



7
24

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

**" DISTRIBUCION Y ABUNDANCIA DE SCARABAEIDAE Y SILPHIDAE
(INSECTA: COLEOPTERA) EN UN TRANSECTO ALTITUDINAL
EN EL ESTADO DE VERACRUZ".**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
BIOLOGA**

P R E S E N T A

LUCRECIA ARELLANO GAMEZ

México, D.F.
1992

**TESIS CON
FALLA DE ORDEN**



Universidad Nacional
Autónoma de México

UNAM



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 está 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.

CONTENIDO.

	PAGS.
INTRODUCCION.	1
OBJETIVOS.	4
ZONA DE ESTUDIO.	5
1. LOCALIZACION.	5
2. MEDIO AMBIENTE FISICO.	7
2.1. Geología y Fisiografía.	7
2.2. Orografía	14
2.3. Morfoedafología.	15
2.4. Clima.	22
2.5. Vegetación.	25
METODOS.	31
1. METODOS DE COLECTA.	31
1.1. Colectas directas.	31
1.2. Colectas con trampas.	31
2. ANALISIS TAXONOMICO.	32
3. ANALISIS DE DATOS.	33
3.1. Clasificación.	33
3.2. Ordenación.	34
3.3. Análisis de gremios.	35
RESULTADOS.	37
1. DISTRIBUCION Y ABUNDANCIA DE LAS ESPECIES EN LA ZONA DE ESTUDIO.	37

1.1. Comentarios generales.	37
1.2. Análisis de sitios.	40
1.3. Análisis de la distribución de las especies.	42
2. VARIACIONES ESTACIONALES DE LA DIVERSIDAD DE ACUERDO AL TIPO DE VEGETACION.	47
2.1. Scarabaeinae.	47
2.1.1. Vegetación original.	47
2.1.2. Vegetación inducida.	52
2.2. Silphidae.	60
2.2.1. Vegetación Primaria.	60
2.2.2. Vegetación inducida.	61
3. CAMBIOS EN LA ESTRUCTURA DEL GREMIO DE LOS SCARABAEINAE EN FUNCION DE LA EPOCA DEL AÑO.	63
3.1. Selva Baja Caducifolia.	63
3.2. Bosque Mesófilo de Montaña.	68
3.3. Bosque de Pino.	72
3.4. Características generales del gremio Scarabaeinae de acuerdo al tipo de vegetación.	75
4. FENOLOGIA.	80
4.1. Variaciones temporales de la actividad de una especie en función de su distribución.	84
DISCUSION Y CONCLUSIONES	88
1. ANALISIS GENERAL DEL GRADIENTE ALTITUDINAL.	88
2. DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA DEL GREMIO SCARABAEINAE EN EL TRANSECTO.	89

INDICE DE FIGURAS Y TABLAS

	PAG
Fig. 1. Localización de la zona de estudio	6
Fig. 2. Geología de la zona de estudio.	8
Fig. 3. Provincias Fisiográficas de la República Mexicana y del estado de Veracruz.	9
Fig. 4. Subprovincias Fisiográficas de la zona de estudio.	11
Fig. 5. Tipos de suelos presentes en el área de estudio.	17
Fig. 6. Principales pisos de vegetación presentes en el transecto estudiado.	26
Fig. 7. Clasificación de las localidades incluidas en el transecto altitudinal trabajado.	41
Fig. 8. Análisis de Componentes Principales de los sitios de muestreo en la zona de estudio.	43
Fig. 9. Dendrograma resultante de la clasificación de especies capturadas durante el muestreo 1990, en la zona central de Veracruz.	44
Fig. 10. Análisis de componentes principales de las especies capturadas durante el muestreo 1990 en la zona central de Veracruz.	46
Fig. 11. Diversidad en el transecto estudiado durante la temporada de lluvias de 1990, en la vegetación original.	48
Fig. 12. Curvas de dominancia-diversidad del logaritmo de la biomasa de Scarabaeinae, presentes en la vegetación original durante la temporada de lluvias 1990.	49

3. CAMBIOS EN LA ESTRUCTURA DEL GREMIO SCARABAEINAE EN FUNCION DE LA EPOCA DEL AÑO.	94
3.1. Distribución por tamaño.	97
3.2. Efecto a corto plazo de la influencia del hombre sobre las selvas bajas caducifolias.	97
4. FENOLOGIA DE SCARABAEINAE.	99
5. FAMILIA SILPHIDAE.	100
6. BIOGEOGRAFIA HISTORICA.	102
LITERATURA CITADA .	121
APENDICES	128

Fig. 13. Diversidad en el transecto estudiado, en la vegetación original durante la temporada de secas de 1990.	51
Fig. 14. Curvas de dominancia-diversidad del logaritmo de la biomasa de Scarabaeinae durante la temporada seca de 1990.	53
Fig. 15. Diversidad presente en la zona de estudio, en la vegetación inducida durante la temporada de lluvias 1990.	54
Fig. 16. Representación de las relaciones de dominancia-diversidad de escarabajos colectados en la zona de estudio durante 1990.	55
Fig. 17. Diversidad presente en el transecto estudiado, durante la temporada de secas 1990, en la vegetación inducida.	57
Fig. 18. Segregación de nichos ecológicos del gremio de escarabajos en selvas bajas caducifolias, durante la temporada de lluvias de 1990.	64
Fig. 19. Segregación de nichos ecológicos del gremio de escarabajos, en un potrero asociado a la selva baja caducifolia de Cerro Gordo, durante 1990.	65
Fig. 20. Segregación de nichos ecológicos del gremio de escarabajos, en selvas bajas caducifolias, durante la temporada de secas 1990.	67
Fig. 21. Segregación de nichos ecológicos del gremio Scarabaeinae en el bosque mesófilo durante la temporada de lluvias 1990.	69
Fig. 22. Segregación de nichos ecológicos del gremio Scarabaeinae en el bosque mesófilo durante la temporada de secas 1990.	70
Fig. 23. Segregación de nichos ecológicos del gremio Scarabaeinae durante la temporada de lluvias 1990, en potreros próximos al bosque mesófilo.	71

Fig. 24. Segregación de nichos ecológicos del gremio Scarabaeinae en potreros vecinos al bosque mesófilo durante la temporada de secas.	73
Fig. 25. Segregación de nichos ecológicos del gremio Scarabaeinae en bosque de pino y potreros vecinos a éste durante la temporada de lluvias 1990.	74
Fig. 26. Segregación de nichos ecológicos del gremio Scarabaeinae en potreros vecinos al bosque de pino, durante la temporada seca de 1990.	76
Fig. 27. Comparación del Tamaño Medio Ponderado a lo largo del transecto altitudinal, durante la temporada de lluvias 1990.	78
Fig. 28. Comparación del Tamaño Medio Ponderado a lo largo del transecto altitudinal, durante la temporada seca 1990.	79
Fig. 29. Jalcomulco. Datos meteorológicos y fenología de Scarabaeinae de Selva.	81
Fig. 30. Parque Ecológico Clavijero. Datos meteorológicos y fenología de Scarabaeinae y Silphidae en el bosque mesófilo.	82
Fig. 31. Fenología Cafetal Casa Conecalli de Scarabaeinae y Silphidae.	83
Fig. 32. Sierra de Agua. Datos meteorológicos y fenología de Geotrupinae y Silphidae en el Bosque de Pino.	85
Fig. 33. Fenología comparada de <i>Onthophagus incensus</i> ; <i>Copris incertus</i> y <i>Onthophagus cyanellus</i> durante 1990.	87
Fig. 34. Ejemplo de diversificación ecológica en la subtribu Canthonina en el transecto de estudio.	111

INTRODUCCION

Los cambios en la Tierra y la evolución de los seres vivos están íntimamente relacionados. El levantamiento de una cadena montañosa o la incursión del mar en tierra firme provocan serias modificaciones en el ambiente. Los organismos habitantes de la región afectada pueden tener varias respuestas ante el cambio: adaptarse a un nuevo modo de vida, migrar hacia otros lugares o extinguirse. Además, las nuevas condiciones permiten que lleguen otros organismos e interactúen con la fauna nativa ocasionando cambios en las comunidades bióticas del lugar. El fenómeno puede resultar más complejo cuando dos áreas que estaban separadas se unen ocasionando que animales y plantas que habían evolucionado de manera independiente interactúen en un momento determinado de su historia. Tal es el caso de la conexión entre Norte y Sudamérica que ocurrió en el Plioceno (5.7 millones de años).

Sudamérica fue una isla durante una gran parte del Terciario. Desde comienzos del Eoceno (58 millones de años) hasta inicios del Plioceno (13 millones de años) estuvo aislada de Norteamérica por el océano, integrándose una fauna muy particular. Durante ese mismo periodo Norteamérica tuvo una historia diferente, ya que recibió elementos eurasiáticos a través de sucesivas migraciones por el puente de Behring. Al establecerse en el Plioceno el puente centroamericano que unió las dos masas continentales, se favoreció un movimiento complejo en ambas direcciones, predominantemente de norte a sur para los vertebrados y en el sentido contrario para los insectos (Halfiter, 1976).

Los procesos geológicos, asociados al movimiento de organismos provenientes de Norteamérica a Sudamérica y viceversa, han determinado que en México exista una amplia zona de solapamiento e intercomunicación entre las dos grandes regiones biogeográficas del continente americano (neártica y neotropical) conocida como Zona de Transición Mexicana (ZTM), la cual está constituida por conjuntos faunísticos de origen diferente que han evolucionado a partir de grupos ancestrales

**Fig. 35. Distribución altitudinal de la tribu
Onthophagini y de la subtribu Coprina.** 112

Tabla 1 113

**Fig. 36. Ejemplo de diversificación ecológica
en las subtribus Dichotomina y Phanaeina.** 114

Tabla 2 90

distintos (Halffter, 1976). La ZTM incluye algunas regiones del suroeste de los Estados Unidos, todo nuestro país y una gran parte de Centroamérica, que se extiende hasta las tierras bajas de Nicaragua, excepto el sur del lago de Nicaragua (Halffter, 1962, 1974, 1976, 1987). El límite aproximado entre las regiones neártica y neotropical está en la parte central de la ZTM y se encuentra delimitado por los sistemas montañosos que se mencionan a continuación:

- En el este y el oeste, las Sierras Madres Mexicanas.
- En el sur, el Eje Neovolcánico, con una proyección neártica en los valles altos de Oaxaca, Chiapas y Guatemala (Halffter, 1987).

La compleja topografía y las diferencias climáticas de la ZTM determinan otro factor importante (además del histórico) para la distribución de las especies, el ecológico, que implica una gran variedad de ambientes y refugios disponibles. En la ZTM existen invasores de origen neártico, neotropical, así como elementos propios. Esta sobreposición es la que determina el carácter de zona de transición. Es zona de transición, no de sustracción entre las regiones, por la existencia de rutas adecuadas para la dispersión, tanto corredores montañosos templados-fríos como corredores tropicales-húmedos (Halffter, 1987).

En la ZTM el Eje Neovolcánico constituye un área de enorme importancia al promover la especiación alopatrica y la vicarianza. En dicho sistema montañoso las diferencias climáticas, así como las altitudinales son muy evidentes. La zona del Cofre de Perote constituye un ejemplo, ya que en ella la ladera oriental, que da hacia el Golfo de México, es húmeda y la que da hacia el oeste (valle de Perote) es seca (Chazaro, 1982). Esta característica climática, aunada a la presencia de valles circunvecinos, facilita la penetración de muchos elementos tropicales a altitudes relativamente elevadas y de elementos neárticos al declive hacia el mar (Halffter, 1987).

La distribución de los organismos está también afectada por la creciente actividad humana. La zona central del estado de Veracruz, todavía hace algunos años era un área biológicamente rica donde se encontraban bosques de pino,

abeto, encino, bosques mesófilos de montaña, palmares y algunos tipos de selva (Rzedowski, 1986). Actualmente la vegetación primaria está siendo rápidamente desplazada y generalmente sólo se encuentra más o menos bien representada en lugares donde no se realizan actividades humanas o en laderas de difícil acceso.

Las principales causas de la destrucción de la vegetación primaria en la zona han sido: la construcción de zonas urbanas, tala de árboles para el establecimiento de cultivos perennes (cafétales, caña de azúcar y frutales) y anuales (maíz, frijol, hortalizas), el uso de pastizales inducidos como potreros, y la apertura de minas de arena y tezontle (Zolá, 1987). Cuando la vegetación original es desmontada para fines agrícolas o ganaderos, se producen cambios micro y macroclimáticos severos, dando como resultado un cambio profundo en la estructura y composición de la comunidad original.

Dentro de la familia Scarabaeidae (Insecta: Coleoptera) está incluida la subfamilia Scarabaeinae, que es un taxón bien definido, con una alta diversidad taxonómica y afinidades tropicales (Halfiter y Matthews, 1966). La subfamilia Geotrupinae (Scarabaeoidea: Geotrupidae), tiene en América afinidades neárticas, así como adaptaciones a las zonas montañosas. Por otra parte, la familia Silphidae (Insecta: Coleoptera), está integrada por organismos necrófagos, cuyas afinidades biogeográficas y hábitat son semejantes a los de la subfamilia Geotrupinae. Los tres taxa mencionados resultan fuertemente afectados por la deforestación debido a que son muy estenotópicos en relación con la cubierta vegetal y su alimento es producido por mamíferos herbívoros, que también son afectados por el desmonte (ver Halfiter, Favila y Halfiter, 1992). Estos grupos de coleópteros se colectan fácilmente y se prestan al análisis tanto biogeográfico como ecológico. Al realizar una comparación entre la forma en que se distribuyen cada uno de ellos, en diferentes ambientes naturales y perturbados en un área determinada, se pueden analizar y comprender de una manera general los procesos biogeográficos -tanto históricos como ecológicos- y el efecto de la deforestación sobre la distribución.

OBJETIVOS

1. Objetivos generales.

- Realizar un análisis biogeográfico-histórico y ecológico de la distribución de la familia Silphidae y de las subfamilias Scarabaeinae y Geotrupinae (Scarabaeoidea), en un gradiente altitudinal en la vertiente oriental del Sistema Volcánico Transversal.

2. Objetivos particulares.

Biogeografía Ecológica.

1. Determinar las áreas de distribución de las especies de la familia Silphidae y las subfamilias Scarabaeinae y Geotrupinae (Scarabaeoidea), a lo largo de un gradiente altitudinal en la vertiente oriental del Sistema Volcánico Transversal.
2. Establecer los posibles factores ambientales que limitan la distribución actual de estos grupos de coleópteros.
3. Analizar la composición y estructura de los gremios de Silphidae y Scarabaeinae tanto en lugares con vegetación primaria perturbada como en potreros y cafetales, a lo largo del transecto altitudinal.
4. Definir si existen cambios en la fauna de las localidades trabajadas, durante un ciclo anual de muestreo.

Biogeografía Histórica.

1. Explicar la influencia de los factores históricos en la distribución de Scarabaeinae, Geotrupinae y Silphidae en distintos tipos de vegetación, a lo largo del transecto altitudinal.
2. Conocer los patrones de dispersión seguidos por las especies de ambas familias y sus posibles centros de origen.

ZONA DE ESTUDIO

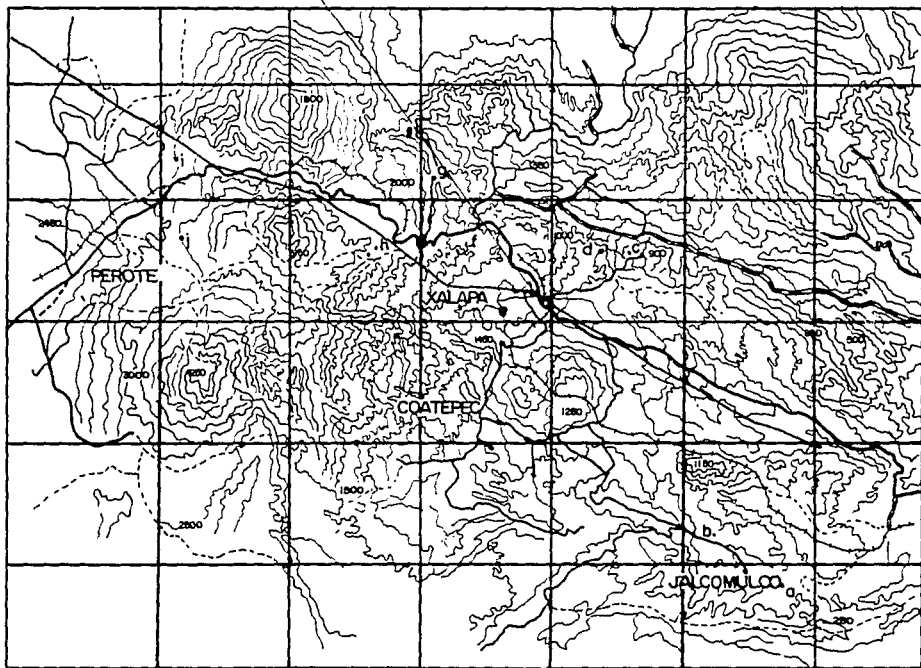
1. LOCALIZACION.

La zona de estudio se encuentra ubicada en el área centro-oriental del Estado de Veracruz, dentro de los 19°38', 19°01' latitud norte y los 96°08', 97°12' longitud oeste del meridiano de Greenwich. Es un transecto altitudinal que incluye las siguientes altitudes y localidades de la vertiente este del Cofre de Perote (Fig. 1):

- a) Jalcomulco (450 m).
- b) Cerro León, carretera a Jalcomulco: (700 m).
- c) Cerro Gordo, San Antonio Paso del Toro: (900-1000 m).
- d) Chiltoyac (1100 m).
- e) Xalapa; incluye Tiro de Hayas, Parque Ecológico Clavijero, Cafetal Casa Conecalli y Rancho Briones: (1360 m).
- f) Rancho La Mesa, Banderilla: (1530 m).
- g) Teapan (1770 m).
- h) Acajete (2000 m).
- i) Cruz Blanca (2340 m).
- j) Sierra de Agua (2600 m).



- a Jalcomulco
- b Cerro León
- c Cerro Gordo
- d Chiltayac
- e Xalapa
- f R. La Mesa
- g Teapan
- h Acajete
- i Cruz Blanca
- j Sierra de Agua



ESCALA 1:50 000

TOMADO DE CARTAS TOPOGRAFICAS INEGI, 1988: JALAPA,
COATEPEC, PEROTE.

Fig. 1. Localización de la zona de estudio

2. MEDIO AMBIENTE FISICO.

2.1. Geología y Fisiografía.

El transecto forma parte de la provincia fisiográfica (Fig. 2) del Sistema Volcánico Transversal y de la subprovincia de Chiconquiaco (Fig. 3), (INEGI, 1988).

Provincia del Sistema Volcánico Transversal.

Esta provincia atraviesa al estado de Veracruz aproximadamente en su porción central, sigue una dirección este-oeste y se extiende desde el sur de Papantla hasta el norte de Córdoba. Está constituida principalmente por rocas ígneas de composición andesítica, riolítica y basáltica, que están en forma de derrames, brechas y cenizas volcánicas. Estas rocas se depositaron durante el Cenozoico superior, en numerosos y sucesivos episodios volcánicos que se iniciaron a mediados del Terciario (35 millones de años atrás) y continuaron hasta el presente (INEGI, 1988).

Uno de los rasgos característicos del Sistema Volcánico Transversal o Eje Neovolcánico, es la franja de volcanes que se extienden de este a oeste, casi en línea recta, aproximadamente en el paralelo 19. Asimismo integran a esta región grandes sierras volcánicas, enormes coladas lávicas, amplios escudos volcánicos de basalto y depósitos de cenizas, entre llanuras de extensión diversa. Otro rasgo esencial lo dan las amplias cuencas cerradas ocupadas por lagos o depósitos de lagos antiguos, que tienen su origen en el bloqueo del drenaje original o han sido determinados por el afallamiento. Existen depresiones circulares de origen volcánico llamadas calderas, como la de Teziutlán.

En esta provincia, también hay rocas sedimentarias del Mesozoico y Cenozoico e ígneas intrusivas del Terciario las cuales están expuestas a la superficie mediante ventanas erosionales o bien no fueron cubiertas por las rocas eruptivas. Las rocas más antiguas que afloran en esta porción corresponden a depósitos calcáreo-

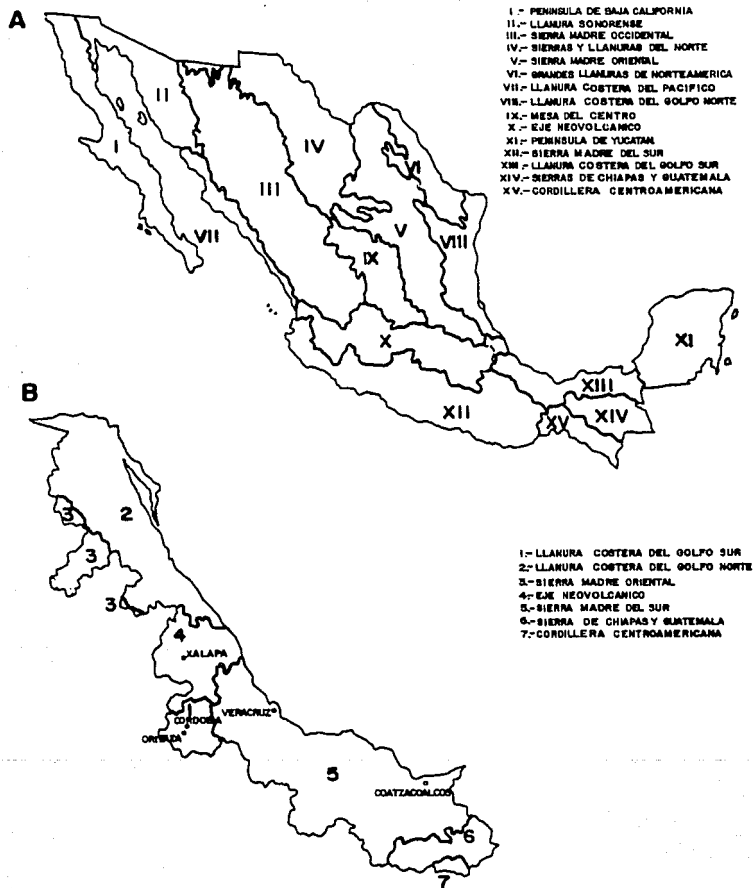
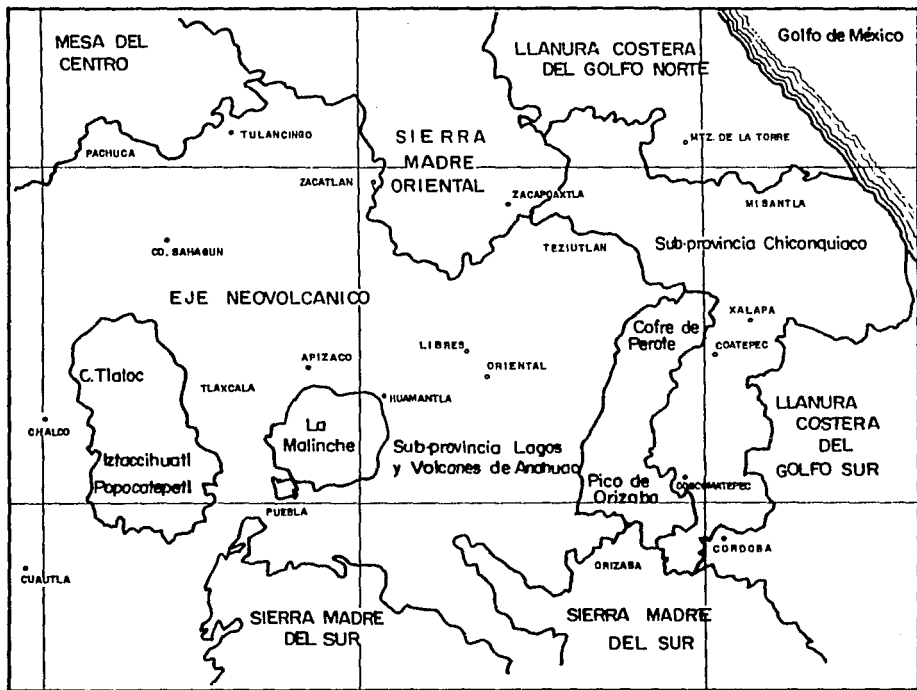


Fig. 2. A) Provincias Fisiográficas de la República Mexicana.
 B) Provincias Fisiográficas del estado de Veracruz.



ESC. 1:1'000 000

Fig. 3. Subprovincias Fisiográficas de la zona de estudio.

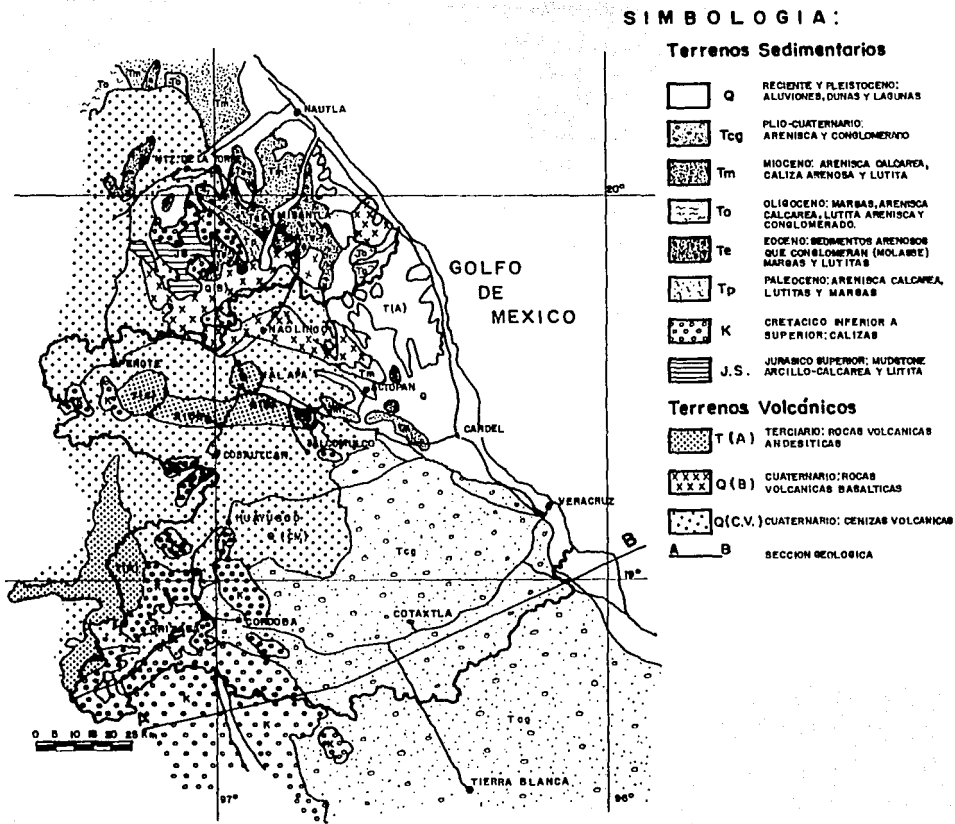
arcilloso del Jurásico superior y las más jóvenes a depósitos no consolidados del Cuaternario (INEGI, 1988).

El Jurásico Superior está representado por la secuencia marina de calizas y lutitas depositadas en aguas profundas (Fig. 4). Pertenecen a la formación Tamán, que morfológicamente constituye montañas con pendientes suaves. Sus afloramientos se distribuyen al sureste de Tlapacoyan, donde las calizas del Cretácico Inferior sobreyacen de manera concordante a los depósitos calcáreo arcillosos del Jurásico Superior. Dichas calizas son integrantes de la Formación Tamaulipas, se localizan al sureste de Tlapacoyan, al Noroeste de Jilotepec y al noroeste de Huatusco, con una morfología de montañas de pendientes moderadas.

Durante el Paleoceno, se depositaron sedimentos de "tipo flysh" (que están conformados por la alternancia de lutitas y areniscas). Estos pertenecen a las formaciones Velasco y Chicontepec, su expresión morfológica es de lomeríos de pendiente suave. Afloran al este de Misantla y al oeste de Xalapa, entre otras localidades. La unidad constituida por sedimentos de "tipo flysh" del Oligoceno pertenece a las formaciones Horcones, Palma Real y Mesón; que sobreyace en discordancia a las rocas del Eoceno, su expresión morfológica es de lomeríos de pendientes suaves, aflora al norte de la localidad Martínez de la Torre. La actividad ígnea en ésta región se inició durante el Terciario Superior y culminó en el Cuaternario.

Las rocas ígneas intrusivas de composición ácida afectan a la secuencia sedimentaria del Mesozoico; morfológicamente integran montañas de pendiente fuerte. Afloran al noroeste de Jalapa, en Tatatila.

La actividad volcánica se inicia con la efusión de rocas de composición andesítica. Dichas rocas son las que constituyen a los volcanes Cofre de Perote y Pico de Orizaba. De las rocas volcánicas en ésta porción, las ígneas intrusivas de composición ácida son las menos abundantes, están representadas por rocas riolíticas que afloran al SO de Nautla, en la localidad de Sn Rafael. Las últimas manifestaciones del vulcanismo en ésta provincia corresponden a efusiones de



TOMADO DE:
 MAPAS GEOLOGICOS DE VERACRUZ 1:500,000; 1967.
 INEGI, HOJA MEXICO 1:1,000,000; 1980 y 1:250,000; 1983.

Fig. 4. Geología de la zona de estudio.

corrientes de lava y de productos piroclásticos de composición básica. Las rocas basálticas que cubren la mayor parte de ésta porción presentan una morfología de conos volcánicos, mesetas y montículos de pendiente variable. Algunas localidades donde se encuentran distribuídas son Martínez de la Torre, Perote y Jalapa.

Los rasgos más distintivos de ésta provincia son las estructuras volcánicas formadas por conos cineríticos y volcanes compuestos; así como los derrames lávicos. Las rocas ígneas intrusivas que afloran presentan estructuras de diques y mantos en forma de tronco, como el que se localiza al noroeste de Xalapa. Las rocas sedimentarias presentan plegamientos ocasionados por lo esfuerzos compresivos de la Orogenia Laramídica.

En Veracruz, se encuentran áreas que forman parte de tres subprovincias del eje Neovolcánico, la zona estudiada corresponde a la subprovincia de Chiconquiaco.

Subprovincia de la Sierra de Chiconquiaco.

La mayor parte de esta subprovincia se encuentra dentro de Veracruz, donde comprende 24 municipios completos y una extensión de 6 699.21 Km². Esta sierra tiene una considerable anchura N-S en el occidente, se torna angosta al norte de la población de Chiconquiaco y vuelve a ensancharse sobre la costa, donde remonta en prominente escudo-volcán. Su territorio se alterna entre unidades de laderas abruptas y tendidas, hasta el río Jamapa, que presenta una zona de lomeríos de colinas redondeadas, la mayoría asociadas con cañadas y algunos con mesetas. La población de Las Vigas está situada en un pasillo de lomeríos entre la Sierra de Chiconquiaco y la del Cofre de Perote. Dentro de éste pasillo, se extiende un malpaís de espuma basáltica.

La zona costera presenta variedad de topofomas, en las que se incluyen dos mesetas lávicas y una prominencia de basalto columnar en Quiahuiztlán.

