



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

**ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES
IZTACALA**

**“ANALISIS DE UNA COMUNIDAD DE COLEOPTEROS
EDAFICOLAS DE UN PASTIZAL DE LAGUNA VERDE,
VERACRUZ”.**

TESIS PROFESIONAL

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A:

FRANCISCO JAVIER VILLALOBOS HERNANDEZ

LOS REYES, IZTACALA

1 9 8 5.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

La presente tesis fue realizada como parte de los proyectos: "Biosistemática y Zoogeografía de Invertebrados y Vertebrados", "Ecología y Comportamiento Animal" y "Monitoreo Ecológico de una Planta Nuclear", a cargo del Instituto de Ecología, A.C., apoyados por la Dirección Adjunta de Desarrollo Científico del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), México. (Convenios: PCECBNA-021146, PCCBBNA-021128 y PCECBNA-001744 respectivamente).

El trabajo de campo y parte del trabajo de Laboratorio fue realizado en colaboración con el Laboratorio de Monitoreo Ambiental, del campamento "El Farallón", de la Comisión Federal de Electricidad (C.F.E.), en Laguna Verde, Veracruz.

AGRADECIMIENTOS.

Deseo hacer explícito mi más profundo agradecimiento a todos aquellos que de alguna u otra manera han hecho posible la elaboración del presente trabajo.

Quiero agradecer al Dr. Gonzalo Halffter, exdirector del Instituto de Ecología, A.C. por haberme otorgado la oportunidad de desarrollar la tesis en esta institución.

Muy especialmente al M. en C. Pedro Reyes-Castillo actual Director del Instituto de Ecología y al Dr. Patrick Lavelle Investigador de la Ecole Normale Supérieure de París, quienes además de ser coodirectores del trabajo me han brindado su apoyo humanístico en todo momento.

Al Dr. Miguel Angel Morón Ríos por haberme otorgado su útil asesoría en momentos cruciales, sobre todo en la parte taxonómica de la investigación.

Al personal de Laboratorio de Monitoreo Ambiental del campamento "El Farrallón" de la C.F.E. en Laguna Verde, Ver., a cargo del Fis. Miguel Angel Valdovinos, por la disposición para cooperar mostrada durante la etapa de campo y de laboratorio, en especial al Biól. Emilio Thomas, a la Biól. Irma Cruz, así como a los Señores Melesio y Patricio cuya eficaz ayuda ha sido trascendente en la obtención de resultados.

A los especialistas en taxonomía (apéndice D) que participaron en la determinación del material; un especial reconocimiento a su importante labor científica.

A la Dra. Judith Najt del Museum National d'Histoire Naturelle de París y al Dr. Eduardo H. Rapoport de la Fundación Bariloche, en Argentina, quienes fueron minuciosos críticos e hicieron considerables mejoras al manuscrito.

Al Med. Pablo Rangel y a la M. en C. Gabriela Rico-Ferrat, que a cargo del proyecto Biología de Suelos, del Instituto de Ecología, me aportaron valiosa información y participación activamente durante el trabajo de campo.

A la M. en C. María Eugenia Maury y a la Biol. Valentina Serrano por los valiosos datos que me proporcionaron.

Al M. en C. Bert Kohlmann, al Biol. Vinicio Sosa y la M. en C. Laura Arriaga, quienes me asesoraron en algunos aspectos estadísticos del trabajo.

A las Biól. Ma. Luisa Castillo, Gemma Quintero y Camelia Castillo cuyo apoyo en la traducción y obtención de bibliografía, así como en la obtención de material ha tenido una enorme significancia en el desarrollo de esta tesis.

A mis amigos, Biól. Carlos Frago, Biol. Marco Aurelio Calderón Medina y Biól. Patricia Rojas, quienes además de contribuir con sus ideas en la discusión del trabajo, me alentaron continuamente.

A las Sras. Patricia Reidl y Serena Aconizante, quienes amablemente hicieron posible la comunicación con los especialistas y la mecanografía de esta tesis.

Al jurado revisor constituido por el Biól. Daniel Muñoz, el Biól. Enrique Kato, el Biól. José Luis Camarillo, el M. en C. Jorge Padilla y la M. en C. Pilar Villeda, quienes gentilmente accedieron a la pronta revisión del trabajo.

Por último deseo expresar mi más sincero agradecimiento a la Biól. Marfa Eugenia Nuñez Váldez su especial y determinante apoyo en todas y cada una de las facetas por las que atravesó este trabajo de tesis.

A mis padres,
a mis hermanos,
a mis amigos....

A Ma. Eugenia
(móvil constante a mi superación)

"Al entender de ciertos biólogos nada sería más difícil de comprender, en la naturaleza viviente, que el origen de pequeños detalles orgánicos, tales como las callosidades que se ven en las rodillas del camello o los broches de presión que adornan el caparazón del cangrejo de mar. Por mi parte, me siento más desconcertado por el camello entero y aun por el cangrejo".

Jean Rostand, El hombre y la vida..

" En el suelo, amalgama de vida y muerte,
al igual que el sonido en la obra de
Bach o el color en la de Van Gogh, han
quedado plasmados los ciclos de la mate-
ria y la energía".

INDICE

I. <u>INTRODUCCION</u>	1
1.1 MARCO SOCIAL	1
1.2 ANTECEDENTES HISTORICOS	4
1.3 ANTECEDENTES DIRECTOS	12
1.4 OBJETIVOS	15
II. <u>EL MEDIOAMBIENTE</u>	18
2.1 UBICACION	18
2.2 CLIMA	18
2.2 VEGETACION	22
2.4 SUELO	24
2.5 LA BIOTA EDAFICA	29
2.5.1 Generalidades	29
2.5.2 Rizósfera	31
2.5.3 Microbiota	34
2.5.4 Mesofauna	36
2.5.5 Macrofauna	38
III. <u>METODOLOGIA</u>	41
IV. <u>RESULTADOS Y DISCUSIONES</u>	46
4.1 RIQUEZA ESPECIFICA	46
4.2 EFICACIA DE LA SMD (Separación Manual Directa)	49
4.3 METODOS DE CRIA	53
4.4 CORRECCION DE LA BIOMASA	55
4.5 BIOMASA ESPECIFICA	55
4.6 MORFOMETRIA	58
4.7 ESTRUCTURA TAXONOMICA	61
4.7.1 Melolonthidae	67
4.7.1.1 Consideraciones Zoogeográficas sobre los Melolonthidae....	69
4.7.2 Staphylinidae	72
4.7.3 Chrysomelidae	75

4.7.4 Elateridae	76
4.7.5 Curculionidae	78
4.7.6 Hydrophilidae y Scarabaeidae	79
4.7.7 Otras familias	81
4.8 ESTRUCTURA TEMPORAL	82
4.8.1 La Comunidad	83
4.8.2 Las Familias	85
4.8.3 Melolonthidae	87
4.8.4 Staphylinidae	96
4.8.5 Chrysomelidae	101
4.8.6 Elateridae	106
4.8.7 Curculionidae	112
4.8.8 Hydrophilidae y Scarabaeidae	116
4.8.9 Otras Familias	120
4.9 ESTRUCTURA ESPACIAL	123
4.9.1 DISTRIBUCION VERTICAL	124
4.9.1.1 Melolonthidae	126
4.9.1.2 Staphylinidae	132
4.9.1.3 Chrysomelidae	135
4.9.1.4 Elateridae	137
4.9.1.5 Curculionidae	139
4.9.1.6 Otras Familias	141
4.9.2 DISTRIBUCION HORIZONTAL	143
4.9.2.1 Melolonthidae	144
4.9.2.2 Otros géneros	150
4.10 ESTRUCTURA TROFICA	153
<u>V. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS</u>	161
<u>RESUMEN</u>	169
<u>BIBLIOGRAFIA</u>	169
<u>APENDICE A</u>	191

APENDICE B	201
APENDICE C	204
APENDICE D	208

I. INTRODUCCION

La fauna del suelo de los ecosistemas tropicales tiene un valor considerable cuando se pretende hacer un manejo racional de los recursos que allí se generan y además puede tener un interés especial al momento de evaluar el impacto ambiental producido por las grandes obras de ingeniería.

I.1 MARCO SOCIAL

Los trabajos sobre seguridad ecológica, que la Comisión Federal de Electricidad (C.F.E.) ha llevado a cabo en Laguna Verde, Ver., persiguen como objetivo final el logro de una base de referencia para el programa de monitoreo radioecológico que se establecerá cuando entre en función la Planta Nucleoeléctrica.

El proyecto "Laguna Verde", a cargo del Instituto de Ecología, iniciado en 1970 a petición y mediante convenio con la C.F.E., ha producido algunos trabajos sobre ecología terrestre que han sido parte importante del informe que esta institución ha presentado al organismo regulador de la Organización Internacional de la Energía Atómica (O.I.E.A.)*, y del informe final titulado: "Monitoreo Ecológico de una Planta Nucleoeléctrica." En este último en particular, se ha puesto de manifiesto la importancia de la fauna edáfica como un medio predictor del impacto ambiental.

* Dicho organismo es el encargado de asegurar que la central nucleoelectrica de Laguna Verde se apegue a normas preestablecidas para la protección de la salud humana.

Hasta antes de 1976 los organismos de suelos tropicales no habían sido estudiados bajo una perspectiva ecológica en México; incluso se afirmaba que al estar protegidos por el manto edáfico, estos seres vivos se prestarían menos a detectar posibles cambios faunísticos debidos a la futura actividad de la central Nucleoeléctrica (Halffter y Reyes-Castillo 1975).

Lavelle (1981 a) propone que el suelo y su biota es un medio con gran relevancia para detectar una posible acumulación de radionúclidos; ya que en este sistema se lleva a cabo la recirculación de la materia orgánica y de los nutrientes, la cual a su vez, depende en gran medida de la actividad de la fauna que lo habita. Plantea que conociendo la estructura y dinámica de las poblaciones edáficas, contaremos presumiblemente con un excelente instrumento para evaluar una alteración ambiental.

Lavelle *et al.* (en prep.) sugieren que dentro de las comunidades del suelo hay especies acumuladoras de Ca y, por lo tanto, potencialmente de sus homólogos alcalinoterreos radioactivos, El Sr 90 y el Cs 137; así como la posible utilización de las mismas como indicadoras de perturbaciones.

De acuerdo a Krivolutsky *et al.* (1983): "Los artrópodos del suelo son un material conveniente para la elucidación de las vías y patrones cuantitativos de migración de radionúclidos en las biogeocenosis y pueden ser utilizados como bioindicadores de territorios contaminados".

Los organismos edáficos, por otra parte, tienen importancia eco-

nómica en la agricultura nacional, pues algunos coleópteros habitantes del suelo de las Familias Melolonthidae*, Elateridae y Chrysomelidae son verdaderas plagas que atacan a los cultivos en sus raíces, como ha sido manifestado en la I y II Mesa Redonda sobre Plagas del Suelo (1978 y 1983).

La región de Laguna Verde es actualmente una de las zonas del país mejor conocidas, en cuanto a ecología terrestre se refiere, gracias a los trabajos que desde 1970 se han llevado a cabo a raíz de la construcción de la Planta.

Estos estudios han comprendido hasta el momento, la vegetación (Gómez-Pompa *et al.* 1972), los mamíferos, los anfibios y los reptiles (Alvárez *et al.* 1972), las aves (Thiollay 1978).

Sobre invertebrados existen trabajos sobre los Orthoptera-Acrididae (Descamps 1974); sobre los Scarabaeinae se han hecho y se siguen haciendo importantes estudios, algunos de ellos realizados por Halffter *et al.* (1979 y 1982) y Fávila *et al.* (1972 y en prep.).

La comunidad de artrópodos epiedáficós ha sido descrita por Halffter y Reyes-Castillo (1975) y Halffter *et al.* (en prensa) durante la época de lluvias y de secas respectivamente.

La fauna del suelo por su parte ha sido estudiada, en forma

* Cabe aclarar que el grupo, aquí considerado como Melolonthidae, es siguiendo el criterio de Endrodi (1966) citado por Morón (1983), equivalente a Scarabaeidae Pleurosticti de otros autores.

global, por Lavelle *et al.* (1981 y en prep.) y en algunos aspectos particulares, sobre lombrices terrestres, por Lavelle (1981 b) y por Pineda y Hernández (1983).

Es precisamente a raíz de esos primeros trabajos globales sobre la fauna del suelo, que surge el interés de estudiar a fondo a la comunidad de los Coleoptera.

1.2 ANTECEDENTES HISTORICOS.

Una vasta cantidad de información ha aparecido sobre el edafon* desde que Darwin (1881) publicó su trabajo sobre la contribución de las lombrices terrestres en la formación del humus vegetal. Este estudio puede considerarse como una contribución que ha servido para iniciar un fértil campo de investigación hoy conocido como Biología de Suelos.

Dentro de la Biología de Suelos el estudio de los artrópodos ha tenido interés para el hombre por varias razones, las cuales pueden ordenarse cronológicamente como sigue:

- 1) Como contribuciones al conocimiento básico.

* Krausse (1929) propuso una terminología especial para denotar el grado de adaptación al suelo de los organismos, definiendo al epiedafon, al hemiedafon, y al euedafon, como el conjunto de organismos que viven inherentemente ligados a la superficie, al mantillo y al suelo mineral respectivamente.

- 2) Como contribuciones testimoniales de la transformación de la fauna de un medio natural a uno agrícola o industrial.
- 3) Por su importancia agrícola y forestal.
- 4) Por su papel en las cadenas tróficas.
- 5) Como un medio de diagnóstico acerca del estado y origen geográfico de los suelos.
- 6) Como bioindicadores de posibles alteraciones en el medio ambiente.

El intento inicial por estudiar a los artrópodos del suelo fue hecho en Europa por Diem (1903); seguido por Holdaus (1910), quienes publicaron breves registros de los organismos de un suelo en Alemania. Les siguieron algunos zoológicos americanos, estudiando las relaciones ecológicas de los insectos y otros invertebrados, tal es el caso de McAtee (1907), quien examinó una área en el piso de un bosque y de una pradera en Washington, relacionando los insectos y semillas con los hábitos alimenticios de las aves.

Poco después fueron hechas observaciones globales para dar testimonio de la fauna en algunos estados americanos en transformación de un medio natural a uno agrícola e industrial. Shelford (1913), Vestal (1913) y Adams (1915) han hecho aportes significativos en este sentido.

En ese entonces, en Inglaterra, se llevaron a cabo investigaciones intensivas, en las que se encontró que debido a los continuos cambios provocados por los cultivos, los insectos del suelo no tenían una distribución uniforme excepto para extensiones reducidas en pastizales, pero aún allí la

composición estaba afectada considerablemente por la migración de los insectos desde o hacia las tierras arables.

El primer examen minucioso sobre los insectos edáficos fue elaborado por Cameron (1913) en Manchester, trabajando en una área con vegetación heterogénea. Buckle (1921), en el mismo lugar encontró un poco más tarde, que la distribución y densidad de la fauna del suelo era más estable en los pastizales que en tierras cultivadas, que la fauna se incrementaba con la vegetación y que no existía una fauna característica de los terrenos agrícolas.

Morris (1920) hizo colectas en un pastizal permanente, en donde los coleópteros predominaban en número de especies; encontró que los factores que repercutían en la distribución vertical eran principalmente el alimento, la aereación y la humedad. Su segundo reporte (1922) describe el efecto del estiércol sobre las tierras cultivables.

Observó que la aplicación de estiércol a la tierra, incrementaba la población de invertebrados, los cuales eran predominantemente saprófagos y no dañaban los cultivos, al respecto de la profundidad a la que se encontraba la fauna, concluyó que el mayor número de insectos y otros invertebrados estaba confinado a los 8 cm superficiales, aunque algunas especies penetraban a mayor profundidad. El también intentó estimar el contenido de Nitrógeno de las formas aladas de los insectos del suelo y encontró que aparentemente no había pérdidas apreciables en el suelo debido a la migración de estos. En su tercer informe (1927), concluye que el efecto del

estiércol adicionado artificialmente al suelo, sobre la población edáfica observada poco después en ese lugar, es mínimo.

Thompson (1924) examinó algunos pastizales y tierras agrícolas, siendo el primero en observar las variaciones cualitativas y cuantitativas de la fauna correlacionándolas con las condiciones ambientales.

La fauna del suelo de un pastizal permanente y de tierras cultivables de cuatro tipos de suelo diferentes fue revisada por Edwards (1929), quién observó que los componentes de esta fauna diferían en relación a los diferentes tipos de suelo. También intentó correlacionarlos con las condiciones medioambientales, observando que los insectos nocivos se presentaban en los cuatro pastizales, con ligeras variaciones en su densidad.

Dammerman (1925 y 1937) hace la primer contribución al conocimiento de la fauna superficial y endogea de un suelo tropical, en las Indias Orientales.

En 1935, Ford hizo una investigación de los animales del suelo y de la vegetación, de una pradera durante los períodos favorables del año, encontrando densidades elevadas de colémbolos; observó la mayor concentración de individuos entre los 2.5 y 4 cm debajo de la superficie; pocos organismos a 11.5 cm y ninguno a 20 cm; observó además que el grupo mejor representado en diversidad, era Coleoptera con 34 especies; de las cuales la mayoría pertenecían a Staphylinidae.

Al parecer, el primer muestreo en un gradiente altitudinal fue hecho en Alemania por Frenzel (1936), quién comparó la fauna del suelo en diferentes habitats, situados a altitudes que variaban de 110 a 2000 m, concluyendo que la humedad del suelo tenía una relación directa con la estructura y que esta combinación de factores era lo que más afectaba a las poblaciones; recalando la plasticidad de los organismos del suelo. Obtuvo un mínimo de 68 y un máximo de 203 especies, observando picos poblacionales en Octubre y al inicio de la primavera; mientras que los mínimos tenían lugar a mediados de invierno y de verano.

Ladell (1936) hace una contribución importante al estudio de la fauna del suelo, al diseñar un aparato para la separación de artrópodos edáficos, utilizando un método de flotación con un medio consistente en una solución acuosa de sulfato de magnesio, que tiene una gravedad específica de 1.11. Este aparato permitió a Baweja (1939) la separación de 300 muestras para su estudio sobre la recolonización de suelos esterilizados por compuestos químicos y por calor, siendo el mayor número separado hasta ese entonces. Este último autor, es probablemente el primero que utiliza métodos de cría para la identificación de insectos en estudios de esta naturaleza, encontrando que las formas inmaduras de los insectos holómetabolos ocupan del 14.3 al 42.2% de la densidad total. Logró identificar larvas de Carabidae, Staphylinidae y Elateridae; encontró además que las densidades de artrópodos eran mayores a fines del otoño y principios de verano; que en los suelos esterilizados la densidad se incrementaba de 1.5 a 1.8 veces, con respecto al control, necesitando de 5 a 7 meses para alcanzar su densidad normal; que del 80 al 90% de la densidad se encontraba entre

los 23 cm superficiales del suelo, siendo mayor en primavera que en verano.

Salt y Hollick en 1944 y 1946 desarrollaron un método para la colecta de larvas de Elateridae; siendo los primeros en abordar formalmente el problema de la distribución horizontal de estos organismos; encontrando que obedece a patrones de agregación. Estos mismos autores, en 1948, presentan resultados parciales de la totalidad de la fauna de artrópodos en un muestreo intensivo en un pastizal en Inglaterra y determinan que los coleópteros ocupan el 3% de la densidad en los 7.5 cm superficiales, predominando las larvas del elatérico *Agriotes sputator* (L.).

Strickland (1944, 1945 y 1947) comparó la fauna edáfica de una plantación de cacao en las Indias Orientales, con la de una parcela de sabana perenne sobre el mismo tipo de suelo; encontró en el mantillo, en los 7.5 cm superficiales, un total de 120 especies y, en comparación a la fauna de la sabana, encontró un menor número de especies (70). Sin embargo sólo 19 géneros eran comunes en ambas, lo cual indicaba que existía una diferencia real entre las faunas de las dos comunidades, como producto de la diferencia de la naturaleza del estrato herbáceo.

En 1953, Macfayden registró por primera vez datos de biomasa en peso fresco para los microartrópodos de un pastizal inglés; pues todos los trabajos anteriores sobre fauna del suelo se relacionaban con el número de individuos y con la distribución espacio-temporal de las comunidades.

Hairston y Byers (1954) y Engelman (1961), probablemente son los primeros en aplicar los principios de la enegética, hasta entonces utilizados para el estudio de las comunidades acuáticas, en una comunidad terrestre, ellos trabajaron en un campo del sureste de Michigan y se restringieron a la evaluación energética de ciertos grupos de artrópodos edáficos.

En las llanuras de Gahana, Belfield (1956) estudió en un pastizal la distribución vertical de los artrópodos durante la estación seca, siendo éste el primer trabajo realizado en el Oeste de Africa.

A mediados del presente siglo, la fauna del suelo empezó a interesar a los científicos latinoamericanos; aparecieron los trabajos de Rapoport (1958 y 1959) en Argentina y los de Covarrubias *et al.* (1964) en Chile, estos estudios fueron principalmente dirigidos a los colémbolos.

En Oceanfa, posiblemente el primer trabajo sobre la fauna edáfica del mantillo es el de Greenslade y Greenslade (1967), en las Islas Salomón.

La década de los sesentas se caracteriza porque los estudios pretenden evaluar el papel de las termitas en la mineralización de la materia orgánica, al respecto pueden verse los trabajos de Ghylarov (1962), Maldaque (1964), Bodot (1967) y Lee *et al.* (1968). A fines de esa década, Rapoport (1968) publicó el trabajo: "La fauna edáfica y sus aplicaciones en la caracterización de los suelos" en donde se sugiere su utilidad como indicadores del tipo de vegetación, humedad, textura, materia orgánica y

el origen geográfico de los suelos.

Sin embargo Gisin (1943) en Suecia, y la escuela rusa con Ghylarov (1949-1956), son los primeros en proponer que los colémbolos, en particular, pueden ser utilizados como indicadores de condiciones del suelo. (Najt 1976).

Aportes importantes al conocimiento de los artrópodos del suelo en Africa y en Europa, fueron hechos por Athias *et al.* (1975) y Perssón y Lohm (1977), respectivamente.

En selvas tropicales, algunos análisis de los artrópodos edáficos han sido realizados por Irmer (1979) quien estudió la fluctuación de la densidad y los cambios de habitat de los Coleoptera Carabidae y Staphylinidae de suelos inundables, encontrando diferentes posibilidades de sobrevivencia durante los periodos de alta precipitación, en la región Amazónica.

Collins (1980) en Asia, siguiendo un gradiente altitudinal, encuentra las mayores densidades y biomasa de coleópteros obtenidas en una selva tropical. En Laguna Verde y en la Selva Lacandona, Lavelle *et al.* (1981) y Lavelle y Kohlmann (1984) llevaron a cabo los primeros registros en selvas mexicanas.

En estudios recientes, González *et al.* (1983 a 1983 b, 1983 c y 1983 d). en algunas plantaciones y selvas de Cuba, han mostrado que la

macrofauna, en ese lugar, es relativamente pobre, sobre todo durante la época lluviosa.

Girard (1983), en las sabanas tropicales y bosques de galerías de Lamto, Costa de Marfil, corroboró una vez más la baja densidad de la fauna edáfica africana; estudió los Scarabaeidae, Tenebrionidae y Alleculidae; encontrando una riqueza específica de 41 especies, que constituyen lo esencial de las poblaciones hipogeas de esa sabana. Del total, 29 especies pertenecen a Scarabaeidae; 85.6% de la densidad se encontraba en los primeros 20 cm de profundidad. Aunque las poblaciones de Scarabaeidae tienen ciclo estacional, estos son variados y dependen del tipo de medio en el que viven.

Un intento por recopilar los datos más importantes, de algunos autores, que han contribuido al estudio de los coleópteros del suelo desde 1935, puede verse en el Cuadro 1. La heterogeneidad de los resultados debe tenerse en cuenta cuando se pretenden hacer comparaciones.

1.3 ANTECEDENTES DIRECTOS.

En México, a raíz de la construcción de la Planta Nucleoeléctrica de Laguna Verde, la fauna del suelo fue por primera vez estudiada, con un enfoque-ecológico integral por Lavelle *et al.* (1981) quienes, entre otras cosas, encontraron que las larvas de Melolonthidae en pastizales y

Cuadro 1. Densidades y biomásas de la Macrofauna y de la Coleopterofauna obtenidas por diversos autores, en distintos lugares y tiempos, utilizando diferentes métodos de extracción y tamaños de muestra.

REFERENCIA	LUGAR	TIPO DE VEGETACION	MACROFAUNA		COLEOPTERA		METODO DE SEPARACION	PERIODO MUESTREADO	TAMANO DE MUESTRA		VOLUMEN TOTAL MUESTREADO (c-c)
			D (U/m ²)	B (g/m ²)	D (U/m ²)	B (g/m ²)			(c-c)	(c-c)	
Ford (1935)	Bodley, Inglaterra	Pastizal	4,225.5	—	315.8(7.5)	—	SMD y F	Inv. y Prim.	1.3 x 10 ³	3.7 x 10 ⁴	
Baeza (1938)	Rothamsted, Inglaterra	Pastizal	8,170	—	797.9(9.6)	—	FL	año y medio	1.8 x 10 ³	5.3 x 10 ⁴	
Salt et al. (1948)	Spney, Inglaterra	Pastizal	24,293 ⁺	—	4,397(18.1)	—	SL	un mes	2.5 x 10 ³	4.9 x 10 ⁴	
Beilheid (1955)	Accra, Ghana	Pastizal	309 ⁺	—	34.3(11.1)	—	FL	un año	3.7 x 10 ³	2.2 x 10 ⁴	
Añbas et al. (1975)	Laino, Costa de Marfil	Sabana	2015	57.7	230(11.4)	0.285(0.5)	SMD y SL	un año	?	?	
Presson y Lohm (1977)	Spibok, Suecia	Pastizal	7564	38.6	1,420(18.7)	11.6(30)	SMD y SL	un año	?	?	
Coiera (1980)	Gunung Mulu, Sarawak	Selva Tropical	1228	7.8	76.8(6.2)	2.3(0.1)	SMD	un mes	1.6 x 10 ³	1.7 x 10 ⁴	
Lavelle (no pub.)	Foro Foro, Costa de Marfil	Sabana	3207	28.7	28(0.9)	1.3(4.4)	SMD y SL	estación húmeda	?	?	
Lavelle et al. (1981)	Laguna Verde, México	Pastizal	1830	98.0	320(9.4)	45(46.8)	SMD y SL	estación húmeda	4.1 x 10 ³	6.2 x 10 ⁴	
Lavelle et al. (1981)	Laguna Verde, México	Selva baja subcaducifolia	3011	33.6	12.2(4.0)	2.4(7.1)	SMD y SL	estación húmeda	4.1 x 10 ³	3.3 x 10 ⁴	
González et al. (1983 a y d.)	Sierra del Rosario, Cuba	Plantación de H. elaeagnus	7,208	—	163.8(2.3)	1.2(7)	SMD	un año	1.5 x 10 ³	7.2 x 10 ⁴	
González et al. (1983 b)	Sierra del Rosario, Cuba	Selva Tropical perennifolia	9,608	—	173(1.6)	—	SMD	un año	1.5 x 10 ³	7.2 x 10 ⁴	
González et al. (1983 c)	San Diego, Cuba	Selva Tropical caducifolia	1,461 ⁺	—	289(19.8)	—	SMD	un año	1.5 x 10 ³	7.2 x 10 ⁴	
Lavelle y Kohman (1984)	Bonampak, México	Selva mediana perennifolia	888	18.9	58(6.5)	6.5(1.9)	SMD y SL	un mes	1.6 x 10 ³	1.5 x 10 ⁴	

* Solo Arráspodor

+ No se consideró Hymenoptera

SMD = Manual Directa

F = Flotación

D = Densidad (U/m²)

SL = Lavados

FL = Flotador de Lavelle

B = Biomasa Fresca (g/m²)

selvas tienen una densidad de 16 a 177 (0.6 a 9.2%) y una biomasa de 1.2 a 61.9 g/m² (3.7 a 42.3%); obteniendo los resultados más altos en los pastizales (ver Cuadro 2), lo cual representa un rasgo distintivo de la localidad con respecto a otros lugares del Mundo (ver Cuadro 1).

Cuadro 2 Densidades en i/m²(D), biomasa en g/m²(B) e importancias relativas (números entre paréntesis) de la macrofauna y coleoptero-fauna, en Laguna Verde, Ver. Los valores más altos tienen lugar en los pastizales. (números en negritas). Datos tomados de Lavelle et al (1981)

LUGAR	L. MELOLONTHIDAE	COLEOPTERA			MACROFAUNA	
		LARVAS	ADULTOS	TOTAL		
Pastizal Km: 22 800 m.s.n.m.	D	177 (9.2)	294(15.3)	82.3(4.3)	376.3(19.8)	1927(100)
	B	42.6(25.4)	43.6(26.0)	0.23(0.14)	43.8(19.5)	168(100)
Pastizal Km 8 350 m.s.n.m.	D	80(7.2)	226(20.2)	41(3.7)	267(23.8)	1118(100)
	B	29.1(38.3)	30.0(39.5)	0.3(0.45)	30.3(40.0)	76(100)
Pastizal Km 0 50 m.s.n.m.	D	89(4.1)	400(18.2)	79(3.6)	479(21.8)	2197(100)
	B	61.9 (42.3)	63.9(44.3)	0.54(0.55)	64.4(44.8)	99(100)
Selva Km 27 170 m.s.n.m.	D	16(0.61)	198(7.3)	24(0.9)	224(8.2)	2722(100)
	B	25.3(64.9)	25.5(65.4)	0.15(0.38)	25.6(65.8)	39(100)
Selva Km 8 720 m.s.n.m.	D	32(1.3)	122(5.1)	41(1.7)	163(6.8)	2411(100)
	B	1.2(3.7)	2.4(7.5)	1.5(4.7)	3.9(12.2)	32(100)

En un análisis factorial de correspondencia, estos autores encuentran que los factores que explican los porcentajes más altos de la variación son la naturaleza del medio, ya sea herbácea o selvática (FI=53.4%), y la altitud (FII=12.6%); con estos resultados han construido un espacio de referencia en el cual se ubican las diferentes localidades estudiadas. En un trabajo complementario y con el objeto de comparar a través de un

método sencillo y rápido la importancia y la estructura de la macrofauna, antes del funcionamiento de la Planta; Lavelle *et al.* (en prep.) siguiendo un transecto altitudinal, definieron como factores determinantes a la textura (FI=21%) y a la naturaleza herbácea del sustrato (FII=11.2%); los cuales separan coherentemente los diferentes medios prospectados, que se caracterizan por tener estructuras distintas (Fig. 1 y Cuadro 3). Con base en estos resultados, los cambios sufridos con la actividad de la Planta podrían ser detectados.

Los trabajos sintéticos realizados por Lavelle (1983 y 1984) permiten inscribir la problemática abordada en el presente trabajo dentro de un análisis comparativo.

1.4 OBJETIVOS.

La meta inicial del presente trabajo es caracterizar, mediante el análisis, la estructura de la comunidad de coleópteros edáficolas que habitan un pastizal ubicado a 800 m de altitud (denominado en este estudio como estación "A"). Los objetivos en que se desglosa dicha meta son los siguientes:

- a) Analizar la estructura taxonómica, haciendo una lista de los géneros y/o especies de Coleoptera más significativos del pastizal.
- b) Hacer estimaciones de la Densidad y Biomasa de la comunidad;

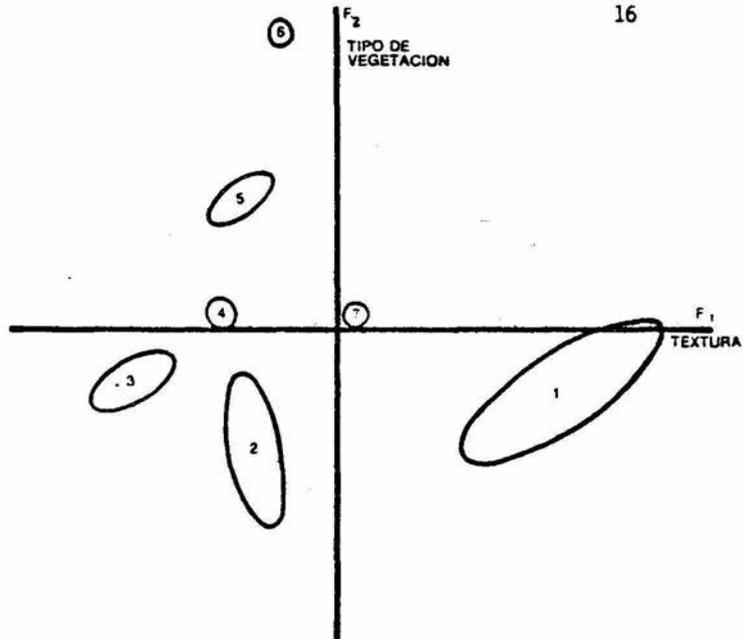


Fig. 1. Constelaciones ubicadas en un espacio de referencia, formado a partir de los factores que explican los más altos porcentajes de la varianza. De Lavelle *et al.* en prep.)

Cuadro 3. Densidad en i/m^2 (D), biomasa en g/m^2 (B), e importancia relativa (números entre parentesis) de la Macrofauna y de la Coleopterofauna en las comunidades representadas por las constelaciones de la figura 1. La estación "A" se ubica en la No. 2 (Datos tomados de Lavelle *et al.* en prep.)

CONSTELACION No.	L	COLEOPTERA			MACROFAUNA	
		MELOLONTHIDAE	LARVAS	ADULTOS		TOTAL
1 PASTIZAL SUELO ARENOSO	D	0.0(0.0)	0.0(0.0)	50.5(10.3)	50.5(10.3)	490(100)
	B	0.0(0.0)	0.0(0.0)	0.0(0.0)	0.0(0.0)	7.2(100)
2 PASTIZAL SUELO FRANCO	D	3.3(1.8)	25.5(14.1)	0.0(0.0)	25.5(14.5)	181(100)
	B	0.2(5.9)	0.3(8.1)	0.0(0.0)	0.3(8.1)	3.42(100)
3 PASTIZAL SUELO ARCILLOSO	D	6.2(6.0)	17.7(17.2)	0.0(0.0)	17.7(17.2)	103(100)
	B	4.7(66.4)	4.8(68.0)	0.0(0.0)	4.8(68.0)	7.0(100)
4 PASTIZAL-ENCINAR SUELO FRANCO ARCILLOSO	D	0.0(0.0)	15.8(2.0)	0.0(0.0)	15.8(2.0)	790(100)
	B	0.0(0.0)	1.9(10.3)	0.0(0.0)	1.9(0.3)	18.1(100)
5 BOSQUE SUELO FRANCO	D	22.3(3.5)	41.4(6.5)	17.8(2.8)	58.2(9.3)	637(100)
	B	5.4(7.7)	5.7(8.1)	0.0(0.0)	5.7(8.1)	70.2(100)
6 SELVA BAJA SUELO FRANCO	D	13.0(2.9)	28.7(8.4)	64.1(14.3)	92.8(20.7)	448(100)
	B	0.7(12.4)	0.7(13.4)	0.4(6.7)	1.1(20.1)	5.5(100)
7 ACAHUAL SUELO FRANCO - ARENOSO	D	0.0(0.0)	0.0(0.0)	0.0(0.0)	0.0(0.0)	300(100)
	B	0.0(0.0)	0.0(0.0)	0.0(0.0)	0.0(0.0)	1.64(100)

así como de sus diferentes elementos.

- c) Estudiar las variaciones estacionales que se presentan en los principales grupos.
- d) Evaluar su disposición espacial, en los planos vertical y horizontal.
- e) Con base en la bibliografía, hacer un esbozo de la estructura trófica de esta comunidad.

La definición de la estructura es sólo un paso previo para evaluar su dinámica y por tanto, su contribución como parte de la zoosfera en el proceso de la recirculación de la materia orgánica y de los nutrientes dentro del sistema suelo, así como en la modificación de la rizósfera.

II. EL MEDIOAMBIENTE.

Antes de entrar de lleno al desarrollo del trabajo vale la pena hacer una recopilación de la información, que hasta ahora se ha generado sobre el medio, los procesos y los componentes edáficos más relevantes en la estación "A", que permita una visión más integral de los fenómenos estudiados.

2.1 UBICACION.

La región de Laguna Verde se localiza sobre la costa del Golfo, al norte de la ciudad de Veracruz, sus coordenadas son: $19^{\circ} 43' 36''$ latitud norte y $96^{\circ} 23' 43''$ longitud oeste (Fig. 2). La zona escogida para el presente trabajo es un pastizal inducido, ubicado a 800 m de altitud (estación "A"). Cabe señalar que este lugar ha sido estudiado previamente por Lavelle *et al.* (1981).

2.2 CLIMA

De acuerdo con García (1970) y Gómez Pompa *et al.* (1972), en el área pueden encontrarse los climas tipo Aw_2 y Am , es decir cálido subhúmedo y húmedo con lluvias en verano respectivamente; ya que se ubica en la zona de clima tropical húmedo de la región Sur del Golfo de México.

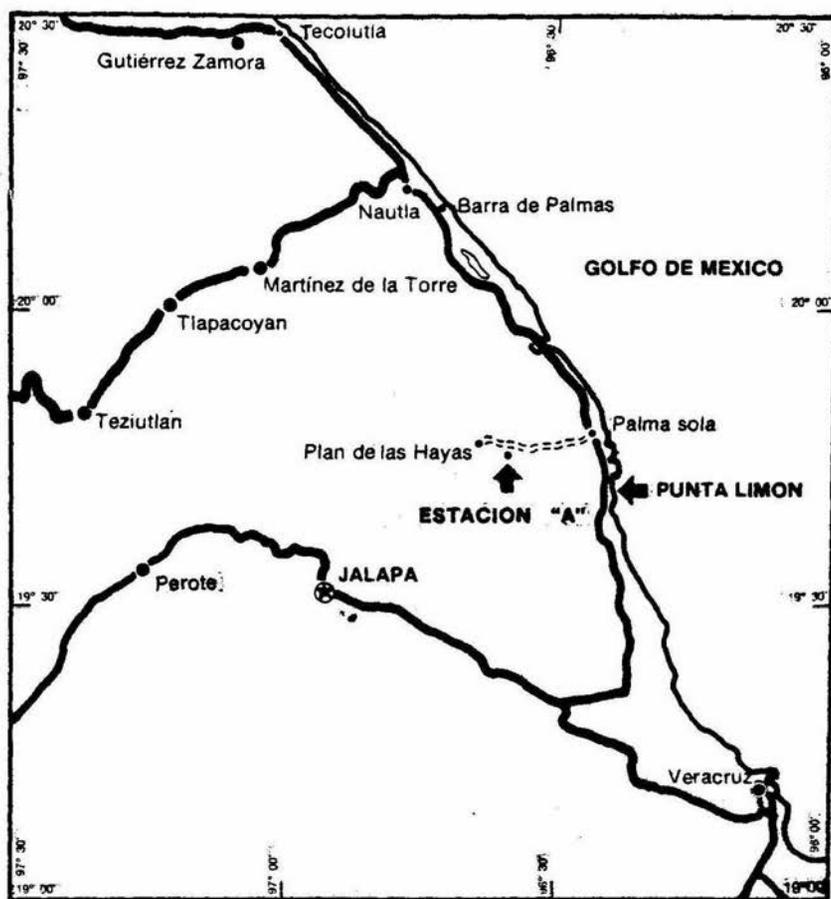


Fig. 2. Localización de la zona de estudio. Km. 22 del camino que va de Palma Sola a Plan de las Hayas, en la región de Laguna Verde, Veracruz (Modificado de Halffter y Reyes - Castillo 1975.)

La precipitación anual es cambiante dentro de la región, al suroeste llega a 1000 mm; en la parte norte a 2000; en la zona litoral a 1500 mm y en altitudes cercanas a los 800 msnm, a 1800 mm. La época de lluvias comprende de Mayo a Noviembre. Estas lluvias son provocadas por los vientos alisios que empiezan a elevarse a pocos kilómetros de Laguna Verde y en Septiembre los ciclones tropicales producen un notable aumento sobre la precipitación.

La época de sequía se extiende de Diciembre a Mayo; presentándose las lluvias acompañantes de los llamados "Nortes". Estos son masas de aire frío provenientes del sur de Canadá y norte de los Estados Unidos, con ocurrencia en el Invierno primordialmente; que se reflejan en un incremento del porcentaje de lluvia, que es de gran importancia para las plantas (Gómez Pompa *et al.* 1972).

La temperatura media anual es de 26°C, la media máxima de 34°C y la media mínima de 16°C, sin embargo, estos valores descienden conforme la altitud aumenta.

Los diagramas Ombrotérmicos de la figura 3 fueron elaborados en base a los datos de las estaciones climatológicas de Laguna Verde y de Mesas del Sombrero, esta última es la más cercana a la parcela estudiada, en ellos puede verse el número de meses secos en la región.

