



# UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

---

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA  
ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA  
LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

**Relación entre la temperatura y la abundancia de *Thanatophilus truncatus* y *T. graniger* (Coleoptera: Silphidae) a lo largo de un gradiente altitudinal en el estado de Hidalgo**

**TESIS QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE  
LICENCIADO EN BIOLOGÍA PRESENTA:  
MARIANNA SÁNCHEZ LOREDO**

**DIRECTOR DE TESIS:  
DR. IGNACIO ESTEBAN CASTELLANOS STUREMARK**

MINERAL DE LA REFORMA, HIDALGO

2009



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO  
INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA  
ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA  
COORDINACIÓN DE LA LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

M. EN C. JULIO CÉSAR LEINES MEDÉCIGO  
DIRECTOR DE CONTROL ESCOLAR, UAEH

PRESENTE

Por este conducto le comunico que el Jurado asignado al pasante de Licenciatura en Biología Marianna Sánchez Loredó quien presenta el trabajo recepcional de tesis titulado "Relación entre la temperatura y la abundancia de *Thanatophilus truncatus* y *T. graniger* (Coleoptera:Silphidae) a lo largo de un gradiente altitudinal en el estado de Hidalgo.," después de revisarlo en reunión de sinodales ha decidido autorizar la impresión del mismo, hechas las correcciones que fueron acordadas.

A continuación se anotan las firmas de conformidad de los integrantes del Jurado:

PRESIDENTE:

Dr. Numa Pompilio Pavón Hernández

PRIMER  
VOCAL:

Dr. Ignacio Esteban Castellanos Sturemark

SEGUNDO  
VOCAL:

Dra. Maritza López Herrera

TERCER  
VOCAL:

Dra. Iriana Leticia Zuria Jordan

SECRETARIO: Dr. Juan Márquez Luna

PRIMER  
SUPLENTE:

Dra. Norma Leticia Manriquez Morán

SEGUNDO  
SUPLENTE:

M. en C. Julieta Asiaín Álvarez

Sin otro particular, reitero a usted la seguridad de mi atenta consideración.

ATENTAMENTE  
"AMOR, ORDEN Y PROGRESO"  
Mineral de la Reforma, Hidalgo a 06 de noviembre de 2009.

Biol. Ulises Iturbe Acosta  
Coordinador Adjunto de la Licenciatura en Biología



---

---

*Dedico este logro a mis padres y hermano, por enseñarme que hay que seguir con firmeza el camino que uno ha elegido, y que en la lucha es donde se encuentra la fortaleza para poder llegar a donde siempre se ha querido. A Aytberk por enseñarme que no existen límites cuando se trata de lograr lo que uno desea y que todo lo que se desea en la vida ya existe solo está esperando a que uno lo tome. Gracias por su apoyo y amor incondicional. Los amo.*

---

---

## AGRADECIMIENTOS

---

### **Expreso mi gratitud:**

Al Dr. Ignacio Castellanos Sturemark por creer en mi y brindarme la oportunidad de trabajar con el, por su disposición, apoyo y confianza para la realización de este proyecto.

A mi comité evaluador; Dra. Iriana Zuria Jordan, Dra. Maritza López Herrera, Dra. Norma Leticia Manríquez Morán, M. en C. Julieta Asiaín Álvarez, Dr. Juan Márquez Luna y Dr. Numa Pompilio Pavón Hernández, por sus consejos y observaciones realizadas a este escrito.

A la Dr. Claudia Ballesteros Barrera y al Dr. Osvaldo Téllez Valdés, por proporcionar los datos climáticos de los sitios de muestreo.

A mis compañeros del laboratorio que siempre estuvieron dispuestos a colaborar en la realización de esta tesis.

A Yazmin por su apoyo incondicional y gratos momentos, pero sobre todo por su amistad.

A Karen por enseñarme que aun existe la amistad incondicional, y que en los momentos de adversidad siempre hay un amigo a tu lado que esta dispuesto a darte la fuerza necesaria para seguir adelante. Gracias por tu amistad.

Se agradece el apoyo otorgado por el CONACYT (Apoyo para Investigadores Nacionales para el Fortalecimiento de Actividades de Tutoría y Asesoría de Estudiantes de Nivel de Licenciatura), mediante el Proyecto “Importancia de la resistencia a la desecación y temperatura ambiental en la distribución de *Thanatophilus truncatus* y *T. graniger* (Coleoptera: Silphidae)”, al FOMIX-CONACyT, mediante el proyecto “Diversidad Biológica del Estado de Hidalgo”, claves 43761 y 95828 (segunda fase), al Programa de Mejoramiento del Profesorado (PROMEP), Secretaría de Educación Pública, México a

través del proyecto PROMEP/103.5/06/0774 intitulado “Implicaciones de la alteración de hábitats sobre interacciones entre carábidos y sus presas: análisis comparativo entre hábitats no manejados y sistemas agrícolas en el estado de Hidalgo”. También se agradece el apoyo brindado por las siguientes personas e instituciones que permitieron coleccionar las dos especies de *Thanatophilus* para realizar este trabajo: el señor Roberto Campuzano (Rancho Santa Elena, Municipio de Huasca de Ocampo), el personal de la Reserva de la Biosfera, Barranca de Metztitlán (Municipios de Metztitlán y Atotonilco el Grande), el personal del Parque Nacional El Chico (Municipio de Mineral del Chico) y la Presidencia Municipal de Singuilucan, Hidalgo (Municipio de Singuilucan).

## RESUMEN

---

La temperatura ambiental y la disponibilidad de agua son dos de las variables abióticas más importantes que influyen en la distribución de los insectos terrestres. En este trabajo se determinó cómo varía la abundancia de dos especies de escarabajos carroñeros, *Thanatophilus truncatus* y *T. graniger* (Silphidae), a lo largo de un gradiente altitudinal en el estado de Hidalgo, México, y se analizó si su abundancia está relacionada con la temperatura ambiental y el grado de aridez a lo largo del gradiente. También se analizó si su abundancia a lo largo del gradiente está relacionada con su resistencia a la desecación y temperatura ambiental. Se encontró que la abundancia de las dos especies de sílfidos varió a lo largo del gradiente altitudinal, la abundancia anual de *T. graniger* estuvo relacionada positivamente con la altitud, mientras que la abundancia anual de *T. truncatus* estuvo relacionada de forma negativa con la altitud. La abundancia de *T. graniger* estuvo relacionada de forma negativa con la temperatura media anual y el grado de aridez, mientras que la abundancia de *T. truncatus* estuvo relacionada positivamente con la temperatura media anual y el grado de aridez. Se encontró que *T. truncatus*, la especie que se encuentra predominantemente en elevaciones bajas (ambientes cálidos y áridos) es más tolerante a las altas temperaturas que *T. graniger*, cuya distribución está restringida a elevaciones altas (ambientes fríos y menos áridos). También se encontró que *T. truncatus* posee una tasa de pérdida de agua menos acelerada que *T. graniger*. Los resultados de este trabajo sugieren que la distribución de las dos especies de insectos a lo largo del gradiente altitudinal está relacionada con su tolerancia a la desecación y a la temperatura ambiental.

## ÍNDICE

---

RESUMEN	Pag.
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. ANTECEDENTES.....	3
2.1 Biología y distribución de sílfidos.....	3
2.2 Mecanismos de control de la temperatura corporal en insectos.....	8
2.3 Mecanismos de control de la cantidad de agua corporal en insectos...	10
2.4 Variación en la abundancia y composición de especies de insectos a lo largo de gradientes altitudinales.....	12
3. OBJETIVOS.....	15
4. MATERIAL Y MÉTODOS.....	17
4.1 Área de estudio.....	17
4.2 Abundancia de <i>Thanatophilus graniger</i> y <i>T. truncatus</i> a lo largo del gradiente altitudinal.....	19
4.3 Temperatura media anual y precipitación anual a lo largo del gradiente altitudinal.....	19
4.4 Relación entre la abundancia de <i>Thanatophilus graniger</i> y <i>T. truncatus</i> con la temperatura media anual a lo largo del gradiente altitudinal.....	20
4.5 Colecta de organismos para las pruebas fisiológicas.....	21
4.6 Tolerancia a la desecación de <i>Thanatophilus graniger</i> y <i>T. truncatus</i> ...	23

4.7 Límites críticos de temperatura inferior y superior de <i>Thanatophilus graniger</i> y <i>T. truncatus</i> .....	24
4.8 Determinación de la preferencia de temperatura para el inicio del vuelo.....	26
5. RESULTADOS.....	28
5.1 Abundancia de <i>Thanatophilus graniger</i> y <i>T. truncatus</i> a lo largo del gradiente altitudinal .....	28
5.2 Relación entre la altitud y la temperatura y precipitación.....	29
5.3 Relación entre la abundancia de <i>Thanatophilus graniger</i> y <i>T. truncatus</i> con la temperatura y laprecipitación.....	31
5.4 Tolerancia a la desecación de <i>Thanatophilus graniger</i> y <i>T. truncatus</i>	34
5.5 Límites críticos de temperatura inferior y superior de <i>Thanatophilus graniger</i> y <i>T. truncatus</i> .....	35
5.6 Preferencia de temperatura para iniciar el vuelo.....	36
6. DISCUSIÓN.....	37
7. CONCLUSIONES.....	42
8. LITERATURA CITADA.....	43



## 1. INTRODUCCIÓN

---

La altitud es una variable que frecuentemente ha sido relacionada con cambios en la composición y abundancia de las especies de insectos (Lobo y Halffter 2000, Smith *et al.* 2000, Hodkinson 2005), sin embargo en un gran número de estos trabajos no se ha intentado determinar cuáles son los mecanismos involucrados. Los cambios se deben, en parte, a la respuesta de los organismos a la variación de temperatura y humedad que se dan a lo largo del gradiente, ya que estas dos variables cambian con la altitud (Hodkinson 2005). Aunque los insectos tienen la capacidad de tolerar la falta de agua y las temperaturas extremas a través de diversos mecanismos, su abundancia puede verse reducida en ambientes en los cuales estas variables afectan de manera negativa su crecimiento, sus periodos de actividad o su sobrevivencia (Chown y Nicolson 2004). La manera en cómo los insectos seleccionan su hábitat también puede estar ligada a la temperatura y humedad, por lo que pueden ser factores determinantes en su distribución y abundancia (Huey 1991).

El presente estudio tuvo como objetivo determinar cómo varía la abundancia de dos especies de escarabajos carroñeros, *Thanatophilus truncatus* Say y *T. graniger* Chevrolat, a lo largo de un gradiente altitudinal en el estado de Hidalgo, México, analizando el posible papel que juegan la temperatura ambiental y la precipitación. Particularmente, se pretendió determinar si la abundancia de las dos especies de sílfidos a lo largo del gradiente está relacionada con su tolerancia a la

dsecación, a temperaturas bajas y altas, y a su preferencia por la temperatura para el inicio del vuelo.

