



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología

Reconocimiento de patrones
biogeográficos de coleópteros
lamellicornios de las subfamilias
Scarabaeinae y Geotrupinae
(Scarabaeidae: Coleoptera)

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(Sistemática)

P R E S E N T A

Miguel Alejandro Rivas Soto

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Enrique Martínez Meyer.

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR: Dr. Miguel Ángel Morón Ríos
Dr. Juan José Morrone Lupi

MÉXICO, D.F.

Julio, 2011



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



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

Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 30 de mayo de 2011, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (SISTEMÁTICA)** del alumno **RIVAS SOTO MIGUEL ALEJANDRO** con número de cuenta **510450940** con la tesis titulada "**Reconocimiento de patrones biogeográficos de coleópteros Lamellicornios de las Subfamilias Scarabaeinae y Geotrupinae (Scarabaeidae: Coleoptera)**", realizada bajo la dirección del **DR. ENRIQUE MARTINEZ MEYER**:

Presidente: DRA. MERCEDES ISOLDA LUNA VEGA
Vocal: DR. JUAN JOSE MORRONE LUPI
Secretario: DR. GERARDO PEREZ PONCE DE LEON
Suplente: DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGUENZA
Suplente: DR. MIGUEL ANGEL MORON RIOS

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

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 10 de junio de 2011.

M. del Coro Arizandi
Dra. María del Coro Arizandi Arriaga
Coordinadora del Programa

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

Agradecimientos

Al posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por permitirme realizar la maestría en tan prestigiosa casa de estudios.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por otorgarme la beca que permitió la realización de mis estudios de posgrado (Registro de beca 233822).

Al proyecto CONACYT 80370 Biogeografía de la conservación de los mamíferos neárticos de México por los recursos otorgados para el desarrollo del proyecto.

A la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) por facilitar los registros que permitieron desarrollar este trabajo.

Al Dr. Enrique Martínez Meyer, por aceptar la dirección de esta tesis y colaborar con el desarrollo de la misma, realizando aportes significativos para mi formación académica que han permitido mi crecimiento profesional.

Al Dr. Miguel A. Morón por aceptar integrar mi comité, facilitar gran parte de los datos que se utilizaron en este trabajo y por sus valiosos comentarios que permitieron desarrollar de la mejor forma posible mi proyecto de tesis.

Al Dr. Juan José Morrone por ser parte de este comité y por sus valiosos comentarios y aportaciones para el desarrollo de este proyecto de tesis.

Agradecimientos a título personal

Al Dr. Santiago Zaragoza por permitirme obtener datos de la colección Nacional de insectos (CNIN) del Instituto de Biología de la UNAM, así como también al Biol. César Rojas Gómez quien se desempeña como técnico académico en el Instituto de Ecología de Xalapa y facilitó el acceso y manejo de los especímenes de dicha colección.

Al candidato a Doctor Constantino González Salazar por su abnegada y solidaria colaboración en este trabajo, aportando ideas y transmitiendo su conocimiento, los que resultaron vitales para el enfoque deseado de este trabajo. De la misma forma agradecer a los candidatos a Doctor Saúl López Alcaide y Armando Escobedo Galván por su constante apoyo y colaboración, por transmitir la experiencia y finalmente por hacerme creer en mí mismo.

Finalmente a todos quienes directa o indirectamente se han visto vinculados con el desarrollo de este proyecto, colaborando con el logro de los objetivos trazados.

Índice

	Página
Índice de Cuadros.....	v
Índice de Figuras.....	vi
Resumen.....	1
Abstract.....	3
1. Introducción.....	5
1.1. Patrones y regionalización biogeográfica.....	8
1.2. La región Neártica.....	9
1.3. La Zona de Transición Mexicana.....	10
1.4. La región Neotropical.....	12
1.5 El grupo de estudio.....	12
1.5.1 La subfamilia Scarabaeinae.....	13
1.5.2. La subfamilia Geotrupinae.....	14
2. Modelado de la distribución potencial de las especies	15
2.1. Algoritmos y capas ambientales.....	16
3. Búsqueda de áreas de endemismo.....	18

4. Objetivos.....	23
4.1. Objetivo General.....	23
4.2. Objetivos específicos.....	23
5. Metodología.....	24
5.1. Área de estudio.....	24
5.2. Datos distribucionales.....	24
5.3. Modelado de la distribución potencial.....	27
5.4. Análisis de endemidad.....	29
5.5. Comparación de las áreas de endemismo.....	30
6. Resultados.....	31
7. Discusión.....	44
8. Conclusiones.....	55
9. Literatura citada.....	57
Apéndices.....	75

Índice de Cuadros

	Página
Cuadro 1. Listado de especies.....	25
Cuadro 2. Variables utilizadas para realizar los modelos de nicho ecológico.....	27
Cuadro 3. Resumen de las tres áreas de endemismo obtenidas para la matriz de las distribuciones reales mediante el análisis de optimalidad.....	31
Cuadro 4. Resumen de las 5 áreas de consenso obtenidas para la matriz de distribuciones potenciales mediante el análisis de optimalidad, usando un consenso flexible donde se comparte el 20% de las especies con cualquier otra de las áreas que forman el consenso.....	34

Índice de Figuras

	Página
Figura 1. Géneros representados en las áreas de endemismo que definen las cinco áreas de consenso.....	33
Figura 2. Distancias canónicas en el análisis discriminante. Se muestra la discriminación de las áreas de consenso 1 y 4 basada en las tres variables ambientales: Estacionalidad de la Temperatura, Estacionalidad de la Precipitación e Isotermalidad.....	36
Figura 3. Gráfica de Cajas que muestran los resultados del análisis Kruskal-Wallis cuando comparamos las distintas áreas de consenso, utilizando las tres variables ambientales obtenidas de los modelos de nicho ecológico para las especies que definen los endemismos.....	38
Figura 4. Ubicación geográfica del Área de Consenso 0 con relación a los estados de México.....	39
Figura 5. Ubicación geográfica del Área de Consenso 1.....	40
Figura 6. Ubicación geográfica del Área de Consenso 2.....	41
Figura 7. Ubicación geográfica del Área de Consenso 3.....	42
Figura 8. Ubicación geográfica del Área de Consenso 4.....	43
Figura 9. Representación geográfica del Área de Consenso 0 y las provincias biogeográficas recuperadas mediante el análisis de optimalidad.....	47
Figura 10. Representación geográfica del Área de Consenso 3 y las provincias biogeográficas recuperadas mediante el análisis de optimalidad.....	48

Figura 11. Representación geográfica del Área de Consenso 2 y las provincias biogeográficas recuperadas mediante el análisis de optimalidad.....	50
Figura 12. Representación geográfica del área de consenso 4 y las provincias biogeográficas recuperadas mediante el análisis de optimalidad.....	52
Figura 13. Representación geográfica del área de consenso 1 y las provincias biogeográficas recuperadas mediante el análisis de optimalidad.....	53

Resumen

Las biotas son mosaicos con historias evolutivas complejas y reticuladas que necesariamente deben estudiarse mediante análisis biogeográficos. Dentro de los objetivos de la biogeografía histórica está el de identificar los componentes bióticos, los cuales son elementos históricos cuya unidad se debe a su historia en común y condiciones macroecológicas semejantes. Éstos pueden ser identificados mediante patrones de endemidad, obtenidos a partir de los puntos de ocurrencias de las especies, es decir, donde conocemos su presencia y distribución. Sin embargo, cuando analizamos estos patrones utilizando insectos, los datos tienen una gran incertidumbre, ya que son grupos menos conocidos en comparación con mamíferos, plantas, aves, etc.

Por esta razón el objetivo del presente trabajo es utilizar las distribuciones potenciales obtenidas a partir de los modelos de nicho ecológico para analizar los patrones de endemidad de 56 especies pertenecientes a las subfamilias Scarabaeinae y Geotrupinae (Coleoptera: Scarabaeidae) con el fin de complementar las distribuciones conocidas de esas especies y encontrar las áreas de endemismo que permitan reconocer los componentes bióticos de estos insectos utilizando un análisis de optimación. A su vez se pretende caracterizar las áreas geográficas obtenidas donde ocurren las especies endémicas basándose en las características climáticas de las áreas mediante un análisis discriminante.

Con este fin se construyó una base de datos con un total de 1634 registros basada en registros de: colecciones (IEXA y CNIN), bibliografía y las bases de datos (CONABIO y GBIF); y a partir de los registros de presencia se realizaron los modelos de nicho ecológico

utilizando MaxEnt 3.3.3a, para 56 especies de Scarabaeidae. Con estos datos se construyeron dos matrices de presencias y ausencias: una con los datos de distribución real y otra con los datos de distribución potencial. Posteriormente las matrices se analizaron utilizando el análisis de optimalidad integrado en el software NDM/VNDM.

Con la primera matriz se obtuvieron tres áreas de endemismos. Estas áreas resultaron pequeñas y algunas sin continuidad geográfica. Mientras que con la segunda matriz se obtuvieron 10 áreas de endemismo, las cuales fueron resumidas en cinco áreas consenso basadas en 18 especies. Con tres de estas áreas (consenso 0, 3 y 4) se lograron recuperar las provincias biogeográficas de las Zona de Transición Mexicana (ZTM) cuyo límite sur se alcanza en el istmo de Tehuantepec. El área de consenso 3, perteneciente a la Faja Volcánica Transmexicana (FVT) es aquella que más endemismos presentó. Climáticamente las áreas que definen la ZTM resultaron ser similares, exceptuando aquella que define la Sierra Madre Occidental (SMO) y una porción de la FVT, la que fue discriminada por la Estacionalidad de la Temperatura y la Isotermalidad. Finalmente una cuarta área (consenso 1) recuperó la provincia biogeográfica del Golfo de México, que pertenece a la Región Neotropical, y fue climáticamente discriminada debido a la Estacionalidad de la Precipitación. Una quinta área (consenso 2) corresponde un distrito occidental de la FVT.

En este estudio se encontraron los patrones biogeográficos que caracterizan la entomofauna de montaña a nivel de la ZTM utilizando una técnica que permite integrar metodologías de la biogeografía histórica con aspectos ecológicos que permiten caracterizar las áreas geográficas, así como también se confirmó que la FVT es un área de diversificación para estos animales, confirmando las hipótesis de Halffter.

Abstract

The biota is a complex mosaic with complex evolutionary histories, which need to be studied through biogeographic analysis. One of the main objectives of the historic biogeographic is to find the biotic components, which have a common history and macroecological conditions. These might be able to identify by endemic patterns obtained through presence of species, in other words, by the geographic points where their presence is registered. However, using presence data for insects brings an important amount of uncertainty. They belong to a group lacking of samples, especially in compare to other animal groups such as mammals and birds.

plants

The objective of the present study is to use the potential distributions obtained through species distribution modeling (SDM) for 56 species belonging to the following subfamilies: Scarabaeinae and Geotrupinae (Coleoptera: Scarabaeidae). The purpose of using SPM is a) to analyze the endemnicity pattern, b) to complement known distributions, c) to recognize biotic components through an optimization analysis and d) to characterize the geographic areas where endemic species may be occurring based on the climatic characteristics of areas though an discriminant analysis.

Firstly, a data base with 1634 records was constructed based on the following collections: IEXA, CNIN, CONABIO, GBIF and through records of presence found by SDM (MaxEnt 3.3a). Through these data presence and absence matrixes were constructed. Another matrix was also constructed with the potential distribution data. Afterwards, they were analyzed

using an optimal integrated analysis in the NDM/VNDM software.

With the first matrix, endemism areas were obtained. These areas resulted to be small and some of them did not present geographic continuity. With the second matrix, 10 endemism areas were obtained, which were summarized in 5 consensus areas based on 18 species. With three of these areas (consensus 0, 3 and 4) it was possible to recover the biographic provinces of the Mexican Transition Zone (MTZ), which south limit reaches the Tehuantepec isthmus (TI).

The consensus area 3 that belongs to the Faja Volcánica Transmexicana (FVT), is the area that presented more endemism. Climatically, the areas that define MTZ resulted to be similar, except the area that was defined by the Sierra Madre Occidental (SMO) and a portion of the FVT, which was discriminated by the Temperature Seasonality and the Isothermality.

Finally, a fourth area of the consensus (Consensus 1) recovered the biogeographic province of the Mexican Gulf that belongs to the Neotropical Region that was climatically more discriminated by the Precipitation Seasonality; and a fifth area (Consensus 2) is a western district of the FVT.

In this study we found the biogeographic patterns that characterize the entomofauna of the mountains of ZTM. The technique used allowed the integration of historical biogeographic methodologies with ecological aspects. Integrating ecology aspects facilitated the characterization of geographic areas as well as confirming that FVT is a diversification area this animals. Consequently, Halffter hypothesis was confirmed.

1. Introducción

Las biotas son mosaicos complejos de especies provocados por procesos de vicarianza (fragmentación de las distribuciones) y dispersión (expansión de las distribuciones), teniendo historias complejas y reticuladas, que necesariamente deben estudiarse a través de un análisis biogeográfico (Morrone, 2007). La biogeografía describe estos patrones de distribución, en el espacio y en el tiempo, intentando explicar los procesos que los originaron.

La biogeografía puede definirse simplemente como la ciencia que estudia la distribución de los seres vivos en el espacio y tiempo, sin embargo la simplicidad de esta definición oculta una gran complejidad, puesto que la biogeografía trasciende la biología e integra otras disciplinas científicas como la geografía y la geología (Crisci, 2001). Sin embargo, por conveniencia algunos autores dividen a la biogeografía en dos subdisciplinas, conocidas como biogeografía histórica y biogeografía ecológica. La biogeografía ecológica generalmente analiza patrones a escalas espaciales y temporales en tiempo ecológico, mientras que la biogeografía histórica básicamente analiza patrones a escalas espaciales y temporales geológicas (Morrone, 1996, 2004a, 2007). Esta distinción es artificial, pues implica dividir un continuo, donde los extremos son identificables como “ecológico” o “histórico”, pero en el intermedio sería irreconocible tal distinción (Myers y Giller 1988; Crisci, 2001; Morrone, 2004a, 2007). Debido a esto algunos autores proponen la integración de ambas aproximaciones en un programa de investigación unificado (Gray, 1989; Henderson, 1991; Zunino y Zullini, 2003; Morrone 2004a, 2007; Wiens y Donoghue, 2004; Riddle, 2005) considerando que los patrones biogeográficos deberían deducirse a

partir de taxones con historias evolutivas y condiciones macroecológicas semejantes (Halffter, 1987).

Dentro de los objetivos de la biogeografía histórica está identificar los componentes bióticos. Éstos son conjuntos de taxones integrados espacio-temporalmente que caracterizan áreas biogeográficas determinadas. Los componentes bióticos son elementos históricos, cuya unidad se debe a su historia común, aunque no representan entidades “monofiléticas” en el mismo sentido que los clados, pues poseen reticulación importante, sobre todo si analizamos la evolución biótica a lo largo de un lapso amplio (Humphries y Parenti, 1999). Con ellos podemos reconocer patrones de distribución que nos pueden señalar hipótesis de homología primaria (Morrone, 2001, 2007).

Diferentes metodologías permiten encontrar dichos patrones, como la panbiogeografía (Croizat, 1958, 1964; Morrone y Crisci, 1995; Craw *et al.*, 1999). Un análisis panbiogeográfico comprende primero la construcción de trazos individuales, los cuales son árboles de tendido mínimo de las localidades de colecta. A partir de los trazos individuales se obtienen los trazos generalizados que corresponden a la superposición de los trazos individuales. Finalmente se obtienen los nodos que son las intersecciones de los trazos generalizados y representan los diferentes componentes bióticos encontrados.

Otros métodos destinados al reconocimiento de componentes bióticos incluyen el análisis de parsimonia de endemismos (Rosen, 1988), el análisis de endemividad (Szumik *et al.*, 2002) y el análisis de áreas de endemismo anidadas (Deo y DeSalle, 2006). Todas estas metodologías se basan en las distribuciones geográficas de los taxones, las que resultan de la inferencia acerca de cuál es el área con mayor factibilidad de que una

determinada especie esté presente. El área de distribución de una especie se construye a partir de las localidades donde se ha registrado, entendiendo por localidad de recolecta o registro, tanto su descripción de localización y coordenadas geográficas, como sus atributos de hábitat (Espinosa *et al.*, 2001). Operativamente, se le reconoce en el mapa como la superficie que encierra el conjunto de las localidades donde la especie ha sido recolectada (Cabrera y Willink, 1973) y puede representarse de distintas formas utilizando diferentes metodologías, según señala Rapoport (1975).

Hoy en día existen varios métodos para inferir y representar el área de distribución de una especie (Espinosa *et al.*, 2001), siendo uno de los más usados los modelos de nicho ecológico (Soberón y Peterson, 2005). En el modelado de nichos ecológicos, los datos de presencia o presencia-ausencia de una especie se asocian con las condiciones ambientales de una región, representadas por mapas digitales de variables ambientales relevantes para identificar el conjunto de condiciones que determinan la presencia de una especie (i.e., su nicho ecológico, *sensu* Hutchinson 1957). Una vez generado el modelo de nicho es proyectado sobre el mapa de la región de estudio, es decir, se identifican las condiciones adecuadas para la especie en el área de estudio y se produce un mapa de la distribución potencial (Peterson *et al.*, 1999; Sánchez-Cordero *et al.*, 2001, 2004, 2005b). De esta forma los modelos de distribución potencial de especies parecen mejorar de manera significativa la identificación de áreas de endemismo (Escalante *et al.*, 2003, 2007a y 2007b; Rojas-Soto *et al.*, 2003) y en consecuencia la regionalización biogeográfica (Guisan y Thuiller, 2005).

1.1 Patrones y regionalización biogeográfica

En 1820, Agustín De Candolle, basado en patrones de distribución de plantas, fue el pionero en describir regiones biogeográficas mundiales definiendo “20 áreas de endemismo”, afirmando que cada una se caracterizaba por numerosas especies de plantas, a veces endémicas, cuya distribución estaba limitada por las barreras naturales de los océanos, desiertos o cambio de temperatura, o por la presencia de las plantas competidoras (Cox, 2001).

