



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
ECOLOGÍA

**DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DE PHANAEINI (COLEOPTERA: SCARABAEINAE)
EN MÉXICO Y SU POSIBLE MODIFICACIÓN POR EL CAMBIO EN EL USO DEL
SUELO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

VIRIDIANA LIZARDO BRISEÑO

TUTOR PRINCIPAL: DR. FEDERICO ESCOBAR SARRIA, POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
COTUTOR: DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO, INSTITUTO DE BIOLOGÍA
COMITÉ TUTOR: DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI, FACULTAD DE CIENCIAS

MÉXICO, D.F. JUNIO, 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
ECOLOGÍA

**DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DE PHANAEINI (COLEOPTERA: SCARABAEINAE)
EN MÉXICO Y SU POSIBLE MODIFICACIÓN POR EL CAMBIO EN EL USO DEL
SUELO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

VIRIDIANA LIZARDO BRISEÑO

TUTOR PRINCIPAL: DR. FEDERICO ESCOBAR SARRIA, POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
COTUTOR: DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO, INSTITUTO DE BIOLOGÍA
COMITÉ TUTOR: DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI, FACULTAD DE CIENCIAS

MÉXICO, D.F. JUNIO, 2015

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

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 9 de febrero de 2015, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** de la alumna **LIZARDO BRISEÑO VIRIDIANA** con número de cuenta **408088879** con la tesis titulada **"DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DE PHANAEINI (COLEOPTERA: SCARABAEINAE) EN MÉXICO Y SU POSIBLE MODIFICACIÓN POR EL CAMBIO EN EL USO DEL SUELO"**, realizada bajo la dirección del **DR. FEDERICO ESCOBAR SARRIA**:

Presidente: M. EN C. ENRIQUE GONZALEZ SORIANO
Vocal: DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA
Secretario: DR. JUAN JOSE MORRONE LUPI
Suplente: DR. OCTAVIO RAFAEL ROJAS SOTO
Suplente: DR. EDUARDO OCTAVIO PINEDA ARREDONDO

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 12 de mayo de 2015.

M. del Coro Ariz
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



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

Agradecimientos

Agradezco al **Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México**, por permitirme realizar esta tesis en un lugar lleno de oportunidades para crecer y desarrollarme en el ámbito de la investigación. La UNAM ha sido como un segundo hogar.

Le doy mi más sincero agradecimiento a **CONACyT** la beca otorgada (508705/288731) para cursar los estudios de maestría durante el periodo comprendido entre 28 de enero de 2013 a 27 de enero 2015, sin la cual no hubiera podido realizar esta tesis. De igual manera agradezco al **Programa de Apoyo para Estudios de Posgrado (PAEP UNAM)** que otorgó el apoyo económico necesario para realizar una estancia académica en el Instituto de Ecología A.C. dónde se realizó todo el modelaje de distribución potencial.

A **CONABIO** por apoyar el proyecto JM032, titulado “*Distribución potencial en taxones hiperdiversos y poco conocidos (Coleoptera: Insecta: Scarabaeoidea): estimando la localización de nuevos taxones y el efecto de los cambios en los usos del suelo*”, del cual este trabajo forma parte.

Agradezco de corazón a los miembros de mi comité tutor: mi tutor, **Dr. Federico Escobar Sarria**, mi cotutor, **Dr. Santiago Zaragoza Caballero**, y **Dr. Juan José Morrone Lupi**. Gracias por su todo apoyo y aportaciones.

Agradecimientos personales

Agradezco al **Instituto de Biología**, en especial a la **Colección Nacional de Insectos**, por ser mi segunda casa durante dos años. Al **Dr. Santiago Zaragoza** por permitirme formar parte de su grupo de trabajo y compartirme algo de su sabiduría.

Al **Instituto de Ecología A.C.** un lugar dónde pude conocer a grandes investigadores: A mi tutor **Dr. Federico Escobar Sarria**, por abrirme las puertas al mundo de los Scarabaeidólogos y por asesorarme eficientemente a pesar de la distancia; a **Dr. Octavio Rojas Soto**, por permitirme realizar una estancia bajo su asesoría: él y grupo de trabajo permitieron que los mapas vieran la luz; a **Dr. Gonzalo Halffter** y a **Dr. David W. Edmonds**, a quienes admiro, por permitirme presentarles mi trabajo y por sus acertados comentarios que guiaron esta tesis.

Agradezco también a **Dr. Jorge M. Lobo** (Universidad Complutense de Madrid) quien revisó el trabajo múltiples veces y cuyos comentarios enriquecieron el resultado final, a **Dr. Fernando Vaz de Mello** (Universidade Federal de Mato Grosso) por su apoyo en el aspecto taxonómico, a **Alexander Peña Peniche** por su apoyo con la base de datos (INECOL A.C.), a **Fredy Alvarado Roberto** por los datos de *Phanaeus* de Yucatán (INECOL A.C.). Sus aportes hicieron que este trabajo se realizara más eficientemente.

De igual manera agradezco a **M. en C. Enrique Gonzalez Soriano**, **Dr. David Nahum Espinosa Organista**, **Dr. Juan José Morrone Lupi**, **Dr. Octavio Rojas Soto** y **Dr. Eduardo O. Pineda Arredondo**, por su participación como miembros del jurado. Su revisión final del manuscrito y sus comentarios fueron invaluable.

Les doy las gracias a mis colegas entomólogos por hacer del cubículo un lugar tan agradable, por mantener vivo mi interés en la taxonomía y sistemática y, además de todo, por no dejar morir interés por la humanidad. En serio, **Sara, Giovanni, Martín, Paulina, Cisteil, David, Viri, Viviana, Érick, otro Éric, Enya, Ishwari, Gaby** y **Carlos**, gracias por evitar que me volviera aún más anacoreta de lo que ya soy.

A mi **Gonzalo** y **Paloma Lizardo**, mi papá y a mi hermana, las dos personas que más quiero en esta vida, por las películas, la música, los conciertos, los libros, los chistes, los viajes y tantas cosas que disfrutamos juntos. Porque, a pesar de la distancia y de que soy mostrenca, siempre están a mi lado y dispuestos a platicar de cosas tontas y eruditas a la vez.

Finalmente a **MSc. César Augusto Espinoza Campuzano**, quien revisó múltiples veces las versiones preliminares de análisis, me ayudó a estudiar para las presentaciones orales, escuchó los problemas que surgían y siempre me ayudó a superarlos. Por impulsarme a seguir trabajando y por distraerme cuando es necesario. Por recorrer todo este trayecto a mi lado y por todos los caminos que quedan bajo nuestros zapatos. En fin, por ser mi colega más estimado, mi más querido amigo, mi compañero de viaje preferido y la persona más maravillosa del mundo. Te amo.

*Para todas aquellas
cosas,
lugares,
personas,
y momentos
que me alejan de la locura sin permitir
que me convierta en una
persona totalmente
cuerda*

·
...
*Arriving
somewhere
but not
here*
·

Índice

RESUMEN	5	RESULTADOS Y DISCUSIÓN	31
ABSTRACT	6	Estado del conocimiento de Phanaeini.....	31
INTRODUCCIÓN	7	<i>Fuentes de información</i>	32
Biogeografía y ecología.....	7	<i>Localidades de registro</i>	32
Modelado espacial y nicho ecológico	8	<i>Estacionalidad de los registros</i>	34
Distribución potencial	11	Distribución potencial de Phanaeini	37
Los Scarabaeidae y la tribu Phanaeini.....	12	<i>Distribución geográfica</i>	38
Cambio de uso de suelo	12	<i>Distribución ambiental</i>	47
Justificación.....	14	Pérdida de hábitat por cambio de uso de	
OBJETIVOS	15	suelo.....	50
ANTECEDENTES	16	Patrones ecogeográficos de Phanaeini en	
Zona de Transición Mexicana y		México.....	52
regionalización Biogeográfica de México .	16	<i>Sierras Templadas</i>	55
<i>Región Neártica</i>	17	<i>Selvas Secas</i>	57
<i>Región Neotropical</i>	19	<i>Selvas Húmedas</i>	57
<i>Zona de Transición Mexicana sensu stricto</i>	19	Patrones de Riqueza de especies.....	59
Grupo de estudio: tribu Phanaeini.....	19	<i>Gradientes de riqueza potencial</i>	64
<i>Phanaeus, MacLeay, 1819</i>	20	CONCLUSIONES	67
<i>Sulcophanaeus, Olsoufieff 1924</i>	21	LITERATURA CITADA	69
<i>Coprophanaeus, Olsoufieff 1924</i>	21	ANEXOS	77
Biogeografía de Phanaeini.....	22	Anexo 1: Información taxonómica y	
<i>Phanaeus y Notiophanaeus</i>	22	distribucional de Phanaeini de México.....	78
<i>Coprophanaeus</i>	24	Anexo 2: Datos de distribución y topónimos	
<i>Sulcophanaeus</i>	25	de localidades de colecta estandarizadas a	
MÉTODO	26	una resolución de 30 arcsec.....	84
Generación de base de datos	26	Anexo 3: Composición potencial de las	
Extracción e interpretación de información		especies de Phanaeini en México	98
de literatura.....	27		
Modelado de distribución potencial.....	27		
<i>Capas climáticas y puntos de presencia</i>	27		
<i>Algoritmo de modelación</i>	28		
<i>Evaluación del modelo</i>	28		
Datos de distribución en espacio			
ambiental.....	29		
Disminución de hábitat por cambio en el uso			
de suelo.....	29		
Patrones ecogeográficos	30		
Patrones y gradientes de riqueza de			
especies.....	30		

Lista de Figuras

- Figura 1.** Diagrama BAM, el cual describe las interacciones entre los factores bióticos (B), abióticos (A) y de movimiento (M). Dónde el área ocupada por una especie es G_0 , mientras que el área invadible es G_1 . Los puntos negros representan ausencias y los puntos blancos, presencias. (Modificado de Peterson *et al.*, 2011)..... 10
- Figura 2.** Regionalización biogeográfica de México. 1, California; 2, Baja California; 3, Sonora; 4, Altiplano Mexicano; 5, Tamaulipas; 6, Península de Yucatán; 7, Sierra Madre Occidental; 8, Sierra Madre Oriental; 9, Eje Volcánico Transmexicano; 10, Cuenca del Balsas; 11, Sierra Madre del Sur; 12, Costa Pacífica Mexicana; 13, Golfo de México; 14, Chiapas. Modificado de Morrone, 2005. .18
- Figura 3.** Curva de rarefacción de especies por año para registros de Phanaeini en México. La sombra indica el intervalo de confianza al 95%. 31
- Figura 4.** Localidades únicas de colecta de Phanaeini en México a una resolución de 30 arcos de segundo, el color y tamaño indica el número de registros por punto 33
- Figura 5.** Estacionalidad de los registros de Phanaeini en México a partir de registros históricos en bases de datos y colecciones biológicas, la intensidad del color indica el número de registros por mes y por especie..... 36
- Figura 6.** Distribución de los valores de la Razón del AUC de los modelos de distribución de las especies de las 17 especies Phanaeini de México con más de 20 puntos de registro. Todos los valores fueron significativamente mayores al modelo nulo ($p < 0.05$), marcado aquí con una línea punteada de color gris, por lo que se puede aceptar la validez de los modelos de distribución. Grupos ordenados filogenéticamente..... 37
- Figura 7.** Distribución potencial de *Coprophanaeus* de México..... 40
- Figura 8.** Distribución Potencial de *Sulcophanaeus* y de los grupos Amethystinus y Beltianus (*Phanaeus s.str.*) 41
- Figura 9.** Distribución potencial del grupo Endymion (*Notiophanaeus*) 42
- Figura 10.** Distribución potencial del grupo Tridens (*Phanaeus*) 43
- Figura 11.** Distribución potencial del grupo Mexicanus (*Phanaeus*), especies del sur de México 44
- Figura 12.** Distribución potencial del grupo Mexicanus (*Phanaeus*), especies del norte de México..... 45
- Figura 13.** Distribución potencial del grupo Quadridens y Triangularis (*Phanaeus*) 46
- Figura 14.** Intervalos de las condiciones ambientales (media y desviación estándar) de la distribución potencial de las especies de Phanaeini en México. Cada gráfica representa una de las 19 variables ambientales de Worldclim con las que se realizaron los modelos. Grupos ordenados filogenéticamente..... 49
- Figura 15.** Proporción del área de distribución potencial de las especies de Phanaeini en México categorizada utilizando la carta de Uso del Suelo y Vegetación, Serie V (INEGI, 2013). Los signos indican aquellas categorías que son estadísticamente mayores o menores a lo esperado ($p < 0.05$). 50

- Figura 16.** Promedio de condiciones ambientales en las que se distribuyen las especies de Phanaeini en México, se muestran aquellas en las que se encontró un patrón recurrente. La unión entre puntos indica la clasificación por distribución geográfica y ambiental propuesta.....53
- Figura 17.** Especies de Phanaeini de México agrupadas por patrones climáticos recurrentes. El conjunto de Sierras Templadas incluye a *P. quadridens*, *P. palliatus*, *P. damocles*, *P. adonis*, *P. yecoraensis* y *P. amithaon*; el de Selvas húmedas, *C. corythus*, *C. gilli*, *S. chryseicollis*, *P. endymion*, *P. mexicanus*, *P. pilatei*, *P. tridens*, *P. sallei*, *P. amethystinus*, *P. guatemalensis* y *P. melampus*; y el de Selvas Secas a *P. daphnis*, *P. nimrod*, *P. furiosus*, *P. flobri*, *P. demon* y *P. halfterorum*..... 54
- Figura 18.** Especies de Phanaeini de México agrupadas por una clasificación no supervisada utilizando un Análisis Linear Discriminante 55
- Figura 19.** Riqueza potencial de especies de Phanaeini en México obtenida a partir de la suma del área de distribución de cada una de las especies modeladas. Se presentan los cuadros de 1°x1° con más de 8 especies..... 60
- Figura 20.** Respuesta de la riqueza potencial de Phanaeini en México a los gradientes ambientales de temperatura, precipitación y altitud. La intensidad del color de los puntos indica el número de registros, las curvas fueron ajustadas con una regresión GAM. El rojo representa el valor promedio de riqueza, mientras que el negro es el valor máximo por categoría. 66

Lista de Tablas

Tabla 1. Registros de Phanaeini en México por especie y por estado.....	35
Tabla 2. Número de registros por especie de Phanaeini en México en la base de datos. Se utilizó 70% de puntos para elaborar el modelo, en aquellas especies marcadas con * se utilizó el 100%.	39
Tabla 3. Porcentaje de área clasificada en conjuntos de especies, en las filas se muestra la preclasificación asignada a cada especie y en las columnas la clasificación asignada por el LDA.	56
Tabla 4. Regiones Terrestres Prioritarias con alta riqueza de Phanaeini y listado de especies con distribución potencial dentro de estas. Las letras en negritas denotan las especies con registros confirmados en la base de datos.....	61

Resumen

Este trabajo es una recopilación de todos los registros disponibles de las especies de la tribu Phanaeini con distribución en México. Aquí se sistematiza esta información para describir el estado de su conocimiento distribucional y se presentan nuevos mapas de distribución de 25 especies. Asimismo se evalúa la reducción del hábitat por cambio de uso de suelo, encontrando que la pérdida total de hábitat es mínima, sin embargo el área de vegetación secundaria es mucho mayor que la primaria lo que podría modificar la distribución de forma diferencial entre especies. Finalmente, se describen patrones ecogeográficos que agrupan a las especies de Phanaeini por afinidad climática y se regionalizan su distribución en tres conjuntos (Sierras Templadas, Selvas Húmedas y Selvas Secas) equivalentes a los previamente descritos para el grupo. Los límites del área de estos tres patrones coinciden con la Zona de Transición Mexicana y poseen una riqueza potencial desproporcionalmente mayor a la encontrada en colectas. Esto último podría indicar que la región posee alta afinidad ambiental para muchas especies, lo cual puede por lo cual podría haber funcionado como corredor biológico o deberse al conservadurismo de nicho. Se incluyen tres anexos: una tabla con información taxonómica y ecológica, datos sobre distribución geográfica de todas las especies y mapas detallados sobre la composición potencial de especies en el país.

Abstract

The present study is a compilation of all the available records of the species of the tribe Phanaeini distributed in Mexico. Here the information is structured in order to describe the current status of the tribe's distributional knowledge and maps of 25 species are presented. Habitat loss due to change in land's use was also evaluated founding that the loss is minimal but the area with secondary vegetation is greater than the original vegetation which can change the distribution differentially between species. Finally, the ecogeographical patterns that group species by environmental affinity and regionalize their distribution are described, the three sets found (Temperate Mountains, Rain forests & Dry forests) are equivalent to those previously described. The boundaries between these sets fit with the Mexican Transition Zone and have a high potential richness disproportionately greater than the observed on field. This could suggest that the region is highly suitable for many species in a way that it could be a biological corridor or due to niche conservatism. A table with taxonomical and ecological information, geographical data of all the species and detailed maps with the potential species composition are included on the appendix.

Introducción

Biogeografía y ecología

Las especies, comunidades y ecosistemas están distribuidos alrededor del planeta en patrones complejos e interesantes, que son el resultado de factores ecológicos y evolutivos. Esto ha estimulado la investigación científica, no sólo por entenderlas en sí mismas (Elith y Leathwick, 2007), sino porque el conocimiento detallado de la distribución ecológica y geográfica de las especies y su hábitats, es de gran importancia para el entendimiento de los factores ecológicos e históricos que determinan los patrones de la diversidad y fundamental para la conservación (Elith *et al.*, 2006).

La biogeografía intenta responder preguntas tales como: ¿Cómo los organismos llegaron a sus hábitats actuales? ¿Por qué no expanden su distribución? ¿Por qué un ecosistema tiene un número particular de especies? (Monge-Nájera, 2008). Esta disciplina se ha subdividido en Biogeografía Histórica (analiza patrones a escalas espaciales y temporales geológicas y que intenta dar respuesta a la primera pregunta) y Biogeografía Ecológica (que usa una escala ecológica y que responde las restantes) (Morrone, 1996, 2004a, 2007). A pesar de esto, hay un continuo entre estas subdisciplinas y ambas tienen el objetivo común de identificar patrones: un conjunto de rasgos esenciales de distribución de organismos que coexisten, que han estado sometidos a las mismas presiones macroecológicas por un lapso de tiempo prolongado y que habitan en las mismas condiciones geográficas, y por lo tanto, comparten una historia biogeográfica común (Halffter, 1976).

A este mismo conjunto de preguntas intenta dar respuesta la ecología de comunidades, sin embargo, esta no considera a los procesos históricos (Halffter, 1991), y solo toma en cuenta que existen interacciones bióticas entre los organismos (Begon *et al.*, 2006). La ecología de comunidades es el estudio de los patrones, estructura y comportamiento de ensamblajes multiespecíficos; se interesa en cómo los grupos de especies se distribuyen y cómo dichas agrupaciones pueden ser influenciadas por factores bióticos y abióticos (Begon *et al.*, 2006). A pesar de estas similitudes, los ecólogos no aceptan fácilmente el lenguaje de los biogeógrafos ni los biogeógrafos están

familiarizados con las contribuciones y métodos de los ecólogos (Halffter, 1991). No obstante, al estudiar la distribución de las especie es necesario integrar los conceptos y métodos de ambas disciplinas para obtener un buen resultado.

En México, dónde el origen de los sistemas montañosos a partir del Cretácico tardío y posteriormente la división del país en dos segmentos por el Sistema Volcánico Transversal han sido críticos para el origen, diversificación y dispersión de la flora y fauna (Halffter, 1987), ignorar el aspecto histórico sería perder gran parte de la información que explica los patrones de distribución de la especies. Por otro lado, el enfoque ecológico permite determinar cómo los cambios ambientales, en particular la transformación de los ecosistemas por las actividades humanas, afectan la distribución de las especies y, por lo tanto, tiene una aplicación directa e inmediata con fines de conservación, aspecto que es prioridad en un país megadiverso. Por estas razones, en el presente trabajo se integran conceptos y métodos biogeográficos y ecológicos.

Modelado espacial y nicho ecológico

La colecta y registro de datos distribucionales ha sido uno de los principales objetivos de estudio de la biología. Esta información se ha acumulad0 a lo largo de la historia en colecciones biológicas, atlas, artículos científicos y revisiones taxonómicas. Lamentablemente, la mayor parte de éstos consiste en registros de *sólo presencia* (Elith *et al.*, 2006) con evidentes sesgos geográficos y ambientales (Martínez-Meyer, 2005; Hortal *et al.*, 2008). A pesar de esto, la información es invaluable para el estudio de la distribución de las especies y, actualmente, se pueden obtener mapas de distribución fiables gracias al aumento de la disponibilidad de bases de datos vía internet, al desarrollo de los Sistemas de Información Geográfica (SIG) y al desarrollo de software de modelación espacial.

La modelación espacial permite superar las limitaciones inherentes a los datos almacenados en colecciones biológicas, ya que permiten inter y extrapolar la información geográfica para generar una aproximación de la distribución de las especies; es decir, un modelo empírico que relaciona georreferencias de las especies con variables ambientales predictoras (Soberón y Peterson, 2005; Jiménez-Valverde *et al.*, 2008) obteniéndose superficies de respuesta derivadas (Guisan y

Zimmermann, 2000) que pueden ser representadas espacialmente. Este proceso es llevado a cabo usando Sistemas de Información Geográfica (SIG) que son paquetes computacionales que permiten adquirir, manejar, procesar, analizar, visualizar y almacenar datos geográficos (Goodchild, 2003).

El resultado obtenido con el proceso de modelado es el espacio geográfico dónde se encuentran o podrían encontrar las especies; es decir, la representación geográfica del nicho ecológico de la especie de interés. Este proceso ha sido llamado de varias maneras (Elith y Leathwick, 2009; Peterson *et al.*, 2011; Peterson y Soberón, 2012): *environmental niche modeling* (ENM, modelado de nicho ambiental), *species distribution modeling* (SDM, modelado de distribución de especies), *habitat preference modeling* (Modelado de preferencia de hábitat), entre otros. Estos procesos, a pesar de estar muy relacionados, no se refieren al mismo concepto (Peterson *et al.*, 2011): El SDM modela el área ocupada; el ENM modela las áreas potenciales contenidas en el nicho fundamental existente o las áreas no ocupadas que se encuentran dentro del nicho realizado. Cualquiera que sea el nombre usado, al realizar modelado es necesario tener claro tres aspectos:

1) *La selección y contextualización del concepto de nicho*: En la literatura ecológica el término nicho se ha usado para cubrir dos conceptos diferentes (Hirzel y LeLay 2008): i) los requerimientos ambientales necesarios para que una especie subsista sin inmigración, denominado Nicho Grinneliano, y ii) el Nicho Eltoniano que es lo anterior más las interacciones con otras especies. El concepto de interés para el modelado espacial es el nicho Grinneliano (Peterson *et al.*, 2011). Aun así, la definición más reconocida de nicho fue dada por Hutchinson (1957): el nicho ecológico es el hipervolumen n -dimensional en el cual una especie puede sobrevivir, crecer y reproducirse (Begon *et al.*, 2006). Si de este hipervolumen sólo se toman en cuenta factores abióticos, se obtiene el Nicho Fundamental (N_F , equivalente al Grinneliano), dentro de este se encuentra el Nicho Fundamental Existente (N^*_F) que incluye la intersección del nicho fundamental con el espacio de variables ambientales existente. Por último, como subconjunto de N^*_F está el Nicho Realizado (N_R), que es lo que queda después de las interacciones con especies competidoras, parasitas, depredadores, entre otras (Hutchinson, 1957; Peterson *et al.*, 2011).

2) *Modelar nichos no es igual a modelar áreas*: los nichos son subconjuntos de un espacio abstracto n -dimensional que cumple con las condiciones ambientales que una especie tolera (denominado E) y las áreas son subconjuntos de la biósfera o del espacio geográfico (denominado G) (Peterson *et al.*, 2011).

3) *Se pueden obtener distintas áreas de interés*: Dentro del espacio geográfico existe el área ocupada (G_O), el área invadible (G_I) y el área potencial (A) (Peterson *et al.*, 2011). El área potencial incluye todo el espacio geográfico con características abióticas que permiten la presencia de la especie, dentro de este conjunto se encuentra el área ocupada (p.ej. dónde realmente se encuentra la especie) y el área invadible (i.e. dónde podría encontrarse la especie si se eliminaran las barreras que limitan la distribución). La unión de G_O y G_I puede definirse como G_P o el área de distribución potencial. Lo que determina los subconjuntos de factores abióticos dónde que permiten tasas de crecimiento positivas (A) son las interacciones con otras especies (factores bióticos denotado con B) y las localidades accesibles (movilidad: M) (Hirzel y LeLay 2008; Peterson *et al.*, 2011). A este modelo estático y generalizado se le denomina diagrama BAM (Figura 1).

Teniendo en cuenta lo anterior, al realizar un modelado de distribución con SIG, lo que se obtiene es un estimado de la distribución potencial de especies basado en el cálculo del Nicho Fundamental Existente y cuya cartografía representa el área ocupada y el área invadible (GP). Sin embargo, existen numerosos factores que pueden causar diferencias entre la distribución potencial calculada y la real (interacciones bióticas, barreras biogeográficas, dispersión por acción humana, extinciones locales, etc.). Al desarrollar la estrategia del modelado a realizar se deben considerar estos factores para eliminar o minimizarlos en lo posible (Peterson *et al.*, 2011) antes de seleccionar el método para obtenerlo.

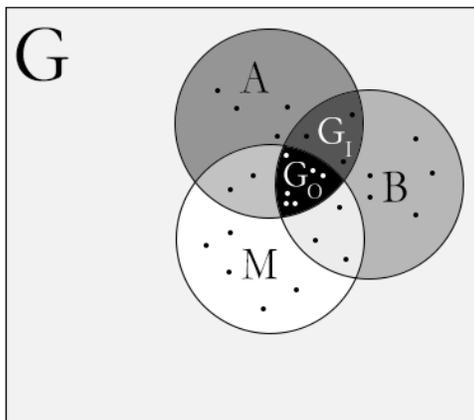


Figura 1. Diagrama BAM, el cual describe las interacciones entre los factores bióticos (B), abióticos (A) y de movimiento (M). Dónde el área ocupada por una especie es G_O , mientras que el área invadible es G_I . Los puntos negros representan ausencias y los puntos blancos, presencias. (Modificado de Peterson *et al.*, 2011)

Distribución potencial

Los modelos de distribución tienen un lugar establecido dentro de la biología de la conservación y generan diseños para el inventario, la ubicación estratégica de reservas, la estimación de riesgo de bioseguridad y la identificación de zonas aptas para restauración ecológica (Elith y Leathwick, 2007). Dependiendo de los datos de origen, los modelos obtenidos pueden representar la distribución “*potencial*” o “*real*” de las especies. La distribución *potencial* sólo requiere datos de presencia, mientras que la distribución *real* requiere datos de ausencia fiables (localidades con condiciones ambientales favorables pero no habitadas que reflejan el efecto de los factores que impiden la presencia de una especie en estos territorios), además de los datos de presencia, y técnicas de parametrización complejas (Lobo, 2008).

Lamentablemente la información de colecciones biológicas ha sido obtenida con muestreos no planeados y muchas veces no registran la intención o el método de colecta, de manera que las ausencias no pueden ser inferidas con certeza (Elith *et al.*, 2006). Por esta razón, los datos de esta naturaleza sólo permiten la obtención de la distribución potencial de una especie (esto es, localidades con condiciones ambientales favorables que pueden o no estar habitadas), pues este tipo de modelado no requiere utilizar la información sobre las ausencias (Chefaoui y Lobo, 2008; Jiménez-Valverde *et al.*, 2008).

Existen métodos de modelado específicos que requieren datos de solo presencia, dónde cada uno de ellos, genera sus propios datos de pseudo-ausencia o de fondo, dependiendo del algoritmo. Entre las técnicas para datos de museo están aquellas que relacionan las condiciones ambientales de toda el área de estudio, como Maxent y GARP (Newbold, 2010), BIOCLIM, LIVES (Elith *et al.*, 2006), MDE y ENFA (Chefaoui y Lobo, 2008). Existe una vasta literatura de análisis comparativos para diferentes algoritmos de modelado que presentan una diversidad igual amplia de resultados (Elith *et al.* 2006, Guisan *et al.* 2007, Ortega-Huerta y Peterson 2008): algunos modelos son considerados erróneos, otros están basados en supuestos equivocados y algunos sólo funcionan bien en cierta área o con cierto grupo de estudio. A pesar de que la discusión sobre qué método es mejor puede seguir indefinidamente, no importa qué método se utilice mientras el resultado obtenido tenga sentido biológico, se realice el modelado conociendo la teoría tras de éste y se conozcan sus ventajas y desventajas.

Los Scarabaeidae y la tribu Phanaeini

Los escarabajos de la familia Scarabaeidae, conocidos como escarabajos coprófagos, son los organismos principalmente responsables de la fragmentación del excremento (Gullan y Cranston, 2005). Debido a esto, el mantenimiento de las comunidades de estos escarabajos es fundamental pues son indispensables para mantener el funcionamiento del ecosistema mediante la dispersión de semillas, el reciclaje de nutrientes (Nichols *et al.*, 2008), para mejorar la estructura, aireación, retención de humedad y almacenamiento de nutrientes del suelo (Acuña-Soto, 2004); de forma que su actividad tiene repercusiones sobre la productividad primaria (Nichols *et al.*, 2008). Son uno de los grupos de insectos mejor estudiados a lo largo de la historia. Se han hecho un sinnúmero de estudios respecto a la sistemática, ecología y biogeografía del grupo. En cuanto a esto último, es uno de los grupos más estudiados para el análisis biogeográfico de México (ver Halffter, 1964; 1976; 1991; Halffter *et al.*, 1995; 2012) y Latinoamérica (Edmonds, 1994). De tal manera que sus patrones de distribución coinciden con las teorías biogeográficas más populares.

Por otro lado, la tribu Phanaeini, endémica del nuevo mundo y una de las más colectadas de scarabaeidae, fue estudiada minuciosamente por Edmonds (1994) quien propuso una serie de hipótesis biogeográficas exclusivas para la tribu basándose principalmente en los tipos de vegetación. En esta monografía no se realiza un análisis concreto para el desarrollo de las hipótesis ni se propone una filogenia explícita, sin embargo se agrupan las especies en grupos que sugieren monofilia. Esta hipótesis establece tres linajes evolutivos (*triangularis* + *tridens* + *hermes*; *quadridens* + *amethystinus* y *mexicanus* + *belitianus*) y regionaliza la distribución de Phanaeini en 12 patrones ecogeográficos, tres de los cuales se encuentran en México.

Cambio de uso de suelo

Los ecosistemas naturales de México han sido utilizados por humanos durante milenios; sin embargo, el grado de impacto más notable ha tenido lugar en los últimos 50 a 100 años. Este periodo en particular se caracteriza por una tasa muy alta de cambio en la cobertura de la vegetación y el uso del suelo (Challenger *et al.*, 2009). En 2011, 29% del territorio de vegetación natural había sido transformado a otros usos de suelo. Los tipos de vegetación más afectados fueron las selvas, con un 42% de pérdida; los bosques templados con 27% y los matorrales disminuyeron un 10% (SEMARNAT, 2014).

Los cambios de cobertura vegetal es el factor principal de impacto sobre los ecosistemas terrestres de México, estos afectan directamente la abundancia de los organismos y generan un paisaje fragmentado incapaz de mantener poblaciones viables de animales (típicamente de los de talla mayor y de la parte superior de la cadena trófica), y con una gran incursión de especies heliófilas, muchas de ellas exóticas (Challenger, 2009). Por otro lado, la vegetación restante se encuentra altamente degradada, entre 2007 y 2011, 485 mil hectáreas de vegetación natural presentaban degradación. Siendo los matorrales los más afectados (con un aumento de 87.5 miles de hectáreas anualmente), seguidos por las selvas (35 mil) y los pastizales (15.4 miles). En contraste, 6.6 miles de hectáreas de bosques se recuperaron de tal forma que tenían características semejantes a los bosques primarios (SEMARNAT, 2014).

Justificación

Aún con sus limitaciones, los resultados de estos modelos son de ayuda para el diseño de futuros muestreos destinados a coleccionar nuevas observaciones de especies poco conocidas, a fin de mejorar el conocimiento sobre su distribución geográfica. Además, al considerar la distribución y magnitud actual de los diferentes usos del suelo, las representaciones geográficas obtenidas pueden utilizarse para sugerir localidades de colecta especialmente favorables porque se encuentren en áreas protegidas o, alternativamente, para desechar otras debido a su situación claramente antropizada o inadecuada. Así mismo para evaluar el efecto de las actividades humanas sobre los patrones de distribución de la especie. En México, existe la necesidad de contar con más y mejor información sobre la biodiversidad del país (Escobar *et al.*, 2009), tomando en consideración información georreferida de presencias para las especies, así como las nuevas herramientas informáticas y de biogeografía cuantitativa (Peterson *et al.*, 2002).

Este proyecto representa un esfuerzo para satisfacer esta necesidad utilizando una aproximación propuesta por diversos grupos de investigación (Jiménez-Valverde *et al.*, 2011) a fin de realizar estimaciones de la distribución potencial de las especies de Scarabaeidae coprófagos de México, en específico de la tribu Phanaeini. Los resultados aportarán información útil para la conservación, pues se basarán en la información geográfica de un grupo de especies que está ampliamente representado en colecciones biológicas y cuya utilidad para el inventario y el monitoreo de la biodiversidad ha sido reconocida debido su fácil identificación, amplia distribución geográfica, un intervalo de respuestas al cambio ambiental o al disturbio, correlación con otros taxa y a su importancia ecológica y económica (Spector, 2006).

Las colecciones biológicas representan un acervo invaluable para el estudio de la biodiversidad, conteniendo registros intensivos en espacio y tiempo. Desgraciadamente, a pesar de estar disponible, esta información no es utilizada frecuentemente para estudios ecológicos y representa una fuente ideal para el estudio macroecológico, de especies ampliamente distribuidas, escasas o de baja abundancia. Por su importancia económica y ecológica, los escarabajos coprófagos representan un grupo de estudio altamente informativo para el uso de los modelados en la planeación de estrategias de conservación y el monitoreo del cambio de uso de suelo. En específico los escarabajos de la tribu Phanaeini, por su amplia representación en colecciones biológicas, conocida historia natural y listado aparentemente completo de especies, es un grupo que podría generar un modelado robusto de su distribución.

Objetivos

Modelar el área de distribución geográfica y ambiental de las especies de la tribu Phanaeini en México y zonas adyacentes a partir de variables ambientales. Como objetivos particulares se tienen:

- (1) Describir el estado de conocimiento de la tribu a partir de los registros depositados en colecciones biológicas
- (2) Evaluar la disminución del área de distribución por el cambio de uso de suelo
- (3) Identificar **patrones ecogeográficos** que agrupen a especies y regionalicen al país a partir de condiciones ambientales y ubicación geográfica.
- (4) Describir los patrones de riqueza de especies de Phanaeini y su comportamiento respecto a las variables ambientales.

A partir de estos objetivos se generaron los siguientes productos con la finalidad de que estén disponibles para futuras investigaciones y el desarrollo de estrategias de conservación.

- Base de datos con datos ecogeográficos que esté disponible para futuras investigaciones.
- Mapas de distribuciones potenciales mediante un modelado de nicho ecológico que permite estimar la ubicación de aquellas áreas climáticamente favorables.
- Listado actualizado de especies de Phanaeini en México.

Antecedentes

Zona de Transición Mexicana y regionalización Biogeográfica de México

México constituye un área ideal para llevar a cabo análisis biogeográficos, ya que se han realizado contribuciones importantes desde el siglo XIX y en el siglo XX se han presentado numerosos trabajos descriptivos y análisis empleando diversos enfoques biogeográficos (Morrone, 2005). Además, México se encuentra completamente dentro de La Zona de Transición Mexicana que abarca el suroeste de los Estados Unidos, todo México y Centroamérica hasta las tierras bajas de Nicaragua (Halffter, 1987).

Nombrada por Halffter (1964), de todas las diferentes áreas de transición geográfica en el mundo, la Zona de Transición Mexicana es la más rica y compleja (Halffter *et al.*, 1995). Se caracteriza por la superposición de dos biotas con diferentes historias evolutivas —Neártica y Neotropical— y por el intenso desarrollo *in situ* de flora y fauna (Halffter, 1978; Halffter, 1987; Halffter *et al.*, 1995). En esta zona de transición hay una marcada superposición debido a la orientación de las montañas, la intensa especiación en el Sistema Volcánico Transversal y la conexión de ambas Sierras Madres con las sierras localizadas al sur (Halffter *et al.*, 1995).

La fisiografía de la Zona de Transición Mexicana es compleja como resultado de eventos geológicos ocurridos desde el cenozoico medio (Morrone, 2005). La comunicación de esta zona de transición con América del Norte ha sido posible desde el mesozoico, mientras que con América del Sur ha variado a lo largo del tiempo (Morrone, 2005). Para explicar las amplias características de la distribución geográfica de la entomofauna actual, se propuso un conjunto de patrones de distribución basados en el origen y filogenia de los taxa así como la posible historia geológica y climática de la región (Halffter *et al.*, 1995). Como resultado, se reconocieron cinco patrones de distribución (Halffter, 1976; 1978; 1987; Halffter *et al.*, 2008):

- 1) El **Paleoamericano**, grupos de presencia muy antigua con una riqueza y diversidad mucho mayores en el Viejo Mundo. Con taxa neotropicales que se diversificaron antes del cierre del istmo de Tehuantepec en el Plioceno.

- 2) El **Neártico**, líneas de penetración reciente con taxa que diversificaron en las montañas de México durante el Plioceno y Pleistoceno y con afinidades con Norteamérica.
- 3) **Neotropical antiguo**, linajes aislados por la Faja Volcánica Transmexicana con distribución restringida en el Altiplano mexicano y que conservan la afinidad sudamericana a nivel genérico
- 4) **Neotropical moderno**, líneas de penetración reciente (Plioceno-reciente) con marcadas afinidades con América del Norte. Estos linajes constituyen el patrón Neotropical típico, integrado después de la consolidación del puente panameño con especies muy próximas a las del norte de América del Sur, que se distribuyen en las tierras bajas tropicales de México
- 5) **Mesoamericano**, está integrado por taxones que evolucionaron en el Núcleo Centroamericano, presentando en muchos casos importantes expansiones hacia el norte, y cuyas afinidades más importantes son sudamericanas antiguas. Son taxa que evolucionaron dentro de hábitats montanos húmedos.

Asimismo, inspirados en los trabajos de Halffter, existen más de 15 trabajos orientados hacia la clasificación biogeográfica de México en provincias bióticas (Espinosa-Organista, 2000. En un intento de hacer una síntesis, Morrone (2005) hace una revisión y propone la existencia de tres componentes bióticos principales que contienen un total de 14 provincias agrupadas en dos regiones (Neártica y Neotropical) y una zona de transición (*ZTM sensu stricto*) (Figura 2).

Región Neártica

Comprende las áreas templado-frías y áridas subtropicales de América del Norte, abarcando Canadá, Estados Unidos de América y el norte de México (Morrone, 2005; 2006). Comprende cinco provincias: California, Baja California, Sonora, Altiplano Mexicano y Tamaulipas. Todas a excepción de Baja California, se extienden hacia el norte hasta Estados Unidos (Morrone, 2006). Estas provincias se agrupan en dos componentes bióticos: Californiano y Neártico Continental (Morrone, 2005). Su biota se compone por géneros Holárticos y Neárticos de penetración reciente a la ZTM. Incluye casi todas las especies que están encontradas en las regiones más altas. Para los insectos, los sistemas orográficos de la ZTM han servido como una ruta de penetración de Norte

a Sur (particularmente la Sierra Madre Occidental y también como centros de diversificación (Halffter, 1987).

Dentro de la región Neártica, la provincia del Altiplano concentra un gran número de endemismos (Halffter *et al.*, 2008; Espinosa Organista *et al.*, 2000). Con elevaciones que comenzaron en el mioceno y la formación de una barrera desde el mioceno hasta el Pleistoceno. El Altiplano Mexicano está aislado y se convirtió en un importante centro de diversificación y especiación de los linaje más viejos de insectos y plantas, incluido *Phanaeus* que tiene origen sudamericano pero evolucionó *in situ* en la ZTM (Halffter, 1987; Halffter *et al.*, 2008; Halffter *et al.*, 2012). La fauna está determinada por la absoluta dominancia de géneros sudamericanos con sus linajes exclusivos del altiplano (Halffter *et al.*, 2008).

