



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA
ECOLOGÍA

DIVERSIDAD DE CANTHARIDAE (COLEOPTERA) EN EL BOSQUE TROPICAL
CADUCIFOLIO MEXICANO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

CISTEIL XINUM PÉREZ HERNÁNDEZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. CLAUDIA E. MORENO ORTEGA
CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS, UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE HIDALGO

DR. MAURICIO QUESADA AVENDAÑO
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD,
UNAM

TUTOR INVITADO: DR. JOSÉ LUIS VILLASEÑOR RÍOS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, Cd. Mx.

Octubre 2017.



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

DIVERSIDAD DE CANTHARIDAE (COLEOPTERA) EN EL BOSQUE TROPICAL
CADUCIFOLIO MEXICANO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

CISTEIL XINUM PÉREZ HERNÁNDEZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. CLAUDIA E. MORENO ORTEGA
CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS, UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE HIDALGO

DR. MAURICIO QUESADA AVENDAÑO
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD,
UNAM

TUTOR INVITADO: DR. JOSÉ LUIS VILLASEÑOR RÍOS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, Cd. Mx.

Octubre 2017.




Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 7 de agosto de 2017, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la alumna **PÉREZ HERNÁNDEZ CISTEIL XINUM** con número de cuenta **404029735** con la tesis titulada: "Diversidad de Cantharidae (Coleoptera) en el Bosque Tropical Caducifolio mexicano", realizada bajo la dirección del **DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO**:

Presidente:	DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI
Vocal:	DR. ALFONSO NERI GARCÍA ALDRETE
Secretario:	DRA. CLAUDIA ELIZABETH MORENO ORTEGA
Suplente:	DRA. ROSA GABRIELA CASTAÑO MENESES
Suplente	DRA. EK DEL VAL DE GORTARI

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

A T E N T A M E N T E
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 3 de octubre de 2017.


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



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

Agradecimientos

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, por todos estos años de apoyo constante, por impulsar el desarrollo de la Ciencia en México, y por creer en aquellos alumnos que deseamos adentrarnos en el corazón de la investigación científica.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por el apoyo económico que me brindó y por promover el desarrollo científico en nuestro país.

Un agradecimiento especial a mis tutores: Dra. Claudia E. Moreno Ortega (UAEH), Dr. Mauricio Quesada Avendaño (IIES) y Dr. José Luis Villaseñor Ríos (IBUNAM), por sus valiosas e interesantes aportaciones a este proyecto doctoral, que lo llevaron mucho más lejos de lo que me propuse originalmente.

Agradecimientos a título personal

Muchísimas gracias a los miembros del jurado: Dra. Ek del Val de Gortari (IIES, UNAM), Dra. Gabriela Castaño Meneses (UMDI Juriquilla, UNAM), Dr. Alfonso N. García Aldrete (IBUNAM) y Dr. Juan José Morrone Lupi (Facultad de Ciencias, UNAM), por sus relevantes comentarios y correcciones que mejoraron de forma significativa este manuscrito.

Agradezco de forma muy especial al Dr. Santiago Zaragoza Caballero -amigo, tutor y guía-, por abrirme las puertas a la Colección Nacional de Insectos, por su enorme apoyo y por todas las enseñanzas que me brindó durante mi estancia en su laboratorio y que, sin duda, ayudaron a mi crecimiento profesional y personal. ¡Gracias, millones de gracias!

A los miembros de la Oficina de Posgrado en el Instituto de Biología, Rocío González Acosta y Dr. Martín García Varela, así como a los miembros de la Coordinación del Posgrado en Ciencias Biológicas, por apoyar tanto a los alumnos.

A todos mis amigos de la Colección Nacional de Insectos y del Instituto de Biología, pero especialmente a Cristina Mayorga, Guillermina Ortega, Mireya González, Nayeli Gutiérrez, Ishwari Gutiérrez, Viviana Martínez, Edwin Domínguez, Perla Bogato, Rosalba Bolaños, Héctor Ortega, Mauricio Ramírez, Elvira Ramírez y Jessica Ezquerro por su amistad y por estar siempre, siempre dispuestos a apoyarme.

Con especial cariño y aprecio, agradezco al M. en C. Enrique González Soriano, quien me brindó su sincera amistad y apoyo en todos estos años. ¡Millones de gracias!

A los amigos de la Unidad de Comunicación de la Ciencia, del Instituto de Ciencias Nucleares, UNAM: Lourdes González, Gustavo Macías, Aline Guevara, Gabriela Frías, Laura Esquivel, Valentina Severino y Sheila L. Cifuentes, quienes me dieron su amistad y

un espacio cuando más hizo falta y que me han inspirado a ver el mundo desde otras perspectivas, a nunca rendirme y a ser rebelde con causa.

Con muchísimo cariño y admiración a Amílcar Amaya, Libia Brenda, Gabriela Damián, David Venegas, Alejandra Espino, Óscar Luviano, Martha Riva Palacio Obón y Antígona Segura, miembros del colectivo Cúmulo de Tesla, por su osada compañía, las charlas ñoñísimas, las inesperadas aventuras, las hotckeiquisas y por todas las aventuras del futuro. ¡Infinitas gracias! Llegaron justo a tiempo a esta historia.

A mi madre, mis queridos hermanos y hermanas, cuñadas, cuñados y tod@s mis sobrin@s. Por su eterna paciencia, su amor incondicional y su enorme apoyo para que yo hiciera lo que me propuse hacer desde siempre.

A David, cómplice de vida y compañero incondicional de aventuras. Por creer en mí y en todos mis proyectos. Por tu paciencia y cariño infinitos. Por estar siempre a mi lado, apoyándome, escuchándome y alimentándome. Por compartir tu historia conmigo y, lo más importante, por ser feliz con mi libertad. ¡Te amo!

*A mis padres, Gaby y Víctor, a David y a Paola Quitzé,
mis personas favoritas en el mundo*

*En memoria de Gloria Luz Portales Betancourt.
En donde quiera que estés, este proyecto nació gracias a ti.*

*A la tímida niña de hace 25 años que se permitió soñar con esto
y no descansó hasta lograrlo.*

Índice

Agradecimientos	5
Agradecimientos a título personal	6
Dedicatoria	8
Lista de figuras	10
Lista de cuadros	12
Resumen	14
Abstract	16
Introducción general	18
Planteamiento de la tesis.....	21
Objetivos generales y objetivos particulares.....	28
I. Historia natural, biología y ecología de Cantharidae (Coleoptera: Elateroidea)	
Capítulo 1. Historia natural y ecología de Cantharidae (Coleoptera) en el bosque tropical caducifolio mexicano.....	30
Capítulo 2. Revisión de las plantas huéspedes de los adultos de Cantharidae (Coleoptera).....	51
II. Patrones de diversidad de Cantharidae (Coleoptera) del bosque tropical caducifolio mexicano	
Capítulo 4. Variación temporal en la diversidad de Cantharidae (Coleoptera), en siete ensambles de bosque tropical caducifolio en México (Artículo de requisito)	74
Capítulo 5. Analizando patrones en la estructura taxonómica de ensambles de Cantharidae (Coleoptera): nuevas perspectivas usando índices de diversidad taxonómica alfa y beta	101
Discusión y conclusiones	123
Apéndice . Diversidad alfa y beta de Cantharidae (Coleoptera) en el bosque tropical caducifolio de la vertiente del Pacífico mexicano.....	132

Lista de figuras

Ejemplos de hábitats de <i>Discodon</i> , <i>Silis</i> , <i>Polemius</i> y <i>Chauliognathus</i> , en el bosque tropical caducifolio mexicano.....	36
Hábitos alimenticios de algunos Cantharidae en el bosque tropical caducifolio mexicano...37	
Abundancia de los géneros de Cantharidae recolectados en siete ensambles de BTC.....	43
Emergencia asincrónica de las especies de <i>Chauliognathus</i> en el bosque tropical caducifolio de San Buenaventura, Jalisco, en 1997.....	44
Análisis multidimensional no métrico de los géneros de Cantharidae (Coleoptera), basado en sus plantas huéspedes.....	55
Localidades con bosque tropical caducifolio en las que fueron recolectados Cantharidae (Coleoptera) para este estudio.....	442, art. publ.
Variación mensual de la precipitación y la temperatura en seis localidades con bosque tropical caducifolio, en la vertiente del Pacífico mexicano.....	443, art. publ.
Curvas de rarefacción basadas en muestras para siete ensambles de Cantharidae del bosque tropical caducifolio.....	445, art. publ.
Variación temporal de la abundancia y riqueza de especies de siete ensambles de Cantharidae, en el BTC mexicano, durante los meses de muestreo en cada localidad.....	454, art. publ.
Variación mensual de la abundancia de los géneros de Cantharidae.....	455, art. publ.
Incidencia temporal y variación de la abundancia de Cantharidae en siete ensambles del BTC mexicano.....	456, art. publ.

Variación temporal de la abundancia de las especies de <i>Chauliognathus</i> en cuatro ensambles del BTC mexicano.....	457, art. publ.
Disimilitud en la composición de especies de siete ensambles de Cantharidae del BTC mexicano, entre pares de meses de muestreo.....	458, art. publ.
Mapa mostrando las localidades de muestreo de Cantharidae (Coleoptera) para este estudio.....	105
Estructura taxonómica de siete ensambles de Cantharidae del BTC mexicano.....	110
Diversidad en la estructura taxonómica de siete ensambles de Cantharidae del BTC mexicano.....	111
Disimilitud en la estructura taxonómica de siete ensambles de Cantharidae del BTC mexicano, obtenida usando datos de incidencia (β_i) y abundancia (β_a) de los taxones, así como los componentes de la diversidad taxonómica beta.....	112
Diversidad en la estructura taxonómica de siete ensambles de angiospermas del BTC mexicano.....	122
Disimilitud en la estructura taxonómica de siete ensambles de angiospermas del BTC mexicano.....	122

Lista de cuadros

Distribución estatal, hábitos y gremios tróficos de los géneros de Cantharidae (Coleoptera) del bosque tropical caducifolio mexicano.....	34
Asociación entre cantáridos y sus plantas huéspedes en Tepalcingo, Morelos y otras localidades mexicanas con bosque tropical caducifolio mexicano.....	39
Periodos de actividad diaria y estacional, y métodos de colecta de los géneros de Cantharidae (Coleoptera) del bosque tropical caducifolio mexicano.....	41
Familias de plantas huéspedes con diez o más especies de cantáridos (Coleoptera, Cantharidae) asociadas.....	56
Hábitos de los adultos de cantáridos por género.....	57
Relación de familias y especies de plantas frecuentadas por cantáridos (Coleoptera, Cantharidae) frecuentan.....	63
Diversidad temporal de siete ensambles de Cantharidae del BTC mexicano....	446, art. publ.
Relación entre la riqueza y abundancia de especies, y reemplazo temporal de siete ensambles de Cantharidae del BTC, con la variación mensual de la precipitación y la temperatura.....	448, art. publ.
Datos de las siete localidades con BTC en la vertiente del Pacífico mexicano, en que los cantáridos fueron recolectados.....	459, art. publ.
Abundancia mensual de 71 especies de Cantharidae (Coleoptera) de siete ensambles de Cantharidae del BTC mexicano.....	460, art. publ.
Lista de acrónimos y definiciones de los índices utilizados para medir la diversidad taxonómica alfa y beta de siete ensambles de Cantharidae.....	105

Valores de distintas variables ambientales de las localidades de estudio de la diversidad taxonómica de Cantharidae.....	108
Valores de los coeficientes de correlación de Pearson entre las variables ambientales y la diversidad taxonómica las comunidades de Cantharidae.....	113
Relación entre la disimilitud taxonómica de Cantharidae y sus componentes, con factores abióticos y la disimilitud taxonómica de plantas angiospermas.....	114
Géneros y especies de las diferentes subfamilias y tribus de Cantharidae (Coleoptera) en las distintas regiones biogeográficas del mundo.....	124
Riqueza de especies de los géneros de Cantharidae (Coleoptera) en el país y en el BTC, y regiones de distribución.....	125

Resumen

La familia Cantharidae (Insecta: Coleoptera) constituye el grupo más diverso de coleópteros terrestres de cuerpo blando. Es un grupo con una alta diversidad ecológica, taxonómica, morfológica y evolutiva. Sin embargo, poco se ha estudiado sobre los cantáridos más allá de la descripción de sus especies y, recientemente, de la sistemática de algunos géneros. Como una contribución al conocimiento del grupo y de otros insectos, el objetivo principal del presente proyecto fue evaluar los patrones de diversidad espacial y temporal de los escarabajos Cantharidae (Coleoptera: Elateroidea) del bosque tropical caducifolio mexicano (BTC), desde un enfoque integral que facilite la evaluación de los procesos asociados. Para ello se analizó su historia natural y ecología en el BTC (Capítulo 1), los antecedentes de la interacción planta-cantárido (Capítulo 2), la diversidad temporal de especies en el BTC (Capítulo 3), y la diversidad taxonómica de siete ensamblajes de cantáridos de ese ecosistema en México (Capítulo 4). Siempre que fue posible, se evaluó la relación de la diversidad de Cantharidae con factores abióticos (latitud, altitud, precipitación, temperatura, estacionalidad) y bióticos (diversidad florística) (Capítulos 3 y 4).

A través de estos análisis, se encontró que la gran diversidad de microhábitats que habitan los cantáridos es más evidente en el nivel genérico, mientras que, en el nivel de especie la variación temporal parece ser el factor más relevante en el reparto de los hábitats y recursos entre taxones. Además, se corroboró la prevalencia de hábitos depredadores y nectarívoros, como se había detectado por estudios en otras regiones.

La revisión exhaustiva de los antecedentes sobre la interacción planta-cantárido (Capítulo 2), apuntó a una relación cercana entre ambos taxones. Sin embargo, los análisis

que buscaban una correlación entre la diversidad de cantáridos y de angiospermas, no fueron exitosos, es decir, que la diversidad florística del bosque tropical caducifolio no parece influir en la estructura de los ensambles de cantáridos (Capítulo 4).

Como se esperaba, factores abióticos como la precipitación y temperatura, fueron importantes para explicar los patrones temporales de la diversidad de especies de Cantharidae (Capítulo 3), más que otros factores, como altitud y latitud. También se detectó un patrón estacional de abundancia claramente asociado a la temporada de lluvias, y que la expresión total de la estacionalidad de los cantáridos en cada ensamble se caracterizó por una alta disimilitud en la composición temporal de especies, como resultado de la emergencia asincrónica de géneros y especies.

En el Capítulo 4, se exploró la diversidad de historias evolutivas del grupo, a través de la evaluación de la diversidad en las estructuras taxonómicas de los ensambles del BTC. Se encontraron patrones que habían sido descartados mediante el análisis de la diversidad de especies: un gradiente altitudinal de la distintividad taxonómica, un gradiente latitudinal y de temperatura en la varianza taxonómica; una alta disimilitud taxonómica, explicada principalmente por el reemplazo de taxones y el gradiente de abundancia de los taxones, asociada igualmente a la distancia geográfica y a la variación en la latitud. Estos hallazgos apuntan a factores históricos, como la historia biogeográfica de los BTC mexicanos y no a factores ecológicos, como los responsables en la conformación de la estructura taxonómica de los ensambles de cantáridos.

Un objetivo paralelo del presente proyecto -pero no menos importante- es establecer un modelo de estudio que mejore el análisis de la diversidad de insectos incorporando distintas perspectivas, que sea capaz de obtener, analizar e incorporar la mayor cantidad de información posible, desde todas las fuentes de información disponibles. Con esto, crear un compendio robusto de datos como punto de partida para generar más conocimiento, en comparación de lo que se obtendría analizando cada tema por separado. Este tipo de estudios son esenciales para enfrentar la pérdida de especies y de su función en los ecosistemas, ya que explotan todos los recursos disponibles y generan una cantidad considerable de datos.

Abstract

Cantharidae (Coleoptera) are the most diverse group of soft-bodied terrestrial coleopterans. This group harbors high ecological, taxonomic, morphological and evolutionary diversity. Nevertheless, apart from species description and the recently systematics of a few genera, little has been studied concerning cantharids. As a contribution to the knowledge of this group and other insects, the main aim of this project was to evaluate the spatial and temporal diversity patterns of Cantharidae (Coleoptera: Elateroidea) from the Mexican tropical dry forest (TDF), looking through a more integrative perspective to makes easier the evaluation of associated processes. For that purpose, their natural history and ecology at the TDF (Chapter 1), antecedents concerning the plant-cantharid interaction (Chapter 2), the temporal diversity of TDF species (Chapter 3), and taxonomic diversity of seven assemblages from that ecosystem in Mexico were analyzed. When possible, the relationship between diversity of Cantharidae and abiotic (latitude, altitude, precipitation, temperature, seasonality) and biotic factors (plant diversity) was evaluated (Chapters 3 and 4).

Through these analyses, great diversity of microhabitats occupied by cantharids was recognized, which is more evident to the genus level, while at species level, temporal variation seems to be the most relevant factor for the distribution of habitats and resources among taxa. In addition, prevalence of predator and nectarivorous habitats was corroborated, such as has been detected in other regions and studies.

Exhaustive revision of the background about plant-cantharid interaction (Chapter 2), point to a close relationship between both taxa. Nevertheless, analyses looking for a correlation between cantharid and angiosperm diversity were not successful, meaning that

floristic diversity from tropical dry forest does not seem to have influence in the cantharid assemblage structure.

Abiotic factors, such as precipitation and temperature, were more important than other factors to explain temporal patterns of Cantharidae species diversity, such as it was expected (Chapter 3); it was also detected a seasonal pattern in abundance, clearly associated to the rainy season, and the total expression of the cantharid seasonality at each assemblage was characterized by a high dissimilarity in the temporal species composition, as a result of the asynchronous emergence of genera and species.

In Chapter 4, diversity of evolutionary histories was explored, through the evaluation of diversity in the taxonomic structures of assemblages from TDF. Patterns that had been previously discarded through the analysis of species diversity were found: an altitudinal gradient in taxonomic distinctness, as well as a latitudinal and a temperature gradient in taxonomic variance, as well as a high taxonomic dissimilarity among assemblages mainly explained by components such as taxa replacement and taxa abundance gradients, equally probable associated to geographic distance between studied localities or to latitudinal variation. These findings point to historical factors, such as the biogeographic history of Mexican BTC, instead of ecological factors, as the responsible for the arrangement in the taxonomic structure of cantharid assemblages.

A parallel aim of the present project -but not least- is to establish a research model that improves the analysis of insect diversity incorporating different perspectives, capable to obtain, to analyze and to incorporate the greatest possible quantity of information, from all available sources of information. In this way, to create a solid compendium of data as a starting point to generate more knowledge, in comparison of what would be obtained through the separate analysis of each issue. These types of studies are essential to confront the species lost and their function in ecosystems, since they explore all available resources and generate a considerable quantity of data.

Introducción general

A la gente cuyo trabajo va más allá del campo de las ideas y penetra en la “realidad material”: a los ecólogos de tierras áridas, dondequiera que estén, en cualquier tiempo donde trabajen, dedico esta tentativa de extrapolación con humildad y admiración.

–Dedicatoria de Frank Herbert en Dune, 1965

En el último siglo, la biodiversidad de los bosques tropicales caducifolios (BTC) mexicanos ha sido severamente afectada por distintas actividades antropogénicas (Janzen, 1988; Miles et al., 2006). Se calcula que la distribución original del BTC ocupaba 17% del territorio nacional y actualmente apenas alcanza 11.6%; además, cerca de 64% de su superficie actual se encuentra en condición secundaria (Challenger y Soberón, 2008). Hoy, se considera que los BTC se encuentran entre los ecosistemas más amenazados en el mundo (Miles et al., 2006; Banda et al., 2016), la pérdida constante de su área de distribución, así como la degradación que sufren estos bosques a causa del impacto que ejercen las actividades humanas, representan un serio problema para la biota que habita en ellos y para el mantenimiento de los servicios ecosistémicos que proveen.

Como respuesta, desde hace algunas décadas se han invertido muchos esfuerzos para compilar la mayor cantidad de información sobre la biota que alberga este ecosistema y se han creado proyectos a corto, mediano y largo plazo, con el objetivo de documentar, monitorear y conservar la biodiversidad del BTC, así como de estudiar su expresión espacial

y temporal; sus orígenes, sus relaciones, los procesos que la determinan y los servicios ecosistémicos que provee (Sánchez-Azofeita et al., 2005; Trejo, 2005, 2010; Balvanera y Maass, 2010; Balvanera et al., 2010; Ceballos et al., 2010; Zaragoza-Caballero et al., 2010).

La compleja historia geomorfológica y evolutiva del BTC es responsable de su distribución en forma de manchones aislados (Prado y Gibbs, 1993; Trejo, 2005), lo cual ha favorecido la especiación alopátrida de distintos taxones. Por ejemplo, en plantas (Pennington et al., 2000, 2004), lagartijas (Werneck y Colli, 2006) y lepidópteros (De la Maza, 2010). Estos factores históricos, junto con factores ecológicos -su dinámica estacional, su marcada heterogeneidad ambiental y la gran abundancia de microhábitats que posee-, son determinantes para la existencia de una considerable diversidad biológica, caracterizada principalmente por un alto número de endemismos y microendemismos, que conforman una alta diversidad alfa y beta reconocida en el BTC, tanto en escalas regionales como locales (Rzedowski, 1991; Ceballos y García, 1995; Murphy y Lugo, 1995; Balvanera et al., 2002; Lott y Atkinson, 2002; Trejo, 2005, 2010; Bezaury, 2010). Estos rasgos incrementan la importancia de la biota y la necesidad de conservarla y protegerla.

Las particularidades bióticas y climáticas del BTC moldean la distribución espacial y la fisonomía de su flora, así como su fenología (Rzedowski, 1978; Murphy y Lugo, 1995; Trejo, 1999). En este ecosistema existen diversos patrones temporales en las distintas familias de plantas, entre los que predomina la pérdida de follaje en la mayoría de las especies plantas durante la época seca y su reverdecimiento en la época lluviosa (Rzedowski, 1978); en cambio, la floración y fructificación pueden ocurrir en cualquiera de las estaciones (Zepeda-Gómez y Velázquez-Montes, 1999; Osorio-Beristain, 2012).

Estos cambios temporales del BTC también han moldeado los ciclos de vida de los insectos y otros artrópodos asociados a la vegetación, así como sus patrones temporales de riqueza y abundancia (Wolda, 1988; Pescador-Rubio et al., 2002; Rodríguez-Palafox y Corona, 2002; Castaño-Meneses, 2009; Osorio-Beristain, 2012). Por ejemplo, los insectos fitófagos, parasitoides de insectos fitófagos, o bien, los depredadores de ambos (Hanson, 2011; Osorio-Beristain, 2012) tienen una mayor riqueza y abundancia anual durante los meses de mayor precipitación y mayor cobertura de la vegetación del BTC (Rzedowski, 1978). También es posible encontrar familias de artrópodos con patrones temporales

contrastantes (Palacios-Vargas et al., 1998, 1999, 2007; Mejía-Recamier y Castaño-Meneses, 2007; Deloya et al., 2013).

En cierta medida, los patrones espaciales de la diversidad de insectos de ese ecosistema han sido menos estudiados que los patrones temporales (i.e. fenología de la abundancia y riqueza). A escala local, distintos autores han analizado la diversidad alfa, beta y gamma de algunos grupos de insectos, para comparar sitios perturbados y conservados (e.g. Halfpeter y Arellano, 2002; Arellano et al., 2008) y/o distintos tipos de vegetación (e.g. Atkinson et al., 1986; Equihua y Atkinson, 1986; Burgos-Solorio y Anaya-Rosales, 2004; Deloya et al., 2013). Sin embargo, los análisis a escalas regionales -amplias o continuas- son casi inexistentes (Atkinson et al., 1986), y son aún más escasos los que analizan los procesos que determinan dichos patrones de la diversidad de insectos y otros artrópodos. Por consiguiente, el entendimiento de dichos procesos es aún incompleto y la toma de decisiones en materia de conservación es más difícil de justificar.

Recientemente, un análisis de los patrones espaciales de coleópteros Cantharidae del BTC permitió descubrir que, aunque la diversidad alfa de los siete ensamblajes estudiados no es particularmente alta, la disimilitud promedio en la composición de especies entre ensamblajes (diversidad beta) fue muy alta (88%) (Pérez-Hernández y Zaragoza-Caballero, 2015, Apéndice). De acuerdo con dicho estudio, los ensamblajes no se ajustan a los patrones clásicos de la diversidad: la riqueza y diversidad de cantáridos no presentan un gradiente latitudinal o altitudinal, ni responden a los cambios de la precipitación y temperatura. Sin embargo, sí se identificó que existe una relación significativa entre el aumento de la disimilitud y el incremento de la distancia geográfica.

El reemplazo o recambio de especies fue el factor más relevante en la generación de alta diversidad beta y es un reflejo de la cantidad de taxones exclusivos de cada localidad (casi 60 % de las especies de cantáridos). Se ha propuesto que el reemplazo podría resultar de las diferencias en las condiciones ambientales, la competencia entre especies y/o de los eventos históricos propios de las localidades de estudio (Leprieur et al., 2011). Sin embargo, a escala regional, las condiciones ambientales no parecen influir en la diversidad de Cantharidae y la competencia entre especies no fue evaluada por los autores (pero veáanse los capítulos 1 y 3), por lo que era difícil predecir qué factores determinan los patrones de diversidad de la familia con los datos disponibles hasta ese momento.

En su estudio, Pérez-Hernández y Zaragoza-Caballero (2015) sugieren que factores históricos, como la distribución del BTC, podrían estar actuando como una barrera biogeográfica importante para las especies de dicho taxón. También señalan que las condiciones microambientales del hábitat de las especies y/o las interacciones biológicas, como la relación planta-cantárido, podrían ser relevantes para la conformación y estructura de sus ensambles en el BTC (Miskimen, 1972; Gambardella y Vaio, 1978).

Los resultados e hipótesis anteriormente señalados generaron nuevas preguntas, mismas que se retoman en la forma de este proyecto, con la finalidad de explorar con mayor profundidad los patrones de diversidad espacial y temporal de Cantharidae del BTC y los procesos que los determinan. Para ello, se siguió una perspectiva distinta basada en un enfoque integral que pretende incluir a las ‘diversidades numéricas o taxonómicas y diversidades ecológica, genética, histórica y filogenética’ (Van der Spoel, 1994), desde los componentes alfa, beta y gamma, para intentar comprender el rompecabezas de la diversidad de cantáridos e identificar los procesos asociados a dichos patrones.

Se espera que la estrategia de estudio implementada aquí ofrezca una mejor comprensión de la diversidad de cantáridos y otros insectos del BTC. La aplicación de este método de análisis al estudio de los patrones de diversidad de otros insectos, permitirá reconocer los procesos y factores asociados a la biota que habita en dicho ecosistema y, por lo tanto, puede ser útil para predecir cambios en la diversidad, así como para la conservación y sustentabilidad de este ecosistema.

Planteamiento de la tesis

La familia Cantharidae es el grupo más diverso de coleópteros terrestres de cuerpo blando, con casi 5700 especies reconocidas en el mundo (Delkeskamp, 1977, 1978). Más de 220 especies se distribuyen en México, de las cuales 73% se consideran endémicas (Zaragoza-Caballero y Pérez-Hernández, 2014). Los pocos estudios sobre la familia en el país son, en su mayoría, descripciones de especies o listas faunísticas, pese a que los cantáridos son reconocidos como un grupo complejo desde el punto de vista ecológico, morfológico, evolutivo y sistemático (Crowson, 1972).

Los análisis de los patrones de diversidad de Cantharidae del bosque tropical caducifolio mexicano realizados en años recientes (Pérez-Hernández y Zaragoza-Caballero,

2015, Apéndice), son el primer paso para comprender y explicar su estructura y composición. Sin embargo, aún quedan preguntas abiertas. Por ejemplo, ¿cómo son los patrones de diversidad ecológica? ¿cómo son los patrones temporales de Cantharidae en el BTC?, ¿cómo son los patrones de diversidad a niveles supraespecíficos?, ¿qué tan congruentes o informativos son los patrones (temporales y espaciales) de diversidad entre sí?, y ¿qué procesos moldean los patrones espaciales y temporales de Cantharidae del BTC mexicano?

Partiendo de estas interrogantes, el objetivo principal de este proyecto fue evaluar los patrones de diversidad espacial y temporal de los escarabajos Cantharidae (Coleoptera: Elateroidea) del BTC mexicano, desde un enfoque integrativo que facilitara la evaluación de los procesos asociados. De modo que, la historia natural y ecología de los cantáridos en el BTC se tratan en el capítulo 1, con la intención de brindar un esbozo general de este taxón; en el capítulo 2, se comentan los antecedentes de la interacción planta-cantárido con el objetivo de evaluar la relación entre los taxones. La evaluación de la variación temporal de la diversidad de especies en el BTC, así como su relación con factores abióticos (altitud, precipitación, temperatura, estacionalidad), se exploran en el capítulo 3; mientras que, en el capítulo 4, se presenta un análisis de la estructura taxonómica de siete ensamblajes de cantáridos del BTC mexicano, que incluye una evaluación de su relación con factores abióticos y la diversidad florística de las localidades de estudio.

Las hipótesis que se exploraron en este proyecto son las siguientes: a) Se considera que Cantharidae (Coleoptera) posee una alta diversidad ecológica, morfológica y evolutiva (Crowson, 1972), por lo que la diversidad de la familia en el BTC también será alta (capítulos 1, 3 y 4); b) Se ha sugerido que la relación planta-cantárido adulto no es cercana (e.g. Ramsdale, 2002). Aquí se plantea que la cercanía es mayor de lo que se había considerado y que, de hecho, determina los patrones de diversidad de la familia (capítulos 2 y 4); c) la marcada estacionalidad climática y la elevada heterogeneidad ambiental del BTC determinan una gran diversidad florística (Rzedowski, 1991; Murphy y Lugo, 1995; Balvanera et al., 2002; Lott y Atkinson, 2002; Trejo, 2005, 2010; Bezaury, 2010), cuyos patrones fenológicos moldean los ciclos de vida y la diversidad de los insectos cercanamente asociados a las plantas (Pescador-Rubio et al., 2002; Rodríguez-Palafox y Corona, 2002). Se espera que los patrones de variación temporal de la diversidad de Cantharidae del BTC sean distintos entre ensamblajes debido a diferencias florísticas, latitudinales, altitudinales y climáticas (capítulo

3); y d) la compleja historia geomorfológica y evolutiva del BTC mexicano determinó su distribución en forma de manchones aislados y ha favorecido la especiación alopátrida en distintos taxones (Prado y Gibbs, 1993; Pennington et al., 2000; Trejo, 2005; De la Maza, 2010). Se espera que esto también se vea reflejado en las diferencias en la estructura taxonómica de los ensambles de Cantharidae y, considerando lo planteado en el punto b y c, las diferencias estén determinadas por la estructura taxonómica de la flora y distintos parámetros abióticos del BTC, más que por factores geográficos (capítulo 4).

Literatura citada

- Arellano, L., J. L. León-Cortés y O. Ovaskainen. 2008. Patterns of abundance and movement in relation to landscape structure: a study of a common scarab (*Canthon cyanellus cyanellus*) in Southern Mexico. *Landscape Ecology* 23:69-78.
- Atkinson, T. H., E. Martínez-Fernández, E. Saucedo-Céspedes y A. Burgos-Solorio. 1986. Scolytidae y Platypodidae (Coleoptera) asociados a selva baja y comunidades derivadas en el estado de Morelos, México. *Folia Entomológica Mexicana* 69:41-82.
- Balvanera, P., E. Lott, G. Segura, C. Siebe y A. Islas. 2002. Patterns of β -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* 13:145-158.
- Balvanera, P. y M. Maass. 2010. Los servicios ecosistémicos que proveen las selvas secas del Pacífico Mexicano. In G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. B. Creel y R. Dirzo (eds.). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del pacífico de México*. Fondo de Cultura Económica y CONABIO, México, D. F., p. 251-269.
- Balvanera, P., S. Quijas y A. Pérez-Jiménez. 2010. Distribution patterns of tropical dry forests trees along a mesoscale water availability gradient. *Biotropica* 43(4):414-422.
- Banda, K., A. Delgado-Salinas, K.G. Dexter, R. Linares-Palomino, A. Oliveira-Filho, D. Prado, M. Pullan et al. 2016. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353(6306):1383-1387.
- Bezaury, J. 2010. Las selvas secas del Pacífico Mexicano en el contexto mundial. In Ceballos, G., L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury y R. Dirzo (eds.). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México*, Fondo de Cultura Económica - CONANP, p. 21-42.
- Burgos-Solorio, A. y S. Anaya-Rosales. 2004. Los crisomelinos (Coleoptera: Chrysomelidae: Chrysomelinae) del Estado de Morelos. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* 20(3):39-66.

- Castaño-Meneses, G., B. Benrey y J. G. Palacios-Vargas. 2009. Diversity and temporal variation of ants (Hymenoptera: Formicidae) from Malaise traps in a tropical deciduous forest. *Sociobiology* 54(2):633-645.
- Challenger, A., y J. Soberón. 2008. Los ecosistemas terrestres. In Soberón, J., G. Halffter y J. Llorente-Bousquets (cmpls.) *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. Conabio, México, p. 87-108.
- Ceballos, G. y A. García. 1995. Conserving neotropical biodiversity: the role of dry forests in western Mexico. *Conservation Biology* 9:1349-1356.
- Ceballos, G., C. Cantú y J. Bezaury. 2010. Análisis de omisiones y vacíos de las regiones prioritarias para la conservación y las ecorregiones de selvas bajas caducifolias en México. In G. Ceballos, A. García, L. Martínez, E. Espinosa, J. Bezaury y R. Dirzo (eds.). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del oeste de México*. Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Protegidas, Ecociencia, Telmex, México D. F., p. 349- 368.
- Crowson, R. A. 1972. A review of the classification of Cantharoidea (Coleoptera), with the definition of two new families Cneoglossidae and Omethidae. *Revista de la Universidad de Madrid* 21:35-77.
- De la Maza, R. 2010. Lepidópteros diurnos. In G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury Creel y R. Dirzo (eds.). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*, Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Protegidas, Ecociencia, Telmex. p. 179-194.
- Delkeskamp, K. 1977. Cantharidae. *Coleopterorum catalogus suplementa* pars 165, fasc. 1. W. Junk, La Haya. 485 p.
- Delkeskamp, K. 1978. Cantharidae, corrigenda et addenda. *Coleopterorum catalogus suplementa* pars 165, fasc. 1. W. Junk, La Haya, p. 487-556.
- Deloya, C., M. Madora A. y D. Covarrubias M. 2013. Scarabaeidae y Trogidae (Coleoptera) necrófilos de Acahuizotla, Guerrero, México. *Revista Colombiana de Entomología* 39:88-94.
- Equihua M., A. y T. H. Atkinson. 1986. Annotated checklist of the bark and ambrosia beetles (Coleoptera: Scolytidae and Platypodidae) associated with tropical deciduous forest in Chamela, Jalisco, Mexico. *Florida Entomologist* 69:619-635.
- Gambardella, L. A. y E. S. Vaio. 1978. Estudio morfológico, biológico y cariológico de *Chauliognathus scriptus* (Germ.) (Coleoptera, Cantharidae). *Revista de Biología del Uruguay* 4(2):69-86.