El Cofre de Perote se encuentra ubicado en la zona centro-oriental de Veracruz y su ladera este forma parte de esta subprovincia. Abarca parcialmente los Municipios de Perote, Xico, Ayahualco y Rafael Ramírez. Sus límites son: al norte Las Vigas, al sur Ayahualco e Ixhuacán de los Reyes, al este Xalapa y Coatepec; y al oeste el valle de Perote. Su origen data posiblemente del Plioceno, hace dos o tres millones de años. La erosión por viento y/o agua provocó la formación de depósitos de suelos aluviales y/o eólicos en el valle de Perote. Al mismo tiempo subsecuentes deslices de tierra condujeron a la formación de depósitos coluviales en la base de los macizos montañosos durante el periodo Cuaternario. En el extremo NO del valle, la superficie de los suelos está levantada por una capa de concreciones de cenizas volcánicas de 10 o más metros de espesor. Las concreciones disminuyen conforme uno se mueve en dirección SO hacia la parte central del Valle y son reemplazadas por capas poco profundas de piedra pómez sobre la misma roca madre. Bajo las concreciones hay escoria. Continuando en dirección al suroeste, al final del valle, el sustrato volcánico es reemplazado por roca caliza, gris, paleozoica (Goldberg, A. D. 1983). Los suelos cercanos a éstos cráteres se han originado bajo la influencia de la actividad volcánica por lo que encontramos andosoles que resultan semejantes, no sólo en su origen sino en su desarrollo, mineralogía y drenaje (De Luna G, 1983). También se presentan formaciones sedimentarias pertenecientes a la Era Cuaternaria (arcilla, arena, grava y aluviones de río), calizas cretácicas algo transformadas, a manera de islotes, como en las barrancas de Jilotepec, Tuzamapan, Jalcomulco y Soncuantla y en las cárcavas y barrancas del puente del río Los Pescados, a la altura de Jalcomulco, por la carretera Xalapa-Huatusco (Tamayo, 1980). Estas rocas están cubiertas por basalto que a su vez está oculto por grandes vetas de cenizas volcánicas consolidadas llamadas comúnmente tepetates, en cuyo punto de unión abundan los carbones (Juárez, 1983).

2.2. Orografía.

En su porción media el estado presenta los mayores accidentes topográficos. Se localizan en él las Sierras más elevadas del sistema montañoso veracruzano, apreciándose en los contrafuertes y estribaciones un descenso que, en forma escalonada, se perfila hacia el oriente, formando valles y cañadas, hasta llegar a la Planicie Costera. En los flancos orientales de ésta sierra pueden observarse capas de lava, orientadas hacia el sur, producto de emisiones eruptivas de una serie de volcanes (el pico de Orizaba hizo su última erupción en 1647). En ésta misma región central destacan alturas que alcanzan los 2500 m s.n.m., formando las cumbres de Acultzingo, la Sierra de Huatusco y Zongolica.

La zona de estudio está enclavada en la vertiente oriental del Cofre de Perote, el cual forma parte del Eje Neovolcánico. Presenta acentuados cambios de altitud que van desde 1200 a 4240 m s.n.m. (Narave, 1985). El Cofre de Perote se originó debido a la gran actividad volcánica que se manifestó a finales de la era Terciaria y principios de la Cuaternaria (Tamayo, 1980). Después de permanecer inactivo por algún tiempo, manifestó de nuevo su actividad por muchos puntos de su flanco oriental en forma de eyecciones de lavas de composición básica, de un color gris oscuro o rojizo, surgiendo de esta manera conos bien formados con un cráter pequeño que marcan el fin de la emisión de lavas. Entre los principales cráteres de esa naturaleza están: El Volcancillo, cerca de Las Vigas; El Macuiltépetl en Xalapa; el Cerro de las Culebras en Coatepec, el Cerro de la Orduña en las inmediaciones del poblado del mismo nombre, los volcancillos del poblado de Roma (que se ubican en las inmediaciones de esta localidad) y el cerro de San Marco en Xico cuyas emisiones debieron de haber ocurrido durante el Mioceno, Plioceno y Pleistoceno (ver Zolá, 1987).

Hacia el oriente de la Cd. de Xalapa se localiza una de las primeras estribaciones que forman el seccionamiento primario de la faja costera. Las altitudes van descendiendo de oeste a este, hasta alcanzar la línea de la costa (Marchal y Palma, 1985).

2.3. *Morfoedafología.*

Según Geissert, D y J. P. Rossignol (1987), la morfogénesis es el conocimiento de la génesis, historia y dinámica de las formas de relieve. El conjunto de fenómenos que intemperizan las rocas para producir los suelos y que generan en éstos transformaciones y desplazamientos de sustancias, recibe el nombre de pedogénesis.

Ambos procesos están estrechamente ligados porque los factores que influyen en ellos son los mismos: el clima, la vegetación, el relieve, la litología, los fenómenos hídrológicos y la intervención del hombre.

Desde el punto de vista morfoedafológico, la zona de estudio, se subdivide en dos grandes zonas fisiográficas: las faldas altas del Cofre de Perote con pendiente general hacia el S. E. fuerte (15%) y las faldas bajas con pendiente general suave (3%). También se distinguen dos provincias geológicas: la sedimentaria y la volcánica, que representa un 80% de la superficie.

PROVINCIAS MORFOEDAFOLÓGICAS.

PROVINCIA VOLCÁNICA.

Faldas altas del Cofre de Perote.

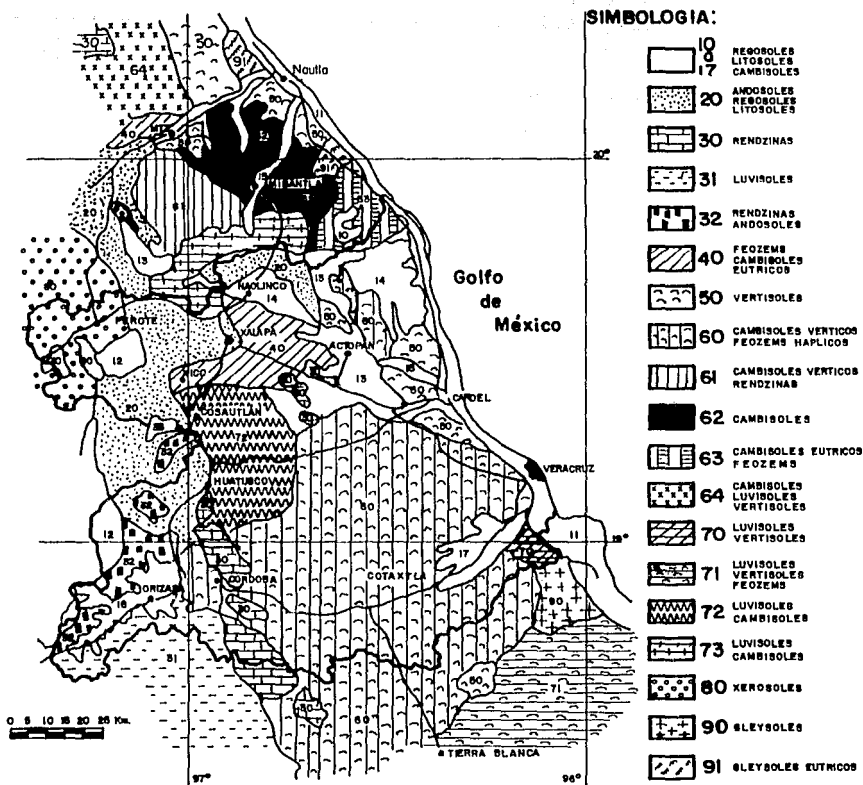
Es la zona montañosa. Sus vertientes se reparten entre los 4200 m y los 1300 m, aproximadamente en tres zonas características:

- a) *El macizo del Cofre de Perote* (de 4200 a 3000 m de altitud), con relieve quebrado, que presenta pendientes fuertes a muy fuertes sobre todo del lado este. Las rocas están constituidas por andesitas, la vegetación pasa de un páramo de altura a un bosque de coníferas de poca densidad. Los suelos son poco evolucionados, muy someros y se desarrollan sobre coladas basálticas recientes (litosoles) y andosoles poco diferenciados, húmferos, medianamente profundos, negros, limosos y muy porosos. Estos suelos se

asocian entre ellos en una microyuxtaposición, pasando rápidamente de los superficiales a los profundos (Fig. 5). Los andosoles son arenas y escoria de origen volcánico, predominantemente producto de la erupción del Cofre de Perote. Derivan principalmente del intemperismo de las rocas de tipo andesítico-basáltico. El material lávico presenta un microrelieve abrupto, con abundancia de grietas y oquedades, donde se acumula materia orgánica y suelo en íntimo contacto con la roca madre. La cubierta vegetal es insuficiente para impedir ciertos movimientos de material, sobre todo en la parte alta y en los acantilados. Es una zona fuertemente penestable. La estabilidad varía en función de las zonas fisiográficas: 1) Medios estables: con evolución morfoedafológica lenta, poco perceptible, hasta llegar a una situación de climax. 2) Medios inestables: con una intensa morfogénesis. 3) Medios intergradados o penestables: con interacciones permanentes entre los fenómenos de morfogénesis y los procesos de pedogénesis, que actúan en el mismo espacio y al mismo tiempo (ver Geissert, 1987).

- b) *Las vertientes altas* (de 3200 a 2200 m de altitud), que presentan una fisiografía de lomeríos redondeados inclinados y separados por barrancas profundas. Se encuentra también un altiplano a 3000 m de altitud. Es una zona de coladas basálticas y andesíticas, recubiertas por depósitos de cenizas volcánicas recientes. Algunos pequeños conos volcánicos salpican la unidad. Los andosoles humíferos, profundos, negros, muy porosos, se asocian a litosoles sobre las pendientes más fuertes. Constituyen un medio estable en altiplano, penestable en los lomeríos y fuertemente penestable en las barrancas.

- c) *Las vertientes bajas* (entre 2200 y 1300 m s.n.m). Están constituidas por cerros montañosos, alargados en el sentido de la pendiente general, que se convierten en ocasiones en pequeñas mesetas inclinadas. El sustrato está



TOMADO DE:
 MAPAS GEOLOGICOS DE VERACRUZ 1:500,000; 1967.
 INEGI, HOJA MEXICO 1:1,000,000; 1980.
 EDO. VERACRUZ 1:250,000; SPP, 1983.

Fig. 5. Tipos de suelos presentes en el área de estudio.

formado por coladas de andesitas bastante alteradas y por flujos piroclásticos recubiertos de depósitos de cenizas volcánicas recientes. Una parte está constituida por coladas de basalto caótico, llamado malpaís, con delgados recubrimientos de cenizas volcánicas recientes. Se observan también algunos conos volcánicos; aparecen colinas redondeadas, los ríos corren en el fondo de barrancas generalmente profundas. Predominan la ganadería extensiva, la producción lechera, y los pastizales. Es la zona del bosque mesófilo de montaña con encinos y liquidámbares. Los andosoles típicos diferenciados, pardo-oscuros, profundos, limosos, muy porosos, son los suelos predominantes; a su lado existen litosoles superficiales, así como suelos más arcillosos y menos porosos. En las praderas ubicadas en las laderas, el pisoteo del ganado es el origen de las numerosas terracillas que pueden convertirse en pequeños deslizamientos sobre las pendientes fuertes (mayor a 20°). En el Ejido el Sumidero se presentan también depósitos de escoria y lapilli, esparcidos en forma local (Fuentes, 1977). Es una zona penestable de la cual una parte puede ser utilizada para la forestación en las pendientes muy fuertes y en las zonas de malpaís.

Faldas bajas del Cofre de Perote.

Esta zona está ubicada entre 1400 y 400 m de altitud y está constituida por varias áreas características.

Partes medianas.

- a) *Zona de transición al pie de las faldas del Cofre (entre 1400 y 1100 m).*
Es una meseta de amplitud regional, disectada y recortada por barrancas profundas; su superficie está formada por lomeríos redondeados y alargados, que pueden tener pendientes bastante fuertes a fuertes. Las rocas son flujos piroclásticos brechoídes y coladas andesíticas muy alteradas, recubiertos por cineritas riolíticas y cenizas volcánicas recientes. Es una zona esencialmente cafetalera, cañera y maizera, pero también un poco

ganadera. Se manifiestan dos pedogénesis simultáneamente y se sobreponen. Los suelos que se desarrollan van desde andosoles (Fig. 5) diferenciados y humíferos (profundos, muy porosos, limosos) hacia suelos ferralíticos (profundos, arcillosos, poco porosos). En las laderas se desarrollan algunos procesos de erosión y algunas cárcavas, después de una limpia con azadón, en las parcelas de maíz y de caña de azúcar, así como en las de café. En general los suelos presentan una baja fertilidad química (pH ácido y fósforo aprovechable inexistente) y los de tipo ferralítico sufren exceso de agua en el período más lluvioso, lo que puede perjudicar los cultivos si el horizonte de superficie se empapa. Es una zona penestable.

- b) *Zona de meseta plana ligeramente inclinada.* Se ubica al este de Coatepec entre 1200 y 900 m de altitud. Es una meseta plana ligeramente inclinada, formada por una colada andesítica poco alterada. Los cultivos predominantes son el café y la caña de azúcar. Los suelos son negros, arcillosos, profundos y porosos (brunizems) con buena fertilidad. Es una zona estable, la de mayor capacidad agrícola del área.

Partes bajas.

- a) *Zona de meseta ondulada y disectada* que se ubica entre 1200 a 600 m de altitud. Su fisiografía es variada: de un lado ligeramente ondulada con pendientes suaves, de otro plana y recortada por barrancas profundas, pero cuando la disección es intensa el paisaje está constituido por una alternancia de lomeríos alargados y de barrancas. El sustrato está construido por flujos piroclásticos riolíticos que cambian a capas de ignimbritas en algunos lugares. Hay una deficiencia hídrica en el suelo, de moderada a fuerte. Los suelos varían de los ferralíticos (arcillosos, hidromórficos, poco porosos) a los duripanes, suelos limosos,

hidromórficos con una capa endurecida y silicificada llamada tepetate (Rossignol y Campos, 1986). Estos suelos se asocian, en las concavidades, con suelos arcillosos, oscuros, vérticos, limosos en superficie e hidromórficos, de tipo planosoles vérticos, con rocas basálticas dispersas en la superficie (Fuentes, 1977). Esta zona presenta una fuerte degradación por erosión hídrica que adelgaza los suelos y se convierte en fuertemente penestable (Campos y Rossignol, 1986). En las mesetas planas los suelos son arcillosos, negros, hidromórficos (de tipo brunizems vérticos y planosoles vérticos) y no sufren procesos de erosión.

- b) *Terrazas*. Se encuentran entre 700 y 400 m de altitud. En el valle del río de Los Pescados (entre Tuzamapan y Jalcomulco), aparece una zona de tres niveles de terrazas planas, ubicadas sobre un flujo piroclástico brechoide. Los suelos son negros, arcillosos, pedregosos con características vérticas.
- c) *Barrancas profundas*. El río de Los pescados y sus afluentes han formado barrancas con acantilados. Las altitudes varían de 2000 m al oeste a 400 m al este. Las rocas recortadas corresponden a coladas andesíticas al oeste y flujos piroclásticos brechoideos al este. Los suelos son poco desarrollados y con afloramientos rocosos.
- d) *Depresión de Chiltoyac*. En la parte norte del área, existe una gran depresión de origen tectónico delimitada por escarpes abruptos. En su fondo se derramó una colada basáltica caótica del malpaís muy reciente. La roca está aún sin alterar, a su lado existe un material volcánico más blando con suelos medianamente profundos, negros, en donde se cultiva la caña de azúcar.

PROVINCIA SEDIMENTARIA.

Esta provincia está representada por pequeños pilares de caliza, ubicados sobre todo en la parte baja. Las rocas presentan alternancias de estratos poco espesos de caliza y de caliza margosa. El relieve es generalmente quebrado con pendientes fuertes, debido al plegamiento y al levantamiento. Existe una zona ligeramente ondulada con un sustrato de travertino. La mayoría de estos cerros se encuentran en la parte este del área estudiada. Los suelos predominantes son rendzinas (Fig. 5); sin embargo en las partes bajas planas y ligeramente cóncavas, cuando el relieve se suaviza, aparecen los vertisoles calcáreos, profundos, negros y arcillosos.

Según Marchal y Palma (1985), los principales tipos de suelos que se encuentran en la región de estudio están relacionados con factores del medio físico como son clima, litología, altitud y relieve. El relieve predominantemente llano de las planicies costeras del estado de Veracruz ha dado lugar a que los procesos de evolución de los suelos sean lentos, por lo que el 70% de los mismos son jóvenes (en su mayoría arcillosos), pues no han perdido gran cantidad de sus nutrientes naturales. Las pedogénesis dominantes son las siguientes:

Andosolización:

alteración muy rápida de los minerales primarios derivados de los materiales volcánicos y formación de productos amorfos de aluminio-silicatos llamados alófanos. Estos tienen propiedades particulares, enlace muy fuerte con la materia orgánica humificada y capacidad de intercambio catiónico variable.

Fersialitización:

alteración lenta de los minerales primarios, predominio de las arcillas e individualización de los óxidos de hierro. En zonas de clima tropical o subtropical, los suelos fersialíticos y pardos

eutróficos tropicales se desarrollan sobre toda clase de materiales, del nivel del mar hasta los 1500 m de altitud. La lixiviación de las arcillas es un proceso que se añade en varios suelos.

Vertisolización:

formación de arcillas expandibles a partir de los productos de alteración de las rocas que se concentran en los medios confinados. Existencia de movimiento en la masa de suelo (piezoturbación) debido a las alternancias de periodos secos y húmedos.

Maduración húmica:

presencia de materia orgánica fuertemente ligada a las arcillas en una profundidad de 50-80 cm. Esta materia orgánica es humificada y proviene de la descomposición anual del sistema radicular. Algunos suelos presentan esta incorporación profunda de la materia orgánica (brunizems) y se les encuentra mezclados a los suelos fersialíticos. Los sierozems tienen también características idénticas pero poco marcadas debido al clima subárido.

Rejuvenecimiento:

en las zonas que tienen pendientes fuertes (sobre todo en tierras altas) los fenómenos de morfogénesis son más activos que los de pedogénesis, dando lugar a suelos poco evolucionados por erosión (litosoles y regosoles).

2.4. Clima.

El Cofre de Perote tiene un papel importante en las diferencias climáticas entre localidades del transecto estudiado, ya que constituye una barrera para los vientos cálidos provenientes del Golfo de México. Estos pasan por la planicie costera sin

descargar su humedad, al chocar con la montaña suben rápidamente y se enfrían propiciando condiciones húmedas continuas hacia la ladera este, en forma de lluvia o neblina (entre 1000 y 3800 m de altitud). Hacia la parte oeste se produce el efecto de sombra de montaña, por lo que mientras en Xalapa y Xico la precipitación oscila entre 1500-2250 mm anuales, en Perote apenas es de 520 mm anuales (Chazaro, 1977).

Por la heterogeneidad climática presente, se describirán los climas regionales por pisos altitudinales. Desde los 330 hasta los 1100 m de altitud existe un clima de tipo cálido subhúmedo o intermedio Aw 1'(i)g, según Köeppen modificado por García (1981), variando la humedad y la temperatura según la altitud y la orientación de los diferentes lugares. Este clima se caracteriza por la presencia de lluvias en verano y de canícula en agosto. El número de meses secos es de seis e igualmente amplios son los límites de los meses lluviosos, concentrándose la lluvia en cuatro meses (de junio a septiembre) principalmente (Soto y García, 1989).

De los 800-1650 m s.n.m el clima se torna más húmedo y menos caluroso. Es muy importante mencionar que la zona está en la frontera de dos climas C(fm) y (A)C (fm), es decir templado húmedo y semicálido húmedo respectivamente. El clima registrado por la estación meteorológica de Xalapa (19°32'; 96°55') es C(fm)w"b(i)'g, templado húmedo con lluvias repartidas a través de todo el año y marcha de temperatura tipo Ganges. Según García (1964), la oscilación térmica corresponde a la diferencia entre las temperaturas medias mensuales del mes más frío y las del mes más caliente; en el caso de Xalapa ésta oscilación está entre 5 y 7°C. La temperatura mínima mensual es de 14.9°C (enero), la máxima mensual es de 20.4°C (mayo) y la temperatura promedio anual es de 18°C. La precipitación mínima mensual es de 43.1 mm (diciembre); la máxima mensual es de 272.2 mm (junio) y el promedio anual es de 1490.5 mm. Presenta canícula en agosto. El clima registrado por la estación meteorológica Las Animas (19°31';96°52') y por la estación Coatepec es (A)C(fm)w"b(i)g semicálido, el

más cálido de los templados C ya que ambas estaciones están ubicadas dentro de la misma zona climática, la precipitación mínima es de 43.3 mm (diciembre) y la máxima es de 247.9 mm (junio) y un promedio anual de 1005.12 mm. Desde los 1100 hasta los 1230 m de altitud se registra en la estación Coatepec una temperatura mínima de 15.5°C (enero); máxima de 21.6°C (mayo) y un promedio anual de 19°C. La precipitación mínima es de 61.5 mm (enero), la máxima es de 317.2 mm (junio) y un promedio anual de 1787.6 mm. Como puede verse a pesar de estar compartiendo una misma zona climática las estaciones de Coatepec y las Animas difieren un poco, ya que la zona de las Animas es más seca que la de Coatepec (Soto y Angulo, 1990).

A partir de los 2000 m hasta los 3000 m, variando la humedad de acuerdo a la altitud y a la localización con respecto a los vientos húmedos (Soto y Angulo, 1990), hay 4 tipos distintos de clima:

C (fm), templado húmedo con lluvias todo el año, con un porcentaje de lluvia invernal menor de 18 y precipitación del mes más seco mayor de 40 mm. Se ubica en la zona de Tlacolulan, Teapan, Acajete.

C(m), templado húmedo con lluvias de verano con influencia de monzón. La precipitación del mes más seco es menor a 40 mm y el porcentaje de lluvia invernal fluctúa entre 5 y 10.2. Se encuentra en el área de las Minas, Rafael Lucio, Tlanelhuayocan.

Cw2, templado subhúmedo, con régimen de lluvias en verano. El porcentaje de lluvia invernal se encuentra entre 5 y 10.2 y el P/T o índice de Lang (división de la precipitación total entre la temperatura media anual) es mayor de 55.0. Este subtipo climático se presenta en las modalidades de templado y de semifrío. Ambos presentan veranos frescos y largos. Comprende las zonas ubicadas cerca de las Vigas, Villa Aldama.

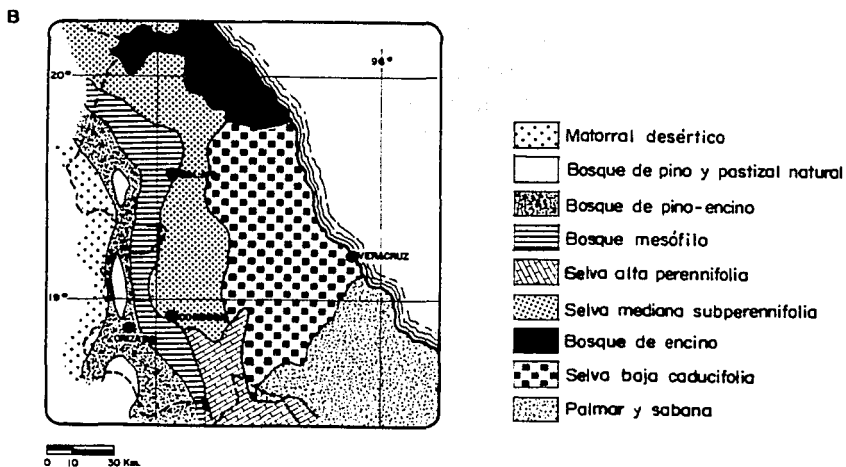
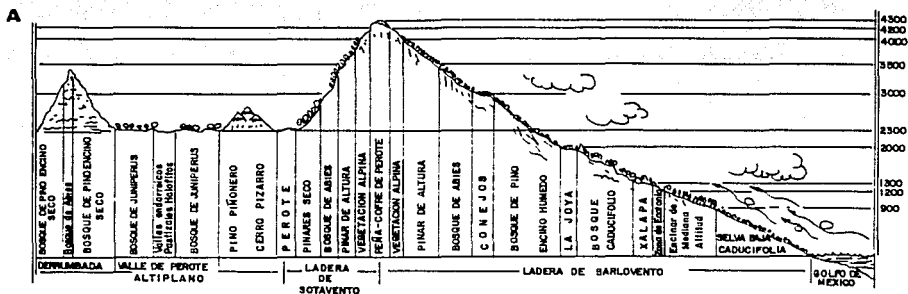
Cw1", templado subhúmedo, corresponde al más seco de este subtipo. Presenta P/T entre 43.2 y 55.0 y porcentaje de lluvia invernal entre 5 y 10.2 y lluvias de verano con canícula, que es un período dentro de la temporada de lluvias en el que disminuye la cantidad de precipitación. Se encuentra en las laderas occidentales del Cofre de Perote y zonas aledañas.

2.5. Vegetación.

En el área de estudio también la vegetación es muy diversa, por lo que se indicará por altitudes (Fig. 6).

De los 450 m s.n.m a los 700 m s.n.m encontramos selva baja caducifolia. Las características fisonómicas principales de esta selva (Rzedowski, 1986) residen en el bajo tamaño de sus componentes arbóreos (4 a 15 m) y la pérdida de las hojas de muchas de sus especies por periodos de seis meses, lo que provoca un contraste enorme en la fisonomía de la vegetación, entre la época seca y la temporada de lluvia. El estrato herbáceo es abundante en la época de lluvia y escaso en la temporada seca. Esta selva se desarrolla preferentemente en terrenos de laderas y acantilados pedregosos con suelos bastante someros con drenaje superficial fuerte. dominando en ella: *Bursera simaruba*, *Comocladia engleriana*, *Plumeria rubra*, *Brossinum alicastrum*, *Dipholis salicifolia*, *Ceiba aesculifolia*, *Tillandsia grandis*. Los bejucos y las especies suculentas son frecuentes, especialmente en los géneros *Agave*, *Opuntia*, *Hilocereus*, etc. Los cultivos dominantes son: caña de azúcar, mango, café, maíz y en menor escala: papayo, cacahuete, plátano, chile, jitomate, limón agrio (Castillo, 1985).

A partir de los 800 m de altitud, hasta los 1300 m encontramos una zona muy extensa de malpais, que está formado por rocas de origen volcánico y abarca una franja con orientación norte-sur, quedando comprendidos en ella los poblados de Chiltoyac, Tronconal, el Castillo, Las Trancas, El Lencero, el Chico,



TOMADO DE MARCHAL Y PALMA, 1984.

Fig. 6. A) Perfil diagramático de los principales pisos de vegetación presentes en el transecto altitudinal. B) Tipos de vegetación.

Tuzamapan, Llano Grande y Limones. En este lugar existe también selva baja caducifolia con bastante diversificación en cuanto a sus componentes arbóreos y con una estación seca más prolongada; además de encinares de mediana altitud. La selva baja crece sobre suelo negro arcilloso, somero, derivado de roca madre caliza. Entre los principales elementos florísticos que lo componen encontramos (Cházaro-Basañez, 1977):

Estrato arbóreo:

Euphoria schlechtendalia, *Duranta repens*, *Jartia polistachia*,
Acacia penatula, *Ceiba porvifolia*, *Bursera simaruba*.

Estrato arbustivo:

Acacia carnigera, *Randia sp.*, *Ipomoea arborescens*, *Tabebuia rosea*, *Cochlospermum vitifolium*. **Herbáceas:** *Polipodium sp.*,
Ticoma standia, *Bromelia pingüi*.

El encinar de mediana altitud se localiza entre los 600 y los 1100 m s.n.m. Según Cházaro-Basañez (1977) éste tipo de vegetación está formado por encinos cuya altura varía entre los 8 y los 15 m, con corteza gruesa y fisurada, que favorece el establecimiento de plantas epífitas. Tienen follaje perennifolio, hojas de tamaño chico a mediano y de textura coriácea. No es una comunidad densa, lo que ha permitido el establecimiento de un estrato arbustivo y herbáceo diversificado.

Entre las especies más importantes encontramos:

Estrato arbóreo:

Quercus acutifolia, *Q. candicans*, *Q. peduncularis* y *Q. polymorpha*.

Estrato arbustivo:

Acacia sphaerocephala, *Nopalea dejecta*, *Casearia orizabana*.

Epífitas:

Tillandsia spp, Aporocactus spp, Epiphyllum y Laelia.

Parásitas:

Phoradendron, Psittacanthus y Struthantus.

Paralelamente a la zona del malpaís, encontramos algunos sitios con suelo arcilloso somero de vegetación semejante.

Entre los 1100 y 1200 m s.n.m encontramos una zona ecotonal entre bosque mesófilo de montaña y encinar de mediana altitud. Los ecotonos se encuentran integrados por una mezcla de especies de ambos tipos de vegetación. Así encontramos elementos del bosque mesófilo como: *Liquidambar macrophylla*, *Oreopanax equinops*, *Quercus germana*, *Q. polymorpha* y *Ulmus mexicana*, entre otros, o especies pertenecientes al encinar de mediana altitud como *Croton draco*, *Dendropanax arboreum*, *Diphysa ribinioides*, *Quercus cutifolia*, por citar algunos elementos. También encontramos áreas cafetaleras, con las variedades robusta y arábica, con sombra de cítricos como lima y naranja. Esta zona difícilmente puede ser delimitada con precisión, porque su vegetación presenta un alto grado de perturbación por las diversas actividades humanas (Zolá, 1987).

A los 1300 m s.n.m, encontramos relictos de vegetación secundaria de bosque mesófilo de montaña. Es un área transicional con elementos de selva baja. Las especies principales son: *Liquidambar sp*, *Lantana camara*, *Duranta repens*, *Randia xalapensis*, *Ostria sp*, *Hilex sp*, *Acacia penatula*, *Quercus sp*, *Ramnus sp*, *Croton dracon*, *Zyngonium sp*, *Smilax sp* (Castillo, Com. Per). Hay cultivos permanentes de café con o sin sombra, conservándose en éste último caso algunos árboles de la vegetación primaria original. Existen también cultivos semipermanentes de caña de azúcar, maíz y potreros.

De los 1360 a los 1530 m de altura existen algunas zonas de bosque mesófilo de montaña. Este tipo de vegetación presenta elementos boreales y meridionales mezclados, por ello es la intersección entre estos dos tipos de flora en la zona (Zolá, 1987; Ortega, 1978; Cházaro, 1977, Marchal y Palma, 1985). Entre las especies más importantes encontramos:

Estrato arbóreo:

Quercus acutifolia, *Q. germana*, *Q. hartwegii*, *Q. xalapensis*,
Q. affinis, *Annona cherimola*.

Estrato arbustivo:

Aster lateriflorus, *Cnidoscylus aconitifolius*, *Conostegia xalapensis*, *Duranta repens*.

Estrato herbáceo:

Amaranthus spinosus, *Asplenium sulcatum*, *Baccharis conferta*,
Blechnum falcatifolium, *Calea urticifolia*.

También existen abundantes bejucos, epífitas y pastos.

A partir de los 1500 hasta los 2350 m s.n.m existen diversos tipos de bosque de pino, pino-encino, alternados con cultivos de manzanas, ciruelas, peras y principalmente pastizales inducidos para la ganadería. (Narave, 1985).

Estrato arbóreo:

Pinus pseudostrobus, *P. patula*, *P. teocote*, *Abies hickelli*,
Quercus mexicana, *Q. candicans*. Las especies de encinos aparecen dispersas, son más comunes en las barrancas o conforme se desciende de altitud.

Estrato arbustivo:

en las partes más clareadas, predomina *Baccharis conferta*, que coloniza los sitios desmontados y el renuevo de pino se establece bajo ellos. Encontramos también: *Arbutus*

xalapensis, *Budleia parviflora*, *Eupatorium ligustrinum*,
Cupressus benthami.

Herbáceo:

Elaphoglossum lindenii, *Pleopeltis macrocarpa*, *Polypodium angustifolium*.