El reconocimiento formal de estas regiones biogeográficas se inició con el trabajo de Sclater (1858) en la distribución de las aves paseriformes, que dividió al mundo en seis regiones, más tarde aceptada por Wallace (1876), quien lo aplicó a la distribución de otros animales, especialmente mamíferos. Los mapas de Wallace reconocieron las siguientes regiones: Región Paleártica (templadas de Eurasia), Etiopía (África al sur del Trópico de Cáncer); Oriental (Asia tropical, incluidos los tropicales adyacentes mayores de la Sonda Canarias); Australia (incluyendo Nueva Guinea y las islas adyacentes); Neártica (de América del Norte hacia el sur hasta el centro de México) y Neotropical (América del Sur y América Central hacia el norte hasta el centro de México). Este esquema y los nombres, aplicando sobre todo a la distribución de los mamíferos y aves, han sido ampliamente aceptados por zoogeógrafos desde entonces (Cox, 2001).

Más recientemente, Morrone (2006) propuso áreas biogeográficas, así también zonas de transición para América Latina y las islas del Caribe basado en metodologías panbiogeográficas y análisis cladísticos sobre la base de endemidad de patrones de

distribución de la entomofauna y ordenándolas jerárquicamente en un sistema de regiones, subregiones, dominios, y provincias. De acuerdo con Morrone (2006), los insectos son especialmente importantes para los investigadores que tratan de responder a las preguntas biogeográficas y entender correctamente los patrones de distribución mundial, debido a que plantean desafíos sobre el conocimiento de su distribución, filogenia y diversidad (Gressitt, 1974; Morrone, 2006). Con este trabajo se definieron para América las regiones: Néarticas, Neotropical y Andina; y dos zonas de transición: la Zona de Transición Mexicana y la Zona de Transición Sudamericana.

1.2 La región Neártica

Sucesivas regionalizaciones han definido la región Neártica como la región que se extiende desde el norte de América, comprendiendo las zonas frías templadas de América del Norte (Canadá, Estados Unidos, excluyendo el sur de Florida), hasta el centro de México (Sclater, 1958, 1897; Wallace, 1876; Smith, 1941; Cabrera y Willink, 1973; Udvardy, 1975; Rzedowski, 1978; Morrone, 2002, 2006), algunas tierras altas de Chiapas y América Central pueden pertenecer a esta región según Escalante *et al.* (2004). Esta Región pertenece al reino Holártico, que corresponde al paleocontinente de Laurasia y que también incluye la región Paleártica (Europa, Asia, al norte de las montañas del Himalaya, África, al norte del Sahara y Groenlandia). En México pueden identificarse cinco provincias de la región Neártica: California, Baja California, Sonora, Altiplano Mexicano y Tamaulipas (Morrone, 2006).

Los límites de la región Neártica se han estudiado principalmente con base en la distribución geográfica de mamíferos (Escalante et al., 2004, 2005, 2007a, 2010), sin embargo, a la fecha no existe una regionalización jerárquica de esta región con base en el concepto de homología espacial (*sensu* Morrone, 2004), únicamente se han identificado ecorregiones con base en datos ambientales (Bailey y Cushwa, 1981; Ricketts et al., 1999). El límite sur de la región Neártica en México coincide con la llamada Zona de Transición Mexicana (ZTM) (Halfpter, 1987; Escalante *et al.*, 2004), donde la región Neártica confluye con la Región Neotropical.

1.3 La Zona de Transición Mexicana

En general, las zonas de transición son áreas geográficas que representan eventos de “hibridación” biótica, promovida por cambios histórico-ecológicos que permiten la mezcla de componentes bióticos diferentes (Morrone, 2004; Escalante, 2009).

Halfpter (1962, 1987) definió la Zona de Transición Mexicana como un área compleja y variada, donde elementos bióticos Neotropicales y Neárticos se superponen. Incluye el suroeste de Estados Unidos, México y gran parte de América Central que se extiende a las tierras bajas de Nicaragua (Morrone, 2006). Halfpter (1962) analizó los patrones de distribución de los taxones de Scarabaeidos de montaña (Coleoptera), en la Zona de Transición Mexicana y los categorizó como tres patrones de distribución principales, teniendo en cuenta la distribución de sus parientes más cercanos, su riqueza de

especies, el grado de simpatría entre especies, la historia geológica y la diversidad de hábitats ocupados por las especies de este grupo.

Morrone y Márquez (2001) realizaron un análisis panbiogeográfico basado en taxones de escarabajos (Coleoptera) de la Zona de Transición Mexicana, integrada por representantes de Attelabidae, Carabidae, Cerambycidae, Chrysomelidae, Cleridae, Curculionidae, Elateridae, Sphindidae, Scarabaeidae, Staphylinidae y Passalidae, encontrando un trazo generalizado en el norte, que comprende básicamente las zonas de montaña (Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Faja Volcánica Transmexicana, Cuenca del Balsas y Sierra Madre del Sur), y un trazo generalizado del sur (Sierra Madre de Chiapas y las tierras bajas de Chiapas, el Golfo de México, y la costa mexicana del Pacífico, alcanzando el sur hasta el Istmo de Panamá). El trazo generalizado norte es el lugar con mayor mezcla de elementos neárticos y neotropicales, y es no sólo es la latitud, sino también la altitud lo que determina sus límites, con una influencia importante Neártica en altitudes más altas y una mayor influencia Neotropical en altitudes inferiores.

Morrone (2004) determinó que la Zona de Transición Mexicana se compone de cinco provincias: Sierra Madre Occidental, Eje Volcánico Transmexicano, Sierra Madre Oriental, Cuenca del Balsas y Sierra Madre del Sur.

De acuerdo con Ruggiero y Ezcurra (2003), el análisis de las zonas de transición por parte de los biogeógrafos ecólogos posee una orientación mayormente cuantitativa, mientras que para los biogeógrafos históricos esta orientación es más bien cualitativa. Sin

embargo, se esperaría que pudieran unirse ambas aproximaciones en un mismo análisis para llevar a cabo un estudio integral de estas áreas.

1.4 La región Neotropical

Se ha definido como la región correspondiente a los trópicos del Nuevo Mundo, que abarca desde el sur de México hasta América del Sur, incluyendo las Antillas y una porción sur de la península de Florida. Está formada por 4 subregiones: Caribeña, Amazónica, Chaqueña y Paranaense (Morrone, 2005).

La penetración de la biota Neotropical, antes del Cuaternario, hacia el norte en México y hacia región Andina, ha permitido la formación de zonas de transición Mexicana y Sudamericana respectivamente (Morrone, 2004).

1.5 El grupo de estudio

El conocimiento sobre la distribución geográfica de los coleópteros se ha venido incrementando desde 1962, cuando Halffter propuso patrones de dispersión para los Scarabaeidae mexicanos. La gran diversidad de este grupo los hace ideales para el estudio de patrones biogeográficos (Morrone, 2006), siendo el modelo de estudio de este trabajo. Los coleópteros Scarabaeoidea, llamados comúnmente escarabajos, son uno de los grupos de insectos más diversificados en cuanto a forma, coloración, tamaño y hábitos, y son uno de los grupos de insectos mejor conocidos (Morón *et al.*, 1997).

La familia Scarabaeidae consiste de 9,773 especies asignadas a 429 géneros y 17 tribus de 18 familias o grupos supragenéricos, aunque el número de especies descritas hasta 2005 probablemente llegue a las 12,000. Sin embargo la clasificación de este grupo no es fácil, ya que su clasificación taxonómica ha sufrido numerosos cambios en sus 200 años de estudio (Morón, 2006). Según la clasificación de Howden (1982), la familia Scarabaeidae puede dividirse en las subfamilias: Scarabaeinae, Aphodiinae, Geotrupinae, Ochodaeinae, Hybosorinae, Ceratocanthinae y Orphininae.

Halfpter y colaboradores (2008) analizaron los patrones de distribución de los escarabajos de la familia Scarabaeidae en el centro de México, para lo cual utilizaron las subfamilias Geotrupinae y Scarabaeinae caracterizándolas dentro de la Zona de Transición Mexicana. Por otra parte, Trotta-Moreu (2008) también describió los patrones de distribución de Geotrupinae en México, adicionando presencias obtenidas con modelos de nicho ecológico, coincidiendo con Halfpter en que algunos de los géneros de esta subfamilia poseen patrones de dispersión neárticos.

1.5.1 Subfamilia Scarabaeinae

Es una de las subfamilias más diversificadas de la familia Scarabaeidae (*sensu stricto*) e incluso algunos autores la consideran al nivel de familia. Sin embargo Halfpter y Edmonds (1982) consideran a este grupo como subfamilia formada por seis tribus: Scarabaeini, Eurysternini, Coprini, Oniticellini, Onthophagini y Phanaeini. Se caracterizan porque los adultos presentan el labro y las mandíbulas ocultas bajo el clípeo y las metatibias con un espolón apical. Las larvas tienen la lacinia y la galea maxilares claramente separadas entre

sí; las antenas formadas por cuatro artejos, siendo el cuarto de ellos muy reducido, corto y delgado; las patas formadas por dos artejos, con las uñas muy pequeñas o ausentes; el cuerpo robusto, claramente jorobado. Habitan en casi todos los ambientes situados entre el nivel del mar y los 3500 m de altitud. La mayoría de las especies tiene hábitos coprófagos, siendo algunas necrófagas o consumidoras de detritus vegetales. Algunas están asociadas a nidos de formícidos, termitas y vertebrados (Morón, 2003).

1.5.2 Subfamilia Geotrupinae

Incluye cuatro tribus: Geotrupini, Bolboceratini, Athyreini y Lethrini. Se caracterizan por tener el labro y las mandíbulas visibles, no ocultas bajo el clípeo; las antenas poseen 11 artejos y la masa antenal está formada por 3 de estos artejos, el pigidio se encuentra total o parcialmente oculto por los élitros y los genitales masculinos están encerrados en una cápsula esclerosada característica. Las larvas presentan antenas de tres artejos, el último reducido y encontrando órganos sensoriales distales en el penúltimo de los artejos. Poseen epifaringe trilobulada con tórrame simétricos. Maxilas con la galea y lacinia claramente separadas. Área estriduladota maxilar con dientecillos. Patas con dos o cuatro artejos, pudiendo poseer órganos estriduladores las del meso y metatórax. Estigmas respiratorios cribriiformes o bíforos (Ritcher, 1996). Las especies de Geotrupinae se caracterizan porque excavan túneles que en algunos casos aprovisionan humus y hojarasca de la superficie para el desarrollo de las larvas. Solo algunas especies de la tribu Geotrupini utilizan el estiércol para el desarrollo larvario (Howden, 2003).

2. Modelado de la distribución potencial de las especies

La predicción de áreas de distribución geográfica a escala local es un asunto complejo, que requiere bases de datos detalladas sobre la incidencia, en alta resolución, de variables ambientales y antrópicas, y su variación en el tiempo, así como de datos fiables sobre la distribución geográfica de los taxones, y del esfuerzo de muestreo en que se basan los datos (Graham *et al.*, 2004; Stockwell *et al.*, 2006). Se piensa que el nicho ecológico es clave para entender la estructura de la distribución geográfica y la abundancia de las especies. Por ello, aunque los factores abióticos no son los únicos que determinan el nicho ecológico de una especie dada, éstos pueden ser mapeados en áreas geográficas específicas, y por consiguiente son comúnmente usados para determinar la distribución de las especies (Carpenter *et al.*, 1993). Los modelos de nicho ecológico indican la idoneidad del hábitat para el desarrollo de poblaciones de una especie concreta o de una comunidad (Ferrier y Guisan, 2006). Las zonas aptas no colonizadas se relacionan con la capacidad de dispersión de las especies, las interacciones bióticas o extinciones locales en el pasado (Anderson y Martínez-Meyer 2004).

Escalante y colaboradores (2007a, 2009) han utilizado los modelos de nicho ecológico para complementar metodologías de biogeografía histórica utilizando como modelo los mamíferos de México (Escalante *et al.*, 2007a) y los escarabajos andinos del género *Eurymetopum* (Escalante *et al.*, 2009). Por otro lado, y con fines de conservación, Iloldi-Rangel y colaboradores (2008) perfeccionaron los modelos obtenidos mediante la utilización de mapas digitales de vegetación excluyendo las zonas de predicción si el sitio carece de vegetación primaria o secundaria (Mas *et al.*, 2004).

2.1 Algoritmos y capas ambientales

Para llevar a cabo el modelado de nicho ecológico se necesitan herramientas informáticas y estadísticas, que utilizan registros georreferenciados de las especies en combinación con mapas digitales de variables ambientales con las cuales se generan representaciones formales del espacio ecológico sobre el espacio geográfico (Peterson *et al.*, 2005). Generalmente los datos utilizados corresponden a variables ambientales o topográficas dando mayor importancia a las variables abióticas, cercanas al concepto de nicho Grinnelliano, que a las variables bióticas (Soberón, 2007), debido a que las últimas son más complejas de integrar en un continuo de datos que permita su análisis a través de un sistema de información geográfica.

Un aspecto importante es que los datos ambientales utilizados afectan el desempeño de la modelación, lo que permite reconocer qué variables son más informativas que otras, que de forma directa o indirecta se asocian con las tolerancias fisiológicas de la especie (Parra *et al.*, 2007). Sin embargo, también se encuentran sujetas a sesgos como la autocorrelación de los datos que puedan redundar información (por ejemplo elevación y temperatura media anual) (Guisan *et al.*, 2006) o que las coberturas no se encuentren a la resolución y/o extensión deseada, lo cual es preponderante dependiendo de la escala de trabajo.

En cuanto a los algoritmos de modelado, hoy existen diferentes metodologías para producir modelos; hay métodos estadísticos (regresiones múltiples o análisis de conglomerados) y heurísticos (árboles de decisión, algoritmos genéticos, redes neuronales,

etc.). Incluso existen varios métodos integrados sobre una misma interfaz como es el caso del programa OpenModeller (Muñoz *et al.*, 2009). Todos estos métodos buscan determinar las asociaciones significativas entre los datos de presencia de las especies (o ausencia en algunos casos) y los datos que caracterizan las condiciones ambientales bajo las cuales es factible que la especie se encuentre presente. Posteriormente estas condiciones son proyectadas en un espacio geográfico para producir un mapa de distribución potencial (Pearson y Dawson, 2003; Soberón y Peterson, 2005). Las posibilidades confiables de obtener una aproximación de la distribución de las especies a partir de estos métodos ha permitido su utilización en áreas como la biogeografía histórica (Escalante *et al.*, 2007a; 2007b; 2010), la búsqueda de patrones de distribución de especies y de comunidades (Peterson, 2001; Fera y Peterson, 2002; Ferrier y Guisan, 2006) y la biología de la conservación (Sánchez-Cordero *et al.*, 2005a), entre otros.

3. Búsqueda de Áreas de Endemismo

De acuerdo con Espinosa *et al.* (2001), la distribución geográfica de una especie es el conjunto de localidades donde ésta ha sido registrada. Mientras que un área de distribución geográfica resulta de la inferencia acerca de cuál es el área con mayor probabilidad de que una determinada especie esté presente.

Lo anterior es fundamental para la determinación de las áreas de endemismo, puesto que un área de endemismo puede diagnosticarse mediante la evaluación de la superposición de las áreas de distribución de dos o más especies diferentes (Müller, 1973; Platnick, 1991; Morrone, 1994). De esta forma un endemismo que se anida uno dentro del otro, es un recurso para el reconocimiento de provincias bióticas, que se agrupan en dominios, que a su vez se agrupan en regiones y éstas en reinos, los que, además de diagnosticarse por la concentración de endemismos, se definen como áreas con una relativa homogeneidad de condiciones ecológicas.

La provincia biótica es definida por Álvarez y Lachica (1974) como un área considerable y continua, caracterizada por la presencia de una o más asociaciones ecológicas importantes que difieren, cuando menos, en una superficie proporcionalmente cubierta de las asociaciones que se encuentran en las provincias adyacentes. Así, las provincias son áreas que están caracterizadas por un conjunto particular de especies, además de una fisiografía, clima, suelo y fisonomía de la vegetación que son similares (Espinosa *et al.*, 2001).

Se han propuesto diferentes métodos para encontrar áreas de endemismo, comenzando por los métodos propuestos por la biogeografía cladística, que utiliza la sistemática filogenética para establecer una relación general entre áreas. Entre estos están el análisis de componentes (Nelson y Platnick, 1981), el análisis de parsimonia de Brooks (BPA) (Wiley, 1987; Brooks 1985; 1990) y el enunciado de tres áreas (Nelson y Ladiges, 1991). No obstante la utilización de estos métodos se basa en el supuesto de que los cladogramas que se poseen son correctos y que todos los procesos de especiación ocurren por alopatría y no por extinción ni dispersión (Espinosa *et al.*, 2001).

En 1973, Müller propuso una metodología para hallar las áreas de endemismo utilizando mapas, para esto simplemente se superponen las áreas de distribución y se determina su congruencia. Este método requiere que las distribuciones de las especies sean menores al área de estudio, así como también conocer los límites distribucionales de estas áreas y que las especies deban ser absolutamente válidas.

Posteriormente Crisci y López (1983) propusieron un método fenético, utilizando localidades, celdas o cuadrantes que son analizados mediante los índices de Dice o Jaccard, lo cual le otorgó más objetividad a la búsqueda de las áreas de endemismo. Posteriormente Morrone (1994) ideó un método basado en el análisis de parsimonia de endemismos (PAE) (Rosen, 1988; Rosen y Smith, 1988), que permite utilizar celdas para agrupar jerárquicamente las áreas, de manera análoga a la sistemática filogenética, que eventualmente pueden ser interpretados como regiones, dominios, provincias o distritos biogeográficos (Espinosa *et al.*, 2001; Escalante *et al.*, 2003).

