



UNIVERSIDAD JUÁREZ AUTÓNOMA DE TABASCO

DIVISIÓN ACADÉMICA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN DE SCOLYTINAE Y PLATYPODINAE
(COLEOPTERA: CURCULIONIDAE) EN TABASCO, MÉXICO.**

**TESIS
PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS AMBIENTALES**

**PRESENTA:
ING. ARMANDO FALCÓN BRINDIS**

**ASESORES:
DR. MANUEL PÉREZ DE LA CRUZ
DRA. ENA EDITH MATA ZAYAS**

Villahermosa, Tabasco, Julio 2014.



UNIVERSIDAD JUÁREZ
AUTÓNOMA DE TABASCO

"ESTUDIO EN LA DUDA. ACCIÓN EN LA FE"

DIVISIÓN ACADÉMICA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
DIRECCIÓN



"2014, Conmemoración del 150 Aniversario de
la Gesta Heroica del 27 de Febrero de 1864"

JULIO 03 DE 2014

C. ARMANDO FALCÓN BRINDIS
PAS. DE LA MAESTRÍA EN CIENCIAS AMBIENTALES
P R E S E N T E

En virtud de haber cumplido con lo establecido en los Arts. 80 al 85 del Cap. III del Reglamento de titulación de esta Universidad, tengo a bien comunicarle que se le autoriza la impresión de su Trabajo Recepcional, en la Modalidad de Tesis de Maestría en Ciencias Ambientales titulado: **"DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN DE SCOLYTINAE Y PLATYPODINAE (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE) EN TABASCO, MÉXICO"**, asesorado por el Dr. Manuel Pérez de la Cruz y Dra. Ena Edith Mata Zayas sobre el cual sustentará su Examen de Grado, cuyo jurado está integrado por la Dra. Aracely de la Cruz Pérez, Dr. Saúl Sánchez Soto, Dr. Manuel Pérez de la Cruz y Dra. Ena Edith Mata Zayas Dr. Manuel Pérez de la Cruz, Dr. Carlos Manuel Burelo Ramos y Dra. Ena Edith Mata Zayas

Por lo cual puede proceder a concluir con los trámites finales para fijar la fecha de examen.

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

ATENTAMENTE
ESTUDIO EN LA DUDA. ACCIÓN EN LA FE

M. EN C. ROSA MARTHA PADRON LOPEZ
DIRECTORA



DIRECCION

Miembro C.I. del Consejo de
C.P. Archivo
Consejo de
Universidades
Mexicanas
UNA ALIANZA DE CALIDAD POR LA EDUCACIÓN SUPERIOR

KM. 0.5 CARR. VILLAHERMOSA-CÁRDENAS ENTRONQUE A BOSQUES DE SALOYA
Tel. (993) 358-1500 Ext. 6400, Fax (993) 354-4308 y 358-1579 E-mail: direccion.dacbiol@ujat.mx
Usar papel reciclado economiza energía, evita contaminación y despilfarro de agua y ayuda a conservar los bosques

CARTA AUTORIZACIÓN

El que suscribe, autoriza por medio del presente escrito a la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco para que utilice tanto física como digitalmente el Trabajo Recepcional en la modalidad de Tesis de Maestría denominado: **"DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN DE SCOLYTINAE Y PLATYPODINAE (COLEOPTERA: CURCULIONIDAE) EN TABASCO, MÉXICO"**, de la cual soy autor y titular de los Derechos de Autor.

La finalidad del uso por parte de la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco el Trabajo Recepcional antes mencionada, será única y exclusivamente para difusión, educación y sin fines de lucro; autorización que se hace de manera enunciativa más no limitativa para subirla a la Red Abierta de Bibliotecas Digitales (RABID) y a cualquier otra red académica con las que la Universidad tenga relación institucional.

Por lo antes manifestado, libero a la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco de cualquier reclamación legal que pudiera ejercer respecto al uso y manipulación de la tesis mencionada y para los fines estipulados en este documento.

Se firma la presente autorización en la ciudad de Villahermosa, Tabasco el Día 03 de Julio de 2014

AUTORIZO



ARMANDO FALCÓN BRINDIS

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Dios su inmensa bondad, por haberme guiado y acompañado a lo largo de mi trayectoria, por brindarme fortaleza en momentos de flaqueza, por haberme dado la vida y permitirme llegar a este momento tan importante de mi formación profesional.

A mi madre Dinora por inculcarme valores, buenos sentimientos y respeto. A mis hermanos Male y Fran por su gran cariño familiar y motivación incondicional.

Gracias Gaby por haberme acompañado en esta travesía, por tu apoyo moral, brindarme tu cariño y comprensión. Gracias por estar en mi vida. Te amo.

Les agradezco a mis amigos Josué, José del Carmen y Alberto por su apoyo y colaboración en este trabajo.

A todos los profesores que participaron en la mejora de este trabajo, por sus atinados comentarios y correcciones.

CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	i
CONTENIDO	ii
LISTA DE CUADROS	iv
LISTA DE FIGURAS	v
RESUMEN	vii
ABSTRACT	viii
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	3
2.1. Trabajos realizados en México sobre Scolytinae y Platypodinae.....	3
3. JUSTIFICACIÓN	8
4. CARACTERÍSTICAS GENERALES DE SCOLYTINAE Y PLATYPODINAE.....	9
4.1. Posición taxonómica de Scolytinae y Platypodinae.	9
4.2. Subfamilia Scolytinae.....	11
4.3. Subfamilia Platypodinae.....	15
4.4. Características ecológicas de los Scolytidae y Platypodinae.	16
4.5. Asociación simbiótica.....	19
4.6. Distribución y modelamiento de Scolytinae y Platypodinae.	20
4.7. Impacto económico.	26
5. OBJETIVOS	28
5.1. General	28
5.2. Particulares.....	28
6. MATERIALES Y MÉTODOS	29
6.1. Área de estudio.....	29
6.1.1. Boca del Cerro (BC).....	31
6.1.2. Malpasito (MP).....	31
6.1.3. Ranchería Campo Alto (CA).	31
6.1.4. Ranchería Ribera Alta (RA).	32
6.1.5. Francisco Rueda (FR).....	32

6.2. Captura de insectos en campo.....	32
6.3. Identificación del material biológico.....	33
6.4. Análisis de diversidad.	33
6.5. Elaboración de mapas de distribución.	34
6.5.1. Modelación con MAXENT.....	35
6.5.2. Validación del modelo.....	38
6.5.3. Curvas ROC (Receiver operating characteristic).	38
6.5.4. AUC (Area under the curve).	38
6.5.6. Errores del modelo.....	39
7. RESULTADOS	40
7.1. Diversidad de Scolytinae y Platypodinae en cinco localidades (MP, BC, FR, CA y RA) de Tabasco, México.....	40
7.2. Modelos de distribución de Scolytinae y Platypodinae.....	46
7.2.1. Mapa de distribución real y potencial de <i>Xyleborus volvulus</i>	47
7.2.2. Mapa de distribución real y potencial de <i>Xyleborus affinis</i>	48
7.2.3. Mapa de distribución real y potencial de <i>Xyleborus horridus</i>	49
7.2.4. Mapa de distribución real y potencial de <i>Corthylus papulans</i>	50
7.2.5. Mapa de distribución real y potencial de <i>Corthylus flagellifer</i>	51
7.2.6. Mapa de distribución real y potencial de <i>Euplatypus parallelus</i>	52
7.2.7. Mapa de distribución real y potencial de <i>Xylosandrus morigerus</i>	53
7.2.8. Mapa de distribución real y potencial de <i>Hypothenemus interstitialis</i> . ..	54
7.2.9. Mapa de distribución real y potencial de <i>Stegomerus mexicanus</i>	55
8. DISCUSIÓN	58
8.1. Diversidad.	58
8.2. Patrones de distribución de especies.....	60
8.3. Elementos del paisaje en Tabasco, y su posible efecto en la modelación del nicho ecológico.	66
9. CONCLUSIONES.....	71
10. REFERENCIAS	74

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Número aproximado de especies de Scolytinae en todo el mundo y aquellos clasificados como ambrosiales por área geográfica (Haack & Rabaglia 2013).....	21
Cuadro 2. Variables utilizadas por el modelo.	35
Cuadro 3. Matriz de confusión.....	39
Cuadro 4. Diversidad de Scolytinae y Platypodinae en localidades de Tabasco, México.	42
Cuadro 5. Análisis de la diversidad de Scolytinae y Platypodinae capturados en localidades de Tabasco.	45
Cuadro 6. Prueba <i>t</i> de Student e índice de similitud de Sorensen (Is) aplicado a la diversidad de Scolytinae y Platypodinae capturados en localidades de Tabasco.	45
Cuadro 7. Sitios de colecta de Scolytinae y Platypodinae en Tabasco.	46
Cuadro 8. Especies que presentaron preferencia de hábitat.	47
Cuadro 9. Contribución de las principales variables bioclimáticas en el modelaje de acuerdo al análisis Jackknife.	57

LISTA DE FIGURAS

Fig 1. Diferencias morfológicas entre Scolytinae y Platypodinae: a) Tarso elongado en Platypodinae y b) Pronoto alargado en Platypodinae.	10
Fig 2. Comparación morfológica de <i>Gnathotrichus sulcatus</i> (izquierda) y <i>Platypus wilsoni</i> (derecha) (Walter 2002).....	10
Fig 3. Ejemplar de la subfamilia Scolytinae, <i>Xyleborus affinis</i> Eichhoff, 1868. (Walker 2010).....	12
Fig 4. Tipos de galerías de Scolytinae. A <i>Xylosandrus</i> sp.; B <i>Xyleborus celsus</i> . Hubbard, 1897; C , D <i>Tomicus piniperda</i> ; E <i>Trypodendron domesticum</i> ; F <i>Ips cembrae</i> (adaptado de Hulcr 2010a).....	14
Fig 5. Ejemplar de la subfamilia Platypodinae, <i>Euplatypus parallelus</i> (Fabricius, 1801). (Walker 2010).....	16
Fig 6. Dimorfismo sexual en Xileborini: Hembras diploides (derecha) y machos haploides en <i>Diuncus papatra</i> . (Hulcr & McCoy 2013).....	17
Fig 7. Representación del ciclo de vida de <i>Scolytus mundus</i> adaptado de Cibrián <i>et al</i> (1995).	18
Fig 8. Etapas del modelado de la distribución de especies (Pliscoff & Fuentes-Castillo 2011).	23
Fig 9. Esquematación del concepto de nicho ecológico (Martínez 2010).	24
Fig 10. Distribución de Platypodinae en Centro y Norteamérica (Equihua & Atkinson 1987).	25
Fig 11. Sitios de colecta con trampas de alcohol en el estado de Tabasco. 1) Malpasito; 2) Francisco Rueda; 3) Ribera alta; 4) Campo alto; 5) Boca del Cerro.	29
Fig 12. Orografía del estado de Tabasco (INEGI 2013).	30
Fig 13. Climas del estado de Tabasco (INEGI 2013).	30
Fig 14. Trampa cebada de alcohol etílico al 70% y sus componentes.	33
Fig 15. Área de estudio y sitios de colecta en el estado de Tabasco. 1) Malpasito; 2) Francisco Rueda; 3) El Bajío; 4) Río Seco; 5) Km 21; 6) Reserva Ecológica de la Chontalpa; 7) Sánchez Magallanes; 8) Jardín Botánico José Narciso Rovirosa; 9) Isla Rebeca; 10) Barra San Pedro; 11) Ribera Alta; 12) Las Delicias; 13) Grutas de Coconá; 14) Cerro Madrigal; 15) Kolem-Chen; 16) Agua Blanca; 17) Campo Alto; 18) Lázaro Cárdenas.....	34
Fig 16. Interface gráfica de MAXENT.....	37
Fig 17. Gráfico ejemplo del AUC en el ROC.	39
Fig 18. Riqueza de géneros en el área de estudio.	44
Fig 19. Abundancia de Scolytinae y Platypodinae en los sitios de muestreo. (CA, Campo Alto; RA, Ribera Alta; MP, Malpasito; BC, Boca del Cerro; FR, Francisco Rueda).	44
Fig 20. Mapa de distribución real y potencial de <i>Xyleborus volvulus</i>	48
Fig 21. Mapa de distribución real y potencial de <i>Xyleborus affinis</i>	49

Fig 22. Mapa de distribución real y potencial de <i>Xyleborus horridus</i>	50
Fig 23. Mapa de distribución real y potencial de <i>Corthylus papulans</i>	51
Fig 24. Mapa de distribución real y potencial de <i>Corthylus flagellifer</i>	52
Fig 25. Mapa de distribución real y potencial de <i>Euplatypus parallelus</i>	53
Fig 26. Mapa de distribución real y potencial de <i>Xylosandrus morigerus</i>	54
Fig 27. Mapa de distribución real y potencial de <i>Hypothenemus interstitialis</i>	55
Fig 28. Mapa de distribución real y potencial de <i>Stegomerus mexicanus</i>	56
Fig 29. Distribución a nivel mundial de <i>X. volvulus</i> . Adaptado de CABI (2014).....	61
Fig 30. Distribución a nivel mundial de <i>X. morigerus</i> . Adaptado de CABI (2014)..	64
Fig 31. Modelo digital de elevación de México (INEGI 2013).....	67
Fig 32. Distribución de los excesos de lluvia en Tabasco (Ruíz-Álvarez <i>et al</i> 2012).	68
Fig 33. Distribución de los climas en Tabasco (Ruíz-Álvarez <i>et al</i> 2012).....	69

RESUMEN

La diversidad de Scolytinae y Platypodinae (Coleoptera: Curculionidae) fueron comparadas en cinco localidades del estado de Tabasco. La distribución real y potencial fue determinada para ocho especies de Scolytinae y una de Platypodinae, utilizando el algoritmo de Máxima Entropía (MAXENT). Para lo cual se utilizaron registros georreferenciados obtenidos en estudios previos y datos climáticos promedio proyectados en 19 capas bioclimáticas. Los mapas obtenidos representaron la modelación del nicho ecológico fundamental para estas especies mostrando las regiones con mayor probabilidad de ocurrencia. Los especímenes colectados fueron en total 4,232 individuos, agrupados en 62 especies, de las cuales 57 especies pertenecen a Scolytinae y cinco a Platypodinae. La diversidad de los sitios presentó diferencias significativas, excepto Malpasito-Campo Alto (MP-CA) y Francisco Rueda-Ribera Alta (FR-RA). La vegetación de selva presentó mayor riqueza de especies, mientras que la plantación de *Hevea brasiliensis* mayor abundancia.

Los mapas de distribución potencial mostraron que existe alta probabilidad de ocurrencia de las especies modeladas en todo el estado de Tabasco. Fue posible identificar a 12 especies de Scolytinae con preferencia de hábitat y por tener afinidad a diferentes grados de conservación, mientras que otras presentaron patrones de distribución amplia y hábitos generalistas. Se encontró que la precipitación y temperatura de la época más fría, así como la temperatura media del mes más seco fueron las variables más influyentes en la modelación del nicho ecológico de Scolytinae y Platypodinae para Tabasco.

ABSTRACT

The diversity of Scolytinae and Platypodinae (Coleoptera: Curculionidae) was compared in five locations in the state of Tabasco. The real and potential distribution of eight Scolytinae and one Platypodinae species were determined by the Maximum Entropy algorithm (MAXENT), which used records obtained from previous studies, besides average climate data projected in 19 bioclimatic layers. Maps represented the fundamental ecological niche and showed the most likely region to occur.

A total of 4,232 specimens were collected, corresponding to 62 species. From which 57 species belong to Scolytinae, and five to Platypodinae. There were significant differences in diversity of the sites, except for Malpasito-Campo Alto (MP-CA) y Francisco Rueda-Ribera Alta (FR-RA). The jungle vegetation showed the highest species richness, while planting of *Hevea brasiliensis* greater abundance.

Potential distribution maps showed that there is high probability of occurrence of the modeled species throughout the state of Tabasco. It was possible to identify 12 Scolytinae species that showed habitat preference and affinity to different levels of conservation, while others had wide distribution patterns and general habits. We found that precipitation and temperature of the coldest season, and the mean temperature of the driest month were the most influential variables in modelling the ecological niche for Scolytinae and Platypodinae in Tabasco.

1. INTRODUCCIÓN

Los insectos son el grupo de animales dominante de la Tierra, han vivido en ella desde hace aproximadamente 350 millones de años. Los coleópteros, mejor conocidos como escarabajos, pertenecen a este inmenso grupo y componen cerca del 25% de todas las especies de plantas y animales sobre la tierra, por ende son el grupo que contribuye primariamente a la biodiversidad mundial. Se encuentran descritas unas 350 000 especies en nuestro planeta (Corona-Padilla & Márquez 1972, Resh & Cardé 2009).

Dentro de este orden, se encuentra la superfamilia Curculionoidea, con 62 000 especies descritas, incluyendo las familias Nemonyquidae, Anthribidae, Belidae, Attelabidae, Caridae, Brentidae y Curculionidae (Oberprieler 2007). En esta última se encuentran clasificadas las subfamilias Scolytinae y Platypodinae (Mejía 1994), conocidos como escarabajos descortezadores, ambrosiales y barrenadores, debido a la interacción que poseen con las plantas (Estrada *et al* 2012).

La importancia ecológica de este grupo de insectos se debe a su participación en la sucesión vegetal, iniciando la descomposición de árboles muertos o decadentes e incorporando nutrientes al suelo por lo que participan en el mantenimiento de la salud del ecosistema (Zanuncio 1981, Shore *et al* 1987).

La gran mayoría de las especies tienen preferencia por las plantas débiles, bajo condiciones de estrés o aquellas que ya han comenzado el proceso de descomposición (Borrer *et al* 2005). Existen especies que son capaces de atacar árboles saludables, debido a factores como la humedad, temperatura y dinámica poblacional de los escarabajos que detonan la invasión de los hospederos (Bright & Stark 1973).

Las actividades de barrenación interfieren con el crecimiento del huésped, impidiendo el ascenso y descenso de fluidos en la planta. El sistema de túneles y galerías facilitan la acción de hongos asociados que afectan la flexibilidad, capacidad de almacenamiento y la fortaleza estructural de la madera en general; así como, el aspecto de la misma depreciando en gran medida el valor comercial (Hans 2006).

Por tal motivo, se incrementó el interés de los investigadores por conocer el comportamiento espacio temporal de las especies y la elección del hábitat desarrollando modelos que predicen la distribución y abundancia de las especies (Seoane & Bustamante 2001). Además, permitieron detectar cambios en la distribución de algunas especies de Scolytidae reportándose en hábitats donde históricamente no se tenían registros de brotes (Raffa *et al* 2008).

La predicción de la distribución de estas subfamilias es un tema poco estudiado en nuestro país, lo que sugiere una gran interrogante sobre los límites de distribución de las especies consideradas plagas y sobre aquellas que podrían representar una amenaza en ausencia de otras (Peterson *et al* 2004, Arreola 2013). El estado de Tabasco posee características climáticas, fisiográficas y distintos tipos de vegetación que albergan una determinada diversidad de Scolytinae y Platypodinae (Pérez-De La Cruz *et al* 2009, 2011). Sin embargo, existen especies reconocidas como plagas de importancia económica cuya distribución es un tema de gran importancia a la hora de realizar control preventivo y planes de manejo (Cibrián, 1995, Morrone 2009). Es por ello, que en el presente trabajo se evaluó la diversidad de varias comunidades de Scolytinae y Platypodinae y posteriormente, se generaron modelos de distribución potencial de algunas especies. Contribuyendo en la comprensión de estos organismos en el estado de Tabasco.

2. ANTECEDENTES

El primer estudio publicado sobre la ecología de estos organismos data de 1911, por Kleine y Trédli, quienes presentaron una lista de 1 800 especies de Scolytidae. Posteriormente, en 1939 Kleine publicó un trabajo con más de 4 000 registros (Rudinsky 1962, Bright & Skidmore 1997).

Durante la segunda guerra mundial se desarrollaron estudios enfocados al conocimiento de los depredadores, parásitos, patógenos, árboles hospederos e interacciones ecológicas de los barrenadores (Goheen & Hansen 1993, Rudinsky 1962).

Actualmente se han descrito aproximadamente 6 000 especies de escolítinos y 1 000 de platipódinos en todo el mundo (Equihua *et al* 1984, Equihua & Atkinson 1986, Ferreira & Ferreira 1989, Wood & Brighth 1992a, Brighth & Skidmore 1997, Atkinson 2000, Soto *et al* 2002, Pérez-De La Cruz *et al* 2011). Los estudios se han enfocado a descripciones de las especies, hábitos alimenticios, huéspedes y distribuciones geográficas de algunas especies. En México se han realizado estudios sobre estos insectos en los estados de Veracruz, Oaxaca, Morelos, Jalisco, Chiapas, Puebla y Tabasco (Romero *et al* 1997, Burgos-Solorio & Equihua 2007, Pérez-De La Cruz *et al* 2007, 2009, Rangel 2011, Baños 2011), siendo los estados del centro del país en donde se conoce mejor la composición de estos insectos.

2.1. Trabajos realizados en México sobre Scolytinae y Platypodinae.

Morales (1979); trabajó en el conocimiento de la entomofauna de los árboles de sombra de cacao del género *Erythrina* (moté). Colectó la entomofauna directamente en la corteza de los árboles, identificando 16 familias, cinco órdenes y 20 especies de insectos. Propuso que las especies presentes indiferentemente en todas las plantas podían tener un papel importante en la muerte del moté. Reportó al género *Xyleborus* como un grupo ampliamente presente en este hospedero. Se aislaron cepas donde los hongos encontrados fueron: *Ceratocystis*.

y *Graphium* las cuales pueden presentar una simbiosis hongo-insecto que puede estar induciendo la muerte del hospedero.

Rojas (1981), estudió la causa de la muerte del árbol de moté en la región de la Chontalpa Tabasco, donde colectó a *Xyleborus volvulus* y *X. ferrugineus* (Coleoptera: Scolytidae) en árboles enfermos, estos escarabajos fueron sembrados en PDA donde se aislaron los hongos *Cephalosporium* spp., *Fusarium solani*, *Graphium* spp., *Curvularia* sp., *Aspergillus niger*, *Penicillium* spp. Señaló que los escarabajos y hongos presentan un complejo simbiótico causándole la muerte al árbol de moté.

Morales (1982) realizó un estudio de escarabajos ambrosiales en el agroecosistema cacao en la Chontalpa Tabasco, las muestras fueron tomadas de ramas y troncos enfermos de *Theobroma cacao* L. (1753) y *Erythrina* sp. Obteniendo organismos adultos y larvas, los adultos fueron introducidos en medios de cultivos para el aislamiento de hongos simbióticos. De igual manera realizó cortes histológicos y reconstruyó las galerías realizadas por los escarabajos en ramas y troncos. Registró 10 especies de escoltinos de tres géneros además se discutió la importancia del comportamiento subsocial y la simbiosis de hongo-escarabajo de xyleborini.

O'Brien & Wibmer (1982), dieron a conocer una lista anotada de las especies de Curculionidae *Sensu lato* de América del Norte, con sinonimias y distribución geográfica, desafortunadamente sólo se mencionó a México como país, excluyendo a las Subfamilias Scolytinae y Platypodinae.

Bustamante & Atkinson (1984) presentaron la biología y dinámica poblacional general de *Corthylus fuscus* (Coleoptera: Scolytidae) en el norte del estado de Morelos, determinando que es una plaga para los cultivos de peral en esta zona.

Equihua *et al* (1984) hicieron un estudio faunístico de las familias Scolytidae y Platypodinae (Coleoptera) en la estación de Biología Chamela, Jalisco. Utilizando tres métodos de colecta: colecta directa sobre sus plantas hospederas, plantas trampa y el uso de la trampa de luz ultravioleta, obteniendo un total de 84. Cinco pertenecientes a la familia Platypodinae y 79 a la familia Scolytidae. De las cuales,

tres son registros nuevos para el país y 39 son nuevos registros para el estado de Jalisco.

Atkinson & Equihua (1985), generaron una lista comentada de 103 especies de Scolytidae y tres especies de Platypodidae del valle de México. Los ejemplares fueron obtenidos de colectas, revisión bibliográfica y material de colecciones nacionales, registrando 46 especies por primera vez para el valle de México y 10 especies nuevas para México, por cada especie se incluyen sinonimias, sinopsis de biología y distribución, citas de datos de material examinado y comentarios pertinentes.

Atkinson *et al* (1986) presentaron una lista de especies de las familias Scolytidae y Platypodidae asociados a comunidades templadas y frías del norte del estado de Morelos, encontrando tres especies de un género de Platypodidae y 130 especies de 38 géneros de Scolytidae, registrando por primera vez 96 especies para el estado y 10 nuevas para la ciencia.

Equihua & Atkinson (1987) hicieron un catálogo donde incluyen un total de 106 especies de Platypodidae para el Norte y Centroamérica, incluyendo sinonimias, huéspedes y mapas de distribución de Platypodidae para Centro y Norteamérica. Además se cita por primera vez el género *Coptonotus* para la región Centroamericana.

Atkinson & Equihua (1988) presentaron datos sobre la biología y la distribución geográfica de 172 especies de 49 géneros de Scolytidae y siete especies de un género de Platypodidae en México y Centroamérica, registrando siete especies nuevas para México, Nicaragua y Honduras, seis para Belice y Panamá, citando los géneros *Pityokteines* y *Polygraphus* por primera vez para México.

En lo que respecta a estudios sobre distribución, Mejía (1994) comenzó con las primeras ilustraciones sobre la distribución geográfica de algunos géneros de Scolytidae y Platypodidae en México. Realizando una revisión bibliográfica y proyectando los registros en un mapa con los sitios de colecta.

Romero *et al* (1997) elaboraron una base de datos con la revisión de 19,474 especímenes en cinco colecciones entomológicas nacionales de las familias Platypodidae y Scolytidae reportando que 18,288 corresponden a Scolytidae y

1,186 a Platypodidae, además mencionan datos sobre distribución geográfica, huéspedes, altitud y colección depositaria.

Equihua & Burgos (2002) realizaron una contribución general especialmente de la familia Scolytidae donde hacen referencia a la taxonomía, biología y ecología, así como la importancia económica y ecológica de esta subfamilia.

Burgos & Equihua (2007), presentaron una lista de especies de Scolytidae y Platypodidae citadas para el estado de Jalisco reconociendo que los escolítinos cuentan con un total de 181 especies incluidos en 43 géneros y los platypodinos con seis especies incluidos en cuatro géneros, además presentan una lista de plantas hospederas, hábitos alimentarios, patrones biogeográficos, comentarios de cada una de las especies abordando aspectos biológicos y de distribución.