De los 2500 a los 2900 m de altitud, la vegetación predominante está representada por: *Pinus patula*, *P. montezumae*, *P. pseudostrobus* y *P. ayacahuite* y *Abies hickelii*, especie endémica de México, así como *Abies religiosa* (Narave, 1985; Jardel, 1986); que comienza a dominar a los 3000 m Se encuentra también abundantemente *Lupinus montanus* y *Penstemon gentianoides*. El pinar está bastante alterado por la agricultura, sobretodo por los cultivos de papa y maíz y por los pastizales.

A partir de los 3500 a los 3850 m s.n.m, se presenta el bosque de pino, representado por *Pinus hartwegii*. A partir de los 3900 hasta los 4050 m s.n.m, se localizan pastizales de *Festuca tolucensis* y *Mullebergia sp.*

MÉTODOS

1. MÉTODOS DE COLECTA.

Durante el segundo semestre del año 1989, se realizaron visitas prospectivas a varias localidades de la vertiente oriental del Sistema Volcánico Transversal en el Estado de Veracruz, para establecer el transecto de estudio y el método de muestreo. Se utilizaron distintos tipos y cantidades de trampas y se efectuaron colectas directas. Los datos obtenidos durante esta etapa sirvieron de apoyo para la elaboración del diseño con el cual se trabajó en 1990.

De enero a diciembre de 1990 se realizaron colectas mensuales, en diez localidades de trabajo a lo largo de un transecto altitudinal, desde los 450 m hasta los 2600 m de altitud (Fig. 1). En cada sitio se hicieron muestreos por tipo de vegetación: primaria e inducida (generalmente las áreas de vegetación original se encontraban con cierto grado de perturbación y la vegetación inducida está formada por zonas de pastizales y cafetales). Los métodos de captura fueron los siguientes:

1.1. *Colectas directas.*

Se realizaron durante el día, en excremento fresco de vaca, caballo, mula y borrego. Ocasionalmente se llevaron al cabo en cadáveres. Los ejemplares fueron colectados con pinzas entomológicas y sacrificados con acetato de etilo. La información obtenida con éste método de colecta sirvió para completar el análisis faunístico cualitativo obtenido por medio de los trampeos.

1.2. *Colectas con trampas.*

Se utilizaron dos tipos de trampas:

- A) botes de 500 ml de capacidad enterradas a nivel del suelo, con aproximadamente 250 g de tierra de campo, cebados con 50 g. de excremento humano (coprotrampas convencionales) o con la misma

cantidad de pulpo (necrotrampas convencionales). El cebo se colocaba en una cuchara de plástico con el mango doblado, apoyada en la pared del bote, para poder revisar las trampas con mayor rapidez y limpieza. A la tapa de cada bote se le hizo una abertura triangular para que por allí salieran los volátiles del cebo y entraran los insectos. Estas trampas permanecían un día y una noche en campo antes de ser retiradas.

- B) necrotrampas permanentes (NTP-80). Se mantenían durante aproximadamente 30 días antes de ser revisadas. Las NTP-80 difieren funcionalmente de las trampas convencionales en que en su interior tienen 500 ml de alcohol acidulado como conservador y en que el cebo no puede ser consumido por los insectos (Morón y Terrón, 1984). Al no poder consumir los coleópteros el alimento, éste dura más tiempo y la fauna capturada es muy heterogénea, presentándose carroñeros primarios, secundarios y otros.

Se colocaron cinco necrotrampas y cinco coprotrampas convencionales por tipo de vegetación presente en cada localidad y una NTP por sitio en lugares con vegetación primaria. Con la información obtenida con las trampas convencionales se realizó el análisis cuantitativo de la fauna. Es necesario aclarar que en una localidad de bosque mesófilo de montaña, el Parque Ecológico Clavijero, se trabajó intensamente durante 1989 y los datos de ese año también se utilizaron para los análisis.

2. ANALISIS TAXONOMICO.

La determinación taxonómica de los organismos se llevó al cabo utilizando las siguientes claves:

- Fam. Silphidae: Peck y Anderson (1985).
Subfam. Scarabaeinae: Woodruff (1973), Morón (1979, 1985, 1987).

<i>Onthophagus:</i>	Boucomont (1932); Howden y Cartwright (1963), Howden (1970). Zunino y Halffler (1988).
<i>Eurysternus:</i>	Jessop (1985), Martínez (1988).
<i>Canthon:</i>	Halffler (1961).
<i>Glaphyrocantion:</i>	Martínez, Halffler y Halffler (1964).
<i>Deltochilum:</i>	Howden (1966).
<i>Sisyphus:</i>	Howden (1965).
<i>Ontherus:</i>	Luerderwall (1975).
<i>Copris:</i>	Matthews y Halffler (1959, 1968), Matthews (1961).
Subfam. Geotrupinae:	Howden (1964, 1973, 1980), Zunino (1984).
<i>Ceratortrupes:</i>	Halffler y Martínez (1962).

Se obtuvieron listados faunísticos por localidad, por tipo de vegetación y altitud.

3. ANALISIS DE DATOS.

3.1. Clasificación.

Con los datos resumidos de todo el año, se clasificaron los sitios de muestreo en función de su composición de especies. Se realizó un Análisis de Asociación, utilizando el programa NASSOC.BAS de Ludwig y Reynolds (1988). Este método de agrupación trabaja con tablas de contingencias de 2 x 2 con los datos de presencia-ausencia para cada una de las posibles combinaciones de pares de especies. Para cada tabla de contingencias se calcula un valor de χ^2 . Estos valores se comparan con los valores críticos de tablas para 3.84 de significancia con $P = 0.05$ y 1 grado de libertad. En el momento en que los valores de χ^2 no son significativos, los grupos se consideran homogéneos y el procedimiento termina (Ludwig y Reynolds, 1988). De esta forma, las agrupaciones finales tienen significado estadístico.

Por otra parte, para agrupar a las especies de acuerdo a su distribución en los sitios de muestreo, se efectuó una clasificación de Dos Pasos ("Two Step"), que trabaja con datos de presencia-ausencia. Este método consiste en dos etapas, que dan como resultado una matriz de disimilitudes entre especies a la cual pueden luego aplicarse los métodos usuales de agrupamiento para obtener la clasificación final (Austin y Belbin, 1982). El programa usado fue el Multivar de Salvador Sánchez Colón y J. L. Ornelas, (1989, no publicado).

3.2. Ordenación.

Se ordenaron los sitios de muestreo y las especies, usando datos binarios. La ordenación utilizada fue indirecta: un Análisis de Componentes Principales (PCA) centrado. Este método consiste en encontrar la estructura característica (eigenstructure) de una matriz de similitudes entre especies, cuyos valores de abundancia se expresan en términos del número de desviaciones estándar alrededor de la media de cada especie y es entonces la matriz de correlación entre especies la que se analiza (Gauch, 1985). Además se realizó un análisis de las cargas de las especies; las cuales se interpretan como el grado de "afinidad" entre las mismas y los ejes extraídos (Noy Meir, 1971). Se utilizó un criterio informal de discriminación de cargas por medio del cual se tomaron en cuenta únicamente las especies con cargas superiores al valor calculado por la siguiente fórmula:

$$A_{ij} = \sqrt{\lambda_i + m}$$

donde:

A_{ij} = carga que tiene la i ésima especie sobre el j ésimo componente.

λ = eigenvalores ó valores característicos para el j ésimo componente.

m = # total de especies.

Para efectuar estos análisis se utilizó el programa Multivar.

3.3. Análisis de gremios.

Para conocer los cambios en la estructura del gremio de los escarabajos coprófagos y necrófagos (Scarabaeinae y Geotrupinae) y la de los sílfidos (Silphidae) por tipo de vegetación (natural e inducida) y por temporada seca y de lluvias, en cada localidad se efectuó el siguiente análisis:

- a) Se calcularon los componentes de la diversidad de cada gremio: la riqueza específica (NO), la diversidad específica (índice de Shannon y la equidad (E5).

La ecuación del índice de Shannon es:

$$H' = \frac{S^*}{\sum_{i=1}^{S^*} (p_i \ln p_i)}$$

donde S^* = número total de especies en la muestra.

$$p_i = n_i/n$$

n_i = número de individuos pertenecientes a la especie s en la muestra.

n = número total de individuos en la muestra.

La equidad se obtuvo por medio del índice E5 conocido como relación modificada de Hill, cuya fórmula es:

$$E5 = N2-1/N1-1$$

donde $N1 = e^{H'}$

H' = índice de Shannon.

$$N2 = 1/\lambda$$

$$\lambda = \sum_{i=1}^s p_i^2$$

Para obtener los valores de estos índices se utilizó el programa SPDIVERS de Ludwig y Reynolds (1988).

- b) Se obtuvo la abundancia relativa de las especies.
- c) Se estimaron la biomasa por especie y el tama o medio ponderado por localidad, de acuerdo con Peck y Howden (1984) La primera se calculó multiplicando la longitud media de los adultos de cada especie por el número total de individuos colectados de esa especie y el segundo sumando la biomasa por especie y dividiéndola entre el número de especies presentes por sitio.
- d) Se obtuvieron curvas de abundancia-diversidad del estimador de la biomasa de especies y del logaritmo de este estimador.
- e) Se realizó un análisis del reparto de los recursos ecológicos solamente del gremio Scarabaeinae, tomando en cuenta:

- la **segregación alimentaria**:

Proporción de generalistas:

que son los individuos que fueron colectados tanto en copro como en necrotrampas, en un porcentaje menor al 80% por tipo de trampa;

Proporción de especialistas:

que son los individuos que fueron colectados en el 80% de las ocasiones o más en uno de los dos tipos de cebo; en excremento (coprófagos estrictos) o en carroña (necrófagos estrictos);

- las formas de **relocalización del alimento** (proporción de cavadores y rodadores),

- y la **segregación temporal** (proporción de especies nocturnas y diurnas).

Los datos sobre la actividad de cada especie se obtuvieron principalmente por lo que mencionan Halffter (1966); Morón (1979) y Morón et al (1985); así como por observaciones realizadas en el campo por la autora.

RESULTADOS

1. DISTRIBUCION Y ABUNDANCIA DE LAS ESPECIES EN LA ZONA DE ESTUDIO.

1.1. *Comentarios generales.*

De enero a diciembre de 1990 se capturaron en total 3684 individuos. El grupo más abundante en el transecto fue la subfamilia Scarabaeinae (Scarabaeidae), de la cual se colectaron 3014 individuos de cuatro tribus, cinco subtribus, doce géneros y 30 especies. De la subfamilia Geotrupinae (Geotrupidae) se capturaron 37 individuos, de dos géneros y tres especies. Por último, se obtuvieron 633 individuos de la familia Silphidae que corresponden a dos subfamilias, tres géneros y cuatro especies.

La zona de estudio es heterogénea en clima y vegetación, por lo que el material colectado varió en abundancia y diversidad de especies en los diferentes sitios de muestreo. En selva baja se colectaron 1372 escarabajos de la subfamilia Scarabaeinae agrupados en doce especies (apéndice 1). En el bosque mesófilo se obtuvieron 278 individuos, 189 Scarabaeinae (de ocho especies) y 89 Silphidae (de dos especies). En el bosque de pino se capturaron 523 individuos, 469 Silphidae (pertenecientes a dos especies), 37 Geotrupinae (de dos especies) y 17 Scarabaeinae (de tres especies).

Por lo que respecta a las zonas de vegetación inducida, en cafetales se colectaron 155 individuos, 103 Scarabaeinae (de seis especies) y 52 Silphidae (de una especie), y en potreros se capturaron 1333 individuos, 1309 Scarabaeinae (de 18 especies), un Geotrupinae y 23 individuos de la familia Silphidae (que pertenecen a tres especies).

LISTA DE ESPECIES ENCONTRADAS.

SUPERFAMILIA SCARABAEOIDEA.

FAMILIA SCARABAEIDAE.

SUBFAMILIA SCARABAEINAE.

TRIBU ONTHOPHAGINI.

- Onthophagus incensus* (Say), 1835.
- O. chevrolati retusus* Harold, 1869.
- O. cyanellus* Bates, 1887.
- O. nasicornis* Harold, 1869.
- O. aureofuscus* Bates, 1887.
- O. mextexus* Howden, 1970.
- O. landolti* Harold, 1880.
- O. corrosus* Bates, 1887.
- O. hoepfneri* Harold, 1869.
- Digitonthophagus gazella* Fabricius, 1787.

TRIBU COPRINI.

SUBTRIBU DICHOTOMIINA.

- Dichotomius carolinus colonicus* (Say) 1835.
- D. satanas* Harold, 1867.
- D. centralis* Harold, 1869.
- Scatimus ovatus* Harold, 1862.
- Uroxys boneti* Pereira y Halffter, 1961.
- Ontherus mexicanus* Harold, 1869.

SUBTRIBU PHANAEINA.

- Phanaeus endymion* Harold, 1863.
- P. tridens* Laporte-Castelnau, 1840.

P. amethystinus Harold, 1863.

Phanaeus (Coprophanæus) telamon corythus Harold, 1863.

SUBTRIBU COPRINA.

Copris incertus (Say), 1835.

C. lugubris Boheman, 1858.

TRIBU EURYSTERNINI.

Eurysternus magnus Castelnau, 1840.

TRIBU SCARABAEINI.

SUBTRIBU SISYPHINA.

Sisyphus mexicanus Harold, 1863.

SUBTRIBU CANTHONINA.

Canthon humectus (Say), 1832.

C. indigaceus chevrolati Harold, 1868.

C. (Canthon) cyanellus cyanellus Le conte, 1859.

C. (Glaphyrocantion) viridis leechi Martínez, Halffter y Halffter, 1964.

Deltochilum (Hybomidium) gibbosum sublaeve Bates, 1887.

D. (Deltochilum) scabriusculum scabriusculum Bates, 1887.

Deltochilum mexicanum Burmeister, 1848.

FAMILIA GEOTRUPIDAE.

SUBFAMILIA GEOTRUPINAE.

TRIBU CERATOTRUPINI.

Ceratotrupes bolivari Halffter y Martínez, 1962.

Onthotrupes nebularium (Howden), 1964.

O. herbeus (Jeckel), 1865.

FAMILIA SILPHIDAE.

SUBFAMILIA SILPHINAE.

Tanatophilus graniger (Chevrolat), 1833.

Oxelytrum discicollé (Brullé), 1840.

SUBFAMILIA NICROPHORINAE.

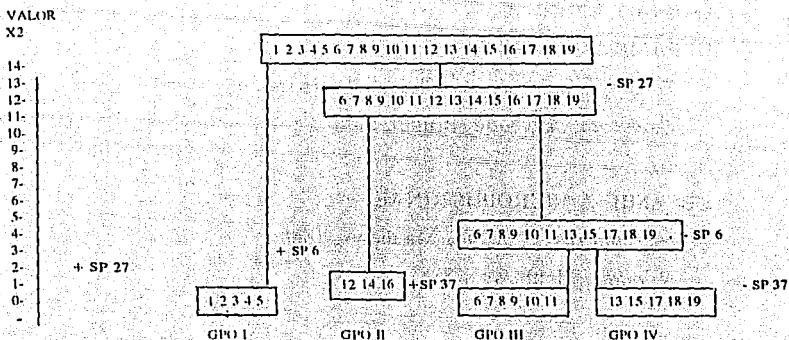
Nicrophorus mexicanus Matthews, 1888.

N. olidus Matthews, 1888.

1.2. Análisis de sitios.

El Análisis de Asociación de las localidades dió como resultado cuatro agrupaciones. La primera (grupo I; Fig. 7) está formada por sitios tropicales que se ubican de los 450 hasta los 1000 m de altitud; en ellos encontramos selva baja caducifolia, potreros y cafetales. El clima que abarca a estas localidades es cálido subhúmedo y los tipos de suelo son rendzinas, lluvisoles y feozems. Las clases de rocas presentes forman una zona transicional desde calizas y areniscas hasta rocas volcánicas. La temperatura media anual va de los 22.3°C a los 24.5°C y la precipitación total anual de los 1500 a los 2000 mm. La segunda agrupación (grupo II; Fig. 7), está constituida exclusivamente por pastizales inducidos que se encuentran desde los 1530 hasta los 2000 m s.n.m en una zona climática templada-húmeda, donde la temperatura media anual oscila entre los 12.26°C y los 13.21°C y la precipitación total anual va de los 1200 a los 2000 mm.

El resto de las localidades forman dos conjuntos más. El grupo III está integrado por sitios de media montaña que se encuentran de los 1100 hasta los 1530 m de altitud, con los siguientes tipos de vegetación: bosque mesófilo, cafetal y pastizal inducido. Están situados en una zona climática transicional que comprende el clima semicálido húmedo y el templado húmedo. Los suelos son feozems y andosoles y los tipos de roca cenizas volcánicas, basalto, escoria,



GRUPOS FINALES DE LOCALIDADES:

GRUPO I

- | | |
|-----------------|--------------|
| 1. JALCOMULCO: | SELVA BAJA |
| 2. JALCOMULCO: | ZONA ABIERTA |
| 3. CERRO LEON: | SELVA BAJA |
| 4. CERRO GORDO: | SELVA BAJA |
| 5. CERRO GORDO: | POTRERO |

GRUPO II

- | | |
|---------------------|---------|
| 12. RANCHO LA MESA: | POTRERO |
| 14. TEAPAN: | POTRERO |
| 16. ACAJETE: | POTRERO |
| 18. CRUZ BLANCA: | POTRERO |

GRUPO III

- | | |
|-------------------------------|-----------------|
| 6. CHILTOYAC: | CAFETAL |
| 7. TIRO DE HAYAS: | BOSQUE MESOFILO |
| 8. PARQUE ECOLOGICO CLAVIERO: | BOSQUE MESOFILO |
| 9. CASA CONECALLI DIF: | CAFETAL |
| 10. RANCHO BRIONES: | POTRERO |
| 11. RANCHO LA MESA: | BOSQUE MESOFILO |

GRUPO IV

- | | |
|---------------------|----------------|
| 13. TEAPAN: | BOSQUE DE PINO |
| 15. ACAJETE: | BOSQUE DE PINO |
| 17. CRUZ BLANCA: | BOSQUE DE PINO |
| 19. SIERRA DE AGUA: | BOSQUE DE PINO |

Fig. 7. Clasificación de las localidades de trabajo incluidas en el transecto altitudinal trabajado. En ella se muestran los grupos finales obtenidos en el análisis de asociación.

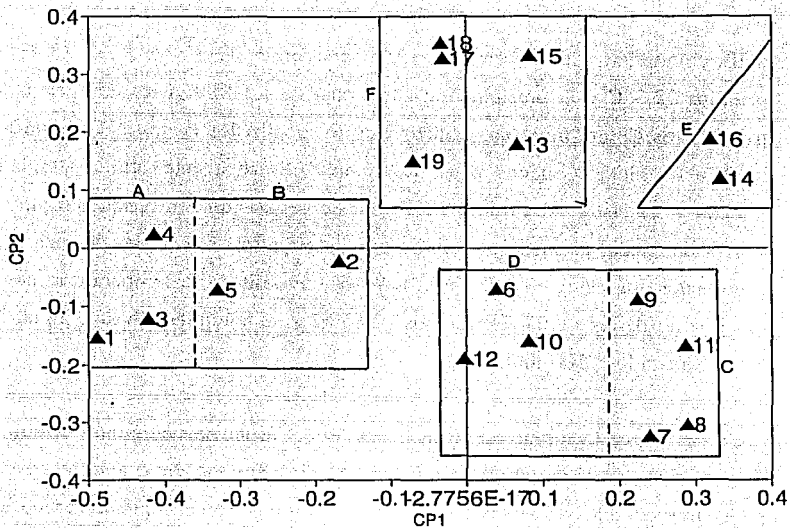
lapilli y andesitas. La temperatura media anual en esta zona va de los 13.21°C hasta los 22.3°C y la precipitación total anual de los 1500 a los 2500 mm. El grupo IV es de alta montaña, e incluye sitios localizados de los 1770 hasta los 2600 m de altitud, en una zona transicional climática entre clima templado húmedo y templado subhúmedo. Los tipos de vegetación son bosque de pino y pastizal inducido, el suelo predominante es el andosol. Las clases de roca más importantes son cenizas volcánicas, basalto y andesitas. Su temperatura media anual va desde los 11.04°C hasta los 12.85°C y su precipitación total anual de los 800 hasta los 1500 mm.

El Análisis de Componentes Principales (PCA) formó seis conjuntos de sitios; las selvas constituyeron el primero (grupo A, Fig. 8) y las zonas abiertas que se encuentran entre los 450 y los 1000 m de altitud integraron el segundo (grupo B). Los bosques mesófilos ubicados entre los 1300 y los 1530 m de altitud y un cafetal asociado a ellos, constituyeron el conjunto C ó de transición y el conjunto D agrupó a los potreros del piso altitudinal anterior y al cafetal vecino a la selva.

El grupo E se formó a partir de los pastizales que se encuentran entre los 1770 y los 2000 m s.n.m y por último el F ó de alta montaña comprendió potreros y bosques de pino situados entre los 2340 y los 2600 m de altitud. El primer factor del PCA explicó el 20.4% de la varianza común y los tres primeros factores explicaron el 46.4% de la misma.

1.3. Análisis de la distribución de las especies.

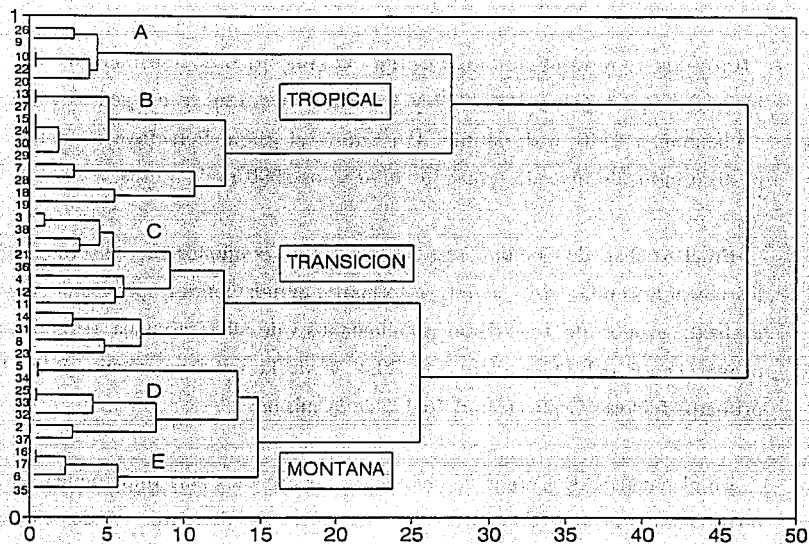
El Análisis de Dos Etapas ("Two step") reunió a las especies en cinco conjuntos finales asociados con la altitud y los tipos de vegetación: el primero (grupo A: Fig. 9) se formó por especies de pastizal tropical y el segundo (grupo B) por especies de selva. Los integrantes de ambas agrupaciones pertenecen a la subfamilia Scarabaeinae y viven entre los 450 y los 1000 m de altitud. El grupo C ó de transición habita en bosque mesófilo, cafetal y pastizal inducido entre los



GRUPOS:

- A. SELVA BAJA (1, 3, 4).
- B. ZONA TROPICAL ABIERTA (2, 5).
- C. ZONA DE TRANSICION, BOSQUE MESOFILO, CAFETAL (7, 8, 9, 11, 12).
- D. CAFETALES Y POTREROS VECINOS AL BOSQUE MESOFILO (6, 10, 12).
- E. POTREROS VECINOS AL BOSQUE DE PINO (14, 16).
- F. ALTA MONTAÑA (13, 15, 17, 18, 19).

Fig. 8. Análisis de Componentes Principales de los sitios de muestreo en la zona de estudio. Los números corresponden a las localidades y tipos de vegetación de la Fig. 7.



TROPICAL

A. ZONA ABIERTA

- 9 *Onthophagus hoepfneri*
- 10 *Onthophagus gazella*
- 20 *Phanaeus tridens*
- 22 *Copris lugubris*

26 *Canthon lidagaceus*

B. SELVA BAJA

- 7 *Onthophagus landolti*
- 13 *Dichotomius centralis*
- 15 *Uroxys bonati*
- 18 *Phanaeus endymion*
- 19 *Coprophanaeus telamon*
- 24 *Sisyphus mexicanus*
- 27 *Canthon cyanellus cyanellus*
- 28 *C. Glyphyrocantion viridis*
- 29 *D. (Hybomidium) gibbosum*
- 30 *D. (Deltotrichium) scabrusculum*

TRANSICION

C. BOSQUE MESOFILO

- 3 *Onthophagus cyanellus*
- 1 *Onthophagus incensus*
- 4 *Onthophagus nasicornis*
- 8 *Onthophagus corrosus*

- 12 *Dichotomius satanas*
- 11 *Dichotomius carolinus*
- 14 *Scatimus ovatus*
- 21 *Copris incertus*
- 23 *Eurysternus magnus*
- 31 *Deltotrichium mexicanum*
- 36 *Oxelytrum discicollae*
- 38 *Nicrophorus olidus*

MONTAÑA

D. ALTA MONTAÑA

- 2 *Onthophagus chevrolati*
- 5 *Onthophagus aureofuscus*
- 25 *Canthon humectus*
- 32 *Ceratotrupes bolivari*

E. ELEMENTOS SUBMONTANOS

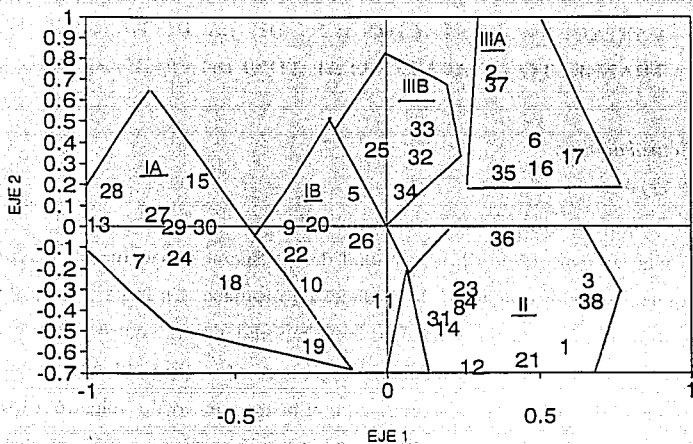
- 8 *Onthophagus mextexus*
- 16 *Ontherus mexicanus*
- 17 *Phanaeus amethystinus*
- 35 *Tanatophilus graniger*

Fig. 9. Dendrograma resultante de la clasificación de especies capturadas durante el muestreo 1990, en la zona central de Veracruz.

1100 y los 1530 m de altitud. El grupo D (Fig. 9) o de alta montaña vive en bosque de pino (entre los 1770 y los 2600 m s.n.m) y en potreros que se encuentran a 2340 m de altitud. Por último el grupo E incluye elementos de pastizal inducido ubicados entre los 1770 y los 2000 m de altitud.

En el Análisis de Componentes Principales los conjuntos fueron semejantes a los obtenidos en la clasificación; se formaron agrupaciones tropicales de selva y pastizal; grupos de transición, submontanos y de alta montaña (Fig. 10). El primer factor del PCA explicó el 20.4 % de la varianza común y los tres primeros factores explicaron el 46.4% de la misma.

En el Análisis de Cargas se obtuvieron las especies más importantes por su distribución, que determinaron las agrupaciones de sitios y de especies anteriormente formados. *Onthophagus incensus*, *O. cyanellus*, *Copris incertus* y *Nicrophorus olidus* tuvieron las cargas positivas mayores en el eje 1, mientras que *C. (Glaphyrocantón) viridis leechi*, *Dichotomius centralis*, *Canthon cyanellus*, *Deltochilum gibbosum*, *Onthophagus landolti* y *Canthon indigaceus* presentaron las cargas negativas más altas para el mismo componente. Las primeras son especies características de la zona de transición y las segundas de la zona tropical. En el segundo eje las especies con cargas positivas superiores fueron *Onthophagus chevrolati*, *Nicrophorus mexicanus* y *Onterius mexicanus* y aquellas con cargas negativas más grandes fueron *Onthophagus incensus*, *Copris incertus*, *Dichotomius satanas* y *Coprophanacus telamon*. Las primeras son especies de montaña y las segundas, como ya lo habíamos mencionado anteriormente, son características de bosque mesófilo.



GRUPOS DE ESPECIES

I. TROPICAL

A. SELVA

- 7 *Onthophagus landolti*
- 13. *Dichotomius centralis*
- 15 *Uroxys boneti*
- 18 *Phanaeus endymion*
- 19 *Coprophanaeus telamon*
- 24 *Sysiphus mexicanus*
- 27 *Canthon cyanellus cyanellus*
- 28 *C. Glaphyrocantion viridis*
- 30 *D. (Deltachilum) scabriusculum*
- 29 *D. (Hybomidium) gibbosum*

B ZONA ABIERTA

- 9 *Onthophagus hoepfneri*
- 10 *Digitonthophagus gazella*
- 20 *Phanaeus tridens*
- 22 *Copris lugubris*
- 28 *Canthon indigaceus*
- 11 *Dichotomius carolinus*

II. INTERMEDIOS

- 3 *Onthophagus cyanellus*
- 1 *Onthophagus incensus*
- 4 *Onthophagus nasicornis*
- 8 *Onthophagus corrosus*
- 12 *Dichotomius satanas*
- 14 *Scatimus ovatus*
- 21 *Copris incertus*
- 23 *Eurysternus magnus*
- 31 *Deltachilum mexicanum*
- 36 *Oxelytrum discicolle*
- 38 *Nicrophorus alidus*

III. MONTAÑA

A. SUBMONTANOS

- 6 *Onthophagus mextexus*
- 18 *Ontherus mexicanus*
- 17 *Phanaeus amethystinus*
- 35 *Tanatophilus graniger*
- 2 *Onthophagus chevrolati*
- 37 *Nicrophorus mexicanus*

B. ALTA MONTAÑA

- 5 *Onthophagus aureofuscus*
- 25 *Canthon humectus*
- 32 *Ceratropes bolivari*
- 34 *Onthotrupes herbeus*
- 33 *Onthotrupes nebularium*

Fig. 10. Análisis de componentes principales de las especies capturadas durante el muestreo 1990 en la zona central de Veracruz.

2. VARIACIONES ESTACIONALES DE LA DIVERSIDAD EN EL TRANSECTO DE ACUERDO AL TIPO DE VEGETACION.

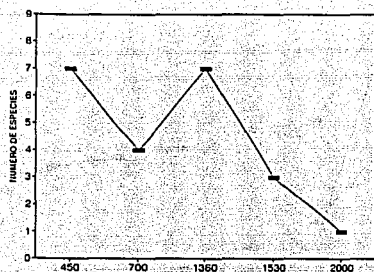
2.1 *Scarabaeinae*.

2.1.1 *Vegetación original*.

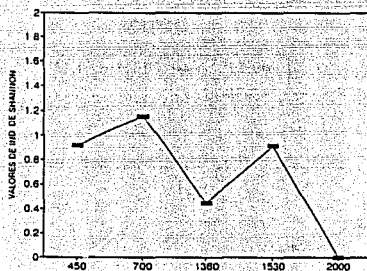
Temporada de lluvias.

La riqueza específica y la diversidad de los *Scarabaeinae* fueron mayores en las zonas tropicales que en las localidades de montaña. En la parte baja y media del transecto se colectaron en trampas convencionales entre cuatro y siete especies y en las zonas más altas hubo solamente de una a tres (Fig. 11 A). El índice de diversidad (Fig. 11 B) en las selvas y en el bosque mesófilo ubicado a los 1530 m s.n.m. tuvo valores entre 0.9 y 1.2, disminuyendo a 0.5 en el Parque Ecológico Clavijero (a los 1360 m de altitud). La equidad a los 450 m s.n.m fue baja (0.47) y en el resto de las localidades varió muy poco, presentando un intervalo entre 0.6 y 0.74 (Fig. 11 C).