## 2. ANTECEDENTES

---

### 2.1. Biología y distribución de sílfidos

La familia Silphidae está formada por un grupo de coleópteros constituido mundialmente por alrededor de 190 especies pertenecientes a 12 géneros, incluidas en las subfamilias Silphinae y Nicrophorinae (Lawrence y Newton 1982). La subfamilia Silphinae a nivel mundial está representada por 109 especies pertenecientes a 12 géneros, mientras que la subfamilia Nicrophorinae agrupa a tres géneros y 80 especies, de los cuales 43 especies y 8 géneros son conocidos para el continente Americano (Lawrence y Newton 1982; Navarrete-Heredia y Fierros-López 2000). En Latinoamérica se encuentran 22 especies y 4 géneros registrados, de los cuales 11 especies y 4 géneros se distribuyen en México (Delgado y Gómez-Anaya 2003). En México la subfamilia Silphinae está representada por cinco especies: *Heterosilpha ramosa*, *Thanatophilus truncatus*, *T. graniger*, *T. lapponicus*, *Oxelytrum discicolle* y es posible que también lleguen a encontrarse tres especies más: *Nicrodes surinamensis*, *Heterosilpha aenescens* y *Oiceoptoma rugulosum* (Peck y Anderson 1985). La subfamilia Nicrophorinae en México está representada por seis especies del género *Nicrophorus*: *N. marginatus*, *N. guttula*, *N. mexicanus*, *N. nigrita*, *N. quadrinaculatus* y *N. olidus* (Peck y Anderson 1985). En el estado de Hidalgo se encuentran presentes 6 especies de sílfidos, *T. truncatus*, *T. graniger*, *O. discicolle*, *N. mexicanus*, *N. marginatus*, *N. olidus* (Navarrete-Heredia 2001).

Los sílfidos poseen hábitos necrófagos en estado adulto y larvario, aunque existen algunas especies que son depredadoras, ya que en ocasiones pueden alimentarse de otros insectos asociados a la carroña, principalmente de larvas de dípteros. Los sílfidos, al igual que las especies de escarabajos coprófagos, son importantes dentro de los ecosistemas ya que reciclan los nutrientes y remueven sustratos que son sitios potenciales para el desarrollo de muchos insectos nocivos (Peck y Anderson 1985). Los adultos consumen cadáveres de vertebrados llegando a ellos en las etapas primarias o medias de descomposición.

La explotación del recurso alimentario para fines reproductivos muestra dos claras tendencias para cada una de las dos subfamilias de Silphidae. Los adultos de la subfamilia Silphinae explotan preferentemente cadáveres grandes, llegando a ellos en las etapas primarias o medias de descomposición. La hembra ovípara en el suelo alrededor de la carroña. En cambio, los adultos de las especies de la subfamilia Nicrophorinae generalmente utilizan cadáveres pequeños para la reproducción, y entierran los cadáveres en el suelo o debajo de la hojarasca, una vez enterrado el cadáver, éste es utilizado para la alimentación de la prole (Scott 1998, Navarrete-Heredia y Fierros-López 2000).

Los coleópteros pertenecientes a la familia Silphidae son bien conocidos desde el punto de vista taxonómico; sin embargo, en cuanto a su distribución a nivel nacional existen diferentes regiones del país que por su dificultad de acceso o carencia de muestreo se tiene un conocimiento inadecuado, o nulo. De las tres especies de *Thanatophilus*, *T. truncatus* se encuentra representada desde el suroeste de Estados Unidos en donde se le encuentra en ambientes áridos y abiertos, hasta el

centro de México. Para *T. lapponicus* se tienen registros únicamente de Baja California, mientras que para *T. graniger* y *T. truncatus* (Fig. 3) se tienen registros para diferentes estados de México (Peck y Anderson 1985; Navarrete-Heredia y Fierros-López 2000) (Cuadro 1).

*Thanatophilus graniger* posee élitros negros que no están truncados abruptamente, con tres carinas y tubérculos en los espacios intercostales (Figs. 3 A, B y C), mientras que *Thanatophilus truncatus* posee élitros negros truncados abruptamente, sin carinas (Figs. D y E) (Peck y Anderson 1985 y Navarrete-Heredia y Núñez-Yépez 2007).



Figura 3. A) Vista dorsal de *Thanatophilus graniger*, B) Pronoto y cabeza de *Thanatophilus graniger*, C) Élitros de *Thanatophilus graniger*, D) Vista dorsal de *Thanatophilus truncatus*, E) Élitros de *Thanatophilus truncatus*. Las figuras B, C y E fueron tomadas de Navarrete-Heredia y Núñez-Yépez (2007).

En cuanto a sus preferencias de hábitat, se tienen especies con cierta afinidad por condiciones particulares, por ejemplo *N. mexicanus* y *T. graniger*, son especies con una gran preferencia por zonas montañosas, mientras que *N. olidus* y *O. discicolle* por ambientes tropicales y subtropicales (Navarrete–Heredia y Fierros López 2000)

Algunos autores como Arellano (1998) y Delgado y Gómez-Anaya (2003) sugieren que la altitud es uno de los factores más importantes que influyen en la distribución de las especies de sílfidos. Con relación a *T. graniger* y *T. truncatus*, los trabajos publicados (Cuadro 1) sugieren que su distribución y abundancia están relacionados con los cambios altitudinales, climáticos y/o de vegetación que se dan a lo largo de un gradiente altitudinal. Por ejemplo, *T. graniger* ha sido recolectado en altitudes hasta de 3,600 m, pero nunca por debajo de los 1,770 m, mientras que *T. truncatus* ha sido recolectado en altitudes de 1,250 m, pero nunca por arriba de los 2,650 m (Cuadro 1).

Cuadro 1. Distribución altitudinal de *Thanatophilus graniger* y *T. truncatus* en México. El objetivo de los estudios marcados con un \* era el de la recolecta de diferentes especies de escarabajos carroñeros.

Especie	Altitud (m) y localidad de recolecta	Comentario	Referencia
<i>T. graniger</i>	3,000 (Sayula, Jalisco)	No se reporta si el estudio fue hecho en un gradiente, ni el tipo de vegetación	Peck y Anderson (1985)
	3,750 (Cerro Potosí, Nuevo León)	No se reporta si el estudio fue hecho en un gradiente, ni el tipo de vegetación	Peck y Anderson (1985)
	1,770, 1,800, 2,000, 2,400, 2,800 y 3,300 (Sistema Volcánico Transversal, Estado de Veracruz)	Recolecta en un gradiente entre 1,100 y 3,700 m. <i>T. graniger</i> tiene preferencia por bosques de pino secos La mayor abundancia se presentó > 2,000 y < 3,300 m, no se recolectó por arriba de 3,300 ni por debajo de 1,770	Arellano (1998)*
	3,600 (Nevado de Toluca, México)	El estudio no fue realizado en gradiente, recolectado en bosque de <i>Pinus hartwegii</i> en el Nevado de Toluca, México	Cejudo-Espinosa y Deloya (2005)*
<i>T. truncatus</i>	2,250 y 2,650 (Sierra de Santa Rosa, Guanajuato)	Gradiente entre 2,200 y 2,650 m. Ejemplares recolectados en 2,250 en matorral denso y en 2,650 m en encinar seco perturbado. No se recolectó en encinar húmedo ni en encinar seco conservado en 2,250 m.	Delgado y Gómez-Anaya (2003)*
	1,400 (Zimapán, Hidalgo).	No se reporta si el estudio fue hecho en un gradiente, ni el tipo de vegetación	Navarrete-Heredia (2001)*
	1,433 (Municipio de Mascota, Jalisco)	El estudio no fue realizado en un gradiente, los insectos fueron recolectados en un Bosque de pino-encino. También se muestrearon insectos a 1441 m en bosque mesófilo de montaña en el mismo municipio pero no se recolectaron ejemplares	Quiroz-Rocha <i>et al.</i> (2008)*
	1,540 (Sierra de Nanchititla, Estado de México)	El estudio no fue realizado en un gradiente, los insectos fueron recolectados en un Bosque tropical caducifolio	Méndez-Castellanos (2002)*
	1,250 (Taxco, Guerrero)	El estudio no fue realizado en un gradiente, los insectos fueron recolectados en un Bosque tropical	Reyes-Cabrera (2001)*

## 2.2 Mecanismos de control de la temperatura corporal en insectos

La tasa a la que muchos procesos biológicos ocurren en los insectos depende de su temperatura corporal, la cual a su vez depende en gran medida de la temperatura ambiental. Estos procesos incluyen el crecimiento, la formación de huevos, los periodos de actividad, la alimentación y la sobrevivencia (Huey y Kingsolver 1989, Lee 1991, Chown y Nicolson 2004). Los insectos, al igual que muchos animales ectotérmicos, poseen diferentes mecanismos que les permiten mantener su temperatura corporal dentro de ciertos límites funcionales. Estos mecanismos incluyen una diversidad de comportamientos, estructuras morfológicas y procesos fisiológicos (Chown y Nicolson 2004). Por ejemplo, muchos insectos regulan su temperatura corporal desplazándose a zonas con mayor radiación solar cuando la temperatura del aire es baja, o a zonas sombreadas, cuando la temperatura del aire es alta (Chown y Nicolson 2004). Por ejemplo, algunas especies de orugas como *Malacosoma americanum* (Lasiocampidae) se desplazan a lo largo del día entre sitios con y sin sombra para mantener su temperatura corporal entre 26 y 33 °C y de esta manera maximizar su tasa metabólica (Casey y Knapp 1987).

La temperatura a la cual el calor o el frío ocasionan daño o muerte a los insectos varía a través del tiempo y el espacio, y los mecanismos mediante los cuales los insectos pueden tolerar las temperaturas elevadas y bajas son variados y dependen en gran medida de su historia evolutiva (Chown y Nicolson 2004). De forma general, la temperatura corporal de los insectos generalmente no puede exceder de los 53°C sin que éstos mueran. El daño que ocasiona una elevada temperatura corporal generalmente resulta de la alteración de la función de las



membranas celulares, de alteraciones en el pH intracelular, de la desnaturalización de las proteínas y el DNA, y la capacidad que tienen los insectos para evitar el daño depende de diversos mecanismos fisiológicos y bioquímicos (Chown y Nicolson 2004).

Las especies de insectos que habitan climas cálidos generalmente son más resistentes a las temperaturas altas que aquellas especies que habitan climas más fríos (Danks 2007). En algunos casos se ha reportado que tales diferencias se deben a la expresión (inducida por el calor) de cierto tipo de proteínas capaces de reducir el daño de otras proteínas que pudiera ser causado por temperaturas elevadas (Chown y Nicolson 2004). También se ha visto que la termotolerancia de los insectos puede depender de la presencia de proteínas (producto de diferentes alelos) con estructuras particulares que les permiten tolerar temperaturas más elevadas antes de desnaturalizarse (Chown y Nicolson 2004).

La resistencia al frío o la tolerancia al frío se refiere a la capacidad de un organismo para sobrevivir a la exposición a bajas temperaturas. La clasificación de las estrategias de resistencia fisiológica al frío de los insectos esencialmente gira en torno a la forma de evitar el congelamiento de los fluidos corporales en los espacios extracelulares (las temperaturas de cristalización por congelamiento o “super cooling point” (SCP) representan los límites letales de temperatura de los insectos) (Lee 1991). La capacidad de los insectos para resistir el frío también puede depender de diversas características morfológicas como la presencia de sedas y la coloración corporal (Danks 2007).

El tamaño corporal es otro factor que influye de forma importante en la regulación de la temperatura corporal de los insectos (May 1976, Heinrich y Heinrich 1983), debido a que el tamaño corporal (superficie del área y volumen corporal) determina la cantidad de calor que puede ser almacenado o perdido por convección. Algunos estudios han mostrado que en ambientes fríos es más común encontrar insectos de mayor tamaño (Sears y Angilletta 2004). En insectos pequeños la temperatura corporal es por lo general más parecida a la temperatura ambiente, debido a que el flujo de calor aumenta conforme el tamaño disminuye (Stone y Willmer 1989).

### **2.3 Mecanismos de control de la cantidad de agua corporal en insectos**

Debido a su tamaño pequeño y área de superficie reducida, los insectos terrestres enfrentan problemas enormes para mantener su balance de agua corporal (Hadley 1994). Los insectos pueden perder porciones substanciales del contenido de agua a través de dos rutas, la transpiración y la excreción (Flemister 1964). La transpiración se refiere a la pérdida de agua a través de la cutícula y la respiración, la excreción incluye la pérdida de agua ocasionada por la excreción y por conductas excretorias como aquellas en la que se secretan fluidos defensivos (Chown y Nicolson 2004).