En estos diagramas se evidencia que los meses de Marzo y Abril son los más secos, de acuerdo con los registros de la estación climatoló-

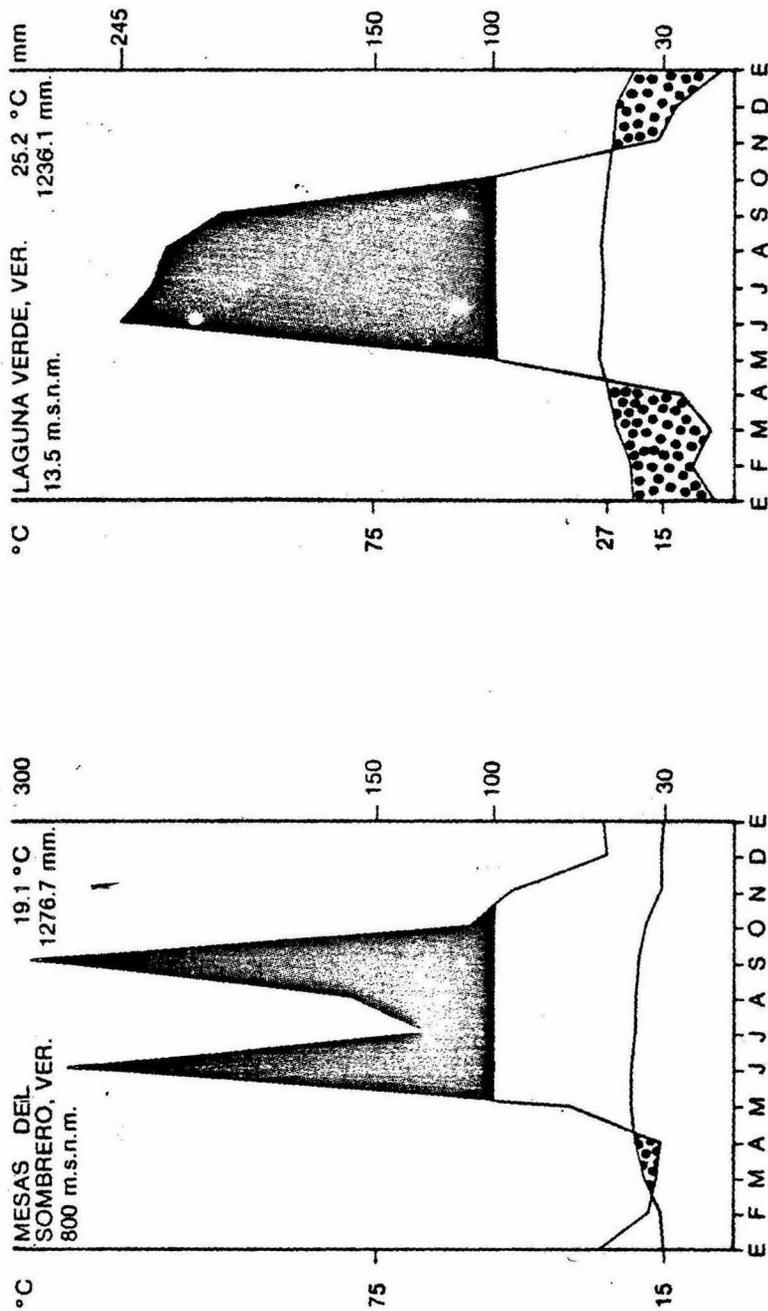


Fig. 3.A. Diagrama Ombrotérmico elaborado en base a los datos de la estación climatológica de Mesas del Sombrero (1980-1982)
 B. Idem. Estación Laguna Verde (1979-1980).

gica más cercana a la estación "A" (Fig. 3 A). Los meses de Junio a Octubre son los más lluviosos. Con respecto a la temperatura, se observa que en Marzo y Abril se presenta un punto de inflexión que, en promedio, eleva este parámetro de 21°C a 26°C. En las altitudes menores a los 50 m.s.n.m. se acentúa el patrón climatológico antes descrito (Fig. 3 B).

2.3 VEGETACION.

Datos extensos sobre la vegetación de la región de Laguna Verde pueden obtenerse de Gómez Pompa *et al.* (1972). En este trabajo nos limitaremos a discutir sobre algunos aspectos de la sucesión ecológica imperante en el lugar. La información proviene de Halffter y Reyes-Castillo (1975).

La vegetación primaria de Laguna Verde es de varios tipos: Selva alta subperennifolia, bosque caducifolio, selva baja caducifolia, encinar, vegetación pionera, manglar y vegetación acuática de hidrófitas enraizadas.

Después de por lo menos cien años de explotación humana, estas asociaciones climax son ahora excepcionales y ocupan áreas muy reducidas, actualmente existe un mosaico vegetacional que va desde los pastizales inducidos hasta los remanentes de las formaciones climax, pasando por un conjunto de etapas sucesionales con dominio de las más jóvenes.

La selva baja subcaducifolia es la comunidad climax dominante.

Por debajo de los 300 m de altitud, las vegetaciones pionera, riparia y acuática ocupan superficies reducidas, estado en general poco modificadas; el pastizal inducido domina en las partes con mayor altitud y amenaza con extenderse a las zonas cercanas a la planta, como producto de la actividad ganadera.

Estos pastizales inducidos son un tipo de vegetación disclimax, dado que dentro de las fases de la sucesión secundaria de la selva baja subcaducifolia no figura el estadio pastizal, por lo que estas extensas áreas son mantenidas artificialmente, atenuando el proceso de la sucesión, gracias al extenso período de sequía y sobre todo por las actividades humanas, como son: explotación agropecuaria, tala masiva y uso del fuego; que lo han mantenido más o menos permanentemente.

Los pastizales ocupan la mayor parte de los terrenos planos, o con poco declive, y han sido inducidos por la introducción de la gramínea *Panicum maximum* Jacq. Dentro de estos llegan a existir elementos de la selva subcaducifolia como *Sabal mexicana* Mart., *Tecomona stans* (L.) HBK., *Randia laetevirens* Standl., *Bursera simaruba* (Sw.) Sarg.; árboles como *Tabebuia rosea* (Bert.) D.C. y *Chlorophora tinctoria* (L.) Gand., que alcanzan frecuentemente hasta 20 m de altura; así como manchones de *Bromelia pinguin* L.

En los pastizales situados arriba de los 700 m de altitud la gramínea dominante es *Paspalum* sp., la cual se caracteriza por dar una cobertura más regular, cubriendo el suelo totalmente.

La densidad del ganado vacuno en estos pastizales es de aproximadamente un individuo por hectárea, que produce una cantidad considerable de estiércol.

2.4 SUELO

El origen geológico, el perfil, las propiedades físicas, químicas y mineralógicas de los suelos de Laguna Verde han sido aspectos ampliamente discutidos por Lavelle *et al.* (1981). Con el fin de inscribir el suelo de la estación "A" en el marco del espacio circundante, mencionaremos las características de los suelos de selvas y de pastizales, que se encuentran en el área antes mencionada.

Tanto en selvas como en pastizales, los suelos se desarrollan sobre terrenos más o menos planos, de origen aluvial o derivados de rocas volcánicas andesíticas, más o menos profundos (de 60 a 100 cm), de textura franca a franco-arcillosa.

Es precisamente en el contenido de arcillas de los suelos de esta región, en donde radican las diferencias principales, dado que en general las propiedades físico-químicas son homogéneas. Lavelle *et al.* (1981) mencionan que el contenido de arcillas varía del 20 al 47%, aumentando con la profundidad.

El contenido de agua que separa la sequía fisiológica, de la saturación es bajo en estos suelos, dado que el agua útil se encuentra

comprendida entre el 9 y el 15.6%. La composición granulométrica de estos suelos ha sido considerada como uno de los tres factores determinantes de la variabilidad de las comunidades edáficas en Laguna Verde. (Lavelle *et al.* 1981).

Así mismo estos autores han mencionado que el contenido de materia orgánica registrado en cinco estaciones de muestreo, es otra fuente de variabilidad. Sin embargo estos valores fluctúan de 1.36 a 1.86%. El bajo contenido de fósforo de estos suelos es contrastante con la abundancia de reservas de otros elementos minerales esenciales.

Particularmente, el suelo de la estación "A" ha sido motivo de un amplio acopio de datos. Sus características han permitido inferir las condiciones ambientales en que se desarrolla la biota. Los datos que a continuación se presentan proceden del trabajo de Lavelle *et al.* (1981), a menos que se mencione otra referencia.

A juzgar por el perfil, este suelo es poco evolucionado pues su estrato más profundo sólo presenta dos horizontes marcadamente distintos, separados por un horizonte de transición.

El horizonte superficial (0 a 20 cm) de estructura grumosa y textura franca, con pedregosidad escasa, facilita el movimiento aéreo e hídrico y el crecimiento de las raíces, que en su mayoría pertenecen a la graminéa *Paspalum* sp.

El horizonte profundo (30 a 40 cm) presenta una estructura

franco-arcillosa con piedras más abundantes y algunas de mayor tamaño, encontrándose en estado de intemperización transitorio entre el grado intermedio y avanzado, según la clasificación propuesta por Jackson y Sherman (1953).

Los minerales primarios, formados a partir de la roca madre (rodas andesíticas de origen volcánico), son feldespatos y minerales ferro-magnesianos que a su vez, originan minerales secundarios tales como las arcillas silicatas, ilitas y caolinitas.

Es notable la heterogeneidad del porcentaje de arcillas de diferentes muestras en este mismo suelo, que va de 13.8 a 16.5%, con una media de 15.2 (Rangel en prep.), que probablemente podría tener influencia en el patrón de disposición horizontal de algunas poblaciones. En el estrato profundo estos porcentajes son aún más variables ($\bar{x} = 31.46 \pm 4.26$ al 99% para $M.$).

Gracias a que estas arcillas no son expandibles, no retienen mucha agua y no provocan considerables grietas de retracción durante la sequía, sin embargo, en plena época de lluvias el agua llega a estancarse provocando condiciones anóxicas (Rangel, en prep.).

El agua útil, es decir la diferencia entre la capacidad de campo (pF 2.5) y el punto de marchitamiento permanente (pF 4.2), en el estrato superficial es de 9.2% y en el profundo de 15.6%, lo cual es explicable por las propiedades mineralógicas de los horizontes. No obstante,

aún cuando en el primer nivel el agua útil es reducida es aprovechable por las raíces de las gramíneas que crecen normalmente.

La intemperización en este suelo, es importante en el abastecimiento de nutrientes, por lo que las reservas de Ca, Mg, y K (15000, 420 y 262 ppm respectivamente) son buenas, aunque el P es escaso (6 ppm).

La materia orgánica (M.O) en el estrato superficial es de 7.14%, decreciendo hasta 3.12% (Rangel en prep.) en el estrato profundo, esto es explicable si consideramos la forma de crecimiento de las gramíneas y el modo en que los residuos son incorporados al suelo. Las raíces de las gramíneas viven poco tiempo y contribuyen continuamente a incrementar el contenido húmico, además decrecen gradualmente con la profundidad, por otro lado casi exclusivamente el aporte de M.O. proviene de las raíces en proceso de descomposición (Foth 1979).

El color del suelo del estrato superficial, según las cartas de Munsell, es pardo oscuro (10 Y/R, 4/2) y el del estrato profundo, es gris (10 Y/R, 6/1), esto refleja principalmente la variación del contenido de M.O., así como diferencias en el drenaje.

Si comparamos un suelo orgánico (entre 20 y 30% de M.O.) con este suelo (7.7 a 3.2%) puede apreciarse una regular presencia de la M.O. Las reservas húmicas (53 T/ha), es decir, la cantidad total de M.O. humificada en los diferentes estratos y el valor de la relación C:N(11.9), indican una buena participación de los microorganismos en la humificación y

una escasa competitividad entre estos y las plantas.

La M.O. humificada, los iones H^+ (al 60% saturación) y la desestabilización de las arcillas ilitas, que al liberar Al es captado por los sitios de intercambio desplazando cierta cantidad de iones H^+ , hacen pensar que el pH de este suelo debería tener propiedades ácidas; sin embargo, en el estrato superficial el pH es sólo ligeramente ácido (6.5) (Rangel en prep.), llegando a la neutralidad en el estrato profundo (pH=7). Posiblemente el contenido de bases intercambiables, que tiene un 40% de saturación y el poder amortiguador de los aniones bicarbonato incidan en la neutralización.

La capacidad de intercambio catiónico (C.I.C.) es de 20 meq/100 gr suelo seco, valor ligeramente inferior al citado por Foth (1979) para un pastizal templado con suelo Franco-Arcilloso-Limoso (26.4 a 30.1 meq/100 gr suelo seco). Este dato indica que la totalidad de cationes intercambiables, tanto en la fracción húmica como en la mineral, permite aceptablemente soportar el crecimiento de los vegetales, evitando la excesiva lixiviación cuando aumenta la pluviosidad.

En la época lluviosa, durante el día cuando la humedad media del aire es del 61% y la temperatura ambiente de 28.3°C, en el suelo se registran valores de 44% de humedad y 24.3°C de temperatura a 10 cm de profundidad, no obstante se carece de resultados similares para la estación seca. Estos valores indican el grado de amortiguamiento del suelo sobre la temperatura y sobre la conservación del agua.

En general las características físicas, físico-químicas, mineralógicas y microclimáticas del suelo de la estación "A", sugieren que allí existe un rango casi óptimo para la dinámica hídrica, atmosférica y biológica, que repercuten en una buena producción de biomasa de raíces y la consecuente productividad de los otros componentes de la biota edáfica.

2.5 LA BIOTA EDAFICA

2.5.1 Generalidades.

El suelo es un subsistema que contiene los niveles tróficos esenciales: productores, consumidores primarios, depredadores y descomponedores. Es la parte del ecosistema en donde se lleva a cabo el reciclaje de la materia orgánica y los nutrientes.

[Las sustancias orgánicas que se forman a partir de animales y vegetales tarde o temprano llegan al suelo, en donde pueden permanecer desde sólo unas horas hasta algunos días, si son fácilmente degradables; si no lo son, pueden permanecer varias décadas.]

[El material de origen vegetal puede ser desde bacterias, hifas de hongos, tejidos blandos de hojas, hasta madera. El material de origen animal puede estar constituido desde protozoarios unicelulares, pasando por nemátodos, larvas de insectos, anélidos, artrópodos con sus exoesqueletos, hasta grandes vertebrados y sus excretas.]

El material blando, tanto de origen animal o vegetal, puede ser degradado únicamente por la microflora del suelo, pero los tejidos de mayor estabilidad química requieren la participación tanto de la microflora como de la fauna edáfica para llevar a cabo la compleja serie de eventos involucrados en la degradación.

Algunos tejidos que se descomponen en las capas superficiales del suelo se lixivian y otros pueden ser incorporados directamente al suelo. La participación de la fauna del suelo en el proceso de descomposición de la materia orgánica puede ser de varias maneras:

- 1) Desintegran tejidos animales y vegetales, incrementando el área disponible para el ataque bacteriano y fúngal, y / o los hacen más atractivos nutricionalmente.
- 2) Transforman o ayudan a transformar los residuos vegetales en sustancias húmicas y forman complejos agregados de materia orgánica con la parte mineral del suelo y además, descomponen en forma selectiva o cambian químicamente partes de residuos orgánicos.
- 3) Mezclan y aerean el suelo, con lo cual se dispersan espacialmente las fracciones orgánica y mineral.
- 4) Regulan el proceso de mineralización y humificación, evitando la fuga de la materia orgánica y los nutrientes, en lugares en donde las condiciones climáticas son agresivas.

2.5.2 Rizósfera.

Las raíces son el principal aporte de nutrientes para la fauna edáfica en los pastizales tropicales, ya que la hojarasca es consumida por las quemas periódicas o bien arrastrada por el viento y la lluvia. Estas raíces son ingeridas vivas o una vez que se ha iniciado su descomposición.

La rizósfera es la zona de intensa actividad biológica cercana a las raíces vegetales, producto de la adición de exudados enriquecidos con un gran número de sustancias orgánicas, en la cual las bacterias son las más beneficiadas.

Las moléculas húmicas que están altamente condensadas pueden ser accesibles cuando la actividad microbiana es activada en la rizósfera, incrementando así la mineralización de compuestos más complejos.

Hay evidencias que sugieren que la actividad microbiana es más intensa en el suelo cercano a la rizósfera y que hay diferencias en la naturaleza de esta actividad dentro y fuera de ella (Darici 1978 y Barois 1982, citados por Lavelle 1984). Asimismo en la rizósfera se lleva a cabo la descomposición de las raíces de la que aparentemente los microorganismos son los principales responsables.

En los suelos de pastizal de Laguna Verde, la biomasa de raíces es altamente variable; este valor se encuentra en un rango de 12.6 a

30.2 t/ha, variando con los caracteres del suelo; los valores más altos son obtenidos en los suelos más arcillosos. En la estación "A", la biomasa media de raíces durante la época de lluvias es la más alta, siendo su disposición espacial uniforme, dada la forma de propagación de la graminea *Paspalum* sp. (Lavelle *et al.* 1981).

Este elevado valor de la biomasa de raíces, en relación a otros pastizales de Laguna Verde, es explicado por estos autores, por una mayor precipitación, por la influencia del ganado y por los caracteres mecánicos del suelo. Estas raíces se concentran en los primeros 10 cm de profundidad entre un 70 y 90%.

La variación espacio-temporal de la biomasa de raíces de la estación "A" ha sido estudiada por Rico (en prep.) y la Fig. 4 se basa en sus resultados.

Existe una clara estacionalidad y marcadas fluctuaciones en la cantidad de raíces en los diferentes estratos. En Marzo de 1982, en el primer horizonte (0-20 cm), se observaron los valores mínimos, debido tanto al período de sequía como a la quema del pastizal en el período comprendido entre Marzo y Mayo. Los valores máximos, por el contrario, se obtienen en plena época de lluvias en los meses de Septiembre (0-10 cm) y de Octubre (10-30 cm).

Una observación interesante es que la humedad, durante los meses más secos del año (Marzo y Abril), es mayor en el nivel de 20 a 30 cm de

Fig. 4A

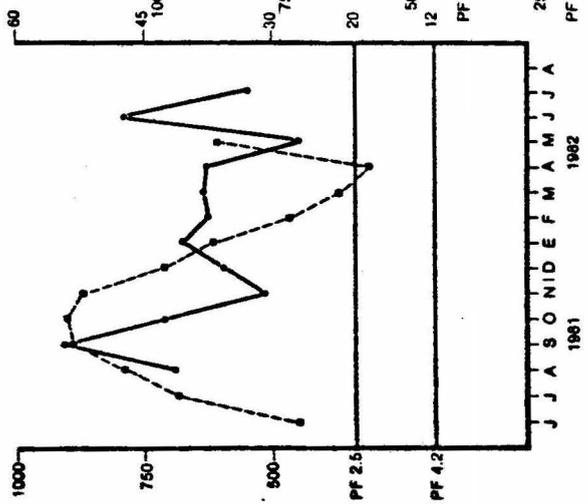


Fig. 4B

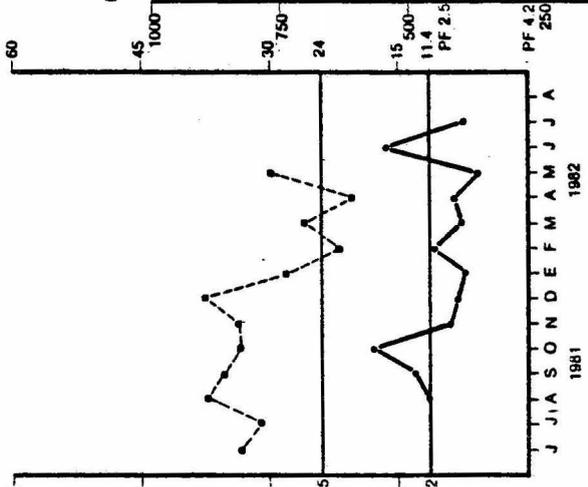
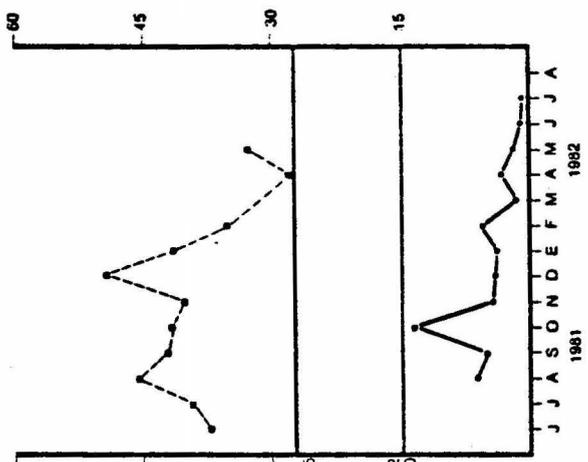


Fig. 4C



—●—●— BIOMASA DE RAICES (g C/m²)
 - - - - - HUMEDAD (%)

Fig. 4. A-C Variación estacional de la biomasa de raíces (g C/m²) en los primeros 30 cms. del suelo en relación con la humedad del suelo (%) en la estación "A".
 A. De 0 a 10 cms., B. De 10 a 20 cms., C. De 20 a 30 cms. En Base a Rico (en prep.)

profundidad, decreciendo gradualmente conforme se avanza hacia la superficie.

2.5.3 Microbiota.

De acuerdo con Fenton (1947), la microbiota comprende las bacterias, las algas, los hongos y los protozoarios. Estos últimos junto con algunas especies de nemátodos, ácaros y tardígrados, han sido ubicados dentro de la microfauna en la clasificación propuesta por Drift (1951), ya que son organismos menores de 0.2 mm. Esta categoría engloba por lo tanto a la flora bacteriana, microflora y microfauna.

La microbiota es el grupo de organismos edáficos menos estudiado tanto en ecosistemas templados como en los tropicales. Desde un punto de vista cuantitativo, trabajos al respecto son particularmente raros. Couteaux (1976 y 1978), Buitkamp (1971) Malcevski (1978), Banage *et al.* (1967) y Bachelier (1971), citados por Lavelle *et al.* (1981) han trabajado sobre este aspecto, pero se han restringido a grupos particulares.

El papel de las bacterias y hongos radica en descomponer los restos vegetales y animales de consistencia blanda, y en particular en la degradación de los más estables, estos organismos regulan la fertilidad del suelo y realizan los procesos de putrefacción y desintegración, participan activamente en la descomposición de las raíces y son los grupos mejor representados en el suelo en cuanto a biomasa:

La disposición espacial de las bacterias no es uniforme, por lo que se las localiza fácilmente en sitios donde se concentra la materia orgánica, en la rizósfera o bien, en lugares en que se depositan restos animales o vegetales que han sido incorporados al suelo; también se las localiza en la materia fecal de lombrices e insectos, como en tejidos muertos de la macrofauna y megafauna.

La microfauna reguía en gran medida a las poblaciones de microflora y flora bacteriana. En Lamto, Costa de Marfil, Coureaux (1976 y 1978 citado por Lavelle 1983) encontró que la densidad media anual de protozoarios en un suelo de Sabana era de 32×10^6 y los nemátodos tenían una densidad de 1.1×10^6 , siendo sus biomásas de 0.21 g/m^2 y 0.35 g/m^2 respectivamente.

En Laguna Verde, Rico (en prep.) estudiando la flora bacteriana del suelo de la estación "A" registra valores de abundancia (No. de org. por g de suelo) para los principales grupos funcionales, así como sus variaciones espacio-temporales. Encuentra que el grupo más abundante es el de las bacterias del ciclo de Nitrógeno: nitrificadoras (*Nitrosomas* y *Nitrobacter*), las amonificadoras y las libres de Nitrógeno (*Azotobacter*), las cuales en la época de lluvias alcanzan sus máximos (excepción hecha por las amonificadoras que lo tienen a fines de la época de secas).

El grupo de las bacterias celulolíticas es poco numeroso, tiene sus máximos en plena época de lluvias y durante el invierno, obteniéndose valores más altos en los primeros dos centímetros de profundidad. Sus

poblaciones decrecen en plena época de secas y a finales de la época de lluvias.

La baja abundancia de este grupo puede ser debida a que se encuentra concentrado en la rizósfera, aprovechando las raíces muertas y dando lugar a la formación de ácidos, que al reaccionar con compuestos insolubles sean más accesibles para las plantas, o bien de gases tales como CO_2 , H_2 , CH_4 , etc. que difunden a la atmósfera o que son aprovechados por otras bacterias edáficas.

Otros grupos de bacterias presentes, aún cuando su número es escaso, es el de las del ciclo del Azufre, las ferrobacterias, las oxidantes del Hidrógeno, Mn, Se, Ar y de otros compuestos orgánicos.

En general, la distribución vertical de las bacterias en este suelo, consiste en una concentración en los primeros estratos que va aumentando paulatinamente hasta los 10 cm, pero que decrece a mayor profundidad.

2.5.4. Mesofauna.

Está constituida por los organismos que van de 0.2 mm a 2mm de longitud, incluye principalmente a los microartrópodos (Acarina, Collembola, Protura, Homoptera, Symphyla, etc) y los Oligochaeta-Enchytreidae.

La mesofauna regula el crecimiento de la microflora y/o de la

microfauna alimentándose directamente de ellas; descompone los detritus animales y vegetales acumulados en el suelo en compuestos más simples; favorece el proceso de humificación al inducir un incremento en la actividad microbiana y fungal sobre sus excretas; y promueve la propagación de hongos.

En Laguna Verde, la mesofauna está bien caracterizada por la altitud y por la naturaleza forestal o herbácea del habitat (Lavelle *et al.* 1981).

Su densidad y biomasa como en otros ecosistemas tropicales es reducida. Los ácaros son el grupo más importante en los pastizales; ya que cubren del 70 a 76.5%, siendo los Oribatei sus principales representantes. En la Fig. 5 se muestran las densidades y la importancia relativa

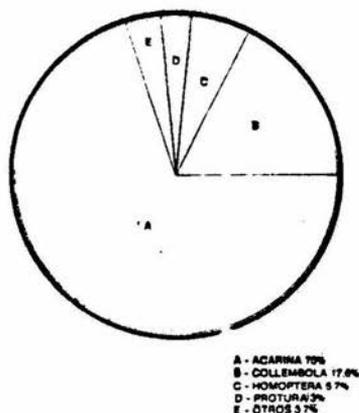


Fig. 5. Principales grupos mesofaunísticos del suelo de la estación "A" (Tomado de Lavelle *et al.* 1981)

de los grupos mesofaunísticos mayoritarios del pastizal. Los Oligochaeta Enchytreidae representan una baja densidad (algunas centenas por m^2), lo cual parece ser un tanto común en el trópico (Lavelle *et al.* 1981).

2.5.5 Macrofauna.

Este grupo está representado por los organismos con longitudes corporales mayores a 2 mm y puede considerarse como el grupo que más modifica físicamente la naturaleza del suelo, ya que con su actividad cavadora construye caminos, teniendo incluso adaptaciones que le permite realizar esta actividad. Estas consisten en poseer las extremidades modificadas, o bien cuerpos alargados sumamente elásticos, que ingieren lo que encuentran en su camino. Los grupos eusociales (termitas y hormigas) construyen galerías y cámaras de oviposición, modificando notablemente el medio con su actividad. Su principal fuente alimenticia en los pastizales la constituyen los residuos vegetales, las raíces, la materia orgánica y las excretas de los vertebrados, algunos son depredadores de grupos meso y macrofaunísticos.

En un estudio extensivo realizado en Laguna Verde, Lavelle *et al.* (en prep.) detectaron las diferentes comunidades macrofaunísticas en suelos ubicados a diferente altitud; los resultados de su análisis fueron presentados en la figura 1. En esta se observan las comunidades representativas de los diferentes tipos de suelo, en diferentes medios herbáceos.

La composición de la macrofauna basada en la densidad y en la biomasa en la estación "A", se muestra en la figura 6, en donde es palpable el dominio en densidad de tres grupos principales: lombrices, hormigas y coleópteros; estos últimos representados en su mayoría por larvas. En cuanto a biomasa sólo oligoquetos y coleópteros ocupan el 97.9%.

La distribución vertical de la macrofauna en este lugar mostró que un 82.4% se encuentra en los primeros 10 cm, un 10.3% en los próximos 10 cm y un 7.3% en los siguientes 20 cm. La estructura trófica, considerando 4 grupos principales, se repartió como sigue: 72.5% geófagos, 25.4% rizófagos y 2.1% estraminívoros y depredadores; los dos primeros grupos son por lo tanto los determinantes de las relaciones tróficas (Lavelle *et al.* 1981).

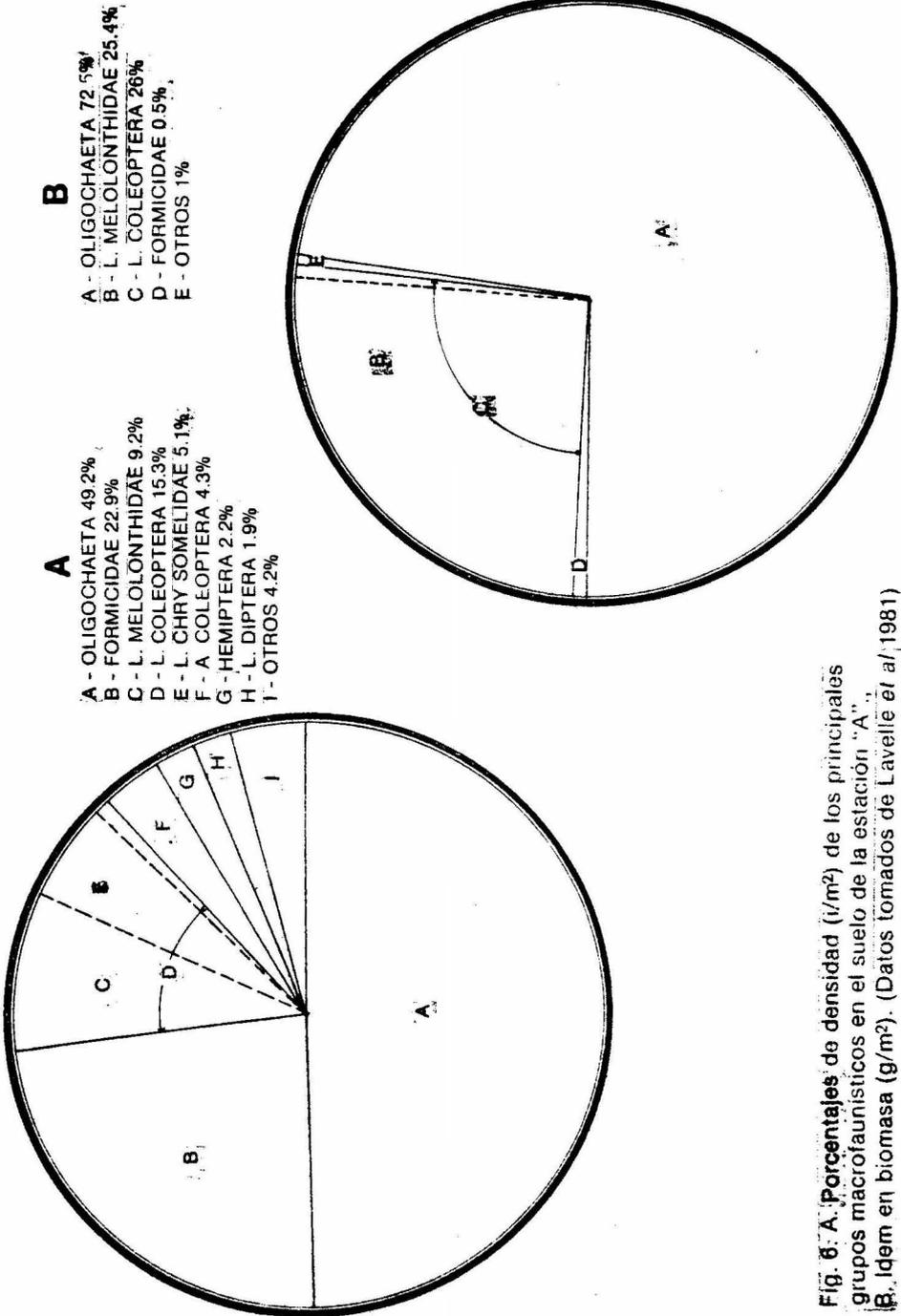


Fig. 6. A. Porcentajes de densidad (μm^2) de los principales grupos macrofaunísticos en el suelo de la estación "A". B. Idem en biomasa (g/m^2). (Datos tomados de Lavelle *et al.* 1981)

III. METODOLOGIA

El material utilizado en el presente trabajo se colectó mensualmente durante el período comprendido de Julio de 1981 a Octubre de 1982; participando en las colectas personal del Laboratorio de Ingeniería Ambiental de la Comisión Federal de Electricidad y del Instituto de Ecología.

Para este muestreo se delimitó una área rectangular de aproximadamente media hectárea (132 x 40 m), dicha parcela se dividió en cuadrantes para formar un mapa de la estación, en el cual se escogieron cada mes, en forma aleatoria, cinco lugares de muestreo, con lo cual fue posible estudiar la distribución horizontal de los organismos.

Para la extracción de la fauna se utilizó el método usado por Lavelle (1978) y Lavelle *et al.* (1981), consistente en hacer dos tipos de separaciones: la manual directa (SMD) y la manual después de lavar la tierra (SL).

La SMD se realizó delimitando una área de muestra de 0.5 m^2 , eliminando la vegetación en ésta; cavando alrededor de la muestra para facilitar la separación por estratos de profundidad, considerando 3 niveles de 10 cm de espesor; se revisaba y separaba la fauna en forma metódica, el material se colectaba en recipientes conteniendo formol al 4 % llevándose al laboratorio para su procesamiento. Este tipo de separación fue realizado por grupos de dos a tres personas.

Con este método se muestrean superficies grandes, representativas del habitat, aunque se subestima la densidad de animales de pequeño tamaño que por su color se confunden con el suelo.

Para la SL se toma como unidad de muestreo un bloque de tierra cilíndrico de 78.5 cm^2 y de 20 a 40 cm de espesor (dependiendo de la profundidad del suelo) que se saca con un nucleador metálico de 10 cm de diámetro interno. Después de extraer dicho bloque, se le corta en 3 ó 4 capas de 0 a 5, de 5 a 10, de 10 a 20 y de 20 a 30 cm de espesor, según la profundidad del suelo. Cada capa se coloca en bolsas de plástico y se cierra para evitar la huida de los animales. Estas se llevan al laboratorio en donde se colocan por separado en cubetas con capacidad para 5 litros, conteniendo agua.

Revolviendo rápidamente, el contenido de la cubeta se vierte sobre un tamiz de luz de malla de 4 mm^2 , que a su vez se deposita en otra cubeta. Los organismos, las raíces y la hojarasca capturados en el tamiz, se colocan en recipientes con formol al 4 %, el contenido de la otra cubeta se vuelve a colocar, pero esta vez, en un tamiz con una malla de 2 mm^2 a fin de separar a los animales de menor talla.

Este material es separado bajo el microscopio estereoscópico y procesado en el laboratorio.

Con la SL se obtiene mayor eficiencia, sin embargo presenta el inconveniente de no poder realizarse para el muestreo de superficies

suficientemente grandes, representativas del medio estudiado.

* Combinando la SMD con la SL, y dado que son métodos complementarios, se calcula un factor de corrección para la densidad obtenida por la SMD, logrando así una estimación más real de este parámetro.

En el laboratorio los insectos pertenecientes al orden Coleoptera se separaron de los otros grupos encontrados, identificándose hasta familia y/o subfamilia siguiendo los trabajos de Borror (1976), Arnett (1966) y Peterson (1977).

El material fue contado, pesado y colocado en pequeños frascos de vidrio conteniendo alcohol al 70%, para cada muestra y para cada nivel de profundidad. Con estos resultados se obtienen los valores de biomasa en formol y la densidad promedio de cada familia.

Por ser el grupo de los Melolonthidae el más importante, se hizo un cálculo de corrección de la biomasa obtenida en formol, estimado la biomasa en peso vivo; para lo cual, en Septiembre de 1983, se colectaron en la estación 75 larvas vivas, se pesaron y se fijaron en formol al 4%; después de dos meses se pesaron nuevamente obteniéndose el peso en formol. Para obtener el factor de corrección se calculó el índice de correlación de ambos pesos.

Una muestra representativa de las especies presentes, a excepción de las pertenecientes a Melolonthidae, se envió por duplicado a espe

cialistas en los diferentes grupos y formando una colección de referencia fue identificado el resto del material.

Para identificar las larvas de Melolonthidae, se criaron por separado un total de 36 larvas en recipientes de plástico,conteniendo un medio preparado a base de madera desmenuzada, estiércol seco machacado, humus forestal y tierra de la parcela de muestreo,con una humedad de aproximadamente 40%.

Estas larvas se revisarón cada 10 o 15 días para observar los cambios sufridos en su desarrollo, recogiendo la exuvia larval y pupal. La identificación específica de estas larvas se realizó con base en los adultos obtenidos de ellas.

Para saber en que estadio se encontraba cada larva de Me lolonthidae,al momento de ser fijada y para separar los estadios de las especies con afinidades morfológicas,se hicieron mediciones de la anchura máxima de la cápsula cefálica, de la sutura fronto-clipeal y de la metaco xa, utilizando para esto un microscopio estereoscópico con micrómetro.

Dado que muchas de estas larvas se maltrataron debido al manipu leo, se estimó un valor promedio de la biomasa específica,pesando 30 larvas de cada estadio,en buen estado para cada especie, colectadas en diferentes fechas del muestreo.

Debido a que se sabe muy poco de los hábitos alimentarios de los

coléopteros edáficos y a que para conocerlos se requieran estudios específicos, no fue posible evaluar en forma precisa la estructura trófica; sin embargo, mediante una revisión bibliográfica sobre la alimentación de taxa cercanos, fue posible hacer un esbozo de su importancia trófica en el suelo.

IV. RESULTADOS Y DISCUSIONES

4.1 RIQUEZA ESPECIFICA

Durante el período de muestreo se obtuvieron representantes de Coleoptera incluidos en 22 familias, 44 subfamilias, 63 tribus, 81 géneros y 113 especies (cuadro 4); de estas 18.6% pertenecen a Staphylinidae, 13.2% a Chrysomelidae, 12.4% a Curculionidae, 9.7% a Cerabidae, 7.1% a Melolonthidae, 6.2% a Elateridae y 32% a las familias restantes. La lista cualitativa de las especies y sus rangos taxonómicos se presenta en el apéndice "A".

Algunas de estas especies son poco abundantes y otras escasas, lo cual es un rasgo normalmente observado dentro del nivel de organización poblacional, como lo señala Ravinovich (1982).

Ciertas especies son epiedáficas principalmente: utilizan el suelo como refugio, como un lugar para hibernar, o con fines reproductivos, tal es el caso de algunos Staphylinidae, Scarabaeidae, Carabidae e Hydrophilidae. Por el contrario otras son netamente endógeas, utilizan el suelo como su habitat y pasan parte o la totalidad de su ciclo de vida en este medio; ejemplos de esto son los Melolonthidae, Elateridae, Chrysomelidae, Curculionidae, cuyas larvas son rizófagas y algunos Staphylinidae depredadores.

Varias de las especies son desconocidas no sólo desde el punto de vista biológico, sino también desde el taxonómico. Una gran cantidad

Cuadro 4. Riqueza específica de la coleopterofauna del suelo de la estación "A"

FAMILIA	No. de Subfamilias	No. de Tribus	No. de Géneros	No. de Especies
STAPHYLINIDAE	8	10	15	21
CHRYSOMELIDAE	5	7	12	15
CURCULIONIDAE	6	9	12	14
CARABIDAE	1	5	7	11
MELOLONTHIDAE	3	5	5	8
ELATERIDAE	2	3	4	7
SCARABAEIDAE	2	3	3	6
LAMPYRIDAE	2	2	2	5
PSELAPHIDAE	1	2	2	4
CERAMBYCIDAE	1	3	4	4
TENEBRIONIDAE	1	2	2	3
ANTHICIDAE	1	1	2	3
HISTERIDAE	1	1	1	2
HIDROPHILIDAE	1	1	1	1
CEBRIONIDAE	1	1	1	1
CANTHARIDAE	1	1	1	1
SCAPHIDIIDAE	1	1	1	1
SCYDMAENIDAE	1	1	1	1
DERMESTIDAE	1	1	1	1
COCCINELLIDAE	1	1	1	1
NITIDULIDAE	1	1	1	1
THROSCIDAE	1	1	1	1
COLYDIIDAE	1	1	1	1
TOTAL	44	63	81	113

de las especies encontradas han sido identificadas únicamente hasta género, dado el escaso conocimiento taxonómico de los coleópteros edáficos de las regiones tropicales. Por lo menos una de estas especies no ha sido descrita, se trata de un curculiónido posiblemente de la subfamilia *Hyllobinae*, que puede ser relevante en la erección de una nueva subfamilia (O'Brien 1983, com. pers.).

Posiblemente el grupo más diversificado en el suelo sea el de los Staphylinidae. Una alta diversidad de estafilínidos ha sido mencionada, entre otros, por Ford (1935) Salt *et al.* (1948) e Irmiler (1979). La mayoría sin embargo son de hábitos coprófilos, lo cual explica la relativamente baja densidad observada en los suelos. Estos principalmente pertenecen a las subfamilias Steninae, Paederinae, Staphylininae, Aleocharinae, Oxytelinae y Tachyporinae de los géneros *Oxytelus*, *Coproporus*, *Philonthus*, y *Scopaeus* (Mohr 1943, Snowball 1944, Koskela y Hanski 1977, y Legner *et al.* 1981).

En suelos de pastizales ingleses, Ford (1935) y Salt *et al.* (1948) encontraron únicamente 34 especies de coleópteros. En suelos de sabana africana, Girard (1983) obtuvo un total de 53 especies de Melolonthidae, Tenebrionidae y Alleculidae, siendo el 36% de la primera. Collins (1980) en un gradiente altitudinal, en diferentes suelos de las selvas asiáticas de la isla de Borneo, registró de 4 a 13 familias de Coleoptera. Estos resultados sugieren la existencia de una riqueza específica relativamente elevada en los medios edáficos tropicales.

Rapoport (1970) menciona que aparentemente los suelos sudamericanos presentan la fauna más rica, sin embargo parece probable que los suelos de la región denominada Zona de Transición Mexicana (Halffter 1976) presenten una riqueza faunística mayor.

4.2 EFICACIA DE LA SMD (Separación Manual Directa).

En el cuadro No.5 pueden apreciarse los porcentajes de eficacia del método SMD, en comparación al método de SL (separación por lavados). En el presente estudio, la SMD fue poco eficiente para muestrear larvas de Chrysomelidae y Elateridae (17.5% y 30.1 % respectivamente) y los adultos de Anthicidae (21.8%), así como los de Chrysomelidae (56.3%).

Los adultos de Melolonthidae (66.7%), Staphylinidae (89.2%), Curculionidae (79.2%), Carabidae (60.2%) y Scarabaeidae (66.4%) fueron muestreados en más de un 50%.

Un resultado sorprendente es que la SMD resultó ser eficiente para estimar la densidad de la mayoría de las larvas (Melolonthidae, Staphylinidae, Curculionidae, Carabidae, Lampyridae y Scarabaeidae) y para ciertos grupos de adultos (Elateridae e Hydrophilidae), así como para el total de las pupas de Coleoptera.

Estas estimaciones son similares a las citadas por Lavelle *et al.* (1981) en cuanto a las densidades de las larvas de Elateridae y Chrysomelidae, que son muestreadas poco eficientemente (14.3% y 9.1% respectivamente), pero no en cuanto a la población de larvas de Melolonthidae, ya que

Cuadro 5. Eficacia de la Separación Manual Directa (SMD), en porcentaje, para las diferentes Familias de Coleoptera extraídas del suelo de la estación "A"

FAMILIA	\bar{X} SMD	\bar{X} SL	SMD/SL (%)
L. MELOLONTHIDAE	52.2	17.2	▪
L. STAPHYLINIDAE	17.1	3.2	▪
L. CHRYSOMELIDAE	9.9	56.5	17.5
L. ELATERIDAE	9.8	34.4	30.1
L. CURCULIONIDAE	0.5	0.0	▪
L. LAMPYRIDAE	1.0	0.0	▪
L. SCARABAEIDAE	0.9	0.0	▪
P. COLEOPTERA	1.1	0.0	▪
A. MELOLONTHIDAE	1.4	2.1	66.7
A. STAPHYLINIDAE	67.8	76.0	89.2
A. CHRYSOMELIDAE	6.4	11.3	56.3
A. ELATERIDAE	4.8	3.2	▪
A. CURCULIONIDAE	3.8	4.8	79.2
A. CARABIDAE	3.7	6.1	60.2
A. HYDROPHILIDAE	11.1	6.9	▪
A. ANTHICIDAE	2.3	10.7	21.8
A. SCARABAEIDAE	0.7	1.1	66.4

L = larvas

P = pupas

A = adultos

\bar{X} SMD = promedio anual de la densidad (junio 1981 a mayo 1982), en base a la separación manual directa

\bar{X} SMD = Idem. En base a la separación por lavados

▪ = Grupos en los que la SMD resultó ser un método aparentemente eficaz

siguiendo el mismo método, estos autores, subestiman el 52 % de la densidad.