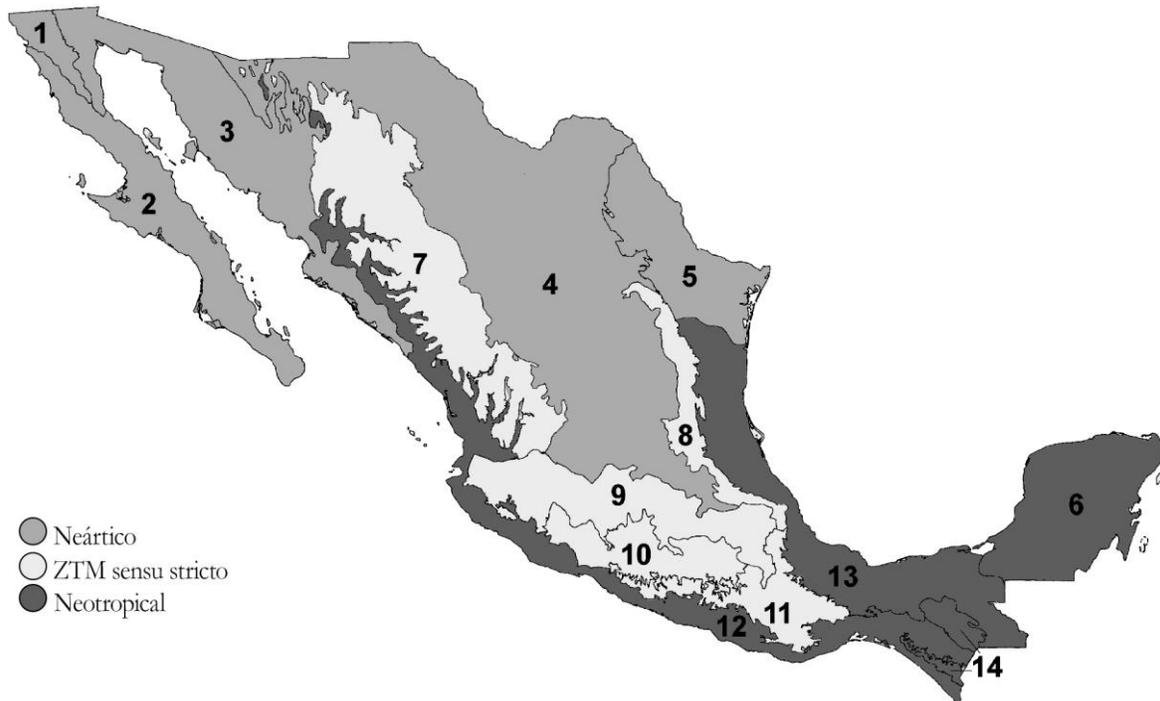


Figura 2. Regionalización biogeográfica de México. 1, California; 2, Baja California; 3, Sonora; 4, Altiplano Mexicano; 5, Tamaulipas; 6, Península de Yucatán; 7, Sierra Madre Occidental; 8, Sierra Madre Oriental; 9, Eje Volcánico Transmexicano; 10, Cuenca del Balsas; 11, Sierra Madre del Sur; 12, Costa Pacífica Mexicana; 13, Golfo de México; 14, Chiapas. Modificado de Morrone, 2005.

Región Neotropical

La región Neotropical comprende los trópicos del Nuevo Mundo, la mayor parte de Sudamérica, Centro América, el sur de México, las Indias Occidentales y el sur de Florida (Morrone, 2006). Existen evidencias de que antes del cuaternario la biota Neotropical sudamericana se expandió hacia el norte (Centroamérica y México) y hacia el sur (región Andina y la Zona de Transición Sudamericana; Morrone, 2005; 2006). Esta penetración permitió la formación de ambas zonas de transición (Morrone, 2004b). La región Neotropical está en el reino Holotropical, corresponde a la Gondwana oriental y tiene una relación estrecha con la región Afrotropical (Morrone, 2005) ya que su fauna tiene parientes cercanos a los del trópico del Viejo Mundo (Morrone, 2006). Incluye las provincias Costa Pacífica Mexicana, Golfo de México, Chiapas y Yucatán (Morrone, 2005).

Zona de Transición Mexicana *sensu stricto*

En un análisis panbiogeográfico basado en escarabajos de la ZTM (Morrone, 2001), se encontraron dos trazos generalizados, norte y sur, que coinciden con los patrones Neártico y Mesoamericano de Halffter, respectivamente. El trazo norte comprende áreas montañosas y tiene la mezcla más grande de elementos neárticos y neotropicales con un gradiente latitudinal y altitudinal, con mayor influencia neártica a grandes altitudes y con influencia neotropical en zonas bajas. Este trazo representa la ZTM en sentido restringido (Morrone, 2005) e incluye las provincias de Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Cinturón Volcánico Transmexicano, Cuenca del Balsas y Sierra Madre del Sur (Morrone, 2001)

Grupo de estudio: tribu Phanaeini

Esta es una de las tres tribus de Scarabaeidae endémicas del nuevo mundo (junto con Eucranini y Eurysternini) comprende 160 especies distribuidas en 12 géneros (Arnaud, 2002): *Coprophanaeus*, *Dendropaemon*, *Diabroctis*, *Homalotarsus*, *Megatharsis*, *Oxysternon*, *Phanaeus*, *Sulcophanaeus*, *Tetrameria*, *Gromphas*, *Oruscatus* y *Bolbites* (Phillips, Edmonds y Scholtz, 2004). De acuerdo con varios estudios con datos morfológicos y moleculares, la tribu está correspondiente a un grupo monofilético (Phillips *et al.*, 2004; Phillips, Pretorius y Scholtz, 2004). En México sólo encuentran los géneros *Phanaeus* (Edmonds y Zidek, 2012), *Coprophanaeus* (Edmonds y Zidek, 2010) y *Sulcophanaeus* (Edmonds, 2000).

Son escarabajos de tamaño mediano a grande, normalmente de colores brillantes metálicos, con un fuerte dimorfismo sexual: el macho normalmente provisto de un largo cuerno cefálico recurvado sobre el pronoto, el cual tiene una forma bastante variable; la hembra con una quilla cefálica transversal y el pronoto convexo. La tribu se caracteriza por tener el primer artejo de la maza antenal muy cóncavo, de forma que recibe los dos artejos apicales; el metasterno es elevado y está proyectado en un ángulo recto entre las mesocoxas de modo que la parte central del metasterno (vista desde abajo) tiene aspecto de placa pentagonal; en ángulo posterodorsal del metaepisterno está proyectado como lóbulo pequeño que retiene la orilla del élitro; carecen de uñas tarsales en los dos sexos y faltan los tarsos anteriores en los machos. (Edmonds 2003). Son especies fosoriales y pueden ser coprófagos, necrófagos o ambos (Edmonds 1972; Halfpter y Matthews, 1966), aunque pueden tener dietas atípicas como la mirmecofilia en *Dendropaemon Perti* y *Tetrameria Klages* (Vaz-de-Mello *et al.*, 1998; Vaz-de-Mello y Génier 2009) y micetofagia en *Phanaeus halfpterorum* (Price y May, 2009).

Phanaeus, MacLeay, 1819

Con un total de 51 especies descritas (Price y May 2009), *Phanaeus* es el género más diverso dentro de la tribu. Se caracterizan por tener el margen anterior del pronoto nítidamente escotado en cada lado, de modo que reciben los lóbulos de la cabeza detrás de las partes superiores de los ojos (Edmonds 2003). El pronoto tiene una textura que va de pequeñas puntuaduras a fuertes rugosidades; fosas posteromedias usualmente presentes. Tibias frontales tri o cuatridentadas, tarsos medios y traseros con cinco segmentos sin uñas. Hay un marcado dimorfismo sexual: los machos carecen de tarsos frontales, tienen un cuerno grande entre los ojos y el pronoto es cóncavo con prominencias posterolaterales o es aplanado y, visto desde arriba, tiene una forma triangular con ángulos posterolaterales. La hembra tiene una carina transversa trituberculada entre los ojos, el pronoto es convexo y usualmente tiene anteromedialmente una combinación de carina, tubérculos o concavidades (Edmonds 1994). Este género se divide en dos subgéneros que difieren en la forma del pronoto, así como en su distribución geográfica.

El subgénero *Notiophanaeus* Edmonds, 1994 se distingue por tener el protórax muy finamente punteado, con aspecto liso brillante a simple vista, careciendo de cualquier granulación o aspereza.

Se distribuye mayormente en Sudamérica y, de los cinco grupos que lo componen, únicamente el grupo *endymion* ingresó a Mesoamérica en una invasión reciente (paralela al de *Sulcophanaeus* y *Coproghanaeus*) y se ha quedado aislado en el refugio de la región del Pacífico de Chiapas a Jalisco (Edmonds, 1994). De las 15 especies del subgénero y de las tres del grupo *endymion*, en México sólo se distribuyen *P. (N) endymion* Harold, 1863 y *P. (N) halffterorum* Edmonds 1979.

Phanaeus, sensu stricto, difiere de *Notiophanaeus* en la esculturación pronotal, siendo granulada o granulorrugosa anterolateralmente. Este subgénero tiene 31 especies distribuidas en ocho grupos. Excepto *P. lunaris*, *P. hermes* y *P. prasinus* todas las especies son endémicas de Centroamérica y del Norte (Edmonds, 1994). En México hay 23 especies y siete de estos grupos, faltando únicamente el grupo *vindex* (Edmonds, 2003).

Sulcophanaeus, Olsoufieff 1924

Este género puede ser confundido con *Phanaeus*, del cual difiere por la forma de los lóbulos postoculares de los parietales y el margen anterior del pronoto. *Sulcophanaeus* ha sido interpretado como un grupo polifilético (Edmonds, 2000; Phillips *et al.*, 2004; Price, 2009), del cual no se han definido las características derivadas y que agrupa los sobrevivientes de al menos cuatro clados distintos (Edmonds, 2000). Posee 14 especies, de las cuales sólo cuatro se encuentran fuera de Sudamérica y en México sólo se reporta *S. chryseicollis* Harold 1863 (Edmonds, 2000) que es endémica a los bosques tropicales del sur de México (sur de la provincia del Golfo de México).

Coproghanaeus, Olsoufieff 1924

Se identifica fácilmente por poseer un clipeo con una emarginación profunda y angosta en la parte media, con dos prominentes y agudos dientes medianos unidos en la parte baja por un pliegue en forma de U. Tiene un pronoto granulorrugoso, por lo menos anterolateralmente con rugosidades que frecuentemente coalescen en un borde transversal o una esculturación parecida a escamas. Las protibias son muy cuadridentadas y los protarsos están ausentes. A diferencia de los otros géneros, su coloración es generalmente oscura con luces metálicas ligeras. El dimorfismo sexual es pronunciado, pero en diferentes grados entre subgéneros y grupos de especies (Edmonds, 2010).

Son preferencialmente necrófagos con una fuerte preferencia por bosques y hábitats cerrados. El fuerte desarrollo de la dentición clipeal y protibial característicos del género ha sido interpretado como una adaptación al corte de carroña. Aun así, la mayoría de las especies usan excremento (especialmente de carnívoro y omnívoros come-carne) (Edmonds 2010). Incluye 38 especies divididos en tres subgéneros (Edmonds, 2010), en México sólo se encuentran especies del subgénero *Coprophanaeus* sensu stricto: *C. corythus*, *C. gilli*, y *C. pluto*.

Biogeografía de Phanaeini

Dentro de los Scarabaeinae, la tribu es un grupo de edad intermedia (Philips *et al.*, 2004). Con una distribución ancestral en los Andes de dónde se dispersaron a la Amazonia, hacia Brasil y finalmente a la región de Guyana (Price, 2009). Evolucionaron en Sudamérica después del Mesozoico tardío, cuando se separó de África. Después de evolucionar y diversificarse en Sudamérica, entraron a Norteamérica al reabrirse el puente de Panamá en el Plioceno (Philips *et al.*, 2004). Existen propuestas respecto a al origen, radiación y dispersión de *Phanaeus* (Price, 2009; Edmonds 1994; Edmonds y Zidek, 2012, Philips *et al.*, 2004), pero *Sulcophanaeus* y *Coprophanaeus* carecen de trabajos formales respecto a esto. A continuación se presenta una breve revisión acerca de la información biogeográfica disponible para cada género.

Phanaeus y Notiophanaeus

Los *Phanaeus* se encuentran desde el Norte de Argentina hasta Massachusetts, Estados Unidos (Price, 2009). Su distribución geográfica puede ser extremadamente compleja y en mosaico en regiones como México, donde la fisiografía, patrones climáticos y hábitats están frecuentemente fracturados en distancias cortas (Edmonds, 1994). Su distribución está determinada por la cobertura vegetal y clima prevaleciente, especialmente las lluvias de verano (Price, 2009), no hay *Phanaeus* donde la lluvia se concentra en los meses fríos (Edmonds 1994). Las especies más estenotópicas, especialmente las tropicales, están fuertemente afectadas por actividades humanas (Edmonds, 1994). A pesar de tener un origen sudamericano (Edmonds, 1994, Price, 2009), existen más especies en Meso y Norteamérica que en Sudamérica (34 vs. 12) debido a la escasez de competidores, especialmente en lugares más cálidos, secos y abiertos (Edmonds, 1994).

El subgénero *Notiophanaeus* desciende del *Phanaeus* ancestral y representa una radiación temprana en Sudamérica, con la reciente entrada del grupo *endymion* a Centroamérica (Edmonds, 1972, Kohlmann y Halffter, 1988, 1990) que tuvo una expansión limitada en las áreas tropicales forestadas (Halffter *et al.*, 1995).

Los representantes tempranos de *Phanaeus* sensu stricto, llegaron a Mesoamérica durante el Mioceno (Price, 2009), cuando estaba sucediendo la diversificación fisiográfica de México y cuando la fauna de grandes mamíferos proveía grandes pulsos de diversificación y establecimiento de tres diferentes linajes evolutivos: (1) El linaje conformado por los grupos *triangularis*, *tridens* y *hermes* migró hacia el sur y norte adoptando diferentes estrategias ecogeográficas y al final llegaron al noroeste de Sudamérica; (2) los grupos *quadridens* y *amethystinus* se diversificaron en hábitats montanos de Mesoamérica y (3) los grupos *mexicanus* y *beltianus* se diversificaron extensamente en los hábitat intermedios entre montanos y bosques neotropicales de Mesoamérica (Edmonds 1994).

Edmonds (1994) concibe la distribución actual del género como una división de 12 patrones ecogeográficos basados en la vegetación de tres áreas biogeográficas amplias: Sudamérica, Mesoamérica y Norteamérica (Edmonds 1994). Los patrones presentes en México son:

- *Bosques neotropicales*. Bosques húmedos de tierras bajas que provienen desde Sudamérica hasta la costa central de Veracruz que contiene bosque tropical perennifolio y subcaducifolias de la ladera del Pacífico de las montañas en Chiapas, Oaxaca, Guerrero y Jalisco. Contiene a las especies mexicanas de los grupos *endymion* y *beltianus*.
- *Bosques intermedios*. Incluye al bosque tropical caducifolio y subcaducifolio, contiene a los grupos *mexicanus* y *tridens*.
- *Bosques montanos*. Abarca al bosque mesófilo de montaña y al bosque de pino/encino, de una altitud mayor a 1300 m y menor a 2300, se presentan los grupos *quadridens*, *amethystinus* y *triangularis*.

Por otro lado, las hipótesis filogenéticas de Price (2009), proveen evidencia en contra de la regionalización anterior. En su estudio, explica su distribución actual como un producto de 55 eventos de dispersión, con una distribución ancestral en los Andes. Los grupos *tridens*, *triangularis*,

quadridens y *vindex* y *P. jecoraensis*, forman un clado de grupos originados en México y que se han dispersado dentro del país y hacia Estados Unidos. El grupo *quadridens* tiene una distribución ancestral en México y es el grupo hermano del grupo *triangularis*. El grupo *mexicanus*, *beltianus* y *amethystinus* son un clado que se ha dispersado de regreso hacia Centro y Suramérica. Mientras que el subgénero *Notiophanaeus*, el grupo *paleano* y el *chalcomelas*, tienen una distribución restringida a los Andes y el Este de los Andes, dentro de estos solamente *P. pyrois* penetró al Noreste de los Andes.

En un sentido más ecológico, Halffter *et al.* (1995) basándose en un análisis biogeográfico para estudiar la sucesión altitudinal de especies de Scarabaeidae, Geotrupidae y Silphidae en la ZTM, definió tres patrones de distribución los que incluyen a Phanaeini son:

- *Grupo 1.* Especies con especies representativas de distribución neotropical con penetración moderada: *P. endymion*, y *C. corythus*. No sólo se encuentra en bosques tropicales, sino también en otros tipos de vegetación como bosques de niebla, pastizales y plantaciones de café. Los bosques en los que se colectaron son caducifolios y semicaducifolios y parcialmente perturbados.
- *Grupo 2.* Especies de pastizales, *P. tridens* que sigue el patrón neotropical de penetración moderada, bien adaptada a formaciones tropicales abiertas y sólo se encuentran en selva bajo condiciones de disturbio, lo que les permite colonizar ecosistemas antropizados.
- *Grupo 5.* Pastizales inducidos entre 1770 y 2600 msnm, con el patrón mesoamericano de montaña. Se encuentra *P. amethystinus*.

Coprophanaeus

La distribución del género *Coprophanaeus* cubre los dos tercios del norte de Sudamérica y Mesoamérica, ocupando la mayor parte de la región Neotropical. *Megaphanaeus* y *Metallophanaeus* son endémicos del este de las cordilleras de Sudamérica. *Coprophanaeus* s. str., aunque es principalmente sudamericano, ha penetrado a Mesoamérica dos veces: un evento temprano que dio origen al grupo *pluto* y uno tardío que estableció a *C. corythus* (grupo *telamon*). Se reconocen los siguientes conjuntos faunísticos: Amazónico, Paraná, Cerrado, Catinga, Chaco yungas+Napo, Llanos venezolanos y Mesoamérica. Este último sólo tiene especies del grupo *pluto* (Edmonds, 2010).

De las especies presentes en México, *C. pluto* (Harold, 1863) se presenta en todas las provincias mesoamericanas de México. *C. gilli* Arnaud, 1997, en el Golfo de México y las provincias del este de Centro América, tiene un amplio hábitat que va de bosques mesófilos bien conservados a acahuales de crecimiento secundario, plantaciones de café y otras áreas perturbadas entre 1000 y 1300 m. Esta variedad de hábitats es compartida con *C. corythus* (Harold, 1863), que es un habitante común del mosaico selva/pastizal de Chiapas, pero prefiere los bosques continuos a los pastizales.

Sulcophanaeus

Es difícil hablar en específico de la biogeografía de *Sulcophanaeus* puesto que es un grupo polifilético (Philips *et al.*, 2004) y para construir un patrón debe haber una hipótesis filogenética previa (Halfpeter *et al.*, 2008). La única especie presente en México, *S. chryseicollis*, se distribuye en selvas húmedas del sur del país, entre 0 y 1000 msnm, son coprófagos y se colectan de julio a noviembre. Junto con *Phanaeus endymion* y *Coproghanaeus telamon* entre otros, son especies indicadoras de selva alta de tierras bajas del sur del país (Edmonds, 2000). Por ser un grupo polifilético y sólo presentar una especie en este trabajo y presentar expansiones similares a *Phanaeus* (Price, 2009), se profundizará en los dos grupos restantes.

Método

Generación de base de datos

Los registros se obtuvieron de la base de datos de la Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), la Red Mundial de Información sobre Biodiversidad (REMIB), y de Global Biodiversity Information Facility (GBIF) y de la Colección Nacional de Insectos del Instituto de Biología de la UNAM (CNIN); además, se registraron localidades de los trabajos de Edmonds (1994; 2010) y Edmonds y Zidek (2010). Estos datos se organizaron en el formato DarwinCore que es un conjunto de estándares desarrollado y promovido por la organización internacional TDWG (Biodiversity Information Standards) y utilizado por la CONABIO para facilitar el intercambio de información sobre la diversidad biológica. Estos estándares incluyen un glosario de términos (columnas, campos) basados principalmente en los taxones y su presencia documentada en la naturaleza, ya sea mediante registros observacionales o a través de especímenes conservados en colecciones de historia natural. La CONABIO exige 32 campos obligatorios y la base de datos a utilizar aquí cuenta con 15 campos extras de datos útiles para análisis posteriores que fueron nombrados bajo el estándar de DarwinCore. Todos los registros fueron georreferidos a una resolución de 30 arcos de segundo ($\approx 25,080$ celdas en total para el territorio mexicano), para la posterior construcción de mapas de la distribución observada de cada una de las especies.

Se estandarizó la identidad taxonómica de cada registro, eliminando los errores nomenclaturales (sinonimias, ortográficos, nombres en desuso) a partir de un listado de nombres válidos de Scarabaeinae de México proporcionado por expertos (Edmonds y Vaz de Mello) lista basada principalmente en los trabajos de Edmonds (1994), Edmonds y Zidek (2012) y Arnaud (2002).

Por otro lado, comúnmente existen registros con la misma información escrita de forma diferente. Se estandarizó el uso de minúsculas, acentos y nombre completo de estados y municipios. Las localidades que se estandarizaron fueron aquellas con múltiples registros refiriéndose a la misma localidad pero con diferente escritura (p.ej. estaciones biológicas, áreas naturales protegidas y carreteras).

Aquellos registros con información detallada de localidad pero sin coordenadas geográficas, se les asignó una mediante el uso del mapa digital del INEGI, Google Earth y GeoSearch (plugin en Quantum GIS). Un total de 591 registros fueron georreferidos de esta manera. Adicionalmente, se proyectaron los mapas en un Sistema de Información Geográfica para confirmar que el estado, municipio y localidad del punto coincidiera con la descrita en la base de datos.

Extracción e interpretación de información de literatura

Con el fin de comparar los registros, se extrajo e interpretó la información ecológica y geográfica de la literatura de Phanaeini. Esta información se resumió en una tabla que contiene campos taxonómicos, referencia a los tipos (publicación, etiqueta y ubicación del holotipo), tamaño (intervalo de largo y ancho), fenología, horario de actividad, dieta (coprófago, necrófago o copronecrófago), intervalo de altitud y comentarios de la distribución (Anexo 1). Esta información se obtuvo de Edmonds (1994, 2000), Edmonds y Zidek (2010, 2012) y Price y May (2009). Asimismo, los polígonos con la distribución de las especies reportadas en Edmonds (2000) y Edmonds y Zidek (2010, 2012) fueron convertidos a un archivo vectorial (.shp).

Modelado de distribución potencial

Capas climáticas y puntos de presencia

Como variables predictoras se utilizaron las 19 capas del proyecto WorldClim con resolución de 30 segundos de arco (Hijmans *et al.*, 2005) y se tuvo en cuenta toda especie citada para el territorio mexicano con cinco o más registros georreferidos y separados entre sí, por al menos por una celda. Se utilizaron registros con fecha a partir de 1950 ya que las variables predictoras usan datos climáticos del año 1960 al 2000.

Se extrajo el valor de temperatura media anual, precipitación anual y altitud de los puntos de presencia y se graficaron para identificar y eliminar puntos atípicos que representan registros mal identificados o mal georreferidos. Se resumió el número de puntos a la resolución de las capas ambientales; es decir, todos los puntos que cayeran en una misma celda se tomaron como uno solo. En el caso de las especies con menos de 20 puntos se utilizaron todos los puntos para el modelado, en el resto se seleccionó al azar 30% de los puntos para validar el modelo.

Debido a que la validación es afectada por la extensión de las capas climáticas (Lobo *et al.*, 2008) y para tomar en cuenta el subconjunto M del modelo BAM, las capas climáticas fueron recortadas para modelar únicamente con aquellas áreas de que han sido accesibles a las especies en un periodo relevante de tiempo (Barve *et al.*, 2011). Esta área se delimitó para cada especie tomando en cuenta la descripción y los polígonos proporcionados por Edmonds (1994, 2000) y Edmonds y Zidek (2010, 2012) y tomando en cuenta la regionalización biogeográfica propuesta por Morrone (2005).

Algoritmo de modelación

Se utilizó el Algoritmo genético para producción de conjunto de reglas (GARP por sus siglas en inglés; Scachetti-Pereira, 2002). GARP (Algoritmo genético para producción de conjunto de reglas), es un método de "Machine Learning" para clasificación supervisada. Este método implementa un método de ensamblado que genera reglas basadas en diferentes modelos para después seleccionar, con un algoritmo genético, un conjunto de éstas a partir del cual se hará la predicción final. A diferencia de otros métodos comúnmente usados (p.ej.. Maxent y BIOCLIM), GARP arroja un mapa binario. Por esto y por la estocasticidad del algoritmo (cada vez se obtiene un diferente resultado), se corrió 100 veces el algoritmo y se seleccionaron los 10 mejores modelos (Anderson, 2003); es decir, aquellos que tuvieran menos de 10% de error de omisión (falsas presencias) y menos de 50% de comisión (falsas ausencias). La suma de los 10 modelos fue tomada como probabilidad de ocurrencia (Anderson *et al.*, 2003) para la evaluación del modelo a partir de una curva ROC parcial (Barve, 2008; característica operativa del receptor o ROC por sus siglas en inglés).

Evaluación del modelo

A pesar de que tradicionalmente los modelos han sido evaluados con el área bajo la curva (AUC, por sus siglas en inglés) de una curva ROC, se ha demostrado que no es el mejor método de evaluación por múltiples razones (Lobo *et al.*, 2008) entre las cuales están: (1) resume el desempeño tomando en cuenta regiones de la ROC en donde el modelo no opera; (2) da el mismo peso a la omisión y comisión y (3) el área dónde se realiza el modelo influencia en la tasa de ausencias bien predichas del AUC (entre mayor sea el área, mayor será el AUC). El uso de la ROC parcial soluciona

los primeros dos problemas, pues restringe el cálculo al dominio donde el algoritmo hace la predicción y donde el error de omisión es suficientemente bajo para satisfacer los requerimientos definidos por el usuario (Peterson *et al.*, 2008).

Se utilizó el programa *partial ROC* (Barve, 2008), se hicieron 1000 réplicas, usando 50% de puntos para bootstrap y con un 5% de error de omisión aceptado. Con esta prueba se considera que un modelo es bueno si la proporción entre el AUC del modelo y el AUC de un modelo nulo con distribución aleatoria ($AUC = 0.5$), llamado “Razón AUC”, es mayor a 1. Para determinar esto estadísticamente, utilizando R 3.0.2, se obtuvo la probabilidad de que la media de la razón AUC sea mayor o igual a 1 utilizando el valor Z a partir de la media y la distribución estándar de las réplicas del modelo, finalmente se presenta en un boxplot la distribución de la razón AUC por especie para una comparación visual con el modelo nulo. Los modelos, después de ser validados, se convirtieron a mapas binarios seleccionando el área donde los 10 mejores modelos de GARP coincidían, se presentan tanto en formato ráster como vectorial.

Datos de distribución en espacio ambiental

Se extrajo el valor de las 20 capas ambientales de WorldClim dentro de la distribución potencial obtenida de cada especie y se obtuvieron las medidas de tendencia. El intervalo de precipitación, temperatura y altitud para cada especie fue tomado en cuenta con el primer y tercer cuartil, como límite inferior y superior respectivamente. Todo esto se hizo utilizando R 3.0.2 y los paquetes *raster* (Hijmans y van Etten, 2012), *reshape2* (Wickham, 2007) y *ggplot2* (Wickham, 2009).

Disminución de hábitat por cambio en el uso de suelo

Se utilizó el conjunto de datos vectoriales de Uso del Suelo y Vegetación Serie V (INEGI, 2013) para calcular la proporción de área no apta para su hábitat. Esta capa con datos a escala 1:250 000, contiene datos generados durante el periodo 2011-2012, utilizando la serie anterior y actualizada con imágenes del satélite LANDSAT del año 2011. Las categorías de esta capa fueron reclasificadas en áreas conservadas, vegetación secundaria (todas las categorías de vegetación secundaria, más palmar y pastizal inducido) y hábitat antropizado (Asentamiento Humano, Zona Urbana, Sin Vegetación Aparente y Desprovisto de Vegetación).

Se utilizó Quantum GIS para el obtener el área de las capas vectoriales de los modelos de distribución potencial y de la intersección con cada categoría de zona no apta. Este proceso se realizó utilizando la proyección Cónica Conforme de Lambert que permite un cálculo más preciso del área y utiliza metros como unidad de medida. Para identificar el efecto de la categoría y la especie sobre el área, se realizó una prueba de bondad de ajuste utilizando X^2 para el análisis de una tabla de contingencia.

Patrones ecogeográficos

A partir de la tabla resumen, se ordenaron las especies en orden creciente a partir de la media de cada variable ambiental, se buscaron patrones recurrentes en la ordenación de las especies y se compararon con la distribución geográfica. A partir de esto se clasificaron a las especies en conjuntos que compartieran características ambientales y distribución geográfica semejante.

Esta clasificación fue puesta a prueba con un Análisis Linear Discriminante (LDA, por sus siglas en inglés), cuyo objetivo es encontrar combinaciones lineales de las variables originales que den la mejor separación entre grupos previamente especificados (Cohglan, 2010). Este análisis se realizó utilizando las variables utilizadas para la determinación del patrón y, como valores, los de cada pixel de la distribución de cada especie utilizando el paquete *MASS* (Venables y Ripley, 2002). Cabe destacar que los datos ingresados al LDA fueron centrados, escalados y se les aplicó simetría para mejorar la estabilidad de los algoritmos numéricos y aumentar la predictibilidad de los modelos (Kuhn y John, 2013). Se usó la transformación de Box y Cox (1964) utilizando el paquete *caret* (Kunh, 2012).

Patrones y gradientes de riqueza de especies

La riqueza potencial se obtuvo al sumar en una nueva capa ráster, las capas de los modelos y los puntos de registro de las especies no modeladas. Se extrajeron los valores de la capa de riqueza, se obtuvo el valor promedio y se seleccionó el valor máximo por categoría, el comportamiento de ambos respecto a la temperatura, precipitación y altitud, fue graficado y comparado con un modelo GAM que permitiera visualizar mejor las tendencias. Todo esto se hizo en R 3.0.2 y el paquete *raster* y *ggplot2*.

Resultados y discusión

Estado del conocimiento de Phanaeini

En la base de datos fueron recopilados un total de 5,557 registros que incluyen localidades de todo México, Estados Unidos, Guatemala, Belice, El Salvador, Honduras, Costa Rica y Colombia. De las 28 especies que se registran en México, 17 no han sido registradas fuera del país. Los registros de las especies cuya distribución se extiende hacia Estados Unidos, como *Coprophanaeus pluto*, *Phanaeus amithaon* y *P. adonis*, se encuentran en los alrededores de la frontera con México. En contraparte, las especies con distribución extendida hacia el sur, *C. corythus*, *C. gilli*, *C. pluto*, *P. endymion*, *P. guatemalensis*, *P. palliatus*, *P. pillatei* y *P. sallei* presentan registros hasta Centro América y, *C. corythus*, llega hasta Colombia, teniendo así la distribución más amplia.

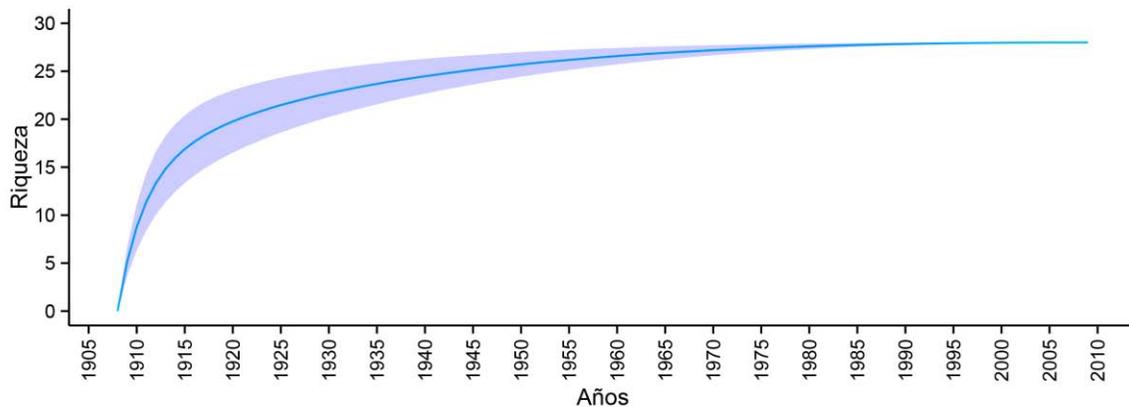


Figura 3. Curva de rarefacción de especies por año para registros de Phanaeini en México. La sombra indica el intervalo de confianza al 95%.

El listado de Phanaeini en colecciones biológicas y bases de datos parece tener la totalidad de las especies acercándose a la asíntota a partir del año 1979 (Figura 3), año en que se describió *P. halffterorum*, la primera nueva especie de Phanaeini descrita para México en 100 años. Posteriormente se describieron *P. blackalleri*, *C. gilli*, *P. yecoraensis* y, finalmente en 2009, *P. zapotecus*. La cantidad de registros por especie es desigual; *C. corythus* cuenta con el mayor número de registros (19.4%), seguida por *P. endymion* (16.7%), mientras que 13 especies cuentan con menos de 1% de registros cada una. El *C. corythus* tiene mayores registros por ser la especie de distribución geográfica más amplia, en contraparte con la distribución de *P. endymion*, que no es tan extensa, por lo que su

mayor representación se debe a que es una especie bastante común (Edmonds, 2003) o al sobremuestreo en localidades que se hallan dentro de su área de distribución, por ejemplo, en Veracruz y Chiapas, que son los estados con mayor colecta de escarabajos en México.

Fuentes de información

La fuente de datos que más registros aportó fue GBIF (56%), seguido por CONABIO (25%), CNIN (13%), REMIB (3%) y al final, los datos de literatura (2%). El 62% de los registros de la CNIN tuvieron que ser georreferidos a partir de la información vertida en las etiquetas, mientras que sólo el 2% de las georreferencias de registros de GBIF fueron corregidas por datos de localidad. Todas las especies estuvieron registradas en GBIF, excepto *P. pilatei*, cuyos registros provienen únicamente de literatura y de un ejemplar depositado en la CNIN. Esta última colección, que es la más importante del país, carece de ejemplares de especies raras tales como *P. yecoraensis*, *P. zapotecus*, *P. blackalleri*, *P. damocles*, *P. melampus*, *P. flobri* y *C. gilli*. La institución con mayor riqueza de especies fue el INECOL, que únicamente carece de *P. damocles*, *P. pilatei* y *P. adonis*, le siguen la Universidad Federal de Lavras y el Instituto de Biología de la UNAM.

Localidades de registro

El total de registros representan 784 localidades de colecta, de los cuales 647 se encuentran dentro de México y están asignadas a 325 localidades (Figura 4). Los topónimos de estas localidades, con sus respectivos puntos de colecta (a una resolución de 30 segundos de arco) se presentan en el Anexo 2. Cabe mencionar que aproximadamente 1100 registros fueron georreferidos a partir de la localidad de colecta, principalmente datos de bibliografía, provenientes de la CNIN y GBIF. Esto podría haber reducido el número real de puntos de registro.

El 31% de los registros en la base de datos se encuentran en Chiapas y 27% en Veracruz, los estados con mayor número de especies. Estos estados también cuentan con el mayor número de puntos de muestreo (95 y 186 respectivamente) indicando que, a pesar del menor número de registros, el estado de Veracruz ha sido más extensamente explorado que Chiapas.

El estado de Morelos destaca por tener 45 puntos de muestreo, a pesar de tener un área que equivale únicamente al 7% del área de Veracruz o Chiapas, lo que lo convierte en el estado con

mayor porcentaje de área explorada, además de ser, después del Distrito Federal, el territorio con mayor número de especies respecto a su área. En contra parte, el norte del país carece de localidades de colecta, así como Tlaxcala y la Península de Yucatán (Tabla 1). En el caso del norte del país, específicamente del altiplano, esta falta de registros puede deberse a que Edmonds (1994) y Edmonds y Zidek (2012) omiten esta área de la distribución de Phanaeini, o bien, al escaso interés de los entomólogos por coleccionar en la región. Un llamado a la exploración de estos lugares es la descripción tardía de *P. jecoraensis* (Edmonds, 2004). La omisión de Tlaxcala puede deberse a que su territorio está altamente modificado, mientras que Yucatán apenas comienza a ser explorado en búsqueda de Scarabaeidae.

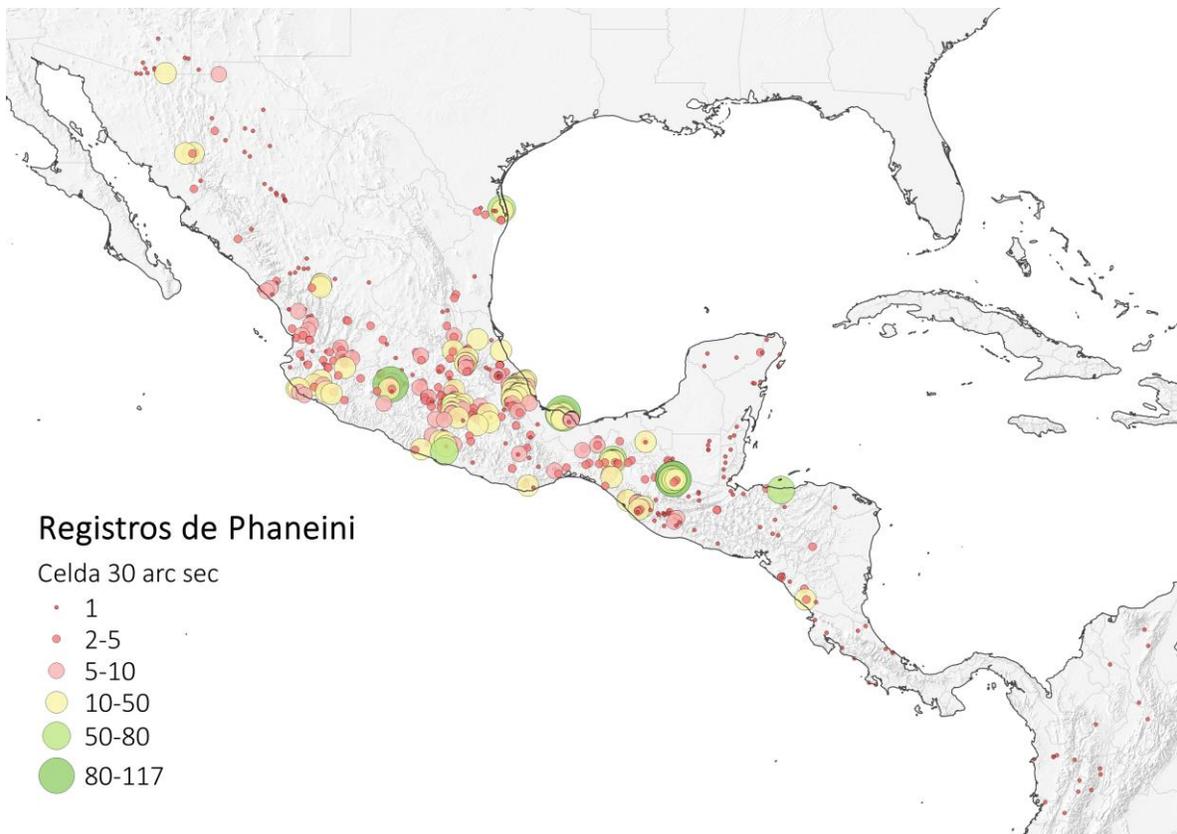


Figura 4. Localidades únicas de colecta de Phanaeini en México a una resolución de 30 arcos de segundo, el color y tamaño indica el número de registros por punto

Estacionalidad de los registros

Las colectas se concentran en el mes de julio, con un 22% de registros; el número de registros disminuye casi simétricamente hacia principios y finales del año. Este aumento en los registros es el patrón general para Scarabaeidae en general: un ciclo de vida altamente coordinado con las lluvias en la temporada más cálida del año con una temporada seca distintiva (Edmonds, 1994). Este pico de abundancia es la fecha predilecta para la organización de colectas y, debido a la falta de estudios fenológicos que involucren colectas de varios años, es difícil distinguir hasta qué punto la abundancia de registros se debe al incremento de individuos en temporada de lluvia, o bien a la costumbre de coleccionar durante dichos meses.

Por otro lado, muy pocas especies fueron colectadas entre febrero y abril, por ejemplo, *C. corythus* y *P. endymion*, las cuales tienen un comportamiento bimodal en las fechas de captura, con un pico en febrero y otro en lluvias (Figura 5). Estas capturas fueron realizadas en 2004 en Ocosingo, Chiapas, donde febrero es típicamente el mes más seco. Sin embargo, estas capturas (junto con algunas de *P. amethystinus*, *P. chryseicollis*, *C. gilli*, *P. melampus* y *P. sallei*) probablemente se deban a lluvias atípicas ocurridas en enero de ese año.

Este trabajo recopila los registros de Phanaeini de las principales fuentes de información biológica concentradas en una base de datos extensiva y en formato estandarizado que permitirá en el futuro su uso por otros investigadores. A pesar de no ser el primero en sintetizar la información distribucional de Phanaeini, este trabajo detalla la información disponible para México y permite observar lo intensivo que ha sido el trabajo entomológico, además de que hace visibles los errores que los colectores han cometido históricamente: (1) la descripción insuficiente de la ubicación de las localidades de registro, (2) el sesgo en la colecta hacia ciertos tipos de vegetación, ciertas regiones cercanas a los centros de investigación, a las poblaciones importantes o a caminos y carreteras, (3) el sesgo temporal hacia la época de lluvia, (4) los ejemplares no depositados en colecciones, no digitalizados o no publicados y (4) los errores taxonómicos, geográficos y de captura en general de datos en la digitalización de colecciones biológicas.