Los insectos pueden controlar la pérdida de agua corporal a través de su comportamiento, morfología y fisiología (Chown y Nicolson 2004). Por ejemplo algunos insectos evitan la pérdida de agua desplazándose a sitios con mayor humedad (Danks 2007). Una de las formas más comunes en la que los insectos

pueden evitar la pérdida corporal de agua es mediante la presencia de lípidos epicuticulares (Edney 1977, Hadley 1989, 1994). Particularmente, la permeabilidad de la cutícula depende de las características estructurales de los lípidos cuticulares. En algunos casos se ha visto que la permeabilidad incrementa con la longitud de las cadenas de hidrocarburos, pero decrece a medida que aumenta el número de cadenas de metilos no saturados (Gibbs 1998). También se ha visto que los insectos pueden reducir la pérdida de agua a través de la modificación de sus espiráculos. Por ejemplo, algunas especies de insectos tienen los espiráculos más embebidos dentro de la cutícula, lo cual les permite reducir la pérdida de agua, mientras que otras poseen la capacidad de cerrar sus espiráculos en temporadas de baja humedad (Danks 2007). Por último, los insectos también pueden evitar la pérdida de agua a través de una disminución de su metabolismo (Danks 2007). Por ejemplo, se ha visto que la pérdida de agua a través de los espiráculos disminuye en insectos que se encuentran en estado de diapausa (Danks 2007). Los insectos también son capaces de tolerar la pérdida de cierto porcentaje de agua, aunque este es un mecanismo que generalmente funciona solamente en el corto plazo (Danks 2007).

La tasa de pérdida de agua corporal de los insectos a través de la cutícula incrementa con la temperatura, ya que la temperatura ocasiona un cambio en la organización molecular de la barrera de lípidos de la superficie cuticular (Chown y Nicolson 2004). Por ejemplo, en una especie de sílfido (*Nicrophorus marginatus*) se encontró que tanto la mortalidad causada por la falta de agua como la velocidad a la que ésta se pierde aumentan considerablemente con la temperatura (Bedick *et al.* 2006). Debido a lo anterior, es importante considerar la combinación de la

temperatura ambiental y la humedad para entender su efecto sobre los insectos (Chown y Nicolson 2004).

#### **2.4 Variación en la abundancia y composición de especies de insectos a lo largo de gradientes altitudinales**

El patrón de abundancia de las especies a lo largo de un gradiente altitudinal se encuentra relacionado con diversos factores tales como la respuesta a los cambios del clima, la calidad y cantidad de alimento, la presión de los enemigos naturales y la competencia interespecífica (Lawton *et al.* 1987). En los sistemas montañosos la temperatura ambiental generalmente decrece con respecto a un incremento en la altitud entre 5.5 y 6.5 °C por cada 1000 m de ascenso (Anslow y Shawn 2002), y la precipitación tiende generalmente a aumentar con la altitud a lo largo de los gradientes altitudinales, aunque este incremento puede variar según la topografía y orientación de la montaña (Egger y Hoinka 1992). Por lo tanto, las especies de insectos que se encuentran distribuidas a lo largo de gradientes altitudinales, experimentan diferencias en cuanto a estas dos variables ambientales (Hodkinson 2005). Sin embargo, las especies de insectos también experimentan otros cambios significativos en cuanto a condiciones abióticas, tales como la cantidad de radiación solar y la cantidad de oxígeno en el aire, y dichos parámetros, incluyendo la temperatura y humedad, usualmente interactúan entre sí contribuyendo así a generar ambientes con ciertas características que pueden afectar tanto la reproducción como la sobrevivencia de los insectos (Hodkinson 2005).

Los cambios en los insectos que se dan con la altitud incluyen variaciones en el tamaño de sus poblaciones, tamaño corporal, la morfología e incluso las historias de vida (Smith *et al.* 2000). La abundancia de los insectos a lo largo de un gradiente altitudinal puede reflejar su tolerancia fisiológica ante las variables climáticas a lo largo de éste (Kingsolver 1983). Por ejemplo, se ha visto que las especies de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae) que viven en las partes altas de un gradiente altitudinal son más tolerantes a las temperaturas frías que aquellas que habitan en las partes bajas (las especies de las partes altas tienen puntos de congelación más bajos) (Gaston y Chown 1999). También se ha visto que ciertas especies de mariposas del género *Colias* (Pieridae) presentan una menor abundancia en las zonas altas de un gradiente altitudinal debido a que su producción de huevos y capacidad de vuelo se ven disminuidas por las bajas temperaturas (Kingsolver 1983). Con respecto a la capacidad para resistir a la desecación, se ha reportado que las especies de insectos de zonas áridas tienden a tener una mayor tolerancia a la desecación que aquellas de zonas húmedas (Chown y Nicolson 2004). Por ejemplo, algunas especies de escarabajos de la familia Curculionidae de zonas áridas pierden menos rápido el agua que las especies de zonas más húmedas, aunque los dos grupos de especies toleran la misma pérdida de agua (Chown 1993).

También se ha visto que el cambio en la abundancia de algunas especies de insectos se encuentra relacionado con la disponibilidad de recursos y/o la susceptibilidad a la depredación a lo largo del gradiente (Merril *et al.* 2008). Por ejemplo, la abundancia de la mariposa *Coleophora alticolella* a lo largo de un

gradiente altitudinal se encuentra correlacionada de manera negativa con el porcentaje de parasitismo que sufre a lo largo de éste (Randall 1982).

### 3. OBJETIVOS

---

#### **Objetivo General**

Determinar cómo varía la abundancia de dos especies de escarabajos carroñeros, *Thanatophilus truncatus* y *T. graniger*, a lo largo de un gradiente altitudinal en el estado de Hidalgo, México, analizando el posible papel que juegan la temperatura ambiental y la precipitación.

#### **Objetivos Específicos**

- Establecer cómo varía la abundancia de *Thanatophilus truncatus* y *T. graniger* a lo largo del gradiente altitudinal.
- Determinar cuál es la relación entre la altitud, la temperatura media anual y la precipitación anual a lo largo del gradiente altitudinal.
- Determinar cuál es la relación entre la abundancia de *Thanatophilus truncatus* y *T. graniger* y la temperatura media anual, y la precipitación anual a lo largo del gradiente altitudinal.
- Determinar si *Thanatophilus truncatus* y *T. graniger* difieren en su tolerancia a la desecación.
- Determinar si *Thanatophilus truncatus* y *T. graniger* difieren en sus límites críticos de temperatura inferior y superior
- Determinar si *Thanatophilus truncatus* y *T. graniger* difieren en su preferencia de temperatura para iniciar el vuelo.

## **Hipótesis**

- La especie que presente una mayor abundancia en sitios más fríos y húmedos tendrá una mayor tolerancia a las temperaturas bajas, menor tolerancia a las temperaturas elevadas y a la desecación, y una preferencia por temperaturas más bajas para iniciar el vuelo que la especie con una mayor abundancia en sitios más cálidos y secos.



## 4. MATERIAL Y MÉTODOS

### 4.1 Área de estudio

La recolecta de organismos a lo largo del gradiente altitudinal se realizó en catorce sitios de muestreo entre los 1,581 y 2,886 m en el estado de Hidalgo, México (Cuadro 2). La vegetación correspondiente a las altitudes de 1,584 y 1,762 m es de matorral xerófilo, la vegetación de las altitudes 2,062, 2,318 y 2,485 m es de bosque de pino-encino, mientras que en las altitudes de 2,746 y 2,875 m predomina el bosque de oyamel (INEGI 1992).

Cuadro 2. Ubicación de los sitios de muestreo.

Municipio	Sitios de muestreo	Coordenadas Geográficas	Altitud (m.s.n.m)
Mineral del Chico	A	20°11' 0.463" N, 98° 43' 2.212" O	2,886
	B	20°11' 51.797" N, 98° 42' 20.633" O	2,857
Mineral del Monte	C	20° 9' 24.412" N, 98° 41' 36.195" O	2,748
	D	20° 9' 7.908" N, 98° 41' 49.145" O	2,444
Singuilucan	E	20° 2' 32.565" N, 98° 30' 16.520" O	2,489
	F	20° 2' 42.939" N, 98° 29' 52.081" O	2,476
Huasca de Ocampo	G	20° 7' 57.383" N, 98° 31' 20.182" O	2,350
	H	20° 8' 38.864" N, 98° 30' 34.003" O	2300
	I	20°11' 54.449" N, 98° 33' 13.168" O	2,080
	J	20°11' 54.319" N, 98° 33' 13.238" O	2,044
Atotonilco el Grande	K	20° 24' 57.275" N, 98° 41' 17.003" O	1,764
	L	20° 24' 52.6302" N, 98° 41' 21.187" O	1,762
Metztitlan	M	20° 26' 45.679" N, 98° 40' 28.122" O	1,587
	N	20° 26' 38.432" N, 98° 40' 27.447" O	1,581

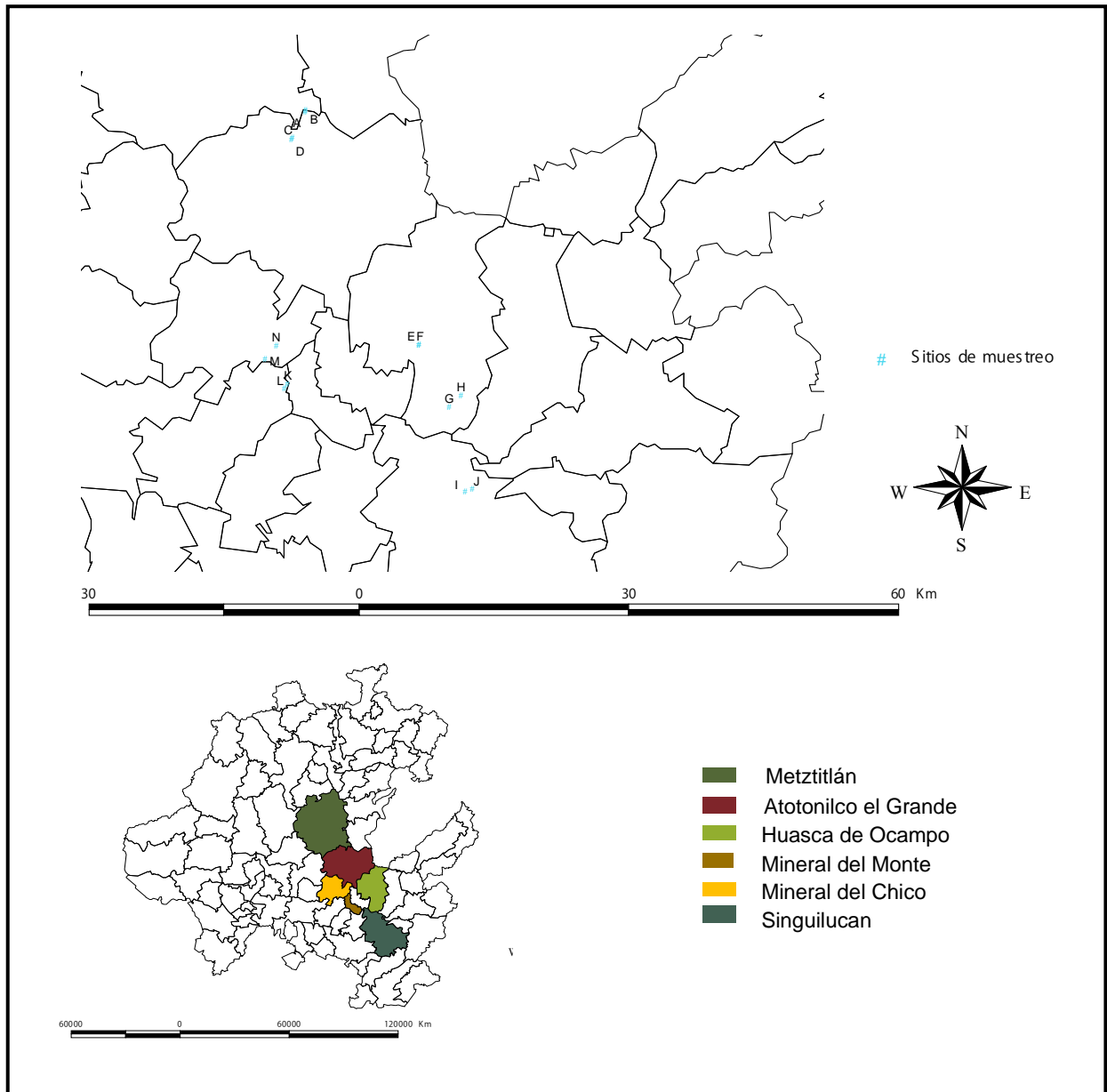


Figura 2. Localización y ubicación geográfica de los sitios de recolecta de *Thanatophilus graniger* y *T. truncatus*. Las letras representan los sitios de muestreo en el Cuadro 2.