Ordóñez-Reséndiz *et al* (2008), proporcionaron la lista más reciente con todas las especies de la superfamilia Curculionoidea de México, contabilizando 3,594 especies. Incluyendo a las familias Nemonychidae, Anthribidae, Belidae, Attelabidae, Brentidae y Curculionidae.

Carnalval & Moritz (2008), compararon el programa BIOCLIM contra MAXENT para conocer la cobertura que presentaba el bosque de Brasil durante el período cuarentenario, resultando que este último obtuvo mayor precisión en el modelo de distribución potencial.

Pérez-De La Cruz *et al* (2009), describieron la diversidad de escolítinos asociados con el agroecosistema cacao en el estado de Tabasco durante el año 2007. Colectando 19,363 ejemplares pertenecientes a 51 especies y 26 géneros. Citando a *Cnesinus squamosus* y *Araptus hymenaeae* como nuevos registros para México. Además mencionaron que las plantas de *T. cacao* y *Swietenia macrophylla* King, fueron donde se obtuvo mayor número de especies colectadas.

Pérez-De La Cruz *et al* (2009) presentaron una clave de identificación de 51 especies con fotografías de escolitinos adultos asociado al agroecosistema cacao en el sur de México.

Pérez-De La Cruz *et al* (2011) realizaron un estudio de la dinámica poblacional, plantas huéspedes y distribución de platipódidos asociados al agroecosistema

cacao en Tabasco, México. Colectando dos nuevos registros para el estado (*Teloplatypus excisus* y *Tesserocerus dewalquei*).

Rangel (2011) estudió la dinámica poblacional de *Xyleborus ferrugineus* y *X. affinis* en ecosistemas de Tabasco. Colectando 688 especímenes de *X. ferrugineus* y 3,911 especímenes de *X. affinis*, donde la trampa de luz fue la más eficiente para *X. ferrugineus*. Mientras que para *X. affinis* fue más eficiente la trampa de alcohol. Concluyendo que ambas especies presentan una similitud poblacional en épocas lluviosas.

Baños (2011), estudió la dinámica poblacional de *Xyleborus volvulus* en ecosistemas de Tabasco, utilizando trampas de alcohol, de luz y captura directa sobre sus plantas huésped. Se colectaron un total de 3,972 especímenes siendo la trampa de alcohol la más efectiva para esta especie. La fluctuación poblacional de este escarabajo presentó sus máximos picos poblacionales en los meses de Enero-Abril y en Noviembre-Diciembre en periodos de lluvias.

Hernández-May (2012) estudió la dinámica poblacional de Scolytinae y Platypodinae en dos localidades de Tabasco. Encontró nueve registros nuevos para el estado, sumando un total de 70 especies. Los géneros con mayor riqueza fueron *Hypothenemus* y *Xyleborus*. Se encontró con mayor abundancia a *Corthylus papulans*, *X. affinis* y *X. vulvulus*. Los meses con mayor abundancia fueron Febrero, Marzo y Septiembre.

Gerónimo-Torres (2013), llevó a cabo un estudio de diversidad de Scolytinae y Platypodinae en vegetación de manglar en tres localidades del estado de Tabasco, empleando trampas de luz y alcohol. Encontró mejores resultados con estas últimas. *Hypothenemus* y *Xyleborus* fueron los géneros con mayor diversidad en Scolytinae y *Euplatypus parallelus* mayor abundancia en Platypodinae. Incrementó a 73 el número de especies registradas para Tabasco.

Zavaleta (2013) estudió la diversidad de Scolytinae y Platypodinae en cuatro ambientes de selvas en Tabasco. Utilizó trampas de luz y alcohol, capturando un mayor número de especímenes con esta última. Los géneros *Xyleborus* e *Hypothenemus* presentaron la mayor riqueza. Incrementó el número de registros de Scolytinae a 93 y siete de Platypodinae.

Los primeros estudios realizados con algoritmos bayesianos fueron de Peterson & Klusa (2003); donde compararon el análisis GAP y GARP para evaluar el modelamiento de la distribución hipotética de especies. Encontrando que los resultados de GARP son mucho más robustos para realizar predicciones sobre la distribución de especies. Sin embargo, Phillips *et al* (2006), revisaron el desempeño del software GARP contra MAXENT. Donde ambos programas utilizan datos de presencia-ausencia correlacionados con variables ambientales. Concluyeron que MAXENT presentó una discriminación de los datos más aceptable para la especie, así como, una integración de las variables más robusta. Arreola (2013), utilizó el programa GARP para realizar la modelación de la distribución potencial de *Scolytus mundus* Wood en una reserva ecológica en el centro del país. Además, realizó la simulación del comportamiento de esta especie bajo situaciones de cambio climático para el año 2040. Encontró que la precipitación, temperatura y cobertura vegetal fueron las condiciones ambientales que determinaron la distribución potencial.

3. JUSTIFICACIÓN

El conocimiento sobre el comportamiento de las poblaciones de insectos, asociados a factores ambientales, tiene importancia desde el punto de vista ecológico, y sobre todo, si se desean implementar estrategias de manejo (Morales *et al* 2000).

En el estado de Tabasco se han registrado especies de escolítinos y platipódinos que son consideradas plagas de importancia en zonas tropicales, capaces de atacar árboles sanos, enfermos o recién muertos, asimismo, introducen hongos causantes de marchitamiento vascular (Cibrián *et al* 1995).

La distribución potencial y daños ocasionados por estos insectos en ecosistemas de Tabasco han sido poco estudiados. Por lo cual, la finalidad del trabajo conocer la diversidad y distribución de las especies reportadas a través de mapas y predecir el desplazamiento de las poblaciones de Scolytinae y platypodinae hacia sitios preferenciales para las especies más abundantes o agresivas con la

finalidad de proporcionar información que permita establecer planes de manejo o monitoreo de las poblaciones a futuro.

La conservación de los ecosistemas y la producción sustentable son temas prioritarios para el desarrollo de la humanidad, así como elementos esenciales de las estrategias de desarrollo de nuestro país. Con este estudio se pretende contribuir al conocimiento de la diversidad de Scolytinae y Platypodinae de Tabasco, así como generar información de la biogeografía de las especies presentes en diferentes ecosistemas del estado de Tabasco.

4. CARACTERÍSTICAS GENERALES DE SCOLYTINAE Y PLATYPODINAE.

4.1. Posición taxonómica de Scolytinae y Platypodinae.

Estas subfamilias se encuentran ubicadas taxonómicamente de la siguiente manera:

- Reino Animalia
 - Phylum Arthropoda
 - Subphylum Hexapoda
 - Clase Insecta
 - Orden Coleoptera
 - Suborden Polyphaga
 - Superfamilia Curculionoidea
 - Familia Curculionidae
 - Subfamilia Scolytinae y Platypodinae

La principal diferencia entre escolítinos y platipódinos radica en la longitud del primer segmento tarsal (Fig 1a), ya que en estos últimos, dicho segmento posee mayor longitud que la suma del resto, mientras que en los Scolytinae, todos los segmentos tarsales son muy semejantes en longitud (Wood 1993). Otra característica importante es la forma de los ojos, ya que en Platypodinae son convexos y redondeados (Fig 1b) y en Scolytinae son ovalados, elongados y

planos, en adición, Platypodinae posee un pronoto más largo en relación a su homólogo descrito (Mercado 2010).

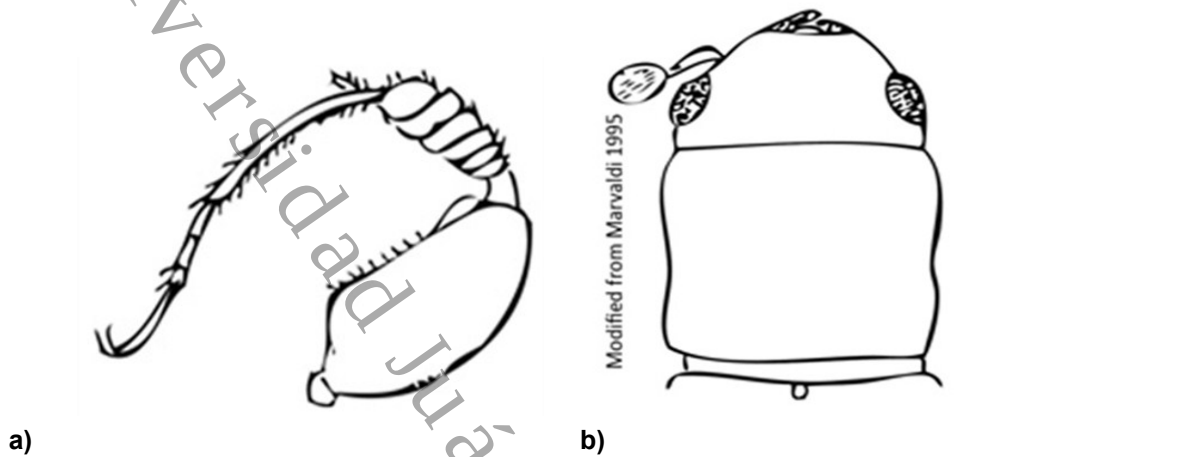


Fig 1. Diferencias morfológicas entre Scolytinae y Platypodinae: **a)** Tarsos elongados en Platypodinae y **b)** Pronoto alargado en Platypodinae.

Actualmente, el estatus taxonómico de estos dos grupos de escarabajos se encuentra en discrepancia, ya que a pesar de las similitudes en la biología de las especies y características morfológicas que poseen (Fig 2), son clasificados como familias independientes de Curculionidae. Esta separación está basada en las diferencias en el *tentorium*, *rostrum* corto y articulación de la mandíbula (Wood 1973).

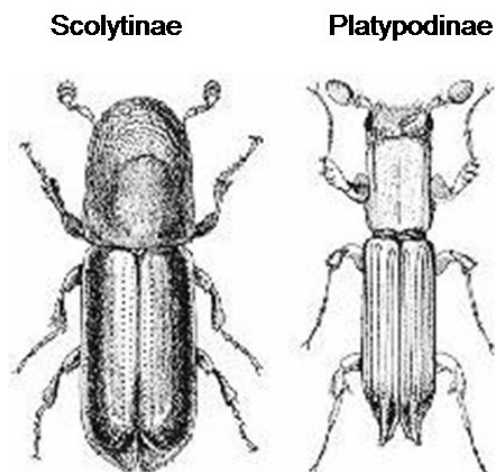


Fig 2. Comparación morfológica de *Gnathotrichus sulcatus* (izquierda) y *Platypus wilsoni* (derecha) (Walter 2002).

Otro aspecto interesante debido a los hábitos de ambas subfamilias, es que de acuerdo a estudios de secuenciación genética realizados por Farrell *et al* (2001), proponen que Platypodinae proviene de Scolytinae, además, la relación entre descortezadores comenzó de manera ancestral con las coníferas, colonizando después a las angiospermas, procesos que han sucedido en repetidas ocasiones a través del tiempo, remarcando que cada cambio hacia las angiospermas viene asociado con una elevada diversificación, mientras que ocurre de modo contrario cuando mudan hacia las coníferas.

En el presente trabajo estos organismos se consideran como subfamilia al igual que las investigaciones más recientes realizadas en el estado de Tabasco, y tomando en cuenta otras clasificaciones que se basan en las relaciones filéticas que los incluyen como subfamilia de Curculionidae (Burgos-Solorio 2003).

4.2. Subfamilia Scolytinae.

El origen de esta subfamilia se estima que pudo haber ocurrido a inicios de la época Terciaria, justo antes de la separación de la parte Sur de Pangea, también conocida como Gondwana; posteriormente, la diversificación de estos insectos pudo tener origen a principios del Oligoceno o Mioceno (Jordal *et al* 2000). Con la ayuda de estudios moleculares de clados familiares, se ha podido sustentar que la tribu Xileborini, en la cual se encuentran agrupados la mayor parte de los escolítidos de áreas pantropicales, es proveniente de la región Afro-Asiática (Jordal 2002).

Los Scolytinae se conocen por su hábito descortezador, aunque también se encuentran especies espermatófagas, herbitófagas, barrenadoras y ambrosiales. Algunos son monófagos y otros polífagos (Rudinsky 1962). En México existen reportes de ataques a cerca de 75 familias de plantas (Romero *et al* 1997). Se han descrito alrededor de 6 000 especies de Scolytinae en el mundo (Wood 1992, Bringth & Skidmore 1997, Schedl 1972), de las cuales, para México se registran 832 especies y 93 especies para el estado de Tabasco (Equiua & Burgos-Solorio 2002). La subfamilia se ha dividido en 25 tribus y 225 géneros. La mayoría de las especies mexicanas son de cuerpo cilíndrico, su coloración puede variar en

tonalidades de café a negro. A menudo brillantes y con pocas setas, aunque existen especies opacas y con abundantes setas. Ojos generalmente grandes, achatados y ovalados. Su rango de tamaño es de 0.5 a 13 mm de longitud (Fig 3). Sus cortas y acodadas antenas terminan en un club o mazo antenal de tres segmentos. Las larvas poseen las características principales de todos los curculionidos, es decir, son sub-cilíndricas, con cierta curvatura, eucefalas y desprovistas de patas torácicas. (Equihua & Burgos 2002, Costa-Lima 1956).



Fig 3. Ejemplar de la subfamilia Scolytinae, *Xyleborus affinis* Eichhoff, 1868. (Walker 2010).

De acuerdo a Parking, citado por Costa-Lima (1956), un aspecto interesante de esta subfamilia es su sistema digestivo, donde se destaca que en la molleja de estos insectos se lleva a cabo una asimilación no solo de los polisacáridos del contenido celular, como también lo realizan otros organismos con semejante régimen alimenticio, sino que son capaces de aprovechar los que se encuentran en la pared celular, incluyendo las hemicelulosas.

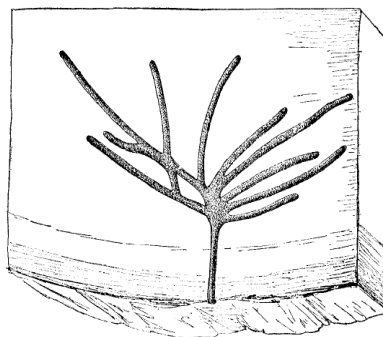
Normalmente, como ya ha sido mencionado, los adultos comienzan la colonización, barrenando la zona subcortical de la planta, estableciendo una galería, o muchas de éstas para el caso de las especies polígamas. Después que las larvas eclosionan de los huevos que fueron colocados en cámaras especiales

dentro de los túneles, éstas comienzan a construir sus propias galerías, gradualmente llenadas con desechos fecales, aclarando que, aunque cada especie posee una determinada configuración de sus túneles (Fig 4), no todas colocan sus huevos en nichos especiales, en lugar de esto, algunas los depositan de manera aislada o bien agrupadamente, de modo que las larvas se desarrollan de un lado a otro en túneles que van creciendo hasta convertirse de manera gradual en galerías comunales (Schedl 1959).

A)



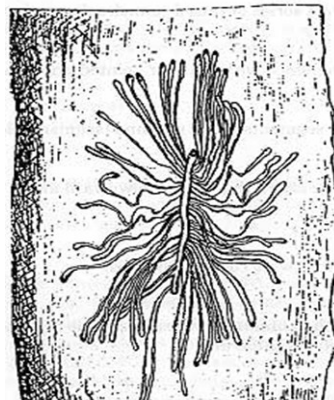
B)



C)



D)



E)



F)



Fig 4. Tipos de galerías de Scolytinae. **A** *Xylosandrus* sp.; **B** *Xyleborus celsus*. Hubbard, 1897; **C**, **D** *Tomicus piniperda*; **E** *Trypodendron domesticum*; **F** *Ips cembrae* (adaptado de Hulcr 2010a).

4.3. Subfamilia Platypodinae.

Las especies de esta subfamilia se caracterizan por tener cuerpos alargados de aspecto rectangular; el pronoto se encuentra emarginado a los lados. Estos insectos poseen hábitos semejantes a los escolítidos, provocando también grandes pérdidas en la silvicultura y otros frutales. Son en su mayoría ambrosiales y xilomicetófagos (excepto los géneros *Mecopelmus* y *Schedlarius*), atacan plantas muertas y vivas tanto larvas como adultos pueden causar daños severos (Equihua & Atkinson 1986). La mayoría de las especies de este grupo no presentan especificidad por una especie de árbol (polífagos) (Craighead 1950). En México se han reportado ataques a 25 diferentes familias de plantas huésped (Romero *et al* 1997). Esta subfamilia está compuesta por aproximadamente 1 000 especies a nivel mundial. Se han descrito 40 especies de 5 géneros para México y 7 especies de 5 géneros para Tabasco (Burgos-Solorio 2003, Zavaleta 2013); la mayoría se encuentran en las regiones tropicales con el 98% de la diversidad conocida, el otro 2% restante se restringe a zonas frías, donde no cuentan con las condiciones favorables para su establecimiento y reproducción (Atkinson 2000). Los adultos poseen colores café oscuro a casi amarillo, con una longitud promedio de 2 a 12 mm y 2 mm de ancho (Fig 5). En la mayoría de especies, los élitros de los machos están dentados en la parte posterior. Las antenas son cortas y sólidas, formando un mazo simple. Mandíbulas fuertes y esclerosadas. Cabeza ancha y aplanada. Las larvas pasan por hasta cinco instares, en el primero, son aplanadas, con forma oval-trapezoide y con protuberancias laterales, después de esta fase, son normalmente cilíndricas. La mayoría son monógamos. Los machos comienzan a excavar un túnel corto y cilíndrico, a continuación produce feromonas para atraer a la hembra, después del apareamiento, ésta pone de 100 a 200 huevos, mientras que el macho protege y mantiene limpia la galería, de no llegar la hembra atraída por el macho, éste morirá en dicho sitio. Los depredadores más comunes son escarabajos de las familias Colydiidae y Cerylonidae, cuyas larvas son parásitas (Hans 2006).



Fig 5. Ejemplar de la subfamilia Platypodinae, *Euplatypus parallelus* (Fabricius, 1801). (Walker 2010).

4.4. Características ecológicas de los Scolytidae y Platypodinae.

Los Scolytidae y Platypodinae tienen la capacidad de detectar a las plantas potencialmente susceptibles mediante órganos especializados en la función olfativa y táctil llamadas sensilas, atrayendo a estos insectos hasta el huésped, ya que las plantas normalmente emiten una serie de compuestos químicos volátiles en respuesta a algún factor que indique debilidad o estrés; estas sustancias pueden ser isoprenos, monoterpenos u otros que forman parte de la resina (Borrer *et al* 2005).

Las especies atacan en mayor número cuando han abatido la defensa de la planta, la cual consiste en el exudado de sabia cada vez que algún escarabajo intente comenzar la barrenación (Resh & Cardé 2009); posteriormente, pasan su vida dentro de las estructuras de la planta como son raíces, ramas, troncos, frutos y semillas, dejando solo a sus hospederos para colonizar otras plantas, labor que usualmente es llevada a cabo por las hembras adultas, (Wood 1982) las cuales segregan feromonas de agregación para la atracción de otros machos, y asegurar la colonización masiva de los hospederos (Paine *et al* 1997).

La habilidad que poseen estos escarabajos de alimentarse de numerosas especies de plantas (polifagia) y junto con la capacidad de establecer una población con tan sólo la llegada de una hembra, mismas que poseen dimorfismo

sexual (Fig 6) es probablemente la razón del éxito para la colonización de nuevos hábitats y poseer una gran diversidad taxonómica (Jordal *et al* 2000, 2001).



Fig 6. Dimorfismo sexual en Xileborini: Hembras diploides (derecha) y machos haploides en *Diuncus papatra*. (Hulcr & McCoy 2013).

Cuando la defensa de la planta ha sido abatida, estos escarabajos comienzan la secreción de hormonas precursoras de agregación, como la (+)exo-brevicomina; posterior a la llegada de los machos y de la copulación, comienza la alteración de los mensajes químicos: hembras y machos emiten verbenona y trans-verbenol, además de que los machos liberan (+)-isoprenol. La combinación de estas tres sustancias interrumpen la atracción de nuevos machos y hembras al huésped, evitando la sobre-explotación del mismo (Resh & Cardé 2009).

Además de este mecanismo hormonal para repeler a otros individuos del hospedero, Stark (1982) cita que el proceso de estridulación (producción de sonidos mediante la fricción de ciertas partes del cuerpo) como alternativa repelente se encuentra bien desarrollado en Scolytinae.

Los hábitos de alimentación de ambos grupos son muy similares, es decir, poseen un aparato bucal masticador durante todo su ciclo vital. Considerándolos como espermatófagos, floeófagos, herbívoros, mielófagos, xilófagos, xilomicetófagos, y ambrosiales dependiendo del tipo de fuente alimenticia (Equihua *et al* 1984, Romero *et al* 1997, Baños 2011). Éstos últimos son los que predominan en zonas tropicales (Hans 2006). El grado de especificidad en la alimentación de acuerdo al

número de hospederos se clasifica en monofagia, oligofagia y polifagia, sin embargo, existen especies las cuales se desconocen dichas preferencias alimenticias (Equihua & Atkinson 1987).

Estos organismos considerados como holometábolos, experimentan cambios morfológicos radicales durante su ciclo de vida (Fig 7), arriban a las plantas hospederas para depositar sus huevos directamente sobre el sustrato alimenticio, a modo que pueda ser consumido por las larvas. Los adultos generalmente permanecen dentro de las galerías de los túneles para prevenir la entrada de parásitos y depredadores de los cuales están asociados (Equihua *et al* 1984).

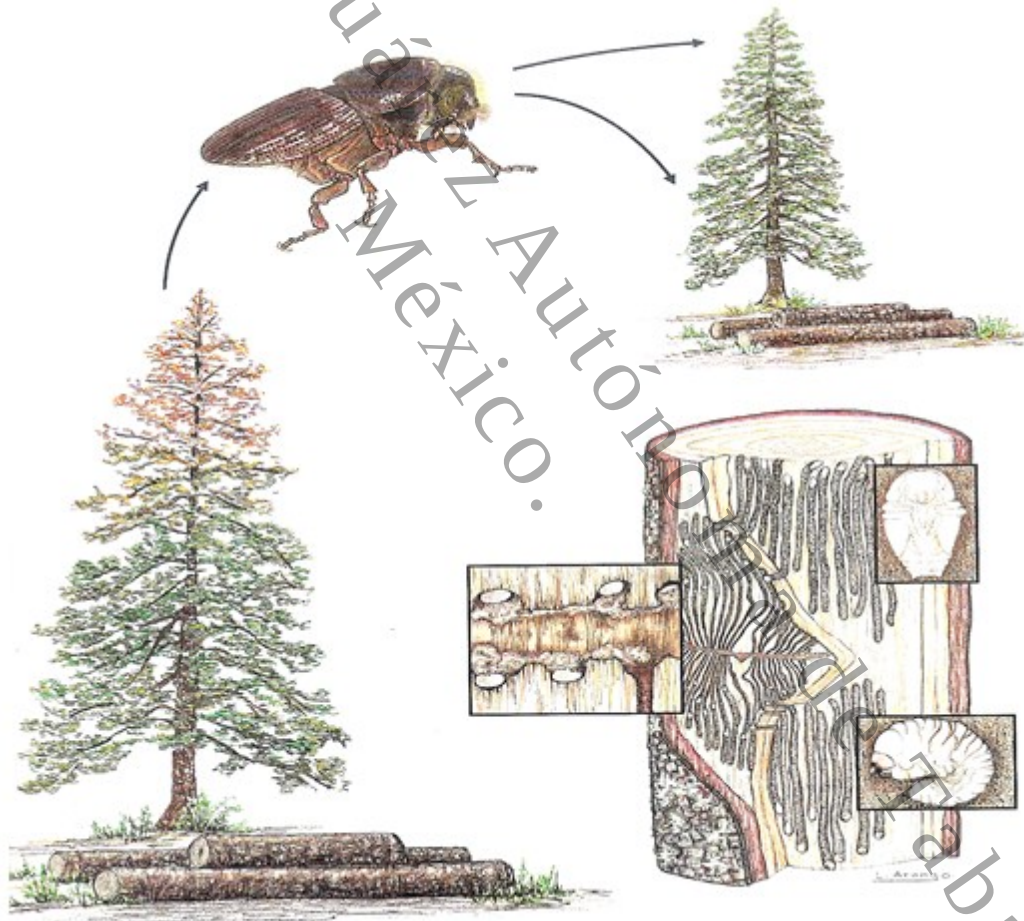


Fig 7. Representación del ciclo de vida de *Scolytus mundus* adaptado de Cibrián *et al* (1995).

4.5. Asociación simbiótica.

Dentro de la clase Insecta, existen numerosos grupos de estos organismos que realizan simbiosis fúngicas, estas interacciones han promovido la diversificación de hongos a lo largo de millones de años de co-evolución (Chapela *et al* 1994, Mueller *et al* 1998).

Los escarabajos ambrosiales, tanto larvas como adultos se alimentan de las hifas de los hongos. Esta relación mutualista, consiste en el transporte de esporas del hongo ectosimbiótico (así como bacterias y otros microorganismos aun poco estudiados), ya sea adheridas a la superficie del exoesqueleto o en órganos altamente especializados en forma de saco denominados “micangios”. Esta estructura tiene la función de acarrear las esporas del hongo para ser inoculada en las paredes de las galerías. Estas esporas, en presencia de la suficiente humedad, germinan dentro de la planta para producir abundantes micelios que penetran rápidamente las células del xilema y floema (Coulson 1979, Kinuura 1995).

Los micangios, son un conjunto de invaginaciones cuticulares que poseen una intrincada red y cuya finalidad es el transporte de esporas. Estas estructuras se encuentran en diversos puntos del insecto dependiendo la especie, de modo que se encuentran de tipo mandibular, mesotorácica y elitral (Francke-Grosmann 1967). Estudios sobre la evolución de esta estructura tan importante para estos organismos señalan que el micangio de tipo mandibular es la forma ancestral, no obstante, existen algunas especies que carecen de micangio, principalmente aquellas que son parásitas de otros escarabajos ambrosiales (Hulcr & Cognato 2010a, 2010b).

De acuerdo a estudios de Wood (1982), los hongos de los cuales se alimentan algunas especies parecen no tener especificidad. Esta idea difiere con otros autores; Fisher *et al* (1953) señalaron que todos los hongos ambrosiales pertenecen al género *Leptographium*. Graham (1956) sugirió que cada hongo posee especificidad con una especie de escarabajo, e inclusive, Francke-Grosmann (1967) mostró que el mismo hongo puede comportarse de manera diferente en cada espécimen, presentando distinta forma, color, tasa de crecimiento y tamaño del micelio (Fletcher 1995).