Crisci y colaboradores (2000) distinguieron tres tipos de PAE de acuerdo con sus unidades de estudio: localidades, áreas de endemismo y cuadrantes. El PAE con base en localidades permite obtener cladogramas de áreas, en donde las localidades se encuentran agrupadas por la presencia de sinapomorfías geográficas directamente a partir de las distribuciones geográficas de los organismos. El PAE con base en áreas de endemismo fue empleado inicialmente por Craw (1988) al utilizar áreas de alto y bajo endemismo como unidades y agregando información de clados. Finalmente, el PAE con base en cuadrantes fue propuesto por Morrone (1994), donde se utilizan las distribuciones de los taxones en una cuadrícula sobrepuesta al área de estudio y los cuadrantes se toman como unidades (Crisci *et al.*, 2000).

Según señala Morrone (1994) los pasos para construir un PAE son:

1. Dividir el área de estudio en cuadrantes, o un sistema de regionalización como provincias, distritos, regiones, etc.
2. Construir una matriz de presencias y ausencias, codificada con 1 y 0 respectivamente para cada cuadrante, provincia, distrito o región considerada en el análisis.
3. Aplicar análisis de parsimonia a la matriz creada.
4. Identificar las sinapomorfías de las áreas considerando al menos dos taxones.
5. Sobreponer los grupos de cladogramas delimitados sobre el área de estudio y el mapa, considerando los taxones endémicos para cada grupo de

cuadrantes, provincias, distritos, o regiones, etc., para delimitar las áreas de endemismo.

Por otra parte, en panbiogeografía, las áreas de endemismo pueden estar representadas por trazos generalizados, de acuerdo a la metodología propuesta por Croizat (1958). Los trazos generalizados representan la superposición estadísticamente significativa de los diferentes trazos individuales (Zunino y Zullini, 2003), lo que se interpreta como los patrones de distribución actuales de las biotas ancestrales, los cuales fueron fragmentados por eventos geológicos o tectónicos (Craw, 1988; Morrone, 2004), siendo representaciones del componente biótico tal como áreas de endemismo (Ruggiero y Escurra, 2003; Morrone, 2004).

Para Szumik y colaboradores (2006) esta propuesta de búsqueda de áreas de endemismo está construida sobre supuestos y conceptos teóricos que hacen difícil su identificación. Ellos proponen un método basado explícitamente en el concepto de endemismo (Platnick, 1991), que incluye al componente espacial no considerado por el método panbiogeográfico y aplica un criterio de optimización durante la evaluación de las hipótesis biogeográficas y no después de la obtención de éstas (Szumik *et al.*, 2002; Szumik y Goloboff, 2004). Este método realiza una búsqueda de áreas de endemismo dentro de un conjunto de datos de distribución geográfica de diferentes taxones, definidas a través de un índice de endemividad que evalúa la relación entre la presencia observada, supuesta e inferida de los taxones dentro de las áreas dadas (Szumik y Goloboff, 2004; Szumik *et al.*, 2006). Este método está implementado en el programa computacional NDM/VNDM v.2.5 (Goloboff, 2005), el cual asigna un valor de endemividad a un área

determinada en función del grado de endemidad de los taxones analizados (Szumik y Goloboff, 2004).

4. Objetivos

4.1 Objetivo General

Identificar y caracterizar ecológicamente las áreas geográficas implicadas en los patrones de endemidad reconocidos a través de la distribución potencial de las especies de las subfamilias Scarabainae y Geotrupinae (Coleoptera: Scarabaeidae) en México y América Central, utilizando metodologías de biogeografía histórica.

4.2 Objetivos específicos

- Generar áreas de distribución de las especies de las subfamilias Scarabaeinae y Geotrupinae (Coleoptera: Scarabaeidae) de México y América Central a partir de modelos de nicho ecológico.
- Identificar los patrones de homopatría (endemismo) entre las especies de Scarabaeidae
- Reconocer provincias biogeográficas a partir de los patrones de endemidad de las especies de Scarabaeidae.
- Cuantificar el aporte de los modelos de nicho ecológico a los análisis de endemidad de las especies de Scarabaeidae.
- Identificar similitudes y/o diferencias entre las áreas geográficas donde se identifican los patrones de endemidad basado en variables climáticas.

5. Metodología

5.1. Área de Estudio

Para este trabajo se consideró como área de estudio la zona de Centro y Norteamérica, desde Panamá hasta el sur de los Estados Unidos. El área fue dividida en cuadrantes de un 1° de latitud x 1° de longitud de acuerdo a la metodología descrita por Domínguez *et al.* (2006) y Escalante *et al.* (2009), quienes buscaron patrones de endemidad en insectos sudamericanos, donde cada cuadrante constituye una Unidad Geográfica Operativa (UGO). Este tamaño de grilla fue seleccionado, por sobre otros de menor dimensión, por su eficiencia en obtener un mayor número de endemismos. Sin embargo, a diferencia de grillas más pequeñas, se obtiene menor información sobre las áreas anidadas (ver Casangranda *et al.*, 2009). En total se dividió el área de estudio en 550 UGOs identificadas entre los 7° y 35° N de latitud y los -77° y -119° de longitud Oeste.

5.2. Datos Distribucionales

Se construyó una base de datos para 56 especies de coleópteros pertenecientes a la familia Scarabaeidae (subfamilias Scarabaeinae y Geotrupinae) (Cuadro 1). Para ésto se revisaron las colecciones biológicas del Instituto Nacional de Ecología, A. C. (INECOL) y la Colección Nacional de Insectos del Instituto de Biología, UNAM (CNIN). Así mismo se consultaron las bases de datos de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Global Biodiversity Information Facility (GBIF), así como las publicaciones que contuvieran datos de distribución de las especies señaladas (Morón *et al.*, 1985; Morón *et al.*, 1988; Terron *et al.*, 1991; Morón, 1994; Deloya y Morón, 1998; Morón

et al., 1998; Morón *et al.*, 2000; Carrillo-Ruíz y Morón, 2003; Verdú *et al.*, 2007; Muñoz-Hernández *et al.*, 2008; Trevilla-Rebollar *et al.*, 2010) . De la misma forma, se asignó una coordenada a cada localidad geográfica, señalada en las distintas fuentes de información de colecta siguiendo la “metodología de punto” de acuerdo al manual de procedimientos para la georreferenciación de localidades de colecciones biológicas (Wieczorek, 2001) y apoyado en el Archivo Histórico de Localidades del Instituto Nacional de Estadística y Geografía de México (INEGI), Biogeomancer, The Global Gazzeter 2.2 y Google Earth.

La base de datos construida se hizo bajo el formato de Microsoft Access 2003 y contiene un total de 1634 registros para las 56 especies estudiadas, una vez habiendo eliminado los registros repetidos y una o más localidades más cercanas de 3’ una de la otra ya registrada, para evitar sobrerepresentación de sitios.

Estos datos se utilizaron para construir dos matrices de presencia y ausencia, donde la presencia de las especies en cada UGO se designa con el número 1 y las ausencia con 0. La primera matriz incluye datos de presencias reales de las especies y la segunda las distribuciones potenciales modeladas con MaxEnt (Phillips *et al.* 2006).

id	género	especie	Id	género	especie
1	<i>Canthon</i>	<i>corporaali</i>	29	<i>Onthophagus</i>	<i>batesi</i>
2	<i>Canthon</i>	<i>cyanellus</i>	30	<i>Onthophagus</i>	<i>belorhinus</i>
3	<i>Canthon</i>	<i>euryscelis</i>	31	<i>Onthophagus</i>	<i>chevrolati</i>
4	<i>Canthon</i>	<i>femoralis</i>	32	<i>Onthophagus</i>	<i>chryses</i>
5	<i>Canthon</i>	<i>humectus</i>	33	<i>Onthophagus</i>	<i>cochisus</i>
6	<i>Canthon</i>	<i>imitator</i>	34	<i>Onthophagus</i>	<i>corrosus</i>

id	género	especie	Id	género	especie
7	<i>Canthon</i>	<i>indigaceus</i>	35	<i>Onthophagus</i>	<i>crinitus</i>
8	<i>Canthon</i>	<i>leechi</i>	36	<i>Onthophagus</i>	<i>cyanellus</i>
9	<i>Canthon</i>	<i>morsei</i>	37	<i>Onthophagus</i>	<i>fuscus</i>
10	<i>Canthon</i>	<i>praticola</i>	38	<i>Onthophagus</i>	<i>guatemalensis</i>
11	<i>Canthon</i>	<i>vazquezae</i>	39	<i>Onthophagus</i>	<i>hoepfneri</i>
12	<i>Ceratotrupes</i>	<i>bolivari</i>	40	<i>Onthophagus</i>	<i>igualensis</i>
13	<i>Ceratotrupes</i>	<i>fronticornis</i>	41	<i>Onthophagus</i>	<i>incensus</i>
14	<i>Ceratotrupes</i>	<i>sturmi</i>	42	<i>Onthophagus</i>	<i>knulli</i>
15	<i>Copris</i>	<i>armatus</i>	43	<i>Onthophagus</i>	<i>landolti</i>
16	<i>Copris</i>	<i>costaricensis</i>	44	<i>Onthophagus</i>	<i>lecontei</i>
17	<i>Copris</i>	<i>incertus</i>	45	<i>Onthophagus</i>	<i>mariozuninoi</i>
18	<i>Copris</i>	<i>klugi</i>	46	<i>Onthophagus</i>	<i>maya</i>
19	<i>Copris</i>	<i>leaviceps</i>	47	<i>Onthophagus</i>	<i>mexicanus</i>
20	<i>Copris</i>	<i>lecontei</i>	48	<i>Onthophagus</i>	<i>mextexus</i>
21	<i>Copris</i>	<i>lugubris</i>	49	<i>Onthophagus</i>	<i>nasicornis</i>
22	<i>Copris</i>	<i>moechus</i>	50	<i>Onthophagus</i>	<i>nitidior</i>
23	<i>Copris</i>	<i>rebouchei</i>	51	<i>Onthophagus</i>	<i>rhinolophus</i>
24	<i>Copris</i>	<i>sallei</i>	52	<i>Onthophagus</i>	<i>rostratus</i>
25	<i>Megatrupes</i>	<i>cavicollis</i>	53	<i>Onthophagus</i>	<i>rufescens</i>
26	<i>Megatrupes</i>	<i>fisheri</i>	54	<i>Onthophagus</i>	<i>semiopacus</i>
27	<i>Onthophagus</i>	<i>acuminatus</i>	55	<i>Onthophagus</i>	<i>subopacus</i>
28	<i>Onthophagus</i>	<i>alluvius</i>	56	<i>Onthophagus</i>	<i>villanuevai</i>

Cuadro 1. Listado de especies.

5.3. Modelado de la distribución potencial

Con el propósito de complementar los datos puntuales y su influencia en los patrones de endemidad, se realizaron modelos de nicho ecológico para las 56 especies estudiadas. Dichos modelos se interpretaron como la distribución potencial de las especies analizadas (Soberón y Peterson, 2005).

Se utilizaron los datos de presencia de las especies junto con 22 coberturas de bases de datos, 19 coberturas climáticas (WORLDCLIM ver Hijmans *et al.*, 2006) y tres coberturas con datos topográficos (Hydro 1k) (Cuadro 2). Los datos fueron divididos en tres grupos: aquellos que poseen menos de 10 registros de presencia, entre 11 y 29, y finalmente aquellos que poseen un número igual o superior a 30 registros. El algoritmo utilizado para modelar es el de Máxima Entropía, implementado en el programa MaxEnt 3.3.3a 07/2010 (Phillips *et al.*, 2006). Para cada especie de los grupos mencionados se generó un único modelo considerando que el 0%, 25% y 40% de los datos, respectivamente, fueran utilizados para validar el modelo estadísticamente. Para aquellas especies con cinco o menos datos (hasta dos), se realizó la prueba de jackknife para tamaños de muestra bajos propuesta por Pearson *et al.* (2007).

	Variable	Tipo de Variable
1	Temperatura media anual	Climática
2	media del rango diurno (media mensual de la diferencia de temperatura máxima-mínima)	Climática
3	Isotermalidad	Climática

	Variable	Tipo de Variable
4	Estacionalidad de la temperatura	Climática
5	Temperatura máxima del mes más cálido	Climática
6	Temperatura mínima del mes más frío	Climática
7	Rango de temperatura anual	Climática
8	Temperatura media del trimestre más húmedo	Climática
9	Temperatura media del trimestre más seco	Climática
10	Temperatura media del trimestre más cálido	Climática
11	Temperatura media del trimestre más cálido	Climática
12	Precipitación anual	Climática
13	Precipitación del mes más lluvioso	Climática
14	Precipitación del mes más seco	Climática
15	Estacionalidad de la precipitación	Climática
16	Precipitación del trimestre más húmedo	Climática
17	Precipitación del trimestre más seco	Climática
18	Precipitación del trimestre más cálido	Climática
19	precipitación del trimestre más frío	Climática
20	Elevación	Topográfica
21	Pendiente	Topográfica
22	Índice topográfico	Topográfica

Cuadro 2. Variables utilizadas para realizar los modelos de nicho ecológico.

Los modelos probabilísticos obtenidos fueron trabajados en el Sistema de Información Geográfica (SIG) Arcview 3.2 (ESRI,1999), y se convirtieron en mapas binarios (presencia-

ausencia) utilizando como valor umbral el valor de probabilidad con menor error de omisión en los datos de validación. De la misma forma el mapa de las ecorregiones (Olson *et al.*, 2001) fue utilizado para eliminar las áreas de presencia potencial pero en donde no se ha registrado a la especie (sobrepredicción), seleccionando como áreas de distribución sólo aquellas ecorregiones donde se tuvieran registros de colecta y también aquellas ecorregiones que permitían la continuidad de los puntos de presencia y cuya área predicha fuera superior al 80%. Finalmente, con los mapas de distribución potencial se construyó una matriz de presencias y ausencias para cada especie modelada.

5.4. Análisis de endemidad

Para los análisis de endemidad se utilizó el método de optimalidad propuesto por Szumik *et al.* (2002) y Szumik y Goloboff (2004) y que está implementado en el software NDM/VNDM (disponible en [www.zmuc.dk/public /phylogeny](http://www.zmuc.dk/public/phylogeny)). Se privilegió esta metodología debido a que se basa en el concepto general de área de endemismo, considerado como la congruencia distribucional no aleatoria entre diferentes taxones, y porque algunos estudios han demostrado que el NDM/VNDM se comporta mejor que otros métodos bajo determinados parámetros de datos y para ciertos taxones.

Se realizó un análisis optimalidad en NDM/VNDM para ambas matrices de cuadrículas de 1° de latitud por 1° de longitud, utilizando la matriz de presencias y ausencias reales, y la otra generada a partir de las distribuciones potenciales, considerando aquellos grupos de datos con 2 o más especies endémicas, reemplazando los grupos existentes y almacenando un máximo de 50000 conjuntos de datos después de 50 réplicas. Posteriormente se hizo un

análisis de consenso estricto con aquellas áreas que contuvieran un 20% de similitud de las especies en el consenso contra cualquier otra área.

Las áreas fueron representadas geográficamente utilizando Arcview 3.2 (ESRI, 1999) y comparadas utilizando el mapa de las provincias biogeográficas de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO, 1997; www.conabio.gob.mx).

Las figuras fueron generadas usando ArcMap 9.2.

5.5 Comparación de las áreas de endemismo

A partir de las variables climáticas que permitieron crear los modelos de nicho ecológico y los análisis de jackknife generados por MaxEnt, fueron seleccionadas las tres variables que más influyeron en la generación de los modelos de las especies que definieron las áreas de endemismo (18 especies). Se extrajeron los datos por cada uno de los píxeles de presencia en la distribución potencial de las especies y se realizó un análisis discriminante con el fin de reconocer las similitudes y/o diferencias climáticas de las áreas de endemismo obtenidas. Para hacer el análisis estadístico y crear las figuras se utilizó el programa STATISTICA versión 8.0 (StatSoft, Inc., 2007).

Finalmente, con el propósito de comparar las áreas se consideraron individualmente las variables climáticas, usando un análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis. Este análisis fue utilizado ya que las variables climáticas de las áreas no presentaron independencia y normalidad. El análisis estadístico y las figuras se realizaron con el programa SigmaPlot para Windows versión 11.0 ® (software Systat, 2008).

6. Resultados

Se analizó la matriz de datos para 1634 registros pertenecientes a las 56 especies de Scarabaeidae utilizando el análisis de optimalidad integrado en el programa NDM/VNDM (Goloboff, 2005). La primera matriz, que incluye solamente las presencias reales de las especies consta de 29 filas y 33 columnas. Tras examinar 9,680 conjuntos de celdas (492 duplicadas) se obtuvieron tres áreas de endemismo las que no poseen consensos entre sí (Cuadro 3).

Área de endemismo	n° de celdas incluidas	E (Valor de endemividad)	Especies endémicas
área 0	4	2.166667	<i>Onthophagus rostratus</i> (0.750) <i>Onthophagus mariozuninoi</i> (0.750) <i>Canthon corporaali</i> (0.667)
área 1	8	2.1	<i>Onthophagus nasicornis</i> (0.750) <i>Onthophagus maya</i> (0.6) <i>Onthophagus corrosus</i> (.750)
área 2	13	2.238462	<i>Onthophagus crinitus</i> (0.808) <i>Canthon vazquezae</i> (0.7) <i>Canthon morsei</i> (0.731)

Cuadro 3. Resumen de las tres áreas de endemismo obtenidas para la matriz de las distribuciones reales mediante el análisis de optimalidad.

La segunda matriz incluye las distribuciones potenciales de las 56 especies de Scarabaeidae estudiadas y consta de 28 filas y 40 columnas. Tras examinar un total de 4,858,504 conjuntos de celdas (510,726 duplicadas) se obtuvieron los siguientes resultados:

Diez áreas de endemismo entre las cuales existen áreas que difieren levemente en la presencia de alguna celda o especie endémica. Para no descartar ninguno de estos resultados, se sintetizó la información contenida en estas 10 áreas utilizando la opción de consenso, las que resumen la información contenidas en aquellas áreas individuales que comparten un porcentaje dado de especies endémicas (Szumik *et al.*, 2006).