#### **4.2 Abundancia de *Thanatophilus graniger* y *T. truncatus* a lo largo del gradiente altitudinal**

En cada una de los catorce sitios se recolectaron individuos de las dos especies de sílfidos. En cada uno de los sitios se colocó cada mes, durante un año (julio del 2007 a agosto del 2008), dos necrotrampas cebadas con calamar. Las dos necrotrampas se colocaron aproximadamente 5 m una de la otra y permanecieron activas durante 10 días de cada mes. Para determinar si existe alguna relación entre la abundancia de *T. graniger* y *T. truncatus* y la altitud se realizó un análisis de regresión lineal. Como variable dependiente se utilizó el promedio del número de individuos recolectados por especie y por trampa en cada uno de los 14 sitios a lo largo del año de muestreo y como variable independiente, la altitud.

#### **4.3 Temperatura media anual y precipitación anual a lo largo del gradiente altitudinal**

Para determinar cuál es la temperatura media anual y la precipitación anual a lo largo del gradiente altitudinal, se realizaron regresiones lineales entre cada una de las dos variables abióticas (variables dependientes) y la altitud (variable independiente). También se realizó una regresión lineal entre el inverso del cociente de la precipitación anual (en mm) y la temperatura media anual (en ° C) (variable dependiente) y la altitud (variable independiente). Este cociente es conocido como Índice de Lang y ha sido utilizado, al igual que su inverso, como una medida del grado de aridez con potencial para explicar la distribución y abundancia de algunas especies de insectos, incluyendo coleópteros (Lobo *et al.* 2006; Hernández-

Cumplido 2009). Los análisis de regresión y la verificación de sus supuestos se realizaron con el paquete estadístico Sigma Stat versión 3.5. En aquellos casos en los que no se cumplieron los supuestos del análisis, los datos se transformaron con raíz cuadrada.

La temperatura media anual y la precipitación anual para cada uno de los 14 sitios fueron obtenidas a través de la extrapolación de datos. La extrapolación es calculada utilizando información entre los años 1950 y 2000, y es de una resolución de 90 m (Téllez-Valdés y Ballesteros-Barrera, en preparación).

#### **4.4 Relación entre la abundancia de *Thanatophilus graniger* y *T. truncatus* con la temperatura media anual y la precipitación anual a lo largo del gradiente altitudinal**

Para determinar si existe alguna relación entre la abundancia de las dos especies de sílfidos y la temperatura y precipitación a lo largo del gradiente se realizaron análisis de regresión lineal. Como variable dependiente se utilizó el promedio del número de individuos recolectados por trampa en cada uno de los catorce sitios a lo largo del año de muestreo y como variables independientes, las dos variables abióticas y el inverso del Índice de Lang. Los análisis de regresión y la verificación de sus supuestos se realizaron con el paquete estadístico Sigma Stat versión 3.5. En aquellos casos en los que no se cumplieron los supuestos del análisis, los datos se transformaron con raíz cuadrada.

#### **4.5 Recolecta de organismos para las pruebas fisiológicas**

Para las pruebas fisiológicas (tolerancia a la desecación, determinación de los límites críticos de temperatura superior e inferior y preferencia por la temperatura para el inicio del vuelo) se utilizaron individuos capturados vivos utilizando necrotrampas cebadas con calamar en el fondo (Fig. 4). Los individuos utilizados en estas pruebas fueron recolectados en el Rancho Santa Elena (municipio de Huasca de Ocampo, Hidalgo), debido a que en este lugar están presentes las dos especies de sílfidos, se localizan dos de los sitios muestreados a lo largo del gradiente altitudinal (2,318 y 2,485 m) y el ambiente al que están expuestas las dos especies es similar. La número de individuos capturados vivos no fue el mismo para las dos especies de sílfidos.

Los organismos vivos fueron colocados en recipientes de 1 litro con una toalla de papel húmeda para evitar su deshidratación durante su traslado al laboratorio. Una vez en el laboratorio, los individuos fueron utilizados para realizar las pruebas fisiológicas que se describen a continuación. Todas las pruebas fisiológicas se realizaron en el laboratorio durante las primeras 12 horas después de que los escarabajos fueron recolectados en el campo, debido a que los insectos tienen una elevada capacidad de aclimatación (Chown y Nicolson 2004).



Figura 4. Necrotrampas utilizadas para la captura de organismos vivos.

#### **4.6 Tolerancia a la desecación de *Thanatophilus graniger* y *T. truncatus***

Para medir la tolerancia a la desecación de las dos especies de sílfidos se midió a) su resistencia a la pérdida de agua corporal a través de la transpiración y excreción (i.e., la pérdida de agua a través de la cutícula, la respiración, excreción y aquella ocasionada por conductas excretorias) y b) el tiempo que transcurre hasta su muerte bajo condiciones mínimas de humedad relativa (menor a 5% de humedad relativa).

Para realizar estas mediciones, se colocaron escarabajos de *T. graniger* (n = 10) y *T. truncatus* (n=7) de manera individual en recipientes de 1 litro a los cuales se les adicionó sílica gel (Modelo Tipo III, Sigma –Aldrich) como agente desecante con el cual se consiguió una humedad relativa menor a 5 %. Para evitar el contacto directo de los organismos con el agente desecante, se colocó una malla como aislante entre la sílica gel y los escarabajos. Los recipientes fueron colocados dentro de un desecador (Modelo Dry Keeper, Sanplatec Corp) el cual se introdujo dentro de una incubadora (Modelo I36LLVLC8, Percival) a una temperatura de 26°C, temperatura a la cual son activas las especies en el campo (Hernández-Hernández 2006). Dentro de cada uno de los recipientes de un litro se colocó un sensor de humedad y temperatura (Modelo S-THA-M006, Hobo Onset Computer Corporation) para registrar la temperatura y humedad a lo largo del tiempo en que se realizaron los ensayos. Los escarabajos fueron revisados para determinar si estaban muertos o vivos y pesados cada dos horas, durante un periodo de 12 horas, y posteriormente se revisaron cada hora. Para obtener el peso de los individuos se

utilizó una balanza analítica (Modelo ZSA80, Scientech). Mediante la pérdida de peso, se obtuvo la pérdida de agua corporal (Bedick *et al.* 2006).

Se comparó el porcentaje de pérdida de agua que toleran las dos especies antes de morir y el tiempo que transcurre hasta su muerte utilizando una prueba de t de Student con la finalidad de establecer si existen diferencias significativas entre ambas especies. Los análisis estadísticos y la verificación de sus supuestos se realizaron con el paquete estadístico Sigma Stat versión. 3.5. Se reportan promedio  $\pm 1$  error estándar a lo largo del manuscrito.

#### **4.7. Límites críticos de temperatura inferior y superior de *Thanatophilus graniger* y *T. truncatus***

Para determinar el límite inferior de temperatura de las dos especies de sílfidos se midió su punto de congelación utilizando diferentes individuos (*T. graniger*, n = 28 y *T. truncatus*, n=14). Los insectos fueron colocados dentro de un recipiente de plástico de un litro de manera individual. En uno de los élitros de cada uno de los insectos se pegó un termopar con una aguja hipodérmica (Modelo MT-29/1, Physitemp) (Fig. 5) el cual fue conectado a un datalogger (Modelo OM-CP-QUADTEMP, Omega) con el fin de registrar el cambio en la temperatura corporal dentro de un congelador de  $-21$  °C y registrar el punto de congelación por medio de la reacción exotérmica que resulta inmediatamente posterior al punto de congelación (Chown y Nicolson, 2004). El punto de congelación es la temperatura a la cual el agua corporal se congela espontáneamente y ocurre posterior a la reacción exotérmica causada por la liberación del calor latente de la cristalización (Lee



1991). Se comparó el punto de congelación de las dos especies utilizando una prueba de t de Student con la finalidad de establecer si existen diferencias significativas entre ambas especies. Los análisis estadísticos y la verificación de sus supuestos se realizaron con el paquete estadístico Sigma Stat versión. 3.5.



Figura 5. A) Aguja hipodérmica pegada a uno de los élitros de *Thanatophilus graniger* y B) termopar.

Para determinar el límite superior letal de temperatura de las dos especies de sílfidos (*T. graniger* (n= 26)) y (*T. truncatus* (n=9)) se utilizó una lámpara de luz infrarroja de 250 watts (Modelo Theratherm, Osram) y dos termopares (uno pegado al tórax para registrar la temperatura corporal del insecto y el otro como control para registrar la temperatura ambiental). Se fijó la luz infrarroja a la misma distancia entre el foco y el insecto (32 cm) para controlar que la tasa de calentamiento fuera menor a 1 °C por segundo (McCrean y Hearth 1971). Las dos temperaturas

(corporal y ambiental) se registraron con un datalogger (Modelo OM-CP-QUADTEMP, Omega) y se registró el tiempo y temperatura a los que se produjo el choque térmico (cuando se paraliza el individuo) (Addo-Bediako *et al.* 2000). Se reportan promedios  $\pm 1$  error estándar a lo largo del manuscrito.

#### **4.8 Determinación de la preferencia de temperatura para el inicio del vuelo**

Para determinar la preferencia de temperatura para iniciar el vuelo de las dos especies de silfidos, se colocaron individuos de las dos especies (*T. graniger*, n=26 y *T. truncatus*, n=9) en un recipiente de vidrio de 58cm x 58cm y 12cm, con piso de unicel, el cual fue introducido dentro de una incubadora (Modelo I36LLVLC8, PERCIVAL) a una temperatura ambiental de 23 °C. En el centro, encima de la caja se colocó un foco de luz infrarroja de 250 watts a una distancia de 17.5 cm como fuente de calor para generar un gradiente de temperatura de 18°C a 45°C en el piso de la caja (Fig. 6). Los individuos fueron monitoreados constantemente con la finalidad de registrar la temperatura que seleccionaban dentro del gradiente para el inicio del vuelo. Se reportan promedios  $\pm 1$  error estándar a lo largo del manuscrito.



Figura 6. Método para determinar la preferencia de temperatura para el inicio de vuelo. La línea amarilla representa el gradiente de temperatura entre 18°C y 40°C en el centro (círculo verde).

