC                |
| 22  | Tilzapotla, Mor.                    | 18°28'36.0"  | -99°16'44.5"  | 1201-1400             | BE                 |
| 23  | Buenavista de Cuellar, Gro.         | 18°27'55.3"  | -99°24'8.5"   | 1401-1600             | SBC                |
| 24  | Cascadas las Granadas, Gro.         | 18°34'30.4"  | -99°30'36.8"  | 1401-1600             | SBC                |
| 25  | Chontalcoatlan, Gro.                | 18°39'4.3"   | -99°33'57.1"  | 1401-1600             | SBC                |
| 26  | Coapango, Gro.                      | 18°38'13.2"  | -99°33'26.4"  | 1401-1600             | SBC                |
| 27  | La Mina, Gro.                       | 18°26'31.6"  | -99°25'36.3"  | 1401-1600             | BE                 |
| 28  | Santiago Temixco, Gro.              | 18°28'46"    | -99°37'50.4"  | 1401-1600             | SBC                |
| 29  | Coxcatlan, Gro.                     | 18°29'37.1"  | -99°26'53.8"  | 1601-1800             | SBC                |
| 30  | Juliantla, Gro.                     | 18°31'28.4"  | -99°33'18.1"  | 1801-2000             | SBC                |
| 31  | El sitio unión, Edo. Mex.           | 18°44'31.4"  | -99°45'88.4"  | 1801-2000             | BC                 |
| 32  | Tlamacazapa, Gro.                   | 18°29'32.7"  | -99°29'4"     | 1801-2000             | BE                 |
| 33  | Los ocotes, Gro.                    | 18°33'43.3"  | -99°38'06.3"  | 2001-2200             | BE                 |
| 34  | La Cascada de Cacalotenango, Gro.   | 18°33'29.4"  | -99°39'38.0"  | 2001-2200             | SM                 |
| 35  | Zacualpan, Edo Mex.                 | 18°42'57.8"  | -99°47'16.7"  | 2001-2200             | BE                 |
| 36  | Tetipac, Gro.                       | 18°37'45.1"  | -99°38'51.6"  | 2001-2200             | BCE                |
| 37  | Cajones, Gro.                       | 18°35'18"    | -99°38'03"    | 2201-2400             | BCE                |
| 38  | El Peral, Gro.                      | 18°36'9.8"   | -99°37'43.33" | 2201-2200             | BCE                |
| 39  | Sta. Cruz Texcalapa, Edo Mex        | 18°49'9.7"   | -99°58'21.8"  | 2401-2600             | BP                 |
| 40  | Subestación Texcaltitlan, Edo. Mex. | 18°53'55.4"  | -99°56'23.2"  | 2401-2600             | BP                 |
| 41  | Subestación Corona, Edo. Mex.       | 18°41'19.1"  | -99°48'21.9"  | 2401-2600             | BE                 |
| 42  | Sultepec-El Mirador, Edo. Mex.      | 18°50'53.4"  | -99°58'01"    | 2401-2600             | BP                 |
| 43  | San Miguel, Gro.                    | 18°35'48.4"  | -99°42'11.7"  | 2401-2600             | BMM                |

Selva Baja Caducifolia(SBC), Selva Mediana(SM), Bosque de Encino(BE),Bosque Coníferas y Encino(BCE), Bosque de pino(BP), Bosque de Cupressus(BC), Bosque Mesófilo de Montaña(BMM). Estado de México (Edo. Mex.), Guerrero (Gro.), Morelos (Mor.)

Por otra parte, se calculó la diversidad taxonómica o filogenética, es decir la riqueza combinada de especies y linajes representados en cada piso. En este caso, el número de linajes se expresó como número de géneros, bajo el supuesto de que cada uno de ellos representa un grupo monofilético (número de especies x número de géneros). Desde luego la monofilía de cada género es sólo una hipótesis de relación. Para ello se propusieron dos vías, en un primer análisis se utilizó el índice de Shannon-Wiennner (Moreno, 2001).

$$H = - \sum_{i=1}^n p_i \ln p_i$$

Donde “n” es el número de especies encontradas, en cada uno de los pisos altitudinales, y los valores de pi se obtuvieron dividiendo el número de especies de cada género entre “n”. Los valores de diversidad se graficaron en secuencia altitudinal. En un segundo análisis se propuso una fórmula  $D = s/g$ , número de especies entre número de géneros presentes en cada intervalo de elevación, luego cada valor obtenido se dividió entre el valor más alto para obtener un intervalo comparativo de 0 a 1. Los valores obtenidos se graficaron en secuencia altitudinal.

La diversidad espacial (diversidad  $\beta$ ) de escarabajos fitófagos entre cada uno de los intervalos de altitud se midió como disimilitud con los valores de los coeficientes de Jaccard (1-Jclásico) y Sørensen (1-Sclásico), restados a 1. Estos coeficientes clásicos se basan en datos de incidencia (ausencia/presencia) (Jaccard, 1912; Magurran, 1988), al emplear ambos coeficientes nos permite contrastar los resultados ya que Sørensen pondera el número de especies compartidas, también se emplearon coeficientes basados en Jaccard y Sørensen (1-Jmod. y 1-Smod.) modificados por Chao et al. (2005), los cuales incorporan datos de abundancia, involucrando así la estimación de las especies no vistas. Estos últimos disminuyen sustancialmente el sesgo debido a la diferencia entre muestras de distintos tamaños, ya que consideran la posibilidad de que haya especies no muestreadas (no vistas) debido a su rareza local intrínseca y que, por ello, estén ausentes en alguna de las muestras, debido a error de muestreo. En este caso la diversidad beta representa una medida de reemplazo, de acuerdo con Koleff (2005), donde la biota de una unidad biogeográfica será

taxonómicamente más homogénea (internamente) respecto a otras biotas de unidades adyacentes (Ruggiero y Ezcurra, 2003).

Es por eso que se construyó una matriz cuadrática con datos de número de especímenes capturados, las filas corresponden a las morfoespecies y las columnas a cada piso altitudinal (a partir del Apéndice 1). Después, a partir de esta matriz se calcularon los valores de similitud de Jaccard y Sørensen, clásicos y modificados con la opción 'shared-species' incluida en el programa EstimateS 8.2 (Colwell, 2009). Se construyeron fenogramas por medio de la técnica de ligamiento promedio ponderado (weighted-average) a partir de una matriz de disimilitud, calculada para los cuatro coeficientes previamente mencionados. Los dendogramas facilitaron la visualización del patrón de diversidad espacial que se presenta a través del gradiente en estudio y se localizaron los límites más altos de reemplazo de especies de piso altitudinal a otra.

Para identificar los componentes bióticos que conforman la fauna de escarabajos fitófagos del área en estudio y reconocer aquellos taxones que caractericen los patrones de distribución propuestos por Halffter (1964, 1976, 1987, 2003), se empleó el análisis de parsimonia de endemismos (PAE) (Morrone, 1994) en su variante análisis de parsimonia de endemismos con eliminación progresiva de caracteres (PAE-PCE) propuesta por Luna et al. (2000) y García-Barros et al. (2002). Esta técnica relaciona dos o más áreas (análogas a taxones) por compartir taxones (análogos a caracteres) de acuerdo con la solución más parsimoniosa, como en los análisis cladísticos. Luego de aplicar un primer PAE se eliminan los taxones que resultaron sinendémicos (Corona et al. 2007), es decir, taxones (p. ej. géneros, especies) que sustentan clados biogeográficos, ya sean grupos de localidades, áreas o, en este caso, intervalos altitudinales. Después se analiza nuevamente la matriz reducida para observar si existen nuevos taxones que sustenten nuevos agrupamientos. Este procedimiento se repite hasta que no resulten nuevos clados y los valores de longitud de los cladogramas no varíen así como sus coeficientes de consistencia y retención.

Esta técnica es capaz de identificar tendencias o patrones de homología biogeográfica ensombrecidas por otros patrones, esto es ideal en zonas donde la biota presenta orígenes mixtos. Para ello, se construyó una matriz de ausencia (0) y presencia (1) de taxones en

cada piso altitudinal (a partir del Apéndice 1). El análisis se realizó a nivel genérico, incluyendo sólo los taxones identificados hasta este nivel.

Se agregaron dos grupos de referencia (operativamente como faunas externas) a la matriz, el primero (IZPO) contiene los géneros presentes en la Sierra Nevada (Parque Nacional Izta-Popo Zoquiapan), como representantes de una fauna predominantemente septentrional y particularmente neártica (Halffter, 2003). Para ello solo se incluyeron a los insectos presentes en IZPO que se encuentran por arriba de los 2800 de elevación (ver Apéndice 2); el otro grupo contiene a los géneros presentes en el Cerro del Tepehuaje (Tepehuaje) (<400 msnm), localizado en la provincia de la Costa del Pacífico (Espinosa et al. 2000), considerada parte de una entomofauna típicamente neotropical (Morrone, 2001). El material entomológico de las faunas externas forma parte la CCFEZ-Z.

La matriz fue analizada con WINCLADA 1.00.08 (Nixon, 2002) con la asociación de NONA 2.0 (Goloboff, 1993), empleando una búsqueda heurística con 1000 repeticiones. Para enraizar el árbol se codificó una fila más con ceros. Así también, se utilizó información adicional de la distribución geográfica disponible de los géneros para identificar el patrón al que pertenece cada uno de ellos (Blackwelder, 1946; Furth, 2006; Moldenke, 1970; Staines, 2012; Borowiec y Świątojańska, 2012; Tiape-Gómez Y Savini, 2001; Gómez-Zurita, 2005; Flowers, 2000; Riley et al., 2003; Nadein, 2012; Balsbaugh, 1966; Bechyne, 1952; Krysan, 1999; Monné y Bezark, 2011).

## RESULTADOS

### *Diversidad alfa.*

Se obtuvo una muestra total de 4,629 especímenes que pertenecen a 500 morfoespecies de escarabajos fitófagos incluidos en 197 géneros. Se observó que la riqueza varía de 18 a 300 morfoespecies a lo largo del gradiente. La mayor riqueza corresponde al piso 1201-1400 con 300 morfoespecies (Fig. 2), disminuyendo sucesivamente en ambos sentidos del gradiente. Los intervalos inmediatos (1001-1200 y 1401-1600) presentaron un número similar de especies entre sí 149 y 143 respectivamente, observando una tendencia clara hacia la disminución de la riqueza conforme aumenta la altitud. La menor riqueza se presentó en el intervalo 2201-2400. La riqueza en relación con el incremento de altitud mostró un patrón en forma de curva acampanada asimétrica (Fig. 2). Este comportamiento de la riqueza se mantiene aún con los valores estimados mediante los coeficientes de Chao1 y sus intervalos de confianza.