- Halffter, G. y L. Arellano. 2002. Response of dung beetle diversity to human-induced changes in a tropical landscape. *Biotropica* 34(1):144-154.
- Hanson, P. E. 2011. Insect Diversity in Seasonally Dry Tropical Forests. In Dirzo, R., H. S. Young, H. A. Mooney y G. Ceballos (eds.). *Seasonally dry tropical forest: ecology and conservation*, Island Press, Washington, p. 71-84.
- Janzen, D. H. 1988. Tropical dry forests, the most endangered major tropical ecosystem. In: E. O. Wilson y F. M. Peters (eds.). *Biodiversity*. National Academy Press, Washington D. C., p. 130-137.
- Leprieur, F., P. A. Tedesco, B. Hugueny, O. Beauchard, H. H. Dürr, S. Brosse y T. Oberdorff. 2011. Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climate changes. *Ecology Letters* 14:325-334.
- Lott, E. J. y T. H. Atkinson. 2002. Biodiversidad y fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco. In: F. A. Noguera, J. H. Vega, A. N. García Aldrete y M. Quesada (eds.). *Historia natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F., p. 83-97.
- Mejía-Recamier, B.E. y G. Castaño-Meneses. 2007. Estructura de la comunidad de cunáxidos (Acarina) edáficos de una selva baja caducifolia en Chamela, México. *Revista de Biología Tropical* 55(3-4):911-930.
- Miles, L., A. C. Newton, R. S. DeFries, C. Ravilious, I. May, S. Blyth, V. Kapos y J. E. Gordon. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33:491-505.
- Miskimen, G. W. 1972. Environmental factors affecting Soldier Beetle distribution and coloration in Colombia. *Biotropica* 4(2):85-92.
- Murphy, P. G. y A. E. Lugo. 1995. Dry forest of Central America and the Caribbean. In *Seasonally dry forests*. S. Bullock, Mooney, H. y E. Medina (eds.) Cambridge University Press, Cambridge, p. 9-34.
- Osorio-Beristain, M. 2012. Origen, evolución y ecología de la selva seca. *Inventio, la génesis de la cultura universitaria en Morelos* 16:62-69.
- Palacios-Vargas, J.G., G. Castaño-Meneses y J. A. Gómez-Anaya. 1998. Collembola from the canopy of a Mexican tropical deciduous forest. *The Pan-Pacific Entomologist* 74(1):47-54.
- Palacios-Vargas, J.G., G. Castaño-Meneses y A. Pescador Rubio. 1999. Phenology of canopy arthropods of a tropical deciduous forest in Western Mexico. *The Pan-Pacific Entomologist* 75(4):200-211.
- Palacios-Vargas, J.G., G. Castaño-Meneses, J.A. Gómez-Anaya, A. Martínez-Yrizar, B.E. Mejía-Recamier y J. Martínez-Sánchez. 2007. Litter and soil arthropods diversity and

- density in a tropical dry forest ecosystem in Western Mexico. *Biodiversity and Conservation* 16:3703-3717.
- Pennington, R.T., D. Prado y C. Pendry. 2000. Neotropical seasonally dry forest and Pleistocene vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27:261-273.
- Pennington, R., M. Lavin, D. E. Prado, C. A. Pendry, S. K. Pell y C. A. Butterworth. 2004. Historical climate change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philosophical Transactions of The Royal Society Series B* 359:515-537.
- Pérez-Hernández, C. X. y S. Zaragoza-Caballero. 2015. Diversidad alfa y beta de Cantharidae (Coleoptera) en el bosque tropical caducifolio de la vertiente del Pacífico mexicano. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86:771-781.
- Pescador-Rubio, A., A. Rodríguez-Palafox y F. A. Noguera. 2002. Diversidad y estacionalidad de Arthropoda. In *Historia Natural de Chamela*, F. A. Noguera, J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quesada-Avendaño (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, p. 183-201.
- Prado, D. E. y P. E. Gibbs. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80:902-927.
- Ramsdale, A. S. 2002. Cantharidae Imhoff 1856. In Arnett, R., M. C. Thomas, P. E. Skelley y J. H. Frank (eds.). *American Beetles*. CRC Press. Boca Raton, Florida, p. 202-218.
- Rodríguez-Palafox, A. y A. M. Corona. 2002. Lista de artrópodos de la región de Chamela, Jalisco, México. In *Historia Natural de Chamela*, F. Noguera, J. A. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quesada (eds.). Instituto de Biología, UNAM, p. 203- 232.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, D. F., México, 432 p.
- Rzedowski, J. 1991. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana* 15: 47-64.
- Sánchez-Azofeifa G. A., M. Quesada, J. P. Rodríguez, J. M. Nassar, K. E. Stoner, A. Castillo, T. Garvin, E. L. Zent, J. C. Calvo-Alvarado, M. E. R. Kalacska, Laurie Fajardo, J. A. Gamon y P. Cuevas-Reyes. 2005. Research priorities for neotropical dry forests. *Biotropica* 37(4):477-485.
- Trejo, I. 1999. El clima de la selva baja caducifolia en México. *Investigaciones Geográficas, Boletín* 39, p. 40-52.
- Trejo, I. 2005. Análisis de la diversidad de la Selva Baja Caducifolia en México. In Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.). *El significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. Sobre diversidad biológica. m3m-Monografías 3er Milenio, vol. 4. SEA, CONABIO, Grupo DIVERSYTAS y CONACYT, Zaragoza, p. 111-122.

- Trejo, I. 2010. Las selvas secas del Pacífico Mexicano. In Ceballos, G., L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury y R. Dirzo. *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México*. Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Protegidas, Ecociencia, Telmex, p. 41-52.
- Van der Spoel, S. 1994. A biosystematics basis for pelagic biodiversity. *Bijdragen tot de Dierkunde* 64:3-31.
- Werneck, F. P. y G. R. Colli. 2006. The lizard assemblage from Seasonally Dry Tropical Forest enclaves in the Cerrado biome, Brazil, and its association with the Pleistocenic Arc. *Journal of Biogeography* 33:1983-1992.
- Wolda, H. 1988. Insect seasonality: why? *Annual Review of Ecology and Systematics* 19:1-18.
- Zaragoza-Caballero, S. y C. X. Pérez-Hernández. 2014. Biodiversidad de Cantaroides [Coleoptera: Elateroidea (Cantharidae, Lampyridae, Lycidae, Phengodidae, Telegeusidae)] en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85:S279-S289.
- Zaragoza-Caballero, S., F. A. Noguera, E. González-Soriano, E. Ramírez-García y A. Rodríguez-Palafox. 2010. Insectos del bosque tropical caducifolio del oeste de México. In G. Ceballos, J. Bezaury y E. Espinoza-Medinilla (eds.). *Diversidad, amenazas y regiones prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*. CONABIO, WWF y Universidad Nacional Autónoma de México, p. 195-214.
- Zepeda-Gómez, C. y E. Velázquez-Montes. 1999. El bosque tropical caducifolio de la vertiente sur de la sierra de Nanchititla, Estado de México: la composición y la afinidad geográfica de su flora. *Acta Botánica Mexicana* 46:29-55.

Objetivo general

Analizar los patrones de diversidad de Cantharidae (Coleoptera) en el Bosque Tropical Caducifolio en la vertiente del Pacífico mexicano desde distintos enfoques, así como evaluar la congruencia entre estos enfoques y explorar los procesos que determinan los patrones espaciales y temporales de la familia.

Objetivos particulares

- Examinar la historia natural y ecología de los taxones de Cantharidae (Coleoptera) que habitan en el BTC (Capítulo 1).
- Explorar los antecedentes sobre la relación planta-cantárido, para establecer la cercanía entre ambos taxones (Capítulo 2).
- Evaluar la variación temporal de la diversidad de Cantharidae (Coleoptera) en siete ensambles con bosque tropical caducifolio (Capítulo 3).
- Analizar la diversidad en la estructura taxonómica de siete ensambles de Cantharidae (Coleoptera) del bosque tropical caducifolio y su congruencia con la diversidad de especies (Capítulo 4).
- Evaluar la relación de la diversidad de Cantharidae con distintos factores abióticos y la diversidad florística del bosque tropical caducifolio (Capítulos 3 y 4).

I | Historia natural, biología y ecología de Cantharidae (Coleoptera: Elateroidea)

Capítulo 1. Historia natural y ecología de los cantáridos (Coleoptera, Cantharidae) en el bosque tropical caducifolio mexicano

Artículo enviado a la revista Environmental Entomology.

Título: Natural history and ecology of soldier beetles (Coleoptera: Cantharidae) in the Mexican tropical dry forests.

Cisteil X. Pérez-Hernández

Natural history and ecology of soldier beetles (Coleoptera: Cantharidae) in the Mexican tropical dry forests

Cisteil X. Pérez Hernández

Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria, Ciudad de México 04510, México

*Corresponding author: cxinum@gmail.com

Abstract

Until today, most information about the natural history and ecology of soldier beetles came from temperate zones, mainly from Holarctic areas, while tropical regions have been poorly studied. The aim of this contribution is to compile and synthesize information concerning the natural history and ecology of Cantharidae (Coleoptera) from the Mexican tropical dry forest, to serve as a starting point for more in-depth study of the group in one of Mexico's most endangered ecosystems. All compiled data concerning the family have been organized into the following topics: distributional patterns and habitat preferences, feeding behavior and host plants, and daily and seasonal activity cycles.

Key words. Plant-insect interactions, phenology, behavior.

Introduction

Cantharids, or soldier beetles (Coleoptera: Cantharidae), are the most diverse group of soft-bodied terrestrial coleopterans (Ramsdale, 2002). Cantharidae are usually classified into five subfamilies: Cantharinae, Chauliognathinae, Malthininae, Silinae and Dymorphocerinae, following the classification of Brancucci (1980). Based on molecular phylogenetic analyses, it has been proposed that, in fact, there are only four subfamilies (excluding Dymorphocerinae) (Sagegami-Oba et al., 2007). However, cantharidologists continue using Brancucci's scheme (e.g. Constantin and Chaboo, 2016) and an open discussion concerning the phylogeny of Cantharidae still remains.

Soldier beetles are strictly terrestrial during the entire life cycle, and are distributed from ecosystems as cold as the Arctic tundra to the warm, dry African grasslands, ranging from the tropical dry forests of the American continent to the tropical rain forest of India. It is possible to find them in forests, meadows, savannahs and grasslands, almost always among the foliage and inflorescences of their host plants (Ramsdale 2010; Pelletier and Herbert 2014). Other species of cantharids live in forest meadows, woodland edges or successional

sites. Many species are associated with vegetation close to rivers, creeks and other water bodies (Zaragoza-Caballero 2004; Ramsdale 2010).

Members of this family are frequently classified as generalists in their feeding habits and habitats. However, the distribution of most cantharids is much more restricted than it was thought, since even within the same ecosystem each species may occupy a particular habitat, just as Fender described in his review of the North American Malthinini: “Each species appears to have a somewhat selective instinct for its preferred habitat” (Fender 1951).

This tendency of habitat specialization is noticeable up to the highest taxonomical hierarchies, although there are no studies concerning this issue. For example, Silini are evidently most diverse in tropical ecosystems; Chauliognathini prefer open areas, savannahs and meadows within tropical ecosystems, and Ichthyurini frequent tropical deciduous forests. In contrast, Malthinini and Malthodini are more frequently associated with temperate coniferous forests, particularly on the foliage of coniferous and deciduous trees in shaded and humid environments such as marsh (Fender 1951; Ramsdale 2002).

It has been hypothesized that Cantharidae habitat selection in tropical zones, and therefore distributional patterns, strongly depends on the distribution of adult host plants (Miskimen 1972). Nevertheless, due to many species have predatory feeding habits and show an indirect relationship with plant species, another hypothesis is that specificity to particular environments is in fact determined by the abiotic requirements of the larvae (Ramsdale 2002). Unfortunately, there is a lack of information concerning the distributional patterns of Cantharidae as well as their specificity to certain habitats or their biotic interactions. This novel issue is in need of further study.

Until now, there has been a paucity of information as to the natural history and ecology of soldier beetles from tropical regions. The aim of this contribution is to compile and synthesize the most relevant information regarding the natural history and ecology of Cantharidae (Coleoptera) from Mexican tropical dry forests, to serve as a starting point for more in-depth study of the group in one of the most endangered ecosystems in the World (Miles et al. 2006). All compiled data concerning the family has been organized into the following topics: distributional patterns and habitat preferences, feeding behavior and host plants, and daily and seasonal activity cycles. Most data come from entomological samplings carried out in eight localities on the Mexican Pacific slope.

Material and methods

Cantharidae specimens were studied in different years from eight Mexican localities where tropical dry forest (TDF) is the dominant ecosystem. From north to south, these are: San Javier, Sonora; San Buenaventura, Jalisco; Ixtlahuacán, Colima; Sierra de Huautla, Morelos (Tepalcingo and Tlaquiltenango municipalities); Santiago Domingullo, Oaxaca; Acahuizotla, Guerrero; and Huatulco, Oaxaca. Light attraction, Malaise traps, aerial nets and beating of vegetation were used for entomological samplings five days a month, always coinciding with the new moon. Specific details concerning sampling methods and study areas may be consulted in González-Ramírez et al. (2017), Noguera et al. (2007, 2012), Pérez-Hernández and Zaragoza-Caballero (2015), Rodríguez-Vélez et al. (2009), and Zaragoza et al. (2003, 2009). In pursuance of the observation and documentation of the natural history and ecology of cantharids, Tepalcingo was visited in different months of 2014 and 2015, thus providing most of the information included in this study.

Distributional patterns and habitat preferences

In Mexico, representatives of all Cantharidae subfamilies have been classified into 19 genera and 223 species (Zaragoza-Caballero and Pérez-Hernández, 2014). More than 70 species registered in Mexican TDF belong to the genera *Belotus*, *Chauliognathus*, *Ichthyurus* (Chauliognathinae), *Plectonotum*, *Caccodes* (Malthininae), *Discodon*, *Ditemnus*, *Polemius*, *Silis* and *Tytthonyx* (Silinae) (Pérez-Hernández and Zaragoza-Caballero 2015). None of these genera or supraspecific taxa are restricted to TDF, as in other regions of the World (e.g. Hanson 2011); in fact, cantharids were observed in a high diversity of habitats from studied localities (Table 1) and, with slight differences, congeneric species frequently inhabited similar environments. Compiled information describing the habitat preferences of TDF cantharid genera is summarized in the next paragraphs.

In Mexican TDF, Malthininae species belong to *Caccodes* and *Plectonotum*. Very little is known about *Caccodes* habitat preferences, except that they can be collected by beating herbaceous and shrub vegetation, as well as through light and Malaise traps; members of the genus are presumably associated to closed habitats near creeks and rivers. Members of *Plectonotum* have been previously registered in South American rain forests, mountain forests and paramos, as well as in Ecuador in zones “covered with highly diverse vegetation”

(Constantin 2008); consequently, the sole species registered in Mexico from TDF indicates more diverse habitat preferences in the genus, along with a larger geographical distribution in America (Pérez-Hernández and Zaragoza-Caballero 2015).

Table 1. Statewide distribution, habitats and observed trophic guilds of Cantharidae (Coleoptera) genera from tropical dry forest (TDF) in Mexico. *Suggested trophic guild.

Genus	Statewise distribution	Main habitat and stratum	Trophic guild
Chauliognathinae			
<i>Belotus</i>	Campeche, Chiapas, Chihuahua, Colima, Distrito Federal, Durango, Hidalgo, Jalisco, Morelos, Michoacán, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Quintana Roo, San Luis Potosí, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz	Riparian vegetation from tropical forests; herbaceous stratum	Nectarivorous
<i>Chauliognathus</i>	Almost entire country, except Baja California, Baja California Sur, Yucatán or Zacatecas	Open fields from tropical forests. Vines, herbaceous and shrub layers	Nectarivorous, pollinivorous
<i>Ichthyurus</i>	Chiapas, Colima, Oaxaca, Veracruz	Canopy of shrubs at tropical forests	Omnivorous
Malthininae			
<i>Caccodes</i>	Chiapas, Chihuahua, Colima, Durango, Hidalgo, Oaxaca, Sinaloa, Sonora, Veracruz	Foliage of shrubs and canopy from tropical forest	Nectarivorous*
<i>Plectonotum</i>	Guerrero	Unknown	Nectarivorous*
Silinae			
<i>Discodon</i>	Almost entire country, except Chihuahua, Sinaloa, Zacatecas, Tamaulipas, Tlaxcala, or Baja California and Yucatán peninsulas.	Foliage of shrubs and canopy from tropical forest	Pollinivorous, nectarivorous, predator
<i>Ditemnus</i>	Colima, Jalisco, Morelos, Oaxaca, Sonora	Herb foliage at open fields, near water bodies	Predator
<i>Polemius</i>	Neotropical region and Durango	Foliage of shrubs from tropical forest	Nectarivorous*
<i>Silis</i>	Entire country	Herbaceous near water bodies from tropical forests	Predator, nectarivorous
<i>Tyththonyx</i>	Baja California Sur, Chiapas, Durango, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Querétaro, Sinaloa, Veracruz	Canopy and herbaceous layers from tropical forests	Nectarivorous*

Silinae members distributed in Mexican TDF belong to the *Discodon*, *Ditemnus*, *Silis*, *Polemius* and *Tyththonyx* genera. In North America, *Silis* mostly inhabit the canopies of

hardwood and mixed forests (Pelletier and Hébert 2014), and in Mexico is commonly found in the herbaceous stratum of tropical forests. In Mexican TDF, species of this genus are associated to shading or open habitats adjacent to water bodies, which usually present higher humidity than other habitats for most of the year (Fig 1b). *Ditemnus* species have similar preferences to those of *Silis* members, also found more frequently in herbs. *Discodon* and *Polemius* species are associated to shady habitats and the canopy of shrubs, and they can usually be found in plants near water bodies or the forest edge (Fig 1 a, c, d); they also spend most of the day perching on the underside of shrub leaves, such as those of *Acacia cochliacantha* Humb. & Bonp. ex Willd., and other bushes in shaded sites (Fig 2). Members of *Tythonyx* can be remarkably abundant in herbs and short shrubs. They are good flyers and can thus be collected using Malaise traps, which is usually an ineffective method for Cantharidae sampling.

Members of *Chauliognathus* dwell in a wide range of environmental conditions and habitats, from temperate to tropical regions and from deserts to rainforests (Miskimen 1972). However, they are typically associated with herbs or shrubs in open, sunny areas (Fig 1b). *Belotus* species are also associated to herbs or minute flowers, and frequent open fields adjacent to water bodies. *Ichthyurus* is a genus with a mainly tropical affinity, usually found in the canopy of shrubs.

At the species level, one can observe a wide spectrum of habitat preferences, even among congeneric species. For example, members of *Chauliognathus* emerge with similar seasonality in TDF, and slight differences in habitat preference and seasonality may serve to avoid a more competitive coexistence. In this way, *C. forreri* Gorham has been exclusively observed visiting vines of *Serjania triquetra* Radlk. at the beginning of the rainy season; halfway through that season, *C. dispar* Champion, *C. nigrocinctus* Gorham and *C. profundus* LeConte – as well as *C. forreri* – can be found on a variety of plants, despite being highly associated to flowers of Asteraceae, Apiaceae and other herbs (Fig 2, Table 2).

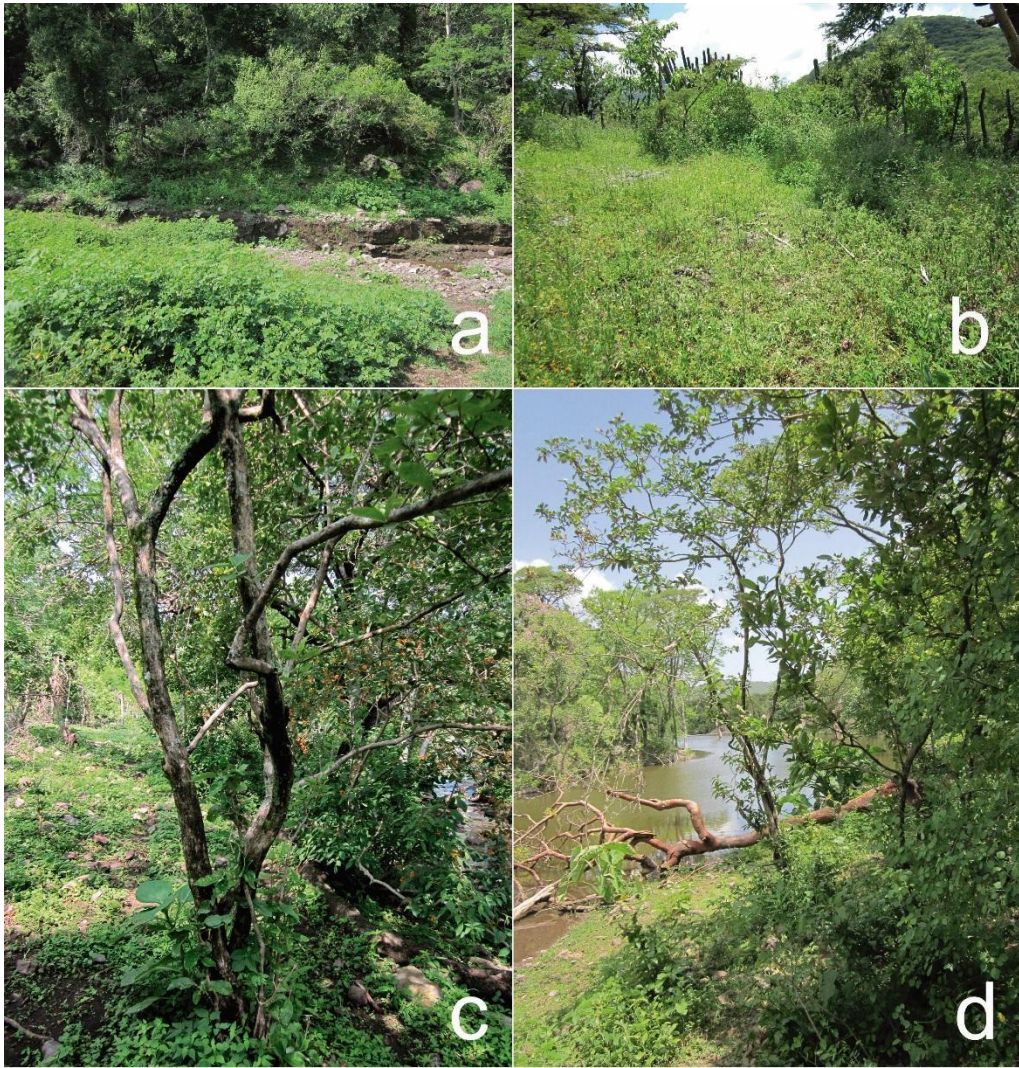


Figure 1. Examples of habitats of *Discodon* (a, c, d), *Silis* (a), *Polemius* (c), and *Chauliognathus* (b) in Mexican tropical dry forest.

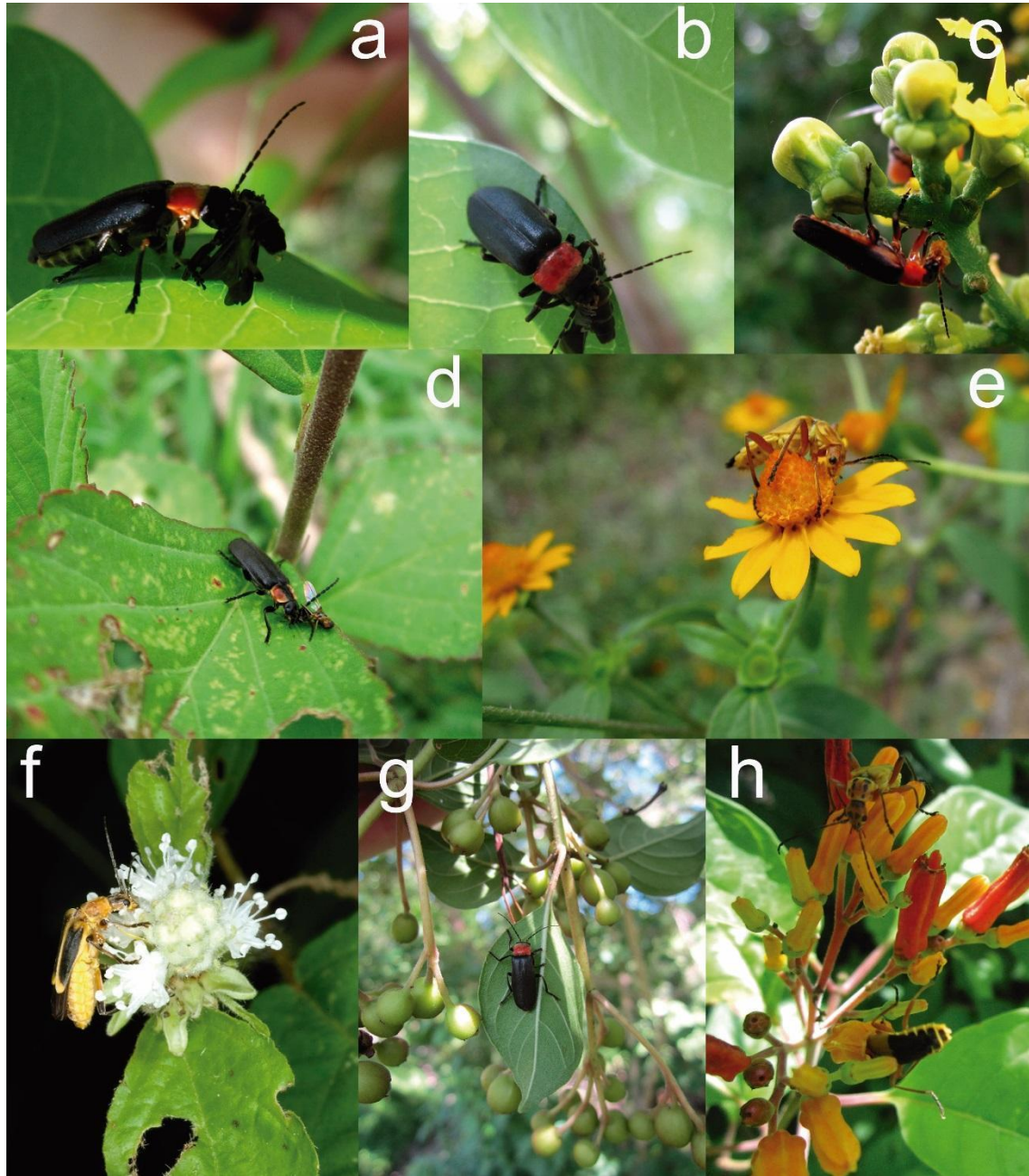


Figure 2. a, b. *Discodon* sp. preying on a conspecific individual; c, a different species of *Discodon*, feeding on pollen; d, *Silis* female eating a dipteran; e, h, *Chauliognathus forreri* feeding on nectar and pollen; f, *C. nigriceps* female feeding on nectar (Photo Enrique Ramírez); g, *Discodon* perching on the underside of the leaves.

Feeding behavior and host plants

Studies concerning the feeding behavior of Cantharidae larvae from tropical regions are very scarce (e.g. Jiron and Hedström 1985). However, available data depicting this stage indicate that generalist behavior is more frequent than specialization. In temperate regions,

soldier beetle larvae are commonly registered as predominantly voracious predators whose survival critically depends on the availability of high-quality prey (Gambardella and Vaio 1978; Bilde et al. 2000). They generally feed on eggs, adult insects and other larvae, gastropods and earthworms (Ramsdale 2002; Eitzinger and Traugott 2011), while other species are facultatively or predominantly phytophagous, such as those of *Silis* (Ramsdale, 2002). It is highly probable for soldier beetle larvae from TDF to show the same behavior.

Most publications concerning the family affirm that most species are omnivorous and predominantly predators (e.g. Sunderland et al. 1987; Leksono et al. 2005; Jerinic-Prodanovic et al. 2010). Nevertheless, very few genera seem to present this pattern, such as *Rhagonycha*, which visits the foliage and inflorescences of a great variety of plants where it feeds equally upon insects and nectar (Ramsdale 2002; Day et al. 2006). *Ichthyurus* are also mainly predators, and phytophagous to a lesser degree (Miskimen 1961). Members of Podabrini and Cantharidini from temperate regions have frequently been associated to the consumption of aphids (Aphididae) (Ramsdale 2010). In TDF, adults of *Belotus*, *Chauliognathus* and *Discodon* were commonly observed feeding on nectar and/or pollen, while *Discodon* and *Silis* were observed feeding on insects (Fig 2a, 2d).

Chauliognathus adults have developed buccal structures adapted to feeding on nectar and pollen, mainly from plants with small, abundant flowers (Miskimen 1972; Ramsdale, 2002), occasionally predate larvae of lepidopterans and adults of other beetles (Fender 1962) (Table 2). In TDF, *Ch. nigripennis* commonly feeds on *Croton* spp. (Euphorbiaceae), whose flowering time begins a few weeks before the start of the rainy season; *Ch. dispar*, *Ch. nigrocinctus* and *Ch. profundus* have been observed actively feeding on the nectar and pollen of *Bidens odorata* var. *odorata* Cav., *Melampodium divaricatum* (Rich.) DC., *Tridax coronopifolia* (Kunth) Hemsl., *Sanvitalia procumbens* Lam. and other herbs (Table 2). *C. forreri* has been observed visiting a wide spectrum of plant species (Table 2) and also robbing nectar by chewing a hole in the base of the *Hamelia patens* Jacq. flowers to avoid conspecific competitors. *Belotus* present feeding behavior similar to that of *Chauliognathus* species, although consuming different plant species. For example, they have been collected feeding on *Croton fragilis* Kunth in Ixtlahuacán, Colima and on unidentified Apiaceae in the TDF from Sierra Gorda, Querétaro.

One *Discodon* species was observed feeding on the nectar of *Croton ciliatoglandulifer* and *C. fragilis* in Tepalcingo, Morelos and Ixtlahuacán, Colima, respectively, as well as that of *Acacia cochliacantha* and other species of this genus, and also other unidentified shrubs either before or during the rainy season, depending on the species. It is of interest to mention that one *Discodon* was observed preying on a conspecific cantharid, while *Silis* sp. was found feeding on dipterans which were visiting the flowers of herbs. Compiled data concerning *Polemnius*, *Ditemnus* and *Tytthonyx* feeding preferences are scarce and cannot be treated with certainty.

Table 2. Association between some plant and Cantharidae species from studied Mexican tropical dry forests localities. I, Ixtlahuacán, Colima; T, Tepalcingo, Morelos; Sierra de Huautla, Morelos.

Cantharidae species	Host plant species	Interaction
Chauliognathinae		
<i>Belotus bicolor</i>	<i>Croton fragilis</i> Kunth (Euphorbiaceae) ^I	Eating nectar
	Unknown Apiceae ^T	Eating nectar
<i>Chauliognathus dispar</i>	<i>Bidens odorata</i> Cav. var. <i>odorata</i> (Asteraceae) ^T	Eating nectar
	<i>Crusea</i> sp. (Rubiaceae) ^T	Eating nectar
	<i>Gomphrena serrata</i> L. (Amaranthaceae) ^T	Eating nectar
	<i>Lagascea rigida</i> (Cav.) Stuessy (Asteraceae) ^T	Eating nectar
	<i>Melampodium divaricatum</i> (Rich.) DC. (Asteraceae) ^T	Eating nectar and pollen
	<i>Tridax coronopifolia</i> (Kunth) Hemsl. (Asteraceae) ^T	Eating nectar
	<i>Salvia</i> aff. <i>rhyacophila</i> (Fernald) (Lamiaceae) ^T	
	<i>Sanvitalia procumbens</i> Lam., 1972 (Asteraceae) ^T	Eating nectar
	<i>Spermacoce ocymoides</i> Burm. f. (Rubiaceae) ^T	Eating nectar
	<i>Chauliognathus forreri</i>	<i>Bidens odorata</i> Cav. var. <i>odorata</i> (Asteraceae) ^T
<i>Croton</i> sp. (Euphorbiaceae) ^H		Eating nectar and pollen (?)
<i>Cynanchum foetidum</i> (Cav.) Kunth (Apocynaceae) ^T		Eating nectar and pollen
<i>Dalea foliolosa</i> Barneby (Fabaceae) ^T		Eating nectar
<i>Dicliptera peduncularis</i> Knees (Acanthaceae) ^T		Eating nectar
<i>Euphorbia graminea</i> Jacq. (Euphorbiaceae) ^T		Eating nectar
<i>Hamelia patens</i> Jacq. (Rubiaceae) ^T		Eating nectar
<i>Nissolia fruticosa</i> Jacq. (Fabaceae) ^T		Eating nectar and pollen
<i>Senna uniflora</i> (Mill.) H.S. Irwin & Barneby (Fabaceae) ^T		
<i>Serjania triquetra</i> Radlk. (Sapindaceae) ^T		
<i>Spermacoce ocymoides</i> Burm. f. (Rubiaceae) ^T		Eating nectar
<i>Trichilia hirta</i> L. (Meliaceae) ^T		Eating nectar

	<i>Tridax coronopifolia</i> (Kunth) Hemsl. (Asteraceae) ^T	Eating nectar and petals
<i>Chauliognathus nigriceps</i>	<i>Croton ciliatoglandulifer</i> Ortega (Euphorbiaceae) ^{T, H}	Eating nectar
<i>Chauliognathus nigrocinctus</i>	<i>Bidens odorata</i> var. <i>odorata</i> Cav. (Asteraceae) ^T	Eating nectar and pollen
	<i>Melampodium divaricatum</i> (Rich.) DC. (Asteraceae) ^T	Eating nectar and pollen
	<i>Tridax coronopifolia</i> (Kunth) Hemsl. (Asteraceae) ^T	Eating nectar
	<i>Sanvitalia procumbens</i> Lam., 1972 (Asteraceae) ^T	Eating nectar and pollen
	<i>Spermacoce ocymoides</i> Burm. f. (Rubiaceae) ^T	Eating nectar
<i>Chauliognathus profundus</i>	<i>Bidens odorata</i> Cav. var. <i>odorata</i> (Asteraceae) ^T	Eating nectar and pollen
	<i>Melampodium divaricatum</i> (Rich.) DC. (Asteraceae) ^T	Eating nectar and pollen
	<i>Sanvitalia procumbens</i> Lam., 1972 (Asteraceae) ^T	Eating nectar and pollen
	<i>Spermacoce ocymoides</i> Burm. f. (Rubiaceae) ^T	Eating nectar
	<i>Tridax coronopifolia</i> (Kunth) Hemsl. (Asteraceae) ^T	Eating nectar
Silinae		
<i>Discodon</i>	<i>Acacia cochliacantha</i> Humb. & Bonpl. ex Willd. (Fabaceae) ^T	Eating pollen (?)
	<i>Bunchosia canescens</i> (Aiton) DC. (Malpighiaceae) ^T	Eating pollen
	<i>Croton ciliatoglandulifer</i> Ortega (Euphorbiaceae) ^T	Nectarivorous
	<i>Croton fragilis</i> Kunth (Euphorbiaceae) ^{L, T}	Nectarivorous
	<i>Hamelia patens</i> Jacq. (Rubiaceae) ^T	Perching on leaves
	<i>Trichilia hirta</i> L. (Meliaceae) ^T	Eating pollen (?)
<i>Polemium</i>	<i>Commelina</i> sp. (Commelinaceae)	Perching on leaves
<i>Silis</i>	<i>Senna uniflora</i> (Mill.) H.S. Irwin & Barneby (Fabaceae) ^T	Searching for prey
	<i>Senna hirsuta</i> (L.) H.S. Irwin & Barneby (Fabaceae) ^T	Perching on leaves; searching for prey

Daily and seasonal activity cycles

Most records describing adult habits point towards diurnal activity (e.g. *Chauliognathus*), with few records of nocturnal or crepuscular behavior (e.g. *Discodon*). However, we do not yet know which percentage of species is nocturnal, mainly because most studies have been more focused on those which are diurnal. Nocturnal species are usually collected using light traps, which makes it impossible to observe their natural behavior.

In Mexican TDF, greater activity of adult cantharids was observed between 11:00 - 16:00 hrs, their usual activities in that period are the search for food resources or mates. At approximately 17:00 hrs, cantharids cease activity and either return to the position they had occupied that morning or remain on inflorescence peduncles; the same pattern has been

documented in South American TDF (Cerana 2004). Although *Belotus* has been observed in copula at 14:00 hrs, the mating of diurnal species such as *Chauliognathus* usually occurs at the end of the day between 16:00 and 18:00 hrs, just as in the Northern Hemisphere (McLain 1984).

Data from studied TDF localities shows diverse patterns of daily adult activity among genera (Table 3), mainly associated with a 24-hour variation in temperature. For example, *Belotus*, *Chauliognathus* and *Ichthyurus* species usually start their activities after 10:00 hrs at temperatures of approximately 20°C, possibly pausing at midday if temperatures reach 30°C, perching in the receptacle of their host flowers or under the leaves of herbs. Some *Discodon* become active after 14:00 hrs, but most of them are crepuscular or nocturnal and initiate their activities at 17:00 hrs, just as *Polemios* do. *Silis* are active at midday, at temperatures of up to 24°C. As previously mentioned, mating in diurnal Cantharidae from TDF commonly occurs at the end of the day. Also, copula has usually been observed during the last part of the emergence period.

Table 3. Daily activity and seasonal periods of Cantharidae (Coleoptera) genera from Mexican tropical dry forest.

Genera/species	Daily activity	Seasonality	Sampling method
Chauliognathinae			
<i>Belotus</i>	Diurnal (10:00-15:00 hrs)	Almost all the year at certain sites; more abundant in rainy season	Light attraction, but mainly aerial net and beating vegetation
<i>Chauliognathus</i>	Diurnal (10:00-17:00 hrs)	Rainy season	Mainly through aerial net, beating vegetation, to a lesser degree using light attraction and poorly collected by Malaise traps
<i>Ichthyurus</i>	Diurnal (10:00-16:00 hrs)	Rainy season	Mainly through aerial net, beating vegetation, to a lesser degree using light attraction and poorly collected by Malaise traps
Malthininae			
<i>Caccodes</i>	Nocturnal	Rainy season	Aerial net, beating vegetation, and light attraction
<i>Plectonotum</i>		Rainy season	Aerial net, beating vegetation
Silinae			
<i>Discodon</i>	Crepuscular, nocturnal (up to 17:00 hrs)	Rainy season	Aerial net, beating vegetation, to a lesser degree in Malaise

<i>Ditemnus</i>		All year at certain sites; more abundant before rainy season	traps; mainly attracted to light traps Mainly beating vegetation; light attraction
<i>Polemius</i>	Crepuscular, nocturnal	Rainy season	Mainly beating vegetation; light attraction
<i>Silis</i>	Diurnal to crepuscular (12:00 to 18:00 hrs)	All year at certain sites; more abundant in first months of rainy season	Beating vegetation and light attraction
<i>Tytthonyx</i>	Diurnal	All year in Tlaquiltenango; very rare at other three sites	Mainly Malaise traps; sometimes, beating vegetation. Not attracted to lights.

In Mexican TDF, seasonal cantharid activity patterns are more diverse than daily cycles. This great diversity of seasonal patterns has even been observed within the same assemblage, producing high temporal turnover in species composition (Pérez-Hernández and Zaragoza-Caballero 2016). For example, adults of several genera and species can be found active during the entire year, especially those associated to predaceous habits (e.g. *Silis*). Nevertheless, seasonal patterns in soldier beetles are predominant and adult emergence is generally associated with seasonal changes in spring or summer (Miskimen 1972; Gambardella and Vaio 1978; Pérez-Hernández and Zaragoza-Caballero 2016) (Fig 3). Different phenomena seem to be involved in those temporal patterns: variation in precipitation, asynchronous emergence and trophic guild.

The emergence of particular genera is clearly associated with precipitation: adult *Silis*, *Ditemnus* and *Polemius* (Silinae) emerge during the first weeks of summer, from the beginning to the first half of the rainy season, while *Chauliognathus*, *Discodon* and *Ichthyurus* adults are predominant during the entire rainy season, being more abundant halfway through the season (Pérez-Hernández and Zaragoza-Caballero 2016) (Fig 3).