Aplicamos la opción de consenso flexible, donde un área individual fue incluida en el consenso si compartió el 20% de las especies endémicas con alguna de las áreas que componen dicho consenso. De esta forma se obtuvieron cinco áreas de consenso con 18 especies que determinan las áreas de endemismo, siendo *Onthophagus* el género con más especies endémicas (Cuadro 4) (Figura 4 a 8).

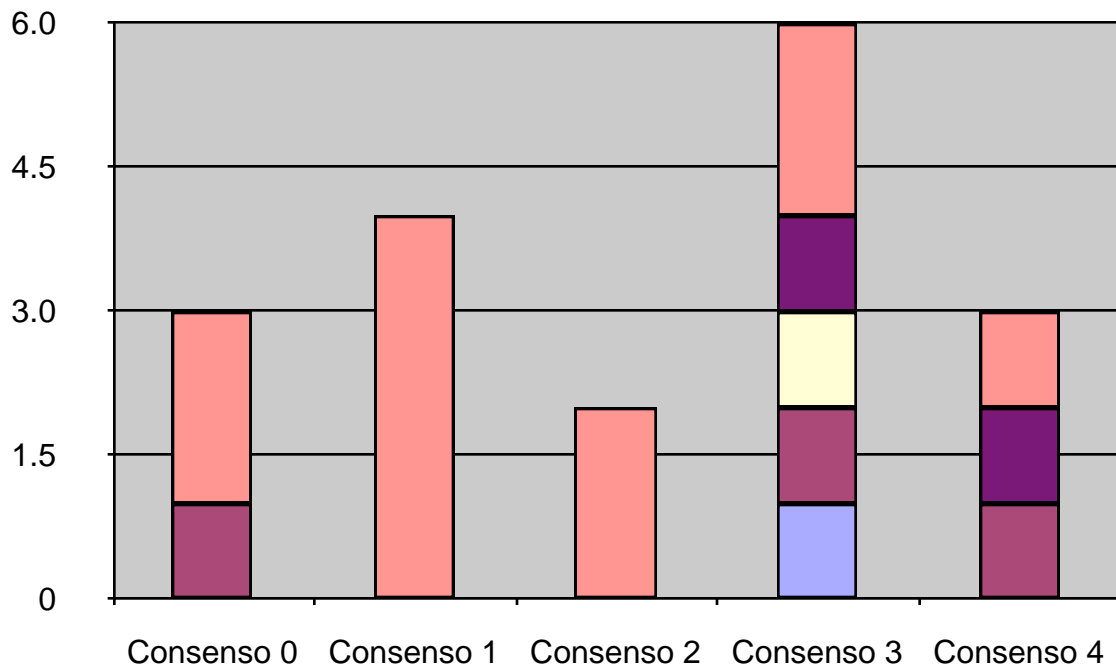
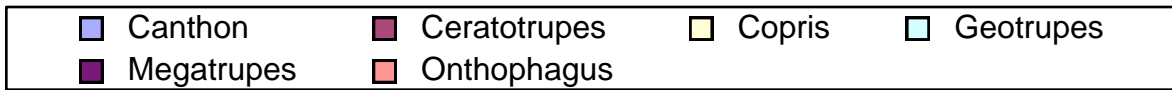


Figura 1. Géneros representados en las áreas de endemismo que definen las cinco áreas de consenso. El número de cuadrículas, el valor de endemividad (E) y las especies que definen las áreas de endemismos de las áreas de consenso se resumen en el Cuadro 3.

Área de Consenso	número de celdas	E (valor de endemidad)	Áreas de endemismo incluidas	Especies endémicas	Provincias Biogeográficas representadas
Consenso 0	20	1.64375-1.89375	Área 0 Área 4	<i>Ceratotrupes sturmi</i> (0.00-0.969) <i>Onthophagus mexitexus</i> (0.00-0.794) <i>Onthophagus semiopacus</i> (0.675-0.933)	Sierra Madre del Sur Sierra de Oaxaca Sierra Madre Oriental (porción sur)
Consenso 1	34	1.78173 - 2.03173	Área 1 Área 2 Área 6	<i>Onthophagus corrosus</i> (0.00 - 0.885) <i>Onthophagus nascicornis</i> (0.00-0.855) <i>Onthophagus rhinolophus</i> (0.00-0.933) <i>Onthophagus maya</i> (0.00-0.962)	Golfo de México
Consenso 2	8	1.68750-1.93750	Área 3	<i>Onthophagus mariozuninoi</i> (0.813) <i>Onthophagus rostratus</i> (0.875)	Faja Volcánica Transmexicana (porción oeste)
Consenso 3	36	1.64168-3.14168	Área 5 Área 7 Área 8	<i>Canthon Corporaali</i> (0.00-0.935) <i>Ceratotrupes fronticornis</i> (0.00-0.779) <i>Copris rebouchei</i> (0.99-0.767) <i>Megatrupes fisheri</i> (0.00-0.815) <i>Onthophagus chevrolati</i> (0.00-0.591) <i>Onthophagus rufescens</i> (0.00-0.742)	Faja Volcánica Transmexicana
Consenso 4	49	2.50773-2.75773	Área 9	<i>Ceratotrupes bolivari</i> (0.811) <i>Megatrupes cavicollis</i> (0.873) <i>Onthophagus subopacus</i> (0.824)	Sierra Madre Occidental y Faja Volcánica Transmexicana (porción oeste)

Cuadro 4. Resumen de las cinco áreas de consenso obtenidas para la matriz de distribuciones potenciales mediante el análisis de optimalidad, usando un consenso flexible donde se comparte el 20% de las especies con cualquier otra de las áreas que forman el consenso.

Para las 18 especies que definen los endemismos se obtuvieron las variables ambientales que más influyeron en la generación de los modelos de nicho ecológicos, siendo las más importantes en el total de especies: (1) Estacionalidad de la Temperatura, (2) Estacionalidad de la Precipitación e (3) Isotermalidad. Todas estas variables influyeron de mayor o menor medida en cada uno de los modelos.

Cuando comparamos las áreas geográficas obtenidas (considerando las tres variables climáticas) el análisis discriminante arrojó similitudes en las áreas de consenso 0, 2 y 3; discriminando las áreas 1 y 4 (Wilks' Lambda 14,197, $F(12,338) = 30.828$, $P < 0.0001$) (Figura 2).

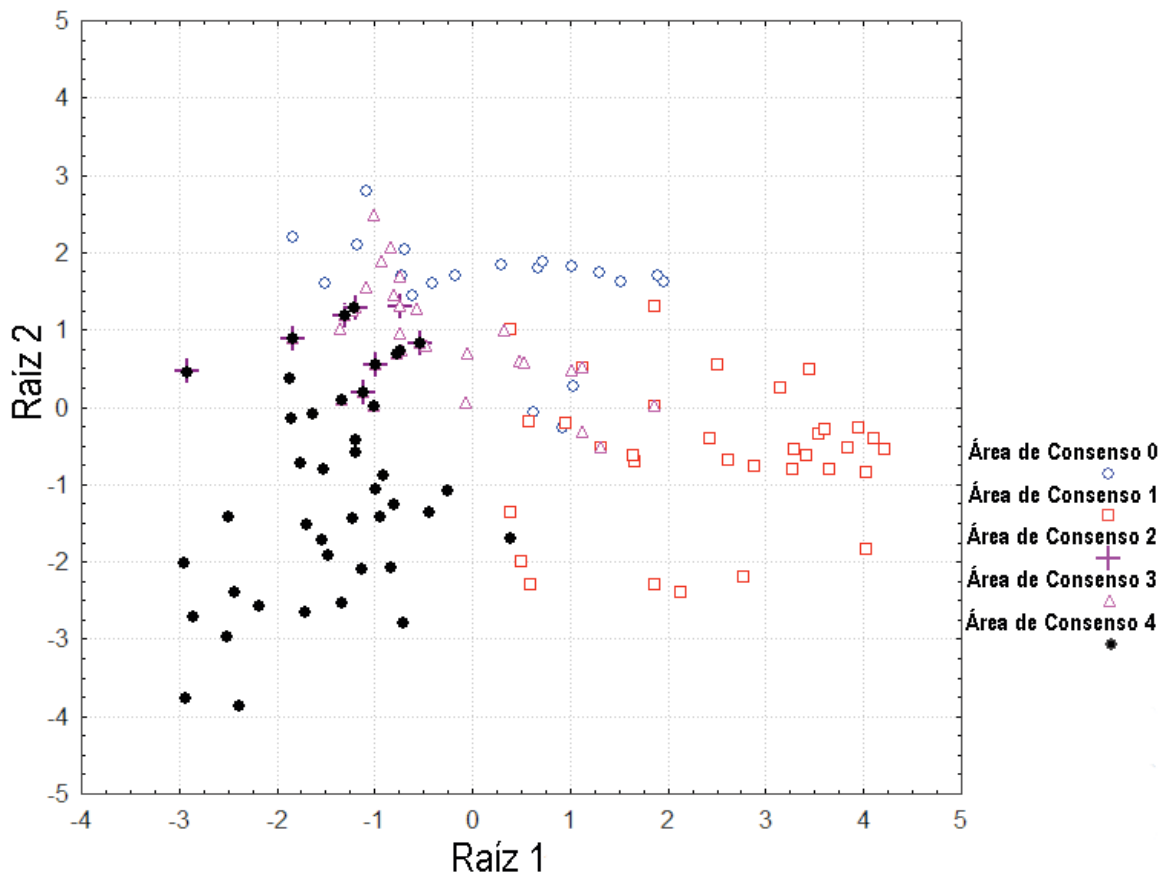


Figura 2. Distancias canónicas en el análisis discriminante. Muestra la discriminación de las áreas de consenso 1 y 4 basado en tres variables ambientales: Estacionalidad de la Temperatura, Estacionalidad de la Precipitación e Isotermalidad.

Un análisis individual para las variables complementó los resultados anteriores donde se obtuvieron diferencias entre las áreas (Estacionalidad de la Temperatura (Kruskal-Wallis $H_{4-135} = 73.034$, $p < 0.001$), Estacionalidad de la Precipitación (Kruskal-Wallis $H_{4-135} = 75.391$, $p < 0.001$) e Isotermalidad (Kruskal-Wallis $H_{4-135} = 56.262$, $p < 0.001$)).

La Estacionalidad de la Temperatura indicó que las áreas de consenso 0 y 4 son diferentes al resto de las áreas (Método de Dunn $p < 0.05$), la variable Estacionalidad de la Precipitación indicó que el área de consenso 1 es diferente de las demás áreas obtenidas

(Método de Dunn $p < 0.05$) y finalmente la Isotermalidad mostró que las áreas consenso 1 y 4 son diferentes del resto de las áreas de consenso obtenidas (Método de Dunn $p < 0.05$) (Figura 3).

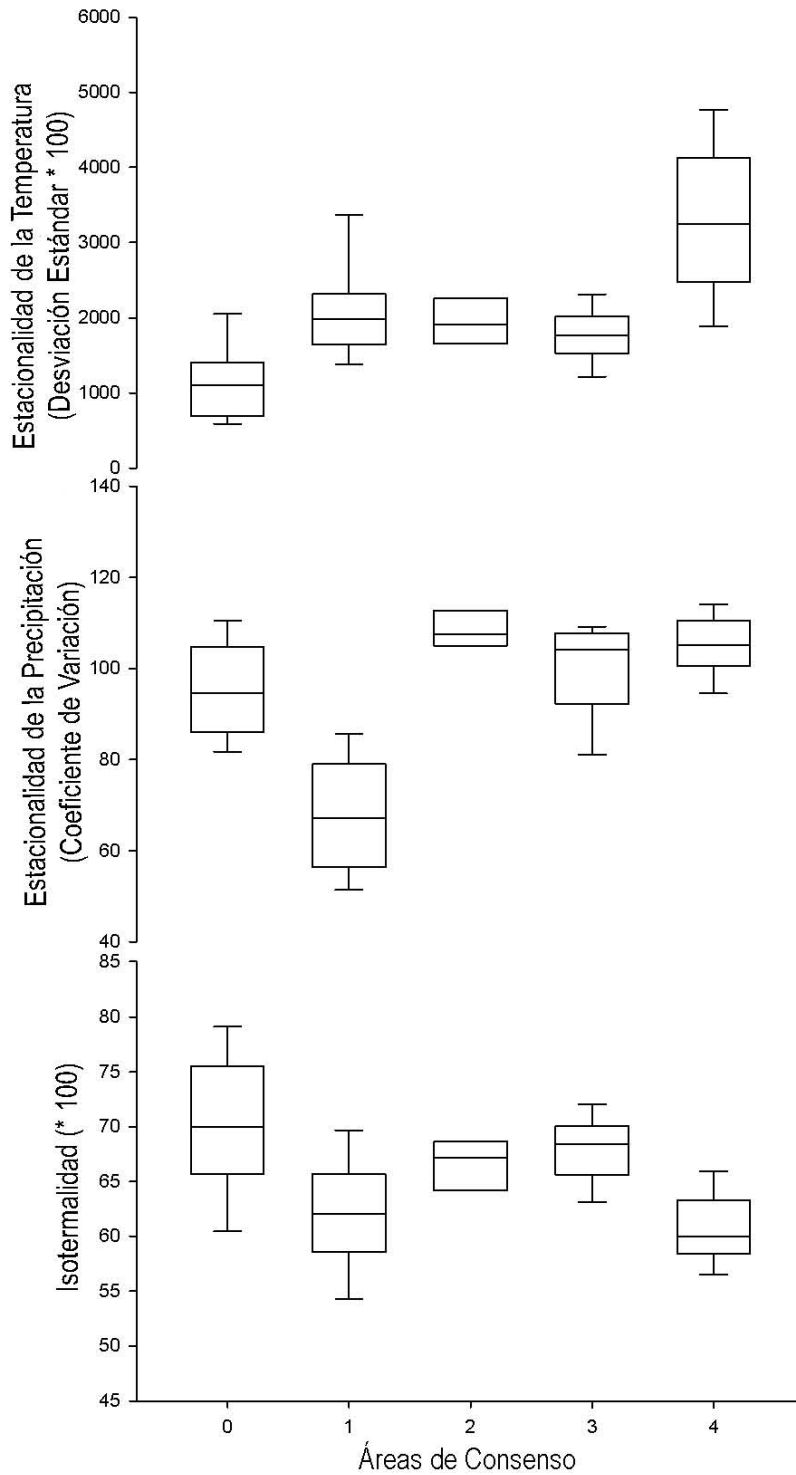


Figura 3. Gráfica de cajas que muestran los resultados del análisis de Kruskal-Wallis cuando comparamos las distintas áreas de consenso, utilizando las tres variables ambientales obtenidas de los modelos de nicho ecológico para las especies que definen los endemismos.

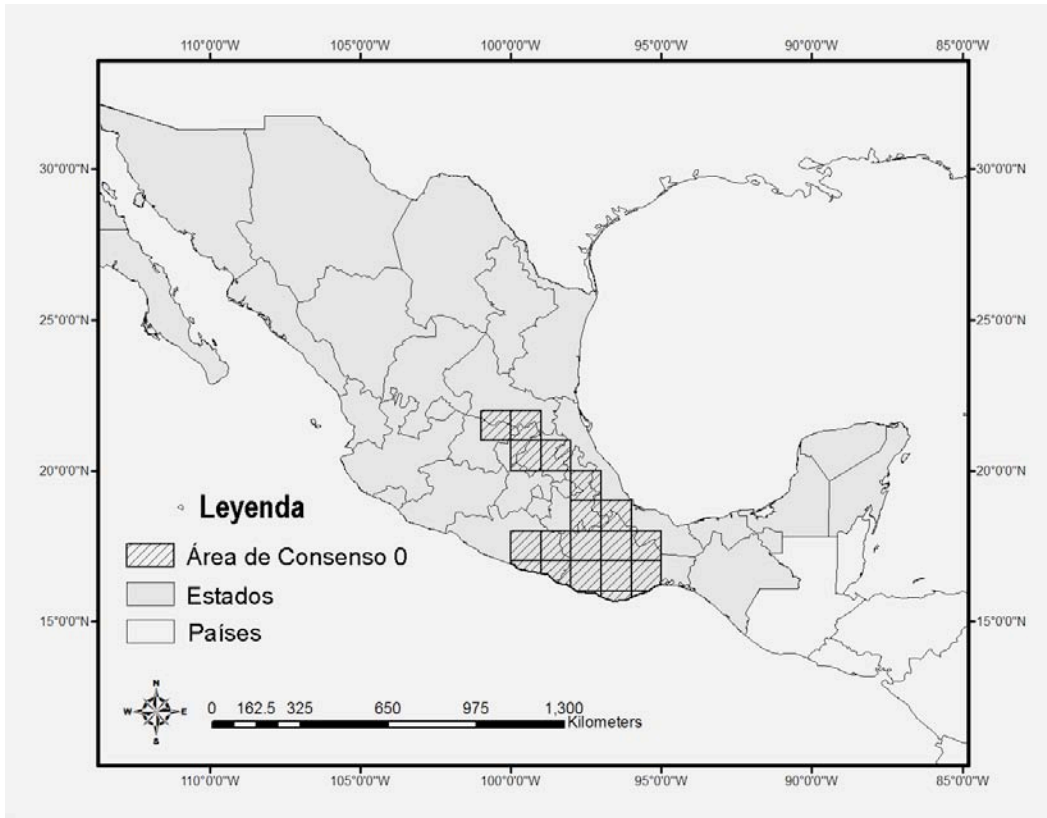


Figura 4. Ubicación geográfica del Área de Consenso 0.

