

ANÁLISIS PANBIOGEOGRÁFICO DE LAS ESPECIES DE *HETEROLINUS* Y *HOMALOLINUS* (COLEOPTERA: STAPHYLINIDAE: XANTHOLININI)

Juan MÁRQUEZ¹ y Juan J. MORRONE²

¹ Laboratorio de Sistemática Animal. Centro de Investigaciones Biológicas UAEH.

Apdo. Postal 1-69, Pachuca, CP 42001, Hidalgo, MÉXICO

² Museo de Zoología, Departamento de Biología Evolutiva,
Facultad de Ciencias, UNAM,

Apdo. postal 70-399, CP 04510 México D. F., MÉXICO

jml@hp.fciencias.unam.mx, jjm@hp.fciencias.unam.mx

RESUMEN

Se llevó a cabo un análisis panbiogeográfico de la distribución de las especies de *Heterolinus* Sharp y *Homalolinus* Sharp con el fin de contribuir al estudio de las relaciones biogeográficas de Mesoamérica. Las tres especies de *Heterolinus* se distribuyen principalmente en el noroeste de América del Sur, solo *H. basiniger* Márquez se ha registrado además en Costa Rica. Las especies de *Homalolinus* se distribuyen en México, América Central, y solo tres se registran para América del Sur, una de ellas endémica de Ecuador. México es el país con el mayor número de especies de *Homalolinus* (16), seguido por Costa Rica (12), Guatemala (8) y Panamá (7). Mediante el análisis de trazos, se obtuvieron seis trazos generalizados: Eje Volcánico Transmexicano, Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur, Mesoamericano septentrional, Mesoamericano meridional y Sudamericano del noroeste. Se identificó un nodo en la confluencia de los cuatro primeros trazos generalizados en el área de la Sierra de Juárez, Oaxaca. Las barreras propuestas por Halffter (1987), como el Istmo de Tehuantepec, las tierras bajas de Nicaragua y el Istmo de Panamá, se identificaron como posibles eventos de vicarianza. La distribución de los taxones estudiados apoya la propuesta de trazos generalizados de Morrone y Márquez (2001). **Palabras Clave:** Biogeografía, Zona de Transición Mexicana, Mesoamérica, México.

ABSTRACT

A panbiogeographic analysis was carried out to analyze the geographical distribution of *Heterolinus* Sharp and *Homalolinus* Sharp species, in order to contribute to the study of the biogeographical relationships of Mesoamerica. The three *Heterolinus* species are distributed mainly in northwestern South America, but *H. basiniger* Márquez is also recorded from Costa Rica. *Homalolinus* species are ranged mainly in Mexico and Central America, with only three species found in South America, one of them endemic to Ecuador. Mexico is the country with the highest number of *Homalolinus* species (16), followed by Costa Rica (12), Guatemala (8), and Panama (7). Based on a track analysis, six generalized tracks were recognized: Transmexican Volcanic Belt, Sierra Madre Oriental, Sierra Madre del Sur, northern Mesoamerican, southern Mesoamerican, and northwestern South American. A node was found in the Sierra de Juárez, Oaxaca, based on the confluence of the four former generalized tracks. The barriers proposed by Halffter (1987), namely, the Isthmus of Tehuantepec, the lowlands of Nicaragua, and the Isthmus of Panama, were identified as probable vicariance events. The distributions of the studied species agree with the generalized tracks proposed by Morrone and Márquez (2001). **Key Words:** Biogeography, Mexican Transition Zone, Mesoamerica, Mexico.

INTRODUCCIÓN

Heterolinus Sharp y *Homalolinus* Sharp han sido revisados recientemente (Márquez, en prensa). Ambos géneros presentan especies depredadoras que viven dentro de troncos en descomposición, en bosques húmedos montanos y submontanos, distribuidos desde México hasta América del Sur. Inicialmente, *Heterolinus* estaba integrado por dos especies (*He. puncticeps* Guérin-Méneville y *He. distinctus* Bernhauer) y *Homalolinus* por nueve (*H. affinis* Sharp, *H. amazonicus* Sharp, *H. apicalis* Sharp, *H. atronitens* Casey, *H. canaliculatus* Erichson, *H. dilutus* Sharp, *H. flavipennis* Erichson, *H. ruficollis* Bernhauer y *H. tripunctatus* Bierig; Herman 2001). Los resultados de la revisión sistemática establecieron que el primer género está integrado por tres especies (las anteriores más *He. basiniger* Márquez) y que *Homalolinus* lo está por 32. Esto se debe a que *Ehomalolinus* Bierig resultó un taxón parafilético y se lo consideró sinónimo de *Homalolinus*, además de la inclusión de 20 especies nuevas y que *H. amazonicus* se consideró sinónima de *H. canaliculatus* (Márquez, en prensa). La información sobre la distribución de estas especies es de interés para estudios biogeográficos del área mesoamericana, que es biológica y geológicamente compleja y de gran importancia por su alta biodiversidad.