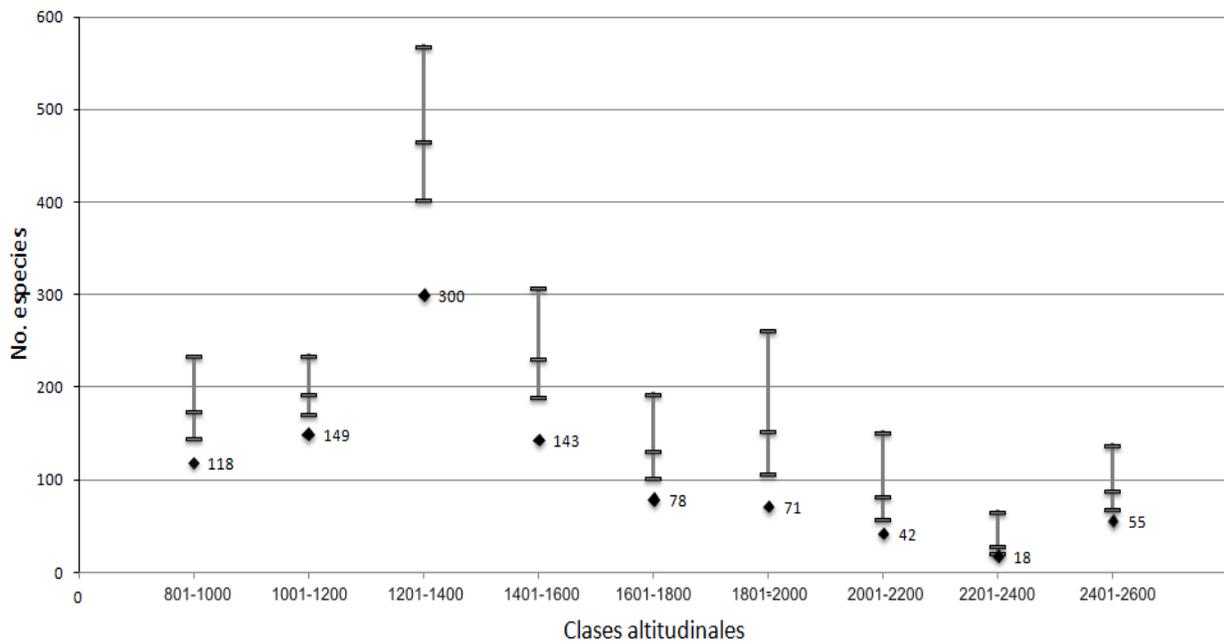


Figura 2. Riqueza de especies y valores de la estimación de la riqueza de Chao<sub>1</sub> con intervalos de confianza (+/-0.95%). Las líneas y sus marcas representan la riqueza estimada con límites superiores e inferiores. Los rombos indican los valores observados de riqueza en cada intervalo altitudinal.

La riqueza estimada (Chao1) para cada una de los pisos altitudinales (Fig. 2) nos da un marco de referencia, el cual nos indica que las muestras de cada uno de los pisos altitudinales están representados por arriba del 50% de la riqueza estimada, con excepción del piso 1801-2000 (46.4%). En el piso 1001-1200 se obtuvo el mayor porcentaje de morfoespecies observadas, en relación con las estimadas (78%).

El piso que mostró la mayor diversidad taxonómica (filogenética) fue el 1201-1400, el cual mantiene el mismo patrón que sigue la diversidad  $\alpha$ , de acuerdo con los valores de Shannon (Fig. 3). La diversidad taxonómica calculada como la relación de número de géneros por número de especies produjo un patrón equivalente. En ambos casos, los análisis de diversidad filogenética encontraron que hay una estrecha relación entre la riqueza de especies y el número de linajes (géneros) presentes en cada piso, dentro del área de estudio.

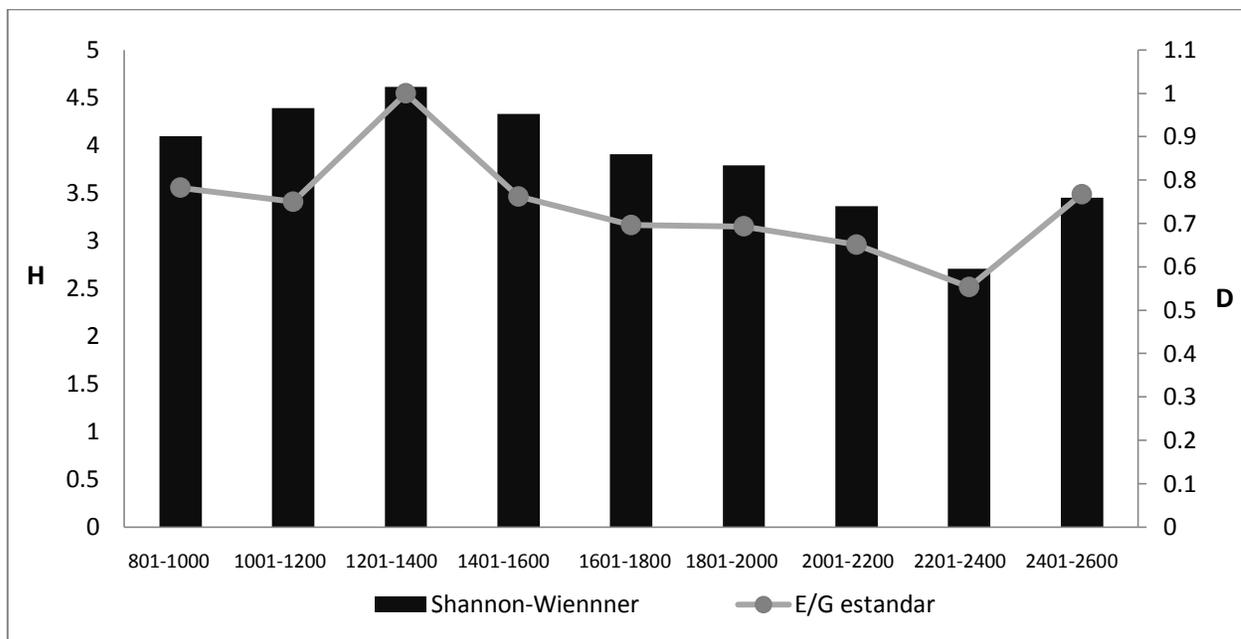


Figura 3. Diversidad taxonómica, indicada por los valores del índice de Shannon-Wiennner ( $H'$ ) y la proporción de número de géneros por número de especies ( $D$ ).

### ***Diversidad beta.***

A lo largo del gradiente altitudinal, se identificaron cambios sucesivos en la composición de especies de un piso a otro, revelando una alta heterogeneidad a lo largo del gradiente. Esto se sustenta por los coeficientes y sus variantes (Cuadro 2) utilizados para determinar la sustitución de especies. Ahí se observa una tendencia similar, tanto para los índices clásicos, como con los modificados. El menor reemplazo se da entre unidades adyacentes de niveles inferiores (801-1000 vs 1201-1400), donde se observa que el mayor reemplazo de escarabajos fitófagos se da entre los pisos más distantes, como en el caso de los intervalos 1001-1200 vs 2201-2400.

En general, existe un aumento escalonado en la sustitución de especies entre intervalos contiguos (Cuadro 2). El reemplazo es más evidente a partir de los 1601 msnm, pero se observó una tendencia general de disminución de especies conforme aumenta la altitud. Observando la disimilitud entre pisos altitudinales vecinas, la diversidad beta es más elevada entre los pisos superiores a los 2,000 msnm, en comparación con lo que sucede entre los pisos inferiores. Este patrón es evidente, observando que existe una fuerte correlación entre la elevación y los valores de reemplazo entre pisos vecinos reconociendo tendencias similares tanto para;  $1-J_{\text{mod.}}$  ( $R^2 = 0.835$ ),  $1-S_{\text{mod.}}$  ( $R^2 = 0.8313$ ) y en menor medida  $1-J_{\text{clásico}}$  ( $R^2=0.6403$ ) y  $1-S_{\text{clásico}}$ ; ( $R^2 = 0.6293$ ) (Fig. 4). La diversidad beta se incrementa con la elevación, esto sugiere que la biota de escarabajos fitófagos de montaña es sumamente distinta a la de altitudes menores. En ninguno de los casos la sustitución de las especies alcanza el 100%.

Los análisis de conglomerados generados a partir de los cuatro índices utilizados (Fig. 5) reconocen, en general, dos entomofaunas con relaciones bióticas bien definidas, excepto para el coeficiente  $1-J_{\text{clásico}}$ . La diferencia más evidente entre las estructuras de agrupamiento generadas por los coeficientes clásicos y los modificados (Fig. 5) consiste en que los mismos forman un subgrupo independiente de entomofauna transicional, contenida entre los 1,600 a 2,000 m de elevación, mientras que los segundos descomponen este grupo y ligan a ambos pisos altitudinales (1601-1800 y 1801-2000) de manera sucesivamente escalonada al grupo de distribución altitudinal más baja (Fig. 5 c y d). Con los coeficientes

modificados el grupo A contiene un subconjunto ( $A_2$ ) de especies que se distribuye entre los 801 a los 1600 msnm. El grupo  $A_1$  sería más inclusivo conteniendo al  $A_2$  y a los dos siguientes intervalos (1601- 1800 y 1801-2000).

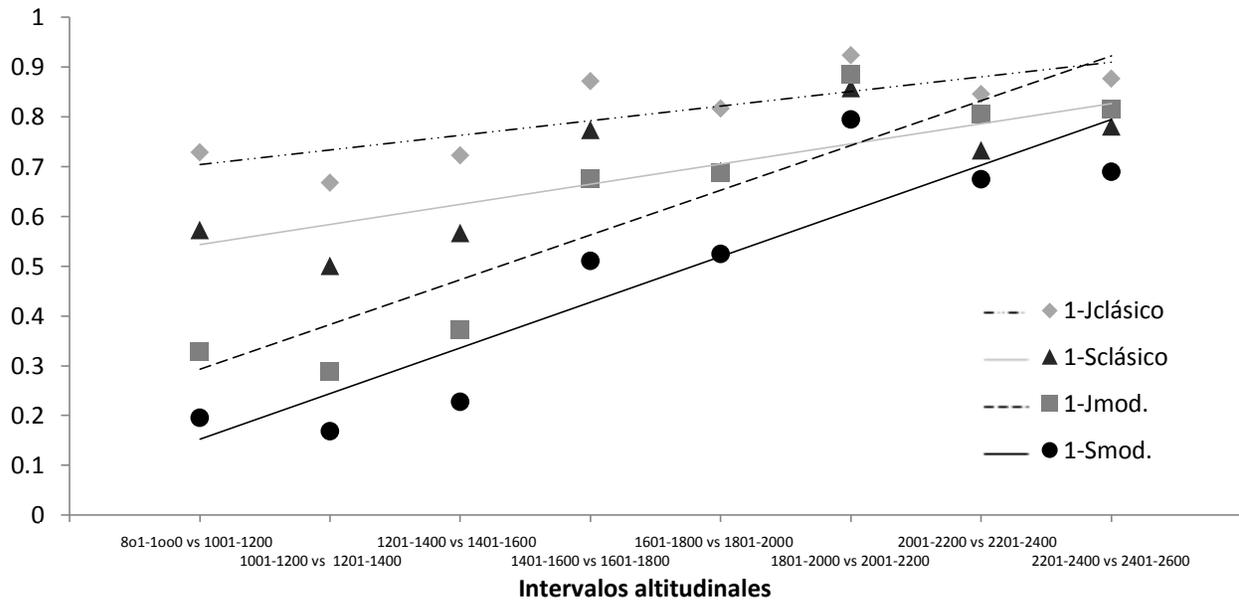


Figura 4. Patrones de correlación entre disimilitud y el incremento de elevación.

En todos los análisis, a partir de los 2,000 m de elevación se obtiene el mayor reemplazo de especies, donde los intervalos superiores (2,001 a 2,600 msnm) forman otro conjunto faunístico (grupo B) bien diferenciado, pero con un elevado reemplazo entre los intervalos que lo constituyen. Esta fauna puede ser definida como típica de las zonas templadas a frías del área de estudio. Mediante el coeficiente de  $1-S_{clásico}$ , el subgrupo  $A_2$  se forma con el 30% de disimilitud mientras el  $A_1$  lo hizo al 70%. En el caso de los coeficientes modificados ( $1-J_{mod}$ ,  $1-S_{mod}$ ) se aprecia una mejor definición de las relaciones bióticas disminuyendo las distancias de unión en los grupos, donde el grupo  $A_2$  es definido por una disimilitud menor al 50% ( $1-J_{mod}=0.47$ ;  $1-S_{mod}=0.31$ ) y el grupo  $A_1$  se definió de acuerdo con  $1-J_{mod}$  a una distancia del 70% y un 55% en el caso de  $1-S_{mod}$ .