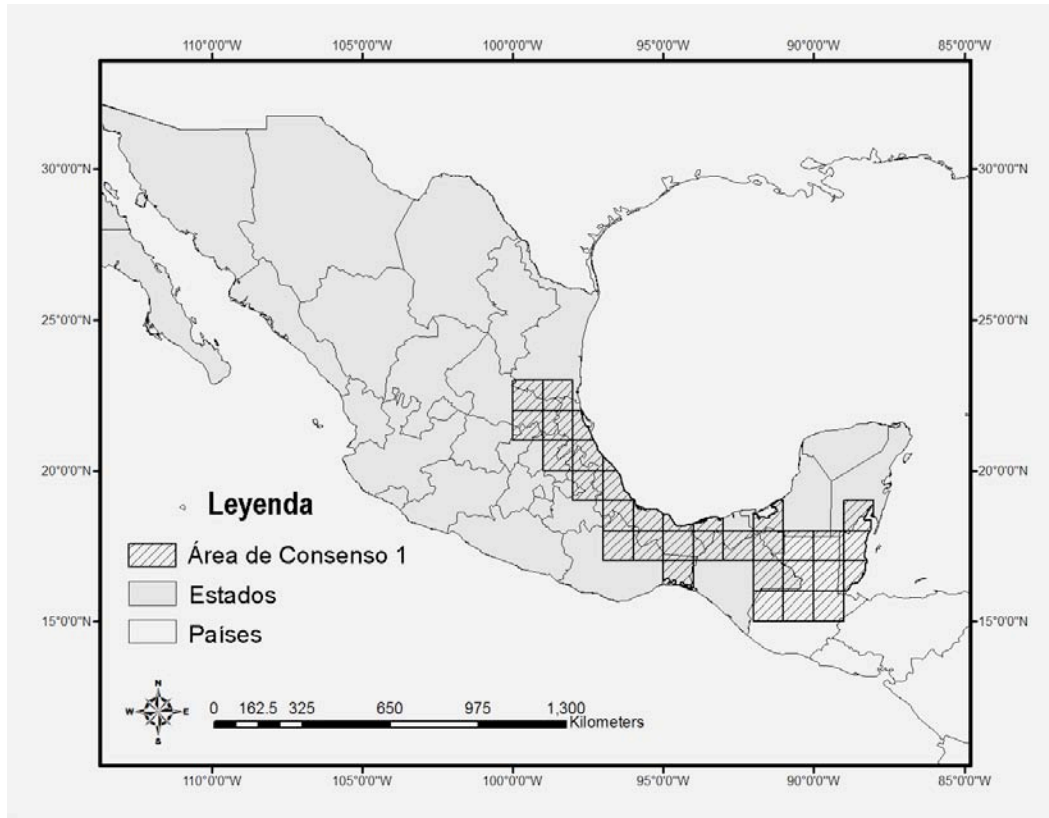


Figura 5. Ubicación geográfica del Área de Consenso 1.

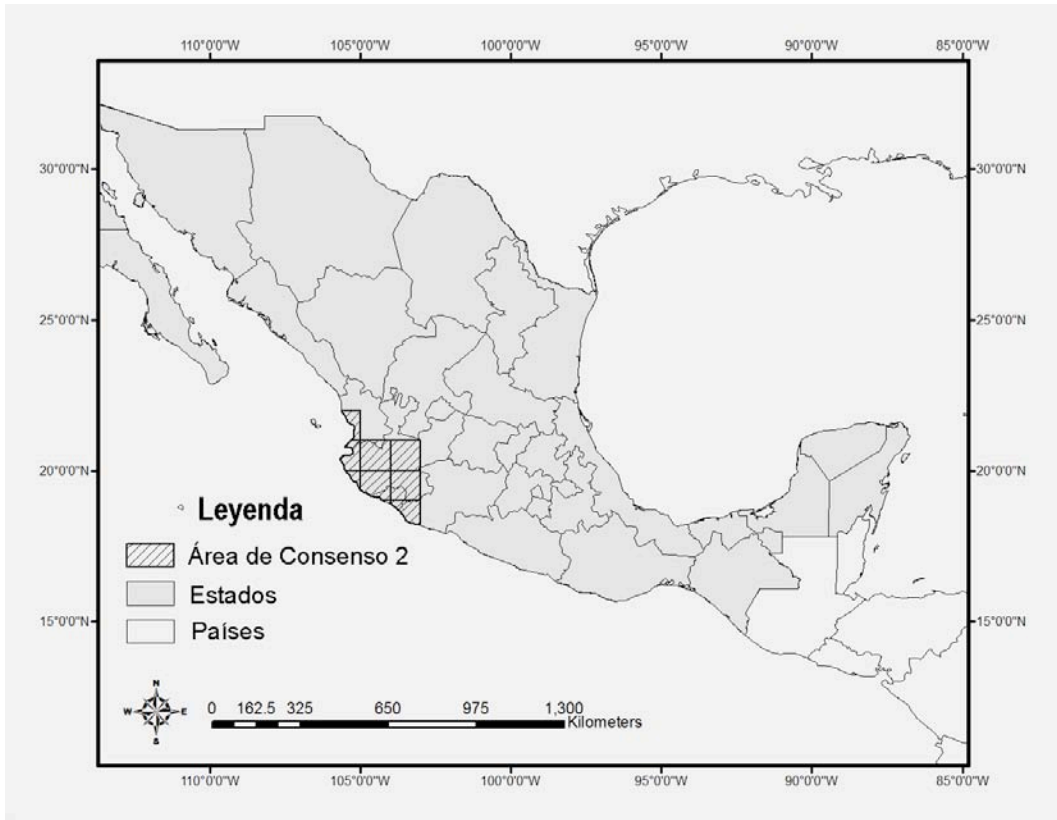


Figura 6. Ubicación geográfica del Área de Consenso 2.

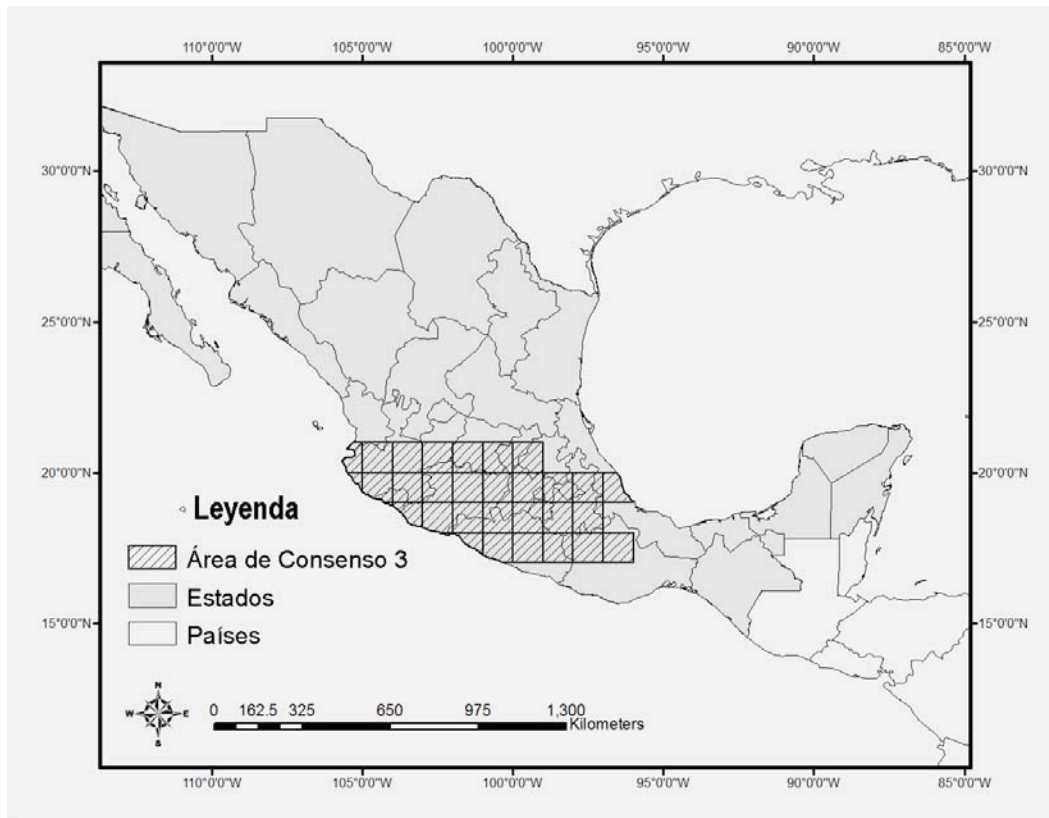


Figura 7. Ubicación geográfica del Área de Consenso 3.

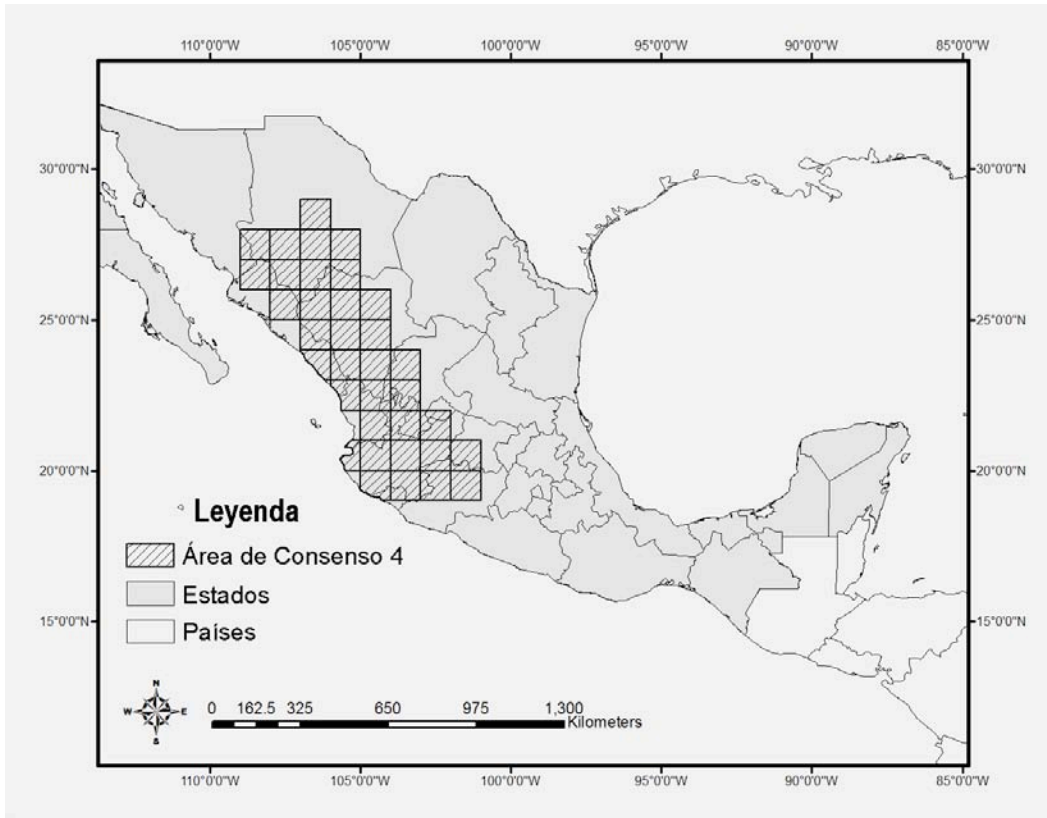


Figura 8. Ubicación geográfica del Área de Consenso 4.

7. Discusión

Los patrones de endemidad representan hipótesis sobre la distribución de las especies y los factores históricos, geográficos y ecológicos que han moldeado su distribución actual. Por ello, la búsqueda de estos patrones con diferentes taxones como mamíferos (Morrone y Escalante, 2002; Escalante *et al.*, 2004; 2005), plantas vasculares (Katinas *et al.*, 2004; Brown *et al.*, 2006; González-Zamora *et al.*, 2007; Contreras-Medina *et al.*, 2007), insectos (Morrone y Llorente-Bousquets, 2006; Domínguez *et al.*, 2006), aves (Vásquez-Miranda *et al.*, 2007), entre otros; intentan poner a prueba dichas hipótesis y nos permite corroborarlas o no según la historia evolutiva y macroecológica de nuestros taxones. En el caso de los Scarabaeidae, las especies de las subfamilias utilizadas nos muestran una confirmación de los patrones de endemidad propuesto para otros taxones. Aún cuando la estructura de los componentes bióticos de la entomofauna mexicana ha sido estudiada ampliamente (Morrone y Llorente-Bousquets, 2006), pocos estudios se han aventurado a la utilización del método de optimalidad en la búsqueda de estos patrones para la Zona de Transición Mexicana (Escalante *et al.*, 2010).

De las dos matrices de datos analizadas, aquella donde sólo utilizamos las presencias reales de las especies arrojó tres áreas de endemismo, no existiendo consensos entre ellas. Estas áreas no poseen una continuidad geográfica y no es posible recuperar un patrón coherente en éstas. La fragmentación de las áreas se debe principalmente a los sesgos de colecta ya que no existe continuidad de los datos obtenidos (ver apéndice).

Un resultado diferente se obtuvo cuando se analizó la matriz de datos usando las distribuciones potenciales de las 56 especies. En este caso se obtuvieron 10 áreas de endemismo, las cuales se consensúan en cinco áreas de endemismo y es posible recuperar los patrones de endemidad descritos para la Zona de Transición Mexicana (Morrone y Márquez, 2001) demostrando que los modelos de nicho ecológico han sido útiles para generar distribuciones potenciales que puedan complementar los registros actuales de Scarabaeidae y ser un aporte ecológico a los estudios de las distribuciones históricas de los taxones. Esto permite un avance significativo hacia el estudio de una biogeografía evolutiva, integrando metodologías ecológicas e históricas que permiten dar pasos posteriores hacia el reconocimiento de cenocrones y la formulación de un escenario geobiótico (Morrone, 2007).

Utilizando este último análisis, se logró recuperar las provincias biogeográficas correspondientes a la Zona de Transición Mexicana, *sensu* Morrone (2006), mediante las áreas de consenso 0, 3 y 4. Sin embargo todas las áreas obtenidas se ubican geográficamente en territorio mexicano (y una porción de Guatemala) y no se encontró un área de endemismo en América Central. Esto se debe a los sesgos de muestreos que permiten definir el área disyunta entre Costa Rica y México (ver apéndice), en el primer análisis, los que se eliminan cuando consideramos la matriz de distribuciones potenciales.

En cuanto a las áreas obtenidas en el segundo análisis, el área de consenso 0 recupera las provincias biogeográficas de la Sierra Madre del Sur y Sierra de Oaxaca correspondientes a los estados de Guerrero y Oaxaca principalmente, y la porción sur de la Sierra Madre

Oriental (Figura 9). Una sección de esta área se proyecta a través de la sierra desde Puebla e Hidalgo hasta San Luis Potosí. Tres especies de coleópteros definen esta área (*Ceratotrupes sturmi*, *Onthophagus mextexus* y *Onthophagus semiopacus*), que se distribuyen ampliamente en las sierras antes mencionadas, específicamente en los bosques de pino y encino de la Sierra Madre del Sur y Oaxaca (Morón, 2003). La porción correspondiente al sur de la Sierra Madre Oriental está determinada principalmente por los registros de *O. mextexus* sobre los bosques de pino y encino de la Sierra Madre Oriental. Esto último coincide con las observaciones realizadas por Halffter (1961) sobre la importancia que tienen estos cordones montañosos como corredores biológicos para la dispersión de estos insectos.

Aun cuando la provincia biogeográfica de la Sierra Madre Oriental no fue recuperada en su totalidad, otros estudios realizados utilizando coleópteros de la familia Staphylinidae (Márquez y Asiain, 2006), coleópteros Dryophthoridae (Cuevas, 2006), mamíferos (Escalante *et al.*, 2004) y la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México (Rzedowski, 1996) han mostrado el mismo patrón sin una continuidad más al norte en esta provincia biogeográfica alrededor del paralelo 23°. Una explicación plausible es la discontinuidad existente por una serie de montañas estructurales (Sierra de San Carlos y de Tamaulipas) entre los 23° y 25° (López de Llergo, 2003) actuando como una barrera biogeográfica que restringe este patrón en la provincia fisiográfica del Carso Huasteco (Cervantes-Zamora *et al.*, 1990)

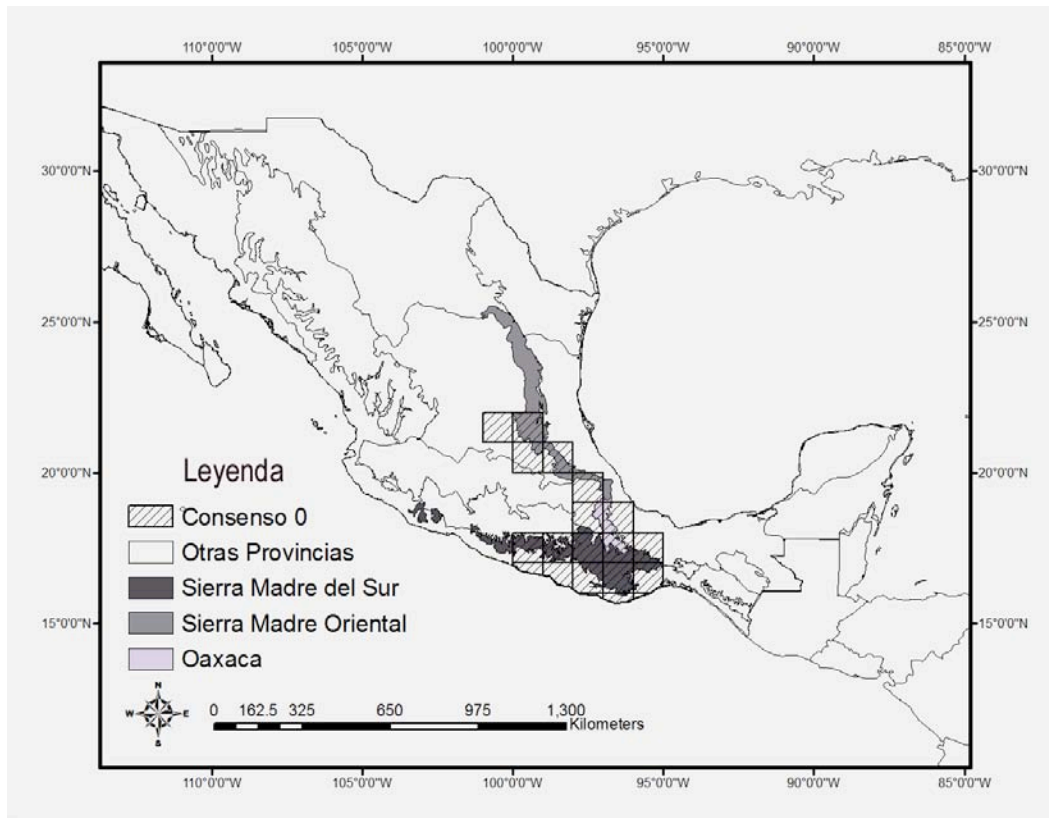


Figura 9. Representación geográfica del área de consenso 0 y las provincias biogeográficas recuperadas mediante el análisis de optimalidad.