Además de lo anterior, estos insectos han desarrollado otro tipo de asociación simbiótica, ya que muchos barrenadores que se alimentan de madera sana, como son las especies de los géneros *Dendroctonus*, *Ips*, *Scolytus*, *Phloeosinus* y *Pseudohylesinus* (Atkinson *et al* 1986), no digieren la celulosa directamente, sino mediante otros microorganismos intestinales (bacterias, hongos y protozoarios) que reemplazan a las enzimas digestivas de madera (Hans 2006).

4.6. Distribución y modelamiento de Scolytinae y Platypodinae.

Uno de los principales objetivos de los modelos predictivos, es tratar de inferir aquellas áreas dentro de una región que satisfaga los requerimientos de un organismo. Este proceso predictivo conduce hacia la *distribución potencial* de especies (Anderson & Martínez-Meyer 2004).

Los modelos de distribución de especies, combinan las observaciones de ocurrencia o abundancia, con variables ambientales y realizan extrapolaciones espacio-temporales. Actualmente se sigue trabajando para el mejoramiento de los modelos de solo presencia, considerando las interacciones bióticas y evaluando el nivel de incertidumbre (Elith & Leathwick 2009).

La proyección y predicción espacial de la distribución de especies es una herramienta importante para establecer planes de manejo y conservación (Austin 2002); estos modelamientos permiten visualizar el daño que causan los escolitinos y platipodinos al barrenar la madera, además de identificar especies que son dispersoras o inoculadoras de enfermedades (Wood 1985).

La distribución mundial de las especies de Scolytinae y Platypodinae abarca las regiones tropicales e incluso pueden encontrarse en los bosques boreales a excepción de la Antártica; sin embargo aún existen especies que no han sido descritas (Haack & Rabaglia 2013). Las áreas geográficas en las que se distribuyen ambas subfamilias se presentan en el cuadro 1.

Cuadro 1. Número aproximado de especies de Scolytinae en todo el mundo y aquellos clasificados como ambrosiales por área geográfica (Haack & Rabaglia 2013).

Continente o Área Geográfica	Número aproximado de especies de Scolytinae	
	Total	Escarabajos ambrosiales
África	1140	260
Asia	1920	500
Australia	130	50
Europa	230	25
Norteamérica	1700	400
Sudamérica	1250	450
Islas del Pacífico	220	100
MUNDIAL	6000	1800

La distribución de estas subfamilias ha sido poco documentada; sin embargo, la identificación de los patrones espaciales y temporales de la distribución de especies (Axelius 1991), facilita la comprensión de las interacciones ecológicas de estos organismos (Morrone 2009).

En una escala global, a lo largo y ancho de la biósfera se encuentran numerosas variantes ambientales que determinan claramente los tipos de organismos que se desarrollan en cada estrato y región, de modo que la diversificación de los mismos es un atributo complejo que no es posible cuantificar bajo una única medida (Reyna-Robles 1969, Gaston 1996).

Algunos autores han llegado a la conclusión que muchas de las poblaciones se regulan por procesos denso-dependientes (intrínsecos) cuando éstas se encuentran dentro del área de distribución geográfica, mientras que el rol de los factores denso-independientes (extrínsecos), juega un papel importante cuanto más cerca se está de los límites del área de distribución (Thompson 1939, Southwood 1978). De modo que algunas poblaciones pueden auto-regularse o ser reguladas por el ambiente, sin embargo, cada especie reacciona de manera distinta a los efectos de la temperie (Vera *et al* 2002).

En la distribución de organismos es posible distinguir dos categorías diferentes: la real (conocida como ocurrencia) y la potencial. La distribución real se refiere a los sitios en los que se han observado o colectado individuos mientras que la

potencial se refiere a aquellas áreas que tienen condiciones ambientales muy similares a los sitios donde se encuentran las especies y que tienen muy altas probabilidades de estar ocupadas por estas mismas (Gaméz 2001).

En años recientes, se han propuesto diversos modelos que ayudan a predecir la distribución geográfica de los organismos (Sánchez-Cordero *et al* 2001, Anderson *et al* 2003). Ayudando a determinar dónde se encuentran las condiciones ambientales adecuadas para que la especie prospere, en función de datos obtenidos de recolectas previas y factores climáticos. Dichos modelos han demostrado su utilidad predictiva en la distribución de especies, como son análisis biogeográficos, ecológicos o de conservación (Anderson *et al* 2003, Villaseñor & Téllez-Valdez 2004). Con la ayuda de modelos espaciales es posible tener un acercamiento más razonable de la distribución espacio-temporal de los organismos, sirviendo como herramienta útil a la hora de tomar decisiones como para el control o preservación de las mismas (Graeme 2006).

Los modelos de distribución se generan usando dos tipos de fuentes de información: los datos de presencia o ausencia de las especies (ocurrencia) que se quiere modelar y las variables descriptoras, que definirán el espacio ambiental donde se distribuirá en el espacio geográfico (Fig 8). La técnica de modelación seleccionada establece una relación entre la posición geográfica de la información de presencia o ausencia y el rango de valores del conjunto de variables donde se ubican estos puntos. Esta relación es usualmente llamada el ajuste del modelo de la ecuación, regla de clasificación o algoritmo seleccionado como técnica.

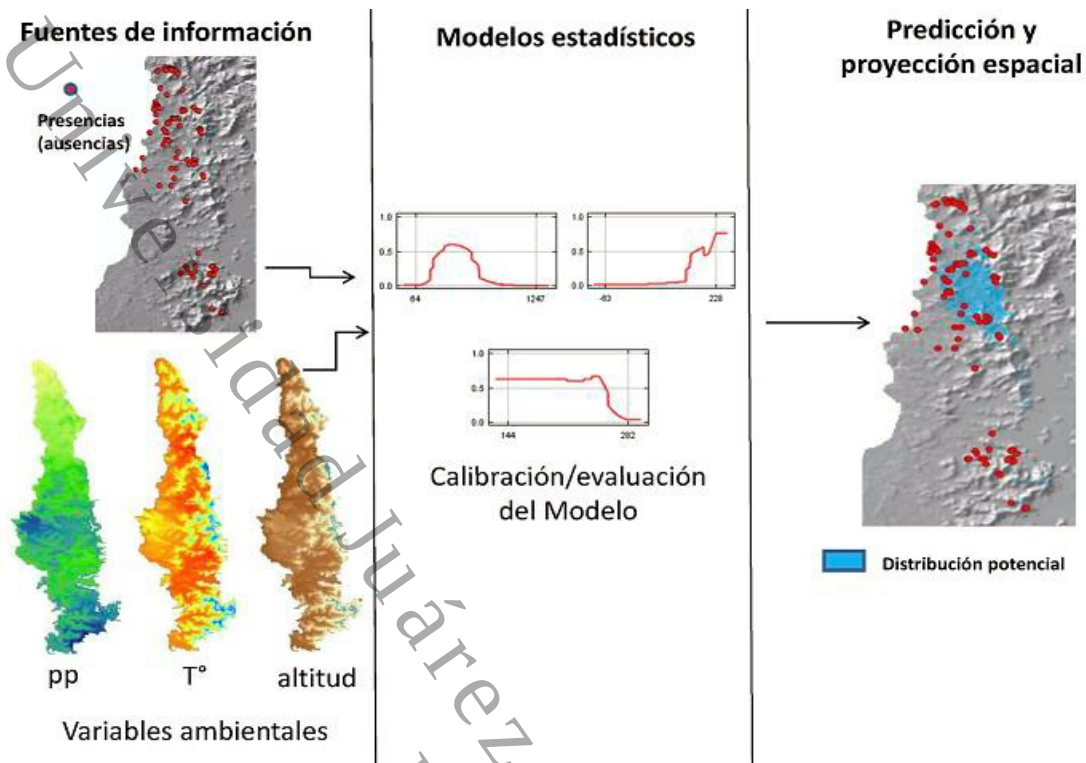


Fig 8. Etapas del modelado de la distribución de especies (Pliscoff & Fuentes-Castillo 2011).

Para un mejor entendimiento de la distribución de especies, es necesario conocer los conceptos de: 1) *Afinidad biogeográfica*, el cual se refiere al espacio físico o área geográfica de mayor proliferación de un organismo, y por tanto, donde éste posee preferencia para su desarrollo; 2) *Nicho ecológico*: se define como la suma de todos los factores que actúan en un organismo, es decir, un hiperespacio n-dimensional con variables físicas y biológicas (Fig 9) (Martínez 2010).

Considerando estos conceptos es necesario aclarar otro término que ayuda de manera significativa a la comprensión de lo realizado en este trabajo, se trata de la *modelación de nicho ecológico*, el cual consiste en identificar las condiciones adecuadas para la especie, recopilando datos de los sitios de colecta o registro del organismo de interés en colecciones científicas o publicaciones (Elith 2002, Peterson & Soberón 2012).

Para Soberón y Nakamura (2009), la finalidad del modelado de nicho ecológico, distribución de especies y modelado de hábitat es la misma: identificar los sitios adecuados para la supervivencia de las poblaciones de una especie por medio de

la identificación de sus requerimientos ambientales; por otro lado citan que en el sentido estricto, estos estudios modelan el nicho fundamental, analizando los datos e indicando con valores de probabilidad y error estadístico asociado, el espacio geográfico que es propio de una especie.

Ungerer y colaboradores en 1999, propusieron que la distribución de especies de escarabajos descortezadores podría estar determinada por todos o algunos de estos tres factores: (1) la ocurrencia de la planta hospedera, (2) temperaturas menores a la letal y (3) variaciones espaciales en las interacciones de la comunidad.

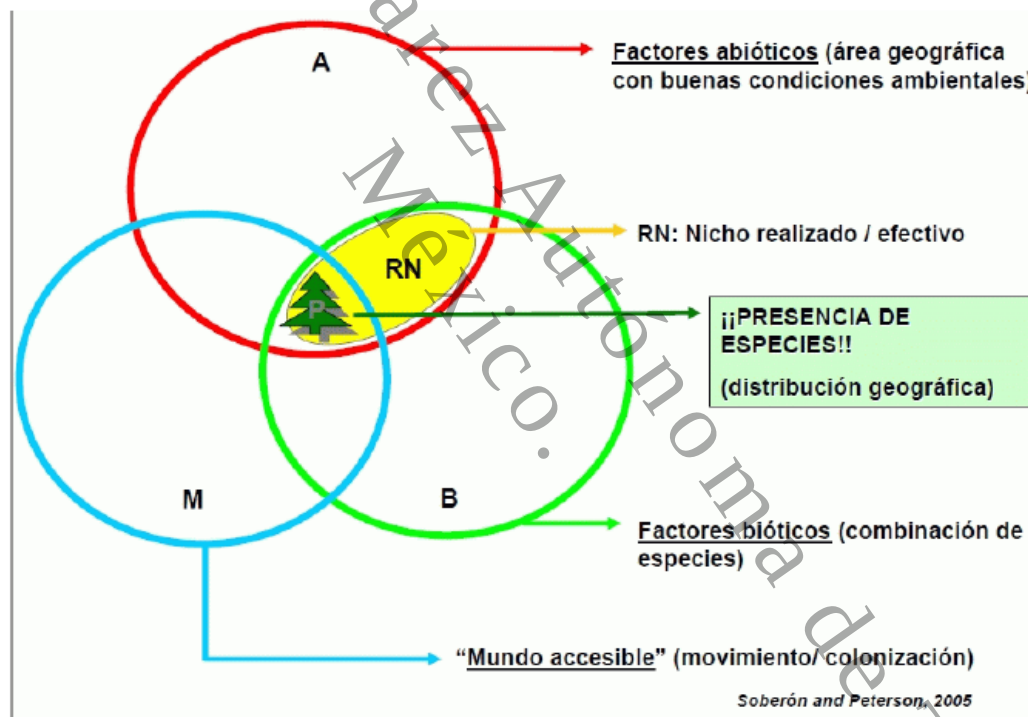


Fig 9. Esquematización del concepto de nicho ecológico (Martínez 2010).

Como se mencionó anteriormente, la tribu Xileborini (Scolytinae) posee orígenes Afro-Asiáticos, dentro de este amplio grupo encontramos a los géneros: *Ambrosiodmus*, *Ambrosiophilus*, *Anisandrus*, *Cnestus*, *Coptoborus*, *Cyclorhipidion*, *Dryocoetoides*, *Dryoxylon*, *Euwallacea*, *Premnobius*, *Sampsonius*, *Taurodemus*, *Theoborus*, *Xyleborinus*, *Xyleborus* y *Xylosandrus* (Cognato et al 2010). Esta tribu

al igual que la subfamilia Platypodinae se encuentran mejor representados en zonas tropicales (Fig 10), ocupando estas regiones cerca del 98% del total de especies a nivel mundial, mientras que el 2% restantes se restringe a zonas frías (Noguera-Martínez & Atkinson 1990, Equihua & Atkinson 1987).



Fig 10. Distribución de Platypodinae en Centro y Norteamérica (Equihua & Atkinson 1987).

En la actualidad la modelación de distribución de especies se ha diversificado y adecuado dependiendo del objetivo del investigador (Schröder 2008), considerando que el modelaje de nicho ecológico, o modelamiento de hábitats mediante el concepto de máxima entropía (MAXENT), conjunta la ocurrencia o abundancia de un organismo en localidades conocidas, con información sobre las características ambientales o espaciales de las mismas, calculando el espacio n-dimensional con la máxima probabilidad de ocurrencia en aquellos sitios donde no se tienen registros (Philips *et al* 2006, Elith & Leathwick 2009, Wang *et al* 2009).

En nuestro país, la predicción espacial de especies es una temática que comienza a ser abordado con mayor frecuencia debido a que ha mostrado resultados prometedores, teniendo cada vez mayor aceptación en la comunidad científica (Martínez 2010).

4.7. Impacto económico.

Las pérdidas económicas por estas plagas son relevantes, ya que los ataques ocurren tanto en plantaciones comerciales como nativas. Algunos reportes de pérdidas causadas por Platipodinae y Scolytinae muestran que hasta un 90% de la mortalidad de árboles y un 60% de pérdidas de madera a nivel mundial puede ser atribuida al ataque de estos insectos (Wood 1982).

En México existen unas 450 especies de insectos que afectan a cerca de 75 cultivos registrados, existiendo diferentes órdenes que causan daños a las plantas, tales como Lepidoptera, Hymenoptera, Diptera, Coleoptera (Resh & Cardé 2009).

Los daños a causa de los insectos en nuestro país son cuantiosos, y aunque no existen cifras absolutas, podemos encontrar datos parciales que nos brindan una idea de las pérdidas sufridas. Por ejemplo, tan solo en 1972, Coronado mencionó una merma del 15% en la producción del país. En 1981, la Dirección General de Sanidad Vegetal, informó una pérdida del 15 al 25% debido a plagas de productos almacenados. No obstante, en 1986 Aguilera reportó daños en la mazorca de maíz almacenado de hasta el 59% tan solo en el Estado de México (Morón & Terrón 1988). En nuestro país, se deterioran anualmente 70 000 hectáreas de bosque de pinos, equivalentes a unos ocho millones de árboles debido a estas

plagas. Además del daño que se produce por la barrenación, estos organismos son vectores de virosis y fungosis (principalmente por *Ceratocystis*, *Ophistoma* y *Euophium* spp.), que también son causantes de la muerte del hospedero, es por eso que la problemática puede ser aún mayor cuando no existe un control apropiado en las plantaciones comerciales o incluso en comunidades forestales naturales (Gómez-Valdéz 1980).

Ambos grupos se han estudiado en nuestro país, sin embargo, no existe un compendio que facilite el acceso a la información generada, limitando el análisis de la situación actual respecto a estas subfamilias, impidiendo que se tengan herramientas suficientes para la prevención y control de plagas de las especies que causan daños mayores (Atkinson 1985).

5. OBJETIVOS

5.1. General

- Estudiar la diversidad y distribución de los escolítinos y platipódinos en Tabasco, México.

5.2. Particulares

- Comparar la riqueza y abundancia de Scolytinae y Platypodinae capturados con trampa de alcohol en cinco localidades de Tabasco.
- Generar mapas de distribución real y potencial de las especies de Scolytinae y Platypodinae colectadas en el estado de Tabasco.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1. Área de estudio.

Se realizaron muestreos con trampas de alcohol en cinco localidades de Tabasco, México (Fig 11). Las colectas se llevaron a cabo del 12 de Diciembre de 2012 al 12 de Abril de 2013.

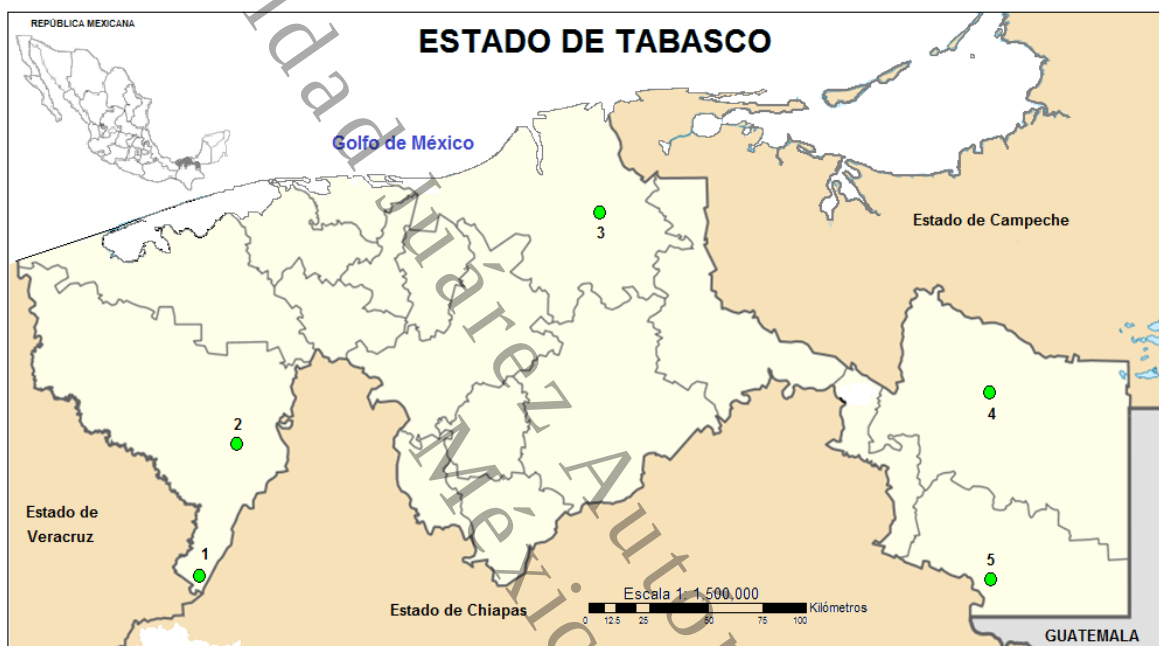


Fig 11. Sitios de colecta con trampas de alcohol en el estado de Tabasco. 1) Malpasito; 2) Francisco Rueda; 3) Ribera alta; 4) Campo alto; 5) Boca del Cerro.

Tabasco se localiza entre 17°15'00" y 18°38'45" N y 90°59'08" y 94°07'00" al W. Cuenta con una extensión territorial de 24 738 Km² y clima dominante de tipo cálido húmedo con abundantes lluvias en verano. La precipitación promedio es del orden de los 2 500 mm/año (INEGI 2013, Velázquez 1994). En las figuras 12 y 13 se ilustran el clima, relieve y las principales elevaciones del estado.

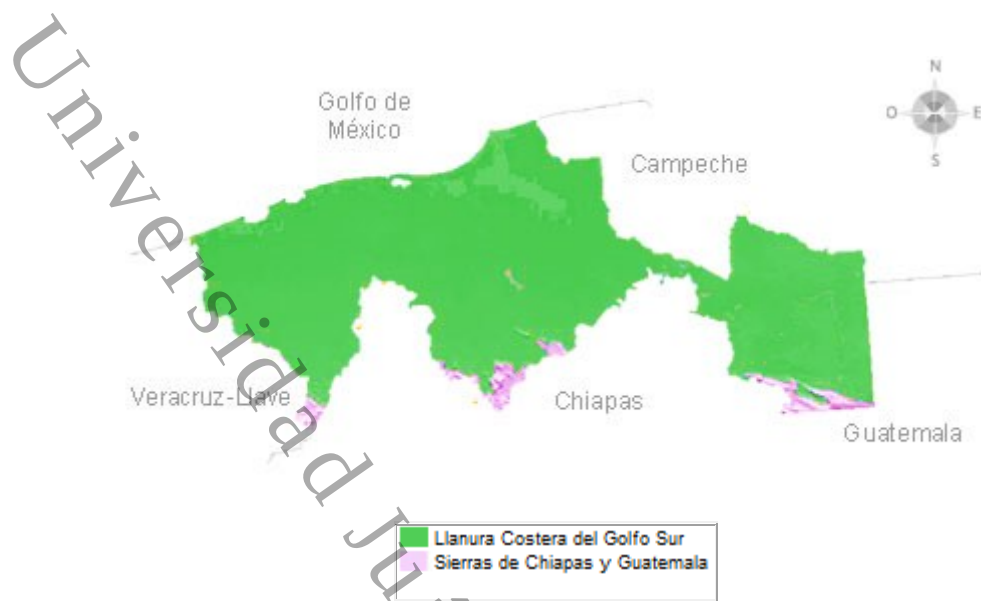


Fig 12. Orografía del estado de Tabasco (INEGI 2013).

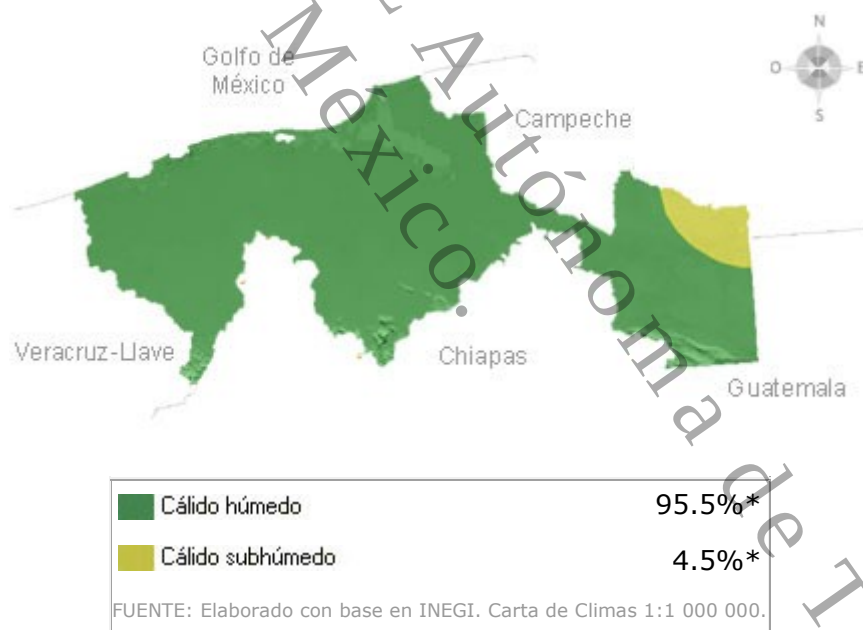


Fig 13. Climas del estado de Tabasco (INEGI 2013).

Los sitios de colecta se describen a continuación:

6.1.1. Boca del Cerro (BC).

El muestreo se realizó en el ejido Lázaro Cárdenas, el cual pertenece al Parque Estatal Cañón del Usumacinta y cuyas coordenadas geográficas son 17°23'45"N y 91°23'51"W; en esta zona se encuentran elevaciones máximas de hasta 300 msnm (INEGI 2000, 2001, Barragan 2007). La vegetación del sitio es descrita por Hernández (1992), citado por Guzmán y Bello (2006) como selva alta perennifolia. Las trampas permanecieron en campo del 12 al 26 de Diciembre de 2012.

6.1.2. Malpasito (MP).

El segundo sitio de investigación se localiza en la zona aledaña a la Zona Arqueológica Malpasito, perteneciente a la Reserva Ecológica de Agua Selva, en el municipio de Huimanguillo, Tabasco la cual ocupa un área de 10,790.28 ha, ubicándose entre las coordenadas geográficas 17°19'81"N y 93°33'54"W y entre los 17°27'18"N y 93°42'20"W, con altitudes que van desde 200 a 1000 msnm; se trata de una reserva de orden estatal considerada como selva mediana perennifolia, delimitada geográficamente que cuenta con el decreto de la reserva pero que aún no presenta el programa de manejo (Alejandro-Montiel *et al* 2010). Las trampas se colocaron del 13 al 27 de Diciembre de 2012.

6.1.3. Ranchería Campo Alto (CA).

Se realizaron colectas en esta localidad perteneciente al municipio de Balancán, ubicado entre las coordenadas 17°52'21"N y 91°29'05"W. En este sitio predomina el pastizal cultivado, sin embargo, en la periferia se encuentra un fragmento de vegetación conservada con presencia de abundantes especies arbóreas que alcanzan los 10 m de altura. Las trampas se colocaron de 12 al 26 de Marzo de 2013.

6.1.4. Ranchería Ribera Alta (RA).

Esta localidad se ubica en el municipio de Centla, cuyas coordenadas son 18°20'46"N y 92°32'03"W. La vegetación predominante es de pastizal inundable. Aledaña a esta área se encontraron vegetación de galería, popal y tular, las cuales son representativas de las zonas bajas inundables del estado. El muestreo se realizó del 13 al 27 de Marzo de 2013.

6.1.5. Francisco Rueda (FR).

Se realizó el muestreo una plantación de hule (*Hevea brasiliensis*) en la propiedad "Rancho el Trébol", municipio de Huimanguillo, localizado entre las coordenadas 17°48'20"N y 93°37'19"W. Se caracteriza por ser un sitio donde se encuentran grandes extensiones de cultivo de hule, eucalipto y cítricos. El muestreo comprendió del 29 de Marzo al 12 Abril de 2013.

6.2. Captura de insectos en campo.

Se colocaron 10 trampas cebadas con alcohol etílico como atrayente (Fig 14) en cada una de las distintas localidades muestreadas. A una altura aproximada de 1.50 m, a 100 m de distancia entre sí. La recolección de los insectos atraídos en cada una de las trampas se realizó a los 15 días posteriores a su colocación en cada sitio, conservando los especímenes en alcohol al 70% para la identificación taxonómica en laboratorio (Bustamante & Atkinson 1984, Marques 1984, Iturre & Darchuck 1996, Carvalho *et al* 1998, Haack 2001, Pérez-De La Cruz *et al* 2009).