Nuestro objetivo es llevar a cabo un análisis panbiogeográfico de las especies de estos géneros, con el fin de conocer si su distribución coincide o no con patrones de distribución conocidos para otros grupos de coleópteros (Halffter 1987, Morrone & Márquez 2001, 2003), contribuir al planteamiento de hipótesis sobre las relaciones biogeográficas del área mesoamericana y detectar áreas montanas con mayores necesidades de muestreo.

MATERIAL Y MÉTODOS

Los datos de distribución se obtuvieron de Márquez (en prensa). En el texto, *Heterolinus* se abrevia como *He.* y *Homalolinus* como *H.*

El enfoque panbiogeográfico (Croizat 1958, 1964) enfatiza la importancia de la dimensión espacial (geográfica) de la biodiversidad, para permitir una comprensión más cabal de los patrones y procesos evolutivos, y destacar la importancia de las distribuciones geográficas como objetos directos de análisis. El método panbiogeográfico (Morrone & Crisci 1995, Morrone *et al.* 1996, Craw *et al.* 1999, Morrone 2001a) básicamente consiste en marcar en mapas las localidades de distribución de diferentes grupos monofiléticos, siendo recomendable utilizar taxones con distintas capacidades de dispersión y valencias ecológicas. Luego se unen las localidades de cada especie mediante líneas de menor distancia, que se denominan trazos individuales, los cuales pueden ser orientados con base en los criterios de línea de base, centro de masa e información filogenética. Una vez orientados los trazos individuales, se superponen y cuando varios de ellos coinciden se considera un trazo generalizado, que permite sostener la existencia de una biota ancestral ampliamente distribuida y fragmentada por algún evento vicariante. Cuando dos o más

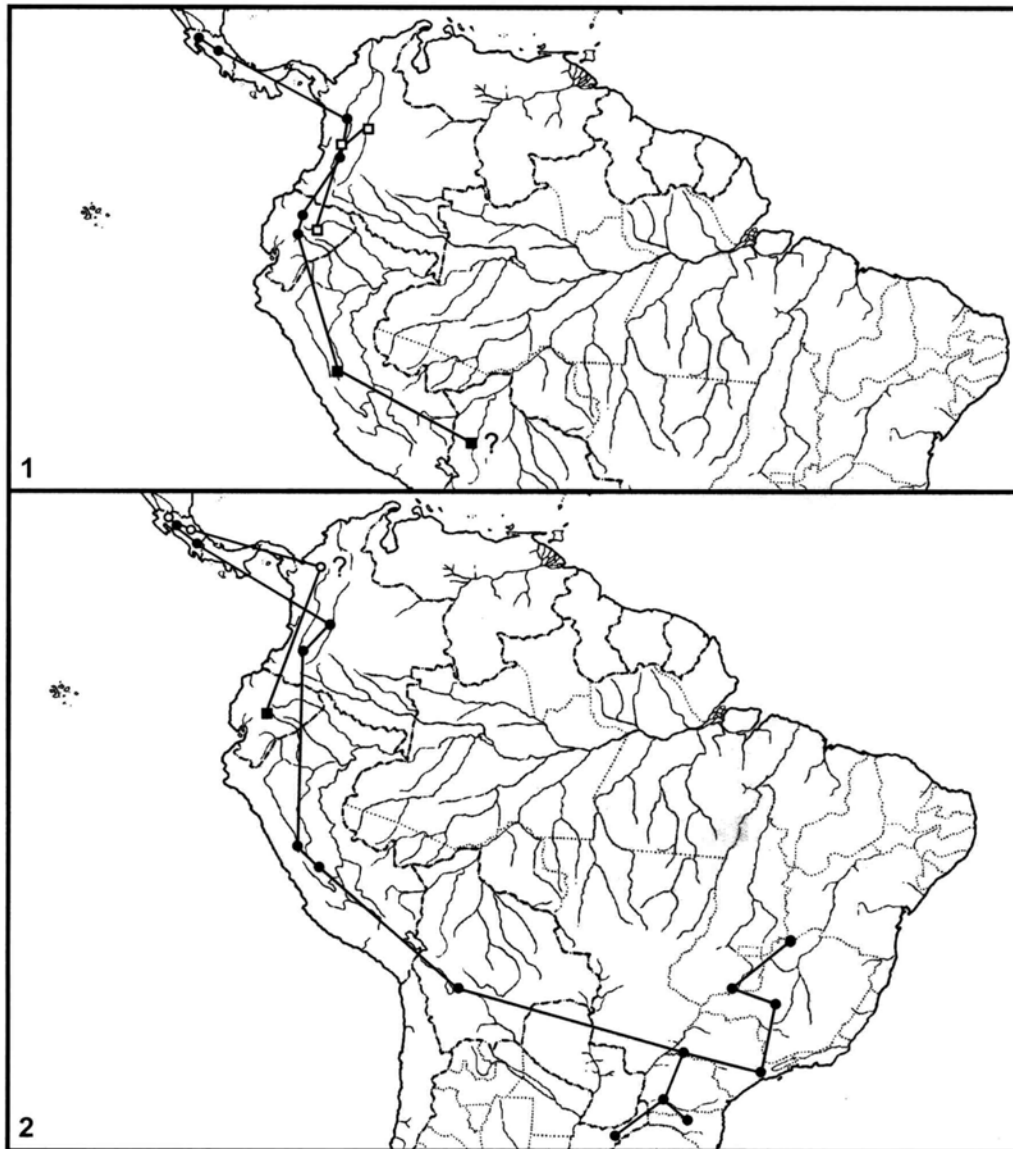
trazos generalizados confluyen en una misma área, ésta se considera compuesta, lo que implica un origen biótico múltiple, posiblemente en tiempos geológicos diferentes. Los nodos son áreas con una alta biodiversidad, que por su 'mezcla' biológica resultan prioritarios para la conservación. Los trazos generalizados, líneas de base y nodos son marcados en un mapa que representa la hipótesis obtenida.