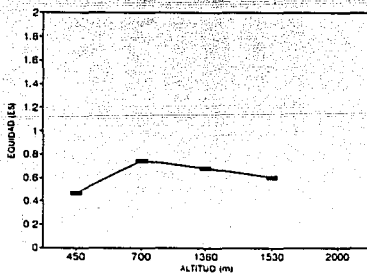
En las selvas bajas caducifolias hubo una especie marcadamente dominante y el resto de ellas estaban poco, pero uniformemente representadas (Fig. 12 A). En Jalcomulco, *Canthon (Glaphyrocanthon) viridis leechi* fue la especie dominante; en Cerro León, *Deltachilum gibbosum sublaeve* y en Cerro Gordo *Onthophagus landolti*. En el bosque mesófilo la distribución entre especies fue más equitativa que en la selva (Fig. 12 B); *Onthophagus cyanellus*, la especie más abundante sólo constituyó en promedio un 16.12 % del total de la biomasa. En el bosque de pino los *Scarabaeinae* estuvieron pobremente representados (10.32% del total de las especies colectadas en promedio), por lo que no se pudo obtener una gráfica de dominancia-diversidad por localidad para ellos. En estos sitios las mayores abundancias correspondieron a otros taxa: la familia Silphidae y la subfamilia Geotrupinae (Geotrupidae); *Onthotrupes herbeus* (geotrupino), fue la especie colectada con mayor frecuencia (63.88%).



A



B



C

Fig. 11. Diversidad en el transecto estudiado durante la temporada de lluvias de 1990, en la vegetación original. A) Riqueza específica. B) Diversidad. C) Equidad.

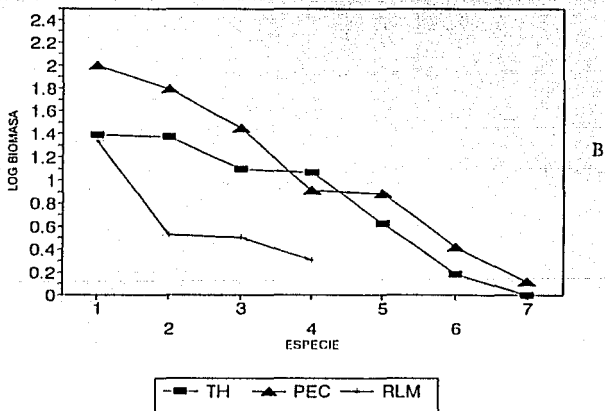
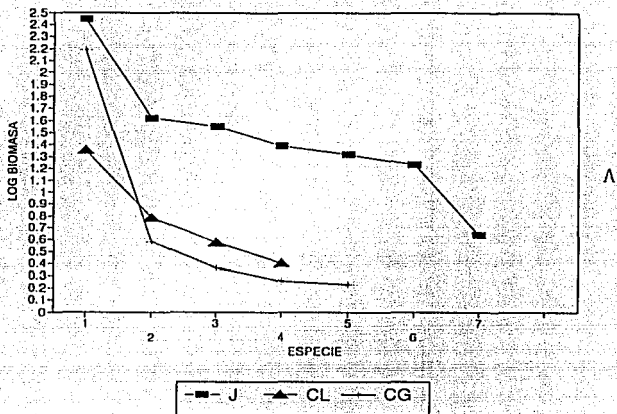


Fig. 12. Curvas de dominancia-diversidad del logaritmo de la biomasa de Scarabaeinae, presentes en la vegetación original durante la temporada de lluvias 1990. A) Selva (J = Jalcomulco, CL = Cerro León, CG = Cerro Gordo), B) Bosque Mesófilo (TH = Tiro de Hayas, PEC = Parque Mesófilo, RLM = Rancho La Mesa).

Para la temporada, las especies dominantes en el transecto, en base a su biomasa fueron las siguientes:

VEGETACION	TAXA	% DOM
SELVA BAJA CADUCIFOLIA	<i>C. (Glaphyrocalthon) viridis leechi</i>	45.71
	<i>O. landolti</i>	42.64
BOSQUE MESOFILO	<i>Onthophagus cyanellus</i>	16.12
	<i>Dichotomius satanas</i>	12.9
BOSQUE DE PINO	<i>Onthophagus cyanellus</i>	19.44

Temporada seca.

Durante éste periodo, al igual que en la época de lluvias, la diversidad y la riqueza disminuyeron de la selva al bosque de pino, pero mostraron un ligero incremento en la localidad de bosque mesófilo que se encuentra a los 1530 m de altitud (Fig. 13 A, B). En las tres selvas estudiadas hubo pequeños cambios con respecto a la estación lluviosa. En Jalcomulco el número de especies colectadas se mantuvo igual, en Cerro León y en el Parque Ecológico Clavijero los valores de riqueza disminuyeron, ya que en la primera localidad se colectaron tres especies y en la segunda, dos. Entre los 1530 y los 2000 m de altitud se colectó una especie más que cuando se muestreó en la época lluviosa (Fig. 13 A). La diversidad se incrementó en la mayor parte del transecto con respecto a la de la temporada húmeda (Fig. 13 B); en cambio en Cerro León disminuyó a 1.1. Los valores de equidad oscilaron muy poco (0.9-1.00), excepto en la comunidad de 1530 m s.n.m debido a la dominancia de *Onthophagus incensus* (Fig. 13 C).

En las selvas las curvas de dominancia-diversidad manifestaron una mayor equidad de especies que en la época de lluvias, lo mismo se observó en el bosque

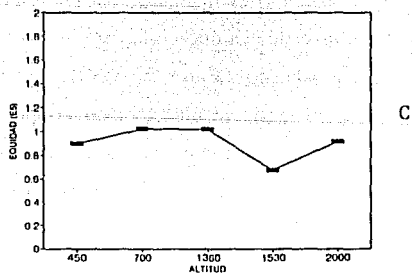
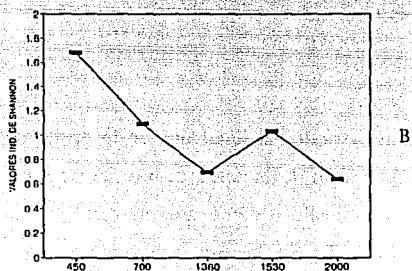
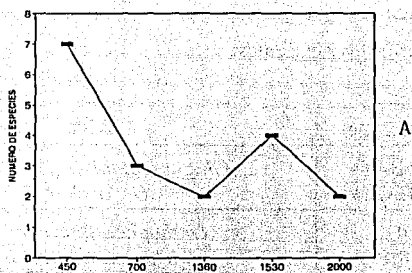


Fig. 13. Diversidad en el transecto estudiado, en la vegetación original durante la temporada de secas de 1990. A) Riqueza específica. B) Diversidad. C) Equidad.

mesófilo (Fig. 14 A, B). Sin embargo en el bosque de pino *Onthotrupes herbeus* continuó siendo la especie más abundante (33.33%).

Los porcentajes de dominancia por especie basados en la biomasa, encontrados en la estación seca fueron los siguientes:

TIPO DE VEGETACION	TAXA	%DOM
SELVA	<i>Onthophagus landolti</i>	63.25
	<i>C. (Glaphyrocanthon) viridis leechi</i>	15.38
BOSQUE MESOFILO	<i>Onthophagus incensus</i>	38.09
	<i>Onthophagus cyanellus</i>	22.22
BOSQUE DE PINO	<i>Onthophagus chevrolati retusus</i>	22.22

2.1.2. Vegetación inducida.

Temporada de lluvias.

En la estación húmeda se colectaron tres especies en todos los potreros estudiados, excepto a 1770 m s.n.m donde se capturaron cuatro (Fig. 15 A). En general, la diversidad fue menor que en los bosques y mostró un intervalo que va desde 0.9 hasta 1.1 (Fig. 15 B). La equidad estuvo entre 0.63 y 1.030 (Fig. 15 C). En el pastizal de Acajete, a los 2000 m de altitud, se alcanzaron los valores más altos de ambas medidas.

Las curvas de dominancia-diversidad para los pastizales fueron muy simples (Fig. 16 A). En general se presentó una especie por piso de vegetación, que constituía la mayor parte de la biomasa y otras dos o tres con abundancias menores. El primer piso altitudinal está constituido por selva baja caducifolia, el

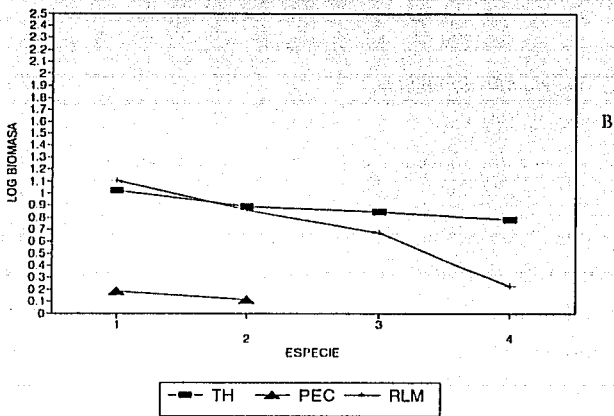
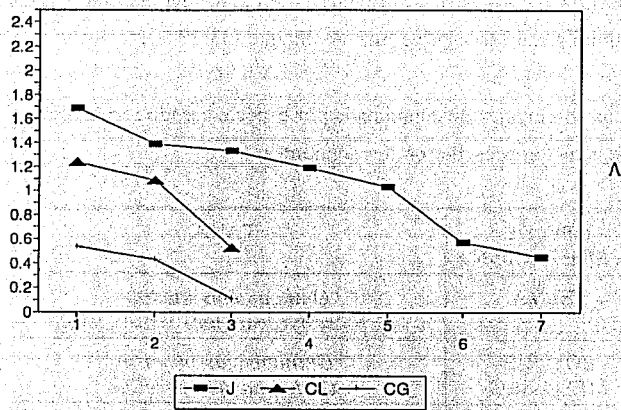


Fig. 14. Curvas de dominancia-diversidad del logaritmo de la biomasa de Scarabaeinae durante la temporada seca de 1990. A) Selva (J = Jalcomulco, CL = Cerro León, CG = Cerro Gordo); B) Bosque Mesófilo (TH = Tiro de Hayas, PEC = Parque Ecológico Clavijero, RLM = Rancho La Mesa).

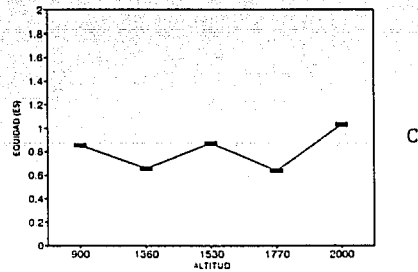
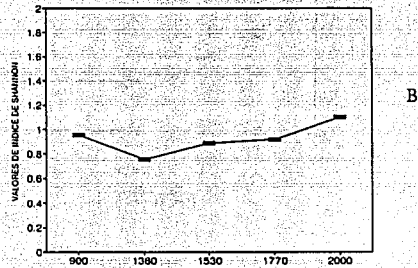
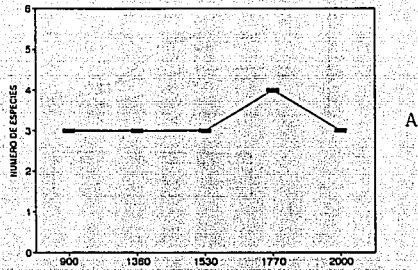


Fig. 15. Diversidad presente en la zona de estudio, en la vegetación inducida durante la temporada de lluvias 1990; A) Riqueza específica. B) Diversidad. C) Equidad.

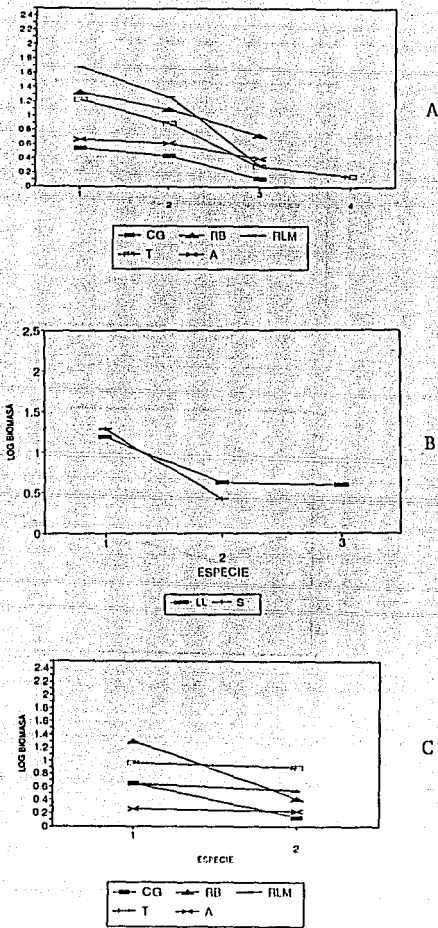


Fig. 16. Relaciones de dominancia-diversidad de escarabajos colectados durante 1990 en: A) pastizales, temporada de lluvias (CG = Cerro Gordo, RB = Rancho Briones, RLM = Rancho La Mesa, T = Teapan, A = Acajete). B) Cafetal Casa Conecalli. (LL = lluvias; S = secas). C) pastizales, temporada seca. (CG = Cerro Gordo, RB = Rancho Briones, RLM = Rancho La Mesa, T = Teapan, A = Acajete).

segundo piso presenta bosque mesófilo de montaña y bosque de pino y el tercer piso únicamente bosque de pino.

Para la temporada, las especies dominantes en el transecto, por piso altitudinal y en base a su biomasa fueron las siguientes:

ALTITUD	ESPECIE	%DOM
450-900 m	<i>Digitonthophagus gazella</i>	50.00
1360-1770 m	<i>Onthophagus incensus</i>	56.45
2000-2340 m	<i>Onthophagus chevrolati retusus</i>	44.44

La población de escarabajos en el cafetal localizado a los 1100 m (Chiltoyac) fue pobre, ya que sólo se colectó *Dichotomius satanas*. En el cafetal que se encuentra a los 1360 m de altitud (Casa Conecalli) se capturaron tres especies, la diversidad tuvo un valor de 1.09 y la equidad fue de 1.01 (Fig. 16 B); *D. satanas* fue el escarabajo más abundante, representando el 20% del total colectado y la mayor biomasa.

Temporada seca.

En todos los potreros se colectaron dos especies solamente (Fig. 17 A) y la diversidad (0.2-0.7) disminuyó en comparación con las lluvias. Las localidades con más heterogeneidad en cuanto a los Scarabaeinae son las que se encuentran entre 1770 y 2000 m de altitud (Fig. 17 B), porque en ellas la diversidad fue alta (0.63-0.69). Hubo una proporcionalidad marcada entre las especies en estas poblaciones (Fig. 17 C), debido muy probablemente a la antigüedad de la ganadería en el valle de Perote. De los 1360 a los 2340 m s.n.m la biomasa fue

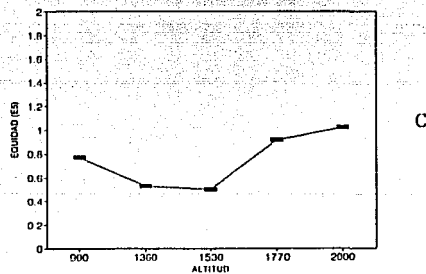
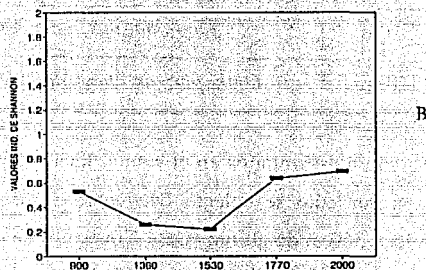
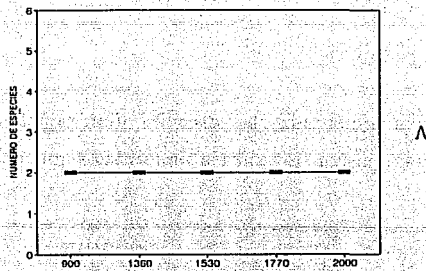


Fig. 17. Diversidad presente en el transecto estudiado, durante la temporada de secas 1990, en la vegetación inducida. A) Riqueza específica. B) Diversidad. C) Equidad.

menor que la obtenida para las lluvias, su intervalo de valores fue de 2-20 (Fig. 16 C).

A continuación se indican las especies que representaron el mayor porcentaje de biomasa, por piso altitudinal durante los meses más secos:

ALTITUD	TAXA	%DOM
450-900 m	<i>Digitonthophagus gazella</i>	15.78
1360-1770 m	<i>Onthophagus incensus</i>	88.88
2000-2340 m	<i>Onthophagus chevrolati reusus</i>	93.75

En el cafetal de Chiltoyac *Coprophanæus telamon* sustituyó a *Dichotomius satanas* y fue la única especie colectada. En la Casa Conecalli, la riqueza disminuyó con respecto a la temporada de lluvias, capturándose únicamente *Onthophagus cyanellus*.

En general se encontró que la riqueza de escarabajos disminuyó de la vegetación primaria a la inducida. En el intervalo de altitud que va de los 450 a los 900 m, se colectaron 17 especies a lo largo de todo el año. De ellas el 47%

dentro de la selva únicamente, el 23.5% en selva y zonas abiertas y el 29% en zonas abiertas exclusivamente (apéndice 3). Entre los 1300 y los 1530 m s.n.m., de un total de 13 especies de escarabajos, el 38.5% se capturó en bosque mesófilo solamente, el 31% en bosque y potrero, y el 31% en potrero únicamente (apéndice 3). De los 1770 a los 2600 m de altitud, de un total de nueve especies se colectaron 34% sólo en bosque de pino, el 22% en bosque y en pastizal inducido y 44.% exclusivamente en pastizal inducido (apéndice 3). El porcentaje de especies que habitan únicamente en bosque, bajó de 47% a 22% conforme la altitud aumentaba.

2.2. *Silphidae*.

2.2.1. *Vegetación Primaria*.

Temporada de lluvias.

En la zona estudiada, los sílfidos se encontraron de los 1100 m s.n.m hacia arriba. Durante la estación lluviosa a 1360 m s.n.m. la riqueza específica fue baja, ya que se colectaron dos especies: *Nicrophorus olidus* y *Oxelytrum discicolle*; en los demás localidades con bosque mesófilo sólo se presentó la primera. En la parte media del transecto a 1770 m s.n.m), hubo dos especies: *N. olidus* y *N. mexicanus*; en los otros bosques de pino, sólo se capturó ésta última, que representó en promedio un 78.08% del total de las especies colectadas.

Las relaciones de dominancia-diversidad para esta familia fueron muy simples, solamente se presentó una especie que comprendía el mayor porcentaje de la biomasa y otra con abundancias menores. Por ejemplo, en el Parque Ecológico Clavijero *N. olidus* constituyó el 94.64% de la biomasa total y *Oxelytrum discicolle* el 5.36%; en Teapan *N. mexicanus* representó el 62.8% del total colectado y *N. olidus* el resto.

Temporada seca.

En las localidades de bosque mesófilo, las poblaciones de sílfidos tuvieron una composición semejante a la encontrada en las lluvias, pero la abundancia se abatió notablemente (sólo se colectó un individuo). Algo similar sucedió en algunos

bosques de pino (Teapan, Acajete y Cruz Blanca), pero en otros como Sierra de Agua, se colectaron (incluyendo enero-mayo y noviembre -diciembre) dos especies muy abundantes (*Tanatophilus graniger* y *N. mexicanus*). La especie dominante en los cuatro bosques de pino fue nuevamente *N. mexicanus* (83.33%).

2.2.2. Vegetación inducida.

Temporada de lluvias.

Durante este período, en el potrero del rancho La Mesa, no se colectaron sílfidos. En los de Teapan y Acajete hubo entre una y tres especies (apéndice 1) y sus diversidades oscilaron de 0.562 a 1.098. Su equidad tuvo valores desde 0.80 hasta 1.03, lo que indicó una distribución más proporcional entre las especies. En Cruz Blanca se colectaron números muy reducidos de *Nicrophorus mexicanus* (cinco individuos).

En los dos cafetales trabajados (1100-1360 m s.n.m) se colectó únicamente una especie (*Nicrophorus olidus*), cuya abundancia en ambas zonas fue baja (20%).

Temporada seca.

En el potrero del rancho La Mesa se colectó únicamente *Oxelytrum discolle*, por lo que tanto la riqueza como la abundancia en esa localidad fueron bajas. En los de Teapan y Acajete disminuyó sensiblemente la abundancia, ya que se encontraron únicamente tres individuos de dos especies: *Nicrophorus mexicanus* (74.99%) y *N. olidus* (24.99%). En Cruz Blanca no hubo un cambio aparente con la temporada; se capturó únicamente la primera de las dos especies mencionadas. En el cafetal de Chiltoyac, se observó un incremento considerable en la población

de *N. olidus* en el mes de Noviembre, que coincidió con un pico poblacional en Cruz Blanca y Sierra de Agua. En el cafetal de la Casa Conecalli no se colectaron individuos de esta familia.

3. CAMBIOS EN LA ESTRUCTURA DEL GREMIO DE LOS SCARABAEINAE EN FUNCION DE LA EPOCA DEL AÑO.

3.1. Selva Baja Caducifolia.

Cerro León es una selva que fue fuertemente alterada durante el periodo de estudios. Continuamente se talaron árboles y se quemó en tres ocasiones el terreno alrededor del sitio muestreado para sembrar maíz, quedando un fragmento cada vez más pequeño de bosque. Debido a esto se analizará primero la estructura del gremio en Jalcomulco y Cerro Gordo (localidades sin cambios bruscos durante el muestreo) y de manera independiente lo referente a Cerro León.

Jalcomulco-Cerro Gordo.

Temporada de lluvias.

En relación con las preferencias alimentarias, en Jalcomulco y Cerro Gordo durante la temporada de lluvias, hubo una clara dominancia de escarabajos generalistas (60-71%), el resto fueron coprófagos y no se colectaron necrófagos estrictos (Fig. 18 A). Los rodadores predominaron sobre los cavadores (Fig. 18 B). En Jalcomulco la proporción de especies diurnas (43%) fue menor que la de nocturnas (57%), presentándose un comportamiento inverso en Cerro Gordo, donde las diurnas constituyeron el 60% del gremio y las nocturnas el 40% (Fig. 18 C).

En el pastizal de Cerro Gordo los escarabajos se alimentaron preferentemente de excremento y el resto de carroña o de estiércol (Fig. 19 A); dominaron los cavadores y no se colectaron rodadores (Fig. 19 B). La proporción de especies diurnas fue mayor que la de nocturnas (Fig. 19 C).

En el cafetal, aldeaño a la selva de Chiltoyac, se colectó solamente una especie generalista-cavadora y nocturna (*Dichotomius satanas*).

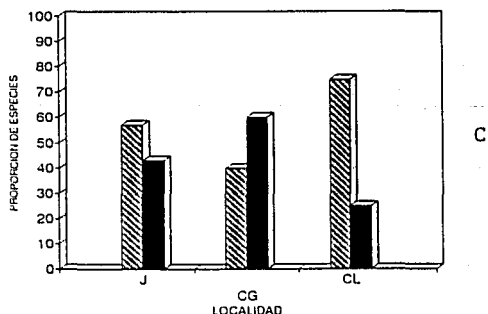
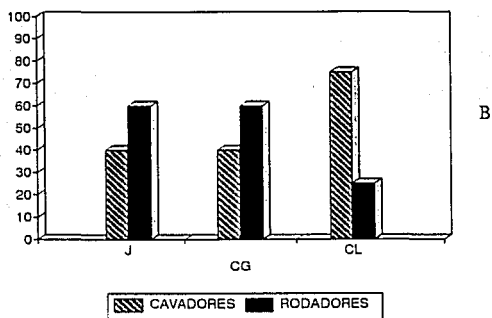
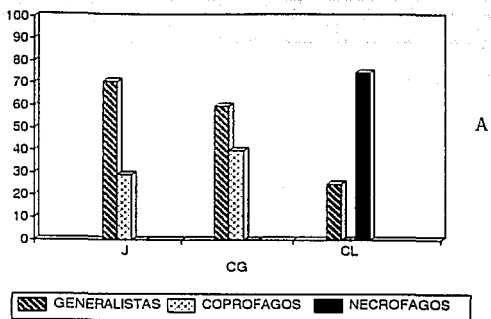
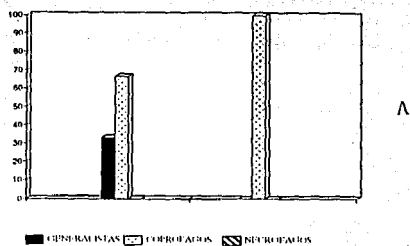
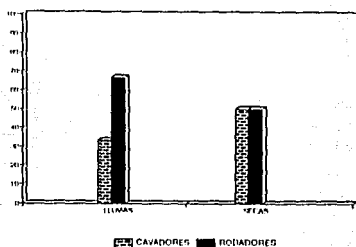


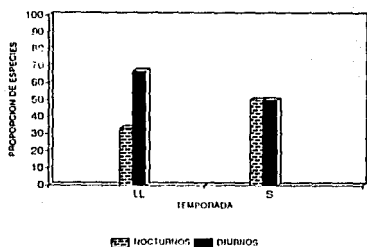
Fig. 18. Segregación de nichos ecológicos del gremio de escarabajos en selvas bajas caducifolias, durante la temporada de lluvias 1990. A) Preferencias alimentarias. B) Relocalización del alimento. C) Segregación temporal. (J = Jalcomulco; CL = Cerro León; CG = Cerro Gordo).



A



B



C

Fig. 19. Segregación de nichos ecológicos del gremio de escarabajos, en un potrero asociado a la selva baja caducifolia de Cerro Gordo, durante 1990. A) Preferencias alimentarias. B) Relocalización del alimento. C) Segregación temporal. (LL = lluvias; S = secas).

Temporada seca.

Durante esta temporada hubo un cambio en las proporciones de especies con respecto a las encontradas en las lluvias. En Jalcomulco aparecieron los necrófagos estrictos, siendo además preponderantes (43 %), los coprófagos y los generalistas (Fig. 20 A) estuvieron representados cada uno en un 28.5%. Los últimos dominaron en Cerro Gordo en un 100%. En ambas selvas los escarabajos fueron cavadores en un 72% a diferencia de la estación anterior (Fig. 20 B). Las especies nocturnas tuvieron un papel importante (85.7 y 100% respectivamente) en comparación con las especies diurnas, que no fueron colectadas en Jalcomulco, y representaron el 14.3% en Cerro Gordo (Fig. 20 C).

Durante la época seca en el pastizal localizado a los 900 m de altitud, dominaron en un 100 % las especies que se alimentan de excremento (Fig. 19 A); los rodadores y los cavadores se encontraron en las mismas proporciones (50% cada uno), al igual que las especies nocturnas y diurnas (Fig. 19 B, C).

En el cafetal de Chiltoyac solamente se colectó una especie generalista-cavadora y nocturna (*Coprophanæus telamon*), que pareció sustituir a *Dichotomius satanas*.

Cerro León.

Temporada de lluvias.

En cuanto a las preferencias alimentarias los necrófagos estrictos dominaron en un 75% sobre los generalistas que constituyeron el otro 25% del total de los escarabajos colectados, los coprófagos estuvieron ausentes (Fig. 18 A). Los cavadores tuvieron un lugar preponderante, el 75% del gremio (Fig. 18 B). Las especies nocturnas (75%) fueron más abundantes que las diurnas (Fig. 18 C).

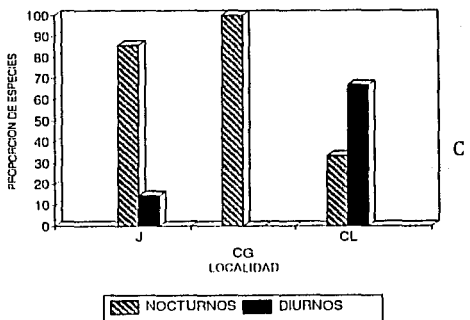
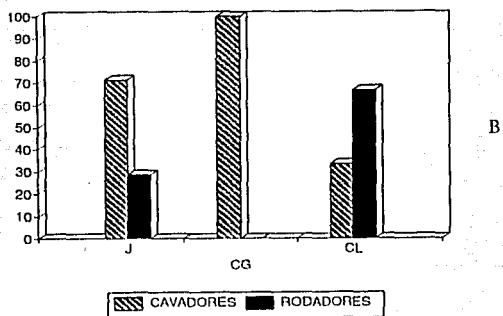
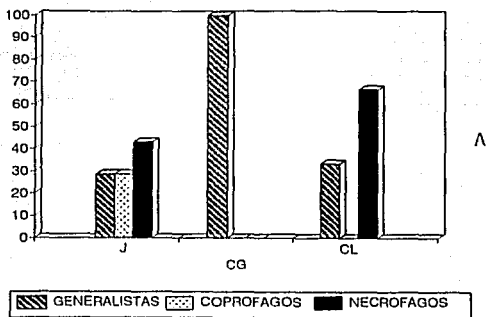


Fig. 20. Segregación de nichos ecológicos del gremio de escarabajos, en selvas bajas caducifolias, durante la temporada de secas 1990. A) Preferencias alimentarias B) Relocalización del alimento. C) Segregación temporal. (J = Jalcomulco; CL = Cerro León; CG = Cerro Gordo).

Temporada seca.

No se colectaron coprófagos, la proporción de necrófagos fue mayor (66.66 %) que la de generalistas (33.33%) (Fig. 20 A). Dominaron los rodadores (60%) sobre los cavadores (Fig. 20 B) y las especies diurnas (66.66%) fueron más numerosas que las nocturnas (Fig. 20 C).

3.2. Bosque Mesófilo de Montaña.

Temporada de lluvias.

En cuanto a las preferencias alimentarias, en Tiro de Hayas los coprófagos dominaron (71.4%) sobre los necrófagos. En el Parque Ecológico Clavijero los generalistas y los coprófagos tuvieron proporciones iguales (42.9% respectivamente), mientras que el porcentaje de necrófagos colectados fue únicamente de 14.3%. En el Rancho La Mesa se capturaron únicamente especies coprófagas (Fig. 21 A). En todos los bosques estudiados los escarabajos fueron preferentemente cavadores y las especies de hábitos nocturnos predominaron sobre las diurnas (Fig. 21 B, C), que representaron sólo el 25% del gremio.

En el Rancho Briones, en potreros asociados al bosque mesófilo (a los 1360 m s.n.m), el 66.66% de los Scarabaeinae capturados fueron coprófagos, el 33% necrófagos y no se colectaron generalistas. A los 1530 m s.n.m (en el rancho La Mesa) los coprófagos dominaron en un 100% (Fig. 23 A). En ambos pastizales los rodadores estuvieron ausentes, encontrándose cavadores solamente. En el rancho Briones el 66.66% de las especies fueron nocturnas, pero en La Mesa representaron el 100% (Fig. 23 B).

Temporada seca.