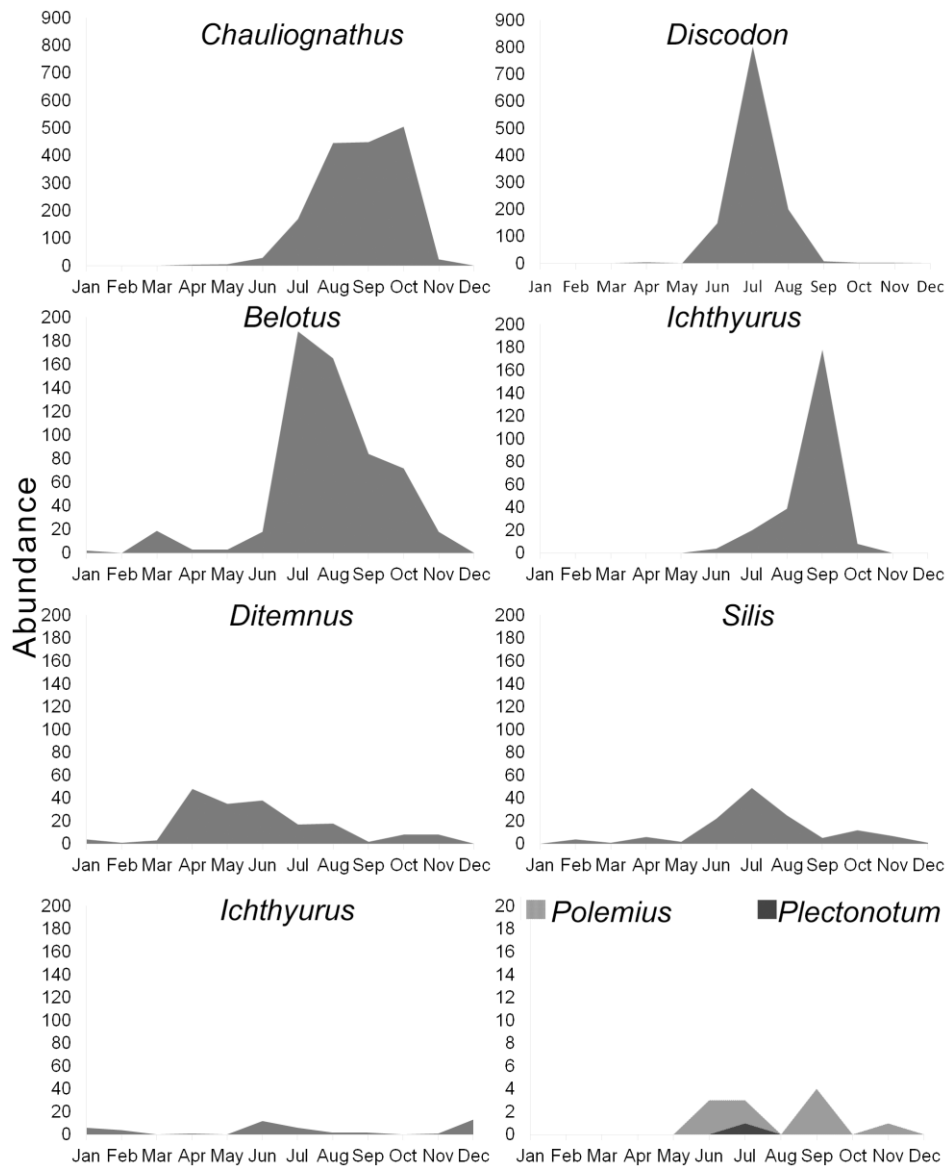


Figure 3. Total abundance of Cantharidae genera collected in different years at seven localities from Mexican tropical dry forest. Months of dry season are usually: November to April; and those of rainy season: May to October.

The asynchronous emergence of genera and congeneric species in the same place is common (Fig 4). For example, in Tepalcingo, Morelos, *Chauliognathus nigriceps* emerges before other congeneric species in synchrony with *Croton ciliatoglandulifer* Ortega flowering, while *C. forreri* take advantage of an anticipated emergence associated to the flowering of *Serjania triquetra* Radlk. (Sapindaceae) growing on *Acacia cochliacantha*, which are among the first flowering plants of the season. It is suggested that this phenomenon

could be a phenological strategy to achieve greater protection for the less abundant species (Machado and Araújo 2001; Pérez-Hernández and Zaragoza-Caballero 2016).

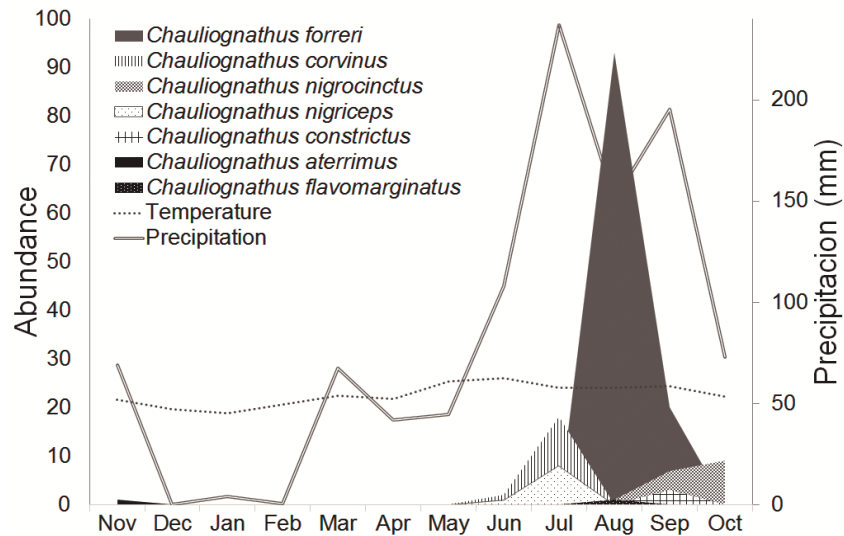


Figure 4. Asynchronous emergence of *Chauliognathus* species at San Buenaventura TDF, Jalisco, during 1997.

It has also been observed that the emergence period for the adults of several Cantharidae species and the maturity of their host plants are practically synchronized. In Colombian TDF, *Chauliognathus proteus* and congeneric species were observed to have emerged almost in coincidence with the blossoming of their host plants, and were also seen to be progressively synchronized from higher to lower altitudes (Miskimen 1972). In Mexican TDF, the main portion of cantharid emergence usually coincides with the start of the rainy season and with the flowering of herbaceous plants and vines. Synchronization between adult emergence and the entire flowering period is not always very strict, since several cantharids simply move to other flowering plants when their host plants show signs of desiccation (Machado and Araújo 2001). In other cases, cantharid populations conclude their emergence period even though their host plants are still healthy (Miskimen 1972).

It is relevant to mention that, even though soldier beetles are not considered ideal for pollen dispersion, they undoubtedly play that role for specialized plants. For example, many collected individuals (e.g. *Belotus*, *Chauliognathus*, *Discodon*) carried little to abundant quantities of pollen from their host plants, likely feeding on nutritious floral tissues as a reward.

Discussion

In general, adults of the family have been characterized as common inhabitants of either the herbaceous stratum (Miskimen 1972; Borror et al. 1989; Pelletier and Hebert 2014) or the canopy stratum (Leksono et al. 2005; Hawkeswood and Turner 2008; Pelletier and Hebert 2014). In Mexican cloud forest, cantharids are mainly linked to the shrub layer and, to a lower degree, to the canopy or the ground layer (Deloya and Ordóñez-Reséndiz 2008). A slightly different pattern has been observed in Mexican tropical dry forest, where most genera and species are mainly associated to shrub and herbaceous layers, as well as vines (Table 1 and 2). Patterns of the vertical distribution of Cantharidae seem to depend on the vegetation type; for example, cantharid species from eastern Canada and the United States are mostly associated with the canopy of temperate forest, while in deciduous hardwood forest a strong association of soldier beetles with either the canopy or the ground layer has been identified (Hardersen et al. 2014; Pelletier and Hébert 2014). If the hypothesis of stratum specialization in soldier beetles is correct, the restriction of cantharids to one specific stratum may mark them as a high conservation priority (Hammond et al. 1997).

Up to this work, phenological patterns of Cantharidae had not been very deeply explored. Most information concerning seasonal rhythms has been obtained from the labels of specimens from collections (e.g. Diéguez et al. 2006; Pelletier and Herbert 2014), and to a lesser degree through inventory or systematic collection (e.g. Zaragoza-Caballero et al. 2010; Pérez Hernández and Zaragoza-Caballero 2016). The study of temporal patterns in the diversity of Cantharidae, as well as factors which determine them, is an issue with high potential, especially if the synchronization of those patterns with the phenology of host plants is included.

Cantharids are little-specialized insects, as mentioned above, but they are able to perform relevant functions such as pollination of native plants or biological control. For example, although they are considered secondary pollinators (Willmer 2011), it would be relevant to evaluate the importance of groups such as this in the current scenario of the global pollination crisis of primary pollinators. This particular issue is currently being analyzed by the author in an ongoing manuscript. Because of their relationship with plants and the frequency with which they inhabit croplands, cantharid populations also suffer the effects of

the use of pesticides and insecticides (Alexander 2003; Bruck et al. 2006); this is another scarcely explored but evidently relevant issue.

Further research concerning cantharids and other TDF insects needs to have a more comprehensive and integrated approach, in such a way that it can be applied towards understanding patterns, both current and historical, spatial and temporal, of distribution and diversity, and at species and supraspecific levels, also aimed at identifying the factors which determined them and elucidating the role that cantharids play in ecosystems.

Tropical dry forests are the second largest type of tropical forests, and encompass nearly 42% of tropical ecosystems around the globe (Miles et al. 2006). The great biodiversity harbored by TDF is usually studied through inventories and, to a lesser degree, through the analysis of its determining patterns and processes. Study of the natural history and ecology of species inhabiting TDF is one of the main steps towards the comprehension of how different phenomena and ecosystems work.

Acknowledgments

Special thanks to S. Zaragoza-Caballero for his comments about the behavior of soldier beetles and interactions; to José Luis Villaseñor and Gabriel Flores Franco, for the identification of host plants from Tepalcingo, Morelos; and to Sonia Helen Ponce Wainer for the revision of the English version of the manuscript. Special thanks to the *Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México* (UNAM) and the *Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología* (CONACyT) for supporting the doctoral project to which this manuscript pertains.

References

- Alexander, K. N. A. 2003. Changing distributions of Cantharidae and Buprestidae within Great Britain (Coleoptera), pp. 87–91. In Proceedings 13th international colloquium European Invertebrate Survey, 2-5 September 2001, Leiden.
- Bilde, T., J. A. Axelsen, and S. Toft. 2000. The value of Collembola from agricultural soils as food for a generalist predator. *J. Appl. Ecol.* 37: 672–683.
- Borror, D. J., C. A. Triplehorn, and N. F. Johnson. 1989. An introduction to the study of insects. Sounders College Publishing, New York.

- Brancucci, M. 1980. Morphologie compare, evolution et systématique des Cantharidae (Insecta: Coleoptera). *Entomologica Basiliensia et Collectionis Frey* 5: 215–388.
- Bruck, D. J., M. D. Lopez, L. C. Lewis, J. R. Prasifka, and R. D. Gunnarson. 2006. Effects of transgenic *Bacillus thuringiensis* Corn and permethrin on nontarget arthropods. *J. Agric. Urban Entomol.* 23: 11–124.
- Cerana, M. M. 2004. Flower morphology and pollination in *Mikania* (Asteraceae). *Flora* 199: 168–177.
- Constantin, R. 2008. A contribution to the genus *Plectonotum* Gorham, 1891, in Ecuador (Coleoptera, Cantharidae). *Entomologica Basiliensia et Collectionis Frey* 30: 49–74.
- Constantin, R., and C. S. Chaboo. 2016. Beetles (Coleoptera) of Peru: a survey of the families. *Cantharidae Imhoff, 1856. J. Kans. Entomol. Soc.* 89: 195–201.
- Day, K. R., M. Docherty, S. R. Leather, and N. A. C. Kidd. 2006. The role of generalist insect predators and pathogens in suppressing green spruce aphid populations through direct mortality and mediation of aphid dropping behavior. *Biol. Control* 38: 233–246.
- Deloya, C., and M. M. Ordóñez-Reséndiz. 2008. Escarabajos (Insecta: Coleoptera), pp. 123–134. In R. H. Manson, V. Hernández-Ortiz, S. Gallina, and K. Mehlreter (eds.), *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: biodiversidad, manejo y conservación*. Instituto de Ecología A.C. (INECOL) e Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT), México.
- Diéguez, J. M., A. Anadón, F. J. Ocharan, R. Rosa-García, M. Vázquez-Felechosa, V. X. Melero, S. Monteserín, and R. Ocharan. 2006. La fauna de Cantharidae (Coleoptera) de la Reserva de la Biosfera de Muniellos (Asturias, Norte de España). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 39: 251–255.
- Eitzinger, B., and M. Traugott. 2011. Which prey sustains cold-adapted invertebrate generalist predators in arable land? Examining prey choices by molecular gut-content analysis. *J. Appl. Ecol.* 48: 591–599.
- Fender, K. M. 1951. The Malthinini of North America (Coleoptera, Cantharidae). *Am. Midl. Nat.* 46: 513–629.
- Fender, K. M. 1962. Family Cantharidae, pp. 44–68. In M. H. Hatch (ed.). *The beetles of the Pacific Northwest. Part III: Pselaphidae and Diversicornia I*. University of Washington Publications in Biology vol. 16. University of Washington Press, Seattle, USA.

- Gambardella, L. A., and E. S. Vaio. 1978. Estudio morfológico, biológico y cariológico de *Chauliognathus scriptus* (Germ.) (Coleoptera, Cantharidae). *Revista de Biología del Uruguay* 4: 69–86.
- González-Ramírez, M., S. Zaragoza-Caballero, and C. X. Pérez-Hernández. 2017. Análisis de la diversidad de Coleoptera en el bosque tropical caducifolio en Acahuizotla, Guerrero, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88: 381–388.
- Hammond, P. M., N. E. Stork, and M. J. D. Brendell. 1997. Tree crown beetles in context: a comparison of canopy and other ecotone assemblages in a lowland tropical forest in Sulawesi, pp. 184–223. In, N. E. Stork, J. Adis, and R. K. Didham (eds). *Canopy Arthropods*. Chapman and Hall, London.
- Hanson, P. E. 2011. Insect diversity in Seasonally Dry Tropical Forests, pp. 71–84. In R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney, and G. Ceballos, *Seasonally Dry Tropical Forests, ecology and conservation*. Island Press /Center for Resource Economics, Washington.
- Hardersen, S., G. Curletti, L. Leseingneur, G. Platia, G. Liberti, P. Leo, P. Cornacchia, and E. Gatti. 2014. Spatio-temporal analysis of beetles from the canopy and ground layer in an Italian lowland forest. *Bull. Insectology* 67: 87–97.
- Hawkeswood, T. J., and J. R. Turner. 2008. Record of a mass swarm of the Green Soldier Beetle, *Chauliognathus pulchellus* (Macleay, 1826) (Coleoptera: Cantharidae) in the Sofala area, New South Wales, Australia. *Calodema Supplementary Paper* 74: 1–2.
- Jerinic-Prodanovic, D., L. Protic, and L. Mihajlovic. 2010. Predatori i parazitoidi *Cacopsylla pyri* (L.) (Hemiptera: Psyllidae) u Srbiji. *Pesticides & Phytomedicine* 25(1):29-42.
- Jiron, L. F., and L. Hedström. 1985. Pollination ecology of mango (*Mangifera indica* L.) (Anacardiaceae) in the Neotropic region. *Turrialba* 35(3):269-277.
- Leksono, A. S., N. Nakagoshi, K. Takada, and K. Nakamura. 2005. Vertical and seasonal variation in the abundance and the species richness of Attelabidae and Cantharidae (Coleoptera) in a suburban mixed forest. *Entomol. Sci.* 8: 235–243.
- Machado, V., and A. M. Araújo. 2001. The aggregation of *Chauliognathus* species (Coleoptera, Cantharidae) and its possible role for coexistence and mimicry. *Iheringia, Série Zoologia* 91: 29–32.
- McLain, D. K. 1984. Host plant morphology, speciation, and the economics of mate choice in the soldier beetle *Chauliognathus pennsylvanicus*. *Evolutionary Theory* 7: 63–67.

- Miles, L., A. C. Newton, R. S. DeFries, C. Ravilious, I. May, S. Blyth, V. Kapos, and J. E. Gordon 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *J. Biogeogr.* 33: 491–505.
- Miskimen, G. W. 1961. A New Family of Beetles Found in the Cantharoidea. *Coleopt. Bull.* 15: 17–25.
- Miskimen, G. W. 1972. Environmental factors affecting soldier beetle distribution and coloration in Columbia. *Biotropica* 4: 85–92.
- Noguera, F. A., J. A. Chemsak, S. Zaragoza-Caballero, A. Rodríguez-Palafox, E. Ramírez-García, E. González-Soriano, and R. Ayala. 2007. A faunal study of Cerambycidae (Coleoptera) from one region with Tropical Dry Forest in México: San Buenaventura, Jalisco. *Pan-Pac Entomol.* 83: 296–314.
- Noguera, F. A., S. Zaragoza-Caballero, A. Rodríguez-Palafox, E. González-Soriano, E. Ramírez-García, R. Ayala, and M. A. Ortega-Huerta. 2012. Cerambícidos (Coleoptera: Cerambycidae) del bosque tropical caducifolio en Santiago Domingullo, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 611–622.
- Pelletier, G., and C. Hébert. 2014. The Cantharidae of Eastern Canada and Northeastern United States. *Can J Arthropod Identif* 25: 1–246.
- Pérez-Hernández, C. X., and S. Zaragoza-Caballero. 2015. Diversidad alfa y beta de Cantharidae (Coleoptera) en el bosque tropical caducifolio en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86: 771–781.
- Pérez-Hernández, C. X., and S. Zaragoza-Caballero. 2016. Temporal variation of Cantharidae (Coleoptera) diversity in seven assemblages of Mexican Tropical Dry Forest. *Trop. Conserv. Sci.* 9: 439–464.
- Ramsdale, A. S. 2002. Cantharidae Imhoff 1856, pp. 202–218. In R. H. Arnett, M. C. Thomas, P. E. Skelley, and J. H. Frank (eds.). *American Beetles*. CRC Press. Boca Raton, Florida.
- Ramsdale, A. S. 2010. Cantharidae Imhoff, 1815, pp. 153–162. In, A. Richard, B. Leschen, R. G. Beutel, and J. F. Lawrence (eds.). *Handbook of Zoology, Coleoptera, beetles, vol. 2, Morphology and systematic (Elateroidea, Bostrichiformia, Cucujiformia partim)*. Walter de Gruyter GmbH, Berlin/New York.
- Rodríguez-Vélez, B., S. Zaragoza-Caballero, and J. M. Rodríguez. 2009. Diversidad de Encyrtidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) y otras familias de Hymenoptera obtenidas con

- trampas Malaise en el bosque tropical caducifolio de la región de Huatulco, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 709–719.
- Sagegami-Oba, R., N. Takahashi, and Y. Oba. 2007. The evolutionary process of bioluminescence and aposematism in cantharoid beetles (Coleoptera: Elateroidea) inferred by the analysis of 18S ribosomal DNA. *Gene* 400: 104–113.
- Sunderland, K. D., N. E. Crook, D. L. Stacey, and B. J. Fuller. 1987. A study of feeding by polyphagous predators on cereal aphids using Elisa and gut dissection. *Journal of Applied Ecology* 24(3): 907–933.
- Willmer, P. 2011. Generalist flowers and generalist visitors, pp. 288–303. In P. Willmer (ed.). *Pollination and floral ecology*. Princeton University Press, New Jersey.
- Zaragoza-Caballero, S. 2004. Cantharidae (Coleoptera), pp. 127–138. In A. N. García-Aldrete, and R. Ayala (eds.). *Artrópodos de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Zaragoza-Caballero, S., F. A. Noguera, J. A. Chemsak, E. González-Soriano, A. Rodríguez-Palafox, E. Ramírez-García, and R. Ayala. 2003. Diversity of Lycidae, Phengodidae, Lampyridae and Cantharidae (Coleoptera) in a tropical forest region in Mexico: Sierra de Huautla, Morelos. *Pan-pacific Entomol.* 79: 23–37.
- Zaragoza-Caballero, S., and E. Ramírez-García. 2009. Diversidad de Cantharidae, Lampyridae, Lycidae, Phengodidae y Telegeusidae (Coleoptera: Elateroidea) en un bosque tropical caducifolio de la sierra de San Javier, Sonora, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 675–686.
- Zaragoza-Caballero, S., F. A. Noguera, E. González-Soriano, E. Ramírez-García, and A. Rodríguez-Palafox. 2010. Insectos del bosque tropical caducifolio del oeste de México, pp. 195–214. In G. Ceballos, J. Bezaury, and E. Espinoza-Medinilla (eds.). *Diversidad, amenazas y regiones prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*. CONABIO, WWF, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Zaragoza-Caballero, S., and C. X. Pérez-Hernández. 2014. Biodiversidad de cantaroideos (Coleoptera: Elateroidea [Cantharidae, Lampyridae, Lycidae, Phengodidae, Telegeusidae]) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 279–289.

Capítulo 2. Revisión preliminar de las plantas huéspedes de los adultos de Cantharidae (Coleoptera)

Este capítulo será enviado a la revista *Annals of the Entomological Society of America*.

Autores: Cisteil X. Pérez-Hernández, José Luis Villaseñor

Revisión preliminar de las plantas huéspedes de los adultos de Cantharidae (Coleoptera)

Cisteil X. Pérez-Hernández^{1*}, José Luis Villaseñor²

1 Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153, 04510 Ciudad de México, México. *Autora de correspondencia: cxinum@gmail.com

2 Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-367, 04510, México D. F., México.

Resumen

Este trabajo tiene el objetivo principal de revisar y compilar los antecedentes de la interacción planta-cantárido, para evaluar si los miembros de Cantharidae tienen preferencia por un grupo de plantas en particular y/o un tipo de recurso alimenticio, como una aproximación a los factores asociados a sus patrones de distribución y diversidad ecológica. Se obtuvieron registros de las cinco subfamilias, 26 géneros y 169 especies de cantáridos; las plantas asociadas suman 65 familias, 180 géneros y 294 especies, entre las que destacan Pinaceae, Apiaceae, Rosaceae y Asteraceae. *Chauliognathus pennsylvanicus* destacó por su interacción con nueve familias y 71 especies de plantas, de las cuales 48 son asteráceas. La mayoría de los géneros de cantáridos tienen registros como depredadores y nectarívoros. Los datos recopilados con este trabajo apoyan la hipótesis de que los adultos de la familia podrían ser relevantes como polinizadores nativos.

Palabras clave. Gremios tróficos, hábitos, angiospermas, gimnospermas, polinización.

Introducción

Los cantáridos (Coleoptera, Cantharidae) constituyen el grupo más diverso de coleópteros terrestres de cuerpo blando -con casi 5100 especies (Geiser, 2013)- y se distribuyen en todos los continentes, con excepción de Antártica; ocupan gran diversidad de hábitats y distintos tipos de ecosistemas. Se ha propuesto que sus patrones de distribución dependen de la relación de los cantáridos adultos con sus plantas huéspedes y, en menor medida, de factores abióticos (Miskimen, 1972). También se ha sugerido que la asociación de los imagos de cantáridos con especies particulares de plantas o con hábitats específicos, en realidad depende de los requerimientos de las larvas (Ramsdale, 2002).

Todavía no se sabe con certeza qué tan cercana es la relación planta-cantárido, ni qué tan especializados son los hábitos y hábitats que ocupan, puesto que existe un vacío importante de información que impide poner a prueba las hipótesis antes mencionadas. Por ejemplo, existen numerosos antecedentes que relacionan de forma particular a los imagos de Cantharidae con plantas de la familia Asteraceae (Miskimen, 1972; Ramsdale, 2002; Zaragoza-Caballero, 2004); pero, hasta ahora, esa predilección no se ha establecido con certeza. Además, los pocos registros existentes sobre los hábitos alimenticios de los cantáridos son contradictorios; por un lado, se ha sugerido que los imagos son principalmente nectarívoros y polinófagos (Gambardella y Vaio, 1978; Bailey et al., 1984; Ramsdale, 2002) y, por otro lado, estudios apuntan a hábitos eminentemente depredadores (Fender, 1973; Silva, 2007; Diéguez-Fernández, 2010).

Este trabajo tiene el objetivo principal de revisar y compilar los antecedentes de la interacción planta-cantáridos, para evaluar si los miembros de esta familia tienen preferencia por 1) un grupo de plantas en particular (Asteraceae o cualquier otra) o 2) un tipo de recurso alimenticio (gremio trófico), como una aproximación a los factores asociados a los patrones de distribución y diversidad ecológica de la familia.

En particular, la exploración de la relación planta-cantárido, así como de la prevalencia de hábitos nectarívoros y polinófagos entre los cantáridos, adquiere mayor relevancia si se considera el potencial de estos coleópteros como polinizadores nativos (Willmer, 2011). Sobre todo, cuando en las últimas décadas se ha observado una disminución considerable de polinizadores.

Material y métodos

Compilación de datos. Se realizó una revisión exhaustiva de la literatura relacionada con el tema, para compilar cualquier registro que aportara información sobre la interacción planta-cantárido y de los hábitos alimenticios de cantáridos. En total, se consultaron más de 500 publicaciones sobre temas diversos, así como bases de datos mundiales (ISI Web of Knowledge, Google Scholar, JStor, SciELO, Scopus), a través de palabras clave (e.g. Cantharidae, soldier beetles+pollination, Cantharidae+plants, cantharophily); y otras bases de datos más especializadas, tales como: Insect Visitors of Illinois Wildflowers (Hilty, 2014) y Database of Insects and their Food Plants (2014). Cabe señalar que, de manera preferencial,

se seleccionaron fuentes de información que especificaran el nombre científico de los taxones en cuestión.

Los datos así obtenidos se concentraron en un archivo en Excel, a la que se añadió información complementaria, tal como la clasificación taxonómica -familia, género y especie- y el gremio trófico -depredador, fitófago, florífago, nectarívoro, polínofago y visitante-. En la categoría de “visitante”, también se incluyeron las especies cuya relación con la planta huésped no era especificada. La clasificación en los diferentes gremios tróficos fue extraída de la literatura consultada.

Con la finalidad de evaluar qué tan diferentes o similares son los hábitos cantáridos, en términos de sus plantas huéspedes, se implementó un análisis multidimensional no métrico (NMDS, por sus siglas en inglés) con el índice de Jaccard como medida de distancia, mediante el software Past 3.16 (Hammer et al., 2001).

Resultados

Se obtuvieron registros de las cinco subfamilias de Cantharidae (Cantharinae, Chauliognathinae, Dymorphocerinae, Malthininae, Silinae), 26 géneros y 169 especies. Entre las plantas asociadas a los cantáridos se cuentan 65 familias, 180 géneros y 294 especies (Anexo I). Los datos provienen de 30 países, aunque principalmente de Estados Unidos y Canadá. El análisis NMDS indicó una mayor similitud entre los géneros de hábitos depredadores, de acuerdo con las plantas que frecuentan (Fig. 1).

Interacción planta-cantárido. Las familias de plantas con mayor número de registros de géneros y especies de cantáridos asociados fueron Pinaceae (18 géneros, 75 especies), Apiaceae (16, 42), Rosaceae (17, 42) y Asteraceae (35, 72), en ese orden de relevancia (Cuadro 1). Del total de especies de plantas documentadas en este trabajo, 74% tienen registros de asociación a una sola especie de cantárido; mientras que, el restante 26% se asocia a 15 especies o menos. Algunas plantas registradas son ampliamente cultivadas, tales como la zanahoria (*Daucus carota* L.), el trigo (*Triticum aestivum* L.), el arroz (*Oryza sativa* L.), y la cebolla (*Allium cepa* L.).

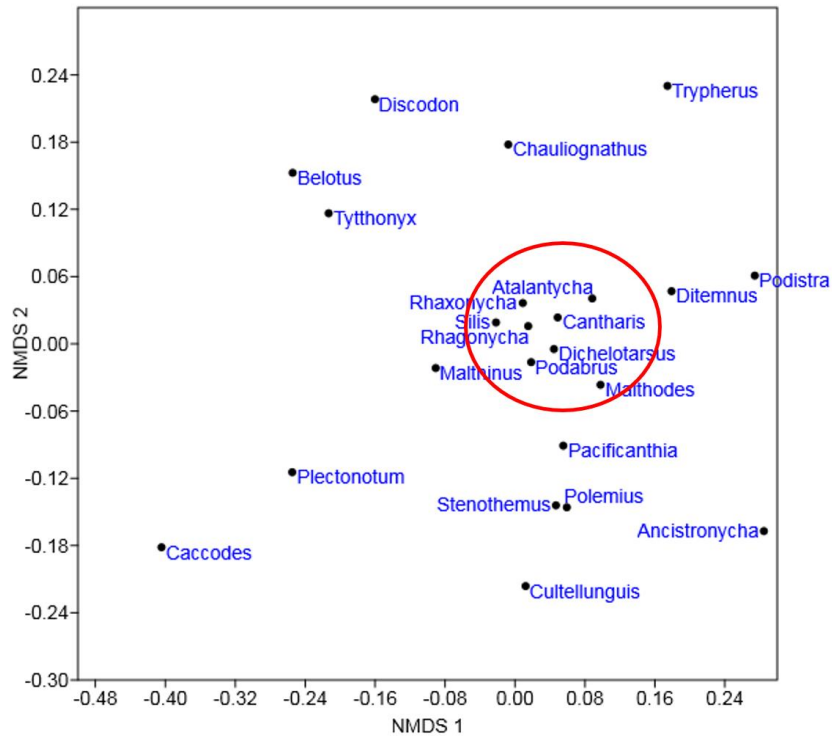


Figura 1. Análisis multidimensional no métrico de los géneros de Cantharidae (Coleoptera), basado en sus plantas huéspedes.

Entre los cantáridos, 41% de las especies registradas se asociaron a una sola especie de planta. De todas, *Chauliognathus pennsylvanicus* destacó por su interacción con nueve familias y 71 especies de plantas, de las cuales 48 son asteráceas. El resto de taxones se asociaron a menos de veinte especies de plantas. Cabe hacer énfasis en que *C. pennsylvanicus* es una especie neártica muy común, además de que el número de registros y estudios que la mencionan es considerablemente mayor que cualquier otra especie anotada en este trabajo.

Cuadro 1. Familias de plantas huéspedes con diez o más especies de cantáridos (Coleoptera, Cantharidae) asociadas.

Familias de plantas huéspedes	Géneros de Cantharidae	Especies de Cantharidae
Pinaceae	<i>Atalantycha, Cantharis, Dichelotarsus, Ditemnus, Malthodes, Pacificantha, Podabrus, Polemius, Rhagonycha, Silis, Stenothemus</i>	47
Apiaceae	<i>Atalantycha, Cantharis, Chauliognathus, Dichelotarsus, Ditemnus, Malthodes, Podabrus, Podistra, Rhagonycha</i>	33

Rosaceae	<i>Atalantycha, Cantharis, Chauliognathus, Dichelotarsus, Malthinus, Malthodes, Podabrus, Rhagonycha, Rhaxonycha, Silis</i>	31
Asteraceae	<i>Chauliognathus, Malthinus, Plectonotum, Podabrus, Rhagonycha, Silis</i>	29
Fagaceae	<i>Cantharis, Cultellunguis, Dichelotarsus, Malthinus, Malthodes, Pacificanthia, Podabrus, Polemius, Rhagonycha, Rhaxonycha, Silis, Stenothemus</i>	24
Salicaceae	<i>Atalantycha, Cantharis, Dichelotarsus, Malthodes, Pacificanthia, Podabrus, Rhagonycha, Rhaxonycha, Silis</i>	24
Betulaceae	<i>Atalantycha, Cantharis, Dichelotarsus, Podabrus, Rhagonycha, Rhaxonycha, Silis</i>	15
Fabaceae	<i>Cantharis, Chauliognathus, Malthinus, Podabrus, Polemius</i>	15
Euphorbiaceae	<i>Belotus, Chauliognathus, Discodon, Malthinus, Silis, Tythonyx</i>	13
Cornaceae	<i>Cantharis, Chauliognathus, Malthinus, Pacificanthia, Podabrus, Rhagonycha, Rhaxonycha</i>	12
Myrtaceae	<i>Chauliognathus, Heteromastix, Selenurus</i>	10

Gremios tróficos de Cantharidae. La mayoría de los géneros de la familia tienen registros como depredadores y nectarívoros (Cuadro 2) y poco más de la mitad de las especies registradas (54%) se ubicaron en un sólo gremio trófico. Del total, 59% de las especies se anotan sólo como visitantes de las plantas con las que se asocian, aunque se reconociera su gremio alimenticio en otras publicaciones; sin embargo, 62.42% de las especies podrían clasificarse como nectarívoras, 14.54% polínofagas, 12.72% depredadoras y 10.30% florífagas, según el análisis de otros registros.

Cuadro 2. Hábitos de los adultos de cantáridos. *Potencial polinizador, +polinizador, #polinizador secundario.

Géneros	Especies	Especies (géneros) de plantas	Hábitos alimenticios registrados
<i>Ancistronycha</i> *	1	4 (4)	Nectarívoro
<i>Atalantycha</i> *	2	6 (5)	Depredador, florífago, nectarívoro
<i>Belotus</i> *	1	2 (1)	Nectarívoro
<i>Caccodes</i>	1	1 (1)	Nectarívoro
<i>Cantharis</i>	14	28 (25)	Depredador, florífago, nectarívoro, polínófago
<i>Chauliognathus</i> ⁺	34	115 (75)	Depredador, florífago, nectarívoro, polínófago
<i>Cultellunguis</i>	1	1 (1)	Depredador, nectarívoro

<i>Dichelotarsus</i> ⁺	11	22 (16)	Depredador, nectarívoro
<i>Discodon</i>	4	1 (1)	Nectarívoro, polinófago
<i>Ditemnus</i>	2	3(3)	Depredador, nectarívoro
<i>Heteromastix</i> [#]	2	2(2)	Nectarívoro
<i>Malthinus</i>	12	20 (18)	Nectarívoro
<i>Malthodes</i>	13	15 (11)	Depredador, nectarívoro, polinófago
<i>Pacificanthia</i>	2	4 (4)	Nectarívoro
<i>Peltariosilis</i>	1	1(1)	Depredador (¿?)
<i>Plectonotum</i>	3	3 (3)	Nectarívoro
<i>Podabrus</i>	18	38 (33)	Depredador, nectarívoro
<i>Podistra</i>	1	1 (1)	Nectarívoro, polinófago
<i>Polemius</i>	2	5 (5)	Nectarívoro
<i>Rhagonycha</i>	31	76 (54)	Depredador, nectarívoro, polinófago
<i>Rhaxonycha</i>	2	14 (14)	Depredador, nectarívoro
<i>Selenurus</i>	1	1(1)	No específica
<i>Silis</i>	6	19 (16)	Depredador, nectarívoro
<i>Stenothemus</i>	1	3 (3)	Visitante
<i>Trypherus</i>	1	1 (1)	Depredador, visitante
<i>Tytthonyx</i>	2	4 (4)	Depredador, visitante
Total general	169		---

Cantharidae como polinizadores de sus plantas huéspedes. Algunos géneros y especies de cantáridos son señaladas directamente como polinizadoras (Cuadro 2), por ejemplo, *Chauliognathus pennsylvanicus* (Schneider y Buchanan, 1980; Werner et al., 1980; Gross y Werner, 1983; Baskin et al., 2000), *Ch. marginatus* (Senchina, 2005), *Ch. nobiliatus* (Hawkeswood, 1992) y *Ch. pulchellus* (Hawkeswood y Dunn, 2011).

Discusión

Los datos aquí obtenidos corresponden al 3% de las especies de cantáridos y poco menos de 16% de los géneros descritos, mismos que se asocian a 65 familias de plantas. Entre los cantáridos, resalta *Chauliognathus pennsylvanicus* como una especie que frecuenta una gran diversidad de plantas para el consumo de tejidos vegetales y, ocasionalmente, para depredar los insectos que visitan a las plantas.

Destacó Pinaceae entre las familias de plantas relacionadas con Cantharidae, lo que en principio contradice la hipótesis de que estos coleópteros están más frecuentemente asociados a las Asteraceae y, por otro lado, también contradice la hipótesis de estos coleópteros como polinizadores potenciales, pues las pináceas son polinizadas por viento. En ese sentido, cabe mencionar que la mayoría de estudios que relacionan a los cantáridos con Pinaceae clasifican a las especies como depredadoras. Lo cual indica más bien una interacción indirecta con esa familia de plantas. Algunos estudios incluso tienen el objetivo

específico de analizar su potencial como controladores de plagas, particularmente de áfidos (e.g. Kohler, 2007; Crist y Peters, 2014).

Aunque los datos recopilados pueden considerarse insuficientes para establecer con certeza el grado y tipo de la relación planta-cantárido, son útiles para señalar que se trata de una interacción más cercana de lo que se había considerado anteriormente. Por ejemplo, algunos estudios revisados en este trabajo señalan que 1) los periodos de emergencia de adultos de ciertas especies de cantáridos y la maduración de sus plantas huéspedes están muy correlacionados, prácticamente sincronizados (Miskimen, 1972); 2) que algunos cantáridos se alimentan de las mismas especies de plantas en las que emergieron como adultos, aun cuando otras plantas con flores se encuentren a su alrededor (Hawkeswood y Dunn, 2011); y 3) se ha propuesto que la mayoría de cantáridos podría depender casi exclusivamente de las recompensas florales en algún punto de su ciclo de vida (Willmer, 2011).