En esta contribución, los trazos individuales no fueron orientados debido a que la información filogenética está poco sustentada a nivel de especie (Márquez, en prensa), los trazos no atraviesan ninguna cuenca oceánica o rasgo geológico mayor, y el centro de masa es un concepto criticado por su similitud con el de centro de origen.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En las figuras 1-9 se presenta la distribución geográfica y los trazos individuales de las especies de *Heterolinus* y *Homalolinus*. Las del primer género son principalmente sudamericanas, con excepción de *He. basiniger* que también se distribuye en Costa Rica (Fig. 1). Se puede suponer que ésta puede estar distribuida en el norte de Panamá, ya que así ocurre con varias especies de *Homalolinus* con una distribución similar, y es conocido que existe una fauna muy similar de insectos en el área que comprende la Sierra de Talamanca (Halffter 1987).

Las especies de *Homalolinus* son principalmente mesoamericanas, solo tres se distribuyen en América del Sur: *H. aequatorialis* Márquez, *H. canaliculatus* y *H. planus* Márquez. De ellas, únicamente la primera se conoce exclusivamente de esta región (y solo por el holotipo), las otras dos también se han registrado de Costa Rica (Fig. 2). Es posible que existan más en las montañas de América del Sur, por lo que los muestreos en estas zonas se presentan como una necesidad. En el cuadro I se resume la distribución de los taxones estudiados, donde se aprecia que los registros corresponden a 12 países, seis de Mesoamérica y seis de América del Sur. México es el país con el mayor número de especies de *Homalolinus* (16), seguido por Costa Rica (12), Guatemala (8) y Panamá (7). *Homalolinus canaliculatus* es la especie de más amplia distribución, registrada de cinco países sudamericanos y uno centroamericano (Fig. 2); sin embargo, ésta tiene problemas taxonómicos y no ha sido posible establecer con claridad si se trata de una especie variable o las variaciones corresponden a especies diferentes de un complejo. *Homalolinus divisus* también presenta una distribución amplia: México, Guatemala, Honduras y Costa Rica (Fig. 5), con problemas similares a la anterior. Belice y El Salvador son los únicos países mesoamericanos que no cuentan con registros de las especies estudiadas, el primero porque carece de ambientes montanos y el segundo porque no se ha muestreado y al parecer posee un alto grado de deforestación. Honduras y Nicaragua cuentan con pocos registros y es posible que exista un mayor número de especies de *Homalolinus*, por lo que parece interesante y necesario realizar colectas en estos países.