Una posible explicación a esto, se basa en el tamaño de muestra utilizado, ya que en el presente estudio éste tuvo la mitad del utilizado por Lavelle *et al.* (1981) y la búsqueda de estos organismos con tamaños de muestra menores resulta más eficiente.

Los resultados del cuadro 6 sugieren que, en el presente estudio, la densidad de las larvas de Melolonthidae fue menospreciada por la SL, dado que al tomar muestras de 0.5 m^2 para la SMD, se obtuvo una eficacia arriba del 100%, dejando en duda el carácter absoluto de la SL.

En el presente estudio, puede considerarse que la SMD dió mejores resultados que la SL por la facilidad en el manipuleo del volumen de tierra trabajado. Sin embargo, cuando las poblaciones presentan patrones de disposición espacial más agregativos (de Abril a Mayo), tampoco la SMD utilizada es del todo eficiente, lo cual se discutirá con mayor profundidad en los puntos referentes a la Estructura temporal y espacial.

Dado que los valores de biomasa reportados por Lavelle *et al.* (1981), al igual que la densidad, fueron corregidos en base a la eficacia de la SMD; es permisible pensar que hayan sobrevalorado estos datos, ya que no existe una relación lineal entre la biomasa y la densidad, sobre todo cuando los individuos se encuentran en diferentes estadios larvales, lo cual sucede durante casi toda la época de lluvias.

Cuadro 6. Comparación entre los porcentajes de eficacia de la SMD, en base a la densidad en $1/m^2$ (D), de las larvas de Melolonthidae, utilizando tamaños de muestra diferentes.

Lavelle <i>et al.</i> 1981 Tamaño de muestra = $1m^2$ agosto - septiembre 1976			Presente estudio Tamaño de muestra = $0.5m^2$ agosto - septiembre 1981 y 1982		
D SMD	D SL	SMD/SL (%)	D SMD	D SL	SMD/SL (%)
85.2	190.0	44.8	107.0	89.7	119.3

SL = Separación por lavado

SMD = Separación Manual Directa

4.3) MÉTODOS DE CRÍA.

El número de imagos obtenidos mediante los cultivos de larvas de Melolonthidae se presentan en el cuadro 7. El mayor número fue para *Cyclocephala immaculata* (7); lograndose además las de *Anomala megalops*, (1), *Phyllophaga (Phyllophaga) ravidata* (1), *Phyllophaga (Phylatus) trichodes* (1) y *Cyclocephala lunulata* (1), cuyos estadios larvarios aún no han sido descritos (Morón, com. pers. 1985). No se obtuvieron los adultos de *Hoplia squamifera* y *Diplotaxis puberula*, la identificación de sus larvas se logró tomando en cuenta todos algunos de los siguientes criterios:

- a) Sólo se colectaron adultos de éstas especies durante el periodo de muestreo.
- b) Se observó similitud y constancia en los caracteres considerados como válidos para la identificación genérica y específica, con base en Hayes (1929) y Ritchee (1966).
- c) Se compararon con larvas determinadas para trabajos previos realizados en otros lugares de la República.

La clave taxonómica del apéndice B elaborada con base en estos resultados, permitió identificar a las larvas colectadas en el presente muestreo, sin embargo deberá ser corroborada.

Cuadro 7. Resultados de la cría de larvas de Melolonthidae del suelo de la estación "A"

ESPECIE	LARVAS COLECTADAS	ADULTOS OBTENIDOS
<i>Cyclophala immaculata</i>	20	7
<i>Phyllophaga (Phyllophaga) ravida</i>	7	1
<i>Phyllophaga (Phytalus) trichodes</i>	5	1
<i>Anomala megalops</i>	4	1
<i>Cyclocephala lunulata</i>	1	1
<i>Hoplia squamifera</i>	3	0
<i>Diptotaxis puberula</i>	2	0

4.4 CORRECCION DE LA BIOMASA

El análisis de correlación que permitió calcular el factor de corrección para la biomasa en peso fresco (en formol al 4%) y en peso vivo de las larvas de Melolonthidae, resultó ser significativo al 5% y al 1%. La ecuación que permite hacer las intra y extrapolaciones para estimar este parámetro, dado en una u otra forma, se presenta en la figura 7.

Este factor de corrección nos da una idea de la biomasa de estas poblaciones en vivo, sin embargo, sería recomendable calcular la biomasa en peso seco para saber que porcentaje está constituido por agua.

Dado que las larvas de las demás familias de Coleoptera aportan bajos porcentajes a la biomasa total de la comunidad, este análisis se limitó a los Melolonthidae.

4.5 BIOMASA ESPECIFICA

Los promedios y los intervalos de confianza de la biomasa, en peso fresco y peso vivo, de las especies de Melolonthidae y sus estadios, se presentan en el Cuadro No. 8. En ésta se puede notar que los estadios de *Phyllophaga*, que son de mayor tamaño y que contribuyen con mayores porcentajes a la biomasa, han sido subdivididos arbitrariamente en: temprano, intermedio y avanzado, lo cual disminuyó considerablemente el intervalo de confianza.

Entre los Melolóntidos, los individuos de *H. squamifera* aportan los menores valores de biomasa, mientras que los de *C. immaculata* y *A.*

Cuadro 8. Promedios e intervalos de confianza al 90% para M (para n=30) de la biomasa en formol al 4% (mg.) y de la biomasa, peso en vivo (mg.), de las especies de Melolonthidae y Scarabaeidae de la estación "A"

ESPECIE	ESTADIO	BIOMASA(Peso en formol al 4%)	BIOMASA(Peso en vivo)
		$\bar{x} \pm \sqrt{s^2/n}$	$\bar{x} \pm \sqrt{s^2/n}$
<i>C. immaculata</i>	I	9.0 ± 1.92	8.9 ± 1.8
	II	76.8 ± 12.1 a	76.0 ± 12.1
	III	336.0 ± 26.6	332.5 ± 26.3
<i>A. megalops</i>	I	5.6 ± 1.4	5.5 ± 1.3
	II	44.0 ± 7.8	43.5 ± 7.6
	III	253.8 ± 17.5	251.1 ± 17.3
<i>M. squamifera</i>	I	2.6 ± 1.4	2.5 ± 1.3
	II	14.0 ± 6.3	13.8 ± 6.2
	III	53.2 ± 14.5	52.6 ± 14.3
<i>P. trichodes</i>	I I	12.5 ± 0.9	12.3 ± 0.9
	I j	44.8 ± 8.6	44.3 ± 8.5
	I a	66.8 ± 11.4	66.1 ± 11.3
	II I	79.1 ± 5.0	78.2 ± 4.9
	II j	143.9 ± 11.7	142.4 ± 11.5
	II a	267.9 ± 16.8	256.1 ± 16.6
	III I	388.2 ± 60.5	384.2 ±
	III j	846.5 ± 26.9	837.7 ± 26.5
	III a	1.195.4 ± 49.7	1.183.0 ± 49.1
<i>P. ravidus</i>	I I	5.1 ± 1.3	5.0 ± 1.3
	I j	16.4 ± 1.4	16.2 ± 1.4
	I a	28.1 ± 4.1	27.8 ± 4.0
	II I	30.5 ± 3.2	36.1 ± 3.1
	II j	54.4 ± 4.5	54.3 ± 4.4
	II a	157.4 ± 12.2	155.7 ± 12.1
	III I	256.0 ± 41.5	
	III j	595.7 ± 24.8	589.5 ± 24.4
	III a	809.2 ± 40.5	800.8 ± 40.1
<i>Attenus sp</i>	I	0.8 ±	0.7 ± 0.3
	II	2.9 ± 0.7	2.8 ± 0.7
	III	9.9 ± 1.0	9.7 ± 0.9

I= temprano

j= Intermedio.

a= avanzado.

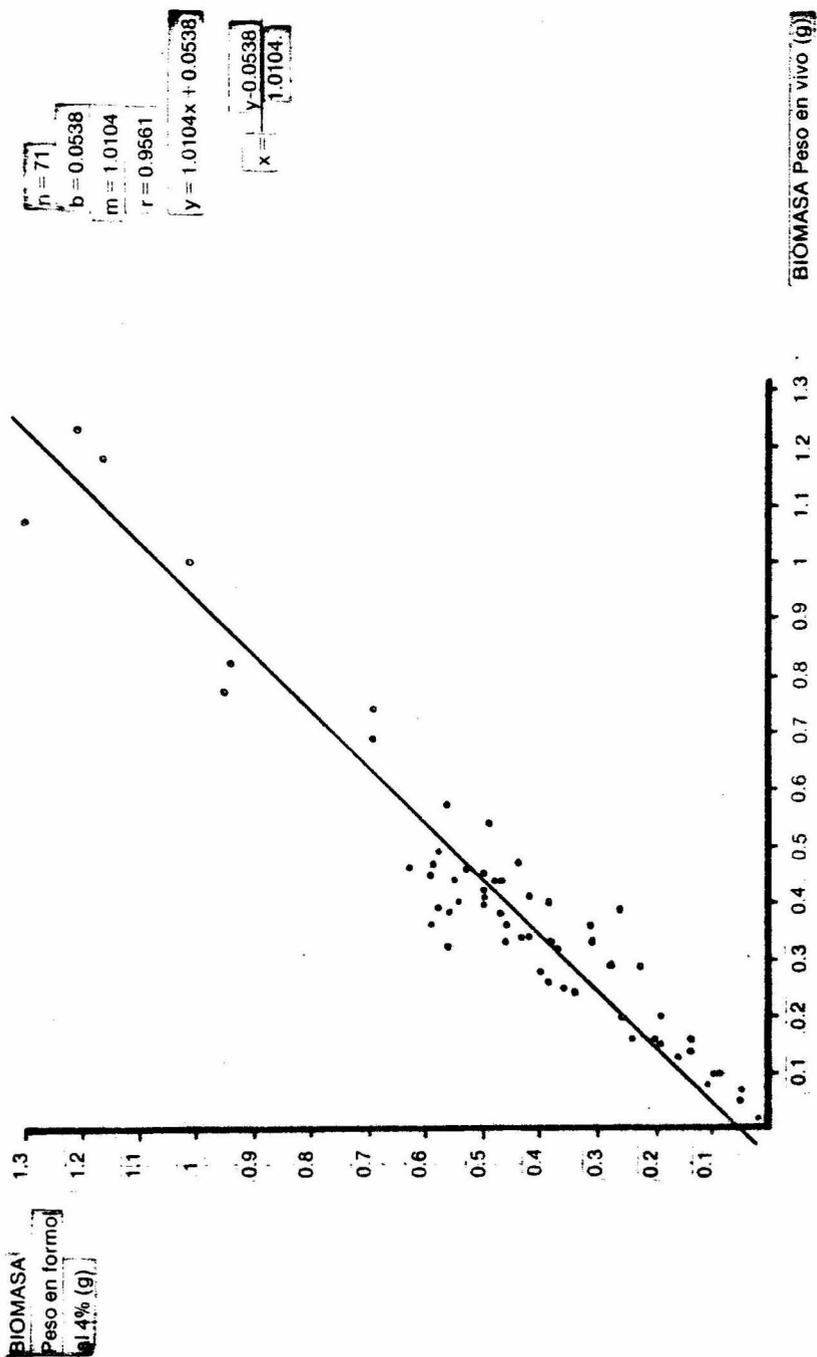


Fig. 7. Análisis de Correlación para el cálculo de un factor de corrección entre la biomasa en formol al 4% y la biomasa en peso vivo. Significativa al 5 y al 1%.

megalops tienen biomásas específicas intermedias.

Los resultados de biomasa en formol al 4% presentes en el cuadro 8, han sido la base para los cálculos utilizados en las secciones referentes a la estructura temporal y trófica de la comunidad.

4.6 MORFOMETRIA

La medida de la anchura máxima de la cápsula cefálica (AMCC) de las larvas de Melolonthidae y Scarabaeidae permiten separar los diferentes estadios de una especie, y en la mayoría de los casos podría ser utilizada para la separación interespecífica de los Melolonthidae de la estación "A" (Fig. 8). El traslape de los intervalos de confianza puede provocar confusiones si se considera exclusivamente el criterio morfométrico para la separación, sin embargo la medida de la AMCC, puede ser útil en futuras experiencias de monitoreo.

Es interesante notar que los intervalos de confianza no se traslapan de un estadio a otro en una misma especie, a diferencia de las larvas del escolítido *Dendroctonus frontalis* (Lekander 1968, citado por Crowson 1981), por lo cual la ley de Dyar (1890) es aplicable a estas larvas, es decir, la relación de las partes bien esclerosadas (en este caso la AMCC) de un estadio superior a otro inferior es aproximadamente 1.4. La amplitud relativamente holgada del intervalo de confianza, en algunos casos, se debe a que "n" fue mucho menor a 30.

Para identificar los estadios de las especies de *Cyclocephala*,

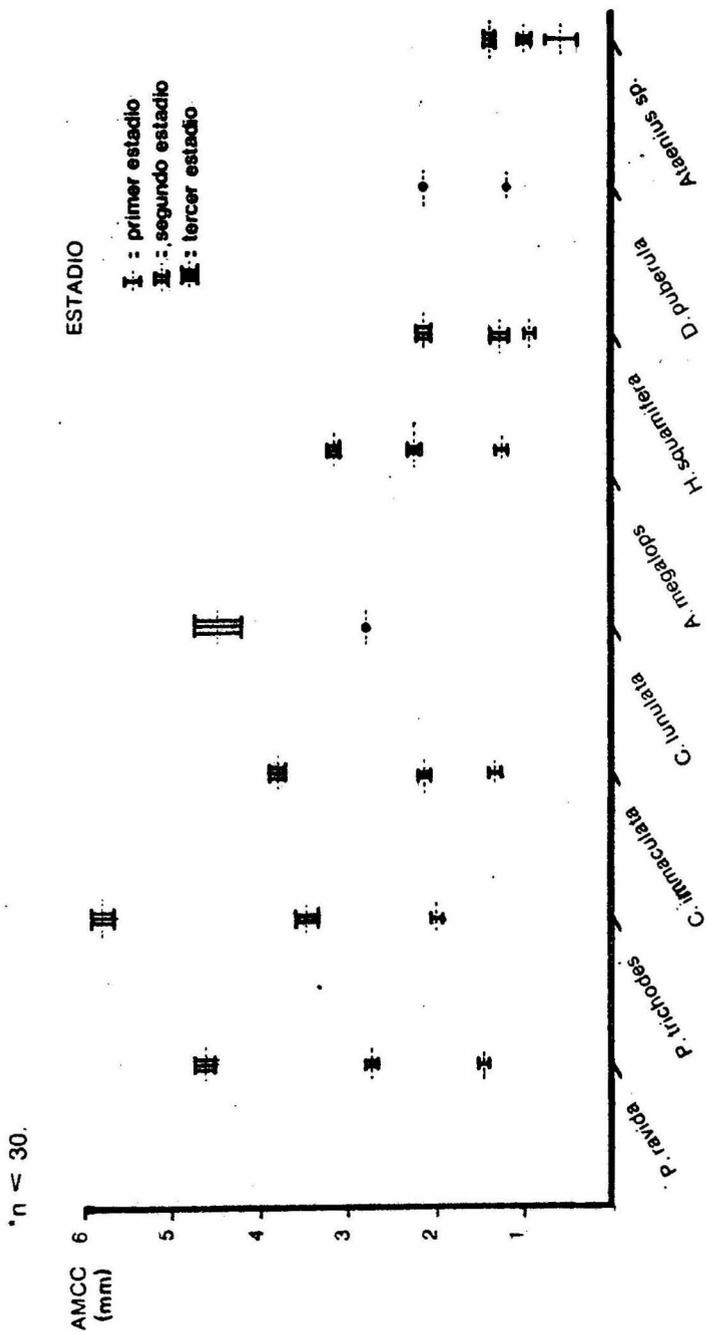


Fig. 8. Separación de los diferentes estadios de las especies de Lamellicórnios importantes en el suelo de la estación "A", mediante los promedios e intervalos de confianza (al 99% para M) de la anchura máxima de la cápsula céfalica (AMCC).

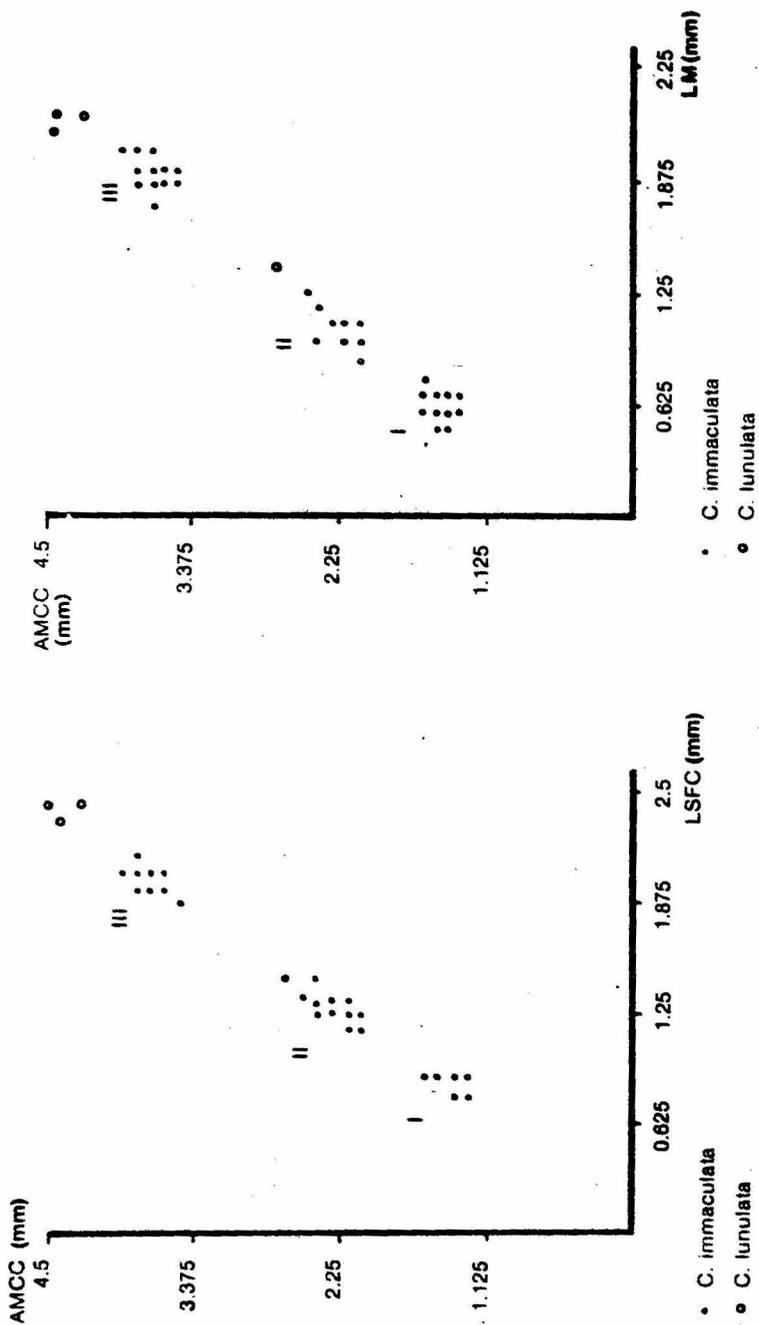


Fig. 8. Bis. A. Relación entre la anchura máxima de la cápsula céfalica (AMCC) y la longitud de la sutura fronto-clypeal (LSCF) de los estadios de larvas de las dos especies de *Cyclocephala* del suelo de la estación "A".
 B. Idem. Relación AMCC vs LM (Longitud de las Metacoxas).

Las cuales presentan grandes afinidades morfológicas, se ha aplicado el método seguido por Morón (1975) para separar dos especies de Lamellicornios en el estado adulto, consistente en establecer relaciones entre dos medidas corporales. En el caso de las larvas, se ha relacionado la AMCC con la LSF (longitud de la sutura fronto-clipeal) y la AMCC con al LM (longitud de las metacoxas) (Fig.8 Bis A y B). No obstante que la colecta de larvas de *C. lunulata* fue escasa, puede observarse como estas relaciones las separaron de las de *C. immaculata*.

Los resultados de los puntos 4.3 a 4.6 son la base para cubrir los objetivos del presente trabajo, en lo concerniente a los Melolonthidae.

4.7 ESTRUCTURA TAXONOMICA

En el cuadro No. 9 se muestra la composición por familias de la comunidad de Coleóptera estudiada, cuyo promedio anual de densidad es 283.7 i/m² y de biomasa es de 18.9 g/m². Comparando esta densidad con la observada por otros autores (ver cuadro 1), se encuentra que en las zonas templadas, en donde este valor oscila entre 315.8 a 4.397 i/m², se registran los valores más altos y lo mismo pasa con el total de la macrofauna. Con respecto a la biomasa sucede lo contrario ya que en Laguna Verde se han obtenido valores de hasta 46.8 g/m² y el resultado más alto registrado en una zona templada es de 11.6 g/m² en un suelo con pastizal situado en Spiboke, Suecia (Persson y Lohm 1977).

Cuadro 9. Promedios anuales de la densidad en $i/m^3(D)$ y de la biomasa, peso en $formol$ al 4% (B), y sus intervalos de confianza (para M al 99%) así como la importancia relativa (%) de las familias de Coleóptera del suelo de la estación "A". (julio 1981 a octubre 1982).

FAMILIA	$\bar{XD} \pm \sqrt{s^2/n}$	%	$\bar{XB} \pm \sqrt{s^2/n}$	%
L. MELOLONTHIDAE	64.6 ± 25.1	22.8	16.764 ± 8.105	88.5
L. STAPHYLINIDAE	8.7 ± 6.7	3.1	0.016 ± 0.011	0.1
L. CHRYSOMELIDAE	57.7 ± 14.9	20.3	0.535 ± 0.132	2.8
L. ELATERIDAE	48.2 ± 29.3	17.0	0.207 ± 0.134	1.1
L. CURCULIONIDAE	1.9 ± 0.7	0.7	0.047 ± 0.029	0.2
L. CARABIDAE	0.2 ± 0.2	0.1	0.001 ± 0.001	0.0
L. LAMPYRIDAE	0.2 ± 0.1	0.1	0.003 ± 0.003	0.0
L. SCARABAEIDAE	1.2 ± 1.1	0.4	0.008 ± 0.007	0.0
L. OTRAS FAMILIAS	0.7 ± 0.3	0.2	0.004 ± 0.003	0.0
TOTAL LARVAS	183.4 ± 78.4	64.6	17.585 ± 8.425	92.8
P. MELOLONTHIDAE	1.0 ± 1.3	0.4	0.217 ± 0.268	1.1
P. OTRAS FAMILIAS	3.6 ± 2.3	1.3	0.099 ± 0.099	0.5
P. TOTAL	4.6 ± 3.6	1.6	0.316 ± 0.367	1.7
A. MELOLONTHIDAE	1.8 ± 1.5	0.8	0.479 ± 0.382	2.5
A. STAPHYLINIDAE	74.3 ± 24.5	26.2	0.427 ± 0.133	2.3
A. CHRYSOMELIDAE	3.0 ± 1.8	1.1	0.026 ± 0.019	0.1
A. ELATERIDAE	4.0 ± 1.2	1.4	0.013 ± 0.011	0.1
A. CURCULIONIDAE	1.6 ± 1.0	0.6	0.036 ± 0.028	0.2
A. CARABIDAE	2.3 ± 1.5	0.5	0.010 ± 0.006	0.1
A. HYDROPHILIDAE	3.5 ± 1.6	1.2	0.007 ± 0.003	0.0
A. ANTHICIDAE	2.3 ± 1.8	0.8	0.003 ± 0.002	0.0
A. SCARABAEIDAE	1.7 ± 1.4	0.6	0.012 ± 0.008	0.1
A. OTRAS FAMILIAS	1.2 ± 0.8	0.4	0.037 ± 0.037	0.2
TOTAL ADULTOS	95.7 ± 37.1	33.7	1.050 ± 0.629	5.5
TOTAL L + P + A	283.7 ± 119.1	100.0	18.951 ± 9.421	100
l= larvas p= pupas a= adultos				

Debe tomarse en cuenta que sólo en los trabajos de Athias *et al.* (1975), Persson y Lohm (1977) y Lavelle *et al.* (1981 y 1984), los métodos de muestreo fueron similares y únicamente en los dos primeros se manejan promedios anuales. Estos resultados se ajustan al patrón de distribución latitudinal, en cuanto al número y al tamaño de las especies.

En el presente trabajo, el 64.6% de la densidad y el 92.8 % de la biomasa de los coleópteros de Laguna Verde corresponde a las larvas, las cuales en su mayoría son rizófagas. Los adultos ocupan sólo una tercera parte de la densidad (33.7%) y un 5.5% de la biomasa. La dominancia en el suelo de las larvas, con respecto a los adultos, puede explicarse por ser un estado fisiológicamente mejor adaptado a las condiciones edáficas.

Ghyllarov (1983) propone que las larvas holometábolos de insectos edáficos presentan adaptaciones especiales a la locomoción, normalmente tienen respiración aérea pero, al entrar en contacto con la fase líquida del suelo, pueden respirar cutáneamente; pueden ser poiquilomóticas (capaces de orientarse ante la concentración de materiales solubles); pueden realizar saprofagia; tolerar altas concentraciones de CO₂, sobre todo en la zona próxima a las raíces; y de realizar migraciones verticales como respuesta a los cambios del medio. Es decir, estas larvas revelan caracteres intermedios entre los habitantes acuáticos y epigeos.

En la mayoría de los casos las larvas de coleópteros, entre otros insectos holometábolos, permanecen en el suelo; medio que por ser

un rico reservorio energético, les permite completar ciclos, estableciendo una íntima relación de un estado particular de su desarrollo a condiciones específicas del medio, sobre todo si están inmersas en un clima marcadamente estacional.

Con base en la densidad, los grupos con mayor importancia relativa, en orden decreciente son: los adultos de Staphylinidae, (26.2%), las larvas de Melolonthidae (22.8%), de Chrysomelidae (20.3%) y de Elateridae (17.1%), las cuales aportan en conjunto el 86.4%. Grupos de menor importancia relativa, son las larvas de Staphylinidae (3.1%), el total de las pupas (1.6%), los adultos de Elateridae (1.4%), de Hydrophilidae (1.2%) y de Chrysomelidae (1.1%).

Los grupos restantes tienen una importancia relativa insignificante, sin embargo esto no quiere decir que su papel dentro del suelo sea irrelevante, ya que por ejemplo los adultos de Melolonthidae (0.8%), son los responsables de la oviposición de decenas de huevecillos y, como consecuencia inmediata, de la densidad de las larvas. Los adultos son poco numerosos en el suelo debido a que sufren un cambio de hábitat y a que sus períodos de vida son relativamente breves.

Si se considera la biomasa, se tiene que las larvas de Melolonthidae (88.5%) son el grupo dominante y junto con las de Chrysomelidae (2.8%), Elateridae (1.1%), las pupas (1.7%), los adultos de Melolonthidae (2.5%) y de Staphylinidae (2.3%), constituyen casi la totalidad de la comunidad (98.9%). Cabe observar que los intervalos de confianza

observados en los grupos dominantes están alrededor de la mitad de la media, lo cual sugiere una relativa variabilidad de estos parámetros.

A pesar de las diferencias en el tamaño de la muestra, es posible hacer comparaciones entre estos resultados y los obtenidos por Lavelle *et al.* (1981), para lo cual se ha elaborado el cuadro 9Bis. La densidad de los adultos de Staphylinidae encontrada por estos autores fue de 36.2 i/m² (9.6%), es decir un 50% menor que en el presente trabajo. Esto puede ser explicado por un notable incremento de la población de *Oso-rinus* sp.

Por el contrario, la abundancia registrada para las larvas de Melolonthidae en 1976, fue casi el doble que la registrada en 1981-1982, no obstante en ambos muestreos este ha sido el grupo de coleópteros más importante.

Las larvas de Chrysomelidae también presentaron una abundancia aproximadamente dos veces mayor en 1976 pero las de Elateridae, por el contrario en 1981-1982, se colectaron con una densidad cinco veces mayor que en 1976.

El aumento del número de adultos de Staphylinidae y de los adultos de "otras" familias, a pesar de la disminución en casi diez veces de la densidad de los adultos de Elateridae, dan como resultado un aumento en la cantidad total de adultos en 1981-1982 con respecto a 1976, que va de 82.3 i/m² a 105.5, con un consecuente incremento en la biomasa.

Cuadro 9. fig. Comparación entre la densidad (D), biomasa (B) e importancia relativa (%) de la Coleoptero fauna del suelo de la estación "A" colectada por Lavelle *et al* (1981) y en el presente estudio.

FAMILIA	Lavelle <i>et al.</i> , 1981 (agosto - septiembre 1976)			Presente estudio (agosto - septiembre 1981 y 1982)		
	$\bar{X} D$ (U/m ²)	%	$\bar{X} B$ (g/m ²)	$\bar{X} D$ (U/m ²)	%	$\bar{X} B$ (g/m ²)
L. MELOLONTHIDAE	177	47.1	42.6	89.0	28.0	22.5
L. CHRYSOMELIDAE	99	26.3	-	48.6	15.3	0.4
L. ELATERIDAE	14	3.7	-	70.1	22.0	0.2
L. "OTRAS" FAMILIAS	4	1.1	1.0	4.8	1.5	0.06
L. TOTAL	294	78.2	47.6	212.5	66.8	23.16
A. STAPHYLINIDAE	36.2	9.6	-	73.4	23.1	0.45
A. ELATERIDAE	35.3	9.4	-	3.7	1.2*	0.2
A. ANTHICIDAE	0.9	0.2	-	6.0	1.9	0.01
A. SCARABAEIDAE	0.9	0.2	-	2.4	0.8	0.01
A. CHRYSOMELIDAE	7.2	1.9	-	9.6	3.0	0.04
A. "OTRAS" FAMILIAS	1.8	0.5	-	10.4	3.3	0.7
A. TOTAL	82.3	21.9	0.23	105.5	33.2	1.18
A. + L.	376.2	100	47.83	318.0	100	24.4

Los resultados de densidad y biomasa para la totalidad de coleópteros, larvas, pupas y adultos confundidos, fueron mayores en 1976 que en 1981-1982. Estos cambios dependieron en gran medida de las larvas de melolontidos, siendo en el primero de 177 i/m² y de 89.0 i/m² en el segundo muestreo (cuadro 9 Bis).

En los puntos 5.5 a 5.12, se presenta la estructura taxonómica específica de las principales familias así como la discusión correspondiente.

4.7.1 Melolonthidae

Como puede observarse en el cuadro No. 10, la especie que aportó el mayor promedio anual de densidad de la familia, y de la biomasa del orden, fue *Cyclocephala immaculata*, dinástico que se distribuye desde Argentina hasta el Norte de los Estados Unidos (Morón com. pers.). Su densidad es de 20.7 i/m² con una biomasa de 5.42 g/m². Ritcher (1966), menciona que esta especie es una importante plaga de las praderas en Norteamérica.

Las larvas del Melolonthinae *Hoplia squamifera* son abundantes pero su biomasa no es muy alta, las de *Phyllophaga (P.) ravidata*, de la misma subfamilia, contribuyen con el 30% de la biomasa del grupo. Esta especie fue una de las consideradas por Ríos y Romero (1982) para la evaluación de los daños producidos por los insectos del suelo en el maíz, en el

Cuadro 10. Promedios anuales de la densidad, en i/m^2 (D), biomasa en g/m^2 (B) e intervalos de confianza al 99% para M de las especies de Melolonthidae del suelo de la estación "A" (nov. 1981 a oct. 1982)

ESPECIE	ESTADO	$\bar{X} D \pm \sqrt{S^2/n}$	$\bar{X} B \pm \sqrt{S^2/n}$
<i>Cyclocephala immaculata</i>	larva	20.7 ± 16.8	5.424 ± 2.032
	pupa	0.5 ± 0.6	0.121 ± 0.132
	adulto	0.9 ± 0.6	0.152 ± 0.102
<i>Hoplia squamifera</i>	larva	19.0 ± 7.5	0.885 ± 0.418
	pupa	0.1 ± 0.1	0.002 ± 0.003
	adulto	0.3 ± 0.3	0.008 ± 0.012
<i>P. (Phyllophaga) revida</i>	larva	10.2 ± 4.8	5.050 ± 3.086
	pupa	0.3 ± 0.04	0.018 ± 0.025
	adulto	—	—
<i>Anomala megalops</i>	larva	8.9 ± 3.7	1.466 ± 0.191
	pupa	0.4 ± 0.5	0.058 ± 0.082
	adulto	0.3 ± 0.3	0.034 ± 0.040
<i>P. (Phyllophaga) trichodes</i>	larva	5.7 ± 2.2	3.903 ± 2.344
	pupa	0.03 ± 0.04	0.017 ± 0.025
	adulto	0.4 ± 0.3	0.285 ± 0.230
otros Melolonthidae	larva	0.2 ± 0.1	0.037 ± 0.033
	pupa	—	—
	adulto	—	—
Total Melolonthidae	larva	64.7 ± 25.1	16.764 ± 8.106
	pupa	1.0 ± 1.3	0.217 ± 0.268
	adulto	1.8 ± 1.5	0.479 ± 0.382
Total		67.5 ± 27.9	17.459 ± 8.756

estado de Jalisco. Las larvas de *Phyllophaga* (P.) *trichodes* poseen el 23.3% de la biomasa, mientras que las del Rutelinae *Anomala megalops* son las menos abundantes tanto en densidad como en biomasa.

Como dato interesante, en un campo de cultivo de maíz considerado en alto grado de infestación, en el estado de Michoacán, González (1983), utilizando un método manual directo con superficies de un metro cuadrado, encontró una densidad media anual de larvas de Melolonthidae de 126 i/m². Es te resultado es aproximadamente el doble del obtenido en la parcela estudiada (67.5 i/m²).

La proporción de pupas y adultos colectados no corresponde a la de las larvas, esto es debido, como se verá más adelante, al cambio de hábitat producido por la estacionalidad que exhiben todos los miembros de este grupo, además de que el período pupal es relativamente breve y el muestreo no fue suficientemente representativo para evaluar la densidad de las pupas; por esta razón, se propone ampliar el número de muestras en los meses en que sucede la pupación.

4.7.1 Consideraciones Zoogeográficas sobre los Melolonthidae.

De acuerdo con Ha'ffter (1962, 1964 y 1976), no es conveniente precisar límites entre las regiones Neotropical y Neártica dado que la fauna de ambas regiones se mezcla en una compleja y variada área de solapamiento en donde se presentan varios patrones de dispersión faunística. Esta área ha sido denominada Zona de Transición Mexicana y comprende desde el sur

de los Estados Unidos de Norteamérica hasta la Depresión Nicaragüense.

En Laguna Verde, confluyen elementos de origen Holártico y Sudamericano, ya que este lugar se encuentra ubicado sobre la planicie costera del Golfo de México que, junto con las planicies Centroamericanas, constituyen rutas de Dispersión de sur a norte de elementos Neotropicales y de norte a sur de elementos Paleoamericanos, sin embargo, en apariencia la mayor parte tiene origen Sudamericano.

Con base en Morón (com. pers.) y siguiendo las ideas de Halffter, puede considerarse que los Melolonthidae edáficolas de la estación "A", han seguido los patrones de dispersión que a continuación se mencionan:

1) Neotropical típico. - Se trata de *Cyclocephala immaculata*, especie que se distribuye con amplio éxito a través de las planicies costeras ubicadas por debajo los 1,600 m de altitud, llegando hasta el sur de Canadá. En general su predominio disminuye con la altitud, encontrándose preferentemente en zonas con clima cálido. Cabe recordar que en el presente estudio esta especie ocupó el primer lugar en densidad de la familia y un lugar importante del Orden.

2) Del Altiplano. - Es probable que el grupo ancestral del género *Diploptaxis* haya seguido este patrón de dispersión, ya que al parecer el género más cercano tiene una distribución Neotropical. Además el hecho de existir gran cantidad de especies en el Altiplano Mexicano sugiere una

penetración antigua.

3) Paleoamericano.- Es el caso de las especies de *Phyllophaga* que tiene origen Holártico de amplio éxito en Norteamérica, de donde se han diversificado y extendido a Sudamérica, sobre todo en las áreas montañosas, los Altiplanos y aún los tropicos de México. En general su predominio y diversidad aumentan por arriba de los 1,600 m.s.n.m., es decir en zonas con climas templados o fríos.

Sin embargo, aún se discute el origen del género *Phyllophaga*, ya que Morón (1985) plantea que pudo haber sido en Norteamérica, en donde se diversificaron ampliamente, llegando hasta las regiones tropicales de Sudamérica. Precisamente en México este género tiene más representantes.

Otro punto de controversia, es el origen del genero *Hoplia* pues a juzgar por su diversidad y abundancia parece tener un origen Holártico, sin embargo, Hardy (1977) menciona que la tribu Hoplini tiene su centro de origen en el Sureste de Africa, ya que 46 de los 62 géneros hasta ahora conocidos son endémicos de ese lugar, siendo *Hoplia* el único representante en el Nuevo Mundo.

La complejidad de los patrones de dispersión de los insectos edáficolas de Melolonthidae en Laguna Verde, se refleja en el establecimiento de una abigarrada y rica fauna.

4.7.2 Staphylinidae.

Los estafilínidos del suelo de la estación "A" representan uno de los grupos más ricos, en cuanto a diversidad se refiere. Precisamente en ésta heterogeneidad reside la explicación de la complejidad de su taxonomía, que hacen de esta familia una de las más pobremente estudiadas, sobre todo en localidades tropicales. Por esta razón ninguna de las especies colectadas en Laguna Verde ha sido determinada por el especialista hasta el nivel específico, quedando algunas de ellas identificadas sólo hasta subfamilia.

Como puede apreciarse en el cuadro No. 11, la presencia del estafilínido *Osorius* sp. es un hecho notable en el suelo estudiado, ya que es la especie que ocupa la mayor densidad de la familia (69.5 i/m²), y dado que muy posiblemente parte de su población desarrolle su ciclo de vida completo dentro del suelo (ya que sus estados inmaduros están presentes allí) y otra parte debajo de los mojonos de estiércol.

Las larvas de Staphylinidae colectadas no han sido debidamente determinadas, sin embargo; por ciertas evidencias morfológicas; por su densidad relativamente alta (8.7 i/m²) y por no haberse extraído pupas de otro estafilínido, es posible asumir que pertenecen a *Osorius* sp.

La falta de correspondencia entre la elevada densidad de adultos de *Osorius* sp. y la menor densidad de sus estados inmaduros, puede entenderse si se considera que parte de la población en estas fases, se en-

Cuadro 11. Promedios anuales de densidad, en i/m^2 (D), biomasa, en g/m^2 (B), e intervalos de confianza (al 90% para M) de los principales Taxa de Staphylinidae colectados en el suelo de la estación "A". (nov. 1981 a oct. 1982).

TAXA	$\bar{X}D \pm \sqrt{s^2/n}$	$\bar{X}B \pm \sqrt{s^2/n}$
a. Osorius sp.	69.5 \pm 2.4	0.417 \pm 0.129
l. Osorius sp.	8.7 \pm 6.7	0.016 \pm 0.011
p. Osorius sp.	1.3 \pm 1.1	0.007 \pm 0.005
t. Osorius sp.	79.5 \pm 29.2	0.440 \pm 0.150
a. otros Staphylinidae	4.8 \pm 3.1	0.009 \pm 0.004
t. Staphylinidae	84.3 \pm 32.3	0.449 \pm 0.154

a = adultos l = larvas p = pupas t = total

Cuadro 12. Promedios anuales de densidad, en i/m^2 (D), biomasa, en g/m^2 (B), e intervalos de confianza (al 90% para M) de los principales Taxa de Chrysomelidae colectados en el suelo de la estación "A". (nov. 1981 a oct. 1982).

TAXA	$\bar{X}D \pm \sqrt{s^2/n}$	$\bar{X}B \pm \sqrt{s^2/n}$
l. Chrysomelidae	57.7 \pm 14.9	0.535 \pm 0.132
a. Stenispia sp.	1.6 \pm 0.9	0.005 \pm 0.003
a. otros Chrysomelidae	1.4 \pm 0.9	0.021 \pm 0.016
p. Chrysomelidae	0.3 \pm 0.2	0.005 \pm 0.004
t. Chrysomelidae	61.0 \pm 16.9	0.567 \pm 0.155

a = adultos l = larvas p = pupas t = total

cuentra bajo los mojones de estiércol. Observaciones personales sugieren que algunas de las especies de este género, encuentran a sus presas en troncos podridos, bajo el estiércol de Ovino y muy probablemente en el suelo, como en el caso de la especie de cuestión.

Otra posible explicación a este hecho es que, al igual que los estadios tempranos de otras larvas de coleópteros, la disposición horizontal muy agregativa, aunada a la brevedad del período de sus fases inmaduras, hayan impedido una estimación real de su densidad. Por tanto una distribución más uniforme de los adultos y una longevidad en esta etapa, podrían ser factores que interviniesen en una mejor estimación de la densidad del grupo.

Crowson (1981) ha mencionado que en climas marcadamente estacionales, la etapa adulta de algunas especies de Carabidae, Histeridae, Hydrophilidae, Tenebrionidae y Curculionidae, entre otras, tienen períodos reproductivos durante dos o más años sucesivos. Es probable que el Staphylinidae *Orosius* sp. se apegue a esta estrategia.

El resto de los adultos de otras especies de Staphylinidae, que representan en total una densidad promedio anual de 4.8 i/m² y una biomasa de 0.009 g/m² son especies depredadoras de especies saprófagas, coprófilas, necrófilas y por lo tanto epigeas. Algunos géneros que están representados en Lagune Verde han sido citados, para otras partes del mundo, por Mohr (1943), Snowball (1944), Koskela y Hanski (1977) e Irmiler (1979). A través de un gradiente altitudinal, Morón y Terrón (1984) en la Sierra Norte

de Hidalgo, México, han registrado una gran riqueza de estafilínidos necrófilos.