En los bosques trabajados se encontraron exclusivamente escarabajos coprófagos, excepto en Tiro de Hayas donde el gremio estuvo integrado en las mismas proporciones por necrófagos y generalistas (25% respectivamente) y el

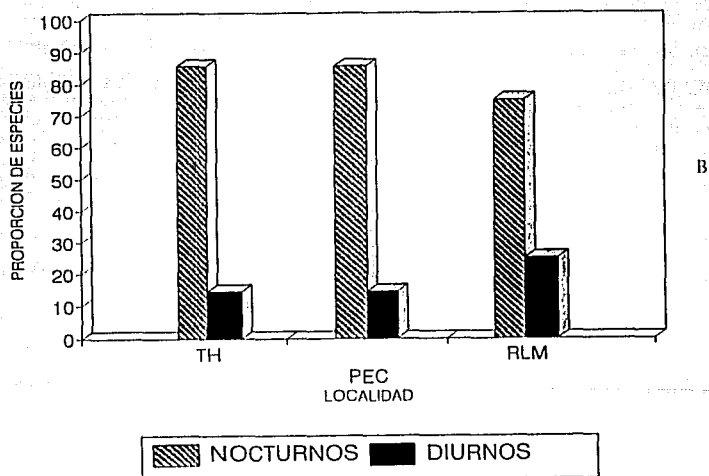
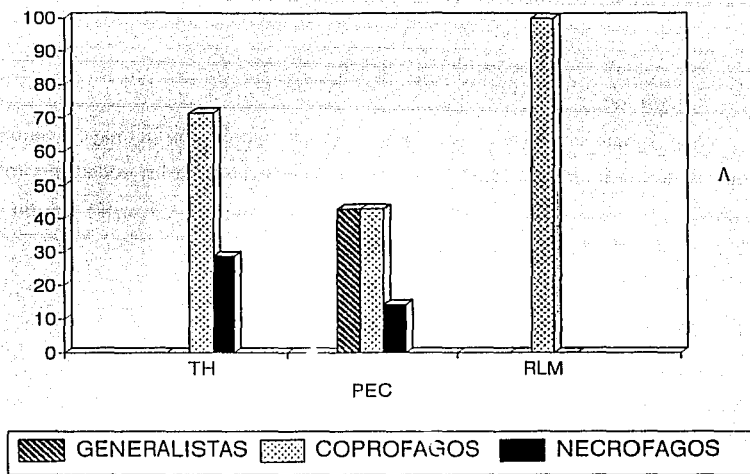


Fig. 21. Segregación de nichos ecológicos del gremio Scarabaeinae en el bosque mesófilo durante la temporada de lluvias 1990. A) Preferencias alimentarias. B) Segregación temporal. TH = Tiro de Hayas, PEC = Parque Ecológico Clavijero, RLM = Rancho La Mesa).

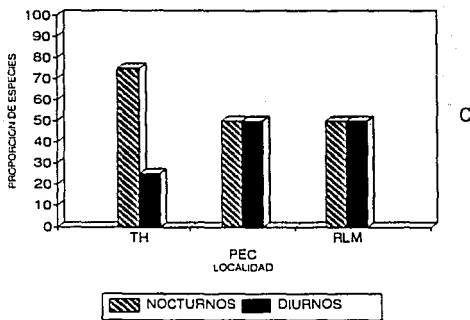
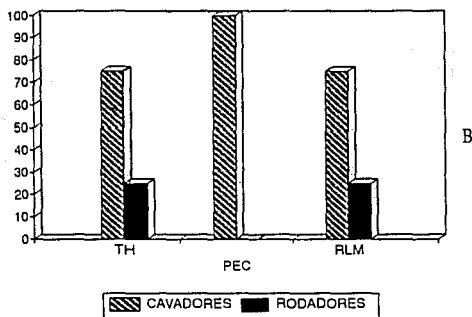
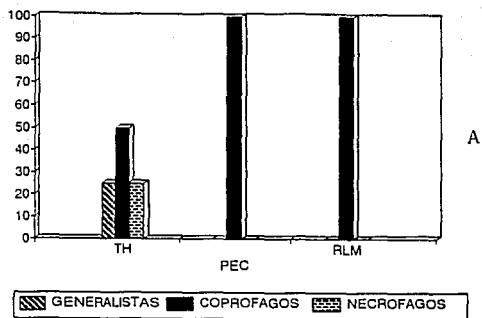


Fig. 22. Segregación de nichos ecológicos del gremio Scarabaeinae en B. mesófilos en la temporada de secas 1990. A) Preferencias alimentarias. B) Relocalización del alimento. C) Segregación temporal. (TH = Tiro de Hayas, PEC = Parque Ecológico Clavijero, RLM = Rancho La Mesa).

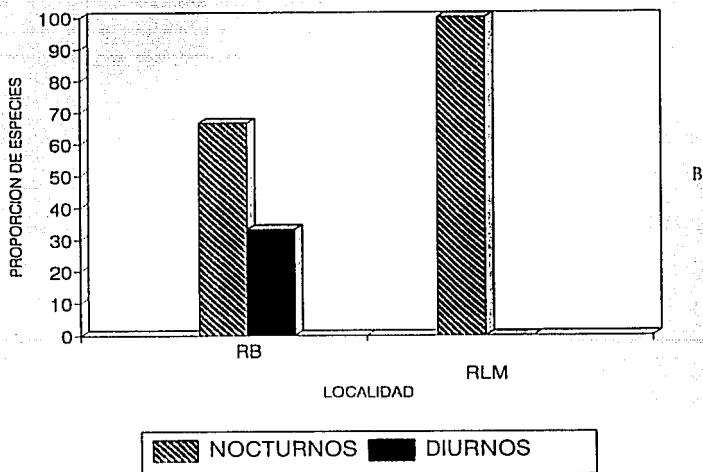
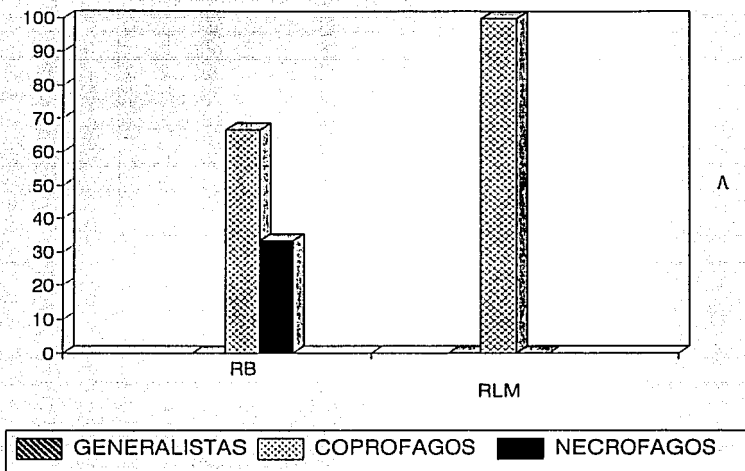


Fig. 23. Segregación de nichos ecológicos del gremio Scarabaeinae durante la temporada de lluvias 1990, en potreros próximos al bosque mesófilo. A) Preferencias alimentarias. B) Segregación temporal. (RB = Briones, RLM = Rancho La Mesa).

resto por coprófagos (Fig. 22 A). En general, los cavadores dominaron sobre los rodadores (Fig. 22 B). En el Parque Ecológico Clavijero y en el rancho La Mesa el porcentaje de especies diurnas y nocturnas fue el mismo (50 % respectivamente); en Tiro de Hayas las últimas constituyeron el 75 % del gremio y las diurnas el 25 % (Fig. 22 C).

En los dos potreros hubo especies coprófagas exclusivamente (apéndice 2) y dominaron los cavadores sobre los rodadores (Fig. 24 A). Las especies diurnas y las nocturnas fueron capturadas en un 50 % cada una (Fig. 24 B).

En el cafetal de la casa Conecalli del DIF (a los 1360 m s.n.m) en la época lluviosa los coprófagos representaron un 100% del gremio y en las secas los necrófagos. Durante todo el año se colectaron sólo especies cavadoras de hábitos nocturnos.

3.3. Bosque de Pino.

Temporada de lluvias.

En Teapan y en Cruz Blanca no se capturaron Scarabaeinae, sin embargo en los otros bosques de pino sí fueron encontrados. En Acajete el 77.77% de las especies fueron generalistas y el 22.22% coprófagas; en Sierra de Agua la proporción de las primeras disminuyó a un 28.5 %, los necrófagos constituyeron un 14.4% del gremio y los coprófagos un 57.1 % (Fig. 25 A).

En los potreros asociados al bosque de pino, las especies coprófagas-cavadoras dominaron en un 100%, sin embargo en Teapan y en Cruz Blanca, fue colectado un rodador (*Canthon humectus*) directamente al vuelo y en boñigas de vaca durante los meses de junio-julio. En Acajete y Cruz Blanca las especies nocturnas representaron el 100% del gremio, y en Teapan el 75 %, en contraste con las diurnas que solamente se encontraron en un 25 % (Fig. 25 B).

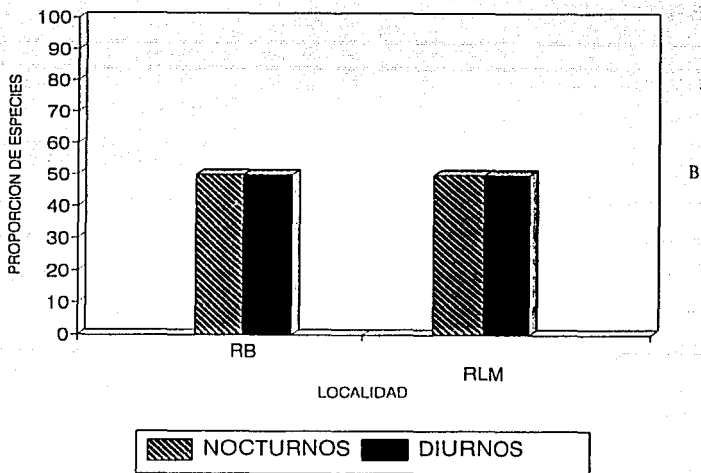
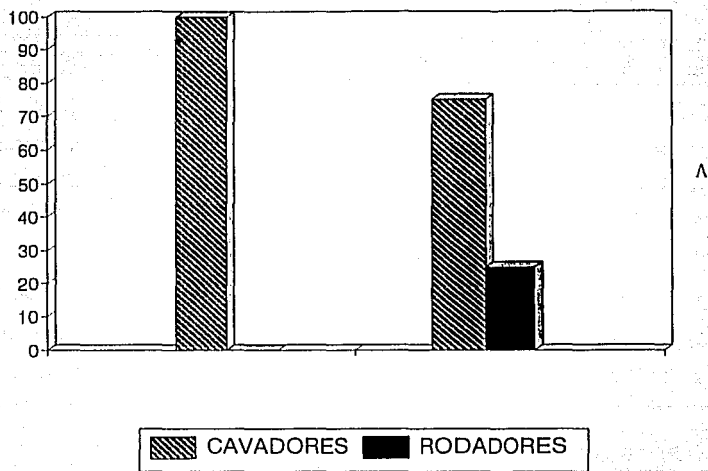


Fig. 24. Segregación de nichos ecológicos del gremio Scarabaeinae en potreros vecinos al bosque mesófilo durante la temporada de secas. A) Relocalización del alimento. B) Segregación temporal. (RB = Briones, RLM = Rancho La Mesa).

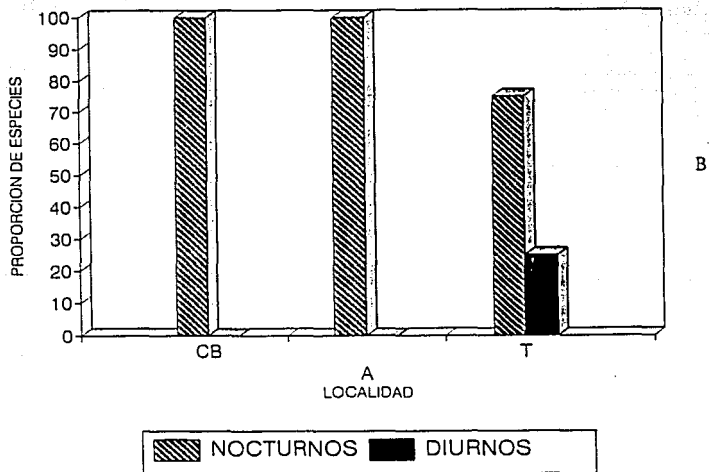
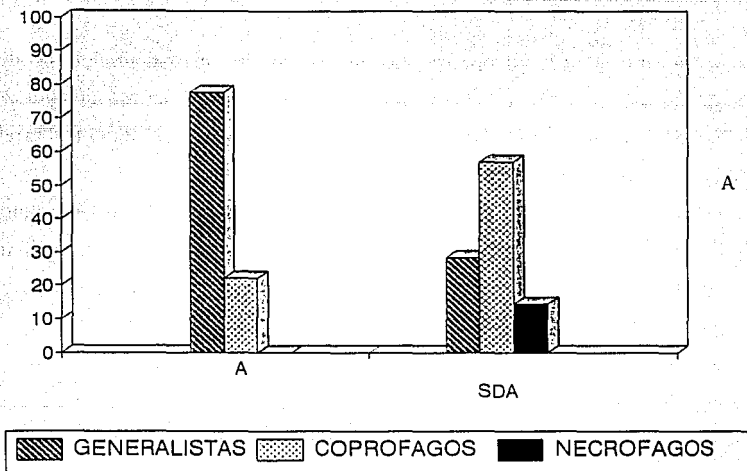


Fig. 25. Segregación de nichos ecológicos del gremio Scarabaeinae durante la temporada de lluvias 1990. A) preferencias alimentarias en el bosque de pino. B) Segregación temporal en potreros vecinos a éste tipo de bosque. (A = Acajete. SDA = Sierra de Agua; CB = Cruz Blanca; T = Teapan).

Temporada seca.

Hubo un cambio con respecto a las lluvias, ya que en Acajete el 100% de los escarabajos fueron generalistas y en Sierra de Agua necrófagos (apéndice 2). A lo largo de todo el año, la totalidad del gremio estuvo representada por especies cavadoras, de hábitos nocturnos.

A los 2340 m de altitud se encontró a la subfamilia Geotrupinae (Geotrupidae), que está integrada por especies que se adaptan eficazmente a las condiciones templado-frías y que sustituye a la subfamilia Scarabaeinae casi totalmente.

En los potreros, la estructura del gremio durante esta estación fue muy semejante a la de las lluvias (Fig. 26 A), con la única diferencia de que en Acajete, las especies necrófagas y coprófagas se colectaron de una manera proporcional (50% respectivamente); lo mismo sucedió en Teapan con las especies nocturnas y diurnas. Hubo una ausencia de rodadores. Las especies nocturnas dominaron en un 100% en Acajete y Cruz Blanca (Fig. 26 B).

3.4. Características generales del gremio Scarabaeinae de acuerdo al tipo de vegetación.

La longitud de los Scarabaeinae en las selvas bajas varió de 4 a 28 mm, en el bosque mesófilo de montaña de 8 a 25 mm y en el bosque de pino de 7 a 10 mm siendo ésta última la distribución por tamaños más pequeña que se presentó en la vegetación primaria. En zonas de alta montaña, los escarabajos se colectaron principalmente en los bordes del bosque de pino y especies de la subfamilia Geotrupinae dentro de él. El intervalo de longitud corporal para éste último taxa estuvo entre 14 y 18 mm.

En potreros colindantes con la selva, la longitud de los individuos estuvo entre 5 y 30 mm y en el cafetal asociado a la misma (Chiltoyac) entre 23 y 25 mm. En pastizales próximos al bosque mesófilo, el intervalo de tamaños observado para las especies fue de 5 a 30 mm y en el cafetal correspondiente de 8 a 25 mm. En

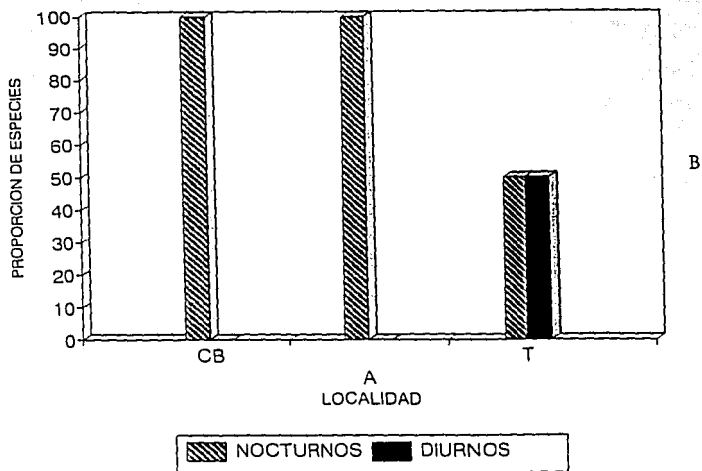
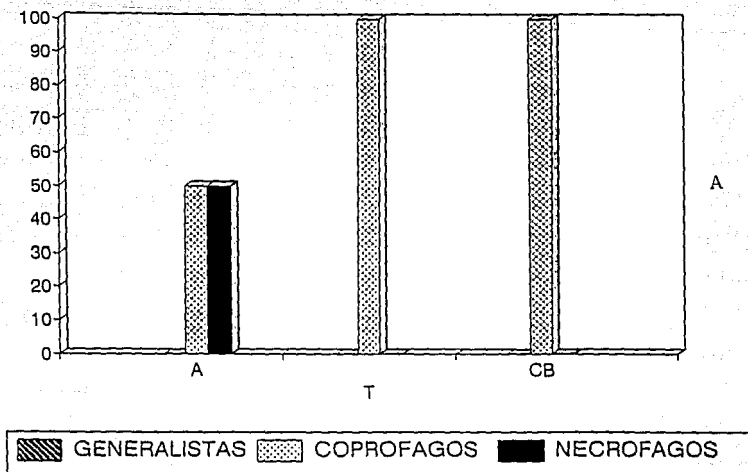


Fig. 26. Segregación de nichos ecológicos del gremio Scarabaeinae en potreros vecinos al bosque de pino, durante la temporada seca de 1990. A) Preferencias alimentarias. B) Segregación temporal. (A = Acajete; CB = Cruz Blanca; T = Teapan).

los potreros que están contiguos al bosque de pino, los escarabajos midieron entre 6 y 20 mm.

Durante la temporada de lluvias, el tamaño medio ponderado o biomasa estimada de los escarabajos tuvo un valor mayor en las selvas de Jalcomulco y Cerro Gordo (246.28) que en la de Cerro León (35.27). En las selvas en conjunto (175.94), fue superior al de los pastizales (27.57) y cafetales cercanos a ellas (23.30). En Jalcomulco y Cerro León durante la estación seca, esta medida tuvo valores de 72.9 y de 87.85 respectivamente, menos de la mitad que en Cerro Gordo (186.84). En los potreros el tamaño medio ponderado fue de 21 y en el cafetal de 24.56.

Durante las lluvias en el bosque mesófilo, la comparación de las biomásas estimadas se redujo con respecto a la obtenida para la selva (Fig. 27 A). En Tiro de Hayas fue de 67.8; en el del Parque Ecológico Clavijero de 102.8 y en el bosque del rancho La Mesa de 38.1. En pastizales del rancho Briones tuvo un valor de 77.72 y en los del rancho La Mesa fue de 112.68 (Fig. 27 B), superando la medida obtenida para el bosque. En los meses más secos el tamaño medio disminuyó con respecto a las lluvias, tanto en el bosque mesófilo (Fig. 28 A) como en los potreros asociados a éste (Fig. 28 B).

Las biomásas estimadas más bajas en los tipos de vegetación trabajados, correspondieron al bosque de pino; ya que durante las lluvias su valor fue de 6.85 y en los meses secos de 9.71. En los potreros asociados a este bosque durante la temporada húmeda, la biomasa estimada presentó un intervalo de 18.58 a 50.6 y de 8.79 a 29.47 en la estación seca.

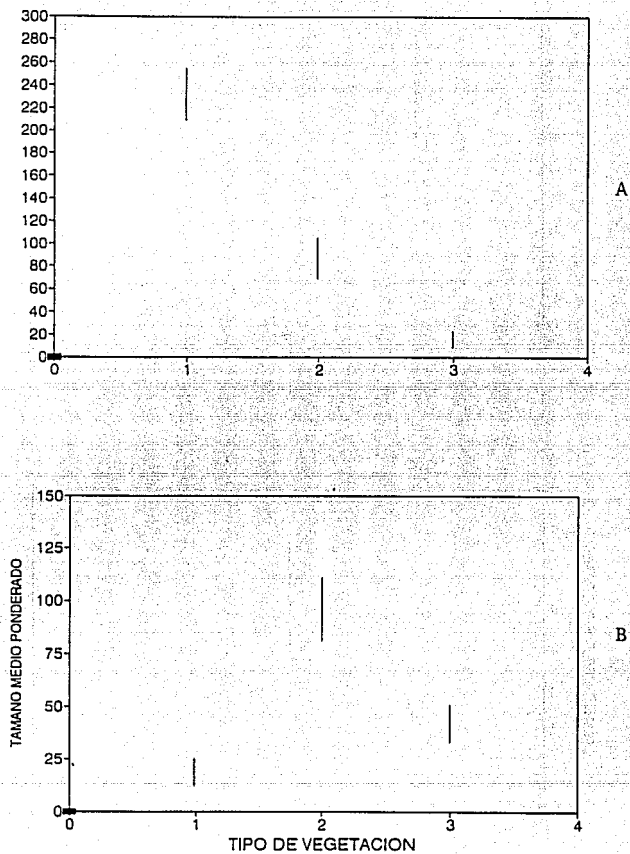


Fig. 27. Comparación del Tamaño Medio Ponderado en el transecto altitudinal, durante la temporada de lluvias 1990. A) 1 = Selva Baja; 2 = Bosque mesófilo; 3 = Bosque de Pino. B) potreros próximos a Selva Baja (1), 2 = Bosque mesófilo (2). Bosque de Pino (3).

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

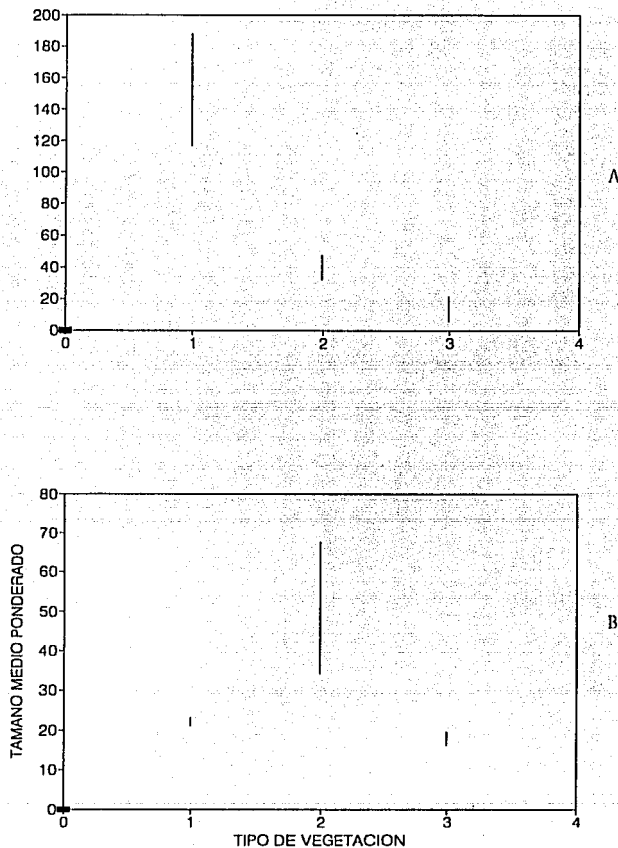


Fig. 28. Comparación del Tamaño Medio Ponderado a lo largo del transecto altitudinal, durante la temporada seca 1990. A) 1 = Selva Baja; 2 = Bosque mesófilo; 3 = Bosque de Pino. B) potreros próximos a Selva Baja (1), Bosque mesófilo (2) y Bosque de Pino (3).

4. FENOLOGIA.

Se eligieron las localidades más representativas, según su tipo de vegetación, para analizar la fenología de las especies más importantes.

En la selva baja de Jalcomulco, se concentró la actividad máxima de Scarabaeinae durante los meses lluviosos (Fig. 29 A) y se colectaron el 71% de las especies existentes; algunas de ellas presentaron un sólo pico poblacional principalmente en junio y otras tuvieron dos picos de abundancia. Las primeras especies se consideraron como univoltinas (Fig. 29 B) y las segundas como bivoltinas. (Fig. 29 C). Los escarabajos univoltinos fueron los dominantes.

En la zona abierta de la misma localidad, *Copris lugubris* presentó tres picos de abundancia en marzo, mayo y en agosto, siendo éste último el mayor. Se observaron en abril varias parejas de *Canthon indigaceus chevrolati* rodando y enterrando su bola de excremento en caminos y pastos. Esta especie sólo se colectó durante abril y mayo.

En el bosque mesófilo del Parque Ecológico Clavijero, la actividad tanto de los Scarabaeinae como de los Silphidae fue mayor en la temporada de lluvias (Fig. 30 A). Los escarabajos tuvieron varios picos de abundancia y fueron preferentemente plurivoltinos. *Onthophagus cyanellus* y *O. incensus* alcanzaron sus poblaciones máximas en mayo, el mes más cálido del año (Fig. 30 B) y *Dichotomius satanas* en agosto. *Nicrophorus olidus* fue encontrado únicamente en mayo y junio (Fig. 30 C). En el cafetal próximo al Parque Ecológico Clavijero, *Onthophagus cyanellus* se presentó de junio a agosto y *Dichotomius satanas* tuvo su población más grande en septiembre (Fig. 31 A). *Oxelytrum discicolle* y *N. olidus* se colectaron en abril y julio respectivamente (Fig. 31 B).

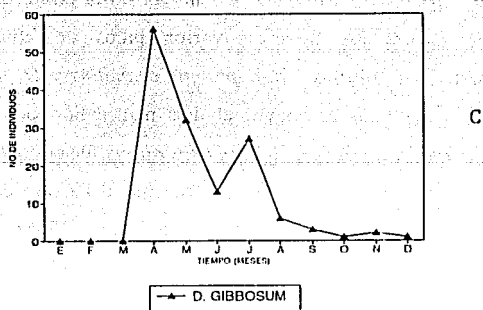
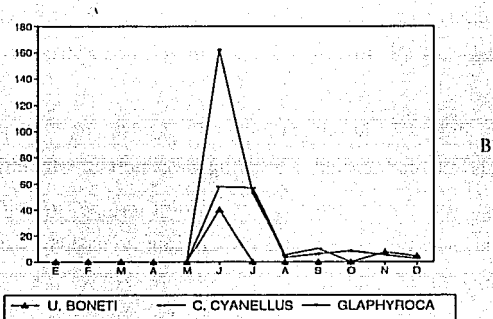
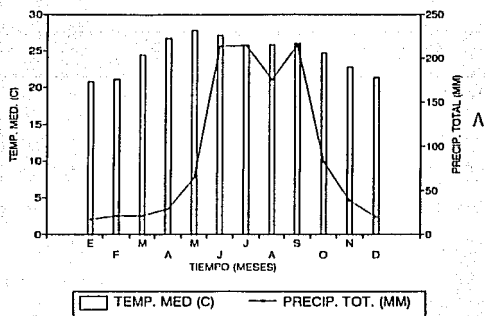


Fig. 29. Jalcomulco. A) Datos meteorológicos de la estación. Incluye Temperatura y Precipitación. Fenología de Scarabaeinae de Selva: B) univoltinos. C) bivoltinos.

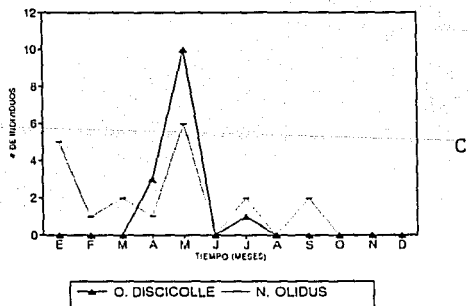
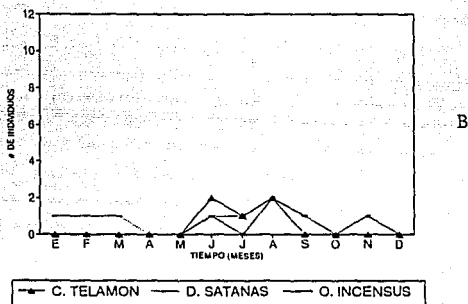
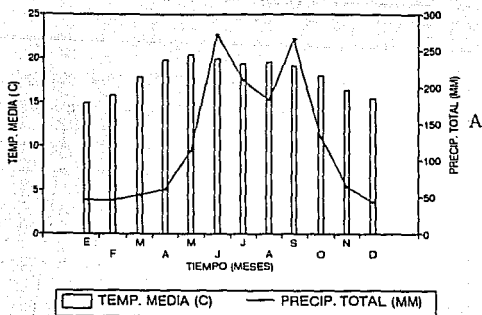


Fig. 30. Parque Ecológico Clavijero. A) Datos meteorológicos de la estación Briones. Incluye Temperatura y Precipitación. Fenología en el bosque mesófilo. B) Scarabaeinae. C) Silphidae.

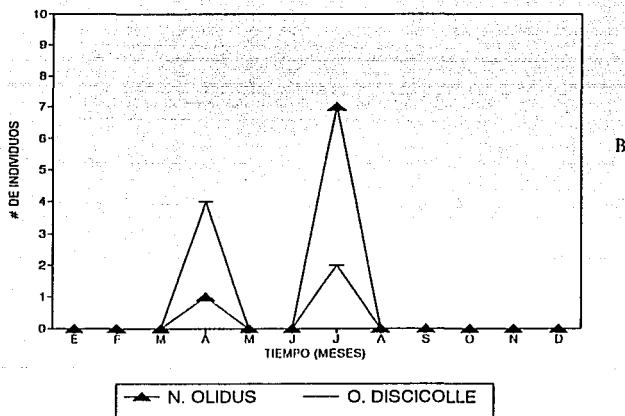
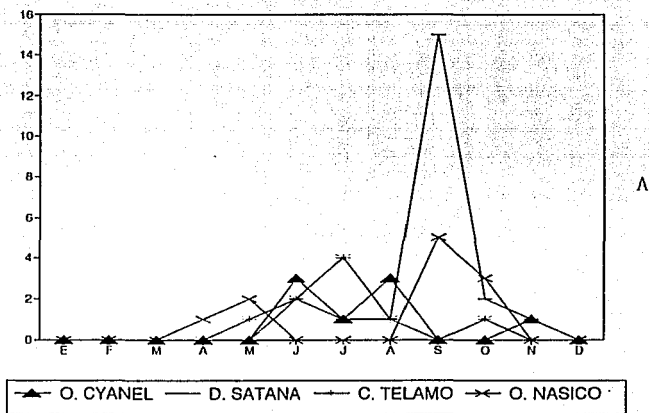


Fig. 31. Cafetal Casa Conecalli. Fenología de: A) Scarabaeinae. B) Silphidae.

En el potrero vecino al bosque mesófilo del rancho La Mesa, *Onthophagus incensus* y *Copris incertus* fueron las especies más importantes. Ambas se distribuyeron a lo largo de todo el año y probablemente presentaron dos generaciones.

En el bosque de pino predominaron los sílfidos y los geotrupinos. En Teapan los primeros (*Nicrophorus olidus*, *N. mexicanus* y *Oxelytrum discicolle*) tuvieron sus máximas abundancias de mayo a junio; *Nicrophorus mexicanus* salió durante esos meses al potrero próximo. En Sierra de Agua, *Onthotrupes herbeus* (Geotrupinae) presentó dos picos de abundancia en abril y agosto (Fig. 32 A, B). *Tanatophilus graniger* y *Nicrophorus mexicanus* (Sílfhidae) mostraron un fenómeno de sucesión estacional en esta última localidad. La primera especie se distribuyó de febrero a junio, alcanzando sus poblaciones máximas en abril y la segunda se encontró desde abril en adelante, siendo muy abundante en noviembre (Fig. 32 C).

4.1. Variaciones temporales de la actividad de una especie en función de su distribución.

En los potreros asociados tanto al bosque mesófilo como al bosque de pino en el transecto trabajado, se capturaron tres especies de Scarabaeinae cuya distribución a lo largo de todo el año es amplia, desde los 1360 hasta los 2000 m de altitud; por ello sus fenologías serán analizadas de manera independiente, comparando su actividad en cada uno de los sitios donde fueron colectadas.

Las tres especies, a pesar de las diferencias en altitud, temperatura y precipitación, tuvieron una fenología semejante en todas las localidades donde se presentaron.