Cuadro 2. Valores de disimilitud a partir del coeficiente de Jaccard y Sørensen clásicos (a) y modificados (b) entre cada uno de los intervalos altitudinales estudiados en las Sierras de Taxco-Huautla. Se encierran en líneas oscuras los valores de unidades contiguas utilizados en la elaboración de la figura 4.

| <b>a</b>  |          |           |           |           |           |           |           |           |           | <b>1-J<sub>clásico</sub></b> |
|-----------|----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|------------------------------|
|           | 801-1000 | 1001-1200 | 1201-1400 | 1401-1600 | 1601-1800 | 1801-2000 | 2001-2200 | 2201-2400 | 2401-2600 |                              |
| 801-1000  | 0        | 0.729     | 0.752     | 0.751     | 0.874     | 0.92      | 0.947     | 0.985     | 0.952     |                              |
| 1001-1200 | 0.573    | 0         | 0.668     | 0.708     | 0.848     | 0.866     | 0.956     | 0.988     | 0.943     |                              |
| 1201-1400 | 0.603    | 0.501     | 0         | 0.723     | 0.868     | 0.872     | 0.951     | 0.981     | 0.94      |                              |
| 1401-1600 | 0.602    | 0.548     | 0.567     | 0         | 0.872     | 0.837     | 0.937     | 0.975     | 0.935     |                              |
| 1601-1800 | 0.776    | 0.736     | 0.767     | 0.774     | 0         | 0.817     | 0.938     | 0.968     | 0.944     |                              |
| 1801-2000 | 0.852    | 0.764     | 0.774     | 0.72      | 0.691     | 0         | 0.924     | 0.953     | 0.895     |                              |
| 2001-2200 | 0.9      | 0.916     | 0.906     | 0.881     | 0.883     | 0.858     | 0         | 0.846     | 0.817     |                              |
| 2201-2400 | 0.971    | 0.976     | 0.962     | 0.95      | 0.937     | 0.91      | 0.733     | 0         | 0.877     |                              |
| 2401-2600 | 0.908    | 0.892     | 0.887     | 0.879     | 0.895     | 0.81      | 0.691     | 0.781     | 0         |                              |

**1-S<sub>clásico</sub>**

| <b>b</b>  |          |           |           |           |           |           |           |           |           | <b>1-J<sub>mod.</sub></b> |
|-----------|----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|---------------------------|
|           | 801-1000 | 1001-1200 | 1201-1400 | 1401-1600 | 1601-1800 | 1801-2000 | 2001-2200 | 2201-2400 | 2401-2600 |                           |
| 801-1000  | 0        | 0.328     | 0.368     | 0.54      | 0.672     | 0.799     | 0.849     | 0.981     | 0.819     |                           |
| 1001-1200 | 0.196    | 0         | 0.289     | 0.424     | 0.693     | 0.744     | 0.911     | 0.996     | 0.928     |                           |
| 1201-1400 | 0.225    | 0.169     | 0         | 0.372     | 0.64      | 0.549     | 0.837     | 0.978     | 0.904     |                           |
| 1401-1600 | 0.37     | 0.269     | 0.228     | 0         | 0.677     | 0.712     | 0.786     | 0.942     | 0.912     |                           |
| 1601-1800 | 0.506    | 0.53      | 0.471     | 0.511     | 0         | 0.688     | 0.932     | 0.974     | 0.93      |                           |
| 1801-2000 | 0.665    | 0.592     | 0.378     | 0.552     | 0.525     | 0         | 0.886     | 0.908     | 0.77      |                           |
| 2001-2200 | 0.737    | 0.836     | 0.72      | 0.648     | 0.873     | 0.795     | 0         | 0.806     | 0.716     |                           |
| 2201-2400 | 0.963    | 0.991     | 0.957     | 0.89      | 0.95      | 0.832     | 0.675     | 0         | 0.816     |                           |
| 2401-2600 | 0.693    | 0.866     | 0.825     | 0.838     | 0.869     | 0.626     | 0.558     | 0.69      | 0         |                           |

**1-S<sub>mod.</sub>**

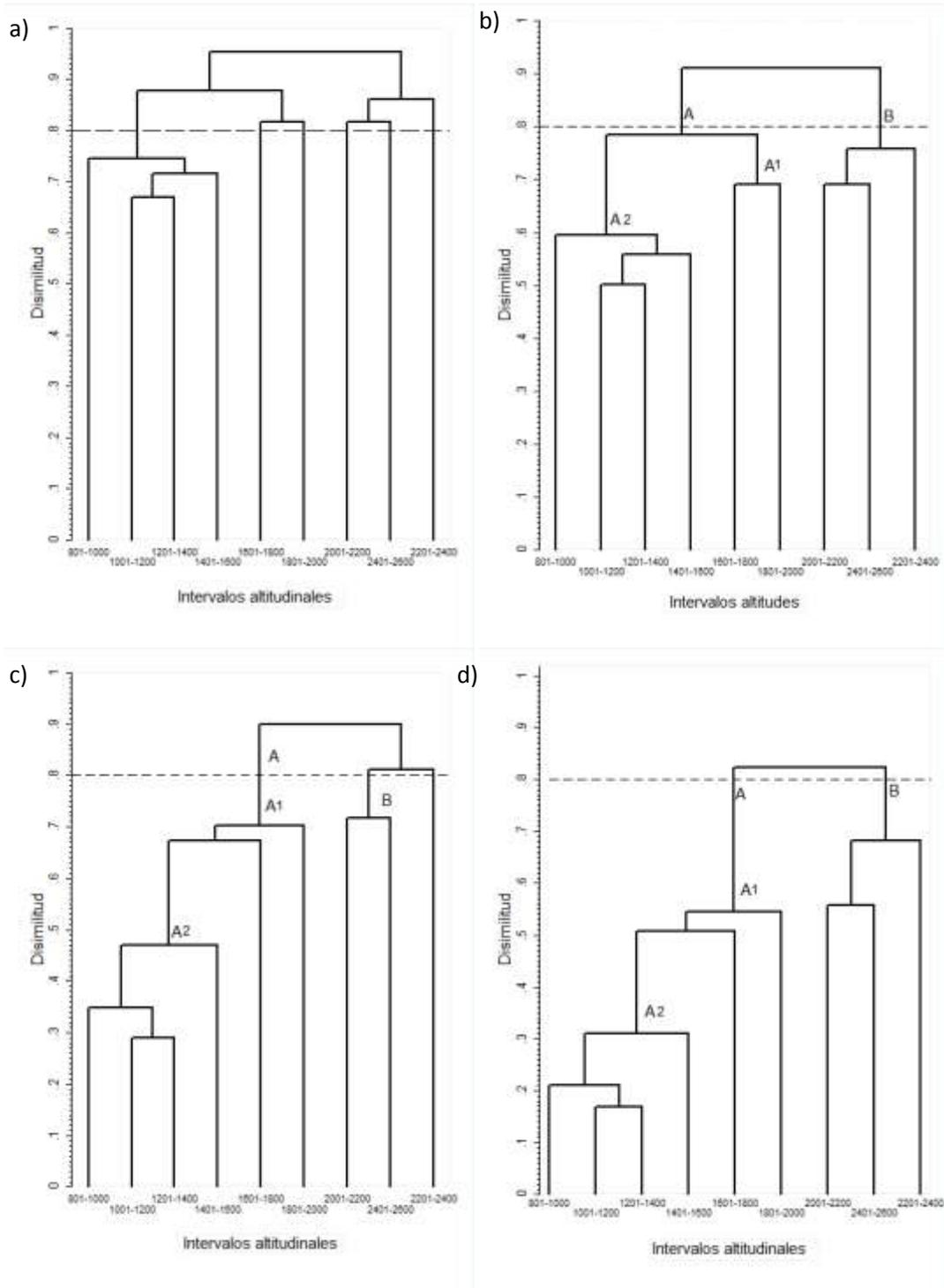


Figura 5. Dendrogramas de disimilitud generados a partir del análisis de cluster entre los intervalos altitudinales y cuatro coeficientes distintos; a) 1-Clásico, b) 1-Sclásico, c) 1-Jmod., d) 1-Smod.

El 50.4% de las especies están presentes en sólo uno de los pisos, lo que se podría relacionar con sus afinidades ecológicas individuales y con la alta heterogeneidad característica del gradiente. Dentro de la fauna tropical (800 a 2,000 msnm), el piso 1201-1400 presentó el mayor número de morfoespecies particulares (37%). Mientras que en la fauna templada, el intervalo 2201-2400 msnm contó con siete morfoespecies exclusivas, correspondiendo al 39% del total registrado para este piso. El intervalo 2401-2600 msnm mostró la mayor proporción de especies únicas (42%).

Dentro del gradiente estudiado, el comportamiento a nivel de género que se observa en las Sierras de Taxco-Huautla muestra una estructura jerárquica, indicándonos el arreglo natural de la distribución altitudinal de los géneros. A lo largo de ese gradiente se reconoce un patrón de amplitud altitudinal sucesivamente anidado (Figura 6), donde se identifican cuatro bloques (Figura 6). El bloque I, incluye 68 géneros que se distribuyen diferencialmente, a partir de los 800 m de elevación y hasta los 2,600 m. El bloque II está conformado por 30 géneros que se distribuyen a partir de los 1,200 y hasta los 2,600. El bloque III incluye a un conjunto de 29 géneros que se distribuyen a partir de los 1,400. Mientras que el bloque IV muestra un comportamiento inverso con géneros que se extienden diferencial y sucesivamente de mayor a menor altitud. Este grupo está integrado por siete géneros presentes desde los 2,600 hacia abajo, alcanzando los 1,600 msnm.

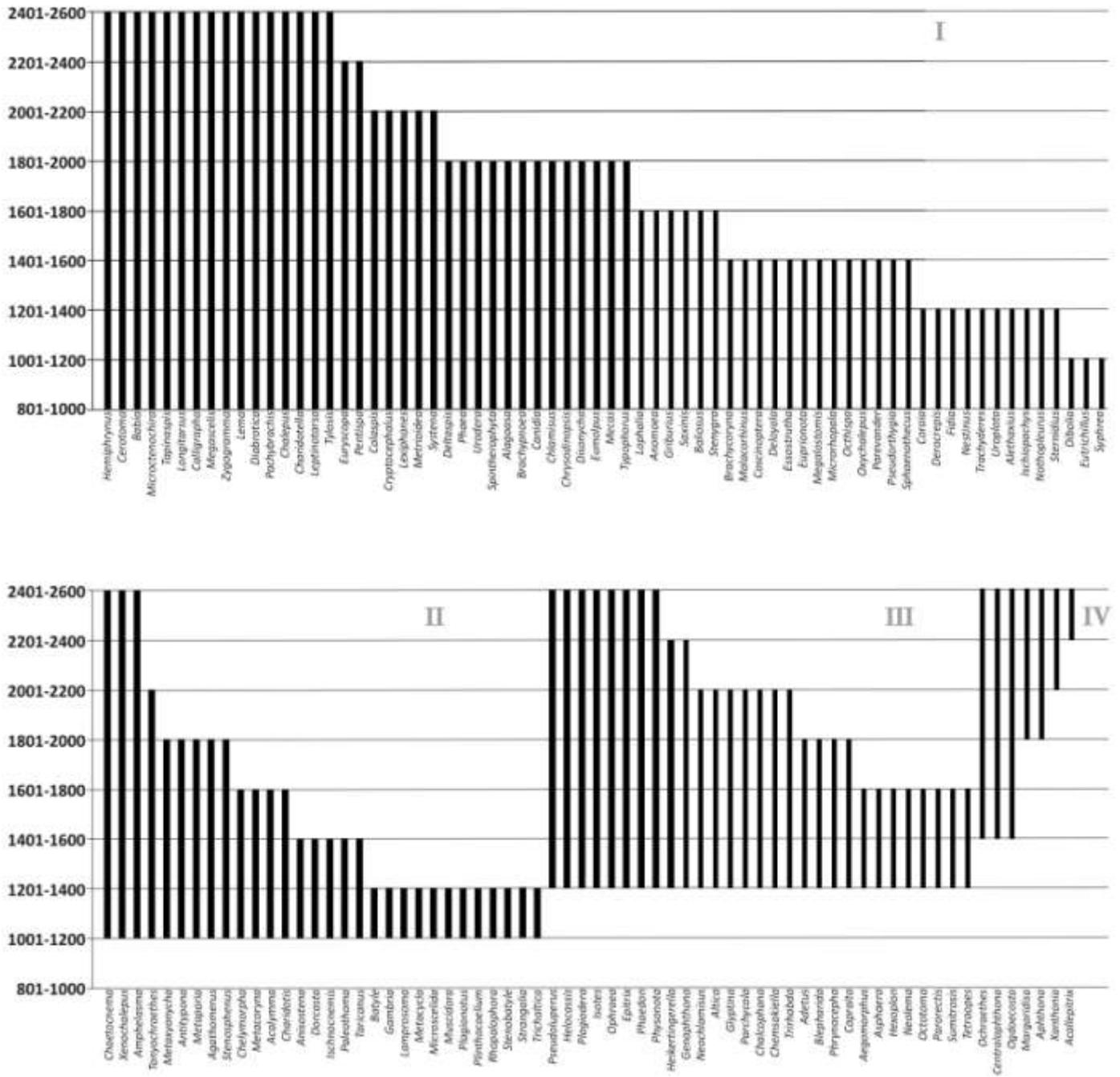


Figura 6. Amplitud de distribución altitudinal de los géneros de escarabajos fitófagos en el gradiente estudiado dividido en bloques.