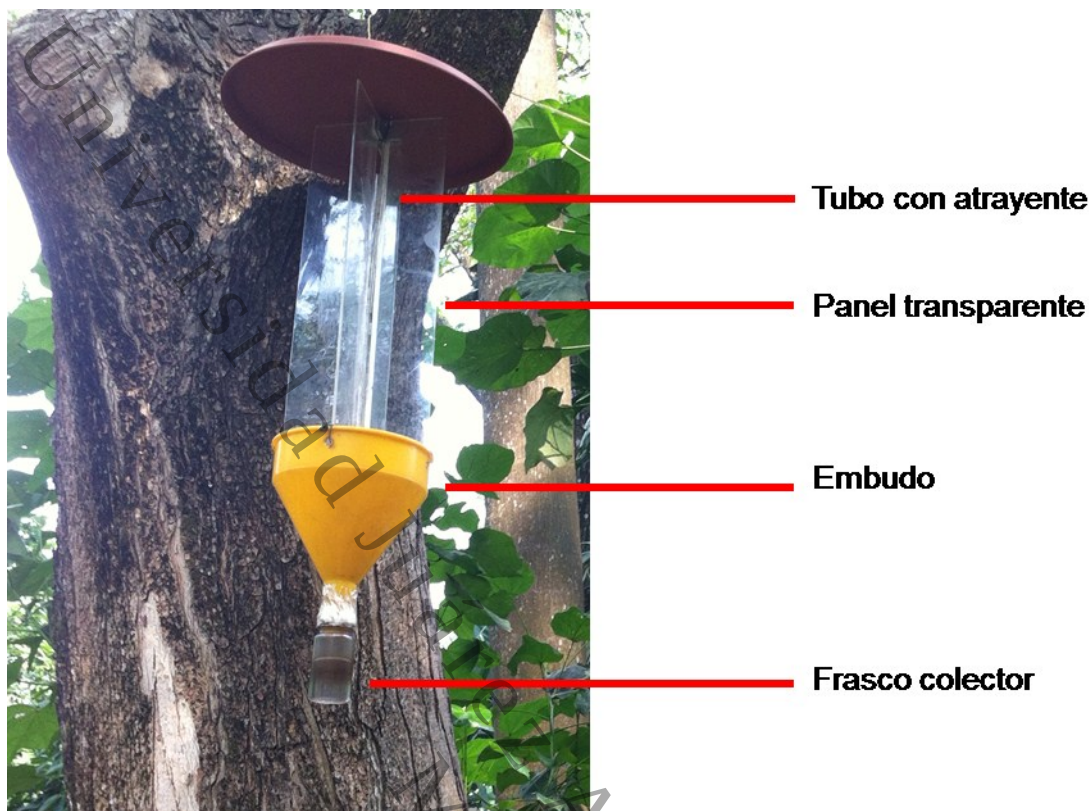


Fig 14. Trampa cebada de alcohol etílico al 70% y sus componentes.

6.3. Identificación del material biológico.

La separación, montaje y etiquetado de los insectos se realizó de acuerdo a los criterios de Borror *et al* (2005). La determinación taxonómica de los insectos se realizó mediante el uso de claves taxonómicas, la consulta de referencias y publicaciones en el laboratorio de colecciones de la División Académica de Ciencias Biológicas (Wood 1982,1993, 1986, Pérez-De La Cruz *et al* 2011).

6.4. Análisis de diversidad.

Para comparar la diversidad de escolítinos y platipódinos presentes en las localidades del estado de Tabasco, se utilizaron los índices de diversidad de **Shannon-Wiener (H')**, que mide la estructura de la comunidad; riqueza de **Margalef (D_{mg})**, el cual está basado en la riqueza específica; el índice de **Pielou (J)**, el cual toma en cuenta la equidad de la comunidad y el índice de similitud de **Sorensen (I_s)** basado en proporciones o diferencias, los cuales comúnmente son

utilizados para el estudio de la diversidad de especies (Magurran 1989, Moreno 2001).

6.5. Elaboración de mapas de distribución.

Los mapas de distribución real y potencial se elaboraron utilizando datos georreferenciados de las especies de las subfamilias Platypodinae y Scolytinae registradas para Tabasco (Fig 15).

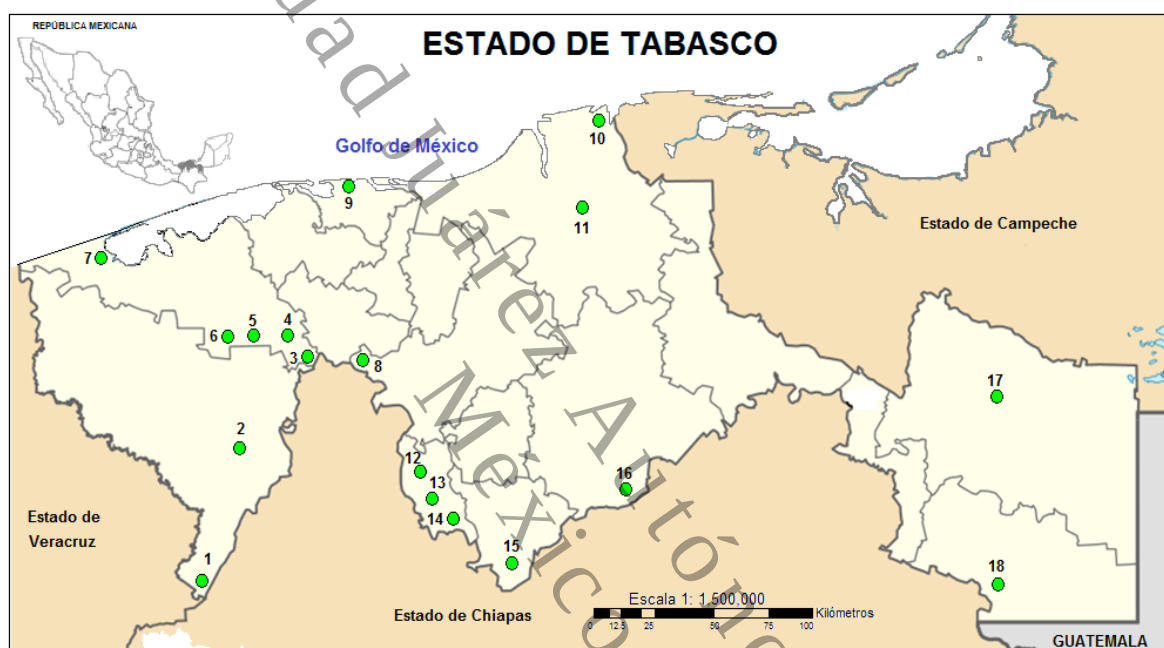


Fig 15. Área de estudio y sitios de colecta en el estado de Tabasco. 1) Malpasito; 2) Francisco Rueda; 3) El Bajío; 4) Río Seco; 5) Km 21; 6) Reserva Ecológica de la Chontalpa; 7) Sánchez Magallanes; 8) Jardín Botánico José Narciso Rovirosa; 9) Isla Rebeca; 10) Barra San Pedro; 11) Ribera Alta; 12) Las Delicias; 13) Grutas de Coconá; 14) Cerro Madrigal; 15) Kolem-Chen; 16) Agua Blanca; 17) Campo Alto; 18) Lázaro Cárdenas.

En este estudio se utilizaron 19 variables bioclimáticas predefinidas (cuadro 2) en formato ASCII disponibles en la base de datos global de superficies climáticas: *Worldclim*, disponible de manera gratuita en su sitio <http://www.worldclim.org/> (Hijmans *et al* 2005). Esta base de datos posee información climática global en forma de capas de un kilómetro de resolución (grids de 20x20 km). Estas variables son el resultado de la interpolación de datos climáticos promedio mensuales en un período de tiempo de 1950-2000, producto de los datos de diversas estaciones meteorológicas a nivel mundial (Villaseñor & Téllez-Valdez 2004).

Cuadro 2. Variables utilizadas por el modelo.

Código	Tipo de variable
BIO1	Temperatura media anual
BIO2	Rango medio diario
BIO3	Isotermalidad
BIO4	Estacionalidad de la temperatura
BIO5	Temperatura máxima del mes más caluroso
BIO6	Temperatura mínima del mes más frío
BIO7	Rango anual de temperatura
BIO8	Temperatura media del trimestre más húmedo
BIO9	Temperatura media del trimestre más seco
BIO10	Temperatura media del trimestre más caluroso
BIO11	Temperatura media del trimestre más frío
BIO12	Precipitación anual
BIO13	Precipitación del mes más húmedo
BIO14	Precipitación del mes más seco
BIO15	Estacionalidad de la precipitación (Coeficiente de variación)
BIO16	Precipitación del trimestre más húmedo
BIO17	Precipitación del trimestre más seco
BIO18	Precipitación del trimestre más caluroso
BIO19	Precipitación del trimestre más frío

6.5.1. Modelación con MAXENT.

Los modelos fueron generados mediante el algoritmo que aplica el principio de máxima entropía (lo más uniforme posible), para calcular la distribución geográfica más probable de cada especie (condiciones favorables para la presencia), en donde el modelo resultante representó una aproximación matemática del nicho ecológico fundamental para la especie evaluada, en función de las variables ambientales (Carnaval & Moritz 2008, Pliscoff & Fuentes-Castillo 2011).

EL algoritmo utilizado para realizar los modelos de distribución de especies fue MAXENT versión 3.3.3k (Phillips *et al* 2006) disponible gratuitamente en www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/ conocido como el método de Maximum Entropy Modelling.

El propósito general de MAXENT es hacer predicciones o inferencias a partir de información incompleta, este programa estima la distribución probable de máxima entropía (la distribución más lejana a lo uniforme) para cada especie, esto sujeto a un grupo de restricciones (puntos de presencia) que se complementan con información de variables ambientales para producir la mejor distribución (la más restringida) que satisface las restricciones proporcionadas por los puntos de presencia (Longoria 2008).

Este programa se ejecuta cargando las variables bioclimáticas en formato ASCII obtenidas previamente en Worldclim y con los datos de presencia con nombre de la especie y coordenadas decimales guardados en formato CSV delimitado por comas disponible en Excel. De modo que la interface permite con facilidad cargar los archivos y realizar los ajustes deseados de acuerdo a las consideraciones del investigador (Fig 16).

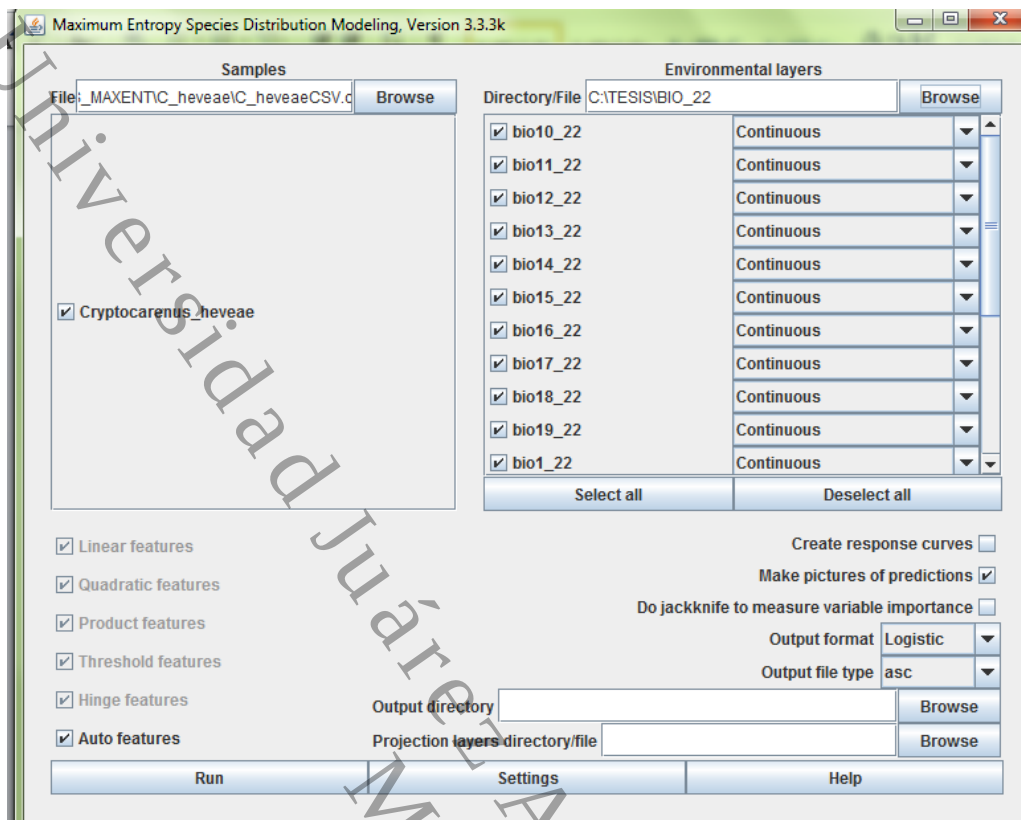


Fig 16. Interface gráfica de MAXENT.

Para correr el programa se utilizaron los valores establecidos por default con un umbral de convergencia igual a 10^{-5} con un total de 500 iteraciones que empíricamente se ha observado su buen desempeño en la modelación (Martínez 2010).

Las opciones seleccionadas fueron: *Auto features* > *Create response curves* > *Make pictures of predictions* > *Do Jackknife to measure variable importance*.

El resultado fueron mapas de distribución probable en ASCII, en archivos en formato *html* con imágenes en formato **png* y una serie de datos estadísticos de validación.

Una vez que se generaron los modelos, se realizó el corte de cada capa sobre el área de estudio mediante la herramienta “*Extract by Mask*” de ArcView 3.1 (ESRI 1998) y posteriormente su transformación a formato ASCII (.asc) con la función *Conversion tools* > *To Raster* > *From ASCII to Raster*.

6.5.2. Validación del modelo.

MAXENT ha sido ampliamente utilizado y aceptado por sus capacidades predictivas (Rosique-De la Cruz 2012, Contreras-Medina *et al* 2010), este programa cuenta principalmente con tres parámetros para la validación del rendimiento del modelo, los cuales se mencionan a continuación:

6.5.3. Curvas ROC (Receiver operating characteristic).

Estas curvas se encargan de caracterizar el rendimiento del modelo en todos los posibles umbrales, esta prueba grafica los puntos de prueba y de entrenamiento, dibujando el valor de sensibilidad en el eje X y el valor 1 de especificidad en el eje Y, de modo que si los datos de entrenamiento se ajustan adecuadamente el modelo ($p > 0.9$), se indica la capacidad predictiva de dicho modelo. De esta manera, si la gráfica se encuentra por debajo de la línea diagonal se considera que no son buenos predictores (Martínez 2010, Felicísimo 2011).

6.5.4. AUC (Area under the curve).

El área bajo la curva es un índice de probabilidad de que los sitios de presencia se clasifiquen como sitios de ausencia (Fig 17). Esta área calculada también llamada área bajo el ROC o estadístico-c, de acuerdo al criterio de Edith (2002), indica que una clasificación al azar tiene un promedio en la AUC de 0.5, mientras que una clasificación perfecta logrará un AUC mejor de 1.0. Los modelos con valores por encima de 0.75 son considerados potencialmente útiles.

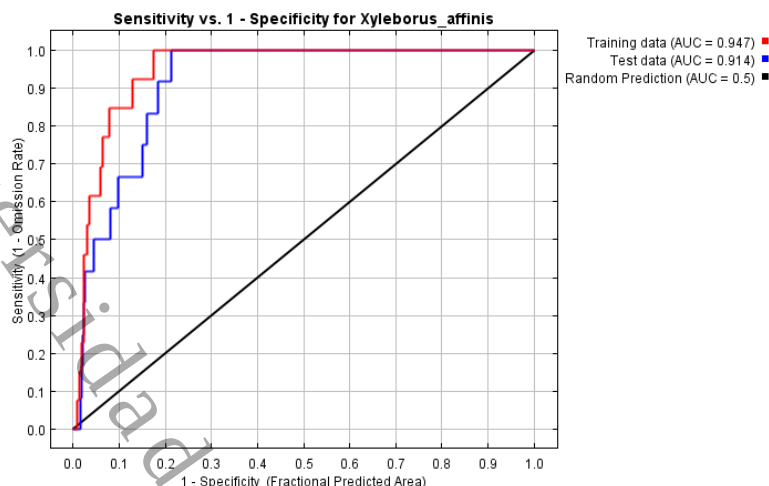


Fig 17. Gráfico ejemplo del AUC en el ROC.

6.5.5. Prueba de Jackknife (Jackknife model testing).

Esta prueba hace un análisis para estimar que variables son más importantes para la presencia de la especie (Martínez 2010).

6.5.6. Errores del modelo.

Este programa presenta una curva de omisión de datos de prueba (un 25% de puntos aleatorios) contra omisión de datos de entrenamiento, buscando que ambas curvas se ajusten gráficamente (Martínez 2010).

Durante las predicciones se utilizan algoritmos de datos de sólo presencia, por lo que la explicación se presenta en la siguiente matriz:

Cuadro 3. Matriz de confusión.

	Presente	Ausente
Predicho como presente	A	B
Predicho como ausente	C	D

De manera que **A** y **D** son predicciones correctas, sin embargo:

B = Es un falso positivo o una sobrepredicción. Llamado error de comisión.

C = Es un falso negativo o una subpredicción. Llamado error de omisión.

Se realizó el modelamiento hipotético de distribución potencial para nueve especies, con base en la importancia económica del daño que presentan y considerando el número de registros de cada una de ellas. El modelo fue probado con diferentes cantidades de presencias, observando el comportamiento y rendimiento del mismo ante la disminución gradual de datos presenciales.

7. RESULTADOS

7.1. Diversidad de Scolytinae y Platypodinae en cinco localidades (MP, BC, FR, CA y RA) de Tabasco, México.

Se colectaron un total de 4,232 especímenes, clasificados en 29 géneros y 62 especies, de las cuales 57 especies de 25 géneros pertenecen a la Subfamilia Scolytinae y cinco especies de cuatro géneros a Platypodinae (Cuadro 4). Los géneros con mayor riqueza pertenecen a la subfamilia Scolytinae: *Hypothenemus* y *Xyleborus*, con diez y ocho especies respectivamente (Fig 18). La especie *Premnobius cavipennis* Eichhoff 1878 fue la que presentó la mayor abundancia con un total de 741 especímenes, representando el 17.5% del total de organismos colectados.

El sitio donde se encontró la mayor riqueza fue MP, con 39 especies, sin embargo, la abundancia fue la menor con respecto a los otros cuatro sitios de muestreo, correspondiendo a 363 organismos (8.5%). La especies dominantes en esta zona fueron *Stegomerus mexicanus* (Wood, 1967), con 178 especímenes (50.57%), *Xyleborus affinis* Eichhoff 1968 con 40 (11.3%) y *Corthylus papulans* Eichhoff 1869 con 30 (8.26%); estas especies representan poco más del 70% del muestreo realizado en el sitio.

En BC se capturaron 24 especies y con un total de 617 especímenes colectados (14.58%). La especie *Sampsonius dampfi* Schedl 1940 fue la dominante en esta zona, con 529 organismos, lo que representó el 86.58% de la abundancia para este ambiente.

FR presentó la máxima abundancia con respecto a los otros cuatro sitios muestreados (Fig 19), colectando un total de 1500 (35.44%) organismos clasificados en 26 especies de Scolytinae y Platypodinae. En este ambiente se encontraron como especies más sobresalientes a *Xyleborus volvulus* (Fabricius) 1775, con 485 especímenes (32.48%), *Hypothenemus interstitialis* (Hopkins) 1915 con 461 (30.88%), *P. cavipennis* con 179 (11.99%) y *C. papulans* con 150 (10.0%), estas especies componen el 85.40% del material colectado en este sitio.

De las colectas realizadas en CA, se identificaron 31 especies, sumando un total de 1,174 individuos y representa el 27.74% de la abundancia total. En esta localidad, las especies con más incidencia fueron *P. cavipennis* con 498 especímenes (43.88%), seguida por *Cryptocarenum diadematus* Eggers 1937, con 213 (18.77%).

Para el caso de RA, la riqueza fue de 23 especies, con una abundancia de 578 especímenes (13.66%). En este sitio las especies dominantes fueron *C. papulans* con 297 organismos (53.80%) y *Cryptocarenum seriatus* Eggers 1933 con 60 (10.87%).

Las especies menos abundantes (un solo registro) en los sitios muestreados fueron *Ambrosiodmus hagedorni* (Iglesias) 1914, *Cnesinus squamosus* Wood 1968, *Corthylocurus barbatus* (Blandford) 1904, *Chramesus crenatus* Wood 1956, *Dendrocranulus maurus* Wood & Bright, 1992, *Hylocurus effeminatus* Wood 1956, *H. inaequalis* Wood, 1956, *Hypothenemus brunneus* (Hopkins) 1915, *Monarthrum robustum* (Schedl) 1966, *Pycnarthrum hispidum* (Ferrari) 1867, *Sampsonius mexicanus* Bright 1991 y *Tesserocerus dewalquei* Chapuis 1865.

Cuadro 4. Diversidad de Scolytinae y Platypodinae en localidades de Tabasco, México.

Scolytinae	MP	BC	FR	CA	RA	TOTAL
<i>Ambrosiodmus hagedorni</i> (Iglesias) 1914	0	0	1	0	0	1
<i>Ambrosiodmus</i> sp.	0	0	1	0	0	1
<i>Amphicranus micans</i> Wood 1976	1	0	0	1	0	2
<i>Araptus tabogae</i> (Blackman) 1942	0	0	0	13	0	13
<i>Cnesinus elegans</i> Blandford 1896*	0	0	0	8	0	8
<i>Cnesinus gracilis</i> Blandford 1896*	3	1	0	0	0	4
<i>Cnesinus</i> sp.	2	0	0	0	0	2
<i>Cnesinus squamosus</i> Wood 1968	0	0	0	1	0	1
<i>Coccotrypes carpophagus</i> (Hornung) 1842	3	1	0	0	0	4
<i>Corthylocurus barbatus</i> (Blandford) 1904*	1	0	0	0	0	1
<i>Corthylocurus debilis</i> Wood 1974	20	0	4	11	0	35
<i>Corthylus papulans</i> Eichhoff 1869	1	1	0	0	0	2
<i>Corthylus minutissimus</i> Schedl 1940	0	0	0	23	0	23
<i>Corthylus papulans</i> Eichhoff 1869	30	0	150	93	298	571
<i>Corthylus</i> sp.	1	1	0	0	0	2
<i>Chramesus crenatus</i> Wood 1956*	1	0	0	0	0	1
<i>Cryptocarenum diadematus</i> Eggers 1937	2	2	0	213	35	252
<i>Cryptocarenum heveae</i> (Hagedorn) 1912	2	5	76	41	44	168
<i>Cryptocarenum lepidus</i> Wood 1971	5	3	4	4	0	16
<i>Cryptocarenum seriatus</i> Eggers 1933	2	2	2	71	60	137
<i>Dendrocranus maurus</i> Wood & Bright, 1992	1	0	0	0	0	1
<i>Dryocoetoides capucinus</i> (Eichhoff) 1869**	4	5	1	0	0	10
<i>Gnathotrupes bituberculatus</i> (Blandford 1904)	0	0	3	0	0	3
<i>Hylocurus effeminatus</i> Wood 1956*	0	0	0	1	0	1
<i>Hylocurus elegans</i> Eichhoff 1872	0	0	0	3	0	3
<i>Hylocurus inaequalis</i> Wood, 1956*	0	0	0	1	0	1
<i>Hypothenemus areccae</i> (Hornung) 1842	0	0	0	4	2	6
<i>Hypothenemus birmanus</i> (Eichhoff) 1878	1	0	3	1	9	14
<i>Hypothenemus brunneus</i> (Hopkins) 1915	0	0	0	1	0	1
<i>Hypothenemus columbi</i> Hopkins, 1915*	1	0	2	1	20	24
<i>Hypothenemus crudiae</i> (Panzer) 1791	1	2	0	0	0	3
<i>Hypothenemus dolosus</i> Wood 1974	3	10	0	0	0	13
<i>Hypothenemus erectus</i> LeConte 1876	1	0	0	0	1	2
<i>Hypothenemus eruditus</i> Westwood 1836	1	2	38	25	3	69
<i>Hypothenemus interstitialis</i> (Hopkins) 1915	1	1	461	65	4	532
<i>Hypothenemus seriatus</i> (Eichhoff) 1872	0	2	0	1	1	4
<i>Monarthrum robustum</i> (Schedl) 1966*	0	1	0	0	0	1
<i>Pityophthorus</i> sp.	1	0	0	0	0	1
<i>Premnobius cavipectus</i> Eichhoff 1878	13	7	179	498	44	741
<i>Pseudothysanotes tenellus</i> Wood, 1971	0	0	0	21	3	24

<i>Pycnarthrum hispidum</i> (Ferrari) 1867	0	0	0	0	1	1
<i>Sampsonius dampfi</i> Schedl 1940	1	529	2	0	1	533
<i>Sampsonius mexicanus</i> Bright 1991**	1	0	0	0	0	1
<i>Sampsonius reticulatus</i> Bright 1972	2	0	0	0	0	2
<i>Stegomerus mexicanus</i> Wood 1967	178	5	0	0	1	184
<i>Theoborus rugini</i> (Eggers) 1932**	0	0	0	2	1	3
<i>Tricolus difodinus</i> Bright 1972	2	1	0	5	4	12
<i>Xyleborus affinis</i> Eichhoff 1868	40	0	57	2	0	99
<i>Xyleborus ferrugineus</i> (Fabricius) 1801	1	0	7	2	1	11
<i>Xyleborus gracilis</i> Eichhoff, 1868	0	0	2	0	0	2
<i>Xyleborus horridus</i> Eichhoff 1869	1	0	0	2	0	3
<i>Xyleborus morulus</i> Blandford 1898	0	0	2	0	0	2
<i>Xyleborus posticus</i> Eichhoff 1869	2	0	2	0	0	4
<i>Xyleborus spinulosus</i> Blandford, 1898	0	4	5	3	3	15
<i>Xyleborus volvulus</i> (Fabricius) 1775	17	4	485	47	32	585
<i>Xylosandrus curtulus</i> (Eichhoff) 1869	0	0	0	0	6	6
<i>Xylosandrus morigerus</i> (Blandford) 1894	1	0	1	0	0	2
Platypodinae						
<i>Euplatypus parallelus</i> (Fabricius) 1801	0	0	1	10	4	15
<i>Euplatypus segnis</i> (Chapuis) 1865	5	25	10	0	0	40
<i>Teloplatypus excisus</i> (Chapuis) 1865	9	1	1	0	0	11
<i>Tesserocerus dewalquei</i> Chapuis 1865	1	0	0	0	0	1
<i>Platyphysus obtusus</i> (Chapuis) 1865	0	2	0	0	0	2
TOTAL DE EJEMPLARES	363	617	1500	1174	578	4232
TOTAL DE ESPECIES	39	24	26	31	23	62

* Nuevo registro para Tabasco.