Otra fuente de información que puede ayudar a dilucidar la relación planta-cantárido son ciertas características morfológicas de los cantáridos: 1) las mandíbulas pueden estar equipadas con un filamento largo y delgado que, en conjunto con los palpos maxilares, están adaptadas para el consumo de presas y/o de tejidos vegetales, tales como néctar, polen y flores (Stugart 1931; Miskimen 1972); 2) en particular, las especies de *Belotus*, *Chauliognathus* y otros Chauliognathini, presentan una clara proyección de la cabeza, partes bucales alargadas y un labro membranoso, que son adaptaciones específicas para el aprovechamiento de néctar y polen de flores pequeñas; 3) las especies con hábitos nectarívoros y polinófagos suelen presentar la superficie del cuerpo cubierta de densa pubescencia y otras sedas erectas y más alargadas, en las que los granos de polen y polinia se adhieren fácilmente (Frost, 1965; Fuchs 1974); 4) patas delgadas y alargadas, así como el cuarto tarsómero bilobulado y expandido, que permiten a los cantáridos caminar fácilmente entre las inflorescencias (Irvine y Armstrong 1990). Recientemente, se descubrió que tales características ya existían en la familia desde el Mesozoico tardío, lo que señala una pista importante de que la asociación de los cantáridos con las angiospermas ha existido, por lo menos, desde ese periodo (Hsiao et al. 2017).

Por el contrario, algunos estudios señalan que, en la interacción planta-cantárido sólo los coleópteros tienen ventaja, puesto que no se consideran polinizadores tan efectivos como otros insectos, ya que pasan largo tiempo de residencia en las inflorescencias. Además, las

cargas de polen que se adhieren a su cuerpo y extremidades son pequeñas y, aunque algunos cantáridos visitan con gran frecuencia el perianto de las flores, parecen no tener contacto con las anteras o los estigmas (Hardin et al., 1972; Primack y Silander, 1975; Gross y Werner, 1983).

Aunque los Coleoptera nunca han sido considerados polinizadores tan importantes como los lepidópteros (Lepidoptera) o los himenópteros (Hymenoptera: Apoidea), en la actualidad se considera que los adultos de Cantharidae conforman uno de los dos grupos antófilos principales, junto con los Cerambycidae, debido a su gran abundancia y al reconocimiento de su papel como importantes polinizadores florales nativos (Hawkeswood y Dunn, 2011; Willmer, 2011). Como se ha señalado anteriormente, es muy probable que muchas más especies de Cantharidae de las que están documentadas llevan a cabo dicha función en plantas especializadas (Ollerton, 1999).

Finalmente, se conoce que más de 184 especies de angiospermas son polinizadas casi exclusivamente por escarabajos (Bernhardt, 2000) y aproximadamente otras 100 especies tienen escarabajos como parte importante de su espectro de polinizadores (Willmer, 2011). Los resultados de este trabajo sugieren la necesidad de reevaluar la relación planta-Coleoptera, con la finalidad de esclarecer la cercanía de dicha relación. Estudios enfocados en ese tipo de relaciones pueden guiarnos a través del funcionamiento del ecosistema y apoyar las investigaciones en materia de conservación y restauración de las áreas naturales.

Literatura citada

- Bailey, K. H., D. E. McCauley y W. D. Sissom. 1984. Temporal and spatial variation in sex ratio and matting frequency in soldier beetles. *Journal of the New York Entomological Society* 92(1):87-92.
- Baskin, J.M., J.L. Walck, C.C. Baskin y D.E. Buchele. 2000. *Solidago shortii* (Asteraceae). Ecology and Conservation Biology of the endangered plant species. *Native Plants Journal* 1:35-41.
- Bernhardt, P. 2000. Convergent evolution and adaptive radiation of beetle-pollinated angiosperms. *Plant Systematics and Evolution* 222:293-320.
- Crist, T. O. y V. E. Peters. 2014. Landscape and Local Controls of Insect Biodiversity in Conservation Grasslands: Implications for the Conservation of Ecosystem Service Providers in Agricultural Environments. *Land* 3:693-718.

- Database of Insects and their Food Plants. 2014. *Family Cantharidae*. *Biological Records Centre* <https://www.brc.ac.uk/DBIF/Invertebrates/>; última consulta 30.IV.2014.
- Diéguez-Fernández, J. M. 2010. Contribución al conocimiento de los Cantharidae y Dasytidae (Coleoptera) de la Península Ibérica. *Heteropterus* 10:45-53.
- Fender, K. M. 1973. Ecological notes on *Podabrus* (Coleoptera: Cantharidae). *The Coleopterists Bulletin* 27 (1):11-17.
- Frost, S. W. 1965. Insects and Pollinia. *Ecology* 46(4):556-558.
- Fuchs, G. 1974. Die Gewinnung von Pollen und Nektar bei Käfern. *Natur und Museum* 104:45-54.
- Gambardella, L. A. y E. S. Vaio. 1978. Estudio morfológico, biológico y cariológico de *Chauliognathus scriptus* (Germ.) (Coleoptera, Cantharidae). *Revista de Biología del Uruguay* 4(2):69-86.
- Geiser, M. 2013 The soldier-beetle subfamily Silinae (Coleoptera: Cantharidae) in Laos: An annotated checklist and new faunistic data. *Entomologica Basiliensia* 34:255-267.
- Gross, R. S. y P. A. Werner. 1983. Relationships among flowering phenology, insect visitors, and seed-set of individuals; experimental studies on four co-occurring species of goldenrod (*Solidago*: Compositae). *Ecological Monographs* 53:95-117.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. y P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1):1-9.
- Hardin, J. W., G. Doerksen, D. Herndon, M. Hobson y F. Thomas. 1972. Ecology and floral biology of four weedy genera in Southern Oklahoma. *The Southwestern Naturalist* 16:403-412.
- Hawkeswood, T. J. 1992. *Chauliognathus nobiliatus* (Erichson), an Australian cantharid beetle (Coleoptera: Cantharidae). *AES Bulletin* 51:24-26.
- Hawkeswood, T. J. y K. L. Dunn. 2011. An instance of mass swarming by the Australian soldier beetle, *Chauliognathus pulchellus* (Macleay) (Coleoptera: Cantharidae) at Leura, Blue Mountains, New South Wales. *Calodema* 155:1-4.
- Hilty, J. 2014. *Insect Visitors of Illinois Wildflowers*. <http://www.illinoiswildflowers.info/>; última consulta 30.IV.2016
- Hsiao, Y., A. Slipinski, C. Deng y H. Pang. 2017. A new genus and species of soldier beetle from Upper Cretaceous Burmese amber (Coleoptera, Cantharidae, Malthininae). *Cretaceous Research* 69:119-123.
- Irvine, A. K. y J. E. Armstrong. 1990. Beetle pollination in tropical forests of Australia. In Bawa, K. S. y M. Hadley (eds.). *Reproductive ecology of tropical forest plants*. UNESCO, The Parthenon Publishing Group Limited, UK, p. 135-150.

- Kohler, G. R. 2007. *Predators associated with Hemlock Woolly adelgid (Hemiptera: Adelgidae) infested western Hemlock in the Pacific Northwest*. Thesis of Master of Science in Forest Science, Oregon State University, Oregon, Estados Unidos, p. 121.
- Miskimen, G. W. 1972. Environmental factors affecting soldier beetle distribution and coloration in Columbia. *Biotropica* 4(2):85-92.
- Ollerton, J. 1999. La evolución de las relaciones polinizador-planta en los artrópodos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 26:741-758.
- Primack, R. B. y J. A. Silander. 1975. Measuring the relative importance of different pollinators to plants. *Nature* 255:143-144.
- Ramsdale, A. S. 2002. Cantharidae Imhoff 1856. In: Arnett, R. H., M. C. Thomas, P. E. Skelley y J. H. Frank. *American Beetles*. CRC Press. Boca Raton, Florida, p. 202-218.
- Schneider, E. L. y J. D. Buchanan. 1980. Morphological studies of the Nymphaceaceae. XI. The floral biology of the *Nelumbo pentapetala*. *American Journal of Botany* 67:182-193.
- Senchina, D. S. 2005. Beetle interactions with Poison Ivy and Poison Oak (*Toxicodendron* P. Mill. Sect. *Toxicodendron*, Anacardiaceae). *The Coleopterists Bulletin* 59(3):328-334.
- Silva, J. M. G. F. 2007. *Revisão da fauna do género Rhagonycha (Insecta, Coleoptera, Cantharidae) de Portugal continental*. Tesis de Maestría en Biodiversidad y Recursos Genéticos. Facultad de Ciencias de la Universidad de Puerto, Portugal, 151 p.
- Stugart, B. 1931. *Biological notes on Chauliognathus pennsylvanicus DeGeer (Coleoptera, Cantharidae)*. Master of Arts Thesis. A. B. University of Kansas.
- Werner, P. A., I. A. Bradbury y R. S. Gross. 1980. The biology of Canadian weeds. 45. *Solidago Canadensis*. *Canadian Journal of Plant Science* 60:1393-1409.
- Willmer, P. 2011. *Pollination and floral ecology*. Princeton University Press, p. 778.
- Zaragoza-Caballero, S. 2004. Cantharidae (Coleoptera). In García-Aldrete, A. N., R. Ayala (eds.). *Artrópodos de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM, México, p. 127-138.

Anexo 1. Relación de familias y especies de plantas registradas como aquellas que los cantáridos (Coleoptera, Cantharidae) frecuentan.

Plantas huéspedes	Especies de Cantharidae
Adoxaceae	
<i>Sambucus nigra</i> L.	<i>Cantharis livida</i>
<i>Viburnum dentatum</i> L.	<i>Ancistronycha dentiger</i>
<i>Viburnum lentago</i> L.	<i>Rhagonycha mollis</i>
<i>Viburnum nudum</i> L.	<i>Malthodes fragilis</i> , <i>M. fuliginosus</i> , <i>Podabrus intrusus</i> , <i>Rhagoncha fraxini</i>
<i>Viburnum opulus</i> L.	<i>Cantharis</i> sp.
Alismataceae	
<i>Sagittaria latifolia</i> Willd.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
Amaryllidaceae	
<i>Allium cepa</i> L.	<i>Chauliognathus fallax</i>
Anacardiaceae	
<i>Lithrea caustica</i> Hook. & Arn.	<i>Discodon rubromarginatus</i>
<i>Mangifera indica</i> L.	<i>Chauliognathus</i> sp.
<i>Rhus typhina</i> L.	<i>Atalantycha neglecta</i> , <i>Cantharis rufa</i> , <i>Rhagonycha mollis</i> , <i>R. scitulus</i>
<i>Toxicodendron radicans</i> (L.) Kuntze	<i>Chauliognathus marginatus</i> , <i>Ch. pennsylvanicus</i>
Apiaceae	
<i>Anethum graveolens</i> L.	<i>Chauliognathus scriptus</i> ,
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	<i>Cantharis decipiens</i> , <i>C. fusca</i> , <i>C. obscura</i> , <i>C. pellucida</i> , <i>C. rustica</i> , <i>Rhagonycha nigriventris</i>
<i>Cryptotaenia canadensis</i> (L.) DC.	<i>Podabrus brunnicollis</i>
<i>Daucus carota</i> L.	<i>Chauliognathus marginatus</i> , <i>Ch. pennsylvanicus</i> , <i>Rhagonycha fulva</i>
<i>Eryngium elegans</i> Cham. & Schldl.	<i>Chauliognathus expansus</i> , <i>Ch. fallax</i> , <i>Ch. lineatus</i> , <i>Ch. octomaculatus</i> , <i>Ch. tetrapunctatus</i>
<i>Eryngium horridum</i> Malme	Cantharidae sp. (larva)
<i>Eryngium</i> sp.	<i>Chauliognathus flavipes</i> , <i>Ch. pelotatus</i> , <i>Ch. sp.</i>
<i>Eryngium stenophyllum</i> Urb.	Cantharidae sp. (larva)
<i>Heracleum máximum</i> W. Bartram	<i>Dichelotarsus puberulus</i> , <i>Rhagonycha dichrous</i>
<i>Heracleum sphondylium</i> L.	<i>Cantharis flavilabris</i> , <i>C. obscura</i> , <i>Malthodes marginatus</i> , <i>Podistra schoenherri</i> , <i>Rhagonycha fulva</i> , <i>R. gallica</i> , <i>R. lutea</i>
<i>Oxypolis rigidior</i> (L.) Raf.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Pastinaca sativa</i> L.	<i>Chauliognathus marginatus</i> , <i>Podabrus rugosulus</i> , <i>P. tomentosus</i> , <i>Rhagonycha dichrous</i> , <i>R. fulva</i>
<i>Perideridia americana</i> (Nutt.) Steud.	<i>Podabrus tomentosus</i>
<i>Peucedanum oreoselinum</i> Moench	<i>Rhagonycha fulva</i>
<i>Sium suave</i> Walter	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i> , <i>Ditemnus bidentatus</i>
<i>Zizia aurea</i> (L.) W.D.J. Koch	<i>Atalantycha bilineata</i> , <i>Rhagonycha dichrous</i> , <i>R. oriflava</i>

Plantas huéspedes	Especies de Cantharidae
Aquifoliaceae	
<i>Ilex</i> sp.	<i>Rhagonycha lineola</i>
Araliaceae	
<i>Aralia hispida</i> Vent.	<i>Rhagonycha scitulus</i>
Apocynaceae	
<i>Asclepias incarnata</i> L.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i> , Cantharidae sp.*
<i>Asclepias syriaca</i> L.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Asclepias tuberosa</i> L.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Asclepias verticillata</i> L.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Calotropis procera</i> (Ait.) Ait. fil.	<i>Tytthonyx cubanus</i>
Asteraceae	
<i>Achillea millefolium</i> L.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Ambrosia trifida</i> L.	<i>Podabrus tomentosus</i>
<i>Arctium minus</i> (Hill) Bernh.	<i>Podabrus tricostatus</i>
<i>Argyranthemum foeniculaceum</i> (Willd.) Webb ex Sch. Bip.	<i>Malthinus minimus</i>
<i>Argyranthemum frutescens</i> (L.) Sch. Bip.	<i>Chauliognathus fallax</i>
<i>Aster</i> sp.	<i>Silis percomis</i>
<i>Baccharis trimera</i> (Less.) DC.	<i>Chauliognathus scriptus</i>
<i>Baccharis</i> sp.	<i>Chauliognathus cinguliventris</i> , <i>Ch. fallax</i> , <i>Ch. profundus</i> , <i>Ch. proteus</i>
<i>Bidens aristosa</i> (Michx.) Britton	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Bidens cernua</i> L.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Boltonia asterioides</i> (L.) L'Hér.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Carduus</i> (?) sp.	<i>Rhagonycha hesperica</i>
<i>Carthamus lanatus</i> L.	<i>Chauliognathus pelotatus</i>
<i>Cirsium altissimum</i> (L.) Spreng.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Conoclinium coelestinum</i> (L.) DC.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Coreopsis tripteris</i> L.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Ericameria nauseosa</i> (Pall. ex Pursh) G.L. Nesom & G.I. Baird	<i>Chauliognathus basalis</i> , <i>C. deceptus</i>
<i>Erigeron philadelphicus</i> L.	<i>Rhagonycha dichrous</i>
<i>Eupatorium altissimum</i> L.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Eupatorium perfoliatum</i> L.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Eupatorium serotinum</i> Michx.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Eupatorium</i> sp.	<i>Chauliognathus cinguliventris</i> , <i>C. proteus</i>

Plantas huéspedes	Especies de Cantharidae
Cont. Asteraceae	
<i>Euthamia graminifolia</i> (L.) Nutt.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Gutierrezia sarothrae</i> (Pursh) Britton & Rusby	<i>Chauliognathus limbicollis</i>
<i>Gynoxys</i> sp.	<i>Plectonotum latithorax</i>
<i>Helenium amarum</i> (Raf.) H. Rock	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Helenium autumnale</i> L.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Helianthus annuus</i> L.	<i>Chauliognathus basalis</i> , <i>Ch. deceptus</i> , <i>Ch. pennsylvanicus</i> , <i>Ch. scriptus</i> , <i>Ch. sp.</i>
<i>Helianthus divaricatus</i> L.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Helianthus grosseserratus</i> M. Martens	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Helianthus pauciflorus</i> Nutt.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Helianthus petiolaris</i> Nutt.	
<i>Helianthus</i> sp.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Helianthus tuberosus</i> L.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Helichrysum</i> sp.	<i>Chauliognathus pulchellus</i>
<i>Heliopsis helianthoides</i> (L.) Sweet	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Kleinia neriifolia</i> Haw.	<i>Malthinus mutabilis</i>
<i>Lactuca floridana</i> (L.) Gaertn.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Launaea spinosa</i> (Forssk.) Kuntze	<i>Malthinus maspalomensis</i>
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	<i>Rhagonycha septentrionis</i>
<i>Liatis</i> sp.	<i>Rhagonycha vestigialis</i>
<i>Liatis spicata</i> (L.) Willd.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Mikania scandens</i> (L.) Willd.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Mikania urticifolia</i> Hook. & Arn.	<i>Chauliognathus basalis</i> , <i>C. marginatus</i>
<i>Oligoneuron rigidum</i> (L.) Small	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Onopordum acanthium</i> L.	<i>Podabrus rugosulus</i> , <i>P. tomentosus</i>
<i>Packera anonyma</i> (Alph. Wood) W.A. Weber & Á. Löve	<i>Chauliognathus marginatus</i>
<i>Prenanthes crepidinea</i> Michx.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Pseudognaphalium obtusifolium</i> (L.) Hilliard & B.L. Burt	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Ratibida pinnata</i> (Vent.) Barnhart	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Rudbeckia subtomentosa</i> Pursh	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Rudbeckia triloba</i> L.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Senecio brasiliensis</i> (Spreng.) Less.	<i>Chauliognathus fallax</i>
<i>Senecio</i> sp.	<i>Chauliognathus fallax</i>

Plantas huéspedes	Especies de Cantharidae
Cont. Asteraceae	
<i>Silphium integrifolium</i> Michx.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Solidago canadensis</i> L.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Solidago chilensis</i> Meyen	<i>Chauliognathus scriptus</i>
<i>Solidago gigantea</i> Aiton	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Solidago juncea</i> Aiton	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Solidago missouriensis</i> Nutt.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Solidago nemoralis</i> Aiton	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Solidago ohioensis</i> Riddell	<i>Rhagonycha fenderi</i>
<i>Solidago rugosa</i> Mill.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Solidago shortii</i> Torr. & A. Gray	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i> *
<i>Solidago</i> sp.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i> , <i>Podabrus rugosulus</i> , <i>Rhagonycha fulva</i>
<i>Solidago speciosa</i> Nutt.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Symphotrichum drummondii</i> (Lindl.) G.L. Nesom	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Symphotrichum ericoides</i> (L.) G.L. Nesom	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Symphotrichum lanceolatum</i> (Willd.) G.L. Nesom	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Symphotrichum pilosum</i> (Willd.) G.L. Nesom	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Symphotrichum turbinellum</i> (Lindl.) G.L. Nesom	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Verbesina alternifolia</i> (L.) Britton ex Kearney	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Vernonia baldwinii</i> Torr.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
Betulaceae	
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	<i>Rhagonycha iberica</i>
<i>Alnus incana</i> (L.) Moench	<i>Cantharis rufa</i>
<i>Alnus</i> sp.	<i>Podabrus piniphilus</i> , <i>Podabrus</i> sp., <i>Rhagonycha recta</i> , <i>Silis difficilis</i>
<i>Betula alleghaniensis</i> Britton	<i>Cantharis tuberculata</i> , <i>Rhagonycha imbecillis</i>
<i>Betula celtiberica</i> Rothman & Vasc.	<i>Rhagonycha opaca</i>
<i>Betula populifolia</i> Marshall	<i>Atalantycha bilineata</i>
<i>Corylus cornuta</i> Marshall	<i>Dichelotarsus cinctipennis</i> , <i>D.</i> sp., <i>Rhagonycha carolina</i> , <i>Silis percomis</i>
Boraginaceae	
<i>Cordia</i> sp.	<i>Silis arnetti</i>

Plantas huéspedes	Especies de Cantharidae
Bromeliaceae	
<i>Vriesea</i> sp.	<i>Chauliognathus tripartitus</i>
Convolvulaceae	
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	<i>Chauliognathus scriptus</i>
Cornaceae	
<i>Cornus alternifolia</i> L. f.	<i>Podabrus rugosulus, Rhaxonycha carolina</i>
<i>Cornus amomum</i> Mill. subsp. <i>obliqua</i> (Raf.) J.S. Wilson	<i>Rhaxonycha bilobata, R. carolina</i>
<i>Cornus canadensis</i> L.	<i>Cantharis</i> sp.
<i>Cornus florida</i> L.	<i>Podabrus</i> spp.
<i>Cornus kousa</i> Bürger ex Hance	<i>Chauliognathus marginatus</i>
<i>Cornus racemosa</i> Lam.	<i>Podabrus tomentosus, Rhagonycha dichrous</i>
<i>Cornus sericea</i> L.	<i>Cantharis tuberculata, Pacificanthia rotundicollis, Rhagonycha recta</i>
<i>Cornus</i> spp.	<i>Malthinus mutabilis</i>
Cupressaceae	
<i>Cryptomeria japonica</i> (Thunb. ex L. f.) D. Don	<i>Malthinus mucoreus</i>
<i>Thuja occidentalis</i> L.	<i>Dichelotarsus puberulus, Podabrus piniphilus, Rhagonycha fraxini</i>
Cyperaceae	
<i>Carex projecta</i> Mack.	<i>Cantharis rufa</i>
<i>Carex</i> sp.	<i>Cantharis tuberculata, Rhagonycha recta</i>
<i>Scirpus</i> sp.	<i>Rhagonycha nanula, R. recta, R. tantilla</i>
Ericaceae	
<i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench	<i>Rhagonycha recta</i>
<i>Empetrum</i> sp.	<i>Podabrus obscuripes</i>
<i>Erica multiflora</i> L.	<i>Malthinus scapularis</i>
<i>Kalmia polifolia</i> Wangenh.	<i>Podabrus intrusus</i>
<i>Kalmia</i> sp.	<i>Rhagonycha greeni, R. recta, R. scitulus</i>
<i>Ledum groenlandicum</i> Oeder	<i>Rhagonycha recta</i>
<i>Rhododendron</i> sp.	<i>Stenothemus hajeki</i>
<i>Vaccinium</i> sp.	<i>Rhagonycha greeni</i>
Escalloniaceae	
<i>Escallonia</i> sp.	<i>Chauliognathus</i> sp.
Euphorbiaceae	
<i>Croton floribundus</i> Spreng.	<i>Chauliognathus fallax</i>

Plantas huésped	Especies de Cantharidae
Cont. Euphorbiaceae	
<i>Croton fragilis</i> Kunth	<i>Belotus bicolor</i> , <i>Discodon</i> sp.
<i>Croton macrobothrys</i> Baill.	<i>Chauliognathus flavipes</i>
<i>Croton micans</i> Müll. Arg.	<i>Tytthonyx martiniquiensis</i>
<i>Croton</i> spp.	<i>Chauliognathus</i> sp., <i>Silis otongae</i>
<i>Euphorbia regis-jubae</i> Webb & Berthel.	<i>Malthinus bandamensis</i> , <i>M. depauperatus</i> , <i>M. nigrescens</i>
<i>Euphorbia</i> spp.	<i>Malthinus mutabilis</i>
<i>Hippomane mancinella</i> L.	<i>Tytthonyx martiniquiensis</i>
Fabaceae	
<i>Ceratonia siliqua</i> L.	<i>Malthinus scapularis</i>
<i>Cytisus filipes</i> Webb & Berthel.	<i>Malthinus mutabilis</i>
<i>Cytisus supranubius</i> (L. f.) Kuntze	<i>Malthinus minimus</i>
<i>Cytisus</i> sp.	<i>Malthinus mutabilis</i>
<i>Desmodium canadense</i> (L.) DC.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Medicago sativa</i> L.	<i>Cantharis alticola</i> , <i>C. transmarina scopae</i> , <i>Podabrus tomentosus</i>
<i>Melilotus</i> sp.	<i>Podabrus tomentosus</i>
<i>Prosopis</i> sp.	<i>Chauliognathus lecontei</i> , <i>Ch. lewisi</i> , <i>Ch. lewisi</i> subp. <i>vittatus</i> , <i>Ch. obscurus</i> , <i>Ch. profundus</i>
<i>Trifolium hybridum</i> L.	<i>Cantharis rufa</i>
<i>Trifolium pratense</i> L.	<i>Podabrus tomentosus</i>
<i>Vicia cracca</i> L.	<i>Polemius laticornis</i>
Fagaceae	
<i>Fagus crenata</i> Blume	<i>Malthodes</i> sp.
<i>Fagus grandifolia</i> Ehrh.	<i>Podabrus modestus</i> , <i>Rhagonycha recta</i> , <i>Silis percomis</i>
<i>Quercus alba</i> L.	<i>Rhagonycha nigrohumeralis</i>
<i>Quercus garryana</i> Douglas ex Hook.	<i>Cultellunguis americana</i>
<i>Quercus rubra</i> L.	<i>Cantharis rufa</i> , <i>Dichelotarsus cinctipennis</i> , <i>Malthodes similis</i> , <i>Rhagonycha excavata</i> , <i>R. greeni</i> , <i>R. hesperica</i> , <i>R. proxima</i> , <i>R. scitulus</i> , <i>R. vilis</i> , <i>Rhagonycha bilobata</i> , <i>Silis percomis</i> , <i>S. spathulata</i>
<i>Quercus</i> sp.	<i>Malthinus frontalis</i> , <i>Pacificanthia rotundicollis</i> , <i>Podabrus brunnicollis</i> , <i>Polemius repandus</i> , <i>Rhagonycha lineola</i> , <i>R. parvicollis</i> , <i>Stenothemus hajeki</i>
<i>Ranunculus acris</i> L.	<i>Cantharis rufa</i> , <i>Rhagonycha recta</i>
Grossulariaceae	
<i>Ribes lacustre</i> (Pers.) Poir.	<i>Cantharis tuberculata</i>
Heliotropiaceae	
<i>Heliotropium gnaphalodes</i> L.	<i>Tytthonyx martiniquiensis</i>

Plantas huéspedes	Especies de Cantharidae
Hypericaceae	
<i>Hypericum canariense</i> L.	<i>Malthinus croceicollis</i> , <i>M. nigrescens</i>
<i>Hypericum</i> sp.	<i>Malthinus mutabilis</i>
Juglandaceae	
<i>Juglans cinerea</i> L.	<i>Cantharis rufa</i>
Juncaceae	
<i>Juncus</i> sp.	<i>Polemium repandum</i> , <i>Rhagonycha nanula</i>
Jugladaceae	
<i>Carya</i> sp.	<i>Podabrus brunnicollis</i> , <i>Polemium repandum</i>
Lamiaceae	
<i>Agastache foeniculum</i> (Pursh) Kuntze	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Lycopus americanus</i> Muhl. ex W.P.C. Barton	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Mentha arvensis</i> L.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Mentha</i> sp.	<i>Rhagonycha fulva</i>
<i>Monarda fistulosa</i> L.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Nepeta cataria</i> L.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Pycnanthemum virginianum</i> (L.) B.L. Rob. & Fernald	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
Lauraceae	
<i>Laurus nobilis</i> L.	<i>Malthinus israelsoni</i>
<i>Sassafras albidum</i> (Nutt.) Nees	<i>Atalantycha bilineata</i>
Loranthaceae	
<i>Struthanthus polyrrhizus</i> Mart.	<i>Chauliognathus flavipes</i>
Lythraceae	
<i>Lythrum salicaria</i> L.	<i>Rhagonycha angulata</i>
Malvaceae	
<i>Gossypium hirsutum</i> L.	<i>Tytthonyx cubans</i>
<i>Heritiera actinophylla</i> (F.M. Bailey) Kosterm.	Cantharidae sp.
<i>Luehea divaricata</i> Mart.	<i>Chauliognathus fallax</i>
<i>Luehea seemanii</i> Triana & Planch.	Cantharidae sp.
<i>Tilia americana</i> L.	<i>Dichelotarsus cinctipennis</i> , <i>Rhagonycha scitulus</i> , <i>R. vilis</i> , <i>R. bilobata</i>
<i>Tilia</i> sp.	<i>Cantharis livida</i>

Plantas huéspedes	Especies de Cantharidae
Melastomataceae	
<i>Miconia robinsoniana</i> Cogn.	<i>Caccodes oceaniae</i>
<i>Miconia</i> spp.	<i>Plectonotum zanjarajunoense</i>
<i>Monochaetum pauciflorum</i> Triana	<i>Plectonotum macarense</i>
Myrtaceae	
<i>Angophora hispida</i> (Sm.) Blaxell	<i>Chauliognathus nobiliatus</i>
<i>Angophora woodsiana</i> F. M. Bailey	<i>Chauliognathus nobiliatus</i>
<i>Eucalyptus sieberi</i> L.A.S. Johnson	<i>Chauliognathus pulchellus</i>
<i>Eucalyptus</i> sp.	<i>Chauliognathus expansus</i> , <i>Ch. fallax</i> , <i>Ch. flavipes</i> , <i>Ch. lugubris</i> , <i>Ch. sp.</i>
<i>Kunzea ericoides</i> Thompson, J.	<i>Chauliognathus pulchellus</i>
<i>Leptospermum morrisonii</i> Joy Thomps.	<i>Chauliognathus pulchellus</i>
<i>Leptospermum polygalifolium</i> Salisb.	<i>Chauliognathus pulchellus*</i>
<i>Myrceugenia campestris</i> (DC.) D. Legrand & Kausel	<i>Chauliognathus flavipes</i>
Nelumbonaceae	
<i>Nelumbo lutea</i> Willd.	<i>Chauliognathus marginatus*</i> , <i>Ch. pennsylvanicus*</i>
Oleaceae	
<i>Fraxinus americana</i> L.	<i>Rhaxonycha carolina</i>
Pinaceae	
<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill.	<i>Cantharis rufa</i> , <i>Dichelotarsus laevicollis</i> , <i>D. puberulus</i> , <i>D. punctatus</i> , <i>D. simplex</i> D. sp., <i>Malthodes fragilis</i> , <i>M. niger</i> , <i>Podabrus diadema</i> , <i>P. modestus</i> , <i>P. planulus</i> , <i>P. rugosulus</i> , <i>Rhagonycha fraxini</i> , <i>Silis percomis</i>
<i>Abies firma</i> Siebold & Zucc.	<i>Malthodes</i> sp.
<i>Abies lasiocarpa</i> (Hook.) Nutt.	<i>Dichelotarsus extremus</i> , <i>Malthodes canadensis</i>
<i>Larix laricina</i> (Du Roi) K. Koch	<i>Dichelotarsus flavimanus</i> , <i>D. laevicollis</i> , <i>D. puberulus</i> , <i>D. punctatus</i> , <i>D. puncticollis</i> , <i>Podabrus diadema</i> , <i>P. frosti</i> , <i>P. piniphilus</i> , <i>Rhagonycha fraxini</i> , <i>R. recta</i>
<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst.	<i>Cantharis tristis</i>
<i>Picea engelmannii</i> Parry ex Engelm.	<i>Dichelotarsus extremus</i> <i>Silis difficilis</i>
<i>Picea glauca</i> (Moench) Voss	<i>Cantharis rufa</i> , <i>C. sp.</i> , <i>Podabrus sp.</i> , <i>Rhagonycha recta</i>
<i>Picea mariana</i> (Mill.) Britton, Sterns & Poggenb.	<i>Dichelotarsus laevicollis</i> , <i>D. puberulus</i> , <i>D. puncticollis</i> , <i>Malthodes fragilis</i> , <i>Pacificanthia curtisi</i> , <i>Podabrus longicornis</i> , <i>P. piniphilus</i> , <i>P. sp.</i> , <i>Rhagonycha mandibularis</i>
<i>Picea rubens</i> Sarg.	<i>Malthodes fragilis</i> , <i>Rhagonycha fraxini</i>
<i>Picea sitchensis</i> (Bong.) Carrière	<i>Podabrus lygarius</i>
<i>Pinus banksiana</i> Lamb.	<i>Dichelotarsus laevicollis</i> , <i>D. puncticollis</i> , <i>Podabrus intrusus</i> , <i>P. longicornis</i> , <i>Rhagonycha fraxini</i> , <i>R. mandibularis</i> , <i>R. mollis</i> , <i>R. recta</i> , <i>R. sylvatica</i> , <i>R. vilis</i> , <i>Silis percomis</i>
<i>Pinus contorta</i> Douglas ex Loudon	<i>Dichelotarsus extremus</i> , <i>Silis difficilis</i>

Plantas huéspedes	Especies de Cantharidae
Cont. Pinaceae	
<i>Pinus contorta</i> Douglas ex Loudon var. <i>latifolia</i> Engelm.	<i>Podabrus</i> sp.
<i>Pinus ponderosa</i> P. Lawson & C. Lawson	<i>Malthodes canadensis</i> , <i>M. intricatus</i>
<i>Pinus resinosa</i> Torr.	<i>Atalantycha bilineata</i> , <i>A. neglecta</i> , <i>Ditemnus latilobus</i> , <i>Rhagonycha oriflava</i> , <i>R. recta</i>
<i>Pinus</i> sp.	<i>Rhagonycha angulata</i> , <i>Stenothemus hajeki</i>
<i>Pinus strobus</i> L.	<i>Dichelotarsus cinctipennis</i> , <i>Polemius laticornis</i> , <i>Rhagonycha excavata</i> , <i>R. sylvatica</i> , <i>R. vilis</i>
<i>Pinus virginiana</i> Mill.	<i>Rhagonycha parvicollis</i>
<i>Tsuga canadensis</i> (L.) Carrière	<i>Podabrus diadema</i> , <i>Rhagonycha imbecillis</i>
Pittosporaceae	
<i>Bursaria spinosa</i> Cav.	<i>Chauliognathus nobiliatus</i> *
Platanaceae	
<i>Platanus wrightii</i> S. Watson	<i>Chauliognathus lecontei</i> , <i>Ch. lewisi</i> subsp. <i>vittatus</i> , <i>Ch. obscurus</i> , <i>Ch. profundus</i>
Poaceae	
<i>Arundo donax</i> L.	<i>Rhagonycha hesperica</i>
<i>Chusquea</i> spp.	<i>Silis elongatipennis</i>
<i>Oryza sativa</i> L.	<i>Chauliognathus fallax</i>
<i>Pleiblastus linearis</i> (Hack.) Nakai	<i>Trypherus makiharai</i>
<i>Poa</i> sp.	<i>Cantharis aneba</i> , <i>Ditemnus bidentatus</i> , <i>Rhagonycha carolina</i>
<i>Triticum aestivum</i> L.	Cantharidae sp.
Polygonaceae	
<i>Coccoloba floribunda</i> (Benth.) Lindau	<i>Chauliognathus distinguendus</i>
<i>Fallopia scandens</i> (L.) Holub	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Polygonum hydropiperoides</i> Michx.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Polygonum pensylvanicum</i> L.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Polygonum</i> sp.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
Ranunculaceae	
<i>Caltha palustris</i> L.	Cantharidae sp.
<i>Ranunculus acris</i> L.	<i>Cantharis rufa</i> , <i>Rhagonycha erecta</i>
Rhamnaceae	
<i>Ceanothus americanus</i> L.	<i>Rhagonycha scitulus</i>
<i>Ceanothus cuneatus</i> (Hook.) Nutt.	<i>Malthodes orovillensis</i>
<i>Frangula alnus</i> Mill.	<i>Rhagonycha hesperica</i>
Rosaceae	
<i>Aronia melanocarpa</i> (Michx.) Elliott	<i>Rhagonycha fraxini</i> , <i>R. carolina</i>

Plantas huésped	Especies de Cantharidae
Cont. Rosaceae	
<i>Comarum palustre</i> L.	<i>Rhagonycha nanula</i> , <i>R. recta</i>
<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	<i>Rhagonycha opaca</i>
<i>Crataegus</i> sp.	<i>Cantharis rufa</i> , <i>Podabrus rugosulus</i> , <i>Rhagonycha proxima</i>
<i>Filipendula rubra</i> (Hill.) B.L. Rob.	<i>Chauliognathus marginatus</i>
<i>Physocarpus opulifolius</i> (L.) Maxim.	<i>Dichelotarsus cinctipennis</i> , <i>Podabrus tricoloratus</i> , <i>Rhagonycha recta</i> , <i>Rhaxonycha bilobata</i> , <i>R. carolina</i>
<i>Prunus avium</i> (L.) L.	<i>Rhagonycha hesperica</i>
<i>Prunus pensylvanica</i> L. f.	<i>Atalantycha neglecta</i> , <i>Dichelotarsus probus</i> , <i>Podabrus modestus</i> , <i>P. planulus</i> , <i>Rhaxonycha carolina</i>
<i>Prunus</i> sp.	<i>Malthinus ciraliensis</i> , <i>Rhagonycha sylvatica</i>
<i>Prunus virginiana</i> L.	<i>Atalantycha neglecta</i> , <i>Cantharis rufa</i> , <i>Dichelotarsus</i> sp., <i>Malthodes fragilis</i> , <i>Rhagonycha fraxini</i> , <i>Silis percomis</i> , <i>S. spathulata</i>
<i>Rosa acicularis</i> Lindl.	<i>Podabrus piniphilus</i>
<i>Rosa rugosa</i> Thunb.	<i>Cantharis livida</i>
<i>Rubus idaeus</i> L.	<i>Podabrus frosti</i> , <i>P. tomentosus</i>
<i>Rubus</i> sp.	<i>Rhagonycha fulva</i> , <i>R. iberica</i>
<i>Sorbus americana</i> Marshall	<i>Podabrus planulus</i>
<i>Spiraea alba</i> Du Roi	<i>Rhagonycha septentrionis</i>
<i>Spiraea latifolia</i> (Aiton) Borkh.	<i>Cantharis rufa</i> , <i>Rhagonycha fulva</i> , <i>Rhaxonycha carolina</i>
Rubiaceae	
<i>Galium</i> sp.	<i>Rhagonycha recta</i>
<i>Plocama pendula</i> Aiton	<i>Malthinus mutabilis</i>
Rutaceae	
<i>Citrus</i> sp.	<i>Chauliognathus fallax</i>
Salicaceae	
<i>Populus balsamifera</i> L.	<i>Rhagonycha mollis</i>
<i>Populus</i> sp.	<i>Malthodes parvulus</i>
<i>Populus tremuloides</i> Michx.	<i>Dichelotarsus cinctipennis</i> , <i>Pacificanthia rotundicollis</i> , <i>Rhaxonycha bilobata</i>
<i>Salix alba</i> L.	<i>Malthodes dispar</i>
<i>Salix babylonica</i> L.	<i>Rhagonycha iberica</i>
<i>Salix fragilis</i> L.	<i>Malthodes dispar</i>
<i>Salix lucida</i> Muhl.	<i>Rhagonycha oriflava</i>
<i>Salix</i> sp.	<i>Atalantycha bilineata</i> , <i>Cantharis tuberculata</i> , <i>Dichelotarsus perplexus</i> , <i>D. punctatus</i> , <i>Podabrus diadema</i> , <i>P. gracilis</i> , <i>P. modestus</i> , <i>P. rugosulus</i> , <i>P. tricoloratus</i> , <i>R. hesperica</i> , <i>R. iberica</i> , <i>R. proxima</i> , <i>R. recta</i> , <i>R. tantilla</i> , <i>R. umbrina</i> , <i>Rhaxonycha carolina</i> , <i>Silis percomis</i>
Santalaceae	
<i>Comandra umbellata</i> (L.) Nutt.	<i>Atalantycha bilineata</i>

Plantas huéspedes	Especies de Cantharidae
Sapindaceae	
<i>Acer circinatum</i> Pursh.	<i>Podabrus lygarius</i>
<i>Acer pensylvanicum</i> L.	<i>Dichelotarsus</i> sp., <i>Silis percomis</i>
<i>Acer saccharum</i> Marshall	<i>Rhagonycha mollis</i> , <i>Silis percomis</i>
<i>Acer spicatum</i> Lam.	<i>Dichelotarsus</i> sp.
Scrophulariaceae	
<i>Buddleja davidii</i> Franch.	<i>Chauliognathus fallax</i>
Sparganiaceae	
<i>Sphagnum</i> sp.	<i>Podabrus intrusus</i> , <i>P. modestus</i>
Tamaricaceae	
<i>Tamarix canariensis</i> Willd.	<i>Malthinus nigrescens</i>
Ulmaceae	
<i>Ulmus americana</i> L.	<i>Dichelotarsus cinctipennis</i> , <i>Podabrus tricostatus</i> , <i>Rhagonycha imbecillis</i> , <i>Rhaxonycha carolina</i>
Urticaceae	
<i>Urtica dioica</i> L.	<i>Cantharis lívida</i> , <i>Rhagonycha fulva</i>
Verbenaceae	
<i>Verbena hastata</i> L.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
<i>Verbena stricta</i> Vent.	<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>
Vitaceae	
<i>Parthenocissus</i> sp.	<i>Rhagonycha angulata</i>
<i>Vitis riparia</i> Michx.	<i>Podabrus brunnicollis</i>
Vochysiaceae	
<i>Vochysia divergens</i> Pohl	Cantharidae sp.
Zygophyllaceae	
<i>Larrea</i> sp.	<i>Chauliognathus lewisi</i>

II | Patrones de diversidad de Cantharidae (Coleoptera) del bosque tropical caducifolio mexicano

Capítulo 3. Variación temporal en la diversidad de Cantharidae (Coleoptera), en siete ensambles de bosque tropical caducifolio en México

(Artículo de requisito)

Cisteil Xinum Pérez Hernández¹* and Santiago Zaragoza Caballero¹

¹ Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria, Mexico City 04510, Mexico

*Corresponding author: cxinum@gmail.com, C. X. Pérez Hernández

Cita: Pérez-Hernández, C. X. y S. Zaragoza-Caballero. 2016. Temporal variation in the diversity of Cantharidae (Coleoptera), in seven assemblages in tropical dry forest in Mexico. *Tropical Conservation Science* 9(1): 439-464.