## 5. RESULTADOS

---

### 5.1 Abundancia de *Thanatophilus graniger* y *T. truncatus* a lo largo del gradiente altitudinal

Se encontró que la abundancia de las dos especies de sílfidos varió a lo largo del gradiente altitudinal. La abundancia anual de *T. graniger* estuvo relacionada positivamente con la altitud (abundancia =  $0.0025 \text{ altitud} - 4.32$ ,  $F_{1,13} = 30.63$ ,  $R^2 = 0.71$ ,  $P < 0.001$ ) (Fig. 7), mientras que la abundancia anual de *T. truncatus* estuvo relacionada de forma negativa con la altitud ( $\sqrt{\text{abundancia}} = -0.0033 \text{ altitud} + 9.30$ ,  $F_{1,13} = 81.39$ ,  $R^2 = 0.87$ ,  $P < 0.001$ ) (Fig. 8). Los datos de abundancia para *T. truncatus* se normalizaron utilizando la raíz cuadrada.

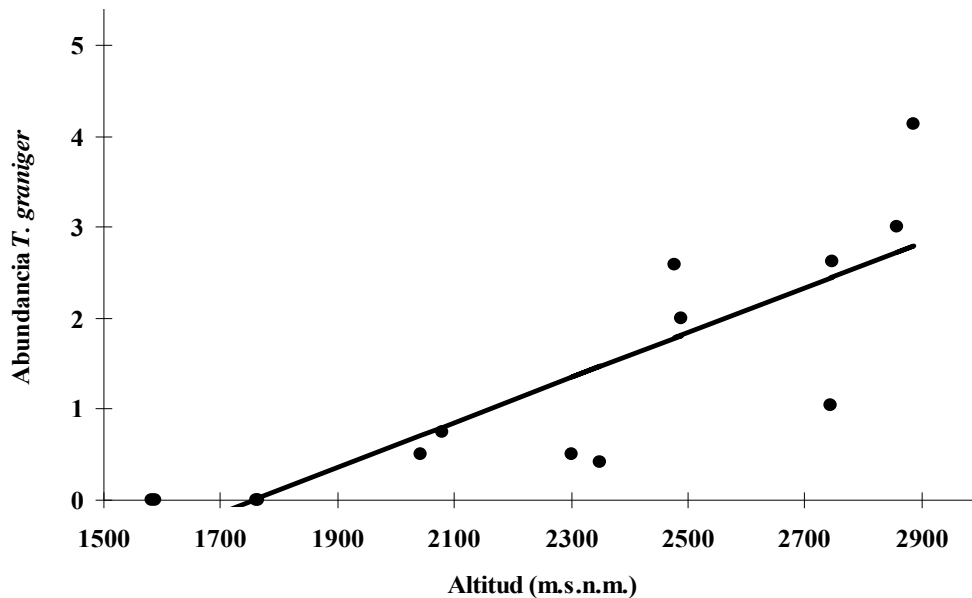


Figura 7. Relación entre la altitud y la abundancia anual de *Thanatophilus graniger*.

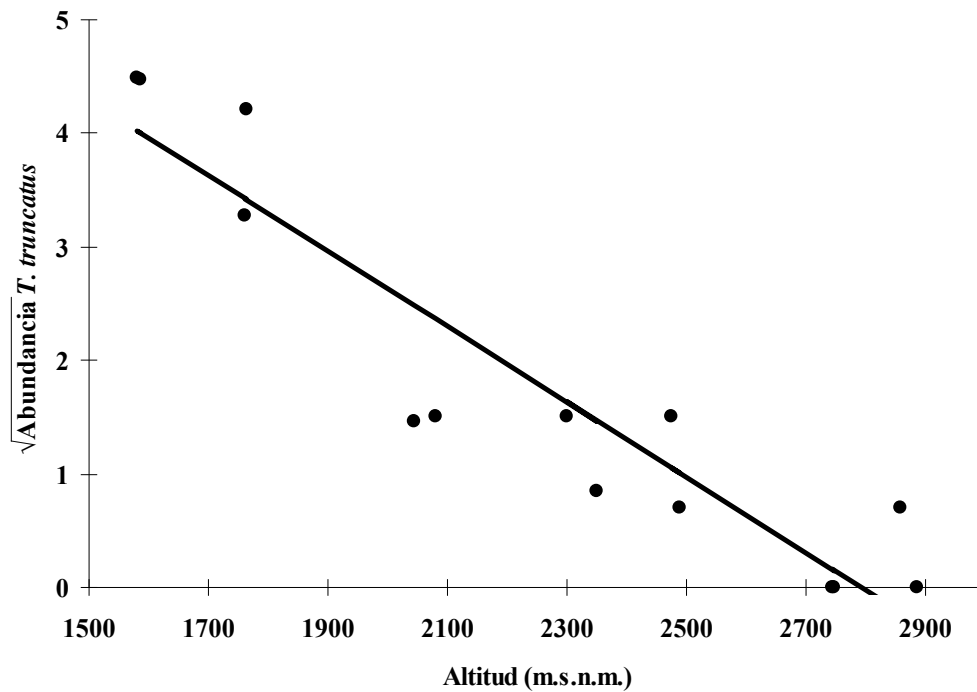


Figura 8. Relación entre la altitud y la abundancia anual de *Thanatophilus truncatus*.

## 5.2 Relación entre la altitud y la temperatura y la precipitación

Se encontró una relación negativa y significativa entre la altitud y la temperatura media anual ( $\text{temperatura\_media\_anual} = -0.0034 \text{ altitud} + 21.45$ ,  $F_{1,13} = 1171.08$ ,  $R^2 = 0.99$   $P < 0.001$ ) (Fig. 9). No se encontró una relación significativa entre la precipitación anual y la altitud ( $F_{1,13} = 4.62$ ,  $R^2 = 0.27$   $P = 0.053$ ). Se encontró que la altitud y el inverso del Índice de Lang están relacionados negativamente ( $\text{inverso\_Índice\_de\_Lang} = -0.00000788 \text{ altitud} + 0.04$ ,  $F_{1,13} = 26.78$ ,  $R^2 = 0.69$   $P < 0.001$ ) (Fig. 10).

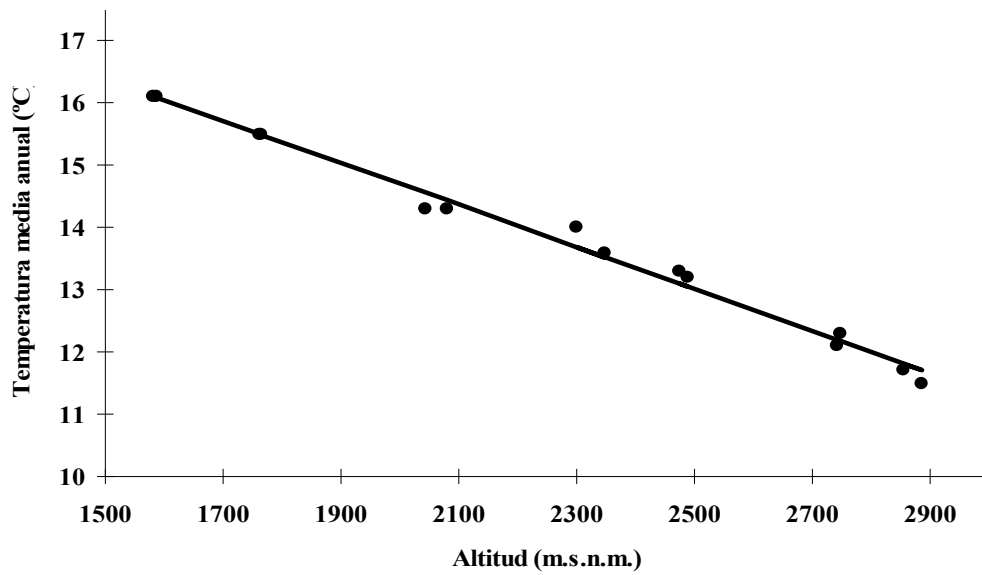


Figura 9. Relación entre la altitud y la temperatura media anual.

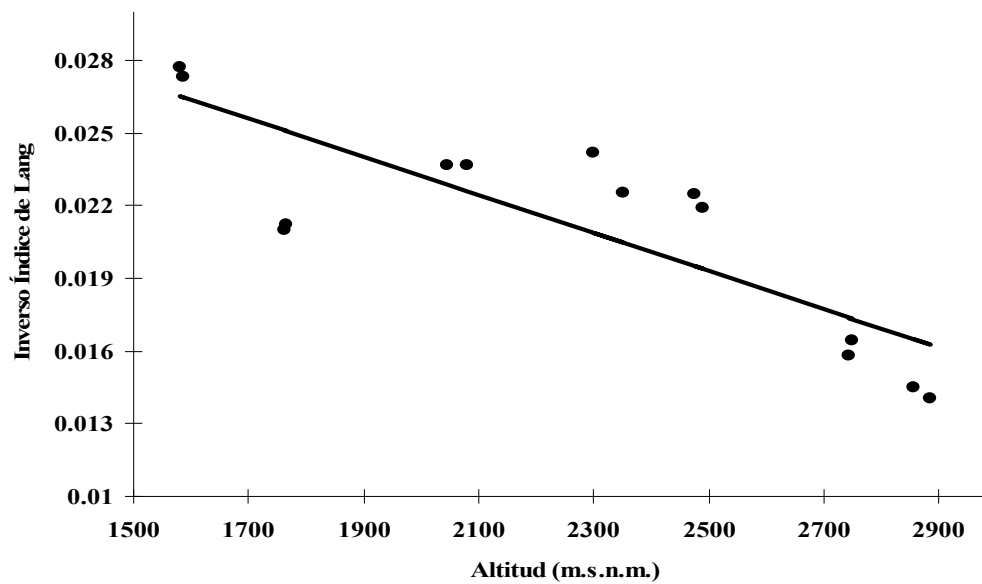


Figura 10. Relación entre la altitud y el inverso del Índice de Lang.

### 5.3 Relación entre la abundancia de *Thanatophilus graniger* y *T. truncatus* y la temperatura y precipitación

Se encontró una relación negativa y significativa entre la abundancia de *T. graniger* y la temperatura media anual (abundancia =  $-0.7330 \text{ temperatura\_media\_anual} + 11.38$ ,  $F_{1,13} = 32.00$ ,  $R^2 = 0.72$ ,  $P < 0.001$ ) (Fig. 11). No se encontró una relación significativa entre la precipitación anual y la abundancia de *T. graniger* ( $F_{1,13} = 4.63$ ,  $R^2 = 0.27$ ,  $P = 0.052$ ). Se encontró que la abundancia de *T. graniger* y el inverso del Índice de Lang están relacionados negativamente ( $\sqrt{\text{abundancia}} = -115.413 \text{ inverso\_Índice\_de\_Lang} + 3.33$ ,  $F_{1,13} = 12.36$ ,  $R^2 = 0.5$ ,  $P = 0.004$ ) (Fig. 12).

Se encontró una relación positiva y significativa entre la abundancia de *T. truncatus* y la temperatura media anual ( $\sqrt{\text{abundancia}} = 0.981 \text{ temperatura\_media\_anual} - 11.795$ ,  $F_{1,13} = 31.15$ ,  $R^2 = 0.87$ ,  $P < 0.001$ ) (Fig. 13). No se encontró una relación significativa entre la precipitación anual y la abundancia de *T. truncatus* ( $F_{1,13} = 1.75$ ,  $R^2 = 0.27$ ,  $P = 0.211$ ). Se encontró que la abundancia de *T. truncatus* y el inverso del Índice de Lang están relacionados positivamente ( $\sqrt{\text{abundancia}} = 265.686 \text{ inverso\_Índice\_de\_Lang} - 3.86$ ,  $F_{1,13} = 11.97$ ,  $R^2 = 0.49$ ,  $P = 0.005$ ) (Fig. 14).

