



3 00376

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSTGRADO

**EVALUACIÓN DE LA DIVERSIDAD ALFA, BETA Y
GAMMA DE SCARABAEOIDEA Y SILPHIDAE
(INSECTA: COLEOPTERA) EN LA REGIÓN COFRE
DE PEROTE, VERACRUZ, MÉXICO.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS

(ECOLOGÍA Y CIENCIAS AMBIENTALES.)

P R E S E N T A

LUCRECIA ARELLANO GÁMEZ

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

DIRECTOR DE TESIS: DR. GONZALO HALFFTER SALAS

2002



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

ESTABLISHED NO SALE
1911/1912/1913

1911
1912
1913

1911
1912
1913

A mi familia con cariño

A José y Emilia con todo mi amor

Seguir viviendo, sobrevivir, porque la tierra sigue produciendo maravillas. Puede tragarse tu corazón, pero las maravillas no dejarán de venir. Estas ante ellas con la cabeza descubierta, confeso. Lo que se espera de ti es solo atención.

Salman Rushdie
“El suelo bajo sus pies”

CONTENIDO

RESUMEN

PÁGINAS

| | |
|---|-----------|
| I. INTRODUCCIÓN GENERAL | 1 |
| II. ESCENARIO GEOGRÁFICO | 7 |
| Características generales de la zona de estudio | 7 |
| Los paisajes de la región Cofre de Perote | 10 |
| Ocupación humana y transformaciones en el entorno natural de la región Cofre de Perote. | 11 |
| <u>Paisaje tropical</u> | 13 |
| <u>Paisaje de transición</u> | 16 |
| <u>Paisaje de montaña</u> | 19 |
| III. ¿CÓMO CAPTURAR EL MAYOR NÚMERO DE ESPECIES? UNA METODOLOGÍA PARA ESCARABAJOS COPRONECRÓFAGOS | 22 |
| Resumen | 22 |
| Introducción | 23 |
| Colectas prospectivas | 24 |
| Experimentos sobre efectividad de trampeo | 25 |
| <u>Comparación de la efectividad de captura de las trampas de caída cebadas en el fondo (CF) y las trampas de caída con cebo en superficie (CS) en bosques</u> | 25 |
| <i>Descripción de los diseños de trampa</i> | 25 |
| <i>El experimento</i> | 26 |
| <i>Resultados</i> | 26 |
| <u>Variación diaria en el funcionamiento de las trampas de caída CS usando como cebos calamar y excremento de vaca</u> | 28 |
| <i>Descripción del experimento</i> | 28 |
| <i>Resultados</i> | 28 |
| <u>Comparación de la efectividad de captura de tres diferentes diseños de trampas de caída: cebadas en el fondo(CF), cebadas en medio y con cebo en superficie (CS); en potreros tropicales y templados</u> | 29 |
| <i>Descripción de los diseños de trampa</i> | 29 |
| <i>El experimento</i> | 30 |
| <i>Resultados</i> | 30 |
| <u>Efectividad de trampas aéreas cebadas en cinco tipos de bosques. La distribución vertical</u> | 32 |
| <i>Descripción de los diseños de trampa</i> | 33 |

| | PÁGINAS |
|--|-----------|
| <i>El experimento</i> | 34 |
| <i>Resultados</i> | 35 |
| <u>La importancia de las capturas directas como complemento de los trampeos</u> | 35 |
| <i>El experimento</i> | 36 |
| <i>Resultados</i> | 36 |
| <u>Discusión</u> | 37 |
| Las Unidades de Captura | 43 |
| <u>Planteamiento</u> | 43 |
| <u>Asignación de unidades de captura</u> | 43 |
| Calibración de los periodos de muestreo | 44 |
| <u>Planteamiento</u> | 44 |
| <u>Resultados</u> | 44 |
| <i>Composición de especies por temporada</i> | 44 |
| <i>Composición de especies entre años.</i> | 44 |
| Muestreos mejorados | 47 |
| Colectas ocasionales | 47 |
| Algunas sugerencias metodológicas para el estudio de la diversidad de escarabajos en paisajes antropizados subtropicales | 48 |
| | |
| IV. LOS MODELOS DE ACUMULACIÓN DE ESPECIES Y LOS ESTIMADORES NO PARAMÉTRICOS DE RIQUEZA COMO HERRAMIENTAS EN LA EVALUACIÓN DE LA EFICIENCIA DE MUESTREO | 50 |
| | |
| Resumen | 50 |
| Introducción | 51 |
| Métodos | 52 |
| <u>Unidades de esfuerzo</u> | 52 |
| <u>Evaluación de los muestreos</u> | 52 |
| <u>Porcentaje de eficiencia</u> | 57 |
| <u>Tiempo de captura por comunidad</u> | 58 |
| Resultados | 58 |
| <u>Análisis por sitio</u> | 58 |
| <i>Evaluación de los muestreos</i> | 59 |
| <u>Análisis por comunidad</u> | 61 |
| <i>Estimadores no paramétricos</i> | 62 |
| <u>Tiempo de captura por comunidad</u> | 69 |
| Discusión | 74 |
| <u>Estimación de la riqueza de especies</u> | 74 |

| | PÁGINAS |
|---|---------|
| <u>Tiempo de captura por comunidad</u> | 76 |
| <u>Evaluación del trabajo de campo</u> | 77 |
| Conclusiones | 78 |
| | |
| V. DIVERSIDAD ALFA, BETA Y GAMMA DE ESCARABAJOS COPRONECRÓFAGOS EN TRES PAISAJES ANTROPIZADOS DE LA REGIÓN COFRE DE PEROTE | 79 |
| Resumen | 79 |
| Introducción | 81 |
| Métodos | 82 |
| <u>Grupos indicadores.</u> | 82 |
| <u>Escala espacial de trabajo</u> | 83 |
| <i>Definiciones.</i> | 83 |
| <i>Delimitación de los paisajes.</i> | 84 |
| <u>Métodos de captura</u> | 84 |
| <i>Trampas.</i> | 84 |
| <i>Colectas directas</i> | 86 |
| <u>Muestreo</u> | 89 |
| <u>Evaluación de la diversidad.</u> | 92 |
| <i>Definiciones</i> | 92 |
| <i>Métodos de análisis</i> | 92 |
| Resultados | 95 |
| <u>Diversidad alfa</u> | 95 |
| <i>Diversidad alfa por sitio</i> | 95 |
| <i>Diversidad alfa promedio por comunidad</i> | 95 |
| <i>Efecto del tipo de sustrato y de la edad de los derrames de lava</i> | 96 |
| <i>Diversidad alfa máxima de especies por comunidad</i> | 98 |
| <u>Diversidad beta.</u> | 99 |
| <i>Especies compartidas y exclusivas.</i> | 99 |
| <i>Diversidad beta promedio entre comunidades.</i> | 99 |
| <i>Análisis temporal de la diversidad beta</i> | 103 |
| Análisis entre años | 103 |
| Análisis por temporadas | 104 |
| <i>La diversidad alfa y la diversidad beta dentro de las comunidades</i> | 105 |
| <u>Diversidad gamma.</u> | 106 |
| Discusión | 107 |
| <u>Diversidad alfa.</u> | 107 |

| | PÁGINAS |
|---|---------|
| <i>Paisaje tropical</i> | 107 |
| <i>Paisaje de transición</i> | 111 |
| <i>Paisaje de montaña</i> | 116 |
| <u>Diversidad beta</u> | 117 |
| <i>Paisaje tropical</i> | 117 |
| <i>Paisaje de transición</i> | 118 |
| <i>Paisaje de montaña</i> | 119 |
| <u>Diversidad gamma</u> | 119 |
| Complementariedad entre paisajes | 121 |
| <u>La relación entre las diversidades alfa, beta y gamma de escarabajos copronecrófagos en la región Cofre de Perote</u> | 121 |
| <u>Consideraciones generales</u> | 123 |
| Conclusiones | 124 |
| | |
| VI. AGRADECIMIENTOS | 126 |
| APOYOS FINANCIEROS | 127 |
| | |
| VII. LITERATURA CITADA | 128 |
| | |
| VIII. APÉNDICES | |
| Apéndice 1. Las especies de Scarabaeinae, Geotrupinae (Scarabaeoidea) y Silphidae de la región Cofre de Perote | 147 |
| Apéndice 2. Ubicación geográfica, tipos de colecta y vegetación de las localidades trabajadas en la región Cofre de Perote | 180 |
| Apéndice 3. Estimadores de riqueza por sitio seleccionado en los tres paisajes de la región Cofre de Perote | 184 |
| Apéndice 4. Estimación de la riqueza de especies por comunidad en los tres paisajes estudiados en la región Cofre de Perote | 193 |
| Apéndice 5. Especies de Aphodiinae (Coleoptera: Scarabaeidae) de Veracruz central | 195 |
| Apéndice 6. Lista de especies de Scarabaeinae en Laguna Verde, Veracruz. | 201 |

| | |
|--|-----|
| Apéndice 7. Distribución y abundancia de especies de Scarabacinae, Geotrupinae y Silphidae en la región Cofre de Perote. | |
| Valores de diversidad alfa por sitio en la región Cofre de Perote | 202 |

LISTA DE FIGURAS

Capítulo II

| | |
|--|----|
| Figura 1. Ubicación de la región Cofre de Perote | 9 |
| Figura 2 Representación gráfica de los tres paisajes de la región Cofre de Perote | 13 |
| Figura 3 Representación gráfica de la forma y el trayecto del “malpaís” en la región Cofre de Perote | 14 |

Capítulo IV

| | |
|--|----|
| Figura 1. Curvas de acumulación de especies en dos sitios ubicados en comunidades de bosque tropical caducifolio a) Rancho Real Minero, b) Jalcomulco | 60 |
| Figura 2. Acumulación observada de especies de comunidades ubicadas en el paisaje tropical (♦) y ajuste de los datos a dos funciones de acumulación: modelo de dependencia lineal (■) y modelo de Clench (▲) | 63 |
| Figura 3. Acumulación observada de especies de cafetales y comunidades adyacentes a bosques mesófilos (♦) y ajuste de los datos a dos funciones de acumulación: modelo de dependencia lineal (■) y modelo de Clench (▲) | 64 |
| Figura 4. Acumulación observada de especies de encinares y comunidades adyacentes a los mismos (♦) y ajuste de los datos a dos funciones de acumulación: modelo de dependencia lineal (■) y modelo de Clench (▲) | 65 |
| Figura 5. Acumulación observada de especies de bosque de pino encino y potreros ubicados en el paisaje de transición (♦) y ajuste de los datos a dos funciones de acumulación: modelo de dependencia lineal (■) y modelo de Clench (▲) | 66 |
| Figura 6. Acumulación observada de especies de bosque de pino ilite y potreros adyacentes a esta comunidad y a bosques de pino en el paisaje de montaña (♦) y ajuste de los datos a dos funciones de acumulación: modelo de dependencia lineal (■) y modelo de Clench (▲). | 67 |

| | |
|---|----|
| Figura 7. Acumulación observada de especies de comunidades ubicadas en el paisaje de montaña (♦) y ajuste de los datos a dos funciones de acumulación: modelo de dependencia lineal(■) y modelo de Clench (▲) | 68 |
|---|----|

Capítulo V

| | |
|--|-----|
| Figura 1. Clasificación de sitios, usando como método de agrupación el promedio no ponderado (UPGMA) y como medida de disimilitud la distancia Euclidiana (ajustada a porcentaje). | 85 |
| Figura 2. Tipos de muestreo realizados en la región Cofre de Perote | 90 |
| Figura 3. Análisis de Componentes Principales no centrado no estandarizado de los sitios con más del 85% de la fauna estimada | 103 |
| Figura 4. Representación gráfica de las relaciones entre la diversidad alfa máxima y beta promedio por comunidad | 105 |

LISTA DE CUADROS

Capítulo II

| | |
|--|----|
| Cuadro 1. Características generales de los paisajes en la región Cofre de Perote | 12 |
|--|----|

Capítulo III

| | |
|---|----|
| Cuadro 1. Comparación de efectividad entre diseños de trampas usando pruebas de Tukey | 31 |
| Cuadro 2. Comparaciones de efectividad de trampas por paisaje usando pruebas de Tukey | 32 |
| Cuadro 3. Número de especies y de individuos capturados en trampas control ubicadas en el suelo en cinco comunidades de la región Cofre de Perote | 35 |
| Cuadro 4. Especies de Scarabaeinae citadas en la canopia de bosques tropicales | 42 |
| Cuadro 5. Número promedio de individuos y de especies, capturados según el método de colecta | 43 |
| Cuadro 6. Proporción de especies colectadas durante dos estaciones del año 1990 en diferentes tipos de comunidades de la Región Cofre de Perote | 45 |

| | |
|--|----|
| Cuadro 7. Número total de especies y proporción de especies compartidas entre años en cinco comunidades representativas de la Región Cofre de Perote | 46 |
|--|----|

Capítulo IV

| | |
|---|----|
| Cuadro 1. Valores promedio de la riqueza observada y de la riqueza estimada según el modelo de acumulación ajustado | 61 |
| Cuadro 2. Características del muestreo y esfuerzo de captura necesario para un muestreo eficiente en algunas comunidades del paisaje tropical en la región Cofre de Perote, Veracruz | 71 |
| Cuadro 3. Características del muestreo y esfuerzo de captura necesario para un muestreo eficiente en algunas comunidades del paisaje de transición en la región Cofre de Perote, Veracruz | 72 |
| Cuadro 4. Características del muestreo y esfuerzo de captura necesario para un muestreo eficiente en algunas comunidades del paisaje de montaña en la región Cofre de Perote, Veracruz | 73 |

Capítulo V

| | |
|---|-----|
| Cuadro 1. Número total y tipo de trampas colocadas por sitio de muestreo en cada año de capturas en la Región Cofre de Perote | 88 |
| Cuadro 2. Tipo de comunidad y número de sitios donde se realizaron muestreos y capturas ocasionales | 91 |
| Cuadro 3. Diversidad alfa promedio y riqueza máxima por comunidad y paisaje en la región cofre de Perote | 98 |
| Cuadro 4. Número total de especies y especies exclusivas y compartidas en los paisajes de la región Cofre de Perote | 100 |
| Cuadro 5. Diversidad beta promedio entre sitios de una misma comunidad y entre comunidades de la región Cofre de Perote | 102 |

Resumen

En este estudio se analizan las relaciones dinámicas entre las diversidades alfa, beta y gamma de especies a nivel paisaje, examinando como las diversidades alfa y beta influyen en la riqueza de especies de un paisaje (diversidad gamma), así como el fenómeno recíproco. Es decir, como la riqueza en especies de un paisaje (un fenómeno histórico-biogeográfico) contribuye a determinar los valores de la diversidad alfa y la intensidad del recambio entre comunidades. Se utiliza como grupo indicador a los escarabajos copronecrófagos (Scarabaeoidea: Scarabaeinae, Geotrupinae y Silphidae). De una manera lateral se incluye información sobre la subfamilia Aphodiinae (Scarabaeoidea), escarabajos coprófagos no incorporados al manejo del grupo indicador.

Los paisajes estudiados son tres: tropical, de transición y de montaña y están situados en un gradiente altitudinal en la región Cofre de Perote, Veracruz. En el conjunto de los tres paisajes se realizaron muestreos regulares en 67 sitios, más muestreos ocasionales en 69 lugares más. Se estudiaron las siguientes comunidades: bosque tropical caducifolio, bosque mesófilo de montaña, encinar, bosque de pino-encino, bosque de pino y bosque de oyamel, potreros, vegetación secundaria y cafetales adyacentes a estos bosques. Algunas de estas comunidades crecen también sobre "malpais".

Para los análisis de la diversidad alfa, beta y gamma se seleccionaron los 55 sitios mejor colectados según los modelos de acumulación y los estimadores no paramétricos de riqueza de especies utilizados. En estos sitios, así como en todas las comunidades trabajadas en los tres paisajes, se registraron más del 85% de las especies estimadas. En general los modelos de acumulación explicaron un alto porcentaje de la varianza de los datos obtenidos ($r^2 > 96\%$).

Se capturaron un total de 16152 ejemplares de 60 especies, 52 especies de Scarabaeinae, 4 de Geotrupinae y 4 de Silphidae. En el paisaje tropical la comunidad más rica en especies es la selva baja caducifolia; en el paisaje de transición son los bosques mesófilos. Ambas son las comunidades naturales más importantes de sus pisos altitudinales. Por el contrario, en el paisaje de montaña la mayor riqueza se encuentra en praderas y potreros, un tipo de comunidad favorecida o incluso creada por la intervención humana. Esto se explica por la expansión de especies heliófilas del Altiplano mexicano en estos lugares. En el paisaje tropical los potreros presentan una riqueza en especies próxima

a la de las selvas, pero una composición parcialmente diferente, caracterizada por la dominancia de especies heliófilas y coprófagas, a las que se suman las especies más ubicuas compartidas con la selva. En el paisaje de transición se puso en relieve la importancia para la conservación de la fauna del bosque mesófilo y de los cafetales de sombra poliespecífica. Estos cafetales, el tipo de comunidad con cubierta arbórea que ocupa la mayor superficie en este paisaje, permiten a los grupos estudiados la intercomunicación entre los fragmentos remanentes de bosque mesófilo.

Para los escarabajos que constituyen el grupo indicador, a nivel de paisaje (no localmente) la fragmentación de las comunidades naturales no parece haber ocasionado pérdidas en el número de especies. Aparentemente, la perturbación humana ha sido superada por razones distintas en cada paisaje. En el tropical porque existe una fauna heliófila característica de los potreros, fauna que incluso ha aumentado con dos especies invasoras recientes. En el paisaje de transición por el efecto de los cafetales de sombra poliespecífica que crean una matriz de intercomunicación. En el de montaña porque la expansión de las praderas ha ampliado las condiciones favorables para las especies heliófilas. Estos resultados no tienen forzosamente que repetirse con otros grupos de organismos.

Finalmente, como una parte importante de esta tesis se presentan una serie de pasos para refinar los métodos de muestreo y de captura de escarabajos copronecrófagos (Scarabaeinae, Geotrupinae y Silphidae). Las etapas incluidas son las siguientes: colectas prospectivas, estudios piloto de efectividad de captura, calibración de los periodos de muestreo y uso de Unidades de Captura para la planeación del trabajo de campo. Las experiencias adquiridas se utilizaron para elaborar una lista de sugerencias metodológicas básicas dirigidas a estudiantes y profesionistas interesados en el uso de escarabajos copronecrófagos como grupos indicadores en estudios de biodiversidad.

I. INTRODUCCIÓN GENERAL

La diversidad biológica no es simplemente el número de genes, especies o ecosistemas en un área definida. Es una característica fundamental de todos los sistemas biológicos, la propiedad de las entidades vivas de ser variadas (Solbrig 1991). La biodiversidad es el ensamble y las interacciones de la diversidad genética, de especies y ecológica en un lugar y tiempo determinado. Es jerárquica, ya que los niveles superiores engloban a los inferiores y presentan propiedades emergentes exclusivas (di Castri 1995).

La diversidad de los organismos en la naturaleza ha sido un tema recurrentemente analizado por la comunidad científica. Hasta la primera mitad del siglo XX los estudios sobre diversidad se realizan con un enfoque derivado de las ciencias dominantes en esa época: la paleontología y la taxonomía. A partir de 1960 la diversidad comienza a analizarse desde un punto de vista ecológico, considerando que las causas principales de la diversidad de especies de una comunidad son las condiciones ambientales, la depredación y la competencia interespecífica. (Favila y Halffter 1997, Lobo 1994). A finales de los años sesenta y principios de los años setenta, algunos autores encuentran problemas semánticos, conceptuales y técnicos en el concepto de diversidad, lo que provoca fuertes dudas sobre su validez (McIntosh 1967, Austin 1968, Eberhardt 1969, Hurlbert 1971, MacArthur 1972).

En los años ochenta y principalmente en los noventa, se producen nuevos enfoques en los estudios de la diversidad biológica. Se llega a la conclusión de que los patrones de diversidad son el resultado de una combinación de procesos ecológicos (actuales) y biogeográficos (históricos) que condicionan, con una importancia relativa distinta, una determinada diversidad (Ricklefs 1987 y Ricklefs y Schluter 1993). Es en estas dos últimas décadas cuando aparece el concepto mismo de biodiversidad (Lovejoy 1980, Norse *et al* 1986, Wilson 1988) y cuando crece la preocupación sobre el gran riesgo de que se pierda la biodiversidad de nuestro entorno natural, que se ha visto fuertemente modificado por las actividades humanas.

Para saber cuánto se puede perder, es necesario conocer la magnitud de lo que se tiene, es decir, medir la diversidad biológica. Conocer la magnitud de la biodiversidad es un problema complejo, dada la enorme variedad y número de los seres vivos. Contamos con una gran variedad de propuestas y técnicas para medir la diversidad biológica, desarrolladas

con diferentes enfoques y niveles de análisis (Whittaker 1960, 1972; Peet 1974, Magurran 1988, Krebs 1989, Palmer 1990, Coddington *et al* 1991, Walker 1992, Oliver y Beattie 1993, 1996, Solow 1993, Heywood 1994, Putman 1994, Solow y Polasky 1994, Harper y Hawskworth 1994, Humpries *et al.* 1995, Lóngino y Colwell 1997, Halffter 2000, Lobo 2000, Martín-Piera 2000, Morrone 2000). De acuerdo a sus intereses cada investigador selecciona el atributo de biodiversidad (genes, caracteres, especies, taxones superiores a especie) y la escala de su preferencia para llevar a cabo su análisis, y esto dificulta la comparación de los resultados. Por ello, existe la inquietud de establecer un método unificado de uso internacional que proporcione resultados comparables.

Para comparar patrones de diversidad a escala local, regional y global, las unidades de trabajo o atributos más ampliamente usadas por ecólogos y sistemáticos son las especies. La principal razón de su uso es que las especies son relativamente fáciles de detectar y cuantificar para la mayor parte de los grupos de organismos. El número de especies de un grupo de organismos en un sitio, una comunidad o una región es un parámetro que se mide sin grandes complicaciones técnicas o conceptuales, a pesar de las distintas aproximaciones a la definición de especie (Omodeo *et al.* 1988).

La diversidad de especies refleja desde variaciones en los patrones ecológicos actuales, hasta los complejos procesos evolutivos. Al nivel de especie, hay principalmente dos tipos de enfoques para evaluar la diversidad, cuyos mecanismos de trabajo y objetivos son muy distintos (Halffter 1994 a, b): *el inventario y el monitoreo*. El inventario incluye el censo, la catalogación, la cuantificación y el mapeo de las especies (Stork *et al* 1996) en un tiempo dado y en un área geográficamente restringida (Dennis y Ruggiero 1996). Con un inventario se pretende llegar a una lista de todas las especies existentes, ya sea por países, regiones o paisajes, que contenga información fácil de consultar y de uso general.

Aunque en algunos países se están tratando de realizar estos inventarios y existen programas específicos para hacerlo (p. ej. proyecto Flora de las Islas Británicas, proyecto ERIN en Australia, proyecto INBio en Costa Rica, proyecto CONABIO en México), no será fácil concluir estos listados en poco tiempo para la mayor parte de los países tropicales. Por la carencia de tiempo, de conocimientos taxonómicos en muchos grupos, de fondos y de personal entrenado, algunos catálogos representan un muestreo más que un listado completo de la biodiversidad de un área (Dennis y Ruggiero 1996). Usando muestreos se

puede estimar la riqueza total de una zona, que puede ser “monitorcada” siguiendo los cambios en el tiempo.

En relación con el monitoreo, su éxito depende de factores tales como la elección de las escalas espacial y temporal de la investigación y la selección, mediante criterios rigurosos, de los grupos taxonómicos con los que se trabajará. Se sugiere el uso de métodos de muestreo estandarizados y de métodos de análisis de efectividad probada, que permitan la interpretación y difusión de los datos (Halffter *et al.* 2001). De esta manera se facilitará la elaboración de estudios comparativos posteriores.

Debido a que los inventarios y el monitoreo son enfoques complementarios, algunos programas están combinando ambas aproximaciones. Por ejemplo, el programa “Smithsonian Institution-MAB” está estableciendo una red global de parcelas en algunas reservas de la biosfera que incluyen bosques tropicales, subtropicales y templados, donde se realizará el inventario y monitoreo de la biodiversidad a largo plazo. Dentro del programa de cooperación CYTED existe un subprograma sobre Diversidad Biológica que está promoviendo esfuerzos conjuntos para el desarrollo de metodología de análisis y monitoreo, usando grupos indicadores con objeto de facilitar los estudios comparativos. Mediante el programa DIVERSITAS se está tratando de generar información comparable sobre la transformación de la biodiversidad en tiempo y espacio a través del inventario y monitoreo.

En la evaluación de la diversidad de especies, la escala espacial que se utilice es importante pues con ella variarán los procesos que influyen sobre la biodiversidad. Así, a escala local o de comunidad la mayor influencia la ejercen los procesos ecológicos: estructura del nicho, interacciones biológicas y variables ambientales. En cambio, a escala regional los aspectos evolutivos y biogeográficos (dispersión, extinción, especiación) son los más importantes. Al nivel de mesoescala o de paisaje, ambos tipos de procesos influyen en el número y identidad de las especies (Ricklefs y Schluter 1993).

El uso de la escala de paisaje para la evaluación, monitoreo y conservación de la diversidad de especies ha sido considerado por un creciente número de especialistas (Noss 1983, Franklin 1993, McNaughton 1994, Forman y Collinge 1996, Harris *et al.* 1996, Miller 1996, Noss 1996, Halffter 1998a, Halffter 1998b) como de alto valor teórico y práctico, porque permite realizar un análisis integral de un problema complejo. Halffter ha

desarrollado en México una estrategia para medir y monitorcar la diversidad de especies a nivel de paisaje, que se sustenta en cuatro elementos (Halffter 1996 a, b; 1998 a, b, Halffter *et al* 2001): a) Definición precisa de la escala geográfica de interés. b) El uso de uno o varios grupos indicadores de forma apropiada. c) La ejecución de protocolos de muestreo comparables en diferentes condiciones d) El análisis conjunto de la diversidad alfa (diversidad de especies en un sitio o comunidad), beta (recambio de especies entre sitios) y gamma (riqueza de especies en un paisaje) Este último punto constituye un aspecto fundamental, debido a la estrecha relación, antes mencionada, entre escala de muestreo e importancia relativa de los procesos que determinan la diversidad al nivel de especies.

Algunas de las dificultades para la comparación de datos provenientes de distintos países y autores, y que fueron motivo para el desarrollo y aplicación de esta estrategia, se pueden resumir de la siguiente manera. Primero, en muy pocos trabajos, y sólo en los más recientes, se hace explícita la escala de trabajo y el número de hábitats (naturales y antrópicos) involucrados en el estudio, lo que imposibilita el poder discriminar la contribución de cada uno de los componentes que integran a la diversidad. Y segundo, la inversión no planificada del esfuerzo de muestreo aplicado en tiempo y espacio, lo cual impide una comparación robusta de la información obtenida (Escobar y Halffter 1999).

Mediante su estrategia, Halffter intenta proporcionar de manera rápida y sencilla un panorama sobre la diversidad en especies y los procesos que la afectan a nivel de paisaje, especialmente de aquellos procesos relacionados con las actividades humanas, tales como la fragmentación y modificación de los ecosistemas. Son estas modificaciones las que han dado como resultado que existan paisajes antropizados formados por mosaicos de parches de vegetación primaria, comunidades secundarias, pastizales y cultivos perennes y anuales. Estos paisajes representan un reto para el estudio de la biodiversidad.

Este trabajo es una aplicación de la estrategia propuesta por Halffter para evaluar la diversidad alfa, beta y gamma de especies a nivel de paisaje utilizando grupos indicadores. La región Cofre de Perote, en la parte central del Estado de Veracruz, es el área con una alta heterogeneidad ambiental y una larga historia de manejo que se eligió para realizar este estudio. En el siguiente capítulo se hace una descripción general de la región Cofre de Perote y de los paisajes estudiados y se da información sobre la ocupación humana y transformaciones en el entorno natural de esta región.

Los paisajes ubicados en la región Cofre de Perote están formados por complejos mosaicos de parches de vegetación primaria, comunidades secundarias, pastizales y cultivos perennes y anuales, donde se combinan toda una serie de condiciones climáticas, topográficas, morfoedafológicas y geológicas. ¿Cómo debían ser los muestreos de escarabajos copronecrófagos para capturar el mayor número de especies posibles en estos paisajes, aprovechando eficientemente los recursos humanos y materiales? ¿Qué métodos de captura funcionarían eficientemente en esta amplia gama de condiciones ambientales? ¿Necesitaríamos realizar colectas directas? ¿Qué diseño de trampa sería el adecuado? En el Capítulo III se presentan una serie de estudios piloto que fueron realizados para refinar los métodos de captura de los escarabajos copronecrófagos. Debido a las características tan heterogéneas de los paisajes estudiados, se probó la eficiencia de diferentes diseños de trampas y tipos de cebos en comunidades representativas de cada paisaje de la región. Se realizaron también pruebas sobre la eficiencia de los muestreos en el tiempo. Se utilizaron los métodos y los periodos de muestreo que mejor funcionaron para capturar el mayor número de especies de escarabajos posible. Finalmente, considerando la experiencia adquirida, se propone el empleo de Unidades de Captura para la planeación del trabajo de campo.