### ***Componentes bióticos.***

En el PAE-PCE. Se obtuvieron dos cladogramas informativos (Fig. 7). En un primer análisis se obtuvo sólo un árbol más parsimonioso (Fig. 7a; L=369, Ci= 53 y Ri= 52), donde se reconocen cuatro géneros (*Diabrotica*, *Longitarsus*, *Pachybrachis* y *Zygogramma*) de amplio espectro ecológico y que tienen especies a lo largo de prácticamente todo el gradiente, incluyendo a las dos faunas de referencia, tanto a la neártica (IZPO), como a la neotropical (Tepehuaje), con excepción del intervalo 2201-2400. Esta exclusión podría ser resultado de la falta de muestreo. En un clado anidado en el anterior se agrupan las faunas de referencia IZPO y Tepehuaje junto con las de los pisos altitudinales por abajo de los 2,000 m, este clado está sustentado por cuatro géneros (*Acalymma*, *Brachypnoea*, *Disonycha* y *Saxinis*).

Los dos cladogramas subsecuentes se pueden considerar neotropicales. Un primer grupo está sustentado por cinco géneros (*Alagoasa*, *Canidia*, *Chlamisus*, *Spintherophyta* y *Typophorus*) los cuales se distribuyen desde la parte baja (Tepehuaje) hasta los 2,000 m. Un segundo grupo anidado en el clado anterior se forma por compartir siete géneros (*Brachycoryna*, *Deloyala*, *Essostrutha*, *Malacorhinus*, *Megalostomis*, *Microrhopala* y *Oxychalepus*), los cuales restringen su distribución a tierras bajas, no más arriba de los 1,600 m, lo que implica una estrecha relación con la entomofauna típicamente tropical del Tepehuaje.

En un segundo análisis, fueron eliminados los géneros que en la primer corrida de datos resultaron sinendémicos, esto dio como resultando dos árboles igualmente parsimoniosos (pasos 238, Ci=41, Ri=44), con los cuáles se construyó un árbol de consenso estricto (Fig. 7b) de 246 pasos de longitud, Ci=40 y Ri=41.

Este análisis reconoció seis géneros (*Chalepus*, *Charidotella*, *Euryscopa*, *Lema*, *Leptinotarsa* y *Tylosis*) de amplia distribución y otro grupo de ocho géneros (*Babia*, *Cerotoma*, *Colaspis*, *Cryptocephalus*, *Lexiphanes*, *Megascelis*, *Microctenochira* y *Tapinaspis*) que sólo se encuentran ausentes en el piso 2201-2400, así como del área IZPO. Ahí se observa también un clado anidado que incluye los pisos altitudinales desde los 801

msnm y que no sobrepasa los 2,000 msnm. Este clado está sustentado por seis géneros (*Baliosus*, *Chrysodinopsis*, *Eumolpus*, *Mecas*, *Phaea* y *Stenygra*).

Por medio del PAE-PCE no fue posible identificar el patrón que siguen algunos géneros como *Xanthonia* y *Aphthona*, los cuales restringen su presencia a la parte superior del gradiente (1801-2600) considerándose por ello de relación septentrional.



## DISCUSIÓN

### *Diversidad alfa.*

El patrón de curva asimétrica, mostrado por la diversidad alfa y la diversidad filogenética, indica que el patrón de heterogeneidad ambiental no está relacionado directamente con la elevación. La mayor diversidad observada en altitudes intermedias del gradiente (1201-1400) disminuye asimétricamente hacia mayor y menor altitud. Este es uno de los patrones geográficos de la riqueza de especies más comúnmente reconocido en varios taxones, en distintas regiones (citas en Rahbek, 1995 y Olson 1994). A este patrón se le ha reconocido y denominado como 'efecto del dominio medio' (Colwell y Lees, 2000, Colwell *et al.*, 2004), el cual ha sido explicado por la inflexión de condiciones ecológicas favorables tanto para especies de ambientes templados, como de tropicales. Así, en el gradiente de las Sierras Taxco-Huautla la elevada riqueza de especies y géneros en las elevaciones medias es resultado del traslape de los dos ensambles de especies vecinas (1001-1200 y 1401-1600). Para explicar los puntos de mayor riqueza, han sido empleados distintos factores como el clima, entre ellos, los niveles de precipitación y la energía que reciben los productores y la heterogeneidad topográfica (Rahbek, 1995). De igual manera, los límites inicialmente pudieron darse por fronteras ambientales históricas, propias de cada taxón (Colwell y Hurtt, 1994).

En la ZTM se han encontrado tendencias similares con otros taxones (Llorente, 1983; Monteaguado-Sabaté *et al.*, 2001). En el caso de mariposas se ha identificado que la mayor riqueza se encuentra en altitudes menores, entre los 500 a los 1,000 msnm. A partir de este intervalo, la riqueza disminuye hacia ambos sentidos (Llorente, 1983; Monteaguado-Sabaté *et al.*, 2001). En estudios con escarabajos coprófagos se presenta una relación negativa entre la riqueza y el aumento de la altitud (Martin-Piera y Lobo, 1993; Halffter *et al.*, 1995; Lobo y Halffter, 2000; Escobar *et al.*, 2007) relacionada con los Scarabaeinae neotropicales. La misma relación se observa con otros grupos taxonómicos como plantas, roedores y en general para mamíferos (Sánchez-González y López-Mata, 2005; Sánchez-Cordero, 2001; Monteaguado-Sabaté y León-Paniagua, 2002). Este tipo de patrones se han

explicado en función de los procesos evolutivos del área (Nelson y Platnick, 1981), pero con efectos diferenciales dentro de cada grupo taxonómico en particular, lo que subraya la importancia del grupo taxonómico y la heterogeneidad ambiental. Por ello, es necesario desarrollar un mayor número de estudios que incorporen las estimaciones de diversidad, como propiedad estructural de la comunidad, incorporando la altitud, con el fin de mejorar nuestra comprensión acerca de cuáles son los factores y procesos que están realmente involucrados en la producción y mantenimiento de la biodiversidad (García-López et. al., 2012)

La disminución de la riqueza, a partir de los 1,801 msnm, podría ser explicada como el producto de un muestreo sesgado. Sin embargo, la estimación de la riqueza esperada mediante el estimador de  $Chao_1$  (Fig. 2) nos permite reconocer que la tendencia a la disminución del número de especies, a partir del nivel referido es consistente. Esta tendencia puede ser el producto de la suma de los cambios ambientales relacionados con el aumento de la elevación, como la disminución de la temperatura, precipitación, disminución en la presión de los gases atmosféricos, aumento en la velocidad del viento y un aumento de la radiación, así como la disminución en la complejidad estructural del hábitat de los insectos (ver Hodkinson, 2005). En general, el aumento de la altitud y la disminución en la heterogeneidad de hábitat se asocia con la disminución de la riqueza de plantas (Sánchez-González y López-Mata, 2005), donde particularmente se ven afectados los escarabajos fitófagos al disminuir el número de plantas que les sirven como huésped (Hodkinson, 2005). Asimismo, la disminución del área y la forma misma de la montaña puede aumentar el aislamiento, lo que se reflejaría también en una tasa de colonización más baja y tasas de extinción más altas (MacArthur y Wilson 1967; Rahbek 1995; Lobo y Halffter, 2000).

La estructura de los ensambles que se forman como resultado de la heterogeneidad, resultan de los cambios ambientales correlacionados con la elevación, pero también por la evolución en espacio y tiempo (Halffter y Moreno, 2005). Así como varios linajes de plantas han sido capaces de establecerse en un determinado espacio geográfico, también han influenciado el número de taxones de fitófagos presentes en un sitio.

### ***Diversidad Beta.***

Desde una perspectiva macroecológica los patrones de diversidad  $\beta$  a lo largo de gradientes altitudinales reflejan las diferencias de los procesos ecológicos que están activos en el gradiente, debido a la complejidad estructural del hábitat. (Arita y Rodríguez, 2004). La historia del área es un factor importante para entender los patrones de sustitución de especies en un gradiente. En Las Sierras de Taxco-Huautla el ensamble de escarabajos fitófagos, es el resultado de la superposición de cuatro componentes bióticos con su propia historia biogeográfica, que ha marcado los aspectos ecológicos de los integrantes de dichos componentes (Halffter, 1964, 1976, 1987, 2003), lo que ha permitido que altitudinalmente cada uno de los componentes bióticos encuentre su límite, de acuerdo al tiempo en que han permanecido en el área (Halffter, 2003).

En el gradiente estudiado el reemplazo de especies entre intervalos vecinos de 200 m reconocen cambios en la composición de especies de la entomofauna fitófaga, los cuales se encuentran bien definidos de un piso altitudinal a otro. Sin embargo, ese cambio no es uniformemente gradual, existe un reemplazo más marcado a partir del intervalo de los 2,000 m, a partir de ese nivel se forman dos grupos faunísticos bien diferenciados de escarabajos fitófagos en las Sierras de Taxco-Huautla (Fig. 5 b, c y d). El primer grupo se limita a las tierras bajas, donde existe un claro predominio de selva baja caducifolia propia de zonas de régimen climático cálido, con un régimen de lluvias muy marcado y pérdida de hojas durante gran parte del año (Rzedowski, 2006), donde la permanencia de los escarabajos fitófagos podría estar en función de cómo se adecuan o sincronizan a las condiciones ambientales y nutricionales (Shapiro, 1974). El segundo grupo corresponde a la parte superior de los 2,000 msnm donde predominan los bosques templados subhúmedos.

Los coeficientes de similitud–disimilitud modificados revelaron la diferenciación de las dos faunas con mayor claridad, debido a su mayor sensibilidad a los cambios en las abundancias relativas totales de especies compartidas, así como a la proporción de especies raras o infrecuentes (Chao *et al.*, 2005). En la zona de estudio se observa con claridad una tendencia a la rareza de escarabajos fitófagos, ya que el 50% de las especies estuvo representado por un solo individuo o dos. Es probable que las especies raras que están

presentes en un piso determinado y ausentes en pisos vecinos a éste, estén realmente presentes en ambos y que su aparente ausencia se deba a falta de muestreo. Debido a que los índices de similitud desarrollados por Chao *et al.*, (2005) buscan corregir este efecto, el reemplazo entre los pisos vecinos se modifican marcadamente. Esto revela que existe un gran número de especies raras o infrecuentes entre cada piso de elevación que han quedado fuera del inventario, ya sea debido a falta de muestreo o por la naturaleza misma de las especies que les son comunes a dos unidades. En cambio, este efecto no se observa entre las unidades más alejadas entre sí, ya que entre los extremos no se comparten ni las especies raras, ni las abundantes, lo que demuestra que las especies de las faunas de pisos inferiores son muy diferentes a la de altitudes superiores. Este cambio es más evidente al sobrepasar los 2,000 m de elevación.