**Endémico de la región Neotropical.

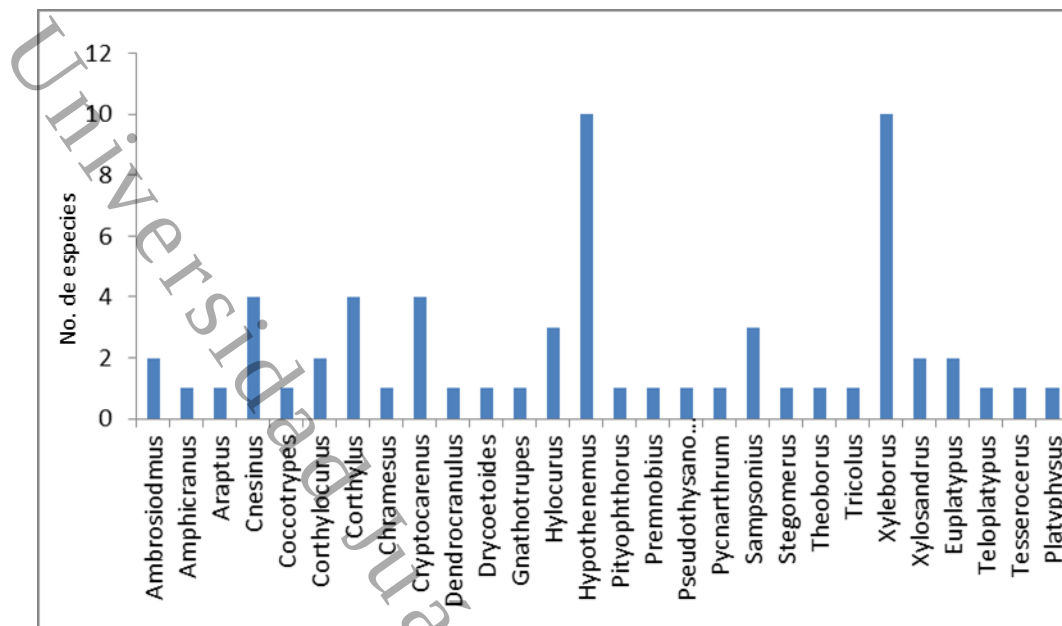


Fig 18. Riqueza de géneros en el área de estudio.

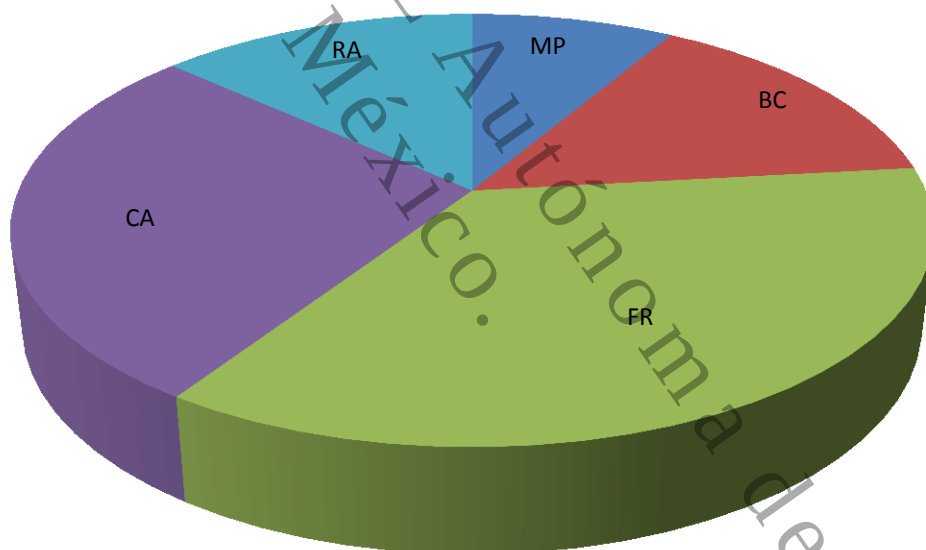


Fig 19. Abundancia de Scolytinae y Platypodinae en los sitios de muestreo. (CA, Campo Alto; RA, Ribera Alta; MP, Malpasito; BC, Boca del Cerro; FR, Francisco Rueda).

De acuerdo al índice de Shannon-Wiener (H'), la máxima diversidad se obtuvo en MP (2.11) y la mínima fue encontrada en BC (0.78). Respecto al índice de equidad (J), CA presentó la máxima (0.59), mientras que BC obtuvo la mínima (0.25). El índice de diversidad de Margalef (D_{mg}) dio como resultado que FR y RA comparten la misma composición de especies (Cuadro 5). La prueba estadística

de t ($t_{0.05}=1.96$) aplicada a la diversidad H' demostró que existen diferencias significativas entre los sitios muestreados, con excepción de MP-CA y FR-RA con 0.79 y 0.20 respectivamente. El índice de similitud de Sorensen (Is) demostró que MP-BC (0.635) comparten el mayor número de especies (Cuadro 6).

Cuadro 5. Análisis de la diversidad de Scolytinae y Platypodinae capturados en localidades de Tabasco.

Localidades	Riqueza (S)	Abundancia (N)	Diversidad (H')	Equidad (J)	Var. H'	Diversidad (Dmg)
MP	39	363	2.11	0.58	0.00724	6.446
BC	24	617	0.78	0.25	0.00409	3.579
FR	26	1500	1.80	0.55	0.00080	3.418
CA	31	1174	2.03	0.59	0.00154	4.244
RA	23	578	1.81	0.58	0.00320	3.459

Cuadro 6. Prueba t de Student e índice de similitud de Sorensen (Is) aplicado a la diversidad de Scolytinae y Platypodinae capturados en localidades de Tabasco.

Localidades	Valor de $t_{0.05}$	t calculada	Grados de libertad	Is
MP-BC	1.96	12.45	748.46	0.635
MP-FR	1.96	3.48	445.97	0.585
MP-CA	1.96	0.79	525.97	0.486
MP-RA	1.96	2.92	672.28	0.484
BC-FR	1.96	14.50	867.22	0.480
BC-CA	1.96	16.68	1086.69	0.400
BC-RA	1.96	12.02	1185.48	0.511
FR-CA	1.96	4.91	2237.00	0.526
FR-RA	1.96	0.20	880.63	0.531
CA-RA	1.96	3.25	1136.93	0.667

7.2. Modelos de distribución de Scolytinae y Platypodinae.

La base de datos compilada para la elaboración de los modelos, correspondió a datos georreferenciados de los sitios de colecta de especímenes de las subfamilias Scolytinae y Platypodinae, realizadas en el estado de Tabasco. Recabando un total de 559 registros en 18 localidades (cuadro 7).

Cuadro 7. Sitios de colecta de Scolytinae y Platypodinae en Tabasco.

Sitio	Vegetación	Localidad	Municipio	Altura (msnm)
1	Selva Alta Perennifolia	Agua blanca	Macuspana	130
2	Selva Alta Perennifolia	Cerro el Madrigal	Teapa	545
3	Cacaotal	El Bajío *	Cárdenas	23
4	Plantación de <i>Hevea brasiliensis</i>	Francisco Rueda	Huimanguillo	36
5	Selva Alta Perennifolia	Grutas del Coconá	Teapa	358
6	Manglar	Isla Rebeca	Paraíso	5
7	Acahual-Tintal	JBU*	Nacajuca	11
8	Cacaotal	Km 21*	Cárdenas	20
9	Selva Alta Perennifolia	Kolem-Chen	Tacotalpa	840
10	Cacaotal	Las Delicias *	Teapa	33
11	Selva Alta Perennifolia	Lázaro Cárdenas	Tenosique	326
12	Selva Mediana Perennifolia	Malpasito	Huimanguillo	750
13	Pastizal	R/a Campo Alto	Balancán	42
14	Pastizal Inundable	R/a Ribera Alta	Centla	1
15	Selva Mediana Perennifolia	REC*	Cárdenas	12
16	Cacaotal	Río Seco*	Cárdenas	20
17	Manglar	S. Magallanes	Cárdenas	2
18	Manglar	San Pedro	Centla	1

*Muestreos realizados durante un año consecutivo

La especie *X. volvulus* se encontró en todas las localidades consideradas (18 registros), seguida de *X. affinis* y *X. ferrugineus* (17). Por otro lado, 18 especies son consideradas como raras en el estado debido a que únicamente han sido registradas en un sitio: *Amphicranus brevipennis*, *Araptus hymenaeae*, *A. tabogae*, *Bothrosternus foveatus*, *Chramesus crenatus*, *Cnesinus elegans*, *Coptoborus vespatorius*, *C. tolimanus*, *Corthylocurus barbatus*, *Dendrocranulus guatemalensis*, *Hylocurus effeminatus*, *H. inaequalis*, *Platyphysus obtusus*, *Platyscapulus*

pulchellus, *Scolytodes maurus*, *Stegomerus pygmaeus*, *Tesseroserus dewalquei*, *Xyleborinus intersetosus* y *Xyleborus discretus*.

Algunas especies fueron encontradas en más de una localidad y mostraron un cierto grado de afinidad por ambientes conservados con características específicas para su desarrollo (cuadro 8).

Cuadro 8. Especies que presentaron preferencia de hábitat.

Vegetación	Especies
Cacaotal	<i>Coptoborus pseudotenuis</i> , <i>Acanthomicus mimicus</i> , <i>Lyparthrum sp.</i> , <i>Theoborus theobromae</i> .
Selva	<i>Corthylus flagellifer</i> , <i>Cnesinus gracilis</i> , <i>Dacnophthorus clematis</i> , <i>Megaplatypus discicollis</i> , <i>Micracis swainei</i> .
Manglar	<i>Coccotrypes rhizophorae</i> , <i>Microcorthylus minimus</i> , <i>Micracisella opacithorax</i> .

A continuación se muestran los mapas de los modelos de distribución de las especies seleccionadas de acuerdo al número de registros. Los límites estatales se muestran en color negro, el color rojo representa las áreas con mayor probabilidad de ocurrencia, mientras que las tonalidades en azul son zonas con menor probabilidad de que las especies se encuentren. Dentro de los mapas, los círculos de color verde señalan los sitios donde se realizó un único muestreo, mientras que los triángulos indican que fueron muestreos durante un año. Al lado de cada registro se muestra el valor de la abundancia de la especie. De manera general, los mapas de distribución potencial elaborados muestran una elevada probabilidad de ocurrencia de estos insectos en todo el estado de Tabasco.

7.2.1. Mapa de distribución real y potencial de *Xyleborus volvulus*.

La especie *X. volvulus* fue encontrada en todos los muestreos realizados en el estado, obteniendo 18 registros de presencia. De acuerdo al análisis Jackknife, las variables con mayor influencia para su distribución fueron la *Temperatura media del trimestre más seco* (Bio9, 41%), *Precipitación del trimestre más frío* (Bio19, 38%), *Temperatura mínima del mes más frío* (Bio6, 11.7%) y la *Estacionalidad de*

la precipitación (Bio15, 7.9%). El valor de AUC fue de 0.955. Esta especie ha sido registrada en selvas, manglares, cacaotales, pastizales, acahual de tinto y asociada a *Hevea brasiliensis*. En el mapa se puede apreciar que esta especie se encuentra distribuida en todo el estado y tiene alto potencial de ocurrir en cualquier tipo de vegetación de Tabasco (Fig 20).

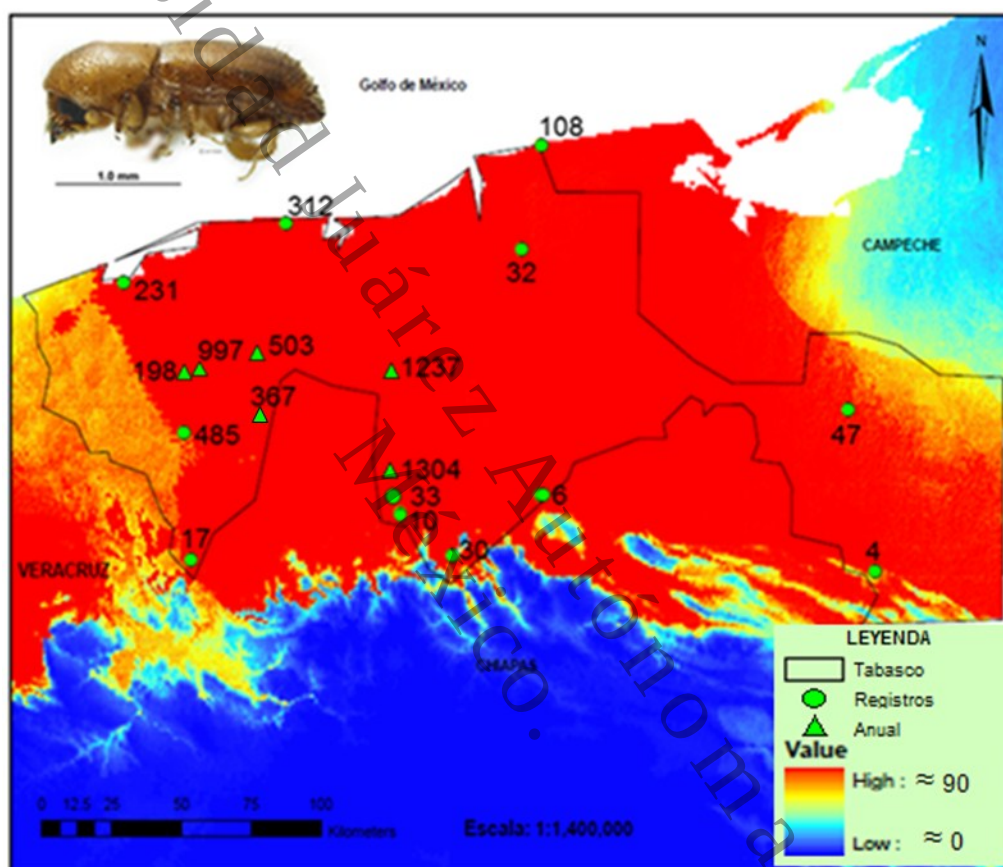


Fig 20. Mapa de distribución real y potencial de *Xyleborus volvulus*.

7.2.2. Mapa de distribución real y potencial de *Xyleborus affinis*.

La distribución de *X. affinis* fue generada con 17 registros de presencia. De acuerdo al análisis Jackknife realizado, las variables con mayor influencia fueron Bio19 (66%), Bio9 (15%), Bio15 (14%) y Bio5 (3.3%). Correspondiendo a *Precipitación del trimestre más frío*, *Temperatura media del trimestre más seco*, *Estacionalidad de la precipitación* y *Temperatura máxima del mes más caluroso* respectivamente. El valor de AUC fue de 0.937. Esta especie fue registrada en los

mismos tipos de vegetación que *X. volvulus*, con excepción de pastizal inundable. En el mapa se puede apreciar la preferencia de este insecto por los ambientes selváticos y húmedos, donde ha sido registrado con mayor abundancia, sin embargo, tiene alto potencial de distribuirse en todo el estado (Fig 21).

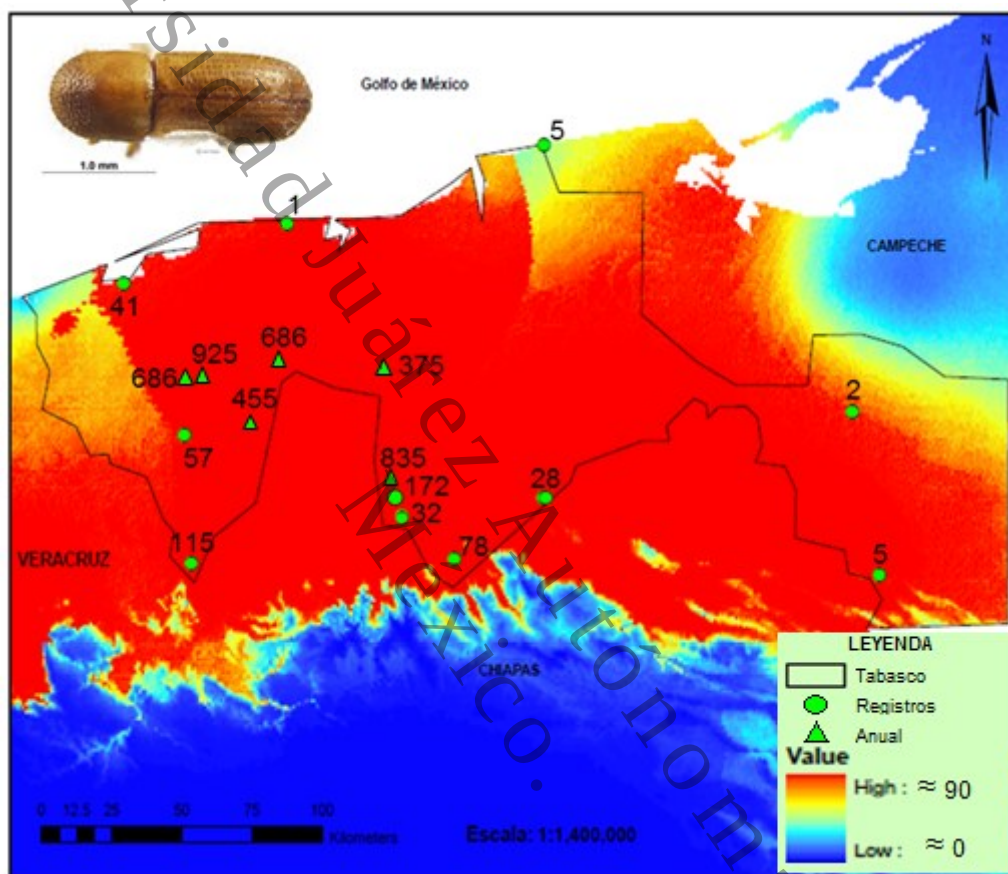


Fig 21. Mapa de distribución real y potencial de *Xyleborus affinis*.

7.2.3. Mapa de distribución real y potencial de *Xyleborus horridus*.

La distribución de *X. horridus* fue generada con 11 registros de presencia. De acuerdo al análisis Jackknife realizado, las variables con mayor influencia fueron Bio19 (69.6%), Bio15 (13.8%), Bio9 (13.5%), Bio6 (1.9%) y Bio13 (1.3%). Correspondiendo a *Precipitación del trimestre más frío*, *Estacionalidad de la precipitación*, *Temperatura media del trimestre más seco*, *Temperatura mínima del mes más frío* y *Precipitación del mes más húmedo* respectivamente. El valor de

AUC fue de 0.961. La mayor concentración de esta especie se pudo observar en el agrosistema de cacao ubicado en la localidad Las Delicias, Teapa, Tabasco, localizada a 33 msnm y donde se realizaron muestreos durante un año consecutivo. El comportamiento de esta especie es semejante al de las especies raras, presentándose en varias localidades con baja abundancia, pero con altas probabilidades de ocurrencia en todo el estado (Fig 22).

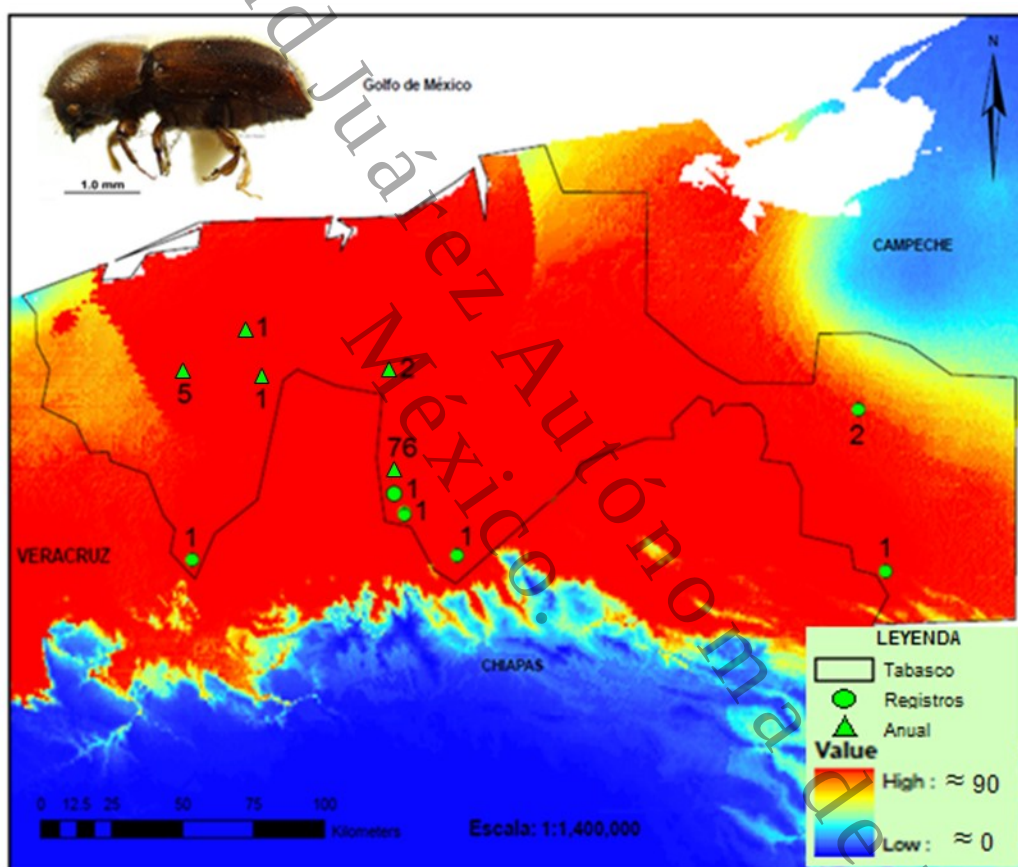


Fig 22. Mapa de distribución real y potencial de *Xyleborus horridus*.

7.2.4. Mapa de distribución real y potencial de *Corthylus papulans*.

La simulación de *C. papulans* fue realizada con 15 registros de esta especie. De acuerdo al análisis Jackknife realizado, las variables con mayor influencia fueron Bio19 (50.2%), Bio15 (21.6%), Bio9 (20.7%) y Bio6 (5.2%). Correspondiendo a

Precipitación del trimestre más frío, Estacionalidad de la precipitación, Temperatura media del trimestre más seco y Temperatura mínima del mes más frío respectivamente. El valor de AUC fue de 0.955. Esta especie presentó una notable abundancia en la vegetación de pastizal inundable ubicada en la región de los pantanos de Centla, así como un elevado número de individuos en acahual de tinto y especies de plantas asociadas al Jardín Botánico José Narciso Rovirosa y registra altas probabilidades de ocurrencia en todo el estado (Fig 23).

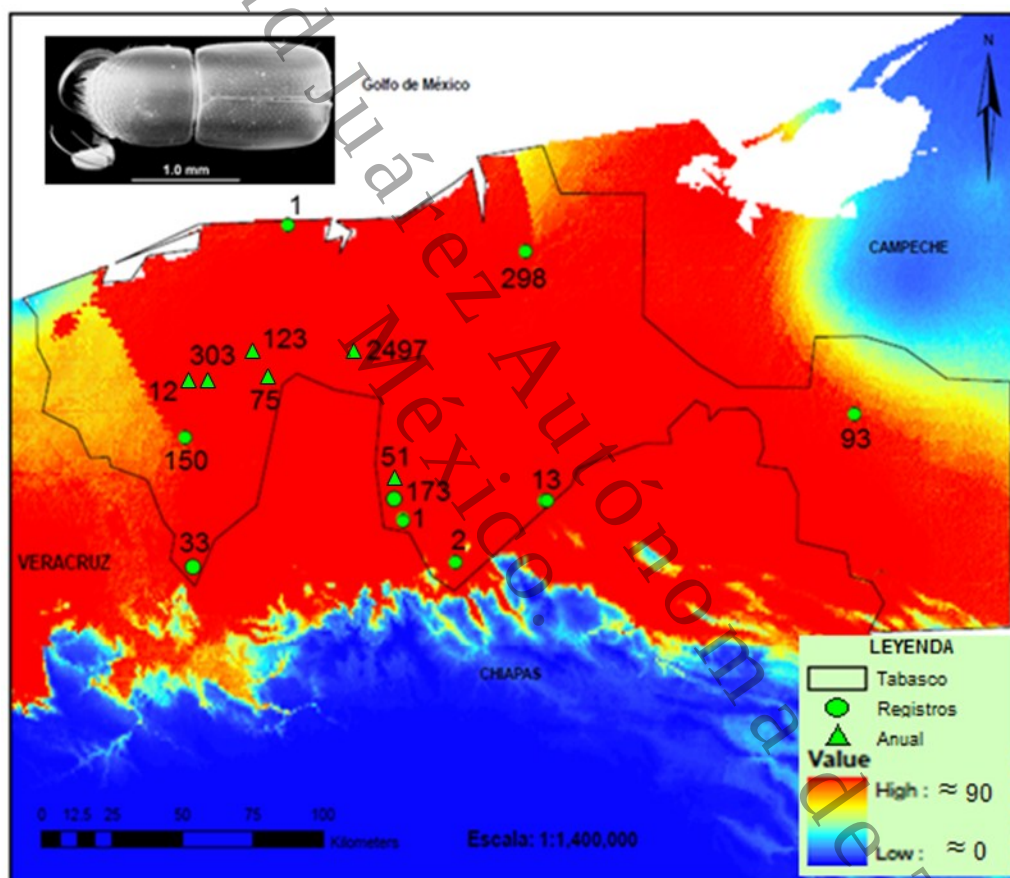


Fig 23. Mapa de distribución real y potencial de *Corthylus papulans*.

7.2.5. Mapa de distribución real y potencial de *Corthylus flagellifer*.

La distribución de *C. flagellifer* fue generada con cuatro registros de presencia. De acuerdo al análisis Jackknife realizado, las variables con mayor influencia fueron Bio15 (46.2%), Bio17 (33.3%), Bio9 (9.7%), Bio13 (7.9%) y Bio3 (2.0%).

Correspondiendo a *Estacionalidad de la precipitación*, *Precipitación del trimestre más seco*, *Temperatura media del trimestre más seco*, *Precipitación del mes más húmedo* e *Isotermalidad* respectivamente. El valor de AUC fue de 0.981. Esta especie presentó una baja abundancia y sólo se encontró en las zonas con mayor elevación en el estado, asociada a vegetación de selva, aunque tienen altas probabilidades de ocurrencias en gran parte de Tabasco (Fig 24).