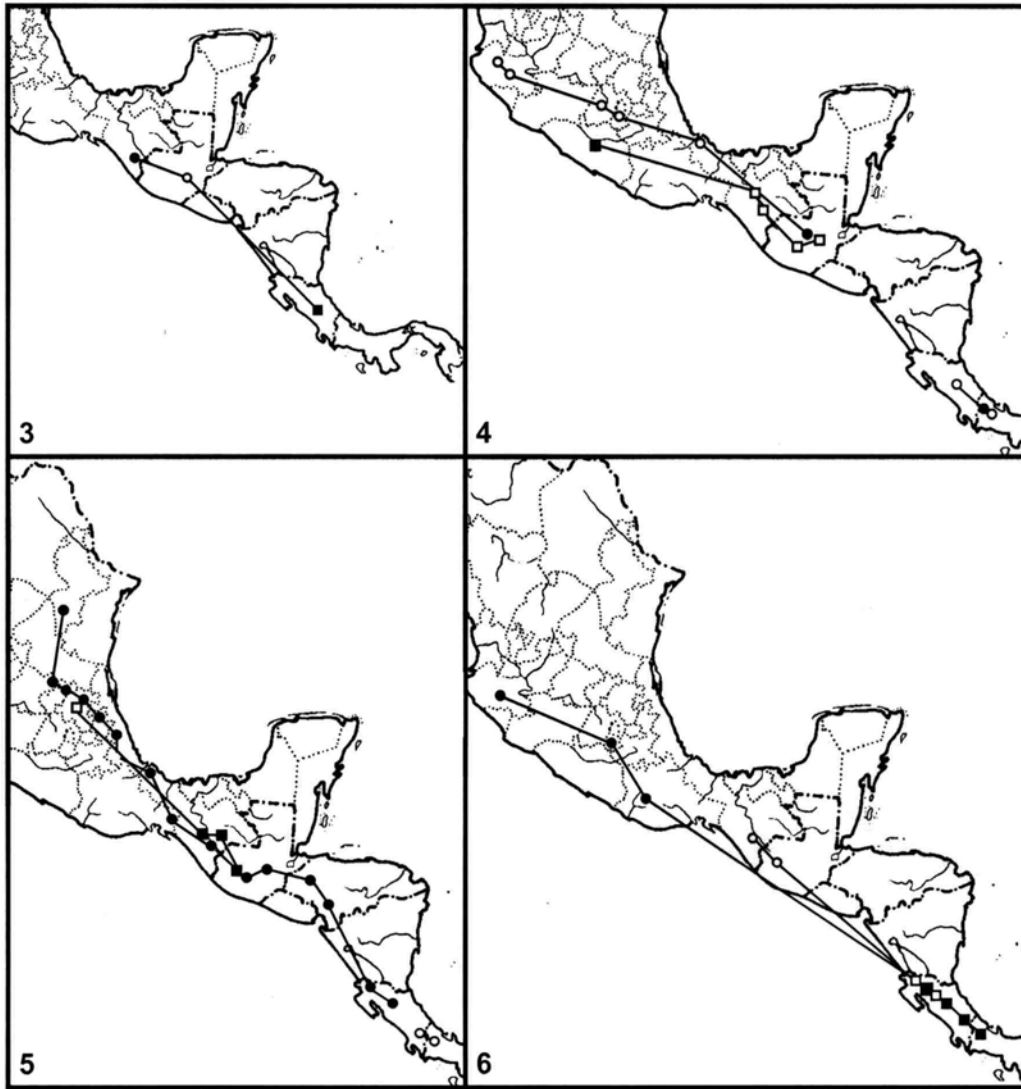
Figuras 1-2

1, Trazos individuales de las especies de *Heterolinus*: *He. basiniger* (círculos negros), *He. puncticeps* (cuadros blancos) y *He. xanthogaster* (cuadros negros); 2, Trazos individuales de *Homalolinus canaliculatus* (círculos negros), *H. planus* (círculos blancos) y *H. aequatorialis* (cuadro negro). Los signos de interrogación indican localidad no halladas en el mapa.

Cuadro I

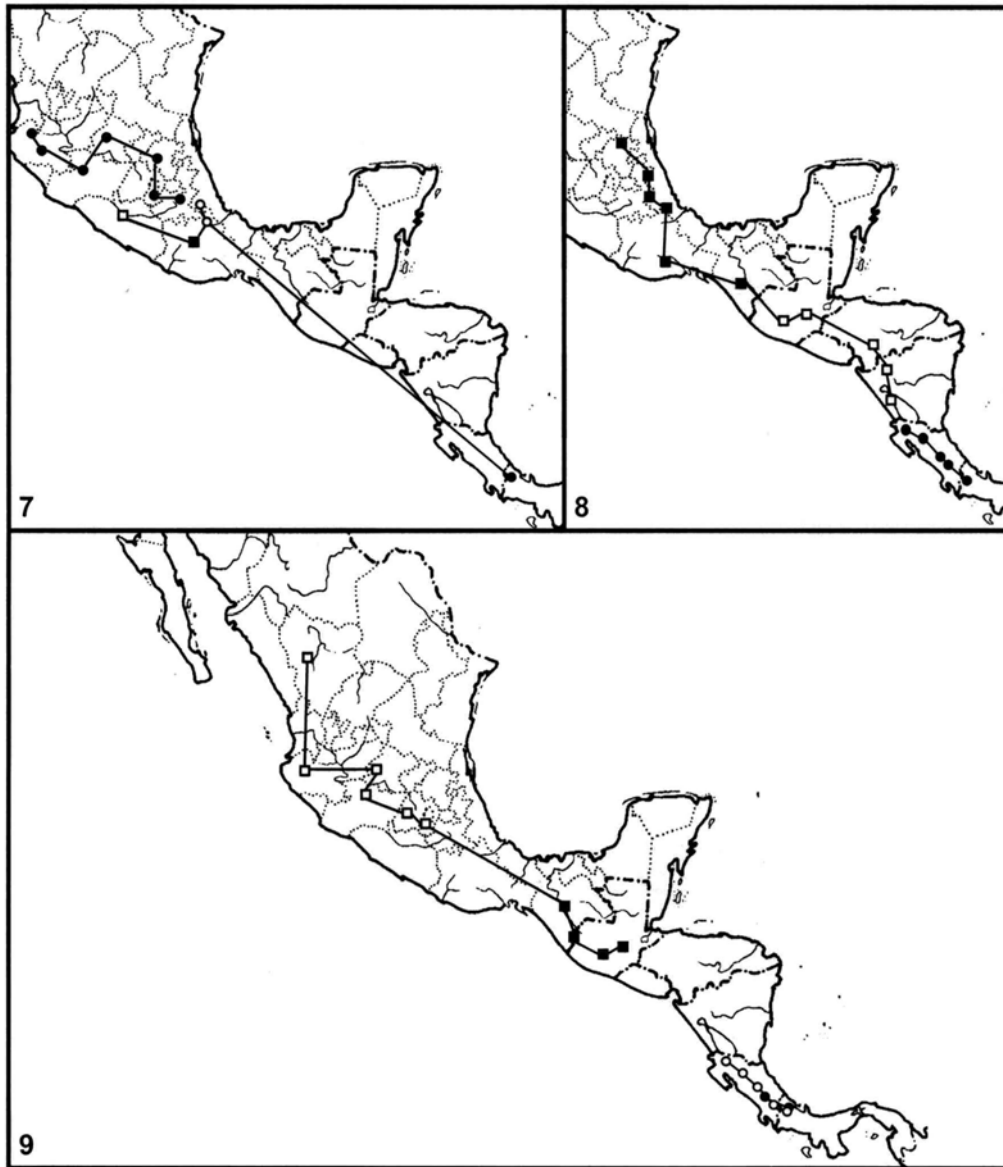
Distribución por países de las especies de *Heterolinus* y *Homalolinus*. Ar = Argentina, Br = Brasil, Bo = Bolivia, Pe = Perú, Ec = Ecuador, Co = Colombia, Pa = Panamá, CR = Costa Rica, Ni = Nicaragua, Ho = Honduras, Gu = Guatemala, Me = México.