La corrección de los primeros tres errores no repercutirá en el conocimiento de la diversidad mientras los biólogos no se capaciten para compartir registros de presencia en bases de datos públicamente disponibles y con datos correctamente capturados. Esto permitirá sintetizar y analizar de forma más eficiente la biodiversidad del planeta.

Tabla 1. Registros de Phanaeini en México por especie y por estado.

	Agascalientes	Chiapas	Chihuahua	Colima	Distrito Federal	Durango	Estado De México	Guanajuato	Guerrero	Hidalgo	Jalisco	Michoacán	Morelos	Nayarit	Oaxaca	Puebla	Queretaro	Quintana Roo	San Luis Potosí	Sinaloa	Sonora	Tabasco	Tamaulipas	Veracruz	Yucatán	Zacatecas
<i>C. corythus</i>		580								2					1	21		2								434
<i>C. gilli</i>		11								4					2	2			2							24
<i>C. pluto</i>	1	13	29			4	1	6	2	41		11	3		5	2		2	1	4			5			153
<i>P. adonis</i>					13			2	2	150		5	4				4						1			6
<i>P. amethystinus</i>		242								17					13	1	6		3			1				119
<i>P. amilbaon</i>	3		19			1	1	3			72	134	14	17	1	2	7			6	3					17
<i>P. blackalleri</i>										14		2														
<i>P. damocles</i>					1					23					9											
<i>P. dapbnis</i>							15		57			7	141			47										
<i>P. demon</i>		18	2	3		1	1	31		37	8	105			16	57										6
<i>P. endymion</i>		554								14					28	2				2		2				298
<i>P. flobri</i>								5		5		2				1										
<i>P. furiosus</i>					4	3				72	14	2	34	1						9	10					
<i>P. guatemalensis</i>	4																									
<i>P. halfiterorum</i>								5																		
<i>P. melampus</i>	24																									1
<i>P. mexicanus</i>			5			2		209				2	66		4	3										92
<i>P. nimrod</i>	3							4							10											
<i>P. obliquans</i>			2								3															1
<i>P. palliatus</i>				6	2	22				2	16	35	2			1	4									
<i>P. pillatei</i>																		6								7
<i>P. quadridens</i>	2	18		52	62	17	3			13	2	32	4			5				6	7					4
<i>P. sallei</i>	137									2							4									22
<i>P. scutifer</i>																										15
<i>P. tridens</i>	40		18					1	1	40		33														189
<i>P. yecoraensis</i>																					41					
<i>P. zapotecus</i>															14											
<i>S. chryseicollis</i>	27															2										67
Total	4	1655	17	75	75	68	65	8	360	193	302	239	384	54	99	149	27	8	7	24	65	3	6	1448	7	2
Riqueza	2	13	1	6	5	3	8	5	12	9	10	9	11	3	11	13	6	2	3	5	5	2	2	16	1	1
Puntos*	1	95	18	3	7	13	26	5	24	30	55	31	42	18	21	30	2	6	3	7	10	1	6	186	5	2

*Puntos de colecta estandarizados a celdas de 30 arcos de segundo (aproximadamente 1km²)

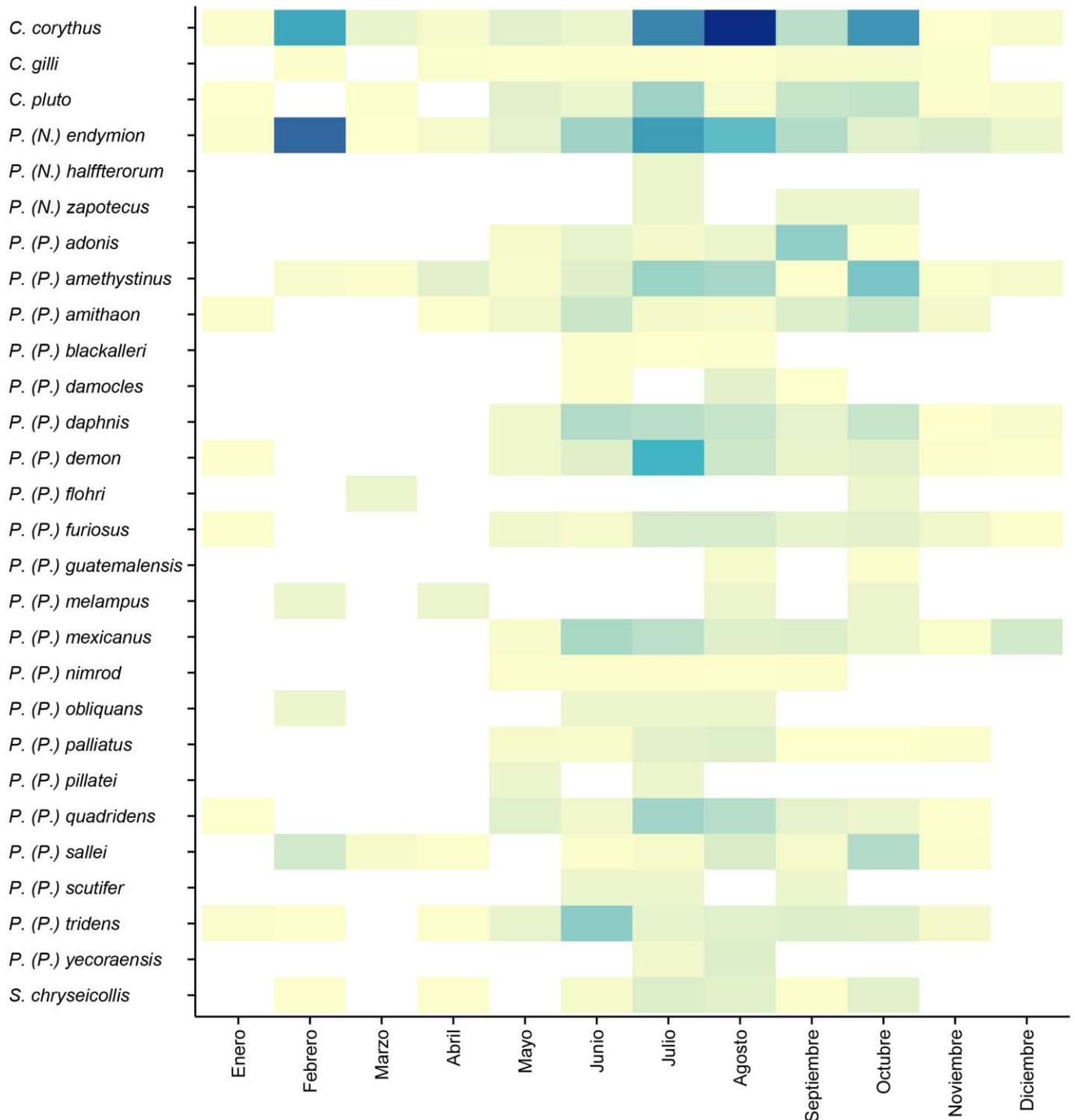


Figura 5. Estacionalidad de los registros de Phanaeini en México a partir de registros históricos en bases de datos y colecciones biológicas, la intensidad del color indica el número de registros por mes y por especie.

Distribución potencial de Phanaeini

Debido a la falta de registros no se pudo modelar la distribución de *P. obliquans*, *P. blackalleri* y *P. zapotecus*, ya que tenían menos de cinco registros. De las 25 especies que se modelaron, ocho especies no pudieron ser validadas ya que tenían menos de 20 puntos (Tabla 2). La razón de la AUC de los 17 modelos evaluados fue estadísticamente diferente a uno (el modelo nulo), por lo que se pueden considerar como válidos (Figura 6). De las 1000 réplicas con la prueba pROC, únicamente *P. amethystinus* presentó una réplica menor a uno.

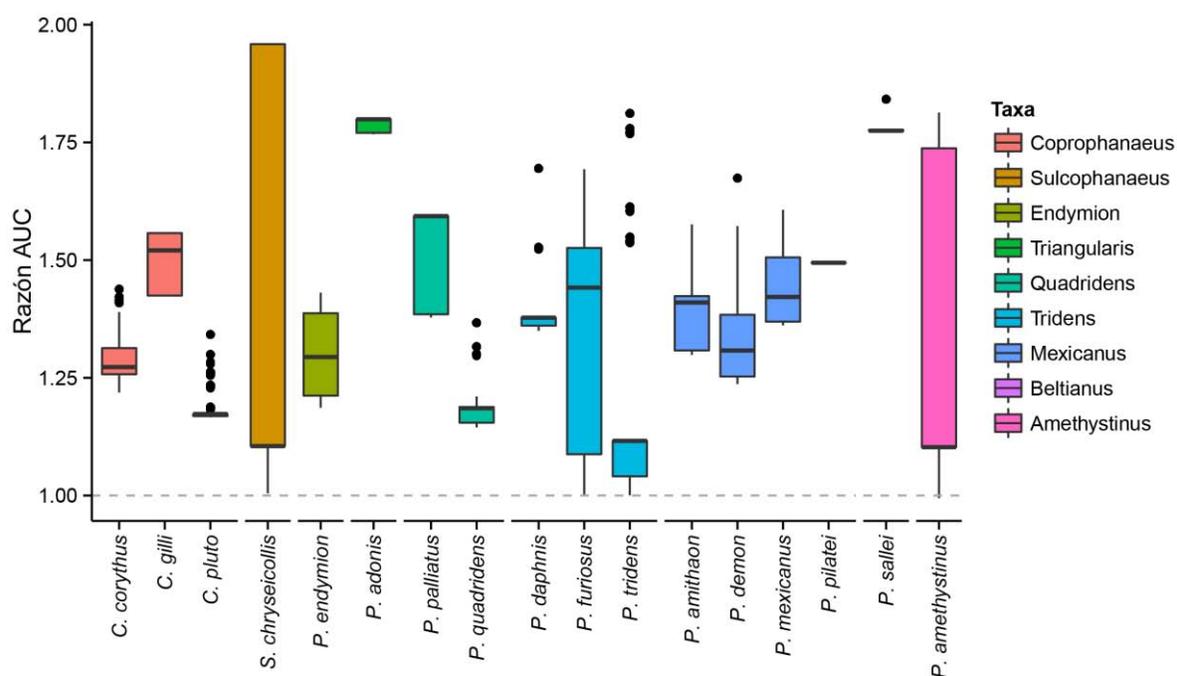


Figura 6. Distribución de los valores de la Razón del AUC de los modelos de distribución de las especies de las 17 especies Phanaeini de México con más de 20 puntos de registro. Todos los valores fueron significativamente mayores al modelo nulo ($p < 0.05$), marcado aquí con una línea punteada de color gris, por lo que se puede aceptar la validez de los modelos de distribución. Grupos ordenados filogenéticamente.

Distribución geográfica

Las distribuciones concuerdan con las descripciones de Edmonds (1994) y Edmonds y Zidek (2008; 2012), a excepción de *P. mexicanus*, cuya distribución no concuerda con el dibujo a mano alzada de Edmonds (1994) y Edmonds y Zidek (2012), pero sí con la descripción que se hace en dichos textos. Por otro lado, los modelos arrojaron distribuciones más amplias a las previamente reportadas, como en el caso de *P. quadridens*, cuya distribución incluye el altiplano, y *P. endymion* y *P. pilatei* en la Península de Yucatán, regiones que hasta el momento han sido ignoradas.

Los modelos de especies con pocos puntos generaron resultados coherentes con las descripciones de experto y están delimitadas por unidades geomorfológicas y tipos de vegetación: *P. yecoraensis* se distribuye en el valle intermontano de Yécora; *P. damocles* en la montaña de Guerrero, la Mixteca y los valles centrales de Oaxaca; *P. flobri* en el límite de los bosques secos con los bosques de pino-encino del Pacífico y de la Sierra Madre del Sur; *P. halfferorum* en las regiones altas del centro de Guerrero; *P. nimrod* en los Valles centrales y Sierra Sur de Oaxaca, y *P. pilatei* en la Península de Yucatán.

P. melampus tiene una distribución potencial disyunta en cuatro manchones equivalentes a los puntos señalados por Edmonds y Zidek (2012), a pesar de ser generados únicamente con puntos en Chiapas. La distribución de *S. chryseicollis* equivale a la de *P. melampus*, pero es más amplia y podría indicar corredores entre los manchones de la distribución de *P. melampus*. La distribución de *P. scutifer* también se encuentra dividida: con una sección en la cuenca del centro de Veracruz y otra en la cuenca norte, a lo largo del Río Tempoal. La distribución de *P. amethystinus* se corta en la porción sur de la Sierra Madre en Oaxaca y se reanuda hasta llegar a Chiapas, región en la que potencialmente podría coexistir con *P. guatemalensis*. No se encontró conexión entre la distribución de *P. adonis* en México y los puntos de colecta de esta especie en Brownsville, Texas, entre la distribución de *P. endymion* en la costa del Golfo de México y la del Pacífico, ni entre las localidades de *P. halfferorum* en el Estado de México y Guerrero.

Los mapas aquí presentados son un resultado congruente con la historia natural de la especie, la geomorfología y el clima del área de estudio. La alta resolución espacial del análisis y la gran síntesis de registros que representa hace que este trabajo sea un aporte importante al conocimiento

de la tribu Phanaeini. Estos mapas son un buen punto de partida para análisis posteriores y para la planeación de colectas futuras, pues su objetivo final es colaborar con los estudios de campo. Por esta razón es sumamente importante la corroboración de las presencias de las especies y la obtención de datos de ausencia verdadera dentro de la distribución aquí presentada, para así poder desarrollar un mapa de distribución real y no solo potencial (Lobo, 2008).

Tabla 2. Número de registros por especie de Phanaeini en México en la base de datos. Se utilizó 70% de puntos para elaborar el modelo, en aquellas especies marcadas con * se utilizó el 100%.

Especie	Núm. Registros	Núm. Puntos
<i>Coprophanaeus</i>		
<i>corythus</i> (Harold, 1863)	1080	234
<i>gilli</i> Arnaud, 1997	51	25
<i>pluto</i> (Harold, 1863)	307	91
<i>Notiophanaeus</i>		
Grupo endymion		
<i>endymion</i> Harold, 1863	979	106
<i>halfiterorum</i> Edmonds, 1979	7	5*
<i>Phanaeus sensu stricto</i>		
Grupo tridens		
<i>tridens</i> Castelnau, 1840	300	54
<i>furiosus</i> Bates, 1889	125	49
<i>daphnis</i> Harold, 1863	207	48
<i>nimrod</i> Harold, 1863	15	5*
Grupo triangularis		
<i>adonis</i> Harold, 1863	245	26
Grupo mexicanus		
<i>demon</i> Castelnau, 1840	311	66
<i>scutifer</i> Bates, 1887	15	6*
<i>mexicanus</i> Harold, 1863	223	34
<i>amithaon</i> Harold, 1875	270	70
<i>lobri</i> Nevinson, 1892	10	13*
<i>yecoraensis</i> Edmonds, 2004	41	7*
<i>pilatei</i> Harold 1863	15	14†
Grupo beltianus		
<i>sallei</i> Harold, 1863	168	41
Grupo amethystinus		
<i>amethystinus</i> Harold, 1863	169	38
<i>guatemalensis</i> Harold, 1871	30	18*
<i>melampus</i> Harold, 1863	25	8*
Grupo quadridens		
<i>palliatus</i> Sturm, 1843	82	30
<i>quadridens</i> Say, 1835	223	83
<i>damocles</i> Harold, 1863	33	18*
<i>Sulcophanaeus</i>		
<i>chryseicollis</i> (Harold, 1863)	96	29
Total		773
Se utilizó 70% de puntos para elaborar el modelo, en los marcados con * se utilizó el 100%.		
†Los datos de <i>Phanaeus pilatei</i> fueron proporcionados por Fredy Alexander Alvarado Roberto		

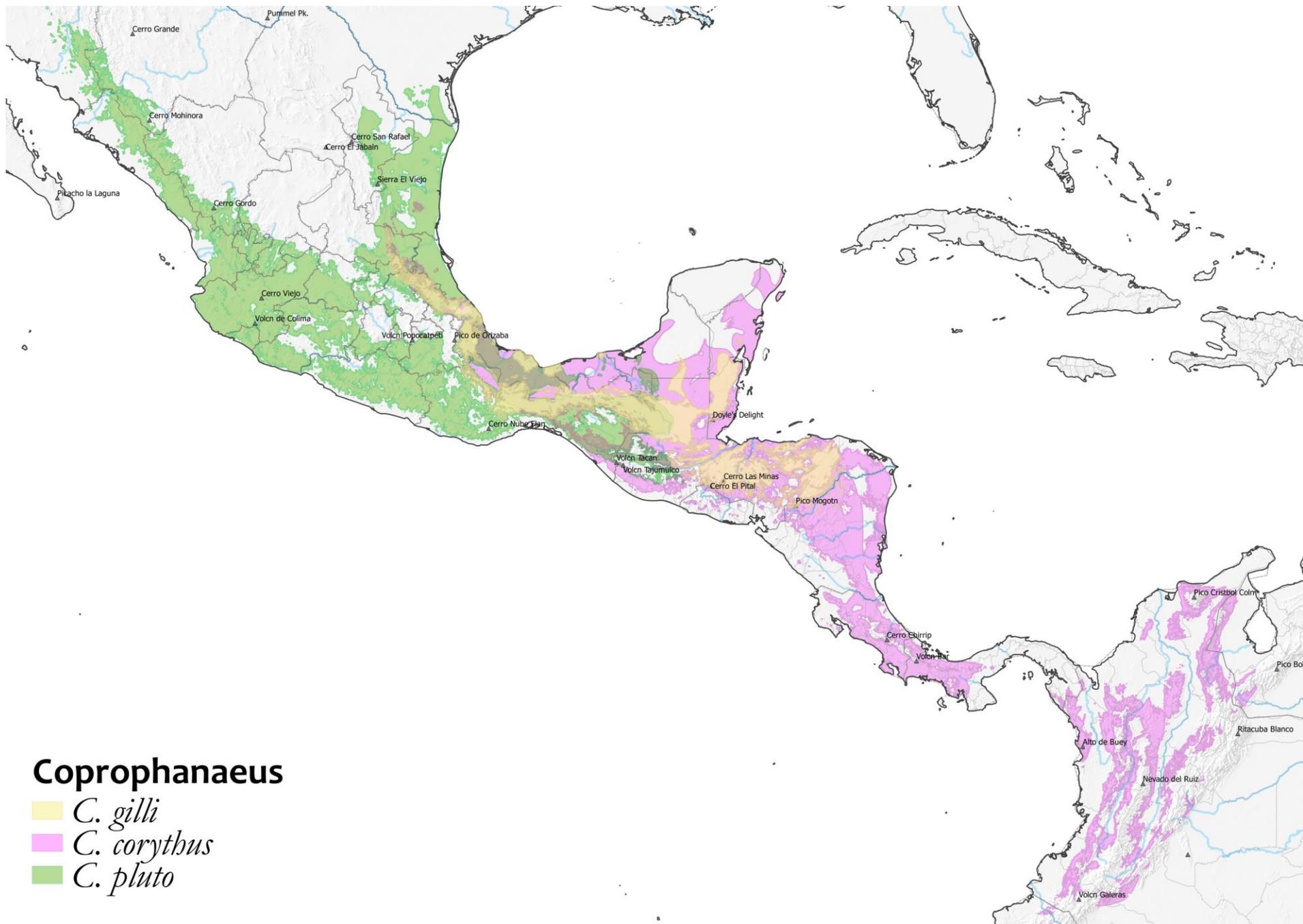


Figura 7. Distribución potencial de *Coprophanaeus* de México.

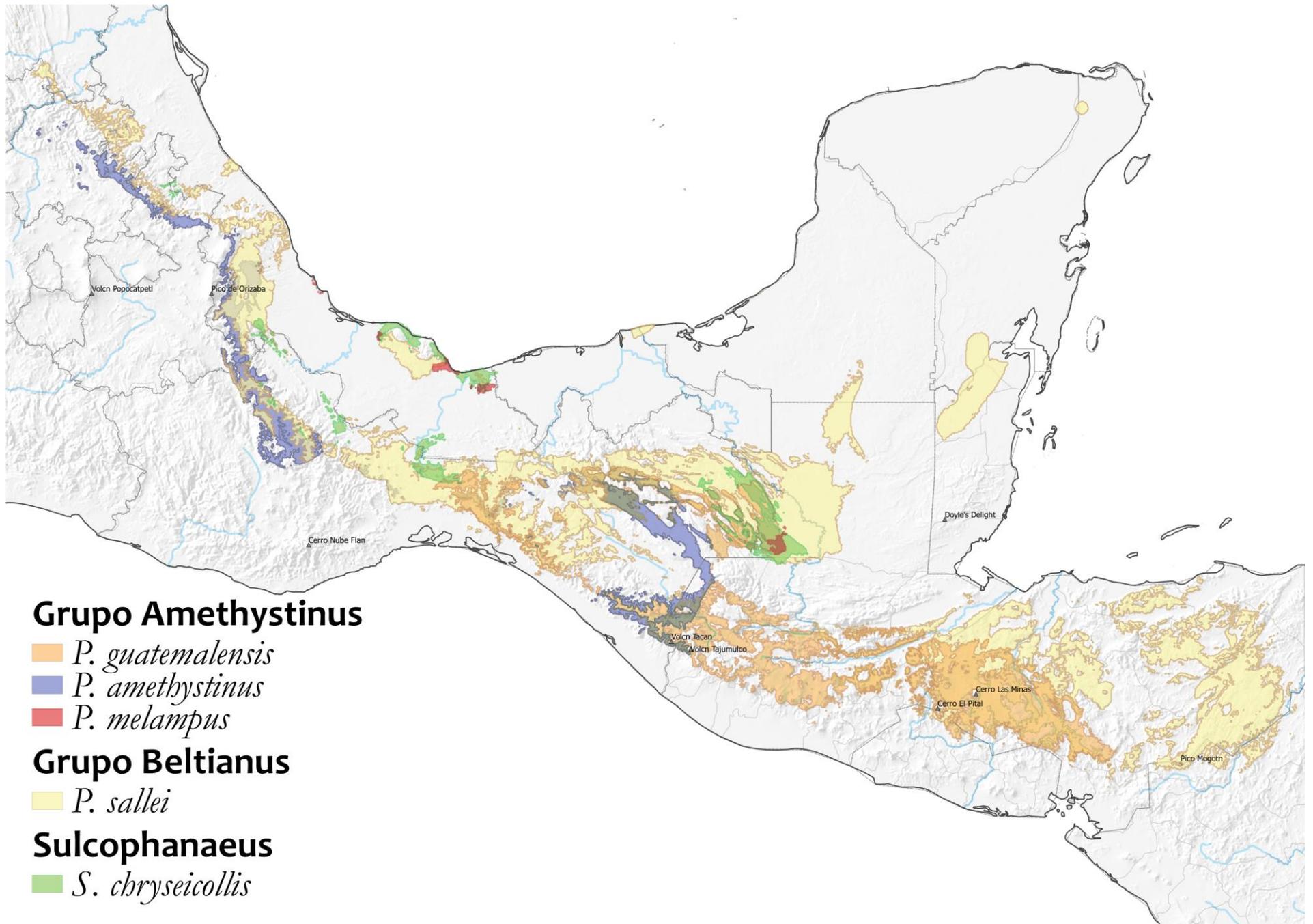


Figura 8. Distribución Potencial de *Sulcophanaeus* y de los grupos Amethystinus y Beltianus (*Phanaeus s.str.*)



Figura 9. Distribución potencial del grupo Endymion (*Notiophanaeus*)

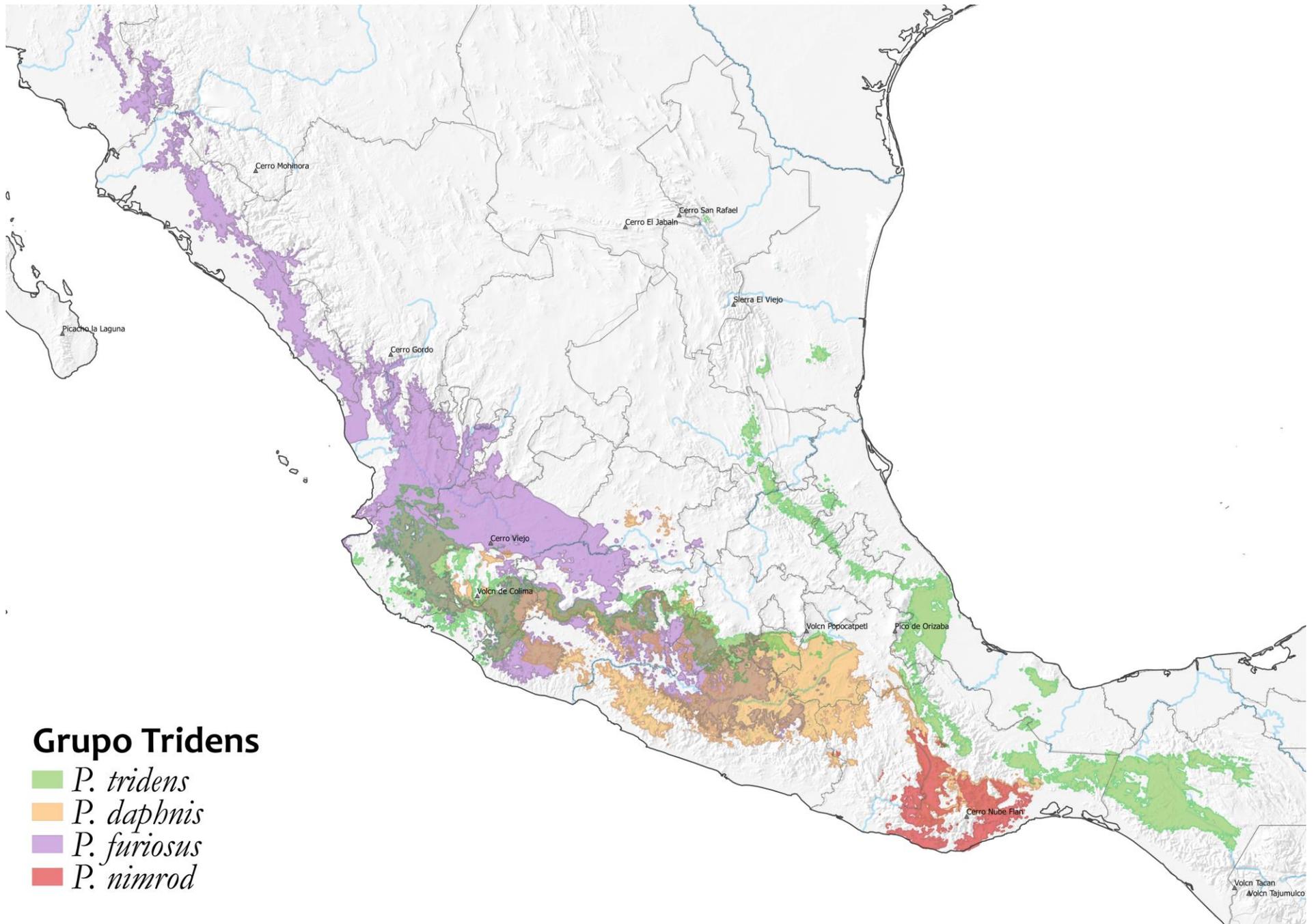


Figura 10. Distribución potencial del grupo Tridens (*Phanaeus*)

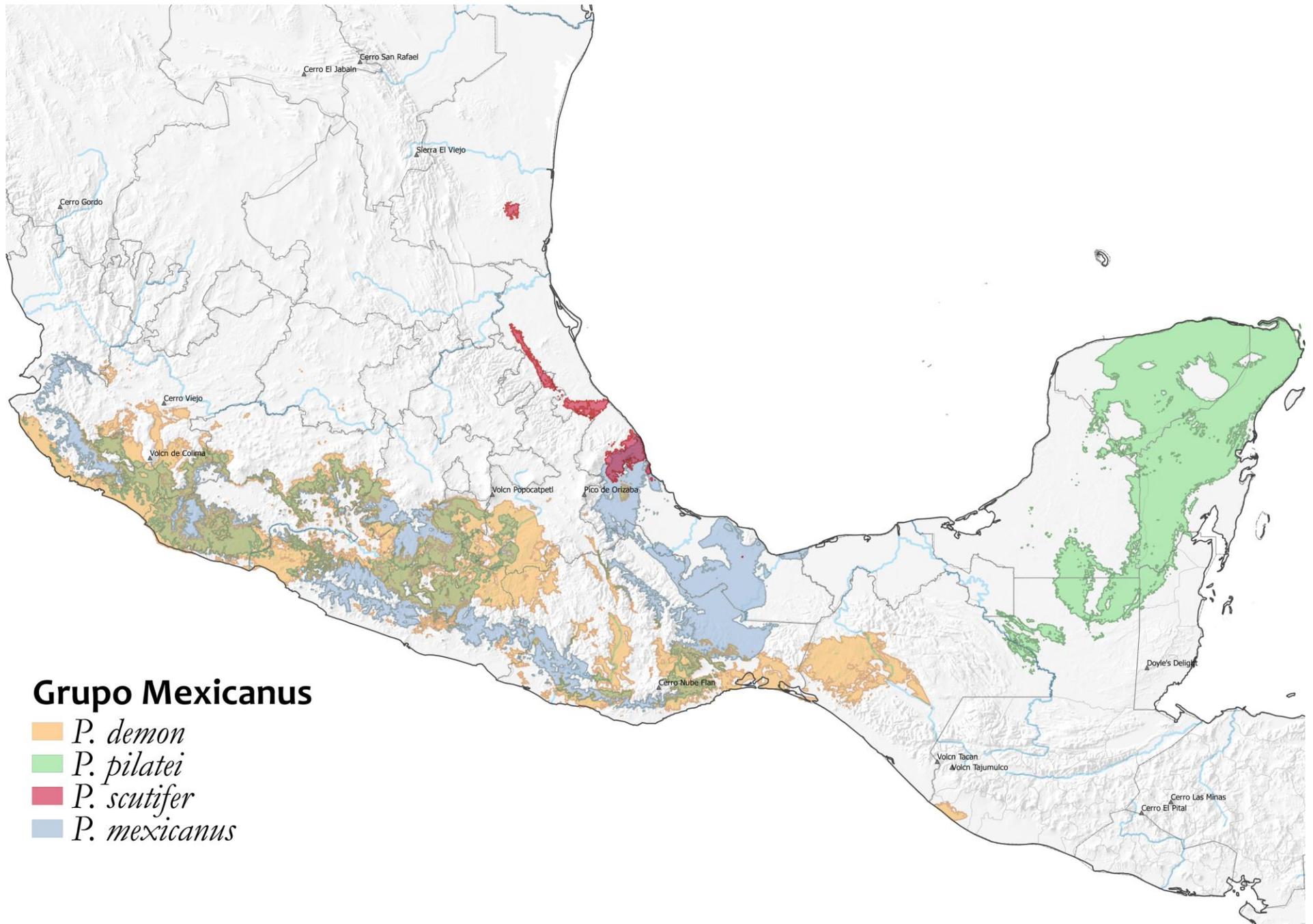


Figura 11. Distribución potencial del grupo Mexicanus (*Phanaeus*), especies del sur de México

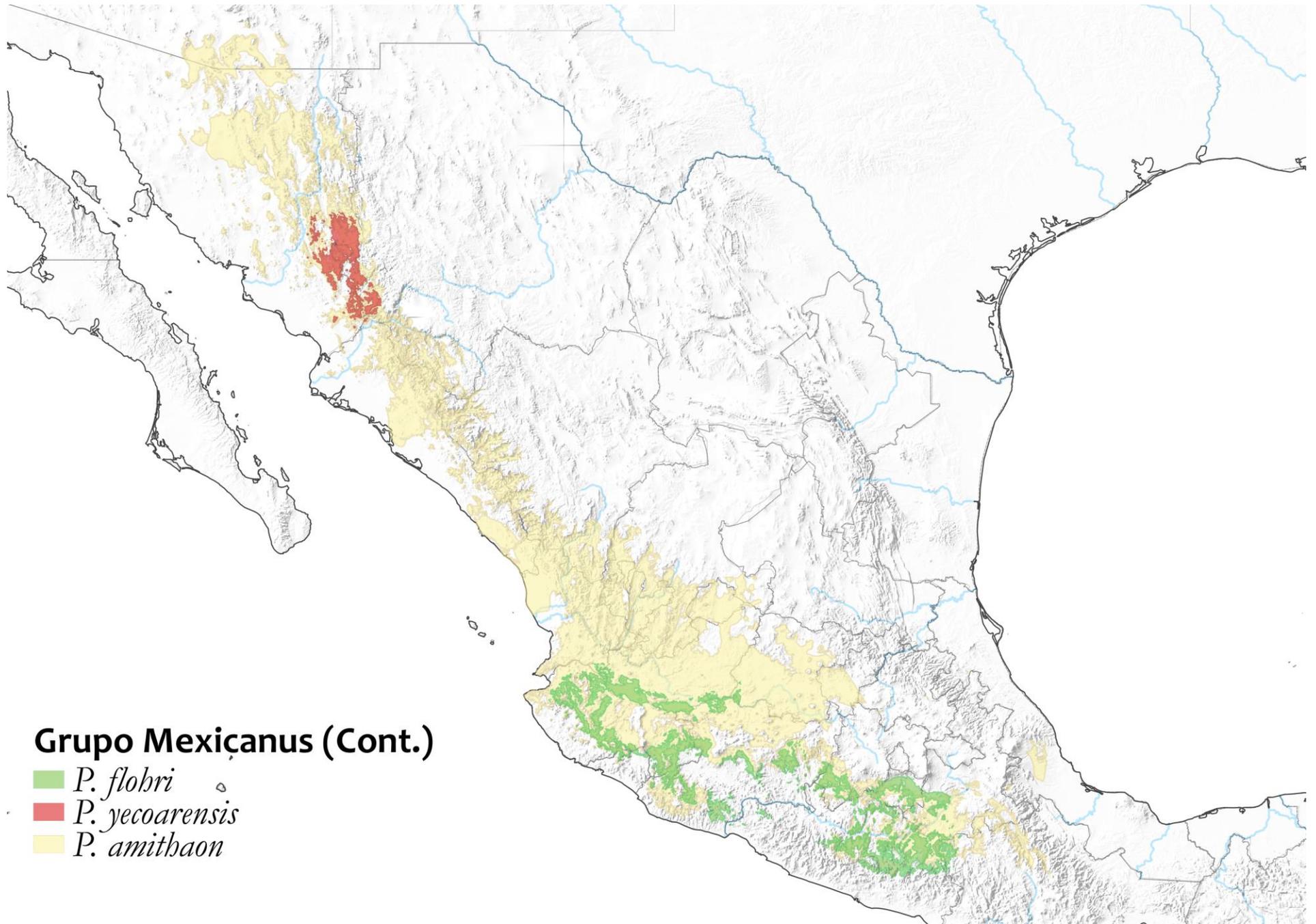


Figura 12. Distribución potencial del grupo Mexicano (*Phanaeus*), especies del norte de México

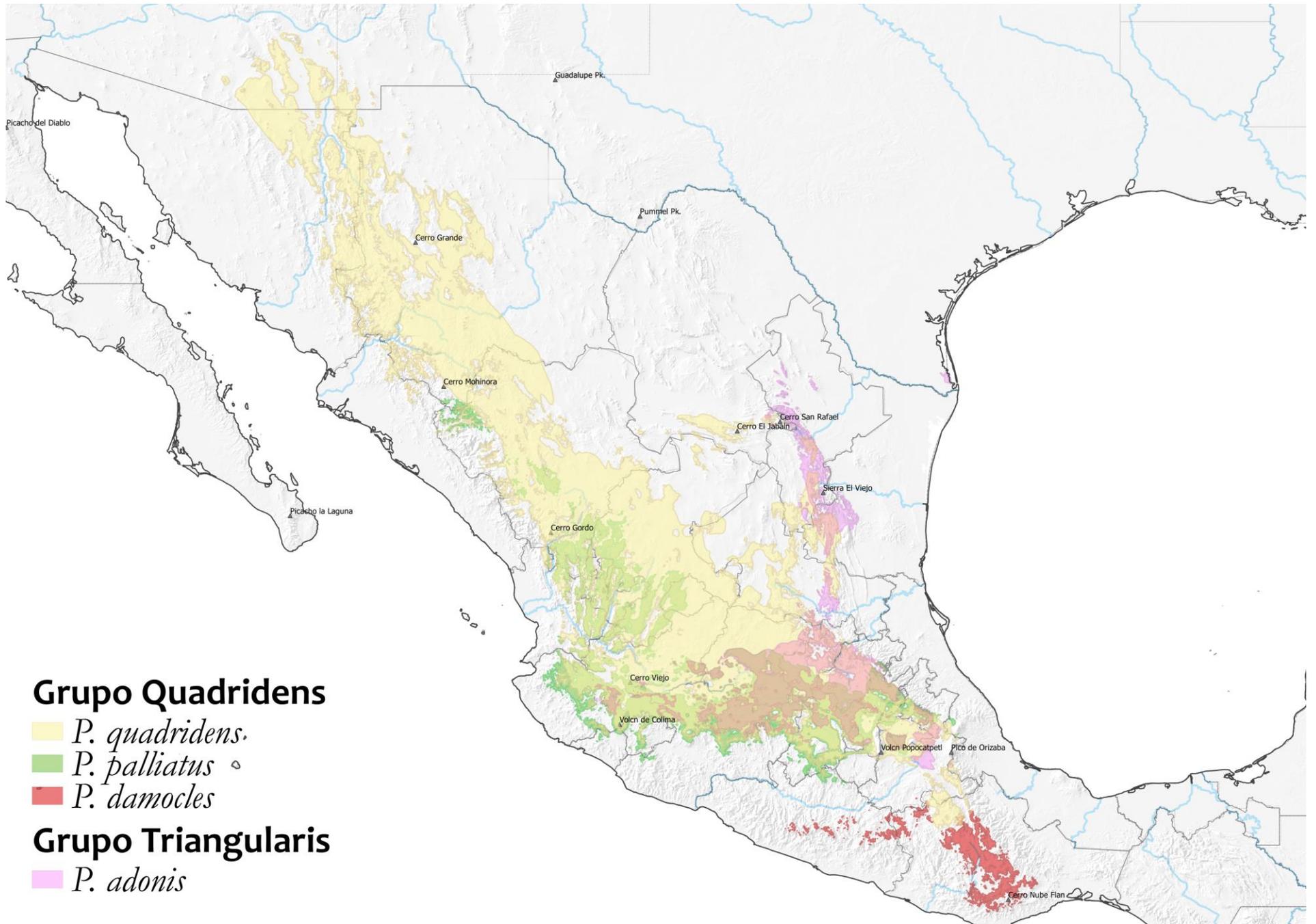


Figura 13. Distribución potencial del grupo Quadridens y Triangularis (*Phanaeus*)

Distribución ambiental

Edmonds (1994) propone que la distribución geográfica de *Phanaeus* está determinada especialmente por la cantidad de lluvias en el verano; aun así, los modelos reflejaron que existe una mayor restricción en la amplitud de la distribución ambiental en la precipitación de la temporada seca, de la temporada fría y en el coeficiente de estacionalidad de la temperatura, que por la lluvia en verano (Figura 14). Asimismo destaca que el intervalo altitudinal (y de temperatura) no es determinante en la distribución de las especies. La altitud, a pesar de influir directamente con el clima prevalente del área, ha sido reportada como de las menos importantes para la distribución de *Phanaeus*, principalmente en México (Edmonds, 1994). Esto puede deberse a la extensión del área de estudio, ya que el efecto de la altitud sobre el clima—principalmente la temperatura—varía con la latitud y, en el caso de México, con la orientación de las sierras, de forma que el recambio de especies con la altitud se da a escala local, haciéndolo difícil de ver con este tipo de estudios. Aun así, es posible identificar a especies con preferencias por tierras bajas (*Coprophanaeus* spp, *S. chryseicollis*, *P. endymion* y *P. melampus*) y al grupo *Quadridens* y *Triangularis* con distribución en zonas altas.

Es notable que en el resto de las variables ambientales, los intervalos de todas las especies (a excepción de *P. melampus* y *S. chryseicollis*), son bastante amplios y se superponen ampliamente entre sí. No obstante, existe variabilidad en la amplitud de estos intervalos. Por ejemplo, los estrechos intervalos ambientales del género *Phanaeus* y *S. chryseicollis* confirman a estas especies como estenotípicas (Edmonds, 1994). En comparación con las especies con amplia distribución ambiental como *C. corythus*, *C. pluto* y *P. endymion* que podrían ser consideradas euritípicas. La amplitud de los requerimientos ambientales de estas últimas especies y su ubicación en la base de la filogenia de la tribu (Price, 2009) podría indicar una tendencia de la tribu hacia la especialización ambiental. El área podría explicar la amplitud de condiciones ambientales en las que se encuentra *C. pluto*, pues es la especie con la distribución más amplia. Por otro lado, las áreas de distribución de *C. corythus* y *P. endymion* es mayor a la de *C. pluto*, *P. quadridens* y *P. amithaon*, por lo que podrían ser especies con plasticidad ambiental alta.