Una vez que se realizaron los muestreos, se quiso conocer si estos eran realmente representativos de la diversidad de escarabajos copronecrófagos en las comunidades estudiadas y en los paisajes en conjunto. En el Capítulo IV se utilizaron dos funciones de acumulación de especies y varios estimadores no paramétricos de riqueza de especies para evaluar las capturas realizadas en la región Cofre de Perote. Esta evaluación se utilizó para seleccionar los sitios mejor muestreados del área. Se sugiere el uso de estas herramientas antes, durante y después de la realización de cada muestreo de campo para planificar y rentabilizar los recursos materiales y humanos necesarios en cada caso, comparar la diversidad entre diferentes localidades y ofrecer estimaciones aproximadas del total de especies presentes y del esfuerzo necesario para su colecta.

Con los datos de los sitios seleccionados, se trató de contestar la pregunta central de este trabajo que es cómo las diversidades alfa y beta influyen en la riqueza de especies de Scarabaeinae, Geotrupinae y Silphidae (Coleoptera, Insecta) de un paisaje (diversidad gamma), así como el fenómeno recíproco. Es decir, como la riqueza en especies de un

paisaje (un fenómeno histórico-biogeográfico) contribuye a determinar los valores de la diversidad alfa y la intensidad del recambio entre comunidades. En todos los análisis los tres grupos fueron manejados como un grupo indicador: los escarabajos copronecrófagos.

Para los escarabajos que constituyen el grupo indicador, a nivel de paisaje (no puntualmente) la fragmentación de las comunidades naturales no parece haber ocasionado pérdidas en el número de especies. Aparentemente, la perturbación humana ha sido superada por razones distintas en cada paisaje. En el tropical porque existe una fauna heliófila característica de los potreros, fauna que incluso ha aumentado con dos especies invasoras recientes. En el paisaje de transición por el efecto de los cafetales de sombra poliespecífica que crean una matriz de intercomunicación. En el de montaña porque la expansión de las praderas ha ampliado las condiciones favorables para las especies heliófilas.

En resumen, esta tesis ofrece un análisis profundo de los métodos de captura de escarabajos, poniendo en las manos del lector toda una serie de experiencias en el trabajo de campo realizado en paisajes heterogéneos y antropizados. Una aplicación de herramientas predictivas, como las curvas de acumulación de especies y los estimadores no paramétricos de la riqueza de especies para la planeación del trabajo de campo en estudios de biodiversidad y finalmente un trabajo central que representa un aporte no sólo a la aplicación, evaluación y verificación de metodologías para el estudio y análisis de la diversidad de especies, sino en la búsqueda de respuestas sobre las razones que han determinado las diferencias entre regiones en los patrones de diversidad alfa, beta y gamma y cómo son las relaciones entre estos componentes de la diversidad, dentro de un proceso sumamente dinámico.

II. ESCENARIO GEOGRÁFICO

En este capítulo se presenta en primer lugar una caracterización de la región natural Cofre de Perote: su ubicación, sus comunidades vegetales, sus tipos de suelo, sus climas y su geología. En la segunda sección se hace una descripción de sus paisajes, así como de una amplia zona de “malpais” o pedregal que incluyen. En la tercera sección de este capítulo se presentan algunos de estos eventos históricos y una pequeña síntesis sobre las actividades humanas que han tenido efectos sobre los recursos naturales de la región tales como la ganadería, la agricultura y la urbanización. Además se mencionan algunos disturbios naturales. Esta información ayudará a comprender mejor las transformaciones en el entorno natural de cada uno de los paisajes trabajados.

Características generales de la zona de estudio

INEGI y ORSTOM desarrollaron a finales de los años 80's-principios de los 90's, un proyecto para crear el Sistema de Información Geográfica del Estado de Veracruz. De ahí surge el estudio de la región Cofre de Perote. Se tomaron en cuenta para la delimitación de esta región imágenes de satélite, base topográfica, hipsometría, geomorfometría de pendientes y de la profundidad de disección, modelos numéricos del terreno, geología, suelos, hidrografía, el factor climático y la vegetación. Además utilizaron aspectos demográficos, culturales y económicos (INEGI 1991).

La región Cofre de Perote (Fig. 1) se ubica en el área central del estado de Veracruz (19°90'-19°25' lat. N, 96°30'- 97°20' long. W) y comprende varios tipos de vegetación natural: bosques tropicales subperennifolios, subcaducifolios y caducifolios en las tierras bajas (< 1000 m), bosque mesófilo, encinar de mediana altitud, bosque de encino y bosque de pino-encino a las alturas intermedias (1000-2000 m), bosques de pino, bosques de oyamel y pastizales de altura en las zonas de alta montaña (2000-4000 m) (Rzedowski 1978, Zolá 1987, Halffer *et al.* 1995). Los usos del suelo muestran también correspondencia con las bandas altitudinales: agricultura de riego, cultivos de caña y frutales (mango, tamarindo, chicozapote) y ganadería extensiva en las tierras bajas; maíz, ganadería lechera, pero sobre todo café en las alturas intermedias; agricultura de temporal (maíz, trigo, papa, avena) y ganadería lechera en las montañas (Cisneros *et al.* 1993). Aunque con distintas manifestaciones, la ganadería está presente en todo el gradiente y es

la principal razón del reemplazo del bosque por pastizales inducidos. La transformación que experimenta la vegetación por el cambio de altitud está relacionada con el régimen climático local. En las zonas de bosques de pino existen cuatro tipos de clima (Soto y Angulo 1990): C(fm) templado húmedo con lluvias todo el año, C(m) templado húmedo con lluvias en verano, Cw₂ templado subhúmedo con lluvias en verano y Cw₁" templado subhúmedo seco. En las zonas de bosque mesófilo está la frontera entre dos climas: C(fm)w"b(i)g, templado húmedo con lluvias todo el año, y (A)C(fm)w"a(i)g, semicálido húmedo, el más cálido de los templados C (Zolá 1987). En las zonas de bosque tropical caducifolio existe un clima Aw'(j)g, es decir, cálido subhúmedo o intermedio. Las temperaturas medias anuales disminuyen de 0.5-0.7°C por cada 100 m de altura. Los suelos presentan también un gradiente. En las zonas altas encontramos principalmente andosoles, en las zonas medias andosoles, litosoles y feozems y en las zonas bajas feozems, luvisoles y rendzinas (INEGI 1988, 1991).

El área estudiada es geológicamente heterogénea. En ella la Sierra Madre Oriental integrada por rocas sedimentarias jurásicas, cretácicas y cenozoicas se encuentra en su límite sur con el Sistema Volcánico Transversal (Ferrusquía-Villafranca 1993) y éste se prolonga hacia el mar. Esta prolongación es estrecha y está formada por elementos de origen volcánico. El resultado es que en el área de estudio afloran formaciones volcánicas (andesitas, basaltos, riolitas y depósitos de cenizas, en forma de derrames o brechas), así como rocas ígneas intrusivas del Terciario y formaciones sedimentarias del Mesozoico y del Cuaternario (arcilla, arena, grava y aluviones de río, calizas cretácicas) (INEGI 1988, 1991).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

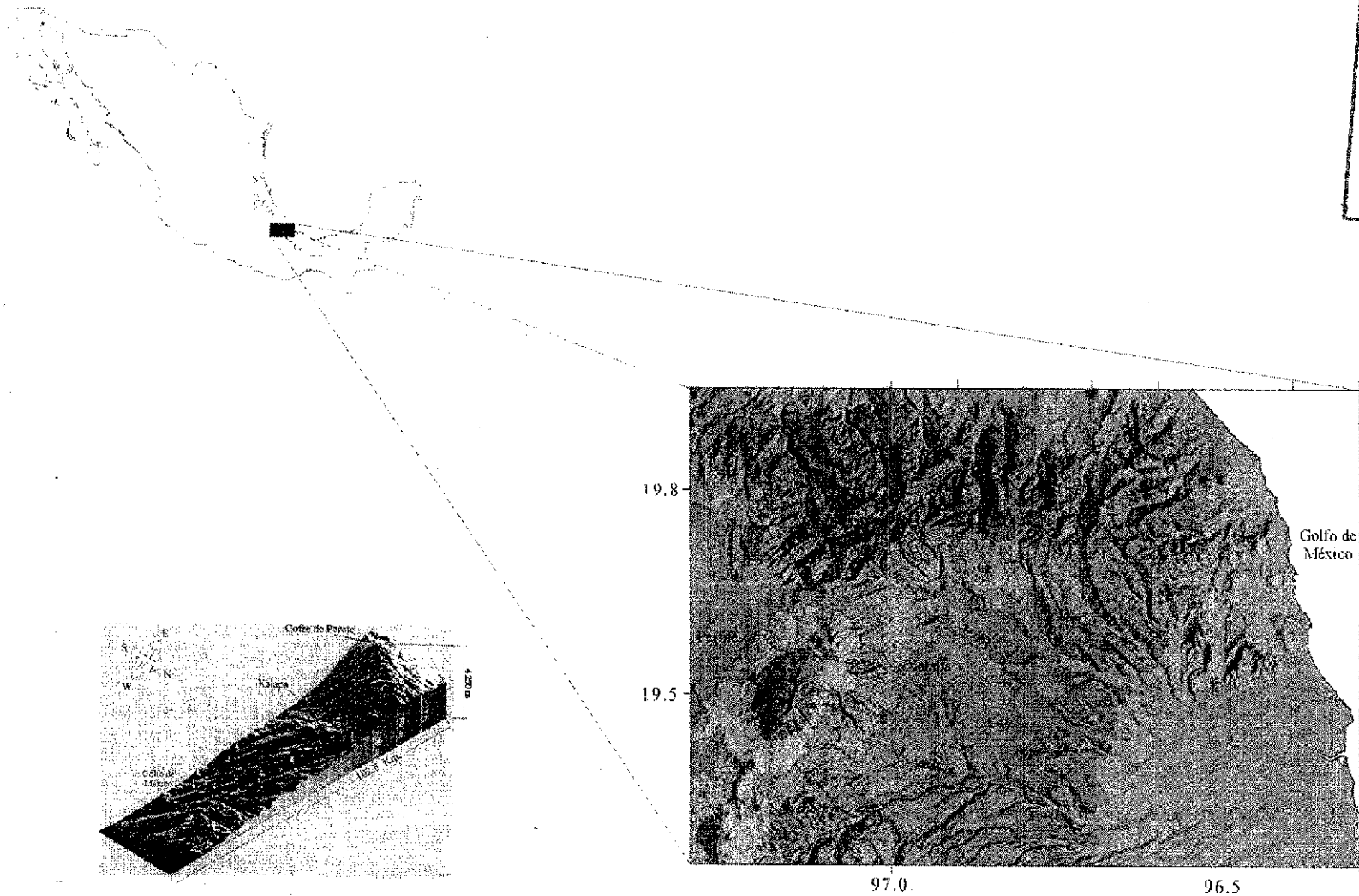


Fig. 1. Ubicación de la región Cofre de Perote. En la escala anexa se indican las curvas de nivel (cada 500 m). El gradiente altitudinal del nivel del mar hasta los 4000 m abarca 102.5 km de distancia.

Los paisajes de la región Cofre de Perote

Los tres paisajes estudiados (Cuadro 1) se suceden en un gradiente altitudinal que va desde el nivel del mar hasta los 4250 m. (Fig. 2) y son los siguientes:

Paisaje Tropical.- Entre 0 y 1000 m de altitud. Llanura costera, lomeríos y hondonadas. Tipos de suelo: feozems, luvisoles y rendzinas (Zolá 1987). Las rocas presentan una transición desde calizas y areniscas hasta volcánicas (INEGI 1988, 1991). Clima: Aw'(i)g, cálido subhúmedo, con lluvias de verano (García 1981). La temperatura media anual en este piso altitudinal va de 22.3°C a 24.5°C y la precipitación total anual de 1500 a 2000 mm. Comunidades vegetales: manglares, vegetación halófila en las hondonadas de las dunas fijas y /o alrededor de los manglares, bosque tropical caducifolio en los lomeríos, encinares tropicales, selva mediana subcaducifolia y subperennifolia en las cañadas más húmedas (Castillo-Campos 1985, 1991, Acosta 1986, Robles 1986, Cházaro-Basáñez 1992). Usos del suelo: agricultura de riego, caña, mango y ganadería extensiva (Cisneros *et al.* 1993).

Paisaje de transición.- Entre 1000 - 2000 m de altitud. Conjunto de lomeríos con mesetas, sierras y cañadas. Suelos: andosoles, litosoles y feozems (INEGI 1988, 1991). Tipos de roca: cenizas volcánicas, basalto, escoria, lapilli y andesita (Zolá 1987). Clima: frontera de dos climas: C (fm)w"b(i)g, templado húmedo con lluvias todo el año y (A)C (fm) w"a(i)g, semicálido húmedo (Soto y Angulo 1990, Angulo 1991). La temperatura media anual va de 12.26°C hasta 22.3°C, y la precipitación total anual de 1200 a 2500 mm. Comunidades vegetales: encinar de mediana altitud, bosque mesófilo de montaña, bosque de encino, bosque de pino-encino (Castillo-Campos 1991, Zamora 1992, Narave 1985). Usos del suelo: maíz, ganadería lechera, pero sobre todo plantaciones de café (Cisneros *et al.* 1993).

Paisaje de montaña.- A más de 2000 m de altitud. Suelos: andosoles (De Luna 1983). Las clases de roca más importantes son cenizas volcánicas, basalto y andesitas. Climas: C (fm) templado húmedo con lluvias todo el año, C (m) templado húmedo con lluvias en verano, Cw₂ templado subhúmedo con lluvias en verano, Cw₁" templado subhúmedo seco y semifrío (Soto y Angulo 1990). La temperatura media anual va desde 11.04°C hasta

12.85°C, y la precipitación total anual de 800 hasta 1500 mm Comunidades vegetales: bosques de pino, bosques de pino e ilite (*Pinus patula-Alnus jorullensis*), bosques de oyamel y pastizales de altura (Narave 1985). Usos del suelo: agricultura de temporal (maíz, trigo, papa, avena), huertos de manzanas, ciruelas, peras y principalmente ganadería lechera (Narave 1985, Cisneros *et al.* 1993).

Una parte de los paisajes arriba mencionados está cubierta por una amplia zona de “malpaís” o pedregal (Fig. 3) formado por numerosas coladas basálticas procedentes de pequeños volcanes (como El Volcancillo, Xocotepec y La Joya), situados a los costados y a lo largo del escurrimiento mencionado (Geissert 1994) En este trabajo se realizaron muestreos en sitios ubicados en: a) El derrame La Joya-Acajete, cuya emisión de lava ocurrió hace menos de 36,000 años y que está cubierto por una capa de cenizas continua y de espesor variable; b) una colada cubierta de manera discontinua por cenizas de espesor variable, que se inicia cerca de La Joya y que se extiende hacia Rafael Lucio, El Duraznal, Teapan y Jilotepec, cuya edad fluctúa entre 5,000 y 10,000 años. c) El “malpaís” que se inicia en el Volcancillo y termina cerca de Actopan, a más de 50 km de su sitio de emisión. Su edad es de menos de 5,000 años (Geissert 1994, Ortega 1981, Negendank *et al.* 1985).

Ocupación humana y transformaciones en el entorno natural de los paisajes de la región Cofre de Perote.

La región Cofre de Perote es una zona donde la perturbación de la vegetación natural es muy antigua. Desde antes de la conquista española ya presentaba densidades altas de población indígena que entre otras actividades agrícolas practicaba el sistema de roza, tumba y quema. Actividades a las que se une a partir del siglo XVI la cría de ganados ovino (hoy prácticamente abandonada) y vacuno (Barrera-Bassols y Rodríguez 1993) y, más tarde, la siembra de caña de azúcar (Prieto 1968, Rodríguez 1970, Ponce y Núñez 1992). Los españoles introdujeron los cítricos, algunos cereales como el trigo y la cebada; el café, el plátano y la caña de azúcar; cultivos que hasta la actualidad continúan siendo importantes. La transformación del bosque en cafetales y en praderas para ganado (vacuno, ovino y caprino) se inicia a finales del siglo XVIII alcanzando mayor importancia a partir de 1800 (González de Cossío 1957, Pasquel 1959, Schiede 1968, García 1986). Sin

embargo es hasta el siglo XX que los cambios más drásticos procedentes de la ganaderización, la agricultura moderna y de la industria forestal se ven reflejados en los paisajes de la región. A pesar de lo anterior estos paisajes no se han homogeneizado, sino que se han convertido en mosaicos complejos constituidos por fragmentos de comunidades naturales con distintos grados de perturbación, potreros, cultivos y plantaciones. A continuación se describen algunos de los eventos históricos relacionados con esta transformación de los paisajes de la región.

Cuadro 1. Características generales de los paisajes de la región Cofre de Perote

| Paisaje | Tropical | Transición | Montaña |
|---|---|---|---|
| Altitud (m) | 0-1000 | 1000-2000 | > 2000 |
| suelos | feozems, luvisoles, rendzinas | andosoles, litosoles, feozems | Andosoles |
| clima | Aw(i)g | C (fm)w"b(i)g, (A)C (fm) w"a(i)g | C (fm), C (m), Cw ₂ , Cw ₁ " |
| comunidades vegetales | bosque tropical caducifolio, encinares tropicales | encinar de mediana altitud, bosque mesófilo de montaña, bosque de encino, bosque de pino-encino | bosque de pino, bosque de oyamel y pastizal de altura |
| usos de suelo | ganadería extensiva, agricultura de riego, caña, frutales | plantaciones de café, ganadería lechera, maíz | ganadería lechera, agricultura de temporal, frutales |
| afinidades biogeográficas de las especies | neotropicales | neárticas, neotropicales, elementos evolucionados in situ | neárticas |

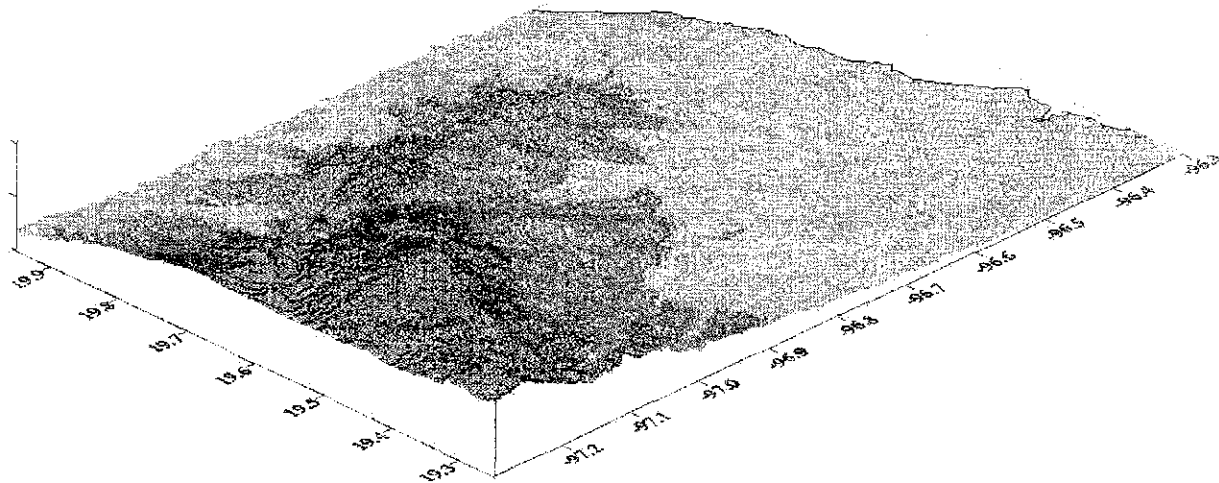


Fig. 2. Representación gráfica de los paisajes en la Región Cofre de Perote. El sombreado más claro representa al paisaje tropical, el sombreado medio corresponde al paisaje de transición y el oscuro al paisaje de montaña.

Paisaje tropical

Las zonas tropicales y subtropicales que forman el paisaje tropical de la región del Cofre de Perote han sido ocupadas desde el siglo XII en distintas épocas, por poblaciones indígenas: totonacas, teochichimecas y mexicas, quienes practicaban la agricultura milpera para autoconsumo y pago de tributos (Sánchez *et al.* 1977, Pasquel 1978).

A partir de la llegada de Cortés comienza la “experiencia” ganadera en las planicies de la región central de Veracruz. En la época colonial se otorgan a los españoles y sus descendientes, mercedes de tierra para la cría de ganado mayor en sitios como Plan de las Hayas, Ídolos, Zempoala, Chicuasen, Actopan, La Esperanza y Nueva Vaquería. Estos ganaderos dedican principalmente sus producciones a la venta de pieles y el puerto de Veracruz se convierte durante 200 años en un puente comercial pecuario entre el Nuevo y el Viejo Mundo (Barrera-Bassols *et al.* 1993). También se conceden en menor número de

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

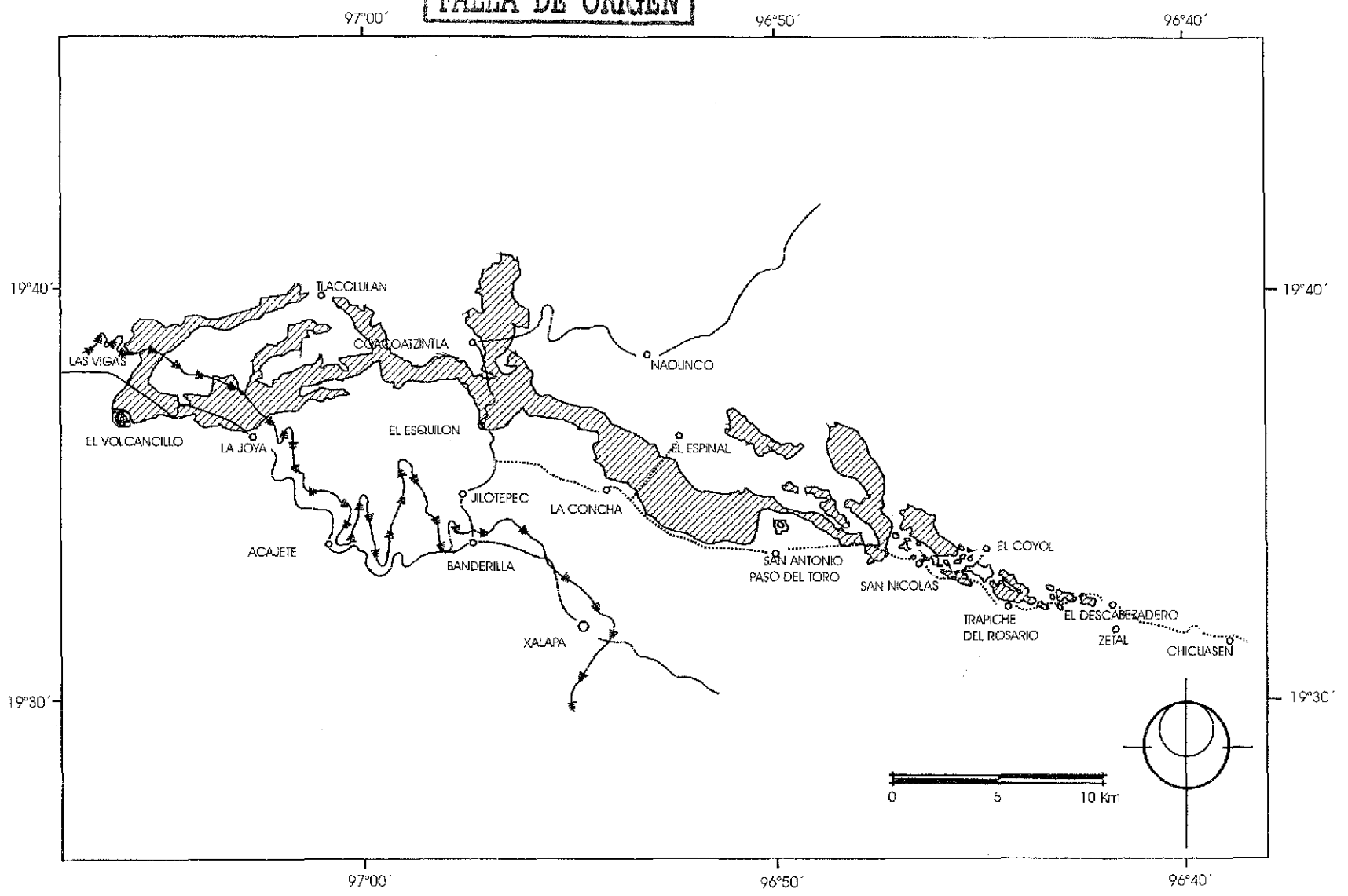


Fig. 3. Representación gráfica de la forma y el trayecto del "malpaís" en la región Cofre de Perote. Tomado de Ortega 1981

mercedes para cría de ganado menor (cabras, ovejas y carneros), como las otorgadas en Jalcomulco y Paso de Ovejas (Sánchez *et al.* 1977, Martínez-Rodríguez 1993).

El reparto de grandes extensiones de tierra en las planicies tropicales permite que algunos colonizadores renten sus potreros a ganaderos de otros estados como Puebla, México y Tlaxcala, quienes utilizan a la población local (poseedora de escasa tierra) como fuerza de trabajo (Martínez-Rodríguez 1993). Estos grandes propietarios prefieren las localidades semicálidas o templadas para establecerse, porque además de tener un clima menos extremo, eran menos insalubres que las cercanas a la costa. En las zonas cálido-húmedas hubo epidemias frecuentes, conocidas como cocolixtli: viruela en 1521, peste de 1545 a 1576. También eran comunes la fiebre amarilla y el paludismo endémico (Ramírez-Lavoignet 1959, Martínez-Rodríguez 1993).

A lo largo del siglo XIX se desarrolla en el paisaje tropical, una importante ganadería latifundista. Se distribuyen por todo el paisaje numerosas haciendas como La Concepción, el Esquilón y Tuzamapan. En esta última se lleva a cabo la cría de ganado para las corridas en México y Puebla (Ponce y Núñez 1992). A finales de ese siglo se establecen ingenios cañeros, como el de la Congregación de San Marcos, donde también hay pequeñas fábricas de panela y alcohol (Sánchez-Altamirano 1948).

En 1874 se construye el tramo de ferrocarril de Veracruz a Puente Nacional-Rinconada-Xalapa y en 1898 el tramo a Teocelo (Pasquel 1978), cuyas obras tienen un gran impacto en la transformación de los paisajes de la región. En 1925 la Central de Maquinaria Agrícola en Cardel introduce el uso del tractor y se inicia la agricultura moderna. En 1938 se inaugura la carretera Xalapa-Veracruz (Pasquel 1979).

Entre 1926 y 1928 se presentan dos grandes ciclones que causan graves daños en el paisaje. Hay inundaciones y grandes pérdidas materiales y humanas en numerosos poblados como Veracruz, Nautla y Poza Rica. La temperatura sufre un descenso considerable (Pasquel 1979).

Durante los primeros años del siglo XX la producción de caña de azúcar decae, reapareciendo a principios de los años cincuenta junto con otros cultivos y compitiendo con la ganadería lechera de tipo rancharo (Barrera-Bassols *et al.* 1993).

A pesar de que la ganadería en el estado de Veracruz data de muchos años, la expansión de los potreros en las planicies del Golfo de México se ha presentado

principalmente desde fines de los años sesenta, alcanzando en 1993 una extensión de 4 5 millones de hectáreas, casi un 50% de la superficie del estado (Barrera-Bassols y Rodríguez 1993, Fernández-Ortiz *et al* 1993).

Paisaje de transición

Xalapa y sus alrededores han sido habitados desde tiempos muy antiguos (siglo V a. c.) por diversos grupos indígenas (toltecas, tochiichimecas, totonacas y aztecas) (González de Cossío 1957). Entre los señoríos totonacos más antiguos se encuentran Altotonga y Tlacolulan, fundado en el año 965 (Ramírez-Lavoignet, 1959). Durante el periodo totonaca se envía desde Xalapa la resina producida por el xochiocóztotl (*Liquidambar styraciflua var. macrophylla*) como tributo a Moctezuma (Ramírez-Lavoignet, 1959). Este árbol, sagrado para los aztecas, se utilizaba en los sahumerios durante numerosas ceremonias rituales (Martínez-González 1991).

Los aztecas sembraban maíz (*Zea mays*), frijol (*Phaseolus vulgaris*), calabaza (*Cucurbita pepo*) y chile (*Capsicum annum*), principalmente para autoconsumo. Además de las tierras de cultivo mantenían algunas áreas como reservas, de donde obtenían madera y leña. Cultivaban aquellos terrenos inmediatos a los caseríos y después de algún tiempo los dejaban descansar para que en forma natural se regeneraran, iniciando el desmonte en otros lugares (Ramírez-Lavoignet 1959).

En las inmediaciones de Xalapa existen, desde antes de la conquista: aguacate (*Persea americana*), guayaba (*Psidium guajava*), jinicuil (*Inga jinicuil*), zapote blanco (*Diospyros verae-crucis*), capulín (*Prunus serotina*) y uvas silvestres (*Vitis tiliaefolia*) (Bermúdez-Gorrochotegui 1977). Con la llegada de los españoles se introducen los cítricos (*Citrus spp.*), duraznos (*Prunus persica*), trigo (*Triticum saetivum*), caña de azúcar (*Saccharum officinarum*), café (*Coffea arabica*) y plátano (*Musa paradisiaca*), entre otros.