Research Article

Temporal variation in the diversity of Cantharidae (Coleoptera), in seven assemblages in tropical dry forest in Mexico

Cisteil Xinum Pérez Hernández^{1*} and Santiago Zaragoza Caballero¹

1 Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria, Mexico City 04510, Mexico

*Corresponding author: cxinum@gmail.com, C. X. Pérez Hernández

Abstract

One aspect of cantharids that has received little attention is the analysis of temporal diversity patterns. For an approximation to this aspect, temporal variation in richness, abundance and temporal turnover in monthly species composition were analyzed for seven assemblages of Cantharidae associated to the Tropical Dry Forest (TDF), in Mexico. A search was also made for processes associated. High species richness and abundance for the rain season, high dissimilarity among the months of the inter-seasonal period, and common patterns of diversity in the assemblages, regardless of the species they included, were expected. The seven assemblages clearly displayed a seasonal pattern of abundance associated with the rain season, but the total expression of seasonality in each assemblage was determined by asynchronous emergence of genera and species, in addition to high temporal turnover in species composition. With few exceptions, abundance, richness and temporal turnover showed statistically significant correlation with variation in precipitation; temperature had apparently little or no influence. The results suggest that adult emergence could be determined by host plant phenology and, indirectly, by abiotic factors such as precipitation. The importance of conducting more comprehensive studies to provide accurate evidence to characterize temporal patterns of diversity in TDF insect assemblages and associated processes, not just indicating the presence-absence of species at given times and places is emphasized.

Key words. Soldier beetles, Insecta, phenology, temporal turnover.

Resumen

Uno de los aspectos de Cantharidae que ha recibido poca atención es el análisis de sus patrones temporales de diversidad. Como una aproximación al tema, en este trabajo se analizó la variación temporal de la riqueza, abundancia y disimilitud en la composición de especies, dentro de siete ensambles de cantáridos asociados a bosque tropical caducifolio (BTC) en México, y procesos relacionados. Se esperaban altos valores de riqueza y abundancia durante la temporada de lluvias, una alta disimilitud en los meses del periodo interestacional, así como patrones similares entre los ensambles, independientemente de las especies que los componen. Los ensambles mostraron un patrón estacional de abundancia claramente asociado a la temporada de lluvias, pero la expresión total de la estacionalidad de cada uno estuvo determinada por la emergencia asincrónica de géneros y especies y por la alta disimilitud en la composición temporal de especies. Con algunas excepciones, la abundancia, riqueza y disimilitud temporal, tuvieron una relación significativa con la variación mensual de la precipitación; la temperatura tiene poca o ninguna influencia. Es posible que la emergencia de los adultos de cantáridos esté determinada por la fenología de sus plantas huéspedes e indirectamente por factores abióticos como la precipitación. Sin embargo, son necesarios estudios más integrales que provean evidencia robusta para caracterizar los patrones temporales de la diversidad de insectos en el BTC y los procesos implicados, que no sólo señalen la presencia-ausencia de las especies en ciertos lugares y momentos.

Palabras clave: cantáridos, Insecta, fenología, variación temporal.

Received: 8 January 2016; **Accepted** 18 February 2016; **Published:** 28 March 2016

Copyright: Cisteil Xinum Pérez Hernández and Santiago Zaragoza Caballero. This is an open access paper. We use the Creative Commons Attribution 4.0 license <http://creativecommons.org/licenses/by/3.0/us/>. The license permits any user to download, print out, extract, archive, and distribute the article, so long as appropriate credit is given to the authors and source of the work. The license ensures that the published article will be as widely available as possible and that your article can be included in any scientific archive. Open Access authors retain the copyrights of their papers. Open access is a property of individual works, not necessarily journals or publishers.

Cite this paper as: Pérez Hernández, C. X. and Zaragoza Caballero, S. 2016. Temporal variation in the diversity of Cantharidae (Coleoptera), in seven assemblages in tropical dry forest in Mexico. *Tropical Conservation Science* Vol. 9 (1): 439-464. Available online: www.tropicalconservationscience.org

Disclosure: Neither Tropical Conservation Science (TCS) or the reviewers participating in the peer review process have an editorial influence or control over the content that is produced by the authors that publish in TCS.

Introduction

Cantharidae (Coleoptera), is the most diverse family of soft-bodied elateroids, with five subfamilies, nine tribes, approximately 150 genera and close to 5,700 species, which are found world-wide (except for the Antarctic region), in a great variety of habitats [1-3]. 223 Cantharidae species have been recorded in Mexico, representing 15-25% of the total estimated richness of the country [4]. This biological group also has high and complex morphological, taxonomic, ecological and evolutionary diversity [5].

One of the aspects of cantharids that has received little attention is the analysis of their temporal diversity patterns. Until now, there had been no studies analyzing this in detail, although several authors had recognized that some genera and species of the family could emerge at any time or at very specific times of the year, in spring or summer, usually in synchrony with seasonality [6, 7, 8]. This information is commonly obtained from labels of specimens found in collections [e.g. 9, 10], and is of no use in pinpointing how the cantharid species in the same assemblage appear through time and/or which processes are associated to phenology, leaving a significant information gap in the study of this family.

There are few studies that focus on patterns of temporal variation of insect diversity [e.g. 11-14], in comparison to those that evaluate spatial diversity patterns. One of the reasons to explain this difference is that, in general, a wide variety of collecting methods are used, or sampling is not systematic. This makes reliable comparison between assemblages impossible; moreover, sometimes communities are not even considered to change throughout time and space, and the study of temporal patterns is automatically discarded [12, 15].

Considering this, in the absence of accurate information as a starting point, it is difficult to distinguish temporal changes in biodiversity or the factors that modulated them [15]. However, when reliable data are available, the evaluation of temporal replacement of species can be accomplished through the most common ways of exploring biodiversity, like measurement of beta diversity [16].

Depending on the time scale of the study, it is also possible to analyze how seasonal and annual events, along with other cyclical phenomena, influence the expression of species richness and relative abundance. For example, monthly variation of precipitation and temperature has proven to be important for the emergence and synchronization of seasonal insect activity; temperature can be particularly decisive in the emergence of insects, determining both development rates and periods of reproductive activity [12].

These aspects can be more relevant in seasonal ecosystems, because the variation of certain environmental factors also determines availability of food resources and/or microhabitats for insects. An evident case for this phenomenon takes place at the Tropical Dry Forest (TDF), in which the annual gradient of temperature and precipitation is pronounced and clearly defines both the rain and dry seasons. The life cycles of TDF insects have adjusted according to these seasonal changes.

In the TDF, change in leaf coverage between both seasons is drastic, while the phenology of plants varies according to the seasonal gradient and the stratum or family concerned [see 17]. In insects, it has been observed that seasonal peaks of abundance and richness occur in the wet season, with the most leaf coverage, or in synchrony with flowering and/or fructification of a particular group of plants [e.g. 18-20].

Although this temporal pattern of TDF insects is widely known, most studies do not exhaustively evaluate events of species substitution within the same assemblage over time, or even associate them with seasonality. However, this type of evaluation would allow the analysis of how the entomofauna responds to the adversity of seasonality, to evaluate responses to spatial and temporal elements and to the limitation of resources, as well as to scrutinize behaviors facing the complexity of the environment in which it is immersed [*sensu* 21].

The purpose of this work was to analyze the temporal variation in richness and abundance of seven assemblages of Cantharidae associated to TDF on the Mexican Pacific Slope, as well as to search for temporal patterns in diversity and the processes associated. Considering pairs of sampled months, the temporal replacement within species composition (beta diversity) from one month to the next was also analyzed for each assemblage, along with its relationship with temporal variation in precipitation and temperature at each locality.

From the perspectives described above, it is possible to observe: the highest number of species (in the adult stage) interacting at a single point in time (species richness); how stable the species assemblages are in time in terms of quantity and quality (beta diversity), and how changes in diversity are related with the monthly variation of temperature and rainfall in TDF assemblages. Since seasonality is noticeable and adult cantharids live for only a few weeks –commonly during the wet season [10]– high values of species richness for the rain season and high dissimilarity in monthly species composition (temporal beta diversity) between the months of the inter-seasonal period were expected, as well as common patterns of diversity in the seven assemblages, regardless of the species they included.

Analysis of temporal patterns of Cantharidae from Mexican TDF and possible causes does not only mean progress in the study of cantharids, but also allow to understand the TDF insect patterns. The study of temporal variation of diversity and associated processes is key to recognizing dynamics in that ecosystem, as well as establishing strategies for its conservation and restoration

[15]. Due to its nature, the TDF may be highly susceptible and unable to endure the impacts of climate change or human activity [22, 23].

Methods

Study areas and sampling design. The cantharids utilized in this study were collected from seven localities within in the TDF along the Mexican Pacific Slope (Fig. 1). Each locality was sampled at different times from 1995 to 2009, as part of the long term project “*Los insectos del bosque seco*” (or “Dry forest insects”) [24], whose main purpose was to make an inventory of the Mexican TDF entomofauna and to roughly analyze phenological patterns.

The localities Santiago Dominguillo, Sierra de Huautla and San Buenaventura were the first ones visited; they were sampled monthly during a year. The other localities were sampled from seven to eight months, due to adjustments in insect collection dynamics according to the seasonality displayed by cantharids in the first sampled assemblages (Appendix 6), but always included both rain and dry seasons.

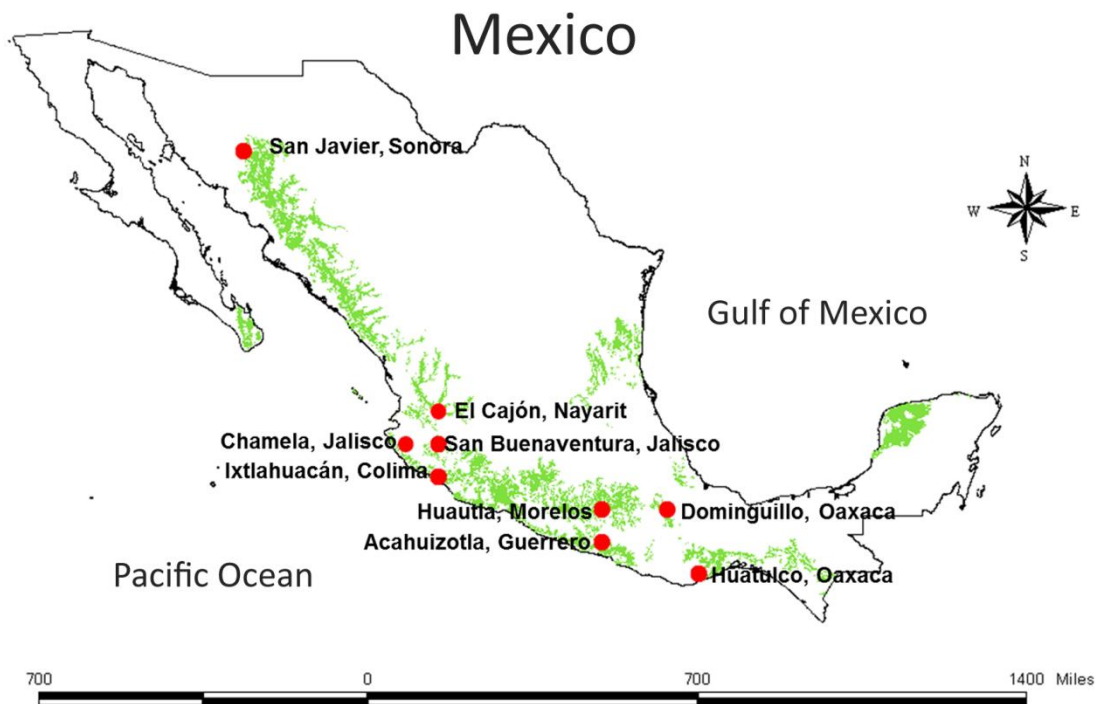


Fig. 1. Localities with Tropical Dry Forest (TDF) from which Cantharidae (Coleoptera) were collected for this study. Green areas represent Mexican TDF according to [25].

In each locality field work was performed: a) by two people using aerial insect nets and beat sheets, between 9:00 and 15:00 hours (or 10:00 to 16:00 in summer time); b) three Minnesota-type light traps [26] randomly placed at three sites in each locality; and c) six Malaise traps based on the Townes model were placed in each locality [27].

Light traps were equipped with a combination of one mercury-vapor lamp and two 15 watt UV bulbs (one of them unfiltered); this mechanism was placed over a 20-cm-diameter container filled with 70% ethanol. Light sources were installed against a white vertical sheet and were active each month for a five-day period, four hours a day, always with new moon on the third day of sampling. Malaise traps were active during 24 hours on the same days that light traps were active, but at different sites; in Acahuizotla, Guerrero this kind of trap was not used. For information on localities see Appendix 6. More information on trap location is found in Noguera et al. [28, 29], Rodríguez-Vélez et al. [30], and Zaragoza et al. [31, 32].

For each sampling period, monthly precipitation and temperature data were obtained from the Mexican National Meteorological Service, from the meteorological stations closest to each locality (Fig. 2). There is no precipitation and temperature data on Santiago Dominguillo, Oaxaca for the period of sampling, so the correlation analysis between these parameters and richness and abundance of Cantharidae from that locality was excluded.

Data analysis. For the analysis of temporal patterns of TDF diversity of Cantharidae, monthly variation in species richness and species abundance in each assemblage was considered. Because of differences in sampling effort among assemblages, the sample-based rarefaction curves with Past 3.10 software [33] were calculated; this method allows comparison among the seven assemblages at comparable levels of sampling effort [34].

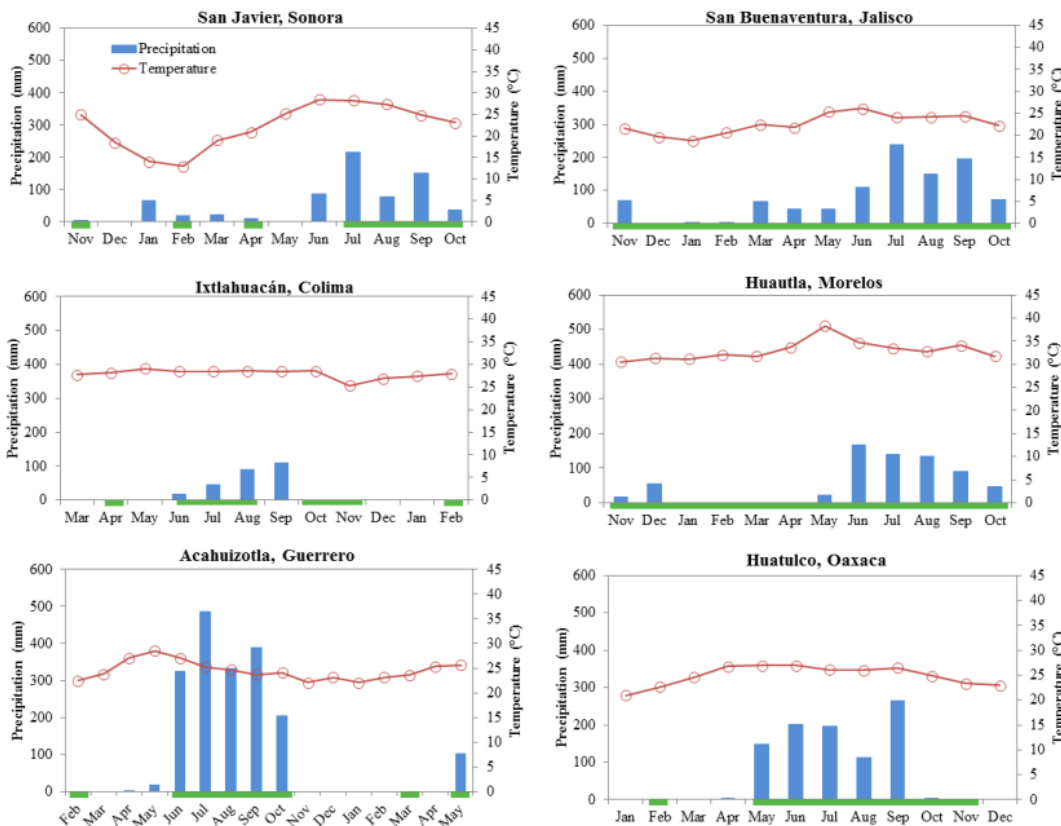


Fig. 2. Monthly variation of precipitation (bars) and temperature (lines) in the six localities with Tropical Dry Forest (TDF) on the Mexican Pacific Slope; data match the specific period of sampling in each locality. A horizontal green bar shows the actual sampling period.

The temporal turnover of TDF cantharid assemblages was analyzed using the proportion of cumulative α diversity, represented by $\alpha\% = (\bar{\alpha}/\alpha) * 100$; where α is the cumulative alpha diversity or the total number of species in the total monthly samples, and $\bar{\alpha}$ is the average number of species per sampling period (i.e. one month) [16, 35]. According to this measure, when $\bar{\alpha}$ equals α , no temporal turnover exists and values of $\alpha\%$ will reach 100%.

We also calculated the dissimilarity in monthly species composition for each assemblage, using the Jaccard dissimilarity index ($1 - \beta_{CC}$, in this work), which only utilizes incidence data, and using the Bray-Curtis dissimilarity index ($1 - \beta_{BC}$, in this work), which also utilizes abundance data. This way of measuring beta diversity roughly describes the rate and magnitude of the changes in assemblage structures, and they can be associated to changes in the environment [36, 37].

To explore processes associated with temporal diversity patterns of Cantharidae, the relationship of monthly variation in temperature and precipitation with species richness and abundance was evaluated through the Pearson correlation coefficient with Past 3.10 software [33]. To evaluate the degree and direction of association between temporal turnover and temporal variation of precipitation and temperature, Mantel tests [37, 38] were conducted using 9999 random permutations of pairwise dissimilarity matrices (incidence and abundance matrices) against absolute pairwise difference in precipitation and temperature with the R package *vegan* [39].

Since both environmental parameters are related with TDF resource availability [40] and had previously been proposed as important elements for the seasonality of Cantharidae [31, 32], in this study high richness and abundance were expected during the rainiest months. Temporal beta diversity was also expected to have been higher in inter-seasonal months, as a result of the variation in resource availability during that period due a higher precipitation and temperature.

Results

71 species and 4063 specimens of Cantharidae were recorded at the seven localities of TDF sampled (Appendix 6, 7). Since the cantharid fauna of the country has been poorly studied, it was difficult to identify all the specimens to species level, so we used morphospecies in all the analyses. Sampled-based rarefaction curves (Fig. 3) demonstrate a similar pattern between San Buenaventura, Huautla, Acahuizotla and Ixtlahuacán despite of differences in sampling effort. The richest assemblages were San Buenaventura and Huautla, and the poorest was Dominguillo, the three assemblages with 12 months of sampling.

As expected, almost all the TDF Cantharidae assemblages displayed greatest abundance and species richness during the rain season (May to November) (Appendix 1). In San Buenaventura and Acahuizotla, the greatest specimen abundance also coincided with the highest precipitation of the year; in San Javier, two peaks of abundance in two distant months were recorded: April and August, during a different time of highest precipitation and temperature; in Huautla, abundance and species richness were concentrated between June and August; while in Dominguillo, where sampling was conducted under the influence of El Niño event, the maximum value of abundance was reached in October, after months of gradually increasing since March.

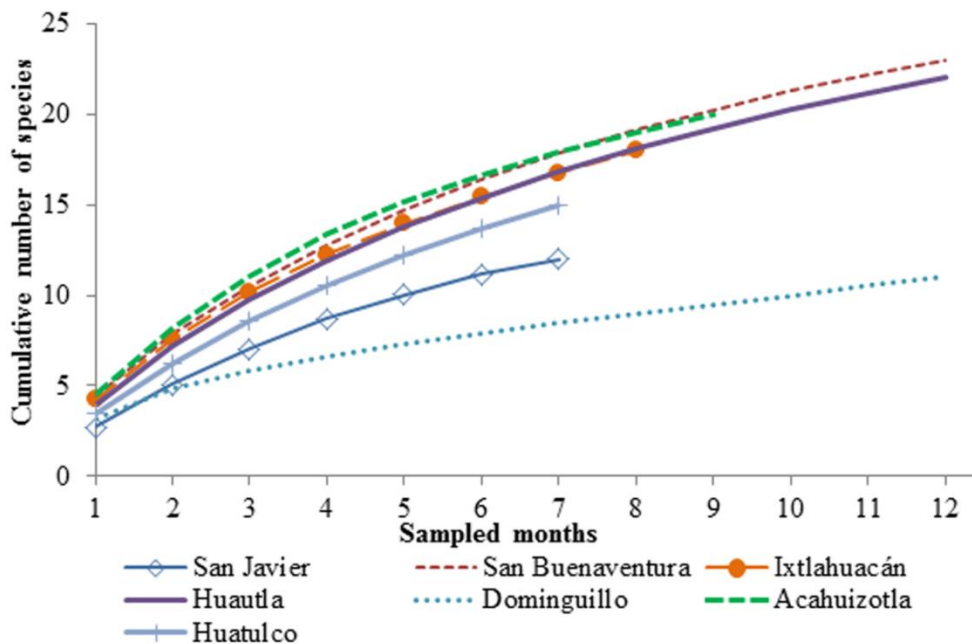


Fig. 3. Sample-based rarefaction curves for seven TDF Cantharidae assemblages.

In general, patterns of monthly richness and abundance coincided in most of the assemblages (Appendix 1), except for Ixtlahuacán and Dominguillo, which showed greatest richness in a different month than that of greatest abundance. Among the assemblages, the most pronounced abundance peaks were for Huautla and San Javier, with 414 and 331 specimens, respectively. The most prominent richness peaks were for Acahuizotla and Huautla, with 15 and 14 species, respectively.

In each assemblage, genera were being replaced by different genera over time, in such a way that only one would be dominant at a certain moment of sampling; then, its abundance would decrease gradually until another genus would replace it as dominant (Appendix 2). In San Buenaventura and Dominguillo, this phenomenon was clearly observed.

Among species, a high variety of temporal patterns were observed (Appendices 3, 7). When combined, these defined the seasonal pattern for the family and genera. Most of the taxa (85% of the species) were only associated with the wettest period of the year; only *Chauliognathus corvinus*, *Ditemnus tricornis* and *D. abdominalis* were exclusively recorded during the dry season (December to April), in one of the assemblages in which they had been collected; another eight species were registered in both seasons.

In each locality, more than 50% of species were recorded one or two times (months) through the sampling period (Appendix 7). In all, 48% of the species were recorded in a single sample during the entire sampling period; 21% in two monthly samples; 17% in three monthly samples, and 6% in four monthly samples; only eight species had more prolonged presence – between five and nine months–. *Belotus ca. bipunctatus* had the most extended presence, with nine monthly records in Dominguillo; *Belotus ca. bicolor* and *Ditemnus fossiger*, from the same assemblage, as well as *D. tricornis*, from San Buenaventura, had eight monthly records. It is interesting to point out that, at the aforementioned sites, the temporal pattern of these four species was quite different from that of other assemblages.

In general, cantharid species present in two or more assemblages showed different temporal patterns in each one, in relation to their monthly incidence and abundance (Appendices 3, 7). It was also observed that congeneric species of conspicuous genera like *Chauliognathus* (Appendix 4) substituted each other over time and displayed the greatest abundance at different times at the same assemblage.

The proportion of cumulative α varied from 19.2 to 34.5, which indicates a high temporal turnover within each assemblage (Table 1). Compositional dissimilarity measured with Jaccard and Bray-Curtis indices was generally greater than 50% across pairs of compared months from the seven assemblages (Appendix 5). As expected, a noticeable increase in temporal turnover during the transition between seasons was observed; this high species replacement remains constant between months of the rain season in all the assemblages. Also, temporal turnover of the seven assemblages showed different patterns, while the most similar were Ixtlahuacán - Huatulco and San Buenaventura - Dominguillo.

With the exception of Huatulco, abundance always had a positive and statistically significant relationship with temporal variation in precipitation (Table 2); temperature, on the other hand, apparently had no influence on cantharid abundance. Species richness seems to have the same response in most of the assemblages, except for San Javier. Unlike abundance, temperature seems to influence this aspect of richness at San Buenaventura.

Dissimilarity in temporal species composition only displayed a significant relationship with the variation of precipitation in San Buenaventura, Huautla, Dominguillo (Jaccard), Ixtlahuacán and Huatulco (Bray-Curtis) (Table 2); variation in temperature seemed to have influence in Ixtlahuacán (Jaccard) and Acahuizotla (both measures of beta). The only assemblages that always maintained a positive and significant relationship between both environmental factors, and all of the diversity parameters included here, were San Buenaventura and Huautla.

Table 1. Temporal diversity of seven assemblages of TDF Cantharidae. Where α : cumulative species richness; $\bar{\alpha}$: average species richness; and $\alpha\%$: proportion of cumulative α represented by average $\bar{\alpha}$ diversity, according to $\alpha\% = (\bar{\alpha} / \alpha) * 100$. When $\bar{\alpha}$ equals α , no temporal turnover must exist and values of $\alpha\%$ will reach 100%.

Assemblage	α	$\bar{\alpha}$	$\alpha\%$
San Javier, Sonora,	12	3.8	31.6
San Buenaventura, Jalisco	23	4.4	19.2
Ixtlahuacán, Colima	18	4.8	26.9
Huautla, Morelos	22	4.3	19.8
Dominguillo, Oaxaca	11	3.8	34.5
Acahuizotla, Guerrero	21	4.5	21.6
Huatulco, Oaxaca	15	3.4	22.8

The seven TDF Cantharidae assemblages displayed a seasonal pattern of abundance associated with the rain season. In other regions of the world, seasonality of most cantharids is a frequent pattern; regardless of the type of vegetation inhabited, emergence periods are short and are also associated to a particular season of the year, generally the warmest [6-10, 41].

In this study, species of genera like *Chauliognathus* were recorded in the same period in which congeneric species from the Nearctic region can usually be found [see 8]. On the contrary, other species were distinctive because of more prolonged permanence in the TDF, suggesting they could be multivoltine and possibly generalists that uses resources available throughout the year. Lack of information about natural history of the genera does not permit more convincing conclusions; however, it is interesting to point out that this pattern has been typically recorded for cantharid species associated with temperate mountain regions [5].

It is noteworthy that the total expression of seasonality in each assemblage of Cantharidae was determined by the asynchronous emergence of genera and species, whose abundance decreased steadily and was slightly overlapping; this can be notice in the high dissimilarity found in temporal species composition. It has been suggested that this pattern could be considered a phenological strategy providing protection for less abundant species, or a strategy of adequate resource distribution and reduction of interspecific competition [6, 8, 12, 42].

In the Mexican TDF, the moment of adult emergence, duration of presence throughout the sampling period, and the temporal distribution of abundance remarkably varied within the same assemblage, even genus level. In San Buenaventura and Domingullo, the way in which genera substituted each other in the short time of the rain season was evident, as well as how only one genus was dominant at a given point of the sampling.

Temporal Cantharidae assemblages were constituted by non-congeneric species and shared few or no species. This demonstrates a taxonomic and ecological richness as high as the species number in the assemblage at any given moment of sampling and a high dissimilarity in temporal species composition. In relation to this, the TDF Cantharidae assemblages may in fact be made of smaller temporal assemblages, as has been previously proposed for other taxonomic groups [18].

Until now, there has been little information on the feeding habits of Cantharidae, but a recent review by Pérez-Hernández (pers. comm.) seems to indicate that the association between cantharids and specific plant species is closer than previously thought. If this is true, adult emergence would be determined by host plant phenology and indirectly by abiotic factors such as precipitation. This pattern was also observed by Miskimen in Colombian dry forest Chauliognathinae: “phenology of *Chauliognathus proteus* was almost perfectly coincident with flowering of host plants” [sensu 5]. In the Mexican TDF we have observed synchrony between emergence of *Chauliognathus* species and the flowering of *Tridax coronopifolia* (Kunth) Hemsl., 1881 (Asteraceae), to mention one example.

Analysis of the TDF flowering plant phenology and direct observations made during the sampling of Cantharidae could provide evidence to support the hypothesis of a close relation between both groups. According to Zaragoza-Caballero (pers. comm.), most cantharids were collected from inflorescences and, according to other studies, most adults generally emerged throughout the flowering period of the majority of plants [43]. It is necessary to conduct more studies to corroborate whether host plant phenology and the diversity of TDF Cantharidae are correlated.

It had been suggested that in the TDF, the seasonality of Coleoptera is related to feeding habits and availability of resources [18]. For example, adult longhorned beetles (Cerambycidae) from the TDF presented a seasonal pattern similar to Cantharidae [29, 31] and have also similar feeding habits to those of adult cantharids [44]; however, Noguera et al., proposed that the seasonality of cerambycids could be associated to larval requirements (decaying wood). The presence of predator

rove beetles (Staphylinidae) in the TDF of Huautla, Morelos, was not particularly associated with one season or another [45], and dung beetle species (Scarabaeidae and Trogidae) from the TDF of Acahuizotla, Guerrero had a temporal pattern of abundance closely related to the rainfall period [46].

Table 2. Relationship between species richness, abundance and temporal turnover of seven TDF Cantharidae (Coleoptera) assemblages and monthly variation of precipitation and temperature. Values and P-values were calculated through Pearson correlation coefficient and Mantel test.

Assemblage	Factor	Abundance	Richness	Incidence dissimilarity	Abundance dissimilarity
San Javier, Sonora	Prec	0.925**	0.595	-0.420	-0.041
	Temp	0.535	0.602	-0.378	0.088
San Buenaventura, Jalisco	Prec	0.807**	0.858**	0.472**	0.345**
	Temp	0.442	0.5742*	0.078	0.035
Ixtlahuacán, Colima	Prec	0.939**	0.757*	0.283	0.497*
	Temp	0.385	0.548	0.326**	0.163
Huautla, Morelos	Prec	0.813**	0.879**	0.544**	0.684**
	Temp	0.135	0.162	0.076	0.013
Acahuizotla, Guerrero	Prec	0.761**	0.786**	-0.091	0.055
	Temp	0.116	0.339	0.553**	0.514**
Huatulco, Oaxaca	Prec	0.548	0.688*	0.351	0.514**
	Temp	0.360	0.471	0.022	0.224

** P< 0.01, *P<0.05

The lack of information on the feeding habits and habitats of the TDF Cantharidae and other species of Coleoptera, makes it difficult to ascertain whether adult emergence depends on guilds, if it is triggered by abiotic factors, or whether both elements act as important factors. This emphasizes the importance of more comprehensive studies that provide accurate evidence to characterize the TDF insect assemblages in detail –not just the presence-absence of species in particular moments and places–.

Even though a positive relationship between cantharid seasonal patterns and variation of precipitation has been corroborated in this work, we are still a long way from understanding how a certain quantity of rainfall can determine the presence or absence of species; not only for Cantharidae, but for most TDF insects. For example, in San Javier some atypical rain was recorded

from January to April, which would have triggered an adult explosive emergence if this factor was indeed a key to the emergence of Cantharidae; however, samplings in February and in April did not get a single specimen of that family.

In the TDF Cantharidae, some species can be found in two or more assemblages, displaying different seasonal patterns in each one: not always emerging in the same month, being present for different periods of time, and having unequal abundance distribution. It is possible that the variation in precipitation and temperature patterns among assemblages could influence the seasonality of these coleopterans and at the same time, these variations could be the result of differences in altitude, latitude and cyclical events such as El Niño Southern Oscillation (ENSO).

In this work, sampling in Dominguillo was conducted during a year in which ENSO was particularly severe (1997-1998); however, as mentioned before, precipitation and temperature data from Dominguillo were not available. Even so, it was evident that from the seven assemblages, the abundance distribution of cantharids in Dominguillo was atypical and was probably a result of the ENSO effects.

To establish implicated processes in spatial and temporal patterns of TDF insect diversity and other tropical ecosystems, it is necessary to evaluate more factors that might influence the structure and functionality of the assemblages. For example, although temperature showed limited influence in temporal variation of TDF diversity of Cantharidae, it may exert influence at shorter time scales, because daily adult activity of diurnal cantharids, and generally in larvae, seems to be determined by temperature variation throughout the day [6, 47-48].

The study of relations between plant species composition and the structure of Cantharidae assemblages is also essential, particularly because of their potential relationship, as it has been mentioned before about spatial patterns of the family [49].

The TDF environmental heterogeneity is a factor that should also be analyzed at great length. It has been observed that assemblages from habitats with more homogeneous environmental parameters show low temporal beta diversity, in spite of the high species richness [16]. In the case of the TDF, temporal environmental heterogeneity is high, mainly because of variation in precipitation throughout the year. The influence of this factor upon the temporal structure of insect assemblages is clear.

Other important factors for the analysis of temporal patterns of the TDF Cantharidae are coexistence between this family and other insects, inter- and intraspecific competition, presence of natural enemies, and other biological interactions, as well as the structure of the complete life cycle [12, 14].

Availability of resources upon which insects feed as a determining factor to seasonality of the TDF insects has practically been forgotten, but whatever speculation there has been leads to important questions.

Finally, it is important to note that seasonal patterns in the Mexican TDF Cantharidae analyzed here corroborate the high ecological diversity previously proposed for the family by Crowson [5], and also reveals the absence of information concerning implicated processes in the seasonality of Coleoptera from the TDF.