4.7.3 Chrysomelidae

Tomando en cuenta la densidad, las larvas de Eumolpinae (Chrysomelidae) son el segundo grupo de coleópteros en importancia ya que el promedio anual de este parámetro fue de 57.7 i/m² (cuadro 12). Su importancia relativa en base a la biomasa fue menor dada la talla relativamente pequeña de estas larvas (2.8%).

Una muestra de estas larvas fue determinada como aff. *Colaspis*, pero tomando en cuenta la riqueza específica de los adultos de Eumolpinae colectados (ver apéndice A), en el presente estudio el total de las larvas se ha considerado como perteneciente a esa subfamilia.

Las larvas de *Colaspis* han sido citadas como importantes plagas del maíz en el occidente de México (Alavéz 1978 y Ríos y Romero 1982). La presencia en el suelo durante todo el año es un rasgo característico de estas larvas.

Los adultos de *Stenispis* sp. (1.6 i/m² y 0.005 g/m²) a diferencia de otros adultos de esta familia, que utilizan el suelo como un medio de protección, posiblemente aprovechan las raíces de ciertos vegetales, lo cual ha sido mencionado para algunos adultos de Hispinae en México (Zaragoza 1966).

Las pupas y el resto de los adultos, en conjunto, aportan únicamente 1.7 i/m² de densidad y 0.026 g/m² de biomasa, por lo cual su importancia relativa es baja.

4.7.4 Elateridae

Las especies de Elateridae en la parcela estudiada pertenecen a géneros no incluidos dentro de la lista de géneros edáficolas con mayor número de especies en el Mundo (Garza 1983), lo cual dificulta el análisis de su estructura, dado que la información sobre estos coleópteros es muy escasa.

Las larvas de *Aeolus* sp. y *Glyphonyx* sp., constituyen equitativamente lo esencial de esta familia dentro del suelo estudiado (cuadro 13), estas larvas ocupan el tercer lugar en la densidad del orden. En otros lugares del Mundo a estas larvas se les ha considerado la plaga subterránea más ampliamente distribuida (Wilson et al. 1960, citado por Garza 1983).

Los adultos de *Aeolus* sp. constituyen un grupo de especies que se presenta con cierta constancia dentro del suelo de la estación "A" (3.4 i/m²), lo cual no sucede con los de *Glyphonyx*, que son muy escasos (0.2 i/m²).

Dado el pequeño tamaño tanto de larvas como de adultos de Elateridae, su contribución total a la biomasa es relativamente escasa

Cuadro 13. Promedios anuales de densidad, en $i/m^2(D)$, biomasa, en $g/m^2(B)$, e intervalos de confianza (al 90% para M) de los principales taxa de Elateridae colectados en el suelo de la estación "A" (nov. 1981 a oct. 1982).

TAXA	$\bar{X}D \pm \sqrt{s^2/n}$	$\bar{X}B \pm \sqrt{s^2/n}$
l. <i>Aeolus</i> sp.	23.3 \pm 13.0	0.123 \pm 0.071
a. <i>Aeolus</i> sp.	3.4 \pm 0.9	0.007 \pm 0.006
l. <i>Glyphonyx</i> sp.	24.9 \pm 16.3	0.084 \pm 0.063
a. <i>Glyphonyx</i> sp.	0.2 \pm 0.2	0.001 \pm 0.001
p. Elateridae	1.1 \pm 0.9	0.005 \pm 0.004
a. otros Elateridae	0.4 \pm 0.1	0.004 \pm 0.005
t. Elateridae	53.3 \pm 31.4	0.225 \pm 0.150

a = adultos l = larvas p = pupas t = total

Cuadro 14. Promedios anuales de densidad en $i/m^2(D)$, biomasa en $g/m^2(B)$, e intervalos de confianza (al 90% para M) de los principales taxa de Curculionidae colectados en el suelo de la estación "A". (nov. 1981 a oct. 1982).

TAXA	$\bar{X}D \pm \sqrt{s^2/n}$	$\bar{X}B \pm \sqrt{s^2/n}$
a. <i>Sibariops evanescens</i>	0.7 \pm 0.5	0.001 \pm 0.001
l. Curculionidae	1.9 \pm 0.7	0.047 \pm 0.029
a. Curculionidae	0.8 \pm 0.5	0.035 \pm 0.027
t. Curculionidae	3.4 \pm 1.7	0.083 \pm 0.057

a = adultos l = larvas p = pupas t = total

(0.225 g/m²).

El estado larval de *Aeolus* y de *Conoderus*, es muy parecido en su morfología externa y para separarlos fue necesario recurrir al trabajo de Jewett (1946) sobre la taxonomía de larvas de Elateridae en Kentucky.

4.7.5 Curculionidae

Como puede verse en el cuadro 14, este grupo tiene aparentemente una importancia secundaria, dado que sólo se encuentran 3.4 i/m², siendo su biomasa de 0.083 g/m² (Promedios anuales). Las larvas son relativamente escasas (2.0 i/m²) y tienen una biomasa de 0.047 g/m².

La especie más representativa del grupo es *Sibariops evanescens* Champ. Según O'Brien (com. pers.) varias de las especies de *Sibariops*, ha sido asociadas con vegetación acuática y subacuática. Se alimentan de semillas, tallos y raíces de monocotiledóneas, atacando los tejidos internos de sus hospederos. *Epicaerus* es un género cuyas especies ovipositan en el suelo y sus larvas se alimentan de raíces. En todas las especies conocidas de *Sphenophorus*, se ha observado que la alimentación se lleva a cabo en el interior de sus plantas, habiéndose encontrado en un amplio número de monocotiledóneas

De acuerdo con Osella (1979), de las 8 subfamilias típicamente endógeas que existen en el mundo, dos se presentan en la región Neotropical: Hylobiinae y Cryptorhynchinae, desconociéndose sus valores de densi

dad y biomasa en el medio edáfico; sin embargo el autor afirma que tomando en cuenta su distribución discontinua en el suelo, estos valores no exceden de unos pocos cientos de individuos por hectárea. La escasa presencia de la mayoría de las especies de estas subfamilias en el medio estudiado apoya esta afirmación.

4.7.6 Hydrophilidae y Scarabaeidae

Como se muestra en el cuadro 15, estas dos familias han sido consideradas conjuntamente debido a sus hábitos coprófilos y saprófilos. *Phaenonotum* sp. aún teniendo una escasa densidad (3.5 i/m²) y biomasa (0.007 g/m²), se presenta con cierta constancia a lo largo del año. Se trata de una especie interesante, dado que los miembros afines de su familia que han sido citados como habitantes del estiércol de ganado en Norteamérica, Europa y Oceanía, pertenecen a los géneros *Cercyon*, *Sphaeridium* y *Paracymus* (Mohr 1943, Snowball 1944, Koskela y Hanski 1977).

Puesto que en el presente estudio sólo se colectaron adultos, existe la posibilidad de que *Phaenonotum* sp. presente hábitos similares a los de sus especies afines, esta podría ser demostrada revisando mojoneros de estiércol para buscar sus estados inmaduros, los cuales probablemente se refugian en el suelo cuando abandonan el mojón o cuando la disponibilidad de alimento disminuye.

Los Scarabaeidae encontrados pertenecen en su mayoría a Aphodiinae, sólo dan una imagen de la abundancia y diversidad de sus pobla-

Cuadro 15. Promedios anuales de densidad en i/m^2 (D), biomasa en g/m^2 e intervalos de confianza (al 90% para M) de los principales taxa de Hydrophilidae (*Phaenonotum* sp) y Scarabaeidae (*Ataenius* spp) de la estación "A" (nov. 1981 a oct. 1982).

TAXA	$\bar{X}D \pm \sqrt{s^2/n}$	$\bar{X}B \pm \sqrt{s^2/n}$
a. <i>Phaenonotum</i> sp.	3.5 ± 1.6	0.007 ± 0.003
l. <i>Ataenius</i> spp.	1.2 ± 1.6	0.008 ± 0.007
p. <i>Ataenius</i> spp.	0.1 ± 0.1	0.001 ± 0.001
a. <i>Ataenius</i> spp.	1.7 ± 1.4	0.012 ± 0.008
t. <i>Ataenius</i> spp.	3.0 ± 2.6	0.021 ± 0.016

a = adultos

l = larvas

p = pupas

t = total

Cuadro 16. Promedios anuales de densidad en i/m^2 (D), biomasa en g/m^2 e intervalos de confianza (al 90% para M) para familias de Coleoptera de importancia menor, colectados en el suelo de la estación "A". (nov. 1981 a oct. 1982).

FAMILIA	$\bar{X}D \pm \sqrt{s^2/n}$	$\bar{X}B \pm \sqrt{s^2/n}$
l. Lampyridae	0.2 ± 0.1	0.003 ± 0.003
a. Anthicidae	2.3 ± 1.8	0.003 ± 0.002
a. Carabidae	2.3 ± 1.5	0.010 ± 0.006
l. Carabidae	0.2 ± 0.2	0.001 ± 0.001
l. "otros" Coleoptera	0.7 ± 0.3	0.004 ± 0.003
p. "otros" Coleoptera	0.8 ± 0.5	0.082 ± 0.088
a. "otros" Coleoptera	1.2 ± 0.8	0.037 ± 0.037
total	7.7 ± 5.2	0.139 ± 0.136

a = adultos

l = larvas

p = pupas

t = total

ciones. Halffter y Reyes-Castillo (1975), en altitudes entre 600 y 1000 m en la región, encontraron además, por lo menos otros cinco géneros diferentes a los reportados en este estudio.

El modo de vida excesivamente agregativo dificulta la estimación real de la densidad y biomasa de los Scarabaeidae, siendo las especies de *Ataenius* las que resultan mejor muestreadas con el método seguido en el presente trabajo.

4.7.7 Otras familias

En el cuadro 16 puede verse como las densidades de los adultos de Anthicidae y Carabidae son similares entre sí (2.3 i/m²), siendo la biomasa ligeramente mayor para estos últimos (0.003 g/m² y 0.010 g/m² respectivamente).

Lavelle *et al.* (1983) mencionan que en pastizales de suelos arenosos de Laguna Verde, los antrícidos ocupan el 2.5% de la densidad de la macrofauna total, y que este grupo es muy sensible a las variaciones del medio. En el presente trabajo los Anthicidae no tienen una importancia relativa tan alta como en los pastizales antes mencionados.

La fauna de Carabidae en los suelos de sabana de Lamto, Costa de Marfil, presenta una elevada riqueza específica (122 especies), pero su densidad y biomasa es inferior a la obtenida en Laguna Verde, dado que el promedio anual es de 0.7 i/m² (Lecordier 1972). En Laguna Verde,

de las 11 especies de esta familia, presentes en la estación "A", no existe una que predomine sobre las demás.

Las larvas de Lampyridae son escasas (0.2 i/m²) y no se colectaron sus adultos. No puede decirse mucho de las cinco especies presentes dado que están pobremente estudiadas taxonómicamente y no se cuenta con datos cuantitativos acerca de su presencia en el suelo.

En la categoría de "otras familias" hay especies que son típicamente endogeas o epigeas, cuyas densidades en el suelo estudiado son mínimas, tal es el caso de las de Tenebrionidae, Pselaphidae, Histeridae, Cebriónidae, Cantharidae, Scaphidiidae, Scydmaenidae y Nitidulidae; pero también las hay que sólo toman al suelo como refugio, por ejemplo las de Cerambycidae, Dermestidae, Coccinelidae, Throscidae y Colidiidae cuyos habitats preferentes son otros.

4.8. ESTRUCTURA TEMPORAL

La estructura temporal está dada por la fluctuación a través del tiempo de la biomasa y densidad de las poblaciones de una comunidad, y su estimación permite detectar la estacionalidad sufrida por éstas. Datos sobre la variación estacional de los coleópteros edáficos son muy escasos y la limitación que impone la complejidad taxonómica, impide hacer análisis claros al respecto

Se discute aún si los insectos presentan variaciones estacionales en las regiones tropicales. Crowson (1981), ha sostenido que, en

áreas tropicales con un clima marcadamente estacional, los insectos no presentan variaciones tan marcadas en su abundancia o en sus actividades reproductivas como sus contrapartes templadas. Por el contrario, Wolda (1984) plantea que la variación estacional es la regla más que la excepción en animales tropicales (principalmente homópteros y blátidos), aún en áreas donde los cambios estacionales en el clima son mínimos.

Lo que si parece estar claro, es que en las regiones tropicales con una pronunciada época de secas, la estacionalidad se hace patente en forma similar como en las regiones templadas; siendo en aquellas, la precipitación un factor más limitante que la temperatura.

Como estado predominante dentro del suelo, las larvas edáficas de Laguna Verde pasan la estación de crecimiento vegetal con mayores densidades y biomasa y la época de sequía se caracteriza por el decremento de estos valores. En la presente sección se discute la estacionalidad de los grupos más representativos de coleópteros.

4.8.1 La Comunidad.

En el cuadro 17 se comparan los promedios de densidad (D) y biomasa (B) de la época húmeda (EH) y de la época de secas (ES). Puede verse que mientras que la D del total de coleópteros es ligeramente mayor en la EH. (300.8 i/m²) que en la ES (259.7 i/m²), la B es aproximadamente el doble en la primera, que en la segunda (24.206 g/m² y 11.363 g/m² respectivamente). De estos, las larvas presentan mayor fluctuación en las diferentes épocas en

Cuadro 17. Promedios de densidad en i/m (D) y biomasa en g/m²(B), e importancia relativa (en %) de las principales familias de Coleoptera colectadas en el suelo de la estación "A" en las diferentes épocas del año (nov. 1981 a oct. 1982).

FAMILIA	ESTACION HUMEDA (EH)				ESTACION SECA (ES)			
	\bar{X}_D	%	\bar{X}_B	%	\bar{X}_D	%	\bar{X}_B	%
I. MELOLONTHIDAE	81.2	27.0	22.138	91.458	41.8	16.1	9.150	80.525
I. STAPHYLINIDAE	9.8	3.3	0.017	0.071	7.2	2.8	0.014	0.124
I. CHRYSOMELIDAE	62.3	20.7	0.469	1.938	49.7	19.1	0.618	5.441
I. ELATERIDAE	42.5	14.1	0.185	0.766	56.8	21.9	0.237	2.090
I. CURCULIONIDAE	1.7	0.6	0.026	0.109	2.2	0.8	0.075	0.663
I. CARABIDAE	0.2	0.1	0.004	0.002	0.2	0.1	0.002	0.002
I. LAMPYRIDAE	0.2	0.1	0.002	0.009	0.3	0.1	0.005	0.042
I. SCARABAEIDAE	1.5	0.5	0.008	0.032	0.8	0.3	0.006	0.057
I. otras familias	0.7	0.2	0.005	0.022	0.5	0.2	0.002	0.017
I. total	200.1	66.5	22.852	94.407	159.5	61.4	10.109	88.961
p. MELOLONTHIDAE	0.2	0.1	0.052	0.216	2.2	0.8	0.347	3.055
p. otras familias	3.6	1.2	0.119	0.494	3.3	1.3	0.028	0.246
p. total	3.8	1.3	0.172	0.706	5.5	2.1	0.375	3.300
a. MELOLONTHIDAE	1.8	0.6	0.543	2.243	2.2	0.8	0.389	3.424
a. STAPHYLINIDAE	74.4	24.7	0.432	1.784	74.1	28.5	0.420	3.693
a. CHRYSOMELIDAE	2.8	0.9	0.037	0.155	3.0	1.2	0.010	0.091
a. ELATERIDAE	4.5	1.5	0.024	0.099	3.1	1.2	0.012	0.108
a. CURCULIONIDAE	2.0	0.7	0.049	0.202	1.3	0.5	0.018	0.163
a. CARABIDAE	2.5	0.8	0.012	0.52	2.3	0.9	0.007	0.060
a. HYDROPHILIDAE	2.4	0.8	0.005	0.019	5.0	1.9	0.010	0.089
a. ANTHICIDAE	2.8	0.9	0.003	0.012	2.3	0.9	0.003	0.025
a. SCARABAEIDAE	2.0	0.7	0.014	0.060	0.9	0.3	0.009	0.084
a. otras familias	1.7	0.6	0.063	0.259	0.5	0.2	0.001	0.004
a. total	96.9	32.2	1.182	4.884	94.7	36.5	0.879	7.739
I., p., a. total	300.8	100	24.206	100	259.7	100	11.383	100

I= larvas, p= pupas, a= adultos

D como en B (de 200.1 i/m² a 159.5 i/m² y de 22.852 g/m² a 10.109 g/m²), teniendo los resultados mayores en la EH. En ambas épocas, las larvas ocupan aproximadamente el 90% de la B y arriba del 60% de la D.

Con las pupas sucede lo contrario, ya que la D y B son mayores en la ES (de 5.5. i/m² a 3.8 i/m² y de 0.375 g/m² a 0.172 g/m²). Un rasgo notable es que las pupas ocupan el 2.1% de la D y el 3.3% de la B en esta época, mientras que en la EH, sólo son el 1.3% de la D y el 0.7% de la B, parece ser que, entre otras cosas, este estado permite a ciertos grupos de coleópteros soportar las condiciones difíciles de la ES.

La D de los adultos es casi invariable (96.9 i/m² en la EH y 94.7 i/m² en la ES), siendo la B ligeramente mayor en la EH (1.182 g/m²) que en la ES (0.879 g/m²). La importancia relativa de los adultos va de 32.2% al 36.5% de la D y de 4.8% a 7.7% de la B, siendo más alta en la ES; sin embargo los parámetros cuantificados no son reales para las formas adultas presentes dentro del suelo, dado que en general sufren un cambio de habitat. El estado adulto, en la mayoría de los grupos, está íntimamente relacionado con la EH, lo cual les permite llevar a cabo la oviposición cuando las condiciones edáficas son más favorables para las fases tempranas de su desarrollo.

4.8.2 Las Familias

En el cuadro 17 puede verse además la variación en los promedios de D y B de los diferentes estados de las principales familias que

componen la comunidad. Las larvas de Melolonthidae y Chrysomelidae muestran ciertas fluctuaciones en las diferentes épocas. En las primeras, tanto la D como la B son casi el doble en la EH que en la ES (de 81.2 i/m² a 41.8 i/m² y de 22.138 g/m² a 9.150 g/m²); en las segundas, las fluctuaciones no son tan marcadas, la D en la EH es de 62.3 i/m² y en la ES de 49.7 i/m². Por el contrario, la B es mayor en la ES (0.618 g/m²) que en la EH (0.469 g/m²), lo cual indica la presencia de los últimos estadios larvales durante el período difícil.

Las larvas de Elateridae representan un caso especial, ya que en la ES su D es de 56.8 i/m² y su B de 0.237 g/m²; mientras que en la EH su D es de 42.5 i/m² y su B de 0.185 g/m², lo cual indica que algunos representantes de esta familia se adaptan a las condiciones adversas imperantes durante los períodos de sequía.

La D de las pupas de Melolonthidae varía de 0,2 i/m² en la EH a 2.2 i/m² en la ES y la B varía de 0,052 g/m² a 3,055 g/m². Resulta claro que el estado pupal en este grupo se presenta principalmente en los meses de Abril y Mayo. Las pupas de otras familias se comportan de manera similar a éstas, sin embargo en ciertos grupos la pupación tiene lugar en fechas diferentes en comparación a los Melolonthidae, lo cual sugiere otra modalidad de llevar a cabo el ciclo de vida en el suelo.

En lo que respecta a los adultos, en general no hay marcadas variaciones en las distintas épocas, no obstante, debe aclararse que el método de muestreo utilizado no es conveniente para estimar los parámetros D y B de las formas adultas de ciertos grupos, como son los Melolonthidae,

Chrysomelidae y Scarabaeidae, que habitan temporalmente en el suelo. Por su modo de vida epigeo, los adultos depredadores de Carabidae y de ciertos Staphylinidae, probablemente tampoco fueron adecuadamente muestreados. Por las mismas razones, puede decirse que a excepción de algunos Staphylinidae, Hydrophilidae, Elateridae, Chrysomelidae, Curculionidae y Anthicidae los coleópteros adultos se encuentran confinados en la EH.

Datos que auxilian en la interpretación de la estructura temporal son los promedios de D y B de los principales taxa y sus estados colectados en el suelo de la estación A", en los periodos de diferente precipitación. Estos datos han sido incluidos en el apéndice C y se discutirán en las secciones dedicadas a cada familia.

4.8.3 Melolonthidae.

La variación estacional de las larvas de Melolonthidae puede verse en la figura 9 en donde se grafican la D y B a lo largo de año y medio de muestreo. Tanto en 1981 como en 1982, se observan picos de D durante la EH (específicamente en los meses de Junio y Agosto). La B por su parte durante 1981 permanece relativamente uniforme, siendo ligeramente mayor en Diciembre, pero es en 1982 que estos valores se incrementan en forma escalonada desde Junio hasta Octubre, llegando a ser de aproximadamente 65 g/m². A juzgar por los resultados de 1981, este valor pudo ser todavía mayor en Diciembre de 1982.

Los valores mínimos tanto de D como de B se observan en los meses de

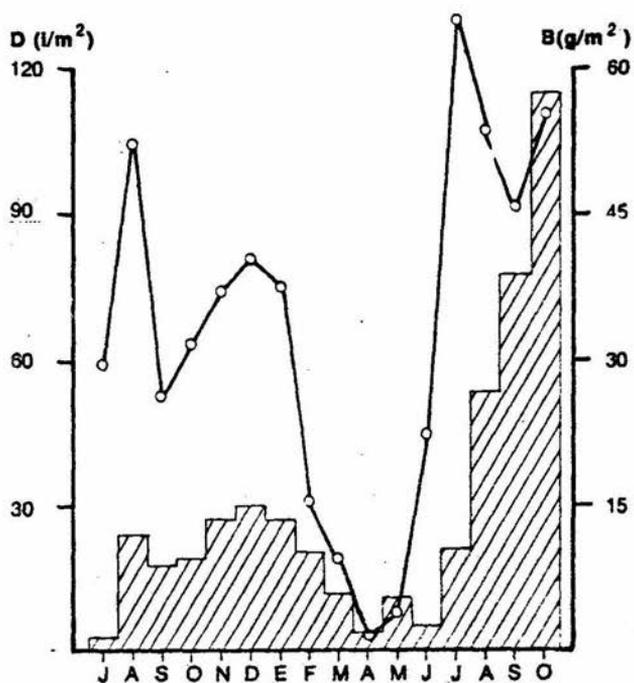


Figura 9. Variación estacional de las larvas de Melolonthidae colectadas en el suelo de la estación "A". (julio 1981 a octubre 1982)
 Polígono = Densidad, Histograma = Biomasa

Marzo y Abril, debido al efecto de la mortalidad y a que en estas fechas se lleva a cabo la pupación.

El desfase entre la D y la B en Junio y Julio se debe, como se aclarará más adelante, a que el primer estadio larval predomina con densidades que alcanzan los 128 i/m². Las diferencias existentes, entre los resultados de ambos años, se deben principalmente al incremento de las larvas de *Phyllophaga* en 1982, que por ser los organismos de mayor talla, elevan el valor de la B.

Dado que los resultados de la D y B obtenidos en el suelo, para las pupas y adultos de Melolonthidae no corresponden a los valores reales, no han sido representados en la gráfica, sin embargo se ha considerado su presencia o ausencia para el análisis del desarrollo larval.

En México, solamente, González (1983) ha cuantificado la variación estacional de larvas de esta familia, en un campo de cultivo de Michoacán en alto grado de infestación encontrando densidades máximas de 200 i/m² en Septiembre, mientras que en Mayo el valor mínimo fue de 55 i/m².

En las sabanas africanas de Lamto, Costa de Marfil. Girard (1983) estudia el problema de la estacionalidad de los Melolonthidae, pero los pobres valores de abundancia (el valor máximo se presenta en Mayo y es de 0.5 i/m²) y la mayor diversidad encontrada por el autor, en amplias extensiones de terreno, hacen difícil la comparación.

Sin embargo puede hacerse una generalización: la abundancia del estado larval en función del tiempo, depende en gran medida de las condiciones ambientales a las que estos organismos se enfrentan.

La figura 10 ilustra la variación estacional de las especies de Melolonthidae; pueden observarse las relaciones D-B a lo largo del período de muestreo. Se ha analogado una unidad de D con el promedio de la B del tercer estadio, para resaltar el desarrollo larval, de manera que cuando los polígonos marchan paralelos con los histogramas, las larvas se encuentran en la fase más avanzada de su desarrollo. En el apéndice C puede notarse que únicamente en *Hoplia squamifera* el promedio de la B es ligeramente mayor en la ES.

También puede apreciarse en la Fig. 11, que la mayoría de los Melolonthidae, presentan ciclos de vida anuales, siendo la excepción *P. trichodes* cuya larva permanece en el suelo aproximadamente dos años, permaneciendo como segundo estadio hasta el inicio de la EH del año siguiente.

Los primeros y segundos estadios de la mayoría de las especies se encuentran de Mayo a Septiembre. Los valores máximos de densidad corresponden al período de eclosión, que es un Junio y Agosto para la mayoría de las especies. El hecho de que los picos se presenten en Septiembre como en el caso de *C. immaculata*, *H. squamifera* y *P. trichodes*, puede explicarse por una subestimación de la densidad de los primeros estadios en los meses previos.

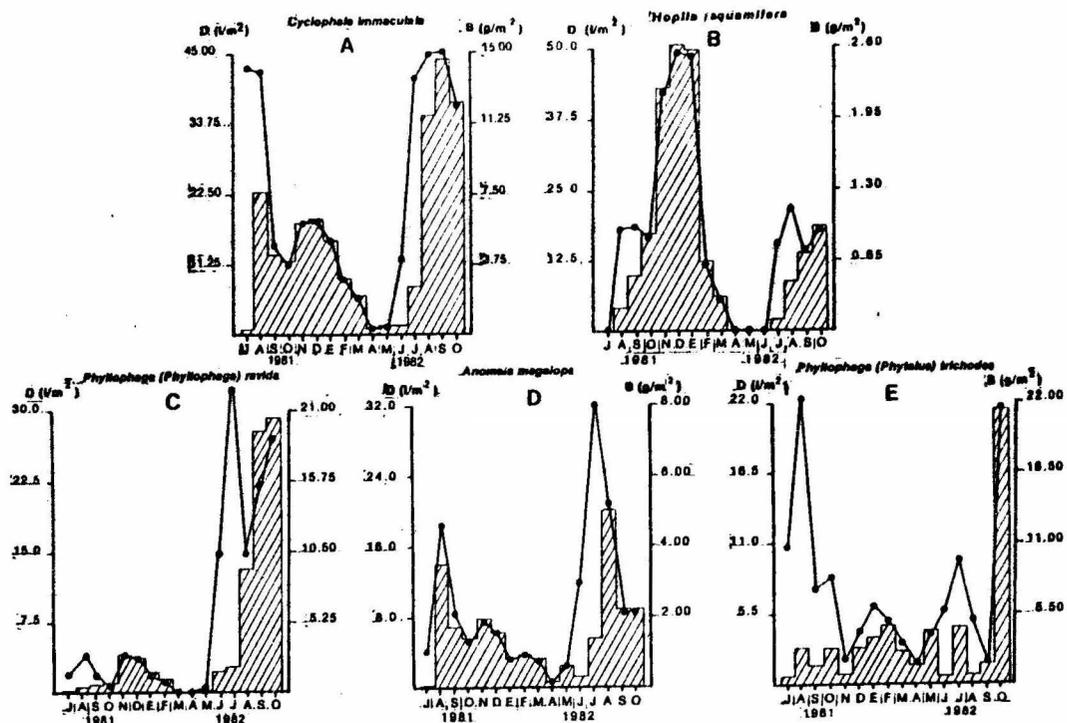
Los valores mínimos tanto de D como de B, se presentan en Mar-

zo y Abril para la totalidad de las especies, es decir, durante el período pupal.

Puede observarse una disminución de la D y B debida a la mortalidad de los miembros de las diferentes especies pues, antes de la pupación, en Marzo, la D es de 18.4 i/m² y la B de 5.291 g/m² (Fig. 10). Una característica notable de las larvas de Melolonthidae es que a pesar de su ciclo anual, están presentes durante todo el año, siendo las excepciones *Hoplíasquamifera*, ausente de Abril a Junio, y *P. ravidá*, en Marzo y Abril. Los primeros estadios de estas dos especies aparecen más temprano que sus similares del resto de las especies, lo cual podría sugerir una repartición temporal de los recursos.

El análisis morfométrico aplicado a estas larvas permite saber de manera precisa en que estadio se encuentra cada individuo al momento de ser fijado. Es así, como ha sido posible estimar la D y la fluctuación a través del tiempo de cada estadio para las diferentes especies. Estos resultados se muestran en la figura 11 en donde se confirma que el primer estadio de todas las especies se encuentra sólo durante la EH, desde fines de Mayo hasta fines de Septiembre, fecha en la cual ninguna larva permanece en ese estadio, los picos de D son en Junio y Julio, siendo la excepción *P. ravidá* cuyo primer estadio se presenta en el mes de Abril, antes que los del resto de las especies, aunque su densidad todavía es muy reducida.

El segundo estadio en todas las especies aparece aparentemente a principios de Junio, para Octubre sólo *P. trichodes*, a diferencia



[Polígono = Densidad en U/m² (D).

]Histograma = Biomasa en g/m² (B).

Figura 10. A-E. Variación estacional de las principales especies de Meloidonthidae colectadas en el suelo de la estación "A".

de las demás, permanece en este estadio; llegando a soportar así la ES. Los máximos de D del segundo estadio se presentan en Julio y Agosto.

Los terceros estadios surgen en Julio y precisamente cuando está finalizando la ES alcanzan sus valores mínimos de D. El pico *C. immaculata*, es en Septiembre; para *A. megalops* en Agosto; para *H. squamifera* en Diciembre y para las especies de *Phyllophaga* en Octubre. Estos hechos se aprecian mejor en 1982, sin embargo en 1981, pueden observarse algunas diferencias lo cual indica el carácter variable de estos ciclos.

Algunas observaciones pueden hacerse con base en la figura 11; la variación estacional de los Melolonthidae es similar en la mayoría de las especies, y sus ciclos de vida parecen funcionar de la siguiente manera: a principios de la EH; emergen los adultos; realizan la cópula; las hembras ovipositan y aparecen las larvas de primer estadio; el cambio al segundo estadio sucede en plena EH para las especies anuales, y el cambio del segundo al tercero se lleva a cabo casi al finalizar las lluvias. *P. trichodes*, que presenta un ciclo bianual, realiza este cambio a principios de la EH del próximo año. Es interesante notar que esta característica no ha sido observada para las especies Neárticas del mismo género por Reinhard (1946), quien estudió el ciclo de vida de algunas especies de *Phyllophaga* de Texas.

Las larvas de tercer estadio y las pupas se encargan de cubrir la parte más rigurosa del año, el fin del período pupal se presenta principalmente de Abril a Junio y en mínima proporción en Agosto. En el mes de Julio no se recolectó ninguna pupa. Esta afirmación no es concluyen-

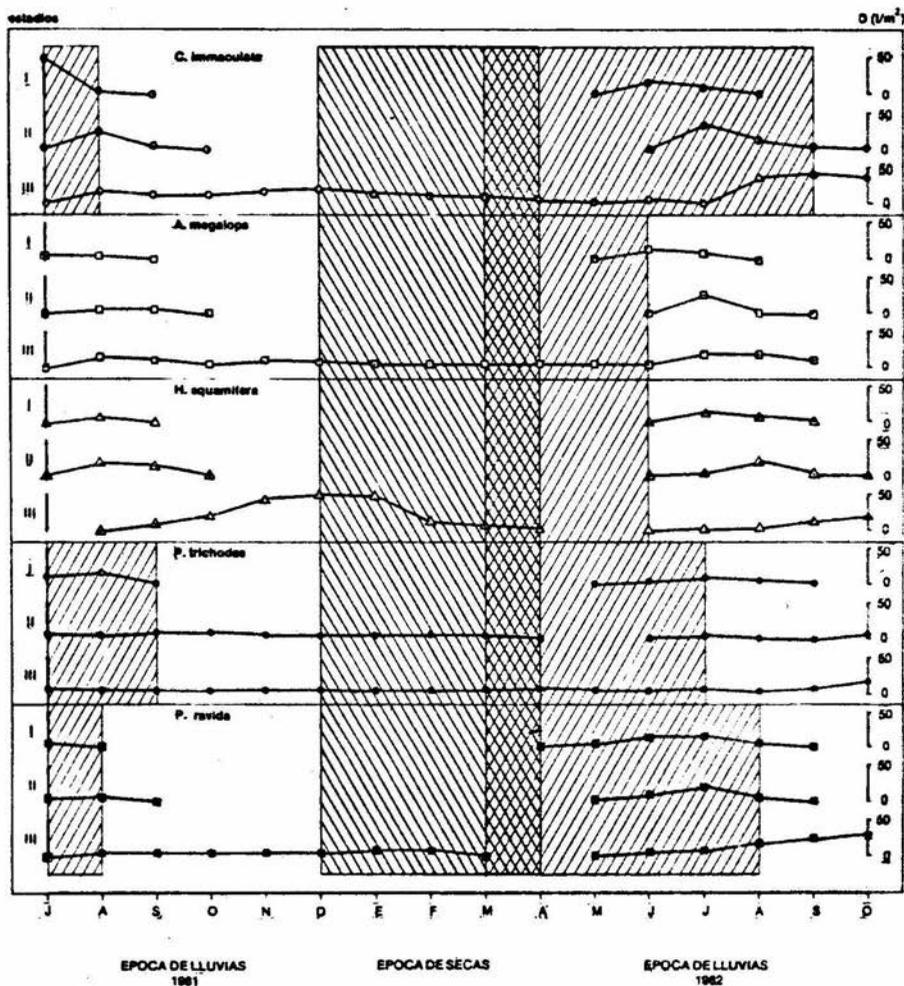
te, dado que los adultos colectados en el suelo no fueron separados de acuerdo a su estado fisiológico.

Las variaciones estacionales de la figura 11, no se comportan como una típica curva de población (Ravinovich 1982), es decir, la D del segundo y tercer estadio, en ciertos momentos, son superiores a las del primero; lo cual indica una subestimación de este parámetro. Es probable que el patrón de disposición espacial de tipo agregativo, sobre todo en las fases de huevo y primer estadio, tenga que ver con la explicación a esta falta de correspondencia, ya que cuando los organismos se encuentran en esta fase, la validez del muestreo no es la misma que cuando se encuentran como terceros estadios.

Esta observación también ha sido hecha por Burrage y Grysko (1954) quienes afirman que un procedimiento de muestreo satisfactorio para estimar poblaciones de larvas, durante un estadio, no parece ser aplicable a la misma población, durante otros estadios.

En próximos muestreos debe considerarse la disposición agregativa de las primeras fases del desarrollo de estos organismos, para evaluar correctamente su D y B. Por otra parte, si se desea evaluar correctamente los parámetros D y B de los adultos, además de considerarse el cambio de habitat, deben tomarse en cuenta sus hábitos ya que por ejemplo, algunas especies del género *Hoplia* presentan actividad diurna (Massa 1979), a diferencia de las de *Phyllophaga*, *Anomala* y *Cyclocephala* que tienen hábitos crepusculares.

Figura 11. Variación estacional de la densidad (D) de los estadios, de las especies de Melolonthidae, más importantes del suelo de la estación "A"



En el caso de las pupas, la falta de representatividad del muestreo realizado consiste en que el período pupal tarda de 3 a 4 semanas (Carrillo 1960; Hayes 1969 y Ritcher 1966) y los hoyos se hicieron cuando la mayoría de los adultos habían emergido.

Aparentemente el fuego no afecta en forma considerable la variación estacional de los Melolonthidae, ya que al provocar un incremento de la temperatura del suelo, y consecutivamente una disminución de la humedad, suceden migraciones de los organismos endogeos hacia los niveles más profundos del suelo, e incluso Girard (1983) ha observado emergencias prematuras de los adultos del Sericinae *Trochalus ferranti* ocasionadas por los cambios concomitantes a la quema de una sabana africana.

4.8.4 Staphylinidae.

Son escasos los trabajos sobre la variación estacional de los géneros y especies de este grupo, el único antecedente en la zona neotropical es el de Irmier (1977), quien estudió la fluctuación de la abundancia y los cambios de habitat concomitantes a las inundaciones de los Staphylinidae y Carabidae en la Selva Amazónica.

Dado que la mayoría de las especies colectadas están escasamente representadas en el suelo, ya que presentan hábitos coprófilos y necrófilos epigeos, no es posible hacer interpretaciones correctas acerca de sus ciclos vitales. Balduf (1969) menciona que las condiciones tan heterogéneas en las que viven los miembros de esta diversificada familia, no per-

no permiten hacer generalizaciones válidas acerca de la variación estacional. Las especies en que ésta ha sido estudiada son multivoltinas y la mayoría adaptan sus ciclos a los de sus presas.

En la figura 12, se presenta la curva poblacional de la especie del género *Osonius*, que es la más representativa en el suelo del pasizal estudiado, la cual aparentemente es multivoltina. Los picos de D, en Agosto y Noviembre de 1981 así como en Mayo y Septiembre de 1982, hacen pensar que *Osonius* sp. tiene 3 generaciones en el año. Nótese la correspondencia casi precisa de los picos de densidad de larvas y pupas.

Las densidades de *Osonius* sp. oscilan entre valores por arriba de los 200 i/m² en Agosto y Noviembre de 1981, hasta alcanzar un mínimo de 11 i/m² en Marzo de 1982. La relación D-B en esta especie es un dato de poca utilidad, dado que existe una correspondencia paralela entre ambos parámetros debida a la talla casi uniforme de estos coleópteros en sus diferentes estados de desarrollo.

Según Balduf (1969), los Staphylinidae presentan 3 ó 4 estadios larvales y la duración del período larval varía de 11 días a 8 semanas; la longitud de los estados prepupal y pupal varía de 6 a 36 días y la longevidad de los adultos es aún más variable.

En el apéndice C puede verse una relación D-B casi exacta de 1:0.002 y de 1:0.006, para larvas y adultos respectivamente, de *Osonius* sp.; además, para los estados de desarrollo estos parámetros no varían significativamente con la época del año, lo cual apoya la afirmación de

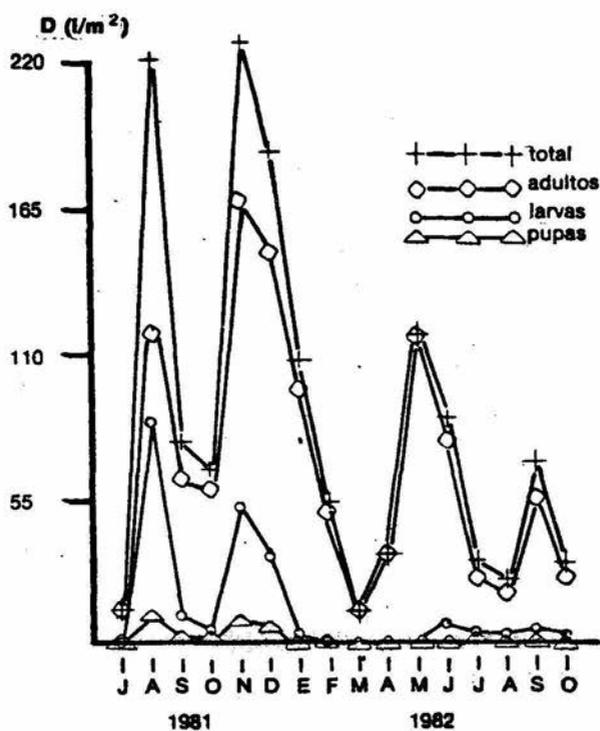


Figura 12. Variación estacional, en base a la densidad, de los Staphylinidae de *Osorius* sp. colectados en el suelo de la estación "A"

que la fluctuación de su abundancia depende principalmente de la de sus presas.

Por lo que respecta al resto de los adultos, la figura 13 muestra que su variación estacional es similar a la de *Osorius* sp. y sus picos de D están representados principalmente, en orden de importancia, por especies de *Apocellus*, *Coproporus*, *Diochus* y *Aleocharinae*, cuyas poblaciones en el suelo probablemente sean sólo un reflejo de sus poblaciones reales, las cuales pueden buscarse en la carroña o en los mojones de estiércol, siendo el suelo un lugar de refugio para ellas cuando escasea el alimento, esto explicaría la baja densidad registrada.

Mohr (1943), Snowball (1944) y Koskela y Hanski (1977), han citado algunos de estos géneros como habitantes de los mojones de estiércol del ganado vacuno, e Irmier (1977) plantea la facultad de estos insectos para cambiar de hábitat en las fases de inmersión de sitios inundables en la Selva Amazónica.

El efecto del fuego sobre las fluctuaciones poblacionales de los estafilínidos parece ser importante, ya que a juzgar por los resultados de las figuras 12 y 13, puede decirse que después de la quema de pastizal la abundancia decrece aproximadamente a la mitad, en Mayo, y aún más en Septiembre de 1982, lo cual está relacionado con su distribución vertical.

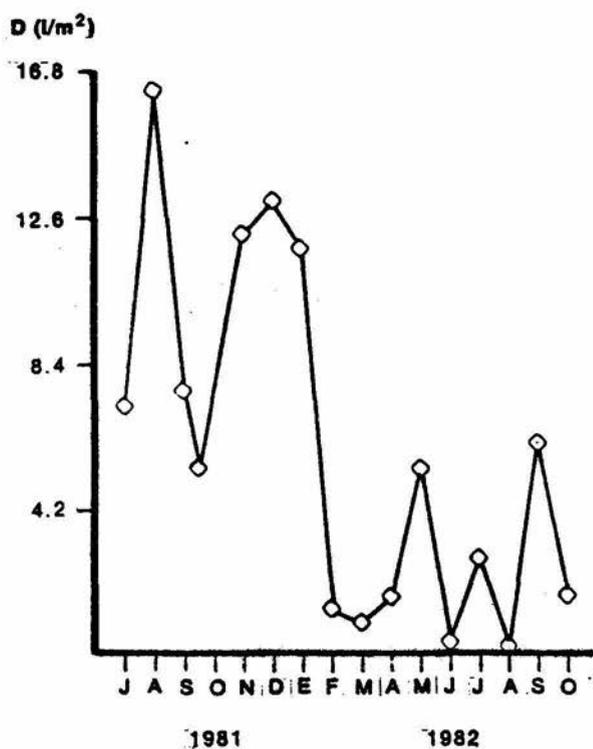


Figura 13. Variación estacional, en base a la densidad, de los adultos de Staphylinidae (a excepción de *Osorius* sp.) colectados en el suelo de la estación "A".