Con base en lo anterior, se podría proponer la hipótesis de que la alta diversidad  $\beta$  observada entre los pisos más elevados estaría relacionada más con la pérdida de especies que con los cambios en la composición taxonómica (Fig. 2). Sin embargo, también es cierto que las faunas de las elevaciones superiores están conformadas por grupos de especies que pertenecen a géneros muy diferentes, y con relaciones biogeográficas históricas muy distintas (ver Fig. 6).

Si el reemplazo de las especies es abrupto y constante, la presencia de las especies no sería independiente de la presencia de otras, debido al efecto denominado por Teborgh (en Ruggiero 2003) “exclusión por repulsión”, donde destaca que las especies congénicas tienden a tener distribuciones mutuamente excluyentes, lo que produce un desplazamiento de una de las especies hacia los extremos del gradiente, delimitadas mutuamente dentro de su óptimo geográfico. A lo largo del gradiente estudiado se presentan géneros con un intervalo amplio de distribución (Fig. 6), pero se representa ahí el recuento de las especies por género que lo conforman. Sin embargo, las figuras. 2 y 3 si representan que el incremento de especies coincide con el incremento del número de géneros, lo cual es congruente con el efecto de exclusión por repulsión.

También es cierto que las capacidades de las especies para establecerse en un amplio intervalo de condiciones ambientales son más reducidas para las especies típicamente

neárticas que para las tropicales. Esto puede ser considerado como una deformación reciente de los patrones histórico-ambientales de la distribución de las especies, producida por la tendencia a la tropicalización del clima, en tiempos recientes, particularmente en los organismos ectotermos tropicales como los insectos, se han observado alteraciones en su distribución, siendo más evidentes en aquellos que habitan tierras bajas (Larsen *et al.* 2011). En España, comunidades de mariposas en un periodo aproximado de 40 años han ascendido en su distribución 290 m (Wilson *et al.* 2007).

La sustitución de especies es aparentemente constante, bajo la observación de que el 40% de las especies que se encuentran por arriba de los 2,000 msnm no son compartidas entre pisos altitudinales. En ese sentido, Koleff y Gaston (2002) han demostrado que la sustitución espacial de las especies es independiente de la riqueza global de una región.

En trabajos previos, Monteaguado-Sabaté *et al.* (2001) identificaron que en la Sierra Madre del Sur existen tres pisos altitudinales bien diferenciados, de acuerdo con la composición de la lepidopterofauna, uno abarca de 250 a 1,000 m, otro de 1,200 hasta los 1,800 m y otro más de los 1,800 a 2,000 m en adelante; similar a lo encontrado en el presente estudio (Fig. 5). Probablemente si se amplía el intervalo de altitud desde el nivel de costa, se observarían las tendencias encontradas con mariposas, ya que en este trabajo no se incluyen los pisos más bajos completos (0 a 800 msnm).

En el trópico costarricense, se ha descrito la existencia de una fauna independiente de la familia Melolonthidae desde los 1,000 msnm hasta los 1,500 (García-López *et al.* 2012). Esta fauna se comporta de forma análoga a lo observado en este trabajo, con el reconocimiento del subgrupo  $A_2$ , usando el índice  $1-S_{mod}$ . Éste puede definirse como un grupo independiente, de acuerdo con su valor crítico (Fig. 5 d), bajo el criterio propuesto por Sánchez y López (1988): dos o más entidades pertenecen a la misma fauna, por debajo de un valor menor al 0.33 de disimilitud. Así, los dos intervalos superiores incluidos en el subgrupo  $A_1$  (1601-200, ver Fig. 5 d) estarían funcionando como una zona de transición entre las faunas de tierras bajas y de tierras superiores. A lo largo del gradiente altitudinal estudiado se reconoció que existe una alta heterogeneidad, apuntando que existe un gran efecto de la sustitución de especies. Monteaguado-Sabate *et al.* (2001) encontraron que el

reemplazo observado entre pisos de elevación es más marcado que el reconocido en relación con la distancia en un plano horizontal. Esa sería una hipótesis a trabajar con la fauna fitófaga, mediante la incorporación de otras áreas de la Faja Volcánica Transmexicana y de la Costa del Pacífico, como referentes de ambos patrones.

### ***Componentes bióticos.***

En la Sierra de Taxco-Huautla se identificó la presencia de distintos componentes bióticos superpuestos en el gradiente estudiado. La congruencia biogeográfica de la biota, la cual es mostrada en los cladogramas (Fig. 7), es el producto de eventos históricos que han involucrado cambios ambientales. Los componentes bióticos de la ZTM tuvieron orígenes distintos, relacionados con eventos tectónicos y paleoambientales diferentes. Por ello, la relación con el ambiente no explica satisfactoriamente la alta diversidad de especies entre los ensamblajes involucrados a lo largo del gradiente estudiado. Los componentes bióticos, entendidos como grupos de taxones que evolucionaron conjuntamente en el mismo tiempo, espacio y ambiente fueron reconocidos, a pesar de la gran superposición de los distintos componentes sobre el área de estudio, de acuerdo con lo ya propuesto en otros trabajos para otras áreas y con otros grupos (Halffter 1976, 1987; Halffter *et al.*, 1995; Lobo y Halffter 2000). Algunos componentes tienen un patrón de distribución típicamente neotropical, de acuerdo con Halffter (1976, 1987, 2003), tanto de penetración moderna como antigua (Fig. 7, Cuadro 3). La Faja Volcánica Transmexicana representa una marcada influencia sobre la composición de las faunas de las provincias neotropicales, especialmente en lo que le corresponde a Coleoptera (Corona *et al.*, 2007).

El patrón neotropical antiguo en la ZTM se caracteriza por elementos relacionados filogenéticamente con grupos sudamericanos, pero con presencia en dicha zona por largo tiempo, donde se han generado procesos de especiación y la distribución de algunos taxones se da más allá del norte de México (Halffter *et al.*, 1995). El patrón neotropical antiguo puede ser caracterizado por géneros como *Zygogramma*, un taxón americano ampliamente diversificado con 99 especies (Bechyne, 1952), de las cuales solo 12 ocurren más allá del norte de México, en tanto las demás se concentran en Mesoamérica y muestran su mayor diversidad en América del Sur (Riley *et al.* 2003). Así también, *Diabrotica* se

distribuye principalmente en América Central y del Sur ( $\approx 343$  spp), con menor presencia en USA y Canadá, con sólo 11 especies de 354 (Krysan 1999). Un comportamiento similar se observa en otros géneros como *Acalymma*, *Disonycha*, *Saxinis*, *Chalepus*, *Charidotella*, *Euryscopa*, *Babia*, *Cerotoma*, *Colaspis*, *Lexiphanes*, *Megascelis*, *Microctenochira*, *Calligrapha*, *Systema* y *Brachypnoea*, (Blackwelder; 1946; Balsbaugh, 1966; Moldenke, 1970; Flowers, 2000; Tiape-Gómez y Savini, 2001; Riley *et al.* 2003; Gómez-Zurita 2005; Furth, 2006; Staines, 2012; Borowiec y Świętojańska, 2012; Nadein, 2012), todos ellos también se encuentran ampliamente diversificados en América del sur, algunas de sus especies se localizan más allá del sur de los Estados Unidos de Norte América. El amplio espectro de distribución geográfica de estas especies es tan vasto como su distribución altitudinal, la cual abarca un margen mínimo entre los 801-2600 msnm (ver Fig. 7) del gradiente estudiado. Debido a su presencia más antigua en la ZTM, los representantes de este grupo han tenido tiempo suficiente para ampliar su área de distribución tanto en altitud como en latitud.

Cuadro 3. Géneros que caracterizan los patrones y subpatrones de distribución involucrados en el ensamble de escarabajos fitófagos (Cerambycidae\* y Chrysomelidae) en las Sierras de Taxco-Huautla. Incluye el número de especies por región geográfica.

| Patrón                   | Subpatrón           | Género                 | No. de Especies. |        |                 |                 |                   |          |   |
|--------------------------|---------------------|------------------------|------------------|--------|-----------------|-----------------|-------------------|----------|---|
|                          |                     |                        | Total            | México | América Central | América del sur | América del Norte | Antillas | Otros   |
| Neotropical              | Neotropical antiguo | <i>Zygogramma</i>      | 99               | 37     | 9               | 51              | 12                | -        | -   |
|                          |                     | <i>Diabrotica</i>      | 354              | 33     | ?               | ?               | 11                | 16       | -   |
|                          |                     | <i>Acalymma</i>        | 74               | 23     | ?               | ?               | 6                 | -        | -   |
|                          |                     | <i>Disonycha</i>       | 91               | 48     | 22              | 33              | 12                | 18       | -   |
|                          |                     | <i>Saxinis</i>         | 15               | 16     | 2               | 2               | 12                | -        | -   |
|                          |                     | <i>Chalepus</i>        | 84               | 17     | 25              | 64              | 6                 | 4        | -   |
|                          |                     | <i>Charidotella</i>    | 100              | 23     | 13              | 64              | 15                | 11       | -   |
|                          |                     | <i>Euryscopa</i>       | 28               | 13     | 3               | 15              | -                 | -        | -   |
|                          |                     | <i>Babia</i>           | 19               | 10     | 5               | 11              | 2                 | -        | -   |
|                          |                     | <b><i>Cerotoma</i></b> | 33               | 3      | 3               | 29              | 3                 | 4        | -   |
|                          |                     | <i>Colaspis</i>        | 222              | 42     | ?               | ?               | 10                | -        | -   |
|                          |                     | <i>Lexiphanes</i>      | 112              | 23     | 17              | 93              | 6                 | 2        | -   |
|                          |                     | <i>Megascelis</i>      | 65               | 11     | 5               | 51              | 1                 | -        | Hawai 1                                       |
|                          |                     | <i>Microctenochira</i> | 110              | 21     | 27              | 71              | 1                 | 1        | -   |
|                          | <i>Systema</i>      | 90                     | 29               | ?      | ?               | 12              | -                 | -        |   |
|                          | <i>Brachypnoea</i>  | ?                      | 30               | ?      | ?               | 8               | ?                 | -        |   |
|                          | Neotropical moderno | <i>Deloyala</i>        | 9                | 4      | 4               | 4               | 3                 | 1        | -   |
|                          |                     | <i>Megalostomis</i>    | 42               | 10     | ?               | ?               | 3                 | -        | -   |
|                          |                     | <i>Brachycoryna</i>    | ?                | 3      | ?               | ?               | 6                 | ?        | -   |
|                          |                     | <i>Microrhopala</i>    | 17               | 10     | 5               | 2               | 9                 | -        | -   |
|                          |                     | <i>Oxychalepus</i>     | 14               | 4      | 5               | 13              | -                 | -        | -   |
|                          |                     | <i>Alagoasa</i>        | 150              | 39     | ?               | ?               | -                 | -        | -   |
| <i>Spintherophyta</i>    |                     | 71                     | 18               | ?      | ?               | 4               | ?                 | -        |   |
| <i>Typophorus</i>        |                     | 55                     | 9                | 9      | 42              | 2               | 2                 | -        |   |
| <i>Stenygra*</i>         |                     | 12                     | 1                | 1      | 10              | -               | 1                 | -        |   |
| <i>Balius</i>            |                     | 45                     | 7                | 6      | 34              | 2               | -                 | -        |   |
| <i>Chrysodinopsis</i>    | ?                   | 2                      | ?                | ?      | 1               | .               | -                 |          |   |
| <i>Calligrapha</i>       | <80                 | 36                     | ?                | ?      | 11              | -               | -                 |          |   |
| Septentrional            | Paleoamericano      | <i>Aphthona</i>        | 300              | 3      | 21              | 16              | 6                 | 5        | Región Paleártica 130                         |
|                          |                     | <i>Xanthonia</i>       | 27               | 7      | 4               | -               | 11                | -        | China, Tailandia<br>India, Japón,<br>Nepal 10 |
| Mesoamericano de montaña |                     | <i>Mecas*</i>          | 17               | 14     | 2               | -               | 10                | -        | -   |
|                          |                     | <i>Phae*</i>           | 57               | 34     | 24              | 4               | 2                 | -        | -   |
|                          |                     | <i>Malacorhinus</i>    | 25               | 12     | 15              | 1               | 4                 | -        | -   |
|                          |                     | <i>Essostrutha*</i>    | 2                | 2      | 1               | -               | 1                 | -        | -   |
|                          |                     | <i>Canidia*</i>        | 8                | 8      | 1               | 1               | -                 | -        | -   |
|                          |                     | <i>Tapinaspis</i>      | 2                | 1      | 1               | -               | -                 | -        | -   |
|                          |                     | <i>Tylosis*</i>        | 9                | 9      | -               | -               | 4                 | -        | -   |
|                          |                     | <i>Chemsakiella*</i>   | 4                | 3      | -               | -               | 1                 | -        | -   |
| <i>Leptinotarsa</i>      | 41                  | 34                     | 9                | 6      | 12              | -               | -                 |          |   |

El signo de interrogación (?) indica la falta de información sobre la riqueza de especies en la región, el guion (-) se refiere a la ausencia en la región.