Por otra parte, el área de consenso 3 es la que presenta la mayor cantidad de especies endémicas (Figura 1) y posee un alto valor de E (Cuadro 3). En ella se recuperan las provincias biogeográficas Faja Volcánica Transmexicana y Depresión del Balsas (Figura 10) que se definen por las especies: *Canthon corporaali*, *Copris rebouchei*, *Ceratotrupes fronticornis*, *Megatrupes fisheri*, *Onthophagus chevrolati* y *Onthophagus rufescens*. Particularmente *M. fisheri* y *C. fronticornis* son especies asociadas a las tierras altas que comprenden los bosques de pino y encino de la Faja Volcánica Transmexicana, mientras

que algunas especies como *C. rebouchei* se encuentran asociadas a las tierras bajas de la Depresión del Balsas y bosques del Bajío.

Las provincias identificadas en esta área de consenso han sido identificadas como sistemas importantes para la diversificación de la entomofauna de montaña (Halffter, 2006). Esto explica la alta endemidad observada en estas áreas, debido a que los géneros *Ceratotrupes* y *Megatrupes* son géneros endémicos de México, con origen Neártico, que han surgido en la restricción geográfica de estas zonas.

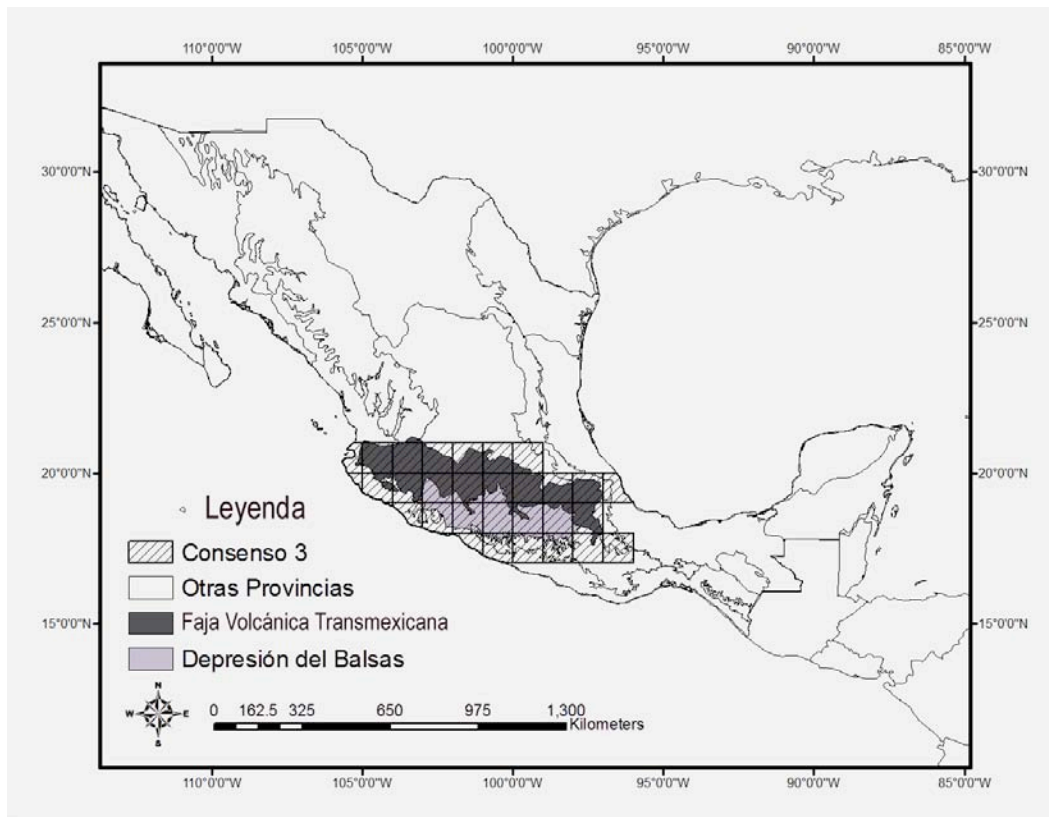


Figura 10. Representación geográfica del área de consenso 3 y las provincias biogeográficas recuperadas mediante el análisis de optimalidad.

Anidada en el consenso 3 encontramos un área de endemismo que no posee consensos con sus pares (área de consenso 2). Esta área se ubica en la porción occidental de la Faja Volcánica Transmexicana, comprendiendo solamente los estados de Jalisco y Colima. El área está definida por los endemismos de las especies *Onthophagus mariozuninoi* y *Onthophagus rostratus* y es la más pequeña en su extensión geográfica (Figura 11). Estudios panbiogeográficos previos han definido esta área como un distrito biogeográfico, que caracteriza a esta zona como diferente dentro de la Faja Volcánica Transmexicana considerando aspectos geológicos, tectónicos y geomorfológicos (Torres-Miranda y Luna, 2007).

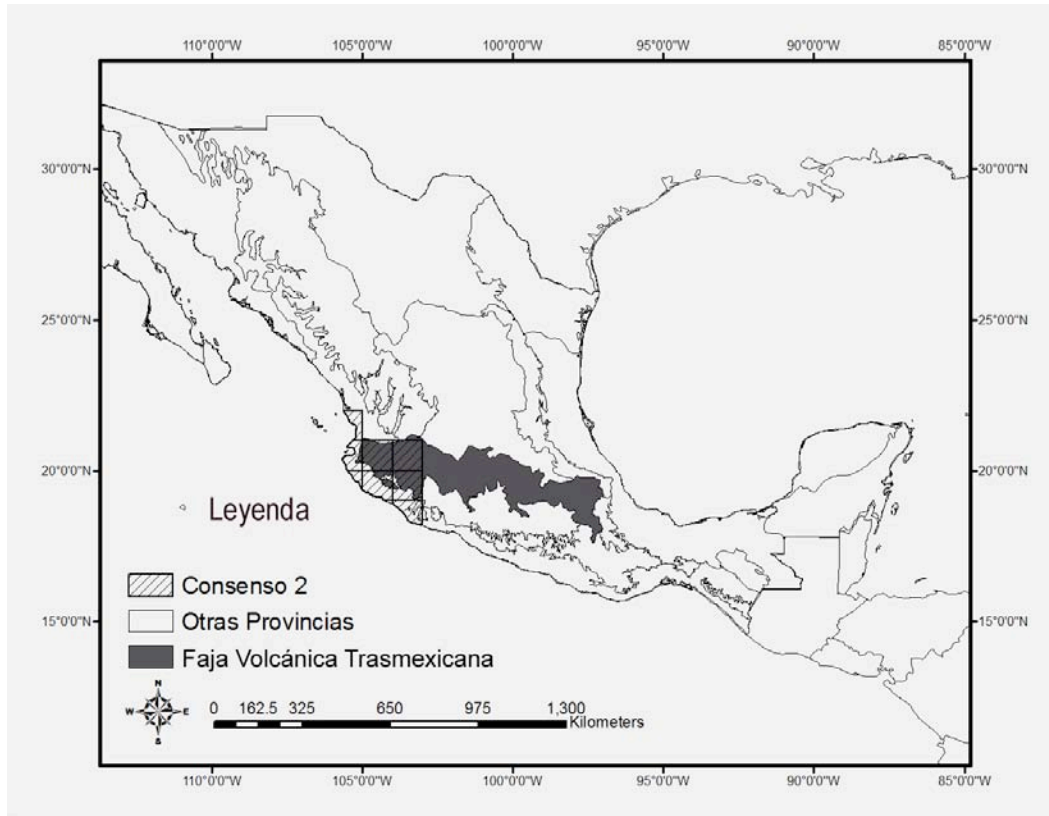


Figura 11. Representación geográfica del área de consenso 2 y la provincia biogeográfica recuperadas mediante el análisis de optimalidad.

El área de Consenso 4 permite recuperar las provincias biogeográficas de la Sierra Madre de Occidental y la porción oeste de la Faja Volcánica Trasmexicana (Figura 12). Incluye los estados del noroeste de México de Sinaloa, el sur de Chihuahua y Durango, así como también Nayarit, Jalisco y el norte de Michoacán (Figura 8). Las especies endémicas para esta área son: *Ceratotrupes bolivari*, *Megatrupes cavicollis* y *Onthophagus subopacus*. Estas especies habitan los bosques de pino y encino de la Sierra Madre Occidental y de la Faja Volcánica Trasmexicana. Especies de Scarabaeidae ya han mostrado este patrón de distribución mediante trazos panbiogeográficos (Morón, 2006). Sin embargo, esta área de

consenso muestra una continuidad hacia la Faja Volcánica Transmexicana. Esto puede explicarse por la homeogeneidad climática de esta zona. Según Halffter (2006), estas montañas son menos húmedas que las del sur impidiendo la penetración de la fauna más higrófila proveniente del sur. Sin embargo, considerando las tres variables climáticas más importantes, no se observaron diferencias entre las áreas que describen las provincias biogeográficas sureñas de la Zona de Transición Mexicana con la Faja Volcánica Transmexicana, por lo que sólo la porción oeste podría estar ligada a la Sierra Madre Occidental.

El área de consenso 4 es climáticamente discriminada, siendo la Isotermalidad y la Estacionalidad de la Temperatura las variables determinantes, por lo que una análisis más exhaustivo de las condiciones climáticas y los endemismos, a una escala más fina dentro de la Faja Volcánica Transmexicana, podría identificar diferencias en los distritos de esta provincia.

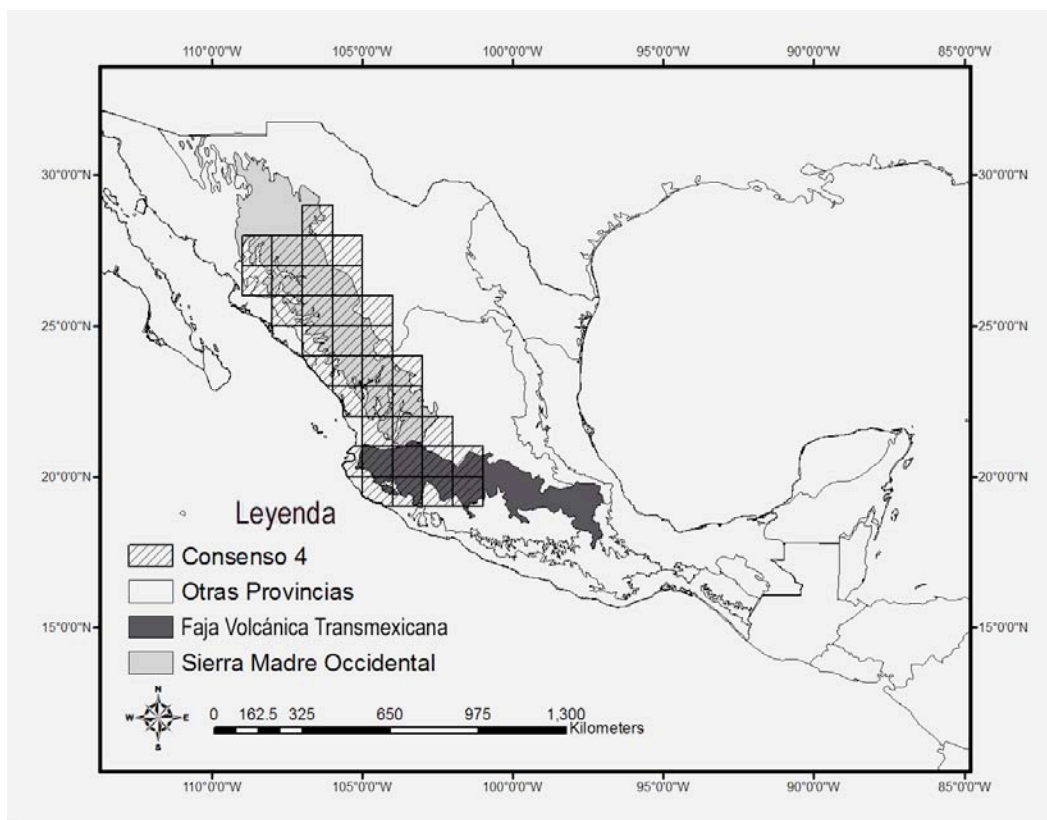


Figura 12. Representación geográfica del área de consenso 4 y las provincias biogeográficas recuperadas mediante el análisis de optimalidad.

Finalmente una quinta área de endemismo fue encontrada. El área de consenso 1 describe la provincia biogeográfica del Golfo de México la cual es parte de la Región Neotropical (Figura 13). Esta área comprende íntegramente al Estado de Veracruz y una porción de los estados de Tabasco, Chiapas y la parte norte de Guatemala. Los endemismos de esta área son solamente especies del género *Onthophagus* (*O. corrosus*, *O. nasicornis*, *O. rhinolophus* y *O. maya*) que habitan en los bosques húmedos de la costa de Veracruz y del bosque de Petén-Tehuantepec. Estas especies describen un patrón neotropical que penetra hacia latitudes más altas a través del Golfo de México.

Climáticamente esta área fue discriminada del resto de las áreas obtenidas por la Estacionalidad de la Precipitación, siendo ésta una condición importante para las especies que describen esta áreas de endemismo, las que son nativas americanas (Morón, 2003).

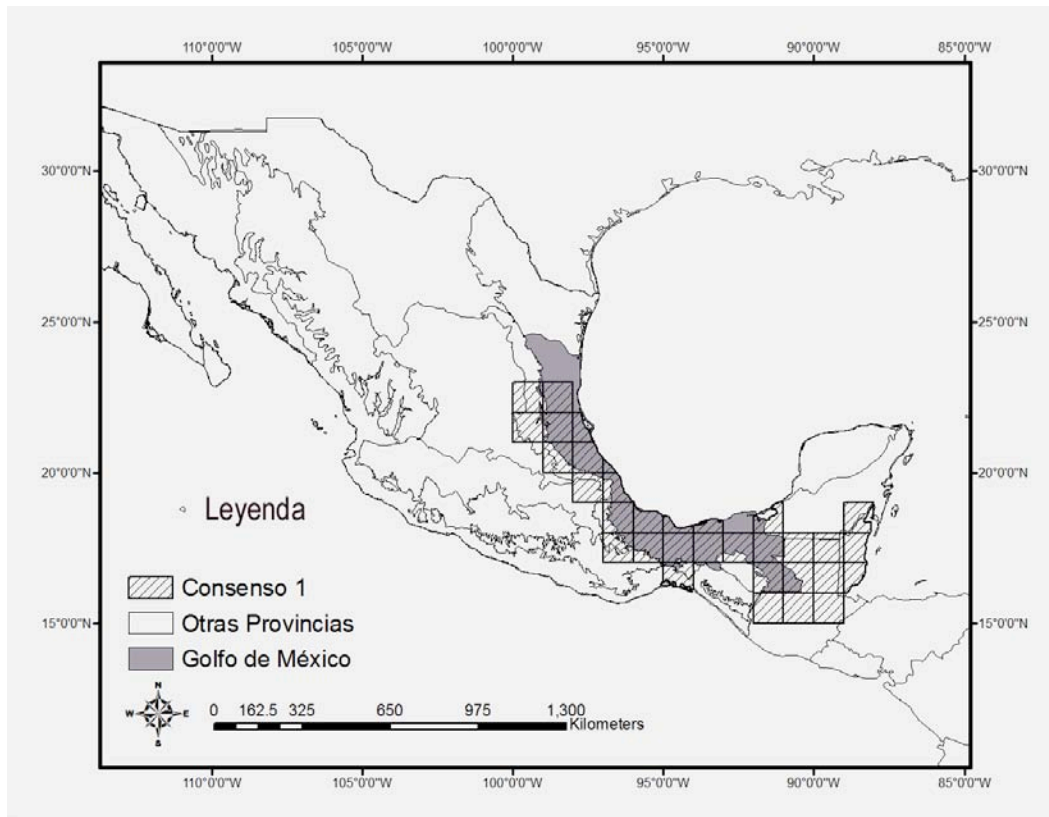


Figura 13. Representación geográfica del área de consenso 1 y la Provincia Biogeográfica Neotropical recuperada mediante el análisis de optimalidad.

En este análisis, el Istmo de Tehuantepec resultó ser una barrera importante para estos insectos, determinando los límites geográficos de la ZTM. Halffter (1987) propuso que las tierras bajas del Istmo forman una barrera para la entomofauna de montaña, interrumpiendo la continuidad de los cordones montañosos y la penetración de la entomofauna hacia el sur.

Los análisis climáticos mostraron dos áreas discriminadas, el área de consenso 1 y 4. La primera área es característica de la región Neotropical discriminada principalmente por la precipitación, mientras que en la segunda área, son las variables de Isotermalidad y Estacionalidad de la Temperatura las que la discriminan. Esto puede deberse a que el área de consenso 4 es latitudinalmente más alejada pero con porciones afines a la Faja Volcánica Transmexicana. Esto último podría ser importante para explicar la penetración de sistemas faunísticos nortños hacia latitudes más bajas.

8. Conclusiones

El análisis biogeográfico de las 56 especies de las subfamilias Scarabainae y Geotrupinae utilizando el sistema de optimalidad nos lleva a concluir que:

La distribución de las especies utilizadas permiten reconocer los patrones de endemidad o componentes bióticos que soportan la existencia de la Zona de Transición Mexicana (ZTM), donde interactúan las faunas Neártica y Neotropical determinando los endemismos en la región, que surgen a partir de la restricción geográfica de esta zona.

La Faja Volcánica Transmexicana es la zona de mayor diversificación para la entomofauna de montaña, definiéndose por especies endémicas que pertenecen a géneros que tienen un origen en esta zona geográfica.