Esto indica que, a pesar de que las condiciones climáticas actuales sí dan forma a la distribución geográfica de las especies, la distribución en espacio ambiental de todas las especies es muy similar. De tal manera que el área de distribución presentada aquí, podría ser resultado más de procesos históricos o geográficos que de intervalos de tolerancia ambiental. Sin embargo, para poder confirmar esto sería necesario obtener la amplitud de la tolerancia fisiológica experimentalmente y, a partir de ello, generar modelos mecanicistas de distribución geográfica.

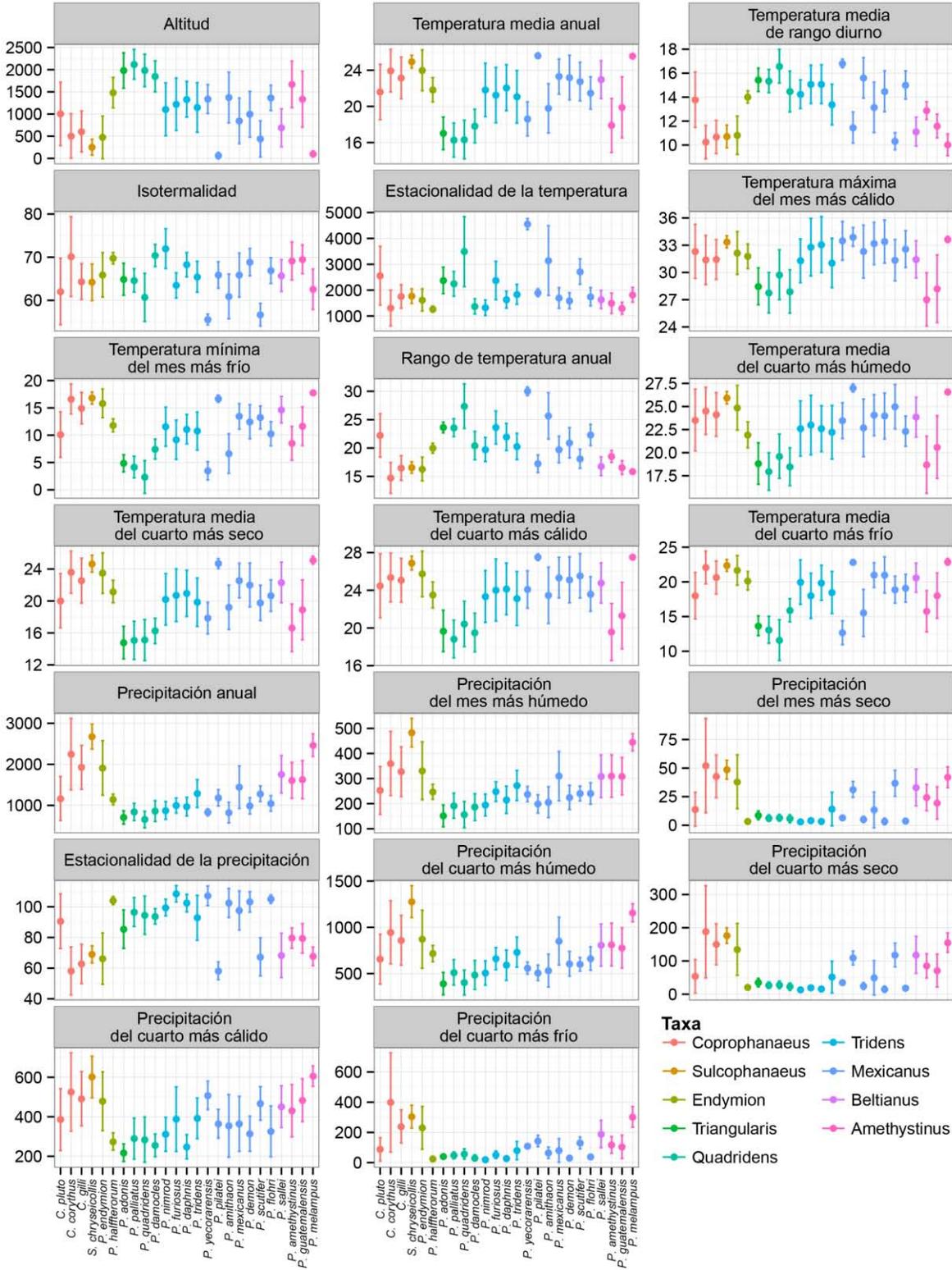


Figura 14. Intervalos de las condiciones ambientales (media y desviación estándar) de la distribución potencial de las especies de Phanaeini en México. Cada gráfica representa una de las 19 variables ambientales de Worldclim con las que se realizaron los modelos. Grupos ordenados filogenéticamente.

Pérdida de hábitat por cambio de uso de suelo

Tomando en cuenta el actual uso de suelo en México como hipótesis nula (66% del área de distribución como vegetación primaria, 31% es vegetación secundaria y 3% es área antropizada), se encontró que el área de vegetación primaria, secundaria y de hábitat antropizado es significativamente diferente entre las especies de Phanaeini de México ($X^2=88141.11$, $g.l.= 48$, $p < 2.2e-16$). De acuerdo con esto, 10 especies cuentan con más área de vegetación primaria que la esperada, 15 con mayor área de vegetación secundaria y sólo nueve con mayor área antropizada (Figura 15).

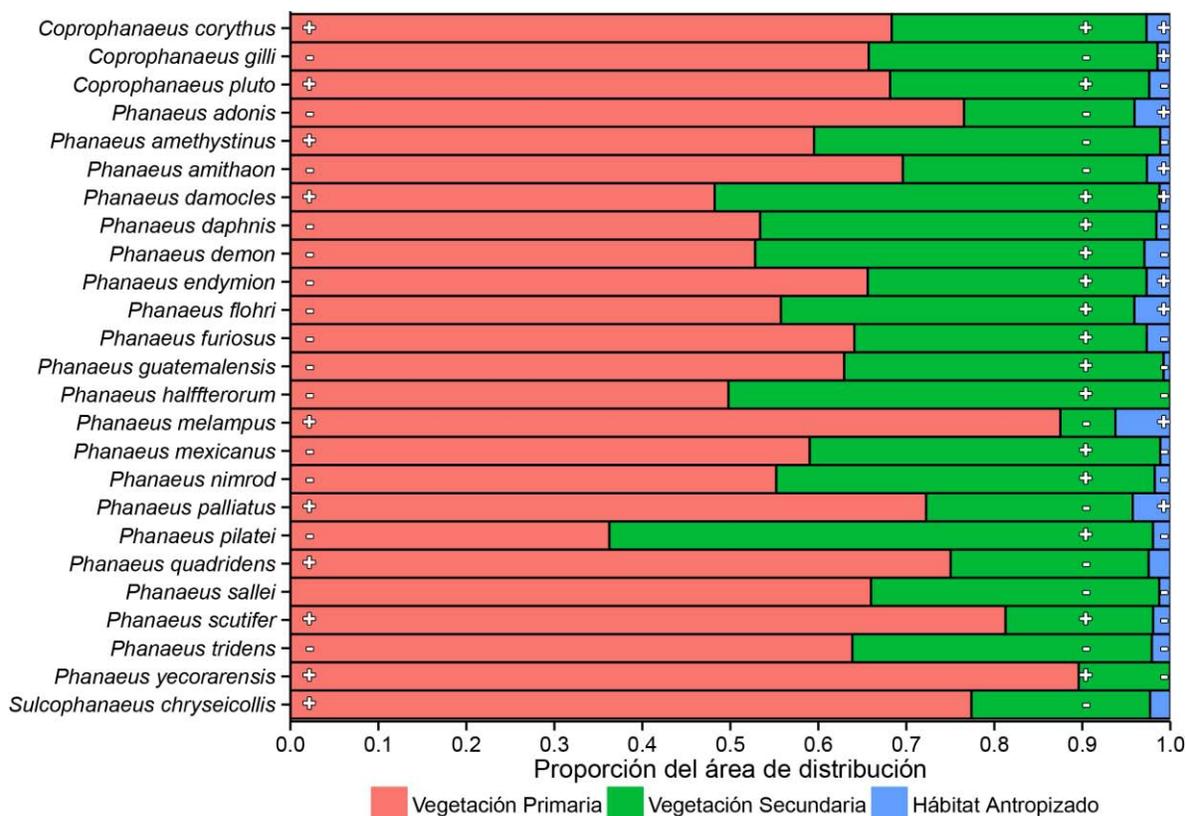


Figura 15. Proporción del área de distribución potencial de las especies de Phanaeini en México categorizada utilizando la carta de Uso del Suelo y Vegetación, Serie V (INEGI, 2013). Los signos indican aquellas categorías que son estadísticamente mayores o menores a lo esperado ($p < 0.05$).

Únicamente *P. pilatei*, *P. damocles* y *P. halffterorum* tienen 50% o menos de vegetación primaria en su distribución potencial. En contraparte, *P. halffterorum* y *P. yecoraensis* son las únicas especies sin área inhabitable por antropización. La especie con mayor área de hábitat antropizado es *P. melampus*, cuya distribución también es de las más restringidas, por lo que debería estar en una categoría de riesgo. Las especies de Phanaeini incluidas en la lista roja tienen la categoría de riesgo por datos

deficientes (DD), *P. obliquans*, no pudo ser evaluada en este trabajo por falta de datos, mientras que *P. flobri* presenta menos área de vegetación primaria y más área antropizada que lo esperado (por lo que debería estar en categoría de riesgo). Por otro lado, *P. yecoraensis* se encuentra en esta lista y su distribución es principalmente vegetación primaria. Otras especies que deberían considerarse en la lista roja son *P. halffterorum*, *P. damocles* y *P. scutifer* por tener una distribución pequeña y con hábitat muy transformado.

Respecto al efecto verdadero que el uso de suelo pueda tener sobre las especies de Phanaeini, aún queda mucho trabajo por hacer pues, a pesar de ser consideradas como especies típicas de bosque o lugares conservados, se han encontrado especies con abundancias grandes en vegetación secundaria y sitios perturbados. Un ejemplo es el de *C. corythus* que domina tanto en el bosque tropical como en plantaciones de café y se puede encontrar en pastizales inducidos en alrededores del bosque (Halffter *et al.*, 1995) y *P. tridens* común en los pastizales inducidos en la periferia a bosques (Arellano *et al.*, 2008). Además, *P. endymion* se ha asociado a hábitats con disturbio intermedio (Arellano *et al.*, 2005). Esta especie junto con *P. pilatei* son las únicas distribuidas en la Península de Yucatán, región que actualmente está cubierta de forma casi exclusiva por vegetación secundaria. Sin embargo, esta región ha estado sometida a una antropización intensiva desde la era de los mayas, por lo que estas especies podrían estar adaptadas a habitar zonas degradadas. Por último, se ha reportado que *P. amithaon*, *P. demon*, *P. daphnis*, *P. nimrod*, *P. Mexicanus*, *P. tridens*, *P. scutifer*, *P. adonis* y *P. quadridens* son especies que se alimentan del estiércol de ganado y están presentes en pastizales, siendo muy abundantes en áreas abiertas de México (Favila, 2012).

Los modelos de distribución aquí presentados pueden representar un buen punto de partida para evaluar el efecto del cambio de uso de suelo sobre las especies de Phanaeini pues se podría evaluar si las abundancias, en sitios predichos por el modelo y con vegetación secundaria, son modificadas positiva o negativamente. A pesar de esto, el método utilizado aquí permite una evaluación rápida del estado de conservación de las especies de la tribu, demostrando que los modelos, más que ser sólo una herramienta de delimitación de áreas, son fuentes de información geográfica y ambiental útiles para estudios más específicos.

Patrones ecogeográficos de Phanaeini en México

La distribución de varias especies está limitada por barreras como la Cuenca del Balsas o la Sierra Madre Oriental. Pocas especies se distribuyen por ambas costas del país, existiendo una clara diferencia entre las especies del Pacífico con las del Golfo. En cuanto a la diferencia de los requerimientos ambientales y tomando en cuenta que la precipitación fue lo más determinante en la distribución de las especies, se encontró un patrón en cuanto a la estacionalidad de la precipitación y la variabilidad de la temperatura (Figura 16). La altitud no fue tomada en cuenta por no presentar patrón visualmente identificable y porque es un determinante de menor importancia en la distribución de Phanaeini (Edmonds, 1994), además de estar altamente correlacionada con otras variables ambientales, principalmente la temperatura y la precipitación.

Tomando en cuenta estos factores, las especies se agruparon en tres conjuntos que corresponden a regiones geográficas específicas (Figura 17) y en algunos casos corresponde a los patrones de distribución propuestos por Halffter (1987). Estos conjuntos son: especies de sierras templadas, de selvas secas y de selvas húmedas, nombradas así por las ecorregiones predominantes en la zona. Esta clasificación genera un traslape de los tres conjuntos en el Eje Neovolcánico y la Cuenca del Balsas que abarca casi la totalidad del conjunto de Selvas Secas. Este patrón, por encontrarse en medio de los otros —tanto geográfica, como climáticamente— además de ser la línea divisoria más común entre el Neártico y el Neotrópico, puede representar un corredor biológico y una zona donde las especies neotropicales se aclimatan al clima Neártico y viceversa.

Al poner a prueba esta clasificación con un LDA, se obtiene que el 86.7% del área total y aproximadamente el 70% del área de cada conjunto fue clasificada de forma correcta (Tabla 3). Sin embargo, y debido a que este análisis no permite que un mismo punto en el espacio tenga más de una clasificación, algunas especies resultaron con clasificación problemática por ser reasignadas a más de un conjunto, especialmente aquellas con distribución en la Cuenca del Balsas que son reclasificadas en el conjunto de selvas secas (*P. mexicanus*, *P. tridens*, *P. damocles* y, con menor porcentaje de error, *P. amithaon*). Las otras especies con problemática son *P. amethystinus* y *P. furiosus*, con un 31% y 35% de su área clasificada como sierras templada.

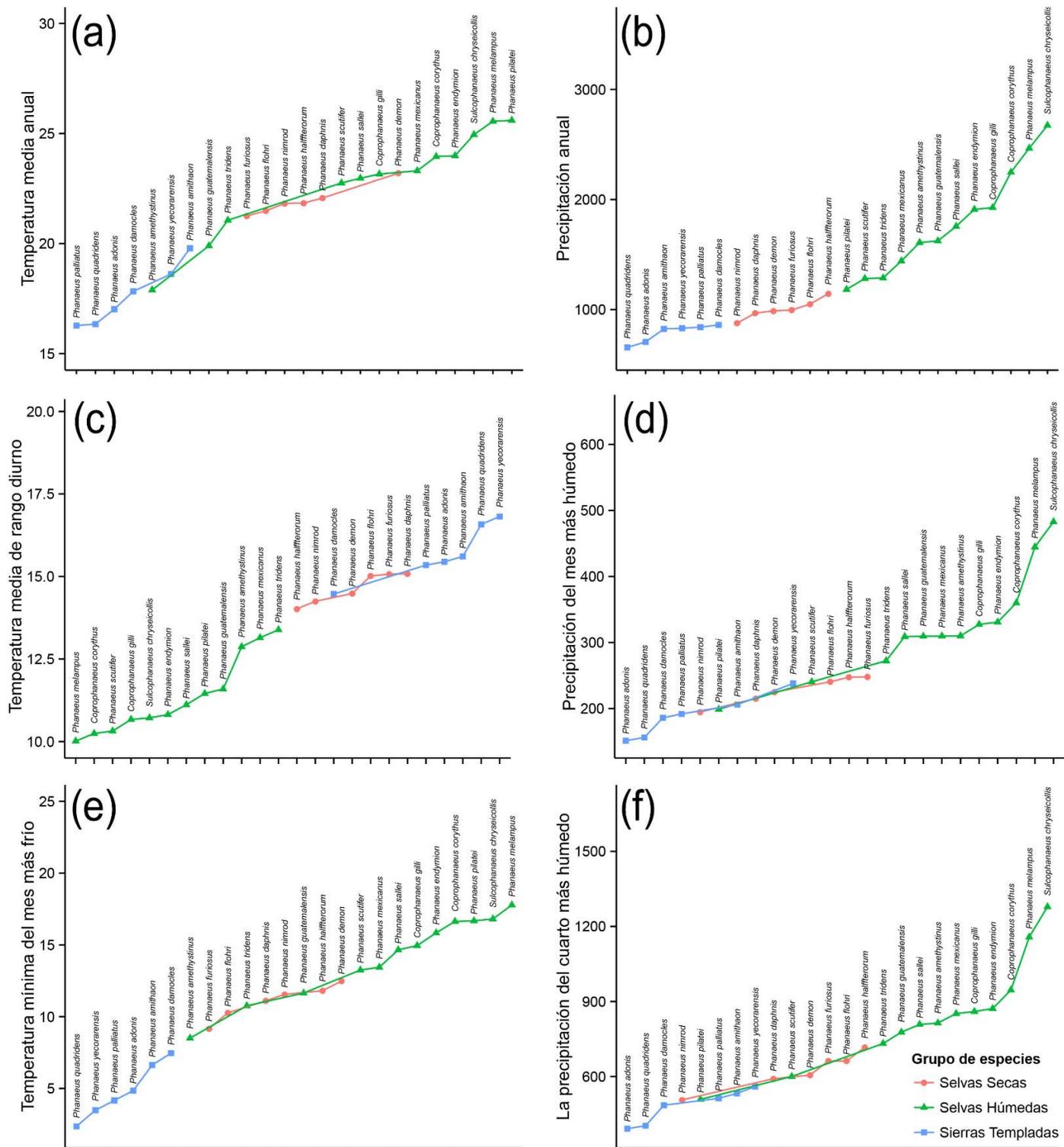


Figura 16. Promedio de condiciones ambientales en las que se distribuyen las especies de Phanaeini en México, se muestran aquellas en las que se encontró un patrón recurrente. La unión entre puntos indica la clasificación por distribución geográfica y ambiental propuesta.

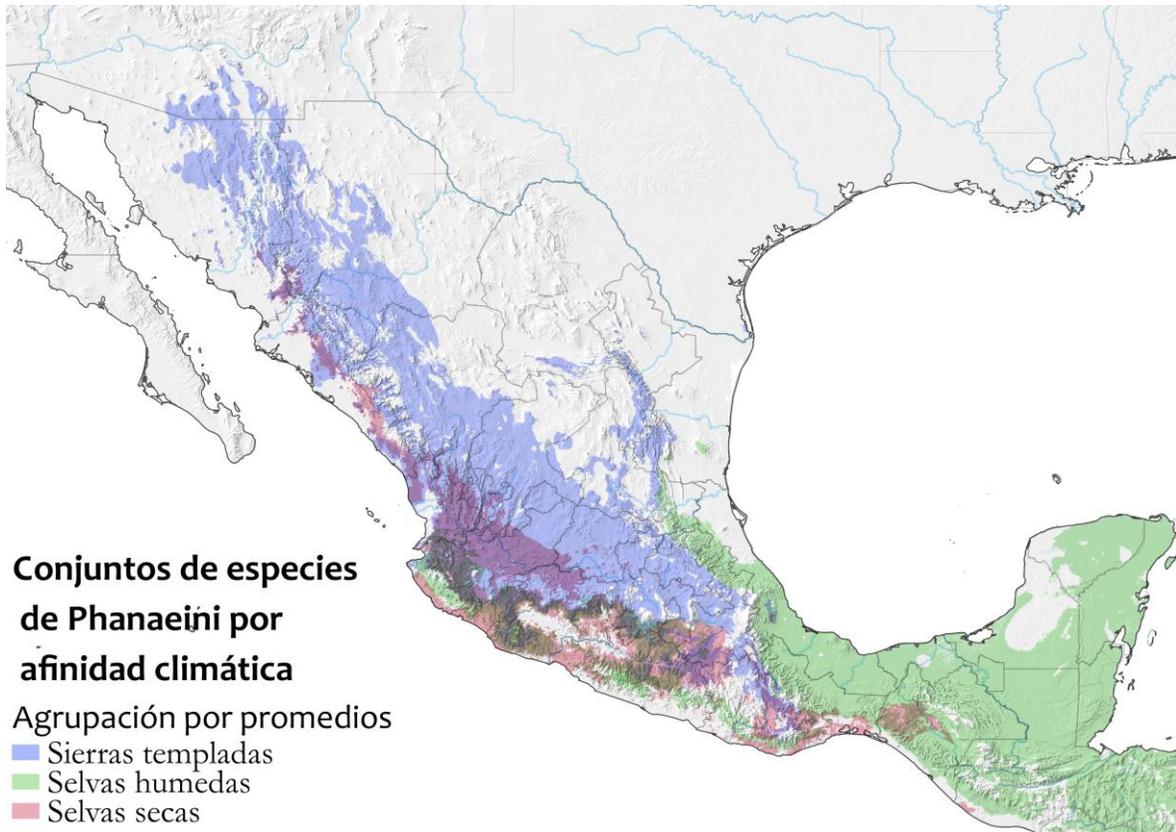


Figura 17. Especies de Phanaeini de México agrupadas por patrones climáticos recurrentes. El conjunto de Sierras Templadas incluye a *P. quadridens*, *P. palliatus*, *P. damocles*, *P. adonis*, *P. yecoraensis* y *P. amitbaon*; el de Selvas húmedas, *C. corythus*, *C. gilli*, *S. chryseicollis*, *P. endymion*, *P. mexicanus*, *P. pilatei*, *P. tridens*, *P. sallei*, *P. amethystinus*, *P. guatemalensis* y *P. melampus*; y el de Selvas Secas a *P. daphnis*, *P. nimrod*, *P. furiosus*, *P. flobri*, *P. demon* y *P. halffterorum*.

Al representar la clasificación del LDA en un mapa (Figura 18) y compararla con la distribución de *P. tridens* (Figura 10), se observa el área es clasificada como principalmente en selvas secas, pero también tiene un porcentaje considerable clasificado como selvas húmedas y sierras templadas (Tabla 3) y que su distribución (Figura 10) coincide con la línea de transición entre cada uno de las agrupaciones. Esto sugiere que la distribución de esta especie, además de indicar claramente la Zona de Transición Mexicana, es un indicio de la ruta de dispersión que siguió el resto de las especies y de la importancia de los sistemas montañosos en México. La disparidad en la clasificación *a priori* y *a posteriori* (con el LDA), puede ser indicio de los factores históricos que no fueron tomados en cuenta al agrupar las especies originalmente. A continuación una descripción de cada uno de los conjuntos de especies.

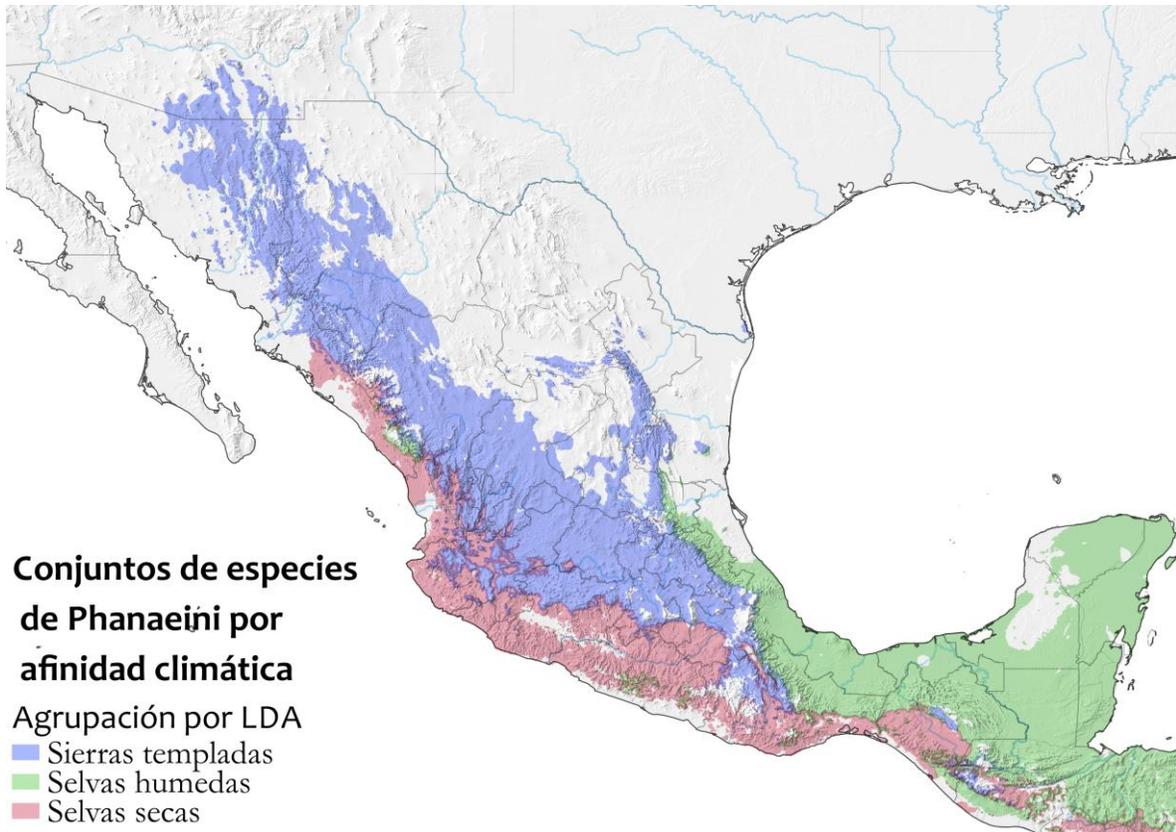


Figura 18. Especies de Phanaeini de México agrupadas por una clasificación no supervisada utilizando un Análisis Linear Discriminante

Sierras Templadas

Distribuidas en el Altiplano y a lo largo de la Sierra Madre Occidental, partiendo del límite norte de la Cuenca del Balsas y hasta Arizona. Son especies del grupo Quadridens (*P. quadridens*, *P. palliatus* y *P. damocles*), Triangularis (*P. adonis*) y Mexicanus (*P. yecoraensis*, *P. amithaon*). Estas especies se distribuyen en lugares altos (por encima de los 1400 y hasta los 2200 msnm), secos y fríos (Figura 17). Estas zonas presentan variabilidad de temperatura alta a lo largo del día y del año, con un invierno más frío que en las otras dos zonas. La precipitación anual es baja, pero no tiene una estacionalidad tan marcada. Representa el patrón de dispersión en el Altiplano (*sensu* Halffter, 1976) de la tribu y de acuerdo con Edmonds (1994) es equivalente al patrón de bosques montanos, exceptuando por la inclusión de las especies del grupo Mexicanus (*P. yecoraensis* no estaba descrita al momento de la publicación) y la exclusión del grupo Amethystinus que, a pesar de encontrarse en altitudes similares, el régimen de lluvias en el que se encuentra es más regular. Aun así un porcentaje del área de las especies de Amethystinus fue reclasificado a este conjunto de especies (Tabla 3).

De acuerdo con la propuesta biogeográfica de Price (2009), los grupos Triangularis, Quadridens y *P. yecoraensis* tienen una distribución ancestral en México, mientras que *Amethystinus* y *P. amithaon* la tienen en Centroamérica (Teniendo un patrón de distribución Neotropical). Esto contradice las hipótesis de Edmonds (1994), pero es congruente con la exclusión de *Amethystinus* y la inclusión de *P. yecoraensis* en la clasificación aquí presentada, no obstante sugiere que *P. amithaon* debería agruparse con las Selvas húmedas (las especies neotropicales) o que es más afín al conjunto de selvas secas (tomando en cuenta la clasificación por LDA). Por otro lado, *P. mexicanus* (con clasificación conflictiva entre selvas húmedas y secas; Tabla 3) y *P. amithaon* son especies estrechamente relacionadas morfológica y distribucionalmente (Edmonds, 1994; 2012), y probablemente son especies hermanas separadas por un evento vicariante en la cuenca del Balsas con afinidad Neotropical y *P. amithaon* es la especie de mayor penetración al norte del grupo.

Tabla 3. Porcentaje de área clasificada en conjuntos de especies, en las filas se muestra la preclasificación asignada a cada especie y en las columnas la clasificación asignada por el LDA.

Conjunto de especies	Especie	% Clasificación asignada por LDA		
		Selvas Húmedas	Selvas Secas	Sierras Frías
Selvas Húmedas	<i>Coprophanaeus corythus</i>	98%	2%	
	<i>Coprophanaeus gilli</i>	99%		1%
	<i>Phanaeus amethystinus*</i>	63%	6%	31%
	<i>Phanaeus endymion</i>	89%	11%	
	<i>Phanaeus guatemalensis</i>	73%	21%	7%
	<i>Phanaeus melampus</i>	100%		
	<i>Phanaeus mexicanus*</i>	35%	65%	
	<i>Phanaeus pilatei</i>	100%		
	<i>Phanaeus salli</i>	92%	7%	
	<i>Phanaeus scutifer</i>	96%		4%
	<i>Phanaeus tridens*</i>	33%	47%	19%
	<i>Sulcophanaeus chryseicollis</i>	100%		
		%Acierto	79%	
Selvas Secas	<i>Phanaeus daphnis</i>	2%	92%	6%
	<i>Phanaeus demon</i>	3%	94%	3%
	<i>Phanaeus flobri</i>		91%	8%
	<i>Phanaeus furiosus*</i>	1%	64%	35%
	<i>Phanaeus halfjterorum</i>	1%	99%	
	<i>Phanaeus nimrod</i>	1%	97%	3%
		%Acierto		72%
Sierras Frías	<i>Phanaeus adonis</i>		1%	99%
	<i>Phanaeus amithaon*</i>	1%	34%	65%
	<i>Phanaeus damocles*</i>	7%	53%	40%
	<i>Phanaeus palliatus</i>		9%	91%
	<i>Phanaeus quadridens</i>		3%	97%
	<i>Phanaeus yecoraensis</i>			100%
		%Acierto		75%

*Especies con clasificación problemática

Selvas Secas

Se distribuyen alrededor de la Cuenca del Balsas y por la costa sur del Pacífico. Las especies son principalmente del grupo *Tridens* (*P. daphnis*, *P. nimrod* y *P. furiosus*), incluyendo además a *P. flobri*, *P. demon* (grupo Mexicanus) y *P. halffterorum* (grupo Endymion). Distribuidas a una altitud entre los 900 a 1700 msnm, este grupo de especies se encuentra geográficamente entre los otros dos grupos y tiene valores ambientales intermedios respecto a estos. Adicionalmente, las condiciones tienen una marcada estacionalidad en cuanto a la precipitación, por lo que estas especies podrían estar asociadas con la Selva Baja Caducifolia. Geográficamente y por el tipo de vegetación, este conjunto equivale al patrón de Bosques intermedios (Edmonds, 1994), que originalmente incluye a todas las especies de los grupos Mexicanus y *Tridens* presentes en México. Las especies de dichos grupos han diversificado recientemente por eventos vicariantes (Edmonds, 1994) y, la separación de éstos en diferentes conjuntos, sugiere que las condiciones ambientales actuales podrían ser evidencia de estos eventos vicariantes. Respecto a los patrones de dispersión, este conjunto es similar al patrón Mesoamericano de montaña pues representa especies que se originaron *in situ* y divergieron de la fauna de la selva perennifolia al ingresar a la región de selva seca (Halffter, 1976).

Selvas Húmedas

A lo largo de la Sierra Madre Oriental y por la costa del Golfo de México, hacia la Península de Yucatán y Centroamérica. Con el mayor número de especies, incluye a *C. corythus*, *C. gilli*, *S. chryseicollis*, *P. endymion*, especies del grupo Mexicanus (*P. mexicanus*, *P. pilatei*), del grupo *Tridens* (*P. tridens*), al grupo Beltianus (*P. sallei*) y al grupo Amethystinus (*P. amethystinus*, *P. guatemalensis*, *P. melampus*). Todas estas son especies de altitudes bajas (menores a 900 msnm, con excepción de *P. amethystinus* y *P. guatemalensis*), zonas húmedas y cálidas (Figura 8). Respecto a los grupos anteriores, estas especies se encuentran en zonas con mayor precipitación que es constante a lo largo del año, que incluyen a la Selva Alta Perennifolia y Bosque Mesófilo de Montaña. Es equivalente al patrón de Selvas Neotropicales de Edmonds (1994) pero con una mayor diversidad taxonómica (originalmente incluía únicamente a los grupos Endymion y Beltianus). La inclusión de los géneros *Coprophanaeus* y *Sulcophanaeus* junto con *P. endymion*, que son especies de reciente penetración a Mesoamérica (Edmonds, 1994) y la separación con los taxa sudamericanos, indica que este grupo corresponde al patrón Neotropical típico (Halffter, 1976).

La inclusión del grupo *Amethystinus*, más que indicar afinidad histórica, implica especificidad de estas especies a condiciones ambientales constantes en cuanto a precipitación y temperatura. En el caso de que su patrón de distribución sea el del Altiplano como Edmonds (1994) y Halfpeter (1976; 1987) sugiere, el hecho de que este grupo ha sido reportado como uno de los más derivados del género (Price, 2009), indica que la inclusión dentro de este conjunto es producto de la adaptación a este tipo de ambientes tan diferente del grupo *Quadridens*, junto con el cual se supone que se dispersó formando un único linaje (Edmonds, 1994).

La clasificación de especies en conjuntos de especies por afinidades climáticas es un enfoque novedoso que debe ser desarrollado y que podría ser de gran utilidad para la biogeografía y la ecología. Los patrones aquí presentados representan una regionalización basada en datos ambientales actuales (1950-2012) que, a pesar de no incluir factores históricos en la generación de esta, presenta una huella de los eventos de especiación y dispersión de las especies. Así mismo, destaca el papel de la Faja Volcánica Transmexicana en la distribución actual de las especies por ser un parteaguas en cuanto a características climáticas. Esto destaca la importancia de la Zona de Transición Mexicana pues indica la región donde se puede separar el Neártico del Neotrópico por condiciones climáticas y no sólo por ensamblajes de especies.

Patrones de Riqueza de especies

Al sumar las distribuciones de las especies individuales de Phanaeini, se obtuvo un mapa de riqueza potencial con pixeles de hasta 10 especies (Figura 19). De la porción del territorio ocupada por Phanaeini, un 58% es habitada por 3 o menos especies. La región de mayor riqueza se encuentra a lo largo del Eje Neovolcánico y de la porción sur de la Sierra Madre Oriental, partiendo de Xalapa, Veracruz donde se encuentra una con pixeles de hasta 10 especies, y hasta los altos de Chiapas, zona que coincide con la Zona de Transición Mexicana.

Al analizar la composición en cuadros de 1° se encuentra que, en general, la riqueza aumenta respecto al valor máximo del mapa con resolución más fina (Ver anexo 3): aun cuando la riqueza potencial máxima es de 10, hay un cuadro con riqueza de 15 especies (en la región la Sierra Norte de Oaxaca, alrededor del municipio San Juan Tepeuxila), uno con 13 (en la frontera sureste del Estado de México y Guerrero) y cinco con 12 (en la división política entre Jalisco y Michoacán, Estado de México y Michoacán, Puebla y Veracruz, Puebla y Oaxaca, y en la Sierra Norte de Oaxaca). Esta tendencia indica que existe un gran recambio de especies a escala de 30 segundos de arco e incluso a escala de 1°, destacando la importancia de la diversidad beta que ya ha sido identificada para los patrones de diversidad de México (Koleff *et al.*, 2008).

La zona de alta riqueza coincide con 33 de las Regiones Terrestres Prioritarias (RTP) para la conservación (Arriaga *et al.*, 2000) y cada una de estas cuenta con una riqueza entre 4 y 12 especies (Tabla 4). La mayoría de las especies tienen una distribución potencial dentro de alguna RTP, excepto *P. pilatei* y *P. yecoraensis* cuya distribución concuerda con regiones prioritarias que no coinciden con la región de alta diversidad y *P. halfiterorum* que no coincide con ninguna.

Todo lo anterior repercute en la manera en que se debería planear la conservación de estos escarabajos. Las zonas de alta riqueza al coincidir con regiones de interés para otros grupos deben ser tomadas como punto de partida. De igual manera, es importante rectificar la alta riqueza potencial en estos puntos pues hay pocas colectas dentro de los polígonos de las RTP y relativamente pocas especies tienen registros confirmados.

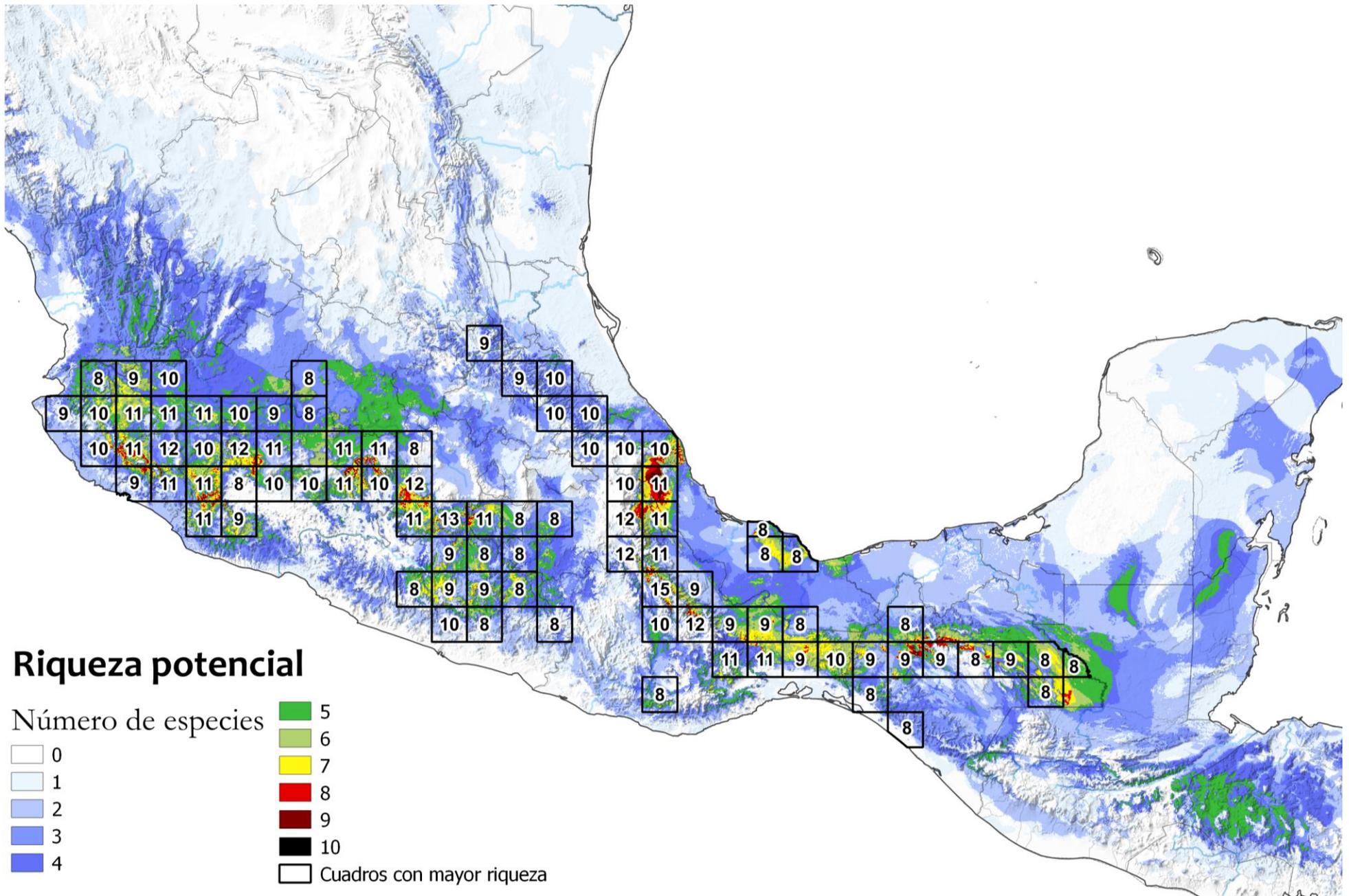


Figura 19. Riqueza potencial de especies de Phanaeini en México obtenida a partir de la suma del área de distribución de cada una de las especies modeladas. Se presentan los cuadros de 1°x1° con más de 8 especies.

Tabla 4. Regiones Terrestres Prioritarias con alta riqueza de Phanaeini y listado de especies con distribución potencial dentro de estas. Las letras en negritas denotan las especies con registros confirmados en la base de datos.