4.8.5 Chrysomelidae.

La limitación taxonómica que impone el complejo específico de los Chrysomelidae del suelo estudiado, hace difícil la interpretación de su variación estacional.

En la figura 14, se observan los cambios sufridos en la abundancia, durante el período de muestreo de las poblaciones de larvas, pupas y adultos (a excepción de los Hispinae del género *Stenospa*, que serán analizados aparte). En ésta, además se aprecian las relaciones D-B de las larvas de Eumolpinae, estableciéndose una correspondencia similar a la realizada para observar el desarrollo larval de los Melolonthidae.

Puede notarse que las larvas de Eumolpinae se presentan durante todo el año, alcanzando en Octubre sus valores máximos de D (183 y 146 i/m², en 1981 y 1982 respectivamente), el valor mínimo tiene lugar en Marzo (12 i/m²). La B, también en Octubre de ambos años, alcanza sus valores máximos (2.450 y 1.121 g/m² respectivamente), pero los mínimos se presentan en Julio de ambos años (0,150 y 0.078 g/m² respectivamente); no obstante, en Marzo es igualmente baja (0.108 g/m²). Al analizar la curva descrita por las pupas y adultos pueden observarse tres períodos de pupación: durante Agosto, Diciembre-Enero y Abril- Mayo, lo cual explica la poca diferencia de los promedios de D y B en las diferentes épocas. Al igual que en los Melolonthidae estos resultados carecen de representatividad, sin embargo pueden ser útiles para inferir su ciclo biológico. Los adultos aunque son colectados en Febrero y Marzo predominan durante la EH, lo cual es corroborado por los resultados del apéndice C.

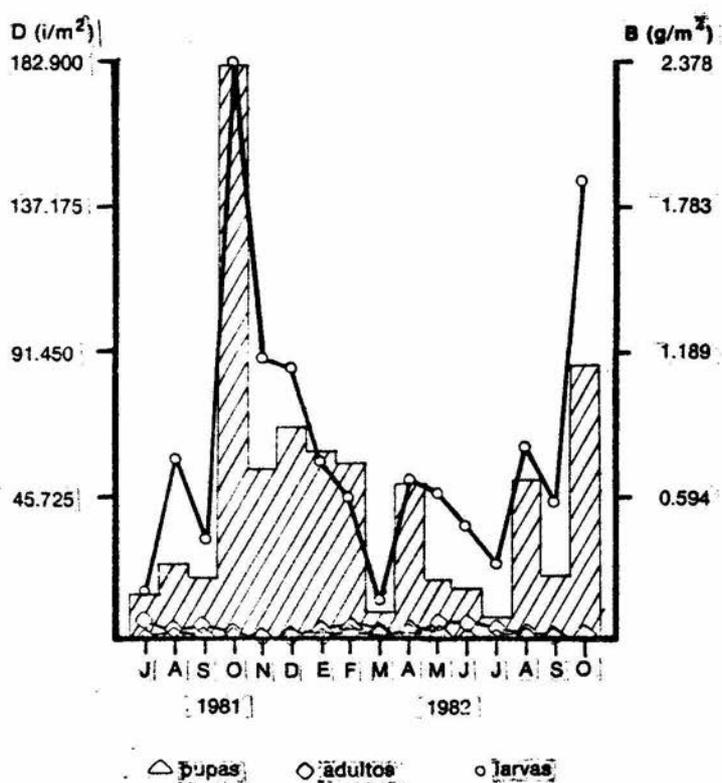


Figura 14. Variación estacional de la densidad y biomasa de los Chrysomelidae (a excepción de *Stenispis* sp.) del suelo de la estación "A". Las larvas pertenecen a Eumolpinae: Polígono = Densidad, Histograma = Biomasa

El período de emergencia invernal (Diciembre-Enero) sugiere la presencia en el suelo estudiado, de organismos que pasan el invierno en diapausa. Crowson (1981), Ayala (1983) y Reyes (1983), coinciden en señalar la capacidad de algunos géneros de esta familia para adaptar su fisiología a las condiciones del medio.

Las relaciones D-B sugieren que a fines de la EH, las larvas de Eumolpinae alcanzan sus últimos estadios, permaneciendo así durante gran parte de la ES, no quedando claro el número de generaciones al año que presentan estos coleópteros.

En el apéndice C se muestra que las larvas presentan mayor promedio de D durante la EH (62.3 i/m²), pero el de B es más grande en la ES (0.621 g/m²).

La existencia de tres períodos pupales definidos, así como la presencia de adultos en invierno, son rasgos distintivos de los *Chrysomelidae*, que hace necesario dirigir estudios específicos que eluciden el ciclo de vida de las diferentes especies, ya que no se cuenta con datos al respecto en localidades tropicales.

De acuerdo con Aláez (1978), Ayala (1983) y Reyes (1983), en México, algunos coleópteros subterráneos de esta familia presentan una generación anual y una gran variabilidad en cuanto a la longitud de su ciclo de vida, así como una gran plásticidad para adaptarse a las condiciones medioambientales adversas.

Otros puntos que dificultan la interpretación de los resultados tienen que ver con los métodos de muestreo, ya que por ejemplo las hembras de *Colaspis* sp. pueden ovipositar en la base del tallo de las plantas, de manera que en el momento de la eclosión, las larvas de primer estadio están casi en la superficie (Alávez 1978). Otras larvas endogreas de Chrysomelidae (*Diabrotica*) se presentan en el interior de las raíces por lo que resulta necesario muestrear en el interior de éstas para obtener una idea más real de sus densidades. Un muestreo de organismos adultos de este mismo género, en campos de cultivo, ha sido propuesto por Chian (1973), citado por Ayala (1983), el cual consiste en contar el número de individuos vistos durante una caminata de 3 minutos.

El efecto del fuego sobre las larvas de Eumolpinae es mínimo, debido a que este grupo presenta la peculiaridad de distribuirse muy profundamente dentro del suelo, aún en la época en que las condiciones son más favorables.

Algunos adultos de Hispinae como, lo señala Zaragoza (1966), son rizófagos. En el pastizal estudiado los Hispinae del género *Stenispa* se presentan regularmente en el suelo, razón por la cual han sido considerados aparte. La figura 15 muestra su variación estacional. Aparentemente sus ciclos no son anuales, ya que mientras en Septiembre de 1981 se colectaron hasta 21.3 i/m², en el mismo mes pero en 1982 no fueron colectados. Sin embargo, existe la posibilidad de que la quema del pastizal pueda ser el factor responsable de esta falta de ciclicidad, ya que el 90% de estos coleópteros se concentran en los 10 cm superficiales del suelo.

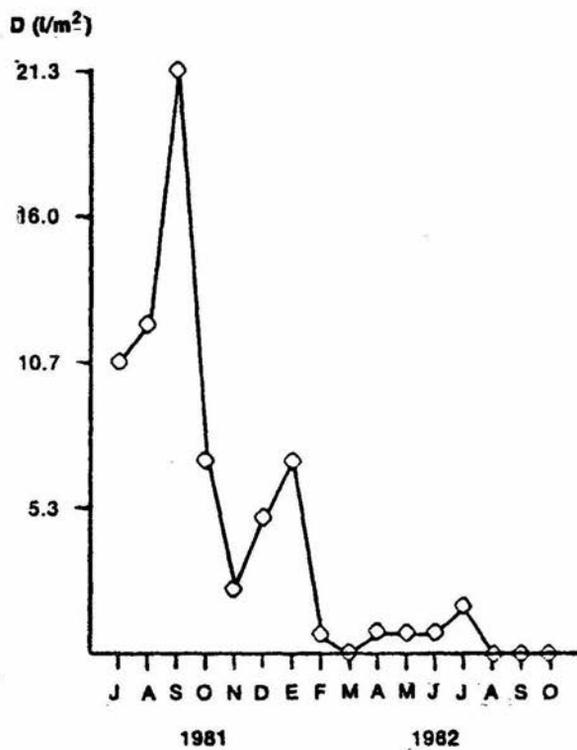


Figura 15. Variación estacional de la densidad de los adultos del género *Stenispia*, colectados en el suelo de la estación "A".

En Septiembre y Octubre de 1981 la biomasa de raíces, en ese estrato, alcanzó su valor máximo (aproximadamente 875 gC/m²), lo cual parece indicar que el ciclo de *Stenispia* sp. está importantemente ligado a su alimentación.

4.8.6 Elateridae.

Las larvas de esta familia destruyen un 4.15% de la superficie destinada al cultivo de granos básicos en Jalisco y ocupan el tercer lugar de importancia de las plagas del suelo (Bautista 1978), sin embargo son escasos los trabajos sobre el ciclo de vida de las especies de este grupo. Dado que la taxonomía de las especies Neotropicales ha sido probablemente estudiada, el problema de la variación estacional ha sido abordado en el presente trabajo considerando a los dos géneros principales: *Aeolus* y *Glyphonyx*, ya que sólo fueron colectados unos pocos ejemplares de los géneros restantes.

Es difícil interpretar las fluctuaciones temporales de la D y B del total de larvas de Elateridae del suelo estudiado (Fig. 16), pues aún cuando el análisis de su estructura temporal se enfoca a los géneros más importantes, pocas inferencias con respecto al desarrollo larval pueden hacerse con base en la relación D-B y con respecto al ciclo biológico, por la ausencia o escasa presencia de pupas y adultos.

Sin embargo, en la figura 17 (A y B) en donde se grafica la variación estacional, en base a la D y B de las larvas de *Glyphonyx* sp. y *Aeolus* spp., es posible apreciar la distribución temporal de estos coleóp

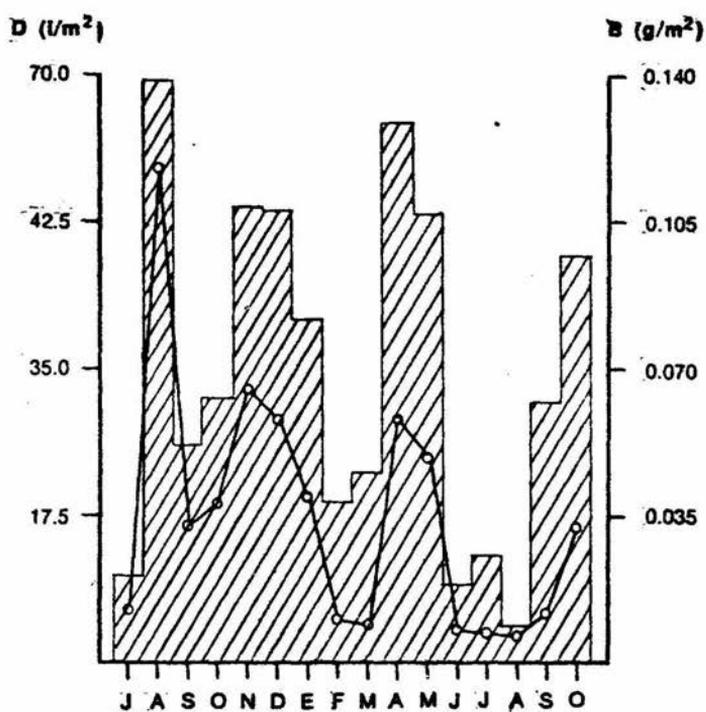


Figura 16. Variación estacional de la Densidad y Biomasa del total de larvas de Elateridae colectadas en el suelo de la estación "A". Polígono = Densidad, Histograma = Biomasa.

teros, que hace pensar en una repartición espacial de los recursos, no obstante, debe estudiarse a fondo el fenómeno para confirmar esto.

Las larvas de *Glyphonyx* sp. predominan en 1981 especialmente en Agosto, que es cuando alcanzaron su D máxima (196 i/m²). Para Marzo de 1982, estas larvas ya no fueron colectadas, presentándose esporádicamente durante la EH de 1982 (Fig. 17 A). Por el contrario, la presencia de las larvas de *Aeolus* spp. durante 1981 se restringe a Julio (21.6 i/m²), aunque predominan en 1982; surgen en Enero; tienen su pico de D en Abril (93 i/m²); sufren una brusca caída en Agosto; y en Octubre alcanzan los 39.4 i/m². (Fig. 17 B).

Más que una tendencia a la ciclicidad, acorde a la época del año, de las densidades de las larvas de *Glyphonyx* sp. y *Aeolus* spp. es palpable una relación antagónica casi precisa.

La variación estacional de las poblaciones de Elateridae presenta algunas diferencias con respecto a las de Melolonthidae y Chrysomelidae de hábitos alimenticios similares. Puede suponerse que estas larvas realizan migraciones estacionales, en un plano vertical, hacia niveles por debajo de los 30 cm de profundidad, o bien que su vida larvaria transcurre en un tiempo menor a un año. Esto no es acorde con lo observado para sus contrapartes de zonas templadas, que según Jones y Jones (1964) y Bonnemaison (1976), viven de uno a cinco años, mudando hasta nueve veces (2 mudas al año y una en el último, que es cuando se presenta la pupación). Las mudas suceden a principios del verano y finales del otoño, es decir, después de que han tenido períodos intensos de alimentación.

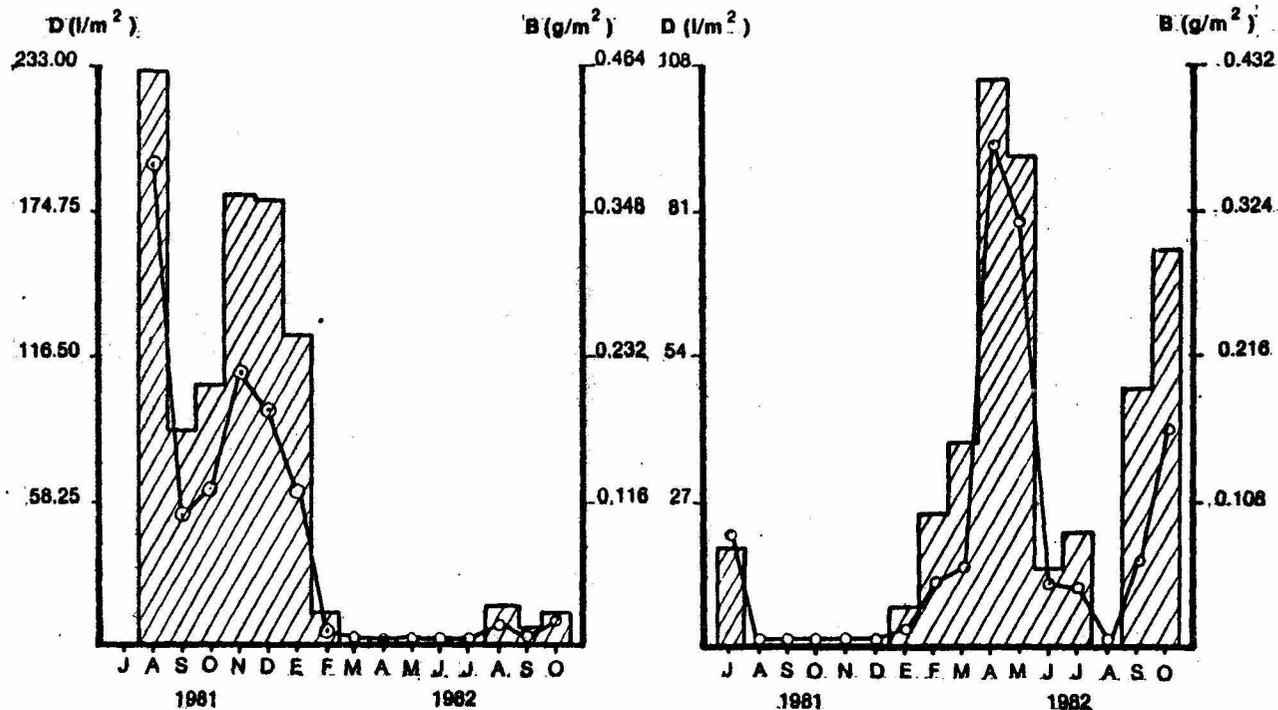


Figura 17. A-B. Variación estacional de la densidad (Polígono) y biomasa (histograma) de las larvas, de los géneros de Elateridae, más importantes en el suelo de la estación "A". A. *Glyphonyx* sp., B. *Aeolus* spp.

Es posible que la pupación de estos elatéridos se realice profundamente en el suelo. Garza (1983) menciona que las larvas de algunas especies que han terminado su desarrollo, se esconden en el suelo profundo en donde llevan a cabo la pupación, la cual sucede a finales del verano del año en que alcanzan su desarrollo completo y dura unas cuantas semanas. Este mismo autor señala que los adultos de Elateridae de hábitos edáficos emergen en el otoño pero hibernan, y se dispersan a la siguiente primavera. Sin embargo, en Laguna Verde, los adultos de *Glyphonyx* sp. probablemente habiten un medio diferente al suelo, lo cual explicaría la pobre colecta de estos coleópteros.

En la figura 18, se grafica la variación de la D de las larvas, pupas y adultos de *Aeolus* spp. colectados durante el muestreo. Puede observarse que las pupas se encuentran a fines del invierno y durante la primavera, los adultos se presentan durante todo el año (su máximo es en Mayo con 12 i/m²) e incluso la D de los adultos de Elateridae en 1981 también es baja en relación a la de las larvas, probablemente debido a que se presenta un período de emergencia otoñal con una consecuente dispersión y mortalidad, como ha sido afirmado por Jones y Jones (1964) y Bonnemaïson (1976).

Metcalf y Flint (1982), mencionan que el estado adulto de los elatéridos edáficos puede durar de diez a doce meses y que la mayor parte de este tiempo se encuentran en el suelo. Tal longevidad puede explicar la presencia durante todo el año de los adultos de *Aeolus* spp. en Laguna Verde. A diferencia de las especies Neárticas que hibernan (Garza 1983), las formas adultas del pastizal estudiado, así como algunas larvarias, se encuentran activas durante el invierno.

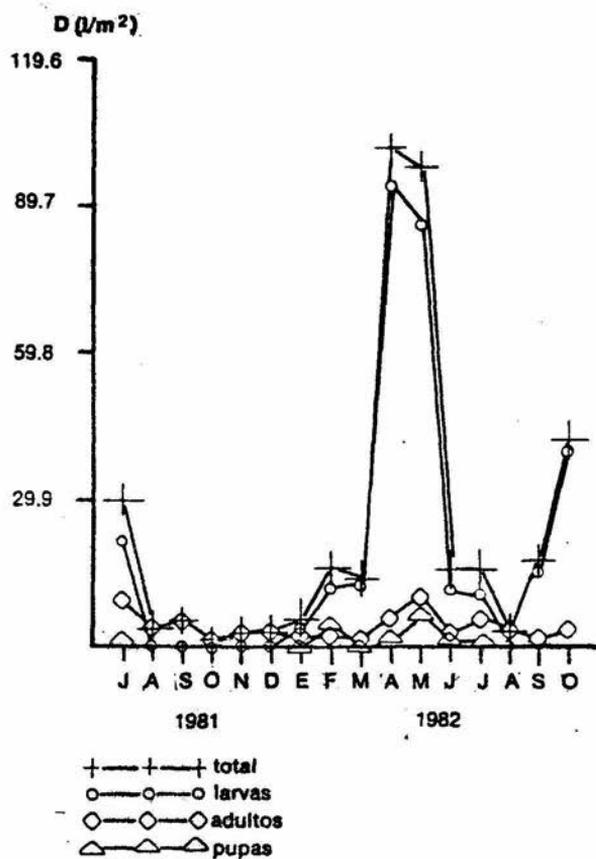


Figura 18. Variación estacional en base a la densidad, de los Elateridae de *Aeolus* spp. del suelo de la estación "A".

La quema de la parcela puede ser una explicación a la brusca caída de los meses de Junio, Julio y Agosto de las larvas de *Aeolus* spp. (Fig. 18) ya que un 83% de la población se encuentra confinada en el primer estrato en ambas épocas.

4.8.7 Curculionidae

En la figura 19 puede verse que la variación estacional de las larvas de esta familia, no presenta un patrón de ciclicidad anual definido. La dificultad de su taxonomía, así como su escasa D no son la excepción en este grupo y no permiten obtener conclusiones claras al respecto.

Se presentan dos máximos de D en Enero-Febrero y en Octubre de 1982, ambos con 4 i/m². En el primero tiene lugar también un pico de B (0.200 g/m²), pues en este período se colectaron ejemplares de los últimos estadios de especies que pupan a principios de la primavera. Los mínimos tienen lugar en Octubre de 1981 y en Marzo de 1982, el primero indica que el crecimiento poblacional no depende de la época del año, dado que en ese mismo mes del año siguiente, tanto la D como la B alcanzan valores relativamente mayores.

En comparación a las larvas rizófagas de Melolonthidae y Chrysomelidae, puede decirse que las de Curculionidae no presentan un desarrollo que obedezca a un ciclo definido. Osella (1979) menciona que los curculiónidos del suelo no dependen casi en su totalidad del ritmo estacional.

Con base en Parrot *et al.* (1970) y Osella (1979) se sabe que al-

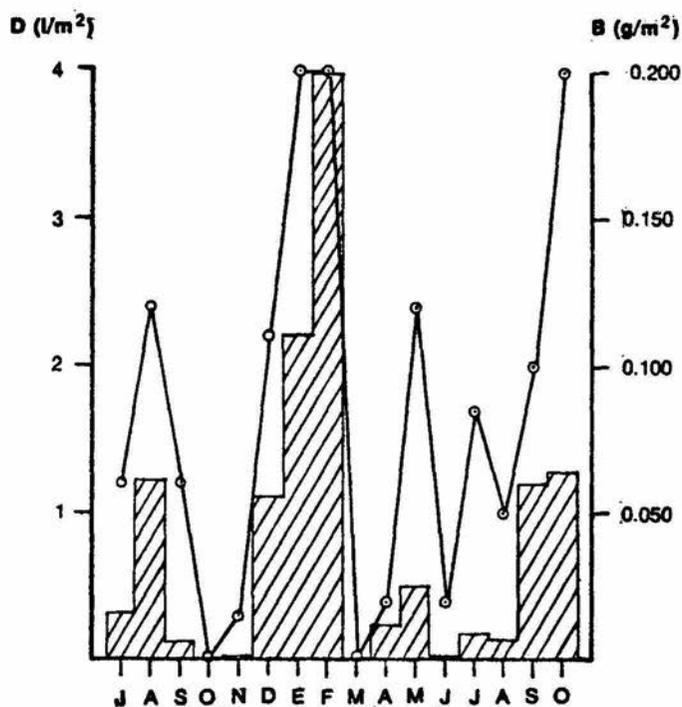


Figura 19. Variación estacional de la densidad (Polígono) y biomasa (Histograma) de las larvas de Curculionidae del suelo de la estación "A".

gunos curculiónidos edáficolas tienen tres estadios larvales, este último autor afirma que los Curculionidae estrictamente edáficos, tienen ciclos de vida mayores que los de hábitos epigeos, variando de tres a cuatro años.

La pupación de los curculiónidos edáficos tiene lugar, al igual que en otras familias de coleópteros, a una profundidad considerable para proteger a los individuos de la variación en la humedad y temperatura, así como de los posibles depredadores (Osella 1979). Esto explica la baja D de pupas encontradas en el suelo de la estación "A".

Los adultos de la mayoría de las especies colectadas se presentan en densidades muy bajas en el suelo y confinados principalmente a la EH (Apéndice C).

La especie mejor representada es el Barini *Sibariops evanescens* cuyo ciclo en el suelo de la parcela aparentemente no es anual, como se puede ver en la figura 20, donde se muestra su variación estacional, no obstante este hecho pudo deberse a la quema del pastizal ya que la distribución vertical de estos insectos, al igual que en otros coleópteros, es superficial (88. 2% y de la D se encuentran de 0 a 10 cm).

Parece que *S. evanescens* no sólo se refugia en el suelo dado que, en Septiembre de 1981, se registró una D de 21 i/m², lo cual hace pensar que estos insectos se alimentan de las raíces de las gramíneas.

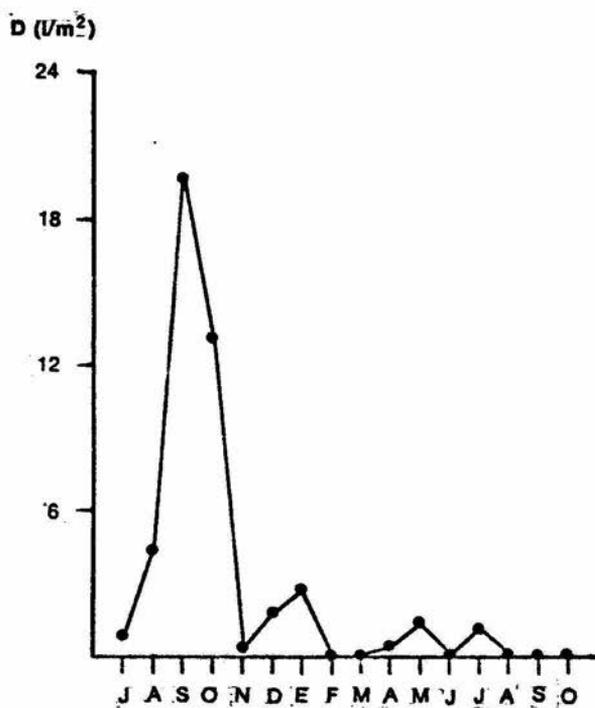


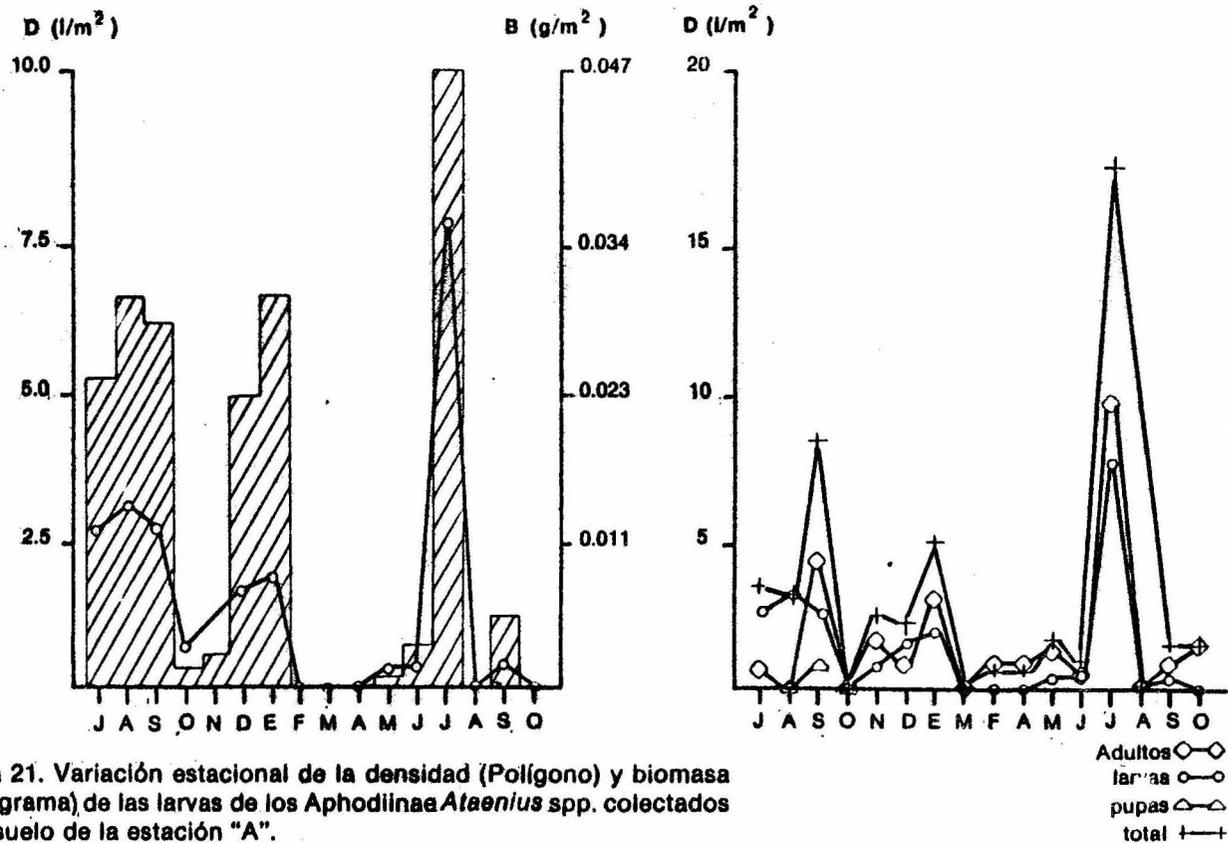
Figura 20. Variación estacional en base a la densidad (D) del Curculionidae *Sibariops evanescens* colectado en el suelo de la estación "A".

4.8.8 Hydrophilidae y Scarabaeidae.

Al igual que en los curculiónidos, en las especies de estas familias, no se observa una notable periodicidad en sus ciclos biológicos debido a sus hábitos alimenticios, ya que sus poblaciones dependen principalmente de la disponibilidad del estiércol vacuno en la superficie del suelo.

La relación D-B de las larvas de *Ataenius* spp., como puede verse en la figura 21, muestra que los primeros estadios se colectaron con mayor frecuencia en Octubre, Noviembre y Mayo, ya que la D está por arriba del promedio de la B del tercer estadio larval, lo cual se interpretó mediante un análisis morfométrico similar al realizado para distinguir los estadios larvales de los Melolonthidae. Se observó además que en estas especies existe un marcado solapamiento de los estadios en los meses de la EH. Probablemente esto es debido a diferencias en el período de la oviposición de las hembras y a diferencias en las tasas de desarrollo intraespecíficas.

Jerath y Ritcher (1959) mencionan que, en Minnesota, *Ataenius cognatus* infesta los campos de gíof y presenta una generación anual. Sin embargo, los resultados de la fig. 21, muestran que en Laguna Verde, el ciclo de vida de las especies de *Ataenius* depende principalmente del estiércol en el suelo, ya que se presentan picos de D en Septiembre de 1981, en Enero y en Julio de 1982, con brascas caídas en Octubre de 1981 en Febrero y en Agosto de 1982, fechas en las que no se colectaron estos organismos, lo cual posiblemente se deba a que el pastizal no fue utilizado



con fines ganaderos durante los primeros meses posteriores a la quema.

Jerath y Ritcher (1959), mencionan que las especies de *Ataenius* en los Estados Unidos presentan gran heterogenidad ecológica que les permite colonizar diferentes medios tales como rastrojo en descomposición, estiércol y hojarasca.

Por lo que respecta al Hydrophilidae *Phaenonotum* sp., puede decirse que aunque, fue colectado durante todo el año, su población fluctúa notablemente (Fig. 22), presentándose en Septiembre de 1981 una D por arriba de los 80 i/m², que decrece rápidamente en Octubre del mismo año y se estabiliza por debajo de 10 i/m², durante casi todo el período de muestreo no colectándose ningún individuo en Septiembre y Octubre de 1982.

En Australia, Snowball (1944) encontró que los hidrofilidos del género *Cercyon* asociados al estiércol vacuno presentan un número indefinido de generaciones cada año. Su ciclo de vida es corto (de 13 a 25 días de larva a adulto) y tiene lugar en el mojón de estiércol. En Junio y Julio sólo se presentan las larvas, pero casi durante todo el año se encuentran todos los estados.

La búsqueda de los estados inmaduros de *Phaenonotum* sp. en las unidades ecológicas que representan los mojones de estiércol, puede ser útil para conocer con precisión el ciclo de vida de esta especie en Laguna Verde.

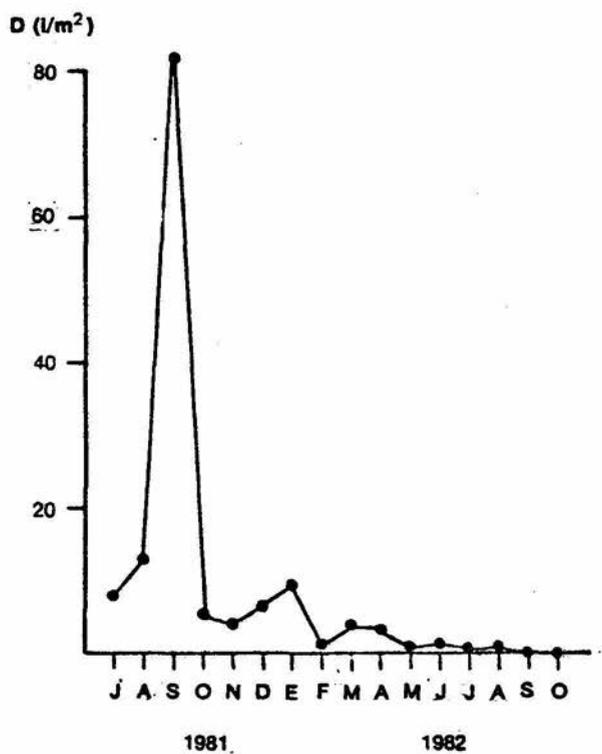


Figura 22. Variación estacional en base a la densidad del *Hydrophyllidae Phaenonotum* sp. colectado en el suelo de la estación "A".

5.7.9 Otras Familias.

Del resto de las familias se discuten las fluctuaciones temporales de la D de los coleópteros depredadores pertenecientes a Carabidae, Anthicidae y Lampyridae, que se presentan en las figuras 23 A, B, y C respectivamente. La abundancia de sus poblaciones en el suelo estudiado ocupa un lugar secundario, ya que son grupos representados por varias especies, y en muchos de los casos fueron colectados sólo uno o dos individuos de ellas durante todo el período de muestreo.

Las diferencias en los promedios de D y B no son marcadas en las diferentes épocas para el período comprendido de Noviembre de 1981 a Octubre de 1982 (Apéndice C), sin embargo durante los meses lluviosos de 1981, las tres familias mostraron los valores más altos de D. La explicación que puede darse a este hecho es que la quema del pastizal afectó a sus poblaciones, ya sea directamente, pues sólo un 18.2% de los adultos carábidos se encontró por debajo de los 10 cm de profundidad, o ya sea indirectamente, afectando la abundancia de sus presas.

Lecordier *et al.* 1974, afirman que en las sabanas tropicales de Lamto, el fuego ocasiona disturbios en los ciclos y disminuye la abundancia de estos insectos.

A fines de la ES, como en la mayoría de los coleópteros de este pastizal, la D de estas familias alcanzó sus valores mínimos. En el período de Febrero a Abril sólo fueron colectados 2.4 i/m² de adultos carábidos.

Con respecto a la estacionalidad de los Carabidae, Lecordier

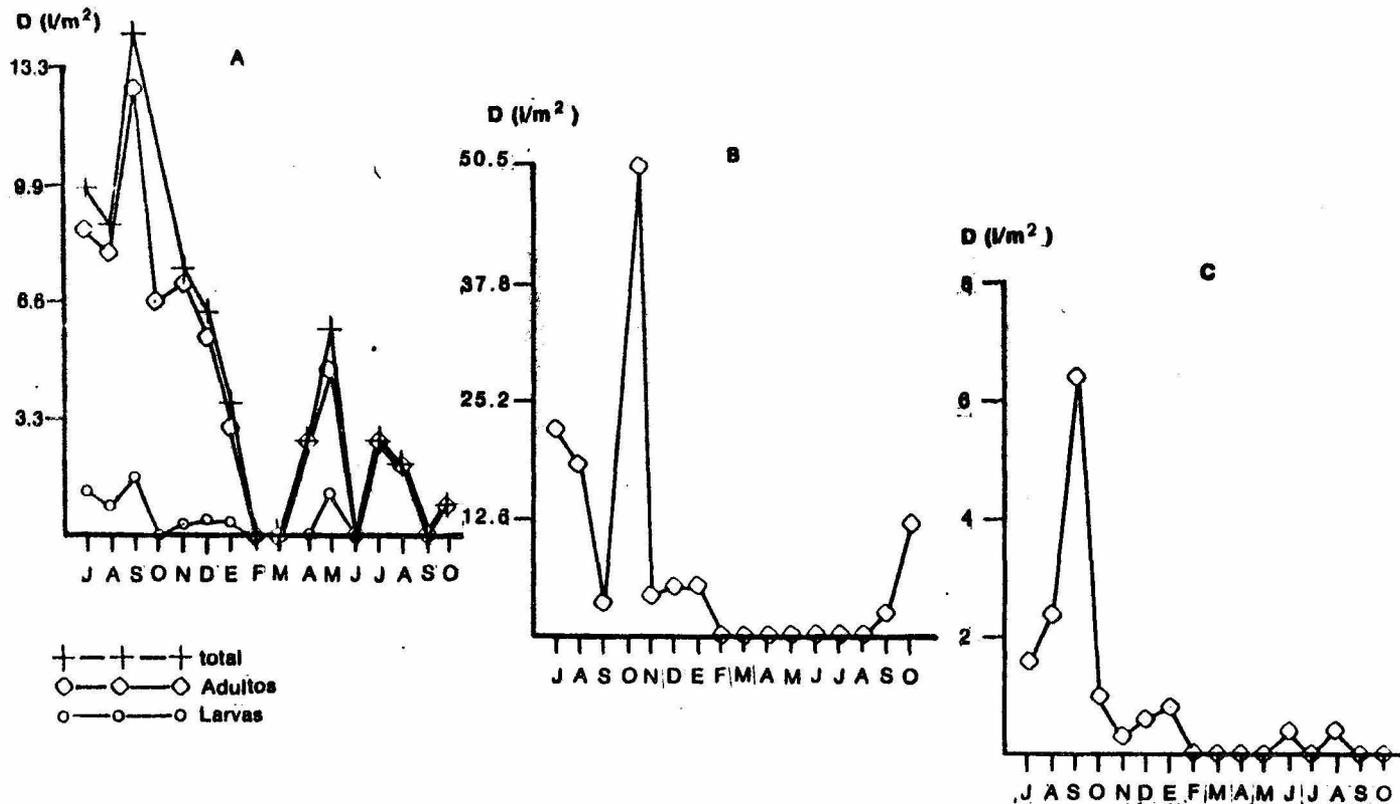


Figura 23. Variación estacional en base a la densidad de los coleópteros depredadores, colectados en el suelo de la estación "A". A. Carabidae, B. Anthicidae y C. Lampyridae.

et al. (1974), en suelos de sabana, encontraron que las poblaciones tienen ciclos reproductivos condos a tres generaciones anuales, presentando a principios de las lluvias los valores más altos de D. Es en ese período que los imagos de estas especies emergen. Balduf (1969) menciona que las especies europeas de Carabidae requieren de un año para desarrollarse, desde el estado de huevo al de adulto, resaltando la notable longevidad de los imagos. Sus larvas presentan tres estadios que concluyen de 21 a 70 días después de la eclosión, lo cual puede depender de la época del año. La pupación se lleva a cabo en el suelo y los adultos emergen antes de la hibernación. En primavera, se dispersan y realizan la cópula.

En Laguna Verde, dada la gran diversidad del grupo, el hecho de que no se colectaran sus pupas y la baja D de larvas durante todo el muestreo, hacen difícil llegar a una conclusión clara al respecto de sus ciclos de vida, sin embargo parecen estar adaptados en forma similar a los carabidos de zonas templadas.

Con respecto a los lampíridos, los resultados obtenidos durante 1981 y parte de 1982, indican que tienen ciclos anuales como las especies Europeas (Balduf 1969). Las larvas se encargan de soportar el período seco en el suelo, la pupación se lleva a cabo de Febrero a Marzo, en Abril y Mayo las formas adultas empiezan a aparecer, iniciando su actividad voladora. Los adultos de *Photuris* en zonas templadas son colectados de Mayo a Agosto, período en el que sucede la cópula y la oviposición (Balduf 1969).

Hess (1922) y Williams (1917) (citado por Balduf 1969) mencio-

nan que la vida larvaria de *Photuris pennsylvanicus* se extiende en muchos casos y presenta ciclos bianuales, en esta especie sucede un solapamiento de los estadios debido a que algunos huevos son ovopositados a mediados del verano, pasando el primer invierno en sus primeros estadios; para el segundo invierno, las larvas ya han alcanzado el último estadio.

Una vez que se conozca mejor la taxonomía y mediante análisis morfométricos será posible saber si sucede algo similar en las especies de Lampyridae tropicales.

Los Anthicidae de Laguna Verde, son relativamente bien conocidos desde el punto de vista taxonómico, pero hay muy pocos datos sobre su biología. En la estación "A", sólo fueron colectados adultos que al parecer encuentran a sus presas dentro del suelo y tienen largos períodos de vida, como en el caso de algunos carábidos, histéricidos y estafilínidos edáficos.

4.9 ESTRUCTURA ESPACIAL

Una de las características fundamentales del suelo es su perfil edafológico, que difiere física, química y biológicamente, y no obstante que en un breve espacio de terreno estos cambios son mínimos, se presentan patrones de heterogeneidad espacial que reflejan la preferencia de los animales edáficos a diferentes microambientes.

De acuerdo con Lavelle (1983), la disposición vertical y horizontal de los organismos edáficos es el resultado final de gradientes de vege

tación, microrrelieve, temperatura, textura, materia orgánica y humedad, siendo en las sabanas y pastizales tropicales muy acentuada, debido a la marcada estacionalidad con sus concomitantes gradientes microclimáticos, así como a la forma en que se agrupan las raíces en los diferentes estratos.

El análisis de la estructura espacial se ha dividido en dos secciones, en una se analiza la disposición vertical de las familias y de las principales especies de coleópteros, a través de un año de muestreo, y en la otra, se discute acerca del arreglo horizontal de las poblaciones más representativas.

4.9.1 DISTRIBUCION VERTICAL

Las figuras de la presente sección se basan en los promedios anuales (Nov. 1981 a Oct. 1982) de la D (en %) de los taxa colectados a diferentes profundidades del suelo de la estación "A".