Climáticamente es posible encontrar similitudes entre las áreas que forman la ZTM; sin embargo, un estudio más detallado de las condiciones climáticas existentes en la Faja Volcánica Transmexicana podría explicar sus afinidades con la Sierra Madre Occidental en su porción occidental y la similitud con las otras áreas que definen la ZTM.

Las distribuciones potenciales son una herramienta útil para llenar los vacíos en las distribuciones reales de las especies, producto de los sesgos de colecta, permitiendo recobrar patrones de endemidad que sin su utilización no sería posible recuperar. Así también permiten eliminar las áreas de endemismo disyuntas producidas en los análisis de

las distribuciones reales, permitiendo la continuidad de las distribuciones en los lugares donde estas las especies no han sido colectadas.

Se encontraron áreas anidadas que permiten recuperar patrones pertenecientes a distritos dentro de la Faja Volcánica Transmexicana. Un análisis utilizando un tamaño de cuadrícula menor podría identificar estos distritos que permitan una regionalización biogeográfica de la ZTM utilizando la metodología de optimalidad.

Finalmente, la utilización de los modelos ecológicos nos permite obtener variables ambientales que permiten caracterizar las áreas geográficas donde encontramos patrones de endemidad, siendo un aporte para disminuir la brecha ideológica entre los estudios biogeográficos históricos y ecológicos.

9. Literatura Citada

- Álvarez, T. y F. De Lachica. 1974. Zoogeografía de los vertebrados de México, pp. 219-257. En: Flores, A., L. González, T. Álvarez y F. Lachica (eds.), El escenario geográfico. Volumen II. Recursos Naturales, SEP-INAH, México.
- Anderson, R. P. y E. Martínez-Meyer. 2004. Modeling species geographic distributions for preliminary conservation assessments: an implementation with the spiny pocket mice (*Heteromys*) of Ecuador. *Biological Conservation* 116:167-79.
- Araújo, M.B. y R. G. Pearson. 2005. Equilibrium of species' distributions with climate. *Ecography* 28: 693–695.
- Bailey, R. G. y C. T. Cushwa. 1981. Ecoregions of North America (map). (FWS/OBS-81/29.) Washington, DC: U.S. Fish and Wildlife Service. 1:12,000,00
- Brooks, D. R. 1985. Historical ecology: A new approach to studying the evolution of ecological associations. *Annals of Missouri Botanical Garden* 72: 60-680.
- Brooks, D. R. 1990. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: Methodological and theoretical update. *Systematic Zoology* 39: 14-30.
- Brown, G. K., G. Nelson y P. Y. 2006. Ladiges. Historical biogeography of *Rhododendron* section *Vireya* and the Malesian Archipelago. *Journal of Biogeography* 33: 1929-1944.
- Calixto, I. 2007. Aplicación de modelos de nicho ecológico como instrumento para predecir la distribución potencial de algunas especies de aves en las Áreas de Importancia para la Conservación de las Aves (AICA's). Tesis de Master en Sistemas de Información Geográfica. FPC de la Universidad Politecnica de Cataluña. 77pp.

- Cabrera, A. L. y A. Willink 1973. Biogeografía de América Latina. Monografía 13, Serie de Biología, OEA, Washington D.C. 122 p.
- Carpenter, G., A. N. Gillison y J. Winter. 1993. DOMAIN: a flexible modeling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. *Biodiversity and Conservation* 2: 667-680.
- Carrillo-Ruíz, H. y M. A. Morón. 2003. Fauna de Coleoptera Scarabaeoidea de Cuetzalan del Progreso, Puebla, México. *Acta Zoológica Mexicana (Nueva Serie)*, 88:87-121.
- Casagrande, M. D., S. Roig-Junent y C. Szumik. 2009. Endemismo a diferentes escalas espaciales: un ejemplo con Carabidae (Coleoptera: Insecta) de América del Sur austral. *Revista Chilena de Historia Natural* 82(1): 17-42 .
- Cervantes-Zamora, Y., Cornejo-Olguín, S. L., Lucero-Márquez, R., Espinoza-Rodríguez, J. M., Miranda-Viquez, E. y Pineda-Velázquez, A. (1990). Provincias Fisiográficas de México. Extraído de Clasificación de Regiones Naturales de México II, IV.10.2. Atlas Nacional de México. Vol. II. Escala 1:4000000. Instituto de Geografía, UNAM. México.
- CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad).1997. Provincias biogeográficas de México, escala 1: 4000000. México, D.F.
- Contreras-Medina, R., I. Luna Vega y J. J. Morrone. 2007. Gymnosperms and cladistic biogeography of the Mexican Transition Zone. *Taxon* 56(3): 905-915.
- Cox, C.B. 2001. The biogeographic regions reconsidered. *Journal of Biogeography*, 28: 511–523.

- Craw, R. C. 1988. Continuing the synthesis between panbiogeography, phylogenetic systematics and geology as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatam Islands. *Systematic Zoology* 37: 291-310.
- Craw, R. C., J. R. Grehan y M. J. Heads. 1999. Panbiogeography: tracking the history of life. Oxford University Press, New York, New York, USA. 229 p.
- Crisci, J. V. 2001. The voice of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 28: 157-168.
- Crisci, J. V. y M. F. López. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Monografía de la OEA, Serie Biología, número 26, Washington, D. C. 132 p.
- Crisci, J. V., L. Katinas y P. Posadas. 2000. Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica. Sociedad Argentina de Botánica. Buenos Aires. 169 p.
- Croizat, L. 1958. Panbiogeography. Published by the author, Caracas, Venezuela. 1.731 p.
- Croizat, L. 1964. Space, time, form: the biological synthesis. Published by the author, Caracas, Venezuela. 889 p.
- Cuevas, P. I. 2006. Patrones de distribución de la familia Dryophthoridae (Coleoptera), pp. 515-562. En: Morrone, J.J. y Llorente Bousquets (Eds.), Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana. Las Prensas de Ciencias, UNAM. México D.F.
- Deloya, C., M. A. Morón. 1998. Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) necrófagos de "Los Tuxtlas" Veracruz y Puerto Ángel, Oaxaca, México. *Dugesiana* 5(2): 17-28.
- Deo, A. J. y R. Desalle. 2006. Nested areas of endemism analysis. *Journal of Biogeography*

33: 1511-1526.

Domínguez M. C., S. Roig-Juñent, J. J. Tassin, F. C. Ocampo, G. E. Flores. 2006. Areas of endemism of the Patagonian steppe: an approach based on insect distributional patterns using endemism analysis. *Journal of Biogeography* 33: 1527–1537.

Escalante, T. 2009. Un ensayo sobre regionalización biogeográfica. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 80: 551-560.

Escalante, T., D. Espinosa, J. J. Morrone. 2003. Using parsimony analysis of endemism to analyze the distribution of Mexican land mammals. *Southwestern Naturalist* 48: 563-578.

Escalante, T., M. Linaje, P. Illoldi-Rangel, M. Rivas, P. Estrada, F. Neira y J. J. Morrone. 2009. Ecological niche models and patterns of richness and endemism of the southern andean genus *Eurymetopum* (Coleoptera, Cleridae). *Revista Brasileira de Entomologia* 53(3): 379–385.

Escalante, T., G. Rodríguez y J. J. Morrone. 2004. The diversification of Nearctic mammals in the Mexican Transition Zone. *Biological Journal of the Linnean Society* 83: 327-339.

Escalante, T., G. Rodríguez y J. J. Morrone. 2005. Las provincias biogeográficas del componente Mexicano de Montaña desde la perspectiva de los mamíferos continentales. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76(2): 199-205.

- Escalante, T., G. Rodríguez-Tapia, C. Szumik, J. J. Morrone y M. Rivas. 2010. Delimitation of the Nearctic region according to mammalian distributional patterns. *Journal of Mammalogy*. 91(6): 1381-1388.
- Escalante, T., V. Sánchez-Cordero, J. J. Morrone y M. Linaje. 2007a. Areas of endemism of Mexican terrestrial mammals: A case study using species' ecological niche modeling, Parsimony Analysis of Endemicity and Goloboff fit. *Interciencia* 32(3): 151-159.
- Escalante, T., V. Sánchez-Cordero, J. J. Morrone, y M. Linaje. 2007b. Deforestation affects biogeographical regionalization: a case study contrasting potential and extant distributions of Mexican terrestrial mammals. *Journal of Natural History*, 41(13): 965–984.
- Espinosa, D., C. Aguilar y T. Escalante. 2001. Endemismo, áreas de endemismo y regionalización biogeográfica, pp. 31-37. En: J. Llorente y J. J. Morrone (eds.). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Las Prensas de Ciencias, México.
- ESRI (1999) *ArcView versión 3.2 GIS*. Environmental Systems Research Institute Inc. Nueva York, EEUU.
- Feria, T. P. y A. T. Peterson. 2002. Prediction of bird community composition based on point-occurrence data and inferential algorithms: a valuable tool in biodiversity assessments. *Diversity and Distribution* 8: 49-56.
- Ferrier, S. y A. Guisan. 2006. Spatial modeling of biodiversity at the community level. *Journal of Applied Ecology* 43: 393-404.

Goloboff, P. 2005. NDM/VNDM v2.5. Programs for identification of areas of endemism.

Programs and documentation available at www.zmuck.dk/public/phylogeny/endemism.

González-Zamora, A., I. Luna-Vega, J. L. Villaseñor y C. A. Ruíz-Jiménez. 2007.

Distributional patterns and conservation of species of Asteraceae (asters, etc.) endemic to eastern Mexico: a panbiogeographical approach. *Systematics and Biodiversity* 5(2): 135-144.

Graham, C. H., S. R. Ron, J. C. Santos, C. J. Schneider y C. Moritz. 2004. Integrating

phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution* 58: 1781-1793.

Gray, R. D. 1989. Oppositions in panbiogeography: can the conflict between selection,

constraint, ecology, and history be resolved? *New Zealand Journal of Zoology* 16: 787-806.

Guisan, A. y W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple

habitat models. *Ecology Letters* 8: 993-1009.

Guisan, A., O. Broennimann, R. Engles, M. Vust, N. G. Yoccoz, A. Lehmann y N. E.

Zimmermann. 2006. Using niche-based models to improve the sampling of rare species. *Conservation Biology* 20(2): 501-511.

Gressitt, J. L. 1974. Insect biogeography. *Annual Review of Entomology* 19:293-321.

Halffter, G. 1961. Monografía de las especies norteamericanas del género *Canthon* Hoffsg.

(Coleoptera: Scarabaeidae). *Ciencia (México)* 20 (9-12): 225-320.

Halffter, G. 1962. Explicación preliminar de la distribución geográfica de los Scarabaeidae

- mexicanos. *Acta Zoológica Mexicana* 5:1–17
- Halfpeter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology* 32: 95–114.
- Halfpeter, G. 2006. Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central, Pp. 1-21. En: Morrone, J.J. y Llorente Bousquets (Eds.), Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana. Las Prensas de Ciencias, UNAM. México D.F.
- Halfpeter, G. y Edmonds W. D. 1982. The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An Ecological and Evolutionary Approach. Instituto de Ecología A. C. Mexico D. F. 176 pp.
- Halfpeter, G., J. R. Verdú, J. Márquez, C. E. Moreno. 2008. Biogeographical analysis of Scarabaeinae ad Geotrupinae along a transect in central Mexico. *Fragmenta Entomologica*, Roma, 40 (2): 273-322.
- Henderson, I. M. (1991) Biogeography without area? *Australian Systematic Botany* 4: 59-71.
- Hijmans R. J., S. Cameron, J. Parra, P. Jones, A. Jarvis y K. Richardson. 2006. World-Clim version 1.4. Museum of Vertebrate Zoology of the University of California, CIAT, and Rainforest CRC. <http://www.worldclim.org/>.
- Howden, H.F. 1982. Larval and adult characters of *Frickius* Germain, its relationship to the Geotrupini, and a phylogeny of some major taxa in Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera). *Canadian Journal of Zoology* 10: 2713-2724.
- Howden, H. F. 2003. Geotrupinae En: Morón M. A. (editor), Atlas de los escarabajos de

México (Coleoptera: Lamellicornia: Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae, Lucanidae) Vol II(4). 227 pp.

Humphries, C. J. y L. R. Parenti. 1999. Cladistic biogeography- Second edition: Interpreting patterns of plant and animal distributions. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom. 264 p.

Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 22: 415-427.

Illoldi-Rangel, P., T. Fuller, M. Linaje, C. Pappas, V. Sanchez-Cordero y S. Sarkar. 2008. Solving the maximum representation problem to prioritize areas for the conservation of terrestrial mammals at risk in Oaxaca. Diversity and Distributions 14: 493–508.

Katinas, L., J. V. Crisci, W. L. Wagner y P. C. Hoch. 2004. Geographical diversification of Tribes Epilobieae, Gongylocarpeae, and Onagreae (Onagraceae) in North America, based on Parsimony Analysis of Endemicity and Track Compatibility Analysis. Annals of the Missouri Botanical Garden 91: 159-184.

López de Llergo, R. 2003. Principales rasgos geográficos de la República Mexicana. Investigaciones Geográficas Universidad Nacional Autónoma de México 50: 26-41.

Losos, J.B. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. Ecology Letters 11: 995-1003.

- Márquez, J. y J. Asiain. 2006. Patrones de distribución de la familia Staphylinidae (Coleoptera), pp. 157-236. En: Morrone, J.J. y Llorente Bousquets (Eds.), Componentes bióticos principales de la Entomofauna Mexicana. Las Prensas de Ciencias, UNAM. México D.F.
- Mas, J.F., A. Velázquez, J. R. Díaz-Gallegos, R. Mayorga-Saucedo. C. Alcántara, G. Bocco, R. Castro, T. Fernández y A. Pérez- Vega. 2004. Assessing land use/cover changes: a nationwide multirate spatial database for Mexico. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 5: 249-261.
- Morón M. A. 1994. Fauna de Coleoptera Lamellicornia en las montañas del noreste de Hidalgo, México. *Acta Zoológica Mexicana (Nueva Serie)* 63: 7-59.
- Morón, M. A. 2003. Scarabaenae, pp. 20-66. En: Morón M. A. (editor), Atlas de los escarabajos de México (Coleoptera: Lamellicornia: Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae, Lucanidae). Argania editio. Barcelona.
- Morón, M. A. 2006. Patrones de distribución de la familia Scarabaeidae (Coleoptera), pp. 271-293. En: Morrone, J. J. y J. Llorente-Bousquets (eds.), Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana. Las Prensas de Ciencias, UNAM. México, D. F.
- Morón, M. A., A. Aragón, A. M. Tapia-Rojas y R. Rojas-García. 2000. Coleoptera Lamellicornia de la Sierra del Tentzo, Puebla, México. *Acta Zoológica Mexicana (Nueva Serie)* 79: 77-102.

- Morón, M.A., C. Deloya y L. Delgado-Castillo. Fauna de Coleópteros Melolonthidae, Scarabaeidae y Trogidae de la región de Chamela, Jalisco, México. *Folia Entomológica Mexicana* 77: 313-378.
- Morón, M. A., C. Deloya, A. Ramírez-Campos y S. Hernández-Rodríguez. 1998. Fauna de Coleoptera Lamellicornia de la Región de Tepic, Nayarit, México. *Acta Zoológica Mexicana (Nueva Serie)* 75: 73-116.
- Morón, M. A., B. C. Ratcliffe y C. Deloya. 1997. Atlas de los escarabajos de México: Coleoptera: Lamellicornia, Vol I. Familia Melolonthidae. Conabio-Sociedad Mexicana de Entomología, A. C. México, D. F. 280 p.
- Morón, M. A., F. J. Villalobos y C. Deloya. 1985. Fauna de coleópteros lamellicornios de Boca de Chajul, Chiapas, México. *Folia Entomológica Mexicana*. 66: 57-118.
- Morrone, J. J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43: 438-441.
- Morrone J. J. 1996. The biogeographical Andean subregion: a proposal exemplified by arthropod taxa (Arachnida, Crustacea, and Hexapoda). *Neotropica* 42: 103–14.
- Morrone, J. J. 2001. Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and Distributions* 7: 297-300.
- Morrone J. J. 2002. Biogeographic regions under track and cladistic scrutiny. *Journal of Biogeography* 29:149–52.
- Morrone J. J. 2004a. Homología biogeográfica: las coordenadas espaciales de la vida. *Cuadernos del Instituto de Biología* 37, UNAM. México D. F. 199 p.

- Morrone, J. J. 2004b. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomología* 48(2): 149-162.
- Morrone J. J. 2005. Toward a synthesis of Mexican biogeography. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76(2): 207-252 .
- Morrone, J. J. 2006. Biogeographic areas and Transition Zones of Latin America and the Caribbean Islands based On Panbiogeographic and Cladistic Analyses of The Entomofauna. *Annual Review of Entomology* 51:467–94.
- Morrone, J. J. 2007. Hacia una biogeografía evolutiva. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 509-520.
- Morrone, J. J. y J. V. Crisci. 1995. Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 373-401.
- Morrone, J. J., y T. Escalante. 2002. Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different area units: when size matters. *Journal of Biogeography* 29: 1095-1104.
- Morrone, J.J. y Márquez J. 2001. Halffter's Mexican transition zone, beetle generalized tracks, and geographical homology. *Journal of Biogeography* 28: 635–50.
- Morrone, J. J. y J. Llorente-Bousquets (eds.). 2006. Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana, Las Prensas de Ciencias, UNAM. México, D. F. 562 p.
- Muñoz, M.E.S., R. Giovanni, M. F. Siqueira, T. Sutton, P. Brewer, R. S. Pereira, D. A. L. Canhos y V. P. Canhos. 2009. OpenModeller: a generic approach to species' potential distribution modelling. *GeoInformatica* 15: 111-135.
- Myers, A.A. y P. S. Giller .1988. Biogeographic patterns, pp. 15-21. En: Myers, A.A. y P. S.