Implications for conservation

This work represents a breakthrough in the study of the temporal arrangement of TDF insects, and proves that ecological diversity is higher than suspected; not only because TDF certainly possesses high spatial beta diversity [50], but high temporal beta diversity as well. This gives more relevance to the TDF and could also mean greater susceptibility to climate change and anthropogenic activities. In this study, big differences were found in temporal diversity and turnover between assemblages visited under strong ENSO events (e.g. Dominguillo) and assemblages with more normal climate (e.g. San Buenaventura), which suggest an important effect of climate change on the diversity of Cantharidae. Temporal turnover should be taken into account to assess resilience of natural communities to face climate change [51]. Furthermore, the resistance of insects against TDF adverse seasons may have precisely provided them with greater resilience to those changes. Temporal turnover in species abundances and richness could be critical in ecosystem functioning and deserves more attention [51].

Acknowledgements

Special thanks to F. A. Noguera Martínez, E. Ramírez García and E. González Soriano for their help with fieldwork. We thank C. E. Moreno Ortega, Gabriela Castaño Meneses, José Luis Navarrete Heredia and an anonymous reviewer whose comments influenced the content. Thanks to Sonia Helen Ponce Wainer, Itzel Durán Fuentes, Beatriz Rodríguez Vélez and Alfonso Neri García Aldrete for revising the English version of the manuscript. C. X. Pérez-Hernández thanks the *Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)* and the *Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT)*, for supporting the doctoral project this manuscript is part of. We thank *CONACyT (4751N/993555)*, *Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO AS016)* and *Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica, UNAM (PAPIIT-IN228707-3)*, for financial support for fieldwork.

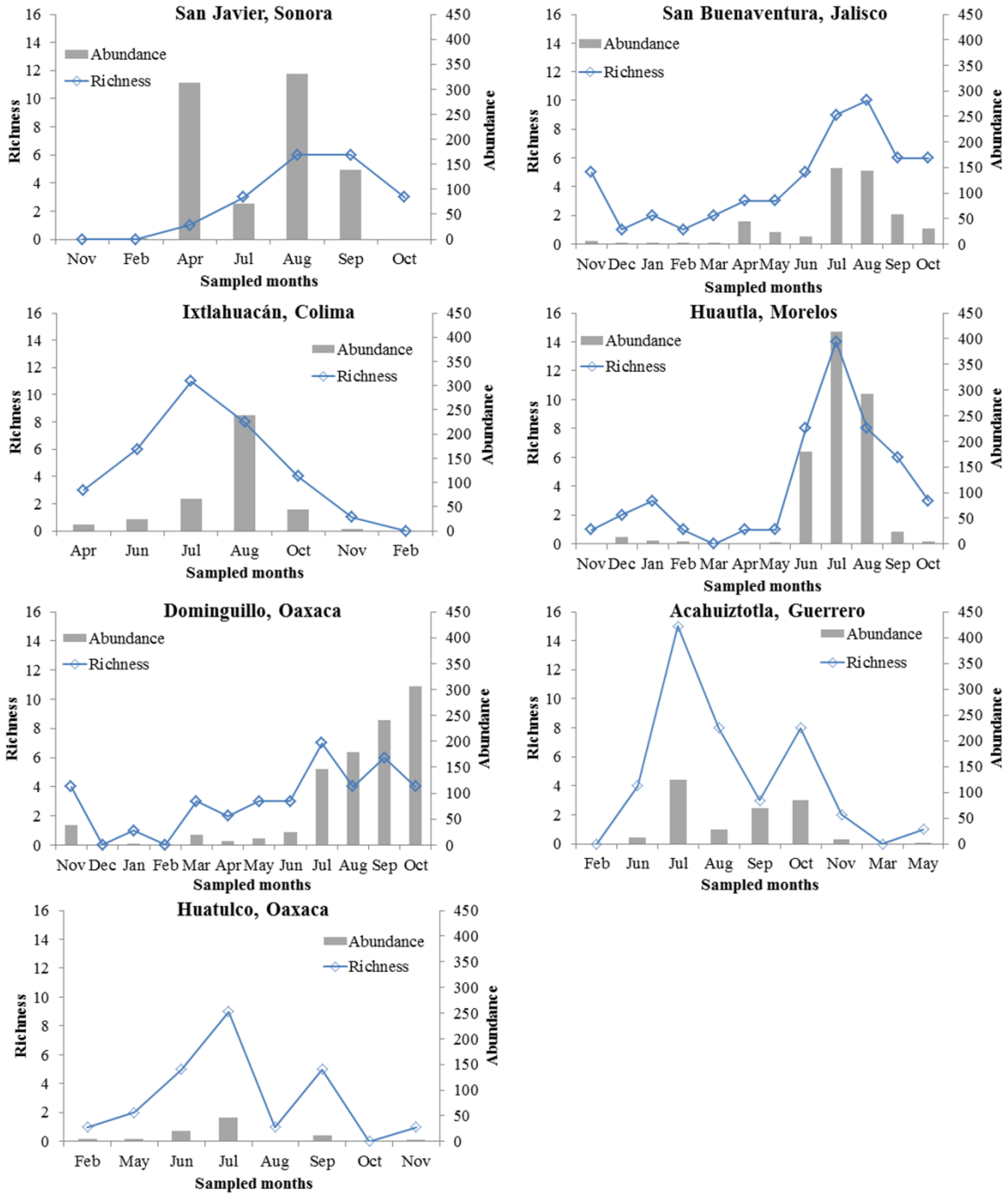
References

- [1] Delkeskamp, K. 1977. Cantharidae. Pars 165, Fasc. 1. Editio Secunda. In: *Coleopterorum Catalogus Supplementa*. Wilcox, J. A. (Ed.), W. Junk. The Hague, 485 pp.
- [2] Brancucci, M. 1981. Morphologie comparée, évolution et systématique des Cantharidae (Insecta: Coleoptera). *Entomologica Basiliensia* 5:215-388.
- [3] Kazantsev, S. and Brancucci, M. 2007. Cantharidae. In: *Catalogue of Palaearctic Coleoptera Vol. 4*. Löbl, I. and Smetana, A. (Eds.), pp. 234-298. Apollo Books, Stenstrup, Denmark.
- [4] Zaragoza-Caballero, S. and Pérez-Hernández, C. X. 2014. Biodiversidad de cantaroideos (Coleoptera: Elateroidea [Cantharidae, Lampyridae, Lycidae, Phengodidae, Telegeusidae]) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85:279-289.
- [5] Crowson, R. A. 1972. A review of the classification of Cantharoidea (Coleoptera), with the definition of two new families Cneoglossidae and Omethidae. *Revista de la Universidad de Madrid* 21:35-77.
- [6] Miskimen, G. W. 1972. Environmental factors affecting soldier beetle distribution and coloration in Columbia. *Biotropica* 4:85-92.
- [7] Gambardella, L. A. and Vaio, E. S. 1978. Estudio morfológico, biológico y cariológico de *Chauliognathus scriptus* (Germ.) (Coleoptera, Cantharidae). *Revista de Biología del Uruguay* 4:69-86.

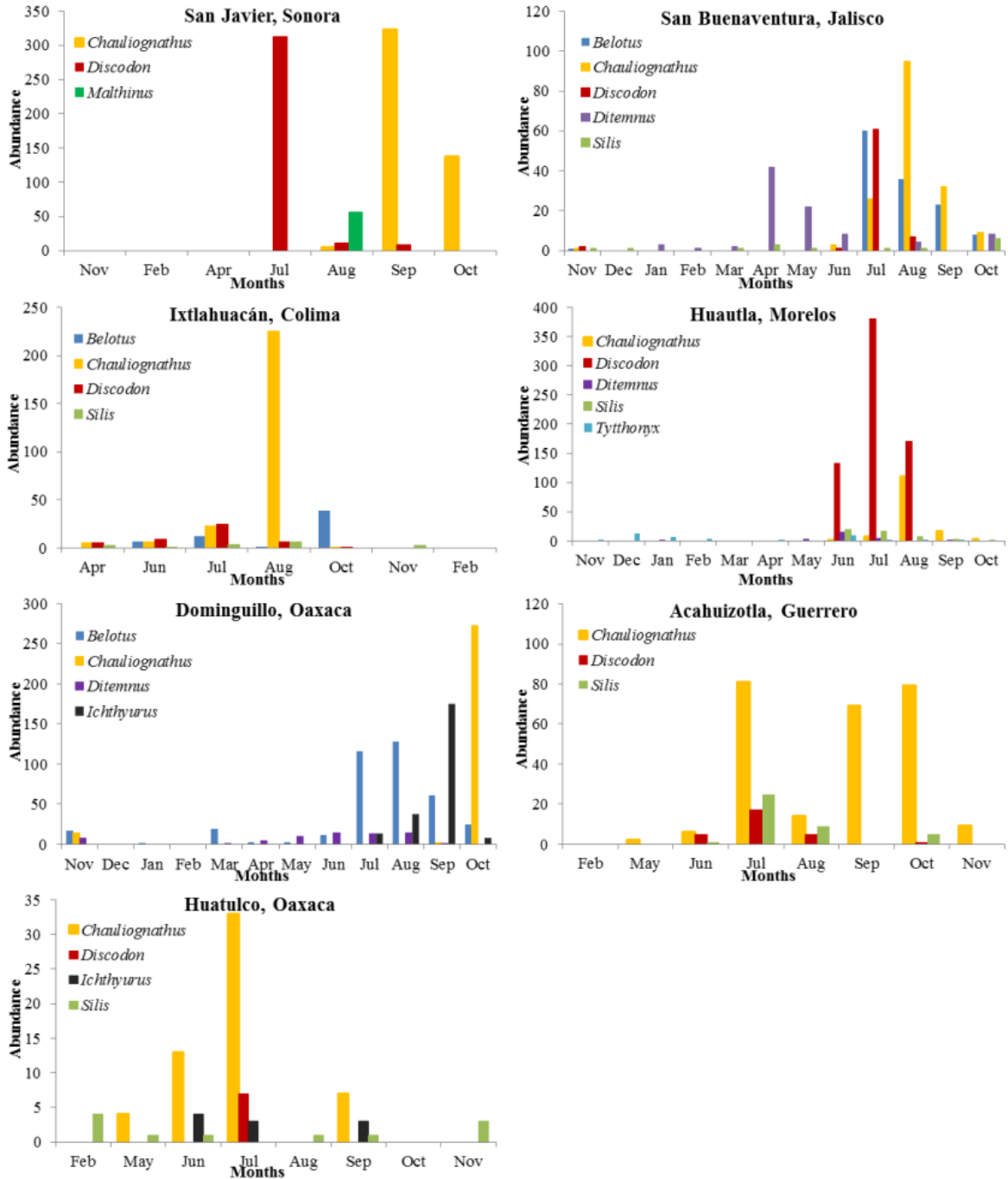
- [8] Machado, V. and Araújo, A. M. D. 1999. Color polymorphism in *Chauliognathus flavipes* Fabricius (Coleoptera, Cantharidae) II: Patterns of emergence of morphs and mating system. *Revista Brasileira de Zoologia* 16: 441-446.
- [9] Diéguez Fernández, J. M., Anadón, A., Ocharan, F. J., Rosa García, R., Velázquez Felechosa, M., Melero, V. X., Moteserín, S. and Ocharan, R. 2006. La fauna de Cantharidae (Coleoptera) de la Reserva de la Biosfera de Muniellos (Asturias, Norte de España). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* (39):251-255.
- [10] Pelletier, G. and Hébert, C. 2014. The Cantharidae of Eastern Canada and Northeastern United States. *Canadian Journal of Arthropod Identification* 25:1-246.
- [11] Wolda, H. 1983. Estacionalidad de insectos en la selva panameña. *Revista Peruana de Entomología* 26:25-29.
- [12] Wolda, H. 1988. Insect seasonality: why? *Annual Review of Ecology and Systematics* 19:1-18.
- [13] Braun, B. M., Salvarrey, A. V. B., Kotzian, C. B., Spies, M. R. and Pires, M. M. 2014. Diversity and distribution of riffle beetle assemblages (Coleoptera, Elmidae) in montane rivers of Southern Brazil. *Biota Neotropica* 14:1-11.
- [14] Kishimoto-Yamada, K. and Itioka, T. 2015. How much have we learned about seasonality in tropical insect abundance since Wolda (1988)? *Entomological Science* 18:407-419.
- [15] Magurran, A. 2011. Measuring biological diversity in time (and space). In: *Biological Diversity, frontiers in measurement and assessment*. Magurran, A. and McGill, B. (Eds.), pp. 85-93. Oxford University Press, New York.
- [16] Moreno, C. E. and Halffter, G. 2001. Spatial and temporal analysis of α , β and γ diversities of bats in a fragmented landscape. *Biodiversity and Conservation* 10:367-382.
- [17] Parra Tabla, V. P. and Bullock, S. H. 2002. La polinización en la selva tropical de Chamela. In: *Historia Natural de Chamela*. Noguera, F. A., Vega Rivera, J. H., García Aldrete, A. N. and Quesada Avendaño, M. (Eds.), pp. 499-515. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- [18] Pescador-Rubio, A., Rodríguez-Palafox, A. and Noguera, F. A. 2002. Diversidad y estacionalidad de Arthropoda. In: *Historia Natural de Chamela*. Noguera, F. A., Vega Rivera, J. H., García Aldrete, A. N. and Quesada Avendaño, M. (Eds.), pp. 183-201. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- [19] De la Maza, R. 2010. Lepidópteros diurnos. In: *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*. Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Bezaury Creel, J. and Dirzo, R. (Eds.), pp. 179-194. Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Protegidas, Ecociencia, Telmex, México.
- [20] Zaragoza-Caballero, S., Noguera, F. A., González-Soriano, E., Ramírez-García, E. and Rodríguez-Palafox, A. 2010. Insectos del bosque tropical caducifolio del oeste de México. In: *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*. Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Bezaury Creel, J. and Dirzo, R. (Eds.), pp. 195-214. Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Protegidas, Ecociencia, Telmex, México.
- [21] Danks, H. V. 2007. The elements of seasonal adaptations in insects. *The Canadian Entomologist* 139:1-44.
- [22] Chazdon, R. L., Harvey, C. A., Martínez-Ramos, M., Balvanera, P., Stoner, K. E., Schondube, J. E., Ávila Cabadilla, L. D. and Flores-Hidalgo, M. 2011. Seasonally dry tropical forest biodiversity and conservation value in agricultural landscapes of Mesoamerica. In: *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation*. Dirzo, R., Young, H. S., Mooney, H. A. and

- Ceballos, G. (Eds.), pp. 195-219. Island Press/Center for Resource Economics, Washington, D. C.
- [23] Meir, P. and Pennington, R. T. 2011. Climatic Change and Seasonally Dry Tropical Forests. In: *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation*. Dirzo, R., Young, H. S., Mooney, H. A. and Ceballos, G. (Eds.), pp. 279-299. Island Press/Center for Resource Economics, Washington, D. C.
- [24] LINBOS, 2014. *Los insectos del bosque seco*. <http://1.linbos.net/> Date consulted: November 2015.
- [25] Conabio, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 1999. *Mapa de uso de suelo y vegetación modificado por Conabio*. Escala 1:1, 000, 000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F.
- [26] Southwood, T. R. E. 1966. *Ecological methods with particular reference to the study of insect population*. Methuen, London.
- [27] Townes, H. 1972. A light-weight malaise trap. *Entomological News* 83:239-247.
- [28] Noguera, F. A., Chemsak, J. A., Zaragoza-Caballero, S., Rodríguez-Palafox, A., Ramírez-García, E. and González-Soriano, E. 2007. A faunal study of Cerambycidae (Coleoptera) from one region with tropical dry forest in Mexico: San Buenaventura, Jalisco. *The Pan-Pacific Entomologist* 83:296-314.
- [29] Noguera, F. A., Zaragoza-Caballero, S., Rodríguez-Palafox, A., González-Soriano, E., Ramírez-García, E., Ayala, R. and Ortega-Huerta, M. A. 2012. Cerambycidos (Coleoptera: Cerambycidae) del bosque tropical caducifolio en Santiago Dominguillo, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83:611-622.
- [30] Rodríguez-Vélez, B., Zaragoza-Caballero, S. and Rodríguez, J. M. 2009. Diversidad de Encyrtidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) y otras familias de Hymenoptera obtenidas con trampas Malaise en el bosque tropical caducifolio de la región de Huatulco, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80:709-719.
- [31] Zaragoza-Caballero, S., Noguera, F. A., Chemsak, J. A., González-Soriano, E., Rodríguez-Palafox, A., Ramírez-García, E. and Ayala, R. 2003. Diversity of Lycidae, Phengodidae, Lampyridae and Cantharidae (Coleoptera) in a tropical forest region in Mexico: Sierra de Huautla, Morelos. *Annals of the Entomological Society of America* 95:617-627.
- [32] Zaragoza-Caballero, S. and Ramírez-García, E. 2009. Diversidad de Cantharidae, Lampyridae, Lycidae, Phengodidae y Telegeusidae (Coleoptera: Elateroidea) en un bosque tropical caducifolio de la sierra de San Javier, Sonora, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80:675-686.
- [33] Hammer, Ø., Harper, D. A. T. and Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4:1-9.
- [34] Colwell, R. K., Mao, C. X. and Chang, J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85:2717-2727.
- [35] Romanuk, T. N. and Kolasa, J. 2001. Simplifying the complexity of temporal diversity dynamics: a differentiation approach. *Ecoscience* 8:259-263.
- [36] Magurran, A. E. and Henderson, P. A. 2010. Temporal turnover and the maintenance of diversity in ecological assemblages. *Philosophical transactions of The Royal Society B: Biological Sciences* 365:3611-3620.
- [37] Anderson, M. J., Crist, T. O., Chase, J. M., Vellend, M., Onouye, B. D., Freestone, A. L., Sanders, N. J., Cornell, H. V., Comita, L. S., Davis, K. F., Harrison, S. P., Kraft, N. J. B., Stegen, J. C. and Swenson, N. G. 2011. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14:19-28.

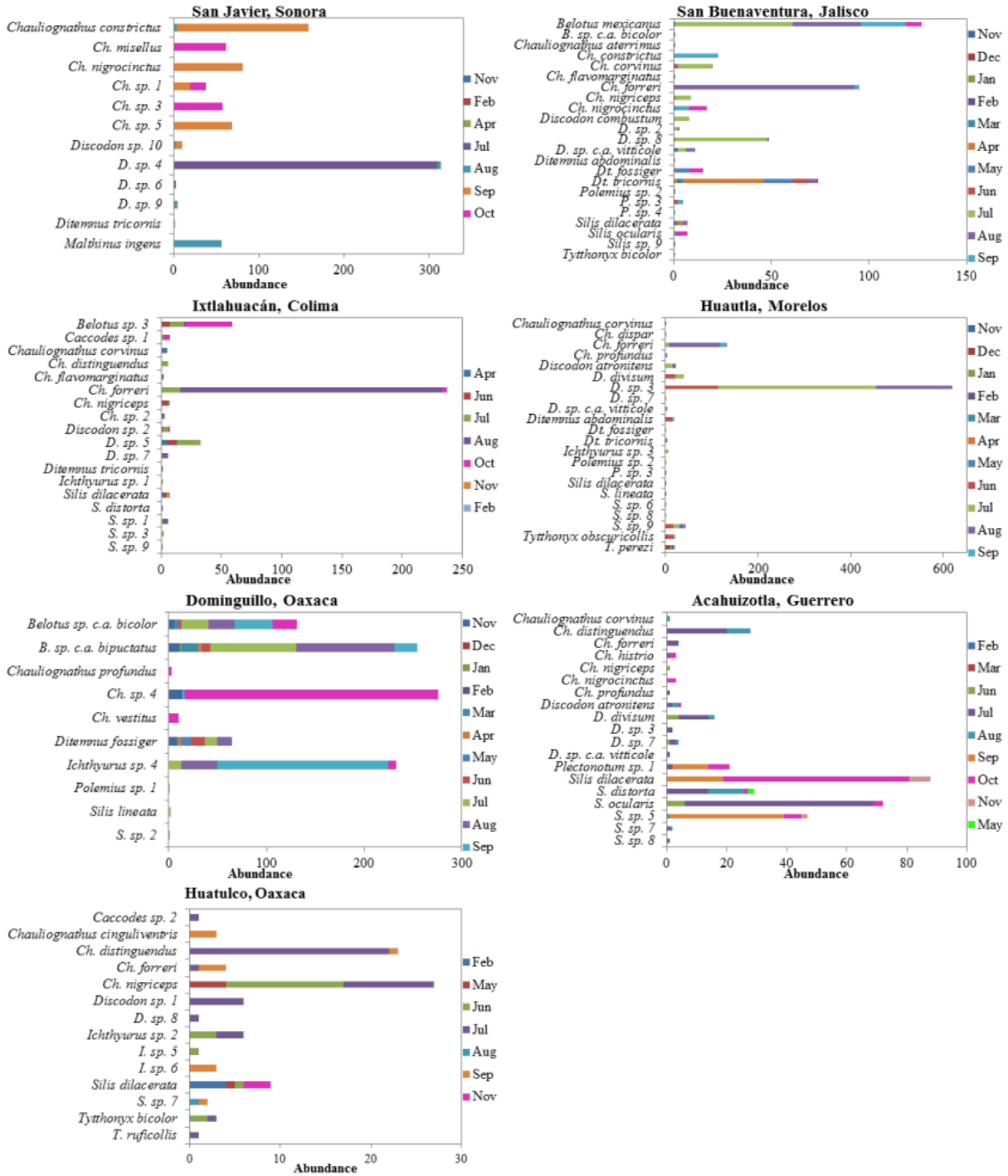
- [38] Sokal, R. R. and Rohlf, F. J. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research 3rd edition*. W. H. Freeman and Company. New York.
- [39] Oksanen, J., Guillaume Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H. and Wagner, H. 2011. *vegan: Community Ecology Package. R package version 1.17-8*. <http://www.rproject.org/>
- [40] Murphy, P. G. and Lugo, A. E. 1986. Ecology of Tropical Dry Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:67-88.
- [41] Leksono, A. S., Nakagoshi, N., Takada K. and Nakamura, K. 2005. Vertical and seasonal variation in the abundance and the species richness of Attelabidae and Cantharidae (Coleoptera) in a suburban mixed forest. *Entomological Science* 8:235-243.
- [42] Machado, V. and Araújo, A. M. 2001. The aggregation of *Chauliognathus* species (Coleoptera, Cantharidae) and its possible role for coexistence and mimicry. *Iheringia, Série Zoologia* 91:29-32.
- [43] Zepeda-Gómez, C. and Velázquez-Montes, E. 1999. El bosque tropical caducifolio de la vertiente sur de la sierra de Nanchititla, Estado de México: la composición y la afinidad geográfica de su flora. *Acta Botánica Mexicana* 46:29-55.
- [44] Willmer, P. 2011. Generalist flowers and generalist visitors. In: *Pollination and floral ecology*. Willmer, P. (Ed.), pp. 288-303. Princeton University Press, Chicago.
- [45] Jiménez-Sánchez, E., Zaragoza-Caballero, S. and Noguera, F. A. 2009. Variación temporal de la diversidad de estafilínidos (Coleoptera: Staphylinidae) nocturnos en un bosque tropical caducifolio de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80:157-168.
- [46] Deloya, C., Madora, M. A. and Covarrubias, D. M. 2013. Scarabaeidae y Trogidae (Coleoptera) necrófilos de Acahuizotla, Guerrero, México. *Revista Colombiana de Entomología* 39:88-94.
- [47] Hawkeswood, T. J. and Turner, J. R. 2008. Record of a mass swarm of the Green Soldier Beetle, *Chauliognathus pulchellus* (Macleay, 1826) (Coleoptera: Cantharidae) in the Sofala area, New South Wales, Australia. *Calodema Supplementary Paper* 74:1-2.
- [48] Eitzinger, B. and Traugott, M. 2011. Which prey sustains cold-adapted invertebrate generalist predators in arable land? Examining prey choices by molecular gut-content analysis. *Journal of Applied Ecology* 48:591-599.
- [49] Pérez-Hernández, C. X. and Zaragoza-Caballero, 2015. Diversidad alfa y beta de Cantharidae (Coleoptera) en el bosque tropical caducifolio de la vertiente del Pacífico mexicano. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86:771-781.
- [50] Trejo, I. 2005. Análisis de la diversidad de la selva baja caducifolia en México. In: *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Vol. 4. Halffter, G., Soberón, J., Koleff, P. and Melic, A. (Eds.), pp. 111-122. Monografías 3er Milenio. SEA/Conabio/Grupo Diversitas/Conacyt. Zaragoza, España.
- [51] Magurran, A. E. and Henderson, P. A. Temporal turnover and the maintenance of diversity in ecological assemblages. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365:3611-3620.
- [52] García, E. 1988. *Apuntes de climatología 2nd edition*. Edited by the author. México.



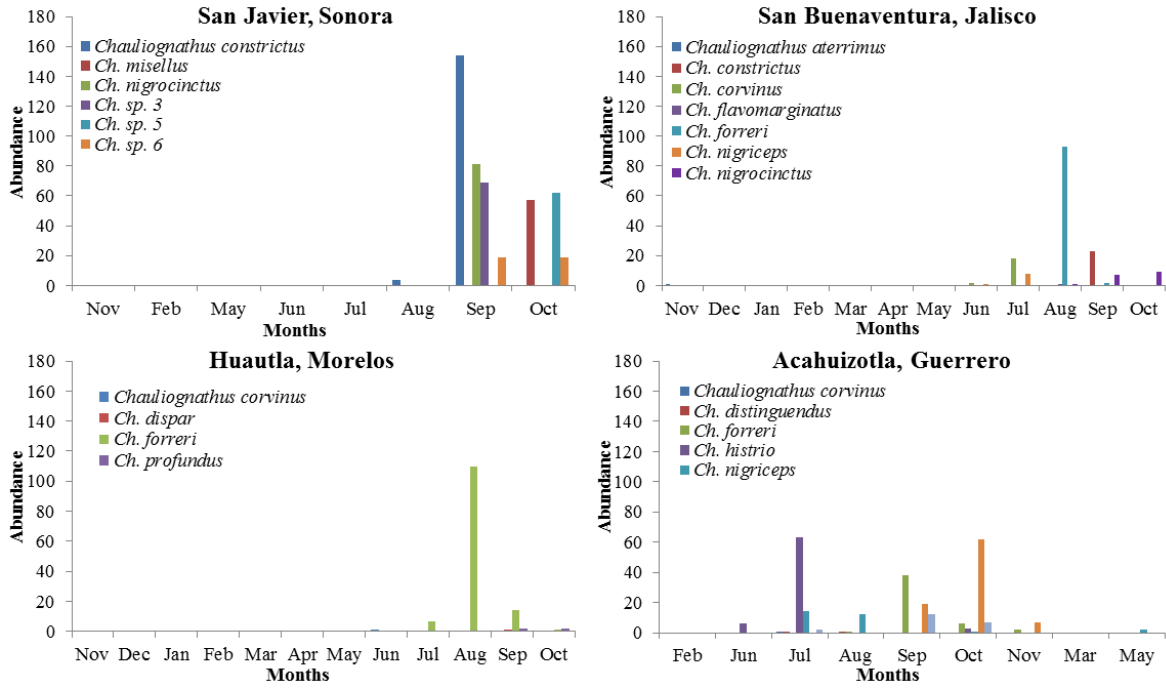
Appendix 1. Temporal variation of species abundance and richness of seven Cantharidae assemblages, in the Mexican TDF, during the sampled months at each locality.



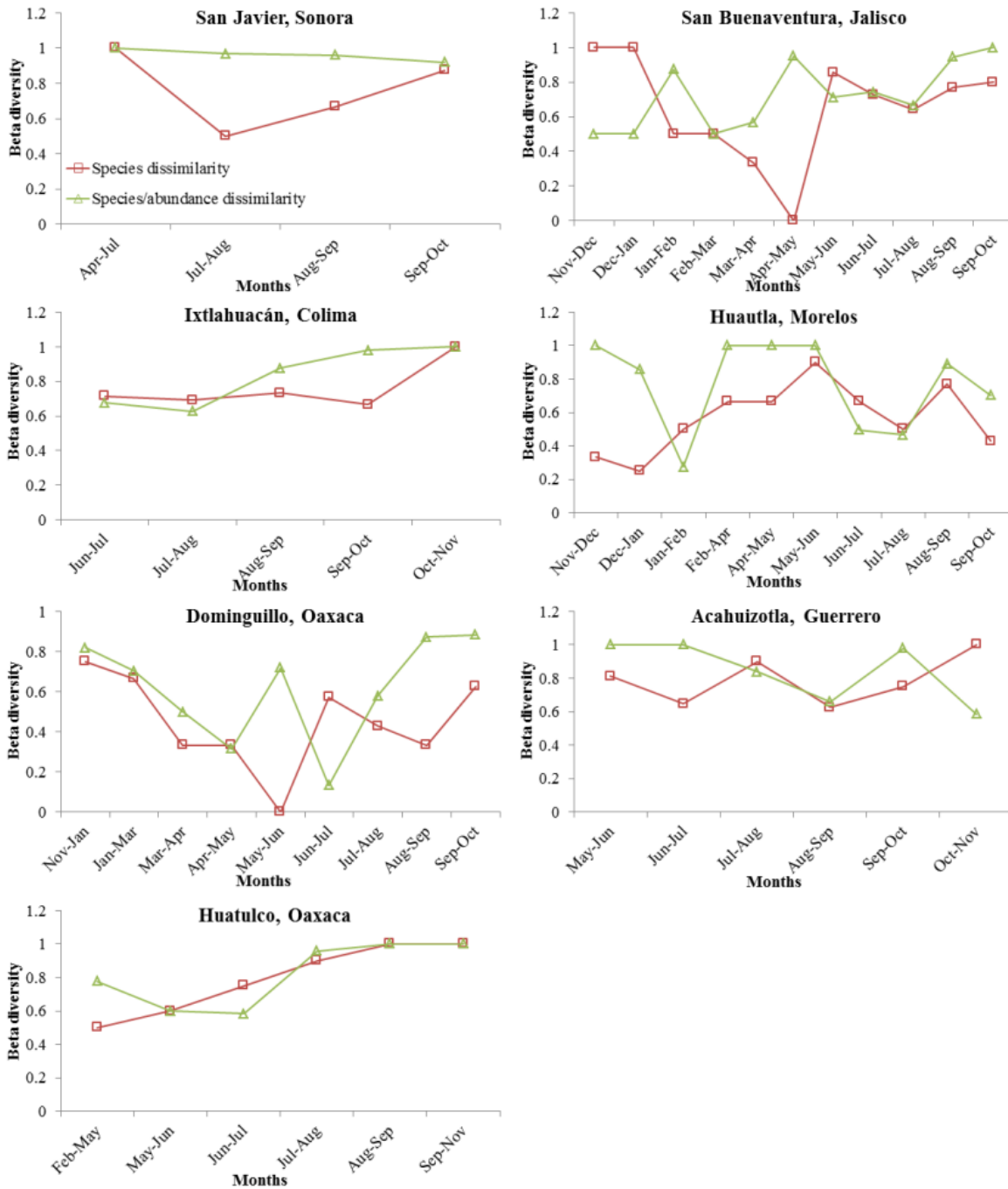
Appendix 2. Monthly variation of TDF Cantharidae genera abundance. For a better visualization of data, only genera with more than ten specimens collected at each locality are included.



Appendix 3. Temporal incidence and abundance variation of Cantharidae (Coleoptera) species in seven assemblages of Mexican TDF.



Appendix 4. Temporal abundance variation of *Chauliognathus* species in four assemblages of Mexican TDF.



Appendix 5. Dissimilarity in species composition between pairs of sampling months of seven TDF Cantharidae assemblages.

Appendix 6. Data from TDF assemblages on the Mexican Pacific Slope in which cantharids were collected. Localities were ordered according to latitude, from North to South. Months are in Roman numerals. Average altitude is expressed for each study area. MAP: Mean annual precipitation; MAT: Mean annual temperature; N: total abundance; S: total species richness; climate according to [53].

Assemblage	Sampled months	Geographic location	Average altitude (masl)	MAP (mm)	MAT (°C)	Climate	N	S
San Javier, Sonora	XI/2003; II, IV, VII, VIII, IX and X/2004	28°34'53" N -109°44'51.5" W	614	685	22.3	(A)Ca(w ₀)(x')(e)	855	12
San Buenaventura, Jalisco	XI/1996 to X/1997	19°47'37" N -104°03'19" W	810	991	22.6	Aw ₀ (w)(i')g	478	23
Ixtlahuacán, Colima	IV, VI to XI/2006, and II/2007	18°59'10.2" N -103°42'13.5" W	258	261	27.9	Aw ₀ (w)ig	391	18
Sierra de Huautla, Morelos	XI/1995 to X/1996	18°27'26" N -99°07'33" W	1000	666	32.9	Aw'' ₀ (w)(i')g	942	22
Santiago Dominguillo, Oaxaca	XI/1997 to X/1998	17°39'23" N -96°54'39.6" W	845	242	22.3	Bs ₀ (h')w''(w)(i')g	977	11
Acahuizotla, Guerrero	II, VI to XI/2008, III and V/2009	17°22'44" N -99°27'16" W	881	1749	24.5	A(C)w ₂ (w)ig	330	20
Huatulco, Oaxaca	II, V to XI/2005	15°46'10.4" N -96°11'40.6" W	103	928	24.9	Aw ₀ ''(w)i	90	15

Appendix 7. Monthly abundance of 71 species of Cantharidae (Coleoptera) from seven assemblages of Mexican TDF. From North to South: SJ: San Javier, Sonora; SB: San Buenaventura, Jalisco; IX: Ixtlahuacán, Colima; HU: Sierra de Huautla, Morelos; DO: Santiago Domingullo, Oaxaca; AC: Acahuizotla, Guerrero; HT: Huatulco, Oaxaca. A cell without numbers means no sampling.