Como se puede apreciar en la figura 24, aproximadamente un 80% de las pupas de coleópteros y un 70% de sus formas larvarias y adultas, se encuentran a profundidades de 0 a 10 cm. Casi una cuarta parte del total de la comunidad se encuentra en el siguiente estrato, y sólo poco menos de una décima parte de larvas y adultos, está presente en el nivel más profundo. Estos resultados son muy similares a los obtenidos por Lavelle *et al.* (1981) durante un trabajo realizado en 1976 en el mismo lugar. Estos autores encontraron que las comunidades de coleópteros edáficas, se concentran cerca de la superficie y que sólo 2.8% de la meso y macrofauna,

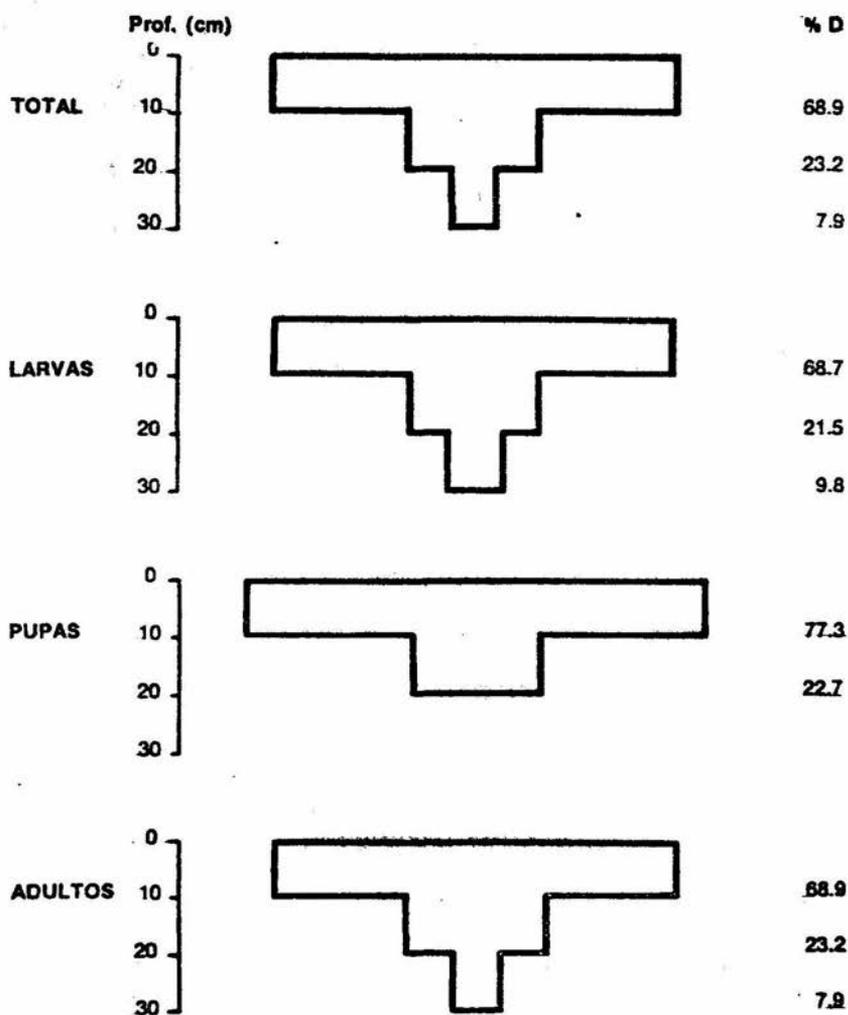


Figura 24. Distribución vertical del total de coleópteros y sus estados (ver texto de la página anterior).

está presente por debajo de los 30 cm. Esta fue la razón que se asumió en el presente estudio para muestrear sólo hasta esa profundidad.

En Cuba, González *et al.* (1983a) mencionan que el 90.9% de los coleópteros están en los primeros 15 cm de un suelo de selva, no encuentranse a profundidades mayores, y en suelos de sabana Girard (1983), encuentra que los hábitos alimentarios y la movilidad de las larvas endogeas rizófagas y saprófagas, explican porque el 85.6% de las poblaciones se encuentran de 0 a 10 cm, en donde se concentra la mayor biomasa de raíces y materia orgánica. En este lugar las larvas mejor cavadoras y con mayor movilidad se presentan sólo hasta los primeros 20 cm, mientras que otras se llegan a colectar a 40 cm de profundidad.

Parece claro, por las razones discutidas en el capítulo II, que el suelo estudiado presenta características casi óptimas para la dinámica hídrica, atmosférica y biológica en los primeros 20 cm de profundidad, siendo éstas todavía mejores en el primer estrato, repercutiendo al mismo tiempo, en la disposición vertical de la fauna. Un análisis particular de la distribución vertical se presenta en los puntos siguientes.

4.9.1.1 Melolonthidae.

La figura 25 muestra como se reparten las poblaciones globales de larvas y adultos de esta familia, en las diferentes épocas del año. El primer estrato, resultó ser preferencial para las larvas, sin embargo en la ES se presenta una migración hacia los siguientes estratos.

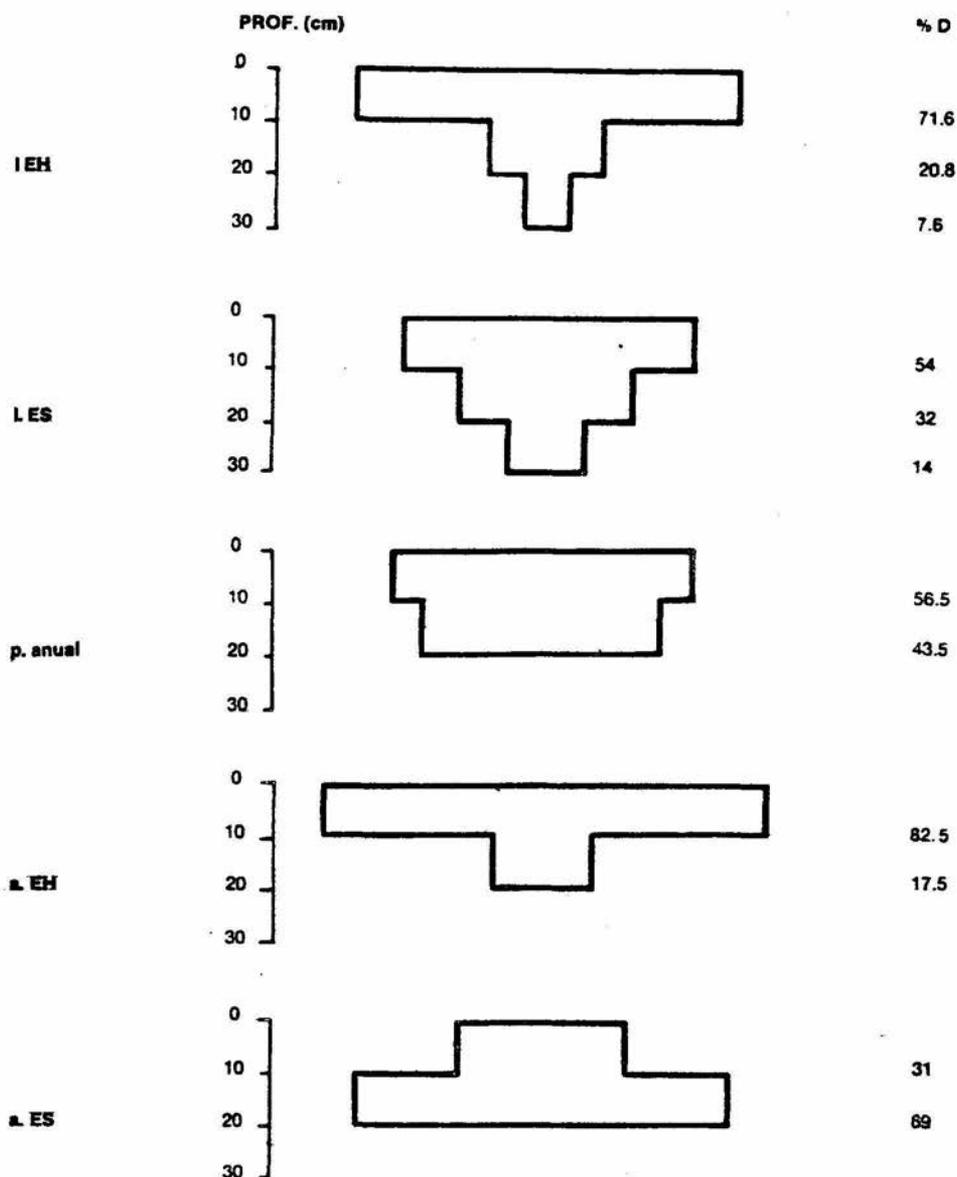


Figura 25. Distribución vertical de las larvas (l.) pupas (p.) y adultos (a.) de los Melolonthidae en las diferentes épocas del año (EH = estación, húmeda, ES = estación seca).

González *et al.* (1983a) registraron, en suelos de Cuba, similares fluctuaciones en la densidad de coleópteros en los diferentes estratos. De acuerdo con estos autores, la búsqueda de condiciones microclimáticas más favorables es la explicación a estos cambios. Según Cloudsley-Thompson (1974) la presión parcial de vapor de agua es mayor en los estratos inferiores y las fluctuaciones de la temperatura son menos marcadas.

Al parecer las larvas rizófagas estrictas tienden a migrar a ma yores profundidades que las saprófagas facultativas. Girard (1983) encontró, en suelos de Africa, que un 20% de la población de larvas de Sericidae, se localiza por debajo de los 20 cm de profundidad, en donde hay 14.5% de la biomasa de raíces. Lim *et al.* (1980), mencionan que en algunos suelos de Canadá, las larvas rizófagas de esta familia se encuentran de 60 a 112 cm de profundidad dependiendo del tipo de suelo; durante el difícil invierno, estas mismas larvas, pueden ser colectadas de 10 a 25 cm en la estación de crecimiento vegetal (Junio, Julio y Agosto).

En el suelo de la estación "A", la pupación, en estos coleópteros, se lleva a cabo principalmente a fines de la ES y nunca tiene lugar por debajo de los 20 cm; lo cual puede deberse a que las condiciones de aereación en el último estrato no son adecuadas, pues el porcentaje de arcillas es mayor y el suelo retiene más humedad en detrimento del oxígeno. Los porcentajes de la D de pupas, en los dos estratos, son muy similares.

En Kentucky, la profundidad media a la que fue observada la pupación de algunas especies de *Phyllophaga* varió de 8.3 a 36.6 cm. En estos suelos, la textura, el drenaje y la humedad son los factores que pue-

den afectar la profundidad de la pupación. (Ritcher 1939).

La distribución vertical de los adultos, se reparte en los primeros 20 cm en ambas épocas; sucede una inversión de los porcentajes en ellas, ya que durante la EH, de 0 a 10 cm se concentra el 82.5% y en la ES, sólo el 31%. Es muy probable que la mayoría de los adultos colectados en la ES hayan sido individuos recién emergidos, esperando las primeras lluvias para iniciar el vuelo, mientras que la mayoría de los colectados en la EH, pertenecieron a las especies crepusculares, enterrándose unos pocos centímetros en el suelo durante el día.

En la figura 26, se presenta la disposición vertical de las especies de esta familia en las diferentes épocas. En ella puede observarse que las dos especies de *Phyllophaga* y *Anomala megalops* presentan patrones muy similares; dado que durante la EH se encuentran entre un 69 y un 75% de la D, en el primer estrato, y entre 3 y 7% en el último. Sin embargo, en la ES, sucede una migración neta hacia los estratos inferiores, en donde se concentran del 57 al 85% de sus poblaciones.

La explicación de estos hechos, se basa en los hábitos alimenticios y en su susceptibilidad a la desecación, ya que son estrictamente rizófagas; aunque según Morón (com. pers.), *A. megalops* también puede ser saprófaga facultativa. Estas larvas aprovechan la elevada biomasa de raíces de la EH para alcanzar el tercer estadio, o el segundo estadio en el caso de *P. trichodes*. Es posible que las especies de *Phyllophaga*, busquen las raíces de los estratos más profundos mientras, que *A. megalops* migre para aprovechar la materia orgánica, que en ese estrato, proviene

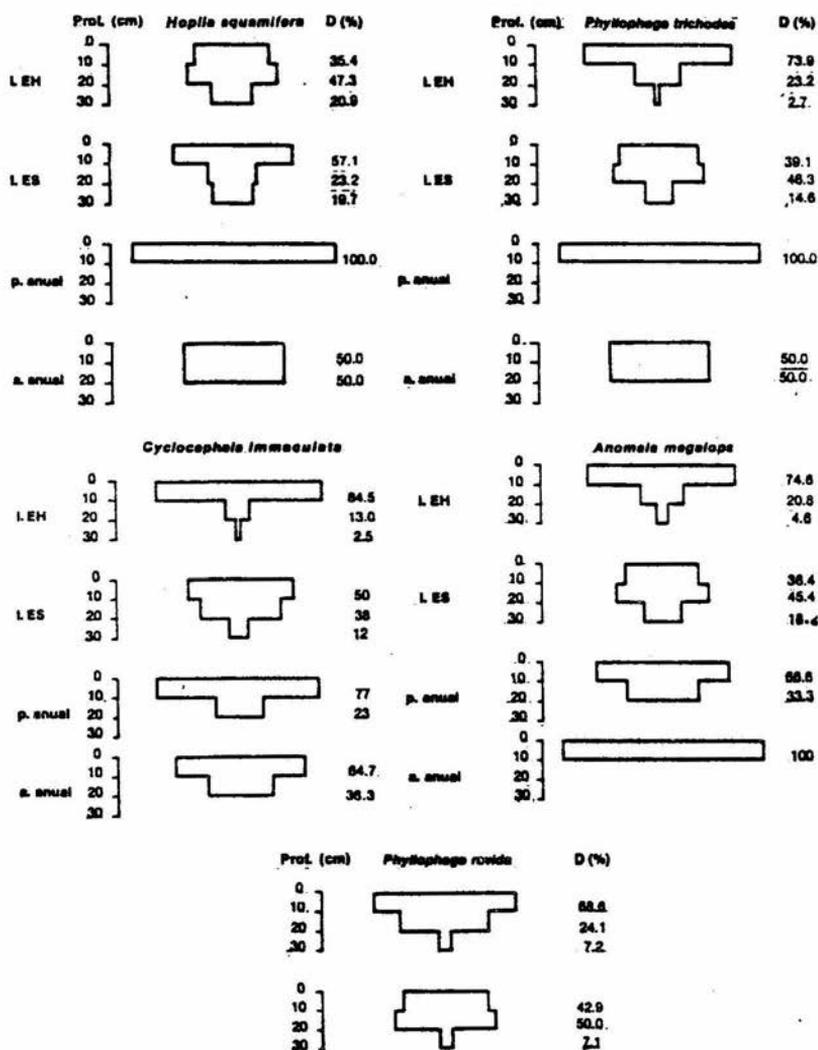


Figura 26 Distribución vertical de las larvas, pupas y adultos de las especies de Melolonthidae.

principalmente de la descomposición de las raíces.

También es importante la búsqueda de mejores condiciones microclimáticas, ya que en el tercer estrato de humedad se mantiene por arriba del punto de saturación durante todo el año (ver figura 4 C), mientras que, el primero a fines de la ES, se encuentra por debajo del punto de saturación.

Es posible también que la oviposición, en estas especies, se lleve a cabo en el primer estrato, lo cual explicaría las elevadas densidades de larvas de primer estadio en ese nivel del suelo.

Las larvas de *C. immaculata* y *H. squamifera* presentan una disposición vertical un tanto diferente a la anteriormente descrita. En la primera, en ambas épocas, se observa un predominio en el primer estrato, (84.5%), sin embargo este decrece en la ES a 50%. Esta especie ha sido citada por Hayes (1929) y Ritcher (1958) como rizófaga, aunque han observado que también aprovecha ciertos residuos vegetales. En la segunda se observa que, en la EH, existe un mayor porcentaje de D en el segundo estrato (47.3%); aunque en la ES éstas larvas migran al primer estrato (57.1%). Es interesante notar que, en ambas épocas, aproximadamente una quinta parte de la población se encuentra en el tercer estrato, es decir, que *H. squamifera* reparte su población larvaria, en el suelo, más equitativamente que las otras especies.

El diferente patrón de distribución vertical de *H. squamifera*, muy probablemente obedezca a un mecanismo por el cual sus larvas, que son

de menor talla que las del resto de los Melolonthidae, del suelo estudiado, eviten la competencia por el alimento.

De alguna manera, las larvas de *C. immaculata* y *H. squamifera* soportan mejor las condiciones drásticas que imperan durante la ES, en el primer estrato en el suelo de la estación "A".

Girard (1983), explica que las larvas endogeas de esta familia, con hábitos rizófagos y baja movilidad, tienen una disposición vertical que abarca los niveles profundos en mayor proporción, que las que son saprófagas y tienen mayor movilidad. Por lo antes expuesto, esta afirmación se confirma sólo parcialmente en Laguna Verde.

4.9.1.2 Staphylinidae.

En la figura 27, se observa que el patrón de disposición vertical de las larvas (*Osonius* sp.) es similar en ambas épocas y que el primer estrato se concentran de 87.6% a 81.5% de la D, estando sólo el 4.4% y el 6.8% en el tercero, durante la EH y ES respectivamente. Los adultos presentan el mismo patrón con la salvedad de que la proporción de individuos en el segundo y tercer nivel es un poco mayor, lo que va en detrimento del valor del primero.

Aparentemente, el efecto del aumento de temperatura y disminución de la humedad, concomitante a los cambios climáticos, no tiene un efecto tan marcado como en los Melolonthidae.

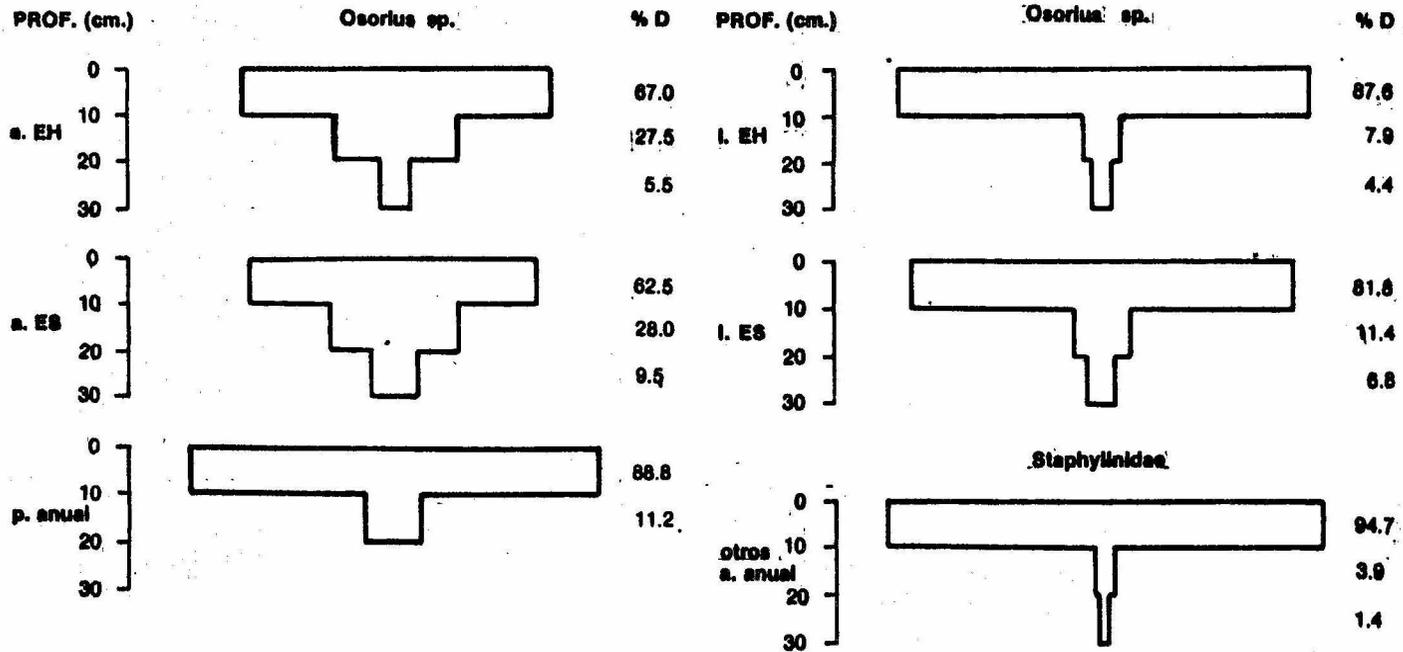


Figura 27. Distribución vertical de las larvas, pupas y adultos de los principales taxa de Staphylinidae.

Los adultos de *Osorius* sp. están distribuidos más profundamente que las larvas, sin embargo, la mayor concentración de individuos tiene lugar en el primer estrato en ambas épocas. La pupación se realiza en los dos estratos superiores. El 95% de la D, de los "otros" adultos, se encuentra en el primer estrato y sólo el 1.4% en el tercero.

En resumen, la disposición vertical de los estafilínidos del suelo estudiado muestra una tendencia marcada de estos insectos, por la colonización del primer estrato; en menor escala, del segundo y en una proporción mínima del tercero (por parte de los adultos y larvas de *Osorius* sp. principalmente).

Ford (1935), cita que algunas especies de *Stenus*, *Lathrobium* y *Tachyporus* penetran a una profundidad que depende del sitio en donde esté su alimento, así como de la ligereza y compactibilidad del suelo. Menciona que son depredadores de colémbolos y que éstos se concentran principalmente entre los 2.5 y 4 cm. Los hábitos alimentarios copro-necrófilos de algunas especies, son un factor que contribuye a encontrarlas cerca de la superficie.

Otra observación que puede hacerse, es que estos coleópteros parecen estar menos afectados por la desecación del suelo, ya que, durante la ES, sus poblaciones presentan ligeras migraciones a los estratos profundos.

4.9.1.3 Chrysomelidae.

La figura 28, resume el patrón de distribución vertical de los Chrysomelidae y de sus taxa más representativos dentro del suelo. De estos, las larvas de Eumolpinae son las que se entierran a mayores profundidades (34.7% y 24% en la EH y ES respectivamente). La mayor parte de la población se encuentra en el segundo estrato en ambas épocas (35.4% en la EH y 45% en la ES).

Lavelle *et al.* 1981, mencionan que en los meses húmedos, el 15.5% de la población de estas larvas, junto con los *Mermithidae* y *Symphyla*, constituyen lo esencial de la fauna del suelo en las profundidades por debajo de los 30 cm. Probablemente esta forma de colonizar el suelo obedezca a un mecanismo adaptativo que aminore la competencia entre los organismos rizófagos y que permita a estas larvas aprovechar las raíces más profundas, viviendo en condiciones austeras de oxígeno y de alta concentración de CO₂.

Aparentemente la pupación se lleva a cabo de 0 a 20 cm, sin embargo, sería conveniente muestrear hasta 40 cm de profundidad para ver si se encuentran las pupas de Eumolpinae, que a juzgar por la D de las larvas, deberían ser numerosas. De hecho, algunos adultos tenerales de *Rabdopterus* sp. fueron colectados en el tercer estrato.

El patrón de disposición vertical de los adultos (a excepción de los Hispinae *Stenispa* sp.) muestra que el 80.9% de D, se concentra en el primer nivel, y sólo el 5.6% en el estrato de 20 a 30 cm. Sólo los dos

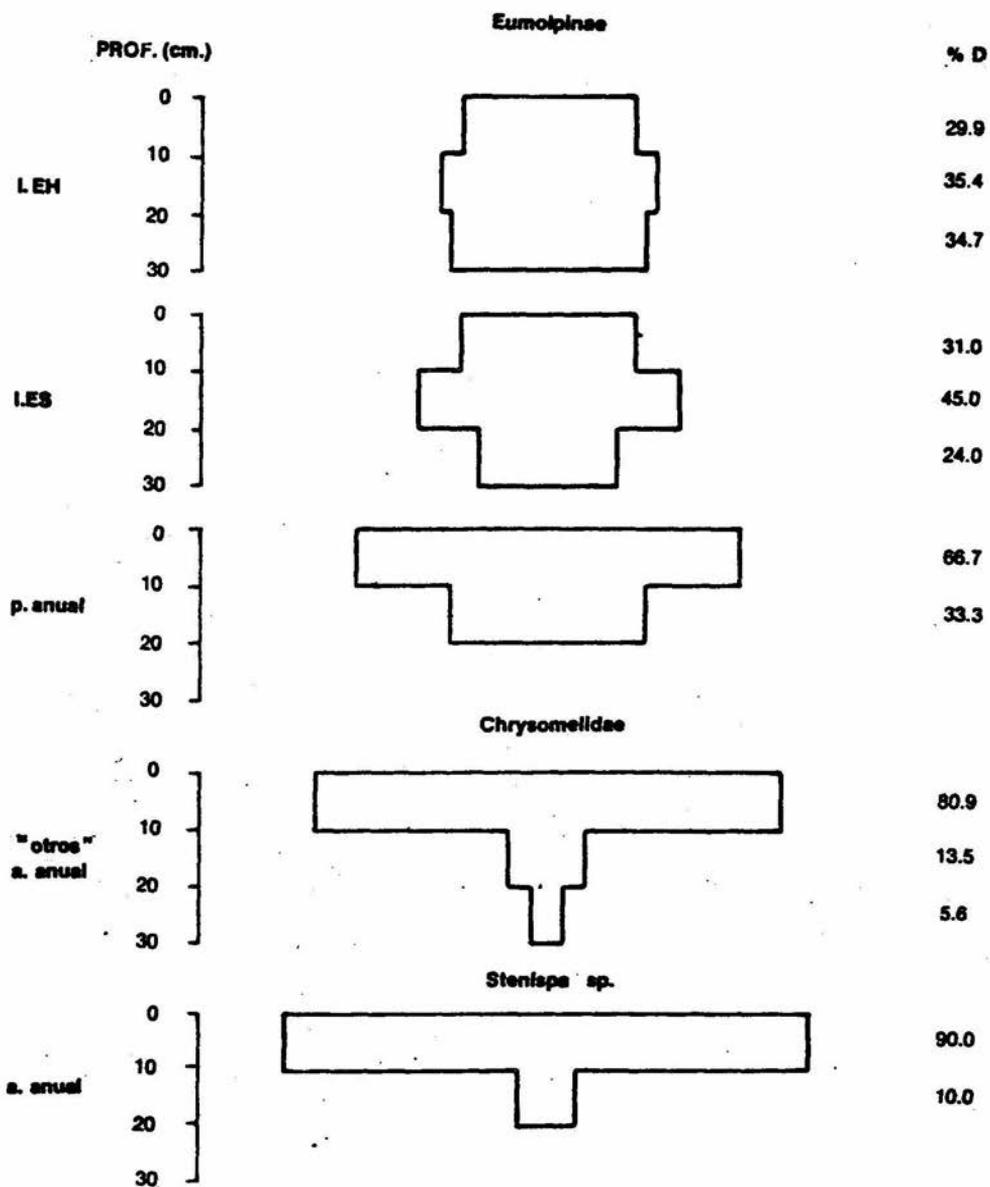


Figura 28. Distribución vertical de las larvas, pupas y adultos de los principales taxa de Chrysomelidae

primeros estratos son colonizados por los adultos de *Steníspsa* sp. de los cuales un 90% habitan en el primer estrato.

4.9.1.4 Elateridae.

Las larvas de esta familia, que esencialmente pertenecen a *Aeolus* spp. y *Glyphonyx* sp., presentan una tendencia a colonizar el primer estrato. En las primeras, el 83% de la población fue colectado en este nivel y únicamente el 3 y 4% en el tercero (Fig. 29). Aparentemente este patrón no depende de la época del año. Las segundas viven más cerca de la superficie que las primeras, ya que el 95% y 94% de la D están en el primer estrato y sólo el 1% en el tercero durante la ES. En suelos de localidades templadas, donde los ciclos de vida de las larvas de Elateridae duran de 4 a 5 años, han sido observadas migraciones considerables, hacia niveles profundos, durante los veranos secos; y cuando las condiciones vuelven a ser favorables, estas larvas suben a la superficie (Bonnemaison 1976).

En el suelo del pastizal estudiado, precisamente en Abril, que es el mes en el que las condiciones son más drásticas, las larvas de *Aeolus* spp. alcanzan su valor máximo de D. Por el contrario la de las larvas de *Glyphonyx* sp. disminuye; lo cual probablemente esté relacionado con una migración vertical, que podría explicar la ausencia de pupas de este género, durante el período de muestreo. Bonnemaison (1976), encontró que algunas larvas de esta familia se esconden profundamente en el suelo donde llevan a cabo la pupación.

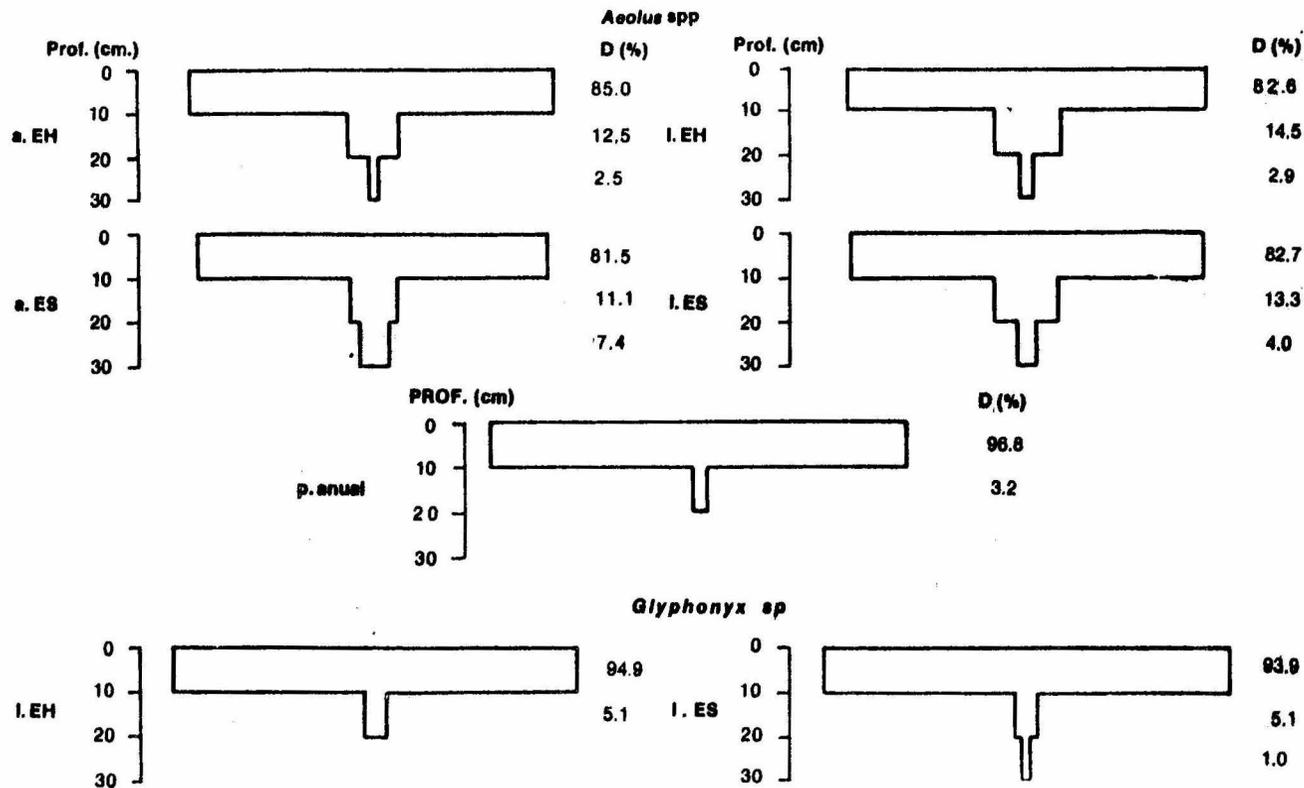


Figura 29. Distribución vertical de las larvas, pupas y adultos de los principales taxa de Elateridae

A juzgar por los pocos ejemplares colectados, la pupación en *Aeolus* spp. tienen lugar principalmente de 0 a 10 cm ya que sólo 3% de sus pupas fueron encontradas de 10 a 20 cm.

Más del 80% de la D de adultos de *Aeolus* spp. se encuentra en el primer estrato, los cuales realizan una ligera migración hacia el tercer nivel en la ES, que sube la D a 7.4% en este estrato.

Dado que muy pocos adultos de *Glyphonyx* sp. han sido colectados en el período de muestreo, no puede generalizarse con respecto a su disposición espacial.

4.9.1.5 Curculionidae.

Como puede verse en la figura 30, la mitad del % de D de las larvas de Curculionidae se encuentran en el primer estrato, durante la EH, una cuarta parte en el segundo y el resto en el tercero. Al igual que las larvas rizófagas de otras familias, realizan migraciones hacia los estratos profundos, durante la ES, incrementando a 32% la D en el segundo nivel.

Oseña (1979) señala que los curculiónidos edáficos, al igual que otros coleópteros, realizan la pupación a una profundidad considerable para protegerse de las variaciones de humedad y temperatura, así como de los posibles depredadores. Este pudo ser un factor que contribuyó, en el presente trabajo, a la escasa colecta de pupas de esta fa-

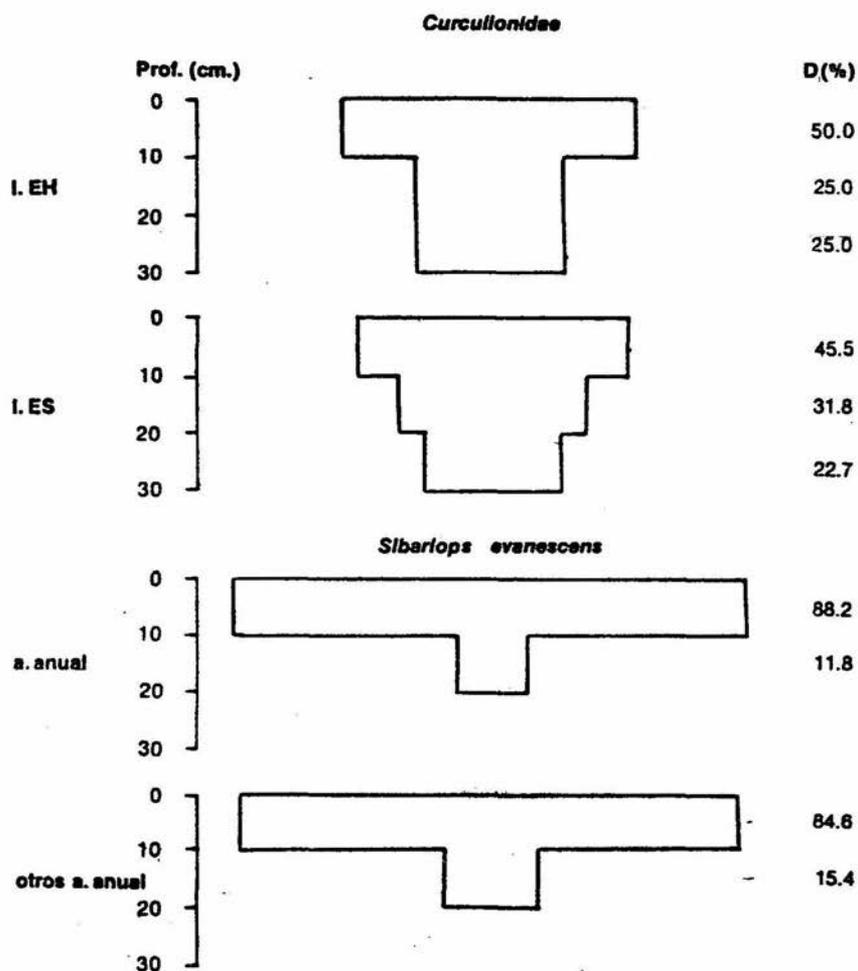


Figura 30. Distribución vertical de las larvas y adultos de los principales taxa de Curculionidae.

milia. Sin embargo, cabe mencionar que la mayoría de las especies colectadas pertenecen a subfamilias no estrictamente endogeas.

Los adultos de *Sibariops evanescens* están exclusivamente entre 0 y 20 cm de profundidad, encontrándose el 88.2% de D en el primer estrato. El patrón de disposición vertical de los demás adultos es muy similar al que presenta esta especie.

Osella (1979) menciona que los curculiónidos propiamente endogeos presentan una tendencia mayor a colonizar los estratos inferiores del suelo y que incluso tienen adaptaciones que les permiten existir a tales profundidades.

4.9.1.6. Otras familias.

En relación a la disposición vertical de las larvas y adultos de las familias restantes, poco puede decirse, ya que se ubican principalmente en los dos estratos superiores y con mayor frecuencia en el primero (Fig. 31); además de que no hay antecedentes al respecto.

No obstante que las larvas de *Ataenius* se encuentran principalmente en los dos estratos superiores, cabe señalar que el 2.6% de su D fue colectado en el tercer nivel y el 26.3% en el segundo, lo cual hace suponer que estos coleópteros se alimentan de raíces. Hoffman (1935), citado por Jerath y Ritcher (1959), señala que las larvas de *Ataenius cognatus* infestan los campos de golf en Minnesota. Otra posibilidad, es que si las larvas de *Ataenius* spp. son coprófagas, se encuentren en cámaras

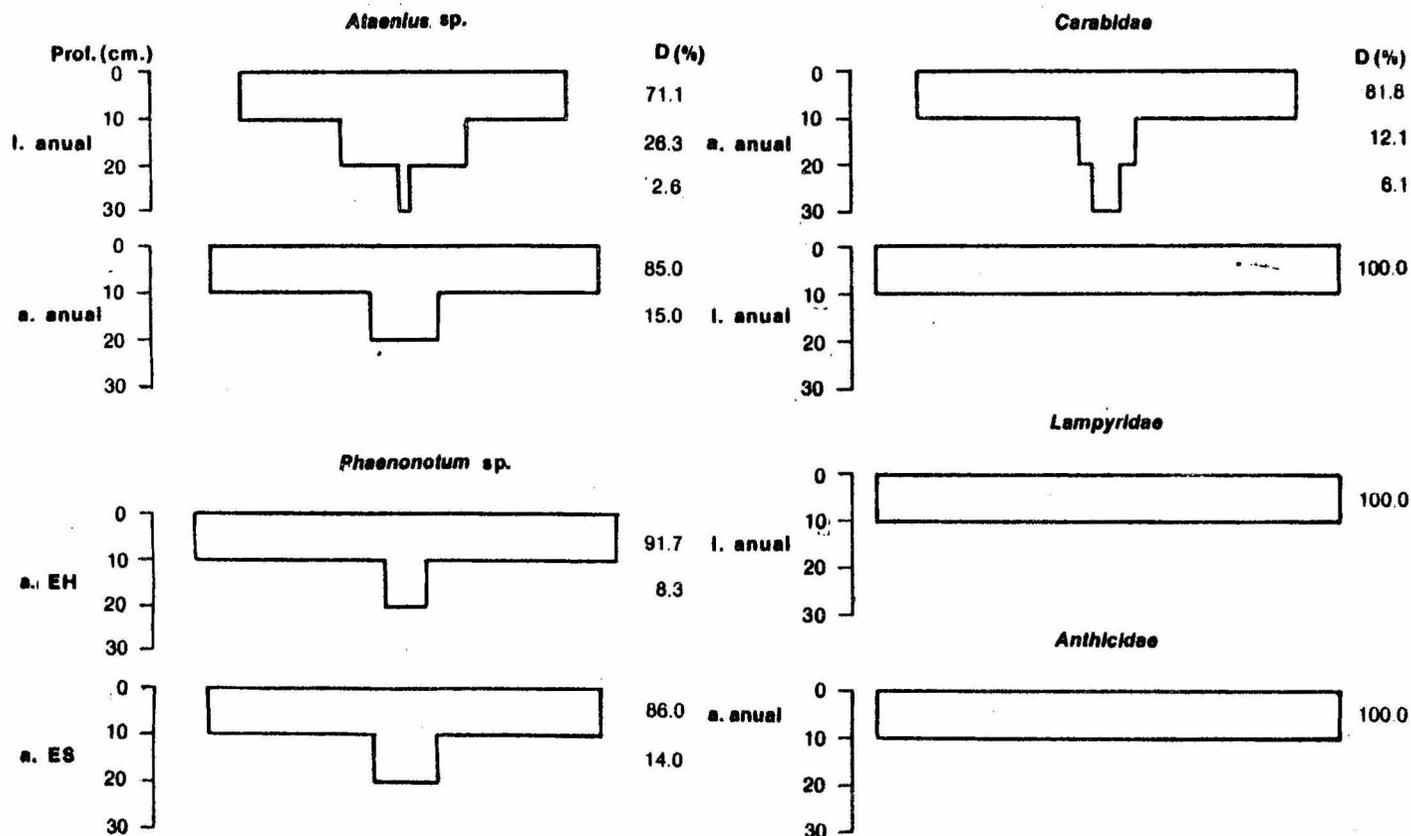


Figura 31. Distribución vertical de las larvas, y adultos de los principales taxa de otras familias

de nidificación ubicadas en el suelo profundo. Los adultos de este género, han sido colectados sólo en los dos estratos superiores, siendo más frecuentes en el primero.

En lo que se refiere a los Hydrophilidae pertenecientes a *Phaeonotum* spp., se ha visto que, al igual que los de *Ataenius*, prefieren el estrato superficial, no encontrándose a profundidades mayores de 20 cm. En la EH, sólo el 8.3% se colectan de 10 a 20 cm, en la EH este porcentaje aumenta a 14% lo cual podría deberse a la ausencia de mojones de estiércol fresco que alberguen a estos organismos, obligándolos a refugiarse en el suelo.

Los adultos de Carabidae, a diferencia de sus larvas que sólo fueron colectadas en el primer estrato, tienen un 19% de su D por debajo de los 10 cm, lo cual parece indicar que se internan en el suelo en busca de presas.

Las larvas de Lampyridae y los adultos de Anthicidae con hábitos alimentarios depredadores sólo fueron colectados en el primer estrato, en donde, cabe suponer, encuentran también su alimento.

4.9.2. DISTRIBUCION HORIZONTAL.

El patrón de distribución horizontal de las larvas endogeas es esencial para estudiar su dinámica poblacional y para entender mejor las relaciones entre los organismos y el ecosistema. A menudo revela importantes diferencias conductuales entre las especies y los cambios que suceden

entre diferentes generaciones; o bien los cambios relacionados con la planta huésped. También es importante para analizar las relaciones parásito-huésped y depredador-presa. Además el patrón espacial de una población de insectos es útil en la selección de un plan de protección de cultivos agrícolas basado sobre técnicas de muestreo confiables. (Shaung *et al.* 1983).

La distribución horizontal (a escala ecológica) ha sido tratada por Lavelle *et al.* (1981) para las comunidades meso y macrofaunísticas de los suelos de Laguna Verde. En ese estudio, se vió que la altitud y la naturaleza herbácea del substrato son los factores que explican en gran medida la disposición espacial, quedando por analizar el arreglo de poblaciones particulares en una escala menor (microdistribución).

A continuación se presentan algunas consideraciones sobre la microdistribución, tomando en cuenta a los grupos más representativos de las cuatro familias principalmente durante la EH, (Abril a Octubre de 1982).