Otros géneros sudamericanos muestran una presencia más reciente en la ZTM, como *Stenygra*, que está mayormente diversificado en América del sur y tiene solo una especie que se distribuye de México a Costa Rica (Monné y Bezark, 2011). De igual forma se comporta *Deloyala*, cuya distribución abarca de Texas a Argentina, con *Deloyala fuliginosa*, común en México y gran parte de América del Sur (Borowiec y Świętojańska, 2012). De la misma manera, *Megalostomis*, *Brachycoryna*, *Microrhopala*, *Oxychalepus*, *Alagoasa*, *Spintherophyta*, *Typophorus*, *Baliosus* y *Chrysodinopsis* (Blackwelder, 1946; Moldenke, 1970; Flowers, 2000; Staines, 2012; Nadein, 2012) poseen pocas especies comunes entre América del Sur y México. Estos géneros siguen el patrón de distribución neotropical moderno, presente sólo en la parte baja del gradiente y hasta los 1800 msnm (ver Fig. 7). Con anterioridad se ha observado que la fauna de escarabajos coprófagos reduce sustancialmente la presencia de especies características del patrón neotropical moderno con el incremento de la altitud (Halffter *et al.*, 1995).

Los géneros del patrón paleoamericano septentrional, con sus características de baja diversidad y amplia distribución geográfica y ecológica, diagnosticadas por Halffter (1976, 1987, 2003), existieron en las Sierras de Taxco-Huautla desde antes de la formación del Eje Neovolcánico, cuyo origen ocurre entre el Plioceno y Pleistoceno (Demant, 1978). En cambio, la Sierra de Taxco es una secuencia sedimentaria-volcánica más antigua, la cual se originó en el Eoceno (Alaníz-Álvarez y Nieto-Samaniego, 2005; Figueroa de Contín, 1980), en tanto que la Sierra de Huautla tuvo un origen aún más antiguo, en el Cretácico.

Así, el patrón paleoamericano, tal como predice Halffter (1976, 1987, 2003), presenta una baja diversidad de taxones, pero con una gran valencia ecológica, con excepciones en algunas especies de distribuciones relictuales y con nichos ecológicos muy especializados, mientras que sus congéneres del viejo mundo se encuentran ampliamente diversificados (Halffter 1976). El aislamiento de las Sierras de Taxco-Huautla, luego del vulcanismo asociado con la Faja Volcánica Transmexicana, durante el Plioceno-Pleistoceno, pudo traer como consecuencia la retracción de la fauna conformada por este patrón, por la incursión de especies del componente neotropical moderno, las cuales muestran una marcada penetración de especies en las Sierras de Taxco-Huautla (ver Fig. 6), tanto en tierras bajas, como en altitudes elevadas.

Se identificaron dos géneros que han sido reconocidos como elementos típicamente paleoamericanos septentrionales, uno de ellos, *Aphthona*. Sin embargo, esto podría ser cuestionado por su distribución, ya que, de acuerdo con Blackwelder (1946), este género se encuentra ampliamente distribuido y diversificado (con 42 especies) en América del Sur, América Central y las Antillas (neotrópico). Sin embargo, Furth y Savini (1996) ponen en duda la asignación taxonómica de las especies sudamericanas a éste. *Aphthona* es un género ampliamente diversificado en el viejo mundo, desde donde su distribución se ha expandido a lo largo del planeta, con excepción del Neotrópico. En la Región Paleártica, *Aphthona* se encuentra representado con 130 especies (Nadein, 2012; Konstantinov y Vandenberg, 2012). Por otra parte, el género *Xanthonia* se encuentra representado por seis especies en México (Ordoñez, 2008), las cuales tienen su límite de distribución meridional en Guatemala (Blackwelder, 1946), en cambio, es más diverso en la parte boreal de América del norte, donde está presente con 12 especies (Riley *et al.*, 2003). En el sur y oriente de Asia, *Xanthonia* tiene alrededor de 10 especies, que se encuentran repartidas entre China, India, Japón, Nepal y Tailandia (Staines y Weisman, 2001).

La falta de especies representantes de géneros pertenecientes al patrón neártico puede estar relacionado con la amplitud del intervalo de elevación estudiado: de 801 a 2,600 msnm. La entomofauna neártica se encuentra, en su mayoría, por arriba de los 2,800 msnm (Halffter 2003). Dentro del gradiente de elevación estudiado, la presencia de bosques templados, los cuales son el hábitat natural de la fauna neártica, se encuentra reducido a la presencia de bosque de encinos y pinos, mientras otros bosques como los de oyamel y otras coníferas, o mesófilos de montaña, entre otros, están prácticamente ausentes del área estudiada. Además, estos bosques se encuentran aislados por vegetación típicamente tropical, en particular por la selva baja caducifolia, que se distribuye hasta los 2,000 msnm constituyen una barrera efectiva que evita la expansión de elementos neárticos desde zonas de alta montaña. La ruta de expansión del componente neártico en esta zona, se localiza en la parte noroccidental, desde el Nevado de Toluca y la Sierra de Huitzilac y Lagunas de Zempoala que forman una ruta continua por arriba de los 2,000 msnm, el cual pudo ofrecer las condiciones ecológicas adecuadas para la invasión de las Sierras de Taxco-Huautla, que

aparentemente no ha sido una ruta muy efectiva debido a la baja presencia de elementos de filiación neártica.

Los géneros *Essostrutha*, *Canidia*, *Tylosis*, *Mecas*, *Phaea*, *Chemsakilla*, *Tapinaspis*, y *Leptinotarsa*, presentes en la Sierras de Taxco-Huautla, pueden ser diagnosticados como típicos de la ZTM, de acuerdo con el planteamiento de Halffter (1987), siguiendo el patrón mesoamericano de montaña. Los límites naturales de distribución de estos géneros abarcan desde el sur de los Estados Unidos de Norte América, como límite septentrional, hasta América Central, como límite meridional (Tower, 1906; Sánchez y MacKay, 1993; Chemsak, 1999; Borowiec y Świętojańska, 2012; y Monné y Bezark, 2011). Todos ellos han sufrido fuertes procesos de especiación en esta zona, lo que se manifiesta en su elevada riqueza relativa de especies en México. Por ello, el territorio mexicano se consideraría como su centro de diversificación principal, debido al mayor número de especies endémicas. Esto es congruente con los procesos evolutivos de grupos de plantas como *Agave*, *Bouteloua*, *Brickellia*, *Bursera*, *Dalea*, entre otros, que sin ser taxones exclusivos del país, concentran el mayor número de sus especies dentro de sus límites (Rzedowski 2005).

En general, el patrón mesoamericano de montaña presenta mayor relación con la entomofauna Sudamericana, pero sin dejar de lado el aporte proveniente del norte durante el Cenozoico (Halffter 2003). Éste es probablemente el caso de la tribu Tetraopini (Cerambycidae), formada por cuatro géneros (*Tetrops*, *Tetraopes*, *Phaea* y *Mecasoma*), cuyas distribuciones pueden abarcar la región Paleártica, como en el caso de *Tetrops* (Özdikmen y Turgut 2008). Mientras *Phaea* muestra una alta riqueza específica (57) concentrada principalmente en América Central y México (32 spp), cuatro especies más llegan hasta América del Sur y sólo dos a USA. El género *Tetraopes* sigue una tendencia similar, su límite boreal alcanza hasta Canadá, con una especie, desde donde extiende su distribución hasta América Central, mostrando su mayor diversidad en México y secundariamente en el suroeste de Estados Unidos y América Central (Chemsak, 1999; Monné y Bezark, 2011). Así mismo, el linaje de *Canidia* probablemente proviene del norte, ya que *Dectes*, su grupo más relacionado (Wappes y Lingafelter 2005) presenta su área de mayor influencia en la región Neártica.

El ancestro Tetraopini pudo colonizar América del Norte durante el Cretácico, teniendo en cuenta que gran parte de México se encontraba cubierta por mares epicontinentales, en ese tiempo (Iturralde-Vinent 2005). En el Cretácico Superior este taxón amplió su área de distribución al emerger las tierras descubiertas de agua, en la superficie que sería parte del actual territorio de México. A finales del Cretácico Superior y durante el Terciario, hubo una fuerte actividad orogénica y volcánica que dio origen a las principales cadenas montañosas mexicanas. Esto tuvo repercusión sobre los procesos de diversificación de éste y otros taxones, tanto en insectos como en linajes vegetales, como el caso particular de *Bursera*, género característico de la flora mexicana altamente diversificado. De acuerdo con un análisis biogeográfico, calibrando en tiempo geológico, se estableció que el género inicio su proceso de diversificación hace 74 (+/-14) millones de años en el Cretácico Superior, pero teniendo su mayor diversificación hace no más de 30 millones de años, esto es, entre el Oligoceno y el Mioceno, aunque vinculan el origen del género con el continente Laurasia (Becerra, 2003).

Del patrón de distribución mesoamericano de montaña se reconocieron dos variaciones, ya que géneros como *Malacorhinus*, *Essostrutha*, *Canidia*, *Mecas* y *Phaea* pueden representar muy bien la distribución altitudinal presente en los géneros que siguen el típico patrón de distribución neotropical moderno (sensu Halffter) encontrándolos sesgadamente en tierras de altitudes intermedias (800 a 2.000), con mayor presencia en la vegetación tropical (SBC). Así también el género *Phaea* ha sido asociado, tanto con la biota neotropical, como también con aquella presente en el dominio mesoamericano (Toledo y Corona 2006), cuya distribución es más restringida. Tanto la distribución de *Canidia* que ocurre en el sureste mexicano con ocho especies, como la distribución de *Phaea* tienen representantes en América del Sur, con una subespecie y cuatro especies respectivamente (Chemsak, 1999; Wappes y Lingafelter, 2005). Esto se ha explicado como producto de una expansión secundaria, después de la formación del Istmo de Panamá.

Los géneros *Tapinaspis*, *Tylopsis*, *Chemsakiella* y *Leptinotarsa* presentan una valencia ecológica amplia, observando su presencia a lo largo del gradiente estudiado, mezclándose con los elementos que caracterizan el patrón de distribución neotropical con penetración antigua (sensu Halffter).