El paisaje de transición se convierte para los viajeros que bajaban al mar o subían al Altiplano, en un punto de paso. Se fundan numerosos pueblos entre ellos Naolinco, Banderilla, Jilotepec, San Miguel El Soldado, Teapan, La Joya y Acajete que comenzaron por ser ventas o parajes para descansar en el camino a Veracruz (Rodríguez 1970, Sánchez *et al* 1977). En el siglo XVII se cultiva el tabaco (*Nicotiana tabacum*) y dominan los ingenios azucareros. Se crían mulas y bestias para transporte.

A principios del siglo XVIII se encuentran en el paisaje de transición altas densidades de árboles entre los que se puede mencionar al liquidámbar (*Liquidambar styraciflua* var *macrophylla*), olmo (*Ulmus mexicanus*), encino (*Quercus spp.*), aile (*Alnus acuminata*), marangola (*Clethra mexicana*), pipinque (*Carpinus caroliniana*, *Ostrya virginiana*), cachichín (*Oecopetalum mexicanum*), axocopa (*Gaultheria spp.*), raiján (*Eugenia spp.*), fresno (*Fraxinus undet*), izote (*Yucca elephantipes*), pino (*Pinus spp.*), aguacate (*Persea americana*), capulín (*Prunus serotina*), anona (*Annona cherimola*) e higuera (*Ficus spp.*). Como parte de la fauna se observan auras (*Cathartes aura*), armadillos (*Dasyurus novemcinctus*), tlacuaches (*Didelphys marsupialis*), venados o tezamates (*Odocoileus virginianus*), pumas (*Felis concolor*), zorras grises (*Urocyon cinereoargenteus*), conejos (*Sylvilagus floridanus*), tigrillos (*Felis wiedii*), onzas (*Felis yagouaroundi*), coralillos (*Micrurus elegans*) y falsos coralillos (*Lampropeltis triangulum*) (Rodríguez 1970).

De 1723 a 1788 se celebran en Xalapa ferias comerciales (Prieto 1968), lo que provoca un aumento en la población y en la demanda de servicios (Palma 1982). Se construyen más viviendas, bodegas y almacenes para los productos que llegan. La arriería se convierte en una actividad importante, se consigue lana barata y hay numerosos artesanos que se dedican a la carpintería y a la elaboración de muebles (Prieto 1968). También existen algunas industrias, principalmente la textil. Los cereales y el frijol continúan sembrándose en las partes planas.

La transformación del bosque en cafetales y en praderas para ganado (vacuno, ovino y caprino) se inicia a finales del siglo XVIII, alcanzando mayor importancia a partir de 1800 (González de Cossío 1957, Pasquel 1959, Schiede 1968, García 1986). Con el establecimiento de congregaciones para cvangelización, grandes extensiones se consideran como terrenos baldíos y en ellas se empiezan a dar mercedes de tierra a los españoles y a sus descendientes para cría de ganado menor (caprino, caballar y asnar) en las cercanías de Espaldilla, Yecuatla, San Andrés Tlalnehuayocan, Naolinco, Tlacolulan, Chapultepec, Coatepec, Almolonga, Chiltoyac y Jilotepec (Ramírez-Lavoignet 1959, Martínez-Rodríguez 1993).

A principios del siglo XIX se construye un fuerte en el Cerro del Macuiltépetl (Pasquel 1978). Hay numerosas haciendas cañeras, entre ellas: Pacho, Lucas Martín, Paso

del Toro, El Castillo, Las Animas, El Encero, La Orduña, Almolonga, Mahuistlán, Zimpizahua, La Concepción, Paso de San Juan y Tenampa; así como ranchos pequeños donde se siembra caña y se fabrica panela (Prieto 1968). En la hacienda de Pacho existe un extenso bosque de liquidámbar, encinos, bejucos y enredaderas; así como jardines con naranjos, "chirimoyos" (*Annona cherimola*) y flores: dalias (*Dhalia spp.*), adelfas (*Nerium oleander*), jazmines (*Lonicera japonica*), tulipanes (*Hibiscus spp.*), gardenias (*Gardenia jasminoides*), camelias (*Camellia japonica*), rosas (*Rosa spp.*) y clavellinas (*Dianthus plumarius*). Al pie de la sierra, en las cercanías de Xalapa se siembra café y tabaco (*Nicotiana tabacum*) en cuadros simétricos cerrados por izotes (*Yuca elephantipes*) e higuierillas (*Ricinus communis*).

A finales del siglo XIX en el paisaje de transición se vende chorizo, longaniza, mantequilla y se siembra tabaco. Hay varias industrias menores: curtidurías, fábricas de buenos puros, cigarros, cerillos, jabón, velas, cerveza y muebles (Prieto 1968). En 1885 baja tremendamente el precio del café y hay muy buenos precios en la naranja, lo que fomenta su cultivo. En 1906 ya se exporta la naranja a los Estados Unidos (García 1986).

El café vuelve a tener auge entre 1930 y 1940 y se derrumban árboles de naranjo, limón, plátano y jinicuil para sembrarlo (Sánchez Altamirano 1948). Poblados como Coatepec, Teocelo, Cosautlán y Xico se convierten desde entonces en productores de café.

En 1915 un intenso huracán descarga una tromba marina sobre el cerro El Estropajo, en San Andrés Tlalnehuayocan, cuyas aguas descienden desbordando el Río de Los Carneros e inundando toda la zona del ferrocarril interoceánico. Las abundantes lluvias en la cordillera causaron aludes de agua sobre la presa de San Salvador Acajete, rompiendo la cortina y desbordándose hasta que la corriente alcanzó Xalapa y las estribaciones de la serranía. En 1926 un fuerte ciclón causa graves daños en Veracruz y en Xalapa y sus alrededores. Como resultado, se presenta una epidemia de paludismo que llega hasta Acajete. En 1929 hay un ciclón sobre Nautla que provoca descensos considerables en la temperatura e inundaciones en Xalapa y sus alrededores (Pasquel 1979).

A mediados del siglo XX al pie de las sierras se continúa cultivando el café, el plátano y el tabaco y en las lomas empinadas y en las grandes hondonadas pasta el ganado, principalmente caprino (Prieto 1968).

Paisaje de montaña

El paisaje de montaña de la región Cofre de Perote es una zona donde también se tienen registros antiguos de ocupación humana y por lo tanto de perturbación en los ambientes naturales. Se sabe de la presencia de pueblos prehispánicos con actividades agrícolas y de la utilización de los recursos regionales como el ixtle (*Agave spp.*), el zacatón (*Muhlenbergia macroura*) y madera de pino (*Pinus spp.*) desde el siglo IX (Ramírez 1971).

El mayor auge de los poblados cercanos a Perote fue en los períodos contemporáneos a Teotihuacan III y IV. Al parecer esa zona fue habitada por toltecas. De 900 a 1200 fue nahua, pero en 1175 los teochichimecas se establecieron en el reino de Acoltzingo, que incluía Napatecutli. En un período posterior, de 1480 a 1519, hay abundantes toponimias aztecas (Ramírez Lavoignet 1973)

En la región del Cofre de Perote hay nueve especies de pino (*Pinus patula*, *P. teocote*, *P. montezumae*, *P. hartwegii*, *P. pseudostrobus* var. *apulcensis*, *P. ayacahuite*, *P. nubicula*, *P. leiophylla*, *P. chiapanensis*), varias especies de oyameles (*Abies hickelli*, *A. religiosa*), cipreses (*Cupressus benthami*) y encinos (*Quercus laurina*, *Q. candicans*, *Q. crassifolia*, *Q. peduncularis*, *Q. polymorpha*, *Q. sartorii*) (Narave, 1985, Durán 1992). El 60% del área Perote-Libres estuvo cubierta por árboles y en un 40% por pastizales naturales. Los pinares descendían hasta los límites de la llanura y continuaban cruzando el norte del llano de Perote hasta la serranía de Altotonga. La llanura estaba cubierta por pastizales con pinos (*Pinus spp.*), sabinos (*Juniperus monticola*), yucas (*Yucca spp.*), pinos piñoneros (*Pinus cembroides*) y magueyes (*Agave spp.*) que se hallaban sobre arena pomosa, producto de las erupciones volcánicas. Había tejones (*Nasua narica*), jabalíes (*Tayassu tajacu*), venados (*Odocoileus virginianus*) y pumas (*Felis concolor*) (Ramírez-Lavoignet 1973).

En el siglo XVII se señala que en algunas partes de la llanura pacían manadas de berrendos (*Antilocapra americana*) (Gerez 1983). Se habla de la presencia de numerosos venados en la región alta de los pinares en el Cantón de Jalacingo en el Cofre de Perote. La cacería del puma era la actividad predilecta de los españoles, porque éste mataba al ganado. Desde la época prehispánica su piel figuraba como tributo (Sánchez Altamirano 1948). Los jabalíes por otra parte, eran una plaga para los criadores de cerdos. También había, como hasta hoy, zorras y mapaches (*Procyon lotor*) (Bermúdez-Gorrochotegui 1977).

En cuanto a las actividades económicas, en el siglo XVI se introduce el trigo, la cebada (*Hordeum vulgare*), el haba (*Vicia faba*) y la papa (*Solanum tuberosum*), que hasta hoy siguen siendo los cultivos dominantes. La ganadería de ovinos y caprinos se lleva a cabo en las partes montañosas y en los contrafuertes, y el ganado lanar y lechero se cría en las zonas de pasto. Se venden tejidos de lana, así como maderas labradas, ocote, hortalizas, y hongos silvestres. Se consumen muchas frutas recién introducidas como manzana (*Malus communis*), durazno (*Prunus persica*), pera (*Pyrus communis*), ciruela (*Prunus domestica*) y una especie nativa, el tejocote (*Crataegus mexicana*) (Sánchez-Altamirano 1948, Rodríguez 1970). En la actualidad todas las actividades descritas se mantienen.

A partir de la conquista, Perote funciona como hospedaje para viajeros, se fundan numerosos pueblos entre ellos Las Vigas y Cruz Blanca que comienzan por ser ventas o parajes para descansar en el camino a Veracruz (Rodríguez 1970, Sánchez *et al.* 1977). En el siglo XVIII florecen las haciendas, en las que se practica la agricultura y la ganadería de ovicaprinos. En 1746 hay haciendas de labor y ranchos donde se siembra maíz, trigo, cebada, frijol, calabaza, papa, camote (*Ipomoea batatas*), haba y magueyes. Los pastos son abundantes, habiendo muchas partidas de ganado mayor y menor. Se labran vigas de sabino y pino (Ramírez-Lavoignet 1973). En 1767 se construye la fortaleza de San Carlos, destinada a guardar los tesoros enviados a España y a almacenar armas, parque y víveres (Pasquel 1978). A principios del siglo XIX se explota el oro y el cobre en las minas de Zomelahuacan, donde se establece un poblado.

En el siglo XIX las actividades dominantes siguen siendo la agricultura y la ganadería, y se comienza a desarrollar la industria forestal. La madera de pino se vende únicamente en Xalapa, donde se utiliza por los artesanos de los alrededores para la fabricación de muebles (Prieto 1968, Gerez 1983). A finales del siglo comienza a aumentar la población de lugares como Las Vigas, cuyos habitantes eran industriales, comerciantes y agricultores. Se cría ganado y se confeccionan frazadas y telas. Se observan grandes campos con tréboles silvestres (*Trifolium repens*), grama (*Paspalum notatum*) y retoños de algunos árboles, que eran el alimento principal del ganado cabrío. Hay poco terreno laborable, porque el suelo es arcilloso y tiene una capa vegetal muy delgada. Se produce entonces una cosecha anual de maíz de temporal y una bianual de cebada. Se siembra arvejo (*Pisum arvense*), haba, frijol mateado, y se da muy bien la papa (Pasquel 1978).

Al comienzo del siglo XX existen numerosas cabezas de ganado ovicaprino de razas finas. Se construye el camino Perote-Xalapa, se comercia abundantemente y se venden embutidos y ultramarinos europeos, como hasta hoy (Ramírez-Lavoignet 1973). En 1925 se descubren cerca de Las Vigas, yacimientos de hierro y cobre (Pasquel 1979).

En este paisaje de la región Cofre de Perote, a diferencia de otras regiones ganaderas veracruzanas, los campesinos se han especializado en la producción de leche bajo unidades productivas pequeñas y medianas. Por esta razón no se generaron cambios tan drásticos en el uso del suelo, como en el norte y el sur del estado, manteniéndose la ganadería bajo fuerte competencia con las actividades agrícolas

III. ¿CÓMO CAPTURAR EL MAYOR NÚMERO DE ESPECIES? UNA METODOLOGÍA PARA ESCARABAJOS COPRONECRÓFAGOS

Resumen

Se presentan una serie de pasos para refinar los métodos de muestreo y de captura para un estudio de las diversidades alfa, beta y gamma de escarabajos copronecrófagos (Scarabaeinae, Geotrupinae y Silphidae). Las etapas incluidas son las siguientes: colectas prospectivas, estudios piloto de efectividad de captura, calibración de los períodos de muestreo y uso de Unidades de Captura para la planeación del trabajo de campo. Las experiencias adquiridas se aplicaron en un periodo de capturas mejoradas y se utilizaron para elaborar una lista de sugerencias metodológicas básicas dirigidas a estudiantes y profesionistas interesados en el uso de escarabajos copronecrófagos como grupos indicadores en estudios de biodiversidad.

Palabras clave: *biodiversidad, colectas directas, eficiencia de captura, escarabajos copronecrófagos, muestreo, trampas.*

Introducción

En estudios de diversidad de especies es necesario estructurar los muestreos de manera que se tenga la seguridad de que se están atrapando la mayor cantidad posible de acuerdo con la región que se desea estudiar, los recursos disponibles y los métodos de captura más eficientes. Los cambios en la eficiencia de muestreo pueden deberse a: cambios en las comunidades (tala, construcción de un camino), variación en las condiciones climáticas, cambios en la composición de especies y en la distribución vertical de las especies o debidas a la influencia del la actividad diaria o del ciclo de vida de las especies.

Cuando se usan métodos relativos de captura, como el trampeo, se está estimando la proporción de aquellos miembros de la población que son vulnerables a las trampas utilizadas bajo las condiciones ambientales prevalecientes, el nivel de eficiencia en el trampeo, o el poder de atracción del cebo (si las trampas contienen alguno). La eficiencia de los cebos varía por muchas causas, la edad y porcentaje de fermentación, el grado de descomposición y de exposición, el hábitat donde sea colocado. La eficiencia de una trampa depende de su diseño, de la forma de colocación y de las condiciones que la rodeen (Southwood y Patterson 2000). La eficiencia de un método de búsqueda depende de la experiencia del observador, de su conocimiento del grupo en cuestión y de la región donde se realizará la búsqueda.

En este trabajo se trató de refinar una metodología de muestreo para realizar un estudio de las diversidades alfa, beta y gamma de escarabajos copronecrófagos en tres paisajes antropizados de la región central de Veracruz. Tal como se describió en el capítulo anterior, los paisajes elegidos para nuestros estudios están ubicados en un área heterogénea con una larga historia de manejo y están formados por complejos mosaicos de parches de vegetación primaria, comunidades secundarias, pastizales y cultivos perennes y anuales; donde se combinan toda una serie de condiciones climáticas, topográficas, morfoedafológicas y geológicas. ¿Cómo debían ser los muestreos de escarabajos copronecrófagos para capturar el mayor número de especies posibles en estos paisajes, aprovechando eficientemente los recursos humanos y materiales? ¿Qué comunidades de cada paisaje se deberían incluir? ¿Qué métodos de captura funcionarían eficientemente en esta amplia gama de condiciones ambientales? ¿Necesitaríamos realizar colectas directas? ¿Qué diseño de trampa sería el adecuado? ¿Cuánto debían durar los muestreos?.

Este capítulo sintetiza los pasos realizados para perfeccionar la metodología de muestreo de escarabajos copronecrófagos. En la primera sección se presenta la etapa prospectiva de muestreo. En la segunda sección se describen los ensayos sobre la efectividad de diferentes diseños de trampas en comunidades representativas de la región y sus resultados, y se discute el papel que tienen las capturas manuales como complemento de los trampeos. Con los datos del número de individuos obtenidos mediante diferentes métodos de captura usados en la región, se propone el empleo de Unidades de Captura para la planeación del trabajo de campo. En la tercera parte se analiza el efecto del factor temporal sobre las capturas de escarabajos. La experiencia adquirida se aplicó en una etapa de capturas mejoradas.

Colectas prospectivas.

Entre 1989 y 1990 se realizó un período de capturas de escarabajos copronecrófagos (Scarabaeinae, Geotrupinae y Silphidae) en la región con el objetivo de analizar la distribución altitudinal del grupo indicador (Arellano 1992, Halffter *et al.* 1995). Se realizaron muestreos en 19 sitios que comprenden seis comunidades vegetales: bosque tropical caducifolio, bosque mesófilo, bosque de pino-encino, bosque de pino, cafetales y potreros adyacentes a todos los tipos de bosques. Las localidades se ubicaron cada 200 m a lo largo de un gradiente altitudinal que va de los 450 a los 2600 m de altitud. Durante estos muestreos se utilizó un diseño de trampa de caída que consistía en un recipiente de plástico, de 500 ml de capacidad, enterrado a nivel del suelo, cebado con 50 g. de excremento humano o con la misma cantidad de pescado. El cebo se colocaba sobre una capa de tierra de 250 g, en el fondo del bote. En todos los sitios estudiados se colocaron diez trampas mensuales, cinco de cada cebo. Las capturas realizadas con este tipo de trampas se completaron con colectas directas en 10 boñigas de vaca por cada sitio abierto o potrero y con la revisión de algunos cadáveres y frutos en estado de descomposición. En los sitios arbolados se colocó una trampa permanente NTP 80, cebada con calamar (Morón y Terrón 1984). Como resultado de este período de muestreo se capturaron 3878 individuos de 38 especies (Halffter *et al.* 1995)

Experimentos sobre efectividad de trampeo

En la literatura se describen diferentes diseños de trampas de caída con cebo para la captura de coleópteros coprófagos (ver síntesis en Lobo *et al.* 1988). En unos casos, el cebo queda suspendido en el interior, o por encima de un contenedor enterrado a ras del suelo, en otros es colocado sobre una rejilla metálica situada en superficie, justo encima del contenedor o en el fondo mismo del recipiente ¿Cuál de estos diseños es el más eficiente? ¿Cuáles son las características determinantes de su capacidad de captura?

De acuerdo con Lobo *et al.* (1988) la disposición relativa del cebo en la trampa y, por consiguiente su ventilación, es uno de los factores que más condiciona su capacidad de captura. Según Veiga *et al.* (1989) las trampas con cebo en superficie son las más efectivas. La influencia de factores tales como la cantidad de excremento o el diámetro de la trampa es menor (Lobo *et al.* 1988).

Existen escasos estudios donde se compare la eficiencia en el funcionamiento de diferentes diseños en una o más localidades (Lobo *et al.* 1988, Veiga *et al.* 1989, Doube y Giller 1990, Hill 1996, Sánchez-García 1995, Montes de Oca 2001) Por lo anterior en este trabajo se decidió evaluar el funcionamiento de diferentes diseños de trampas y cebos en diferentes comunidades de la región Cofre de Perote, mediante varios ensayos o pruebas piloto. Se discute también la importancia de las colectas directas como complemento del trampeo de escarabajos coproncetrófagos.

1. Comparación de la efectividad de captura de las trampas de caída cebadas en el fondo (CF) y de las trampas de caída con cebo en superficie (CS) en bosques.

Descripción de los diseños de trampa

- Trampa de caída con cebo en superficie (CS): botes de plástico de 1 litro de capacidad (13 cm long, 12 cm diámetro superior, 9 cm diámetro inferior) enterrados a nivel del suelo, cebados con 150 g de excremento fresco de vaca o con 150 g de calamar. Un plato fijado con cuatro alambres en forma de gancho cubre la trampa a manera de techo, como protección para evitar que se inunde. El estiércol se coloca en una media de nylon cerrada de ambos extremos, fijada al plato con un hilo de cáñamo y el calamar se pone en la parte posterior del plato, dentro de un frasco

vaselínico transparente, con pequeñas perforaciones para que salgan los olores. Dentro del recipiente se vacían 250 ml. de agua con ½ cucharadita de detergente.

- Trampa de caída con cebo en el fondo (CF): recipientes de plástico, de 1 litro de capacidad, enterrados a nivel del suelo, cebados con 150 g. de excremento humano. El cebo se coloca sobre una capa de tierra de 250 g, en el fondo del bote.

El experimento

Durante el verano de 1992 se probó la efectividad de las trampas de caída cebadas en el fondo y con el cebo en superficie, usando como atrayentes excremento humano y de vaca, así como la variabilidad de su funcionamiento entre días, en las siguientes comunidades: bosque tropical caducifolio, bosque mesófilo de montaña, bosque de pino-encino y bosque de pino.

En cada comunidad se dispusieron dos transectos de trampas separados 100 m. En cada transecto se colocaron diez trampas cebadas alternadamente con estiércol de vaca y con excremento humano, separadas por una distancia de 15 m. En un transecto se situaron las trampas CS y en el otro las trampas CF. El experimento se llevó a cabo durante tres días diferentes y las trampas se retiraron después de 24 h. El experimento se hizo en diferentes días debido a las distancias entre los sitios de muestreo. Se obtuvo el número de especies y de individuos en cada condición

En este experimento y en todos los que siguen, se usaron como parámetros de efectividad el número de individuos y el número de especies capturados por trampa. En los resultados estos parámetros se mencionan como promedios aritméticos y la unidad de variación que se utiliza es el error estándar.

Resultados

En el bosque tropical caducifolio no hubo diferencias significativas en el número de individuos obtenidos mediante los dos diseños de trampa, pero sí las hubo en la eficiencia de funcionamiento entre días (ANOVA, $F = 4.75$, $p = 0.013$), debido a que el segundo día se atrapó en promedio un mayor número de individuos (Tukey $q = 4.22$, $p < 0.05$). También se encontraron diferencias en el número de individuos capturados de acuerdo al cebo utilizado (ANOVA, $F = 17.72$, $p < 0.001$), sin importar la ubicación del mismo. Las trampas de

excremento humano capturaron un número mucho mayor de individuos (564) que las cebadas con estiércol (229).

En cuanto al número de especies, la efectividad de los distintos diseños de trampa (ANOVA, $F = 4.79$, $p = 0.033$) y de los tipos de cebo (ANOVA, $F = 14.39$, $p < 0.001$) fue marcadamente diferente. Se obtuvieron mejores resultados al usar un determinado tipo de diseño y cebo (ANOVA, $F = 7.927$, $p = 0.007$) ya que las trampas CF cebadas con excremento humano capturaron aproximadamente el doble de especies (0.603 especies/trampa) que las CS (0.349 especies/trampa).

Para el bosque mesófilo se encontraron diferencias marcadamente significativas en el número de individuos colectados con los distintos modelos de trampas (ANOVA, $F = 49.72$, $p < 0.001$) ya que con las trampas CS se capturaron 176 individuos y en las CF sólo 40. La interacción trampas x cebos también fue significativa (ANOVA, $F = 6.19$, $p = 0.016$), porque con las trampas CS cebadas con excremento humano se capturaron 107 individuos y cebadas con excremento de vaca se colectaron 69.

En cuanto al número de especies, para el bosque mesófilo sólo se encontraron diferencias significativas entre diseños de trampas (ANOVA, $F = 39.11$, $p < 0.001$), ya que las trampas CS atraparon, en promedio, casi tres veces más especies que las CF (0.76 ± 0.14).

En el bosque de pino-encino, hubo diferencias significativas en el número de individuos capturados según el diseño de trampa (ANOVA, $F = 37.02$, $p < 0.001$) y de acuerdo al tipo de cebo (ANOVA, $F = 5.29$, $p = 0.026$). Las trampas CS fueron más eficientes que las CF porque mediante su uso se atraparon casi ocho veces más individuos (143) que con las CF (20). Con el excremento de vaca se obtuvieron casi el doble de ejemplares (91) que con el excremento humano (52).

También para el bosque de pino el diseño de la trampa (ANOVA, $F = 58.36$, $p < 0.001$) y el tipo de cebo (ANOVA, $F = 6.16$, $p < 0.017$) fueron importantes, porque con las trampas CS se capturaron 143 individuos y con la CF sólo 23 y usando excremento de vaca se atrapó 30% más individuos que con el excremento humano. Se encontraron además notables diferencias en el número de especies capturadas de acuerdo al diseño de trampa (ANOVA, $F = 44.26$, $p < 0.001$), pues con la trampa CS se atraparon cuatro veces más especies que con la CF.

2. Variación diaria en el funcionamiento de las trampas CS usando como cebos calamar y excremento de vaca.

Descripción del experimento

Para determinar la variación en el funcionamiento diario de las trampas de caída con el cebo en superficie (CS), descritas en el experimento anterior, así como la efectividad de captura de acuerdo con el tipo de cebo usado, se dispuso un transecto de diez trampas separadas 15 m, cebadas alternadamente con excremento de vaca y con calamar, en tres comunidades vegetales (bosque tropical caducifolio, bosque mesófilo, bosque de pino) y sus potreros adyacentes, así como en un cafetal con sombra poliespecífica. El experimento se llevó a cabo durante tres diferentes días y las trampas se retiraron después de 24 h. Se obtuvo el número de especies y de individuos en cada condición.

Resultados

En ninguna de las comunidades se encontró diferencia en el funcionamiento diario de las trampas CS, excepto en el potrero adyacente al bosque mesófilo, donde el número de individuos fue significativamente diferente entre días (ANOVA, $F = 4.11$, $p = 0.029$). Estas diferencias se deben a que con las colectas realizadas el primer día (Tukey, $q = 3.667$, $p < 0.05$) se capturaron, en promedio, muy pocos individuos (1.6 ± 0.6).

En el bosque tropical caducifolio, en el cafetal con sombra poliespecífica y en el potrero adyacente al bosque de pino, el funcionamiento de las trampas CS fue semejante usando los dos diferentes tipos de cebos. No así en el bosque mesófilo, en el bosque de pino y en los potreros adyacentes al bosque tropical caducifolio y al bosque mesófilo, donde el tipo de cebo fue un factor importante en la eficiencia de las trampas.

En el bosque mesófilo se encontraron diferencias en el número de individuos (ANOVA, $F = 5.037$, $p = 0.034$) y en el número de especies (ANOVA, $F = 7.14$, $p = 0.01$), usando distintos cebos. El calamar atrajo, en promedio, el doble de individuos (4.133 ± 0.86) que el estiércol (1.87 ± 0.76) y el estiércol el doble de especies (1.89 ± 0.15) que el calamar (0.87 ± 0.43).

En el bosque de pino hubo diferencias importantes en el número de individuos (ANOVA, $F = 16.397$, $p < 0.001$) y especies (ANOVA, $F = 10.04$, $p = 0.004$), según el cebo, pero a diferencia de lo que sucedió en el bosque mesófilo, el excremento de vaca

funcionó mucho mejor que el calamar ya que se atrajo en promedio 6.27 ± 0.79 individuos por trampa y el calamar sólo a 1.7 ± 0.02 individuos por trampa. Lo mismo sucedió con respecto al número de especies porque mediante las trampas de calamar se capturaron sólo 0.7 ± 0.23 especies por trampa.

En el potrero adyacente al bosque tropical caducifolio también hubo diferencias significativas en el número de individuos (ANOVA, $F = 16.58$, $p < 0.001$) y de especies (ANOVA, $F = 10.71$, $p = 0.003$) de acuerdo al cebo utilizado. El estiércol fue el más efectivo y atrajo en promedio a 5.8 ± 0.74 individuos por trampa. En cuanto al número de especies, el cebo que mejor funcionó también fue el estiércol.

En el potrero adyacente a bosque mesófilo la trampa CS funcionó significativamente mejor de acuerdo al tipo de cebo, tanto en número de individuos (ANOVA, $F = 16.33$, $p < 0.001$) como en especies (ANOVA, $F = 8.89$, $p = 0.006$). El estiércol atrajo un mayor número de individuos (4.4 ± 0.65) y de especies (1.73 ± 0.83) que el calamar (1.6 ± 0.95 individuos, 0.87 ± 0.44 especies).

3. Comparación de la efectividad de captura con tres diferentes diseños de trampas de caída en potreros tropicales y templados.

Descripción de los diseños de trampa

Se utilizaron tres diferentes diseños de trampas que diferían en la disposición relativa del cebo en la trampa: en superficie, en la parte media de la trampa y con el cebo en el fondo. En todos los diseños un plato fijado con cuatro alambres en forma de gancho cubría la trampa a manera de techo, como protección para evitar las inundaciones. Cada trampa consistió en un bote de plástico de 1 litro de capacidad (13 cm long, 12 cm diámetro superior, 9 cm diámetro inferior), enterrado a nivel del suelo, cebados con 150 g. de excremento fresco de vaca. El estiércol se colocaba en una media de nylon cerrada de ambos extremos, fijada al plato con un hilo de cáñamo. Dentro del recipiente se vaciaban 300 ml. de agua con $\frac{1}{2}$ cucharadita de detergente. En el diseño CS la media quedaba pegada al plato y éste se colocaba de tal manera que el cebo quedara al nivel de la superficie del suelo. En el diseño CM el estiércol se dejaba colgar un poco, hasta quedar ubicado en la parte media de la trampa. En el diseño CF (Sánchez-García 1995), el fondo del bote se

eliminó, colocándose en su lugar tela de alambre ajustada al diámetro inferior del bote. Sobre esta tela de alambre interna se dispuso el excremento de vaca envuelto en la media. En este diseño, la captura y conservación de la fauna caída se realiza en un segundo recipiente semicircular que ajusta al primer recipiente y que contiene el agua con detergente.