4.9.2.1 Melolonthidae.

La figura 32 muestra que las especies de Melolonthidae tienen patrones de distribución horizontal en el que se definen diferentes zonas de D. No obstante, la metodología empleada es un tanto arbitraria, permite corroborar lo que Lim *et al.* (1982) y Shaung *et al.* (1983), han demostrado cuantitativamente con respecto al arreglo espacial de tipo agregativo, que presentan las especies de esta familia. Estos autores utilizaron, entre otros, los índices de Morisita, el valor de K de

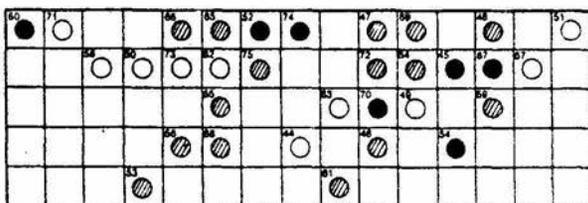
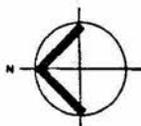
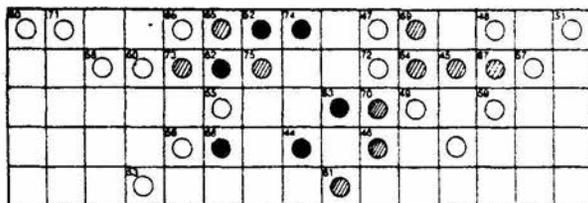
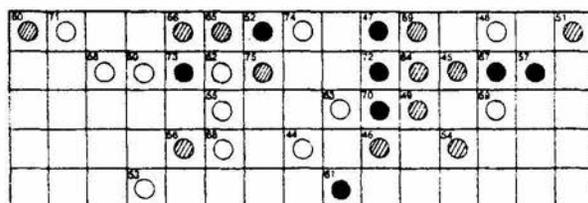
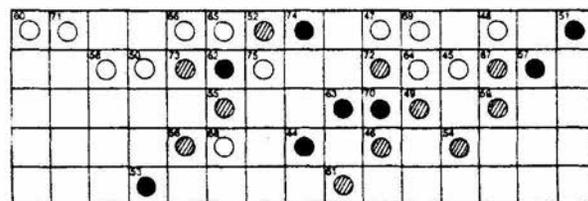
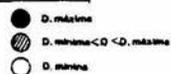
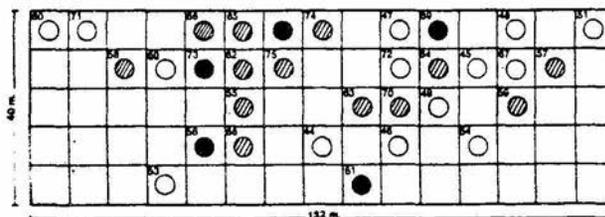
Cyclocephala immaculata*Froila caumifera**Anomala megala**Phyllophaga trichodes**Phyllophaga rotida*

Figura 32 Distribución horizontal de las especies de Meloidonthidae en la estación "A".

distribución binomial y el coeficiente de Green.

El patrón espacial de los Melolonthidae, como el de muchos animales, depende de dos componentes que provocan el apiñamiento; por un lado un factor derivado de las asociaciones intraespecíficas; y por el otro el que se refiere a la heterogeneidad del medio.

El primero, está principalmente relacionado con la oviposición, dado que las hembras depositan los huevos en paquetes, que al eclosionar producen concentraciones elevadas de larvas de primer estadio, dando como resultado un apiñamiento marcado. Rapoport (1970) menciona que uno de los aspectos intrínsecos, principalmente dentro de las poblaciones endógenas, para agregarse es la oviposición. Ghent (1960), citado por Ravinovich (1982), demostró que estas agrupaciones, en el caso de otras larvas holometábolos, se forman debido a una estrategia alimentaria mediante la cual pueden explotar mejor el medio.

Con respecto al segundo componente, Ghylarov (1983) señala que las larvas de insectos endopterigotos son en algún grado poiquilomórficas, es decir, que se orientan de acuerdo a gradientes de materiales disueltos, dado que el tegumento que poseen es permeable tanto a los gases, como a ciertos iones.

Semeona (1958), citado por Ghylarov (1983), demostró el paso de cationes de K y de aniones radioactivos marcados con fósforo a través de la cutícula, en algunas larvas de Melolonthidae. Esta capacidad de respuesta al contenido de minerales en el suelo podría ser responsable de al

guna tendencia agregativa. Por su parte el gradiente de microdistribución de la textura y de la materia orgánica puede también estar involucrado.

Es un hecho que la distribución de las larvas de Melolonthidae varía de estadio a estadio. Burrage y Grysko (1954) mencionan que los terceros estadios, deben ser muestreados en forma diferente a los primeros, dada la naturaleza de la distribución espacial de cada uno de ellos. Shaung *et al.* (1983) afirman que, en *Popillia japonica*, el grado de agregación se incrementa del segundo al tercer estadio temprano, decreciendo tiempo después durante el tercer estadio tardío. Estos autores no muestrearon en el período de aparición de los primeros estadios, sin embargo parece claro que en esta fase las larvas presentan un arreglo aún más agregativo.

Posiblemente el menor apiñamiento del tercer estadio temprano resulta de una combinación de factores tales como una elevada mortalidad durante la larga hibernación en el suelo profundo.

La explicación al incremento del grado de agregatividad sería la reagrupación del tercer estadio tardío durante la primavera cuando la larva sube a la superficie del suelo para alimentarse y terminar su desarrollo (Shaung *et al.* 1983).

Se ha visto que, en algunas zonas, la distribución de frecuencia de las poblaciones de terceros estadios no se apega significativamente ni a la distribución de Poisson, ni a la distribución binomial negativa.

(Burrage y Grysko 1954 y Lim *et al.* 1983). Es posible que excepcionalmente el patrón de distribución de estos individuos se comporte uniformemente. Rapoport (1970) señala que la fauna edáfica adopta este patrón de disposición espacial cuando las poblaciones tienen altas densidades y hay interacciones negativas, como podría ser la competencia. Para que esto suceda, Ravinovich (1982) señala que, además, el sustrato o medio físico debe ser constante a lo largo del espacio del arreglo.

En el caso de Laguna Verde, la uniformidad de la cobertura herbácea y por lo tanto de las raíces, podrían ser condiciones que provocarían, en un momento concreto, la adopción de un tipo de arreglo uniforme.

Las preferencias alimentarias de los adultos podrían tener relación con el sitio en que se lleva a cabo la oviposición, esto ayudaría a explicar las diferencias en la distribución, en lugares distintos de la parcela. Sin embargo Radcliffe y Payne (1969) han encontrado que no hay diferencias significativas entre varios sitios de oviposición, aunque sí la hay en las preferencias alimentarias de los adultos de *Costelytra zealandica*.

Lim *et al.* (1982) afirman que la distribución espacial de los insectos debe ser determinada en el campo, para calcular el tamaño de muestra óptimo para estimar su densidad.

Puede decirse que el número así como el tamaño de las unidades de muestreo utilizados en el presente trabajo, no son del todo convenientes para estimar la D de las formas más agregativas de la población. El hecho

de que las diferencias en la D encontradas para las larvas de primer estadio, con respecto a las otras dos, sean más bajas en todos los casos, como se muestra en la figura 11, es explicado sin lugar a dudas por las diferencias en el patrón de distribución de los diferentes estadios en todas las especies del pastizal estudiado.

El conocimiento del patrón de distribución del "escarabajo europeo" (*Amphimallon majalis*), en los Estados Unidos, ha llevado a la conclusión de que el tamaño de muestra óptimo para la estimación de su densidad, calculado con base en el método de Fening, es de 30.5 X 30.5 cm (Burrage y Grysko 1954).

Por otra parte, el muestreo de poblaciones con un arreglo altamente agregativo, como señala Ravinovich (1982), requiere un muestreo preliminar, que mediante la distribución binomial negativa, indique el número y tamaño que deben tener las unidades de muestra para estimar la D poblacional; así como, para decidir como distribuir mejor un esfuerzo dado (si en un mayor número de unidades de menor área, o en un número menor de unidades, pero de mayor área). Shaung *et al.* (1983) utilizaron un muestreo aleatorio estratificado para detectar mejor el arreglo de las poblaciones de *Popilia japonica*.

No obstante que la figura 32 muestra ligeras diferencias específicas en el patrón de disposición horizontal, la metodología utilizada en el presente trabajo no permite concluir con respecto de una posible repartición horizontal del recurso raíz.

4.9.2.2 Otros géneros.

En la figura 33 se ilustran los patrones de disposición horizontal de *Osorius* sp. (Staphylinidae), de las larvas probablemente de *Colaspis* sp. (Eumolpinae-Chrysomelidae), y de *Aeolus* spp. (Elateridae). Al igual que en el caso de las especies de Melolonthidae, estos coleópteros presentan una tendencia hacia la agregatividad, que se hace patente en ciertas zonas de la parcela.

El fenómeno de la distribución espacial de estos insectos ha sido escasamente estudiado. La mayoría de los trabajos sobre este tema han estado relacionados con la distribución geográfica, es decir con su megadistribución. Sólo algunos antecedentes indican que el arreglo de estas poblaciones responde a ciertos patrones de agregatividad, tal como sucede con otras poblaciones de la fauna del suelo.

Salt *et al.* (1944 y 1946), han demostrado la agregatividad en las larvas de Elateridae y Fox (1973), ha evaluado la influencia de la vegetación en la distribución de las larvas de *Agriotes obscurus*, en un suelo de pastizal. Subklew (1934), citado por Ghylarov 1983, estudió la permeabilidad de los tegumentos de larvas de *Agriotes* y mostró la penetración de ciertos iones a través de ella, encontró que estas larvas tienen un órgano sensor que recibe estímulos quimiotácticos, que pueden estar relacionados con su distribución espacial, ya que estos organismos también son poliquilosmóticos.

Rapoport (1970) menciona que dentro del suelo, el "efecto rizós

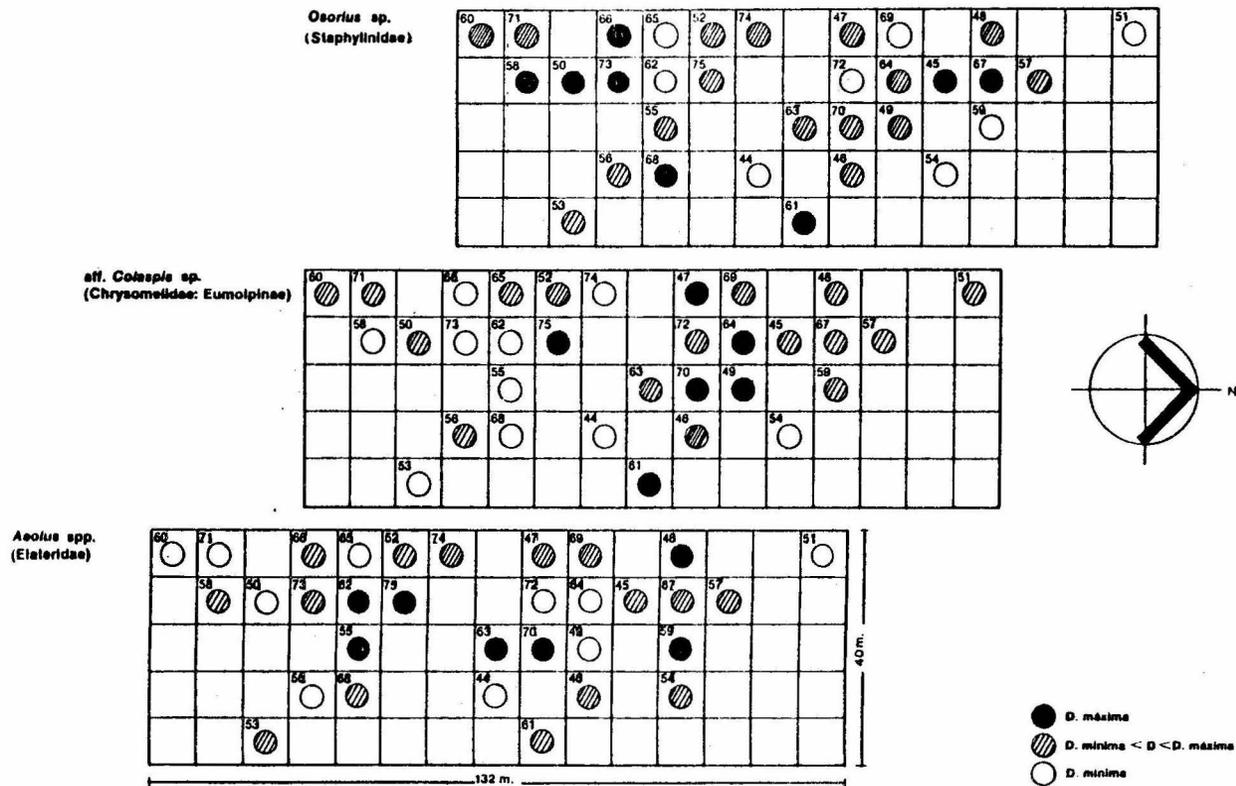


Figura 33. Distribución horizontal de las taxa más representativas de las familias Staphylinidae, Chrysomelidae y Elateridae en la estación "A".

fera", determina en gran parte, en zonas con escasa densidad vegetal, la dirección que toman los animales fitófagos y con ellos los depredadores. Greenslade (1964), estudio la distribución, dispersión y tamaño poblacional de algunos Carabidae y demostró la íntima dependencia que esto tiene con los mismos parámetros de sus presas, los estafilínidos del género *Oso* *rius* se distribuyen formando manchones y no sería raro que estuvieran determinados por los mismos factores que los Carabidae.

Por un método de regresión y utilizando el índice de Green, Steffey y Tollefson (1982), calcularon un modelo de distribución espacial para adultos de los Chrysomelidae *Diabrotica longicornis* y *D. virgífera*, llegando a la conclusión de que ambas especies tienen una distribución agregativa. Las larvas de Eumolpinae colectadas, que tienen una distribución vertical muy profunda, probablemente se orienten como sus parientes hacia los lugares con biomasa de raíces elevadas en las profundidades por debajo de los 10 cm.

Es un hecho innegable que hace falta más investigación con respecto a los patrones de distribución horizontal que, mediante métodos adecuados, permitan tener una visión amplia de las interacciones poblacionales, sobre todo en las especies de coleópteros poco estudiadas.

La zonificación de la D realizada en el presente trabajo, permitirá en un futuro próximo tomar en cuenta la naturaleza agregativa de las poblaciones de estos insectos, como base de futuras experiencias durante el monitoreo radioecológico.

4.10 ESTRUCTURA TROFICA

No se conocen con precisión las relaciones tróficas de los organismos del suelo estudiado y como propone Lavelle (1983): "Lo más conveniente para analizar la estructura trófica de una comunidad edáfica es dividir las grandes categorías taxonómicas en pocos grupos tróficos amplios, para saber en que forma aprovechan los recursos disponibles".

Price (1975) menciona que cuando las especies con muy lejanas afinidades taxonómicas están estrechamente ligadas en términos de sus relaciones tróficas es conveniente considerarlas como unidades de análisis de la comunidad. Roof (1973), citado por Price (1975), definió tal unidad como "guild", es decir, como un grupo de especies que explotan el mismo tipo de recursos medioambientales de manera similar.

En el cuadro 18 se presentan los resultados de la estructura trófica de la comunidad de coleópteros. En ésta se pueden ver los valores totales de B, en un año (Nov. 1981 a Oct. 1982), para cada taxón, su importancia relativa a cada nivel de profundidad, así como sus hábitos alimentarios y en la figura 34, un resumen de estos resultados se presenta en la forma de gráfica circular.

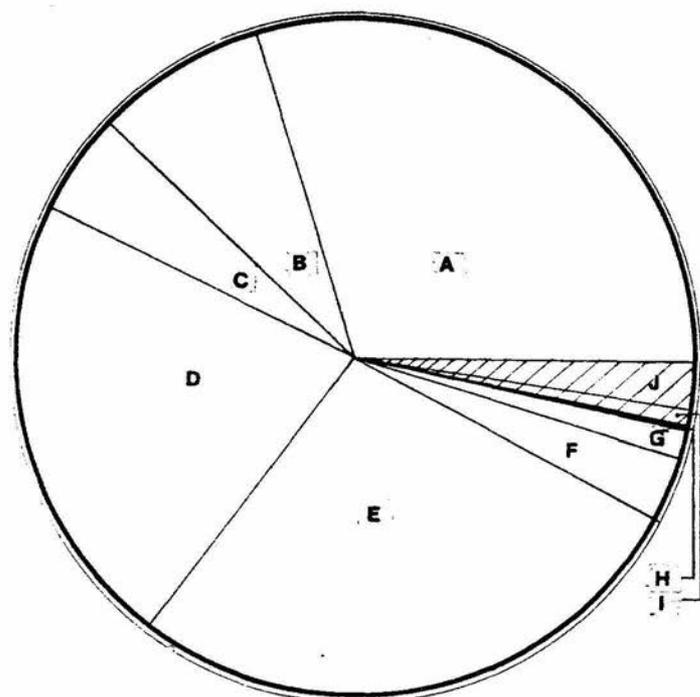
Podemos decir que los organismos rizófagos, que constituyen lo esencial de la comunidad de coleópteros (96.7%), son parte del "guild" que tiene mayor importancia (nótese que el 92.4% pertenece a Melolonthidae), sólo superada por la de los organismos geofagos, ya que Lavelle *et al.* (1981) encontraron que los geofagos (Oligoquetos) son el grupo trófico

Cuadro 18. Estructura trófica de la comunidad de coleópteros en diferentes estratos del suelo de la estación "A". La biomasa (B) está expresada en g/m² y la importancia relativa en % (l = larvas, a = adultos)

154

Prof. (cm.)	0-10	10-20	20-30	TOTAL	alimentación
Taxa	B (%)	B (%)	B (%)	B (%)	
MELOLONTHIDAE	127.486 (93.6)	51.700 (91.1)	19.465 (88.0)	198.650 (92.4)	
l. <i>C. immaculata</i>	48.828 (35.8)	12.598 (22.2)	2.988 (13.5)	64.412 (29.9)	2
l. <i>A. megalops</i>	9.688 (7.1)	3.787 (10.2)	1.928 (8.7)	17.402 (8.1)	2
l. <i>H. squamifera</i>	4.866 (3.6)	3.380 (6.0)	2.259 (10.2)	10.505 (4.9)	1
l. <i>P. trichodes</i>	31.144 (22.9)	12.317 (21.7)	2.893 (13.1)	46.354 (21.6)	1
l. <i>P. ravidus</i>	32.953 (24.2)	17.818 (31.1)	9.401 (42.5)	59.978 (27.9)	1
STAPHYLINIDAE	3.953 (2.9)	1.412 (2.444)	0.375 (1.74)	5.741 (2.7)	
a. <i>Osoarius</i> sp.	3.266 (2.4)	1.388 (2.4)	0.347 (1.6)	5.002 (2.3)	3
l. <i>Osoarius</i> sp.	0.582 (0.4)	0.022 (0.04)	0.020 (0.1)	0.624 (0.3)	3
"otros" a. Staphylinidae	0.105 (0.1)	0.002 (0.004)	0.008 (0.04)	0.115 (0.1)	3
CHRYSOMELIDAE	1.432 (1.1)	2.952 (5.2)	1.991 (9.0)	6.375 (3.0)	1
l. Eumolpinae	1.432 (1.1)	2.952 (5.2)	1.991 (9.0)	6.375 (3.0)	1
ELATERIDAE	2.331 (1.74)	0.405 (0.71)	0.08 (0.37)	2.817 (1.32)	1
l. <i>Aeolus</i> spp	1.297 (1.0)	0.314 (0.55)	0.074 (0.34)	1.685 (0.8)	1
l. <i>Glyphonyx</i> sp	0.985 (0.7)	0.091 (0.16)	0.006 (0.03)	1.083 (0.5)	1
"otros" l. Elateridae	0.049 (0.04)	0.000 (0.0)	0.000 (0.0)	0.049 (0.02)	5
CURCULIONIDAE	0.192 (0.14)	0.195 (0.343)	0.191 (0.87)	0.578 (0.31)	1
a. <i>S. evanescens</i>	0.015 (0.01)	0.002 (0.004)	0.000 (0.0)	0.017 (0.01)	1
l. Curculionidae	0.177 (0.13)	0.193 (0.339)	0.191 (0.87)	0.561 (0.3)	1
CARABIDAE	0.066 (0.043)	0.007 (0.013)	0.004 (0.02)	0.077 (0.036)	
l. Carabidae	0.004 (0.003)	0.000 (0.0)	0.000 (0.0)	0.004 (0.002)	3
a. Carabidae	0.062 (0.04)	0.007 (0.013)	0.004 (0.02)	0.073 (0.034)	3
HYDROPHILIDAE	0.074 (0.05)	0.009 (0.16)	0.000 (0.0)	0.083 (0.04)	
<i>Phaenonotum</i> sp.	0.074 (0.05)	0.009 (0.16)	0.000 (0.0)	0.083 (0.04)	4
APHODIINAE	0.207 (0.15)	0.031 (0.054)	0.004 (0.02)	0.241 (0.11)	
l. <i>Ataenius</i> spp	0.083 (0.06)	0.007 (0.12)	0.004 (0.02)	0.093 (0.04)	4
a. <i>Ataenius</i> spp	0.124 (0.09)	0.024 (0.042)	0.000 (0.00)	0.148 (0.07)	4
l. LAMPYRIDAE	0.039 (0.03)	0.000 (0.0)	0.000 (0.0)	0.039 (0.03)	3
a. ANTHICIDAE	0.006 (0.005)	0.000 (0.0)	0.001 (0.002)	0.007 (0.003)	3
l. "otras" familias	0.032 (0.024)	0.004 (0.008)	0.012 (0.056)	0.049 (0.02)	5
a. "otras" familias	0.424 (0.31)	0.017 (0.03)	0.001 (0.002)	0.441 (0.21)	5
total COLEOPTERA	136.242 (100)	56.733 (100)	22.124 (100)	215.100 (100)	

1=RIZOFAGA 2=RIZOFAGA-SAPROFAGA 3=DEPREDADORA 4=SAPROFAGA 5= VARIAS



A) <i>C. immaculata</i> 29.9%	F) <i>Eumolpinae</i> 3.0%
B) <i>A. megalops</i> 8.1%	G) "Otros" rizofagos 1.8%
C) <i>H. squamifera</i> 4.9%	H) Saprofagos 0.15%
D) <i>P. trichodes</i> 21.6%	I) "Otros" depredadores 0.55%
E) <i>P. ravida</i> 27.9%	J) <i>a. Osorius sp.</i> 2.3%

Figura 34. Estructura trófica de la comunidad de coleópteros del suelo de la estación "A" en base a la importancia relativa (%).

más importante del pastizal estudiado, pues ocupan el 72.5% de la biomasa durante los meses de mayor productividad.

Los coleópteros depredadores representados principalmente por *Osorius* sp. (2.6%) y por los carábidos (0.3%) constituyen el 3.15% y sólo el 0.15% de la B es aportada por los organismos saprófagos: *Ataenius* spp. y *Phaenonotum* sp.

Conforme se avanza en la profundidad, el predominio de los coleópteros rizófagos es aún más abrumador (98.4%); en el tercer nivel cabe destacar el incremento del porcentaje de las larvas de Eumolpinae, que alcanza el 9%, así como la ausencia de las larvas de Carabidae, Lampyridae y Elateridae, de hábitos depredadores, y de los adultos *Phaenonotum* sp. y *Ataenius* spp.

Lavelle *et al.* (1981), encontraron que los organismos estraminívoros y depredadores son habitantes preferentes del primer estrato, e incluso mencionan que estos grupos son importantes en lugares con mayor cantidad de arbustos, y por ende, donde se acumula la hojarasca, ya que parece que en el mantillo está más disponible su alimento.

En cuanto a los Melolonthidae rizófagos, puede decirse que la especie que contribuye con el mayor porcentaje de la B es *C. immaculata* (29.9%), seguida de *P. ravidata* (27.9%), *P. trichodes* (21.6%), *A. megalops* (8.1%) y por último *A. squamifera* (4.9%). Es conveniente mencionar, en relación a estas larvas, que más que pertenecer a un nivel trófico concre

to presentan espectros tróficos, es decir que se alimentan de porcentajes diferentes de alimentos diferentes.

Hay evidencias que indican que el contenido intestinal de la especie de importancia agrícola *Popilia japonica*, consiste en un 64.3% de material procedente de raíces vivas, un 19.6% de materia mineral y un 16.1% de tejidos vegetales irreconocibles (Smith *et al.* 1926, citado por Ritcher 1958). Anteriormente se ha citado la naturaleza saprófaga facultativa de *C. immaculata* y de *A. megalops*, sin embargo es difícil negar las preferencias por las raíces que estas especies presentan y que justificán su inclusión dentro de la categoría de rizófagas. Parece ser que esta especialización en los hábitos alimenticios evita cualquier posibilidad de competencia con el estado adulto, asimismo van restringiendo el papel de los adultos a la dispersión y a la reproducción, contribuyendo con esto a su abundancia y éxito.

Con la finalidad de ver las variaciones en el predominio de los grupos tróficos y de sus especies, a través de las distintas épocas, se presenta el cuadro 19 y la figura 35. Son evidentes los cambios en las proporciones relativas de la B de las larvas rizófagas, cabe destacar, el aumento de la importancia relativa de *H. squamifera* y de las larvas de Eumolpinae, que en la EH ocupan el 2.7 y el 2.0% de la B, y que para la ES, llegan a tener el 11.6 y 5.8% respectivamente.

Por el contrario las larvas de *P. ravida* que aportan casi un tercio de la B en la EH, para la ES, sólo contribuyen con un 9.1%, así mismo el porcentaje de la B de los coleópteros depredadores y estraminívo

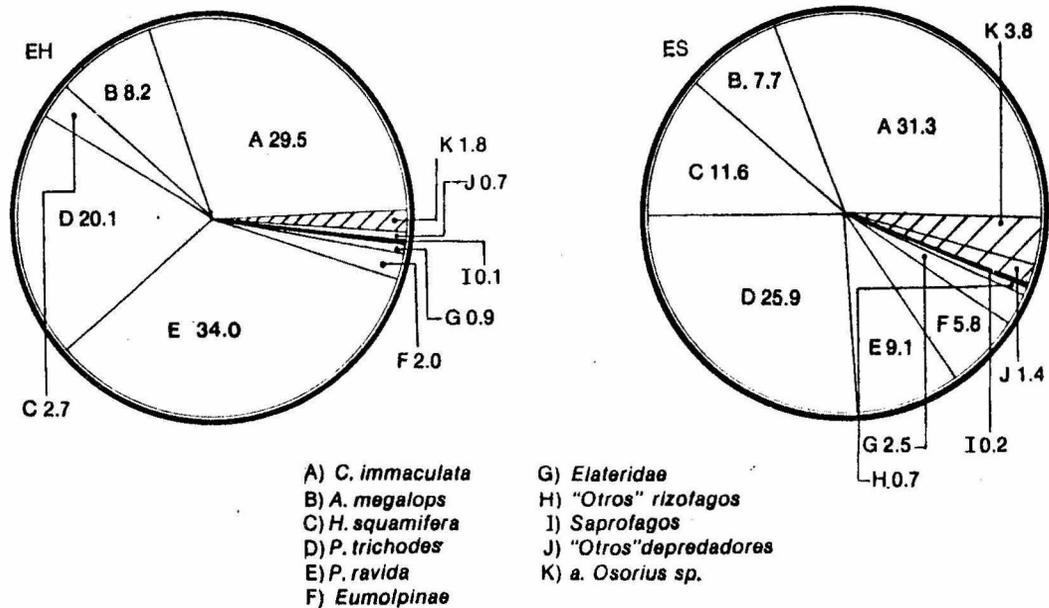


Figura 35. Estructura trófica de la comunidad de coleópteros del suelo de la estación "A", en base a la importancia relativa (%), durante la estación húmeda (EH) y la estación seca (ES)

ros de un 2.59% en la EH, subió a un 5.4% en la ES, lo cual más que deberse a un incremento de sus valores de B, obedece a la disminución del "guild" de los rizófagos durante la ES.

Variaciones en la B de diferentes grupos de insectos epigeos, en relación a la estación del año, en localidades tropicales, han sido observadas por Andrzejawska y Gyllenberg (1981), en un pastizal de Panamá, en donde se observa un dominio alterno entre algunas especies de lepidópteros y ortópteros. Este autor afirma que los cambios resultantes en una fauna con elevada riqueza específica, son posibles debido a que durante el extenso período húmedo, hay abundante alimento y una variación de la composición química y específica de esas heterogeneas praderas, que permite a las numerosas especies encontrar alternamente condiciones adecuadas para su desarrollo.

En el pastizal estudiado, a pesar del predominio de la gramínea *Paspalum* sp., debe haber una diversidad vegetal alta para poder explicar en parte, la diversidad faunística.

A pesar de que la biomasa total de rizófagos, es relativamente alta, al parecer este "guild" no causa mayor disturbio en el desarrollo de la cobertura herbácea, sin embargo como señalan Andrzejewska y Gyllenberg (1981), un posible cambio podría simplificar la composición de herbívoros, reduciendo el número de especies e incrementado el número de individuos con los mismos requerimientos alimenticios, creando la posibilidad de que ciertas especies vegetales puedan ser selectivamente destruídas y en tales casos causar considerables pérdidas al pastizal, con una

baja densidad y biomasa de herbívoros.

La vegetación disclimax de Laguna Verde contiene una variedad de especies y puede soportar una biomasa de invertebrados rizófagos relativamente alta; parece claro que la cantidad de material vegetal vivo, o en la forma de detritus provenientes de las deyecciones de los organismos herbívoros, así como su calidad, son buenas influencias para la comunidad de saprófagos y por ende para una productiva recirculación de la materia orgánica y de los nutrientes. Es indudable que el manejo de un pastizal determina la naturaleza de las comunidades edáficas; así como su dinámica energética. Estos son aspectos que deberán tomarse en cuenta en el monitoreo radioecológico.

V. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS.

Con las limitaciones que suponen las distorsiones asociadas a la metodología y debido a la falta de precisión en los análisis taxonómicos mencionados en su oportunidad, se han obtenido las siguientes conclusiones:

a) El suelo del pastizal estudiado tiene una elevada riqueza específica de coleópteros, pues a pesar de que un tercio de las 113 especies de coleópteros registradas pertenecen a familias escasamente representadas y a que la mayoría de los coleópteros son habitantes temporales del suelo, vale la pena recalcar, que sólo en mayores extensiones de suelos africanos, ha sido registrada una riqueza coleopterológica tan alta. Sin embargo, esto puede deberse más a la escases de estudios realizados en otros lugares, que a las características particulares del pastizal.

Las razones de la prolfíca especiación de la biota edáfica, de acuerdo con Rapoport (1970) y Andrzejewska y Gyllenberg (1981), son: La "departamentalización" o "aislamiento" inherentes al edafón dado por las fisuras y poros del suelo, y por otro lado, la influencia de la variedad de la cubierta vegetal, es decir, el número de especies de plantas, así como su contribución a la biomasa total y estructura de la vegetación.

Sin embargo, en Laguna Verde, además de los factores antes mencionados, cabe destacar uno más: El biogeográfico, ya que la región se encuentra dentro de la llamada Zona de Transición Mexicana, que es una compleja y variada área de solapamiento entre las regiones Neártica y

Neotropical, en donde habita una fauna entomológica representada por elementos tanto de una como de otra región, que se ha desarrollado siguiendo diversos patrones de dispersión. (Halffer 1962, 1964 y 1976 y Morón com. pers.). Tal heterogeneidad se refleja por tanto en una rica fauna de coleópteros.

b) No obstante que en zonas templadas se han registrado datos de densidad más elevados que en las localidades tropicales estudiadas, en la zona de Laguna Verde los altos valores de biomasa son el resultado de la abundancia de las larvas de Melolonthidae, que ocupan el 88.5% de este parámetro.

Si se considera la densidad, los estafilínidos adultos del género *Osorius* son el grupo con la mayor importancia relativa (23.1%), quedando por resolver si esto es debido a una subestimación de la densidad de sus larvas o bien a una preferencia a colonizar el suelo en la forma imaginal. En este último caso la diferencia con respecto a la mayoría de los coleópteros rizófagos, estaría determinada por la disponibilidad del alimento.

Algunas especies colectadas, son un misterio aún para los entomólogos, tal es el caso de *Phaenonotum* sp. y de un curculiónido Hylobiinae que probablemente es una especie nueva para la ciencia.

c) La pauta de una estructura temporal, íntimamente ligada a las condiciones ambientales, es la regla más que la excepción en los coleópteros fitófagos del pastizal estudiado. En las especies de Melolonthidae, con ciclos anuales o bianuales (*Phyllophaga trichodes*), como en todos los insectos

tos holometábolos estacionales, las larvas se especializan en la alimentación y los adultos en la producción de gametos y su dispersión. En estas especies, los estados inmaduros además se encargan de soportar las difíciles condiciones que impone la sequía, transformándose en adultos a principios de la estación de crecimiento vegetal para copular, ovipositar, y asegurar que sus larvas de primer estadio aprovechen las condiciones medioambientales que les son favorables durante toda esta época.

Debido a la falta de certeza taxonómica no es conveniente aventurarse con respecto a la estacionalidad de las especies de Chrysomelidae, Elateridae y Curculionidae, sin embargo pueden observarse algunas tendencias similares a las de los Melolonthidae. Las especies de *Aeolus* sp. y *Glyphonyx* sp., parecen presentar una exclusión competitiva tanto temporal como espacialmente.

Los Staphylinidae depredadores, pertenecientes a *Osorius* sp., aparentemente son multivoltinos y responden más a los cambios poblacionales de sus presas que a las condiciones del medio. Dado que gran parte de las especies de esta familia están poco representadas en el suelo, no ha sido posible dejar en claro la naturaleza de su variación estacional. Los coleópteros depredadores de Carabidae, Lampyridae y Anthicidae, además de representar grandes complejos taxonómicos, no presentan algunos de sus estados dentro del suelo por lo cual tampoco es posible concluir acerca de sus ciclos de vida.

La variación estacional de las especies saprófagas-coprófilas,

parece depender de la disponibilidad del estiércol vacuno, tal es el caso *Phaenonotum* sp. y *Ataenius* spp.

La quema de la parcela afectó la abundancia de los coleópteros que presentaron una distribución más cercana a la superficie y por lo tanto repercutió en su estructura temporal.

d) Se ha mostrado que la variación de las principales condiciones ambientales en el suelo estudiado (biomasa de raíces, acidez, contenido de materia orgánica y de nutrientes) que determinan los procesos biológicos y que a su vez presentan gradientes de estratificación vertical, influyen sobre los patrones de disposición vertical de la fauna de coleópteros.

La gran mayoría de las unidades taxonómicas consideradas presenta una distribución vertical en la que se concentra el mayor porcentaje de la población en el primer estrato (de 0 a 10 cm), siendo éste el que presenta las mejores condiciones de aereación y microclima, y por ende, en donde se encuentra la mayor cantidad de alimento.

Sin embargo, pueden distinguirse algunas diferencias específicas que dependen posiblemente de la capacidad para ingerir materia orgánica y/o raíces. Las larvas rizófagas estrictas, tienen tendencias a colonizar en mayor proporción los estratos profundos, tal es el caso de las larvas de *Phyllophaga* y *Hoplia*, estas últimas se localizan con más frecuencia en los estratos por debajo de los 10 cm durante el período húmedo. Por su

parte, las larvas con capacidad facultativa de comer tanto las raíces como la materia orgánica, como en el caso de *C. immaculata* y *A. megalops* parecen distribuirse más superficialmente, sólo que esta última, prefiere los estratos profundos, comportándose como una larva rizófaga, aunque posiblemente al aprovechar la materia orgánica, evite la competencia con la primera.

En general (excepción hecha para *Hoplia squamifera*), durante el período seco, hay una migración neta de parte de estas larvas hacia el suelo profundo buscando mejores condiciones microclimáticas.

Las larvas de Eumolpinae, como ya lo han mencionado Lavelle *et al.* (1981) presentan un patrón de distribución vertical con una buena parte de la población en el suelo profundo. Este patrón indudablemente evita la competencia con otros organismos rizófagos y probablemente obedezca a algún mecanismo adaptativo que les permita vivir en condiciones atmosféricas difíciles.

Las larvas de *Aeolus* spp. aparentemente no presentan migraciones durante la época de sequía, sin embargo sus similares de *Glyphonyx* sp., probablemente pupen a profundidades mayores a 30 cm, donde quizá también se encuentran las pupas de los curculiónidos, dado que sus larvas migran en forma parecida.

Los Staphylinidae prefieren las condiciones del primer estrato, ya que sólo unos pocos ejemplares de *Osorius* sp. fueron encontrados en el

tercer nivel, lo cual seguramente está en relación con la ubicación de sus presas. Sólo unos pocos adultos de Carabidae se colectaron en el tercer estrato y la mayoría estuvo presente en el primero, por su parte los antfícidos y los lampíridos colonizan exclusivamente la parte superficial del suelo.

Los organismos saprófagos parecen introducirse a cierta profundidad, cuando no hay mojones de estiércol frescos en la superficie, lo cual explica la mayor proporción de adultos de *Phaenonotum* sp. y *Ataenius* spp. de 10 a 20 cm durante la época de sequía. Las larvas de este último género, se colectaron también en el tercer estrato.

e) Los patrones de distribución espacial en el plano horizontal, de las principales especies de Melolonthidae, Staphylinidae, Chrysomelidae y Elateridae, se apegan a un arreglo de tipo agregativo, a pesar de la aparente homogeneidad de la cubierta vegetal, sin embargo, debe aplicarse otra metodología para demostrar cuantitativamente esta aseveración y poder establecer hipótesis que expliquen los motivos de tales patrones en pastizales tropicales.

La distribución excesivamente agregativa de los primeros estadios de las especies de Melolonthidae y las deficiencias en el método de muestreo, explican porque sus curvas de población no se comportan normalmente. Esta misma afirmación puede aplicarse a los grupos de coleópteros que realizan su oviposición en forma de racimos dentro del suelo.

f) La estructura trófica de la comunidad de Coleoptera en el

pastizal estudiado, tiene como grupo más importante a los organismos rizófagos, que conjuntamente con los geófagos, son los grupos tróficos más importantes en ese suelo; se alimentan de la materia orgánica y de raíces vivas o en cierta fase de su descomposición. Estos "guild", funcionan de manera complementaria y del equilibrio de sus actividades depende en gran medida la productividad del pastizal.

Se encontró una ligera variación en los porcentajes de la biomasa de los organismos rizófagos en las diferentes épocas, aunque en general las proporciones se mantienen similares. La posibilidad de que los Melolonthidae no sean estrictamente rizófagos plantea algunos interrogantes que deben ser resueltos, mediante métodos especiales, para evaluar su contribución dentro de la zoosfera en la recirculación de la materia orgánica.

Los coleópteros depredadores constituyen sólo el 3.15% de la biomasa, sin embargo, tomando en cuenta la densidad, su importancia relativa es mayor. Este "guild" también es importante si se considera la diversidad.

g) La explicación de la elevada biomasa y densidad de las larvas edafícolas de Melolonthidae, a partir de una análisis integral de los procesos biológicos, ecológicos y zoogeográficos mencionados en su oportunidad, se basa en primer lugar, y quizás sea lo más importante, en los factores históricos, que son los principales responsables de la composición de una fauna; en segundo lugar, en la relación precisa existente entre su ciclo vital y las condiciones climáticas, así como entre sus límites de tolerancia y las condiciones medioambientales del suelo; en tercer lugar,

en sus adaptaciones morfológicas, fisiológicas y alimenticias al medio edáfico.

h) La información sobre la estructura, como una base para entender la dinámica de la comunidad de coleópteros, aporta aspectos esenciales que deberán tomarse en cuenta si se desea utilizar a estos organismos para la medición de los efectos ambientales, ocasionados por la emanación de radionúclidos, producidos por la actividad de la Planta Nucleoeléctrica de Laguna Verde.

RESUMEN.

Los trabajos sobre seguridad ecológica que se han desarrollado en Laguna Verde, Ver., han vislumbrado el uso de la fauna del suelo como eventual indicadora de posibles disturbios ambientales producidos por la primera Planta Nucleoeléctrica de México.

En suelos de pastizal (tipo de vegetación disclimax) Lavelle, Maury y Serrano (1981), durante la estación húmeda registraron una elevada biomasa de coleópteros, entre los cuales un grupo particularmente importante eran los Melolonthidae. Estos resultados revelaban una singular importancia del grupo en comparación a otras localidades del mundo.

En el presente estudio se profundiza en el análisis de la estructura (taxonómica, temporal, espacial y trófica) de una comunidad de coleópteros edáficolas de un pastizal.

El método de extracción de la fauna fue el mismo empleado por Lavelle *et al.* (1981), el cual se basó en hacer dos tipos de separaciones: La manual directa (SMD) y la de Lavado-Tamizado (SL). Ambas son complementarias y permiten hacer aproximaciones de la abundancia real de las poblaciones.

Se registraron un total de 113 especies, de las cuales un 80% son habitantes endogeas y epigeas típicas, pero sólo 20% están bien representadas. Por los antecedentes revisados, puede decirse que en este sue-

lo ha sido obtenida la mayor riqueza específica de coleópteros. Los elevados valores de biomasa se deben a las larvas de Melolonthidae que aportan el 88% de este parámetro.

Con base en métodos de cría de larvas, han sido identificadas 5 especies principales de esta familia, cuyo predominio de biomasa, en orden decreciente, se distribuye como sigue: *Cyclocephala immaculata* (5.424 g/m²), *Phyllophaga ravidata* (5.050 g/m²), *Phyllophaga trichodes* (3.903 g/m²), *Anomala megalops* (1.466 g/m²) y *Hoplia squamifera* (0.885 g/m²).

Los taxa de otras familias que son importantes tomando en cuenta la densidad son: El Staphylinidae *Osorius* sp., (79.4 i/m²), las larvas de Chrysomelidae-Eumolpinae (57.5 i/m²) y las de los Elateridae *Ghynophonyx* sp. (24.9 i/m²) y *Aeolus* spp. (23.3 i/m²); seguidos de las especies de Melolonthidae: *C. immaculata* (20.7 i/m²), *H. squamifera* (19.0 i/m²), *P. ravidata* (10.2 i/m²), *A. megalops* (8.9 i/m²) y *P. trichodes* (5.7 i/m²).

Las especies de Melolonthidae presentan ciclos anuales, siendo la excepción *P. trichodes* cuyo ciclo es bianual. Mediante análisis morfológicos ha sido posible establecer la estrecha relación de los dos primeros estadios con la estación húmeda. La mayoría de los coleópteros rizófagos del resto de los taxa, siguen estrategias similares, en las cuales el estado adulto está confinado a la época húmeda, durante la cual realiza la cópula y la oviposición. Los ciclos de los coleópteros depredadores dependen de los ciclos de sus presas. Los coleópteros sapro-coprófilos tienen ciclos vitales que dependen de la disponibilidad de estiércol.