| Especies | Ar | Br | Bo | Pe | Ec | Co | Pa | CR | Ni | Ho | Gu | Me | Total |
|---|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|-----------|----------|----------|----------|-----------|-------|
| <i>He. basiniger</i> Márquez 2001 | | | | | + | + | | + | | | | | 3 |
| <i>He. puncticeps</i> (Guérin-Ménéville 1844) | | | | | + | + | | | | | | | 2 |
| <i>He. xanthogaster</i> (Solsky 1875) | | | + | + | | | | | | | | | 2 |
| <i>H. aequatorialis</i> Márquez inéd. | | | | | + | | | | | | | | 1 |
| <i>H. affinis</i> Sharp 1885 | | | | | | | | | | | + | + | 2 |
| <i>H. apicalis</i> Sharp 1885 | | | | | | | | | | | | + | 1 |
| <i>H. apiciventrís</i> Márquez inéd. | | | | | | | + | + | | | | | 2 |
| <i>H. asiainae</i> Márquez inéd. | | | | | | | | | | | | 0 | 1 |
| <i>H. atronitens</i> Casey 1906 | | | | | | | | | + | + | + | | 3 |
| <i>H. brevipennis</i> Márquez inéd. | | | | | | | | + | | | | | 1 |
| <i>H. canaliculatus</i> (Erichson 1839) | + | + | + | + | | + | | + | | | | | 6 |
| <i>H. confusus</i> Márquez inéd. | | | | | | | | | | | | + | 1 |
| <i>H. difficilis</i> Márquez inéd. | | | | | | | + | + | | | | | 2 |
| <i>H. dilutus</i> Sharp 1885 | | | | | | | | | | | | + | 1 |
| <i>H. divisus</i> (Erichson 1839) | | | | | | | | + | | + | + | + | 4 |
| <i>H. flavipennis</i> (Erichson 1839) | | | | | | | | | | | | + | 1 |
| <i>H. gracilis</i> Márquez inéd. | | | | | | | | + | | | | | 1 |
| <i>H. grandis</i> Márquez inéd. | | | | | | | | | | | | + | 1 |
| <i>H. guerreroensis</i> Márquez inéd. | | | | | | | | | | | | + | 1 |
| <i>H. mexicanus</i> Márquez inéd. | | | | | | | | | | | | + | 1 |
| <i>H. minensis</i> Márquez inéd. | | | | | | | | | | | + | | 1 |
| <i>H. mordax</i> (Bierig 1934) | | | | | | | + | + | | | | | 2 |
| <i>H. neovolcanicus</i> Márquez inéd. | | | | | | | | | | | | + | 1 |
| <i>H. obsoletus</i> Márquez inéd. | | | | | | | | | | | + | + | 2 |
| <i>H. planus</i> Márquez inéd. | | | | | | + | | + | | | | | 2 |
| <i>H. punctipennis</i> (Bierig 1934) | | | | | | | + | + | | | | | 2 |
| <i>H. ruficollis</i> Bernhauer 1929 | | | | | | | + | + | | | | | 2 |
| <i>H. rufopygus</i> Márquez inéd. | | | | | | | | | | | + | | 1 |
| <i>H. rufus</i> Márquez inéd. | | | | | | | | | | | | 0 | 1 |
| <i>H. sanguineus</i> Sharp 1885 | | | | | | | | | | | + | + | 2 |
| <i>H. scutellaris</i> Márquez inéd. | | | | | | | | | | | + | + | 2 |
| <i>H. setosus</i> Márquez inéd. | | | | | | | + | | | | | | 1 |
| <i>H. sharpi</i> Márquez inéd. | | | | | | | + | + | | | | | 2 |
| <i>H. tlanchinolensis</i> Márquez inéd. | | | | | | | | | | | | + | 1 |
| <i>H. tripunctatus</i> Bierig 1934 | | | | | | | | + | | | | | 1 |
| Total | 1 | 1 | 2 | 2 | 3 | 4 | 7 | 13 | 1 | 2 | 8 | 16 | |