El experimento

En la temporada de lluvias de 1996 se comparó el funcionamiento de tres diferentes tipos de trampas de caída cebadas con estiércol: con cebo en superficie (CS), con cebo en medio (CM) y con cebo en el fondo (CF) en potreros ubicados en el paisaje tropical y en el paisaje de montaña en sitios ubicados a 60 m y a 2490 m de altitud. En cada paisaje, se trabajaron dos potreros fisonómicamente homogéneos, con una superficie de 1 ha cada uno y separados por una distancia de aproximadamente 800 m. Durante el periodo de estudio se encontraban en descanso. La razón para elegir estos pastizales fue el verificar que no existiera competencia en la atracción de los escarabajos entre las boñigas depositadas naturalmente en campo y nuestras trampas. Se seleccionaron los terrenos y se dividió cada uno, utilizando estacas de madera, en 20 cuadros de 500 m². Antes de la colocación de las trampas se realizó un chapeo para eliminar pastos y raíces. Posteriormente se prepararon cuatro trampas CS, cuatro trampas CM, cuatro trampas CF, cuatro trampas sin cebo (PF) y cuatro boñigas patrón (BP) de 1 kg. Después se realizó un sorteo y se colocaron al azar en el centro de cada cuadro. Las trampas permanecieron en campo 24 h. Se obtuvo el número de individuos y especies en cada condición.

Resultados

Se encontraron diferencias significativas en el número de individuos capturados mediante los diferentes diseños de trampas (ANOVA $F = 11.67$, $p < 0.001$). Aparentemente parece ser que es más importante la ubicación de cebo en la trampa que el paisaje y que el potrero donde se coloquen. El diseño que mejor funcionó fue el CS (40 ± 1 individuos por trampa).

La única interacción significativa fue la de paisaje x trampa, lo que quiere decir que el efecto del paisaje depende del tipo de trampa (ANOVA $F = 2.88$, $p = 0.03$). En las

trampas CS del paisaje tropical se atraparon aproximadamente el doble de individuos (53.75 ± 1.4 en promedio) que en las del paisaje de montaña (27.13 ± 0.45 individuos en promedio).

El número de especies capturadas fue significativamente distinto entre paisajes (ANOVA, $F = 8.58$, $p = 0.005$) y entre trampas (ANOVA, $F = 19.51$, $p = 0.028$). En el paisaje tropical se atrapó un número mucho mayor de especies (9) que en el de montaña (5).

La interacción paisaje x trampa también fue significativa (ANOVA, $F = 3.14$, $p = 0.021$). En las trampas CS y CM del paisaje tropical se capturó un mayor número de especies (3.25-4 especies) que en otros diseños de trampas.

Los resultados de las pruebas de Tukey se presentan en los Cuadros 1 y 2.

Cuadro 1. Comparación de efectividad entre diseños de trampas usando pruebas de Tukey. Se abrevian los nombres de los diseños de trampas: CS = trampa con cebo en superficie, CM = trampa con cebo medio, CF = trampa con cebo en el fondo. Se tomaron como controles las boñigas patrón (BP) y las trampas de caída sin cebo (PF).

| Comparaciones por factor: trampa Parámetro analizado: número de individuos. | | | | |
|---|----------------|---|-------|--------|
| Comparación | Dif. de medias | P | q | P<0.05 |
| CS vs. PF | 40.375 | 5 | 9.099 | Sí |
| CS vs. CF | 27.750 | 5 | 6.254 | Sí |
| CS vs. BP | 19.875 | 5 | 4.479 | Sí |
| CS vs. CM | 13.375 | 5 | 3.014 | No |
| CM vs. PF | 27.000 | 5 | 6.085 | Sí |
| CM vs. BP | 14.375 | 5 | 3.240 | No |
| CM vs. CF | 6.500 | 5 | 1.465 | No |
| CF vs. PF | 20.500 | 5 | 4.620 | Sí |
| CF vs. BP | 7.875 | 5 | 1.775 | No |
| BP vs. PF | 12.625 | 5 | 2.845 | No |



Cuadro 2. Comparaciones de efectividad de trampas por paisaje usando pruebas de Tukey. Se usaron como controles las boñigas patrón (BP) y las trampas de caída sin cebo (PF). Se utilizó como parámetro indicador de eficiencia al número de individuos. Las abreviaturas de los diseños de trampas son las mismas que en el Cuadro 1.

| Comparaciones por factor: trampa dentro del paisaje tropical | | | | |
|--|----------------|---|-------|--------|
| Comparación | Dif. de medias | p | q | P<0.05 |
| CF vs. PF | 39.750 | 5 | 6.335 | Sí |
| CF vs. CS | 32.625 | 5 | 5.199 | Sí |
| CF vs. BP | 26.625 | 5 | 4.243 | Sí |
| CF vs. CM | 20.750 | 5 | 3.307 | No |
| CM vs. PF | 19.000 | 5 | 3.028 | No |
| CM vs. CS | 11.875 | 5 | 1.892 | No |
| CM vs. BP | 5.875 | 5 | 0.936 | No |
| BP vs. PF | 13.125 | 5 | 2.092 | No |
| BP vs. CS | 6.000 | 5 | 0.956 | No |
| CS vs. PF | 7.125 | 5 | 1.135 | No |
| Comparaciones por factor: trampa dentro del paisaje de montaña | | | | |
| Comparación | Dif. de medias | P | q | P<0.05 |
| CM vs. PF | 41.750 | 5 | 6.653 | Sí |
| CM vs. CF | 39.750 | 5 | 6.335 | Sí |
| CM vs. BP | 26.625 | 5 | 4.243 | Sí |
| CM vs. CS | 26.625 | 5 | 4.243 | Sí |
| CS vs. PF | 15.125 | 5 | 2.41 | No |
| CS vs. CF | 13.125 | 5 | 2.092 | No |
| CS vs. BP | 0 | 5 | 0 | No |
| BP vs. PF | 15.125 | 5 | 2.41 | No |
| BP vs. CF | 13.125 | 5 | 2.092 | No |
| CF vs. PF | 2.000 | 5 | 0.319 | No |

4. Efectividad de trampas aéreas cebadas en cinco tipos de bosques. La distribución vertical.

La distribución de insectos en diferentes estratos de hábitats estructuralmente ricos es un área poco estudiada de la ecología y la mayor parte de los trabajos se concentran en sistemas agrícolas de latitudes templadas. (Davis *et al.* 1997). En los bosques tropicales una proporción significativa de la fauna de vertebrados es arbórea y un gran porcentaje del excremento producido por estos animales nunca alcanza el suelo, porque se queda entre las ramas y las hojas del dosel. Algunos insectos, como los escarabajos del estiércol (Scarabaeidae:Scarabaeinae) se alimentan de excretas de una gran variedad de animales, así como de cadáveres y frutos en estado de descomposición que utilizan también como

sustrato de oviposición (Hanski y Cambefort 1991). La utilización del excremento y carroña del dosel sólo se hace posible cuando están disponibles en el ambiente arbóreo en cantidades suficientes como para permitir a las especies arbóreas mantenerse reproductivamente viables (Davis *et al* 1997).

Debido a las limitaciones metodológicas que implica el muestreo en el dosel, hay pocos estudios publicados donde se considere la distribución vertical de los escarabajos del estiércol (Halffter y Matthews 1966, Howden y Young 1981, Hanski 1989, Estrada *et al* 1993, Halffter 1991 y trabajos de A. J Davis y colaboradores sobre fauna arborícola de Borneo). Davis (1993, citado por Davis *et al* 1997) con base en 11 estudios, menciona un promedio de 57.9 ± 7.04 especies de Scarabaeinae del dosel??? en los bosques tropicales. En el Neotrópico se ha citado a *Canthon angustatus*, *Canthon (Glaphyrocantion) subhyalinus* (Howden y Young 1981), algunas especies del (*Glaphyrocantion*) están asociadas con excretas de monos y tapires (Halffter y Matthews 1966, Halffter 1991). Muchas de estas especies no son comúnmente atrapadas en trampas colocadas a nivel del piso y si pueden capturarse en trampas colocadas en las ramas de los árboles; otras se encuentran desde el nivel del piso hasta los 15 o 20 m de altura.

En un estudio de diversidad de escarabajos copronecrófagos, que incluya bosques tropicales, es importante estar seguros de que se están muestreando las tres dimensiones del bosque que pueden ser utilizadas por los Scarabaeinae. También cabría preguntarse si el dosel es igualmente importante para especies de otros bosques ubicados en una zona subtropical, como México. En este trabajo se analizó la efectividad de trampas aéreas cebadas en cinco tipos de bosques y se comparó el número de especies atrapadas en el suelo con las que existen en el dosel, para decidir si se debía hacer un esfuerzo adicional para capturar a las especies arborícolas de la región Cofre de Perote.

Descripción del diseño de trampa

Trampa aérea con cebo en el fondo. Su diseño es igual que el CF con la diferencia de que las trampas no se enterraban al ras del suelo, sino que se colocaban a una altura de cinco y diez metros en la rama de algún árbol. Los cebos utilizados fueron excremento humano, calamar y fruta (variaba dependiendo del tipo de bosque: en el bosque tropical se usó un preparado de mango, piña, plátano e higo; en el bosque mesófilo, el encinar y el

bosque de pino-encino se usaron naranja, plátano, cerezas de café, mamey y guayaba; en el bosque de pino se utilizaron manzana, ciruela y tejocote).

El experimento

En julio de 1994, se colocaron 12 trampas aéreas cebadas en: bosque tropical caducifolio, bosque mesófilo de montaña, encinar, bosque de pino-encino y bosque de pino. En cada comunidad se escogieron seis árboles y en dos de ellos se colocaron, mediante una cuerda a manera de polea, tres trampas cebadas con excremento humano, una a nivel del piso, otra a 5 m y otra a 10 m de altura; en otros dos se colocaron tres trampas con calamar a las mismas alturas y en dos más tres trampas con fruta. Después de 48 h se revisaron las trampas y se retiraron. Las trampas que se colocaron a nivel del piso se usaron como controles para comparar la diversidad en suelo con la diversidad en los árboles.

Resultados

En el bosque tropical caducifolio se capturaron en promedio 0.28 individuos por trampa y sólo tres especies: *Canthon (Glaphyrocantón) femoralis*, *Deltochilum gibbosum* y *Canthon (Glaphyrocantón) leechi*. La primera se capturó en trampas cebadas con excremento humano a 5 y 10 m, la segunda en trampas cebadas con calamar y la tercera en trampas con fruta. Tanto *D. gibbosum*, como *C. (G.) leechi* cayeron en las trampas colocadas a nivel del suelo y en las trampas aéreas colocadas a 5 m. En el bosque mesófilo de montaña, en el bosque de pino-encino y en el bosque de pino no se capturó ningún individuo usando estas trampas. En el encinar se colectó sólo un individuo de *Nicrophorus mexicanus*. Esta especie fue la más abundante en las trampas del suelo cebadas con calamar. Los resultados del trampeo realizado al nivel del suelo se presentan en el Cuadro 3: las únicas trampas que obtuvieron individuos en todas las comunidades fueron las cebadas con calamar; las trampas cebadas con fruta atraparon sólo un individuo de *C. (G.) leechi*.

Cuadro 3. Número de especies y de individuos capturados en trampas control ubicadas en el suelo en cinco comunidades de la región Cofre de Perote.

| Comunidad | bosque tropical caducifolio | | bosque mesófilo | | encinar | | bosque de pino-encino | | Bosque de pino | | |
|--------------------------|-----------------------------|----|-----------------|---|---------|---|-----------------------|---|----------------|---|--|
| | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 | |
| Trampas | | | | | | | | | | | |
| <i>Excremento humano</i> | | | | | | | | | | | |
| No. individuos | 33 | 49 | 0 | 1 | 1 | 4 | 1 | 1 | 1 | 0 | |
| No. especies | 6 | 4 | 0 | 1 | 1 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | |
| <i>Calamar</i> | | | | | | | | | | | |
| No. individuos | 16 | 10 | 1 | 8 | 26 | 8 | 2 | 1 | 0 | 1 | |
| No. especies | 2 | 3 | 1 | 3 | 3 | 3 | 1 | 1 | 0 | 1 | |
| <i>Fruta</i> | | | | | | | | | | | |
| No. individuos | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| No. especies | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |

La importancia de las capturas directas como complemento de los trampeos

En regiones tropicales y subtropicales, cuando se trata de estudiar la diversidad de escarabajos copronecrófagos, la captura con trampas no es suficiente (Hill 1996), pues hay una gran diversidad de nichos disponibles y un alto grado de especialización en la alimentación. Por otra parte, las trampas cebadas son muy populares y eficaces, pero su funcionamiento está limitado, entre muchos otros factores, por la influencia de la actividad diaria o del ciclo de vida de las especies. Por eso es necesario complementar la captura de trampas con colectas manuales directas en cadáveres, excrementos de animales silvestres, frutos y hongos en estado de descomposición, en nidos de roedores y en termiteros, así como con observaciones en cebos realizadas por horas. En potreros, son necesarias las colectas realizadas en el excremento y bajo el excremento hasta 30 cm de profundidad como mínimo. A diferencia de las trampas que indican las especies que estaban activas durante el tiempo que el cebo estuvo expuesto, la colecta manual señala a los individuos que llegaron al excremento en un plazo de pocas horas o de días (depende del estado del excremento). Las especies de mayor tamaño o con nidificación más compleja, especialmente los cavadores, pasan más tiempo dentro del suelo, por lo que su colecta en trampas en pleno periodo reproductivo puede ser mucho menor a la presencia real. En este ensayo se evidencia la importancia de las colectas directas en los muestreos de escarabajos

de potreros.

El experimento

Como resultado de dos muestreos efectuados en diferentes meses del año en el Rancho Harmas Normandía, un rancho ganadero ubicado cerca del poblado de Las Vigas a 2490 m, se probó la utilidad de las colectas directas en potreros del paisaje de montaña, porque estos potreros cuentan con una alta riqueza de especies de escarabajos copronecrófagos. Los muestreos se realizaron del 31 de agosto al primero de septiembre de 1995 y del 17 al 20 de junio de 1996. En cada periodo de muestreo se colocaron en un potrero adyacente a un bosque de pino, 12 trampas de caída cebadas con estiércol de vaca (4 CF, 4 CM y 4 CS) separadas de 25 m. Se revisaron además 10 mojonos de estiércol de vaca por encima y por debajo hasta 30 cm de profundidad como mínimo.

Resultados

En el primer periodo de muestreos se capturó un total de 593 individuos de 15 especies y en el segundo un total de 1613 individuos de 12 especies de Scarabacinae, Geotrupinae y Silphidae. En trampas del primer periodo se colectaron 44 individuos de una especie grande: *Copris armatus* (Scarabacinae, cavador) y 7 ejemplares de *Onthotrupes nebularium* (Geotrupinae, cavador). En las boñigas revisadas se encontró un total de 20 *C. armatus* y 10 *O. nebularium*. En las trampas del segundo periodo no se capturaron estas especies. En los mojonos se encontraron 4 ejemplares de *O. nebularium* y sólo 2 de *C. armatus*. No había individuos activos en superficie de estas especies.

Si sólo se hubiera realizado el periodo de muestreo de 1996 y no se hubieran realizado colectas directas en ese año, las dos especies antes mencionadas no se hubieran incluido en los listados de especies.

Por otra parte en un potrero ubicado en localidad muy cercana al Rancho Harmas Normandía, llamada Cruz Blanca y donde se hicieron muestreos regulares, se colectó mediante colectas manuales en estiércol vacuno a *Onthophagus fuscus orientalis* y a *Onthophagus hippopotamus* revisando un nido de tuza. Estas especies no fueron capturadas en trampas

Discusión

Como resultado de los experimentos sobre efectividad de captura en trampas de caída, se encontró que para la mayor parte de las comunidades trabajadas el diseño de trampa de caída más efectivo, tanto en número de individuos como en especies, fue la trampa con cebo en superficie (CS). La disposición relativa del cebo en la trampa, y por consiguiente la ventilación, es uno de los factores que más condiciona su efectividad de captura. Ésta resultó mayor cuando el cebo se dispuso en las mejores condiciones de aireación: suspendido encima de la trampa. Esta observación coincide con lo obtenido en los dos trabajos previos sobre efectividad de trampeo realizados en la región Cofre de Perote (Martín-Piera y Lobo 1993, Sánchez-García 1995).

Martín-Piera y Lobo (1993) compararon sus datos con los de Arellano (1992) y concluyeron que el diseño de trampa cebo suspendido en superficie (CSS) es mucho más eficiente que el diseño de trampa usado por Arellano (trampa con cebo en el fondo). Los resultados presentados por estos autores parecen muy contundentes, pero la comparación que realizan es algo aventurada: ni el año en que se realizó el estudio (1989-1990), ni el diámetro de las trampas (13 cm), ni el tipo (excremento humano-calamar) ni la cantidad de cebo usado (50 g) por Arellano fue semejante al usado por ellos. Es cierto que la posición del cebo es uno de los factores más importantes en la eficiencia de captura, pero la cantidad de cebo ejerce una influencia similar (Peck y Howden 1984). Ambos factores pueden actuar sinérgicamente (Veiga *et al.* 1989). Por otro lado, las diferencias en el diámetro de la trampa no influyen significativamente en su efectividad (Lobo *et al.* 1988).

Además de la posición del cebo dentro de la trampa, otro factor importante es el tipo de cebo. Utilizando excremento humano en las trampas con cebo en el fondo (CF) se capturan en promedio, en los bosques tropicales caducifolios, un mayor número de especies y casi el doble de individuos que con las trampas con cebo en superficie (CS). Con excremento de vaca, ambas trampas tienen una efectividad semejante. En los bosques mesófilos el excremento humano también funciona más eficientemente que el vacuno.

El estiércol vacuno es un recurso no disponible de manera regular en los bosques. En bosques tropicales caducifolios perturbados del centro de Veracruz donde se realiza ganadería extensiva, los excrementos depositados por el ganado sólo son colonizados cuando por azar la boñiga está en un lugar donde penetra el sol. Los pocos individuos que

llegan a este excremento pertenecen a especies heliófilas y/o ligadas a excremento de ganado en zonas abiertas (Halffter y Arellano, 2001). En el paisaje de transición, el excremento de vaca es un recurso escaso dentro de los cafetales y bosques.

En los potreros de la región Cofre de Perote, las trampas cebadas con excremento de vaca fueron más efectivas que las trampas con excremento humano tanto en número de individuos como en número de especies capturadas, obviamente porque en estas comunidades habita el ganado. Con el diseño de trampa cebo en superficie (CS) y las boñigas patrón, o sea mojones frescos colocados por el colector, con un volumen conocido (500 ml), se captura un número de individuos y de especies semejantes en potreros de la región Cofre de Perote. Esto coincide con lo encontrado en Sudáfrica por Doube y Giller (1990) y en España por Lobo *et al.* (1988). El diseño cebo en superficie es entonces el que mejor representa las condiciones de las boñigas en el campo.

Las trampas CS son poco eficientes en las comunidades no arboladas cuando se usa como cebo calamar fresco, pues éste se reseca y es menos atractivo cuando está expuesto que cuando está dentro del recipiente. En los bosques tropicales caducifolios, cafetales con sombra poliespecífica y potreros adyacentes al bosque de pino, este diseño de trampa funciona de manera semejante si se utiliza calamar o estiércol de vaca; sin embargo, en el bosque mesófilo se obtienen mejores capturas usando calamar.

Otros factores que influyen en el funcionamiento de las trampas son la comunidad donde se usan y el día en el que se colocan. En las comunidades ubicadas en el paisaje tropical los resultados obtenidos en las pruebas que realizamos fueron marcadamente contrastantes con respecto a lo encontrado en las comunidades del paisaje de montaña de la región. La variación entre días en el funcionamiento de diferentes diseños de trampas fue resultado de condiciones muy particulares. En el bosque tropical caducifolio, uno de los días de muestreo fue muy cálido y se capturaron muchas especies, mientras que en el potrero adyacente al bosque mesófilo se capturó un menor número de especies en un día fresco y con llovizna. Montes de Oca (2001) realizó un experimento donde comparó el funcionamiento de las trampas de caída con cebo en superficie en tres diferentes días de muestreo en Los Tuxtlas, Veracruz. Los días en que este autor llevó a cabo sus muestreos no se registraron condiciones ambientales adversas, como lluvia o fuertes vientos que afectarían la funcionalidad de las trampas. Este autor no encontró diferencias significativas

en el número de individuos colectados por trampa entre días. Sin embargo cuando realizó comparaciones considerando únicamente a las especies mejor representadas en las muestras si encontró diferencias. Esto es interesante, ya que en ocasiones cuando se realizan muestreos de escarabajos durante varios días las diferencias que se observan en las capturas reflejan como estaba la población de ciertas especies.

En síntesis el tipo de trampa y cebo que dan los mejores resultados cambian de acuerdo al paisaje y al tipo de comunidad donde se coloquen, por lo que cuando se quiera escoger un solo tipo de trampa (economía en tiempo y esfuerzo), el tipo seleccionado variará según las condiciones en que se trabaje

Por otra parte, en los bosques tropicales americanos es importante la especialización de algunos Scarabaeinae hacia la necrofagia, el uso de cuerpos fructíferos de hongos y frutos en descomposición, así como la utilización de excremento de mamíferos omnívoros e incluso de aves y reptiles (Halffter y Matthews 1966, Howden y Young 1981, Halffter 1991, Estrada *et al* 1993). La diversificación de estas preferencias surgida probablemente por la baja disponibilidad de excremento y de su naturaleza efímera y distribuida en parches, constituye a su vez una de sus formas de reparto de recurso que contribuye a mantener un importante número de especies en estos hábitats (Halffter y Matthews 1966, Howden y Young 1981, Peck y Forsyth 1982, Hanski y Cambefort 1991) En los paisajes estudiados cuando se utilizaron las trampas cebadas con fruta y se realizaron colectas directas en frutos en estado de descomposición se capturaron en el bosque tropical caducifolio dos especies de *Glaphyrocantion*, en el bosque mesófilo una especie de *Dichotomius* y una especie de *Onthophagus* y en cafetales con sombra poliespecífica las mismas especies encontradas en el bosque mesófilo y *Onthophagus rhinolophus*. En los bosques de coníferas y en los encinares no se atraparon especies de los grupos estudiados en los frutos. Esto parece indicar que el número de especies saprófagas de Scarabaeoidea en los bosques trabajados es escaso o que faltó realizar esfuerzo adicional incluyendo trampeo, colectas directas en frutos y redes de interceptación. De acuerdo con Hill (1996), en zonas tropicales las redes de interceptación capturan especies de escarabajos copronecrófagos que no caen en los cebos, como las que se alimentan de frutos en estado de descomposición o de excremento de caracoles

Entre la diversidad de nichos que utilizan los escarabajos en el bosque tropical se encuentra el dosel, donde las especies están asociadas a los excrementos de los monos y a otros animales arborícolas. La utilización de una tercera dimensión sólo se hace posible cuando el excremento y la carroña están disponibles en el ambiente arbóreo en suficientes cantidades para mantener a las especies arbóreas reproductivamente viables. Además el piso del bosque y la canopia del mismo representan dos extremos de un espectro microclimático: una transición desde regímenes de baja luz a condiciones de alta radiación solar incidente a cuya variabilidad deben adecuarse los escarabajos (Davis 1997).

De acuerdo con estudios publicados sobre los Scarabaeinae del dosel (Halffter y Matthews 1966, Howden y Young 1981, Hanski 1989, Estrada *et al.* 1993): hay menor número de especies e individuos en el dosel que en el suelo debido a una menor disponibilidad de alimento, y más del 90% de las especies arborícolas son rodadoras y especialistas (coprófagos estrictos), mientras que a nivel del suelo hay un mayor número de especies generalistas (pueden comer excretas, cadáveres y frutos) y son cavadores. Esto se cumplió parcialmente en los muestreos que se realizaron en árboles y a nivel del suelo en bosques tropicales de la región Cofre de Perote, pues en las trampas del suelo un 70% de las especies fueron generalistas y cavadoras, mientras que en las trampas aéreas se encontraron tres especies de escarabajos rodadores, cada una de ellas asociada a un tipo de cebo: *Deltochilum gibbosum* (calamar), *Canthon (Glaphyrocantion) leechi* (fruta) y *Canthon (Glaphyrocantion) femoralis* (excremento humano). Las tres especies son cantoninos rodadores que también se atraparon a nivel del suelo. Las dos primeras no están asociadas a animales arborícolas.

Canthon (G.) femoralis es una especie oportunista que habita en bosques tropicales y puede encontrarse y nidificar en diferentes tipos de excremento, incluso el estiércol de vaca; pero tiene una afinidad muy marcada hacia el excremento de monos y otros mamíferos arborícolas cuando éste existe (Halffter y Matthews 1966, Rivera y Halffter 1999). Esto se muestra muy claramente en el trabajo de Estrada *et al.* (1993) quienes al comparar la composición de escarabajos atraídos a excremento de mono aullador (*Alouatta palliata*) y excremento de coatí (*Nasua narica*) en la selva de Los Tuxtlas, encontraron que *C. femoralis* tuvo una predilección marcada por el excremento de mono (96%).

Durante los muestreos regulares en bosques tropicales caducifolios de la región Cofre de Perote *Canthon (Glaphyrocanton) femoralis* se atrapó tanto en las trampas del suelo cebadas con excremento humano como en las del dosel (a 5 y 10 m) Esto coincide con lo encontrado por Halffter y colaboradores en Palenque, Chiapas quienes capturaron a esta especie con abundancias semejantes a nivel del suelo y en trampas colocadas en árboles (Cuadro 4). Díaz (1998) en Los Tuxtlas, Veracruz tampoco encontró diferencias significativas en el número de individuos de esta especie en un intervalo de alturas entre los 0 y los 20 m (trampas cebadas con excremento humano colocadas cada 4 m), sin embargo, en trabajos anteriores efectuados en esta misma localidad (véase en Cuadro 4: Morón 1979 y Halffter y colaboradores 1987) se capturaron numerosos individuos en el dosel del bosque en comparación con los colectados a nivel del suelo

En el Cuadro 4 se muestran las especies de Scarabaeinae asociadas a excremento de animales arborícolas en la canopia de bosques tropicales, su distribución vertical y la abundancia promedio/trampa (en los casos donde el dato está disponible). La especie mexicana que pasa mayor tiempo en las alturas de la selva y la más estrechamente asociada a monos es (*Glaphyrocanton) subhyalinus subhyalinus* Harold 1867 (Rivera y Halffter 1999), que es capturada con mayor abundancia entre los 10 y 15 m de altura.