La estructura espacial de la comunidad describe dos tendencias principales, por un lado se distribuye preferentemente en el estrato de 0 a 10 cm de profundidad, presentando netas migraciones hacia el suelo profundo durante la estación seca. Las diferencias específicas de los patrones de distribución vertical probablemente obedezcan a sus hábitos alimentarios.

Por otro lado, los principales taxa de la comunidad siguen un arreglo horizontal agregativo, el cual aparentemente depende de factores tales como la oviposición y la relativa heterogeneidad de microambientes.

En cuanto a la estructura trófica, resulta evidente la importancia del "guild" de los coleópteros rizófagos, que conjuntamente con los Oligoquétos, funcionan complementariamente manteniendo la productividad del pastizal estudiado. Dentro de este "guild" destacan las larvas de Melolonthidae que ocupan el 94%.

El análisis de la estructura, así como el entendimiento de la dinámica de la comunidad de Coleópteros son pasos importantes hacia la evaluación de un posible impacto producido por la Planta Nucleoeléctrica.

BIBLIOGRAFIA

ADAMS, C.C. (1915). An Ecological study of prairie and forest invertebrates. Bull. Ill. Lab. Nat. Hist. 11:33-280.

ALAVEZ, R.J.F. (1978). Aplicación de insecticidas al suelo contra *Colaspis* sp. en maíz en la Costa de Jalisco. I. Mesa Redonda sobre Plagas del Suelo. Guadalajara, Jal. Méx: 39-44.

ALVAREZ, T., LACHICA, F., HUERTA, P.H. y G.P. DOMINGUEZ. (1972). Estudio preliminar de los vertebrados terrestres del área de Laguna Verde, Ver. Informe Esc. Nac.Cienc. Biol. I.P.N. 51 pp.

ANDRZEJEWSKA, L. and G. GYLLENBERG. (1981). Small Herbivore Subsystem. In: A. Bremeyer and G.M. Van Dyne Eds. Grasslands systems analysis and man I BP (19). Pol. Ecol. Stud. 4(2): 55-128

ARNETT, R.H. (1966). The Beetles of the United States. A manual for identification. The Catholic University of America Press. U.S.A. 112 pp.

ATHIAS, F., JOSENS, G. et P. LAVELLE. (1975). Traits généraux du peuplement endogé de la savane de Lamto (Cote d'Ivoire). Dans: 5th Int. Congr. Soil. Zool. Academia, Prague: 389-397.

- AYALA, O. J.L. (1983). Las Diabroticas como plagas del suelo. II Mesa redonda sobre plagas del suelo. Chapingo. Méx. 81-830.
- BALDUF, W.V. (1969). The Bionomics of Entomophagus Coleoptera. E.W. Classey LTD. England. 220 pp.
- BAUTISTA, M.J. (1978). Importancia Económica de las plagas del suelo en el estado de Jalisco. I. Mesa Redonda sobre Plagas del suelo. Guadalajara, Jal. Méx.: 53-60.
- BAWEJA, K.D. (1939). Studies of the soil fauna with special reference to the recolonization of sterilized soil. J. Anim. Ecol. 8:120-161.
- BELFIELD, W. (1956). The arthropods in a West African pasture. J. Anim. Ecol. 25:275-287.
- BODOT, P. (1967). Etude ecologique des termites des savanes de Basse, Cote d'Ivoire. Insects. Soc. 14:229-258.
- BONNEMAISON, L. (1976). Enemigos animales de las plantas cultivadas y forestales Vol. II. Trad. del francés por la Dra. Francisca Guerrero. 2da. Ed. Ed. Oikus-tau, S.A. Barcelona. 496 pp.
- BORROR, D.J., DELONG, M.D., and C.A. TRIPLEHORN. (1976). A Introduction to the study of the insects. Holt Rinehart Winston. 4th. U.S.A.:

335-441.

- BUCKLE, P. (1921). A preliminary study of the soil fauna of agricultural Lands, Ann. App. Biol. 8:135-145
- BURRAGE, R.H. and G.G. GRYSCO. (1954). Distribution of third Instar larvae of the European Chafer and the Efficiency of Various Sampling Units for Estimating their populations. Jour. Econ. Entomol. 47(6): 1009-1014.
- CAMERON, A.E. (1913). General survey of insect fauna of soil within a limited area near Manchester. J. Econ. Biol. 8: 159-204.
- CARRILLO, J.L.S. y W.W. GIBSON. (1960). Repaso de las especies mexicanas del género *Macroductylus* (Coleoptera, Scarabaeidae) con observaciones biológicas de algunas especies. Folleto Técnico S.A.G., México 39:1-100.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L. (1974). Microecología Ed. Omega. España. 54 pp.
- COLLINS, N.M. (1980). The distribution of soil Macrofauna on the West Ridge of Gunung (Mount) Mulu, Sarawak. Oecología (Berl.) 44: 263-275.
- COVARRUBIAS, R., RUBIO, F. y F. DICASTRI. (1964). Observaciones ecológico-cuantitativas sobre la fauna edáfica de zonas semiáridas del norte de Chile. Monogr. Ecol. Biogeogr. Chile. Univ. Chi

Ie Bol. Prod. Animal Ser. A. 2:1-109.

- CROWSON, R.A. (1981). The Biology of Coleoptera. Academic Press. London: 358-397.
- DAMMERMAN, K.W. (1925). First contribution to a study of the tropical soil and surface fauna. Treubia 6:107-139.
- DAMMERMAN, K.W. (1937). Second contribution to a study of the tropical soil and surface fauna. Treubia 16:121-147.
- DARWIN, C. (1881). The formation of vegetable mould through the action of worms, with observations on their habits. London. John. Murray edit. 326 pp.
- DESCAMPS, M. (1974). Stude du peuplement acridien de l'Etat de Ver. (Mex.). Mus. Nat. Hist. Entom. Paris: 1-40.
- DIEM, K. (1903). Untersuchugen über die Bodenfauna in den Alpen Jb. Naturw. Ges. St. Gallen 1901-2:234-414
- DRIFT, J. VAN DER. (1951). Analysis of the animal community in a beech forest floor. Tijdschr. Ent. 94:1-168.
- DYAR, H.G. (1890). The number of molts of lepidopterous larvae. Phyche. 5: 420-422.

- EDWARDS, E.E. (1929). A survey of the insects and other invertebrate fauna of permanent pasture and arable land of certain types at Aberystwyth. Ann. App. Biol. 16:299-323.
- ENGELMANN, M.D. (1961). The role of soil arthropods in the energetics of an old field community. Ecol. Monographs. 31(3): 228-238.
- FAVILA, M.E. y X. BELLES. (1982). Comunicación química en *Canthon cyaneellus* (Coleoptera:Scarabaeidae). Folia Ent. Mex. 54:54-55.
- FAVILA, M.E. (en prep.). Aspectos etológicos y ecológicos de la comunicación química en Coleópteros. I. de Ecol. Mex.
- FENTON, G.R. (1947). The soil fauna with special reference to the ecosystem of forest soil. J. Anim. Ecol. 16:76-93.
- FORD, J. (1935). The animal population of a meadow near Oxford. J. Anim. Ecol. 4: 195-207.
- FOTH, H.D. (1979). Fundamentals of Soil Science. W.I.E. 6th. Ecol. 436 pp.
- FOX, C.J.S. (1973). Influence of vegetation on the distribution of wireworms in grassland: observations on *Agriotes obscurus* (L.) (Coleoptera:Elateridae). Phytoprotection 54(2):69-71
- FRENZEL, G. (1936). Untersuchungen über die Tierwelt des Wiesenboden. Jena. 130 pp.

- GARZA, G.R. (1983). Los gusanos de alambre. II Mesa Redonda sobre plagas del suelo. Chapingo, Méx.: D1-D26.
- GHYLAROV, M.S. (1956). Significance of the soil fauna studies for the soil diagnostics. Actas. del 6eme. Congr. de la Science du Sol.: 139-144.
- GHYLAROV, M.S. (1962). Termites of the URSS. Their distribution and importance. In Termites in the humid tropics. New Delhi Symposium UNESCO: 131-135.
- GHYLAROV, M.S. (1983). Some essential Physiological characters of soil invertebrates. In: Ph. Lebrun et al. eds: Nes Trends in soil Biology, Lovain-la-Neuve: 463-468.
- GIRARD, C. (1983). Etude écologique de Coléoptères á larves endogées dans une savane preforestiere de Cote d'Ivoire. Travaux des chercheurs de la Station de Lamto (Cote d'Ivoire), 2:200pp.
- GOMEZ-POMPA, A., LOT, A., VAZQUEZ, C., SOTO, M. y N. DIEGO. (1972). Estudio preliminar de la vegetación y flora de la región de Laguna Verde, Ver. Dept. Bot. Inst. Biol. U.N.A.M.: 1-278.
- GONZALEZ, O.R. y M.A. HERRERA. (1983 a). La Macrofauna del suelo de una plantación de majagua (*Hibiscus eleatus* SW.) en Cuba. Resultados Preliminares. Poeyana. 258:1-16.

- GONZALEZ, O.R. y M.A. HERRERA. (1983 b). La Macrofauna del suelo del bosque tropical semidecuido del Parque Nacional "La Güira" Resultados Preliminares. Acad. Ciencias Cuba. 10:1-20.
- GONZALEZ, O.R., LOPEZ, C.R. y M.A. HERRERA. (1983 c). La macrofauna del suelo del bosque tropical semidecuido del Parque Nacional "La Güira". Resultados Preliminares. Acad. Ciencias Cuba. 12:1-20.
- GONZALEZ, O.R. y A.M. MENDIZABAL. (1983 d). Coleoptera del suelo en las plantaciones de *Hibiscus eleatus* Sw. en la Sierra del Rosario Resultados Prelimanres. Acad. Ciencias Cuba. 13:1-17.
- GONZALEZ, O.S. (1983). Importancia de la oportunidad en los tratamientos contra plagas del suelo. II Mesa Redonda sobre Plagas del suelo. Chapingo, Méx.: C47-C57.
- GREENSLADE, P.J.M. (1964). The distribution, dispersal and size of a population of *Nebria brevicollis* (F.) with comparative studies on three other Carabidae J. Animal. Ecol. 33(2): 311-333.
- GREENSLADE, P.J.M. and P. GREENSLADE. (1967). Soil and litter fauna density in the Solomon Islands. Pedobiología. 7:362-370.
- HAISSSTON, N.G. and G.W. BYERS. (1954). A Study in Community Ecology: The soil arthropods in a field in southern Michigan. Cont. Lab. Vert. Biol. Univ. Mich. 64:1-37.

- HALFFTER, G. (1962). Explicación preliminar de la distribución geográfica de los Scarabaeidae mexicanos. Acta Zool. Mex. 5(4-5):1-18.
- HALFFTER, G. (1964). La Entomofauna americana, ideas acerca de su origen y distribución. Folia Ent. Mex. 6:1-108.
- HALFFTER, G. (1976). Distribución de los insectos en la zona de transición Mexicana. Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. Folia Ent. Mex. 35:5-64.
- HALFFTER, G. e Y. LOPEZ. (1979). Evolución de la espermatéca en Scarabaeinae. Folia Ent. Mex. 42:24-25.
- HALFFTER, G. y P. REYES-CASTILLO. (1975). Análisis Cuntitativo de la fauna de artrópodos de Laguna Verde. Folia Ent. Mex. 30:1-32.
- HALFFTER, G. y P. REYES-CASTILLO. (1980). Informe ambiental de la Planta Nucleoeléctrica Laguna Verde: Ecología Terrestre. PNLV. VI y 2 IA: 152 pp.
- HALFFTER, G., HALFFTER, V. et C. HUERTA. (1983). Comportement sexuel et Nidification chez *Canthon cyanellus cyanellus* LeC. (Coleoptera: Scarabaeinae). Bull. Soc. Ent. Fr. 88:575-594.
- HALFFTER, G., REYES-CASTILLO, P. y E.H. RAPOPORT. (en prensa). La Fauna de Invertebrados de Laguna Verde, Ver. México. Observaciones cuantitativas. Instituto de Ecología, México.

- HARDY, A.R. (1977). A revision of the *Hoplii* of the nearctic realm (Coleoptera:Scarabaeidae). Occasional papers in Entomology 23:1-48.
- HAYES, W.P. (1929). Morphology, taxonomy, and biology of larval Scarabaeidae. Ill. Biol. Monogr. 12:1-119.
- HOLDAUS, K. (1910). Die Siebetechnik zum aufsammeln der Terricolfauna (nebst Bemerkungen über die Oekologie der im Erdboden lebenden Tierwelt). Z. Wiss. Insek Biol. 6 (1-4).
- INSTITUTO DE ECOLOGIA. (1983). Monitoreo Ecológico de la Planta Nuclear eléctrica. Informe final. PCECBNA-001744. Instituto de Ecología, México. 220 pp.
- IRMLER, U. (1979). Abundance fluctuations and Habitat changes of soil beetles in Central Amazonian Inundation Forest (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae). Stud. Neotrop. Fauna Environ. 14: 1-16.
- JACKSON, M.L. and G.D. SHERMAN. (1953). Chemical Weathering of Minerals in soils. Adv. Agronomy. 5:219-318.
- JERATH, M.L. and P.O. RITCHER. (1959). Biology of Aphodiinae with special reference to Oregon (Coleoptera:Scarabaeidae). Pan-Pacific Entomologist. 35(4): 169-176.
- JEWETT, H.H. (1946). Identification of some larval Elateridae found in

Kentucky, Bull. 489: 29 pp.

JONES, E.G.W. and M.G. JONES. (1964). Pest of field crops. 1st. Ed. St. Martin's Press. N.Y. 406 pp.

KOSKELA, H. and I. HANSKI. (1977). Structure and succession in a beetle community inhabiting cow dung. Ann. Zool. Fennici. 14:204-223

KRAUSSE, A. (1929). Zur terminologie der edaphischer Biozoonosen. Inst. Entom. Z. 22:110-111.

KRIVOLUTSKY, D.A., KORGOVA, D.A. and F.A. TIKHOMIROV. (1983). Some radiological problems of terrestrial and soil animals. In: Ph. Lebrun et al. eds. New Trends in soil Biology Lovain-la-Neuve: 463-468.

LADELL, W.R.S. (1936). An new apparatus for separating insects and other arthropods from the soil. Ann. App. Biol. 7:141-155.

LAVELLE, P. (1978). Les Vers de terre de la savane de Lamto (Cote d'Ivoire); peuplements, populations et fonction dans l'écosystème. These Doctorat, Paris VI, Publ. Lab. Zool. E.N.S. 301 pp.

LAVELLE, P. (1981 a). Informe 1981. (Distribución Restringida). Instituto de Ecología-Comisión Federal de Electricidad. México. 116 pp.

LAVELLE, P. (1981 b). La función de las lombrices de tierra en los suelos.

En; Mem. XIV Cong. Nal. Cienc. del Suelo: 523-535.

- LAVELLE, P., MAURY, M.E. y V. SERRANO. (1981). Estudio cuantitativo de la fauna del suelo de la región de Laguna Verde, Ver. Epoca de lluvias. En: P. Reyes-Castillo Ed. Estudios Ecológicos en el Trópico Mexicano. Pub. Inst. Ecol. 6:65-100
- LAVELLE, P. (1983). The soil of the tropical savannas. I. The community structure. In: Tropical savannas ecosystems. In: F. Bourliere Ed. Ecosystemes of the world UNESCO. 13:477-484.
- LAVELLE, P. (1984). The soil System in the Humid Tropics. Biol. International. 9:2-17
- LAVELLE, P. et B. KOHLMANN. (1984). Etude quantitative de la macrofaune du sol dans une forêt tropicale humide du Mexique (Bonampak, Chiapas). Pedobiología. 27. 377:393.
- LAVELLE, P., BAROIS, I., ESTRADA, E., MORENO, A., RODRIGUEZ, V. e I. SANCHEZ. (en prep.). Factores Determinantes de las comunidades de invertebrados en el área de Laguna Verde, Ver.: Un estudio preliminar. Instituto de Ecología, Méx.
- LECORDIER, C. (1972). Les Carabiques de la savane de Lamto (Cote-d'Ivoire) Bull. l'Inst. Found. Afrique Noire. 34(2):378-456.

- LECORDIER, C., GILLON, D. et Y. GILLON. (1974). Les Carabiques (Col.) de Lamto (Cote D'Ivoire). Etude d'un cycle saisonnier. Ann. Univ. Abidjan Serie E. (Ecologie). 7(1):533-542
- LEE, K.E. and T.G. WOOD. (1968). Preliminary studies of the role of *Nasutitermes exitiosus* (Hill), in the cycling of organic matter in a yellow podzolic soil under dry sclerophyll forest in south Australia. In: Trans. 9th. Int. Cong. Soil. Sci. Adelaide 2:11-18.
- LEGNER, E.F., GREATHERAD, D.J. and I. MORE. (1981). Equatorial East African Predatory and Scavenger Arthropods in Bovine Excrement. Environ. Entomol. 10(5):620-625.
- LIM, K.D., R.K. STEWART and W.N. YULE. (1980). A Historical Review of the Bionomics and control of *Phyllophaga anxia* (Le Conte). (Col. Scarabaeidae) with special reference to Quebec. Ann. Soc. Ent. Quebec. 25(3): 163-178.
- LIM, K.P., R.K. STEWART and W.N. YULE (1982). Spatial distribution of white grubs (*Phyllophaga anxia*: Col. Scarab.) to estimate population densities. Ann. Ent. Soc. Quebec. 27:176-183.
- MCATEE, W.L. (1907). Census of four square feet. Science 26:447-449.
- MACFAYDEN, A. (1953). Notes on methods for the extraction of small soil arthropods J. Anim. Ecol. 16:65-77.

- MALDAGUE, M.E. (1964). Importance des populations des termites dans le sols equatoriaux. In: Proc. 8th. Int. Cong. Soil Sci. Bucharest. 3:743-752.
- MASSA, B. (1979). Nouva specie del genere *Hoplia* Illig. in Sicilia (Coleoptera:Melolonthidae). Boll. Ass. Romana. Ent. 34:42-49
- METCALF, C.L., y W.P. FLINT. (1982). Insectos destructivos e insectos útiles, sus costumbres y su control. Ed. Continental, México 1208 pp.
- MOHR, C.O. (1943). Cattle droppings as ecological units. Ecol. Monographs. 13(3):277-298.
- * MORON, M.A. (1975). Coleópteros Lamelicornios de Villa de Allende, Edo. de Méx. Tesis de Licenciatura. Fac. Ciencias. U.N.A.M.:78-79.
- MORON, M.A. (1983). Introducción a la Biosistemática y Ecología de los coleópteros Melolonthidae edáficolos de México. II Mesa Redonda sobre plagas del suelo. Chapingo. Méx. C1-C13.
- MORON, M.A. (1985). Revisión del género *Phyllophaga* Harris en México. (INSECTA COLEOPTERA MELOLONTHIDAE). Tesis Doctoral Fac. Ciencias U.N.A.M. 375 pp.
- MORON, M.A. y R.A. TERRON (1984). Distribución Altitudinal y estacional

de los insectos necrófilos en la Sierra Norte de Hidalgo, México. Acta Zool. Mex. (n.s.). 3:1-47.

MORRIS, H.M. (1920). Observations on the insect fauna of permanent pasture in Cheshire. Ann. App. Biol. 7:141-155.

MORRIS, H.M. (1922). The insect and other invertebrate fauna of arable land at Rothamsted. Ann. App. Biol. 9:282-305.

MORRIS, H.M. (1927). The insect and other invertebrate fauna of arable land at Rothamsted. Part. II. Ann. App. Biol. 14:442-464.

NAJT, J. (1976). Algunos conceptos sobre la Biología de los Suelos como ciencia de nuestro tiempo. En: IDIA Supl. 29:97-105.

OSELLA, G. (1979). Soil Curculionidae (Coleoptera). Boll. Zool. 46:299-318.

PARROT, W.L., JENKINS, J.N. and W.T. BUFORD. (1970). Instar and duration of Stadia of Boll Weevil Larvae. Ann. Ent. Soc. Amer. 63(5): 1265-1267.

PERSSENS, T. y U. LOHM. (1977). Energetical significance of the annelids and arthropods in a Swedish grassland soil. Ecol. Bull. 23: 1-211.

PETERSON, A. (1977). Larvae of Insects. Part. II. Edwards Brothers Inc. 416 pp.

- PINEDA, A. y A. HERNANDEZ. (1983). Efecto de la temperatura sobre el crecimiento, consumo de tierra y fecundidad de la lombriz de tierra *Phonthoscolex corethrurus* Muller 1857. (Oligoqueta: Glossoscolecidae). Tesis Prof. E.N.E.P.I., U.N.A.M.
- PRICE, P.W. (1975). Insect Ecology. Jhon Wiley and Sons. New York:1-28.
- RANGEL, P. (En prep.). Condiciones generales del suelo. En: P. Reyes-Castillo y P. Lavelle, Eds. Ecología del suelo de un pastizal tropical de México. Pub. Inst. Ecol.
- RAPOPORT, E.H. (1958). Colémbolos de Bahía Blanca, Argentina I. Rev. Soc. Ent. Agr. 21(1);29-37.
- RAPOPORT, E.H. (1959). Algunos aspectos de la Biología de suelos. En: Ext. Cult. Univ. Sur Bahía Blanca:1-23.
- RAPOPORT, E.H. (1968). La fauna edáfica y sus aplicaciones en la caracterización de los suelos. En: "Progressos em Biodinamica e Productividade do Solo" (II Congr. Lat. Amer. Biología do Solo). Universidade de Santa Maria Brasil: 155-169.
- RAPOPORT, E.H. (1970). Fauna del suelo: Algunos datos sobre su abundancia y distribución. La Ciencia en Venezuela. Universidad de Carabobo. Venezuela: 468-481.
- RADCLIFFE, J.E. and E.O. PAYNE. (1969). Feeding preference and ovoposition

sites of adult grass grub beetles (Costelytra zealandica (White)) on pasture plants. N.Z.J.Agr. Res. 12(4):771-776.

RAVINOVICH, J.E. (1982). Introducción a la ecología de poblaciones animales. C.E.C.S.A. México.: 313 pp.

REINHARD, H.J. (1946). Life histories of some Texas *Phyllophaga*. J. Econ. Entomol. 39(4):475-480.

REYES, R.J. (1983). Observaciones biológicas de campo sobre *Diabrotica virgifera zea* K & S., en maíz de temporal en el estado de Jalisco. II. Mesa Redonda sobre Plagas del Suelo. Chapingo. Méx.: C37-C40.

RICO-FERRAT, G. (En prep.). Ciclo estacional de las raíces. En: P. Reyes-Castillo y P. Lavelle. Eds. Ecología del suelo de un pastizal tropical de México. Pub. Inst. Ecol.

RICO-FERRAT, F. (En prep.). Condiciones generales del suelo. En: P. Reyes-Castillo y P. Lavelle, Eds. Ecología del suelo de un pastizal tropical de México. Pub. Inst. Ecol.

RIOS, R.F. y P.S. ROMERO. (1982). Importancia de los daños al maíz por insectos del suelo en el estado de Jalisco. Folia Ent. Mex.: 52:41-60.

- RITCHER, P.O. (1939). Observation on White grub pupation. Jour. Kans. Ent. Soc. 12(2): 64-69.
- RITCHER, P.O. (1958). Biology of Scarabaeidae. Ann. Rev. Entomol. 3:311-334.
- RITCHER, P.O. (1966). White grubs and their allies, Oregon State University Press, U.S.A. 219 pp.
- SALT, G. and F.S.J. HOLLICK. (1944). Studies of wireworms populations I. A census of wireworms in pasture. Ann. App. Biol. 31:52-64.
- SALT, G. and F.S.J. HOLLICK. (1946). Studies of wireworms populations II. Spatial distribution. J. Exp. Biol. 23:1-46.
- SALT, G., HOLLICK, F.S.J., RAW, F and B. BRIAN. (1948). The Arthropod population of pasture soil. J. Anim. Ecol. 17:139-150.
- SHAUNG, N.G., TROUT, J.R. and AHMAD. (1983). Spatial Distribution of the larval population of the Japanese Beetle (Coleoptera:Scarabaeidae) in Turfgrass. J. Econ. Entomol. 76:26-30.
- SHELFORD, V.E. (1913). Animal communities in temperate America. Chicago.
- SNOWBALL, G.J. (1944). A consideration of the insect population associated with cow dung at Crawley W.A. Jour. Royal Soc. West.

Austr. 28:219-245.

STEFFEY, F.L. and J.J. TOLLEFSON. (1982). Spatial dispersion patterns of northern and Western corn rootworms adults in Iowa Cornfield. Envirom. Entomol. 11(2):283-286.

STRICKLAND, A.H. (1944). The arthropod fauna of some tropical soils. Top. Agric. Trin. 21:107-114.

STRICKLAND, A.H. (1945). A survey of the arthropod soil and litter fauna of some forest reserves and cacao states in Trinidad British West Indies. J. Anim. Ecol. 14:1-11.

STRICKLAND, A.H. (1947). The soil fauna of two contrasted plots of land in Trinidad British West Indies. J. Anim. Ecol. 16:1-10.

THIOLLAY, J.M. (1978). Comparaisons entre les peuplements de Falconiformes des Palines cotieres de Mexique et de Cote d'Ivoire. Le Gerfaut 68:139-162.

THOMPSON, M. (1924). The soil population. An investigation of the biology of the soil in certain districts of Aberystwyth. Ann. App. Biol. 11:349-394.

VESTAL, A.G. (1913). An associational study of Illinois sand prairie. Bull. Ill. Lab. Nat. Hist. 10:1-96.

WOLDA, H. (1984). Spatial and temporal variation in abundance in tropical animals. In: S.L. Sutton et al eds. Tropical Rain Forest: Ecology and Management. Sp. Pub. Ser. Brit. Ecol. Soc. Blackwell Sci. Pub. 2: 93-105.

ZARAGOZA, S.C. (1966). Contribución al estudio de los Crisomélidos de México. I. (Coleoptera:Chrysomelidae). Ann. Inst. Biol. UNAM. 37(1,2):143-154.

APENDICE A

Lista de las especies de Coleoptera presentes en el suelo de la Estación "A", durante el período de muestreo. (*sólo se colectaron adultos, ** sólo se coietaron larvas).

ADEPHAGA

I CARABIDAE

1) CARABINAE

a) HARPALINI

Amblygnathus mexicanus Bates *

Bradycellus nigrellus Bates *

b) SCARITINI

Aspidoglossa subangulata Putzeys *

Clivina sp. *

Clivina marginipennis Putzeys *

Clivina distigma Putzeys *

c) LEBIINI

Microlestes tehuantepec Mateu *

d) BEMBIDIINI

Paratachys sp. 1 *

Paratachys sp. 2 *

Paratachys sp. 3 *

e) MICATOPINI

Micatopus sp.

POLYPHAGA

A) HYDROPHILOIDEA

II) HYDROPHILIDAE

1) SPHAERIDIINAE

a) SPHAERIDIINI

Phaenonotum sp. *

B) HISTEROIDEA

III) HISTERIDAE

1) HISTERINAE

a) EXOSTERININI

Phelister aff. *alticola* **Phelister* sp. *

C) STAPHYLINOIDEA

IV) STAPHYLINIDAE

1) PAEDERINAE

a) PAEDERINI

Lobrathium sp. **Dacnochilus* sp. **Scopaeus* sp. **Homaeotarsus* sp. **Echiaster* sp. *

b) PINOPHILINI

Pinophilus sp. *

2) TACHYPORINAE

a) BOLITOBIIINI

Bryoporus sp. *

- b) TACHYPORINI
Coproporus sp. *

3) OXYTELINAE

- a) OXYTELINI
Apocellus sp. 1 *
Apocellus sp. 2 *
Apocellus sp. 3 *
Apocellus sp. 4 *
Oxytellus sp. *

4) STAPHYLININAE

- a) STAPHYLININI
Diochus sp. *

5) STENINAE

- a) STENINI
Stenus sp. *

6) OSORIINAE

- a) OSORIINI
Osorius sp.

7) XANTHOLININAE

- sp. 1 *

8) ALEOCHARINAE

- sp. 1 *
sp. 2 *
sp. 3 *
sp. 4 *

V) PSELAPHIDAE

1) PSELAPHINAE

a) BRACHYGLUTINI

Reichenbachia bifoveata Fletcher **Reichenbachia appendiculata* Raffray **Reichenbachia* sp. *

b) BATRISINI

Arthmius sp. *

VI) SCYDMAENIDAE

sp. 1 *

VII) SCAPHIDIIDAE

sp. 1 *

D) SCARABAEOIDEA

VIII) SCARABAEIDAE

1) SCARABAEINAE

a) SCARABAEINI

Canthon (Glaphyrocantion) viridis (Bauv.) *

b) ONTHOPHAGINI

Onthophagus landolti cfr. *

2) APHODIINAE

a) EUPARIINI

Ataenius sp. 1*Ataenius* sp. 2*Ataenius* sp. 3*Ataenius* sp. 4

IX) MELOLONTHIDAE

1) MELOLONTHINAE

a) MELOLONTHINI

Phyllophaga [*Phyllophaga*] *ravida* Blanch,
Phyllophaga [*Phytalus*] *trichodes* (Bates)

b) DIPLLOTAXINI

Diploctaxis puberula LeConte.

c) HOPLINI

Hoplia squamifera Burm.

2) DYNASTINAE

a) CYCLOCEPHALINI

Cyclocephala immaculata (Oliv.)

Cyclocephala lunulata Burm.

Cyclocephala sp. **

3) RUTELINAE

a) ANOMALINI

Anomala megalops Bates

E) ELATEROIDEA

X) CEBRIONIDAE

Selenodon sp. **

XI) ELATERIDAE

1) PHYROPHORINAE

a) PHYROPHORINI

Phyrophorus sp. **

b) CONODERINI

Conoderus exclamationis (Cand.) *

Aeolus aff. *mellilus* Cand. *

Aeolus aff. *circumscripatus* (Germ.) *

Aeolus aff. *trilineatus* Cand. *

Aeolus sp. **

2) ADRASTINAE

Glyphonyx quadricollis **Glyphonyx* sp. **

XII) THROSCIDAE

sp. 1 *

F) CANTHAROIDEA

XIII) LAMPYRIDAE

sp. 1 **

sp. 2 **

sp. 3 **

sp. 4 **

1) PHOTURINAE

Photuris sp. * *

XIV) CANTHARIDAE

1) SILINAE

sp. 1 **

G) DERMESTOIDEA

XV) DERMESTIDAE

sp. 1 *

H) CUCUJOIDEA

XVI) NITIDULIDAE

sp. 1 *

XVII) COCCINELLIDAE

sp. 1 *

I) TENEBRIONOIDEA

XVIII) COLYDIIDAE

sp. 1 **

XIX) TENEBRIONIDAE

1) TENEBRIONINAE

a) PEDININI

Blapstinus sp. **Blastinus fortis* LeConte *

b) HETEROTARSINI

Anaedus punctatissimus Blanchard *

J) MELOOIDEA

XX) ANTHICIDAE

Tomoderus brevicornis Champion **Vacusus vicinus* La Ferté **Vasucus villosus* Werner *

K) CHRYSOMELOIDEA

XXI) CERAMBYCIDAE

1) LAMINAE

a) ONCIDERINI

Oncideres sp. *

b) ACANTHOCININI

Lagocheirus rogersi (Bates) **Lepturges* sp. *

2) CERAMBICINAE

c) IBIDIONINI

Neocompsa sp. *

XXII) CHRYSOMELIDAE

1) HISPINAE

a) CEPHALOLIINI

sp. 1 *

sp. 2 *

Stenispa sp. *

2) EUMOLPINAE

a) COLASPINI

Rhabdopterus sp. 1 **Rhabdopterus* sp. 2 **Colaspis hypochlora* Lefevre *aff. sp. *Colaspis* **

b) IPHIMEINI

Nodonota clypaelis Horn *

c) TYPOPHORINI

Paria sp. *

3) ALTICINAE

sp. 1

Syphraea sp. **Distigmoptera texana* Blake *

4) GALERUCINAE

Cerotoma astrofasciata *

5) CHRYSOMELINAE

sp. 1

a) DORYPHORINI

Calligrapha sp. *

L) CURCULIONOIDEA

XXIII) CURCULIONIDAE

1) CURCULIONINAE

a) BARINI

Sibariops evanescens Champion *

Anacetrinus sp. *

b) CRYPTORYNCHINI

Eurhoptus sp. *

Pheloconus aff. *pallisteri* Kissinger *

Rhysomatus nigerrimus Fahreus *

c) THYCHIINI

Sibinia aff. *zapoteca* Clark *

Sibinia sp. *

d) ANTHONOMINI

Anthonomus sp. *

2) OTIORHYNCHINAE

a) EPICAERINI

Epicaerus mexicanus Boheman *

3) CALENDRIINAE

a) SPHENOPHORINI

Sphenophorus sulcifrons Champion *

Sphenophorus coesifrons (Gyllenhal) *

4) COSSONINAE

a) ANCHONINI

Anchonus salebrosus Champion *

5) APIONINAE

a) APIONINI

Apion sp. *

6) HYLOBIINAE

sp. nov. *

APENDICE B

Clave para identificar las larvas de Melolonthidae presentes en el suelo de la estación "A". Elaborada con base en Ritcher (1966).

1.- Abertura anal usualmente angulada o en forma de "Y". Galea y lacina proximalmente fusionadas, pero distalmente adaptadas en forma estrecha una a la otra. Ultimo segmento antenal siempre con una mancha sensorial dorsal única, grande y oblonga.----- *Melolonthinae* 2

Abertura anal en línea recta o levemente curvada. Galea y Lacina fusionadas formando un Mala. Ultimo segmento antenal con una o más manchas sensoriales dorsales.----- 5

2.- Raster con Palidia longitudinal. Abertura anal en forma de "Y", siendo la base de la "Y" menor que sus brazos.----- *Phyllophaga* 3

Raster sin Palidia, con sedas dispersas curvadas, convergentes, formando un semicírculo desnudo, o con Palidia consistente en una hilera, a cada lado, de sedas oblicuas prominentes, en forma de "bigote". El tallo de la "Y" tiene aproximadamente la mitad de la longitud del brazo o tiene la misma longitud.----- 4

3.- Con varias hileras de sedas ubicadas sobre el área inmediata superior a la sutura frontoclipeal. Primer estadio larval con una hilera de sedas sobre esta área ----- *Phyllophaga (Phylatus) trichodes* (Bates)

Con una hilera de sedas largas ubicadas sobre el área inmediata superior a la sutura frontoclipeal, Primer estadio larval con un par de sedas sobre esta área,----- *Phyllophaga (Phyllophaga) ravidia* Blanch.

- 4.- Raster con un palidia oblicuo de largas sedas en forma de "bigote", a cada lado, justamente en la parte anterior de cada lóbulo anal. Tarsungula de las patas protorácicas y mesotorácicas largos, y muy cortos en las metatorácicas. -----*Diplotaxis puberula*. LeConte.

Raster con sedas dispersas, curvadas convergentes, formando un semicírculo desnudo. Tarsungula de las patas meso y metatorácicas de tamaño reducido.----- *Hoplia squamifera* Burm.

- 5.- Raster con sedas dispersas, en forma de garfios y sin palidia, segmento apical de la antena con dos manchas sensoriales dorsales ----- 6

Raster con palidia, segmento apical de la antena con una mancha sensorial dorsal larga y oblonga.----- *Anomala megalops* Bates.

- 6.- Anchura máxima de la cápsula cefálica del tercer estadio menor a 3.9 mm, la del segundo menor a 2.3 mm y la del primero menor a 1.5 mm. Lóbulos pleurales de los segmentos I a VIII con menos de 7 sedas. ---
----- *Cyclocephala immaculata* (Oliv)

Anchura máxima de la cápsula cefálica del tercer estadio mayor a 4.2 mm, y la del segundo mayor a 2.7 mm. Lóbulos pleurales de los segmentos

I a VIII con 8 o más sedas, ----- *Cyclocephala lunulata* Burm.

APENDICE C

Promedios de densidad en i/m² y biomasa en g/m² de los principales taxa y sus estados, colectados en el suelo de la estación "A", en las diferentes épocas del año. (Nov. de 1981 a Oct. de 1982). l= larvas, p= pupas, a= adultos, t= total, o= otros.

TAXA	ESTADOS	EPOCA HUMEDA		EPOCA SECA	
		$\bar{X}D$ (i/m ²)	$\bar{X}B$ (g/m ²)	$\bar{X}D$ (i/m ²)	$\bar{X}B$ (g/m ²)
<i>C. immaculata</i>	l	28.4	6.906	10.4	3.346
	p	0.2	0.052	1.0	0.218
	a	1.0	0.180	0.6	0.115
<i>H. squamifera</i>	l	15.9	0.631	13.3	0.707
	p	---	---	0.2	0.005
	a	0.1	0.004	0.4	0.014
<i>P. ravida</i>	l	17.0	7.962	1.3	0.973
	p	---	---	0.1	0.042
	a	---	---	---	---
<i>A. megalops</i>	l	13.0	1.924	3.2	0.823
	p	---	---	0.9	0.124
	a	0.1	0.010	0.6	0.066
<i>P. trichodes</i>	l	7.2	4.713	4.0	2.768
	p	---	---	0.1	0.042
	a	0.4	0.348	0.3	0.197

TAXA	ESTADOS	EPOCA HUMEDA		EPOCA SECA	
		$\bar{X}D$ (i/m ²)	$\bar{X}B$ (g/m ²)	$\bar{X}D$ (i/m ²)	$\bar{X}B$ (g/m ²)
o. Melolonthidae	l	0.3	0.063	----	---
	p	---	----	----	---
	a	---	----	----	---
t. Melolonthidae	l	81.8	22.201	31.8	8.618
	p	0.2	0.052	2.3	0.432
	a	1.8	0.543	2.1	0.389
STAPHYLINIDAE					
<i>Osoarius</i> sp.	l	9.8	0.017	7.2	0.014
	p	2.1	0.001	0.2	0.001
	a	70.4	0.423	68.4	0.410
o. Staphylinidae	a	4.0	0.009	5.7	0.009
Staphylinidae	t	86.3	0.454	81.5	0.434
CHYSOMELIDAE					
<i>Stenispia</i> sp.	a	0.7	0.003	2.8	0.009
Eumolpinae	l	62.3	0.469	49.7	0.621
Chrysomelidae	a	2.1	0.034	0.4	0.002
Chrysomelidae	p	0.2	0.005	0.4	0.006
Chrysomelidae	t	65.3	0.511	53.3	0.638

TAXA	ESTADOS	EPOCA HUMEDA		EPOCA SECA	
		$\bar{X}D$ (i/m ²)	$\bar{X}B$ (g/m ²)	$\bar{X}D$ (i/m ²)	$\bar{X}B$ (g/m ²)
ELATERIDAE					
	l	22.9	0.118	24.3	0.131
<i>Aeolus</i> spp.	p	1.2	0.006	1.0	0.005
	a	3.9	0.021	2.6	0.010
<i>Glyphonyx</i> sp.	l	19.6	0.067	32.6	0.107
	a	0.1	0.001	0.4	0.002
o. Elateridae	a	0.7	0.008	0.1	0.001
Elateridae	t	48.4	0.221	61.0	0.256
CURCULIONIDAE					
<i>Sibariops evanescens</i>	a	0.4	0.001	1.1	0.002
Curculionidae	l	1.7	0.026	2.2	0.075
o. Curculionidae	a	1.2	0.048	0.2	0.016
Curculionidae	t	5.1	0.075	3.5	0.093
HYDROPHILIDAE Y SCARABAEIDAE					
<i>Phaenonotum</i> sp.	a	2.4	0.005	5.0	0.010
	l	1.5	0.008	0.8	0.006
<i>Ataenius</i> spp.	p	0.2	0.002	0.0	0.001
	a	2.0	0.014	0.9	0.009
<i>Ataenius</i> spp.	t	3.7	0.024	1.7	0.016
OTRAS FAMILIAS					
Lampyridae	l	0.2	0.002	0.3	0.005

TAXA	ESTADOS	EPOCA HUMEDA		EPOCA SECA	
		\bar{X}_D (1/m ²)	\bar{X}_B (g/m ²)	\bar{X}_D (1/m ²)	\bar{X}_B (g/m ²)
Anthicidae	a	2.8	0.003	2.3	0.003
Carabidae	1	0.2	0.001	0.2	0.001
Carabidae	a	2.5	0.012	2.3	0.007
	1	0.7	0.006	1.6	0.002
o. familias	p	1.1	0.099	0.6	0.015
	a	1.7	0.063	0.5	0.001
Total		9.2	0.186	7.8	0.034

APENDICE D

Especialistas que colaboraron en la identificación de los diferentes taxa de Coleoptera. (a = adultos, l = larvas).

<u>TAXON</u>	<u>ESPECIALISTA</u>	<u>INSTITUTION</u>	<u>PAIS</u>
a. Carabidae	G.E. Ball	University of Alberta	Canadá
a. Hydrophilidae	P.J. Spangler	Smithsonian Institution	E.U.A.
a. Histeridae	R.L. Wenzel	Field Museum of Natural History	E.U.A.
a. Staphylinidae	L. Herman	American Museum of Natural History	E.U.A.
a. Pselaphidae	D.S. Chandler	University of New Hampshire	Inglaterra
a. Scarabaeidae	V. Halffter	Instituto de Ecología	México
a. <i>Onthophagus</i>	M. Zunino	Museo ed Istituto di Zoologia, Torino	Italia
a. Aphodiinae	A. Martínez	CONICIT	Argentina
a. Melolonthidae	M.A. Morón	Instituto de Ecología	México
a.y l. Elateridae	E.C. Becker	Biosystematic Research Institute	Canadá
l. Lampyridae	J.E. Lloyd y J. Cicero	University of Florida	E.U.A.
l. Cantharidae	W. Wittmer	Naturhistorisches Museum Basel	Suiza
a. Tenebrionidae	Ch. A. Triplehorn	Ohio State University	E.U.A.
a. Anthicidae	F.G. Werner	University of Arizona	E.U.A.
a. Cerambycidae	R. Terrón	UAM Xochimilco	México

<u>TAXON</u>	<u>ESPECIALISTA</u>	<u>INSTITUCION</u>	<u>PAIS</u>
a. Chrysomelidae	E.U. Balsbaugh Jr.	South Dakota State University	E.U.A.
1. Chrysomelidae	L. LeSage	Biosystematic Research Institute	Canadá
a. Curculionidae	Ch. O'Brien	Florida Agricultural and Mechanical University	E.U.A.