Cantharidae		Jan	Feb	Mar	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Nov	Dec	Total
Chauliognathinae														
Chauliognathini														
<i>Belotus mexicanus</i>	SB	0	0	0	0	0	0	60	35	23	8	1	0	127
<i>B. sp. c.a. bicolor</i>	SB	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
	DO	0	0	2	0	2	3	28	27	38	25	6	0	131
<i>B. sp. c.a. bipuctatus</i>	DO	2	0	17	3	1	8	88	101	23	0	11	0	254
<i>B. sp.</i>	IX		0		0		7	12	1		39	0		59
<i>Chauliognathus aterrimus</i>	SB	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Ch. cinguliventris</i>	HT		0			0	0	0	0	3	0	0		3
<i>Ch. constrictus</i>	SJ		0		0			0	4	154	0	0		158
	SB	0	0	0	0	0	0	0	0	23	0	0	0	23
<i>Ch. corvinus</i>	SB	0	0	0	0	0	2	18	0	0	0	0	0	20
	IX		0		5		0	0	0		0	0		5
	HU	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
	AC		0			0	0	1	0	0	0	0		1
<i>Ch. dispar</i>	HU	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Ch. distinguendus</i>	IX		0		0		0	6	0		0	0		6
	HT		0			0	0	22	0	1	0	0		23
	AC		0			0	0	1	1	0	0	0		2
<i>Ch. flavomarginatus</i>	SB	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
	IX		0		0		0	0	2		0	0		2
<i>Ch. forreri</i>	SB	0	0	0	0	0	0	0	93	2	0	0	0	95
	IX		0		0		0	16	217		4	0		237
	HU	0	0	0	0	0	0	7	110	14	1	0	0	132
	AC		0			0	0	0	1	38	6	2		47
	HT		0			0	0	1	0	3	0	0		4

<i>Ch. histrio</i>	AC		0		0	6	63	0	0	3	0		72
<i>Ch. misellus</i>	SJ		0		0		0	0	0	57	0		57
<i>Ch. nigriceps</i>	SB	0	0	0	0	0	1	8	0	0	0	0	9
	IX		0		0		6	1	0		0	0	7
<i>Ch. nigrocinctus</i>	AC		0			2	0	14	12	0	1	0	29
	HT		0			4	13	10	0	0	0	0	27
	SJ		0		0			0	0	81	0	0	81
<i>Ch. profundus</i>	SB	0	0	0	0	0	0	0	1	7	9	0	17
	AC		0			0	0	0	0	19	62	7	88
	HU	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	4
<i>Ch. vestitus</i>	DO	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3
	AC		0			0	0	2	0	12	7	0	21
<i>Ch. sp. 2</i>	DO	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	10
<i>Ch. sp. 3</i>	IX		0		0		0	0	3		0	0	3
<i>Ch. sp. 4</i>	SJ		0		0			0	0	69	0	0	69
<i>Ch. sp. 5</i>	DO	0	0	0	0	0	0	0	0	2	260	14	276
<i>Ch. sp. 6</i>	SJ		0		0			0	0	0	62	0	62
<i>Ch. sp. 6</i>	SJ		0		0			0	0	19	19	0	38
Ichthyurini													
<i>Ichthyurus sp. 1</i>	IX		0		0		0	1	0		0	0	1
<i>I. sp. 2</i>	HT		0			0	3	3	0	0	0	0	6
<i>I. sp. 3</i>	HU	0	0	0	0	0	0	3	2	0	0	0	5
<i>I. sp. 4</i>	DO	0	0	0	0	0	0	13	37	175	8	0	233
<i>I. sp. 5</i>	HT		0			0	1	0	0	0	0	0	1
<i>I. sp. 6</i>	HT		0			0	0	0	0	3	0	0	3
Malthinae													
Malthinini													
<i>Caccodes sp. 1</i>	IX		0		0		0	2	1		4	0	7
<i>C. sp. 2</i>	HT		0			0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Malthinus ingens</i>	SJ		0		0			0	56	0	0	0	56

<i>Plectonotum</i> sp.	AC	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	
Silinae														
Silini														
<i>Discodon atronitens</i>	HU	0	0	0	0	0	0	16	6	0	0	0	0	22
	AC	0			0	0	1	0	0	0	0		1	
<i>D. combustum</i>	SB	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	8
<i>D. divisum</i>	HU	0	0	0	0	0	20	19	0	0	0	0	0	39
	AC	0			0	1	2	1	0	0	0		4	
<i>D. sp. c.a. vitticole</i>	SB	0	0	0	0	0	0	4	5	0	0	2	0	11
	HU	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	3
	AC	0			0	0	2	2	0	1	0		5	
<i>D. sp. 1</i>	HT	0			0	0	6	0	0	0	0		6	
<i>D. sp. 2</i>	SB	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	3
	IX	0		0		1	5	0		1	0		7	
<i>D. sp. 3</i>	HU	0	0	0	0	0	113	342	164	0	0	0	0	619
	AC	0			0	0	2	0	0	0	0		2	
<i>D. sp. 4</i>	SJ	0		0			310	4	0	0	0		314	
<i>D. sp. 5</i>	IX	0		5		8	20	0		0	0		33	
<i>D. sp. 6</i>	SJ	0		0			2	1	0	0	0		3	
<i>D. sp. 7</i>	IX	0		0		0	0	6		0	0		6	
	HU	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
	AC	0			0	4	10	2	0	0	0		16	
<i>D. sp. 8</i>	SB	0	0	0	0	0	1	47	1	0	0	0	0	49
	HT	0			0	0	1	0	0	0	0		1	
<i>D. sp. 9</i>	SJ	0		0			1	3	1	0	0		5	
<i>D. sp. 10</i>	SJ	0		0			0	3	7	0	0		10	
<i>Ditemnus abdominalis</i>	SB	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	HU	0	0	0	0	0	15	3	0	1	0	0	0	19
<i>Dt. fossiger</i>	SB	0	0	0	1	7	0	0	0	0	7	0	0	15
	HU	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1

<i>Dt. tricornis</i>	DO	0	0	1	4	10	14	13	14	1	0	8	0	65
	SJ		0		2			0	0	0	0	0		2
	SB	2	1	2	41	15	8	0	4	0	1	0	0	74
	IX		0		0		1	0	0		0	0		1
	HU	1	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Polemius sp. 1</i>	DO	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>P. sp. 2</i>	SB	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
	HU	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2
<i>P. sp. 3</i>	SB	0	0	0	0	0	2	0	0	3	0	0	0	5
	HU	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>P. sp. 4</i>	SB	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
	SB	0	0	1	3	1	0	0	0	0	1	0	1	7
<i>Silis dilacerata</i>	IX		0		3		1	0	0		0	3		7
	HU	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
	AC		0			0	0	0	0	0	3	0		3
	HT		4			1	1	0	0	0	0	3		9
	IX		0		0		0	0	1		0	0		1
<i>S. distorta</i>	AC		0			0	1	0	0	0	0	0		1
	HU	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>S. lineata</i>	DO	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2
	SB	0	0	0	0	0	0	1	1	0	5	0	0	7
<i>S. ocularis</i>	AC		0			0	0	1	0	0	2	0		3
	IX		0		0		0	1	5		0	0		6
<i>S. sp. 1</i>	DO	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>S. sp. 2</i>	IX		0		0		0	2	0		0	0		2
<i>S. sp. 3</i>	DO	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>S. sp. 4</i>	AC		0			0	0	4	0	0	0	0		4
<i>S. sp. 5</i>	HU	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>S. sp. 6</i>	AC		0			0	0	20	8	0	0	0		28
	HT		0			0	0	0	1	1	0	0		2

S. sp. 8	HU	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2	
	AC		0			0	0	0	1	0	0	0		1	
S. sp. 9	SB	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	
	IX		0		0		0	1	0		0	0		1	
	HU	0	0	0	0	0	18	13	7	3	1	0	0	42	
Tytthonyxini															
<i>Tytthonyx bicolor</i>	SB	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	
	AC		0			0	0	1	0	0	0	0		1	
	HT		0			0	2	1	0	0	0	0		3	
<i>T. obscuricollis</i>	HU	1	0	0	1	0	10	2	2	0	0	1	4	21	
<i>T. perezii</i>	HU	5	4	0	0	0	0	0	0	2	0	0	9	20	
<i>T. ruficollis</i>	HT		0			0	0	1	0	0	0	0		1	
Total			12	9	23	68	46	274	1260	951	736	609	61	14	4063

Capítulo 4. Analizando patrones en la estructura taxonómica de ensamblajes de Cantharidae (Coleoptera): nuevas perspectivas usando índices de diversidad taxonómica alfa y beta

Artículo enviado a la revista Plos One.

Título original: Analyzing patterns in the taxonomic structure of Cantharidae (Coleoptera) assemblages: new perspectives using alpha and beta taxonomic diversity indices.

Cisteil X. Pérez-Hernández, Claudia E. Moreno, Santiago Zaragoza-Caballero, José Luis Villaseñor

Analyzing patterns in the taxonomic structure of Cantharidae (Coleoptera) assemblages: new perspectives using alpha and beta taxonomic diversity indices

Cisteil X. Pérez-Hernández^{1*}, Claudia E. Moreno², Santiago Zaragoza-Caballero¹, José Luis Villaseñor³

¹ Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153, 04510 Ciudad de México, México.

² Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, carretera Pachuca-Tulancingo km 4.5 Col. Carboneras 42184, Mineral de la Reforma, Hidalgo, México

³ Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-367, 04510, México D. F., México.

*Corresponding author: cxinum@gmail.com (CXPB)

Abstract

In this work, the taxonomic diversity of seven Cantharidae (Coleoptera) assemblages was evaluated in order to: 1) analyze patterns of alpha and beta taxonomic diversity, 2) compare the information resulting from taxa incidence (presence-absence) data against that of taxa abundance data, and 3) evaluate whether there is any relationship between the taxonomic diversity of Cantharidae and different abiotic factors and/or with the taxonomic diversity of angiosperm plants from studied localities. Taxonomic diversity, taxonomic distinctness, and taxonomic variance (alpha taxonomic diversity) were measured; taxonomic dissimilarity (beta taxonomic diversity) was also evaluated using incidence data and, for the first time, using taxa abundance data. Another novel contribution of this work was the partition of beta taxonomic diversity into different components. Among other results, patterns that had been previously discarded through the use of common indexes to measure species diversity were found: an altitudinal gradient in taxonomic distinctness, as well as a latitudinal and a temperature gradient in taxonomic variance; we also found that high taxonomic dissimilarity among assemblages could mainly be explained with components such as taxa replacement and taxa abundance

gradients. Associations of beta taxonomic diversity with the geographic distance between studied localities and with latitudinal variation were recognized as equally probable.

Introduction

The concept of biodiversity is so complex that there is no single measure that would allow comparable estimation of its complete expression nor the incorporation of ecological, genetic, historical and phylogenetic variation within communities [1, 2]. To better analyze and understand this complexity, different measures and approximations have been suggested for each facet of biodiversity, through which the discovery and description of patterns, identification of associated processes, and detection of changes in community structures are possible.

One of these approximations is taxonomic diversity (TD), an alternative approximation to the evaluation of diversity of evolutionary histories constituting biota. TD indirectly reflects ecological dissimilarity among species as well as functional diversity in an assemblage [3-6]. TD evaluates the taxonomic structure of assemblages based on hierarchical classification up to the species level for the measurement of taxonomic relationships among taxa, as a substitute of phylogenetic information in the evaluation of evolutionary diversification [3].

TD can also be decomposed and evaluated in alpha and beta components of diversity [7, 8], which is useful for understanding spatial and temporal diversity patterns as well as processes influencing assemblage structures [9]. From that point of view, alpha taxonomic diversity ($TD\alpha$) expresses the degree of relationship among species from the taxonomic structure of a community, whereas beta taxonomic diversity ($TD\beta$) measures the degree of variation in taxa composition among communities [10].

$TD\alpha$ can be measured using incidence data as well as species abundance data [9]. In contrast, until this work $TD\beta$ had only been measured using incidence data, which has been particularly useful for studies including only historical lists or inventories and/or whose methods and sampling efforts among sites have been variable [e.g. 11]. Nevertheless, it has been proposed that analyses based on species incidence simplify relationships between taxa, and that the use of abundance data is therefore recommendable [12].

Commonly associated with the herbaceous stratum, Cantharidae (Coleoptera) beetles are diurnal organisms that participate in pollination process and conform diverse ecological, morphological and evolutionary assemblages [13, 14]. Recently, the alpha and beta species diversity of seven Cantharidae assemblages from Mexican tropical dry forest were analyzed; alpha diversity of assemblages was not particularly high, but a high dissimilarity in species composition (88%) was observed [15]. In that study, relationships of Cantharidae diversity with different abiotic factors were not observed, despite the fact that it has been suggested that the distribution and diversity of cantharids may be related to characteristics of their habitats and/or to the distribution and diversity of host plants [16]. In addition, registered patterns of species diversity did not reflect the evolutionary diversification of assemblages [15].

The aims of this work were: 1) to analyze the patterns of alpha and beta taxonomic diversity of seven Cantharidae assemblages from Mexican tropical dry forests; 2) to compare information resulting from incidence data against that of taxa abundance data; and 3) to evaluate whether any relationship exists between Cantharidae taxonomic diversity and different abiotic factors (latitude, altitude, precipitation and temperature) and/or biotic factors (taxonomic diversity of angiosperm plants from the study sites). We predicted that if taxonomic diversity is a good indicator of evolutionary history variability and, indirectly, of ecological and functional variability in assemblages, then $TD\alpha$ and $TD\beta$ patterns will be different from the previously registered patterns based solely on species, and will be influenced by abiotic and biotic factors.

Material and Methods

Study area and entomological sampling

Cantharidae specimens were collected in different years from seven localities (Fig 1) where there is tropical dry forest, on the Mexican Pacific slope. Light traps, Malaise traps and aerial nets were used for entomological sampling five days a month, always coinciding with the new moon. Specific details concerning sampling methods and study areas may be consulted in González-Ramírez et al. [17], Noguera et al. [18, 19], Pérez-Hernández and Zaragoza-Caballero [15], Rodríguez-Vélez et al. [20], and Zaragoza-Caballero et al. [21, 22].

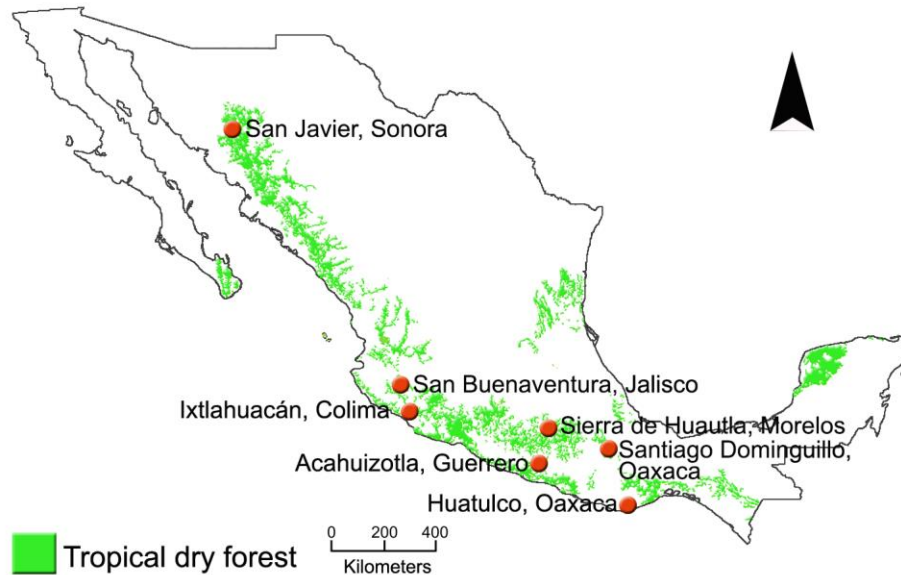


Fig 1. Map showing localities of Cantharidae (Coleoptera) sampling. Green areas represent tropical dry forest distribution in Mexico (map modified from Conabio [23]).

Taxonomic diversity methods

To analyze the alpha and beta taxonomic diversity of Cantharidae, proximal levels of taxonomic hierarchy were considered, such as family, subfamily, tribe, genus, subgenus, and species.

Taxonomic diversity (DivT), taxonomic distinctness (DisT) and taxonomic variance (VarT) indexes were used as TD α measures [3, 4, 9, 24], and were calculated using Primer 5 software [25] (Table 1). Based on a master species list that comprises the sum of all the assemblages, a randomization test was implemented to evaluate whether observed values of DisT and VarT were into the expected values by chance [9].

Table 1. Acronyms and list of indices used in this work to measure alpha and beta taxonomic diversity of seven Cantharidae assemblages. Annotated equivalents in other studies, as well as names and publications where originally proposed.

Data type	Acronym	Definition	Measure	Name	References
Alpha level (DTα)					
Incidence	DisT	Taxonomic distinctness	$\Delta+$	Average taxonomic distinctness	Clarke & Warwick, 1998

	VarT	Taxonomic variance	Λ^+	Variation in taxonomic distinctness	Clarke & Warwick, 2001
Abundance	DivT	Taxonomic diversity	Δ	Taxonomic diversity	Warwick & Clarke, 1995
Beta level (DTβ)					
Incidence	β_i	Total taxonomic incidence-based dissimilarity	β_{cc}	Total dissimilarity	Izsák & Price, 2001; Bacaro et al., 2007
	β_{i-tur}	Taxonomic dissimilarity due to turnover	β_{jtu}	Dissimilarity due to turnover	Baselga, 2010, 2012; Carvalho et al., 2013
	β_{i-nes}	Taxonomic dissimilarity due to nestedness	β_{jne}	Dissimilarity due to nestedness	Baselga, 2010, 2012; Carvalho et al., 2013
Abundance	β_a	Total taxonomic abundance-based dissimilarity	β_{RUZ}	Abundance-based total dissimilarity	Legendre, 2014
	β_{a-bal}	Taxonomic dissimilarity due to balanced variation in abundance	$\beta_{RUZ.BAL}$	Dissimilarity due to balanced variation in abundance	Baselga, 2016
	β_{a-gra}	Taxonomic dissimilarity due to abundance gradients	$\beta_{RUZ.GRA}$	Dissimilarity due to abundance gradients	Baselga, 2016

Index DisT uses species presence-absence data and is calculated as the mean of the distance of the taxonomic path between any two-species chosen at random; DisT measures the degree of relationship among species in an assemblage, in such a way that an assemblage compound by taxonomically distant species will be more diverse than other assemblage compounds by taxonomically closer species [31]. This index is particularly useful when comparing biodiversity in large regions, in which environmental heterogeneity and environmental degradation caused by anthropogenic activities have influenced diversity

patterns [9]. The DivT index measures the length of the taxonomic path between two individuals of an assemblage chosen at random, that represents the degree of relationship between individuals of an assemblage [3]; DivT incorporates the abundance and is measured in a range of 0 to 100, reaching a maximum value when any two individuals chosen at random belong to two different families. Index VarT reflects taxonomic variance among assemblages, that is, the degree to which taxa of any taxonomic category are over or under-represented [32]. According to these measures, more diverse assemblages will be those with higher values of DivT and/or DisT, which translates into greater phylogenetic distance among individuals and species in an assemblage; meanwhile, lower VarT values will indicate a better distribution of species among different hierarchical levels in the taxonomic tree [4, 6].

TDb between assemblages was evaluated from different perspectives, using both incidence (presence-absence) and abundance of taxa. Total dissimilarity among the taxonomic structures of communities can be measured through the Jaccard index, using incidence data of taxa (β_i , in this work). Additionally, it has been proposed that beta diversity (β_i) arises from two different processes whose contribution can be evaluated separately: 1) species turnover or replacement ($\beta_i\text{-tur}$) and 2) differences in species richness due to nestedness (loss or gain of species) ($\beta_i\text{-nes}$) [26-28] (Table 1). Therefore, absolute beta diversity, or total dissimilarity, equals the sum of both components ($\beta_i = \beta_i\text{-tur} + \beta_i\text{-nes}$) and shows total dissimilarity among taxonomic structures in the communities under study, using the number of taxa shared among assemblages divided by the total number of taxa. Component $\beta_i\text{-tur}$ reflects the proportion of dissimilarity that results from absolute replacement among taxa, while $\beta_i\text{-nes}$ quantifies the proportion of dissimilarity that is due to differences in taxa richness among assemblages.

On the other hand, the incorporation of relative abundance of taxa through the partitioning of component beta proposed by Baselga [30] was extended in this work. According to that proposal, total dissimilarity of taxa abundance (β_a) can be divided into two components which measure 1) balanced variation in abundance ($\beta_a\text{-bal}$), that is, the proportion of individuals of certain taxa in one site that are replaced by the same quantity of individuals of different taxa at another site, and 2) the abundance gradient ($\beta_a\text{-gra}$), which applies when the individuals of less abundant taxa in an assemblage represent a subset of another assemblage in which those taxa are more abundant; in other words, several individuals are lost from site to site. The Ruzicka

index was employed to evaluate β_a , since a direct relationship with the Jaccard index has been demonstrated [29, 30]. All analyses of taxonomic dissimilarity and its components were made using the betapart R package [33].

Relationship of abiotic and biotic factors with Cantharidae taxonomic diversity

To evaluate the possible ways in which different abiotic and biotic factors influence the taxonomic structure of Cantharidae assemblages, linear correlations analyses were made between $TD\alpha$ and latitude, mean altitude, mean monthly precipitation, mean monthly temperature, and the taxonomic diversity of angiosperms ($DisT$ and $VarT$ of plants) registered at each locality under study (S1 Appendix).

In an analogous method, relationships between $TD\beta$, with variations in abiotic and biotic factors, and the geographic distance between assemblages, were evaluated through the Mantel correlation test between matrices. The biotic parameters were: total dissimilarity of angiosperms based on incidence data (β_i) and components thereof (β_i -tur and β_i -nes; S1 Appendix). Average monthly precipitation and temperature of each locality under study were obtained from the National Meteorological System [34], according to sampling periods and the closest weather stations (Table 2). All Pearson correlations and Mantel tests were performed through the vegan R package [35].

Table 2. Values of different environmental variables from study localities. Temperature and precipitation data correspond to the year of sampling in each locality.

Assemblage	Latitude	Mean altitude (m a.s.l.)	MAP (mm)	MAT (°C)
a. San Javier	28.53	614	655	22.2
b. San Buenaventura	19.75	810	834	24.2
c. Ixtlahuacán	18.99	258	945	25.4
d. Sierra de Huautla	18.34	1000	850	25.1
e. Santiago Dominguillo	17.63	845	495	24.2
f. Acahuizotla	17.38	881	1261	23.9
g. Huatulco	15.65	103	871	26.8

Localities arranged according to latitude, from North to South. MAP: mean annual precipitation; MAT: mean annual temperature. Data obtained from National Meteorological System [34].

Results

Alpha taxonomic diversity

In all, 4063 Cantharidae individuals belonging to 71 species, 11 genera, five tribes and three subfamilies were registered. Higher taxonomic diversity (DivT) was observed in San Buenaventura, Jalisco and greater taxonomic distinctness (DisT) was obtained for Huatulco, Oaxaca, while higher taxonomic variance (VarT) was recorded in San Javier, Sonora (Fig 2). Most assemblages showed DisT values lower than the expected mean, with only Huautla presenting a value lower than that expected by chance (Fig 3a). At the same time, San Javier and Acahuizotla assemblages displayed taxonomic variance (VarT) greater than that expected by chance (Fig 3b).

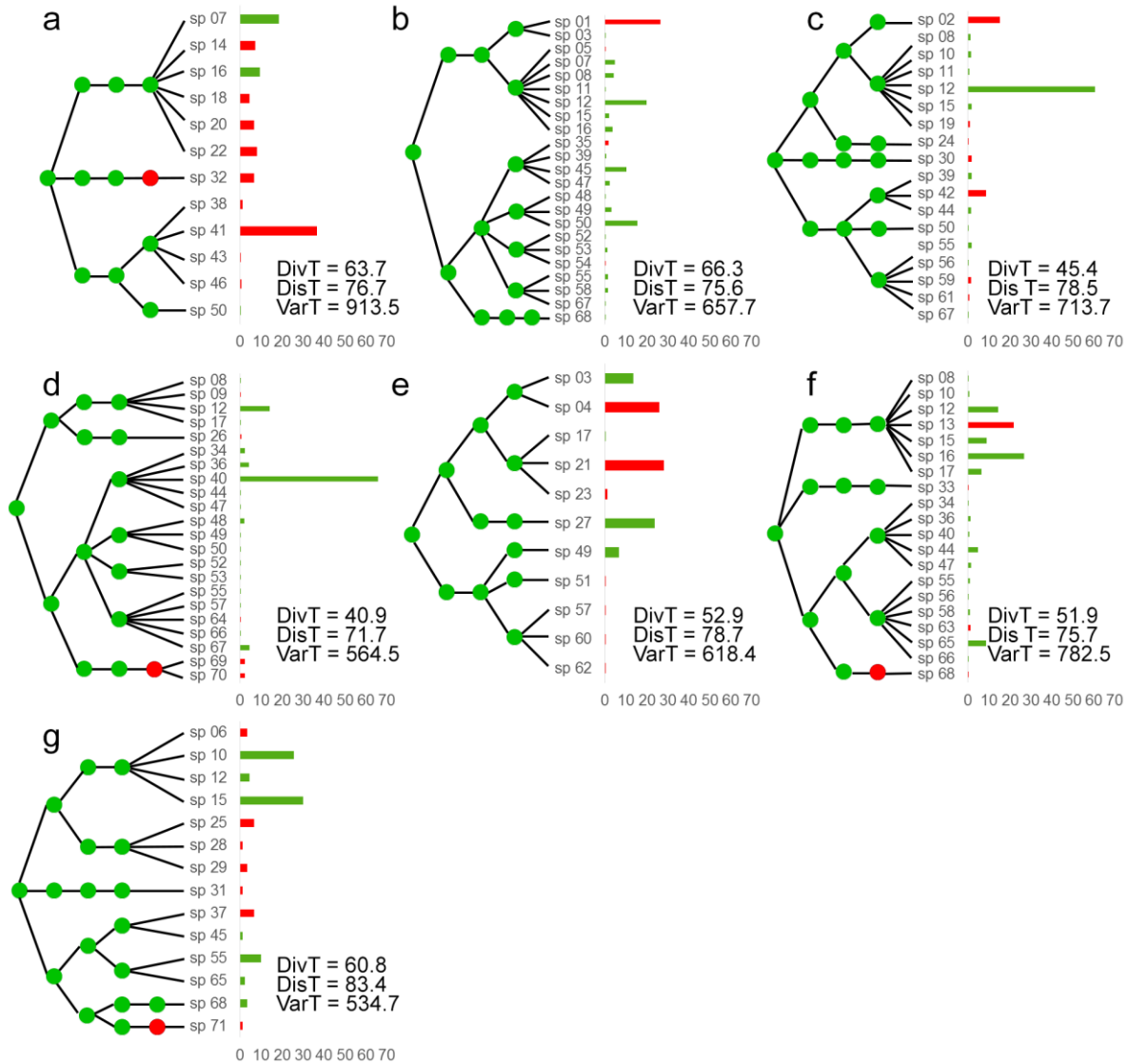


Fig 2. Taxonomic structure of seven Cantharidae (Coleoptera) assemblages from Mexican tropical dry forest. DivT, taxonomic diversity; DisT, taxonomic distinctness; VarT, taxonomic variance. Letters a to g correspond to the sampling localities following their enumeration in Table 2. In red, exclusive taxa for each assemblage; in green, taxa shared with at least one other assemblage. Length of bar to the right of each structured assemblage represents relative abundance of each species.

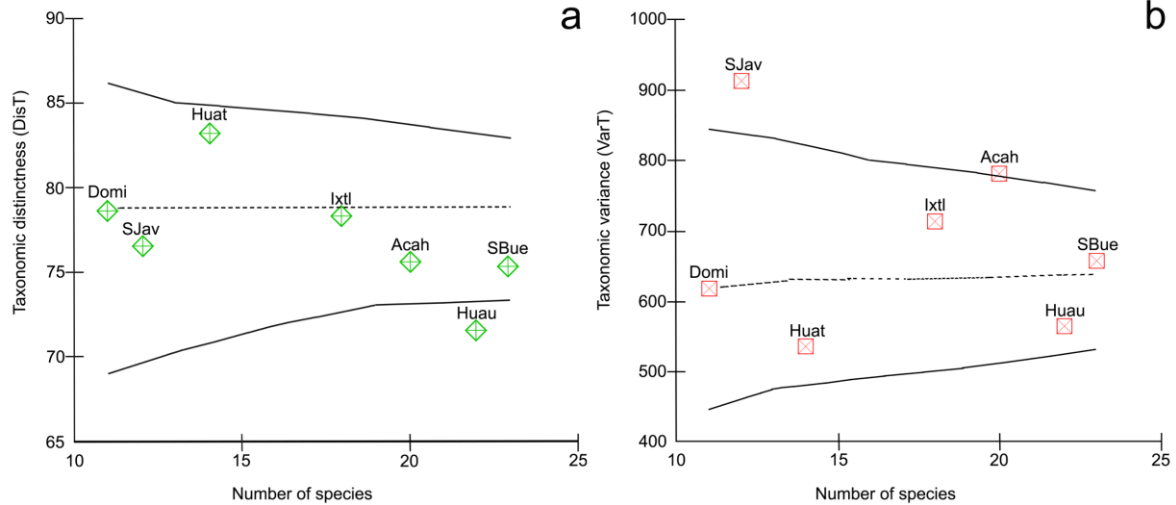


Fig 3. Diversity in the taxonomic structures of seven assemblages of cantharids from Mexican tropical dry forest: a, taxonomic distinctness and b, taxonomic variance of Cantharidae. Horizontal dashed lines indicate theoretical expected mean of each index; solid lines represent 95% confidence limits. Each assemblage is indicated by the first four letters of its name.

Beta taxonomic diversity

Multiple site taxonomic dissimilarity was mainly determined by turnover (β i-tur) and balanced abundance of taxa (β a-bal) components, conforming to the data type used (Fig 4A1, 4B1). Meanwhile, in pairwise taxonomic dissimilarities, that pattern was only maintained for incidence data. When relative taxa abundance was added (β a), the abundance gradient (β a-gra) was more relevant than balanced abundance (β a-bal) in half of the paired assemblage comparisons (Fig. 4A, 4B). The degree of dissimilarity between couples of assemblages also changed depending on which index was used: β i varied between 49% and 81%, whereas β a varied between 24% and 86%.

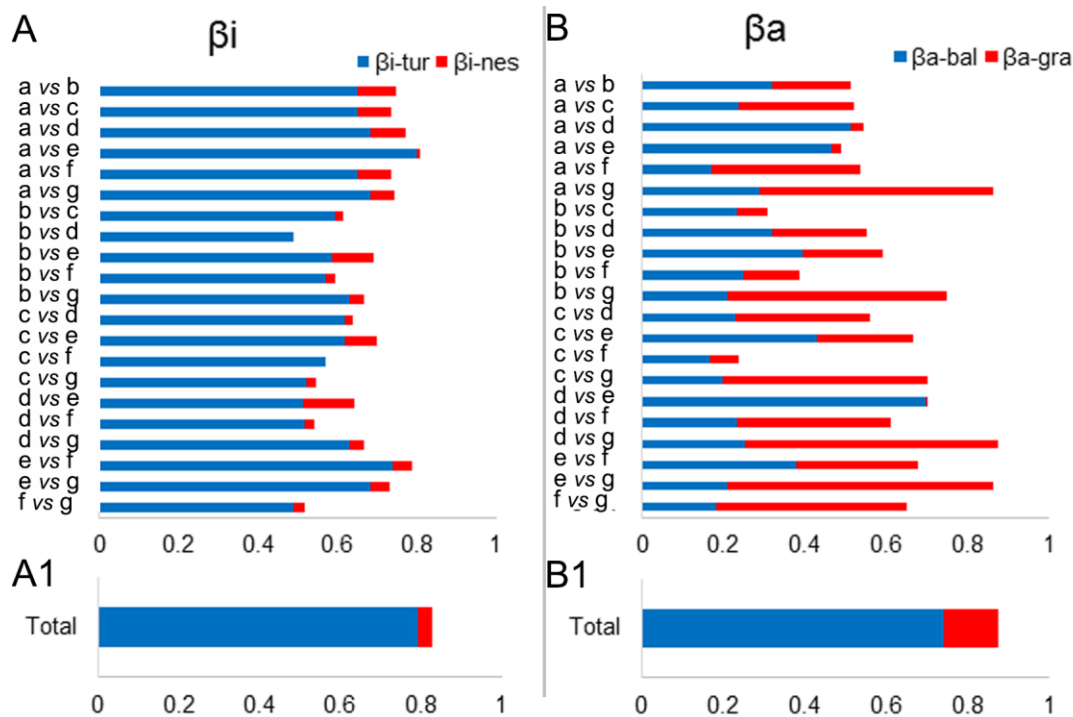


Fig 4. Dissimilarity in the taxonomic structure of seven assemblages of cantharids from Mexican tropical dry forest, obtained using incidence (β_i) and abundance (β_a) data, as well as components of beta taxonomic diversity; a. San Javier; b. San Buenaventura; c. Ixtlahuacán; d. Sierra de Huautla; e. Santiago Dominguillo; f. Acahuizotla; g. Huatulco.

Correlation between environmental factors and the taxonomic structure of Cantharidae assemblages

A negative correlation between taxonomic distinctness and the altitude of studied localities was observed ($r=-0.829$, $P=0.020$); there is greater taxonomic differentiation in lowland assemblages whereas taxonomic variance showed a positive correlation with latitude ($r=0.797$, $P=0.031$), and a negative correlation with temperature ($r=-0.835$, $P=0.019$). In other words, more equitable distribution of species among superior taxa occurs at southern latitudes and higher temperatures. It was in fact observed that latitude and temperature were also correlated ($r=-0.80$, $P=0.031$). No other biotic or abiotic factor showed any correlation with the indices chosen for this study (Table 3).

$T\beta$ measured with presence-absence data of taxa, taxa abundance and partitioning of $T\beta$ did not show affinity to variation in precipitation, temperature, altitude, or β_i plant (Table 4). In contrast, variation in latitude and geographic distance may very well influence taxa

replacement among assemblages (β i-tur) ($r=0.558$, $P=0.051$ and $r=0.553$, $P=0.051$, respectively), i.e. there is greater taxa turnover among more distant sites, which implies greater differences in latitude.

Table 3. Values of Pearson's correlation coefficients between environmental variables and parameters of Cantharidae assemblages.

Taxonomic diversity of Cantharidae	Latitude	Mean altitude (m a.s.l.)	MAP (mm)	MAT (°C)	DisT Plant	VarT Plant
DivT	0.3806	-0.2060	-0.2361	-0.3014	-0.7389	0.5339
DisT	-0.2510	-0.8296**	-0.1531	0.4580	-0.2453	-0.0890
VarT	0.7975*	0.0952	0.1008	-0.8353**	0.0720	-0.0735

DivT, taxonomic diversity; DisT, taxonomic distinctness; VarT, taxonomic variance; DisT Plant, plant taxonomic distinctness; VarT Plant, plant taxonomic variance; MAP, mean annual precipitation; MAT, mean annual temperature. * $P<0.05$, ** $P<0.01$.

Table 4. Correlation between Cantharidae taxonomic dissimilarity and its components, with abiotic factors and taxonomic dissimilarity of angiosperm plants. MAP, mean annual precipitation; MAT, mean annual temperature. * $P=0.051$.

	Latitude	Geographic distance	Mean altitude (m a.s.l.)	MAP (mm)	MAT (°C)	β i plant	β i-tur plant	β i-nes plant
β i	0.607	0.562	-0.067	0.25	0.186	-0.267	0.225	-0.351
β i-tur	0.558*	0.533*	0.046	0.144	0.281	-0.236	0.199	-0.31
β i-nes	0.302	0.247	-0.266	0.31	0.112	-0.152	0.13	-0.201
β a	0.052	0.076	0.184	-0.018	0.305	-0.258	-0.495	0.343
β a-bal	0.069	0.135	-0.402	0.075	-0.165	-0.366	0.113	-0.293
β a-gra	-0.014	-0.047	0.453	-0.072	0.361	0.086	-0.466	0.49

Discussion

According to our results, the implementation of taxonomic diversity indexes allowed other proprieties of biodiversity to be identified, revealing information that commonly used indexes (richness and beta species diversity) had not been detected. The analysis of the taxonomic structure of Cantharidae assemblages showed other trends in diversity. For example, there is high species richness in Huautla but taxonomic distinctness, taxonomic diversity and taxonomic variance are low, which means that species are closely related and evenly distributed

in the taxonomic hierarchy. Conversely, San Javier and Acahuizotla are prominent thanks to noticeably high taxonomic variance generated by the over or under-representation of higher taxa (e.g. *Chauliognathini*, *Chauliognathus*; *Silini*, *Discodon*).

As seen in our results, high dissimilarity in species composition observed in previous studies permeates to superior taxonomical categories, besides they have not high percentage of supraspecific taxa distributed only in one locality, as such in species level (almost 60%) [15]. Furthermore, the degree of taxonomic dissimilarity is maintained regardless of whether it is considered to be taxa abundant or not. This high Cantharidae taxonomic dissimilarity also indicates the existence of high ecological variation and evolutionary histories in the total set of assemblages [36].

It is relevant to mention that, through β_i and β_a partitioning, it was discovered that the main proportion of taxonomic dissimilarity corresponds to 1) a high replacement of taxa (β_i -tur) and 2) abundance gradients (β_a -gra) among assemblages. On that subject, it has been suggested that species replacement is a result of differences in environmental conditions, ecological interactions and the biogeographical history of the studied sites [37]. Mexican tropical dry forests present high environmental heterogeneity and great biogeographic complexity, as factors that could influence not only the replacement of species but supraspecific taxa replacement.

Alternatively, it has been suggested that abundance variation among communities is greatly relevant to understanding both how ecosystems work and how communities respond to drastic change [38]. Therefore, the evaluation of the contribution of both DivT and the components of β_a is key to understand changes in communities at regional scales and supraspecific categories caused by anthropogenic activities.

With the use of classical diversity indexes, relationships between cantharids diversity and different environmental factors had gone unperceived [15]. Nevertheless, our findings enforced the idea that taxonomic distinctness (DisT) is particularly useful when comparing biodiversity at regional scales, at which environmental heterogeneity and environmental degradation due to anthropogenic causes influence diversity patterns [9]. Furthermore, the gradients detected here coincide with results from other studies. For example, Heino et al. [39] had also found a connection between altitude and taxonomic distinctness, as well as latitudinal and temperature gradients in the taxonomic variance of eleven families of beetles distributed at

high latitudes. In that sense, our work strengthens the hypothesis of the existence of a gradient in Coleoptera assemblages taxonomic structure, which also appears at latitudes near to the Equator.

The measures implemented in our study also allowed us to detect that complexity in the taxonomic structures of assemblages varies with environmental gradients that match global patterns of biodiversity [40]. According to these gradients, species from assemblages distributed in sites at low altitudes are taxonomically more distant from each other (greater taxonomic distinctness), compared to those from higher altitudes; in addition, the greater the latitude and the lower the temperature, the less evenness in taxonomic structures assemblages will have. It has already been pointed out that the altitudinal gradient of diversity might be determined by other ecological factors, which depends on climatic variation and the conditions of the habitat in question [39, 41]. On the contrary, the latitudinal gradient seems to be more associated to historical factors [39]. Viewed in that light, the geomorphological and evolutionary history of Mexican tropical dry forest is complex [42, 43], and distribution pattern of isolated patches has favored the allopatric speciation of different taxa, as well as high levels of endemism [e.g. plants, 44; lepidopterans, 45]. Consequently, the biogeographic history of Mexican tropical dry forests may have modelled the taxonomic structure of the communities that inhabit them.

In contrast, temperature -which follows latitudinal and altitudinal gradients- could be considered a rather ecological factor, due to its relevance in the seasonality of tropical dry forest; for example, it has been observed that the dry season is longer when there is a rise in temperature and a decrease in the distance to the Equator [46]. From that point of view, a longer dry season may prompt more intense competition for available resources during the consequently shorter rainy season. Hence, lower taxonomic diversity – and therefore greater ecological similarity-, could be compensated with greater evenness in the assemblage structures to reduce competition between congeneric species, which exploit the same type of resources or habitats. Up to now, high temporal replacement of cantharid genera and species from Mexican tropical dry forests has mainly been observed during the rainy season, and it has also been suggested that this could be a strategy to avoid or diminish competition [47].

Another factor that could be relevant for cantharids is the diversity of angiosperm plants. Nevertheless, contrary to our hypothesis, no connection to the measures used in this work was

detected. Our results may have responded to the quantity of information concerning the flora at the study sites, since some regions have been notably less studied than others and therefore have fewer records (e.g. San Buenaventura). Far from concluding that plant diversity does not influence Cantharidae diversity, we considered that the methods used were not appropriate because plant-cantharid interaction has been observed in field, during the entomological samplings of this study, and it has been mentioned in other types of studies [e.g. 14, 48-50]. It is also possible for patterns to become evident once the plant databases have been refined, only leaving those plants which had been reported to have any interaction with cantharids from Mexican tropical dry forest. However, in this work we were not able to do this because that type of information is still not available.

In spite of measures used in this study are no informative in all cases [e.g. 51], it is clear that they are fully able to evidence the response of biodiversity to different environmental factors, in comparison with common species diversity measures [e.g. 39, 52]. Our findings reinforce such conclusions and highlight the relevance of using more than one measure to evaluate biodiversity, since that is the only way in which it is possible to compile a greater quantity of information concerning the communities under study. Patterns detected in this work reflect a more complete perspective of cantharid diversity, and could potentially be extrapolated to other insect groups from tropical dry forest. Therefore, we strongly recommend the use of these measures as tools for the evaluation of patterns of biodiversity and the factors that determine them.