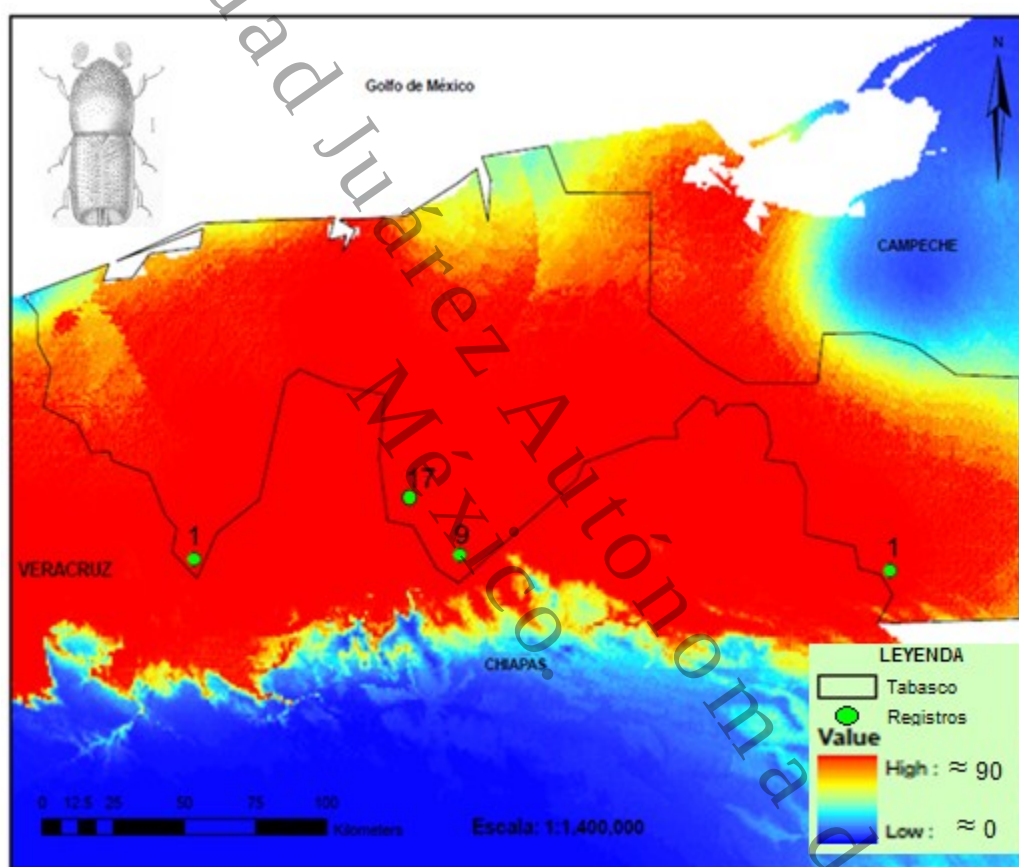


Fig 24. Mapa de distribución real y potencial de *Corthylus flagellifer*.

7.2.6. Mapa de distribución real y potencial de *Euplatypus parallelus*.

La distribución de *E. parallelus* fue generada con 13 registros de presencia. De acuerdo al análisis Jackknife realizado, las variables con mayor influencia fueron Bio9 (56.3%), Bio19 (24.7%), Bio15 (12.6%) y Bio6 (5.8%). Correspondiendo a *Temperatura media del trimestre más seco*, *Precipitación del trimestre más frío*,

Estacionalidad de la precipitación y Temperatura mínima del mes más frío respectivamente. El valor de AUC fue de 0.958. Esta especie se presentó con una abundancia distinguible en Isla Rebeca, Paraíso. En este lugar la vegetación correspondió a manglar (*Avicennia germinans*). *E. parallelus* es de los Platypodinae más comunes, sin embargo, se encontró que poseen preferencias por vegetación que ha sido perturbada, aunque tiene altas probabilidades de ocurrir en todo el estado (Fig 25).

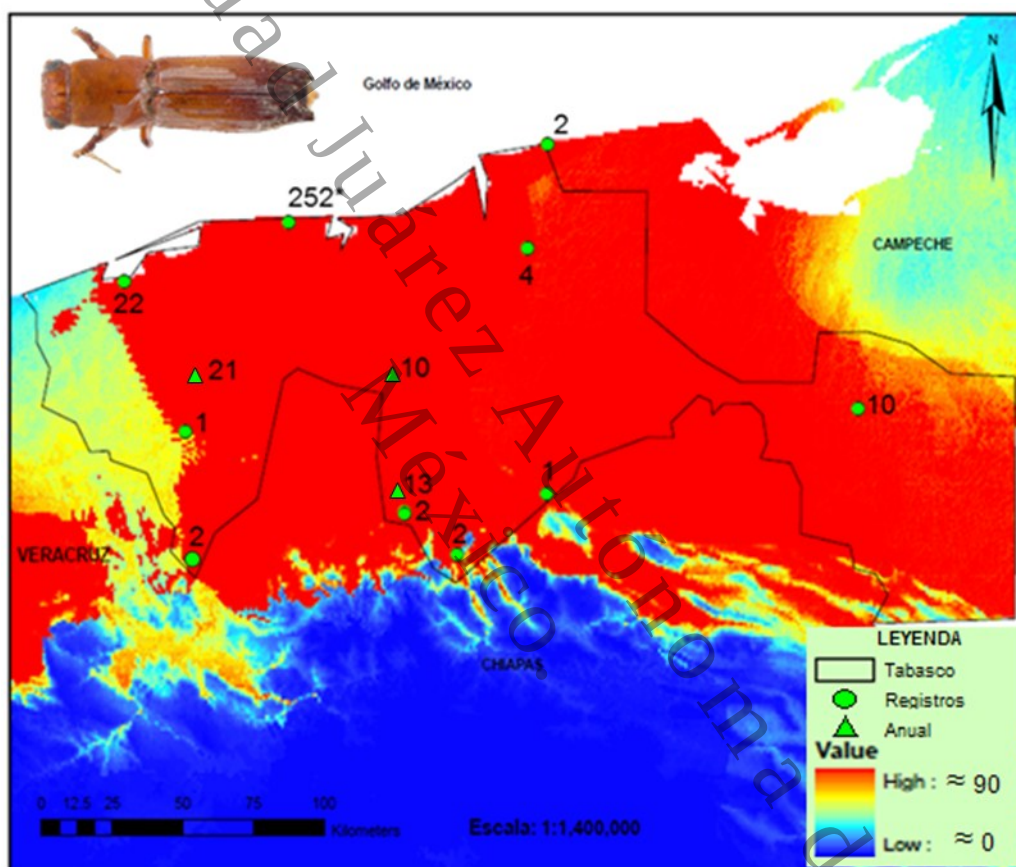


Fig 25. Mapa de distribución real y potencial de *Euplatypus parallelus*.

7.2.7. Mapa de distribución real y potencial de *Xylosandrus morigerus*.

La distribución de *X. morigerus* fue generada con 12 registros de presencia. De acuerdo al análisis Jackknife realizado, las variables con mayor influencia fueron Bio19 (49.2%), Bio9 (38.7%), Bio15 (6.2%) y Bio2 (5.6%). Correspondiendo a *Precipitación del trimestre más frío, Temperatura media del trimestre más seco,*

Estacionalidad de la precipitación y Rango medio diario respectivamente. El valor de AUC fue de 0.963. Se ha registrado que *X. morigerus* se presentó con mayor éxito en zonas más elevadas del estado. Además se observó con mayor abundancia en las selvas de Kolem-Chem y Grutas de Coconá, en los municipios de Tacotalpa y Teapa respectivamente, aunque, tienen altas probabilidades de ocurrir en todo el estado (Fig 26).

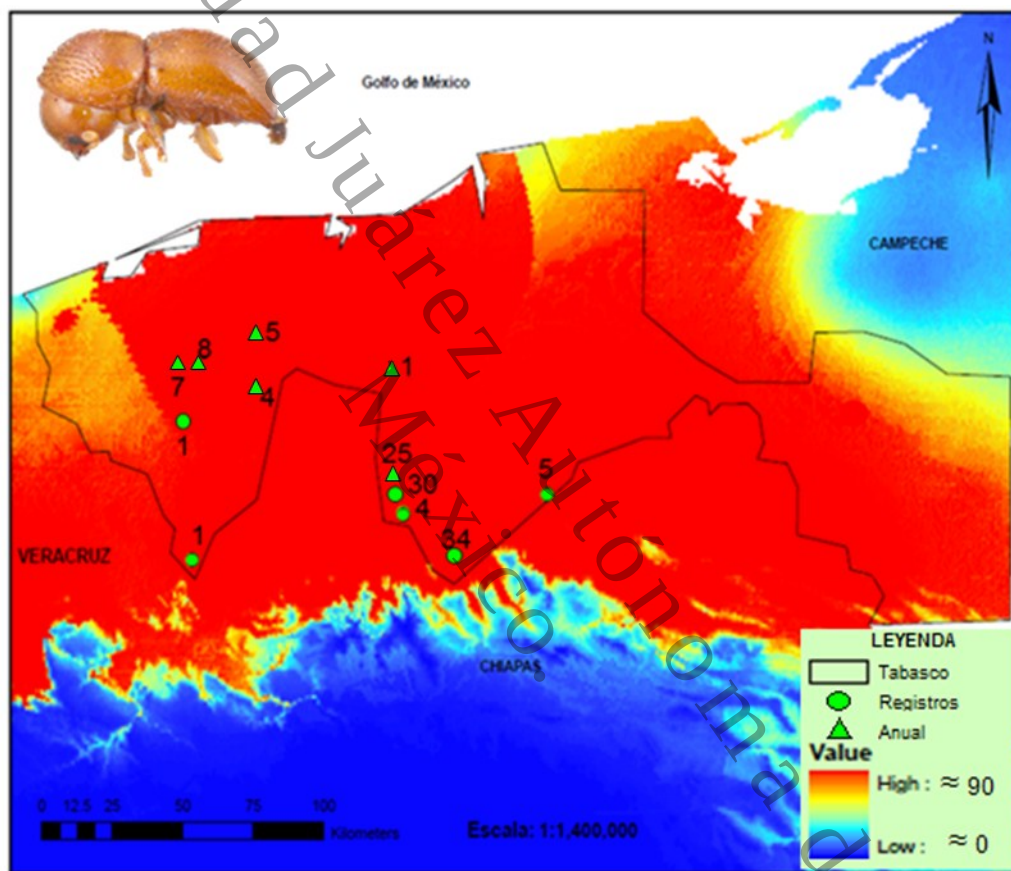


Fig 26. Mapa de distribución real y potencial de *Xylosandrus morigerus*.

7.2.8. Mapa de distribución real y potencial de *Hypothenemus interstitialis*.

La distribución de *H. interstitialis* fue generada con 12 registros de presencia. De acuerdo al análisis Jackknife realizado, las variables con mayor influencia fueron Bio9 (58.3%), Bio19 (30.2%), Bio15 (8.7%) y Bio2 (2.0%). Correspondiendo a *Temperatura media del trimestre más seco*, *Precipitación del trimestre más frío*,

Estacionalidad de la precipitación y Rango medio diario respectivamente. El valor de AUC fue de 0.975. Esta especie mostró una elevada población en el cultivo de *H. brasiliensis*, seguida del pastizal ubicado en la región de los Ríos del estado, sin embargo, tienen alto potencial de ocurrencia en la mayor parte del Tabasco (Fig 27).

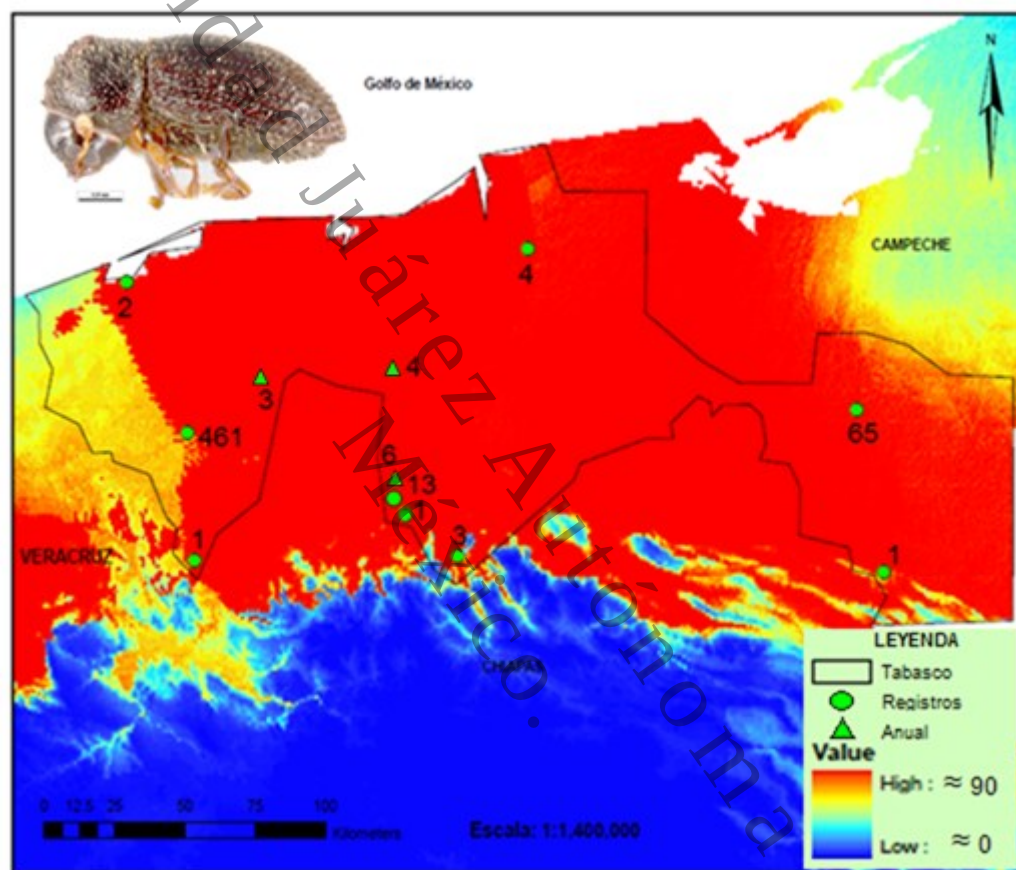


Fig 27. Mapa de distribución real y potencial de *Hypothenemus interstitialis*.

7.2.9. Mapa de distribución real y potencial de *Stegomerus mexicanus*.

La distribución de *S. mexicanus* fue generada con seis registros de presencia. De acuerdo al análisis Jackknife realizado, las variables con mayor influencia fueron Bio15 (60.8%), Bio9 (24%), Bio19 (14.6%) y Bio13 (0.5%). Correspondiendo a *Estacionalidad de la precipitación, Temperatura media del trimestre más seco, Precipitación del trimestre más frío y Precipitación del mes más húmedo*.

respectivamente. El valor de AUC fue de 0.976. Esta especie ha sido poco colectada en la mayor parte del estado, sin embargo, registró una alta abundancia en la selva mediana perennifolia ubicada a una altura de 750 msnm, en la Reserva Ecológica de Agua Selva, municipio de Huimanguillo, mostrando preferencia hacia hábitats más elevados y húmedos de Tabasco, aunque también tiene altas probabilidades de ocurrencia en otras zonas (Fig 28).

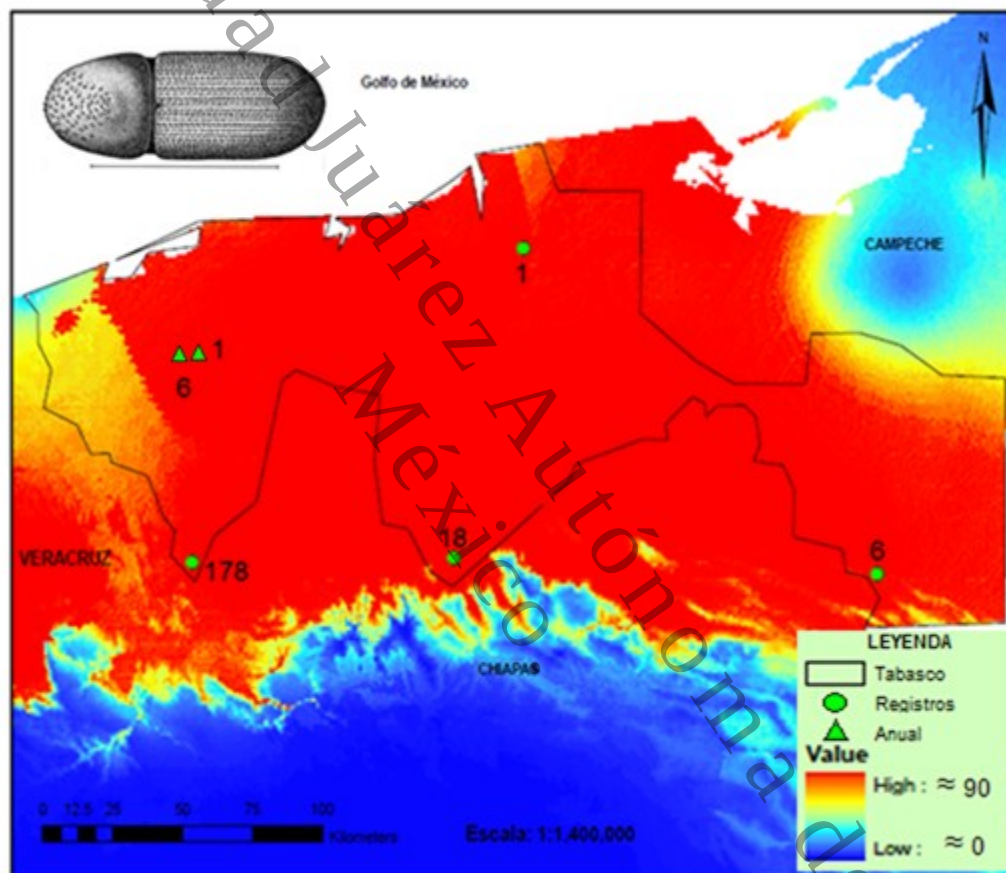


Fig 28. Mapa de distribución real y potencial de *Stegomerus mexicanus*.

Las variables bioclimáticas que tuvieron más influencia en el modelaje de las áreas de distribución, de acuerdo al análisis Jackknife fueron aquellas relacionadas a temperatura y precipitación, las cuales corresponden a los códigos Bio9= Temperatura Media del Cuartil más Seco, Bio15= Estacionalidad de la Precipitación y Bio19= Precipitación del Cuartil más Frío (cuadro 9).

Cuadro 9. Contribución de las principales variables bioclimáticas en el modelaje de acuerdo al análisis Jackknife.

Registros	Especie	Aporte de variables (%)								
		Bio2	Bio3	Bio5	Bio6	Bio9	Bio13	Bio15	Bio17	Bio19
18	<i>X. volvulus</i>				11.7	41		7.9		38
17	<i>X. affinis</i>			3.3		15		14		66
15	<i>C. papulans</i>				5.2	20.7		21.6		50.2
13	<i>E. parallelus</i>			5.8		56.3		12.6		24.7
12	<i>X. morigerus</i>	5.6				38.7		6.2		49.2
12	<i>H. interstitialis</i>	2.0				58.3		8.7		30.2
11	<i>X. horridus</i>				1.9		1.3	13.8		69.6
6	<i>S. mexicanus</i>					24	0.5	60.8		14.6
4	<i>C. flagellifer</i>		2.0			9.7	7.9	46.2	33.3	

8. DISCUSIÓN

Las especies de Scolytinae y Platypodinae juegan un papel importante en los ecosistemas. En el estado de Tabasco existen particularidades biogeográficas que determinan la estructura de las comunidades de estos insectos, mostrando una composición específica de la diversidad en cada tipo de vegetación y obedeciendo a su vez a patrones de distribución de cada especie. El presente estudio coadyuva a incrementar el conocimiento de la diversidad y distribución de estos grupos.

8.1. Diversidad.

La diversidad de estos grupos de escarabajos, muestran de manera general, variaciones tanto en la composición como en la abundancia entre sitios. Estos resultados pueden ser debido a que se trataron de localidades con ambientes antropizados a diferentes intensidades. Inclusive la vegetación de selva estudiada posee cierto grado de perturbación (Alejandro-Montiel *et al* 2010). Así mismo, otros trabajos realizados por Rudinsky (1962), Wood (1982) y Pérez-De La Cruz *et al* (2009), mencionan que se deben considerar las diferencias de factores bióticos y abióticos que interactúan en el desarrollo (positivo o negativo) de las comunidades de Scolytinae y Platypodinae las cuales determinan su composición.

Los resultados de la prueba estadística, los índices de diversidad y similitud, indicaron que existen diferencias en la riqueza de especies entre la mayoría de las localidades analizadas. Estas diferencias podrían estar dadas por los elementos que componen cada ambiente. Por un lado los factores abióticos de temperatura y humedad y por el otro, las características particulares en la estructura de la vegetación, disponibilidad de alimento, interacciones de depredación, competencia y el grado de alteración por el hombre. Las interacciones dinámicas entre estos factores son quienes determinan la diversidad de estos grupos (Rudinsky 1962, Wood 1982, Pérez-De La Cruz *et al* 2009).

La mayor diversidad encontrada en el pastizal de CA, comparado con su homólogo en RA, podría explicarse por la presencia de un fragmento de vegetación de selva mediana perennifolia en una de las colindancias del mismo, aumentando así la disponibilidad de recursos para el desarrollo de estos organismos. Cabe mencionar que este es el primer muestreo de Scolytinae y Platypodinae en pastizales.

Las especies *Coptoborus pseudotenuis*, *Acanthomicus mimicus*, *Lyparthrum* sp. y *Theoborus theobromae* mostraron una preferencia más estricta por el agrosistema cacao (cuadro 8). Este agrosistema se reconoce por tener similitud con las selvas tropicales debido a la cantidad de hospederos, (hasta 31 especies vegetales). Éstos proporcionan abundante sombra, humedad y condiciones apropiadas para el desarrollo de estos insectos (Pérez-De La Cruz *et al* 2009).

Las especies *X. affinis*, *X. ferrugineus* y *X. volvulus* presentaron la mayor ocurrencia en el estado, así como una abundancia significativa para todos los sitios, aunque no fueron dominantes en todas las localidades, se encuentran entre las más abundantes en el agrosistemas de cacao, selvas, manglares y acahual de tinto (Pérez-De La Cruz *et al* 2009, Hernández-May 2012, Gerónimo-Torres 2013, Zavaleta 2013). Estas tres especies no parecen mostrar preferencias por algún hábitat específico, comportándose como organismos generalistas y de amplia distribución. Además, de acuerdo a la recopilación bibliográfica de Atkinson (2014) la distribución geográfica de estas tres especies va más allá de los límites tropicales, inclusive de nuestro país, alcanzando localidades que pertenecen a la región Neártica del continente. Esta evidencia plantea la interrogante de cuáles son los verdaderos límites biogeográficos de estas y otras especies que han sido normalmente reconocidas como de afinidad pantropical. El desplazamiento de estas especies hacia nuevos ecosistemas no es conocido con certeza, ya que se especula que gran parte de estas colonizaciones han sido inducidas por el hombre debido al traslado de material vegetal que contiene a estos coleópteros (Wood & Bright 1992).

8.2. Patrones de distribución de especies.

Los modelos de distribución potencial mostraron algunas generalidades, sin embargo, para una mejor interpretación, es necesario conocer información biogeográfica relevante de cada una de las especies evaluadas. Esta información se cita a continuación.

El género *Xyleborus*, y sus cerca de 500 especies descritas, se encuentra distribuido en todos los continentes con excepción de la Antártica. Es especialmente diverso en zonas tropicales donde es descrito como atacante de prácticamente todas las partes de las plantas, así como una amplia variedad de hospederos (Haack & Rabaglia 2013).

Xyleborus volvulus

La especie *X. volvulus* ha sido registrada desde Florida (E.U.) y Baja California (Méx.) hasta Argentina y de Hawaii a Australia y Malasia, África tropical y Madagascar (Fig 29). Posee hábitos muy semejantes a *X. affinis* y *X. ferrugineus* (Wood 1982, Wood & Bright 1992). En Zambia ha sido reportada inclusive en tocones de pinos; su alta agresividad y polifagia hacen que sea reconocida como plaga de las regiones circuntropicales (Hans 2006). En México, esta especie es considerada de gran importancia económica en las áreas tropicales, por poseer una amplia distribución y capacidad de colonizar individuos sanos (Cibrián *et al* 1995).

Es una especie altamente polífaga, que posee picos poblacionales hacia la época lluviosa (Baños *et al* 2012). Se encuentra descrita en numerosos hospederos, abarcando 28 familias y 231 especies. Dentro de las más destacadas se encuentran las familias Anacardiaceae, Apocynaceae, Arecaceae, Bignoniaceae, Burceraceae, Caesalpinaceae, Combretaceae, Euphorbiaceae, Lauraceae, Leguminosae, Meliaceae, Mimosaceae, Moraceae, Rubiaceae, Sapotaceae, Sterculiaceae y Verbenaceae (Wood 1982). Estas plantas se encuentran distribuidas en prácticamente todo Tabasco (Magaña 2006), lo que ofrece una gran disponibilidad de alimento, así como mayor probabilidad de ocurrencia en este territorio.

Esta especie es reconocida por su amplia distribución y capacidad de colonizar nuevos hábitats en la región pantropical. Sin embargo, también existen registros en regiones nórdicas con climas menos húmedos y más alejados de la línea Ecuatorial. Apparently, podría haber un proceso paulatino de adaptación en busca de nuevas fuentes de alimento y refugio, siendo las bajas temperaturas quienes mantienen al límite esta especie.

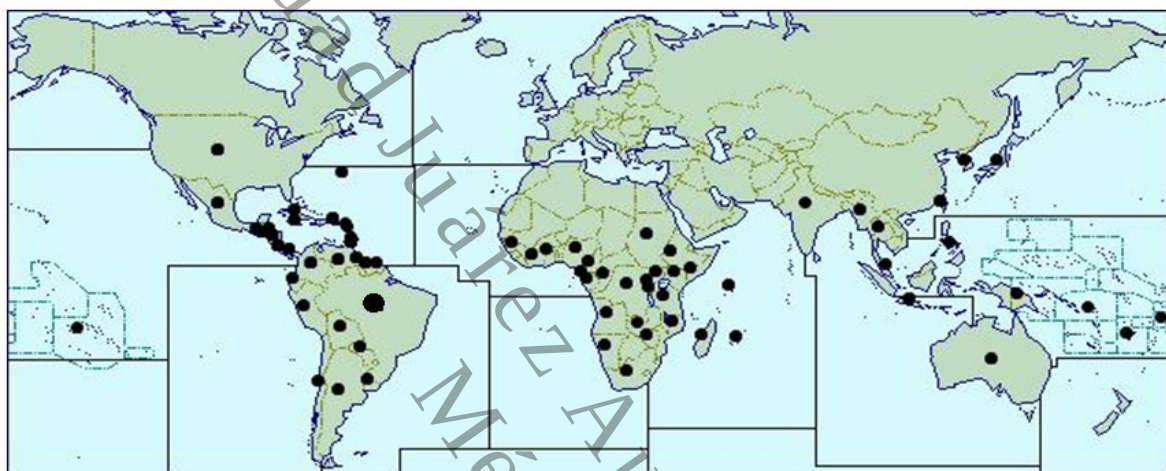


Fig 29. Distribución a nivel mundial de *X. volvulus*. Adaptado de CABI (2014).