- Giller (eds) *Analytical biogeography*. Chapman and Hall, London, United Kingdom.
- Müller, P. 1973. Dispersal centers of terrestrial vertebrates in the Neotropical realm. A study in the evolution of the Neotropical biota and its native landscape. Dr. W. Junk, Haag.
- Muñoz-Hernández, A., M. A. Morón y A. Aragón. 2008. Coleoptera Scaraboidea de la región de Teziutlán, Puebla, México. *Acta Zoológica Mexicana (Nueva Serie)* 24 (3): 55-78.
- Nelson, G. y P. Y. Ladiges. 1991 Three-area statements: standard assumptions for biogeographic analysis. *Systematic Zoology* 40: 470–485.
- Nelson, G. y N. I. Platnick. 1981. *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. New York, Columbia University Press. 567 p.
- Olson, D. M. Olson, E. Dinerstein, E. D. Wikramanayake, N. D. Burgess, G. V. N. Powell, E. C. Underwood, J. A. D'amico, I. Itoua, H. E. Strand, J. C. Morrison, C. J. Loucks, Thomas F. Allnutt, T. H. Ricketts, Y. Kura, J. F. Lamoreux, W. W. Wettengel, P. Hedao y K. R. Kassem. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth *BioScience* 51(11): 933-938.
- Parra, G., E. Martínez-Meyer y G. Pérez-Ponce de León. 2005. Forecasting climate change effects on salamander distribution in the highlands of central México. *Biotropica* 37(2): 202-208.
- Pearson, R. G. y T. P. Dawson. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology*

- and *Biogeography* 12: 202-208.
- Pearson, R. G., Raxworthy, C. J., Nakamura, M. y A. T. Peterson. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34: 102–117.
- Peterson, A. T. 2001. Predicting species geographic distributions based on ecological niche modeling. *Condor* 103: 599-605.
- Peterson, A. T., J. Soberón, y V. Sánchez-Cordero. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285: 1265-1267.
- Peterson, A. T., H. Tian, E. Martínez-Meyer, J. Soberón, V. Sánchez-Cordero, V. y B. Huntley. 2005. Modeling distributional shifts of individual species and biomes, pp. 211-228. En: T. E. Lovejoy y L. Hannan (eds.). *Climate change and biodiversity*. Yale University Press, Ney Haven, CT.
- Phillips, S. J., R. P. Anderson y R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231–259.
- Platnick, N. 1991. On the areas of endemism. *Australian Systematic Botany* 4: 11-12.
- Rapoport, E. H. 1975. *Areografía: Estrategias geográficas de las especies*. Fondo de Cultura Económica. México. 214 p.
- Ricketts, T. H., E. Dinerstein, D. M. Olson, C. Loucks, W. Eichbaum, K. Kavanagh, P. Hedao, P. Hurley, K. M. Carney, R. Abel y S. Walters. 1999. *Terrestrial ecoregions of North America: a conservation assessment*. Island Press, Washington, D.C., USA.
- Riddle, B. R. 2005. Is biogeography emerging from its identity crisis? *Journal of*

Biogeography 32: 185- 186.

Ritcher, P. O. 1966. White grubs and their allies. A study of North American Scarabaeoid larvae. Oregon State University Press. Corvallis. 219 p.

Rojas-Soto, O., O. Alcántara-Ayala y A. Navarro-Sigüenza. 2003. Regionalization of the avifauna of the Baja California Peninsula, México: a parsimony analysis of endemism and distributional modelling approach. *Journal of Biogeography* 30: 449–461.

Rosen, B. R. 1988. From fossils to earth history: applied historical biogeography, pp. 437-481. En: Myers, A. A. y P. S. Giller (eds.) *Analytical biogeography*. Chapman and Hall, London, United Kingdom.

Rosen, B. R. y A. B. Smith. 1988. Tectonics from fossils? Analysis of reef-coral and sea-urchin distributions from late Cretaceous to Recent, using a new method, pp. 275-306. En: Audley-Charles M. G. y Hallam A. (eds.). *Gondwana and Tethys*. Special Publication of the Geological Society of London 37, Londres.

Ruggiero, A., J. H. Lawton y T. M. Blackburn. 1998. The geographic ranges of mammalian species in South America: spatial patterns in environmental resistance and anisotropy. *Journal of Biogeography* 25(6): 1093-1103.

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

- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México. 432 p.
- Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana* 35: 25-44.
- Sánchez-Cordero, V., A. T. Peterson, y P. Pliego y T. Escalante. 2001. Modelado de la distribución de especies y conservación de la diversidad biológica. Pp. 359-379. En: *Enfoques Contemporáneos en el Estudio de la Diversidad Biológica*. Instituto de Biología, UNAM y Academia Mexicana de Ciencias, A.C., México, D.F.
- Sánchez-Cordero, V., M. Munguía, y A. T. Peterson. 2004. GIS-based predictive biogeography in the context of conservation, pp. 311-323. En: *Frontiers in Biogeography*. M. Lomolino and L Heaney, eds. Sinauer Press, Sunderland, Mass.
- Sánchez-Cordero, V., P. Illoldi-Rangel, M. Linaje, S. Sarkar y A. T. Peterson. 2005a. Deforestation and extant distributions of Mexican endemic mammals. *Biological Conservation* 126: 465-473.
- Sánchez-Cordero V., V. Cirelli, M. Munguía y S. Sarkar. 2005b. Place prioritization for Biodiversity representation using species' Ecological Niche Modeling. *Biodiversity Informatics* 2: 11-23.
- Sclater, P. L. 1858. On the general geographical distribution of the members of the class Aves. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society: Zoology* 2: 130-145.
- Sclater, W. L. 1897. The geography of mammals, No. VI: the Nearctic region. *Geographical Journal* 9: 67-76.
- Smith, H. 1941. Las provincias bióticas de México, según la distribución geográfica de las

- lagartijas del género *Sceloporus*. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas 2: 103-110.
- Soberón, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. Ecology Letters 10(12): 1115-1123.
- Soberón, J, y A. T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. Biodiversity Informatics 2: 1-10.
- StatSoft, Inc. 2007. STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. www.statsoft.com.
- Stockwell, D. R. B., J. H. Beach, A. Stewart, G. Vorontsov, D. Vieglais y R. Scachetti-Pereira. 2006. The use of GARP genetic algorithm and internet grid computing in the Lifemapper world atlas of species biodiversity. Ecological Modelling 195: 139-145.
- Systat Software Inc. 2008. Sigmaplot for windows Version 11.0. USA.
- Szumik, C., D. Cassagrande y S. Roig-Juñent. 2006. Manual del programa VNDM/NDM. Instituto Argentino de Estudios Filogenéticos 5(3). 26 p.
- Szumik, C. A., F. Cuezco, P. A. Goloboff y A. E. Chalup. 2002. An optimality criterion to determine areas of endemism. Systematic Biology 51: 806-816.
- Szumik, C. y P. Goloboff. 2004. Areas of endemism: An improved optimality criterion. Systematic Biology 51: 968-977.
- Terón, R. A., S. Anduaga y M. A. Morón. 1991. Análisis de la coleopteroфаuna necrófila de la Reserva de la Biosfera "La Michilia", Durango, México. Folia Entomológica

- Mexicana 81: 315-324.
- Torres-Miranda, T. y I. Luna. 2007. Hacia una síntesis panbiogeográfica. En: Luna, V. I., J. J. Morrone y D. Espinosa O. (eds.). 2007. Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana. Las Prensas de Ciencias, UNAM. México, D.F. 514 p.
- Trevilla-Rebollar, A., C. Deloya y J. Padilla-Ramírez. 2010. Coleópteros necrófilos (Scarabaeidae, Silphidae y Trogidae) de Malinalco, Estado de México, México. *Neotropical Entomology* 39(4): 486-495.
- Trotta-Moreu, N., J. M. Lobo y F. J. Cabreño. 2008. Distribución conocida y potencial de las especies de Geotrupinae (Coleoptera: Scarabaeoidea) en México. *Acta Zoológica Mexicana (Nueva Serie)* 24(2): 39-65.
- Udvardy, M. D. F. 1975. A classification of the biogeographical provinces of the world. Morges (Switzerland): International Union of Conservation of Nature and Natural Resources. IUCN Occasional Paper no. 18.
- Vázquez-Miranda, H., A. G. Navarro-Sigüenza y J. J. Morrone. 2007. Biogeographical patterns of the avifaunas of the Caribbean Basin Islands: a parsimony perspective. *Cladistics* 23: 180-200.
- Verdú J. R., C. E. Moreno, G. Sánchez-Rojas, C. Numa, E. Galante y G. Halffter. 2007. Grazing promotes dung beetle diversity in the xeric landscape of a Mexican Biosphere Reserve. *Biological Conservation* 140: 308-317.

Wallace, A. R. 1876. The geographical distribution of animals. 2 vol McMillan. Londres.
1110 p.

Wiens, J. J. y M. J. Donoghue. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. Trends in Ecology and Evolution 19: 639-644.

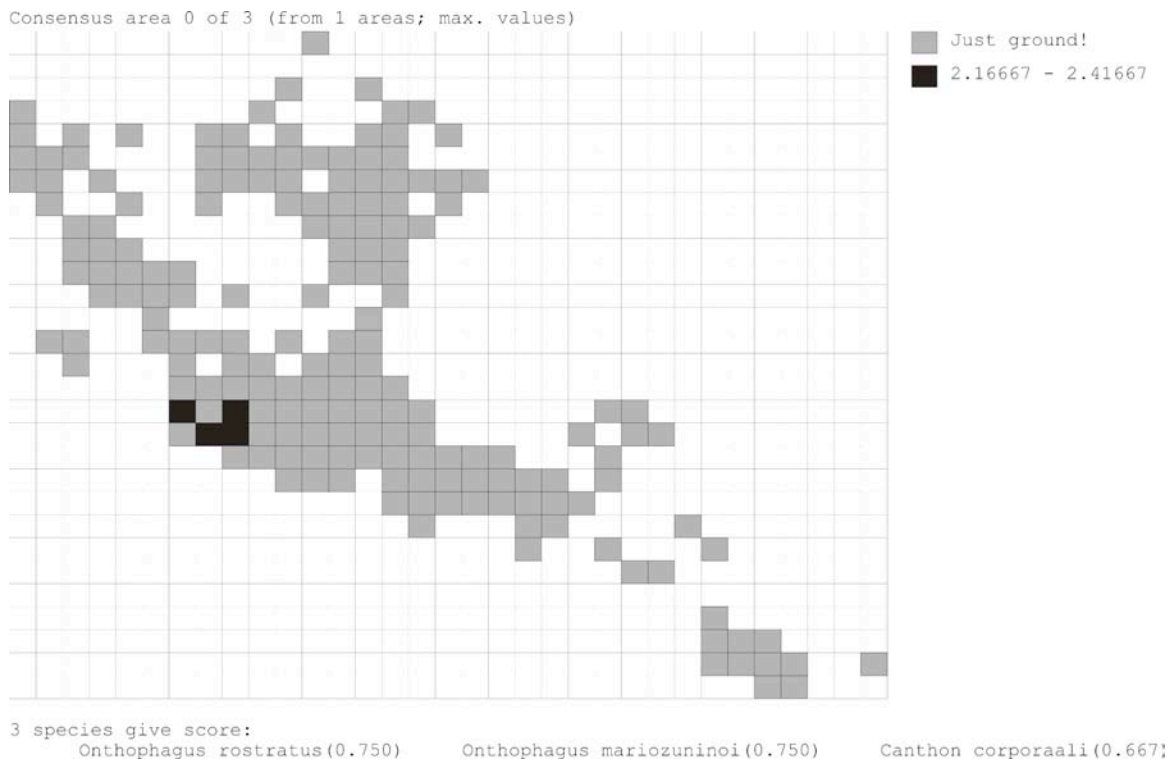
Wieczorek, J. 2001. Georeferencing guidelines, University of California, Berkeley. CA.
[URL:<http://manisnet.org/GeorefGuide.html>]

Wiley, E. O. 1987. Methods in vicariance biogeography, pp. 283-306. En: Hovenkamp, P. (ed.) Systematics and Evolution: A matter of diversity, Utrecht University, Utrecht.

Zunino, M. y A. Zullini. 2003. Biogeografía: la dimensión espacial de la evolución. Fondo de Cultura Económica, México, D. F. 359 p.

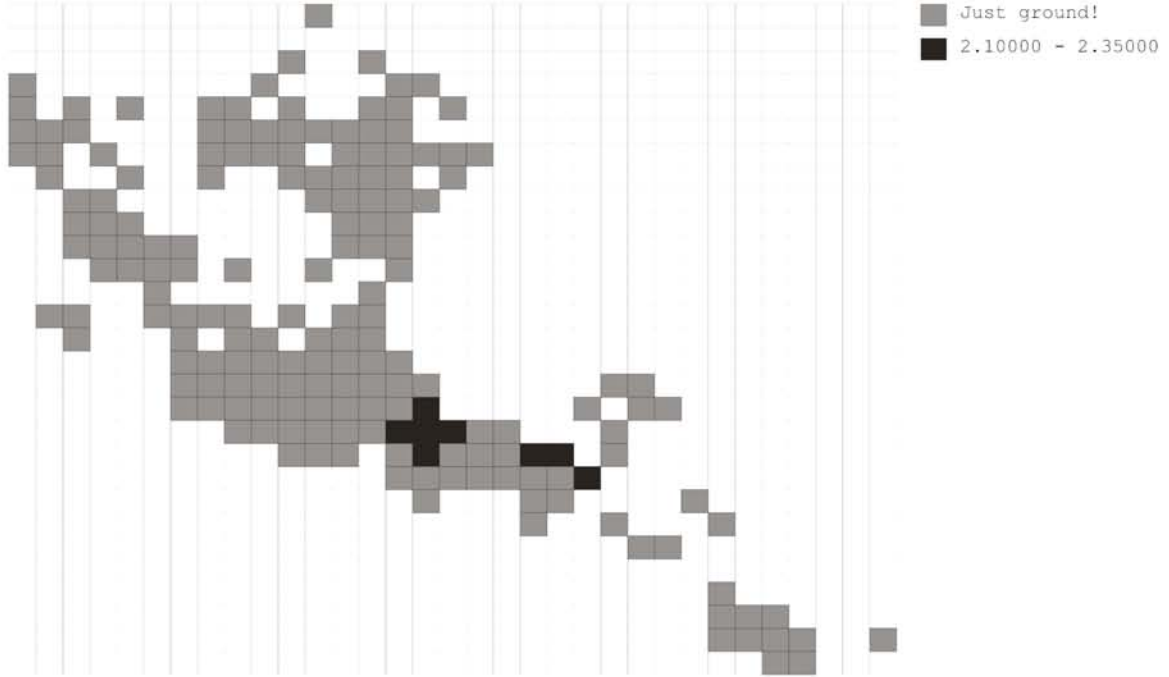
APÉNDICES

Áreas de endemismo 0, 1 y 2 obtenidas utilizando la matriz de distribuciones reales. Imagen modificada del archivo de salida de NDM/VNDM (Goloboff, 2005). Los cuadrados grises simbolizan las cuadrículas donde existen datos de presencia, mientras que las cuadrículas de color negro representan aquellos cuadros que representan las áreas de endemismo.



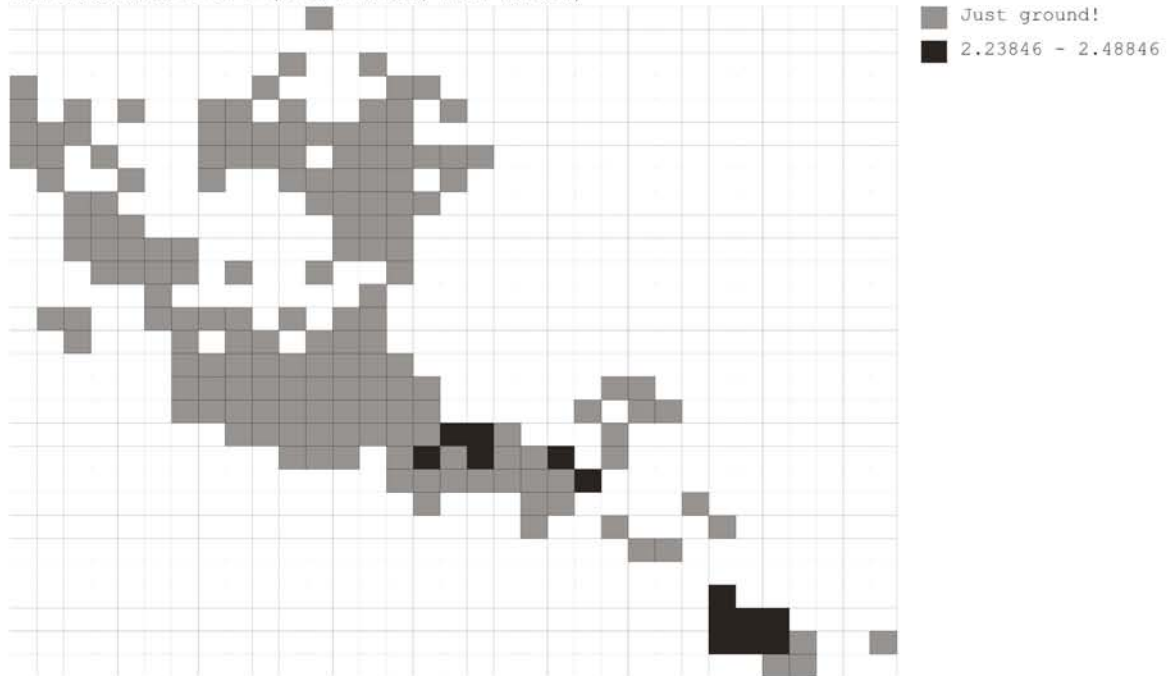
Reconocimiento de patrones biogeográficos en Scarabaeida - Miguel Rivas Soto

Consensus area 1 of 3 (from 1 areas; max. values)



3 species give score:
Onthophagus nasircornis(0.750) Onthophagus maya(0.600) Onthophagus corrosus(0.750)

Consensus area 2 of 3 (from 1 areas; max. values)



3 species give score:
Onthophagus crinitus(0.808) Canthon vazquezae(0.700) Canthon morsei(0.731)