Figuras 3-6

3, Trazos individuales de *Homalolinus confusus* (círculo negro), *H. minensis* (círculo blanco) y *H. brevipennis* (cuadro negro); 4, trazos individuales. En México: *H. asiainae* (círculos blancos), *H. rufopygus* (círculo negro), *H. sanguineus* (cuadros blancos) y *H. guerreroensis* (cuadro negro). En Costa Rica y Panamá: *H. ruficollis* (círculos blancos) y *H. tripunctatus* (círculo negro); 5, trazos individuales de *Homalolinus divisus* (círculos negros), *H. difficilis* (círculos blancos), *H. scutellaris* (cuadros negros) y *H. tlanchinolensis* (cuadro blanco); 6, trazos individuales de *H. apicalis* (círculos negros), *H. obsoletus* (círculos blancos), *H. mordax* (cuadros negros) y *H. gracilis* (cuadros blancos).



Figuras 7-9

7, Trazos individuales. En México: *H. flavipennis* (círculos negros), *H. rufus* (círculos blancos), *H. dilutus* (cuadro negro) y *H. grandis* (cuadro blanco). En Panamá: *H. setosus* (círculo negro); 8, trazos individuales de *H. sharpi* (círculos negros), *H. mexicanus* (cuadros negros) y *H. atronitens* (cuadros blancos); 9, trazos individuales de *H. apiciventris* (círculos negros), *H. punctipennis* (círculos blancos), *H. affinis* (cuadros negros) y *H. neovolcanicus* (cuadros blancos).

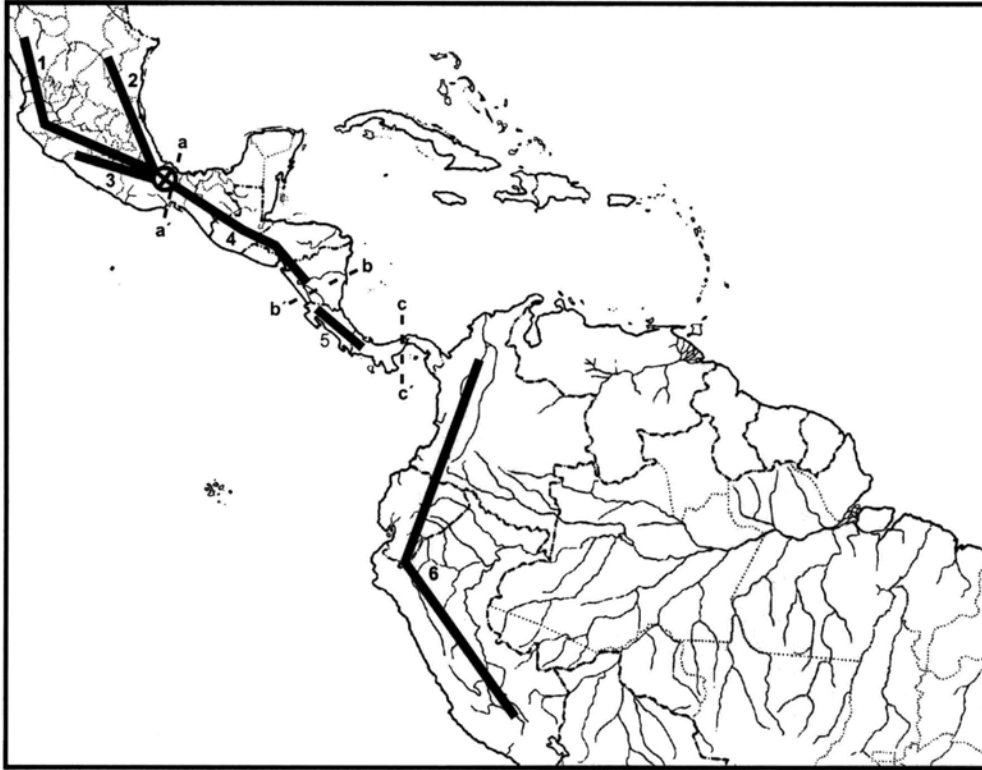


Figura 10

Trazos generalizados: 1, Eje Volcánico Transmexicano; 2, Sierra Madre Oriental; 3, Sierra Madre del Sur; 4, Mesoamericano septentrional; 5, Mesoamericano meridional; 6, Sudamericano del Noroeste. a,a': Istmo de Tehuantepec; b,b': Tierras Bajas de Nicaragua; c,c': Istmo de Panamá. El círculo con una "X" en el centro indica un nodo.