Acknowledgments

Special thanks to E. González Soriano, F. A. Noguera Martínez and E. Ramírez García for their help with fieldwork. Thanks to Sonia Helen Ponce Wainer for revising the English version of the manuscript. Special thanks to Enrique Ortíz for his help with the information management of the floristic database, as well as to the Red Mundial de Información sobre Biodiversidad (REMIB) of the Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), through which the floristic information was facilitated to JLV.

References

1. Lobo JM. Prólogo. In: Moreno CE, editor. Métodos para medir la biodiversidad. M&T-

- Manuales y Tesis Sociedad Entomológica Aragonesa, vol. 1. Zaragoza; 2001. pp. 5-7. Spanish.
2. Van der Spoel SA. Biosystematics basis for pelagic biodiversity. *Contrib Zool.* 1994; 64: 3-31.
 3. Warwick RM, Clarke KR. New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Mar Ecol Prog Ser.* 1995;129: 301-305.
 4. Clarke KR, Warwick RM. A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. *Mar Ecol Prog Ser.* 2001;216: 265-278.
 5. Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ. Phylogenies and community ecology. *Annu Rev Ecol Syst.* 2002;33: 475-505.
 6. Moreno CE, Castillo-Campos G, Verdú JR. Taxonomic diversity as complementary information to assess plant species diversity in secondary vegetation and primary tropical deciduous forest. *J Veg Sci.* 2009; 20: 935-943.
 7. Izsák C, Price ARG. Measuring β -diversity using a taxonomic similarity index, and its relation to spatial scale. *Mar Ecol Prog Ser.* 2001; 215:69-77.
 8. Bacaro G, Ricotta C, Mazzoleni S. Measuring beta-diversity from taxonomic similarity. *J Veg Sci.* 2007; 18: 793-798.
 9. Clarke KR, Warwick RM. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *J Appl Ecol.* 1998; 35:523-531.
 10. García de Jesús S, Moreno CE, Morón MA, Castellanos I, Pavón NP. Integrando la estructura taxonómica en el análisis de la diversidad alfa y beta de los escarabajos Melolonthidae en la Faja Volcánica Transmexicana. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 2016; 87:1033-1044. Spanish
 11. Calderón-Patrón JM, Goyenechea I, Ortiz-Pulido R, Castillo-Cerón J, Manriquez N, Ramírez-Bautista A, et al. Beta Diversity in a Highly Heterogeneous Area: Disentangling Species and Taxonomic Dissimilarity for Terrestrial Vertebrates. *PLoS ONE* 2016; 11(8): e0160438. doi:10.1371/journal.pone.0160438
 12. Magurran AE, Henderson PA. Commonness and rarity. In: Magurran AE, McGill B. *Biological Diversity, frontiers in measurement and assessment.* Oxford University Press, Great Britain; 2011. pp. 97-104.
 13. Ramsdale AS. Cantharidae Imhoff, 1815. In: *Handbook of zoology, Coleoptera, beetles, vol. 2: Morphology and systematic (Elateroidea, Bostrichiformia, Cucujiformia partin),* Richard A, Leschen B, Beutel RG, Lawrence JF (eds.). Walter de Gruyter GmbH, Berlin/New York; 2010. pp. 153-162.
 14. Willmer P. Generalist flowers and generalist visitors. In: Willmer, P. (ed.). *Pollination and floral ecology.* Princeton University Press; 2011, pp. 288-303.
 15. Pérez-Hernández CX, Zaragoza-Caballero S. Diversidad alfa y beta de Cantharidae (Coleoptera) en el bosque tropical caducifolio de la vertiente del Pacífico mexicano. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 2015; 86:771-781. Spanish

16. Miskimen GW. Environmental factors affecting soldier beetle distribution and coloration in Columbia. *Biotropica* 1972; 4:85-92.
17. González-Ramírez M, Zaragoza-Caballero S, Pérez-Hernández CX. Análisis de la diversidad de Coleoptera en el bosque tropical caducifolio en Acahizotla, Guerrero, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 2017; doi.org:10.1016/j.rmb.2017.03.008 Spanish.
18. Noguera FA, Chemsak JA, Zaragoza-Caballero S, Rodríguez-Palafox A, Ramírez-García E, González-Soriano E, et al. A faunal study of Cerambycidae (Coleoptera) from one region with Tropical Dry Forest in México: San Buenaventura, Jalisco. *Pan-Pac Entomol*. 2007; 83(4):296-314.
19. Noguera FA, Zaragoza-Caballero S, Rodríguez-Palafox A, González-Soriano E, Ramírez-García E, Ayala R, et al. Cerambycidos (Coleoptera: Cerambycidae) del bosque tropical caducifolio en Santiago Domingullo, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 2012; 83:611-622. Spanish
20. Rodríguez-Vélez B, Zaragoza-Caballero S, Rodríguez JM. Diversidad de Encyrtidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) y otras familias de Hymenoptera obtenidas con trampas Malaise en el bosque tropical caducifolio de la región de Huatulco, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 2009; 80:709-719. Spanish
21. Zaragoza-Caballero S, Noguera FA, Chemsak JA, González-Soriano E, Rodríguez-Palafox A, Ramírez-García E, et al. Diversity of Lycidae, Phengodidae, Lampyridae and Cantharidae (Coleoptera) in a tropical forest region in Mexico: Sierra de Huautla, Morelos. *Pan-Pac Entomol*. 2003; 79(1): 23-37.
22. Zaragoza-Caballero S, Ramírez-García E. Diversidad de Cantharidae, Lampyridae, Lycidae, Phengodidae y Telegeusidae (Coleoptera: Elateroidea) en un bosque tropical caducifolio de la sierra de San Javier, Sonora, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 2009; 80: 675-686. Spanish
23. CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). Mapa de Uso de suelo y vegetación modificado por CONABIO. Escala 1: 1,000,000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Ciudad de México, México. 1999. Spanish
24. Clarke KR, Warwick RM. The taxonomic distinctness measure of biodiversity: weighting of step lengths between hierarchical levels. *Mar Ecol Prog Ser*. 1999; 184: 21-29.
25. Clarke KR, Gorley RN. *PRIMER v5: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth. 2001.
26. Baselga A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Glob Ecol Biogeogr*. 2010; 19: 134-143.
27. Baselga A. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Glob Ecol Biogeogr*. 2012; 21: 1223-1232.
28. Carvalho JC, Cardoso P, Borges PAV, Schmera D, Podani J. Measuring fractions of beta diversity and their relationships to nestedness: a theoretical and empirical comparison of

- novel approaches. *Oikos*. 2013; 122: 825-834.
29. Legendre P. Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Glob Ecol Biogeogr*. 2014; 23: 1324-1334.
 30. Baselga A. Partitioning abundance-based multiple-site dissimilarity into components: balanced variation in abundance and abundance gradients. *Methods Ecol Evol* 2016; doi: 10.1111/2041-210X.12693.
 31. Desrochers RE, Anand M. From traditional diversity indices to taxonomic diversity indices. *Int J Ecol Environ Sci*. 2004; 30: 85-92.
 32. Abellan P, Bilton DT, Millán A, Sánchez-Fernández D, Ramsay PM. Can taxonomic distinctness assess anthropogenic impacts in inland waters? A case study from a Mediterranean river basin. *Freshw Biol*. 2006; 51: 1744-1756.
 33. Baselga A, Orme CDL. betapart: An R package for the study of beta diversity. *Methods Ecol Evol*. 2012; 3: 808-812.
 34. SMA (Sistema Meteorológico Nacional). Información climatológica. 2017. Available from: <http://smn.cna.gob.mx/es/climatologia/informacion-climatologica>. Cited: April 2017. Spanish
 35. Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.3-0. 2015. Available from: <http://cran.r-project.org/> Cited 23 July 2016.
 36. Chiu CH, Jost L, Chao A. Phylogenetic beta diversity, similarity, and differentiation measures based on Hill numbers. *Ecol Monogr*. 2014; 84: 21-44.
 37. Leprieur F, Tedesco PA, Hugueny B, Beauchard O, Dürr HH, Brosse S, et al. Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting signatures of past climate changes. *Ecol Lett*. 2011; 14: 325-334.
 38. Balata D, Piazzini L, Benedetti-Cecchi L. Sediment disturbance and loss of beta diversity on subtidal rocky reefs. *Ecology*. 2007; 88: 2455-2461.
 39. Heino J, Alahuhta J, Fattorini S. Phylogenetic diversity of regional beetle faunas at high latitudes: patterns, drivers and chance along ecological gradients. *Biodivers Conserv*. 2015; 24: 2751-2767. doi: 10.1007/s10531-015-0963-z
 40. Gaston KJ. Global patterns in biodiversity. *Nature*. 2000; 405:220-227.
 41. McCain CM, Grytnes JA. Elevational Gradients in Species Richness. *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester. 2010; doi: 10.1002/9780470015902.a0022548.
 42. Prado DE, Gibbs PE. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Ann Mo Bot Gard*. 1993; 80: 902-927.
 43. Trejo I. Análisis de la diversidad de la selva baja caducifolia en México. In: Halfpeter G, Soberón J, Koleff P, Melic A, editors. *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Vol. 4., Monografías 3er Milenio. SEA/Conabio/Grupo Diversitas/Conacyt. Zaragoza, España; 2005. pp. 111-122.
 44. Pennington RT, Prado D, Pendry C. Neotropical seasonally dry forest and Pleistocene

- vegetation changes. *J Biogeogr.* 2000; 27: 261-273.
45. De la Maza R. Lepidópteros diurnos. In: Ceballos G, Martínez L, García A, Espinoza E, Bezaury-Creel J, Dirzo R, editors. *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*. Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Comisión Nacional de Áreas Protegidas, Ecociencia, Telmex; 2010. pp. 179-194. Spanish
 46. Murphy PG, Lugo AE. Ecology of Tropical Dry Forest. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 1986; 17:67-88.
 47. Pérez-Hernández CX, Zaragoza-Caballero S. Temporal variation in the diversity of Cantharidae (Coleoptera), in seven assemblages in tropical dry forest in Mexico. *Trop Conserv Sci.* 2016; 9(1): 439-464.
 48. Dickinson JA, McKone MJ. Insect floral visitors to four species of tall-grass prairie composite (Asteraceae: Heliantheae). *Prairie Nat.* 1992; 24:159-174.
 49. Hawkeswood TJ, Dunn KL. An instance of mass swarming by the Australian soldier beetle, *Chauliognathus pulchellus* (Macleay) (Coleoptera: Cantharidae) at Leura, Blue Mountains, New South Wales. *Calodema*; 2011: 155:1-4.
 50. Granham EE, Tooker JF, Hanks LM. Floral host plants of adult beetles in Central Illinois: An historical perspective. *Ann Entomol Soc Am.* 2012; 105:287-297.
 51. Roque FO, Guimaraes EA, Ribeiro MC, Escarpinati SC, Suriano MT, Siqueira T. The taxonomic distinctness of macroinvertebrate communities of Atlantic Forest streams cannot be predicted by landscape and climate variables, but traditional biodiversity indices can. *Braz J Biol.* 2013; 74(4): 991-999. <http://dx.doi.org/10.1590/1519-6984.04413>
 52. Gascon S, Boix D, Sala J. Are different biodiversity metrics related to the same factors? A case study from Mediterranean wetlands. *Biol Conserv.* 2009; 142: 2602-2612. doi:10.1016/j.biocon.2009.06.008

Supporting information

S1 Text. Alpha and beta taxonomic diversity of seven assemblages of angiosperms from Mexican tropical dry forest.

Supplement 1. Alpha and beta taxonomic diversity of seven assemblages of angiosperms from Mexican tropical dry forest.

Species richness and taxonomic lists of angiosperms from: San Javier, Sonora; San Buenaventura, Jalisco; Ixtlahuacán, Colima; Sierra de Huautla, Morelos; Santiago Domingullo, Oaxaca; Acahuizotla, Guerrero; y Huatulco, Oaxaca assemblages were obtained through the Red Mundial de Información sobre Biodiversidad (REMIB) of the Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Geographic location and a buffer of 7 km of diameter were used to include all entomological sampling sites at each locality. The keys of each floristic inventory from which data were used in this work are: BE023, EE001, GE005, GE022, GE025, H122, HE007, Michigan Herbarium, T019, U024, V006, V051, AE013, Q017, V046, 114, 115, AC003, BC007, Mobot, U011, Smithsonian Institute, T002, J084, B054, DC013, H043, H141, HE008, S058, T004, U048, AA002, HA016, BC002, G016, G003, BC003, BK029, BS001, F028, HA011, P140, CS008, H111, HA008, V024, W020, W032, H230, P047, P097, BK004, ES002, GE021, L074 and V029. It is necessary to mention that plants without antecedents of an association with cantharids were discarded; revision was made through a preliminary review of related literature and data from Cantharidae specimens from National Insect Collection, National Autonomous University of Mexico.

To analyze taxonomic diversity of angiosperms, the categories division, superorder, order, family, genus and species were utilized. Taxonomic diversity (DivT), taxonomic distinctness (DisT), and taxonomic variance (VarT), as well as total dissimilarity of the taxonomic structures, and the two associated processes: 1) taxa turnover (β -tur) and 2) species richness differences by nestedness (β -nes), among angiosperm assemblages were measured. (Baselga 2010, 2012). All these indices are based on incidence data.

Results

A total of 127 families, 631 genera and 1329 species from the seven studied localities was registered; only 40 of those families have been associated with Cantharidae, and only 387 and 855 species was used to analyze taxonomic diversity of assemblages. Most assemblages had DisT values within the expected range, except San Buenaventura and Huautla (Fig 1A); VarT values present a similar pattern, with San Buenaventura and Huatulco out of the expected

range (Fig 1B). Taxonomic dissimilarity was high and mainly explained by taxa replacement (Fig 2).

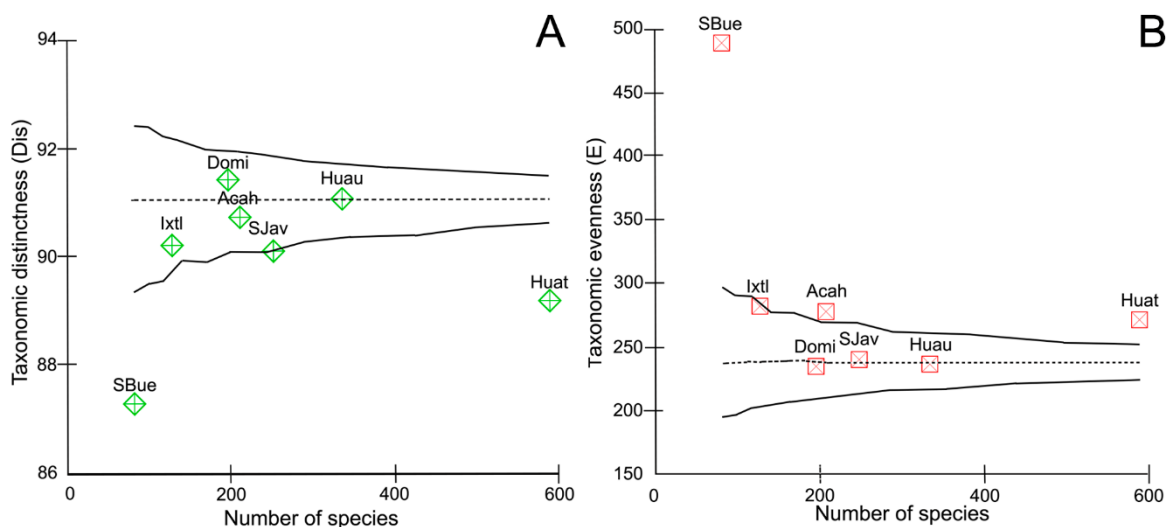


Figure 1. Diversity in the taxonomic structures of seven assemblages of angiosperms from Mexican tropical dry forest: A, taxonomic distinctness and B, taxonomic variance of Cantharidae. Horizontal dashed lines indicate theoretical expected mean of each index; solid lines represent 95% confidence limits. Each assemblage is indicated by the first four letters of its name.

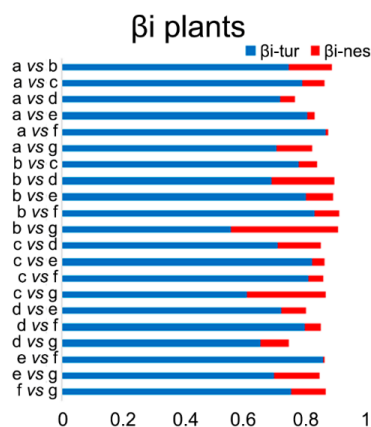


Figure 2. Dissimilarity in the taxonomic structure of seven assemblages of angiosperms from Mexican tropical dry forest, obtained using incidence (β_i) and abundance (β_a) data, as well as components of beta taxonomic diversity. Letters a to g correspond to studied localities following their enumeration in Table 2 from main text.

Discusión y conclusiones

La suma de información compilada en el presente proyecto tuvo como objetivo principal evaluar los patrones de diversidad espacial y temporal de los escarabajos Cantharidae del BTC mexicano, desde un enfoque integral. Esto facilitó la evaluación de los procesos asociados y ha permitido establecer que el patrón de distribución -espacial y temporal- restringida de los cantáridos detectado el bosque tropical caducifolio en México, parece repetirse en otras regiones del mundo. De acuerdo con los resultados de este trabajo, puede proponerse que hay una alta probabilidad de que los patrones estén parcialmente explicados por la preferencia de las especies sobre ciertos recursos alimenticios y determinados ecosistemas o hábitats, y asociados a la fenología de sus plantas huéspedes. Sin embargo, los factores históricos, analizados aquí a través de la estructura taxonómica de los ensambles, también resultan relevantes.

Ahora bien, ¿es posible extrapolar dichas hipótesis sobre los patrones de la diversidad de Cantharidae, hasta otras escalas geográficas? En ese caso, los factores asociados a dichos patrones, ¿son los mismos que moldean la diversidad de la familia en otras regiones del mundo?

Patrones globales de la diversidad de Cantharidae

La familia Cantharidae se cataloga como cosmopolita, patrón de distribución que se mantiene en la mayoría de subfamilias y tribus, aunque cada una de éstas tiene su mayor diversidad en sólo una región del mundo: Cantharinae es de distribución casi cosmopolita y

predominante en la región Holártica, con una notable ausencia en la región Australiana; los Malthininae tienen su mayor riqueza en la región Holártica; Chauliognathinae también se supone cosmopolita, y su mayor riqueza se registra en la región Neotropical; Silinae predomina en todas las zonas tropicales del mundo, pero sobre todo en la región Neotropical; y, con excepción de una especie de *Plectonotum* presente en México, los miembros de Dymorphocerinae prácticamente se restringen al hemisferio sur, una distribución posiblemente gondwánica (Calder, 1998; Ramsdale, 2010) (Cuadro 1). Actualmente, la región Paleártica registra la mayor riqueza de especies de la familia, pero es posible que, en realidad, la mayor diversidad se concentre en los trópicos de Asia y Sudamérica, y potencialmente de México y Centroamérica, debido a que son regiones poco exploradas y con altos niveles de endemismo (e.g. Constantin 2015, 2016).

Cuadro 1. Géneros (G) y especies (S) de las diferentes subfamilias y tribus de Cantharidae (Coleoptera) en las distintas regiones biogeográficas del mundo. Basado en Delkeskamp (1977), Poole y Gentili (1997), Kazantsev y Brancucci (2007), entre otros.

Tribus (Subfamilia)	Australiana		Etiópica		Neártica		Neotropical		Oriental		Paleártica	
	G	S	G	S	G	S	G	S	G	S	G	S
Cantharinae			1	10	12	230	2	34	25	585	37	1349
Cantharini			1	10	9	85	1	30	19	512	30	1088
Podabrini					3	145	1	4	6	73	8	262
Chauliognathinae	1	73	1	37	4	26	18	560	4	200	4	50
Chauliognathini	1	73			2	21	14	527				
Ichthyurini			1	37	2	5	4	33	4	200	4	55
Dymorphocerinae	4	184	2	16	1	1	8	99				
Malthininae	2	2	4	58	4	150	3	66	10	134	11	813
Malthinini			2	36	2	17	2	55	7	57	8	325
Malthodini	5	2	2	22	2	133	1	11	3	78	3	487
Silinae	5	32	3	252	6	119	17	819	21	450	10	102
Silini	5	32	3	252	4	109	16	784	21	450	10	102
Tytthonyxini					2	10	1	35				
Incertae sedis											1	1
Total	12	291	11	373	27	526	48	1578	60	1369	63	2320

En niveles taxonómicos inferiores, el panorama es un poco distinto: los registros disponibles de 149 géneros muestran que su distribución es mucho más restringida, con una riqueza concentrada en regiones muy particulares (e.g. *Caccodes*, *Chauliognathus*, *Discodon*, *Malthinus*, *Malthodes*, *Rhagonycha* y *Silis*; Constantin, 2009, 2010; Pelletier y Hébert, 2014). En particular, la mayoría de los géneros distribuidos en el BTC mexicano tienen una distribución Neártica-Neotropical (Cuadro 2).

Cuadro 2. Riqueza de especies de los géneros de Cantharidae (Coleoptera) en el país, en el bosque tropical caducifolio y regiones de distribución.

Género	No. especies (México/BTC)	Distribución
Chauliognathinae		
<i>Belotus</i>	8/4	Neártica (Florida a Oklahoma), Neotropical
<i>Chauliognathus</i>	43/19	Neártica, Neotropical, Australiana
<i>Ichthyurus</i>	6/6	Todas las regiones, excepto la australiana
Malthininae		
<i>Caccodes</i>	16/3	Todas las regiones, excepto la australiana
<i>Plectonotum</i>	1/1	Neotropical
Silinae		
<i>Discodon</i>	45/14	Neártica (Texas a Arizona), Neotropical
<i>Ditemnus</i>	3/3	Neártica, Neotropical
<i>Polemius</i>	26/4	Neártica, Neotropical
<i>Silis</i>	22/13	Neártica, Neotropical, Oriental y Paleártica
<i>Tytthonyx</i>	13/4	Neártica, Neotropical

En distintos estudios de la familia, las especies constantemente presentan un alto nivel de endemismo, que varía entre 20% y 60% (e.g. Chobotow, 2002; Diéguez *et al.*, 2006; Yildirim *et al.*, 2011; Fanti, 2014); tan solo en el catálogo de Delkeskamp (1977), cerca de 88% de las especies se registran en un solo país o región natural (i.e., Pirineos, Cáucaso, islas). En el BTC mexicano se reconoce ese mismo patrón, con 88% de las especies exclusivas de la localidad en donde fueron recolectadas (Pérez-Hernández y Zaragoza-Caballero, 2015).

Factores asociados a la distribución geográfica y la diversidad de Cantharidae

Para dilucidar qué procesos estructuran los patrones espaciales y temporales de los ensambles de Cantharidae del BTC mexicano, en el presente documento se compiló y analizó información, no sólo acerca de los patrones de diversidad de la familia, sino también sobre los procesos que los determinan. Primero, se analizó de forma indirecta su diversidad ecológica, mediante una evaluación de los hábitats que frecuentan géneros y especies, así como de sus hábitos alimenticios (Capítulo 1); se encontró que la gran diversidad de microhábitats que ocupan, es más evidente en el nivel genérico y que, potencialmente, la variación temporal sea el factor más relevante en el nivel de especie para el reparto de los hábitats y recursos entre taxones. Además, los datos obtenidos en campo y mediante la revisión de los antecedentes sobre los hábitos alimenticios del grupo, fueron útiles para corroborar la prevalencia de hábitos depredadores y nectarívoros, como se había detectado en otras regiones y estudios.

Una segunda aportación fue la revisión exhaustiva de los antecedentes sobre la relación planta-cantárido (Capítulo 2), que apuntaron a una relación cercana entre ambos taxones. Sin embargo, los análisis que buscaban una relación entre la diversidad de cantáridos y de angiospermas, no fueron exitosos. Tales resultados indican que la diversidad florística del bosque tropical caducifolio no influye en la estructura de los ensambles de cantáridos. Por esa razón, es necesario recalcar la importancia de análisis más profundos y estudios de campo enfocados a responder preguntas más específicas sobre la relación planta-cantárido, como el papel de estos coleópteros como polinizadores nativos.

Como se esperaba, los factores abióticos relacionados con las características del hábitat, tales como la precipitación y temperatura, fueron importantes para explicar los patrones temporales de la diversidad de especies de Cantharidae (Capítulo 3), más que otros factores como altitud y latitud. En el análisis se encontró un patrón estacional de abundancia claramente asociado a la temporada de lluvias, mientras que la expresión total de la estacionalidad de los cantáridos en cada ensamble se caracterizó por una alta disimilitud en la composición temporal de especies, que resulta esencialmente de la emergencia asincrónica de géneros y especies. En ese último punto, la relación planta-cantárido podría ser más relevante de lo que pudo

establecerse en secciones anteriores, pues la emergencia de los adultos de cantáridos está asociada con la fenología de sus plantas huéspedes, e indirectamente, podría estar influenciada por factores abióticos, como la precipitación. Por esa razón, son necesarios estudios más integrales que provean evidencia robusta para caracterizar los patrones temporales de la diversidad de insectos en el BTC y los procesos implicados.

El último capítulo (Capítulo 4) tuvo como objetivo explorar los patrones históricos de la diversidad de Cantharidae, mediante el análisis de la diversidad en la estructura taxonómica de los ensamblajes de la familia. De esa manera, fue posible evaluar la diversidad de historias evolutivas del grupo. Por un lado, se esperaba que dichos patrones estuvieran relacionados con la diversidad de especies y, por otro lado, también se esperaba que la estructura taxonómica de los ensamblajes estuviera relacionada con la diversidad florística, más que con factores geográficos o climáticos. Aunque no se estableció una relación de la diversidad taxonómica entre cantáridos y plantas, los patrones detectados habían sido descartados con el análisis de la diversidad de especies: un gradiente altitudinal de la distintividad taxonómica, un gradiente latitudinal y de temperatura en la varianza taxonómica; una alta disimilitud taxonómica, explicada principalmente por el reemplazo de taxones y el gradiente de abundancia de los taxones, y asociada igualmente a la distancia geográfica y a la variación en la latitud. Estos hallazgos apuntan a los factores históricos, como la historia biogeográfica del BTC mexicano, y no a factores ecológicos, como los responsables en la conformación de la estructura taxonómica de los ensamblajes de cantáridos.

Algunos autores han sugerido que la distribución geográfica de los cantáridos está determinada por el hábitat que ocupan las especies durante su estadio de imago (Miskimen, 1972), y directamente relacionada con la distribución de sus plantas huéspedes. Para esta hipótesis también son importantes algunas características del grupo durante este estadio, tales como un vuelo rápido y enérgico, una conducta diurna y mayor longevidad en ese estadio, en comparación con familias cercanas (Crowson, 1972).

Por otro lado, se ha sugerido que la distribución de los cantáridos y su especificidad a un ambiente, en realidad depende de los requerimientos de las especies durante su estadio larval (Ramsdale, 2002). En ese caso, las mayores limitantes de la distribución de las larvas son de

tipo abiótico -más que biótico-, ya que son de hábitos depredadores y generalistas (Traugott, 2002). Durante este estadio, pocas especies muestran una especialización de hábitat; sin embargo, permanecen muy cerca de las plantas huéspedes hasta alcanzar el estado adulto, pese a que la mayoría de especies no consumen tejidos vegetales.

Hasta el momento, ninguna de las dos hipótesis mencionadas ha sido evaluada con rigurosidad, aunque con los resultados de este proyecto, podría especularse que los requerimientos de los imagos son determinantes en sus patrones de distribución y diversidad. Sin duda, la profundización en este tema, acompañada de estudios de campo, puede ayudar a resolver mejor esta disyuntiva.

Aquí se propone que existe una mayor probabilidad de que la distribución y diversidad de Cantharidae esté determinada por su relación con las plantas huéspedes de los adultos, puesto que se ha señalado que estos coleópteros surgieron como depredadores durante el Jurásico, y que desarrollaron los hábitos polívoros y nectarívoros más tarde, con el surgimiento de las plantas con flores en el Cretácico temprano, lo que potencialmente determinó y moduló su posterior diversificación (Bernhardt, 2000).

Explorando los patrones de diversidad de insectos en el bosque tropical caducifolio mexicano y factores asociados

Se considera que la compleja historia geomorfológica y evolutiva del BTC, aunada a factores ecológicos, tales como los que se han evaluado a lo largo de este manuscrito, determinan la existencia de una considerable diversidad biológica y un alto número de endemismos. Esto es evidente tanto en Cantharidae como en otros grupos de insectos cuyos patrones espaciales en el BTC también han sido estudiados a escala regional: Berothidae, Chrysopidae, Coniopterygidae, Hemerobidae, Mantispidae, Myrmeleontidae (Neuroptera) (Sarmiento Cordero, 2015; López García, 2016; Cancino López, 2017), Dytiscidae, Dryopidae, Elmidae, Epimetopidae, Georissidae, Gyrinidae, Helophoridae, Hydrochidae, Hydrophilidae y Noteridae (Coleoptera) (García Rivera, 2014).

Los resultados de estos estudios muestran el mismo patrón que se observó en Cantharidae del BTC, es decir, una alta disimilitud en la composición de especies entre los

ensambles de neurópteros y coleópteros acuáticos. Y aunque las causas de dicha disimilitud continúan sin ser analizadas a profundidad, estos estudios conforman apenas los primeros intentos por dilucidar con certeza los patrones de la diversidad de insectos en el BTC mexicano y los procesos que los subyacen.

Es importante reconocer que el estudio general de la familia Cantharidae en México y en el mundo es muy incipiente todavía. Además de la identificación y descripción de la fauna mundial, también es necesario ahondar en su biología e historia natural. Se espera que la estrategia de estudio implementada en este proyecto doctoral ofrezca una mejor comprensión de la diversidad de cantáridos y de otros grupos insectos del BTC, desde perspectivas que indaguen más allá del inventario de especies -a través de búsquedas exhaustivas y de estudios en campo-. La aplicación de este método de análisis al estudio de los patrones de diversidad de otros insectos, permitirá reconocer los procesos ecológicos e históricos asociados a la biota que habita en dicho ecosistema y, por lo tanto, puede ser útil tanto para predecir cambios en la diversidad, como para la planificación en materia de conservación y sustentabilidad de este ecosistema.

Un objetivo paralelo de este trabajo fue establecer un modelo de estudio que facilite el análisis de la diversidad de insectos utilizando distintas perspectivas. Este modelo permite obtener, analizar e incorporar la mayor cantidad de información posible, desde todas las fuentes de información disponibles, para generar un compendio robusto de datos, y está dirigido sobre todo a quienes están interesados en ampliar sus conocimientos con la comprensión de los patrones ecológicos e históricos y los procesos que los determinan, así como en robustecer las herramientas para la evaluación de la biodiversidad y en materia de conservación.

Literatura citada

- Bernhardt, P. 2000. Convergent evolution an adaptative radiation beetle-pollinated angiosperms. *Plant Systematics and Evolution* 222:293-320.
- Calder, A. A. 1998. *Zoological catalogue of Australia*. 29.6. *Coleoptera: Elateroidea*. CSIRO Publishing, Melbourne, Australia. 248 p.
- Cancino López, R. J. 2017. *Diversidad de Ascalaphidae, Berothidae, Chrysopidae, Hemerobiidae y Mantispidae (Insecta, Neuroptera) en bosque tropical caducifolio de la*

- vertiente del Pacífico mexicano*. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, UNAM. 214 p.
- Constantin, R. 2009. A contribution to the genus *Silis* Charpentier, 1825, in Ecuador (Coleoptera, Cantharidae). *Entomologica Basiliensia et Collectionis Frey* 31:55-87.
- Constantin, R. 2010. A contribution to the knowledge of the Cantharidae (Coleoptera, Elateroidea) in Ecuador and French Guiana. *Entomologica Basiliensia et Collectionis Frey* 32:7-29.
- Constantin, R. 2015. Les *Discodon* Gorham de Guyane (Coleoptera, Cantharidae). In Touroult, J. (coord.). *Contribution à l'étude des Coléoptères de Guyane*. Supplément au Bulletin de liaison d'ACOREP-France Le Coléoptériste 9:4-34.
- Constantin, R. 2016. A contribution to the knowledge of the Cantharidae (Coleoptera, Elateroidea) in Ecuador and French Guiana. *Entomologica Basiliensia et Collectionis Frey* 32:7-29.
- Crowson, R. A. 1972. A review of the classification of Cantharoidea (Coleoptera), with the definition of two new families Cneoglossidae and Omethidae. *Revista de la Universidad de Madrid* 21:35-77.
- Chobotow, J. 2002. The soldier beetles (Cantharidae, Coleoptera) of central-eastern Poland. Evaluation of threats and changes in the fauna. *Annales Universitatis Mariae Curie-Sklodowska, Lublin, Polonia* LVII(C): 1-22.
- Delkeskamp, K. 1977. *Cantharidae. Coleopterorum catalogus suplementa pars 165, fasc. 1*. W. Junk, La Haya. 485 p.
- Diéguez, J. M., A. Anadón, F. J. Ocharan, R. Rosa-García, M. Vázquez-Felechosa, V. X. Melero, S. Monteserín y R. Ocharan. 2006. La fauna de Cantharidae (Coleoptera) de la Reserva de la Biosfera de Muniellos (Asturias, Norte de España). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 39:251-255.
- Fanti, F. 2014. Catalogo critico delle Cantharidae d'Italia (Insecta, Coleoptera). *Memorie della Società Entomologica Italiana* 91(1-2):61-132.
- García Rivera, G. G. 2014. *Diversidad de coleópteros acuáticos atraídos a trampa de luz en selva baja caducifolia de la vertiente del Pacífico mexicano*. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, UNAM. 142 p.
- Kazantsev, S. y M. Brancucci. 2007. Cantharidae. In Löbl, I. y A. Smetana (eds.). *Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Vol. 1: Archostemata – Myxophaga – Adepaga*. Apollo Books, Stenstrup, Dinamarca, p. 234–298.

- López García, R. 2016. *Myrmeleontidae (Neuroptera) del bosque tropical caducifolio de la vertiente del Pacífico mexicano*. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, UNAM. 129 p.
- Miskimen, G. W. 1972. Environmental factors affecting soldier beetle distribution and coloration in Columbia. *Biotropica* 4(2):85-92.
- Pelletier, G. y C. Hébert. 2014. The Cantharidae of Eastern Canada and Northeastern United States. *Canadian Journal of Arthropod Identification* 25:1-246.
- Pérez-Hernández, C. X. y S. Zaragoza-Caballero. 2015. Diversidad alfa y beta de Cantharidae (Coleoptera) en el bosque tropical caducifolio de la vertiente del Pacífico mexicano. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86:771-781.
- Poole, R.W. y P. Gentili. 1997. *Nomina Insecta Nearctica: a checklist of the insects of North America*. Vol. 1-4. Rockville (MD): Entomological Information Services. Disponible en: <http://www.nearctica.com/nomina/main.htm> Último acceso: 01 de octubre de 2017.
- Ramsdale, A. S. 2002. Cantharidae Imhoff 1856. In Arnett, R. H., M. C. Thomas, P. E. Skelley y J. H. Frank. *American Beetles*. CRC Press. Boca Raton, Florida, p. 202-218.
- Ramsdale, A. S. 2010. Cantharidae Imhoff, 1815. In Richard, A., B. Leschen, R. G. Beutel y J. F. Lawrence (eds.). *Handbook of Zoology, Coleoptera, beetles, vol. 2: Morphology and systematic (Elateroidea, Bostrichiformia, Cucujiformia partim)*. Walter de Gruyter GmbH, Berlin/New York, p. 153-162.
- Sarmiento Cordero, M. A. 2015. *Coniopterygidae (Insecta, Neuroptera) del bosque tropical caducifolio de México*. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, UNAM. 174 p.
- Traugott, M. 2002. Dispersal power, home range and habitat preference of cantharid larvae (Coleoptera: Cantharidae) in arable land. *European Journal of Soil Biology* 38:79-83.
- Yildirim, E., A. Kopetz y Y. Bulak. 2011. Contribution to the knowledge of the Cantharidae (Coleoptera) fauna of Turkey. *Linzer Biologische Beiträge* 43(2):1641-1646.

Apéndice



Disponible en www.sciencedirect.com

Revista Mexicana de Biodiversidad

Revista Mexicana de Biodiversidad 86 (2015) 771–781



www.ib.unam.mx/revista/

Ecología

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

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

Cisteil Xinum Pérez-Hernández* y Santiago Zaragoza-Caballero

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

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

Disponible en Internet el 31 de agosto de 2015

Resumen

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

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

Palabras clave: Coleoptera; Reemplazamiento; Diferencias en riqueza

Abstract

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

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

Keywords: Coleoptera; Species replacement; Richness differences

* Autor para correspondencia.

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

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

<http://dx.doi.org/10.1016/j.rmb.2015.07.001>

1870-3453/Derechos Reservados © 2015 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de la Licencia Creative Commons CC BY-NC-ND 4.0.

Introducción

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

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

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

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

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

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

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

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



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

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

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

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

Materiales y métodos

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

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

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

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

Tabla 1
Localidades con BTC en la vertiente del Pacífico mexicano que fueron incluidas en el presente estudio. Se ordenaron según su latitud, de norte a sur.

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

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

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

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

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

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

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

Resultados

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

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

Tabla 2

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

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

Tabla 2 (continuación)

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

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

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

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

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

Diversidad alfa, beta y gamma verdaderas

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

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

Análisis de la diversidad beta

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

Relación de la diversidad beta con parámetros ambientales

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

Tabla 3

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

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

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

Tabla 4

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

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

Discusión

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

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

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

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

Tabla 5

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Agradecimientos

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

Referencias

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

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

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