## CONCLUSIONES

La tendencia geográfica de la diversidad alfa en las Sierras de Taxco-Huautla fue claramente definida, reconociendo que la mayor riqueza se localiza en niveles altitudinales intermedios entre los 1,200 y 1,400 msnm, presentando un patrón de curva de campana asimétrica con menor diversidad de especies en el sentido que aumenta la elevación.

La asignación de grupos altitudinales de 200 m proporcionó un modelo adecuado para analizar el cambio de la composición de especies de escarabajos fitófagos en un gradiente de elevación, que podría ser planteado en estudios posteriores donde involucren a otros grupos taxonómicos.

En el gradiente estudiado se pudieron reconocer cambios definidos de un piso altitudinal a otro, diagnosticando que existe una alta heterogeneidad espacial en la conformación de ensambles en el gradiente de elevación estudiado, característica que marca las tendencias de la biota en México.

Se identificaron dos faunas independientes, una de tierras bajas con características tropicales y otra claramente con características templadas, así como un intervalo que está cumpliendo la función transicional entre dichas faunas.

Se observa una tendencia de los componentes tropicales a la expansión hacia las elevaciones con ambiente templado, lo cual puede ser una evidencia que apoye la idea del cambio climático.

A lo largo del gradiente estudiado, se reconoció la existencia de una alta heterogeneidad en la estructura del ensamble de escarabajos fitófagos, relacionado con la superposición de cuatro componentes bióticos con su propia historia biogeográfica, lo que genera una compleja fauna de escarabajos fitófagos.

## LITERATURA CITADA

- Alaniz-Alvarez, S.A. y A.F. Nieto-Samaniego. 2005.** El sistema de fallas Taxco-San Miguel de Allende y la Faja Volcánica Transmexicana, dos fronteras tectónicas del centro de México activas durante el Cenozoico: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 57(1): 65-82.
- Arellano, L. y G. Halffter. 2003.** Gamma diversity: derived from and a determinant of alpha diversity and beta diversity. An analysis of three tropical landscapes. *Acta Zoologica Mexicana*. 90: 27-76.
- Arita, H. T. y P. Rodríguez. 2004.** Local-regional relationships and the geographic distribution of species. *Global Ecology and Biogeography* 13:15-21.
- Arriaga, L., J.M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa. 2000.** Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 469 pp.
- Balsbaugh E.U. 1966.** Genus *Lexiphanes* of America North of Mexico (Coleoptera: Chrysomelidae). *Proceedings of the United States National Museum*, 117: 655-680.
- Becerra, J.X. 2003.** Evolution of Mexican *Bursera* (Burseraceae) inferred from ITS, ETS, and 5S nuclear ribosomal DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26; 300–309.
- Bechyne, J. 1952.** Nachtrage zu den Katalogen von Blackwelder und Junk-Schenkling der neotropischen echten Chrysomeliden. *Entomologische Arbeiten aus dem Museum G. Frey*, Tutzing Muenchen, 3: 1-62.
- Blackwelder, R.E. 1946.** Checklist of the coleopterous insects of México, Central America, The West Indies, and South America. *Bulletin of the United States National Museum*, part. 4. 213 p
- Borowiec, L. y J. Świętojańska. 2012.** Cassidinae of the world an interactive manual. (Coleoptera: Chrysomelidae). <http://www.biol.uni.wroc.pl/cassidae/katalog%20internetowy/index.htm> (octubre 2012).
- Chao A., R.L. Chazdon, R.K. Colwell y T. Shen. 2005.** Un nuevo método estadístico para la evaluación de la similitud en la composición de especies con datos de incidencia y abundancia, En: Halffter G., J. Soberon, P. Koleff y A. Melic (Eds.). *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. m3m: Monografías Tercer Milenio. *Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA)*, Zaragoza, 4: 85-96.
- Chemsak, J.A. 1999.** Revision of the genus *Phaea* Newman. *Occasional Papers of the Consortium Coleopterorum*, 3(1): 36–101.

- Colwell, R.K. 2009.** EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species. Versión 8.2. Persistent URL ([purl.oclc.org/estimates](http://purl.oclc.org/estimates)).
- Colwell, R.K. y D.C. Lees. 2000.** The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 15:70-76.
- Colwell, R.K. y G.C. Hurtt. 1994.** Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *American Naturalist*, 144:570-595.
- Colwell, R.K., C. Rahbek y N.J. Gotelli. 2004.** The mid-domain effect and species richness patterns: what have we learned so far?. *The American Naturalist*, 163: E1-E23.
- CONABIO. 1998.** Curvas de nivel para la República Mexicana. Escala 1:250000. Extraído del Modelo Digital del Terreno. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEG). México.
- Corona, A.M., R. Acosta y J.J. Morrone. 2005.** Estudio biogeográfico en insectos de la Zona de Transición Mexicana. En: Llorente, J.B., J.J. Morrone (Eds.). *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines*. Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Corona, M.A., V.H. Toledo, y J.J. Morrone. 2007.** Does the Trans-Mexican Volcanic Belt represent a natural biogeographical unit? An analysis of the distributional patterns of Coleoptera. *Journal of Biogeography*, 34:1008–1015.
- Costa, C. 2000.** Estado del conocimiento de los Coleoptera Neotropicales, En: Martín-Piera, F., J.J. Morrone y A. Melic (Eds.). *Hacia un proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica: PriBes 2000*. M3m-Monografías Tercer Milenio, Vol. I, *Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA)*, Zaragoza, 99-114.
- Crisci, J.V., L. Katina y P. Posadas. 2000.** *Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica*, *Sociedad Argentina de Botánica*, Buenos Aires, Argentina, 169pp.
- Demant, A. 1978.** El Eje Neovolcanico Transnortino; sus problemas de interpretación: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de geología. *Revista*, 2(2): 172-187.
- Dorado, R.R.O. 1999.** Sierra de Huautla-Cerro Frío, Morelos: Proyecto de la reserva de la biosfera. Proyecto CONABIO-Q025.
- Escalante, E.T. 2003.** ¿Cuántas especies hay? Los estimadores no paramétricos de Chao. *Revista Elementos*, 52:53–56.
- Escobar, F., G. Halffter, L. Arellano. 2007.** From forest to pasture: an evaluation of the influence of environment and biogeography on the structure of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages along three altitudinal gradients in the Neotropical region. *Ecography*, 30, 193–208.

**Espinosa, D. y S. Ocegueda. 2008.** El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural, en *Capital natural de México*, vol. I : *Conocimiento actual de la biodiversidad*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, pp. 33-65.

**Espinosa, D., J. Llorente y J.J. Morrone. 2006.** Historical biogeographic patterns of the species of *Bursera* (Burseraceae) and their taxonomical implications. *Journal. Biogeography*, 33: 1945-1958.

**Espinosa, D., J.J. Morrone, C. Aguilar y J. Llorente. 2000.** Regionalización biogeográfica de México: Provincias bióticas. En: Llorente, J., E. González y N. Papavero (Eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*, Vol. II, UNAM, Mexico, D.F., pp. 61-94.

**ESRI. 1999.** *Arc View Ver. 3.3, GIS*. Environmental Systems Research, Institute, Inc.

**Farrell, B.D. y A.S. Sequeira. 2004.** Evolutionary rates in the adaptive radiation of beetles on plants. *Evolution*, 58: 1984–2001.

**Figuroa de Contín, E. 1980.** *Atlas geográfico e histórico del estado de Guerrero*. Fondo Nacional para las Actividades Sociales, Gobierno del Estado, Chilpancingo, Guerrero, 171 pp.

**Flowers, R.W. 2000.** La Subfamilia Eumolpinae (Chrysomelidae: Coleoptera) en America Central. <http://www.famu.org/coleoptera/eumolpinae/>.

**Furth, D.G. 2006.** The current status of knowledge of the Alticinae of Mexico (Coleoptera: Chrysomelidae). Proceedings of the Sixth International Symposium on the Chrysomelide. *Bonner Zoologische Beiträge*, 54(4):197-225.

**Furth, D.G. y V. Savini. 1996.** Checklist of the Alticinae of Central America, including Mexico (Coleoptera: Chrysomelidae). *Insecta Mund,i* 10(1-4): 45-68.

**García-Barros, E., P. Guerrea, M. Luciañez, J. Cano, M. Munguira, J. Moreno, H. Sainz, M. Sanz y J. C. Simón. 2002.** Parsimony analysis of endemism and its application to animal and plant geographical distributions in the Ibero-Balearic region (western Mediterranean). *Journal of Biogeography*, 29:109-124.

**García-López, A., E. Micó y E. Galante. 2012.** From lowlands to highlands: searching for elevational patterns of species richness and distribution of scarab beetles in Costa Rica. *Diversity and Distributions*, 16 (6): 543-553.

**Goloboff, P.A. 1993.** Nona ver. 1.5.1, American Museum of Natural History, New York.

**Gómez-Zurita, J. 2005.** New distribution records and biogeography of *Calligrapha* species in North America (Coleoptera: Chrysomelidae: Chrysomelinae). *The Canadian Field-Naturalist*, 119(1): 88-100.

- Grimaldi, D. y M.S. Engel. 2005.** *Evolution of the insects*. Cambridge: Cambridge University Press, 755 pp.
- Halffter, G. 1964.** La entomofauna Americana, ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entomologica. Mexicana*, 6: 1-108.
- Halffter, G. 1976.** Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana. Relaciones con la entomofauna Norteamericana. *Folia Entomologica. Mexicana*, 35: 1-64.
- Halffter, G. 1987.** Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology*, 32; 95-114.
- Halffter, G. 2003.** Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central, En: J.J. Morrone y J. Llorente-Bousquets (Eds.), *Una perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*. Facultad de Ciencias, UNAM. México, 87-97.
- Halffter, G. y C.E. Moreno. 2005.** Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. En: G. Halffter, J.M. Soberón, P. Koleff y A. Melic (Eds.). *Sobre Diversidad Biológica: Significado Biológico de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. Sociedad Entomológica Aragonesa (SAE), Zaragoza, 5-18.
- Halffter, G., M.E. Favila y L. Arellano. 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.
- Hodkinson, I.D. 2005.** Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biological Reviews*, 80, 489–5.
- Iturralde-Vinent, M.A. 2005.** La paleogeografía del Caribe y sus implicaciones para la biogeografía histórica. *Revista del Jardín Botánico Nacional*, XXV-XXVI: 49-78.
- Jaccard, P. 1912.** The distribution of the flora of the alpine zone. *New phytologist*, 11: 37-50.
- Koleff, P. 2005.** Conceptos y medidas de la diversidad beta. En: Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (Eds.). *Sobre Diversidad Biológica: El Significado de las Diversidades alfa, beta y gamma*. Sociedad Entomológica Aragonesa SEA, CONABIO, 19-40.
- Koleff, P. y J. Soberón. 2008.** Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies, *En Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO, México, 323-364.
- Koleff, P. y K.J. Gaston. 2002.** The relationships between local and regional species richness and spatial turnover. *Global Ecology and Biogeography*, 11:363–375.
- Konstantinov, A.S. y N.J. Vandenberg. 2012.** Guide to Palearctic flea beetle (Coleoptera: Chrysomelidae: Alticinae). Systematic Entomology Laboratory, USDAARS <http://www.sel.barc.usda.gov/Coleoptera/fleabeetles/316.htm> (Last Updated:06/11/2001).