En los otros tipos de bosques de la región Cofre de Perote no se obtuvieron especies de Scarabacoidea en las trampas aéreas, un resultado lógico porque las especies mexicanas de *Canthon* y *Glaphyrocanton* tienen su límite de distribución a los 1200 m de altitud, con excepción de *Canthon (G) montanus* Rivera y Halffter 1999 que se ha encontrado en bosques por arriba de los 1000 m de altitud y no coexiste con ninguna otra especie de *Canthonina* (Rivera y Halffter 1999). Por su parte, *Nicrophorus mexicanus*, que fue capturado en un encinar a 1600 de altitud a 10 m de altura, no puede ser considerado arborícola, sólo llegó atraído por la carroña. Esta especie ha sido vista en este bosque volando a más de 5 m de altura

Cuadro 4. Especies de Scarabacinae citadas en la canopia de bosques tropicales.

| Especie | Localidad | Fuente | Número promedio de individuos/trampa | | | | | |
|---|-------------------------------|--|--------------------------------------|-------|------|------|--------|----|
| | | | Suelo | 4-5 m | 10 m | 15 m | > 15 m | |
| <i>C. (Glaphyrocanthon) femoralis</i> | Los Tuxtlas, Veracruz, México | Morón (1979) | | 92* | | | | |
| | | Halffter y colaboradores (1987) (véase Rivera y Halffter 1999) | 3 | | | | | 25 |
| | Acahuzotla, Guerrero, México | Díaz (1998) | | | | | | |
| <i>C. (Glaphyrocanthon) euryscelis</i> | Jalcomulco, Veracruz, México | Delgado (1989) | 46.3 | | | | | |
| | Palenque, Chiapas, México | Rivera y Halffter (1999) | | | | | | |
| | Los Tuxtlas, Veracruz, México | Halffter y colaboradores (1993) (véase Rivera y Halffter 1999) | 1.9** | 1.2* | | 1.0* | | |
| <i>C. (Glaphyrocanthon) subhyalinus</i> | Los Tuxtlas, Veracruz, México | Díaz (1998) | | | | | | |
| | Palenque, Chiapas, México | Halffter y colaboradores (1993) (véase Rivera y Halffter 1999) | 2.2 | 8.2 | 18 | | 1.7 | |
| <i>C. (Glaphyrocanthon) subhyalinus</i> | Palenque, Chiapas, México | Halffter y Matthews (1967) | 0 | | | | 22 | |
| | Los Tuxtlas, Veracruz, México | Díaz (1998) | | | | | | |
| <i>Canthon angustatus</i> | Palenque, Chiapas, México | Halffter y colaboradores (1993) (véase Rivera y Halffter 1999) | | 2.66 | 8 | 4.33 | 2 | |
| | Barro Colorado, Panamá | Howden y Young (1981) | | | | | | |
| <i>C. (Glaphyrocanthon) viridis</i> | Barro Colorado, Panamá | Howden y Young (1981) | | | | | | |
| | Los Tuxtlas, Veracruz, México | Díaz (1998) | | | | | | |
| <i>Onthophagus rhinotophus</i> | Los Tuxtlas, Veracruz, México | Díaz (1998) | | | | | | |
| <i>Onthophagus sp</i> | Sarawak, Sulawesi, Borneo | Hanski (1989) | | | | | *** | |
| <i>Onthophagus laeviceps</i> | Gabón, Africa | Walter (1983) (citado por Halffter 1991) | 0 | | | | | |
| <i>Onthophagus posoi</i> | | | 0 | | | | | |
| <i>Bdelyrus sp</i> | Brasil | Pereira, Vulcano y Martínez (1969) (citado por Halffter 1991) | | | | | *** | |
| <i>Sisyphus arboreus</i> | Gabón, Africa | Walter (1983) (citado por Halffter 1991) | 0 | | | | | |
| <i>Canthon sp 1</i> | Reserva Napo Sacusari, Peru | Arellano y Hamlin (2000) | 0 | | | | 1.14 | |
| <i>Canthon sp 2</i> | | | 0 | | | | 0.142 | |

*El número no corresponde a un promedio sino a una sola trampa. **Intervalo de individuos colectados. ***Estas especies se capturaron en el dosel pero no se indica el número de individuos, ni la altura precisa. El sombreado se utiliza cuando los autores mencionan la altura o el intervalo de alturas donde se capturaron los ejemplares pero no el número de individuos.

Unidades de captura

Planteamiento

Para poder capturar la máxima diversidad de una comunidad tenemos que usar una combinación de distintos métodos de captura, pues según los ensayos efectuados, los diseños de trampa de caída cebadas que fueron probados funcionan de forma diferente de acuerdo a condiciones particulares. Además es evidente que para capturar especialistas en su alimentación y para coleccionar especies que no están activas en superficie durante los muestreos, es indispensable realizar colectas directas. Para expresar las capturas realizadas con diferentes métodos de captura en una comunidad o un sitio en un solo valor, se propone expresar las colectas efectuadas mediante Unidades de captura.

Asignación de unidades de captura

Las UC se calcularon de la siguiente forma: se obtuvo el número total de individuos y especies capturados con cada método de colecta en la región y se calculó el promedio. Como puede verse en el Cuadro 5, el número promedio de especies capturadas fue semejante en todos los métodos, en cambio el número promedio de individuos obtenidos mediante cada método fue marcadamente distinto. Por lo anterior la abundancia resultó ser el factor que mejor discrimina la capacidad de captura de los diferentes modelos. Se asignó el valor de 1 UC a la técnica de captura mediante la que se coleccionaron menos ejemplares y después tomando como base ese valor, se establecieron proporcionalmente los demás (Cuadro 5).

Cuadro 5. No. promedio de individuos y de especies, capturados según el método de colecta en la región Cofre de Perote. Unidades de captura asignadas.

| Método de colecta | No. promedio de individuos | Desviación estándar | No. promedio de especies | Desviación estándar | UC (basadas en num. ind./método) |
|--------------------|----------------------------|---------------------|--------------------------|---------------------|----------------------------------|
| NTP80 | 26.08 | 36.69 | 2.06 | 2.15 | 8.00 |
| Trampa 24h | 5.05 | 3.61 | 1.63 | 0.579 | 1.50 |
| Trampa 12 h | 9.24 | 14.51 | 1.33 | 1.248 | 2.72 |
| Mojones por encima | 4.13 | 3.51 | 0.627 | 0.49 | 1.21 |
| Bajo mojón | 20.04 | 14.08 | 2.01 | 2.13 | 5.89 |
| Bofliga patrón | 12.75 | 1.70 | 1.85 | 1.13 | 3.75 |
| Llegadas /h | 3.40 | 2.17 | 1.9 | 1.1 | 1 |

El uso de las unidades antes propuestas podría aplicarse a la planeación del trabajo de campo, dando una idea de cuánto material y de que tipo se necesitaría utilizar, de acuerdo a los métodos de captura seleccionados y a las comunidades que se necesite estudiar en un cierto periodo de tiempo y con un presupuesto determinado.

Calibración de los periodos de muestreo

Planteamiento

Antes de comenzar los muestreos de 1994, se analizó qué porcentaje del total de especies capturadas durante los muestreos prospectivos se había colectado en la temporada lluviosa (mayo-octubre), y qué porcentaje del total de especies capturadas en la temporada seca (noviembre-abril). También se evaluaron las diferencias en riqueza y composición de especies entre años (1989-1993) en comunidades representativas de cada paisaje.

Resultados

Composición de especies por temporada.

El 100% de las especies se capturó durante las lluvias y más del 40% de las mismas se colectó también en la temporada seca, pero casi siempre con menor abundancia. La excepción fue un potrero adyacente a bosque de pino-encino, donde se capturaron en la temporada seca sólo dos especies (Cuadro 6).

Composición de especies entre años.

En las comunidades estudiadas no se encontraron diferencias significativas en el número de especies entre años (ANOVA, $F = 1.556$, $p = 0.269$). En cuanto a la composición, en el bosque tropical caducifolio se compartieron entre años entre 79 y 85% de las especies; en el potrero entre 50 y 80%; y en el bosque de pino entre 67 y 100%. En el bosque mesófilo se compartieron entre 66 y 90% de las especies y en el cafetal con sombra poliespecífica entre 55 y 86%. En el Cuadro 7 se presenta el número total de especies compartidas entre años en dentro de cada comunidad.

Cuadro 6. Proporción de especies colectadas por temporada en diferentes tipos de comunidades de la Región Cofre de Perote.

| Comunidad | % de especies colectadas | |
|---|--------------------------|-------|
| | Lluvias | Secas |
| Bosque tropical caducifolio (btc) | 100 | 67 |
| Bosque mesófilo | 100 | 50 |
| Bosque de pino-encino | 100 | 100 |
| Bosque de pino | 100 | 75 |
| Cafetal con sombra poliespecífica | 100 | 50 |
| Potrero adyacente a btc | 100 | 40 |
| Vegetación secundaria vecina a btc | 100 | 67 |
| Potrero adyacente a bosque mesófilo | 100 | 50 |
| Potrero adyacente a bosque de pino-encino | 80 | 90 |
| Potrero adyacente a bosque de pino | 100 | 83 |

Cuadro 7. Número total de especies y proporción de especies compartidas entre años en cinco comunidades representativas de la Región Cofre de Perote.

| Sitio | Comunidad | Total de especies | Año | Especies /año | Especies compartidas entre años* | | | | | |
|-------------------------------------|-----------------------------------|-------------------|---------|---------------|----------------------------------|---------|---------|---------|---------|---------|
| | | | | | 1 vs. 2 | 1 vs. 3 | 2 vs. 3 | 1 vs. 4 | 2 vs. 4 | 3 vs. 4 |
| Jalcomulco (450 m) | Bosque tropical caducifolio | 15 | 1) 1990 | 14 | 11 | 11 | 11 | - | - | - |
| | | | 2) 1994 | 13 | | | | | | |
| | | | 3) 1995 | 13 | | | | | | |
| Parque Ecológico Clavijero (1360 m) | Bosque mesófilo | 12 | 1) 1989 | 9 | 7 | 7 | 9 | 7 | 6 | 7 |
| | | | 2) 1990 | 9 | | | | | | |
| | | | 3) 1991 | 10 | | | | | | |
| | | | 4) 1992 | 8 | | | | | | |
| Casa Conecalli (1360 m) | Cafetal con sombra poliespecífica | 10 | 1) 1989 | 6 | 6 | 5 | 6 | | | |
| | | | 2) 1990 | 7 | | | | | | |
| | | | 3) 1992 | 9 | | | | | | |
| Rancho Briones (1360 m) | Potrero | 5 | 1) 1989 | 3 | 3 | 2 | 4 | | | |
| | | | 2) 1990 | 5 | | | | | | |
| | | | 3) 1991 | 4 | | | | | | |
| Cruz Blanca (2340 m) | Bosque de pino | 3 | 1) 1989 | 1 | 1 | 2 | 2 | | | |
| | | | 2) 1990 | 3 | | | | | | |
| | | | 3) 1991 | 2 | | | | | | |

*Los números arábigos en la columna "Especies compartidas entre años" indican los años que se compararon en el análisis. Por ejemplo en Jalcomulco 1 vs. 2 corresponde a la comparación 1990-1994.

Muestreos mejorados

Considerando la experiencia adquirida mediante las capturas prospectivas y las pruebas piloto se planeó un nuevo periodo de capturas regulares.

En la temporada de lluvias 1994 se trabajaron 48 sitios y 10 comunidades vegetales. Estas comunidades crecían sobre coladas volcánicas y/o suelos más o menos profundos. Para llevar a cabo estas colectas se colocaron mensualmente entre 4 y 6 trampas de cada cebo por sitio. Los diseños de trampa utilizados en cada caso, fueron los más eficientes en cada condición. También se utilizaron capturas directas.

Se efectuaron un total de 72 días de colecta, utilizando por día de muestreo 53 unidades de captura en las comunidades del paisaje tropical, 28 unidades de captura en las comunidades del paisaje de transición y 31 unidades de captura en las comunidades el paisaje de montaña. En general, en el trabajo de campo participaron dos personas / día.

Estas colectas incluyeron cuatro comunidades vegetales que no se trabajaron durante los muestreos prospectivos, abarcando un gradiente altitudinal más amplio: del nivel del mar hasta los 4250 m. El periodo de muestreo que comprendieron fue de seis meses, lo que permitió trabajar con tres veces más sitios que durante las colectas prospectivas.

Todas las especies capturadas durante los muestreos prospectivos se colectaron en 1994, excepto: *Canthon* (*Glaphyrocantón moroni*). En los 48 sitios muestreados se capturó un total de 12, 458 ejemplares de 57 especies: 49 de Scarabaeinae, 4 de Geotrupinae y 4 de Silphidae.

Colectas ocasionales

Entre 1989 y 1997 se realizaron colectas directas en 69 sitios y 9 comunidades vegetales de la región Cofre de Perote. No se tomó en cuenta la abundancia de las especies, sino únicamente su presencia. La información generada a partir de estas capturas se utilizó para identificar las especies no capturadas en los muestreos regulares. Las capturas ocasionales permitieron además, conocer más ampliamente la distribución de las especies en la región.

En el Apéndice 1 se incluye un listado de todas las especies de la región Cofre de Perote, mencionando en que sitios fueron capturadas. Mientras que en el Apéndice 2 se presentan todas las localidades trabajadas durante los 8 años que cubre este estudio.

Algunas sugerencias metodológicas para el estudio de la diversidad de escarabajos en paisajes antropizados subtropicales.

Se presentan algunas sugerencias metodológicas para el estudio de la diversidad de escarabajos en paisajes antropizados tropicales, que parten de la experiencia obtenida en la región Cofre de Perote. Están dirigidas principalmente a estudiantes y profesionistas no especializados interesados en el estudio de la diversidad de especies en regiones tropicales, que tienen interés de utilizar los escarabajos copronecrófagos como grupos indicadores.

- Se sugiere delimitar claramente la extensión y los límites de los paisajes, así como definir las unidades de muestreo de manera que la información pueda ser usada en estudios comparativos.
- El diseño del muestreo y el esfuerzo de captura deberán ser planteados antes de iniciar cualquier estudio, y más rigurosamente si en los análisis se compararán las abundancias y/o las biomásas de las especies. La explicación de cómo se han hecho las colectas debe ser lo suficientemente explícita para que otros autores puedan decidir si sus datos son comparables.
- Con escarabajos del estiércol es posible restringir los muestreos a la temporada de lluvias y obtener una estimación satisfactoria de la riqueza. Esto puede ser útil, cuando se necesita cubrir un alto número de sitios y de ambientes en una región, debido al ahorro de recursos que representa.
- Para la mayor parte de las comunidades trabajadas el diseño de trampa de caída más efectivo, tanto en número de individuos como en especies, es la trampa con cebo en superficie (CS).
- La posición y tipo de cebo son factores muy importantes a considerar en la efectividad de una trampa. Otros factores que influyen son la comunidad donde se usan las trampas y el día en que se colocan.
- Las comunidades tropicales (como el bosque tropical y el bosque mesófilo) son ambientes muy heterogéneos, que incluyen una amplia diversidad de microambientes.

En estas comunidades se recomienda utilizar diferentes métodos de captura que puedan complementarse entre sí y diferentes tipos de cebos. Se pueden utilizar varios diseños de trampas, redes de intercepción y colectas directas

- Únicamente en el paisaje tropical es necesario tomar en cuenta la distribución vertical de escarabajos del dosel.
- En comunidades más homogéneas como el bosque de pino-encino, el bosque de pino y el bosque de *Abies*, podemos tener una buena representación de la fauna de escarabajos usando excremento de vaca en trampas CS y colectas directas.
- El tipo de trampa y cebo que dan los mejores resultados cambian de acuerdo al paisaje y al tipo de comunidad donde se coloquen, por lo que cuando se quiera escoger un solo tipo de trampa (economía en tiempo y esfuerzo), el tipo seleccionado variará según las condiciones en que se trabaje.
- A diferencia de las trampas que capturan las especies que estaban activas durante el tiempo que el cebo estuvo expuesto, la colecta manual distingue a los individuos que llegaron al excremento en un plazo de pocas horas o días, dependiendo del estado del excremento. Las especies de mayor tamaño o con nidificación más compleja, especialmente los cavadores, pasan más tiempo dentro del suelo, por lo que su colecta en trampas en pleno periodo reproductivo subestima su presencia y abundancia.
- La revisión de cadáveres y el uso de trampas permanentes durante un mes en campo, ayuda a completar las colectas de especies necrófagas.
- Existen especies que se alimentan de hongos o de excremento de roedores, como las tuzas. Estos escarabajos son especialistas en su alimentación, por lo que no caen en las trampas de caída con excremento, carroña o frutos. Se recomienda hacer colectas directas para poder atrapar estas especies.
- Se recomienda el uso de Unidades de captura para la planeación del trabajo de campo y para estandarizar datos provenientes de diferentes métodos de muestreo.
- Cuando se utiliza un grupo indicador para la evaluación de la diversidad de un paisaje es aconsejable contrastar los resultados con los obtenidos con otros grupos, realizando así una síntesis y una reflexión sobre las respuestas.

IV. LOS MODELOS DE ACÚMULACIÓN DE ESPECIES Y LOS ESTIMADORES NO PARAMÉTRICOS DE RIQUEZA COMO HERRAMIENTAS EN LA EVALUACIÓN DE LA EFICIENCIA DE MUESTREO

Resumen

En este trabajo se compara la riqueza de especies en 67 sitios de muestreo y diez tipos de comunidades vegetales ubicadas en la región Cofre de Perote. Los sitios con mayor número de especies fueron Jalcomulco y Rancho Real Mínero, dos bosques tropicales caducifolios. Las comunidades más ricas fueron los bosques tropicales caducifolios, sus potreros adyacentes y los bosques mesófilos. El modelo de dependencia lineal predijo, en general, asíntotas con valores muy cercanos a la riqueza observada, y el modelo de Clench, asíntotas superiores a ese valor. Estos modelos explicaron un alto porcentaje de la varianza de los datos ($r^2 > 0.90$). Cuando se evaluó la eficiencia de las colectas regulares realizadas en 67 sitios de la región, se determinó que sólo 82% de los mismos había sido suficientemente muestreado. La eficiencia de los muestreos se midió considerando el 85% de la biota potencial estimada como una proporción aceptable de especies capturadas. Finalmente, se sugieren cuáles deben ser los esfuerzos mínimos de colecta (en tiempo y en Unidades de Captura) en los diferentes tipos de comunidad estudiados. Es interesante mencionar que las comunidades que requieren mayor esfuerzo de captura están asociadas con las actividades humanas. La unidad de esfuerzo días de muestreo permite indicar a otros investigadores cuál debe ser la duración mínima de los muestreos de acuerdo a la comunidad de interés. En ese sentido, el uso del número de individuos como unidad de esfuerzo muestra limitaciones.

Palabras clave: *curvas de acumulación, estimadores no paramétricos de riqueza, evaluación de muestreo, planeación del trabajo de campo.*

Introducción

En la actualidad, evaluar la magnitud de la diversidad de especies demanda la aplicación de herramientas rápidas y confiables de estimación y muestreo, especialmente cuando se estudiarán áreas muy heterogéneas y/o taxa poco conocidos (León-Cortés *et al.* 1998). Dos de las herramientas más utilizadas para ese fin son los estimadores no paramétricos de riqueza y los modelos de acumulación. Los estimadores no paramétricos de riqueza son estadísticos desarrollados especialmente para la estimación de la riqueza de especies, cuyas bases principales fueron los métodos para evaluar tamaños poblacionales (Colwell y Coddington 1995). Estos estimadores no suponen el tipo de distribución del conjunto de datos y no los ajustan a un modelo determinado (Siegel y Castellan 1995), además su aplicación reduce, en la mayoría de los casos, el sesgo en las muestras (Colwell y Coddington 1995). Por su parte, las curvas de acumulación de especies son gráficos basados en modelos que relacionan el esfuerzo de colecta con el tamaño del inventario (Hayek y Buzas 1997) El esfuerzo de colecta puede ser expresado en unidades de área, de tiempo o algún instrumento de colecta (Colwell y Coddington 1995).

Mediante los modelos de acumulación se pueden obtener estimaciones comparables de riqueza de especies (Soberón y Llorente 1993). Esto es especialmente importante cuando se calcula la diversidad de un sitio, de una comunidad o de un paisaje, usando simplemente el número de especies encontradas (S), pues esta medida es altamente dependiente del tamaño de la muestra (Magurran 1988)

En este estudio se probó el ajuste y se compararon las estimaciones de riqueza de dos modelos asintóticos de acumulación de especies y de nueve estimadores no paramétricos de riqueza, usando datos de muestreos de escarabajos copronecrófagos, efectuados tanto a nivel de sitio como de comunidad, en tres paisajes antropizados de la región Cofre de Perote. Los objetivos para realizar estas estimaciones fueron: a) evaluar la eficiencia de los muestreos, b) calcular el tiempo mínimo necesario para alcanzar un nivel de eficiencia aceptable en las capturas, y c) seleccionar los sitios y comunidades para un análisis de las diversidades alfa, beta y gamma de especies.

Métodos

Unidades de esfuerzo

La región Cofre de Perote incluye tres paisajes antropizados: el paisaje tropical, el paisaje de transición y el paisaje de montaña. En cada paisaje, el esfuerzo fue estandarizado en Unidades de captura (UC). Sin embargo, cuando se usaron las UC como variables independientes para construir las curvas de acumulación, los valores no aumentaron de forma gradual, lo que impidió un buen ajuste a los modelos de acumulación. Por lo anterior para los ajustes a las funciones de acumulación se utilizaron como unidades de esfuerzo los días de muestreo por sitio o por comunidad.

Evaluación de los muestreos

Mediante curvas de acumulación se comparó la riqueza de especies entre sitios y entre comunidades y se evaluaron los muestreos realizados. Los modelos de acumulación de especies aplicados fueron asintóticos: el modelo de dependencia lineal y el modelo de Clench (Soberón y Llorente 1993, León-Cortés 1994, León-Cortés *et al.* 1998). Siguiendo a León Cortés (1994), los factores que se tomaron en cuenta de manera prioritaria para usar estos modelos fueron las condiciones físicas y temporales del área de estudio, los grupos en estudio, los métodos de muestreo y las unidades de esfuerzo.

Modelo de dependencia lineal o de Von Bertalanfy. Es ideal para el estudio de áreas pequeñas y taxones conocidos. La función de colecta de este modelo disminuye linealmente conforme se incrementa el esfuerzo de colecta y en un tiempo finito es posible alcanzar un comportamiento asintótico.

$$S(t) = \frac{a}{b(1 - e^{-bt})}$$

en donde

$S(t)$ = número de especies estimado en el tiempo t (tamaño esperado de la lista)

a = pendiente al comienzo de las colectas

b = parámetro relacionado con la acumulación de nuevas especies durante las colectas

a/b = asíntota.

Modelo de Clench o de Michaelis-Menten. Se recomienda para largos periodos en campo y para áreas grandes. Es un modelo asintótico que supone que la probabilidad de adición de especies aumenta con el transcurso del tiempo.

$$S(t) = \frac{at}{(1+bt)}$$

en donde

a y b = parámetros de la función

a / b = asíntota

Para controlar la influencia que tiene la secuencia en que se realizaron las colectas, el orden de los días de muestreo se aleatorizó 100 veces utilizando el programa EstimateS (Colwell 1997). El siguiente paso fue ajustar los datos a los dos modelos de acumulación elegidos, realizando regresiones no lineales para cada sitio de muestreo con el programa SIGMASTAT (Jandel 1995). Para que nuestras comparaciones fueran más conservadoras, se utilizaron como parámetros en todas las regresiones realizadas a = 0 y b = 0.1. Estos valores han funcionado adecuadamente para diferentes grupos de organismos: murciélagos (Moreno y Halffer 1999, 2000; Moreno 2000), plantas de las dunas costeras (Travieso 2000), escarabajos del estiércol (M. A. Pensado, com. pers.), anfibios, reptiles y ratones (Muñoz *et al.* 2000). Como variable independiente se usó el día de muestreo y como variable dependiente el número de especies acumuladas por día de muestreo. Con los parámetros obtenidos para cada modelo se obtuvieron los valores de la asíntota por modelo.

Para elaborar las curvas de acumulación no se tomaron en cuenta los datos correspondientes a trampas NTP 80, ni las observaciones de llegadas a cebo, tampoco los datos de trampas aéreas ni los de las trampas de caída cebadas con fruta, debido a que su uso provocaría un sesgo importante causado por las diferencias en la duración entre los métodos de captura (para detalles sobre los métodos de captura ver Capítulo III).

En los casos en que los datos no tenían una distribución normal o tenían una alta variabilidad interna, se obtuvieron nueve estimadores no paramétricos de riqueza: estimador de cobertura basado en incidencias (ICE), estimador de cobertura basado en abundancias (ACE), Chao1, Chao2, Jack1, Jack2, Bootstrap, estimadores Michaelis-Menten de riqueza (MMRuns y MMean). Para calcular estos estimadores se utilizó también

el programa EstimateS (Colwell 1997). En seguida se hace una descripción general de los estimadores usados y se presentan las fórmulas de cada uno de ellos:

Chao (1984) derivó un estimador simple (Chao 1) del número potencial de especies en un ensamblaje que se basa en el número de especies raras en la muestra. Por ello Chao 1 es un buen estimador si la mayor parte de la diversidad está concentrada en las clases de frecuencias inferiores, es decir cuando abundan las especies relativamente raras. Su fórmula es la siguiente

$$\text{Chao 1} = S_{\text{obs}} + \frac{a^2}{2b}$$

en donde

S_{obs} = número de especies observadas en una muestra,

a = número de especies representadas en la muestra por un solo individuo (“singletons” *sensu* Colwell, 1997),

b = número de especies representadas en la muestra por dos individuos (“doubletons” *sensu* Colwell, 1997).

Cuando se cuenta con menos de 12 muestras y menos de 100 individuos de 18 especies, Chao 2 es un estimador de gran exactitud. Para calcularlo sólo se requiere de datos binarios (Colwell y Coddington 1995). Su ecuación es:

$$\text{Chao 2} = S_{\text{obs}} + \frac{L^2}{2M}$$

en donde

L = número de especies que se encuentran solamente en una muestra (especies únicas, *sensu* Colwell 1997)

M = número de especies que se encuentran en dos muestras (“duplicates” *sensu* Colwell 1997).

La técnica de “Jacknife” se utiliza para reducir el sesgo de los valores estimados. Su uso disminuye la subestimación del número de especies en un ensamblaje. El Jacknife de primer orden se basa en el número de especies que se presentan solamente en una muestra (L). Su fórmula es:

$$\text{Jack 1} = S_{\text{obs}} + L \frac{(m-1)}{m}$$

en donde

m = número total de muestras

L = número de especies que se encuentran solamente en una muestra (especies únicas, *sensu* Colwell 1997)

El Jackknife de segundo orden, al igual que Chao2, es un estimador ideal para números de muestra pequeños (12-25 muestras). Se basa en el número de especies que se encuentran solamente en una muestra, y en el número de especies que se presentan en dos muestras (M). Su ecuación es:

$$\text{Jack 2} = S_{\text{obs}} + L(2m-3)/m - M(m-2)^2/m(m-1)$$

Smith y van Belle (1984) derivaron un estimador Bootstrap de riqueza de especies basado en la proporción de unidades muestrales (p_j) que contienen a cada especie j . Su fórmula es la siguiente:

$$B = S_{\text{obs}} + \sum_{j=1}^{S_{\text{obs}}} (1 - p_j)^n$$

Chao y Lee (1992) desarrollaron una clase de estimadores utilizando el concepto estadístico de “cobertura de una muestra”: el estimador de cobertura basado en incidencias (ICE) y el estimador de cobertura basado en abundancias (ACE). El estimador ACE está basado en aquellas especies con 10 individuos o menos en la muestra. El Estimador ICE utiliza a las especies encontradas en 10 unidades de muestreo o menos (Colwell 1997). Los dos estimadores se diferencian en la manera en que se estima el coeficiente de variación de los datos.

Si tomamos una comunidad vegetal como una línea y la partimos en S segmentos, representando la longitud de cada segmento la “verdadera” proporción de la comunidad que “cubre” una de las S especies encontradas en toda la comunidad, la cobertura de la muestra es la suma de los segmentos que pertenecen a todas las especies en la comunidad. En seguida se muestran los pasos que se requieren para calcularlos:

Estimador de Cobertura basado en Abundancias (ACE) (Chao y Lee 1992, Chao *et al.* 1993):

1) Se obtiene el estimado de la cobertura de la muestra usando datos de abundancia. Su fórmula es:

$$C_{ACE} = 1 - F_1 / N_{raras}$$

en donde:

F_1 = frecuencia de "singletons" (número de especies representadas en la muestra por un solo individuo)

N_{raras} = número total de individuos de especies raras

2) Entonces se calcula el estimador ACE de riqueza de especies:

$$S_{ACE} = S_{abund} + (S_{raras} / C_{ACE}) + (F_1 / C_{ACE}) + \gamma^2_{ACE}$$

en donde

S_{raras} = número de especies raras (con 10 o menos individuos)

S_{abund} = número de especies abundantes (con más de 10 individuos)

γ^2_{ACE} = coeficiente de variación estimado de la abundancia de singletons en las especies raras, que se calcula como:

$$\gamma^2_{ACE} = \max \left[(S_{raras} / C_{ACE}) \sum_{i=1}^{10} i(i-1)F_i / (N_{raras})(N_{raras} - 1) - 1.0 \right]$$

Estimador de Cobertura basado en Incidencias (ICE) (Lee y Chao 1994):

1) Se calcula el estimado de la cobertura de la muestra usando datos de incidencia. Su fórmula es:

$$C_{ICE} = 1 - Q_1 / N_{infr}$$

en donde

Q_1 = frecuencia de únicos

N_{infr} = número total de ocurrencias de especies infrecuentes

2) Se obtiene el estimador ICE de riqueza de especies:

$$S_{ICE} = S_{freq} + (S_{infr} / C_{ICE}) + (Q_1 / C_{ICE}) + \gamma^2_{ICE}$$

en donde

S_{infr} = número de especies infrecuentes (encontradas en 10 o menos muestras).

S_{freq} = número de especies frecuentes (encontradas en 10 o más muestras)

γ^2_{ICE} = coeficiente de variación estimado de la frecuencia de únicos de las especies infrecuentes.

$$\gamma^2_{ICE} = \max \left[(S_{infr} / C_{ICE}) (m_{infr} / m_{infr} - 1) \sum_{j=1}^{10} j(j-1)Q_j / N_{infr}^2 \right]$$

en donde:

m_{inf} = número de muestras que tienen una especie infrecuente

Estimadores de Michaelis-Menten: El programa EstimateS determina dos diferentes estimadores Michaelis-Menten de riqueza: MMRuns y MMean. El primero calcula las estimaciones para cada corrida de aleatorización y después promedia todas las corridas (en este caso 100). Si hay algunas muestras mucho más ricas que otras y se cuenta con un número pequeño de muestras, los datos del MMRuns son erráticos, aún cuando los datos se aleatoricen 100 veces. El segundo método calcula las estimaciones a partir de curvas de acumulación promedio. Estas curvas se vuelven más lisas mientras más aleatorizaciones se promedien y sus estimaciones son menos erráticas que en el caso del MMRuns, pero más bajas para los mismos datos.