Onthophagus incensus, tuvo tres picos de abundancia en el año; en el rancho Briones (1360 m s.n.m) fue muy abundante en febrero, junio y octubre; en el

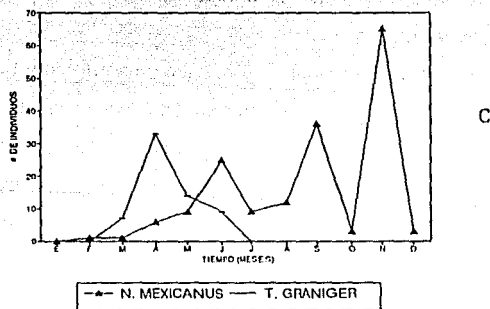
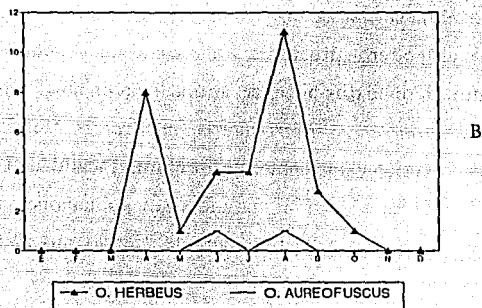
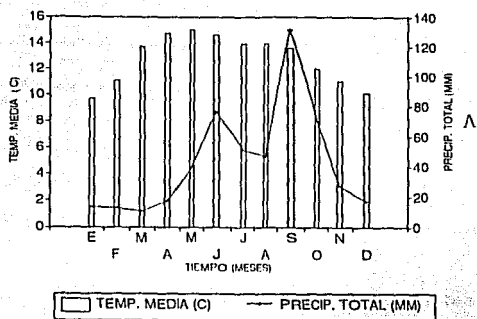


Fig. 32. Sierra de Agua. A) Datos meteorológicos. Incluye Temperatura y Precipitación. Fenología de Coleoptera en el Bosque de Pino. B) *Onthotrupes herbeus* C) Silphidae. Sucesión estacional (*Tanatophilus graniger*, *Nicrophorus olidus*).

rancho La mesa (1530 m s.n.m) en marzo, junio y noviembre; en Teapan (1770 m s.n.m) en marzo, julio y noviembre, y en Acajete (2000 m s.n.m) en abril, junio y noviembre (Fig. 33 A).

Copris incertus, presentó de dos a tres picos poblacionales: en el rancho Briones en junio y octubre; en el rancho La Mesa en junio, septiembre y noviembre; en Teapan, en marzo, julio y noviembre (Fig. 33 B).

Por último *Onthophagus cyanellus* fue muy abundante en marzo, agosto y noviembre en Teapan, y en Acajete en junio (Fig. 33 C). A los 1360 y a los 1530 m s.n.m ésta especie se encontró preferentemente en el bosque mesófilo.

Los meses en que comenzó la actividad para cada especie de emergencia varió de acuerdo a la localidad, como se muestra a continuación:

MES DE EMERGENCIA

ESPECIE	RANCHO BRIONES	RANCHO LA MESA	TEAPAN	ACAJETE
<i>Onthophagus incensus</i>	JUN	MAR, JUN	NOV	ABRIL
<i>Copris incertus</i>	JUN	JUN, SEP	MAR	-
<i>Onthophagus cyanellus</i>	-	-	MAR	JUL

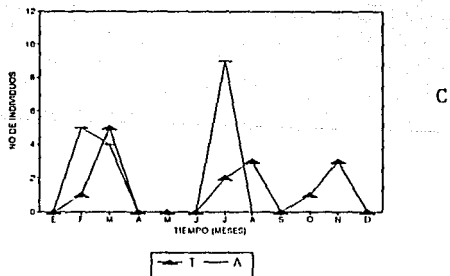
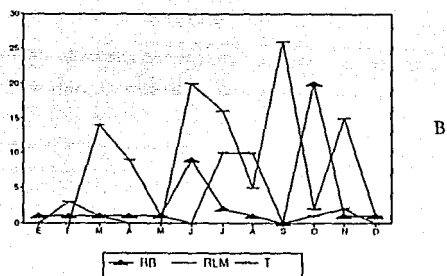
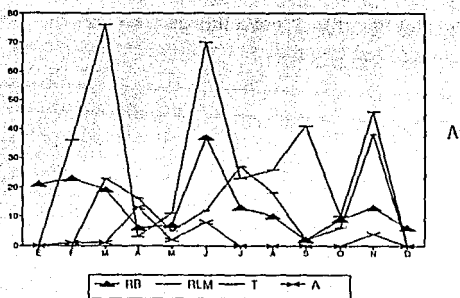


Fig. 33. Fenología comparada de A) *Onthophagus incensus*; B) *Copris incertus*; C) *Onthophagus cyanellus*; durante 1990 en las diferentes localidades donde se distribuyen a lo largo del transecto de estudio: RB = rancho Briones; RLM = rancho La Mesa; T = Teapan; A = Acajete.

DISCUSION Y CONCLUSIONES.

1. ANALISIS GENERAL DEL GRADIENTE ALTITUDINAL.

El presente trabajo mostró cómo la altitud y el tipo de vegetación influyen en la composición y abundancia de las comunidades de los coleópteros analizados, en el transecto que va desde Jalcomulco hasta Sierra de Agua; dando como resultado una estratificación faunística que se manifestó en los análisis multivariados efectuados. Las ordenaciones y clasificaciones en su conjunto, definieron agrupaciones de sitios y de especies muy relacionados. Como era de esperarse por las características biogeográfico-históricas de la región, el grupo de localidades tropicales incluyó solamente especies de Scarabaeinae; el de transición y el submontano, integró especies de Scarabaeinae y Silphidae y el de alta montaña a Scarabaeinae, Silphidae y Geotrupinae, lo que es altamente significativo desde los puntos de vista biogeográfico y ecológico.

La información proporcionada por los diferentes métodos de análisis multivariado fue complementaria; por ejemplo, el Análisis de Asociación (AA) integró en un sólo conjunto a las localidades ubicadas en la parte más baja del transecto (450 a 1000 m s.n.m) y el Análisis de Componentes Principales (PCA) las dividió en zonas de selva y zonas abiertas. Esta separación puso de manifiesto la importancia de la cobertura vegetal sobre la distribución espacial de los escarabajos: en la selva hubo una exclusión casi completa de las formas que habitan en áreas abiertas. Algunos mecanismos climáticos que dependen de la temperatura y la humedad principalmente, deben ser los que mantienen esta división; sin embargo no se sabe cómo operan (ver Halffter y Matthews, 1966).

En el PCA el componente 1 representó un gradiente altitudinal que va desde zonas tropicales hasta sitios de alta montaña, en sentido contrario a las manecillas del reloj (Fig. 8). Las localidades situadas desde los 1300 hasta los 2600 m s.n.m formaron agrupaciones muy cercanas entre sí (en el extremo derecho de la

gráfica), separándose claramente de las tropicales (Fig. 8). Según el análisis de cargas, esta división fue determinada por dos conjuntos de especies:

- **el grupo a** integrado por *Canthon cyanellus*, *Dichotomius centralis*, *Canthon (Glaphyrocanthon) viridis leechi* y *C. indigaceus chevrolati* que definió las áreas tropicales, debido a que su distribución a lo largo del transecto fue exclusivamente desde los 450 hasta los 1000 m s.n.m.

- y **el grupo b** formado por *Onthophagus incensus*, *Copris incertus*, *Onthophagus cyanellus* y *Nicrophorus olidus*, que se encontraron en la zona de transición entre las áreas tropicales y las de media- alta montaña, debido a que se distribuyeron desde los 1300 hasta los 1770 m s.n.m (Tabla 2).

En el componente 2 hubo una división muy clara entre la zona de transición y la submontana-alta montaña (Fig. 8), definida por otros dos grupos de especies:

- **el grupo c** representado por *Onthophagus chevrolati*, *Nicrophorus mexicanus* y *Ontherus mexicanus*, cuya distribución separó a las zonas submontanas de las de alta montaña

- y **el grupo d** constituido por *Onthophagus incensus*, *Copris incertus*, *Dichotomius satanas* y *Coprophanaeus telamon*, característicos de las zonas de transición.

2. DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA DEL GREMIO SCARABAEINAE EN EL TRANSECTO.

Vegetación original.

La subfamilia Scarabaeinae fue el taxa más abundante en la zona de estudio (81.5% del total de las especies); pero su mayor riqueza específica se encontró en las selvas bajas caducifolias, disminuyendo con el incremento de la altitud. El bosque de pino fue el que presentó menor número de especies. Esto coincide con Hanski (1983), quien al efectuar un estudio altitudinal de escarabajos coprófagos y necrófagos en Sarawak, Borneo, obtuvo menor riqueza en la comunidad

GRUPO	TROPICAL						TRANSICION						SUBMON.		A.MONTAÑA				
	SELVA			POT			C	BM	BM	C	P	BM	P	POT	A	BP	P	BP	
VEGETACION LOCALIDADES	J	CL	CG	J	CG	CH	TH	P	D	B	LM	LM	T	A	T	A	CB	CB	SA
ESPECIES																			
7 <i>Onthophagus landolti</i>	X	X	X		X														X
13 <i>Dichotomius centralis</i>	X	X	X																
15 <i>Uroxys boneti</i>	X																		
18 <i>Phanaeus endymion</i>	X	X					X												
19 <i>Coprophanaeus telamon</i>	X	X					X	X	X				X						X
24 <i>Sisyphus mexicanus</i>	X																		
27 <i>Canthon cyanellus</i>	X	X	X																
28 <i>C. (Glaphyrocantion) viridis leechi</i>	X	X	X	X	X														
30 <i>Deltochilum scabriusculum</i>	X																		
29 <i>D. gibbosum sublaeve</i>	X	X																	
9 <i>Onthophagus hoepfneri</i>			X		X														
10 <i>Digitonthophagus gazella</i>				X	X														
20 <i>Phanaeus tridens</i>					X														
22 <i>Copris lugubris</i>				X	X														
26 <i>Canthon indigaceus</i>		X	X	X															
11 <i>Dichotomius carolinus</i>			X	X				X						X					
3 <i>Onthophagus cyanellus</i>							X	X	X		X		X	X					
1 <i>O. incensus</i>			X				X	X	X	X	X	X	X	X					
4 <i>O. nasicornis</i>								X	X										
8 <i>O. corrosus</i>													X	X					
12 <i>Dichotomius satanas</i>						X	X	X	X	X	X								
14 <i>Scatinus ovatus</i>										X			X						
21 <i>Copris incertus</i>							X	X	X				X	X					
23 <i>Eurysternus magnus</i>													X						
31 <i>Deltochilum mexicanum</i>													X						
36 <i>Oxelytron discicolle</i>						X							X	X					
38 <i>Nicrophorus olidus</i>						X	X	X	X				X	X		X			
6 <i>Onthophagus mextexus</i>													X	X		X			
16 <i>Ontherus mexicanus</i>													X	X					
17 <i>Phanaeus amethystinus</i>													X	X					
35 <i>Tanatosphilus graniger</i>													X						X
2 <i>Onthophagus chevrolati</i>													X	X		X	X		
5 <i>O. aureofuscus</i>																			X
25 <i>Canthon humectus</i>													X				X		
32 <i>Ceratotrupes bolivari</i>																			X
34 <i>Onthotrupes herbeus</i>																			X
33 <i>O. nebularum</i>																			X
37 <i>Nicrophorus mexicanus</i>													X		X	X	X	X	X

Tabla 2. Distribución altitudinal de Silphidae, Scarabaeinae y Geotrupinae en la zona de estudio. Las letras corresponden a las localidades y tipos de vegetación de la Fig. 7.

templada que en la de tierras bajas, pero mayor que la de las zonas montanas tropicales. En nuestra zona de estudio, además, los valores de tamaño medio ponderado del gremio disminuyeron de la selva al bosque mesófilo y al bosque de pino respectivamente coincidiendo con lo observado para la riqueza.

En la selva dominó una sola especie de Scarabaeinae sobre otras poco representadas y uniformemente distribuidas; en cambio en el bosque mesófilo, la abundancia fue más equilibrada. Esto concuerda con Caswell (1976), quien propuso que en los bosques tropicales existe una menor equidad que en los de zonas templadas, debido a que la expansión de especialistas en los bosques tropicales incrementa la riqueza específica pero provoca la disminución en la equidad de las abundancias (porque el número de individuos que presenta cada una de estas especies no es muy grande). En las selvas bajas aquí estudiadas la proposición de Caswell se cumplió parcialmente, ya que durante las lluvias los generalistas dominaron el área y los especialistas estuvieron poco dos. La dominancia de los generalistas se debe a que la competencia intensa en los bosques tropicales, aunada a la baja disponibilidad de alimento, les proporciona ventajas sobre los especialistas Cambefort (1982). Sin embargo, en la estación seca los necrófagos estrictos (especialistas) fueron más abundantes que los generalistas y los coprófagos. Probablemente la alta insolación en la temporada seca provocó la rápida desecación del excremento y lo volvió menos atractivo para los escarabajos coprófagos, lo que favoreció a los necrófagos.

La dominancia de una o pocas especies sobre el resto del gremio en zonas tropicales, no parece ser general. Hanski y Hammon (1986) encontraron una distribución más equitativa de las abundancias de Oxytelinae en Sarawak, con con el incremento del número de especies. Lo mismo sucedió con las abundancias de las especies de *Onthophagus* en Mulú (Hanski, 1983).

Por otra parte, en el bosque de pino, también existió una tendencia a la dominancia de una especie sobre las demás (*Onthotrupes herbeus*), con la

diferencia de que en este tipo de vegetación, los Geotrupinae, típicamente neárticos, sustituyeron casi completamente a los escarabajos. En el bosque de pino, no hubo diferencias notables en la diversidad de Scarabaeinae entre la estación lluviosa y la seca.

Vegetación inducida.

La riqueza decreció de la vegetación original a la inducida y de los cafetales a los potreros, excepto en el caso del cafetal adyacente a la selva, que presentó solamente dos especies en todo el año, probablemente porque se aplicaron vermicidas unos meses antes de iniciar este trabajo (Obs. pers). A pesar de que la riqueza específica fue menor en la vegetación inducida, la biomasa total en zonas abiertas superó a la de los bosques en general, probablemente porque la disponibilidad y cantidad de alimento en éstos últimos sitios está más limitada que en los potreros, donde el alimento no es un recurso limitante. En Languedoc, Francia, Lumaret (1987) comparó la biomasa de Scarabaeinae en un gradiente que iba desde potreros hasta bosques y el mayor valor lo obtuvo generalmente en las áreas más abiertas.

La diversidad de escarabajos del estiércol en los potreros, tuvo variaciones de acuerdo al piso altitudinal. Se presentó un comportamiento de cresta-valle-cresta o de campana invertida, desde las zonas bajas hasta las más altas del transecto. Esto quiere decir que en los pastizales de zonas tropicales, el número de especies fue grande, con la característica de que la mayoría de ellas eran paratrópicas; en los potreros asociados al bosque mesófilo (de los 1360 a los 1530 m s.n.m) se abatió la riqueza específica, (no así la abundancia), debido principalmente a la ausencia de rodadores y a la escasez de especies diurnas, y en los pastizales adyacentes al bosque de pino en la zona submontana, se observaron nuevamente comunidades de escarabajos más ricas y equilibradas que en el piso altitudinal intermedio, pero en menor proporción que en la parte tropical del gradiente. Sin

embargo, en los pastizales próximos al bosque mesófilo la biomasa de escarabajos fue mayor que en las zonas tropicales y de alta montaña.

En casi todos los potreros hubo una especie predominante sobre otra menos abundante y uniformemente distribuida, excepto en aquellos ubicados a los 1770 y a los 2000 m s.n.m., en donde las relaciones de dominancia-diversidad fueron más equilibradas y similares a las del bosque mesófilo. Se desconocen las causas de este comportamiento, pero en estos potreros, la utilización de una sola fuente de alimento (en este caso el estiércol), aunada a condiciones desconocidas aún, parece producir una distribución más equitativa de la abundancia relativa de las especies. Esto concuerda con May (1975), quien afirma que, cuando un gremio en particular depende continuamente de un recurso, las abundancias relativas entre sus especies tendrán una alta equidad.

En los pastizales en general, durante todo el año, las especies más abundantes fueron las mismas para cada piso altitudinal y la característica más sobresaliente en ellas es que son euritópicas en su distribución. Por ejemplo, *Onthophagus incensus* se presentó desde los 450 hasta los 2000 m s.n.m.

En la parte baja y media del transecto, la equidad se incrementó con la altitud y los valores de riqueza específica, abundancia y diversidad fueron mayores durante las lluvias que en los meses secos; en éste último período aumentó la equidad y disminuyó la abundancia.

En pastizales, la diversidad específica fue mayor en lluvias que en secas. La equidad superó a la de los bosques vecinos, particularmente en los pastizales localizados a 1770 y 2000 m s.n.m.

3. CAMBIOS EN LA ESTRUCTURA DEL GREMIO SCARABAEINAE EN FUNCION DE LA EPOCA DEL AÑO.

La segregación del nicho en el gremio de los Scarabaeinae presentó un patrón común para cada tipo de vegetación. En las selvas bajas caducifolias, durante las lluvias, los generalistas nocturnos dominaron claramente sobre los especialistas. Los necrófagos casi estuvieron ausentes. El número de especies rodadoras fue mayor que el de cavadoras, a pesar de que los rodadores generalmente son característicos de terrenos abiertos (Halfpter y Matthews, 1966). Las áreas de selva estudiadas, han sido fuertemente perturbadas y presentan frecuentemente algunas áreas abiertas, lo que probablemente benefició a los rodadores. En la estación seca los necrófagos fueron más abundantes que los generalistas y los coprófagos; los cavadores dominaron sobre los rodadores y las especies nocturnas fueron más importantes que las diurnas. Este último comportamiento se ha encontrado también en otros bosques tropicales (Africa: Cambefort, 1984; Borneo: Hanski, 1989; México: Halfpter, Favila y Halfpter, 1992), pero las especies más abundantes en ellos fueron nocturnas y en nuestras localidades, diurnas; posiblemente porque debido al deterioro ambiental, la fauna de mamíferos locales está muy disminuída y los escarabajos están más activos cuando el ganado está pastando.

En potreros asociados a la selva, durante las lluvias, los escarabajos fueron predominantemente cavadores coprófagos diurnos y el resto generalista, no hubo necrófagos, coincidiendo con lo encontrado en el bosque vecino. En los meses secos, los coprófagos continuaron siendo mayoría, se encontraron rodadores-cavadores y nocturnos-diurnos en las mismas proporciones.

En los tres bosques mesófilos, al igual que en las selvas trabajadas, el gremio de los escarabajos tuvo características especiales. Durante todo el año hubo una dominancia clara de especies cavadoras nocturnas. Además se observó una

proporción alta de coprófagos y generalistas que ocuparon la mayor parte del nicho, los necrófagos casi no estuvieron representados. La única especie rodadora fue *Deltochilum mexicanum*, que podría indicar un cierto grado de conservación dentro del bosque, ya que en lugares muy perturbados y con poca cobertura vegetal no fue colectada.

En los potreros ubicados entre los 1360 y los 1530 m s.n.m el gremio Scarabaeinae fue similar al del bosque mesófilo, con excepción de una característica muy peculiar, la ausencia total de rodadores y la presencia de una sola especie diurna (*Onthophagus incensus*). Según Halfter (1966); la falta o escasez de árboles favorece a los rodadores, contrario a lo que ocurrió en ésta parte del transecto, lo que probablemente se deba a:

- A) Que fisiológicamente el rango de temperaturas presentado por los rodadores tropicales tenga como límite inferior 22.3°C (la temperatura promedio mínima mensual en este piso altitudinal) y que el suelo muy arcilloso en la zona intermedia, no les sea favorable. Algo semejante pudo ocurrir, pero de manera inversa, para los rodadores del altiplano; cuyo límite inferior fisiológicamente podría ser el rango de temperaturas promedio, mínimas mensuales, para la zona submontana (12.26 °C) y de alta montaña (11.04 °C).
- B) Que las horas de insolación tan cambiantes, en un área climática transicional como Xalapa, sean un factor limitante para los rodadores, que debido a su comportamiento, están más expuestos al ambiente que los cavadores.
- C) Que existan otras presiones selectivas, que sólo afecten a los rodadores.

En el cafetal localizado a los 1360 m de altitud el gremio fue similar en su estructura a la del bosque mesófilo, excepto porque las especies necrófagas ron el 100% del nicho en el cafetal en la temporada seca, y en el bosque próximo las coprófagas.

En cuanto a la composición por especies, en el piso altitudinal intermedio no hubo una clara diferenciación entre la fauna colectada en la vegetación original y en la inducida. El 50% de las especies se presentaron en el bosque mesófilo y en el potrero próximo a él y el 71 % fueron colectadas en el cafetal y en el mismo bosque. La mayor similitud de éstos últimos sitios se debe a que la estructura de la vegetación, más que su composición, determina condiciones ecológicas similares entre ambos tipos de vegetación (ver Nestel, 1990).

En el bosque de pino el gremio estuvo constituido de una manera semejante a la del piso altitudinal intermedio. En las lluvias fueron muy abundantes los generalistas-coprófagos; los necrófagos estuvieron casi ausentes, volviéndose dominantes durante la temporada seca. En el transcurso de todo el año los cavadores nocturnos fueron predominantes.

En los potreros submontanos y montanos dominaron las especies coprófagas, cavadoras, nocturnas. La estructura del gremio fue semejante a la que se presentó en los pastizales de la zona intermedia, con la diferencia de que a partir de los 1770 m s.n.m. se encontró un rodador (*Canthon humectus*), que está adaptado a condiciones climáticas templadas. En términos generales, los Scarabaeinae de las zonas boscosas tuvieron mayor variabilidad en cuanto a sus preferencias alimentarias, que los escarabajos de los pastizales; ya que en los bosques se presentaron especies generalistas (copronecrófagas, necrocoprófagas) y especialistas (coprófagos y necrófagos estrictos) y en los potreros, en cambio, casi el 100 % de los escarabajos se alimentó del estiércol del ganado y probablemente de las excretas de conejo y tuza que viven allí. En los pastizales tropicales, la mayoría de las especies fueron diurnas, coincidiendo con lo afirmado por Halffter y Matthews (1966); sin embargo en los potreros localizados entre los 1360 y los 2340 m s.n.m las especies dominantes fueron nocturnas.

3.1. *Distribución por tamaño en Scarabaeinae.*

Las especies de Scarabaeinae más pequeñas tienen tolerancias climáticas amplias, sin embargo son competidores pobres y han sido excluidas por otras especies más grandes en regiones tropicales (ver Hanski y Cambefort, 1991; cap. 4). En el transecto estudiado, los Scarabaeinae mostraron longitudes menores en los tipos de vegetación de clima más frío y mayores en las zonas tropicales. Hanski (1983) encontró algo similar en Mulú, Sarawak, Borneo.

A pesar de que los taxa en áreas con clima templado tienden a ser de menor longitud (ver Crowson, 1981), aquí se colectaron tanto especies largas como cortas (en el bosque de pino los escarabajos midieron entre 7 y 10 mm y los Geotrupinae entre 16.8 y 24.56 mm). Esto coincide con lo afirmado por Crowson (1981), quien argumentó que aunque los taxa en zona cálidas tienden a ser de una longitud corta, en regiones frías se encuentran especies grandes y pequeñas.

En las selvas bajas estudiadas el intervalo de tamaños de los Scarabaeinae fue de 4 a 28 mm. En algunas selvas altas mexicanas (Halffter, Favila y Halffter, 1992) y de Centroamérica (Peck y Howden, 1984), se obtuvieron valores similares, lo que sugiere una distribución por tamaños característica de los escarabajos de bosques tropicales.

En potreros tropicales y en los de las zonas intermedias, la longitud de las especies fue semejante (5 a 30 mm); el valor más bajo correspondió a los pastizales asociados al bosque de pino (6 a 20 mm).

3.2. *Efecto a corto plazo de la influencia del hombre sobre las selvas bajas caducifolias.*

Cerro León, la selva baja ubicada a los 700 m de altitud, sufrió durante 1990 tres desmontes y quemas para sembrar maíz en todo alrededor del sitio de muestreo, a pesar de ser éste un terreno en declive y somero, que no se presta a la agricultura. La actividad humana tuvo una influencia importante en la distribución de los escarabajos del estiércol a nivel local, por lo que hubo una

reducción en la diversidad; una alteración en la composición de especies con respecto a las otras selvas y un cambio significativo en la estructura del gremio: la proporción de especies diurnas se incrementó y la de nocturnas bajó sensiblemente. Estos resultados concuerdan con lo encontrado por Klein (1989) y Halffter, Favila y Halffter (1992), en selvas desmontadas recientemente. Los cavadores fueron los organismos dominantes durante las lluvias y en los meses secos lo fueron los rodadores, presentándose un comportamiento inverso al observado en las otras selvas trabajadas. La estructura trófica se transformó de manera importante: los necrófagos fueron más abundantes tanto en la temporada de lluvias como en la de secas. En esta localidad casi no se observaron excretas y no se colectaron coprófagos estrictos, debido probablemente a que la fauna de pequeños mamíferos en la zona está muy disminuída y por ello el excremento es un recurso limitado. Por otra parte, en América, la existencia de un gran número de especies carroñeras en bosques tropicales se ha atribuído a una predominancia de bosques con una baja densidad de mamíferos y de insectos necrófagos como los sílfidos (ver Hanski y Cambefort, 1991. Cap.7).

La existencia de un mosaico de vegetación formado por bosques tropicales y pastizales, ha sido aprovechada por ciertas especies ubicuas para expandirse (*Dichotomius carolinus*, *Copris lugubris* y *Digitonthophagus gazella*); por lo que podría decirse que el desmonte de éstos bosques está ayudando al establecimiento de especies que están asociadas con la actividad humana y que presentan una amplia distribución en las tierras ganaderas cálidas de México (ver Halffter y Matthews, 1966). Es importante señalar que:

- 1) A pesar de todos los cambios sufridos por la selva de Cerro León durante 1990, la especie predominante dentro de ella fue *Deltochilum gibbosum*, la misma que dominó en el análisis de Halffter, Favila y Halffter (1992) en el interior de la selva alta perennifolia de Palenque. Chis. En contraste, las especies que dominaron en Jalcomulco y Cerro Gordo son características de lugares desmontados del trópico mexicano (Halffter y Matthews 1966)

y sólo se capturaron en el borde y en el área desmontada del bosque tropical perennifolio antes mencionado. Todo esto sugiere que las selvas bajas estudiadas están muy alteradas.

- 2) Las abundancias de *C. (Glaphyrocanthon) viridis* y de *Onthophagus landolti* fueron mayores dentro del bosque que fuera de él, por lo que es posible que tengan preferencia por los sitios de mayor cobertura vegetal.
- 3) En las tres selvas trabajadas sobreviven especies características de la selva mexicana y del sureste de Guatemala como *Uroxya boneti*, *Deltochilum gibbosum*, *D. scabriusculum*, *Phanaeus endymion*, *Canthon cyanellus* y *Dichotomius centralis*.

4. FENOLOGIA DE SCARABAEINAE.

Se observaron ciertas tendencias en la fenología de Scarabaeinae dependiendo del tipo de vegetación correspondiente. En las selvas trabajadas hubo una relación muy directa entre temperatura-humedad y presencia de especies: la mayoría de los escarabajos emergieron en la temporada de lluvias, fueron univoltinos y se presentaron en forma espaciada durante la temporada seca. Deloya encontró en una selva baja ubicada en Tepexco, Puebla (com. pers), durante 1989-1990, la mayor riqueza y emergencia de Scarabaeinae en la temporada de lluvias.

Se puede decir entonces que las selvas bajas son medios marcadamente estacionales, donde las poblaciones de escarabajos también lo son (Kingston, 1977), debido a que los Scarabaeinae tienen altos requerimientos de humedad y tienden a estar activos cuando el suelo está lo suficiente húmedo para cavar (Halffter y Matthews, 1966; Matthews, 1975).

En la zona abierta vecina a la selva, se colectaron escarabajos preferentemente en los meses de marzo a mayo y, a diferencia de lo obtenido dentro del bosque, sus picos poblacionales coincidieron con las temperaturas más altas del año y no con la precipitación.

En el bosque mesófilo los escarabajos fueron preferentemente bivoltinos, se colectaron todas las especies en la temporada lluviosa y unos cuantos individuos durante la temporada seca; en cambio en el bosque de pino no hubo una estacionalidad marcada y las especies fueron tanto univoltinas como bivoltinas. Entre las primeras encontramos a *Onthophagus aureofuscus* y entre las segundas a *Onthotrupes herbeus* (Geotrupinae).

En potreros asociados tanto al bosque mesófilo como al bosque de pino, se colectaron tres especies bivoltinas (*Onthophagus incensus*; *Copris incertus* y *Onthophagus cyanellus*) que se distribuyeron desde los 1360 hasta los 2000 m de altitud, a lo largo de todo el año. A pesar de las diferencias entre las localidades donde se colectaron a estos escarabajos (en altitud y temperatura-precipitación) su fenología fue semejante en todas ellas; probablemente porque son zonas no muy distantes entre sí (35 Km aprox.) y su latitud presenta variaciones menores a un grado. Las diferencias más notorias entre la especies fueron en los períodos de emergencia que tuvo cada especie según la localidad.

5. FAMILIA SILPHIDAE.

En general a lo largo del transecto, los valores de riqueza, diversidad y equidad para la familia Silphidae fueron bajos. En la temporada seca sólo disminuyó el número de individuos, con respecto a la temporada lluviosa. La mayor riqueza se observó en las zonas submontanas (entre los 1770 y los 1530 m de altitud). La abundancia más alta se presentó en el bosque de pino, después en el bosque mesófilo y no se colectaron especies de esta familia en la selva. Del mismo modo, los sílfidos fueron más abundantes en cafetales que en zonas abiertas, debido probablemente a las preferencias (principalmente del género *Nicrophorus*) por sitios con mayor cobertura vegetal (Anderson, 1981, 1982).

Las gráficas de dominancia-diversidad tanto de la vegetación original como de la inducida presentaron pendientes grandes, una especie dominó sobre otra poco

representada y uniformemente distribuida, coincidiendo con lo observado para los Scarabaeinae en los potreros.

La familia Silphidae se distribuyó en el transecto a partir de los 1100 m de altitud, esto es debido a que los integrantes de este gremio están adaptados a condiciones climáticas templadas (Anderson, 1981), por lo que han tenido dificultades de expansión. Además, su diversidad en la zona de estudio fue muy baja, coincidiendo con Trumbo (1990), quien afirmó que los sílfidos son poco abundantes y no muy exitosos en tierras del sureste americano. Anderson (1982), mencionó que la causa de esto es que en lugares con temperaturas más cálidas, la descomposición de la carroña es muy rápida y por ello los sílfidos no son capaces de construir el nido y ovipositar.

Oxelytrum discicolle y *Nicrophorus olidus*, se encontraron de los 1360 a los 1530 m s.n.m y pertenecen a dos subfamilias diferentes. Ambas especies tienen períodos de emergencia semejantes y un tamaño similar, pero cada una tiene preferencias por alimentos y hábitats distintos. La primera se encontró regularmente en lugares abiertos o ecotonales, con un mayor grado de insolación, alimentándose de carroña muy descompuesta; la segunda en cambio, se distribuyó a las mismas altitudes pero en los sitios con mayor cobertura vegetal. Esto contrasta con lo observado en dos especies de escarabajos (*Onthotrupes herbeus* y *Onthophagus aureofuscus*) que a pesar de pertenecer a dos subfamilias diferentes (Geotrupinae y Scarabaeinae, respectivamente) se encontraron en bosque de pino, emergieron durante la misma temporada del año y se alimentaron de excremento y carroña; presentando una segregación del nicho tanto alimentaria como temporal.