- Krysan, J.L. 1999.** Selected topics in the biology of *Diabrotica*. En M. L. Cox (ed.). *Advances in Chrysomelidae biology 1*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands. 479-513.
- Larsen, T.H., F. Escobar y I. Armbrecht.** 2011. Insects of the Tropical Andes: diversity patterns, processes and global change. In: Climate change effects on the biodiversity of the tropical Andes: an assessment of the status of scientific knowledge. (eds. Herzog SK, Martinez R, Jorgensen PM, Tiessen H). São José dos Campos and Paris, Inter-American Institute of Global Change Research (IAI) and Scientific Committee on Problems of the Environment 228-244.
- Linsley, E.G. 1961.** The Cerambycidae of North America. Part I. Introduction. *University of California Publications Entomology*, 18:1-135.
- Llorente, J. 1983.** Sinopsis sistemática y biogeográfica de los Dismorphiinae de México con especial referencia al género *Enantia* Hübner (Lepidoptera: Pieridae). *Folia Entomológica Mexicana*, 58:1-207.
- Lobo, J.M. y G. Halffter. 2000.** Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea): A comparative study. *Annual Review of Entomology*, 93:115-126.
- Luna, I., O. Alcántara, J.J. Morrone y D. Espinosa. 2000.** Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, Mexico. *Diversity and Distribution*, 6:137-143.
- MacArthur, R.H. y E.O. Wilson. 1967.** The Theory of Island Biogeography. Princeton, N.J.: Princeton University Press.
- Magurran, A.E. 1988.** *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, New Jersey, 179 pp.
- Martínez-Gordillo, M.R. Cruz, J.F. Castrejón, S. Valencia, J. Jiménez y C.A. Ruiz-Jiménez. 2004.** Flora vascular de la porción guerrerense de la Sierra de Taxco, Guerrero, México. *Anales del Instituto de Biología, UNAM, Serie Botánica*, 75: 105–189.
- Martín-Piera, F. y J.M. Lobo. 1993.** Altitudinal distribution patterns of copro-necrophage Scarabaeoidea (Coleoptera) in Veracruz, Mexico. *The Coleopterists Bulletin*, 47:321-334.
- Milankovic, M., 1998,** Canon of Insolation and the Ice-Age Problem. Belgrade Zavod za udz! benike i nastavna sredstva, ("rst published in German by Serbian Royal Academy, 1941):636 pp.
- Moldenke, R.A. 1970.** *A revision of the Clytrinae of North America North of the Isthmus of Panama (Coleoptera: Chrysomelidae)*. Stanford University, California, 310 pp.
- Monné, M.A. y L.G. Bezark, (Comp.). 2011.** Checklist of the Cerambycidae of the Western Hemisphere.

**Monteagudo-Sabaté D. y L. León-Paniagua. 2002.** Estudio comparativo de los patrones de riqueza altitudinal de especies en mastofaunas de áreas montañosas Mexicanas. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 6: 60-82

**Monteagudo-Sabaté, D., A. Luis-Martínez, I. Vargas-Fernández y J. Llorente-Bousquets. 2001.** Patrones altitudinales de diversidad de mariposas en la Sierra Madre del Sur (México). *SHILAP Revista de Lepidopterología*, 29(115):207-237.

**Moreno, C.E. 2001.** Métodos para medir la biodiversidad. *Manuales y Tesis*, Sociedad Entomológica Aragonesa SEA 1. Zaragoza, 84 pp.

**Morrone, J.J. 1994.** On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, 43: 438-441.

**Morrone, J.J. 2001.** Biogeografía de América Latina y el Caribe. *Manuales y Tesis*, Sociedad Entomológica Aragonesa SEA 3. Zaragoza, 55 pp.

**Morrone, J.J. 2005.** Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 76: 207-252.

**Nadein K.S. 2012.** Catalogue of Alticini genera of the World (Coleoptera: Chrysomelidae). Beetles and Coleopterists website, Zoological Institute, Saint-Petersburg, <http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/alticinw.htm>.

**Navarrete-Heredia, J.L. y H.E. Fierros-López. 2001.** Coleóptera de México: situación actual y perspectivas de estudio. En: Navarrete-Heredia, J.L., H.E. Fierros-López y A. Burgos Solorio (Eds.), *Tópicos selectos sobre Coleoptera de México*. Universidad de Guadalajara-Universidad Autónoma del Estado de Morelos, México 1-21.

**Nelson, G. y N. Platnick. 1981.** Systematics and Biogeography. Cladistics and Vicariance. Columbia University Press, EUA, 567 pp.

**Nixon, K.C. 2002.** Winclada Ver. 1.00.08. Published by the author, Ithaca, New York, USA.

**Noguera, F.A. y J.A. Chemsak. 1996.** Cerambycidae (Coleoptera), En: Llorente-Bousquets J., A.N. García-Aldrete y E. González-Soriano (Eds.). *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. Vol. I. UNAM-CONABIO. México 381-409.

**Olson, D.M. 1994.** The distribution of leaf litter invertebrates along a Neotropical altitudinal gradient. *Journal of Tropical Ecology*, 10: 129–150.

**Ordóñez, R.M.M. 2008.** Crisomélidos (Coleópteros), En: S. Ocegueda y J. Llorente Bousquets (coords.). Catálogo taxonómico de especies de México, en *Capital natural de México*, vol.1: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO. México. ISBN 978-607-7607-02-1. CD<sub>1</sub>. 78-123.

**Ortega-Gutiérrez, F., R.L. Sedlock y R.C. Speed. 2000.** Evolución tectónica de México durante el Fanerozoico, en J. Llorente-Bousquets, E. González-Soriano y N. Papavero (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*, vol. II. UNAM, México, 3-59.

**Özdikmen, H. y S. Turgut. 2008.** The genus *Tetrops* Stephens, 1829 with a new subspecies, *Tetrops praeustus anatolicus* ssp. n. from Turkey (Coleoptera: Cerambycidae: Lamiinae). *Munis Entomology & Zoology*, 3: 621-635.

**Rahbek, C. 1995.** The elevational gradient of species richness: a uniform pattern?. *Ecography*, 18: 200-205.

**Ricklefs, R.E. y D. Schluter. 1993.** Species diversity: Regional and historical influences. In R.E. Ricklefs y D. Schluter (Eds.). *Species Diversity in Ecological Communities*. University of Chicago Press, Chicago, USA. 350-363.

**Riley, E.G., S.M. Clark y T.N. Seeno. 2003.** Catalog of the leaf beetles of America north of Mexico (Coleoptera: Megalopodidae, Orsodacnidae and Chrysomelidae, excluding Bruchinae). *Coleopterists Society*, Special Publication no. 1, 290 pp.

**Ruggiero, A. 2003.** Interacciones entre la biogeografía ecológica y la macroecología: aportes para comprender los patrones espaciales en la diversidad biológica". En Bousquets, J. y J.J. Morrone (Eds.). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. UNAM. México, 81-94.

**Ruggiero, A. y E. Ezcurra. 2003.** Regiones y transiciones biogeográficas casos de Complementariedad de los análisis en biogeografía histórica y ecológica. En J.J. Morrone y J. Llorente (Eds.). *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*, Las prensas de Ciencias, UNAM, México, D. F. 141–154.

**Rzedowski, J. 2005.** México como área de origen y diversificación de linajes vegetales, en J. Llorente y J.J. Morrone (Eds.). *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines* (Primeras Jornadas Biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática). Conabio-Facultad de Ciencias, UNAM, México, 375-382.

**Rzedowski, J., 2006.** Vegetación de México. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 504 pp.

**Sánchez, L.I.V. y W.P. MacKay 1993.** Revision del género *Tylosis*. *The Southwestern Naturalist*, 38(3):241-245.

**Sánchez, O. y G. López. 1988.** A theoretical analysis of some indices of similitary as applied to biogeographic. *Folia Entomologica Mexicana*, 75:119–145.

**Sánchez-Cordero, V. 2001.** Elevational gradients of diversity for bats and rodents in Oaxaca, Mexico. *Global Ecology and Biogeography*, 10:63-76.

**Sánchez-González, A. y L. López-Mata. 2005.** Plant species richness and diversity along an altitudinal gradient in the Sierra Nevada, Mexico. *Diversity and Distribution*, 11: 567–575.

**Shapiro A.M. 1974.** The temporal component of butterflies species diversity. In: Cody, M.L. y J.M. Diamond (Eds). *Ecology and Evolution of Communities*. The Belknap Press of Harvard University. London. 181-195.

**Staines, C.L. 2012.** Catalog of the hispines of the world (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). Index to genera. [http://entomology.si.edu/Collections\\_Coleoptera-Hispines.html](http://entomology.si.edu/Collections_Coleoptera-Hispines.html).

**Staines, C.L., y D.M. Weisman. 2001.** The species of *Xanthonia* Baly 1863 (Coleoptera: Chrysomelidae: Eumolpinae) in North America east of the Mississippi. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 103: 157-183.

**Tiape-Gómez, Z. y V. Savini. 2001.** El género *Megascelis* Latreille, 1825 (Coleoptera: Chrysomelidae: Eumolpinae) en Venezuela. *Entomotropica*, 16(2):131-5.

**Toledo, V.H. y A.M. Corona. 2006.** Patrones de distribución de la familia Cerambycidae (Coleoptera). En: Morrone, J.J. y J. Llorente Bousquets (Eds.), *Componentes Principales de la Entomofauna Mexicana*. Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F. 425-474.

**Tower, W.L. 1906.** An investigation of evolution in chrysomelid beetles of the genus *Leptinotarsa*. *Carnegie Institution of Washington*, Pub. 48.

**Wappes, J.E. y S.W. Lingafelter. 2005.** The genus *Canidia* Thomson, 1857 (Lamiinae, Acanthocinini). *Zootaxa*, 927: 1-27.

**Wilson, R.J.; D. Gutiérrez; J. Gutierrez y V.J. Monserrat. 2007.** An elevational shift in butterfly species richness and composition accompanying recent climate change. *Global Change Biology* 13: 1873-1887.





































**APÉNDICE 2.** Géneros representantes de las faunas externas.

|                      | IZPO<br>(>2800 msnm)   | Tepehuaje<br>(<400 msnm )   |
|----------------------|--|---|
|                      | Géneros  |   |
| <b>Cerambycidae</b>  | <i>Acanthoderes</i><br><i>Meloemorpha</i><br><i>Ochraethes</i><br><i>Tanyochraethes</i>  | <i>Acalymma</i><br><i>Canidia</i><br><i>Ischnocnemis</i><br><i>Nesaecrepida</i><br><i>Essostrutha</i><br><i>Lissonotus</i>  |
| <b>Chrysomelidae</b> | <i>Acalymma</i><br><i>Altica</i><br><i>Amphelasma</i><br><i>Brachypnoea</i><br><i>Calligrapha</i><br><i>Capraita</i><br><i>Diabrotica</i><br><i>Dibolia</i><br><i>Disonycha</i><br><i>Epitrix</i><br><i>Hemiphrynus</i><br><i>Isotes</i><br><i>Longitarsus</i><br><i>Pachybrachis</i><br><i>Pentispa</i><br><i>Phaedon</i><br><i>Phrynocephala</i><br><i>Plectrotetra</i><br><i>Pseudorthygia</i><br><i>Saxinis</i><br><i>Scelida</i><br><i>Systema</i><br><i>Xanthonia</i><br><i>Zygogramma</i> | <i>Alagoasa</i><br><i>Brachycoryna</i><br><i>Cerotoma</i><br><i>Chelymorpha</i><br><i>Calligrapha</i><br><i>Charidotella</i><br><i>Chlamisus</i><br><i>Colaspis</i><br><i>Cryptocephalus</i><br><i>Deloyala</i><br><i>Diabrotica</i><br><i>Disonycha</i><br><i>Euryscopa</i><br><i>Heikertingerella</i><br><i>Lema</i><br><i>Leptinotarsa</i><br><i>Lexiphanes</i><br><i>Malacorhinus</i><br><i>Megalostomis</i><br><i>Megascelis</i><br><i>Microrhopala</i><br><i>Nestinus</i><br><i>Oxychalepus</i><br><i>Pachybrachis</i><br><i>Phaedon</i><br><i>Saxinis</i><br><i>Spintherophyta</i><br><i>Systema</i><br><i>Typophorus</i><br><i>Urodera</i><br><i>Zygogramma</i> |