Xyleborus affinis

La especie *X. affinis* también es conocida por su amplia distribución en la región pantropical e inclusive por ser una especie cosmopolita. Se reporta desde Texas y Massachusetts (E.U.) hasta Argentina y de Hawaii a Malasia y África tropical. La distribución ecológica es equiparada a la de *X. ferrugineus* (Wood 1982, Wood & Bright 1992). En el Oeste de África es reportada por tener preferencia por Meliaceae y Sterculiaceae, y en alrededor de 300 hospederos incluyendo algunas especies de *Pinus* y palmas, así como daños severos en caña de azúcar (Hans 2006). En Georgia, E.U., es reportada como una especie invasora de alta preocupación (CISEH 2010).

Esta especie mostró gran abundancia y amplia distribución en el estado, teniendo preferencia por hábitats con mayor humedad y cobertura vegetal. Rangel *et al* (2012) sugieren que esta especie explota los recursos con mayor eficiencia.

inclusive que *X. ferrugineus*, señalando que la temperatura y humedad son factores ambientales determinantes en la abundancia de ambas especies en el estado de Tabasco.

Esta especie, al igual que *X. volvulus* y *X. ferrugineus*, poseen una gran capacidad de adaptación. Es conveniente citar que a pesar de compartir afinidad por ecosistemas tropicales, esta especie se distinguió por tener preferencia hacia las áreas con mayor perturbación en la vegetación, donde las condiciones de temperatura y humedad son distintas a los ambientes selváticos.

Xyleborus horridus

La distribución de esta especie es menos extensa en comparación con *X. affinis*, *ferrugineus* y *volvulus*. Se ha reportado desde Centroamérica hasta el sur de Norteamérica. En México se ha registrado en los estados de Campeche, Chiapas, Guerrero, San Luis Potosí, Tabasco, Tamaulipas y Veracruz. Es citada en 19 especies de hospederos, abarcando las familias Anacardiaceae, Burseraceae, Euphorbiaceae, Mimosaceae, Moraceae y Papilionaceae (Wood 1982, Wood & Bright 1992).

Corthylus papulans

La especie *C. papulans* se encuentra desde Estados Unidos (Florida) hasta Brasil. En México ha sido registrada en Campeche, Chiapas, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Tabasco y Veracruz (Wood 1982, Wood & Bright 1992). Estudios poblacionales demostraron que esta especie presenta una mayor abundancia en el período de Febrero-Marzo, justo antes del final de la época lluviosa (Estrada *et al* 2012). Esta especie muestra una distribución considerable en el Nuevo Mundo, manteniéndose siempre al margen de las regiones donde las condiciones climatológicas son distintas a las existentes en los trópicos y donde el nivel de perturbación es mayor. Su elevada polifagia le ha permitido tener éxito en la región Neotropical y colonizar prácticamente toda esta zona. No obstante, esta especie no está documentada como plaga.

Corthylus flagellifer

Ejemplares de esta especie han sido registrados desde México (Chiapas, Guerrero, Hidalgo, Edo. de México, Morelos y Nayarit) hasta Panamá. Se reporta en 21 hospederos de las familias *Anacardiaceae*, *Compositae*, *Lauraceae*, *Mimosaceae*, *Rosaceae* y *Sapindaceae* (Wood 1982, Wood & Bright 1992).

Esta especie, fue poco abundante y con afinidad de zonas tropicales menos cálidas, limitándose a las sierras con vegetación selvática.

Las colectas de esta especie en el presente trabajo, coinciden con lo propuesto por Noguera-Martínez & Atkinson (1990); quienes la reconocen como una especie con afinidad por hábitats fríos y elevaciones intermedias en la región Central y Sur de México.

Euplatypus parallelus

El género *Euplatypus*, es descrito como un grupo con afinidad biogeográfica Neotropical, encontrándose en un rango de altitud de 30 a 3000 msnm (Romero *et al* 1997).

La especie *E. parallelus* se conoce por ser altamente invasora y agresiva, sobre todo en África tropical, donde ha sido introducida en prácticamente todos los países. En el continente americano se encuentra distribuida desde los Estados Unidos (Sur de California, Texas y Florida) hasta Chile incluyendo las Antillas. Existen registros en Australia y Madagascar, donde es también considerada como introducida (Wood 1982, Wood & Bright 1992). Es conocida por atacar al menos 195 hospederos y por su preferencia por vegetación secundaria, bosques que poseen cierto manejo y por ser menos comunes en bosques primarios (Hans, 2006). En México se tienen registros en todos los estados. Esto nos da una idea de cuán alto es el grado de adaptación y tolerancia de este organismo a zonas con climas fríos y templados.

Xylosandrus morigerus

El género *Xylosandrus* es conocido por su alta tasa de endogamia, de modo que inclusive la presencia de machos en *X. morigerus* es extremadamente rara. Dentro de las galerías la copulación se lleva a cabo entre hermanos con un muy pequeño número de machos en la población. Esta característica reproductiva, junto con su capacidad polífaga, colocan a esta especie dentro de las consideradas como plagas altamente potenciales sobre todo en las zonas tropicales (Cibrián *et al* 1995). Ha sido registrada en diferentes países alrededor del mundo (Fig 30), comprendiendo desde México (Campeche, Chiapas, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco y Veracruz) hasta Brasil en el continente americano, así como en África, Madagascar, Asia, Austria Reino Unido y Eurasia (Wood 1982, Wood & Bright 1992).

Se ha registrado en 75 especies de 33 familias de plantas hospederas (Wood & Bright 1992). Es una especie considerada en otros países como de alto riesgo y de importancia cuarentenaria. Puede llegar a atacar individuos sanos. Las plántulas normalmente mueren ante estos ataques. Son vectores de hongos del género *Fusarium*, conocidos por ser fitopatógenos y causar alta mortalidad en diversas plantas (Beaver 1974).

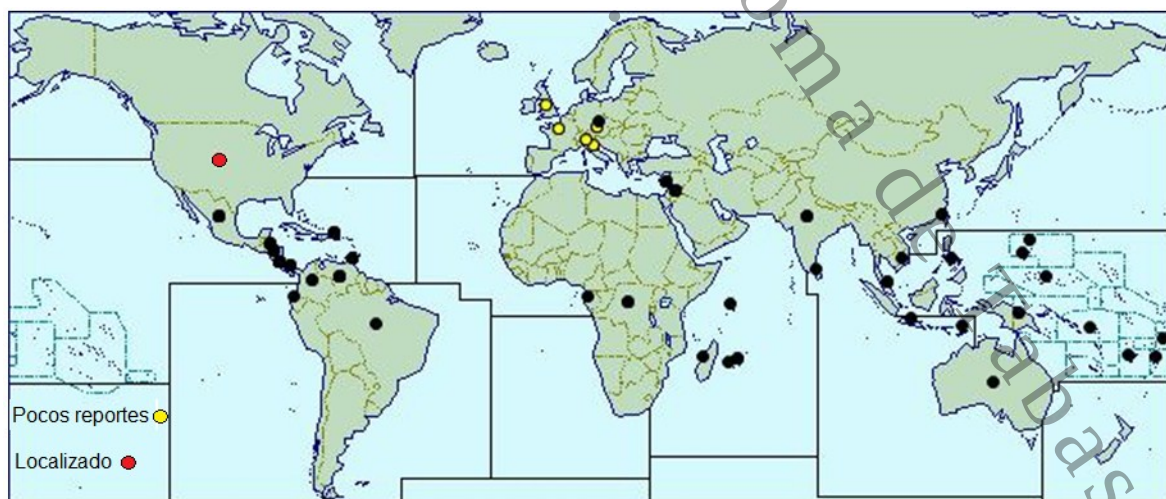


Fig 30. Distribución a nivel mundial de *X. morigerus*. Adaptado de CABI (2014).

Hypothenemus interstitialis.

A pesar de no ser considerado como de importancia por daños económicos, el género *Hypothenemus*, es catalogado como el más común en África, el Caribe y Sudamérica (Haack & Rabaglia 2013).

Esta especie es reportada en más de 40 familias de hospederos, se distribuye desde Estados Unidos hasta Brasil. En México ha sido registrada en Campeche, Chiapas, Guerrero, Jalisco, Nayarit, Oaxaca, Quintana Roo y Veracruz (Wood, 1982, Wood & Bright 1992).

H. interstitialis, al igual que las especies de este género, han sido poco estudiadas. Rescatando de este trabajo la intensa abundancia con que pudo ser observada en una plantación comercial (*Hevea brasiliensis*).

Stegomerus mexicanus

Existe poca información sobre la ecología de esta especie y su distribución parece estar muy restringida. En México, únicamente se encuentran registros en Michoacán, Nayarit y Oaxaca y Veracruz. Solo se ha reportado en dos especies de las familias Passifloraceae y Sapindaceae (Wood & Bright 1992).

En este estudio, esta especie se pudo identificar por su alta preferencia por hábitats selváticos y con elevaciones a partir de los 300 msnm. Se colectó con una abundancia muy superior en la selva mediana perennifolia de Malpasito, Huimanguillo, comparada con el resto de las localidades. Este comportamiento podría deberse a la composición florística y estructura de la vegetación del sitio analizado.

Además de las especies ya mencionadas, *Hypothenemus* spp., *C. papulans*, *E. parallelus* y *P. cavipennis* presentaron una amplia distribución y abundancia en el estado de Tabasco, por sus hábitos generalistas o polífagos (Beaver 1974, Atkinson *et al* 1986, Wood 2007, Pérez-De La Cruz *et al* 2009, Hernández-May 2012, Gerónimo-Torres 2013).

Los géneros *Hypothenemus* y *Xyleborus* fueron los más diversos en el Estado de Tabasco, señalados como géneros con afinidad biogeográfica Neotropical en la

República Mexicana (Romero *et al* 1997). Se distribuyen en altitudes que van de 0-2450 y de 0-2500 msnm respectivamente (Atkinson & Equihua 1986, Pérez-De la Cruz *et al* 2009, Estrada *et al* 2012).

En este estudio, algunos géneros como *Euplatypus*, *Coptoborus*, *Corthylus*, *Triclus*, *Amphicranus*, *Micracis*, *Micracisella*, *Monarthrum*, *Platyscapullus*, *Premnobius* *Stegomerus* y *Tesserocerus*, fueron registrados por primera vez con elevaciones que van de 0 a 840 msnm (Estrada & Atkinson 1988).

8.3. Elementos del paisaje en Tabasco, y su posible efecto en la modelación del nicho ecológico.

El estado de Tabasco, a diferencia de sus vecinos como Veracruz, Oaxaca y Chiapas, presenta una relativa homogeneidad ambiental. Esto es importante para comprender la biogeografía de las especies y la simulación de su nicho ecológico fundamental. En la figura 31 se puede apreciar la fisiografía del país y en particular, la ubicación del estado dentro de la extensa Planicie Costera del Golfo, la cual abarca 335,800 km² (INEGI 2013). La orografía de Tabasco cuenta con pocas elevaciones, las cuales no sobrepasan los 1 500 msnm.

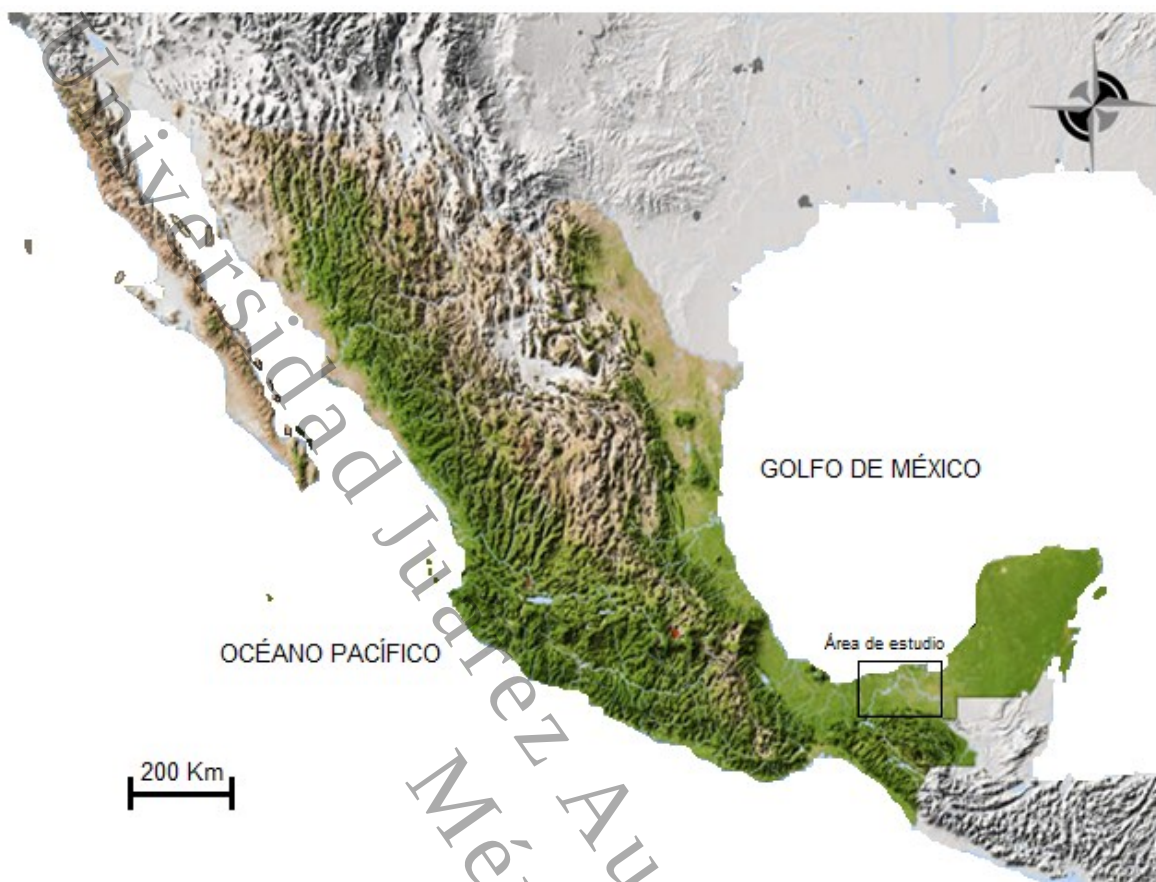


Fig 31. Modelo digital de elevación de México (INEGI 2013).

La existencia de relieves montañosos hacia la parte Sur del Estado (Sierra de Chiapas y Guatemala), influye directamente sobre el régimen de lluvias de la zona, repercutiendo en las temperaturas y los tipos de vegetación. La influencia de estos factores climáticos y las barreras físicas, se ven reflejados en los modelos de nicho ecológico obtenidos en este estudio.

Otro factor importante es la influencia climática hacia el Noreste del estado de Tabasco; correspondiendo a gran parte del municipio de Balancán. De acuerdo con el INEGI (2013), el estado presenta un clima cálido subhúmedo hacia esta región, hacia las colindancias con el estado de Campeche.

Es necesario considerar que los resultados del modelo coinciden con lo señalado por Ruíz-Álvarez *et al* (2012), quienes generaron modelos del balance hídrico de Tabasco, encontrando que, en general, la región Norte y Noreste presentan menor

porcentaje de humedad (20-60%), así como rangos de precipitación menores comparados con el resto de la entidad.

En las figuras 32 y 33 se muestran las variaciones en la humedad en Tabasco, otorgando una visión más amplia sobre los componentes climáticos que se encuentran influenciando la modelación matemática del nicho ecológico.

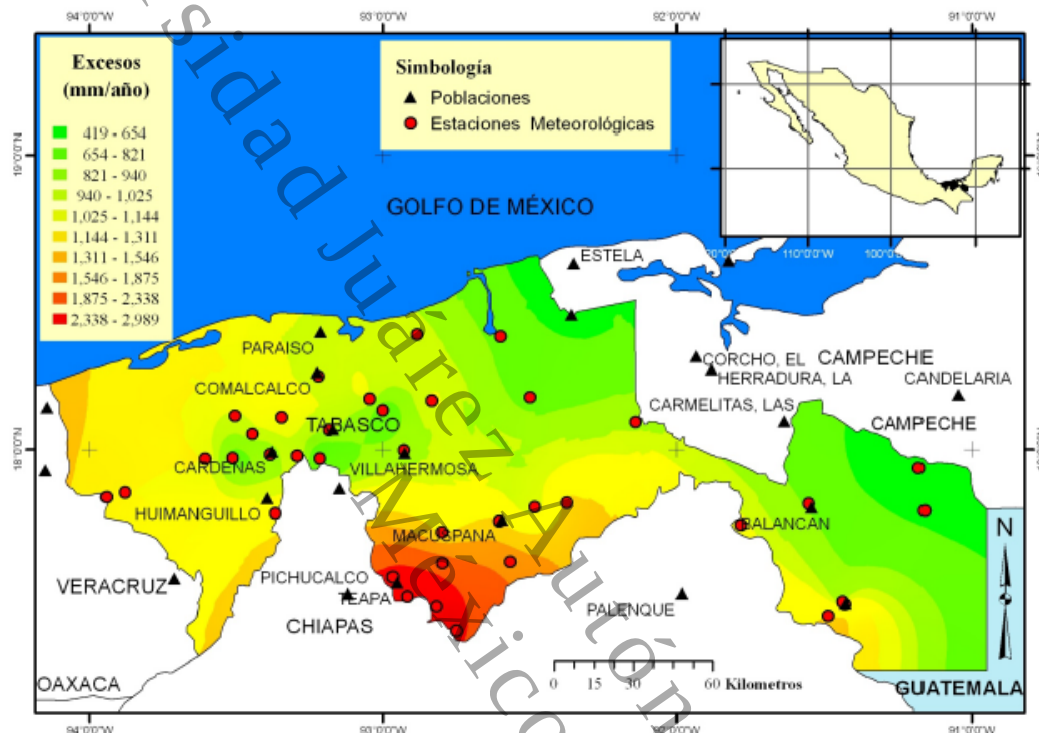


Fig 32. Distribución de los excesos de lluvia en Tabasco (Ruíz-Álvarez *et al* 2012).

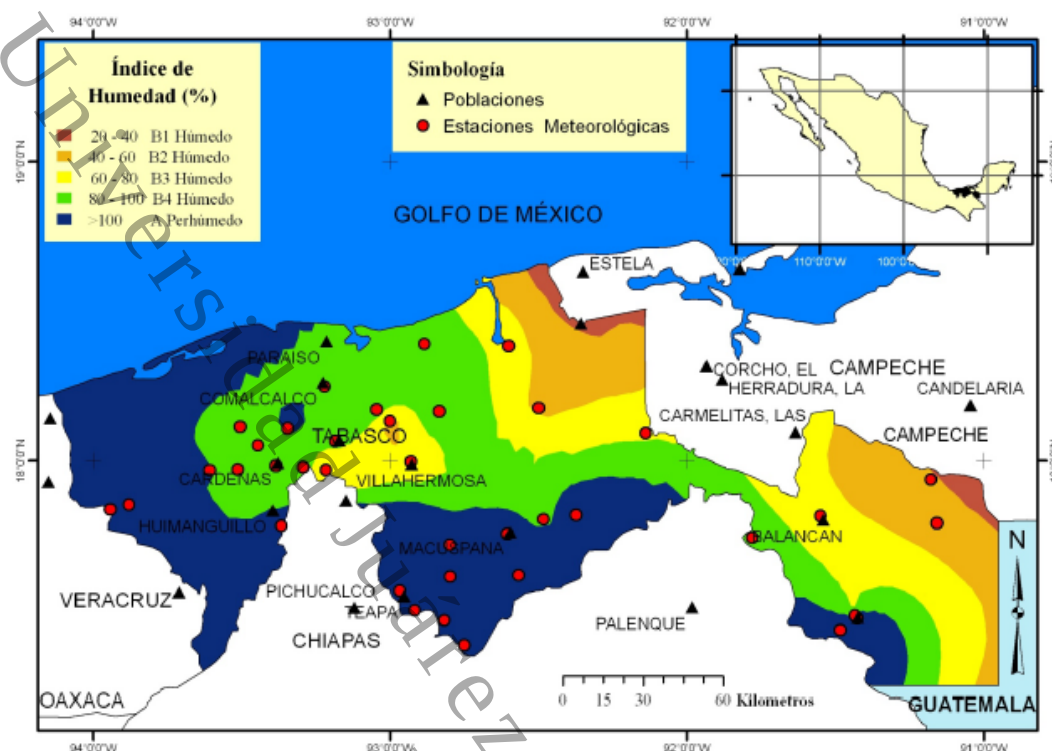


Fig 33. Distribución de los climas en Tabasco (Ruíz-Álvarez *et al* 2012).

Este es el primer trabajo para México que aborda el modelaje de nicho ecológico de coleópteros mediante el algoritmo MAXENT.

Como se mencionó en los resultados, la temperatura y precipitación fueron las variables con mayor influencia en el modelo, destacando que a medida que el modelo carecía de registros, la interacción y dominancia de las variables bioclimáticas comenzaban. Lo anterior fue también identificado en el trabajo de Horn *et al* (2012), donde se utilizaron los datos meteorológicos disponibles en Worldclim, correlacionando la ocurrencia de dos especies de Scolytinae del género *Tomicus* en la zona mediterránea y encontrando que la variable climática más correlacionada fue la temperatura.

Los modelos que consideran variables climáticas para predicción de distribución de especies, están fuertemente influenciados por la fisiografía de la región estudiada. Se ha observado que la distribución de algunas especies de Scolytinae está determinada por el factor climático y no por la disponibilidad de hospederos,

ya que son los límites fisiológicos quienes determinan el rango de tolerancia a temperaturas altas o bajas, y por ende, su distribución biogeográfica (Bentz *et al* 2010).

Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.
México.

9. CONCLUSIONES

Las especies de Scolytinae *C. elegans*, *C. gracilis*, *C. barbatus*, *C. crenatus*, *H. effeminatus*, *H. inaequalis*, *H. columbi*, y *M. robustum* fueron nuevos registros para Tabasco, sumando un total de 101 especies de Scolytinae.

Los géneros con mayor riqueza fueron *Hypothenemus* y *Xyleborus* con 10 especies cada uno.

Algunas especies no mostraron especificidad por un tipo de hábitat, siendo *X. volvulus*, *X. affinis* y *X. ferrugineus* quienes tuvieron mayor ocurrencia en los sitios estudiados, presentando hábitos generalistas y mostrando una amplia gama de hospederos. Sin embargo, se detectaron especies con mayor afinidad e inclusive como dominantes en cierto tipo de vegetación.

Las especies con mayor abundancia fueron *Stegomerus mexicanus* (178) en MP, *Sampsonius dampfi* (529) en BC, *Hypothenemus interstitialis* (461) y *Xyleborus volvulus* (485) en FR, *Premnobius cavipennis* (498) en CA y *Corthylus papulans* (298) en RA.

La prueba estadística de *t* de student demostró que la mayoría de las localidades muestreadas poseen diferencias en la diversidad de Scolytinae y Platypodinae.

Se observó que a medida que el número de presencias disminuye, la influencia de las variables en la prueba de Jackknife cambia, la curva ROC y el AUC presentaron resultados menos precisos, presentando un mayor error de comisión, es decir, la extrapolación de los sitios predichos como presentes.

Los modelos MAXEN para la simulación del nicho ecológico fundamental de Scolytinae y Platypodinae fueron ampliamente influenciados por la temperatura y humedad presentes en el estado de Tabasco.

La orografía del estado influyó de manera importante en el comportamiento de las variables climáticas, modificando el rango de precipitación y saturación de humedad en el territorio Tabasqueño. Estos factores repercuten directamente sobre las especies que poseen mayor especificidad por algún tipo de vegetación y/o sean más sensibles a cambios ambientales. Como fue el caso de *S. mexicanus*, *C. flagellifer*, *X. horridus*, entre otras especies.

A pesar que existen diversos rangos en la distribución de humedad del estado, la poca variación altitudinal puede permitir el desplazamiento de las especies de insectos sin que interfieran barreras físicas.

No obstante que el estado de Tabasco pertenece a la región Neotropical del continente, se presentaron particularidades climáticas y variaciones en los rangos de humedad. Lo anterior, indica que una combinación de los factores climáticos (extrínsecos) y el grado de polifagia de estos insectos (intrínsecos) son quienes delimitan la distribución de estos grupos.

La modelación de nicho ecológico es aún un área en desarrollo, considerando cada vez más factores y conocimientos generados con el estudio constante de las especies, además que cada vez se hacen más necesarios los estudios filogenéticos, sometiéndose a análisis más rigurosos para la mejor comprensión de los orígenes y distribución de estos insectos. Asimismo, se requieren más muestreos para continuar explorando a estas subfamilias en otros tipos de vegetación de Tabasco.

Una de las ventajas de trabajar con este programa en conjunto con las capas bioclimáticas, además del bajo costo y simplicidad, fue que a pesar de tener pocos registros de presencias, mostró un rendimiento aceptable para el modelado de nicho ecológico, con el cual, es posible indicar los sitios adecuados para la supervivencia de las poblaciones de Scolytinae y Platypodinae por medio de la identificación de sus requerimientos ambientales.

El impacto de Scolytinae y Platypodinae en ecosistemas tropicales de México es aún poco conocido, es por eso que estos estudios contribuyen al desarrollo de aspectos taxonómicos y biogeográficos de dichos organismos, sirviendo como antecedentes y con la ayuda de herramientas cada vez más efectivas a las futuras investigaciones encaminadas a incrementar el conocimiento entomológico en el monitoreo y control de coleópteros que atenten contra la productividad forestal del sureste del país, así como mantener en la mira aquellas especies de escarabajos con menores limitantes en su distribución y con hábitos generalistas, lo que los convierte en una posible amenaza cuando dichas poblaciones encuentren las condiciones adecuadas para tener un incremento en la densidad poblacional.

Lo anterior nos lleva a plantearnos nuevas interrogantes respecto a los posibles límites biogeográficos de estos insectos, sobre todo de aquellas especies que son de gran importancia económica en países vecinos y que podrían estar llevando a cabo procesos adaptativos en busca de nuevas fuentes de alimento; de modo que, por citar sólo algunos ejemplos nos preguntamos: ¿Hasta qué punto estos escarabajos poseen plasticidad para adaptarse a condiciones neotropicales y/o neárticas?, ¿Está habiendo un proceso de dispersión paulatino de especies de regiones cálidas a frías y viceversa? Y de ser así, ¿Cómo reaccionan estos insectos ante las perturbaciones y alteraciones en la composición del hábitat?, ¿Qué papel juegan las zonas de transición al momento de dicha adaptación?