Porcentaje de eficiencia

Se usó arbitrariamente el 85% de la riqueza estimada por las dos herramientas usadas como un valor eficiente de muestreo. En el caso de los modelos de acumulación se usó como 100%, el valor de la asíntota registrada por las funciones y en los estimadores no paramétricos el valor estimado por estos estadísticos. Cabe mencionar que el esfuerzo necesario para registrar una nueva especie aumenta sustancialmente cuando la proporción de especies observadas se asemeja al número total de especies esperadas.

Los principales criterios que se tomaron en cuenta para proponer el 85% de eficiencia como nivel de evaluación de los muestreos fueron:

- a) Fuentes bibliográficas y algunas colecciones importantes. En el listado de especies registradas para la región Cofre de Perote existen seis especies que no fueron capturadas en nuestros muestreos (ver Apéndice 1), o sea un 10% del total de especies obtenidas.
- b) Colecta de especialistas alimentarios. En los muestreos se trató de capturar la máxima diversidad posible de acuerdo con los métodos de captura, sin embargo, existe la probabilidad de que existan especies con hábitos muy especiales, que no se hayan atrapado mediante esos métodos. Es probable que estas especies representen un 5% de la fauna de escarabajos copronecrófagos

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Tiempo de captura por comunidad

Para estimar el tiempo mínimo necesario (en días de muestreo) para obtener muestras representativas de escarabajos copronecrófagos por comunidad en los paisajes de la región Cofre de Perote, se utilizaron las siguientes fórmulas:

Para el modelo de dependencia lineal (Lamas *et al.* 1991):

$$t_q = \frac{-1 \ln(1-q)}{b}$$

en donde:

t_q = tiempo necesario para registrar una proporción determinada de la fauna total estimada por la asíntota de esta función:

q = es la proporción que se desea determinar de la fauna total estimada por la asíntota. En este caso 0.85.

Para el modelo de Clench (Soberón y Llorente 1993)

$$t_q = \frac{q}{b(1-q)}$$

Para dar una idea del esfuerzo de captura que se necesita realizar por día de muestreo en cada comunidad se usaron las "Unidades de Captura" (UC).

Resultados

Análisis por sitio

El análisis de patrones de acumulación de especies se llevó a cabo para 67 sitios de muestreo distribuidos en los tres paisajes. En el Apéndice 3 se muestran los ajustes a los modelos de acumulación, así como los valores de riqueza observada y estimada para cada sitio, de acuerdo con la herramienta usada. La riqueza de los sitios en el paisaje tropical varió de 4 a 15 especies, en el paisaje de transición estuvo entre 5 y 13 especies y en el paisaje de montaña varió de 0 a 7 especies. Los sitios más ricos en especies fueron dos bosques tropicales caducifolios: Jalcomulco y Rancho Real Minero.

Los sitios mejor colectados, según el modelo de Clench, fueron Cerro Gordo (un bosque tropical caducifolio) y un sitio ubicado a 11 km del poblado de El Conejo (un

ecotono de bosque de pino y pastizal de altura). Según el modelo de dependencia lineal la localidad mejor colectada fue km 2 desviación a La Concepción (incluye un bosque tropical caducifolio sobre “malpaís” y su potrero adyacente).

Los ajustes a los dos modelos (de Clench y de dependencia lineal) fueron mayores a 90% en todos los sitios, excepto en cuatro, donde los modelos explicaron sólo entre 84 y 89% de la varianza (un bosque tropical caducifolio sobre “malpaís”, un bosque tropical caducifolio perturbado, un bosque de pino-encino y un bosque antropizado de pino-ilite). En 39% de los sitios el modelo de dependencia lineal dio como resultado predicciones menores al número de especies capturadas y en el resto predicciones muy cercanas a la riqueza observada, mientras que para más de 90% de los sitios el modelo de Clench predijo asíntotas mayores.

Enseguida se muestra un ejemplo de las curvas de acumulación resultantes, que fueron construidas para los bosques tropicales caducifolios de Rancho Real Minero y Jalcomulco (Fig. 1). En cada gráfico se indica el número de especies observadas y estimadas.

En el Apéndice 3 se incluyen los valores de los estimadores no paramétricos de la riqueza correspondientes a los siete sitios muestreados con eficiencia cuyos datos no se ajustaron a los supuestos para usar los modelos de acumulación. Las estimaciones más bajas y más cercanas a la riqueza observada fueron las resultantes de los estimadores ICE y ACE. Los estimadores que dieron como resultado las riquezas más altas fueron los de Michelis Menten (MM). Los estimadores Jackknife y Bootstrap dieron estimaciones intermedias entre los estimadores basados en las coberturas de las muestras y el MM.

Evaluación de los muestreos

En 82% de los sitios se alcanzó más de 85% de eficiencia en el muestreo. De acuerdo al modelo de dependencia lineal, en esos sitios se alcanzó, en promedio, $99.11 \pm 5.76\%$ de la riqueza estimada, y según el modelo de Clench, $89.76 \pm 4.05\%$ del estimado.

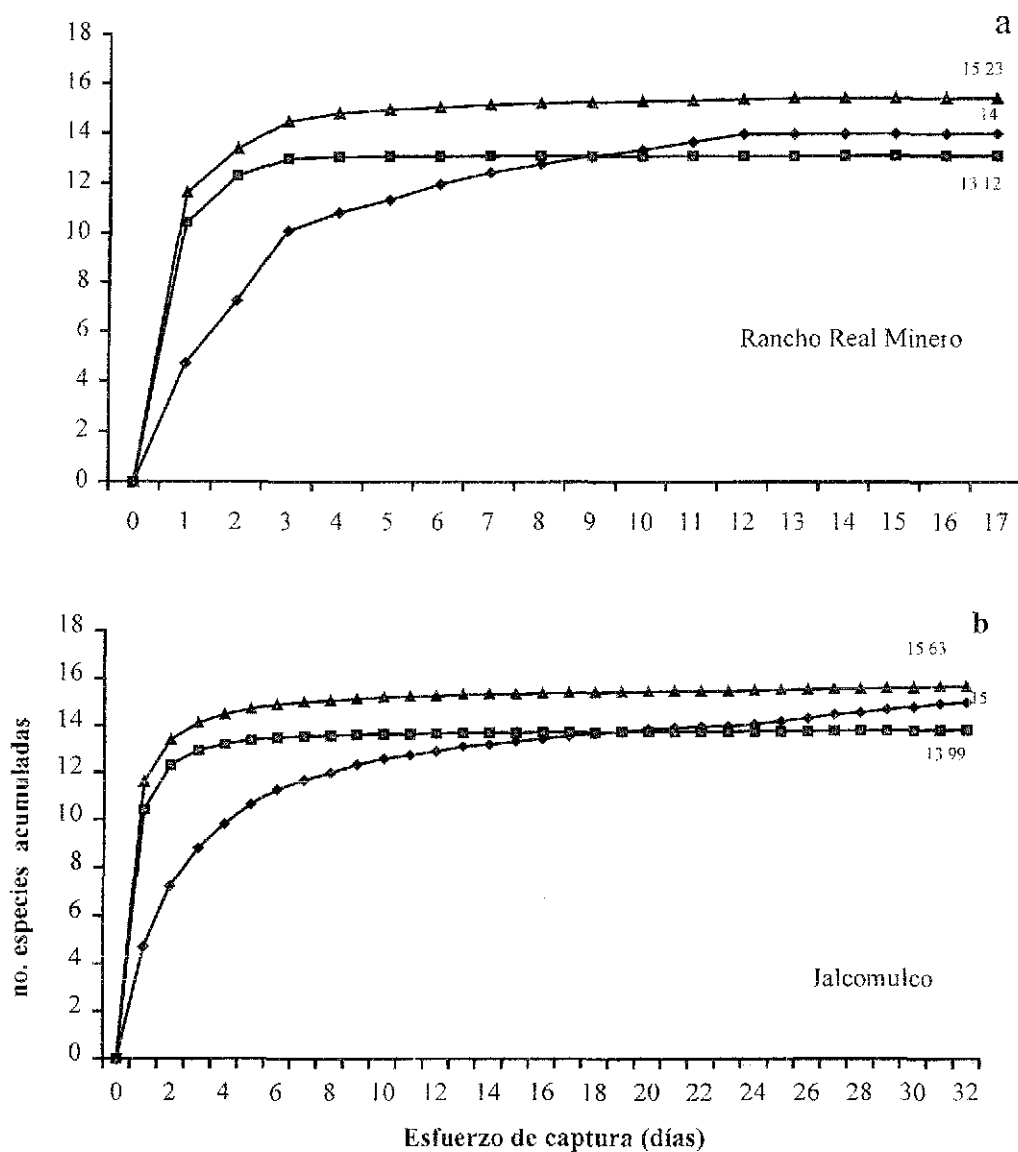


Fig. 1. Acumulación observada de especies de dos sitios con bosque tropical caducifolio ubicados en el paisaje tropical (◆) y ajuste de los datos a dos funciones de acumulación: modelo de dependencia lineal (■) y modelo de Clench (▲). Los números indican la asíntota correspondiente a cada modelo y el número de especies observadas.

Los ajustes a los modelos de acumulación y los valores de los estimadores no paramétricos de riqueza para los 67 sitios se pueden consultar en el Apéndice 3, donde se incluyen primero los resultados para los 55 sitios muestreados eficientemente y que se seleccionaron para efectuar los análisis de la diversidad alfa, beta y gamma (Capítulo V) y

en segundo lugar los valores obtenidos para los sitios que necesitan un esfuerzo de muestreo extra

En la siguiente sección se analizan los valores promedio de riqueza por comunidad, considerando únicamente los sitios bien muestreados.

Análisis por comunidad.

Todas las curvas de acumulación de las comunidades estudiadas en los tres paisajes mostraron formas asintóticas (Figs 2-9). Cada modelo dio como resultado estimaciones distintas, debido a los supuestos en que se basan (Soberón y Llorente 1993). Según el modelo de Clench se capturó más de 89% de la riqueza estimada promedio en los tres paisajes. De acuerdo con el modelo de dependencia lineal en el paisaje tropical y en el de transición se alcanzó la riqueza estimada promedio y en el paisaje de montaña este modelo predijo asintotas un poco menores a los valores observados.

En el Cuadro 1 se presentan los valores promedio de la riqueza observada y de la riqueza estimada en cada paisaje según el modelo de acumulación. El modelo de dependencia lineal predijo asintotas casi equivalentes a los valores observados tanto en el paisaje tropical como en el de transición. Para el paisaje de montaña la asintota estimada por este modelo fue menor a la riqueza observada. El modelo de Clench predijo una asintota mayor a la riqueza estimada en todos los paisajes, pero en el paisaje tropical las diferencias en los tres valores considerados fueron mayores.

Cuadro 1. Valores promedio de la riqueza observada y de la riqueza estimada según el modelo de acumulación ajustado. La medida de dispersión usada fue la desviación estándar

| Paisaje | tropical | transición | montaña |
|------------------------------|--------------|--------------|-------------|
| especies observadas | 12.66 ± 5.13 | 10.09 ± 2.91 | 5 ± 5.03 |
| Modelo de dependencia lineal | 12.73 ± 4.98 | 10.06 ± 2.62 | 4.95 ± 4.88 |
| Modelo Clench | 14.20 ± 5.67 | 11.08 ± 2.99 | 5.42 ± 5.09 |

Las comunidades mejor colectadas según el modelo de Clench fueron el encinar y el potrero adyacente a los bosques de pino y según el modelo de dependencia lineal, el encinar y el bosque de pino sobre "malpaís". En general, los modelos explicaron un alto porcentaje

de la varianza de los datos ($r^2 > 96\%$), excepto en el cafetal con sombra monoespecífica y en el bosque de pino-encino, donde sus valores fueron menores a 84% (Apéndice 4).

Enseguida se muestran las curvas de acumulación por comunidad de acuerdo al paisaje donde se ubican. En cada gráfico se indica el número de especies observadas y estimadas. Para la información completa sobre los ajustes (r^2 , parámetros de las funciones, asíntota y porcentaje registrado de la riqueza estimada) ver Apéndice 4. Los datos obtenidos son consistentes, ya que el modelo de Clench siempre dio estimaciones más altas que el modelo de dependencia lineal y los datos observados siempre fueron semejantes o un poco mayores a las estimaciones del modelo de dependencia lineal. La excepción fue el encinar, donde el número de especies observadas fue mayor que el valor de las asíntotas estimadas por los modelos.

Estimadores no paramétricos

En cuanto a los estimadores no paramétricos (Apéndice 4), los datos observados representaron más de 85% de la riqueza estimada por estas medidas. En el bosque tropical caducifolio todos los estimadores no paramétricos indicaron que se capturó más de 90% de las especies. En los potreros adyacentes a los mismos todos los estimadores indicaron más de 86% del estimado, excepto el Jack2 según el cual se colectó sólo 83% de las especies potenciales. En el bosque mesófilo se obtuvo más de 93% de las especies, en el bosque de pino-encino sobre “malpaís” se capturó más de 85% y en el bosque de pino más de 90%.

En el bosque mesófilo y en el bosque de pino, el estimador que dio como resultado la riqueza más baja fue el Jack2; en el potrero adyacente a bosque tropical caducifolio y en el bosque de pino-encino sobre “malpaís” las riquezas más bajas fueron estimaciones de ICE y ACE y en el bosque tropical caducifolio las estimaciones menores las proporcionaron los estimadores Chao1 y Chao2. Los estimadores Michaelis Menten dieron como resultado las riquezas más altas en el bosque mesófilo, en el bosque de pino-encino sobre “malpaís” y en el bosque de pino. En el bosque tropical caducifolio y en el potrero adyacente las estimaciones más altas las proporcionó el Jack2

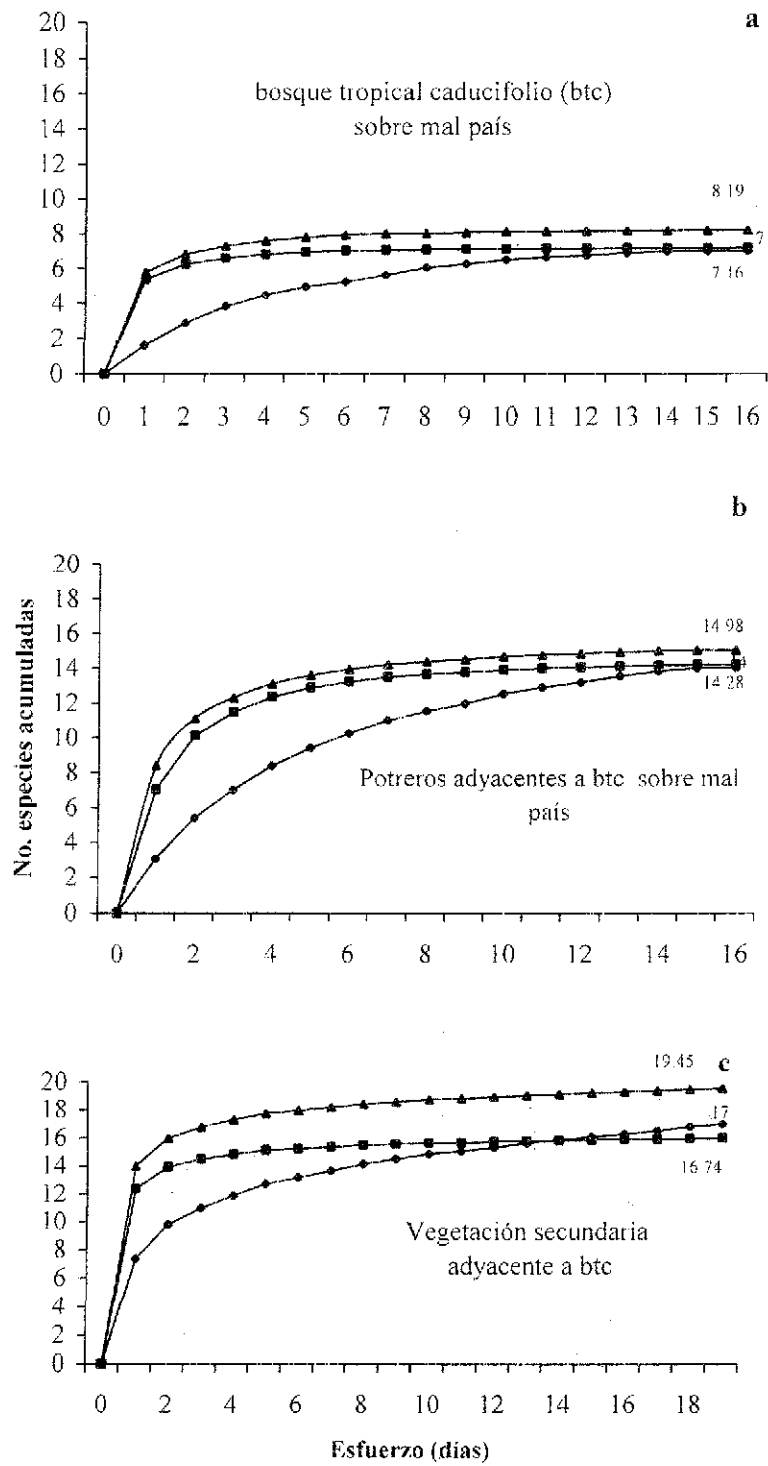


Fig. 2. Acumulación observada de especies de comunidades ubicadas en el paisaje tropical (♦) y ajuste de los datos a dos funciones de acumulación: modelo de dependencia lineal (■) y modelo de Clench (▲). Sobre cada curva se indica el valor de la asíntota o el número de especies observadas.

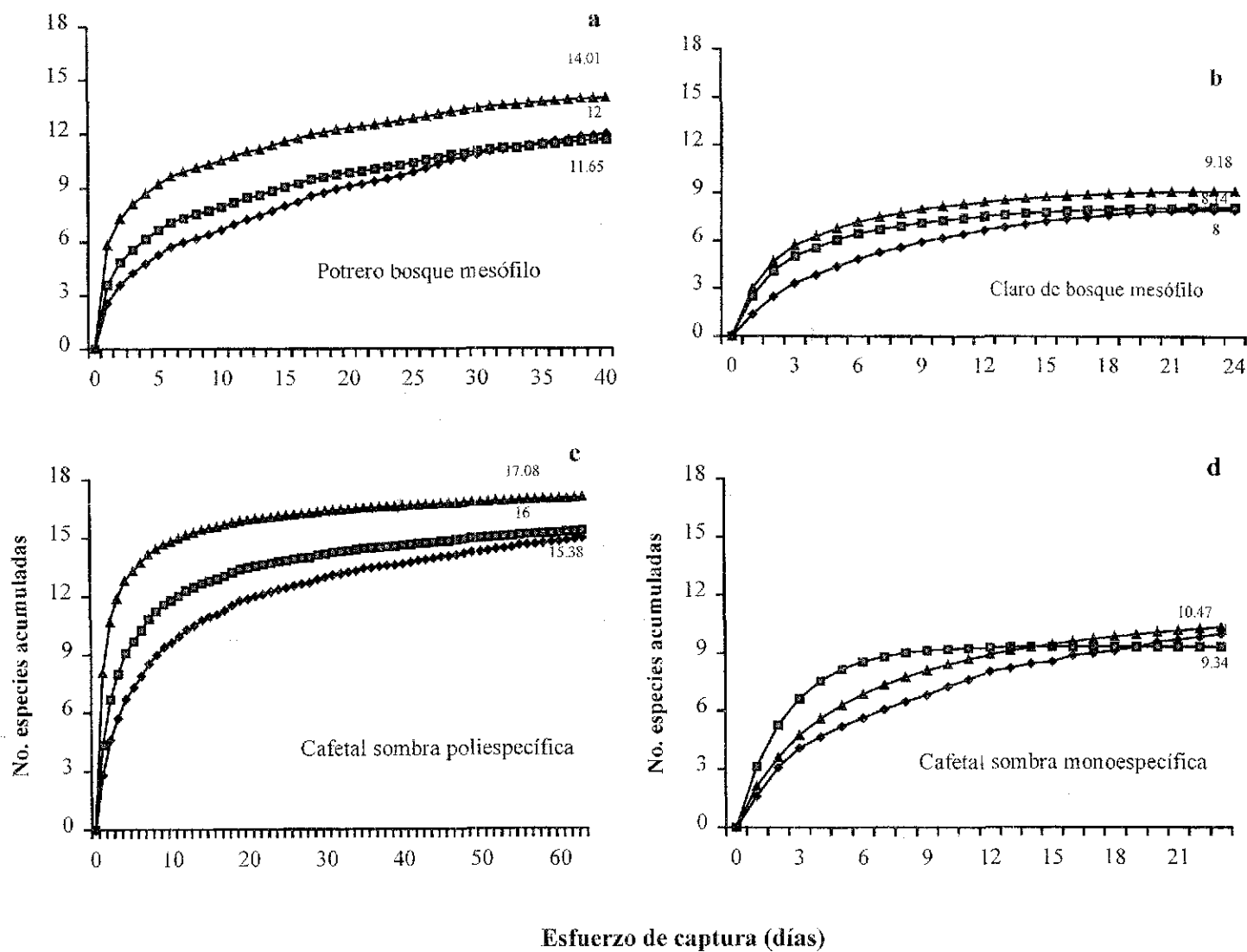


Fig. 3. Acumulación observada de especies de cafetales y comunidades adyacentes a bosques mesófilos (♦) y ajuste de los datos a dos funciones de acumulación: modelo de dependencia lineal (■) y modelo de Clench (▲). Los números indican la asíntota correspondiente a cada modelo y el número de especies observadas

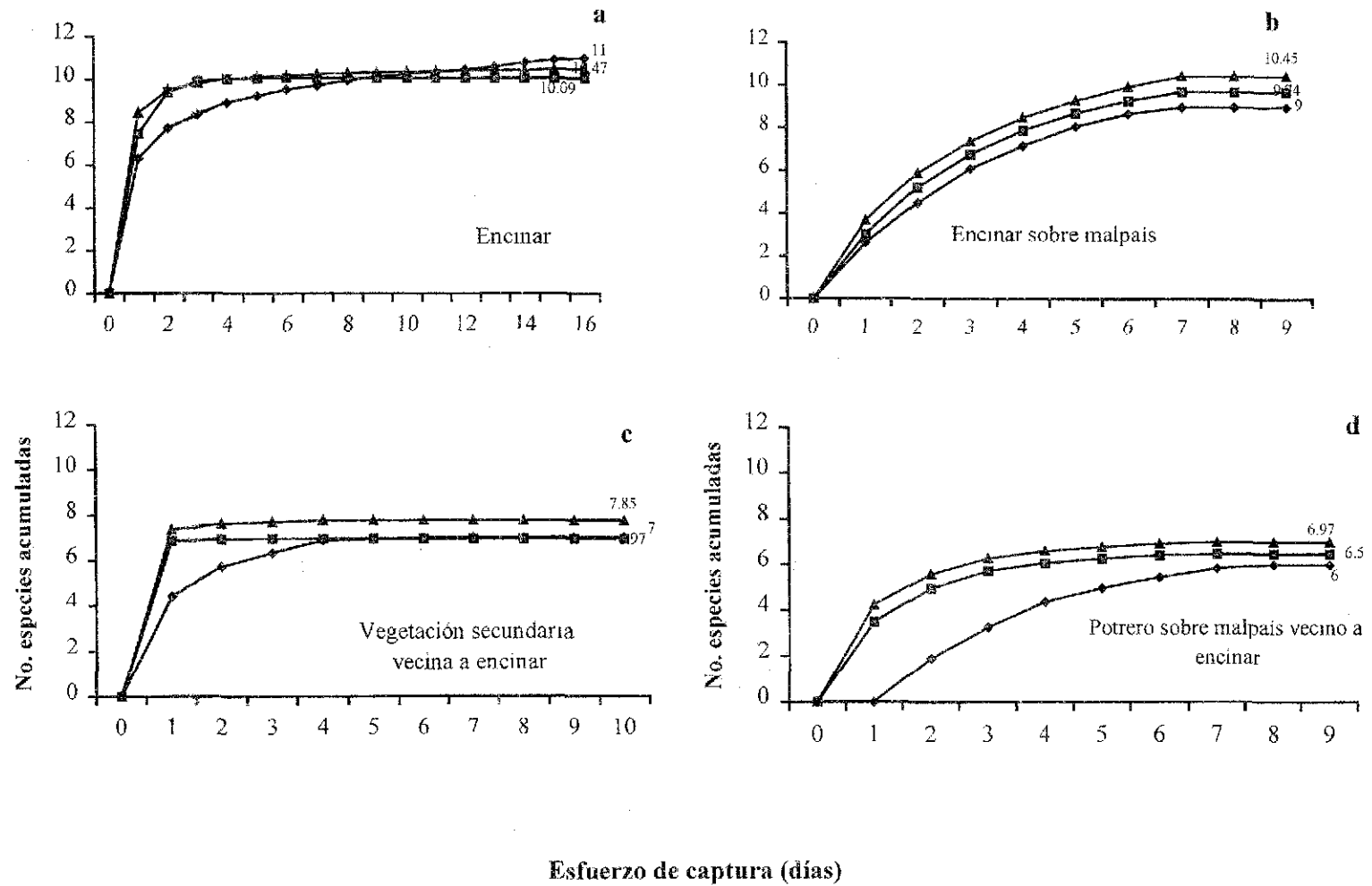


Figura 4. Acumulación observada de especies de encinares y comunidades adyacentes a los mismos (◆) y ajuste de los datos a dos funciones de acumulación: modelo de dependencia lineal (■) y modelo de Clench (▲). Los números indican la asíntota correspondiente a cada modelo y el número de especies observadas.

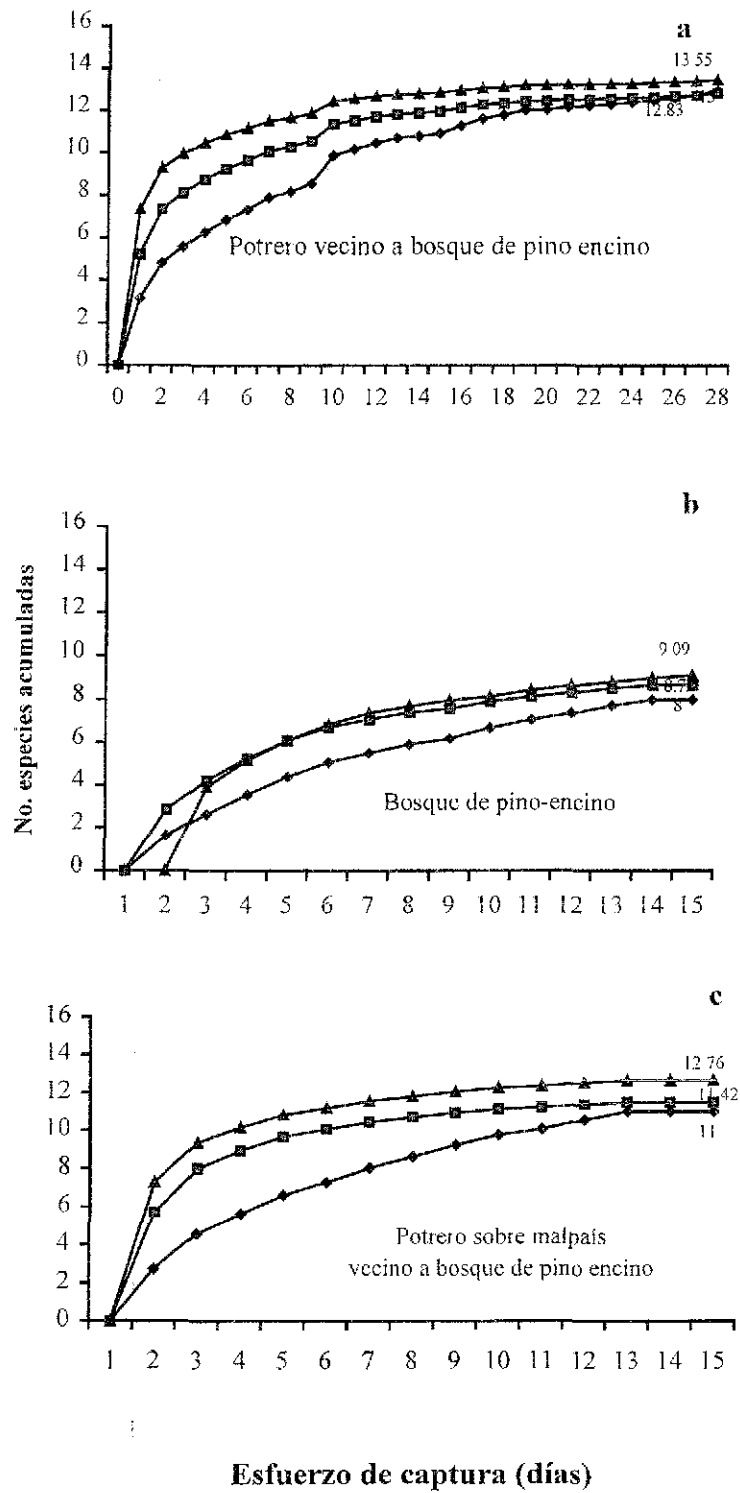


Fig. 5. Acumulación observada de especies de bosque de pino encino y potreros ubicados en el paisaje de transición (◆) y ajuste de los datos a dos funciones de acumulación: modelo de dependencia lineal(■) y modelo de Clench (▲). Se indican los valores de las asíntotas y el número de especies observadas.