De la superposición de los trazos individuales se obtuvieron seis trazos generalizados (Fig. 10). El núcleo de América Central representa un trazo generalizado, que incluye las montañas de Chiapas, Guatemala, Honduras y Nicaragua (al norte del lago de Nicaragua), y está separado hacia el norte por las tierras bajas del Istmo de Tehuantepec, considerado como una barrera importante para fauna montana por Halffter (1987). Al norte del Istmo de Tehuantepec se aprecia un nodo o área compuesta, que corresponde al noreste de Oaxaca (Sierra de Juárez), en el cual confluyen cuatro trazos generalizados: el de la Sierra Madre del Sur, el Eje Volcánico Transmexicano, la Sierra Madre Oriental y el núcleo de América Central. Al sur, el núcleo de América Central está separado por las tierras bajas de Nicaragua y su gran lago, esta área también ha sido considerada como una barrera importante para la fauna montana por Halffter (1987). Todas las montañas de Costa Rica

y el norte de Panamá forman un trazo generalizado que está separado hacia el sur por las tierras bajas de Panamá; éstas pueden considerarse como un evento de vicarianza entre las montañas de Costa Rica y el norte de Panamá respecto a las montañas del noroeste de América del Sur, principalmente las de Colombia, Ecuador y Perú, las cuales forman el último trazo generalizado.

Morrone y Márquez (2003) presentaron una aproximación preliminar a un atlas biogeográfico mexicano, con base en un análisis panbiogeográfico de la distribución de diferentes taxones de Coleoptera. En ella, determinaron cinco trazos generalizados o componentes bióticos principales: (1) Neártico Californiano: incluye las provincias de California y Baja California; (2) Neártico Continental: incluye las provincias de Sonora, Altiplano Mexicano y Tamaulipas; (3) Mexicano de Montaña: incluye las provincias de la Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Eje Volcánico Transmexicano, Depresión del Balsas y Sierra Madre del Sur; (4) Antillano: formada solo por la provincia de la Península de Yucatán; y (5) Mesoamericano: incluye las provincias del Golfo de México, Costa Pacífica Mexicana y Chiapas. En el cuadro II se resume la distribución geográfica de las especies de *Heterolinus* y *Homalolinus* en cada uno de estos componentes y provincias biogeográficas de México (según Morrone 2001b, c). La distribución de las especies de *Homalolinus* corresponde principalmente a los componentes Mexicano de Montaña y Mesoamericano. Aunque la propuesta de los componentes fue para México, se aprecia que el componente Mesoamericano incluye la mayor parte de América Central, mientras que el componente Mexicano de Montaña es el único restringido al territorio nacional. La distribución de las especies estudiadas plantea la posibilidad de que las tierras bajas de Nicaragua y su lago representan el límite sur del componente Mesoamericano, el cual puede ser nombrado como 'Mesoamericano septentrional' para distinguirlo de un componente más austral que incluye las tierras altas de Costa Rica y Panamá, que puede ser nombrado como 'Mesoamericano meridional', el cual presenta la mayor relación biogeográfica con las montañas del noroeste de América del Sur.

Existen diferentes aspectos de nuestro análisis que coinciden con las ideas de Halffter (1987) sobre la distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana, por ejemplo las posibles barreras o eventos de vicarianza, como el Istmo de Tehuantepec y las tierras bajas de Nicaragua y Panamá. Morrone y Márquez (2001) también han comprobado la existencia y extensión de la Zona de Transición Mexicana con base en un análisis panbiogeográfico aplicado a la distribución de varios grupos monofiléticos de Coleoptera, encontrando dos trazos generalizados, uno septentrional (Mexicano de Montaña) y otro meridional (Mesoamericano), con sus límites cercanos a los propuestos por Halffter (1987), pero con el componente Mesoamericano penetrando más al norte por las costas mexicanas.

Es necesario integrar aún más información sobre aspectos biogeográficos de Mesoamérica, con el fin de buscar una propuesta común de regionalización biótica. Asimismo, es necesario estudiar las posibles relaciones entre las distintas áreas para plantear una hipótesis sobre la historia biogeográfica de la región, hacer predicciones y tomar decisiones correctas sobre su conservación y uso racional de los recursos.