Región prioritaria	Riqueza		Especies
	Registrada	Potencial	
Ajusco-Chichinautzin	6	8	<i>P. amithaon*</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. flobri</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. quadridens</i> y <i>P. tridens</i>
Bosques mesófilos de la Sierra Madre Oriental	7	11	<i>P. adonis</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. amethystinus</i> , <i>S. chryseicollis*</i> , <i>C. corythus</i> , <i>P. endymion</i> , <i>C. gilli</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. quadridens</i> , <i>P. sallei</i> y <i>P. tridens</i>
Bosques mesófilos de los Altos de Chiapas	0	8	<i>P. amethystinus</i> , <i>C. corythus</i> , <i>P. endymion</i> , <i>C. gilli</i> , <i>P. guatemalensis</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. sallei</i> y <i>P. tridens</i>
Cañón del Zopilote	1	7	<i>P. amithaon</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. flobri</i> , <i>P. furiosus</i> , <i>P. mexicanus</i> y <i>C. pluto</i>
Cerro Ancho-Lago de Cuitzeo	0	5	<i>P. adonis</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. furiosus</i> , <i>C. pluto</i> y <i>P. quadridens</i>
Cerro Viejo-Sierras de Chapala	5	11	<i>P. adonis</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. flobri</i> , <i>P. furiosus</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. quadridens</i> y <i>P. tridens</i>
Chamela-Cabo Corrientes	2	9	<i>P. amithaon</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. endymion</i> , <i>P. flobri</i> , <i>P. furiosus</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. obliquans</i> , <i>C. pluto</i> y <i>P. tridens</i>
Cuetzalan	3	6	<i>C. corythus</i> , <i>P. endymion</i> , <i>C. gilli</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. quadridens*</i> , <i>P. sallei</i> y <i>P. tridens</i>
El Momón-Montebello	2	5	<i>P. amethystinus</i> , <i>C. corythus</i> , <i>P. endymion</i> , <i>P. guatemalensis</i> y <i>C. pluto</i>
Encinares tropicales de la planicie costera Veracruzana	4	10	<i>P. amithaon</i> , <i>P. amethystinus</i> , <i>C. corythus</i> , <i>P. endymion</i> , <i>C. gilli</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. sallei</i> , <i>P. scutifer</i> y <i>P. tridens</i>
Huitepec-Tzontehuitz	0	4	<i>P. amethystinus</i> , <i>C. corythus</i> , <i>P. endymion</i> y <i>C. pluto</i>
La Chacona-Cañón del Sumidero	3	9	<i>P. amethystinus</i> , <i>C. corythus</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. endymion</i> , <i>C. gilli</i> , <i>P. guatemalensis</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. sallei</i> y <i>P. tridens</i>
Lacandona	8	9	<i>P. amethystinus*</i> , <i>S. chryseicollis</i> , <i>C. corythus</i> , <i>P. endymion</i> , <i>C. gilli</i> , <i>P. guatemalensis</i> , <i>P. melampus</i> , <i>P. pilatei</i> , <i>C. pluto</i> y <i>P. sallei</i>
Manantlán-Volcán de Colima	7	11	<i>P. amithaon</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. endymion</i> , <i>P. flobri</i> , <i>P. furiosus</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. quadridens</i> y <i>P. tridens</i>
Nevado de Toluca	2	11	<i>P. amithaon</i> , <i>P. amethystinus</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. endymion</i> , <i>P. flobri</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. quadridens</i> y <i>P. tridens</i>
Pico de Orizaba-Cofre de Perote	2	6	<i>P. amethystinus</i> , <i>C. corythus</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. quadridens</i> y <i>P. tridens</i>
Selva Zoque-La Sepultura	4	11	<i>P. amethystinus</i> , <i>S. chryseicollis</i> , <i>C. corythus</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. endymion</i> , <i>C. gilli</i> , <i>P. guatemalensis</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. sallei</i> y <i>P. tridens</i>
Sierra de Chincua	1	6	<i>P. adonis</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. demon*</i> , <i>P. furiosus</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>C. pluto</i> y <i>P. quadridens</i>
Sierra de Coalcomán	0	10	<i>P. amithaon</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. endymion</i> , <i>P. flobri</i> , <i>P. furiosus</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>C. pluto</i> y <i>P. tridens</i>
Sierra de los Tuxtlas-Laguna del Ostión	8	9	<i>P. amethystinus*</i> , <i>S. chryseicollis</i> , <i>C. corythus</i> , <i>P. endymion</i> , <i>C. gilli</i> , <i>P. melampus</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. sallei</i> y <i>P. tridens</i>
Sierra Gorda-Río Moctezuma	5	7	<i>P. adonis</i> , <i>P. amethystinus</i> , <i>C. corythus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. quadridens</i> , <i>P. sallei</i> y <i>P. tridens</i>

Tabla 4. (Continuación)

Región prioritaria	Riqueza		Especies
	Registrada	Potencial	
Sierra Madre del Sur de Guerrero	4	9	<i>P. amithaon</i> , <i>P. blackalleri</i> , <i>P. damocles</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. flobri</i> , <i>P. furiosus</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. nimrod</i> * y <i>C. pluto</i>
Sierra Nanchititla	0	7	<i>P. amithaon</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. endymion</i> , <i>P. flobri</i> , <i>P. furiosus</i> , <i>P. mexicanus</i> y <i>C. pluto</i>
Sierra sur y costa de Oaxaca	3	7	<i>P. damocles</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. endymion</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. nimrod</i> y <i>C. pluto</i>
Sierra Vallejo- Río Ameca	2	8	<i>P. amithaon</i> , <i>P. amethystinus</i> , <i>P. flobri</i> , <i>P. furiosus</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>C. pluto</i> y <i>P. tridens</i>
Sierras de Taxco-Huautla	6	12	<i>P. adonis</i> *, <i>P. amithaon</i> , <i>P. amethystinus</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. endymion</i> , <i>P. flobri</i> , <i>P. furiosus</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. quadridens</i> y <i>P. tridens</i>
Sierras del norte de Oaxaca-Mixe	2	11	<i>P. amithaon</i> , <i>C. corythus</i> , <i>P. damocles</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. endymion</i> , <i>C. gilli</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. sallei</i> y <i>P. tridens</i>
Sierras Triqui-Mixteca	0	5	<i>P. damocles</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. mexicanus</i> y <i>C. pluto</i>
Tancítaro	0	5	<i>P. amithaon</i> , <i>P. furiosus</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>C. pluto</i> y <i>P. quadridens</i>
Valle de Tehuacán-Cuicatlán	0	11	<i>P. amithaon</i> , <i>P. amethystinus</i> , <i>P. damocles</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. endymion</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. nimrod</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. quadridens</i> y <i>P. sallei</i>

*Registro en base de datos pero omitido por el modelo

Aunado a esto, es poco común que se reporten más de dos especies de Phanaeini en la misma localidad (Price, 2009), aunque hay excepciones como el Pico de Orizaba y Cofre de Perote, que han sido profundamente muestreadas y su listado podría considerarse completo. En esta localidad en particular se han reportado cinco especies de seis estimadas: reportan a *P. endymion*, *P. scutifer*, *P. tridens*, *C. pluto* y *C. corythus* (Arellano, 2002), lo que sugiere robustez en la estimación de riqueza obtenida. Así mismo podría sugerir que, más que tener una baja riqueza, hace falta trabajo de campo en una gran parte del país o, en el peor de los casos, que ha habido extinciones locales en los últimos 50 años.

Por otro lado, frecuentemente se encuentran pares de especies simpátricas de *Phanaeus* en México donde una es más abundante que la otra: *P. amithaon* y *P. furiosus*, *P. quadridens* y *P. adonis* en Ajijic (Cerro Viejo-Sierras de Chapala), *P. daphnis* y *P. mexicanus* en Teloloapan (Sierras de Taxco-Huautla), *P. endymion* y *P. sallei* en Chiapas (Selva Zoque La Sepultura) (Price, 2009) y es común que estén presentes junto con alguna de las especies de *Coproghanaeus*. La poca riqueza de especies en

una localidad puede ser explicada por la exclusión competitiva, pues se ha observado que especies de mismos hábitos y tamaño corporal no pueden coexistir debido a que una excluye a otra (Hanski y Cambefort, 1991). Las simpatria de estos pares de especies puede ser explicada a la diferencia de tamaño entre ambas especies (Price, 2009), mientras que la coexistencia con *Coprophanaeus* se debe a que son preferencialmente necrófago en comparación con los hábitos coprófagos de *Phanaeus*. De la misma manera, el conservadurismo de nicho encontrado en el grupo puede ser la causa de la alta riqueza potencial encontrada (ya que sus características ambientales son similares) y la poca riqueza local es consecuencia de la partición de este nicho compartido.

Sin embargo, esta riqueza potencial está tomando a la comunidad bajo el concepto individualista, dónde la relación de las especies que coexisten es el resultado de cada uno de los requerimientos y tolerancias ambientales (Franklin 2010) de forma que la riqueza podría no estar respondiendo a ningún tipo de gradiente ambiental y las asociaciones son poco predecibles (Begon *et al.*, 2006). De esta manera, el mapa de riqueza potencial no es más que una hipótesis nula de la estructura de la comunidad dónde no existen procesos que modifican la composición de especies, la riqueza y la abundancia. Tomando esto en cuenta, cualquier desviación en cuanto a la riqueza indicada por este modelo indica que un proceso, ya sea ambiental o biológico, está determinando la estructura de la comunidad. Algunos de las características en el ambiente que podrían estar modificando la composición de especies y que pueden ser evaluadas en con los modelos, son aquellas relacionadas con el suelo; ya sea el tipo de suelo, el grado de erosión y de contaminación del suelo (principalmente por el uso de ivermectinas).

Por su lado, la evaluación de los procesos biológicos en los modelos de distribución es uno de los principales retos en la investigación del modelado de distribución y nicho (Araujo & Guisan 2006; Elith y Leathwick 2009; Zimmermann *et al.* 2010). Para en verdad hacer un aporte a esto hace falta corroborar con experimentos de campo y laboratorio teniendo en cuenta las interacciones posibles que podrían estar afectando a la comunidad. Esto podría hacerse para evaluar la exclusión competitiva, que es el proceso más utilizado para explicar la composición de escarabajos coprófagos (Hanski y Cambefort, 1991). Asimismo, el estudio de interacciones tróficas con mamíferos podría ser llevado a cabo, utilizando variables de factores bióticos como si fuesen

variables ambientales en la elaboración de modelos (De Araujo *et al.*, 2014) y con corroboración de disponibilidad de recursos locales.

De esta manera, a pesar de que el resultado de la riqueza potencial se aleja de los datos reales de riqueza local de Phanaeini, no es un resultado carente de significado, sino una base para estudios más profundos sobre la ecología de las comunidades de escarabajos. Por ejemplo, esta región de alta riqueza tiene interesante interpretación biogeográfica, pues coincide con los límites de los conjuntos de especies clasificados por LDA, ubicándose en el límite de condiciones climáticas contrastantes, lo que podría estar favoreciendo la diversidad beta. De igual manera, representa una síntesis de los requerimientos ambientales de las especies por lo que las regiones de alta riqueza representan aquellas condiciones ambientales favorables para una mayor cantidad de especies, de manera que podría representar un corredor biológico por el cual las especies de Phanaeini se han estado dispersando a lo largo de su historia evolutiva.

Gradientes de riqueza potencial

Se encontró un patrón en forma de joroba para la relación de la riqueza con la temperatura, precipitación y altitud (Figura 20), siendo el de temperatura el de forma más definida, mientras que el más restrictivo fue el de precipitación y el de altitud tiene un ligero comportamiento bimodal. A pesar de encontrarse un máximo de 10 especies por pixel en la riqueza acumulada, la riqueza promedio es de 2.187 ± 1.5 especies y tiene un ligero comportamiento en joroba, con un máximo de cuatro especies.

La temperatura presenta un intervalo marcadamente más estrecho que el de las otras variables (con una amplitud de 30 unidades mientras que en las otras variables es de miles) aunque es marcadamente más simétrica que las otras curvas indicando que la riqueza es mayor en sitios templados. Pese a todo, se ha encontrado que la riqueza no es afectada por la temperatura ambiental sino por la radiación solar que proporciona energía para el vuelo (Lobo *et al.*, 1997), esto puede ser debido a la capacidad de los escarabajos de regular su temperatura (Verdú y Lobo, 2008).

En el gradiente altitudinal se observa una disminución rápida de riqueza a partir de los 2,000 m. Este mismo patrón fue observado para Phanaeini de Bolivia, donde el número de especies disminuyó ampliamente a partir de los mil metros (Herzog *et al.*, 2013) y se ha observado una disminución generalizada de riqueza de especie de Scarabaeinae (Lobo y Halffter, 2000). Esta

disminución ha sido explicada por el origen Gondwánico de la familia, pues sugiere que el grupo está más adaptado a climas cálidos o templados, de forma que las restricciones fisiológicas promueven mayor riqueza en altitudes bajas de climas más cálidos, esto es teniendo que el nicho es conservado como se ha sugerido en secciones anteriores.

El patrón de la precipitación anual tiene rápido aumento de especies desde los 290 hasta los 822 mm y después una caída abrupta de riqueza a partir de los 1400 mm, en el caso de la riqueza acumulada. Por su lado, la riqueza promedio presenta un patrón jorobado claro al ser relacionada con la precipitación, mientras que es apenas perceptible con las otras dos variables. Esto sumado a la distribución ambiental de las especies sugiere que la cantidad de lluvia es de alta importancia tanto en la distribución de especies individuales como en el nivel de comunidad.

Con todo esto se observa que el análisis de la riqueza potencial y las variables ambientales son una síntesis muy informativa de los requerimientos ambientales del grupo y que pueden ser de mayor utilidad al explicar la distribución de la tribu que las distribuciones ambientales de cada una de las especies. Igualmente, e la riqueza potencial coincide con patrones encontrados utilizando múltiples grupos de especies como las Regiones Terrestres Prioritarias y con la alta riqueza encontrada en la Zona de Transición Mexicana para otros grupos de insectos (Ordóñez-Reséndiz y Eligio García, 2003; Corona y Morrone, 2005; Márquez y Morrone, 2003, Morrone y Gutiérrez, 2005), aves (Álvarez Mondragón y Morrone, 2004) y en Mamíferos (Escalante *et al.*, 2004) lo que sugiere que la huella de los eventos históricos en la distribución de cada una de las especies está presente en los modelos obtenidos. Finalmente, es importante destacar que los datos que proporcionan estos modelos pueden ser utilizados como base teórica para estudios experimentales y que, al final de cuentas, el fin último de los modelos de distribución potencial es ser utilizados para corroboración en campo

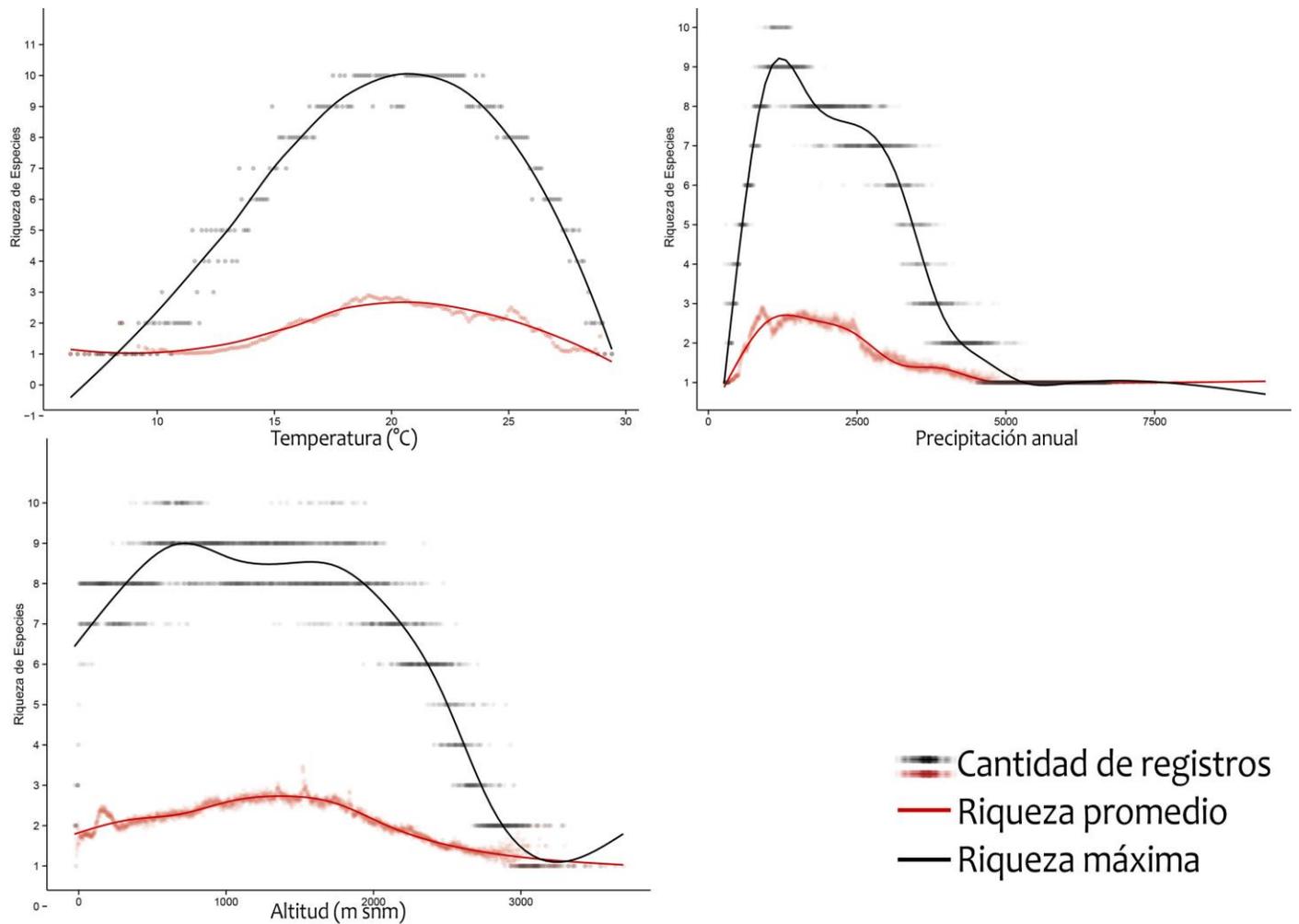


Figura 20. Respuesta de la riqueza potencial de Phanaeini en México a los gradientes ambientales de temperatura, precipitación y altitud. La intensidad del color de los puntos indica el número de registros, las curvas fueron ajustadas con una regresión GAM. El rojo representa el valor promedio de riqueza, mientras que el negro es el valor máximo por categoría.

Conclusiones

Los resultados obtenidos significan una síntesis extensiva del conocimiento de las especies de Phanaeini de México, se presentan mapas de distribución alta resolución y un acercamiento a los requerimientos ambientales de las especies. Igualmente, la recopilación de información, permitió evaluar el estado del conocimiento actual, las limitaciones de los datos existentes y generar perspectivas de investigación. A pesar de que Phanaeini es uno de los grupos de Scarabaeidae mejor estudiados, los datos distribucionales de la tribu presentan un alto grado de sesgo hacia localidades de colecta en la Faja Neovolcánica Transversal y ambientes neotropicales. Igualmente la distribución de registros entre especies está desequilibrada, lo que podría ser consecuencia de lo anterior. Para compensar el sesgo, es necesario coleccionar de forma dirigida hacia las zonas poco exploradas como el Altiplano, la Península de Yucatán, el norte de la Sierra Madre Occidental y el estado de Tlaxcala, además de recopilar datos de especies raras que posiblemente estén en colecciones particulares. Otra zona de interés biológico es la región de alta riqueza potencial ubicada en la región norte de la Cuenca del Balsas, pues no existen muchas colectas.

Los patrones de riqueza potencial coinciden con aquellos encontrados en un gran número de taxa y los gradientes de riqueza coinciden con los patrones en forma de joroba encontrados en múltiples estudios. Sin embargo, la riqueza potencial es desproporcionalmente mayor a la encontrada en localidades que tienen el listado completo y han sido extensivamente colectadas. Esto podría estar indicando un efecto de las interacciones bióticas sobre la coexistencia de las especies de forma que se limita la riqueza real en las localidades. No obstante, la alta riqueza podría también indicar regiones de alta afinidad ambiental para muchas especies de Phanaeini de manera que pueden ser interpretadas como corredores biológicos. Finalmente, la alta riqueza puede explicarse por la similitud en los requerimientos ambientales de las especies de la tribu debido a que su nicho es conservado.

A pesar de esto, se encontró una diferencia en los requerimientos ambientales de tres grupos de especies que representan a patrones ecogeográficos equivalentes a los de Edmonds (1994). Estos grupos fueron obtenidos por un método cuantitativo de clasificación no supervisada que indica que existe diferencia en las variables climáticas de estas regiones. Los modelos indican que la

temporalidad en la precipitación es lo que determina la distribución de las especies y que la altitud y la temperatura no son tan importantes como era esperado. Por otro lado, estos conjuntos de especies representan una clasificación respecto a las condiciones ambientales actuales más que un reflejo de la historia evolutiva, aun así muestran ciertas similitudes con patrones históricos.

En cuanto al efecto del cambio de uso de suelo, la pérdida del área por antropización es apenas considerable mientras que el aumento de la vegetación secundaria respecto a la vegetación original podría ser el problema más preocupante. Esto podría modificar la composición en abundancia de las especies debido a la respuesta diferencial de las especies a la modificación de la vegetación. Sin embargo, es difícil estimar amenaza que esto representa para cada especie y los modelos no permiten evaluar directamente el efecto sobre la abundancia. Por otro lado, la porción de vegetación primaria llega a ser más de lo esperado en varias especies y las zonas con mayor riqueza coinciden con zonas prioritarias a conservación indicando un panorama optimista en cuanto a conservación. Aun así, las especies con alguna categoría de riesgo han sido clasificadas así por falta de datos, lo que reitera la necesidad de hacer estudios dirigidos a especies y regiones poco colectadas.

Dentro de las principales limitaciones encontradas en el desarrollo de este trabajo están: tanto la calidad como la cantidad de los datos, el aparente conservadurismo de nicho y el hecho de que las interacciones bióticas no están del todo integradas en la generación de los modelos de distribución potencial. Estos problemas sugieren varias perspectivas de investigación: (1) la integración de las interacciones bióticas a los modelos para la evaluación de patrones de riqueza; (2) la necesidad de mejorar la disponibilidad y calidad de los datos de colecta, incluyendo información de colecciones privadas; (3) la obtención experimental de los rangos de tolerancia fisiológicos para una evaluación más fiable de la distribución en espacio ambiental y del conservadurismo de nicho; (4) la corroboración de la presencia de las especies en las regiones de la distribución potencial que carecen de registros y (5) la posibilidad de evaluar la distribución a condiciones ambientales pasadas con el objetivo de incluir factores históricos en la descripción de patrones ecogeográficos.

Literatura citada

- Álvarez Mondragón, E y JJ Morrone. (2004). Propuesta de áreas para la conservación de aves de México, empleando herramientas panbiogeográficas e índices de complementariedad. *Interciencia*. 29(3):112-120
- Anderson, RP. (2003). Real vs. artefactual absences in species distributions: tests for *Oryzomys albicularis* (Rodentia, Muridae) in Venezuela. *Journal of Biogeography*. 30: 591–605.
- Anderson, RP, D Lew, y AT Peterson. (2003). Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling*. 162(3): 211–232.
- Araújo, MB y A Guisan. (2006). Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*. 33:1677–1688
- Arellano, L, JL León-Cortés y G Halfpfer. (2008). Response of dung beetle assemblages to landscape structure in remnant natural and modified habitats in southern Mexico. *Insect Conservation and Diversity*. 1: 253–262
- Arnaud, P. (2002). *Phanaeini. Les coléoptères du monde*, vol. 28. Canterbury: Hillside Books. 151pp.
- Arriaga, L, JM Espinoza, C Aguilar, E Martínez, L Gómez y E Loa (coordinadores). (2000). *Regiones terrestres prioritarias de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México.
- Barve, N. (2008), Tool for Partial-ROC (Biodiversity Institute, Lawrence, KS), ver 1.0.
- Barve N, V Barvea, A Jiménez-Valverde, A Lira-Noriega, SP Mahera, AT Peterson, J Soberóna, F Villalobos (2011). The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*. 222(11):1810–1819
- Box, G. y D. Cox. (1964). An analysis of transformations. *Journal of the Royal Statistical Society Series B (Methodological)*. 26(2):211-252
- Begon, M, CR Townsend y JL Harper. (2006). *Ecology from individuals to ecosystems*. 4ª ed. Blackwell Publishing. 759pp.
- Challenger, A, R Dirzo, C López Acosta, E Mendoza, JC López Acosta, A Lira-Noriega, I Cruz. (2009). Factores de cambio y estado de la biodiversidad, en *Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio*. Conabio, México, pp. 37-73.
- Chefaoui, RM, y JM Lobo. (2008). Assessing the effects of pseudo-absences on predictive distribution model performance. *Ecological Modelling*. 210:478–486.
- Coghlan, A. (2010). *A Little Book of R for Multivariate Analysis*. Release 0.1. Disponible en: <http://little-book-of-r-for-multivariate-analysis.readthedocs.org/>

- Corona, AM. y Jj Morrone. (2005). Track analysis of the species of *Lampetis* (*Spinthoptera*) Casey, 1909 (Coleoptera: Buprestidae) in North America, Central America, and the West Indies. *Caribbean Journal of Science*. 41(1):37-41.
- De Araújo, CB, LO Marcondes-Machado y GC Costa. (2014). The importance of biotic interactions in species distribution models: A test of the Eltonian noise hypothesis using parrots. *Journal of Biogeography*. 41:513–523.
- Edmonds, WD. (1972). Comparative Skeletal Morphology, Systematics and Evolution of the Phanaeine dung Beetle (Coleoptera: Scarabaeidae). *The University of Kansas Science Bulletin*. 49(11):731–874.
- Edmonds, WD. (1994). Revision of *Phanaeus* Macleay, a New World Genus of Scarabaeinae Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Contributions in Science*. 443: 1–105.
- Edmonds, WD. (2000). Revision of the neotropical dung beetle gnus *Sulcophanaeus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Heyrovskyana*. 6: 1–60.
- Edmonds, WD. (2003). Tribu Phanaeini. In M. A. Morón (Ed.), *Atlas de los Escarabajos de México. Coleoptera: Lamellicornia Vol. II Familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae* (1ªed., pp. 58–56). Barcelona, España: Argania editio.
- Edmonds, WD. (2004). A new species of *Phanaeus* Macleay (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae) from Sonora, Mexico. *The Coleopterists Bulletin*. 58(1):119–124.
- Edmonds, WD y J Zidek. (2010). A taxonomic review of the neotropical genus *Coprophanaeus* Olsoufieff, 1924 (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Insecta Mundi*. 0129: 1–111.
- Edmonds, WD y J Zidek. (2012). Taxonomy of *Phanaeus* revisited : Revised keys to and comments on species of the New World dung beetle genus *Phanaeus* MacLeay, 1819 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: Phanaeini). *Insecta Mundi*. 0274:1–108.
- Elith, J y JR Leathwick. (2007). Predicting species distributions from museum and herbarium records using multiresponse models fitted with multivariate adaptive regression splines. *Diversity and Distributions*. 13(3): 265–275.
- Elith, J y JR Leathwick, JR. (2009). Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 40(1): 677–697.
- Elith, J, C. Graham, R Anderson, M Dudík, S Ferrier, A Guisan, RJ Hijmans, F Huettmann, J Leathwick, A Lehmann, J Li, L Lohmann, BA Loiselle, G Manion, C Moritz, M Nakamura, Y Nakazawa, JMCM Overton, AT Peterson, S Phillips, K Richardson, R Scachetti-Pereira, R Schapire, J Soberón, S Williams, M Wisz y N Zimmermann (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*. 29: 129–151.

- Escalante T, G Rodriguez y JJ Morrone. (2004). The diversification of Nearctic mammals in the Mexican transition zone. *Biological Journal of the Linnean Society*. 83(3): 327-339
- Escobar, F, P Koleff y M Rös. (2009). Evaluación de capacidades para el conocimiento: El Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad (SNIB) como un estudio de caso, 23–49 Pp. En *Conabio–PNUD, México: capacidades para la conservación y el uso sustentable de la biodiversidad*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo, México. ISBN 978-6077007-13-7.
- Espinosa Organista, D, JJ Morrone, C Aguilar y J Llorente. (2000). Regionalización biogeográfica de México: provincias bióticas. En *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una Síntesis de su Conocimiento*. J. Llorente, E. Gonzales y N. Papavero Eds. 2:61-94. México, DF: UNAM
- European Commission, Joint Research Centre (2003). Global Land Cover 2000 (IES). Disponible en: <http://geoserver.isciences.com:8080/geonetwork/srv/en/metadata.show?id=55>
- Favila, ME. (2012). Historical, biogeographical and ecological factors explain the success of some native dung beetles after the introduction of cattle in Mexico. *Pastos*. 42(2): 161 - 181
- Franklin, J. (2010). *Mapping Species Distributions: Spatial inference and prediction*. New York: Cambridge university press. 340 pp.
- Goodchild, MF. (2003). Geographic Information Science and Systems for Environmental Management. *Annual Review of Environment and Resources*. 28(1): 493–519.
- Guisan, A y NE Zimmermann. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*. 135(2-3): 147–186.
- Guisan, A, CH Graham, J Elith y F Huettmann. (2007). Sensitivity of predictive species distribution models to change in grain size. *Diversity and Distributions*. 13:332-340.
- Gullan, PJ y PS. Cranston. 2005. *The insects: An outline of entomology*. 3ª edición. Blackwell Publishing, USA.
- 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 de Norteamérica. *Folia Entomologica Mexicana*. 35:1-64
- Halffter, G. (1978). Un nuevo patrón de dispersión en la Zona de Transición Mexicana: el mesoamericano de montaña. *Folia Entomologica Mexicana*. 39-40:219-222
- Halffter, G. (1987). Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology*. 32: 95-114.
- Halffter, G. (1991). Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomologica Mexicana*. 82:195-238

- Halffter, G, JR Verdú, J Márquez, y CE Moreno. (2008). Biogeographical analysis of Scarabaeinae and Geotrupinae along a transect in Central Mexico. *Fragmenta Entomológica*. 40(2): 273–322.
- Halffter, G, JR Verdú, CE Moreno y V Halffter. (2012). Historical and ecological determinants of dung beetle assemblages in two arid zones of central Mexico. *Journal of Arid Environments*. 76: 54–60.
- Halffter, G, y EG Matthews. (1966). The natural history of Dung Beetles of the subfamily Scarabaeinae. *Folia entomológica Mexicana*. 12-14: 1–312.
- Halffter, G, ME 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.
- Halffter, G, J Llorente-Bousquets y JJ Morrone. (2008). La perspectiva biogeográfica histórica, en *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. Conabio, México. 67-86 pp.
- Hanski I y Y Cambefort. (1991) *Dung Beetle Ecology*. New Jersey, Princeton University Press. 481 pp
- Herzog, SK, ACi Hamel-Leigue, TH Larsen, DJ Mann, RW Soria-Auza, BD. Gill, WD Edmonds, S Spector. (2013). Elevational distribution and conservation biogeography of phanaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in Bolivia. *PloS One*. 8(5):e64963. doi:10.1371/journal.pone.0064963
- Hijmans, RJ, SE Cameron, JL Parra, PG Jones y A Jarvis. (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*. 25:1965-1978
- Hijmans, RJ y J van Etten (2012). raster: Geographic analysis and modeling with raster data. R package version 2.0-12. <http://CRAN.R-project.org/package=raster>
- Hirzel, AH. y G LeLay. (2008). Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology*. 45(5):1372–1381
- Hortal, J, A Jiménez-Valverde, JF Gómez, JM. Lobo y A Baselga (2008). Historical bias in biodiversity inventories affects the observed environmental niche of the species. *Oikos*. 117: 847–858.
- Hutchinson, GE. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 22:415–427.
- 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, pp. 323-364.
- Jiménez-Valverde A, JM Lobo y J Hortal (2008) Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. *Diversity and Distributions*. 14: 885–890

- Jiménez-Valverde, A, AT Peterson, J Soberón, JM Overton, P Aragón y JM Lobo. (2011). Use of niche models in invasive species risk assessments. *Biological Invasions*. 13(12):2785–2797.
- Kohlmann, B. y G. Halffter. (1988) Cladistic and biogeographical analysis of *Ateuchus* (Coleoptera: Scarabaeidae) of Mexico and the United States. *Folia Entomologica Mexicana*. 74:109:130
- Kohlmann, B., & G. Halffter. 1990. Reconstruction of a specific example of insect invasion waves: the cladistic analysis of *Canthon* (Coleoptera: Scarabaeidae) and related genera in North America. *Quaestiones Entomologicae*. 26 (1):1-28
- Kuhn, M, J Wing, S Weston, A Williams, C Keefer y A Engelhardt (2012). *caret: Classification and Regression Training*. R package version 5.15-044. <http://CRAN.R-project.org/package=caret>
- Kuhn, M. and Johnson, K. (2013). *Applied Predictive Modeling*. Springer. 600pp.
- Lobo, JM. (2008). Database records as a surrogate for sampling effort provide higher species richness estimations. *Biodiversity and Conservation*. 17: 873–881.
- Lobo JM y G Halffter. (2000) Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea): a comparative study. *Annals of the Entomological Society of America*. 93: 115–126.
- Lobo, JM, A. Jiménez-Valverde y R. Real. (2008). AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*. 17(2): 145–151.
- Lobo, JM, JP Lumaret y P Jay-Robert. (1998). Sampling dung beetles in the French Mediterranean area: effects of abiotic factors and farm practices. *Pedobiologia*. 42:252-266
- Lobo JM, BV Guéorguiev y EI Chehlarov. (2011). The species of *Scarabaeus* Linnaeus (Coleoptera: Scarabaeidae) in Bulgaria and adjacent regions: faunal review and potential distribution. *Entomologia Fennica*. 25: 202-220
- Marquez, J y JJ Morrone. (2003). Análisis panbiogeográfico de las especies de *Heterolinus* y *Homalolinus* (Coleoptera: Staphylinidae: Xantholinini). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*. 90:15-25
- Martínez-Meyer, E. (2005). Climate Change and Biodiversity: Some Considerations in Forecasting Shifts in Species' Potential Distributions. *Biodiversity Informatics*. 2: 42–55.
- Morrone JJ. (1996). The biogeographical Andean subregion: a proposal exemplified by arthropod taxa (Arachnida, Crustacea, and Hexapoda). *Neotropica*. 42: 103–14
- Morrone JJ. (2004a). Homología biogeográfica: las coordenadas espaciales de la vida. Cuadernos del Instituto de Biología 37, UNAM. México D. F. 199 p.
- Morrone, JJ. (2004b) Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia*. 48(2):149-162.

- Morrone, JJ. (2005). Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 76(2): 207-252.
- Morrone, JJ. (2006). Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual review of entomology*. 51(125):467-94.
- Morrone, JJ. (2007). Hacia una biogeografía evolutiva. *Revista Chilena de Historia Natural*. 80: 509-520.
- Morrone, JJ y A Gutiérrez. (2005) Do fleas (Insecta: Siphonaptera) parallel their mammal host diversification in the Mexican Transition Zone? *Journal of Biogeography*. 32:1315-1325
- Morrone, JJ y J Márquez. (2001) Halffter's Mexican transition zone, beetle generalizad tracks, and geographical homology. *Journal of Biogeography*. 28:635-650
- Monge-Nájera, J. (2008). Ecological biogeography: A review with emphasis on genetic techniques, conservation and the neutral model. *Gayana* 72 (1): 102- 112
- Newbold, T. (2010). Applications and limitations of museum data for conservation and ecology, with particular attention to species distribution models. *Progress in Physical Geography*, 34(1), 3-22
- Nichols, E, S Spector, J Louzada, T Larsen, S Amezcua y ME Favila. (2008). Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*. 141:1461-1474
- Ordóñez Reséndiz, MM. y MA Eligio García. 2006. Patrones de distribución de la familia Chrysomelidae (Coleoptera). Pp. 475-514. En: JJ Morrone y J. Llorente Bousquets (Eds.). *Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana*. Vols. I y II. Las Prensas de Ciencias, UNAM, Mexico, D.F
- Ortega-Huerta, M y AT Peterson (2008) Modeling ecological niches and predicting geographic distributions: a test of six presence-only methods. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79:205-216.
- Owens, HL, LP Campbell, LL Dornak, EE Saupe, N Barve, J Soberón y AT Peterson. (2013). Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. *Ecological Modelling*. 263:10-18
- Peterson, AT, MA Ortega-Huerta, J Bartley, V Sánchez-Cordero, J Soberón, RH Buddemeier y DRB Stockwell (2002) Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature*. 416: 626-629
- Peterson, a. T., Papeş, M., & Soberón, J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling*. 213(1):63-72.

- Peterson, AT, J Soberón, RG Pearson, RP Anderson, E Martínez-Meyer, M Nakamura y M Bastos Araújo (2011). *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton, NJ: Princeton University Press. 328pp.
- Peterson, AT y J Soberón. (2012). Species Distribution Modeling and Ecological Niche Modeling : Getting the Concepts Right. *Brazilian Journal of Nature Conservation*. 10(2): 102–107.
- Philips, TK, WD Edmonds y CH Scholtz. (2004). A phylogenetic analysis of the New World tribe Phanaeini (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): Hypothesis on relationships and origins. *Insect Systematics and Evolution*. 35:43–63.
- Philips, TK, E Pretorius y CH Scholtz. (2004). A phylogenetic analysis of dung beetles (Scarabaeinae: Scarabaeidae): unrolling an evolutionary history. *Invertebrate Systematics*. 18(1): 53.
- Price, DL. (2009). Phylogeny and biogeography of the dung beetle genus *Phanaeus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Systematic Entomology*. 34(1): 137–150.
- Price, DL y ML May. (2009). Behavioral ecology of *Phanaeus* dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): review and new observations. *Acta Zoológica Mexicana (ns)*. 25(1): 211–238.
- SEMARNAT. (2014). Ecosistemas Terrestres. En: *El medio ambiente en México 2013-2014*. Disponible en: http://app1.semarnat.gob.mx/dgeia/informe_resumen14/00_mensajes/02_ecosistemas.html
- Scachetti-Pereira, R. (2002), *DesktopGarp: a software package for biodiversity and ecologic research*. United States: The University of Kansas Biodiversity Research Center. Available online at <http://www.nhm.ku.edu/desktopgarp/>.
- Soberón, J y AT Peterson. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*. 2:1–10.
- Soberón, J y M Nakamura. (2009) Niches and distributional areas: concepts, methods and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 106(2):19644-19650.
- Spector, S. (2006). Scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): An invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. *The Coleopterists Bulletin*. (5):71–83.
- Vaz-de-Mello, FZ. 2000. Estado atual de conhecimento dos Scarabaeidae s. str. (Coleoptera: Scarabaeoidea) do Brasil. p. 183–195. In: F. Martín-Piera, J. J. Morrone, and A. Melic (eds.). *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PrIBES 2000*. Sociedad Entomológica Aragonesa; Zaragoza. 329 pp.
- Vaz-de-Mello, FZ y F Génier. 2009. Notes on the behavior of *Dendropaemon Perty* and *Tetramereia Klages* (Scarabaeidae: Scarabaeinae: Phanaeini). *The Coleopterists Bulletin*. 63(3): 364-366.

- Venables, WN y BD Ripley. (2002) *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0
- Verdú JR y JM Lobo. (2008). Ecolophysiology of thermoregulation in endothermic dung beetles: Ecological and geographical implications. *Insect Ecology and Conservation*, 661(2), 1–28.
- Wickham, H. (2007). Reshaping Data with the reshape Package. *Journal of Statistical Software*, 21(12), 1-20.
- Wickham, H. (2009). *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. Springer New York. 213pp.
- Zimmermann NE, TC Edwards Jr, CH Graham, PB Pearman y JC Svenning. (2010). New trends in species distribution modelling. *Ecography*. 33:985-989.