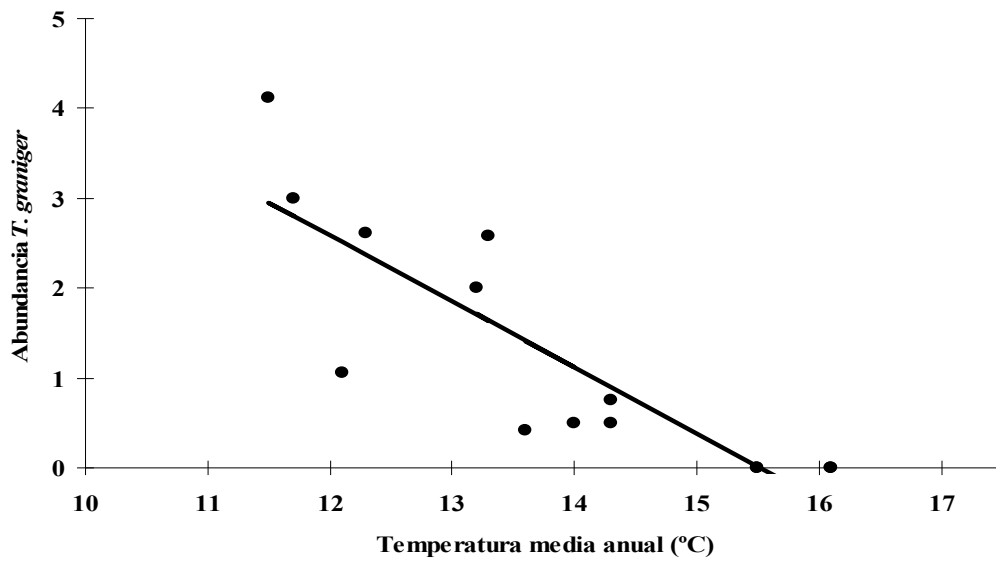


Figura 11. Relación entre la temperatura media anual y la abundancia anual de *Thanatophilus graniger*.

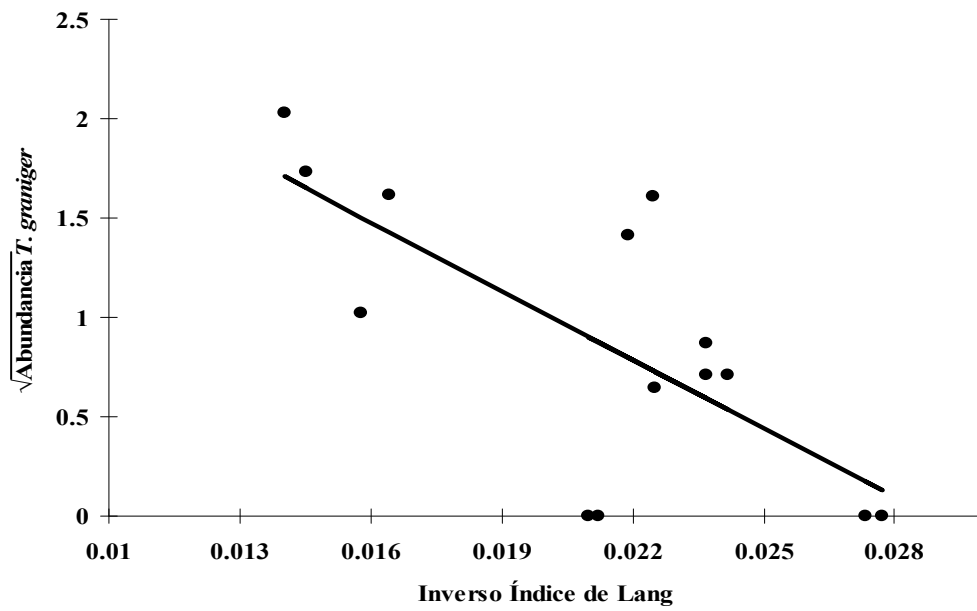


Figura 12. Relación entre el inverso del Índice de Lang y la abundancia anual de *Thanatophilus graniger*.



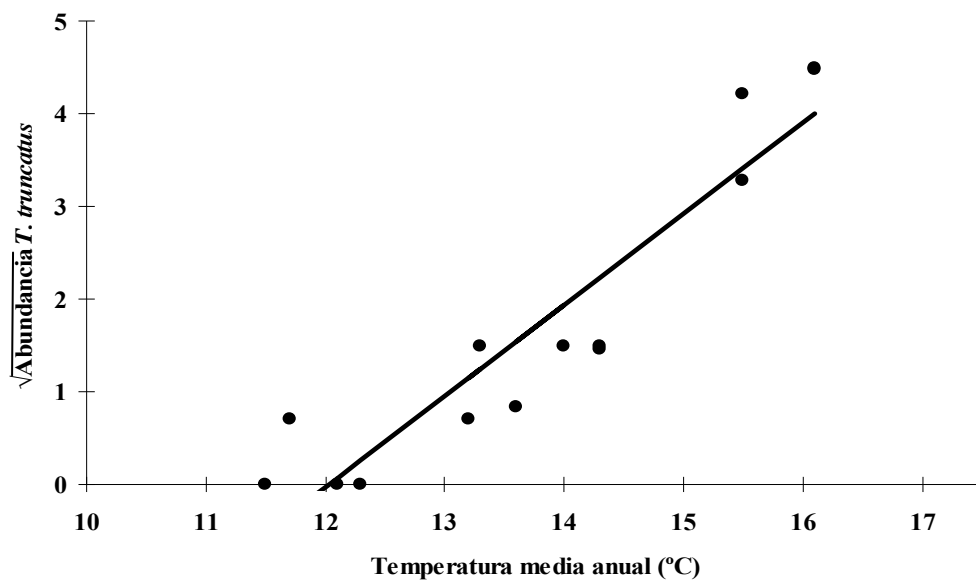


Figura 13. Relación entre la temperatura media anual y la abundancia anual de *Thanatophilus truncatus*.

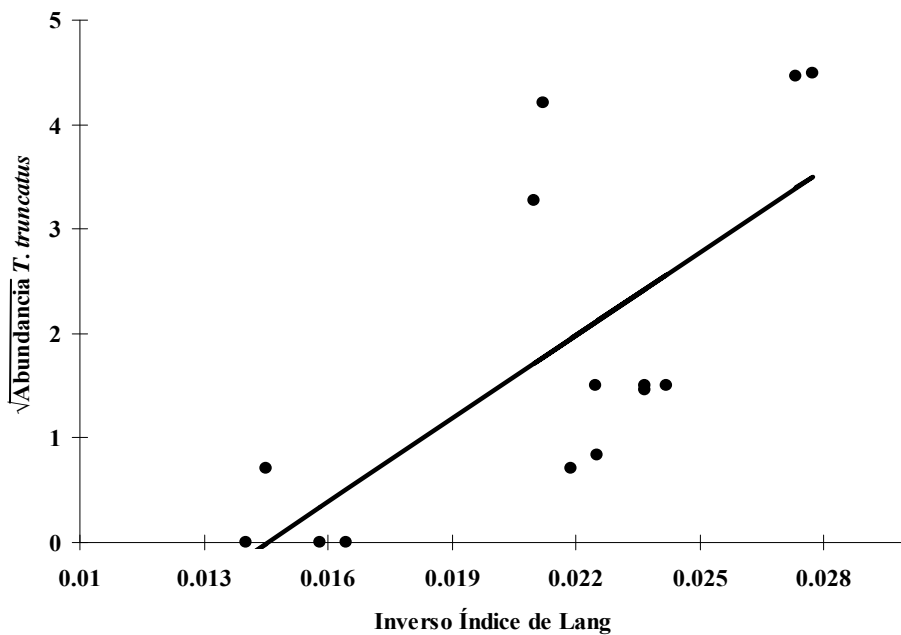


Figura 14. Relación entre el inverso del Índice de Lang y la abundancia anual de *Thanatophilus truncatus*.

#### 5.4 Tolerancia a la desecación de *Thanatophilus graniger* y *T. truncatus*.

Se encontró que *T. graniger* tolera  $26.72 \pm 0.02$  de pérdida de agua corporal antes de morir, mientras que *T. truncatus* tolera un  $31.27 \pm 0.01$  y que estos valores no difieren significativamente ( $t = -1.602$ , g.l. = 15,  $P = 0.130$ ). Se encontró que *T. graniger* muere significativamente más rápido que *T. truncatus* en condiciones de humedad relativa cercana a cero ( $t = -5.473$ , g.l. = 15,  $P < 0.001$ ) (Fig. 15). La humedad relativa registrada durante estas pruebas fue menor que 5 %.

También se encontró que *T. truncatus*, la especie cuya distribución está restringida a elevaciones bajas (ambientes más cálidos y áridos) posee una tasa de pérdida de agua menos acelerada que *T. graniger* cuya distribución está restringida a elevaciones altas (ambientes más fríos y menos áridos) (Fig. 16).

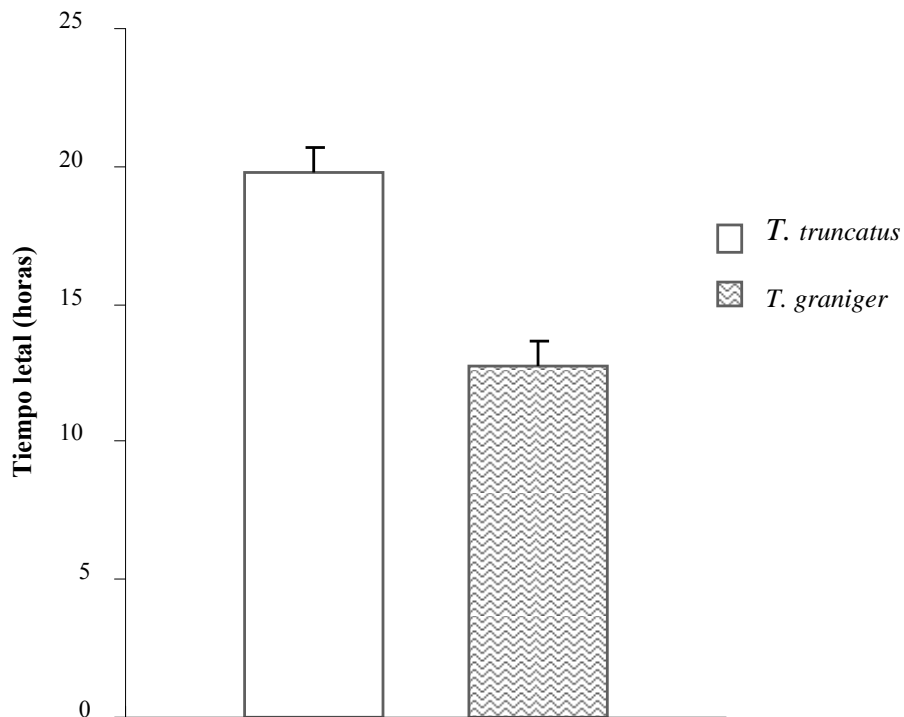


Figura 15. Tiempo en que *Thanatophilus graniger* y *T. truncatus* tardan en morir bajo condiciones de humedad relativa cercana a cero. Las barras representan promedios  $\pm 1$  error estándar.