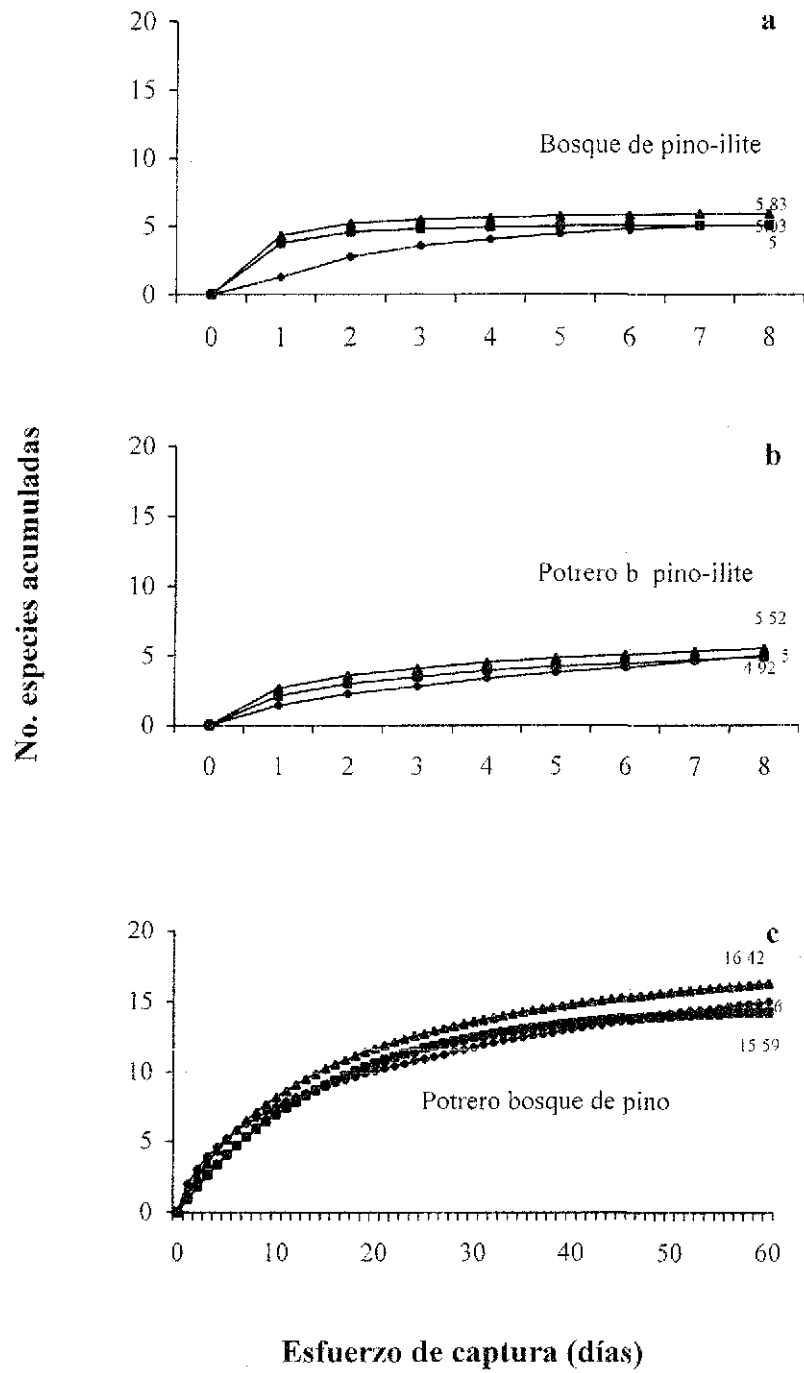


Fig. 6. Acumulación observada de especies de bosque de pino ilite y potreros adyacentes a esta comunidad y a bosques de pino en el paisaje de montaña (♦) y ajuste de los datos a dos funciones de acumulación: modelo de dependencia lineal(■) y modelo de Clench (▲). Se indican los valores de las asíntotas y el número de especies observadas.

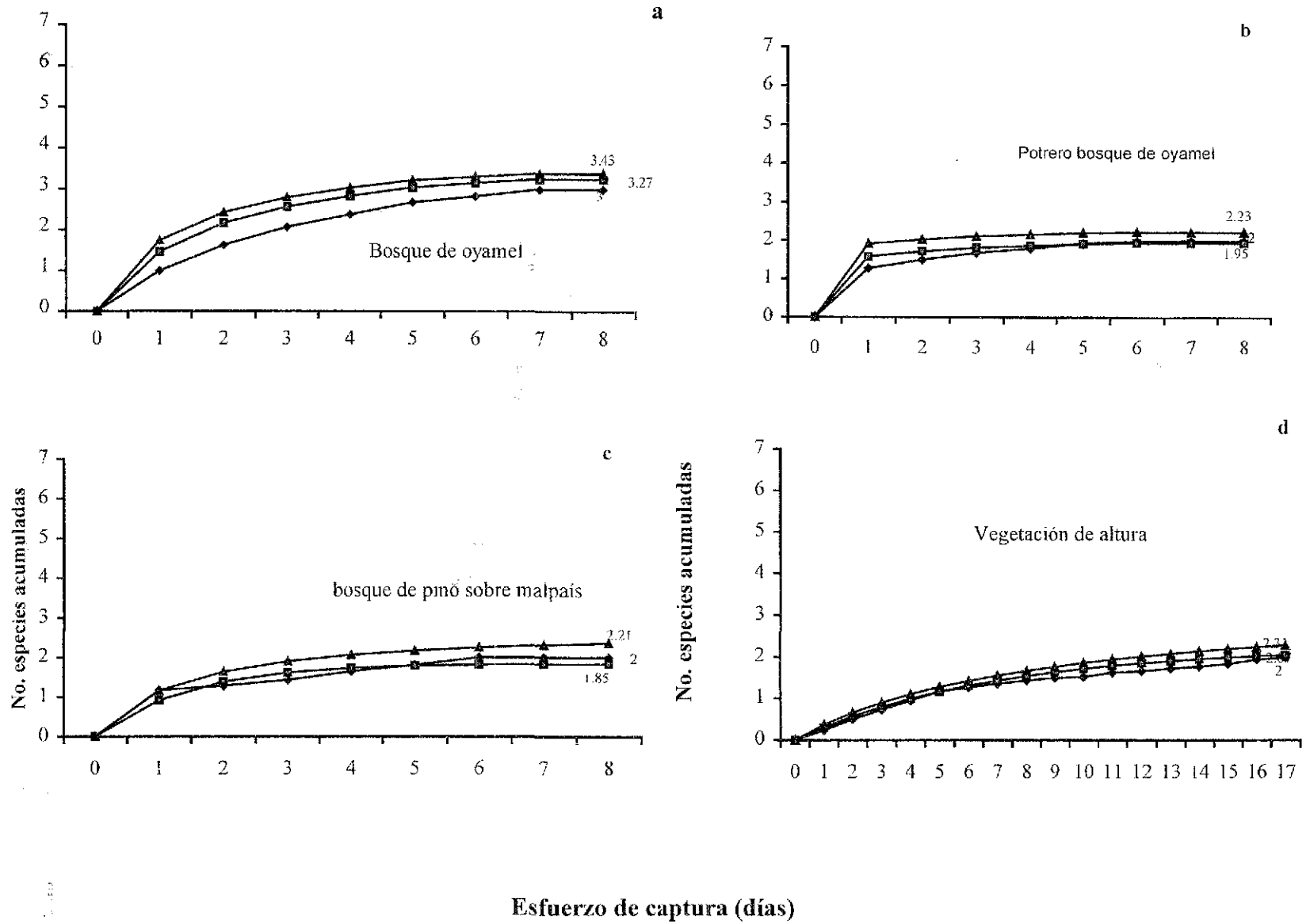


Fig 7. Acumulación observada de especies de comunidades ubicadas en el paisaje de montaña (◆) y ajuste de los datos a dos funciones de acumulación: modelo de dependencia lineal(■) y modelo de Clench (▲). Se indican los valores de las asíntotas y el número de especies observadas.

Tiempo de captura por comunidad

En los Cuadros 2, 3 y 4 se presenta el número de días de muestreo que se realizaron en cada comunidad de cada paisaje, así como el número de unidades de colecta (UC) y de días necesarios para obtener muestras representativas de escarabajos copronecrófagos en la región Cofre de Perote, según los modelos de acumulación. Es importante mencionar que el número de días de muestreo que se recomienda debe ser efectuado en la temporada de lluvias (mayo a octubre), distribuidos de preferencia a lo largo de estos meses (ver Capítulo III). Por ejemplo si se dice que se necesitan seis días de capturas en un bosque, se podría hacer un día de muestreo en mayo, otro en junio, otro en julio y así sucesivamente.

Según el modelo de dependencia lineal, en el paisaje tropical las comunidades que requieren el menor esfuerzo de captura son el bosque tropical caducifolio y la vegetación secundaria adyacente al mismo, y la comunidad que necesita más tiempo en campo es el potrero adyacente al bosque tropical que no crece sobre "malpaís (Cuadro 2). En el paisaje de transición requieren el menor esfuerzo de captura el encinar, la vegetación secundaria adyacente al mismo y el bosque de pino encino sobre "malpaís", mientras que los cafetales con sombra poliespecífica y los potreros adyacentes al bosque mesófilo necesitan tres veces más trabajo de campo que otras comunidades (Cuadro 3). En el paisaje de montaña la comunidad que requiere el menor tiempo en campo es el potrero adyacente a bosque de oyamel y se necesita dedicar el mayor tiempo a los potreros adyacentes a los bosques de pino y a la vegetación de altura (Cuadro 4). Es interesante que en general, en los tres paisajes los potreros adyacentes a los bosques más representativos del paisaje son comunidades que requieren un esfuerzo de captura considerable.

Según el modelo de Clench, en el paisaje tropical los bosques tropicales caducifolios son los que requieren el menor esfuerzo de captura mientras que la vegetación secundaria adyacente al mismo necesita la mayor inversión de tiempo (Cuadro 2). Es interesante observar el contraste tan fuerte entre las estimaciones de ambos modelos para esta última comunidad, ya que según el modelo de dependencia lineal requiere de muy poco tiempo de captura. En el paisaje de transición y en el paisaje de montaña las comunidades que necesitan mayor y menor esfuerzo de colecta coinciden en ambos modelos (Cuadros 3 y 4). Los cafetales con sombra poliespecífica son la comunidad que requiere más esfuerzo de toda la región.

Las estimaciones de los tiempos de captura del modelo de dependencia lineal fueron mucho menores que las resultantes del modelo de Clench. Se recomienda tomar en cuenta las predicciones de este último modelo, ya que de esta manera se tendrá la seguridad de que no se subestima el esfuerzo necesario.

De acuerdo con el modelo de dependencia lineal en todas las comunidades se utilizaron más días de muestreo de los necesarios, excepto en el potrero adyacente al bosque de pino-ilite, donde se utilizaron exactamente los días requeridos. Según el modelo de Clench el número de días de captura sobrepasó en mucho el esfuerzo de captura necesario sólo en algunas comunidades: en los bosques tropicales caducifolios y en potreros adyacentes a estos bosques, en el bosque mesófilo, en el cafetal con sombra poliespecífica, en el encinar sobre “malpaís” y en el bosque de pino-encino sobre “malpaís (Cuadro 2).

Cuadro 2. Características del muestreo y esfuerzo de captura necesario para un muestreo eficiente en algunas comunidades del paisaje tropical en la región Cofre de Perote, Veracruz. Se indica el esfuerzo necesario, según los modelos, para alcanzar el 85% de la asíntota.

| Características del muestreo | Comunidad | | | | |
|---|------------------------------------|--|--------------------------|--------------------------|-----------------------|
| | bosque tropical caducifolio (btc)* | bosque tropical caducifolio sobre "malpaís" (btcm) | potrero adyacente a btc* | potrero adyacente a btcm | vegetación secundaria |
| No. de sitios de muestreo | 6 | 2 | 4 | 2 | 2 |
| Días de muestreo | 91 | 14 | 51 | 15 | 19 |
| Unidades de captura promedio por día | 72 | 23 | 74 | 23 | 74 |
| 71 Unidades de captura promedio por periodo | 6570 | 322 | 3769 | 345 | 1365 |
| <i>Modelo de Clench</i> | | | | | |
| Esfuerzo en días | 5 | 14 | 10 | 14 | 19 |
| Esfuerzo en UC | 361 | 320 | 739 | 313 | 1365 |
| <i>Modelo de dependencia lineal</i> | | | | | |
| Esfuerzo en días | 3 | 8 | 6 | 9 | 5 |
| Esfuerzo en UC | 217 | 293 | 443 | 299 | 1176 |

*Los datos no cumplieron con el supuesto de normalidad, pero se incluyeron para dar una idea del esfuerzo necesario en esas comunidades.

UC = unidades de captura

Cuadro 3. Características del muestreo y esfuerzo de captura necesario para un muestreo eficiente en algunas comunidades del paisaje de transición en la región Cofre de Perote, Veracruz. Se indica el esfuerzo necesario, según los modelos, para alcanzar el 85% de la asíntota.

| Características del muestreo | Comunidad | | | | | | | | | | | | |
|-------------------------------------|-----------|-----|-----|------|------|-----|-----|-----|-----|-----|-------|-------|-------|
| | bm* | cbm | cmo | cpo | pbm | enc | pme | vse | enm | bpe | pmbpe | bpem* | pbpcm |
| No. de puntos de muestreo | 3 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 3 | 3 |
| Días de muestreo | 78 | 22 | 23 | 63 | 40 | 16 | 18 | 8 | 8 | 13 | 12 | 34 | 40 |
| UC promedio por día | 24 | 18 | 24 | 24 | 83 | 23 | 23 | 23 | 23 | 24 | 23 | 23 | 23 |
| UC promedio por periodo | 1864 | 396 | 550 | 1506 | 3336 | 368 | 414 | 184 | 184 | 311 | 276 | 782 | 920 |
| <i>Modelo de Clench</i> | | | | | | | | | | | | | |
| Esfuerzo en días | 27 | 21 | 21 | 57 | 36 | 13 | 18 | 8 | 8 | 13 | 12 | 13 | 35 |
| Esfuerzo en UC | 648 | 386 | 471 | 1366 | 2964 | 298 | 409 | 175 | 182 | 301 | 272 | 299 | 815 |
| <i>Modelo de dependencia lineal</i> | | | | | | | | | | | | | |
| Esfuerzo en días | 15 | 13 | 5 | 18 | 22 | 1 | 5 | 2 | 6 | 11 | 9 | 7 | 12 |
| Esfuerzo en UC | 360 | 342 | 436 | 1230 | 2753 | 286 | 381 | 156 | 169 | 289 | 244 | 161 | 772 |

bm= bosque mesófilo, cbm= claro de bosque mesófilo, cmo= cafetal con sombra monoespecífica, cpo= cafetal con sombra poliespecífica, pbm= potrero adyacente a bosque mesófilo, enc= encinar, pme= potrero sobre "malpais" adyacente a encinar, vse= vegetación secundaria vecina a encinar, enm= encinar sobre "malpais", bpe= bosque de pino-encino, pmbpe= potrero sobre "malpais" adyacente a bosque de pino-encino, bosque de pino-encino sobre "malpais", potrero adyacente a bosque de pino-encino sobre "malpais", TH= Tiro de Hayas, DUR= El Rincón del Duraznal UC = unidades de captura

*Los datos no cumplieron con el supuesto de normalidad, pero se incluyeron para dar una idea del esfuerzo necesario en esas comunidades.

Cuadro 4. Características del muestreo y esfuerzo de captura necesario para un muestreo eficiente en algunas comunidades del paisaje de montaña en la Región Cofre de Perote, Veracruz. Se indica el esfuerzo necesario, según los modelos, para alcanzar el 85% de la asíntota.

| Características del muestreo | Comunidad | | | | | | | |
|-------------------------------------|-----------------|-------------------|---------------|-------------------------|-----------------------------------|-------------------------------------|-----------------------------------|----------------------|
| | bosque de pino* | bosque pino-ilite | bosque oyamel | b. pino sobre "malpais" | potreros adyacentes a bosque pino | potrero adyacente bosque pino-ilite | potrero adyacente a bosque oyamel | Vegetación de altura |
| No. de puntos de muestreo | 4 | 1 | 1 | 1 | 4 | 1 | 1 | 3 |
| Días de muestreo | 52 | 7 | 7 | 7 | 54 | 7 | 7 | 17 |
| UC promedio por día | 24 | 23 | 23 | 23 | 83 | 23 | 23 | 23 |
| UC promedio por periodo | 1243 | 161 | 161 | 161 | 4504 | 161 | 161 | 391 |
| <i>Modelo de Clench</i> | | | | | | | | |
| Esfuerzo en días | 50 | 7 | 7 | 7 | 47 | 7 | 7 | 17 |
| Esfuerzo en UC | 1200 | 159 | 156 | 151 | 2544 | 151 | 152 | 382 |
| <i>Modelo de dependencia lineal</i> | | | | | | | | |
| Esfuerzo en días | 21 | 3 | 6 | 3 | 30 | 7 | 2 | 13 |
| Esfuerzo en UC | 504 | 138 | 149 | 126 | 3730 | 135 | 133 | 344 |

SA= Sierra de Agua. UC= unidades de captura

*Los datos no cumplieron con el supuesto de normalidad, pero se incluyeron para dar una idea del esfuerzo necesario en esas comunidades.

**TESIS CON
FALTA DE ORIGEN**

Discusión

En este trabajo el uso de modelos de acumulación y de estimadores no paramétricos de riqueza resultó altamente recomendable para la estimación de la riqueza teórica de los sitios y comunidades estudiadas en la región Cofre de Perote. Las estimaciones obtenidas nos permitieron hacer comparaciones rigurosas entre muestreos y evaluar el trabajo de campo realizado, lo que nos fue de mucha utilidad para seleccionar los sitios que serían usados para un estudio de la diversidad alfa, beta y gamma de escarabajos. Además se pudo calcular el tiempo mínimo necesario para obtener una fauna representativa de escarabajos en diez tipos de comunidades vegetales, una aplicación directa de estas herramientas en la planeación de protocolos de muestreo. Las curvas de acumulación permiten comprender y considerar las interacciones entre los métodos de captura, el diseño de los muestreos en espacio y en tiempo y los grupos de organismos estudiados. Se restringió su uso a estimaciones locales, siguiendo a Patterson (1994), porque su aplicación a nivel de paisaje no es recomendable debido a que la alta heterogeneidad de los mosaicos de vegetación que los conforman afectan mucho su efectividad.

Estimación de la riqueza de especies

Cuando se estima la riqueza de especies de un sitio o de una comunidad usando modelos de acumulación, según el modelo al cual se ajusten los datos obtendremos predicciones de riqueza distintas. El modelo de Clench por ejemplo, trabajando en diferentes regiones y con distintos taxones, dará como resultado asíntotas mayores a las que resultan de otros modelos (León Cortés 1994, León-Cortés *et al* 1998, Moreno y Halffter 1999, Vargas *et al.* 1999, Escobar 2000, Muñoz *et al* 2000), mientras que el modelo de dependencia lineal tenderá a alcanzar la asíntota muy rápidamente, lo que podría conducir a subestimar la riqueza de especies (León-Cortés *et al* 1998). Moreno y Halffter (1999) propusieron usar estos modelos asintóticos como predictores de los límites inferiores (dependencia lineal) y superiores (Clench) entre los cuales podría encontrarse la riqueza específica real. En esta tesis se siguió la aproximación de estos autores, a pesar de que tanto a nivel de sitio, como a nivel de comunidad el modelo de dependencia lineal predijo asíntotas un poco mayores a la riqueza observada en 61% de los sitios y en 48% de las comunidades. La razón para tomar esa decisión fue que la riqueza observada no fue

significativamente menor a la asíntota predicha por el modelo de dependencia lineal, sino más bien equivalente.

Por otra parte, el número teórico de especies puede subestimarse o sobrestimarse al variar la unidad de esfuerzo de colecta (Vargas-Fernández *et al.* 1999). El empleo de una unidad de esfuerzo inadecuada puede afectar la estructura estadística de las funciones de acumulación y modificar el tamaño esperado de la lista. El valor de los intervalos entre las unidades de esfuerzo se prolonga o disminuye al cambiar, por ejemplo de días de colecta a trampas/día o de persona/día a individuos. (León Cortés 1994; León-Cortés *et al.* 1998, Vargas-Fernández *et al.* 1999). En este trabajo se recomienda usar el número de días de muestreo como unidad de esfuerzo para construir las curvas de acumulación cuando se trabaja con escarabajos del estiércol en regiones heterogéneas, pues tiene la ventaja de que permite indicar a otros investigadores cuál debe ser la duración mínima de sus muestreos. Estas unidades de esfuerzo permiten que la planeación del trabajo de campo sea sencilla y rápida. Además conociendo cuántos días de muestreo y relacionándolos con el número de unidades de captura que se necesitan para realizar un muestreo eficiente, se puede decidir que tipo de método de captura usar y qué materiales comprar. Algunos autores recomiendan el uso de número de individuos como unidad de esfuerzo. Es verdad que es la medida más simple de esfuerzo, que no es sesgada (Moreno y Halfter 2000) y que las funciones de acumulación basadas en esta unidad tienen una forma menos irregular que las que se producen con otras medidas (León-Cortés *et al.* 1998), pero muestra el inconveniente de que continuamente se deben contar los individuos de especies ya descubiertas, así como los que representen nuevas especies (Colwell y Coddington 1995) lo que hace menos práctica la planeación de protocolos de muestreo.

Como resultado de las estimaciones obtenidas por los estadísticos no paramétricos se pueden hacer las siguientes sugerencias: si el análisis de diversidad se lleva a cabo por sitio se sugiere tomar como piso las estimaciones de riqueza proporcionadas por los estimadores ACE e ICE de Chao y Lee, que tienen un sesgo positivo grande (Palmer 1990) y como techo las de los estimadores Michaelis-Menten. El estimador de Michaelis-Menten y el Jackknife de primer orden reducen el sesgo en muestras pequeñas (Palmer 1990, 1991). Si los análisis son por comunidad, deben seguirse las propuestas de Palmer (1990, 1991). Este autor evaluó ocho métodos de extrapolación de riqueza de especies usando datos de la

vegetación de un bosque lluvioso. En este trabajo consideró los estimadores Jackknife y Bootstrap como los más usuales y a los Jackknife como los más precisos y menos sesgados. Todos los estimadores no paramétricos reducen el sesgo en muestras grandes (>50), excepto el $Chao_2$ y el Jackknife de segundo orden que son estimadores ideales para números de muestra.

Tiempo de captura por comunidad

En esta investigación mediante la aplicación de las curvas de acumulación se identificaron las comunidades donde se necesita realizar el mayor esfuerzo de captura. Estas fueron: la vegetación secundaria y los potreros adyacentes al bosque tropical caducifolio en el paisaje tropical; los cafetales con sombra poliespecífica y los potreros adyacentes al bosque mesófilo en el paisaje de transición, y los potreros adyacentes a bosque de pino en el paisaje de montaña. Todas estas comunidades tienen dos características en común: están asociadas con la actividad humana y tienen riquezas altas. Por ejemplo, la riqueza de especies en la vegetación secundaria adyacente al bosque tropical caducifolio (17) fue sólo un poco menor a la obtenida en estos bosques (22).

Cuando se inició este trabajo se tenía la hipótesis de que comunidades como los potreros, llegarían a la asíntota rápidamente y que los bosques, que son más heterogéneos tardaría más en alcanzar la asíntota. Sin embargo sucedió todo lo contrario, los potreros no son comunidades pobres en especies de escarabajos, sino al contrario resultaron ser muy diversas, principalmente en el paisaje tropical y de montaña; y necesitaron muchos días de captura para tener un muestreo confiable. Esto se ha encontrado también en sabanas de la Reserva de Nukak Guaviare, Colombia (Escobar 2000) donde la tasa de acumulación de especies en los potreros es mucho más lenta que en los bosques. En los bosques, con mayor facilidad que en los potreros, se logra capturar una representación de su fauna de escarabajos copronecrófagos porque han existido en la región desde hace muchos años, lo que le da cierta estabilidad a su fauna. En cambio en los potreros ha habido y sigue habiendo una continua colonización, porque ofrecen una opción nueva, en comparación a los bosques, de espacio y alimento para los escarabajos heliófilos. Esto es muy evidente en el potrero adyacente al bosque de pino del paisaje de montaña, que es una comunidad muy rica en especies y con una composición de especies entre sitios muy diversa.

Los cafetales con sombra poliespecífica se localizan en el paisaje de transición y varían mucho en su estructura. Los árboles de sombra que se utilizan pueden ser los mismos del bosque mesófilo, pero también pueden ser frutales o leguminosas. Esta heterogeneidad se refleja en el tiempo que se requiere para realizar capturas en ellos.

La riqueza de la vegetación secundaria parece estar determinada por fenómenos dispersivos y por las características de territorios cercanos. En estas comunidades no existen especies exclusivas de escarabajos, sino que todas las especies están presentes en otras comunidades cercanas, como el bosque tropical caducifolio. La riqueza de especies en estos sistemas es muy cambiante de acuerdo al estado sucesional en que se encuentran y esto se refleja en los tiempos de captura que requieren.

En cuanto a los resultados obtenidos en las comunidades originales, el bosque mesófilo fue donde se debió hacer el mayor esfuerzo de campo. Este bosque es el más heterogéneo de la región.

Se sugiere estimar el tiempo de captura necesario después de realizar el primer periodo de colectas, para evitar utilizar más tiempo del necesario en salidas a campo.

Evaluación del trabajo de campo

Las estimaciones de riqueza nos permitieron hacer comparaciones rigurosas entre muestreos y evaluar el trabajo de campo realizado. De 67 sitios trabajados sólo 55 registraron más del 85% de la asíntota predicha por los modelos. Los sitios que quedaron fuera se muestrearon durante la temporada de lluvias al igual que en otras comunidades y se usaron métodos de captura y UC semejantes a las utilizadas en otros sitios.

La elección del porcentaje de eficiencia que se trabajó fue una elección arbitraria del autor de esta tesis, quien reconoció un 15% de especies no colectadas: 10% citadas en fuentes bibliográficas y 5% de posibles especialistas alimentarias no capturadas. Esta decisión no quitó representatividad a la fauna colectada de cada paisaje y comunidad estudiada, y permitió aprovechar el trabajo de campo realizado. Se realizaron algunas especulaciones aumentando el porcentaje de eficiencia a 90% y, en la mayor parte de las comunidades, las asíntotas predichas no aumentaban sustancialmente las estimaciones obtenidas. Las predicciones de las curvas de acumulación revelaron que continuar con los

mismos métodos de captura no sería adecuado para capturar especies adicionales, sino que serían necesarios métodos de captura adicionales.

Otro factor que es importante considerar en una evaluación del trabajo de campo es el grupo que se está estudiando y la comunidad donde se trabajará. Un ejemplo muy claro se encontró en la Reserva de El Triunfo, en Chiapas (Muñoz *et al.* 2000), donde para anfibios y ratones se necesitó de un menor esfuerzo de captura que para los reptiles. Para los anfibios el cafetal y el bosque de pino-encino son las comunidades donde se requiere un mayor esfuerzo, para los roedores es el bosque mesófilo y para los reptiles todavía no se ha determinado porque apenas se han encontrado entre el 50 y el 67% de las especies.

Conclusiones

- La utilización de las funciones de acumulación implica grandes mejoras en la planeación y diseño de protocolos para estudios de conservación y biodiversidad.
- Los modelos asintóticos de acumulación son predictores útiles de los límites inferiores y superiores entre los cuales podría ubicarse la riqueza específica real.
- La unidad de esfuerzo días de muestreo permite indicar a otros investigadores cuál debe ser la duración mínima de los muestreos de acuerdo a la comunidad de interés. En ese sentido, el uso del número de individuos como unidad de esfuerzo muestra limitaciones.
- Las comunidades donde se necesita realizar el mayor esfuerzo de captura en la región Cofre de Perote están asociadas con la actividad humana y tienen altas riquezas de especies.

V. DIVERSIDAD ALFA, BETA Y GAMMA DE ESCARABAJOS COPRONECRÓFAGOS EN TRES PAISAJES ANTROPIZADOS DE LA REGIÓN COFRE DE PEROTE

Resumen

Se examina como las diversidades alfa y beta influyen en la riqueza de especies de un paisaje (diversidad gamma), así como el fenómeno recíproco. Es decir, como la riqueza en especies de un paisaje (un fenómeno histórico-biogeográfico) contribuye a determinar los valores de la diversidad alfa y la intensidad del recambio entre comunidades. Se utiliza como grupo indicador a los escarabajos copronecrófagos (Scarabaeoidea: Scarabaeinae, Geotrupinae y Silphidae). De una manera lateral se incluye información sobre la subfamilia Aphodiinae (Scarabaeoidea), escarabajos coprófagos no incorporados al manejo del grupo indicador.