Cuadro II

Distribución de las especies de *Heterolinus* y *Homalolinus* por componentes y provincias biogeográficas (según Morrone 2001b, c).

| COMPONENTES | PROVINCIAS | ESPECIES |
|-----------------------------|----------------------------------|--|
| Mexicano de Montaña | Sierra Madre Occidental | <i>Homalolinus neovulcanicus</i> |
| | Sierra Madre Oriental | <i>Homalolinus divisus</i> , <i>H. mexicanus</i> y <i>H. tlanchinolensis</i> |
| | Eje Volcánico Transmexicano | <i>Homalolinus apicalis</i> , <i>H. asiainae</i> , <i>H. flavipennis</i> , <i>H. neovulcanicus</i> y <i>H. rufus</i> |
| | Sierra Madre del Sur | <i>Homalolinus apicalis</i> , <i>H. dilutus</i> , <i>H. divisus</i> , <i>H. flavipennis</i> , <i>H. grandis</i> , <i>H. guerreroensis</i> , <i>H. mexicanus</i> y <i>H. rufus</i> |
| Mesoamericano septentrional | Chiapas | <i>Homalolinus affinis</i> , <i>H. atronitens</i> , <i>H. confusus</i> , <i>H. divisus</i> , <i>H. mexicanus</i> , <i>H. minensis</i> , <i>H. obsoletus</i> , <i>H. rufopygus</i> , <i>H. sanguineus</i> y <i>H. scutellaris</i> |
| | Golfo de México | <i>Homalolinus divisus</i> y <i>H. mexicanus</i> |
| | Pacífico Mexicano | <i>Homalolinus atronitens</i> |
| Mesoamericano meridional | Oeste del Istmo de Panamá | <i>Homalolinus apiciventrís</i> , <i>H. brevipennis</i> , <i>H. canaliculatus</i> , <i>H. difficilis</i> , <i>H. divisus</i> , <i>H. gracilis</i> , <i>H. mordax</i> , <i>H. planus</i> , <i>H. punctipennis</i> , <i>H. ruficollis</i> , <i>H. setosus</i> , <i>H. sharpi</i> , <i>H. tripunctatus</i> y <i>Heterolinus basiniger</i> |
| | Este de América Central | <i>Homalolinus planus</i> |
| Sudamericano del noroeste | Chocó, Cauca, Magdalena y Yungas | <i>Homalolinus aequatorialis</i> , <i>H. canaliculatus</i> , <i>H. planus</i> . <i>Heterolinus basiniger</i> , <i>He. puncticeps</i> y <i>He. xanthogaster</i> . |

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a la National Geographic Society por el subsidio 6590-99, gracias al cual JML realizó parte del trabajo de campo y al CONACyT por el subsidio 36488. Agradecemos a dos revisores anónimos por los comentarios aportados al trabajo.

LITERATURA CITADA

- Craw, R. C., J. R. Grehan & M. J. Heads. 1999. *Panbiogeography: Tracking the history of life*. Oxford Biogeography series 11, New York y Oxford. 229 pp.
- Croizat, L. 1958. *Panbiogeography: Vols. 1 y 2*. Publicado por el autor, Caracas. 1731 pp.
- _____. 1964. *Space, time, form: The biological synthesis*. Publicado por el autor, Caracas. 889 pp.
- Halffter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annu. Rev. Entomol.* 32: 95-114
- Herman, L. H. 2001. Catalog of the Staphylinidae (Insecta: Coleoptera). 1758 to the end of the second millennium. VI. Staphylininae group (Part 3). Staphylininae: Staphylinini (Quediina, Staphylinina, Tanygnathinina, Xanthopygina), Xantholinini. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 265: 3021-3840.
- Márquez, J. 2001. Systematic review of *Heterolinus* Sharp, 1885 (Coleoptera: Staphylinidae: Xantholinini). *Coleopts. Bull.* 55(3): 317-329.
- _____. (en prensa). Systematic revision of the genus *Homalolinus* Sharp, 1885 (Coleoptera: Staphylinidae: Xantholinini). *Zoologica Scripta*.
- Morrone, J. J. 2001a. *Sistemática, biogeografía, evolución: Los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F. 124 pp.
- _____. 2001b. Toward a cladistic model for the Caribbean subregion: Delimitation of areas of endemism. *Caldasia* 23(1): 43-76.
- _____. 2001c. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. Manuales y Tesis SEA, nro. 3, Zaragoza (España). 148 pp.
- Morrone, J. J. & J. V. Crisci. 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 26: 373-401
- Morrone, J. J., D. Espinosa & J. Llorente. 1996. *Manual de biogeografía histórica*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 155 pp.
- Morrone, J. J. & J. Márquez. 2001. Halffter's Mexican Transition Zone, beetles generalised tracks, and geographical homology. *J. Biogeogr.* 28: 635-650.
- _____. 2003. Componentes bióticos principales de la coleopterofauna mexicana. En: Morrone, J. J. y J. Llorente (eds.), *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*, Vol. 2, Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D. F. 217-220.

Recibido: 8 de febrero 2002

Aceptado: 10 de marzo 2003