Anexos

Anexo 1: Información taxonómica y distribucional de Phanaeini de México extraída de literatura

Género	Grupo	Nombre	Holotipo etiqueta	Holotipo ubicación	Largo mínimo	Largo máximo	Largo (mm)	Ancho mínimo (mm)	Ancho máximo (mm)	Ancho (mm)	Fechas de colecta	Horario	Dieta	Altitud	Distribución
Coprophanacus	Pluto	Coprophanacus (Coprophanacus) gilli Arnaud, 1997	Macho, lectotipo	Canadian Museum of Nature, Ottawa	15	26	21	ND	ND	ND	ND	N	Necro	1000-1300	Golfo de México y este de Centroamérica. Bosques mesófilos bien conservados, acahuales, cafetales y áreas perturbadas, comparte habitat con <i>C. corythus</i> .
	Pluto	Coprophanacus (Coprophanacus) pluto (Harold, 1863)	Macho, lectotipo	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (Arnaud 1982:115)	14	25	20	ND	ND	ND	ND	N	Necro	ND	Todas las provincias mesoamericanas de México
	Dardanus	Coprophanacus (Coprophanacus) corythus (Harold, 1863)	Macho, lectotipo	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (Arnaud 1982:115)	16	26	21	ND	ND	ND	todo el año	C y Alba	Necro	0-1850	Centroamérica desde Venezuela y Colombia sobre el Caribe, común en mosaico selva/pastizal de Chiapas con preferencia por selva continua.
Phanaeus	Endymion	Phanaeus (Notiophanaeus) endymion Harold, 1863	Macho, lectotipo. "México".	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (Arnaud 1982:114)	11	20	16	7	12	10	todo el año	Diumo	Copro	0-2200m (la mayoría en 0-150m)	Mitad norte de Mesoamérica, en México se encuentra ampliamente en selvas tropicales perenes y semicaducifolias. Hay poblaciones aisladas de Jalisco a Oaxaca que viven aisladas en habitats adecuados separadas por áreas secas.
		Phanaeus (Notiophanaeus) halfiteronum Edmonds, 1979	Macho, Estado de México, 8km al este de Temascaltepec, 2360m; 11 julio 1976; hongo en bosque de pino encino.	California Academy of Sciences, San Francisco (Ento. Type No. 13184)	12	19	16	8	12	10	Junio-Noviembre	C/N	Micetofago	0-2200m (la mayoría en 0-150m)	Poblaciones en Guerrero, que difieren a las de Temascaltepec, más variable de lo sospechado

Género	Grupo	Nombre	Holotipo etiqueta	Holotipo ubicación	Largo mínimo	Largo máximo	Largo (mm)	Ancho mínimo (mm)	Ancho máximo (mm)	Ancho (mm)	Fechas de colecta	Horario	Dieta	Altitud	Distribución
		Phanaeus (Notiophanaeus) zapotecus Edmonds, 2006	Macho. México: Oaxaca, 8km S Sola de Vega, 1850 m m, 4-9 vii 05, D. Curoe col./mushroom baited trap oximate coordinates: 16° 28' 50" N; 96° 59' 40" W).	Instituto de Ecología Xalapa, Ver.	17	17	17	10	10	10	ND	ND	Micetofago	ND	Sierra Madre del Sur, Oaxaca. Pino-Ercino
Phanaeus	Amethystinus	Phanaeus (Phanaeus) amethystinus Harold, 1863	Macho Lectotipo ("Orizaba")	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (Amaud 1982:114)	13	25	19	8	16	12	mayo-octubre	ND	Copro	1000-2200	Selvas y lugares adyacentes abiertos en montrañas de Chiapas, Sierra Madre del Sur, oriente de Veracruz, norte de Hidalgo y sureste de SLP.
		Phanaeus (Phanaeus) blackalleri Delgado, 1991	Macho Holotipo. México, Guerrero, Palo Blanco, Sierra del Alquitrán. Alt. 1670 m, 20/22-VII-1990, ("Bosque Mesófilo. Coprotrampa excr humano").	Instituto de Biología UNAM, D.F.	14	20	17	8	12	10	ND	ND	Copro	850-1670	Bosque de niebla, de pino, de encino, plantaciones de café. Ladera del Pacífico de la Sierra Madre del Sur en Guerrero y Oaxaca.
		Phanaeus (Phanaeus) guatemalensis Harold, 1871	Macho Lectotipo ("Guatemala")	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (Amaud 1982:114)	13	25	19	8	17	13	ND	ND	Copro	1500-2400	Selvas y lugares adyacentes abiertos en tierras altas de Guatemala.
		Phanaeus (Phanaeus) melampus Harold, 1863	Macho Lectotipo ("Mexico")	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (Amaud 1982:115)	18	28	23	11	15	13	ND	ND	Copro	ND	Localidades dispersas de montrañas de Chiapas y Veracruz.
	Beltianus	Phanaeus (Phanaeus) sallei Harold, 1863	Macho Lectotipo ("Mexico")	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (Amaud, 1982:115)	14	20	17	8	12	10	Mayo-Octubre	N	Copro	0-1500	Tierras bajas y medias de selvas en el sureste de México, de San Luis Potosí a Guatemala.

Género	Grupo	Nombre	Holotipo etiqueta	Holotipo ubicación	Largo mínimo	Largo máximo	Largo (mm)	Ancho mínimo (mm)	Ancho máximo (mm)	Ancho (mm)	Fechas de colecta	Horario	Dieta	Altitud	Distribución
	Mexicanus	Phanaeus (Phanaeus) amithaon Harold, 1875	Macho, lectotipo ("México, Guanajuato")	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (Amaud, 1982:114)	13	25	19	9	16	13	Junio-Diciembre (más en junio-agosto)	ND	Copro	0-1800	Mesa Central Mexicana, oeste de Colima y Jalisco, hacia el Norte por el Pacífico hasta Arizona. Común en pastizales.
		Phanaeus (Phanaeus) demon Castelnau, 1840	Macho, Neotipo ("México: Michoacan, La Hacana")	Castelnau Collection, National Museum of Victoria, Melbourne	10	21	16	7	14	11	Abril-Noviembre (Más en junio-agosto)	ND	Copro	0-1900	Costas y valles costeros de México, desde Michoacán hasta Chiapas.
	Mexicanus (cont.)	Phanaeus (Phanaeus) flohri Nevinson, 1892	Macho lectotipo ("Jalapa").	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (Amaud, 1982:116)	16	20	18	9	12	11	Junio-Octubre	ND	Necro	600-1800	Guerrero, Edo. México, Jalisco, Puebla, Soora y Veracruz- Probable inquilino de nidos de mamíferos.
		Phanaeus (Phanaeus) mexicanus Harold, 1863	Macho lectotipo ("México, Veracruz")	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (Amaud, 1982:115)	14	23	19	9	15	12	Mayo-Enero	ND	Copro	0-1500	Valle del Balsas, Mesa Central en el este de Veracruz, Los Tuxtlas. Aparenta alopatria con amithaon , puede haber hibridación en Michoacán.
		Phanaeus (Phanaeus) obliquans Bates, 1887			10	21	16	7	14	11	Abril-Noviembre (Más en junio-agosto)	ND	Copro	0-1900	Costas del Pacífico de Colima, Jalisco y Nayarit.
		Phanaeus (Phanaeus) scutifer Bates, 1887	Macho, lectotipo ("Misantla, Mexico, Hoege, BCA, p.60 sp 14, sp Figured")	British Museum (Natural History)	15	20	18	9	13	11	Junio-Julio	ND	Copro	0-100	Tiemas bajas tropicales de Veracruz. En Palma Sola sólo hay minor.

Género	Grupo	Nombre	Holotipo etiqueta	Holotipo ubicación	Largo mínimo	Largo máximo	Largo (mm)	Ancho mínimo (mm)	Ancho máximo (mm)	Ancho (mm)	Fechas de colecta	Horario	Dieta	Altitud	Distribución
		Phanaeus (Phanaeus) wagneri Harold, 1863	Macho lectotipo "Nicaragua"	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (Amaud, 1982:115)	14	20	17	8	13	11	Mayo-Diciembre	ND	Copro	500-2200	Habitats transicionales de Chiapas a Costa Rica.
		Phanaeus (Phanaeus) yecoraensis Edmonds, 2004	Macho, Holotipo. México: Sonora, Highway 16, 1.8 road miles [3 km] NW Yé'cora [288219340N 1088579060W], 5,3389 [1,640 m] elevation, 6-VIII-2003, R. A. Cunningham and B. Streit.	Instituto de Ecología Xalapa, Ver.	15	20	18	9	12	11	Julio-Agosto	D	Copro	1400-1700	Pino Encino de la Sierra Madre Occidental en Yécora, Sonora. Un valle entre las grandes sierras.
		Phanaeus (Phanaeus) pilatei Harold, 1863	Macho Lectotipo ("Yucatan")	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (Amaud, 1982:115)	14	20	17	8	13	11	Mayo-Diciembre	ND	Copro	0-1000	Selvas más secas, caducifolios y perenes de la Península de Yucatán. Del noreste de Chiapas a la zona adyacente de Guatemala.
	Quadridentis	Phanaeus (Phanaeus) damocles Harold, 1863	Macho Lectotipo ("México") ("Oaxaca, Capulapam")	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris	12	19	16	8	12	10	Junio-Septiembre	ND	Copro	1800-2900	Pino Encino de altas elevaciones de la Sierra Madre del Sur de Guerrero y Oaxaca, restringida a estos bosques. Puede encontrarse arriba de los 2500.
		Phanaeus (Phanaeus) palliatus Sturm, 1843	Macho, Holotipo ("México").	Zoologische Staatssammlung, Munich	13	19	16	8	13	11	Junio-Septiembre	ND	Copro	1800-2800	Sierra volcánica Transversal, del norte de Puebla al este de Jalisco y de la sierra madre occidental de durango. Márgenes de bosques de altitudes medias a altas. Prefiere habitats perturbados con pastizales inducidos. Puede existir en el norte de Jalisco y Sureste de Zacatecas.

Género	Grupo	Nombre	Holotipo etiqueta	Holotipo ubicación	Largo mínimo	Largo máximo	Largo (mm)	Ancho mínimo (mm)	Ancho máximo (mm)	Ancho (mm)	Fechas de colecta	Horario	Dieta	Altitud	Distribución
		Phanaeus (Phanaeus) quadridens Say, 1835	Macho neotipo ("México, D.F.")	Museum of Comparative Zoology, Harvard University (MCZ type No. 32877)	13	23	18	8	14	11	Junio-Noviembre	ND	Copro	1500-2000	Desde el extremo oeste central de Veracruz hasta el Norte de Michoacán, el altiplano de Querétaro y Guanajuato (Probablemente también de Zacatecas), la Sierra Madre Occidental del noroeste de Jalisco al extremo sureste de Arizona y zonas adyacentes de Nayarit, Sinaloa, Sonora y Sureste de Nuevo México. Pastizales, Bosques Mixtos con pastizales.
	Triangularis	Phanaeus (Phanaeus) adonis Harold, 1863	Macho, lectotipo ("México")	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (Amaud, 1982:114)	12	17	15	7	11	9	Junio-Septiembre	ND	Copro	350-2100	Bosques abiertos de la sierra madre oriental de media a alta elevación, de Nuevo León a Hidalgo. Este Mesa central.
	Triangularis (cont.)	Phanaeus (Phanaeus) texensis Edmonds, 1994	Macho, Holotipo ("Texas, Dallas Co., 2 mi N Cedar Hill")	Museum of Comparative Zoology (MCZ Type No. 33405), Harvard University	12	21	17	7	12	10	Marzo-Octubre, no en Julio	ND	Copro	0-1000	Áreas forestadas y semiforestadas de Texas, excepto el oeste lejano y la saliente.
		Phanaeus (Phanaeus) triangularis Say, 1823	Macho, Neotipo ("Arkansas, Little River Country, 2mi S Foreman")	Museum of Comparative Zoology (MCZ Neotype No. 32895), Harvard University	12	21	17	7	12	10	Abril-Noviembre	ND	Copro	0-1000	Áreas forestadas y semiforestadas del sureste de estados Unidos. Desde Kansas, Oklahoma, Texas, costa Atlántico, no en Florida.
	Tridens	Phanaeus (Phanaeus) daphnis Harold, 1863	Macho lectotipo ("México")	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (Amaud 1982a:114)	10	17	14	6	10	8	Junio-Octubre	ND	Copro	1000-1600	Río Balsas, de sureste de Puebla a Michoacán con áreas de transición sobre el límite sur del Eje Volcánico Transversa.

Género	Grupo	Nombre	Holotipo etiqueta	Holotipo ubicación	Largo mínimo	Largo máximo	Largo (mm)	Ancho mínimo (mm)	Ancho máximo (mm)	Ancho (mm)	Fechas de colecta	Horario	Dieta	Altitud	Distribución
		Phanaeus (Phanaeus) furiosus Bates, 1889	Macho, lectotipo. ("Ventanas, México, 2000ft, Forrer, Hoege, B.C.A. p.61, sp19, sp. Figured")	British Museum (Natural History)	11	18	15	7	11	9	Junio-Diciembre	ND	Copro	0-1500	Suroeste de México, desde el norte de Michoacán, sur de Guanajuato y Zacatecas hacia el oeste a través de Jalisco y hacia el norte sobre el Pacífico.
		Phanaeus (Phanaeus) nimrod Harold, 1863	Macho, lectotipo. "México".	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (Amaud 1982:115)	11	16	14	7	10	9	Mayo-Septiembre	ND	Copro	0-1800	Valle central de Oaxaca y zonas adyacentes al sur y suroeste, costa del Pacífico
		Phanaeus (Phanaeus) tridens Castelnau, 1840	Macho neotipo (erroneamente etiquetado "chil")	Castelnau Collection, National Museum of Victoria, Melbourne	10	17	14	7	11	9	Mayo-Octubre (más Junio-Agosto)	ND	Copro	0-1800	Tierras bajas tropicales del centro de Veracruz y Colima (tridens) (0-1500=). Sur de Chiapas y suroeste de Guatemala (0-1800) (pseudofurcosus)
Sulcophanaeus	Auricollis	Sulcophanaeus chryseicollis (Harold, 1863)	Macho lectotipo, "Cordova" (=Córdoba, Veracruz), México	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (Amaud 1982:115)	13	18	16	8	11	10	Julio-Noviembre	Ns	Copro	0-1000	Selvas húmedas neotropicales del sur de México. Indicadora de los bosques Neotropicales bajos perenifolios del sur de México junto con P. endymion y C. corythus.

Anexo 2: Datos de distribución y topónimos de localidades de colecta estandarizadas a una resolución de 30 arcsec.

Coprophanaeus	16.244, -90.849	PUEBLA
<i>Coprophanaeus corythus</i>	16.244, -90.841	Cuetzalan Del Progreso
CHIAPAS	16.161, -90.882	20.036, -97.524
Cacahoatan	16.161, -90.866	20.028, -97.54
14.978, -92.174	16.153, -90.874	20.019, -97.532
Escuintla	16.153, -90.866	20.019, -97.499
15.319, -92.649	16.128, -90.899	20.003, -97.499
Jesús María Garza	16.111, -90.832	20.003, -97.49
16.319, -93.349	16.269, -90.849	19.994, -97.49
Jiquipilas	16.269, -90.841	19.986, -97.49
16.694, -93.724	16.261, -90.849	19.986, -97.482
Palenque	16.261, -90.816	19.986, -97.457
17.511, -91.982	16.253, -90.824	19.994, -97.524
17.519, -91.982	16.236, -90.832	Xicotepc De Juárez
San Fernando	16.228, -90.882	20.303, -97.965
16.844, -93.224	16.228, -90.857	
16.844, -93.215	16.228, -90.849	QUINTANA ROO
16.819, -93.182	16.219, -90.891	Cozumel
16.861, -93.191	16.211, -90.874	20.369, -86.999
16.844, -93.207	16.211, -90.866	Felipe Carrillo Puerto
16.836, -93.215	16.194, -90.916	19.778, -87.666
Tuzantan	16.178, -90.899	
15.169, -92.316	16.161, -90.907	VERACRUZ
15.144, -92.424	16.153, -90.907	Actopan
Unión Juárez	16.153, -90.899	19.503, -96.632
15.086, -92.091	16.144, -90.907	19.444, -96.59
15.061, -92.082	16.144, -90.899	Apazapan
Velasco Suarez	16.144, -90.891	19.328, -96.732
16.761, -91.132	16.136, -90.899	19.319, -96.707
Villa Corzo	16.136, -90.891	Banderilla
16.194, -93.249	16.128, -90.874	19.578, -96.94
Lacantún	16.119, -90.924	Catemaco
16.119, -90.932	16.103, -90.982	18.586, -95.074
16.103, -91.016	16.103, -90.957	18.636, -95.09
16.136, -90.941	16.103, -90.849	18.628, -95.099
16.128, -90.941		18.628, -95.09
16.119, -90.941	HIDALGO	18.611, -95.082
16.111, -90.932	Tlanchinol	18.594, -95.082
16.278, -90.849	20.953, -98.707	18.586, -95.082
16.278, -90.841	20.953, -98.699	18.586, -95.065
16.269, -90.832		18.569, -95.065
16.261, -90.824	OAXACA	18.628, -95.082
16.253, -90.857	San Juan Bautista Valle Nacional	18.611, -95.09
16.253, -90.849	17.686, -96.299	18.603, -95.082
16.253, -90.841		18.603, -95.074

18.619, -95.082
18.619, -95.074
18.611, -95.074
18.594, -95.065
18.369, -95.124
Coacoatzintla
19.636, -96.94
Coatepec
19.478, -96.957
19.461, -96.982
19.453, -96.965
19.486, -96.974
19.453, -96.949
19.453, -96.932
Cosautlán De Carvajal
19.278, -96.982
El Castillo
19.586, -96.84
19.578, -96.865
19.569, -96.865
19.544, -96.865
19.536, -96.849
Emiliano Zapata
19.394, -96.615
Ixhuatlán Del Cafe
19.103, -96.999
19.069, -96.974
Jalcomulco
19.353, -96.732
19.328, -96.757
La Concepcion
19.611, -96.882
19.611, -96.874
La Luz Francisco I. Madero
18.886, -96.949
Mahuixtlán
19.386, -96.907
19.428, -96.899
19.369, -96.899
Mecayapan
18.361, -94.799
18.361, -94.807
Monte Blanco
18.953, -96.982
Motzorongo
18.678, -96.774
Mozomboa
19.611, -96.407
Omealca
18.744, -96.782

Pacho Viejo
19.494, -96.949
19.494, -96.924
Pajapan
18.403, -94.749
18.394, -94.757
18.394, -94.749
18.386, -94.782
18.386, -94.774
18.386, -94.749
18.386, -94.74
18.378, -94.799
18.378, -94.782
18.378, -94.74
18.369, -94.799
18.369, -94.782
18.369, -94.774
18.369, -94.765
18.369, -94.757
18.369, -94.749
18.369, -94.74
18.361, -94.782
18.361, -94.774
18.361, -94.765
18.353, -94.765
18.353, -94.757
18.344, -94.782
18.344, -94.774
18.344, -94.765
18.378, -94.765
18.361, -94.79
18.361, -94.757
18.353, -94.774
Palma Sola
19.769, -96.432
19.761, -96.532
Puente Nacional
19.286, -96.499
Raudales Malpaso
17.394, -93.79
17.394, -93.782
San Andrés Tuxtla
18.661, -95.14
18.644, -95.149
18.661, -95.132
18.636, -95.115
18.628, -95.14
18.628, -95.124
18.628, -95.115
18.453, -95.199

18.636, -95.149
18.628, -95.132
18.619, -95.14
18.619, -95.115
18.611, -95.14
Santa María Chimalapa
17.261, -94.29
17.203, -94.357
Soledad De Doblado
18.978, -96.34
Tezonapa
18.619, -96.699
Tlacotepec De Mejia
19.203, -96.799
Tuzamapan
19.378, -96.84
Veracruz
19.178, -96.132
Villa Chontalpa
17.611, -93.757
Xalapa Enríquez
19.511, -96.949
19.511, -96.94
19.528, -96.907

Coprophanaeus gilli

CHIAPAS

Lacantún

16.103, -91.016
16.119, -90.941
16.153, -90.899
16.103, -90.982

HIDALGO

Tepehuacan De Guerrero

20.961, -98.757

Tlanchinol

21.019, -98.649

OAXACA

Huautla De Jimenez

18.128, -96.84

PUEBLA

Cuetzalan Del Progreso

19.994, -97.474

SAN LUIS POTOSÍ

Tamasopo

21.878, -99.44

VERACRUZ**Catemaco**

18.586, -95.074

18.486, -95.057

18.453, -95.032

Cauatlapan

18.869, -97.024

Mecayapan

18.361, -94.807

Monte Blanco

18.953, -96.982

Puente Nacional

19.286, -96.499

San Andrés Tuxtla

18.661, -95.14

Tlacotepec De Mejia

19.203, -96.799

*Coprophanaeus pluto***AGUASCALIENTES****Aguascalientes**

21.878, -102.299

CHIAPAS**Mapastepec**

15.444, -92.891

Nueva Palestina

15.619, -92.799

Tapachula

14.911, -92.257

14.886, -92.282

Tuzantan

15.169, -92.316

Lacantún

16.119, -90.924

COLIMA**Comala**

19.319, -103.765

Minatitlán

19.403, -103.965

ESTADO DE MÉXICO**San Mateo Xoloc**

19.719, -99.224

Valle De Bravo

19.194, -100.132

GUERRERO**El Paraiso**

17.411, -100.199

Iguala De La Independencia

18.344, -99.54

Acahuzotla

17.361, -99.465

HIDALGO**Tlanchinol**

20.953, -98.707

20.953, -98.699

JALISCO**Ajijic**

20.303, -103.265

Casimiro Castillo

19.661, -104.432

El Limon

19.828, -104.157

El Tuito

20.319, -105.323

José María Morelos

19.528, -105.073

Nuevo México

20.778, -103.415

San Patricio

19.386, -104.982

Tequila

20.894, -103.84

Tuxcacuesco

19.661, -104.082

MORELOS**Amayuca**

18.736, -98.832

Chinameca

18.428, -99.015

Tepoztlán

18.986, -99.099

Xochitepec

18.778, -99.24

Yautepec De Zaragoza

18.911, -99.099

NAYARIT**Francisco I. Madero**

21.836, -104.69

Jesús María

22.253, -104.515

22.219, -104.648

PUEBLA**Izucar De Matamoros**

18.603, -98.465

La Magdalena Tlatlauquitepec

18.819, -98.115

San Baltazar Tetela

18.869, -98.182

SAN LUIS POTOSÍ**Aquismón**

21.503, -99.174

Tamasopo

21.878, -99.44

SINALOA**Villa Unión**

23.186, -106.215

SONORA**Alamos**

27.019, -108.932

Yécora

28.369, -108.923

TAMAULIPAS**Gómez Farías**

23.053, -99.099

22.919, -99.157

Heroica Matamoros

25.836, -97.399

Matamoros

25.853, -97.399

Nuevo Progreso

26.053, -97.999

Soto La Marina

23.728, -98.399

VERACRUZ**Actopan**

19.503, -96.632

19.444, -96.59

19.503, -96.599

Alto Lucero

19.594, -96.79

19.586, -96.79

Apazapan

19.319, -96.707

19.328, -96.724

Catemaco		
18.586, -95.074		
18.603, -95.115		
18.586, -95.082		
18.636, -95.099		
Chiconquiaco		
19.803, -96.832		
19.803, -96.799		
Coatzintla		
20.411, -97.457		
20.411, -97.449		
20.411, -97.44		
20.403, -97.457		
20.403, -97.449		
20.403, -97.44		
20.394, -97.457		
Emiliano Zapata		
19.394, -96.615		
Ixhuatlán Del Cafe		
19.103, -96.999		
Jalcomulco		
19.328, -96.749		
Juchique De Ferrer		
19.803, -96.749		
19.803, -96.74		
Mesa De Guadalupe		
19.536, -96.707		
Mozomboa		
19.611, -96.407		
Palma Sola		
19.769, -96.432		
19.761, -96.532		
19.803, -96.465		
19.719, -96.524		
19.711, -96.524		
Puente Nacional		
19.286, -96.499		
San Andrés Tuxtla		
18.603, -95.14		
18.453, -95.215		
Tenochtitlán		
19.803, -96.865		
Yecuatla		
19.803, -96.757		
19.803, -96.782		
19.803, -96.765		
Phanaeus		16.261, -90.816
(Notiophanaeus)		16.236, -90.832
Grupo endymion		16.228, -90.882
<i>Phanaeus (Notiophanaeus)</i>		16.228, -90.857
<i>endymion</i>		16.228, -90.849
CHIAPAS		16.219, -90.891
Cacahoatan		16.211, -90.866
14.978, -92.174		16.194, -90.916
14.986, -92.232		16.178, -90.899
Chiapa De Corzo		16.161, -90.907
16.753, -92.999		16.153, -90.907
Jesús María Garza		16.153, -90.899
16.319, -93.349		16.144, -90.907
Jiquipilas		16.144, -90.899
16.694, -93.724		16.144, -90.891
Ocuilapa De Juárez		16.136, -90.899
16.878, -93.515		16.136, -90.891
Palenque		16.128, -90.874
17.519, -91.982		16.119, -90.924
17.544, -92.007		16.103, -90.982
San Fernando		16.103, -90.957
16.844, -93.224		16.319, -90.907
16.844, -93.215		16.319, -90.899
16.819, -93.182		16.219, -90.966
16.861, -93.191		JALISCO
16.844, -93.207		Atenguillo
16.836, -93.215		20.419, -104.648
Tapachula		Autlán De Navarro
14.936, -92.266		19.694, -104.398
Tuxtla Gutierrez		19.686, -104.398
16.811, -93.174		19.703, -104.382
16.803, -93.174		Casimiro Castillo
16.803, -93.182		19.661, -104.432
Tuzantan		San Cristóbal De La Barranca
15.144, -92.424		21.111, -103.515
Velasco Suarez		OAXACA
16.761, -91.132		Candelaria Loxicha
Lacantún		15.936, -96.499
16.119, -90.932		Pluma Hidalgo
16.103, -91.016		15.878, -96.399
16.136, -90.941		San Juan Bautista Valle Nacional
16.128, -90.941		17.778, -96.299
16.119, -90.941		Santo Domingo Zanatepec
16.111, -90.941		16.661, -94.224
16.111, -90.932		PUEBLA
16.269, -90.849		Cuetzalan Del Progreso
16.269, -90.841		19.994, -97.524
16.261, -90.849		

TABASCO

Teapa
17.544, -92.949

VERACRUZ

Apazapan
19.328, -96.732
19.328, -96.724

Catemaco
18.586, -95.074
18.636, -95.09
18.611, -95.082
18.586, -95.082
18.586, -95.065
18.569, -95.065
18.619, -95.082
18.619, -95.074
18.611, -95.074
18.594, -95.065
18.369, -95.124
18.603, -95.099
18.603, -95.09
18.436, -95.115

Chinampa De Gorostiza
21.336, -97.765

Coacoatzintla
19.636, -96.94

Coatepec
19.486, -96.974
19.453, -96.949
19.453, -96.932
19.494, -96.965
19.469, -96.965
19.453, -96.957

Colonia Manuel González
19.078, -96.899

Cosautlán De Carvajal
19.278, -96.982

El Castillo
19.569, -96.865
19.544, -96.865
19.536, -96.849

Ixhuatlán Del Cafe
19.069, -96.974

Jalcomulco
19.353, -96.732
19.328, -96.757
19.328, -96.749
19.361, -96.774
19.336, -96.749

La Concepcion

19.611, -96.874
Mahuixtlán
19.428, -96.899
19.369, -96.899

Motzorongo
18.678, -96.774

Pajapan
18.378, -94.765
18.361, -94.79
18.361, -94.757
18.353, -94.774

Puente Nacional
19.286, -96.499

San Andrés Tuxtla
18.636, -95.149
18.628, -95.132
18.619, -95.14
18.619, -95.115
18.611, -95.14

Santiago Tuxtla
18.536, -95.307
18.453, -95.357

Soledad De Doblado
18.978, -96.34

Soteapan
18.261, -94.857

Teocelo
19.378, -96.982
19.369, -96.982

Tlacotepec De Mejia
19.203, -96.799

Tuzamapan
19.378, -96.84

Villa Chontalpa
17.611, -93.757

Xalapa Enríquez
19.528, -96.907

Phanaeus (Notiophanaeus)
halffterorum

ESTADO DE MÉXICO

San Simón De Guerrero
19.028, -100.007

Temascaltepec De González
19.044, -100.115

GUERRERO

Chilpancingo
17.519, -99.515

Acahuizotla

17.436, -99.465
17.419, -99.549
17.361, -99.465

Phanaeus (s. str.)**Grupo amethystinus**

Phanaeus amethystinus

CHIAPAS

Berriozabal
16.786, -93.299

La Trinitaria
16.111, -91.999

Lázaro Cárdenas
16.186, -91.632

Motozintla De Mendoza
15.261, -92.282

15.253, -92.274
15.236, -92.307

Ocuilapa De Juárez
16.878, -93.515

San Cristóbal De Las Casas
16.736, -92.641

San Fernando
16.844, -93.224

16.844, -93.215
16.819, -93.182

Tenejapa
16.819, -92.507

Tuxtla Gutierrez
16.811, -93.174

Unión Juárez
15.086, -92.091
15.078, -92.091

HIDALGO

Lolotla
20.836, -98.765

Zacualtipan
20.669, -98.665
20.619, -98.657

OAXACA

Lázaro Cárdenas
16.728, -94.099

SAN LUIS POTOSÍ	16.219, -90.891	VERACRUZ
Aquismón	16.211, -90.874	Actopan
21.503, -99.174	16.211, -90.866	19.503, -96.615
Ciudad Del Maiz	16.153, -90.899	Catemaco
22.403, -99.599		18.586, -95.074
El Naranjo	VERACRUZ	18.586, -95.082
22.453, -99.415	Veracruz	18.569, -95.065
Xilitla	19.203, -96.132	18.369, -95.124
21.461, -99.174		Cosautlán De Carvajal
VERACRUZ	Grupo beltianus	19.336, -96.99
Acajete	<i>Phanaeus sallei</i>	El Castillo
19.586, -97.015	CHIAPAS	19.569, -96.865
19.586, -97.007	Frontera Echeverria	Naolinco De Victoria
Ayahualulco	16.703, -91.066	19.653, -96.849
19.361, -97.149	Jesús María Garza	Xalapa Enríquez
19.353, -97.149	16.319, -93.349	19.544, -96.907
Ixhuacan De Los Reyes	Lacantún	
19.361, -97.115	16.119, -90.932	Grupo mexicanus
Las Minas	16.103, -91.016	<i>Phanaeus amithaon</i>
19.703, -97.157	16.136, -90.941	AGUASCALIENTES
19.678, -97.174	16.128, -90.941	Aguascalientes
19.669, -97.182	16.111, -90.941	21.878, -102.299
Las Vigas De Ramirez	16.111, -90.932	
19.661, -97.107	16.253, -90.824	COLIMA
19.636, -97.099	16.228, -90.882	Comala
Rafael Lucio	16.228, -90.857	19.319, -103.765
19.603, -96.982	16.228, -90.849	Minatitlán
Tetelzingo	16.219, -90.891	19.403, -103.965
19.053, -97.149	16.211, -90.866	
Tlacolulan	16.194, -90.916	ESTADO DE MÉXICO
19.694, -97.04	16.153, -90.907	Ocuilan De Arteaga
Xocotla	16.153, -90.899	18.928, -99.432
19.053, -97.099	16.136, -90.899	
	16.128, -90.874	GUANAJUATO
<i>Phanaeus guatemalensis</i>	16.119, -90.924	Buenvista
CHIAPAS	16.103, -90.982	20.886, -100.599
Lázaro Cárdenas	16.103, -90.849	
16.186, -91.632	16.078, -90.832	JALISCO
Lacantún	16.078, -90.824	Acatic
16.119, -90.932		20.736, -102.89
16.128, -90.941	HIDALGO	Ajijic
	Lolotla	20.303, -103.265
	20.836, -98.765	Ameca
<i>Phanaeus melampus</i>	SAN LUIS POTOSÍ	20.586, -104.082
CHIAPAS	Aquismon	Atoyac
Lacantún	21.503, -99.174	20.011, -103.515
16.119, -90.932	Xilitla	Base Aérea Militar Colegio Del Aire
16.119, -90.941	21.461, -99.174	20.728, -103.457
16.111, -90.932		

Casimiro Castillo	Quiroga	Querétaro
19.661, -104.432	19.669, -101.524	20.586, -100.39
Colotlán	19.661, -101.524	
22.086, -103.207	19.703, -101.507	SINALOA
Cuquío	19.686, -101.515	Ciudad Concordia
20.911, -102.998	19.686, -101.507	23.286, -106.065
El Crucero De Santa María	Santa Fe De La Laguna	Mazatlán
20.336, -103.915	19.678, -101.549	23.236, -106.415
El Grullo	19.669, -101.557	Villa Union
19.794, -104.24	19.678, -101.574	23.186, -106.215
El Zapote	Tlazazalca	
20.469, -103.282	19.978, -101.999	SONORA
García De La Cadena	Tuxpan	Yécora
21.119, -103.565	19.569, -100.465	28.353, -109.257
Guadalajara	19.561, -100.465	
20.661, -103.315	Tzintzuntzan	VERACRUZ
20.678, -103.348	19.628, -101.574	Tuxpan De Rodriguez Cano
La Venta Del Astillero		20.953, -97.407
20.753, -103.515	MORELOS	
20.753, -103.507	Alpuyeca	<i>Phanaeus demon</i>
Lagos De Moreno	18.736, -99.257	CHIAPAS
21.353, -101.84	Chinameca	Berriozabal
Las Pintas De Arriba	18.428, -99.015	16.786, -93.299
20.586, -103.298	Tepoztlán	Chiapa De Corzo
San Cristóbal De La Barranca	18.986, -99.099	16.703, -92.999
21.094, -103.49	Xochitepec	Tres Picos
21.078, -103.482	18.778, -99.24	15.861, -93.499
21.061, -103.432		Tuxtla Gutierrez
20.961, -103.407	NAYARIT	16.753, -93.116
San Sebastián Del Oeste	Acaponeta	Villa Corzo
20.811, -104.948	22.494, -105.365	16.194, -93.249
Tala	22.494, -105.357	
20.569, -103.698	22.428, -105.015	DISTRITO FEDERAL
Zapotlanejo	Francisco I. Madero	Chapultepec
20.661, -102.998	21.711, -104.648	19.419, -99.182
	Jalcocotan	
MICHOACÁN	21.428, -105.115	ESTADO DE MÉXICO
Cuanajo	Santa María Del Oro	Sultepec De Pedro Ascencio
19.536, -101.524	21.353, -104.598	18.844, -100.015
19.503, -101.499	21.336, -104.59	
Ihuatzio	Tepic	GUANAJUATO
19.578, -101.649	21.519, -104.89	Acámbaro
Los Remedios		20.036, -100.724
19.903, -102.674	PUEBLA	GUERRERO
Morelia	San José Acateno	Atoyac De Álvarez
19.703, -101.182	20.136, -97.224	17.244, -100.399
Patzcuaro	QUERÉTARO	Chilpancingo
19.519, -101.607	Montenegro	17.553, -99.499
19.511, -101.607	20.753, -100.415	Colotlipa

17.411, -99.165
Iguala De La Independencia
18.344, -99.54
Igualapa
16.744, -98.474
Tecpan De Galeana
17.219, -100.632
Tlacotepec
17.761, -99.999

JALISCO
Autlán
19.819, -104.415
19.753, -104.382
Autlán De Navarro
19.686, -104.298
José María Morelos
19.528, -105.073
19.528, -104.998
San Patricio
19.386, -104.982
19.278, -104.79

MICHOACÁN
La Huacana
18.961, -101.807
Senguio
19.753, -100.349
Uruapan
19.419, -102.057

MORELOS
Alpuyeca
18.736, -99.257
18.744, -99.257
Chinameca
18.428, -99.015
Cuahtla
18.819, -98.949
18.811, -98.957
Cuernavaca
18.936, -99.249
18.936, -99.232
18.919, -99.232
Higuerón
18.586, -99.182
18.486, -99.132
Oaxtepec
18.911, -98.999

Peña Flores
18.853, -98.965
Santa Rosa 30
18.719, -99.182
Temixco
18.853, -99.232
Tepoztlán
18.986, -99.099
Tequesquitengo
18.603, -99.249
18.636, -99.249
18.611, -99.257
18.586, -99.249
Tlaquiltenango
18.636, -99.165
Xochitepec
18.778, -99.24
18.778, -99.249
Xoxocotla
18.703, -99.215
Yautepec De Zaragoza
18.886, -99.065
Zacatepec
18.653, -99.182

OAXACA
La Ventosa
16.553, -94.949
Oaxaca De Juárez
17.069, -96.724
Pluma Hidalgo
15.878, -96.399
Santa María Jalapa Del Marques
16.503, -95.399
16.436, -95.399
Santo Domingo Tehuantepec
16.328, -95.24

PUEBLA
Cacaloxuchil
18.786, -98.449
Ixcaquixtla
18.561, -97.899
18.453, -97.799
Izucar De Matamoros
18.603, -98.465
San Juan Raboso
18.436, -98.399
Tehuizingo
18.328, -98.274

VERACRUZ
Ixhuatlán Del Cafe
19.069, -96.974
Motzorongo
18.678, -96.774

Phanaeus flobri
GUERRERO
Chilpancingo
17.519, -99.515
Acahuizotla
17.419, -99.549
17.361, -99.465

JALISCO
Ajijic
20.303, -103.265
Mascota
20.461, -104.748
San Sebastián Del Oeste
20.636, -104.865

MORELOS
Tepoztlán
18.986, -99.09
Tlalnepantla
18.986, -98.999
Tlayacapan
18.978, -98.999

PUEBLA
Izucar De Matamoros
18.594, -98.465

Phanaeus mexicanus
COLIMA
Suchitlán
19.386, -103.698

GUERRERO
Chilpancingo
17.519, -99.515
Iguala
18.453, -99.599
Teloloapan
18.369, -99.874
Tierra Colorada
17.161, -99.532

Acahuizotla
17.361, -99.465
17.353, -99.457

MICHOACÁN
Santa Fe De La Laguna
19.669, -101.549
19.669, -101.54

MORELOS
Amayuca
18.736, -98.832
Chinameca
18.428, -99.015
Cuautla
18.819, -98.949
18.811, -98.957
Cuernavaca
18.936, -99.249
18.936, -99.232

Jumiltepec
18.919, -98.815
Tepoztlán
18.986, -99.099
19.011, -99.065
18.986, -99.082
18.978, -99.082
Tlayacapan
18.953, -98.982
Xochitepec
18.778, -99.24
18.794, -99.232

PUEBLA
San Baltazar Tetela
18.869, -98.182

VERACRUZ
Catemaco
18.369, -95.124
18.528, -95.015
18.519, -95.065
18.419, -95.115

Chichiquila
19.186, -97.082
Ixhuatlán Del Cafe
19.069, -96.974
Santiago Tuxtla
18.536, -95.307

Villa Otatitlán
18.178, -96.032

Phanaeus pilatei

CHIAPAS
Frontera Echeverria
16.886, -90.966
Tuxtla Gutierrez
16.803, -93.174

QUINTANA ROO
Felipe Carrillo Puerto
19.728, -87.949
19.711, -87.882
Kantunilkin
21.353, -87.432
Playa Del Carmen
20.803, -86.941

YUCATÁN
Itzincab Palomeque
20.836, -89.657
Piste
20.686, -88.566
Santa Elena
20.361, -89.774
X-Can
20.878, -87.674
20.869, -87.599

Phanaeus scutifer

VERACRUZ
Chiconquiaco
19.803, -96.832
Palma Sola
19.761, -96.532
19.828, -96.49
19.786, -96.449
Tantoyuca
21.369, -98.29

Phanaeus Yécorarensis

SONORA
Chinipas De Almada
27.319, -108.682
Yécora
28.369, -108.915
28.369, -108.907
28.361, -108.948

28.344, -108.99
28.444, -109.282
28.386, -108.873

Grupo quadridens

Phanaeus damocles

GUERRERO
Chichihualco
17.544, -99.69
Pochahuizco
17.636, -99.249

OAXACA
Asuncion Nochixtlán
17.461, -97.232
Calpulalpam De Mendez
17.303, -96.449
Oaxaca De Juárez
17.069, -96.724
San Miguel Suchixtepec
16.086, -96.465
Santa Cruz Xoxocotlán
17.044, -96.765
Santiago Xiacui
17.294, -96.432

Phanaeus paliiatus

DISTRITO FEDERAL
San Miguel Topilejo
19.244, -99.107

DURANGO
Mezquital
23.553, -104.207

ESTADO DE MÉXICO
Almoleya Del Rio
19.161, -99.49
Naucalpan De Juárez
19.486, -99.24
19.519, -99.249
19.469, -99.215

San Simón De La Laguna
19.336, -100.065
Santiago Tlacotepec
19.244, -99.665
Temascaltepec De González
19.044, -100.049
Toluca De Lerdo
19.286, -99.649

Valle De Bravo
19.194, -100.132
Villa Guerrero
18.969, -99.649

HIDALGO
Omitlán De Juárez
20.169, -98.632

JALISCO
Ajijic
20.303, -103.265
Atenguillo
20.419, -104.648
Autlán De Navarro
19.694, -104.398
19.686, -104.398
19.703, -104.39
El Crucero De Santa María
20.303, -103.882
Tolimán
19.561, -103.998

MICHOACÁN
Capula
19.636, -101.449
Charo
19.711, -100.999
Morelia
19.711, -101.165
Quiroga
19.703, -101.507
19.686, -101.515
19.686, -101.507
19.694, -101.507
Santa Fe De La Laguna
19.678, -101.549