En las diferentes especies de *Nicrophorus* la talla ha sido el hecho más importante para determinar su éxito en la competencia entre especies; los individuos más largos invariablemente desplazan a los más cortos (ver en Kozol et al, 1988). Este fenómeno se pudo observar en el bosque de pino de Teapan (la localidad transicional e intermedia de la zona), donde se presentaron dos especies

de *Nicrophorus* durante la misma temporada. *N. mexicanus* fue la de mayor talla (24.56 mm) y predominó sobre *N. olidus*, de tamaño menor (20.54 mm).

En el bosque de pino de Sierra de Agua, *Tanatophilus graniger* y *Nicrophorus mexicanus* (Sílphidae) mostraron un fenómeno de sucesión estacional (Fig. 33 C) durante dos años. La aparición paulatina de estas dos especies de sílfidos es lo que Holter (1982) llamó patrones de sucesión y son típicos para cada región en particular.

6. BIOGEOGRAFIA HISTORICA.

El área de estudio forma parte de la zona de transición entre la región neártica y neotropical (Zona de Transición Mexicana), y se ubica en el oriente del Sistema Volcánico Transversal, en un sitio muy cercano a las costas del Golfo. La continua invasión de elementos tanto neárticos, como neotropicales ha provocado una continua diversificación en el área, dando como resultado una estratificación faunística que se traduce a niveles más locales en una mezcla biogeográfica y ecológica de comunidades y especies (Tabla 2).

Para explicar la génesis de la entomofauna actual en la Zona de Transición Mexicana (ZTM), Halffter (1962, 1964, 1972, 1976, 1987) propuso cinco patrones de dispersión basados en el origen y filogenia de los taxa, así como en la posible historia geológica y climática de la ZTM. En el transecto estudiado se presentaron géneros de cuatro de estos patrones (el neártico, el paleoamericano, el neotropical y el del altiplano).

Los elementos cuyo origen evolutivo se encuentra en el Viejo Mundo y cuya penetración a América fue por vía septentrional, quedan agrupados, según la antigüedad de su entrada al continente americano en dos patrones de dispersión (Halffter, 1976): el patrón paleoamericano y el neártico.

Patrón Paleoamericano. Géneros cuyo centro principal de evolución es el Viejo Mundo, donde tienen la mayor diversidad taxonómica y ecológica. De penetración muy antigua dentro de la ZTM, han ocupado el Altiplano antes del Mioceno y éste les ha servido como centro de diversificación y evolución secundaria a partir de un número muy reducido de especies ancestrales, derivadas de troncos del Viejo Mundo. Presentan una amplia diversificación ecológica, aunque predominan en climas cálidos y templado cálidos. Son frecuentemente cosmopolitas.

En conjunto el patrón comprende dos tipos de linajes: el de amplio éxito que penetra profundamente en Sudamérica, aunque con una clara disminución norte-sur las formas con distribución relictual que guardan estrecha relación con sus ancestros del Viejo Mundo y que han sobrevivido en áreas limitadas (generalmente a altitudes medias) o en nichos ecológicos muy especializados. Como representantes de este patrón se colectaron en el transecto, los géneros *Copris*, *Onthophagus* (de amplio éxito) y *Sisyphus* (con distribución relictual). Se considera que estos géneros proceden del Viejo Mundo y penetraron a América durante el Cretácico-Eoceno, probablemente a través del estrecho de Behring, que les sirvió como un puente filtrante.

Sisyphus es un género que está ampliamente representado en los trópicos del Viejo Mundo, con la mayor parte de sus especies en África y sólo dos especies en América *S. submonticola* y *S. mexicanus*, cuya distribución es relictual. *S. submonticola* se encuentra en áreas muy restringidas de la Sierra Madre Occidental y Sistema Volcánico Transversal. *S. mexicanus* (que fue la que se colectó en el transecto) presenta poblaciones aisladas, escasas, en la costa del Golfo (Veracruz), Península de Yucatán y Nicaragua (Halfiter, 1976).

Copris tiene más de 180 especies en los trópicos del Viejo Mundo, especialmente en África. Su expansión se remonta al Mioceno-Plioceno

(Matthews y Halffter, 1968). Se conocen 24 especies americanas, además de una fósil (Matthews, 1961), que se encuentran en Estados Unidos al este del meridiano 100°, en México y Centroamérica. El género está formado por dos grupos: el grupo *fricator* y el grupo *minutus*. El primero, diversificado en las montañas y el segundo formado por dos complejos, uno del este de Estados Unidos (integrado por dos especies), y otro (el complejo *incertus*) que puede considerarse tropical. El complejo *incertus* consta de tres especies que se extienden, de norte a sur, desde México hasta Ecuador, siempre por las áreas de clima tropical. Parece haberse extendido por la ZTM en época más reciente que el grupo *fricator*. Su distribución se limita a las tierras bajas tropicales, utilizando estas como corredores de penetración en sentido opuesto a los elementos neotropicales. Ninguna de las tres especies que forman el complejo es totalmente orófila. A pesar de que las tres especies que integran este complejo (*C. incertus*, *C. lugubris*, *C. laeviceps*) han sido citadas para Xalapa, sólo se colectaron las dos primeras. *Copris lugubris* se encuentra a nivel del mar, aunque en algunos lugares puede subir a altitudes moderadas. Es una especie euritópica, pero no entra al interior de los bosques tropicales existentes en su área. Esto fue muy evidente en las localidades entre los 450 y los 1000 m de altitud, donde se capturó en lugares con fuerte insolación: pastizales asociados a la selva baja caducifolia. Según Halffter (1976), *Copris incertus* falta en las partes más bajas de las planicies costeras. En el declive hacia el Golfo de México se encuentra entre los 150 y los 1360 m s.n.m, en áreas sombreadas con cobertura arbórea y en unos pocos lugares entra a la selva tropical de montaña. Sin embargo en este trabajo se encontró hasta los 2000 m s.n.m, generalmente se capturó en potreros aledaños al Bosque Mesófilo y solamente en Tiro de Hayas se colectó en el bosque. *C. incertus* es la única especie que entra a Sudamérica y se encuentra en las laderas hacia el Pacífico de los Andes en Colombia y Ecuador, a altitudes desde 1000 hasta 1800 m.

Onthophagus es posiblemente el mayor género de Coleoptera. Tiene aproximadamente 1500 especies descritas, de las cuales, 114 están en América (Howden y Cartwright, 1963), desde Canadá hasta Argentina. Sin embargo el mayor número de especies se encuentran en la ZTM, siendo reducido el número de especies sudamericanas. Se originó en el Viejo Mundo, tiene siete veces más especies en África que en América. En el transecto, éste género fue el más diverso y representó el 29.4 % de la fauna colectada. Las 10 especies capturadas se encontraron en condiciones de pradera, de montaña e incluso de selva; debido a la diversidad climática de la zona. *Onthophagus landolti*, *O. hoepfneri* y *Digithonthophagus gazella*, se encontraron en zonas tropicales, desde 450 hasta 1000 m s.n.m. en selva baja ó pastizal. *Onthophagus incensus* y *O. corrosus* fueron colectados en zonas intermedias del transecto, entre los 1300 y los 1530 m de altitud, adaptados a las condiciones de bosque mesófilo. *Onthophagus mextexus* se colectó en pastizales o bosque de pino a 1770 y 2000 m de altitud, es una especie adaptada a condiciones submontanas. *Onthophagus chevrolati retusus* y *O. aureofuscus* (ambos del grupo *chevrolati*), se encontraron en localidades de montaña, desde los 2340 hasta los 2600 m de altitud, adaptados a condiciones de clima templado-frío.

Patrón Neártico. Géneros holárticos de penetración relativamente reciente (Plio-Pleistoceno), vía puente de Behring. Restringidos en la ZTM a las montañas mexicanas y del norte de Centroamérica, dentro del bosque de coníferas y en praderas de altura (en altitudes por encima de los 1700 m). Ecológicamente adaptados a un clima templado-frío. Como representantes de este patrón en la zona de estudio, encontramos principalmente a los integrantes de la subfamilia Geotrupinae, que fueron colectados por arriba de los 1700 m. Este taxa es uno de los Laparosticti más antiguo (Crowson, 1981) y está restringido en América a zonas de bosque templado. Su centro de origen primario fue, probablemente entre el desierto de Gobi, el Tian-Shan, el Tibet y China central posiblemente en

el Cretácico (Zunino, 1984). La actual fauna de Geotrupinae americanos tiene un doble origen, el continental (de la línea ancestral de Geotrupini-Ceratotrupini), en los extremos entre el sureste europeo y la actual Asia soviética central y el origen a través de conexiones euroamericanas, de acuerdo a dos taxa: (*Ceratophylus gopherius* y el género *Megatrupes*). Ambos taxa entraron a América a través del Estrecho de Behring y usaron los sistemas orográficos como vías de penetración norte-sur, así como centros de diversificación. La subfamilia Geotrupinae está formada por tres tribus: la tribu Chromogeotrupini, que tiene actualmente su centro de mayor densidad de taxa en la Zona de Transición China, donde se concentran el 85.7% de los géneros que la constituyen. Las tribus Geotrupini y Ceratotrupini, son relativamente derivadas. Los Geotrupini tienen su mayor riqueza específica en el sureste del área continental europea y el este del área mediterránea y los Ceratotrupini en el Este y sur del continente Norteamericano. La tribu Ceratotrupini es exclusivamente americana. En el transecto de estudio se colectó a *Ceratotrupes bolivari*, especie endémica del Sistema Volcánico Transversal y a *Onthotrupes herbeus* y *O. nebularum*.

Los elementos neárticos colectados en la zona estudiada fueron proporcionalmente escasos, por lo que se puede decir que no contribuyeron de una manera considerable en la conformación de la fauna local y su dispersión hacia zonas de menor altitud estuvo muy limitada.

Los elementos de origen Sudamericano quedan también agrupados en dos patrones:

Patrón de dispersión en el Altiplano. Géneros sudamericanos de penetración muy antigua en México y Centroamérica, con especies endémicas de los altiplanos Mexicano, Chiapaneco y Guatemalteco. Estos taxa pueden penetrar de una manera más o menos profunda en los Estados Unidos, formando incluso grupos de especies endémicas. Se colectó una especie incluida dentro de éste patrón de

dispersión *Canthon humectus*. *Canthon* es un género que probablemente se originó y diversificó en el macizo de Arquibrasil en América del Sur (Halfiter, 1961). Habita en praderas, sabanas, estepas o formaciones similares. Cuando invade el bosque se adapta al excremento de mamíferos locales. Este género tiene líneas que siguen el patrón de dispersión en el Altiplano (*Canthon humectus*) y otros que se ajustan al Neotropical típico (por ejemplo *Canthon cyanellus cyanellus*). Es decir se trata de una doble penetración en la ZTM, una moderna y otra antigua. *Canthon humectus* tiene su centro de diversificación situado en el sur del altiplano. *C. humectus humectus*, la subespecie colectada en el área de Perote, en pastizales de alta montaña, se encuentra en el sur del Altiplano; su distribución al norte y sur es discontinua (Chihuahua y sur del altiplano Guatemalteco). Es evidente que esta dispersión es lo que queda de una continua, favorecida por un clima más frío y en el norte, menos árido (condiciones imperantes durante buena parte del Pleistoceno) (Halfiter, 1976).

Dentro de la ZTM, el patrón neotropical es el que presenta el mayor número de especies y a lo largo del transecto trabajado, también lo es. Comprende géneros y en algunos casos, especies sudamericanas que han entrado en época relativamente reciente en Mesoamérica siguiendo las tierras bajas tropicales y cuyo grado de separación taxonómica de las formas originales sudamericanas es mínima. La penetración hacia el norte es variable. Estos elementos han utilizado las costas del Golfo de México y aquellas partes cubiertas por bosque tropical, como un corredor de penetración (Halfiter, 1976). En el transecto estudiado existen numerosas áreas que han actuado probablemente como corredores, facilitando que la fauna de origen neotropical aumente su área de dispersión hacia localidades más altas.

La penetración de los escarabajos de origen neotropical hacia el norte se ha dado en distintos grados: mínima, media, máxima. En el transecto de estudio se colectaron especies de cada grupo:

- 1) *Penetración mínima*. Géneros de expansión reciente (Plioceno en adelante). Tienen especies numerosas y ampliamente distribuidas en Sudamérica, pero pocas especies en la ZTM, limitadas a las selvas del norte de Centroamérica, Chiapas y sur de México hasta el Istmo de Tehuantepec. *Uroxys boneti* se colectó exclusivamente en una selva baja caducifolia, a 450 m s.n.m. Esto coincide con lo mencionado por Halffter (1976): "Uroxys es un género de penetración reciente en la ZTM y es netamente neotropical. Se distribuye siguiendo los límites de la selva y su mayor riqueza se encuentra en Sudamérica".

- 2) *Penetración media*. Géneros de penetración antigua, con muchas especies sudamericanas y pocas especies en la ZTM, pero con una distribución más amplia que la del anterior. Siguen presentándose en selva, pero también en otros biomas, como el bosque mesófilo. Llegan norte subiendo por la planicie costera del Golfo. *Canthon* (*Glaphyrocanton*), *Eurysternus*, *Scatimus* y *Ontherus* no solamente se capturaron en la selva, sino también en potreros alledaños a bosques y los tres últimos, dentro del bosque mesófilo de montaña. La subtribu *Canthonina* presenta una dispersión claramente gondwaniana; el género *Canthon* se distribuye desde Argentina hasta el norte de los Estados Unidos. Está ausente en Chile y en la costa pacífica de los Estados Unidos. *Pseudocanton* y *Glaphyrocanton* son subgéneros que corresponden a este género. *Glaphyrocanton* probablemente se ha extendido a partir de la región del Amazonas, hasta Panamá, Centroamérica y sur de México, siguiendo la selva. También penetra en algunos otros tipos de vegetación. Presenta una especie *C. (G) viridis*, con ocho subespecies en México cuya distribución es muy amplia. *C. (Glaphyrocanton) viridis leechi* se presentó en selvas bajas y pastizales asociados a ella, entre los 450 y los 1000 m de altitud.

- 3) *Penetración máxima.* Géneros de penetración antigua ó reciente (siguiendo la planicie costera del Golfo). Con numerosas especies en la Zona de Transición, principalmente en toda la región neotropical. *Deltochilum*, *Dichotomius*, *Phanaeus* fueron géneros encontrados a través del transecto desde los 450 m hasta los 2000 m s.n.m; siendo la última altitud el límite del patrón de dispersión neotropical en la zona de estudio. Los *Dichotomiina*, son una subtribu de origen neotropical y se consideran un equivalente ecológico-taxonómico de los *Coprina* en América (Cambefort, 1991). En el transecto se presentaron tres especies de esta subtribu: *Dichotomius satanas*, *D. centralis* y *D. carolinus*. La primera especie se colectó principalmente dentro del bosque mesófilo de montaña, las dos últimas en selva baja caducifolia y pastizales asociados a la misma respectivamente. Por su parte *D. carolinus*, se encontró en zonas tropicales abiertas.

Deltochilum es un género casi exclusivamente neotropical. Presenta 75 especies sudamericanas, de las cuales diez se encuentran en México y Centroamérica. Se cree que se originó en Sudamérica en el Arquebrasil, coincidiendo con *Canthon*. En el transecto trabajado, el género *Deltochilum*, se presentó en la selva (*D. gibbosum*, *D. scabriusculum*) y además invadió zonas de bosque mesófilo de montaña (*Deltochilum mexicanum*); coincidiendo con Howden y Young (1981) y Morón y Terrón (1984), quienes han colectado esta especie en este tipo de vegetación principalmente.

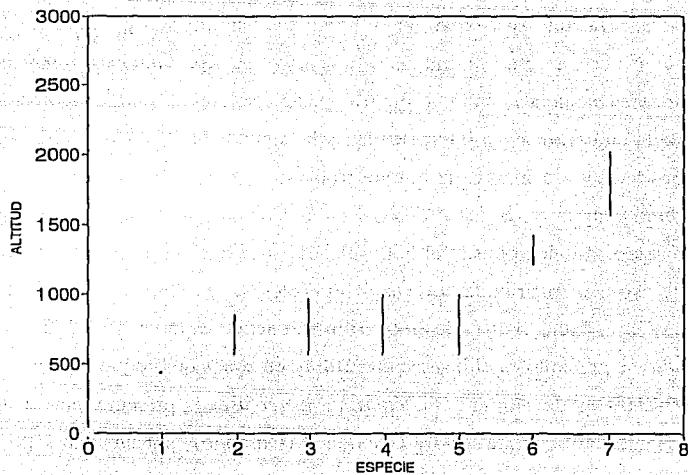
Según Halffter (1987) *Deltochilum mexicanum*, al igual que *Onthophagus cyanellus* y *O. aureofuscus* pertenece al Patrón Mesoamericano de Montaña, que comprende elementos con afinidades sudamericanas antiguas, procedentes de México al N. del Istmo, que durante el Cenozoico medio llegaron al núcleo centroamericano y evolucionaron en él juntamente con líneas sudamericanas antiguas. Están estrechamente ligados a los bosques de montaña, selva de montaña

y bosque mesófilo, penetrando en algunas ocasiones al bosque de pino-encino más húmedo. Durante sus expansiones hubo dos barreras: la primera (el Istmo de Tehuantepec), marina durante el Mioceno, y de tipo climático durante todo el Cenozoico hasta la actualidad, fue franqueable solamente para grupos de montaña húmeda en condiciones interglaciales y la segunda (la depresión nicaragüense), ambas barreras cubiertas de bosque tropical seco.

Onthophagus cyanellus presenta una distribución antigua mesoamericana. Su línea ancestral llegó desde el norte al núcleo centroamericano y allí evolucionó como especie, distribuyéndose hacia el norte y hacia el sur (más recientemente), hacia Costa Rica y Panamá. Su distribución actual es muy amplia. En la zona de estudio se presentó en el bosque mesófilo y en zonas de bosque de pino, entre los 1300-2000 m de altitud. *Onthophagus aureofuscus*, presenta una distribución vicariante, en la Sierra Madre Occidental (Durango), por un lado y por otro en el sistema montañoso poblano-oaxaqueño y en la parte austroriente del Sistema Volcánico Transversal (donde fue colectada, en bosque de pino).

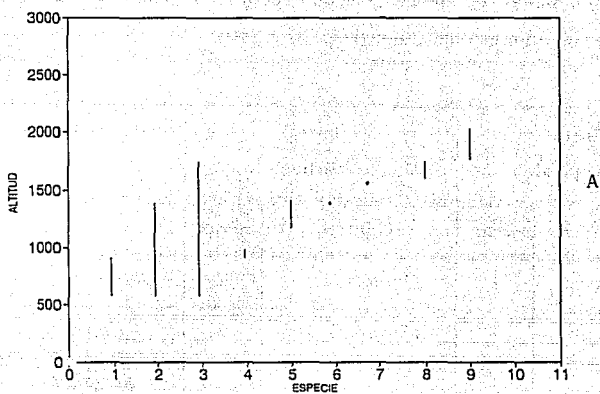
Según las características de cada patrón, los géneros de Scarabaeinae de la zona de estudio, son neotropicales en un 64.3%, (predominando los de penetración máxima); paleoamericanos en un 21.4% y neárticos en un 14.3% (Tabla 1). Cabe aclarar que de las siete especies capturadas de la Subtribu Canthonina, cinco corresponden al patrón neotropical y están distribuidas entre los 450 y los 1000 m s.n.m (Fig. 34); *Canthon humectus* pertenece al patrón del Altiplano y *Deltochilum mexicanum*, probablemente al mesoamericano (ver Halffter, 1987).

Dentro del patrón paleoamericano tenemos a un número relativamente bajo de géneros con un alto porcentaje de especies. Los elementos de este patrón presentan una notable diversificación ecológica, habiendo grupos adaptados a condiciones tropicales, submontanas y de montaña (heterogeneidad ecológica; *sensu* Halffter, 1976). Tal es el caso de *Onthophagus*, que fue encontrado desde los 450 hasta los 2600 m s.n.m (Fig. 35 A) y *Copris*, que se colectó desde los



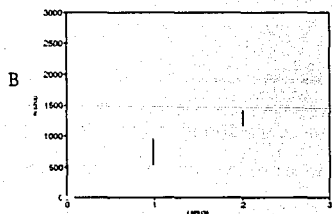
1. *Deltochilum scabriusculum scabriusculum*.
2. *D. gibbosum sublaeve*.
3. *Canthon indigaceus chevrolati*.
4. *C. cyanellus cyanellus*.
5. *C. (Glaphyrocanthon) viridis leechi*.
6. *Deltochilum mexicanum*.
7. *Canthon humectus*.

Fig. 34. Ejemplo de diversificación ecológica en la subtribu Canthonina en el transecto de estudio.



1. *Digitonthophagus gazella*.
2. *Onthophagus landolti*.
3. *O. incensus*.
4. *O. hoepfneri*.
5. *O. cyanelus*.

6. *O. nasicornis*.
7. *O. corrosus*.
8. *O. mextexus*.
9. *O. chevrolati retusus*.
10. *O. aureofuscus*.



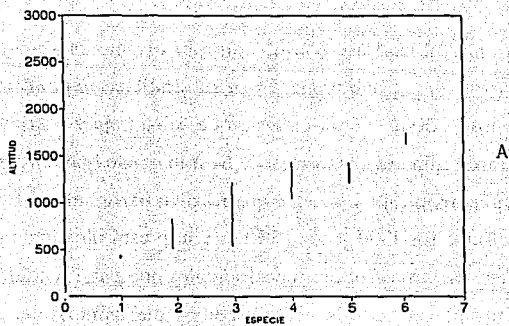
1. *Copris lugubris*.
2. *C. incertus*.

Fig. 35. Distribución altitudinal en el transecto de estudio. A) De la tribu Onthophagini. B) de la subtribu Coprina.

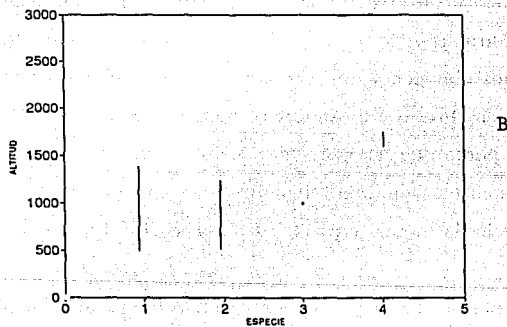
450 hasta los 2000 m de altitud (Fig. 35 B). *Sisyphus*, a pesar de pertenecer a éste patrón tuvo una distribución muy restringida (450 m s.n.m). También se observó el fenómeno de heterogeneidad ecológica tanto en la Subtribu Dichotomiina como en la Phanaeina (Fig. 36 A, B).

Patrón Neotropical		Patrón Neártico		Patrón Paleoamericano*	
Género	# sp	Género	# sp	Género	# sp
<i>Uroxys</i>	1	<i>Onthotrupes</i>	2	<i>Onthophagus</i>	10
<i>Eurysternus</i>	1	<i>Ceratotrupes</i>	1	<i>Copris</i>	2
<i>Scatimus</i>	1			<i>Sisyphus</i>	1
<i>Ontherus</i>	1				
<i>Canthon</i>	4				
<i>Deltochilum</i>	3				
<i>Dichotomius</i>	3				
<i>Phanaeus</i>	3				
<i>Coproghanaeus</i>	1				

Tabla 1. Patrones de dispersión a los que corresponden los catorce géneros de Scarabaeoidea (Scarabaeinae y Geotrupinae) colectados en el transecto durante 1990. También se indica cuántas especies se encontraron de cada género. * Ver comentarios en el texto.



1. *Uroxys boneti*.
2. *Dichotomius centralis*.
3. *D. carolinus*.
4. *D. satanas*.
5. *Scatimus ovatus*.
6. *Ontherus mexicanus*.



1. *Coprophanaeus telamon*.
2. *Phanaeus endymion*.
3. *P. tridens*.
4. *P. amethystinus*.

Fig. 36. Ejemplo de diversificación ecológica en el transecto de estudio; en las subtribus A) Dichotomina. B) Phanaeina.

En el transecto estudiado hubo diferencias importantes entre las contribuciones de las especies neotropicales y neárticas al conjunto de la entomofauna de la zona estudiada, probablemente porque durante el intercambio de biotas existieron barreras y filtros que intervinieron en su establecimiento o migración. Desde los 450 hasta los 1100 m s.n.m. en zonas de selva baja y pastizales asociados a ella, se encontraron géneros y especies de Scarabaeinae que corresponden al patrón de dispersión neotropical y especies que forman parte del patrón de dispersión en el altiplano. Entre los 1300 y los 1530 m s.n.m. está ubicada una zona transicional, donde se encontraron especies neotropicales que han invadido el bosque mesófilo y los pastizales adyacentes a él, especies mesoamericanas, así como géneros paleoamericanos. De los 1770 a los 2600 m s.n.m. la fauna fue principalmente neártica, aunque se encontraron especies del altiplano.

En los potreros ubicados entre los 1360 y los 1530 m s.n.m. se observó un fenómeno de sustracción faunística en el gremio Scarabaeinae reflejada principalmente en la ausencia total de rodadores y en la presencia de una sola especie diurna (*Onthophagus incensus*). Según Halfiter (1966); el rodaje surgió en terrenos abiertos y como respuesta al excremento masivo de los grandes mamíferos herbívoros. En las áreas trabajadas existe bastante excremento vacuno y equino, por lo que el abatimiento de las especies rodadoras a esta altitud se debe probablemente a factores de tipo climático, que no han permitido la migración de rodadores hacia la zona entre los 1300 y los 1530 m s.n.m.

Los Silphidae fueron poco diversos en el transecto trabajado y, en general, se colectaron en lugares por arriba de los 1100 m de altitud. Los integrantes de ésta familia están adaptados a condiciones climáticas templadas (Anderson, 1981) y han tenido dificultades de expansión en los trópicos. Los Sílidos americanos, tienen sus parientes más cercanos en Asia y Europa (Anderson, 1981) y probablemente sean remanentes aislados de un grupo ancestral de taxa que estuvo ampliamente distribuido en el hemisferio norte, durante el Eoceno. Los cambios

climáticos subsecuentes provocaron migraciones y/o extinciones de especies que más adelante influyeron en la constitución de nuevas taxa. Las especies de Sífidos capturadas en el transecto, a pesar de tener una historia evolutiva diferente, tienen representantes tanto de la subfamilia Nicrophorinae (50%) como de la Silphinae (50%).

La subfamilia Silphinae está integrada por dos linajes cuyas rutas históricas son diferentes: el primero incluye géneros americanos neárticos cuya distribución se extiende no más allá del Istmo de Tehuantepec (*Necrodes* y *Tanatophilus*); el segundo linaje comprende un género tropical: *Oxelytrum*. En la zona de estudio se colectaron *Tanatophilus graniger* y *Oxelytrum discicolle*.

El género Tanatophilus, se originó en el Viejo Mundo y está adaptado a climas fríos. Actualmente tiene dos especies típicas de las sabanas del sur de África y seis especies americanas (tres de ellas están distribuidas en Sudamérica, y en el centro y norte de México). Usualmente se encuentran en lugares elevados (Anderson, 1981). *Tanatophilus graniger* es la única especie endémica de México, vive en hábitats de montaña en el Sistema Volcánico Transversal, se colectó entre los 2000- 2600 m s.n.m. Esta especie se considera cercano filogenéticamente a *Tanatophilus lapponicus*, (Peck, 1985), que alcanzó las tierras altas del Altiplano Mexicano y del Sistema Volcánico Transversal durante las glaciaciones en el Pleistoceno, quedando aislado, probablemente en bosques de coníferas que le sirvieron como refugio (Mayr y O'Hara, 1986).

El género *Oxelytrum* está constituido por ocho especies, cuatro que habitan en zonas montanas de baja y media altitud en el este y la parte septentrional de Norteamérica, y cuatro que están distribuidas en la costa suroeste y en hábitats montanos de alta y baja altitud. Posiblemente se originó en Sudamérica y se encontraba durante el Mesozoico en Gondwana (Peck y Anderson, 1985). Durante la separación de este supercontinente en el Cretácico (Raven y

Axelrod, 1975), quedó un linaje remanente en Sudamérica y se diversificó en dos líneas, una que colonizó las tierras bajas de la costa oeste (grupo *lineatocolle*) y otra de distribución más septentrional, que colonizó las tierras de la costa este (grupo *emarginatum*). Se piensa que esto sucedió durante el Plioceno-Pleistoceno en la segunda fase de la orogenia de los Andes (Peck, 1985). Cabe aclarar que no se conocen fósiles sudamericanos de sílfidos (Hatch, 1927; Arnoldi et al, 1977). *Oxelytrum discicolle*, es la especie más común en Centro y Sudamérica (pertenece al grupo *emarginatum*). Su distribución es amplia, se extiende a Centroamérica y de allí hacia el norte hasta el extremo sur de Texas. Probablemente llegó a la ZTM cuando se reinstauró el puente centroamericano (Plioceno) y utilizó las tierras bajas de la costa del Golfo de México para su dispersión. Esta especie fue colectada en sitios con barrancas cercanas (entre los 1100 y los 1770 m s.n.m) y tuvo marcada preferencia por sitios abiertos, con insolación fuerte.

De la subfamilia *Nicrophorinae*, el género *Nicrophorus*, es de origen septentrional y está formado por cerca de 85 especies en todo el mundo; aproximadamente 60 de las cuales viven en Europa y Asia. El límite de su distribución mundial es Etiopía, sur de Asia, Nueva Guinea e Islas Solomón. En Estados Unidos y Canadá existen 15 especies, nueve de ellas se presentan desde México hasta Chile y Argentina y su origen es septentrional: tres especies de *Nicrophorus* son endémicas para Sudamérica y dos endémicas para México y Centroamérica. Los ancestros de las tres especies endémicas de sudamérica, probablemente se dispersaron al sur a través del eje montañoso de Centro y Sudamérica, y es muy posible que se diversificaran durante este período, siguiendo la fragmentación de los hábitats forestales. Las dos endémicas de Mesoamérica son, probablemente, el resultado de una dispersión secundaria a partir de un ancestro norteamericano durante el Terciario. Las cuatro especies restantes de *Nicrophorus* se encuentran en los Estados Unidos: tres de estas especies

integran un grupo, que se extiende hasta zonas áridas del centro y norte de la República Mexicana, de ellas *Nicrophorus olidus* es endémica de México y se encuentra al norte del Istmo de Tehuantepec (se colectó en zonas de bosque mesófilo y cafetal a altitudes entre los 1100 y los 1770 m). El último grupo está integrado por *Nicrophorus mexicanus*, que extiende su distribución en dirección sur hasta el Salvador. Esta especie fue capturada en la zona de estudio entre los 1770 y los 2600 m s.n.m, principalmente en bosques de pino.

De acuerdo a lo anterior, se presentó una sustracción en la diversidad, en la penetración norte-sur de esta subfamilia. Cada uno de los cuatro grupos de *Nicrophorus* mencionados debió invadir una o más veces Norteamérica, vía el Estrecho de Behring, durante el Terciario o Pleistoceno (Matthews, 1979, 1980). La depresión del río Grande es una amplia barrera árida que favoreció al aislamiento de algunas poblaciones de *Nicrophorus*, que darían lugar a especies como *Nicrophorus olidus*. Para llegar al contacto entre el Sistema Volcánico Transversal y la Sierra Madre Oriental, los sílfidos, al igual que otros elementos de origen septentrional, debieron utilizar el Sistema Volcánico Transversal como corredor y centro de diversificación (Anderson, 1981). Los climas fríos les proporcionaron las condiciones para que cruzaran los desiertos y zonas de pastos que separan las zonas del oeste de Estados Unidos de la Sierra Madre Occidental, durante los periodos interglaciales e interpluviales (Peck, 1985). Por otra parte, como propuso Ball (1970), las barreras que interrumpen la continuidad de los sistemas orográficos y que detuvieron, hasta cierto punto, la migración de elementos boreomontanos, también favorecieron su sobrevivencia y especiación en la ZTM una vez que algunos individuos ya las habían cruzado, por ello la presencia de especies endémicas.