La información generada en el presente trabajo pretende coadyuvar en la comprensión de la biocenosis de Scolytinae y Platypodinae en ecosistemas de la región sureste de México, brindando herramientas para la identificación de áreas de distribución potencial de plagas e incrementando el conocimiento de la diversidad, taxonomía y biogeografía de estas subfamilias.

10. REFERENCIAS

- Aguilera PM (1986) Evaluación de daños e identificación de plagas del maíz almacenado en mazorcas en San Luis Tahximay. México. pp. 190- 191.
- Alejandro-Montiel C, Galmiche-Tejada A, Domínguez-Domínguez M, Rincón-Ramírez JA (2010) Cambios en la cubierta forestal del área ecoturística de la reserva ecológica de agua selva, México. Trop Subtrop Agroecosyst 12: 605-617.
- Anderson RP, Lew D, Peterson AT (2003) Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. Ecol Model 162: 211–232.
- Anderson RP, Martínez-Meyer E (2004) Modeling species' geographic distributions for preliminary conservation assessments: an implementation with the spiny pocket mice (*Heteromys*) of Ecuador. Biol Conserv 116: 167-179.
- Arreola RR (2013) Distribución potencial de *Scolytus mundus* Wood y su comportamiento bajo escenarios de cambio climático en la Reserva de la Biósfera Mariposa Monarca. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 88p.
- Atkinson TH, Equihua MA (1985) Notes on biology and distribution of Mexican and Central American Scolytidae (Coleoptera). I. Hylesininae, Scolytinae except Cryphalini and Corthylini. Coleopts Bull 39: 227-238.
- Atkinson TH, Saucedo CE, Martínez-Fernández E, Burgos-Solorio A (1986) Coleopteros Scolytidae y Platypodidae asociados con las comunidades vegetales de clima templado y frío en el estado de Morelos, México. Acta Zool Mex 17: 1-58.
- Atkinson TH, Equihua MA (1986). Biology of bark and ambrosia beetles (Coleoptera: Scolytidae and Platypodidae) of a tropical rain forest in southeastern Mexico with an annotated checklist of species. Ann Entomol Soc Am 79: 414-423.
- Atkinson TH, Equihua MA (1988) Notas sobre la biología de Scolytidae y Platypodidae (Coleoptera) de México y Centroamérica. Folia Entomol Mex 76: 83-105.

- Atkinson TH (2000) Ambrosia beetles, *Platypus* spp. (Insecta: Coleoptera: Platypodidae). University of Florida. Inst Food Agric Sci 1: 1-7.
- Atkinson TH (2014) Bark and ambrosia beetles.
http://www.barkbeetles.info/mexico_chklist_expanded.php (Consultado en Febrero de 2014).
- Austin MP (2002) Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modeling. *Ecol Model* 157: 101–118.
- Axelius B (1991) Areas of distribution and areas of endemism. *Cladistics* 7: 197-199.
- Barragan VMR (2007) Análisis ecológico de la comunidad de anfibios y reptiles de Boca del Cerro, Tenosique, Tabasco, México. Tesis de Maestría. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. México. 86p.
- Baños JA (2011) Aspectos bioecológicos de *Xyleborus volvulus* (Coleoptera: Scolytinae), herramientas básicas para su manejo en los ecosistemas de Tabasco, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. México. 35p.
- Baños JA, Pérez-De la CM, Sánchez-Soto S, Capello-García S (2012) Fluctuación poblacional de *Xyleborus volvulus* (F.) (Coleoptera: Curculionidae), en localidades de Tabasco, México. *Acta Zool Mex* 28: 540-549.
- Beaver RA (1974) Biological studies of Brazilian Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera). The Tribe Xyleborini. *Z Angew Entomol* 80: 15-30.
- Bentz JB, Régnière J, Fetting JC, Hansen ME, Hayes LJ, Hicke AJ, Kelsey GR, Negrón FJ, Seybold JS (2010) Climate change and bark beetles of the Western United States and Canada: Direct and indirect effects. *Bioscience* 60: 602-613.
- Bright DE, Skidmore RE (1997) A Catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera). NRC Research Press. Supplement I. 368p.
- Bright DE, Stark RW (1973) The bark and ambrosia beetles of California. *Bull Calif Insect Surv* 16:1-169
- Borror DJ, Triplehorn CA, Johnson NF (2005) An introduction to the study of insects. 7th Ed. Philadelphia, Saunders College Publishing. 865p.

- Bustamante OF, Atkinson TH (1984) Biología del barrenador de las ramas del peral *Corthylus fuscus* Blandford (Coleoptera: Scolytidae), en el norte del Estado de Morelos. Folia Entomol Mex 60: 83-101.
- Burgos-Solorio A (2003) Platypodidae y Scolytidae (Coleoptera) de la Reserva de la Biósfera "Sierra de Huautla" Morelos, México. Tesis doctoral. Colegio de Postgraduados. México. 93p.
- Burgos-Solorio A, Equihua MA (2007) Platypodidae y Scolytidae (Coleoptera) de Jalisco, México. Dugesiana 14: 59-82.
- CABI (2014) Invasive Species Compendium. Disponible en <http://www.cabi.org/isc/?compid=5&dsid=57177&loadmodule=datasheet&page=481&site=144>. (Consultado en Marzo de 2014).
- Carnaval AC Moritz C (2008) Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. J Biogeogr 35: 1187-1201.
- Carvalho AG, Silva CAM, Wendt JGN (1998) Composição das espécies de coleobrocas em três macrohabitats florestais em Seropédica, RJ. In: Resumos de VIII jornada de da UFRRJ, Seropédica, Rio de Janeiro. 8: 141-142.
- CISEH (2010) <http://www.invasive.org/browse/subinfo.cfm?sub=12135>. (Consultado en Marzo de 2014).
- Chapela IH, Rehner SA, Schultz TR, Müller UG (1994) Evolutionary history of the symbiosis between fungus-growing ants and their fungi. Science 266: 1691-1694.
- Cibrián D, Méndez J, Campos R, Yates O, Flores J (1995) Insectos Forestales de México/Forest insects of Mexico. Universidad Autónoma Chapingo. México. 543p.
- Coronado-Padilla R, Márquez A (1972) Introducción a la entomología. Morfología y taxonomía de los insectos. Limusa. México. 282p.
- Cognato AI, Hulcr J, Dole SA, Jordal BH (2010) Phylogeny of haplo-diploid, fungus-growing ambrosia beetles (Curculionidae: Scolytinae: Xyleborini) inferred from molecular and morphological data. Zool Scr 40: 174-186.
- Coulson RN (1979) Population dynamics of bark beetles. Annu Rev Entomol 24: 417-47.

- Contreras-Medina R, Luna-Vega I, Ríos-Muñoz CA (2010) Distribución de *Taxus globosa* (Taxaceae) en México: Modelos ecológicos de nicho, efectos del cambio de uso de suelo y conservación. *Rev Chil Hist Nat* 3: 421-433.
- Craighead EC (1950) Insect enemies of Eastern forests.No. 657.Department of Agriculture.Washington, D.C: Miscellaneous publication. [Online version] 679p.
- Elith J (2002) Quantitative methods for modelling species habitat: comparative performance and an application to Australian plants. In: Phillips, S. J., & Dudik, M. 2008. Modelling species distribution with MAXENT: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecogeography* 31: 161-175.
- Elith J, Leathwick JR (2009) Species distribution models: Ecological explanations and prediction across space and time. *Ann Rev Ecol Syst* 40: 667-697.
- Equihua MA, Atkinson TH, Lott E (1984) Scolytidae y Platypodidae (Coleoptera) de la estación de Biología Chamela, Jalisco. *Agrociencia* 57: 179-193.
- Equihua MA, Atkinson TH (1986) Annotated checklist of bark and ambrosia beetles (Coleoptera: Scolytidae and Platypodidae) associated with a tropical deciduous forest at Chamela, Jalisco, Mexico. *Fla Entomol* 69: 619-635.
- Equihua MA, Atkinson TH (1987) Catálogo de Platypodidae (Coleoptera) de norte y Centroamérica. *Folia Entomol Mex* 72: 5-31.
- Equihua MA, Burgos-Solorio A (2002) Scolytidae. In: Llorente & Monrrone (eds). Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. CONABIO-IBUNAM., México, Vol. III. 690p.
- ESRI (1998) ArcView® Software 3.1. ESRI, Redlands, California.
- Estrada VA, Atkinson TH (1988) Scolytidae y Platypodidae (Coleoptera) de Escárcega, Campeche, México. Biogeografía, biología, importancia económica y una lista comentada de especies. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Ser Zool* 58: 199-220.
- Estrada PN, Pérez-De La Cruz M, Hernández MMA (2012) Fluctuación poblacional de *Corthylus* spp. (Coleoptera: Curculionidae) en Tabasco, México. *Bol Mus Entomol Univ Valle* 13: 16-24.

- Farrell BD, Sequeira AS, O'Meara BC, Normark BB, Chung JH, Jordal BH (2001) The evolution of agriculture in beetles (Curculionidae: Scolytinae and Platypodinae). *Evolution* 55: 2011-2027.
- Felicísimo AM (2011) Impactos, vulnerabilidad y adaptación al cambio climático de la biodiversidad española. Vol. I. Flora y vegetación. Oficina española de cambio climático, Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino. Madrid. 552p.
- Ferreira MC, Ferreira GWS (1989) *Platypus cylindrus* F. (Coleóptera, Platypodidae), Plaga de *Quercus suber* L. *Bol San Veg Plagas* 4: 301-306.
- Fisher RC, Thompson GH, Webb WE (1953) Ambrosia beetles forest and sawmill, their biology, economic importance and control. *For Abstr* 14: 381-389.
- Flehtmann CAH (1995) Scolytidae em reflorestamentos com pinheiros tropicais (Manual de pragas em florestas, 4). Piracicaba: IPEF. 201p.
- Francke-Grosmann H (1967) Hautdrüsen als Träger der Pilzsymbiose bei Ambrosiakäfern. *Z Morphol Ökol Tiere* 45: 275-308.
- Gómez PR (2011) Guía para la elaboración de mapas de distribución potencial. Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Universidad Veracruzana. [Versión en línea] 38p.
- Gaston KJ (1996) What is biodiversity? In: Gaston, K. J. (ed.) *Biodiversity: a biology of numbers and difference*. Blackwell Science. pp. 1-9.
- Gerónimo-Torres JC (2013) Diversidad de coleópteros Scolytinae y Platypodinae (Coleoptera: Curculionidae) asociados a manglares en Tabasco, México. Tesis de licenciatura. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. México. 32p.
- Goheen GJ, Hansen EM (1993) Effects of pathogens and bark beetles on forests. En: Schowalter, T.D. & Filip, G. M. (eds) *Beetle-Pathogen interactions in conifer forests*, Academic Press, London. pp. 175-196.
- Gómez-Valdéz L (1980) Problemas causados por plagas forestales en México. En: Primer Simposio Nacional. Parasitología forestal. Uruapan, Michoacán. SME. México. pp. 103-105.
- Graeme FBC (2006) Geographic information systems for geoscientists, modelling with GIS. Volume XIII. Pergamon. Oxford, Massachusetts. 398p.

- Graham SA (1956) Ecology of forest insects. *Annual Review of Entomology*. 1: 261-80.
- Guzmán ACC, Bello GJ (2006) Mamíferos de Boca del Cerro Tenosique, Tabasco, México. *Kuxulkab* 11: 75-84.
- Haack RA (2001) Intercepted Scolytidae (Coleoptera) at U.S. ports of entry: 1985-2000. *Integrated Pest Manag Rev* 6: 253-282.
- Haack RA, Rabaglia RJ (2013) Exotic bark and ambrosia beetles in the USA: potential and current invaders. *Pot Invasive Pests Agric Crops* 3: 48-74.
- Hans G (2006) Forest entomology in East Africa. Forest insects of Tanzania. University of Wisconsin. Springer. ISBN-13 978-1-4020-4655-3 (e-book). 385p.
- Hernández-May MA (2012) Diversidad y abundancia de coleópteros ambrosiales (Coleoptera: Scolytinae & Platypodinae) asociados a la reserva ecológica de la chontalpa y al jardín botánico José Narciso Rovirosa, en Tabasco, México. Tesis de licenciatura. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. México. 34p.
- Hulcr J, Cognato AI (2010a) New genera of palaeotropical Xyleborini (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) based on congruence between morphological and molecular characters. *Zootaxa* 2171: 1-33.
- Hulcr J, Cognato AI (2010b) Repeated evolution of crop theft in fungus-farming ambrosia beetles. *Evolution* 64: 3205-3212.
- Hulcr J, McCoy N (2013) Ambrosia Symbiosis. Laboratorio de entomología. <http://www.ambrosiasymbiosis.org/ambrosia-beetles/classification/>. (Consultado en Febrero de 2014).
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol* 25: 1965–1978.
- Horn A, Kerdelhue C, Lieuter F, Rossi JP (2012) Predicting the distribution of two bark beetles *Tomicus destruens* and *Tomicus piniperda* and the Mediterranean region. *Agric For Entomol* 14: 358-366.
- INEGI (2000) Cuaderno estadístico de Tenosique, Tabasco. Gobierno del Estado de Tabasco.
- INEGI (2001) Carta topográfica, Tenosique, Tabasco. E15D35. Esc. 1:50 000.

- INEGI (2013) Mapa digital de elevación Vol. V. <http://gaia.inegi.org.mx/mdm6/> (Consultado en Marzo de 2014).
- Iturre M, Darchuck E (1996) Registros de escolítidos relacionados al género *Eucalyptus* en Santiago del Estero. Instituto de control biológico, Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Nacional de Santiago del Estero. Argentina. Quebracho 4: 11-9.
- Jordal B, Normark BB, Farrell BD (2000) Evolutionary radiation of an inbreeding haplodiploid beetle lineage (Curculionidae: Scolytinae). Biol J Linn Soc 71: 483-499.
- Jordal BH, Beaver RA, Kirkendall RL (2001) Breaking taboos in the tropics: inbreeding promotes colonization by wood-boring beetles. Global Ecol Biogeogr 10: 354-358.
- Jordal B (2002) Elongation factor 1 α resolves the monophyly of the haplodiploid ambrosia beetles Xileborini (Coleoptera: Curculionidae). Insect Mol Biol 11: 453-465.
- Kinuura H (1995) Symbiotic fungi associated with ambrosia beetles. Jpn Agric Res Q 29: 57-63.
- Longoria QCA (2008) Distribución hipotética de especies de aves y mamíferos con categoría de riesgo en la NOM-059-SEMARNAT-2001 registradas en el estado de Durango. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional. Instituto Politécnico Nacional. México. 81p.
- Magaña AMA (2006) Catálogo de nombres vulgares y científicos de plantas de Tabasco. Segunda Edición. ISBN: 968574895. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Av. Universidad s/n, Zona de la Cultura, Centro. Villahermosa, Tabasco, México. 196p.
- Magurran EA (1989) Diversidad ecológica y su medición. Ed. Vedral. ISBN. 84-87456-00-6. Barcelona, España. 200p.
- Marques EN (1984) Scolytidae y Platypodidae em *Pinus taeda*. Dissertação de mestrado. Curso de Pós-Graduação em Engenharia Florestal. Universidade Federal de Paraná. Curitiba, Brasil. 65p.

- Martínez N (2010) Apuntes sobre modelación de nichos ecológicos. Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. [Versión electrónica]. 66p.
- Mejía H (1994) Scolytidae y Platypodidae (Coleoptera) de México. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. Texcoco. México. 179p.
- Mercado JE (2010) Bark Beetle Genera of the United States. Colorado State University. Center for Plant Health Science and Technology, and USDA-FS Rocky Mountain Research Station. <http://itp.lucidcentral.org/id/wbb/bbgna> (Consultado en 2014)
- Morales RJA (1979) Insectos que habitan en el principal árbol de sombra cacao: El moté (*Eirtrina* spp.) en la región de chontalpa, Tabasco, México. Tesis profesional. Universidad Autónoma de Nuev León. Monterrey, Nuevo León, México. 55p.
- Morales RJA (1982) Relación ecológica y grado de sensibilidad de los escarabajos ambrosiales (Coleoptera: Scolytidae) del agrosistema cacao. Tesis de maestría. Colegio Superior de Agricultura Tropical. H. Cárdenas, Tabasco, México. 100p.
- Morales N, Zanuncio C, Pratisoli D, Fabres S (2000) Fluctuación poblacional de Scolytidae (Coleoptera) en zonas reforestadas con *Eucalyptus grandis* (Myrtaceae) en Minas Gerais, Brasil. Rev Biol Trop 48: 101-107.
- Moreno CE (2001) Métodos para medir la biodiversidad. M&T. ORCYT/UNESCO/SEA (Ed). Primera edición. Vol. 1. ISBN. 8492249528. Zaragoza, España. 83p.
- Morón MA, Terrón RA (1988) Entomología práctica. Una guía para el estudio de los insectos con importancia agropecuaria, médica, forestal y ecológica de México. Instituto de Ecología. Publicación 22. ISBN-968-7213-08-6. México. 504p.
- Morrone JJ (2009) Evolutionary biogeography: an interrogative approach with case studies [Versión electrónica]. New York: Columbia University Press. 301p.
- Mueller UG, Rehner SA, Schultz TD (1998) The evolution of agriculture ants. Science 281: 2034-2038.

- Noguera-Martínez FA, Atkinson TH (1990) Biogeography and biology of bark and ambrosia beetles (Coleoptera: Scolytidae and Platypodidae) in a mesic montane forest in Mexico with an annotated checklist of species. *Ann Entomol Soc Am* 83: 453-466.
- Oberprieler RG, Marvaldi AE, Anderson RS (2007) Weevils, weevils, weevils everywhere. *Zootaxa*. 1668: 491-520.
- O'Brien CW, Wibmer GJ (1982) Annotated checklist of the weevils (Curculionidae *Sensu lato*) of North America, Central America, and the West Indies (Coleoptera: Curculionoidea). *Mem Am Entomol Inst* 34: 1-382.
- Ordóñez-Reséndiz MM, Muñoz-Vélez R, Gama-Rojas F (2008) Curculiónidos (Coleópteros). *In* Catálogo taxonómico de especies de México. Capital natural de México. Vol. I. Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO. México, D.F. CD 1.
- Paine TD, Raffa KF, Harrington TC (1997) Interactions among scolytid bark beetles, their associated fungi, and live host conifers. *Annu Rev Entomol* 42: 179-206.
- Pérez-De La Cruz M, Sánchez-Soto S, Ortiz-García CF, Zapata-Mata R, De La Cruz-Pérez A (2007) Diversidad de insectos capturados por arañas tejedoras (Arachnida: Araneae) en el agroecosistema cacao en Tabasco, México. *Neotrop Entomol* 36: 90-101.
- Pérez-De La Cruz M, Equihua-Martínez A, Romero-Nápoles J, Sánchez-Soto S, García-López E (2009) Diversidad, fluctuación poblacional y plantas huésped de escolitinos (Coleoptera: Curculionidae) asociados con el agroecosistema cacao en Tabasco, México. *Rev Mex Biodivers* 80: 779-791.
- Pérez-De La Cruz M, Valdéz CJM, Romero NJ, Equihua MA, Sánchez-Soto S, De La Cruz-Pérez A (2011) Fluctuación poblacional, plantas huéspedes, distribución y clave para la identificación de Platypodinae (Coleoptera: Curculionidae) asociados al agroecosistema cacao en Tabasco, México. *Acta Zool Mex* 27: 129-143.
- Peterson AT, Klusa DA (2003) New disributional modelling approaches for gap analysis. *Anim Conserv* 6: 47-54.

- Peterson AT, Scachetti-Pereira R, Hargrove W (2004) Potential geographic distribution of *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae) in North America. *Am Midl Nat* 151: 170-178.
- Peterson AT, Soberón J (2012) Species distribution modelling and ecological niche modelling: Getting the concepts right. *Nat Conserv* 10: 102-107.
- Phillips SR, Anderson RP, Schapire RE (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol Model* 190: 231-259.
- Pliscoff P, Fuentes-Castillo T (2011) Modelación de la distribución de especies y ecosistemas en el tiempo y en el espacio: una revisión de las nuevas herramientas y enfoques disponibles. *Rev Geogr Norte Gd* 48: 61-79.
- Raffa KF, Aukema BH, Bentz BJ, Carroll AL, Hicke JA, Turner MG, Romme WH (2008) Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: the dynamics of bark beetles eruptions. *Bioscience* 58: 501-517.
- Rangel MR (2011) Contribuciones bioecológicas de *Xyleborus ferrugineus* (Fabricius 1801) y *X. affinis* Eichhoff 1868 (Coleoptera: Curculionidae) en ecosistemas de Tabasco, México. Tesis de licenciatura. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Tabasco, México. 37p.
- Rangel MR, Pérez-De la Cruz M, Sánchez-Soto S, Capello S (2012) Fluctuación poblacional de *Xyleborus ferrugineus* y *X. affinis* (Coleoptera: Curculionidae) en ecosistemas de Tabasco, México. *Rev Biol Trop* 60: 1577-1588.
- Reyna-Robles R (1969) Studies of the dispersion of insect populations. Ph. D. Thesis. Imperial College of Science and Technology. University of London.
- Resh VH, Cardé RT (2009) Encyclopedia of insects. Second Ed. Elsevier. ISBN: 978-0-12-374144-8. Oxford, UK. 1132p.
- Romero NJ, Anaya RS, Equihua MA, Mejía GH (1997) Lista de Scolytidae y Platypodidae de México (Insecta: Coleoptera). *Acta Zool Mex* 70: 35-53.
- Rosique-De la Cruz YC (2012) Distribución de *Alouatta* ante escenarios de cambio climático en el estado de Tabasco. Tesis de licenciatura. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. México. 62p.
- Rudinsky L (1962) Ecology of Scolytidae. *Annu Rev Entomol* 7:327-348.

- Ruíz-Álvarez O, Arteaga-Ramírez R, Vázquez-Peña MA, Ontiveros CRE, López-López R (2012) Balance hídrico y clasificación climática del estado de Tabasco, México. Univ Cienc 28: 1-14.
- Sánchez-Cordero V, Peterson AT, Escalante-Pliego P (2001) El modelado de la distribución de especies y la conservación de la diversidad biológica. En: Hernández, H. M. A., García-Aldrete, N., Álvarez, F. & Ulloa, M. Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad. Ediciones Científicas Universitarias, Fondo de Cultura Económica, Academia Mexicana de Ciencias, A. C., Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México. pp. 359-379.
- Schedl KE (1959) Scolytidae and Platypodidae Afrikas. Rev Entomol Moc 2: 357-442.
- Schedl, K. E. 1972. Monographie der Familie Platypodidae (Coleoptera).Vol. I. ISBN-13: 9789061932550. Junk. The Hague. 322p.
- Schröder B (2008) Challenges of species distribution modelling below ground. J Plant Nutr Soil Sci 171: 325-337.
- Seoane J, Bustamante J (2001) Modelos predictivos de la distribución de especies: una revisión de sus limitaciones. Ecología 15: 9-21.
- Shore TL, McLean JA, Zanzucio JC (1987) Reproduction and survival of the ambrosia beetle *Trypodendron lineatum* (Oliv.) (Coleoptera: Scolytidae). In: Douglas-fir and Western Hemlock logs. Can Entomol 109: 131-139.
- Soberón J, Nakamura M (2009) Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. Proc Natl Acad Sci 17: 19644-19650.
- Soto A, Orengo L, Estrella A (2002) Estudio de poblaciones de insectos escolítidos (Coleóptera: Scolytidae) en las masas de *Pinus halepensis* Miller del parque Natural del Montgó (Alicante). Bol Sanid Veg Plagas 28: 445-456.
- Southwood TRE (1978) Ecological methods with particular reference to the study of insect populations. Methuen, London. 391p.
- Stark RW (1982) Generalized ecology and life cycle of bark beetles, The Bark Beetles, Fuels, and Fire Bibliography. University of Texas Press, Austin. Texas. U.S.A. 45p.

- Thompson WR (1939) On natural control. *Parasitology* 21: 269-281.
- Ungerer MJ, Ayres MP, Lombardero MJ (1999) Climate and the northern distribution limits of *Dendroctonus frontalis* Zimmermann (Coleoptera: Scolytidae). *J Biogeogr* 26: 1133–1145.
- Vera GJ, Manuel PV, López CJ, Reyna-Robles R (2002) Ecología de poblaciones de insectos. Colegio de Posgraduados. 2^{da} Ed. ISBN-968-839-369. Carretera México-Texcoco Km 36.5, Montecillo, 56230, Estado de México, México. 137p.
- Villaseñor JL, Téllez-Valdés O (2004) Distribución potencial de las especies del género *Jefea* (Asteraceae) en México. *An Inst Biol Ser Bot* 75: 205-220.
- Walker K (2010) Pest and Diseases Image Library. www.forestryimages.org. (Consultado en Enero de 2014).
- Wang X, Huang W, Jiang L, Xiang X (2009) Predicting potential distribution of chestnut phylloxera (Hemiptera: Phylloxeridae) based on GARP and Maxent ecological niche models. *J Appl Entomol* 134: 45-54.
- Wood SL (1973) On the taxonomic status of Platypodidae and Scolytidae (Coleoptera) *Great Basin Nat* 33: 77-90.
- Wood SL (1982) The bark and ambrosia beetles of North and Central America (Coleoptera: Scolytidae), a taxonomic monograph. *Great Basin Nat* 6: 1-1327.
- Wood SL (1985) Aspectos taxonómicos de Scolytidae. Memoria de los Simposios Nacionales de Parasitología Forestal II. SME. INIF-SARH. México. pp. 170-174.
- Wood SL, Bright DE (1992a) A catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera), Part 2. Taxonomic Index. *Great Basin Nat* 13: 1-833.
- Wood SL, Bright DE (1992b) A catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera), Part 2. Taxonomic Index. *Great Basin Nat* 13: 835-1553.
- Wood SL (1993) Revision of the genera of Platypodidae (Coleoptera). *Great Basin Nat* 53: 259-281.
- Wood SL (2007) Bark and ambrosia beetles of South America (Coleoptera, Scolytidae). Stephen L. and Elizabeth G. Wood Endowment Fund, Monte L. Bean Life Science Museum Brigham Young University Provo, Utah. U.S.A. 900p.

- Zanuncio JC (1981) Biology of *Gnathotrichus sulcatus* (Le Conte 1868) (Col.: Scolytidae) with special emphasis on host colonization and brood production. Canada. University of British Columbia. U.S.A. 118p.
- Zavaleta BP (2013) Diversidad de Scolytinae y Platypodinae (Coleoptera: Curculionidae) asociados a selvas de Tabasco. Tesis de licenciatura. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. México. 38p.