MORELOS
Cuernavaca
18.936, -99.232

QUERÉTARO
Montenegro
20.753, -100.415

Phanaeus quadridens

CHIHUAHUA
Ascension
31.319, -107.998
Chihuahua
28.628, -106.082
Cuauhtemoc
28.403, -107.032
Cusihuirachi
28.236, -106.832
Ejido Constitucion
29.986, -106.332
El Largo
29.669, -108.257
El Terrero
29.286, -107.015
29.194, -106.715
Huejotitán
27.011, -106.048
Madera
29.194, -108.148
Matachic
28.844, -107.748
Matamoros
26.761, -105.582
26.628, -105.532
San Francisco Del Oro
26.869, -105.848
Santa Bárbara
26.803, -105.823
Valle Del Rosario
27.203, -106.282
Villa Ocampo
26.586, -105.515
26.569, -105.498

DISTRITO FEDERAL

Azcapotzalco
19.461, -99.165
Gustavo A. Madero
19.469, -99.132
San Miguel Ajusco
19.278, -99.182
19.219, -99.215
San Miguel Topilejo
19.244, -99.107
Santiago Yancuitalpan
19.353, -99.299

DURANGO

Canatlán
24.403, -104.698
Chalchihuites
23.436, -104.132
Durango
24.028, -104.648
El Nayar
24.053, -105.007
24.019, -104.807
El Salto
23.878, -105.132
23.844, -105.323
Mezquital
23.553, -104.207
23.461, -104.265
23.428, -104.157
23.336, -104.173
Topia
25.503, -106.782

ESTADO DE MÉXICO

Cuautitlán Izcalli
19.644, -99.215
19.644, -99.207
Ixtlahuaca De Rayón
19.569, -99.765
Naucalpan De Juárez
19.486, -99.24
Polotitlán
20.153, -99.74
San Felipe Santiago
19.378, -100.099
San Mateo Xoloc
19.719, -99.232
San Simon De La Laguna
19.336, -100.065
Toluca De Lerdo
19.286, -99.649
Valle De Bravo
19.194, -100.132

GUANAJUATO
Buenavista
20.886, -100.599
Irapuato
20.669, -101.357
Leon
21.186, -101.69
Yuriria
20.211, -101.132

HIDALGO**Metzquititlán**

20.486, -98.707

Mineral Del Monte

20.153, -98.69

Nopala De Villagrán

20.286, -99.665

20.228, -99.699

Tula De Allende

20.053, -99.349

JALISCO**Colotlán**

22.061, -103.157

Magdalena

20.911, -103.973

MICHOACÁN**Penjamillo De Degollado**

20.086, -101.924

Quiroga

19.686, -101.507

19.694, -101.507

Santa Fe De La Laguna

19.678, -101.549

MORELOS**Tepoztlán**

18.986, -99.099

NAYARIT**Jesús María**

22.494, -104.765

PUEBLA**Tehuacán**

18.461, -97.39

SINALOA**Ciudad Concordia**

23.478, -105.84

La Ciudad

23.561, -105.84

SONORA**Yécora**

28.369, -108.923

VERACRUZ**Acultzingo**

18.719, -97.299

La Perla

18.928, -97.174

ZACATECAS**Sombrerete**

23.636, -103.64

Villa De Cos

23.503, -102.365

Grupo triangularis*Phanaeus adonis***HIDALGO****Atotonilco El Grande**

20.411, -98.69

20.303, -98.724

Jácala

21.003, -99.19

20.944, -99.207

20.903, -99.215

Metzquititlán

20.486, -98.707

20.486, -98.715

20.478, -98.74

20.478, -98.707

20.469, -98.74

20.469, -98.732

20.469, -98.724

20.469, -98.707

20.444, -98.674

Metztitlán

20.478, -98.757

20.478, -98.749

20.469, -98.749

Tasquillo

20.644, -99.324

Tepeji Del Rio De Ocampo

19.903, -99.34

Tula De Allende

20.053, -99.349

MICHOACÁN**Cheran**

19.686, -101.957

Santa Fe De La Laguna

19.678, -101.549

VERACRUZ**Huayacocotla**

20.444, -98.532

Grupo tridens*Phanaeus daphnis***ESTADO DE MÉXICO****Ixtapan Del Oro**

19.286, -100.282

Nuevo Santo Tomas

19.186, -100.265

San Francisco Acuitlapan

18.686, -99.507

Sultepec De Pedro Ascencio

18.844, -100.015

Tonatico

18.803, -99.665

Valle De Bravo

19.194, -100.132

Zacazonapan

19.069, -100.257

GUERRERO**Chichihualco**

17.544, -99.69

Chilpancingo

17.519, -99.515

17.569, -99.515

Huamuxtitlán

17.744, -98.59

Huitziltepec

17.811, -99.499

Iguala De La Independencia

18.344, -99.54

Mezcala

17.936, -99.599

Mochitlán

17.469, -99.365

Teloloapan

18.369, -99.874

Tlapa De Comonfort

17.536, -98.54

Acahuizotla

17.361, -99.465

MICHOACÁN**Tuxpan**

19.561, -100.465

MORELOS**Alpuyeca**

18.744, -99.257

18.786, -99.299

Amayuca

18.736, -98.832

Chinameca

18.428, -99.015

18.469, -99.049

18.453, -99.032

Cocoyoc

18.886, -98.965

Cuautila

18.819, -98.949

18.811, -98.957

Cuernavaca

18.936, -99.249

18.936, -99.232

18.919, -99.232

Jumiltepec

18.919, -98.815

Moyotepec

18.711, -98.999

Tepoztlán

18.986, -99.099

Tequesquitengo

18.603, -99.249

Tlalnepantla

18.986, -98.999

Tlayacapan

18.978, -98.999

Yautepec De Zaragoza

18.936, -99.057

PUEBLA**Ayutla**

18.519, -98.499

Cacaloxuchil

18.786, -98.449

Ixcaquixtla

18.561, -97.899

Jolalpan

18.319, -98.832

Molcaxac

18.736, -97.907

San Baltazar Tetela

18.869, -98.182

Tecomatlán

18.153, -98.29

Totoltepec De Guerrero

18.261, -97.84

*Phanaeus furiosus***DURANGO****Mezquital**

23.303, -104.507

ESTADO DE MÉXICO**Tonatico**

18.803, -99.665

JALISCO**Acatic**

20.736, -102.89

Ajijic

20.303, -103.265

Ameca

20.436, -104.057

Autlán De Navarro

19.686, -104.298

Colotlán

22.086, -103.207

El Crucero De Santa María

20.303, -103.882

García De La Cadena

21.119, -103.565

Guadalajara

20.678, -103.348

José María Morelos

19.528, -105.073

La Alameda

20.453, -103.265

Pihuamo

19.086, -103.282

San Cristóbal De La Barranca

21.094, -103.49

21.078, -103.482

21.061, -103.432

20.961, -103.407

San Sebastián Del Oeste

20.811, -104.948

Tequila

20.894, -103.84

Zapopan

20.736, -103.398

Zapotlanejo

20.661, -102.998

MICHOACÁN**La Huacana**

18.961, -101.807

Quiroga

19.703, -101.507

19.686, -101.515

Santa Fe De La Laguna

19.678, -101.549

19.678, -101.574

Tzintzuntzan

19.628, -101.574

MORELOS**Cuernavaca**

18.936, -99.249

NAYARIT**Acaponeta**

22.428, -105.015

Ahuacatlán

20.928, -104.482

Francisco I. Madero

21.711, -104.648

Jalcocotan

21.428, -105.115

Jesús María

21.944, -104.54

21.928, -104.548

Santa María Del Oro

21.353, -104.598

21.336, -104.59

Tepic

21.519, -104.89

21.519, -104.898

21.519, -104.832

Villa Hidalgo

21.769, -105.248

SINALOA**Ciudad Concordia**

23.286, -106.065

Culiacan

25.136, -107.282

El Rosario

23.053, -105.998

Villa Union

23.186, -106.215

SONORA**Yécora**

28.353, -109.257

Phanaeus nimrod

CHIAPAS

Villa Corzo

16.194, -93.249

GUERRERO

Atoyac De Alvarez

17.244, -100.399

OAXACA

La Crucecita

15.803, -96.19

Nejapa De Madero

16.586, -95.999

Oaxaca De Juárez

17.069, -96.724

San Ildefonso Sola

16.519, -96.982

San Pablo Villa De Mitla

16.919, -96.357

Phanaeus tridens

CHIAPAS

Berriozabal

16.861, -93.282

Jesús María Garza

16.319, -93.349

Ocozocoautla De Espinosa

16.744, -93.507

San Fernando

16.844, -93.224

16.844, -93.215

16.819, -93.182

Tuxtla Gutierrez

16.811, -93.174

16.753, -93.116

16.803, -93.174

16.753, -93.099

COLIMA

Comala

19.319, -103.765

Minatitlán

19.403, -103.965

HIDALGO

Jacala

21.028, -99.132

JALISCO

Autlán De Navarro

19.694, -104.398

Casimiro Castillo

19.661, -104.432

19.586, -104.415

El Limón

19.828, -104.157

José María Morelos

19.528, -104.998

San Patricio

19.278, -104.79

Tonaya

19.911, -103.998

Tuxcacuesco

19.661, -104.082

MICHOACÁN

Cuanajo

19.403, -101.507

MORELOS

Temixco

18.853, -99.232

Tepoztlán

18.986, -99.099

Xochitepec

18.778, -99.24

18.794, -99.232

OAXACA

Lázaro Cárdenas

16.728, -94.099

VERACRUZ

Actopan

19.503, -96.632

19.444, -96.59

Apazapan

19.319, -96.707

19.328, -96.724

Catemaco

18.369, -95.124

Chiconquiaco

19.803, -96.832

19.803, -96.799

19.803, -96.79

Jalcomulco

19.328, -96.757

19.328, -96.749

19.328, -96.74

Juchique De Ferrer

19.761, -96.674

Mesa De Guadalupe

19.544, -96.757

19.536, -96.74

19.519, -96.732

Palma Sola

19.761, -96.532

19.828, -96.49

19.786, -96.449

19.694, -96.424

Puente Nacional

19.286, -96.499

Santiago Tuxtla

18.536, -95.307

Tantoyuca

21.369, -98.29

Tepatlxco

19.019, -96.84

Tuzamapan

19.378, -96.84

Yecuatla

19.803, -96.782

19.803, -96.765

Sulcophanaeus

Sulcophanaeus chryseicollis

CHIAPAS

Velasco Suarez

16.828, -91.149

16.761, -91.132

Lacantún

16.119, -90.932

16.103, -91.016

16.136, -90.941

16.128, -90.941

16.119, -90.941

16.111, -90.941

16.111, -90.932

PUEBLA

Chicontla

20.244, -97.849

VERACRUZ

Catemaco

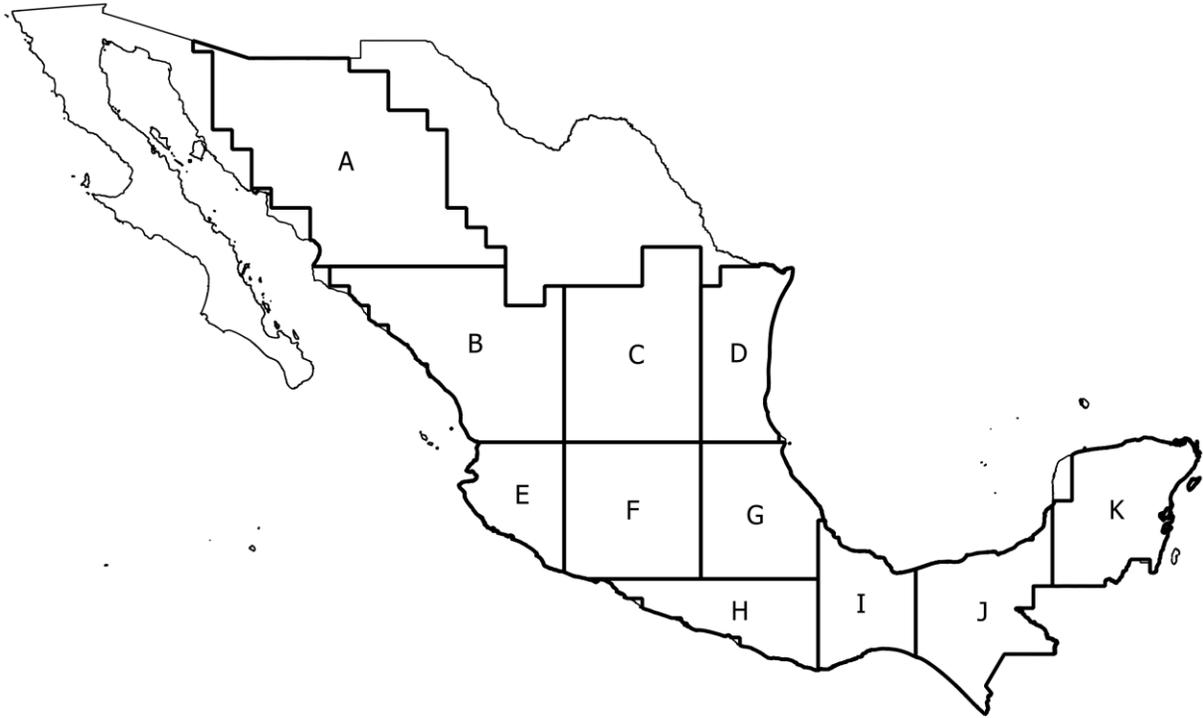
18.586, -95.074

18.586, -95.099

18.503, -94.999

18.636, -95.09
18.628, -95.099
18.628, -95.09
18.611, -95.082
18.603, -95.115
18.594, -95.082
18.586, -95.082
18.586, -95.065
18.569, -95.065
San Andrés Tuxtla
18.661, -95.14
18.644, -95.149

Anexo 3: Composición potencial de las especies de Phanaeini en México



Mapa Clave de las secciones en las que se dividió la distribución de Phanaeini en México, para cada letra se presenta un mapa y el listado detallado de los conjuntos de especie que contiene.

Sección A

Riqueza potencial

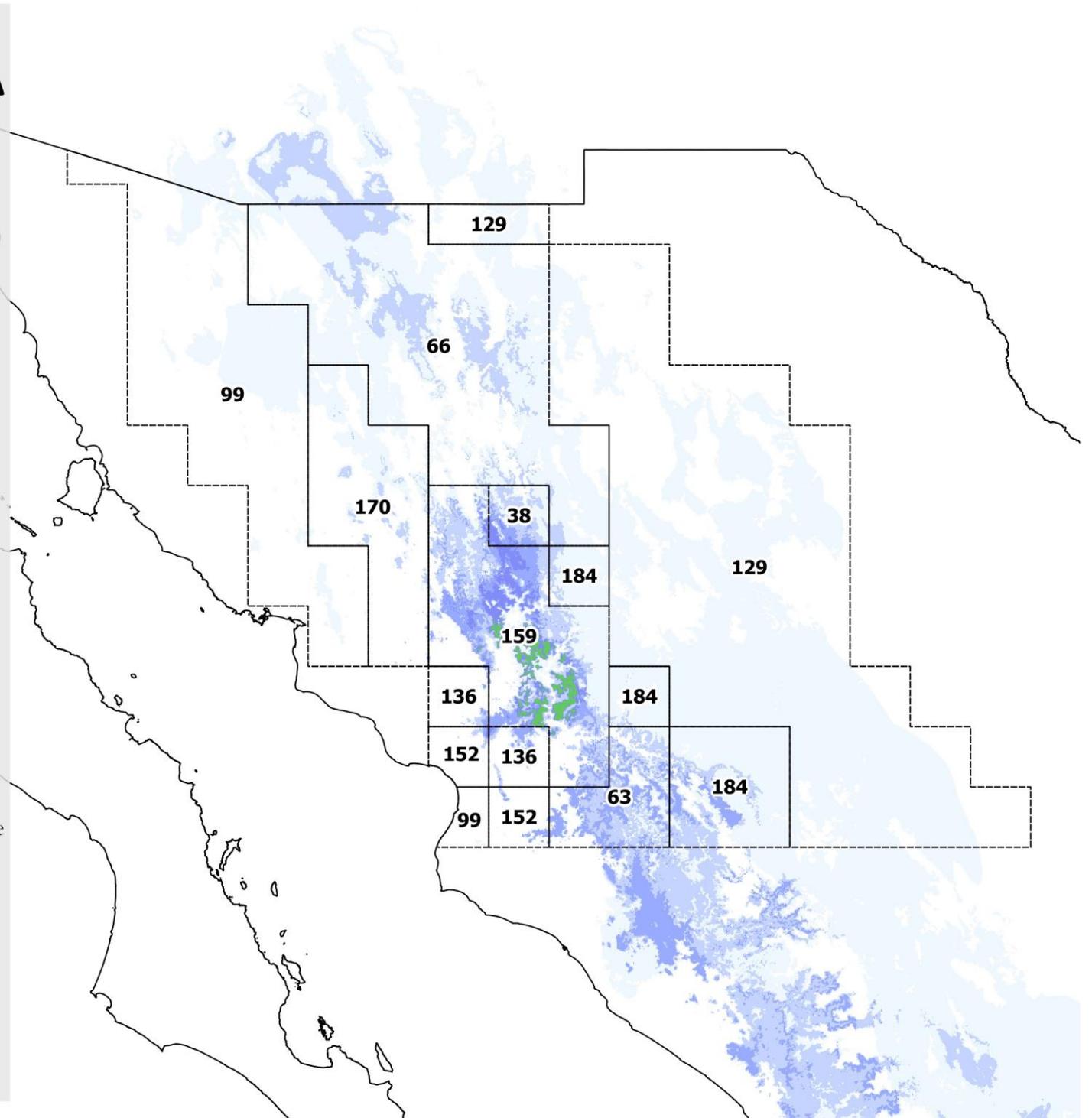


Composición potencial de especies de Phanaeini con distribución en México en cuadros de 1°x1° obtenida con mapas de distribución potencial. El número indica la clave del conjunto de especies potencialmente distribuidas en los cuadros, la lista detallada se presenta en la tabla anexa.

50 0 50 100 150 200 km



1:3,322,244



Sección A

Clave	Riqueza	Especies
38	4	C. pluto, P. amithaon, P. yecoraensis, P. quadridens
63	4	P. furiosus, C. pluto, P. amithaon, P. quadridens
66	2	P. amithaon, P. quadridens
99	1	P. amithaon
129	1	P. quadridens
136	4	P. furiosus, C. pluto, P. amithaon, P. yecoarensis
152	3	P. furiosus, C. pluto, P. amithaon
159	5	P. furiosus, C. pluto, P. amithaon, P. yecoraensis, P. quadridens
170	2	C. pluto, P. amithaon
184	3	C. pluto, P. amithaon, P. quadridens

Sección B

Riqueza potencial

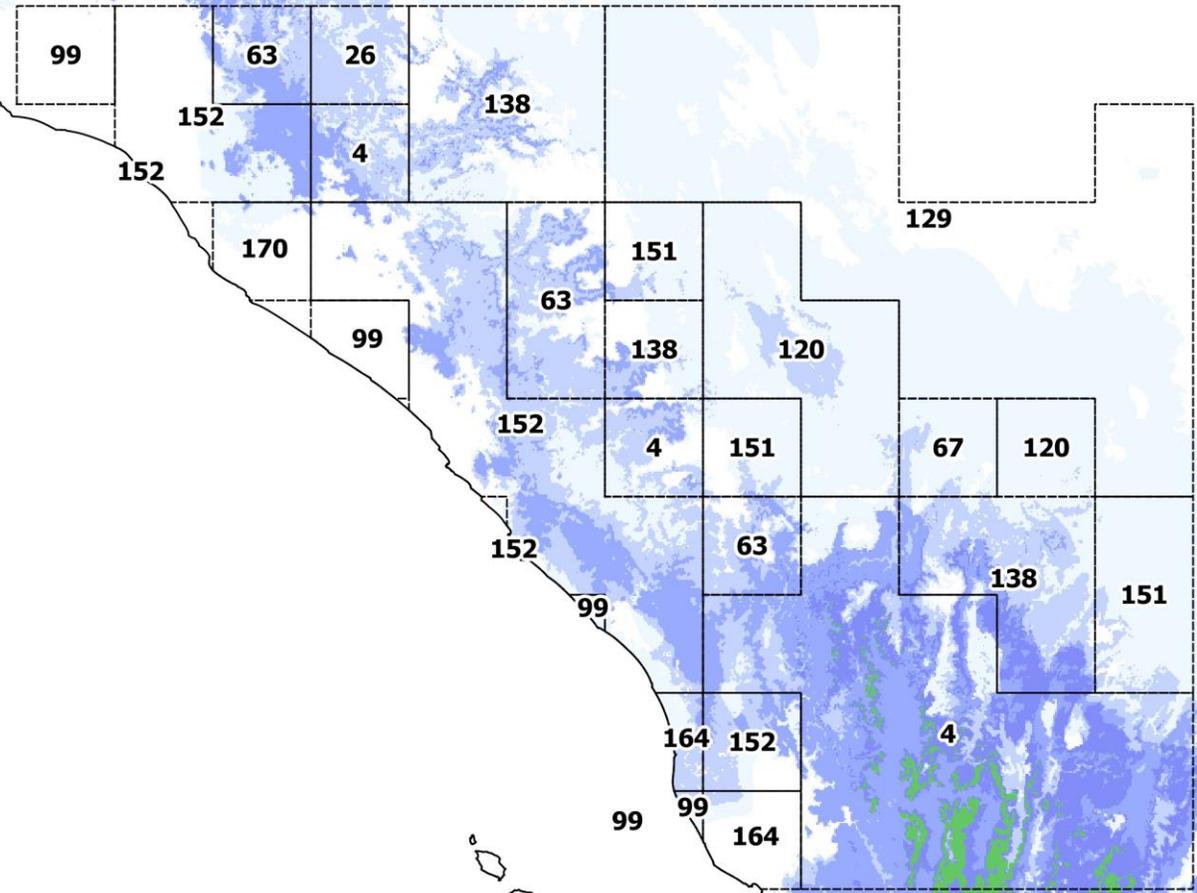


Composición potencial de especies de Phanaeini con distribución en México en cuadros de 1°x1° obtenida con mapas de distribución potencial. El número indica la clave del conjunto de especies potencialmente distribuidas en los cuadros, la lista detallada se presenta en la tabla anexa.

50 0 50 100 150 km



1:2,859,684

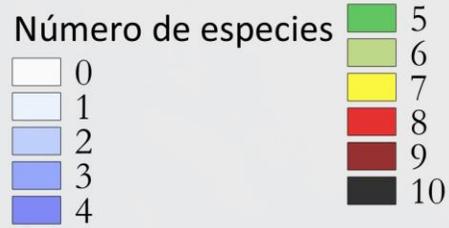


Sección B

Clave	Riqueza	Especies
4	5	P. furiosus, C. pluto, P. amithaon, P. palliatus, P. quadridens,
26	3	C. pluto, P. amithaon, P. palliatus,
63	4	P. furiosus, C. pluto, P. amithaon, P. quadridens,
67	3	C. pluto, P. palliatus, P. quadridens,
99	1	P. amithaon,
120	2	P. palliatus, P. quadridens,
129	1	P. quadridens,
138	4	C. pluto, P. amithaon, P. palliatus, P. quadridens,
151	3	P. amithaon, P. palliatus, P. quadridens,
152	3	P. furiosus, C. pluto, P. amithaon,
164	2	P. furiosus, P. amithaon,
170	2	C. pluto, P. amithaon,

Sección C

Riqueza potencial

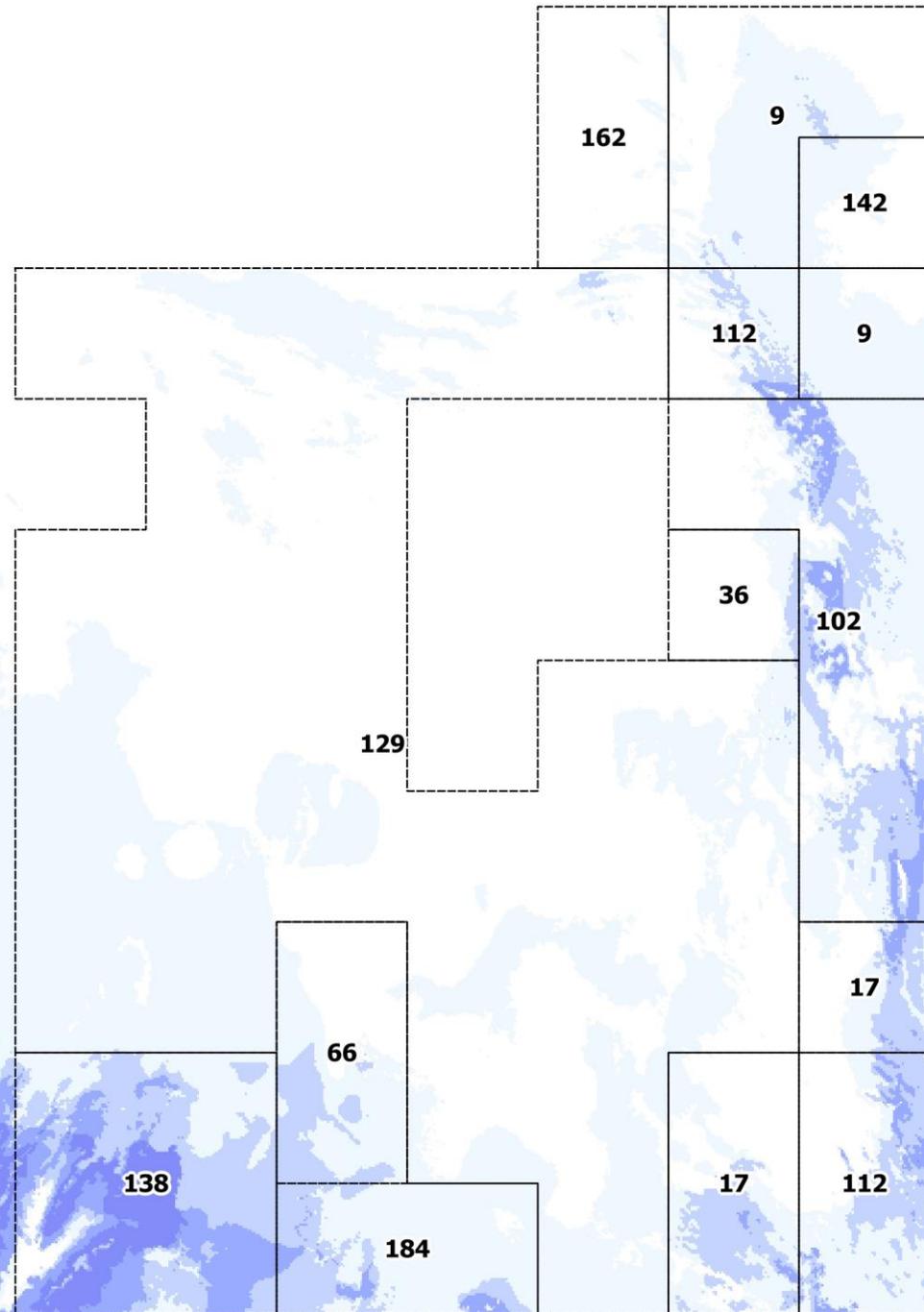


Composición potencial de especies de Phanaeini con distribución en México en cuadros de 1°x1° obtenida con mapas de distribución potencial. El número indica la clave del conjunto de especies potencialmente distribuidas en los cuadros, la lista detallada se presenta en la tabla anexa.

50 0 50 100 km



1:2,065,744

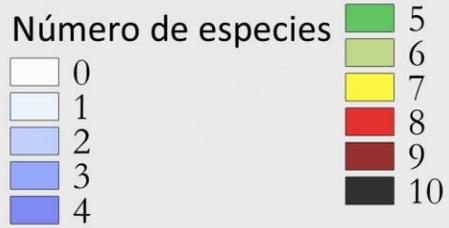


Sección C

Clave	Riqueza	Especies
9	2	P. adonis, C. pluto,
17	2	C. pluto, P. quadridens,
36	2	P. adonis, P. quadridens,
66	2	P. amithaon, P. quadridens,
102	3	P. adonis, C. pluto, P. quadridens,
112	4	P. adonis, C. pluto, P. tridens, P. quadridens,
129	1	P. quadridens,
138	4	C. pluto, P. amithaon, P. palliatus, P. quadridens,
142	1	C. pluto,
162	1	P. adonis,
184	3	C. pluto, P. amithaon, P. quadridens,

Sección D

Riqueza potencial

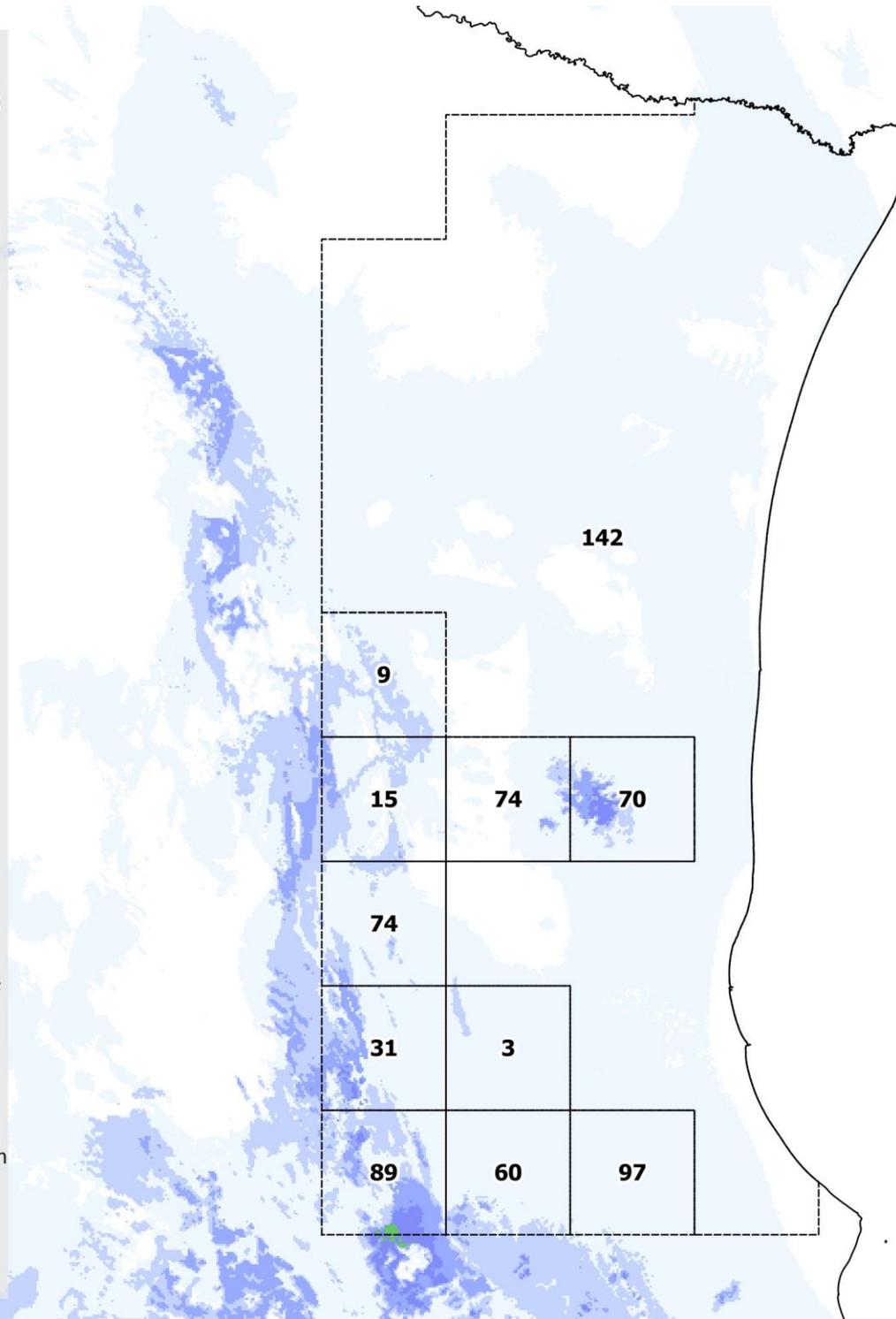


Composición potencial de especies de Phanaeini con distribución en México en cuadros de 1°x1° obtenida con mapas de distribución potencial. El número indica la clave del conjunto de especies potencialmente distribuidas en los cuadros, la lista detallada se presenta en la tabla anexa.

50 0 50 100 km



1:2,000,000

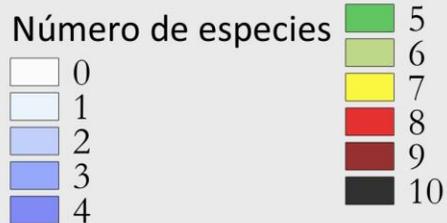


Sección D

Clave	Riqueza	Especies
3	2	C. pluto, C. corythus,
9	2	P. adonis, C. pluto,
15	5	P. adonis, C. pluto, C. corythus, P. tridens, P. quadridens,
31	4	C. pluto, C. corythus, P. tridens, P. quadridens,
60	3	C. pluto, C. corythus, P. endymion,
70	4	C. pluto, C. corythus, P. tridens, P. scutifer,
74	3	C. pluto, C. corythus, P. tridens,
89	6	P. adonis, C. pluto, C. corythus, P. tridens, P. sallei, P. endymion,
97	3	C. pluto, C. corythus, P. scutifer,
142	1	C. pluto,

Sección E

Riqueza potencial

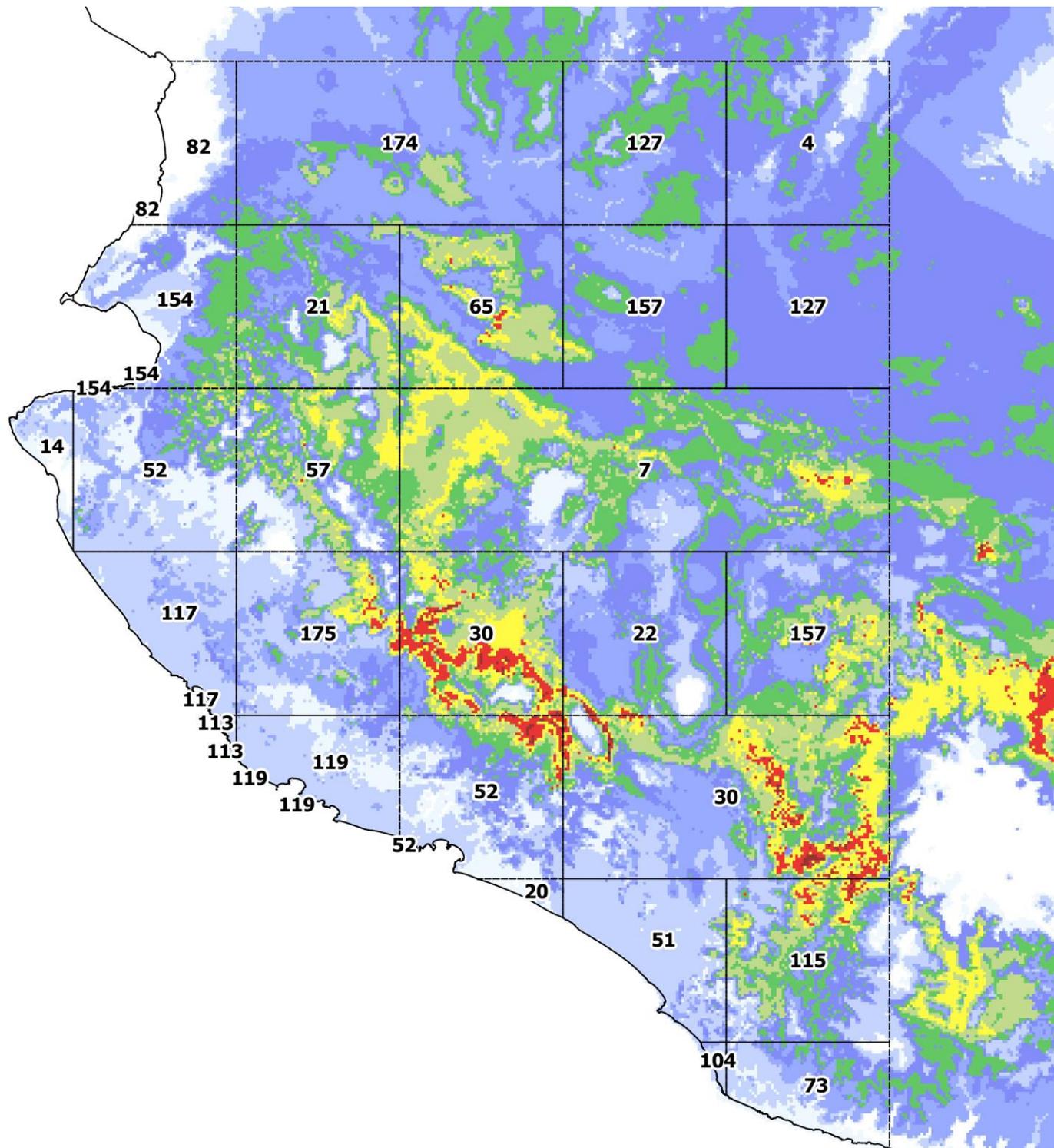


Composición potencial de especies de Phanaeini con distribución en México en cuadros de 1°x1° obtenida con mapas de distribución potencial. El número indica la clave del conjunto de especies potencialmente distribuidas en los cuadros, la lista detallada se presenta en la tabla anexa.

25 0 25 50 75 km



1:1,400,000

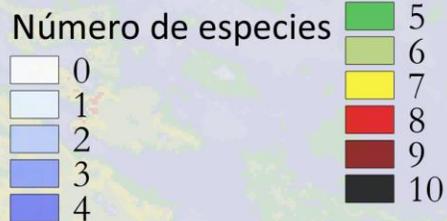


Sección E

Clave	Riqueza	Especies
4	5	P. furiosus, C. pluto, P. amithaon, P. palliatus, P. quadridens,
7	11	P. adonis, P. furiosus, C. pluto, P. amithaon, P. flohri, P. palliatus, P. tridens, P. mexicanus, P. daphnis, P. demon, P. quadridens,
14	5	P. furiosus, C. pluto, P. amithaon, P. tridens, P. endymion,
20	2	P. tridens, P. demon,
21	8	P. furiosus, C. pluto, P. amithaon, P. flohri, P. palliatus, P. tridens, P. mexicanus, P. quadridens,
22	12	P. adonis, P. furiosus, C. pluto, P. amithaon, P. flohri, P. palliatus, P. tridens, P. mexicanus, P. daphnis, P. demon, P. quadridens, P. endymion,
30	11	P. furiosus, C. pluto, P. amithaon, P. flohri, P. palliatus, P. tridens, P. mexicanus, P. daphnis, P. demon, P. quadridens, P. endymion,
51	5	P. furiosus, C. pluto, P. amithaon, P. tridens, P. demon,
52	9	P. furiosus, C. pluto, P. amithaon, P. flohri, P. palliatus, P. tridens, P. mexicanus, P. demon, P. endymion,
57	10	P. furiosus, C. pluto, P. amithaon, P. flohri, P. palliatus, P. tridens, P. mexicanus, P. demon, P. quadridens, P. endymion,
65	9	P. furiosus, C. pluto, P. amithaon, P. flohri, P. palliatus, P. tridens, P. mexicanus, P. demon, P. quadridens,
73	4	P. furiosus, C. pluto, P. amithaon, P. demon,
82	4	P. furiosus, C. pluto, P. amithaon, P. mexicanus,
104	1	P. demon,
113	1	P. tridens,
115	11	P. furiosus, C. pluto, P. amithaon, P. flohri, P. palliatus, P. tridens, P. mexicanus, P. daphnis, P. demon, P. endymion, P. blackalleri,
117	4	C. pluto, P. amithaon, P. tridens, P. demon,
119	5	P. furiosus, C. pluto, P. tridens, P. demon, P. obliquans,
127	6	P. furiosus, C. pluto, P. amithaon, P. palliatus, P. mexicanus, P. quadridens,
154	7	P. furiosus, C. pluto, P. amithaon, P. flohri, P. palliatus, P. mexicanus, P. endymion,
157	10	P. furiosus, C. pluto, P. amithaon, P. flohri, P. palliatus, P. tridens, P. mexicanus, P. daphnis, P. demon, P. quadridens,
174	7	P. furiosus, C. pluto, P. amithaon, P. palliatus, P. tridens, P. mexicanus, P. quadridens,
175	10	P. furiosus, C. pluto, P. amithaon, P. flohri, P. palliatus, P. tridens, P. mexicanus, P. demon, P. endymion, P. obliquans,

Sección F

Riqueza potencial

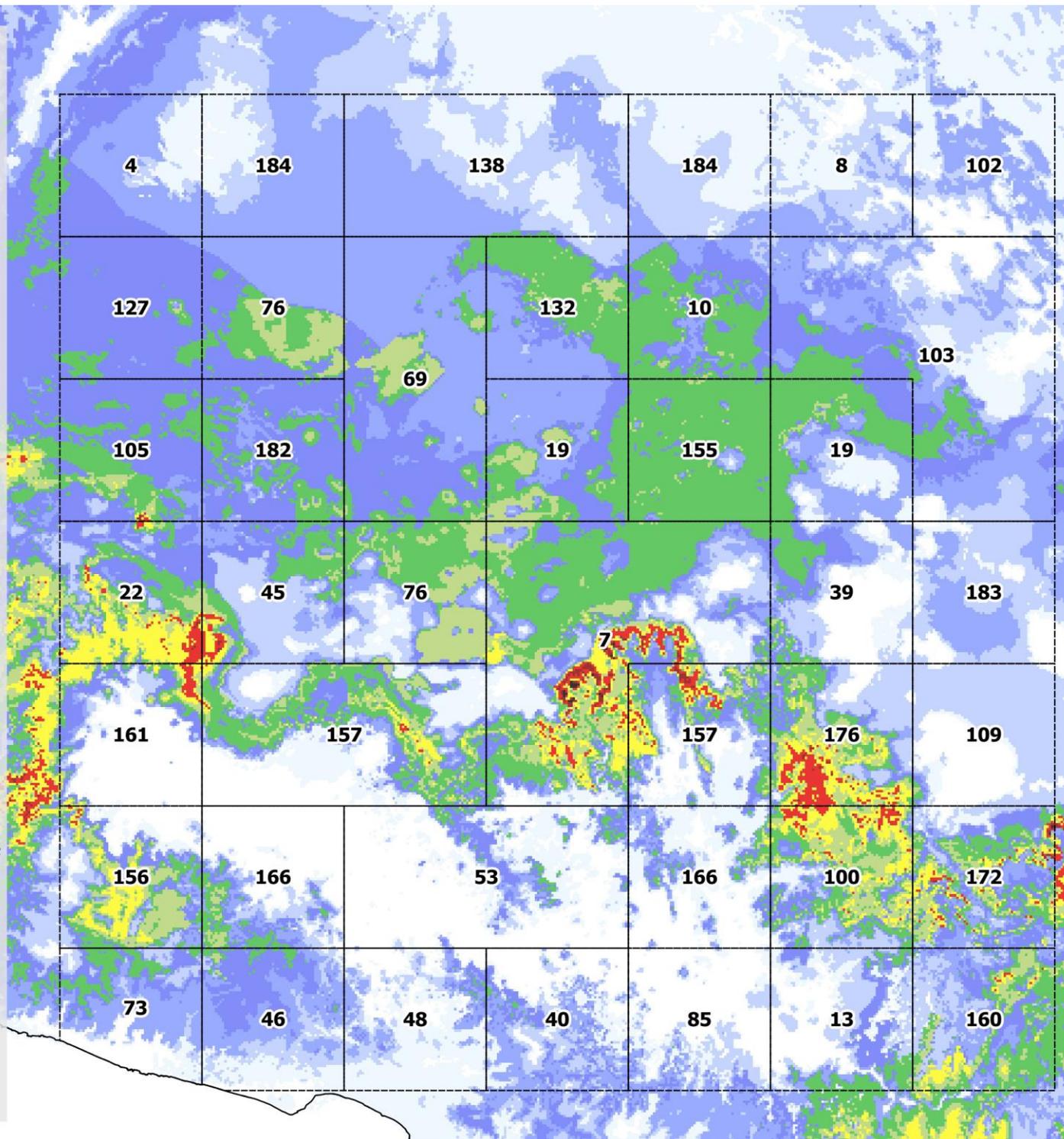


Composición potencial de especies de Phanaeini con distribución en México en cuadros de 1°x1° obtenida con mapas de distribución potencial. El número indica la clave del conjunto de especies potencialmente distribuidas en los cuadros, la lista detallada se presenta en la tabla anexa.