Resumiendo, se puede decir que en la zona estudiada, debido a su historia geológica, fisiografía y heterogeneidad climática, se han dado las condiciones para

que ahí se reúnan faunas de origen neotropical, neártico o endémicas, cuya invasión y diversificación se dio en diferentes épocas.

El género *Nicrophorus*, *Tanatophilus* (Silphidae) y la subfamilia Geotrupinae (Scarabaeoidea: Geotrupidae), así como los géneros paleoamericanos de Scarabaeinae, se originaron en el Viejo Mundo y penetraron en América, en dirección N-S, probablemente por el estrecho de Behring, a diferentes tiempos. Los primeros, en el Plioceno-Pleistoceno cuando el clima era frío y favoreció su dispersión y los segundos en una época más antigua cuando las condiciones eran más templadas (Cretácico- Eoceno) y antes de que se presentara, durante el Mioceno, una actividad orogénica intensa. Por otra parte los Scarabaeinae de origen neotropical, han entrado en época relativamente reciente a Mesoamérica, siguiendo las tierras bajas tropicales, hasta el límite norte de los bosques tropicales en América y los elementos mesoamericanos, con afinidades sudamericanas antiguas, procedentes de México al N. del Istmo de Tehuantepec, llegaron durante el Cenozoico medio al núcleo centroamericano y evolucionaron en él juntamente con líneas sudamericanas antiguas.

Todo lo anterior se ve reflejado en la distribución de las tres familias estudiadas, que a pesar de sus diferencias históricas y ecológicas, presentaron una distribución semejante a partir de los 1100 m de altitud, (debido a que en zonas con altitudes bajas, el grupo necrófago dominante es el de los Scarabaeinae. *Oxelytrum discicolle* y *Nicrophorus olidus* (Silphidae) se encontraron en las mismas zonas que escarabajos tropicales como *Dichotomius satanas*, *Copris incertus* y *Eurysternus magnus* entre otros. *Nicrophorus mexicanus* y *Tanatophilus graniger*, se distribuyeron en zonas de montaña junto con los Geotrupinae, *Onthophagus aureofuscus* y *Onthophagus chevrolati reusus*.

No parece existir una competencia por el recurso en estas áreas, ya que los Scarabaeinae y Geotrupinae consumen más bien los contenidos intestinales del cadáver principalmente y colonizan además los excrementos disponibles (Putman,

1983); los Sílidos en cambio, aprovechan otro tipo de nutrientes además de depredar larvas de mosca.

Los integrantes de la subfamilia Scarabaeinae presentaron mayor número de especies en la selva baja. En el bosque mesófilo se encontraron en menor proporción, sin embargo dominaron aún sobre los sílfidos. En los bosques de pino su presencia fue cada vez menos importante conforme fue aumentando la altitud y fueron desplazados por taxa predominantemente neárticos: Geotrupinae y Silphidae.

La subfamilia Scarabaeinae se capturó desde los 450 hasta los 2340 m s.n.m en cambio los Silphidae no lograron bajar más allá de los 1100 m de altitud; probablemente porque en su mayoría tuvieron preferencia por hábitats estrictamente forestales ó áreas similares como los cafetales.

LITERATURA CITADA

- Anderson, S. R. 1981. On the decreasing abundance of *Nicrophorus americanus* Olivier (Coleoptera: Silphidae) in eastern North America. *Coleop. Bull.*, 36 (2): 362-365.
- Anderson, S. R. 1982. Resource partitioning in the carrion beetle (Coleoptera: Silphidae) fauna of Southern Ontario: Ecological and Evolutionary considerations. *Can. J. Zool.*, 60: 1314-1325.
- Austin, J. y Belbin, G. 1982. A new approach to the species classification problem in floristic analysis. *Aust. J. Ecol.*, 7: 75-89.
- Ball, G. E. 1968. Barriers and southward dispersal of the Holarctic Boreomontane Element of the Family Carabidae in the mountains of Mexico. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Mex.*, 17: 91-112.
- Boucomont, A. 1932. Synopsis Des *Onthophagus* D'amerique Du Sud. *Ann. Soc. Ent. France.*, 101: 293-332.
- Cambefort, 1982. Les Coleopteres Scarabaeidae s. str de Lamto: esturcture des peuplements et rôle demil' ecosistème. *Annl. Soc. Ent. Fr.*, 18 (4): 333-359.
- Cambefort, 1984. Dung Beetles. in Hanski, 1989. Reprinted from Tropical Rain Forest Ecosystems. ed by H. Lieth y M. J. Werger Elsevier Science Publishers B.V. Netherlands, Amsterdam. 489-511.
- Cambefort, Y. 1991. Biogeography and Evolution In Hanski, I. y Y. Cambefort. 1991. Dung Beetle Ecology. Princeton University Press. 51-69.
- Campos, A. y Rossignol, J. P. 1986. *Dinámica de la erosión en una unidad morfoedafológica sobre tepetate*. Municipio de Cosautlán, Ver. I. Simposio Nacional sobre Tepetates en Tlaxcala. UACH. México. 10 pp.
- Castillo, C. G. 1985. Integración de paisajes en la región de Jalcomulco, Veracruz. Tesis Universidad Veracruzana. Facultad De Ciencias Biológicas. México. 125 pp.
- Caswell, H. 1976. Community structure: a neutral model analysis. *Ecol. Monogr.*, 46: 327-354.

- Crowson, R. A. 1981. *The Biology of the Coleoptera*. Academic Press. London. 773 pp.
- Chazaro, B. M. 1977. El Huizache *Acacia Pennatula* del centro de Veracruz. Su importancia y forma de dispersión Tesis Profesional. Universidad Veracruzana. Facultad De Ciencias Biológicas. México. 101 pp.
- Chazaro, B. M. 1982. Notas preliminares sobre la vegetación de la costa del Golfo de México a la cima de los volcanes del centro de Veracruz y zona limítrofe de Puebla-Tlaxcala. INMECAFE. Xalapa, Ver. 35 pp.
- De Luna García J. F. 1983. *Afinidades y Distribución de la Flora de musgos en los extremos del Sistema Volcánico Transversal*. Tesis Licenciatura. UNAM. Facultad de Ciencias. México. 90 pp.
- Fuentes, F. 1977. Avance de investigación del área agronómica. Estudio piloto y Cuenca de Coatepec. Xalapa. INMECAFE. 101 pp.
- García, E. 1981. Los Climas del estado de Veracruz. *Ana. Inst. Biol. Univ. Nal. Serv. Bot.*, 41 (1): 3-42.
- Gauch, H. G. 1985. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press. U. S. A. 298 pp.
- Geissert, D. y J. P. Rossignol. 1987. *La Morfoedafología en la ordenación de los paisajes rurales*. ORSTOM-INIREB. 83 pp.
- Goldberg, A. D. 1983. *El Cofre de Perote*. Investigaciones ecológicas en un área conflictiva. INIREB. Pub.9. 69 pp.
- Halffter, G. 1961. Monografía de las especies norteamericanas del género *Canthon* Hoffsg. *Ciencia.*, 20 (9-12): 225-320.
- Halffter, G. 1962. Explicación preliminar de la distribución geográfica de los Scarabaeidae Mexicanos. *Acta Zool Mex.*, 5 (4-5): 117 pp.
- Halffter, G. 1964 a. La Entomofauna Americana. Ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entomologica Mexicana.*, 6: 1-108.
- Halffter, G. 1974. Elements Anciens de L'entomofaune Neo-Tropicale: ses Implications Biogeographiques. *Questiones Entomologicae.*, 10: 223-262.

- Halffter, G. 1976. Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana. Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomol. Mex.*, 35: 1-64.
- Halffter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Ann. Rev. Entomol.*, 32: 95-114.
- Halffter, G., V. Halffter y M. E. Favila. 1992. Comparative studies on the structure of scarab guilds in tropical rain forest. *Folia Entomol. Mex.* (en prensa).
- Halffter, G. y A. Martínez. 1962. Monografía del género *Ceratotrupes* Jeckel. *Ciencia.*, 21 (4): 145-159.
- Halffter, G. y E. G. Matthews. 1966. The Natural History of Dung Beetles of subfamily Scarabaeinae. *Folia Entomol. Mex.*, 12-14: 1-312.
- Hanski, I. 1983. Distributional Ecology and Abundance of Dung and Carrion-feeding Beetles (Scarabaeidae) in Tropical Rain Forests in Sarawak, Borneo. *Acta Zool. Fenn.*, 167: 1-45.
- Hanski, I. 1989. *Dung Beetles*. Reprinted from Tropical Rain Forest Ecosystems. ed by H. Lieth y M. J. Werger Elsevier Science Publishers B.V. Nehterlans, Amsterdam. 489-511.
- Hanski, I. y P. Hammond. 1986. Assemblages of carrion and dung Staphylinidae in tropical forest in Sarawak, Borneo. *Ann. Ent. Fenn.*, 52: 1-19.
- Hanski, I y H. Koskela. 1979. Resource partitioning in six guilds of dung-inhabiting beetles (Coleoptera). *Ann. Ent. Fenn.*, 45: 1-12.
- Holter, P. 1982. Resource utilization and local coexistence in a guild of scarabaeid dung beetles. (*Aphodius* sp). *Oikos.*, 39: 213-227.
- Howden, H. 1964. The Geotrupinae of North and Central America. *Memoirs of The Entomological Society of Canada.*, 39: 1-82.
- Howden, H. 1965. A second new world species of *Sisyphus* Latreille. (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Canadian Entomologist.*, 97 (8): 842-844.
- Howden, H. 1966. Notes on Canthonini of the "Biologia Centrali Americana" and descriptions of new species (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Canadian Entomologist.*, 98 (7): 725-741.

- Howden, H. 1970. A new name for *Onthophagus monticolus*. *Proceedings of the Entomological Society of Washington.*, 72 (1): 54.
- Howden, H. 1973. Additional records and descriptions of North and Central American Geotrupinae (Coleoptera Scarabaeidae). *Can. J. Zool.*, 52: 567-573.
- Howden, H. 1975. Effects of Clearing in a Tropical Rain Forest on the Composition of the coprophagous Scarab Beetle Fauna (Coleoptera). *Biotropica.*, 7 (2):77-83.
- Howden, H. 1980. Key to the Geotrupini of Mexico and Central America, with the description of a new species (Scarabaeidae, Geotrupinae). *Can. J. Zool.*, 58 (11): 1959-1963.
- Howden, H. y L. Cartwright. 1963. Scarab beetles of the genus *Onthophagus* Latreille North of Mexico (Coleoptera: Scarabaeidae). *Proc. of The United States Nat. Mus.*, 114 (3467): 1-133.
- Jardel, E. J. 1986. Explotación del bosque de Perote. *Biótica.*, 11 (4): 249-251.
- Jessop, L. 1985. An identification guide to Eurysternine Dung Beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). *Journal of Natural History.*, 19: 1087-1111.
- Juárez, 1983. Los Musgos de Coatepec, Veracruz. *Biótica.*, 8 (1): 49-55.
- Kingston, T. J. 1977. in Hanski, J. 1989. Dung Beetles. Reprinted from Tropical Rain Forest Ecosystems. ed by H. Lieth y M. J. Werger Elsevier Science Publishers B.V. Netherlands, Amsterdam. 489-511.
- Klein, B. C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia *Ecology.*, 70 (6): 1715-1725.
- Kozol, S. y Traniello. 1988. The American burying beetles *N. americanus*, studies in the natural history of a declining species. *Psyche.*, 95 (3-4): 167-176.
- López Ramos, R. 1980. *Geología de México*. Tomo II. SEP. México. 291-343.
- Ludwig, A.J. y J. F. Reynolds. 1988. Statistical Ecology. A Primer on methods and computing. ed. John Wiley y Sons. U.S.A. 337 pp.
- Luederwaldt, F. 1975. Ensaio de chave, para determinar as especies estrangeiras de *Ontherus*. *Revista Do Museu Paulista.*, 17: 392-401.

- Lumaret, J. P. y A. Kirk. 1987. Ecology of dung beetles in the french mediterranean region (Coleoptera: Scarabaeinae). *Acta Zool. Mex.*, (ns) 24: 1-55.
- Marchal, J. y R. Palma. 1985. *Análisis Gráfico de un espacio regional Veracruz*. INIREB. ORSTOM. Ed. Impresora Veracruzana Modernista. Xalapa, Ver. 220 pp.
- Martínez, A. 1988. Notas sobre *Eurysternus* Dalman (Coleoptera Scarabaeidae). *Entomologica Basiliensis.*, 12: 279-304.
- Martínez, A. Y G. Halfpter. 1964. Notas sobre el género *Glaphyrocantion* (Coleop. Scarab. Canthonina). *Acta Zool. Mex.*, 7. (3): 1-44.
- Mayr, E. y R. J. O'Hara. 1986. The Biogeographic evidence supporting the Pleistocene Foerest Refuge lated Vegetational Data. *Ecology.*, 51 (3): 551-552.
- Matthews E. G. 1961 A revision of the genus *Copris* Müller of the Western Hemisphere (Coleoptera, Scarabaeidae). *Entomologica Americana* 12 (Ns). 1-137.
- Matthews, E. G. 1975. La Biogeografía Ecológica de los escarabajos del estiércol. *Acta Politec. Mex.*, 16 (72): 89-98.
- Matthews E. G & G. Halfpter. 1959. Nuevas especies americanas de *Copris*. *Ciencia.*, 18 (9-10): 191-204.
- Matthews E. G. & G. Halfpter. 1968. New data on American *Copris* with discussion of a fossil species. *Ciencia.*, 26 (4): 147-162.
- May, R. M. 1975. *Patterns of diversity species abundance and diversity in M. L.* Cody & J. M Diamond (eds). Ecology and evolution of communities. pp 81-120.
- Mayr, E & R. J. O'Hara. 1986. The Biogeographic evidence supporting the Pleistocene Foerest Refuge Hypothesis. *Evolution.*, 40 (1): 55-67.
- Morón, M. A. 1979. Fauna de coleópteros lamelicornios de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz. UNAM, México. *Ann. Inst. Biol. Univ. Auton. Mexico.*, 50, Serie Zoología (1): 375-454.

- Morón, M. A. 1987. The Necrophagous Scarabaeinae Beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) from a coffee plantation in Chiapas, Mexico: Habits And Phenology. *The Coleopterist Bulletin.*, 41 (3): 225-232.
- Morón, M. A. Y R. Terrón. 1984. Distribución altitudinal de los insectos necrófilos en la Sierra Norte de Hidalgo, México. *Acta Zool. Mex.*, 3: 47 pp.
- Morón, M. A., F. J. Villalobos y C. Deloya. 1985. Fauna de Coleoptera Lamelicornios de Boca de Chajul, Chiapas, México. *Fol. Entomol. Mex.*, 66: 57-118.
- Narave Flores, H. 1985. La Vegetación del Cofre de Perote, Veracruz, México. *Biótica.*, 10 (1): 35-63.
- Nestel, D. 1990. Comparative Ecology of monocrop and polycrop coffee systems in Veracruz, Mexico. Thesis of Dr. of Philosophy in Entomology. University of California at Berkeley. 182 pp.
- Noy-Meir & P.M. Austin. 1970. Principal Component Ordination and Simulated Vegetational Data. *Ecology.*, 51 (3): 551-552.
- Ortega, O. R. 1978. Estudio de la vegetación y la flora de una corriente de lava (Mal país) al noreste del Cofre de Perote. Tesis Profesional. Universidad Veracruzana. Facultad De Biología. Xalapa, México. 92 pp.
- Peck, S. B. y R. S. Anderson 1985. Taxonomy, Phylogeny and Biogeography of the carrion beetles of Latin America (Coleoptera: Silphidae). *Quaestiones Entomologicae.*, 21: 247- 317.
- Peck, S. B. y A. Forsyth. 1982. Composition, structure and competitive behavior in a guild of Ecuadorian-Rain Forest Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) *Canadian Journal of Zoology.*, 60 (7): 1624-1634.
- Peck, S. B. y H. Howden. 1984. Response of a dung beetle guild to different sizes of dung bait in a Panamanian rain forest. *Biotropica.*, 16 (3): 235-238.
- Putman, R. J. 1983. *Carrion and dung: the decomposition of animal wastes*. The Institute of Biology's Studies in Biology no. 156. E. Arnold publishers. Great Britain. 59 pp.
- Raven, P.H. y Axelrod. 1975. History of the flora and fauna of Latin America. *Scientist American.*, 63 (24): 420- 429.

- Rosignol, J. P. y Campos, A. 1986. *Los Tepetates de la Zona Centro de Veracruz*. I. Simposio Nacional sobre Tepetates en Tlaxcala. UACH. México. 16 pp.
- Rzewdowsky, J. 1986. *Vegetación de México*. Limusa. México. 432 pp.
- Sánchez Colón, S y J. L. Ornelas, 1989. *Multivar*. Instituto Politécnico Nacional. Ecología Vegetal. 35 pp (inédito).
- Síntesis Geográfica, Nomenclátor y Anexo Cartográfico del Estado de Veracruz. 1988. *INEGI*. México. 69 pp.
- Soto, M. y M. J. Angulo, 1990. Estudio Climático de la región del Cofre y Valle de Perote. Instituto de Ecología. Xalapa, Veracruz. México. 103 pp.
- Soto, M. y E. García. 1989. *Atlas climático del estado de Veracruz*. Instituto de Ecología. Xalapa, Veracruz. México. 125 pp.
- Tamayo, J. L. 1980. Geografía General de México. Geografía, Biológica y Humana. Tomo III. Instituto Mexicano de Investigaciones Económicas. México, D.F. 225 pp.
- Trumbo, 1990. Interference competition among burying beetles (*Silphidae*, *Nicrophorus*). *Ecological Entomology.*, 15: 347-355.
- Woodruff. 1973. *The Scarab Beetles of Florida*, Vol 8. Florida Department of Agriculture and Consumer Service Gainesville, USA. 6-77.
- Zolá, 1987. *La Vegetación de Xalapa*, Veracruz. INIREB. Xalapa, Ver. 155 pp.
- Zunino, M. 1984. Sistematica Generica dei Geotrupinae (Coleoptera, Scarabaeoidea: Geotrupidae), Filogenesi della Sottofamigli e considezioni biogeografiche. *Boll. Mus. Reg. Sci Nat. Torino.*, 2 (1): 9-162.
- Zunino, M y G. Halffter. 1988. Análisis Taxonómico, Ecológico y Biogeográfico de *Onthophagus* (un grupo americano). Monografía 9. *Boletino dei Museo Regionale di Scienza Naturali-Torino*. 211 pp.

Apéndice 1

ESPECIES PRESENTES EN LA ZONA VERACRUZ CENTRO. 1990.
 FAM SILPHIIDAE.
 DISTRIBUCION ALTITUDINAL (M).

ESPECIE	JALCOMULCO (450 M)	C.LEON (700 M)	C.GORDO (900 M)	CHILTOYAC (1100 M)	SUMIDERO (1300 M)	XALAPA (1360 M)	BANDERILLA (1530 M)	TEAPAN (1770 M)	ACAJETE (2000 M)	C.BLANCA (2340 M)	S.AGUA (2600 M)
SUBFAM. SILPHIINAE											
<i>Tanatophilus graniger</i>	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	X
<i>Oxelytrum discicolle</i>	-	-	-	-	-	X	X	X	-	-	-
SUBFAM. NICROPHORINAE											
<i>Nicrophorus mexicanus</i>	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X
<i>Nicrophorus olidus</i>	-	-	-	X	X	X	X	X	-	-	-

Apéndice 1

ESPECIES PRESENTES EN LA ZONA VERACRUZ-CENTRO. 1990.
 SUPERFAMILIA SCARABAEOIDEA.
 DISTRIBUCION ALTITUDINAL (M).

ESPECIE	JALCOMULCO (450 M)	C.LEON (700 M)	C.GORDO (900 M)	CHILTOYAC (1100 M)	SUMIDERO (1300 M)	XALAPA (1360 M)	BANDERILLA (1530 M)	TEAPAN (1770 M)	ACAJETE (2000 M)	C.BLANCA (2340 M)	S.AGUA (2600 M)
FAM. SCARABAEIDAE											
SUBFAM. SCARABAEINAE											
TRIBU ONTHOPHAGINI											
<i>Onthophagus incensus</i>	X	-	-	-	-	X	X	X	-	-	-
<i>O. chevrolati retusus</i>	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-
<i>O. cyanellus</i>	-	-	-	-	X	X	X	X	X	-	-
<i>O. nasicornis</i>	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-
<i>O. aureofuscus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X
<i>O. mexicanus</i>	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-	-
<i>O. landolti</i>	X	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>O. corrugatus</i>	-	-	-	-	X	-	X	-	-	-	-
<i>O. hoepfneri</i>	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Digitonthophagus gazella</i>	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-
TRIBU COPRINI											
SUBTRIBU DICHOTOMIINA											
<i>Dichotomius carolinus</i>	X	-	X	-	-	X	X	-	-	-	-
<i>D. satanas</i>	-	-	-	X	X	X	X	-	-	-	-
<i>D. centralis</i>	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Scatimus ovatus</i>	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-
<i>Uroxys boneti</i>	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ontherus mexicanus</i>	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-

Apéndice 2

LISTA DE ESPECIES DE SCARABAEINAE CON SUS PREFERENCIAS ALIMENTARIAS

ESPECIE	GENERALISTAS	COPROFAGOS	NECROFAGOS
TRIBU ONTHOPHAGINI			
<i>Onthophagus incensus</i>	X	-	-
<i>O. chevrolati retusus</i>	-	X	-
<i>O. cyanellus</i>	X	-	-
<i>O. nasicornis</i>	-	-	X
<i>O. aureofuscus</i>	-	X	-
<i>O. mextexus</i>	-	X	-
<i>O. landolri</i>	-	X	-
<i>O. gazella</i>	-	X	-
<i>O. corrosus</i>	-	X	-
<i>O. hoepfheri</i>	-	X	-
TRIBU COPRINI			
SUBTRIBU DICHOTOMIINA			
<i>Dichotomius carolinus</i>	X	-	-
<i>D. satanas</i>	X	-	-
<i>D. centralis</i>	-	X	-
<i>Scatimus ovatus</i>	-	X	-
<i>Uroxyx boneti</i>	-	X	-
<i>Ontherus mexicanus</i>	-	X	-
<i>Phanaeus endymion</i>	-	-	X
<i>P. tridens</i>	-	X	-
<i>P. amethystinus</i>	-	X	-
<i>Coproghanaeus telamon corythus</i>	X	-	-
SUBTRIBU COPRINA			
<i>Copris incertus</i>	X	-	-
<i>C. lugubris</i>	-	X	-
TRIBU EURYSTERNINI			
<i>Eurysternus magnus</i>	-	X	-

Apéndice 2

LISTA DE ESPECIES DE SCARABAEINAE CON SUS PREFERENCIAS ALIMENTARIAS

ESPECIE	GENERALISTAS	COPROFAGOS	NECROFAGOS
TRIBU SCARABAEINI			
SUBTRIBU SISYPHINA			
<i>Sisyphus mexicanus</i>	X	-	-
SUBTRIBU CANTHONINA			
<i>Canthon humectus</i>	-	X	-
<i>C. indigaceus chevrolati</i>	X	-	-
<i>C. cyanellus cyanellus</i>	X	-	-
<i>C. (Glaphyrocanthon) viridis leechi</i>	X	-	-
<i>Deltochilum (Hybomidium) gibbosum sublaeve</i>	X	-	-
<i>D. (Deltochilum) scabriusculum</i>	-	-	X
<i>Deltochilum mexicanum</i>	X	-	-

LISTA DE ESPECIES DE GEOTRUPINAE CON SUS PREFERENCIAS ALIMENTARIAS

ESPECIE	GENERALISTAS	COPROFAGOS	NECROFAGOS
TRIBU CERATOTRUPINI			
<i>Ceratotrupes bolivari</i>	-	-	X
<i>Onthotrupes nebularum</i>	-	X	-
<i>O. herbeus</i>	X	-	-

Apéndice 3

ESPECIES PRESENTES EN LA ZONA VERACRUZ CENTRO. 1989-1990
SUPERFAMILIA SCARABAEOIDEA DE ACUERDO AL TIPO DE VEGETACION

TAXA	VEGETACION PRIMARIA PERTURBADA			VEGETACION INDUCIDA	
	B.PINO	B.MESOFILO	S.B.CADUCIFOLIA	POTRERO	CAFETAL
FAM SCARABAEIDAE					
SUBFAM.SCARABAEINAE					
TRIBU ONTHOPHAGINI					
<i>Onthophagus incensus</i>	-	X	-	X	X
<i>O. chevrolati retusus</i>	X	-	-	X	-
<i>O. cyanellus</i>	X	X	-	X	X
<i>O. nasicornis</i>	-	X	-	-	X
<i>O. aureofuscus</i>	X	-	-	-	-
<i>O. mextexus</i>	-	-	-	X	-
<i>O. laudoli</i>	-	-	X	X	-
<i>Digitonthophagus gazella</i>	-	-	-	X	-
<i>O. corrosus</i>	-	-	-	X	-
<i>O. hoepfneri</i>	-	-	X	-	-
TRIBU COPRINI					
SUBTRIBU DICHOTOMIINA					
<i>Dichotomius carolinus</i>	-	-	-	X	-
<i>D. satanas</i>	-	X	-	-	X
<i>D. centralis</i>	-	-	X	-	-
<i>Scatinius ovatus</i>	-	-	-	X	-
<i>Uroxys boneti</i>	-	-	X	-	-
<i>Ontherus mexicanus</i>	-	-	-	X	-
SUBTRIBU PHANAEINA					
<i>Phanaeus endymion</i>	-	X	X	-	-
<i>P. tridens</i>	-	-	-	X	-
<i>P. amethystinus</i>	-	-	-	X	-
<i>Coprophanaeus telamon</i>	-	X	X	X	X
<i>corythus</i>					
SUBTRIBU COPRINA					
<i>Copris incertus</i>	-	X	-	X	-
<i>C. lugubris</i>	-	-	-	X	-

Apéndice 3

ESPECIES PRESENTES EN LA ZONA VERACRUZ CENTRO. 1989-1990
SUPERFAMILIA SCARABAEOIDEA DE ACUERDO AL TIPO DE VEGETACION

TAXA	VEGETACION PRIMARIA PERTURBADA			VEGETACION INDUCIDA	
	B.PINO	B.MESOFILO	S.B.CADUCIFOLIA	POTRERO	CAFETAL
FAM SCARABAEIDAE					
SUBFAM.SCARABAEINAE					
TRIBU EURYSTERNINI					
<i>Eurysternus magus</i>	-	X	-	-	-
TRIBU SCARABAEINI					
SUBTRIBU SISYPHINA					
<i>Sisypus mexicanus</i>	-	-	X	-	-
SUBTRIBU CANTHONINA					
<i>Canthon humectus</i>	-	-	-	X	-
<i>C. indigaceus chevrolati</i>	-	-	-	X	-
<i>C. cyanellus cyanellus</i>	-	-	X	-	-
<i>C. (Glyphyrocantion) viridis leechi</i>	-	-	X	X	-
<i>Deltochilum (Hybonidium) gibbosum sublaeve</i>	X	-	-	-	-
<i>D. (Deltochilum) scabriusculum</i>	X	-	-	-	-
<i>D. mexicanum</i>	-	X	-	-	-
FAM GEOTRUPIDAE					
SUBFAM GEOTRUPINAE					
<i>Ceratotrupes bolivari</i>	X	-	-	-	-
<i>Oonthotrupes nebularium</i>	-	-	-	X	-
<i>O. herbeus</i>	X	-	-	-	-

Apéndice 3

ESPECIES PRESENTES EN LA ZONA VERACRUZ CENTRO, 1989-1990
FAMILIA SILPHIDAE DE ACUERDO AL TIPO DE VEGETACION

	VEGETACION PRIMARIA PERTURBADA			VEGETACION INDUCIDA	
	B.PINO	B.MESOFILO	S.B.CADUCIFOLIA	POTRERO	CAFETAL
TAXA					
SUBFAM SILPHINAE					
<i>Tanatophilus graniger</i>	X	-	-	X	-
<i>Oxelytrum discicolle</i>	X	X	-	X	-
SUBFAMILIA NICROPHORINAE					
<i>Nicrophorus mexicanus</i>	X	-	-	X	-
<i>Nicrophorus olidus</i>	X	X	-	-	X

Apéndice 4

TAMAÑO DE LAS ESPECIES EN LA ZONA DE ESTUDIO

SUPERFAMILIA SCARABAEOIDEA
FAM SCARABAEIDAE

ESPECIE	TAMAÑO (mm)
SUBFAM.SCARABAEINAE	
TRIBU ONTHOPHAGINI	
<i>Onthophagus incensus</i>	9.13
<i>O. chevrolati retusus</i>	10.12
<i>O. cyanellus</i>	8.43
<i>O. nasicornis</i>	7.81
<i>O. aureofuscus</i>	7.02
<i>O. mextexus</i>	6.30
<i>O. landolti</i>	5.19
<i>Digitonthophagus gazella</i>	12.08
<i>O. corrosus</i>	5.06
<i>O. hoepfneri</i>	5.63
TRIBU COPRINI	
SUBTRIBU DICHOTOMIINA	
<i>Dichotomius carolinus</i>	29.91
<i>D. satanas</i>	23.30
<i>D. centralis</i>	22.83
<i>Scatinus ovatus</i>	5.85
<i>Uroxys boneti</i>	3.93
<i>Ontherus mexicanus</i>	11.45
SUBTRIBU PHANAENA	
<i>Phanaeus endymion</i>	15.03
<i>Phanaeus tridens</i>	17.82
<i>Phanaeus amethistinus</i>	20.08
<i>Coprophanaeus telamon corythus</i>	24.56

Apéndice 4

TAMAÑO DE LAS ESPECIES EN LA ZONA DE ESTUDIO

ESPECIE	TAMAÑO (MM)
TRIBU COPRINI	
SUBTRIBU COPRINA	
<i>Copris incertus</i>	15.77
<i>C. lugubris</i>	17.66
TRIBU EURYSTERNINI	
<i>Eurysternus magnus</i>	18.28
TRIBU SCARABAEINI	
SUBTRIBU SISYPHINA	
<i>Sisyphus mexicanus</i>	8.78
SUBTRIBU CANTHONINA	
<i>Canthon humectus</i>	14.22
<i>C. indigaceus chevrolati</i>	13.87
<i>C. cyanellus cyanellus</i>	10.18
<i>C. (Glaphyrocanthon viridis leechi</i>	5.42
<i>Deltochilum (Hybomidium) gibbosum sublaeve</i>	27.64
<i>D. (Deltochilum) scabriusculum</i>	27.01
<i>scabriusculum</i>	
<i>Deltochilum mexicanum</i>	21.0

Apéndice 4

TAMAÑO DE LAS ESPECIES EN LA ZONA DE ESTUDIO

FAMILIA GEOTRUPIDAE SUBFAM GEOTRUPINAE

ESPECIE	TAMAÑO (MM)
TRIBU CERATOTRUPINI	
<i>Ceratotrupes bolivari</i>	18.1
<i>Onthotrupes nebularum</i>	16.02
<i>O. herbeus</i>	13.68

FAMILIA SILPHIDAE SUBFAMILIA SILPHINAE

<i>Tanatophilus graniger</i>	16.8
<i>Oxelytrum discicolle</i>	20.34

SUBFAMILIA NICROPHORINAE

<i>Nicrophorus mexicanus</i>	24.36
<i>Nicrophorus olidus</i>	20.54