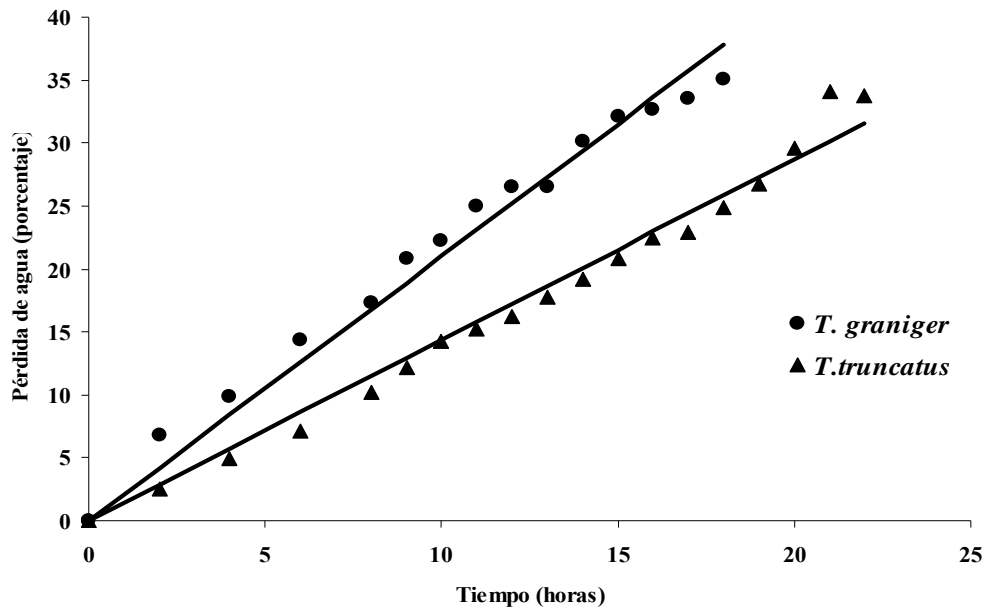


Figura 16. Pérdida de agua (en porcentaje) a lo largo del tiempo (horas) de *Thanatophilus graniger* y *T. truncatus*. *Thanatophilus graniger* tuvo una tasa de pérdida de agua de 2.1, mientras que la de *T. truncatus* fue de 1.4. Los círculos y triángulos representan las medidas de porcentaje de pérdida de agua corporal y las líneas representan las líneas de regresión.

### 5.5 Límites críticos de temperatura inferior y superior de *Thanatophilus graniger* y *T. truncatus*

Se encontró que *T. graniger*, cuya distribución está restringida a elevaciones altas es significativamente más tolerante que *T. truncatus* a bajas temperaturas ( $t = 3.951$ ,  $g.l. = 40$ ,  $P = 0.001$ ) (Fig. 17). *Thanatophilus truncatus* presentó un punto de congelación de  $-6.69\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0.622$ , mientras que *T. graniger* de  $-9.75\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0.451$  (Fig. 17).

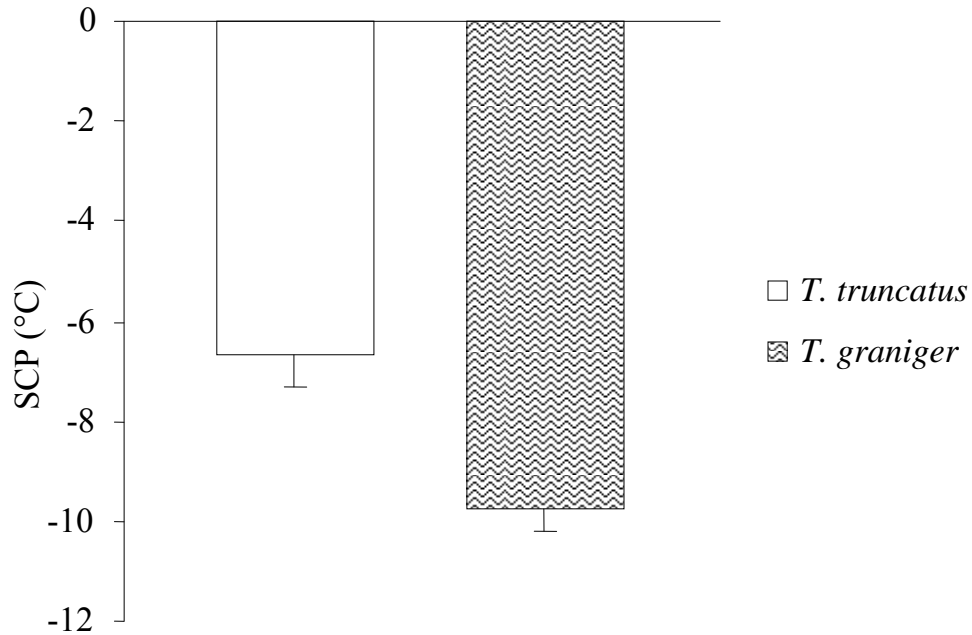


Figura 17. Punto de congelación (SCP) de *Thanatophilus.graniger* y *T. truncatus*. Las barras representan promedios  $\pm$  1 error estándar.

No se encontraron diferencias significativas entre las temperaturas superiores letales de las dos especies de silfidos (U Mann Whitney = 124, P = 0.806). El límite superior letal para *T. graniger* fue de  $52.49 \pm 0.898$  °C, mientras que el de *T. truncatus* fue de  $52.52 \pm 1.830$  °C.

### 5.6 Preferencia de temperatura para iniciar el vuelo

No se encontraron diferencias significativas en cuanto a la preferencia de temperatura para iniciar el vuelo entre las dos especies de silfidos (t = 0.833, g.l. = 33, P = 0.411). La temperatura seleccionada por *T. graniger* fue de  $23.15 \pm 0.132$  °C, mientras que la de *T. truncatus* fue de  $23.38 \pm 0.293$  °C

## 6. DISCUSIÓN

---

Se encontró que la abundancia de *T. graniger* y *T. truncatus* varió a lo largo del gradiente altitudinal. Para *T. graniger* se encontró una relación positiva entre la altitud y su abundancia, lo que muestra que esta especie ocurre predominantemente en elevaciones altas, contrario a lo que ocurrió con *T. truncatus*, en donde se encontró una relación negativa entre la altitud y su abundancia, lo cual indica que esta especie ocurre predominantemente en elevaciones bajas dentro del gradiente estudiado. De manera general, estos datos son similares a los encontrados por otros autores que han estudiado estas dos especies de sílfidos en México ya que reportan que *T. graniger* se encuentra presente en altitudes más elevadas que *T. truncatus* (Peck y Anderson 1985, Arellano 1998, Navarrete-Heredia 2001, Reyes-Cabrera 2001, Mendez-Castellanos 2002, Delgado y Gómez-Anaya 2003, Cejudo-Espinosa y Deloya 2005 y Quiroz-Rocha *et al.* 2008). A diferencia de los otros gradientes altitudinales en donde se ha estudiado al género de *Thanatophilus*, en el gradiente en donde se realizó este trabajo están presentes las dos y no solamente una de las especies.

En otros trabajos también se ha encontrado que la abundancia de las especies de escarabajos varía a lo largo de un gradiente altitudinal (Gaston y Chown 1999; Lobo y Halffter 2000; Smith *et al.* 2000). Sin embargo, los mecanismos responsables han sido difíciles de determinar ya que a lo largo de los gradientes altitudinales varían una serie de factores importantes como el clima y el alimento (Hodkinson, 2005). Con respecto a la alimentación, tanto *T. graniger*, como *T.*

*truncatus* tienen hábitos alimenticios similares, alimentándose preferentemente de cadáveres relativamente grandes de vertebrados, llegando a éstos en las etapas primarias o medias de descomposición (Peck y Anderson, 1985; Navarrete-Heredia y Fierros-López, 2000), por lo que probablemente esta variable no explica los resultados encontrados en este trabajo.

Con respecto a las variables climáticas, los resultados de este trabajo muestran que a) la abundancia de *T. graniger* disminuye conforme aumenta la temperatura media anual y el grado de aridez, b) que la abundancia de *T. truncatus* aumenta conforme aumenta la temperatura media anual y el grado de aridez y c) que *T. graniger* es más tolerante al frío y menos tolerante a la desecación que *T. truncatus*. Lo anterior sugiere que las diferencias en temperatura y aridez encontradas a lo largo del gradiente podrían ser importantes en explicar las diferencias en la abundancia de las dos especies a lo largo de este. Otro argumento a favor de que *T. truncatus* es una especie de clima más cálido es el hecho de que se le encuentra a menores altitudes que *T. graniger*. El único sitio en el que se ha reportado a *T. truncatus* en altitudes similares a las que se ha encontrado a *T. graniger* (2,250 y 2650 m.s.n.m.) fué en bosques de encino secos y en matorral (a la misma altitud, no se le encontró en bosques de encino húmedo (Delgado y Gómez-Anaya 2003). Por último, *T. truncatus* tiene una distribución en E. U. A. restringida a zonas áridas y abiertas (Peck y Anderson 1985).

Lo referente a los resultados de resistencia a la desecación, no se encontraron diferencias en cuanto al porcentaje de pérdida de agua corporal que pueden tolerar las dos especies de silfidos antes de morir, ya que ambas toleran

aproximadamente 30% de pérdida de agua corporal antes de morir. Sin embargo, el tiempo que tardan las dos especies en morir y su tasa de pérdida de agua corporal si difirió entre las dos especies, *T. truncatus* posee una tasa de pérdida de agua menos acelerada que *T. graniger*, lo cual le permite permanecer más tiempo vivo que *T. granigers* en condiciones de muy baja humedad. El que *Thanatophilus truncatus* tenga una mayor resistencia a la desecación podría deberse a la presencia de una mayor cantidad de lípidos epicuticulares, los cuales le permitirían reducir la permeabilidad de la cutícula y de esta manera reducir la tasa de pérdida de agua corporal (Edney 1977, Hadley 1989, 1994). Los resultados que muestran diferencias en las tasas de pérdida de agua entre las dos especies de *Thanatophilus* son similares a los reportados por Chown (1993), quien encontró que algunas especies de escarabajos de la familia Curculionidae de zonas áridas pierden más lento el agua que las especies de zonas más húmedas, aunque los dos grupos de especies toleran la misma pérdida de agua. El que *T. truncatus* tenga una tasa de pérdida de agua menos acelerada podría deberse a que es una especie cuya distribución se encuentra restringida a ambientes cálidos y áridos (elevaciones bajas), lo cual la hace más tolerante a la desecación; contrario a lo que sucede con *T. graniger* que posee una distribución restringida a ambientes más húmedos (elevaciones altas y menos áridas) y presenta una tasa de pérdida de agua más acelerada. Sin embargo, es importante mencionar que *T. graniger* es una especie de menor tamaño que *T. truncatus*, ya que se ha visto que la tasa de pérdida de agua aumenta en especies de menor tamaño (Chown y Nicolson 2004).

Los resultados de los límites inferiores de temperatura de las dos especies mostraron que *T. truncatus* es significativamente menos tolerante al frío que *T. graniger* ya que el punto de congelación (SCP) promedio para dicha especie fue de -6.69, mientras que para *T. graniger* fue de -9.75. Estos resultados sugieren que la tolerancia a temperaturas bajas puede ser un factor importante que explica la distribución y abundancia de las dos especies a lo largo del gradiente altitudinal, ya que *T. graniger* tiene preferencia por elevaciones altas (ambientes húmedos) lo contrario a *T. truncatus* cuya distribución se encuentra restringida hacia elevaciones bajas (ambientes cálidos). Estos resultados concuerdan con los encontrados por Gaston y Chown (1999) para escarabajos coprófagos (Scarabaeidae) ya que también reportan que las especies que viven en las partes altas de un gradiente altitudinal son más tolerantes a las temperaturas frías (i.e., poseen un punto de congelación menor) que aquellas que habitan en las partes bajas. El que *Thanatophilus graniger* sea más resistente a las temperaturas bajas podría deberse a la presencia de crioprotectores tales como glicerol, sorbitol, manitol, glucosa y/o fructosa cuya función es prevenir la formación de hielo intracelular, ayudando así a bajar el punto de congelación, o también a la producción de proteínas anticongelantes en la hemolinfa que incrementan el grado del punto de congelación (Chown y Nicolson 2004).