25 0 25 50 75 km



1:1,600,000



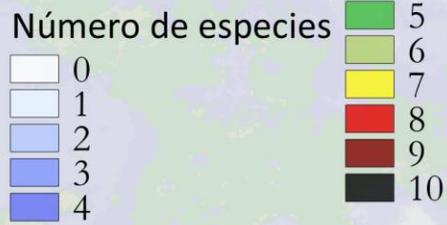
Sección F

Clave	Riqueza	Especies
4	5	<i>P. furiosus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>P. quadridens</i> ,
7	11	<i>P. adonis</i> , <i>P. furiosus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. flohri</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>P. tridens</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. quadridens</i> ,
8	4	<i>P. adonis</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. quadridens</i> ,
10	6	<i>P. adonis</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. quadridens</i> ,
13	7	<i>P. furiosus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. tridens</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> ,
19	6	<i>P. adonis</i> , <i>P. furiosus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>P. quadridens</i> ,
22	12	<i>P. adonis</i> , <i>P. furiosus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. flohri</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>P. tridens</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. quadridens</i> , <i>P. endymion</i> ,
39	8	<i>P. adonis</i> , <i>P. furiosus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>P. tridens</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. quadridens</i> ,
40	6	<i>P. furiosus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. flohri</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> ,
45	11	<i>P. adonis</i> , <i>P. furiosus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>P. tridens</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. quadridens</i> , <i>P. endymion</i> ,
46	6	<i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. flohri</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> ,
48	5	<i>C. pluto</i> , <i>P. flohri</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> ,
53	7	<i>P. furiosus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. flohri</i> , <i>P. tridens</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> ,
69	8	<i>P. adonis</i> , <i>P. furiosus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. flohri</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. quadridens</i> ,
73	4	<i>P. furiosus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. demon</i> ,
76	7	<i>P. adonis</i> , <i>P. furiosus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. quadridens</i> ,
85	5	<i>P. furiosus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> ,
100	11	<i>P. furiosus</i> , <i>P. amethystin</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. flohri</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>P. tridens</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. endymion</i> ,
102	3	<i>P. adonis</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. quadridens</i> ,
103	5	<i>P. adonis</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>P. quadridens</i> ,
105	10	<i>P. adonis</i> , <i>P. furiosus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. flohri</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>P. tridens</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. quadridens</i> ,
109	5	<i>P. amethystin</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>P. tridens</i> , <i>P. quadridens</i> ,
127	6	<i>P. furiosus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. quadridens</i> ,
132	7	<i>P. adonis</i> , <i>P. furiosus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. quadridens</i> ,
138	4	<i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>P. quadridens</i> ,
155	7	<i>P. adonis</i> , <i>P. furiosus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. quadridens</i> ,
156	9	<i>P. furiosus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. flohri</i> , <i>P. tridens</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. endymion</i> ,
157	10	<i>P. furiosus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. flohri</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>P. tridens</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. quadridens</i> ,
160	9	<i>P. furiosus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. flohri</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>P. tridens</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> ,

161	8	P. furiosus, C. pluto, P. amithaon, P. flohri, P. tridens, P. mexicanus, P. daphnis, P. demon,
166	7	P. furiosus, C. pluto, P. amithaon, P. flohri, P. mexicanus, P. daphnis, P. demon,
172	13	P. furiosus, P. amethystin, C. pluto, P. amithaon, P. flohri, P. palliatus, P. halffterorum, P. tridens, P. mexicanus, P. daphnis, P. demon, P. quadridens, P. endymion,
176	12	P. furiosus, C. pluto, P. amithaon, P. flohri, P. palliatus, P. halffterorum, P. tridens, P. mexicanus, P. daphnis, P. demon, P. quadridens, P. endymion,
182	9	P. adonis, P. furiosus, C. pluto, P. amithaon, P. flohri, P. palliatus, P. mexicanus, P. demon, P. quadridens,
183	3	P. adonis, P. palliatus, P. quadridens,
184	3	C. pluto, P. amithaon, P. quadridens,

Sección G

Riqueza potencial

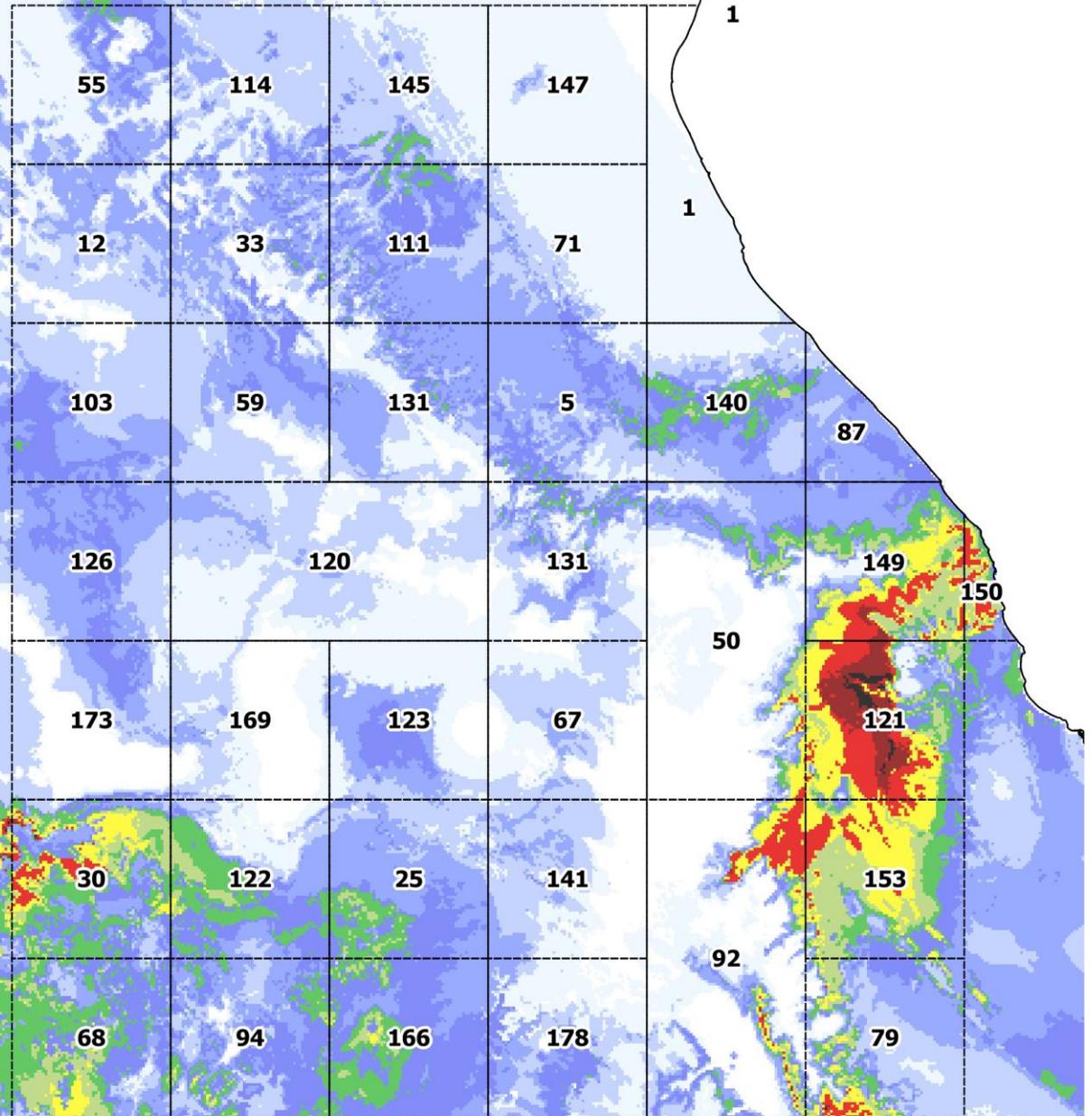


Composición potencial de especies de Phanaeini con distribución en México en cuadros de 1°x1° obtenida con mapas de distribución potencial. El número indica la clave del conjunto de especies potencialmente distribuidas en los cuadros, la lista detallada se presenta en la tabla anexa.

25 0 25 50 75 100 km



1:1,700,000



Sección G

Clave	Riqueza	Especies
1	2	<i>C. pluto</i> , <i>P. endymion</i> ,
5	10	<i>P. amethystin</i> , <i>S. chryseicollis</i> , <i>C. pluto</i> , <i>C. corythus</i> , <i>P. tridens</i> , <i>P. scutifer</i> , <i>C. gilli</i> , <i>P. sallei</i> , <i>P. quadridens</i> , <i>P. endymion</i> ,
12	5	<i>P. adonis</i> , <i>P. amethystin</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. tridens</i> , <i>P. quadridens</i> ,
25	8	<i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. flohri</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>P. tridens</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. quadridens</i> ,
30	11	<i>P. furiosus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. flohri</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>P. tridens</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. quadridens</i> , <i>P. endymion</i> ,
33	9	<i>P. adonis</i> , <i>P. amethystin</i> , <i>C. pluto</i> , <i>C. corythus</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>P. tridens</i> , <i>P. sallei</i> , <i>P. quadridens</i> , <i>P. endymion</i> ,
50	10	<i>P. amethystin</i> , <i>C. pluto</i> , <i>C. corythus</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>P. tridens</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>C. gilli</i> , <i>P. sallei</i> , <i>P. quadridens</i> , <i>P. endymion</i> ,
55	9	<i>P. adonis</i> , <i>P. amethystin</i> , <i>C. pluto</i> , <i>C. corythus</i> , <i>P. tridens</i> , <i>C. gilli</i> , <i>P. sallei</i> , <i>P. quadridens</i> , <i>P. endymion</i> ,
59	6	<i>P. adonis</i> , <i>P. amethystin</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>P. quadridens</i> ,
67	3	<i>C. pluto</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>P. quadridens</i> ,
68	8	<i>P. furiosus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. flohri</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> ,
71	5	<i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>C. corythus</i> , <i>P. scutifer</i> , <i>P. endymion</i> ,
79	11	<i>P. amethystin</i> , <i>S. chryseicollis</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>C. corythus</i> , <i>P. tridens</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>C. gilli</i> , <i>P. sallei</i> , <i>P. quadridens</i> , <i>P. endymion</i> ,
87	6	<i>C. pluto</i> , <i>C. corythus</i> , <i>P. scutifer</i> , <i>C. gilli</i> , <i>P. sallei</i> , <i>P. endymion</i> ,
92	12	<i>P. amethystin</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>C. corythus</i> , <i>P. tridens</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>C. gilli</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. sallei</i> , <i>P. quadridens</i> , <i>P. endymion</i> ,
94	8	<i>P. furiosus</i> , <i>P. damocles</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. flohri</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> ,
103	5	<i>P. adonis</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>P. quadridens</i> ,
111	10	<i>P. amethystin</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>C. corythus</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>P. tridens</i> , <i>P. scutifer</i> , <i>C. gilli</i> , <i>P. sallei</i> , <i>P. endymion</i> ,
114	5	<i>C. pluto</i> , <i>C. corythus</i> , <i>P. tridens</i> , <i>P. sallei</i> , <i>P. endymion</i> ,
120	2	<i>P. palliatus</i> , <i>P. quadridens</i> ,
121	11	<i>P. amethystin</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>C. corythus</i> , <i>P. tridens</i> , <i>P. scutifer</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>C. gilli</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. sallei</i> , <i>P. endymion</i> ,
122	8	<i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. flohri</i> , <i>P. tridens</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. quadridens</i> ,
123	4	<i>C. pluto</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>P. tridens</i> , <i>P. quadridens</i> ,
126	4	<i>P. adonis</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>P. quadridens</i> ,
131	10	<i>P. adonis</i> , <i>P. amethystin</i> , <i>C. pluto</i> , <i>C. corythus</i> , <i>P. palliatus</i> , <i>P. tridens</i> , <i>C. gilli</i> , <i>P. sallei</i> , <i>P. quadridens</i> , <i>P. endymion</i> ,
140	7	<i>C. pluto</i> , <i>C. corythus</i> , <i>P. tridens</i> , <i>P. scutifer</i> , <i>C. gilli</i> , <i>P. sallei</i> , <i>P. endymion</i> ,
141	5	<i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. quadridens</i> ,
145	6	<i>C. pluto</i> , <i>C. corythus</i> , <i>P. tridens</i> , <i>P. scutifer</i> , <i>P. sallei</i> , <i>P. endymion</i> ,
147	4	<i>C. pluto</i> , <i>C. corythus</i> , <i>P. scutifer</i> , <i>P. endymion</i> ,
149	10	<i>P. amethystin</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>C. corythus</i> , <i>P. tridens</i> , <i>P. scutifer</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>C. gilli</i> , <i>P. sallei</i> , <i>P. endymion</i> ,

150	6	C. pluto, C. corythus, P. tridens, P. scutifer, C. gilli, P. endymion,
153	11	P. amethystin, S. chryseicollis, C. pluto, P. amithaon, C. corythus, P. tridens, P. mexicanus, C. gilli, P. demon, P. sallei, P. endymion,
166	7	P. furiosus, C. pluto, P. amithaon, P. flohri, P. mexicanus, P. daphnis, P. demon,
169	5	C. pluto, P. palliatus, P. tridens, P. mexicanus, P. quadridens,
173	4	C. pluto, P. palliatus, P. mexicanus, P. quadridens,
178	6	P. damocles, C. pluto, P. amithaon, P. daphnis, P. demon, P. quadridens,

Sección H

Riqueza potencial

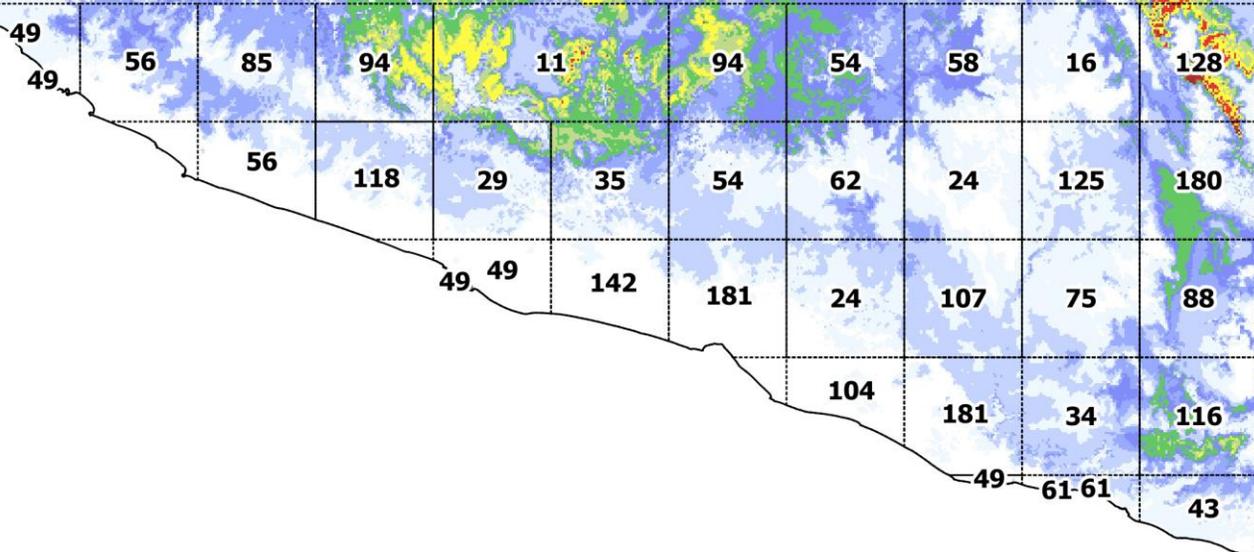


Composición potencial de especies de Phanaeini con distribución en México en cuadros de 1°x1° obtenida con mapas de distribución potencial. El número indica la clave del conjunto de especies potencialmente distribuídas en los cuadros, la lista detallada se presenta en la tabla anexa.

25 0 25 50 75 km



1:2,600,000

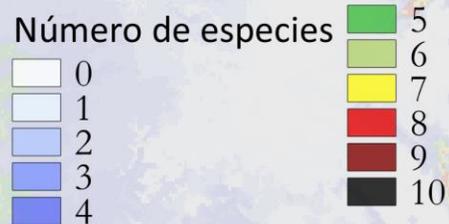


Sección H

Clave	Riqueza	Especies
11	9	<i>P. furiosus</i> , <i>P. damocles</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. flohri</i> , <i>P. halffterorum</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> ,
16	7	<i>P. damocles</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. nimrod</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. quadridens</i> ,
24	4	<i>C. pluto</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> ,
29	10	<i>P. furiosus</i> , <i>P. damocles</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. flohri</i> , <i>P. halffterorum</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. blackalleri</i> ,
34	5	<i>P. damocles</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. nimrod</i> , <i>P. demon</i> ,
35	8	<i>P. furiosus</i> , <i>P. damocles</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. flohri</i> , <i>P. halffterorum</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> ,
43	6	<i>P. damocles</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. nimrod</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. endymion</i> ,
49	2	<i>C. pluto</i> , <i>P. demon</i> ,
54	7	<i>P. damocles</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. flohri</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> ,
56	3	<i>C. pluto</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> ,
58	7	<i>P. damocles</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. quadridens</i> ,
61	3	<i>C. pluto</i> , <i>P. nimrod</i> , <i>P. demon</i> ,
62	8	<i>P. damocles</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. flohri</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. nimrod</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> ,
75	6	<i>P. damocles</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. nimrod</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. zapotecus</i>
85	5	<i>P. furiosus</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> ,
88	6	<i>P. damocles</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. nimrod</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> ,
94	8	<i>P. furiosus</i> , <i>P. damocles</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. flohri</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> ,
104	1	<i>P. demon</i> ,
107	4	<i>C. pluto</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. nimrod</i> , <i>P. demon</i> ,
116	8	<i>P. damocles</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. nimrod</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. endymion</i> , <i>P. zapotecus</i>
118	6	<i>P. damocles</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. blackalleri</i> ,
125	7	<i>P. damocles</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. nimrod</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> ,
128	15	<i>P. damocles</i> , <i>P. amethystin</i> , <i>S. chryseicollis</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>C. corythus</i> , <i>P. tridens</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>C. gilli</i> , <i>P. nimrod</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. sallei</i> , <i>P. quadridens</i> , <i>P. endymion</i> ,
142	1	<i>C. pluto</i> ,
180	10	<i>P. damocles</i> , <i>P. amethystin</i> , <i>C. pluto</i> , <i>P. amithaon</i> , <i>P. tridens</i> , <i>P. nimrod</i> , <i>P. daphnis</i> , <i>P. demon</i> , <i>P. sallei</i> , <i>P. endymion</i> ,
181	3	<i>C. pluto</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. demon</i> ,

Sección I

Riqueza potencial

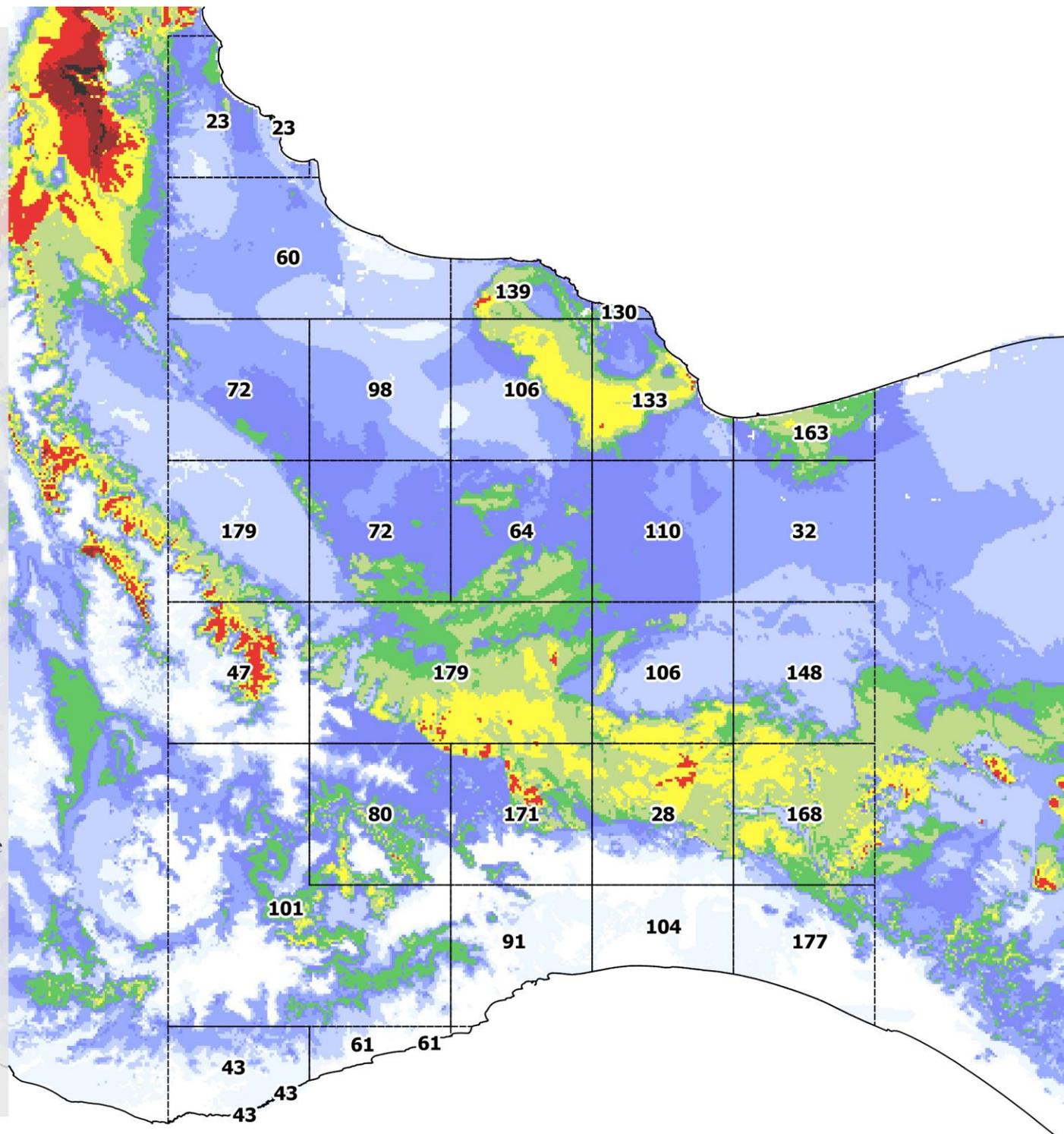


Composición potencial de especies de Phanaeini con distribución en México en cuadros de $1^{\circ} \times 1^{\circ}$ obtenida con mapas de distribución potencial. El número indica la clave del conjunto de especies potencialmente distribuidas en los cuadros, la lista detallada se presenta en la tabla anexa.

25 0 25 50 75 km



1:1,650,000

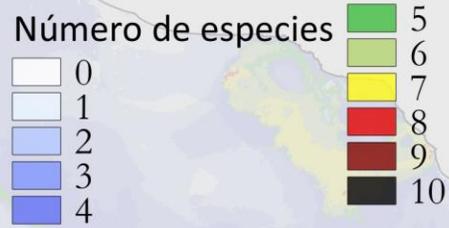


Sección I

Clave	Riqueza	Especies
23	7	C. pluto, C. corythus, P. tridens, P. scutifer, P. mexicanus, P. melampus, P. endymion,
28	9	C. pluto, C. corythus, P. tridens, P. mexicanus, P. guatemalen, C. gilli, P. demon, P. sallei, P. endymion,
32	6	S. chryseicollis, C. pluto, C. corythus, C. gilli, P. melampus, P. endymion,
43	6	P. damocles, C. pluto, P. mexicanus, P. nimrod, P. demon, P. endymion,
47	12	P. damocles, P. amethystin, S. chryseicollis, C. pluto, P. amithaon, C. corythus, P. tridens, P. mexicanus, C. gilli, P. demon, P. sallei, P. endymion,
60	3	C. pluto, C. corythus, P. endymion,
61	3	C. pluto, P. nimrod, P. demon,
64	7	C. pluto, C. corythus, P. tridens, P. mexicanus, C. gilli, P. sallei, P. endymion,
72	7	S. chryseicollis, C. pluto, C. corythus, P. mexicanus, C. gilli, P. sallei, P. endymion,
80	11	P. damocles, C. pluto, C. corythus, P. tridens, P. mexicanus, C. gilli, P. nimrod, P. daphnis, P. demon, P. sallei, P. endymion,
91	4	C. pluto, P. nimrod, P. demon, P. endymion,
98	4	C. pluto, C. corythus, P. mexicanus, P. endymion,
101	7	P. damocles, C. pluto, P. mexicanus, P. nimrod, P. daphnis, P. demon, P. endymion,
104	1	P. demon,
106	8	S. chryseicollis, C. pluto, C. corythus, P. tridens, P. mexicanus, C. gilli, P. sallei, P. endymion,
110	5	C. pluto, C. corythus, P. mexicanus, C. gilli, P. endymion,
130	2	C. corythus, P. endymion,
133	8	C. pluto, C. corythus, P. tridens, P. mexicanus, C. gilli, P. melampus, P. sallei, P. endymion,
139	8	S. chryseicollis, C. pluto, C. corythus, P. mexicanus, C. gilli, P. melampus, P. sallei, P. endymion,
148	7	C. pluto, C. corythus, P. tridens, P. guatemalen, C. gilli, P. sallei, P. endymion,
163	7	S. chryseicollis, C. pluto, C. corythus, C. gilli, P. melampus, P. sallei, P. endymion,
168	10	P. amethystin, S. chryseicollis, C. pluto, C. corythus, P. tridens, P. guatemalen, C. gilli, P. demon, P. sallei, P. endymion,
171	11	P. amethystin, C. pluto, C. corythus, P. tridens, P. mexicanus, C. gilli, P. nimrod, P. daphnis, P. demon, P. sallei, P. endymion,
177	6	C. pluto, C. corythus, P. guatemalen, P. demon, P. sallei, P. endymion,
179	9	P. amethystin, S. chryseicollis, C. pluto, C. corythus, P. tridens, P. mexicanus, C. gilli, P. sallei, P. endymion,

Sección J

Riqueza potencial

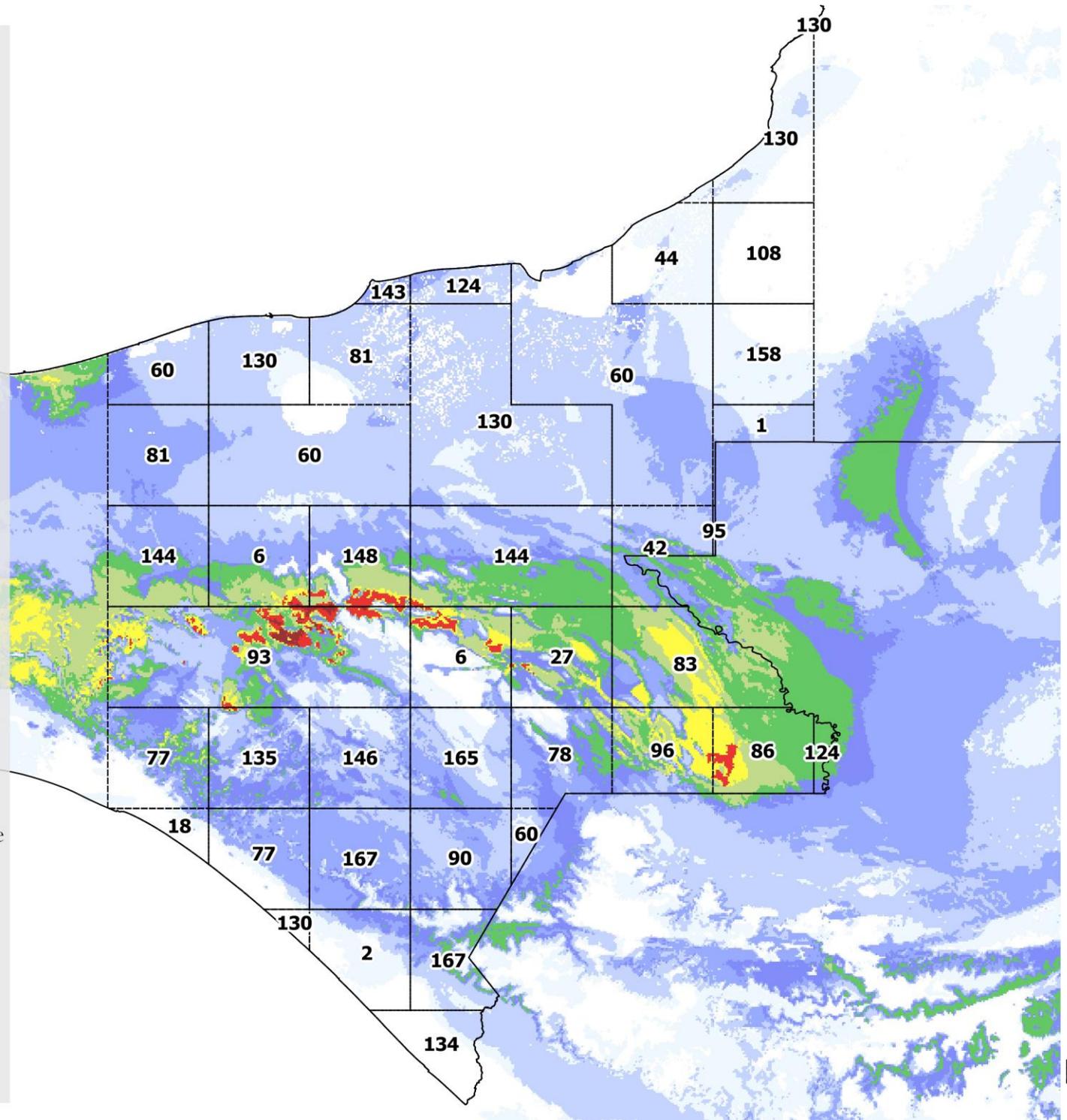


Composición potencial de especies de Phanaeini con distribución en México en cuadros de 1°x1° obtenida con mapas de distribución potencial. El número indica la clave del conjunto de especies potencialmente distribuidas en los cuadros, la lista detallada se presenta en la tabla anexa.

50 0 50 100 km



1:2,300,000

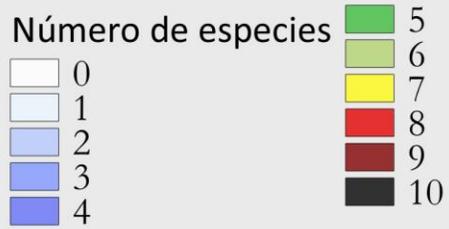


Sección J

Clave	Riqueza	Especies
1	2	C. pluto, P. endymion,
2	4	C. pluto, C. corythus, P. guatemalen, P. endymion,
6	8	P. amethystin, C. pluto, C. corythus, P. tridens, P. guatemalen, C. gilli, P. sallei, P. endymion,
18	4	C. corythus, P. guatemalen, P. demon, P. endymion,
27	9	P. amethystin, S. chryseicollis, C. pluto, C. corythus, P. tridens, P. guatemalen, C. gilli, P. sallei, P. endymion,
42	7	S. chryseicollis, C. pluto, C. corythus, C. gilli, P. pilatei, P. sallei, P. endymion,
44	1	C. corythus,
60	3	C. pluto, C. corythus, P. endymion,
77	8	P. amethystin, C. pluto, C. corythus, P. tridens, P. guatemalen, P. demon, P. sallei, P. endymion,
78	6	P. amethystin, S. chryseicollis, C. pluto, P. guatemalen, P. sallei, P. endymion,
81	4	C. pluto, C. corythus, C. gilli, P. endymion,
83	8	S. chryseicollis, C. pluto, C. corythus, P. guatemalen, C. gilli, P. pilatei, P. sallei, P. endymion,
86	7	C. pluto, C. corythus, P. guatemalen, C. gilli, P. melampus, P. sallei, P. endymion,
90	6	P. amethystin, C. pluto, C. corythus, P. tridens, P. guatemalen, P. endymion,
93	9	P. amethystin, C. pluto, C. corythus, P. tridens, P. guatemalen, C. gilli, P. demon, P. sallei, P. endymion,
95	2	C. corythus, P. sallei,
96	8	S. chryseicollis, C. pluto, C. corythus, P. guatemalen, C. gilli, P. melampus, P. sallei, P. endymion,
108	3	C. corythus, P. pilatei, P. endymion,
124	3	C. corythus, P. sallei, P. endymion,
130	2	C. corythus, P. endymion,
134	1	P. endymion,
135	7	C. pluto, C. corythus, P. tridens, P. guatemalen, P. demon, P. sallei, P. endymion,
143	4	C. corythus, C. gilli, P. sallei, P. endymion,
144	6	C. pluto, C. corythus, P. tridens, C. gilli, P. sallei, P. endymion,
146	6	C. pluto, C. corythus, P. tridens, P. demon, P. sallei, P. endymion,
148	7	C. pluto, C. corythus, P. tridens, P. guatemalen, C. gilli, P. sallei, P. endymion,
158	4	C. pluto, C. corythus, P. pilatei, P. endymion,
165	7	P. amethystin, C. pluto, C. corythus, P. tridens, P. demon, P. sallei, P. endymion,
167	5	P. amethystin, C. pluto, C. corythus, P. guatemalen, P. endymion,

Sección K

Riqueza potencial

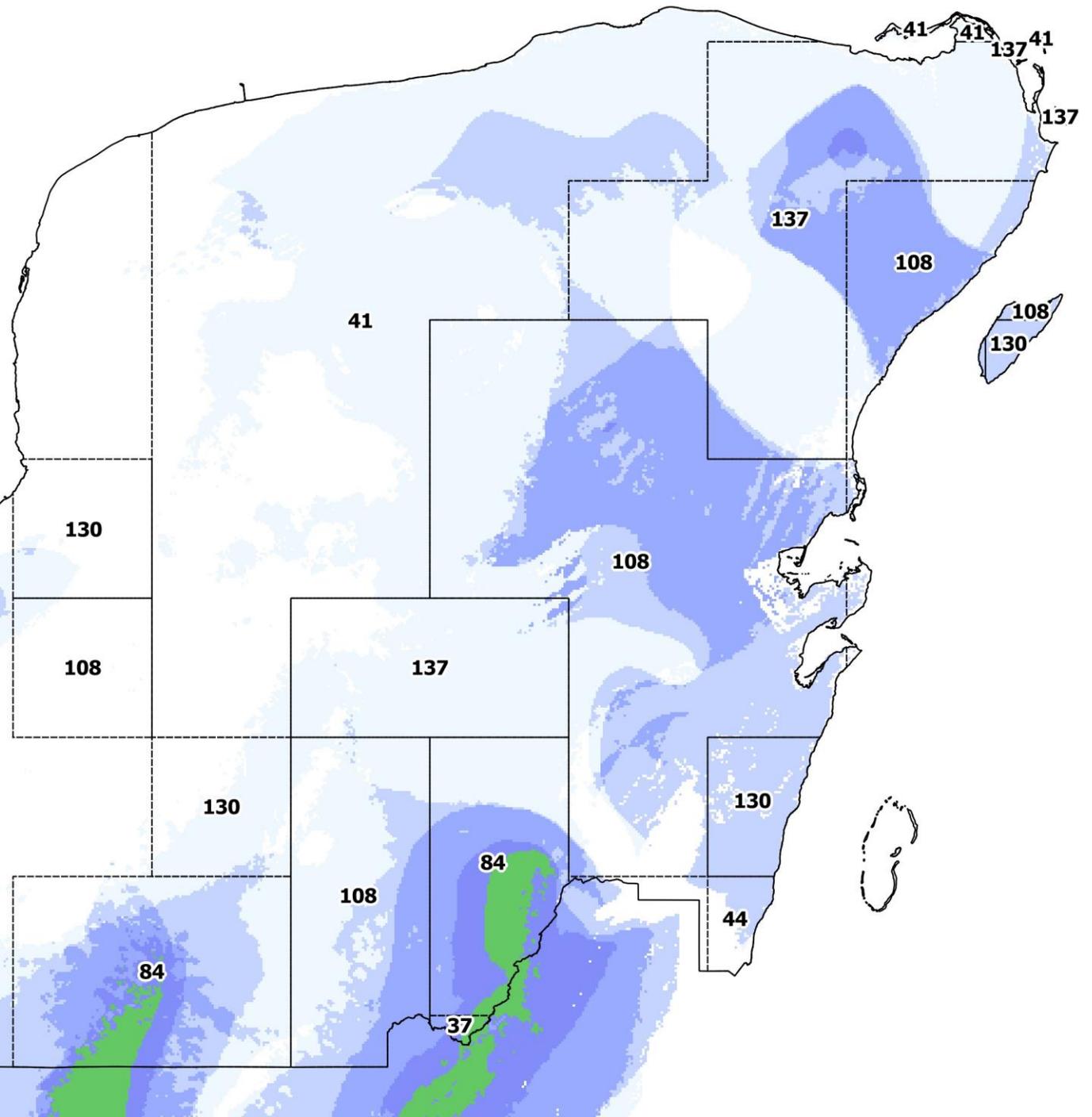


Composición potencial de especies de Phanaeini con distribución en México en cuadros de 1°x1° obtenida con mapas de distribución potencial. El número indica la clave del conjunto de especies potencialmente distribuidas en los cuadros, la lista detallada se presenta en la tabla anexa.

25 0 25 50 75 100 km



1:1,702,522



Sección K

Clave	Riqueza	Especies
37	4	C. corythus, P. pilatei, P. sallei, P. endymion,
41	1	P. pilatei,
44	1	C. corythus,
84	5	C. corythus, C. gilli, P. pilatei, P. sallei, P. endymion,
108	3	C. corythus, P. pilatei, P. endymion,
130	2	C. corythus, P. endymion,
137	2	C. corythus, P. pilatei,