No se encontró que *T. graniger* y *T. truncatus* difirieran en cuanto a su tolerancia a temperaturas altas, ya que ambas presentaron un límite superior de temperatura de aproximadamente 52°C. Este resultado sugiere que las temperaturas elevadas podrían no ser un factor determinante en la distribución y abundancia de estas dos especies. Estos resultados son similares a los reportados por Gaston y



Chown (1999) para escarabajos coprófagos ya que también reportan que las especies que viven en las partes altas de un gradiente altitudinal tuvieron el mismo límite superior letal que aquellas que habitan en las partes bajas. Estos autores sugieren que el límite superior letal pudiera no ser una variable importante para entender las diferencias en la abundancia de las especies a lo largo de los gradientes. Sin embargo, los resultados de esta prueba fisiológica deben de interpretarse con precaución ya que únicamente muestran a que temperatura mueren las especies, y no a que temperatura empiezan a tener otro tipo de problemas (e.g., deficiencias metabólicas, dificultad en la capacidad de desplazamiento, etc.) (Hazell *et al.* 2008).

Se ha planteado que los insectos son organismos poiquiloterms, debido a que no mantienen su temperatura corporal constante y ésta depende ampliamente de la temperatura ambiental (Mrosovsky 1973; Heinrich 1981). En cuanto a la preferencia de temperatura para el inicio del vuelo, no se encontraron diferencias entre las dos especies, pues tanto *T. graniger* como *T. truncatus* inician el vuelo a una temperatura de 23 °C. Estos resultados muestran que las dos especies de sílfidos seleccionan una temperatura ambiental similar para iniciar el vuelo, por lo cual esta preferencia podría no ser un factor relacionado con la distribución y abundancia de estas especies a lo largo del gradiente.

## 7. CONCLUSIONES

---

- Los resultados de este trabajo apoyan parcialmente la hipótesis planteada al inicio de este trabajo ya que la especie que presentó una mayor abundancia en sitios más fríos y húmedos (*T. graniger*) tuvo una mayor tolerancia a las temperaturas bajas y menor tolerancia a la desecación que la especie con una mayor abundancia en sitios más cálidos y secos (*T. truncatus*).
- Los resultados de la prueba de temperatura superior letal y la prueba de preferencia por temperaturas más altas no apoyan la hipótesis.
- Los resultados de este trabajo sugieren que tanto la tolerancia a temperaturas bajas como la tolerancia a la desecación son dos factores que pueden estar influyendo en la distribución y abundancia de *T. graniger* y *T. truncatus* a lo largo del gradiente altitudinal.

## 8. LITERATURA CITADA

---

- Addo-Bediako, A., Chown, S. L. y Gaston, K. J. 2000. Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proceedings of the Royal Society of London* 267: 739-745.
- Anslow, F. S. y Shawn, M. J. 2002. An investigation of local alpine terrestrial lapse rates in the Canadian Rockies. *Proceedings of the 32nd Annual Arctic Workshop, INSTAAR, University of Colorado, Boulder*, 1-36 pp.
- Arellano, L. 1998. Distribución de Silphidae (Coleoptera: Insecta) en la región central de Veracruz, México. *Dugesiana* 5: 1-16.
- Bedick, J. C., Hoback, W. W. y Albrech, C. M. 2006. High water-loss and rapid dehydration in the burying beetle, *Nicrophorus marginatus*. *Physiological Entomology* 31: 23-29.
- Casey, T. M. y Knapp, R. 1987. Caterpillar thermal adaptation: behavioral differences reflect metabolic thermal sensitivities. *Comparative Biochemistry and Physiology* 86: 679-682.
- Cejudo-Espinosa, E. y Deloya, C. 2005. Coleoptera necrófilos del bosque de *Pinus hartwegii* del Nevado de Toluca, México. *Folia Entomológica Mexicana* 44: 67-73.
- Chown, S. L. 1993. Dessication resistance in six sub-Antartic weevils (Coleoptera: Curculionidae): humidity as an abiotic factor influencing assemblage structure. *Functional Ecology* 7: 318-325.

- Chown, S. L. y Nicolson, S. W. 2004. Insect physiological ecology: mechanisms and patterns. Oxford University Press. 237 pp.
- Danks, H. V. 2007. The elements of seasonal adaptations in insects. *Canadian Entomologist* 139: 1-44.
- Delgado, L. y Gómez-Anaya, J. A. 2003. Distribución de Silphidae (Coleoptera) en tres gradientes altitudinales del centro y sur de México, incluyendo nuevos registros estatales para México. *Dugesiana* 10: 1-12.
- Edney, E. B. 1977. Water balance in land arthropods. Páginas 87-115 en Chown, S. L y Nicolson, S. W. Editores. *Insect Physiological Ecology: mechanisms and patterns*. Oxford University Press.
- Egger, J. y Hoinka, K. P. 1992. Fronts and orography. *Meteorology and Atmospheric Physics* 48: 3-36.
- Flemister, L .J. 1964. Terrestrial animals in humid heat: arthropods. Páginas 593-602 en Dill, D.B., Adolph, E.F. y Willber, C.G. Editores. *Handbook of Physiology* Vol. 4. American Physiological Society, Washington, D.C.
- Gaston, K .J. y Chown, S .L. 1999. Elevation and climatic tolerance: a test using dung Beetles. *Oikos* 86: 584-590.
- Gibbs, A. G. 1998. Water-proofing properties of cuticular lipids. *American Zoologist* 38: 471-482.
- Hadley, N. F. 1989. Lipid water barriers in biological systems. *Progress in Lipid Research*. Páginas 1-33 en Chown, S. L y Nicolson, S. W. Editores. *Insect Physiological Ecology: mechanisms and patterns*. Oxford University Press.

- Hadley, N. F. 1994. Ventilatory patterns and respiratory transpiration in adult terrestrial insects. *Physiological Zoology* 67: 175-189.
- Hazell, S. P., Pedersen, B. P., Worland, M.R., Blackburn, T. M. y Bale, J. S. 2008. A method for the rapid measurement of thermal tolerance traits in studies of small insects. *Physiological Entomology* 33: 389-394.
- Heinrich, B. 1981. *Insect thermoregulation*. John Wiley & Sons, New York. 328 pp.
- Heinrich, B. y Heinrich, J. 1983. Size and caste in temperature regulation by bumblebees. *Physiological Zoology* 56: 552–562.
- Hernández-Cumplido, J. 2009. Ecología de la interacción tritrófica *Datura stramonium* –*Trichobaris* sp. parasitoides. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Hernández-Hernández, J. J. 2006. Importancia de la temperatura ambiental y la capacidad termorregulatoria en la distribución de escarabajos carroñeros (Coleoptera: Silphidae) en un paisaje agrícola en Singuilucan, Hidalgo. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México.
- Hodkinson I. D. 2005. Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biological Review* 80: 489-513.
- Huey, R. B. y Kingsolver, J. G. 1989. Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends in Ecology and Evolution* 4:131-135.
- Huey, R. B. 1991. Physiological consequences of habitat selection. *Department of Zoology. The American Naturalist* 137: 91-115.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 1992. Síntesis Geográfica del Estado de Hidalgo. INEGI. 134 pp.

- Kingsolver, J. G. 1983. Ecological significance of flight activity in *Colias* Butterflies: implications for reproductive strategy and population structure. *Ecology* 64: 546-551
- Lawton, J. H., MacGarvin, M. y Heads, P. A. 1987. Effects of altitude on the abundance and species richness of insects herbivores on braken. *Journal of Animal Ecology* 56: 147-160.
- Lawrence, J. F. y Newton, A. F. Jr. 1982. Evolution and classification of beetles. *Annual Review Ecology and Systematics* 13: 261-290.
- Lee, R. E. 1991. Principles of insect low temperature tolerance. Edit Lee R. E. y D. L Denlinger. 1991. Insects at low temperature. Chapman and Hall, Nueva York. 17-46 pp.
- Lobo, J. M. y Halffter, G. 2000. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea): a comparative study. *Annals of the Entomological Society of America* 93: 115-126.
- Lobo, J. M., Verdú, J. R. y Numa, C. 2006. Environmental and geographical factors affecting the Iberian distribution of flightless *Jekelius* species (Coleoptera: Geotrupidae). *Diversity and Distributions* 12: 179–188.
- May, M. 1976. Thermoregulation and adaptation to temperature in dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Ecological Monographs* 46: 1-32.
- McCrean, M. J. y Hearsh, J. E. 1971. Dependence of Flight on temperature regulation in the moth, *Manduca sexta*. *Journal of Experimental Biology* 54: 415-435.

- Méndez-Castellanos, R. 2002. Macro-coleópteros necrófilos (Silphidae, Trogidae, Geotrupidae y Scarabaeidae) de la Sierra de Nanchititla, Estado de México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México-ENEP Iztacala.
- Merrill, R. M., Gutiérrez, D., Lewis O. T., Gutiérrez, J., Díez, S. B. y Wilson R. J. 2008. Combined effects of climate and biotic interactions on the elevational range of a phytophagous insect. *Journal of Animal Ecology* 77: 145-155.
- Mrosovsky, N. 1973. Temperature and learning in poikilotherms. *Journal of Theoretical Biology* 39: 659-63.
- Navarrete-Heredia, J. 2001. Comentarios sobre algunas especies de Silphidae de Sonora e Hidalgo, incluyendo la distribución por estado de las especies de Silphidae en México. *Acta Zoológica Mexicana* 83: 169-171.
- Navarrete-Heredia, J. L. y H. Fierros-López. 2000. Silphidae (Coleoptera). Páginas 401-412 en Llorente-Bousquets, J. E., Gonzalez Soriano, E. y Papayero, N. Editores. Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. Vol. 2 UNAM, CONABIO.
- Navarrete-Heredia, J. L. y Núñez-Yépez, M. F. 2007. Clave ilustrada de las especies de Silphidae (Coleoptera) de México. Universidad de Guadalajara. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. CE022. México, D.F.
- Peck, S. B. y Anderson R. S. 1985. Taxonomy, phylogeny and biogeography of de carrion beetles of Latin America (Coleoptera: Silphidae) *Quaestiones Entomologicae* 21: 247-317 .

- Quiroz-Rocha, G. A., J. L. Navarrete-Heredia y Martínez. P. A. 2008. Especies de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) y Silphidae (Coleoptera) necrófilas de Bosque de Pino-Encino y Bosque Mesófilo de Montaña en el Municipio de Mascota, Jalisco, México. *Dugesiana* 15: 27-37
- Randall, M. G. M. 1982. The dynamics of an insect population throughout its altitudinal distribution: *Coleophora alticolella* (Lepidoptera) in Northern England. *Journal of Animal Ecology* 51: 993-1016.
- Reyes-Cabrera, G. 2001. Los coleópteros saprófagos (Scarabaeidae, Silphidae y Trogidae) del Salto de las Granadas, Guerrero, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México-ENEP Iztacala.
- Scott, M. P. 1998. The ecology and behavior of burying beetles. *Annual Review of Entomology* 43: 595-618.
- Sears, M. y Angilletta, M. 2004. Body size clines in *Sceloporus* Lizards: Proximate Mechanisms and demographic constraints. *Integrative Comparative Biology* 44: 433-442.
- Smith, R., Hines, A., Richmond, S., Merrick, M., Drew, A. y Fargo, R. 2000. Altitudinal variation in body size and population density of *Nicrophorus investigator* (Coleoptera: Silphidae). *Environmental Entomology* 29: 209-298.
- Stone, G. y Willmer, P. 1989. Warm-up rates and body temperatures in bees: the importance of body size, thermal regime and phylogeny. *Experimental Biology* 147: 303-328.