Los paisajes estudiados son tres: tropical, de transición y de montaña y están situados en un gradiente altitudinal en la región Cofre de Perote, Veracruz. En el conjunto de los tres paisajes se realizaron muestreos regulares en 67 sitios, más muestreos ocasionales en 69 lugares más. Se estudiaron las siguientes comunidades: bosque tropical caducifolio, bosque mesófilo de montaña, encinar, bosque de pino-encino, bosque de pino y bosque de oyamel, potreros, vegetación secundaria y cafetales adyacentes a estos bosques. Algunas de estas comunidades crecen también sobre "malpais".

Se capturaron un total de 16152 ejemplares de 60 especies, 52 especies de Scarabaeinae, 4 de Geotrupinae y 4 de Silphidae. En el paisaje tropical la comunidad más rica en especies es la selva baja caducifolia; en el paisaje de transición son los bosques mesófilos. Ambas son las comunidades naturales más importantes de sus pisos altitudinales. Por el contrario en el paisaje de montaña la mayor riqueza se encuentra en praderas y potreros, un tipo de comunidad favorecido o incluso creada por la intervención humana. Esto se explica por la expansión de especies heliófilas del Altiplano mexicano en estos lugares. En el paisaje tropical los potreros presentan una riqueza en especies próxima a la de las selvas, pero una composición parcialmente diferente, caracterizada por la dominancia de especies heliófilas y coprófagas, a las que se suman las especies más ubicuas compartidas con la selva. En el paisaje de transición se puso en relieve la importancia de los cafetales de sombra poliespecífica para la conservación de la fauna del bosque mesófilo. Estos cafetales, el tipo de comunidad con cubierta arbórea que ocupa la

mayor superficie en este paisaje, permiten a los grupos estudiados la intercomunicación entre los fragmentos remanentes de bosque mesófilo.

Para los escarabajos que constituyen el grupo indicador, a nivel de paisaje (no localmente) la fragmentación de las comunidades naturales no parece haber ocasionado pérdidas en el número de especies. Aparentemente, la perturbación humana ha sido superada por razones distintas en cada paisaje. En el tropical porque existe una fauna heliófila característica de los potreros, fauna que incluso ha aumentado con dos especies invasoras recientes. En el paisaje de transición por el efecto de los cafetales de sombra poliespecífica que crean una matriz de intercomunicación. En el de montaña porque la expansión de las praderas ha ampliado las condiciones favorables para las especies heliófilas. Estos resultados no tienen forzosamente que repetirse con otros grupos de organismos.

Palabras clave: *Diversidad alfa, diversidad beta, complementariedad, diversidad gamma, paisaje antropizado, efectividad de captura, curvas de acumulación, Scarabaeinae, Geotrupinae, Silphidae, Aphodiinae, región Cofre de Perote.*

Introducción

El nivel de organización biológica más ampliamente usado en el estudio de la biodiversidad, es el de especie u organizmico (este último término *sensu* Harper y Hawksworth 1994). La razón más importante para ello está en que las especies, a pesar de las diferencias de criterio que mantienen distintas escuelas de sistemáticos, son fácilmente detectables y cuantificables en la naturaleza. El número de especies de un grupo indicador que existe en un sitio, una comunidad o una región es un parámetro que se mide sin grandes complicaciones técnicas o conceptuales.

En la evaluación de la diversidad de especies, el nivel de escala espacial al que se trabaja es importante, pues dependiendo de cual sea variará la importancia relativa de los procesos que influyen en la misma. Así, a nivel local o de comunidad la mayor influencia la ejercen los procesos ecológicos como estructura del nicho, interacciones biológicas y variables ambientales. A nivel regional, los aspectos evolutivos y biogeográficos como la dispersión, la extinción o la especiación son los más importantes. A nivel de mesoescala o de paisaje, ambos tipos de procesos influyen de manera sustancial en el número y composición de las especies (Ricklefs y Schluter 1993).

El uso de los paisajes para la evaluación, monitoreo y conservación de la diversidad de especies ha sido considerado por un creciente número de especialistas (Noss 1983, Franklin 1993, McNaughton 1994, Forman y Collinge 1996, Harris *et al.* 1996, Miller 1996, Noss 1996, Halffter 1998a,b) como de alto valor teórico y práctico, ya que permite realizar un análisis integral de un problema complejo. A nivel de paisaje, Whittaker (1972, 1977) identificó tres componentes de la diversidad de especies: diversidad alfa o riqueza en especies de comunidades particulares consideradas como homogéneas, la diversidad beta o grado de diferencia en la composición de especies entre las diferentes comunidades y diversidad gamma o diversidad de especies de un paisaje. Para estudiar las relaciones dinámicas entre las diversidades α , β y γ se escogieron paisajes ubicados en la región Cofre de Perote, Veracruz. En esta región la perturbación de la vegetación natural es muy antigua ya que desde antes de la conquista había altas densidades de población indígena que entre otras actividades agrícolas practicaba el sistema de roza, tumba y quema. Actividades a las que se une a partir del siglo XVI la cría de ganados ovino (hoy prácticamente abandonada) y vacuno (Barrera-Bassols y Rodríguez 1993) y, más tarde, la siembra de caña de azúcar

(Prieto 1968, Rodríguez 1970, Ponce y Núñez 1992). Las modificaciones debidas a la actividad del hombre han dado como resultado que existan en la región Cofre de Perote paisajes formados por complejos mosaicos de parches de vegetación primaria, comunidades secundarias, pastizales y cultivos perennes y anuales. Estos paisajes representan un reto para el estudio de la biodiversidad.

En este trabajo se analiza como las diversidades alfa y beta influyen en la riqueza en especies (diversidad gamma) de un grupo indicador en tres paisajes antropizados. También se plantea cómo ocurre el fenómeno contrario. Es decir como la riqueza en especies de un paisaje: un elemento histórico-biogeográfico afectado por las transformaciones antrópicas, principalmente fragmentación de comunidades, determina los valores de la diversidad alfa y la intensidad del recambio entre comunidades.

Métodos

Grupos indicadores

El término “grupo indicador” se utiliza en ecología en distintos contextos. Para designar grupos que ponen en evidencia una perturbación (como la presencia de un agente contaminante), para grupos característicos de una situación espacio-temporal (por ejemplo una etapa sucesional), o bien para grupos que permiten una aproximación a la riqueza en especies de un lugar o un paisaje. Como señalan Favila y Halffter 1997: “...the function of the indicator group is to make possible the approximation of an answer to a complex and laborious problem, that of measuring and monitoring total biodiversity” En este sentido se usa el término grupos indicadores en esta tesis.

Se trabajó con un grupo indicador cuya utilidad ha sido probada en trabajos previos (Halffter y Favila 1993, Halffter *et al.* 1995, Favila y Halffter 1997, Lobo *et al.* 1997, Halffter 1998 a, b, Forsyth *et al.* 1998, Lobo *et al.* 1999, Escobar 2000, Escobar y Chacón de Ulloa 2000 y Halffter y Arellano 2001): los escarabajos copronecrófagos. Este grupo está integrado por dos subfamilias de Scarabaeoidea: Scarabaeinae (familia Scarabaeidae) y Geotrupinae (familia Geotrupidae), más la familia Silphidae. De una manera lateral (Apéndice 5), se incluye información sobre la subfamilia Aphodiinae (Scarabaeoidea), escarabajos coprófagos no incorporados al manejo del grupo indicador porque no cumplían

con uno de los criterios básicos: que su taxonomía sea conocida y estable (Favila y Halffter 1997).

Investigaciones previas realizadas con los escarabajos copronecrófagos en la región Cofre de Perote, han sido una sólida base para la realización de esta tesis, pues han proporcionado conocimientos sobre los elementos biogeográficos de la diversidad de especies a nivel regional (Halffter *et al.* 1995) y sobre la importancia relativa de la cubierta arbórea frente a la oferta de alimento en la diversidad de especies y en la estructura del gremio de los escarabajos del estiércol (Halffter y Arellano 2001).

Escala espacial de trabajo

Definiciones

En varios apartados de este trabajo se precisará el sentido en que se usan algunos términos.

Paisaje: Forman y Godron (1986) definen el paisaje como un área terrestre que puede ser topográficamente heterogénea pero con singularidad geográfica, climática e histórica, integrada por un conjunto de ecosistemas interactuantes que se repiten de forma similar.

Sitio: mínima extensión en términos de espacio y tiempo, que contiene una muestra de un determinado ensamble funcional o de una comunidad (G. Halffter y C. Moreno, *com pers.*). Para los fines de un estudio como este, es equivalente a “punto” o “lugar”.

La definición de *comunidad* que se usa en este trabajo es la de Begon, Harper y Townsend (1990).

Para el análisis de la biodiversidad se maneja el término de *vegetación de altura*, que incluye a los distintos tipos de comunidades vegetales que se encuentran por encima de los 3500 m de altitud. No se individualizaron estas comunidades porque los coleópteros aquí estudiados son escasos (tanto en especies como en individuos), y por tanto no cumplen la función de indicadores.

En la vegetación de altura los tipos de comunidades más extendidos son: el bosque de pino (*Pinus hartwegii*) que tiene como arbustos: *Juniperus monticola* y *Berberis schiedeana*, y como estrato herbáceo: *Muhlenbergia macroura*, *Stipa ichu*, *Trisetum*

spicatum y *Calamagrostis tolucensis*. Esta formación se encuentra entre 3500 y 4000 m de altitud. El páramo (4000 a 4200 m de altitud) es una comunidad predominantemente herbácea, con especies distintas de las que se encuentran en el bosque de pino, más los mismos arbustos arriba mencionados (Narave, 1985).

Se usa el término *potrero* para designar áreas desmontadas en las que se han establecido pastos. Estas áreas se dedican al ganado, que en la región es prácticamente sólo vacuno.

Denominamos *vegetación secundaria* a la que crece en terrenos donde se sembraba maíz y que los campesinos han abandonado por algún tiempo.

Delimitación de los paisajes

Se trabajó en tres paisajes que se suceden altitudinalmente: tropical, de transición y de montaña. Estos paisajes se delimitaron usando el esquema de regionalización ecológica del territorio central de Veracruz propuesta por INEGI (1988) y SEDUE (1988), intervalo de escalas (1:100,000 a 1:500,000) que define tres "Sistemas Terrestres". El esquema anterior se confrontó con una clasificación de sitios de acuerdo a su composición de especies usando el programa Statistica (Statsoft 1991) (Fig. 1) y se complementó con el trabajo de Halfiter *et al.* (1995) quienes realizaron un estudio de los elementos biogeográficos de la diversidad de especies de escarabajos copronecrófagos a nivel regional.

Las características de los paisajes estudiados y de la Región Cofre de Perote pueden ser consultadas en el Capítulo II.

Métodos de captura

Trampas

Se utilizaron tres diferentes diseños de trampas que comparten una característica, que es que a todas ellas se les pone un plato fijado con cuatro alambres en forma de gancho, cubriendo la trampa a manera de techo, como protección para evitar que se inunden:

- a) Trampas de caída con cebo en superficie: botes de plástico de 1 litro de capacidad (13 cm de largo, 12 cm de diámetro superior, 9 cm de diámetro inferior), enterrados

a) a nivel del suelo, cebados con 150 g de excremento fresco de vaca o con la misma cantidad de calamar. El estiércol se coloca en una media de nylon cerrada por ambos extremos, fijada al plato con un hilo de cáñamo y el calamar se pone en la

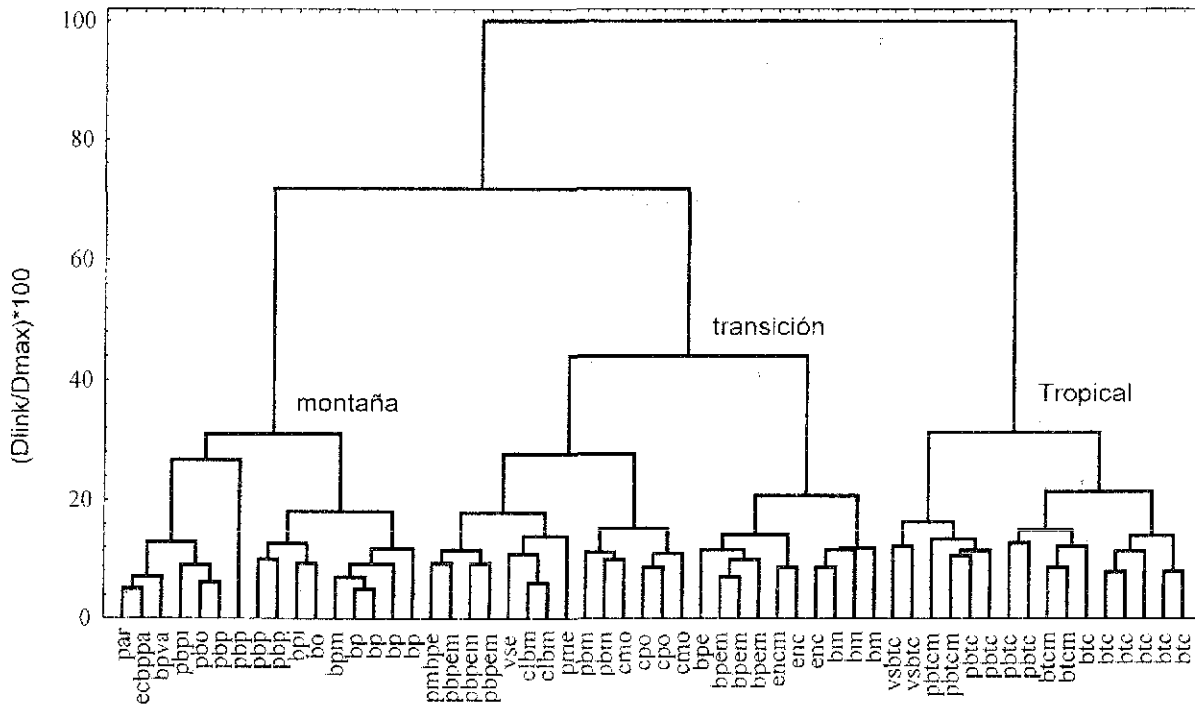


Fig. 1. Clasificación de sitios, usando como método de agrupación el promedio no ponderado (UPGMA) y como medida de disimilitud la distancia Euclidiana (ajustada a porcentaje). Los tres paisajes se separaron como tres grandes grupos de sitios. Cada comunidad estudiada se simboliza con sus iniciales, a saber: bm = bosques mesófilos, bo = bosque de oyamel, bp= bosque de pino, bpe = bosque de pino-encino, bpem = bosque de pino-encino sobre "malpaís", bpi= bosque de pino ilite, bpm= bosque de pino sobre "malpaís", btc = bosques tropicales caducifolios, btcm = bosques tropicales caducifolios sobre "malpaís; cm = cafetales con sombra mono-específica, cp = cafetales con sombra poliespecífica; enc = encinar, enm = encinar sobre "malpaís"; pbm = potreros adyacentes a bosques mesófilos, pbo = potrero adyacente a bosque de oyamel, pbp= potreros vecinos a bosques de pino, pbpe = potrero vecino a bosque de pino-encino, pbpi= potrero vecino a bosque de pino ilite, pbtc = potreros adyacentes a bosques tropicales caducifolios, pbtem = potreros adyacentes a bosques tropicales caducifolios sobre "malpaís", pmbpe = potrero sobre "malpaís", vecino a bosque de pino-encino; pme =potrero sobre "malpaís", vecino a encinar; va = vegetación de altura; vsbtc = vegetación secundaria vecina a bosques tropicales caducifolios, vse = vegetación secundaria vecina a encinar.

parte posterior del plato, dentro de un frasco de plástico transparente de 60 ml de capacidad, con pequeñas perforaciones para que salgan los olores. Dentro del recipiente se vacían 250 ml. de agua con ½ cucharadita de detergente.

- b) Trampas de caída con cebo en el fondo: recipientes de plástico de 1 litro de capacidad, enterrados a nivel del suelo, cebados con 50 g de excremento humano o con la misma cantidad de calamar. El cebo se colocaba sobre una capa de tierra en el fondo del bote.
- c) Necrotrampa permanente NTP 80: botes de 1 litro de capacidad, enterrados a nivel del suelo, cebados con 50 g de calamar. El cebo se fijaba en la parte posterior del plato, dentro de un frasco de plástico transparente, con pequeñas perforaciones para que salieran los olores. Dentro del recipiente se vaciaban 500 ml de alcohol acidulado como conservador.

Los tiempos de revisión y cambio de cebo fueron de 24 h en el caso de los tres primeros tipos de trampas y de 30 días para la NTP 80.

Durante los periodos de muestreo, independientemente del tipo de trampa, se colocaron, en promedio, cinco trampas de cada cebo por sitio. La excepción fueron dos sitios con bosque tropical caducifolio donde se realizaron colectas intensivas durante 1995-1996. En el Cuadro 1 se muestra una síntesis del número total y el tipo de trampas colocadas por sitio y por periodo de muestreo y el número de sitios de captura trabajados por periodo.

Colectas directas

Las colectas directas se llevaron a cabo de la siguiente forma: durante 1989-1990, se hicieron colectas manuales en frutos y excrementos de animales silvestres y de ganado en localidades donde se realizaron muestreos ocasionales y en localidades que se visitaban regularmente. En estas últimas se revisaron diez boñigas mensuales. En 1992-1993 no se realizaron colectas directas. En 1994 se hicieron colectas directas en frutos en estado de descomposición y en excrementos de animales silvestres y de ganado en localidades ocasionales y se realizaron observaciones por horas en localidades muestreadas mensualmente. Para hacer estas observaciones se colocaron en cada sitio dos cebos de excremento humano y dos cebos de calamar, separados una distancia de 25 m. Cada uno

sobre una superficie de papel. Se llevaron a cabo entonces observaciones y conteos de las especies que llegaban a los cebos hasta acumular 46 h. En 1995 se capturaron ejemplares en 34 mojones vacunos, en las localidades con potreros. En la vegetación secundaria vecina a bosque tropical caducifolio se realizaron colectas directas en excrementos de animales silvestres, en 20 mojones de vacuno por sitio, en los pequeños cadáveres encontrados, en nidos de tuza y en frutos. También se acumularon 92 h de observaciones en cebos dentro del bosque tropical caducifolio.

Cuadro 1. Número total y tipo de trampas colocadas por sitio de muestreo en cada año de capturas en que se llevaron a cabo muestreos regulares. El periodo de lluvias incluyó colectas de mayo a octubre de los años mencionados.

| Periodo de muestreo | Número de sitios de muestreo por periodo | Tipo de trampa de caída | | | | |
|---|--|----------------------------------|----------------------------------|------------------------------------|------------------------------------|--------|
| | | Coprotrampa con cebo en el fondo | Necrotrampa con cebo en el fondo | Coprotrampa con cebo en superficie | Necrotrampa con cebo en superficie | NTP8 0 |
| mayo-diciembre de 1989 | 8 | 40 | 40 | - | - | 8 |
| enero-diciembre de 1990 | 19 | 60 | 60 | - | - | 12 |
| Lluvias 1994 | 30 | 12 | 12 | 18 | 18 | 6 |
| Intensivas en lluvias 1994. En bosques tropicales caducifolios | 2 | 12 | 12 | - | - | - |
| Intensivas en lluvias 1995-1996. En bosques tropicales caducifolios | 2 | 20 | 20 | 60 | 60 | - |

Muestreo

Se realizaron dos tipos de muestreos: regulares y ocasionales. Los muestreos regulares fueron realizados complementando el uso de trampas con el uso de colectas manuales en cadáveres, frutos y excrementos de animales silvestres y ganado. Se llevaron a cabo durante seis meses mínimo. En los muestreos ocasionales sólo se realizaron colectas manuales durante un día en cada sitio.

Se tienen datos de 136 sitios, distribuidos en un gradiente altitudinal que va de 20 a 3900 m (Fig. 2). En 67 sitios se realizaron muestreos regulares y en 69 sitios se efectuaron muestreos ocasionales para completar el listado de especies de la región. En el conjunto de sitios están representadas las siguientes comunidades: bosque tropical caducifolio, bosque mesófilo de montaña, encinar, bosque de pino-encino, bosque de pino y bosque de oyamel, potreros, vegetación secundaria y cafetales adyacentes a estos bosques. Algunas de estas comunidades crecen también sobre “malpaís”.

En el Apéndice 2 se indican los nombres de las localidades estudiadas, su altitud, el tipo de muestreo y las comunidades vegetales que incluyen. Las ubicaciones geográficas fueron obtenidas, en su mayoría, utilizando un geoposicionador (Maguellan, precisión 100 M 2D RMS). En los demás casos la información proviene de mapas topográficos (INEGI 1987, escala 1: 250, 000, 1:100,000 y 1:50,000).

En el paisaje tropical se realizaron muestreos regulares en 18 sitios y muestreos ocasionales en 20 sitios adicionales. Se estudiaron seis comunidades vegetales (Cuadro 2)

En el paisaje de transición se realizaron muestreos regulares en 29 sitios y muestreos ocasionales en 30 lugares más. Se estudiaron 12 comunidades vegetales (Cuadro 2). Se hizo un mayor esfuerzo de captura por unidad de área debido a su heterogeneidad. En el paisaje de montaña se realizaron muestreos regulares en 20 sitios y muestreos ocasionales en 19 más. Se estudiaron ocho comunidades vegetales (Cuadro 2).

Se utilizaron 723 días de colectas en toda la región como parte de muestreos regulares, 190 se llevaron a cabo en el paisaje tropical, 375 en el paisaje de transición y 158 en el paisaje de montaña. Un día de colecta equivale en promedio a 53 unidades de captura en el paisaje tropical, a 28 unidades de captura en el paisaje de transición y a 31 unidades de captura en el paisaje de montaña. En general, en el trabajo de campo participaron dos personas / día.

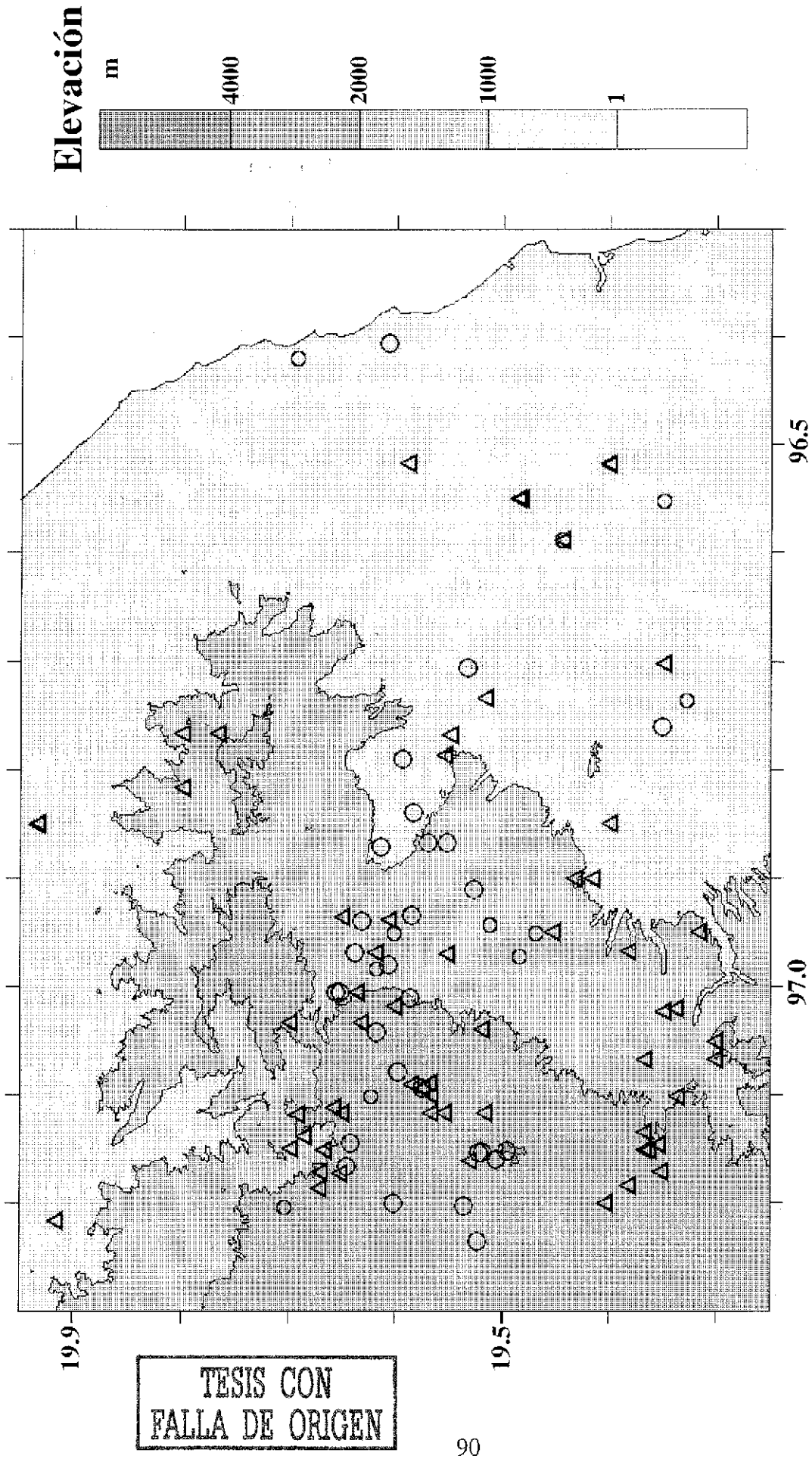


Fig. 2 Tipos de muestreo realizados en la región Cofre de Perote. ○ Muestras regulares, Δ muestras ocasionales. El sombreado más claro representa al paisaje tropical, el sombreado medio corresponde al paisaje de transición y el oscuro al paisaje de montaña.

La forma de obtener las unidades de captura y el número de unidades de captura asignadas a cada método de muestreo se puede consultar en el capítulo III.

Cuadro 2. Comunidad y número de sitios donde se realizaron muestreos regulares y muestreos ocasionales en los paisajes de la Región Cofre de Perote.

| Paisaje | Comunidad | Número de sitios con muestreos regulares | Número de sitios con muestreos ocasionales |
|--------------------------------|---|--|--|
| Tropical | bosque tropical caducifolio | 6 | 3 |
| | bosque tropical subperenifolio | 1 | - |
| | bosque tropical caducifolio sobre "malpaís" | 2 | - |
| | Potrero | 7 | 16 |
| | vegetación secundaria | 2 | - |
| | caféetal con sombra monoespecífica | | 1 |
| Total | 38 | 18 | 20 |
| Transición | bosque mesófilo | 5 | 6 |
| | caféetal con sombra monoespecífica | 2 | |
| | caféetal con sombra poliespecífica | 2 | 1 |
| | claro de bosque mesófilo | 2 | |
| | encinar | 4 | |
| | encinar sobre "malpaís" | 1 | |
| | vegetación secundaria | 1 | |
| | bosque de pino-encino | 2 | 2 |
| | bosque de pino-encino sobre "malpaís" | 3 | |
| | potreros | 7 | 18 |
| | bosques de pino | | 2 |
| borde de bosque de pino-encino | | 1 | |
| Total | 59 | 29 | 30 |
| Montaña | bosque de pino | 9 | |
| | bosque de pino sobre "malpaís" | 1 | |
| | bosque de pino-ilite | 1 | |
| | bosque de oyamel | 1 | 1 |
| | potrero | 6 | 17 |
| | ecotono de bosque-pastizal de altura | 1 | |
| | pastizal de altura | 1 | |
| | encinar | | 1 |
| Total | 39 | 20 | 19 |

Evaluación de la diversidad.

Definiciones

La **diversidad alfa** está dada por el número de especies (en este trabajo de los grupos indicadores) en un sitio o comunidad.

La **diversidad alfa máxima** de especies (sensu Harrison *et al.* 1992) de una comunidad es la suma de las especies colectadas en N sitios de esa comunidad en un lapso de tiempo dado.

La diversidad alfa se puede expresar por sitio o por comunidad. En las dos formas de expresión se puede usar el promedio aritmético de los valores encontrados en los sitios de un determinado paisaje o de los sitios de muestreo de una determinada comunidad.

La **diversidad beta** es la diferencia en el número de especies entre dos sitios o dos tipos de comunidad. Esta diferencia se da cuando la diversidad de los lugares a comparar se toma simultáneamente, o cuando se comparan las diversidades alfa de un lugar en dos tiempos distintos.

La **diversidad gamma** es el número de especies del conjunto de sitios o comunidades que integran un paisaje.

Métodos de análisis

Las curvas de acumulación de especies y los estimadores no paramétricos de riqueza fueron los criterios para seleccionar del total de sitios con muestreos regulares (67), los que se utilizarían para el análisis de la diversidad alfa, beta y gamma de especies de los escarabajos copronecrófagos. Se tomaron en cuenta los sitios donde la riqueza observada se aproximara al 85% de la riqueza estimada por los modelos de acumulación y los estimadores no paramétricos. Para mayor información al respecto ver Capítulo IV y Apéndice 3.

Con base en la clasificación de sitios se tomó la decisión de separar para el análisis las comunidades que crecen sobre “malpaís” de las que crecen sobre suelos no pedregosos, debido a que en la mayoría de los casos estas comunidades formaron grupos separados (Fig. 1).

Usando los datos obtenidos de los 55 sitios seleccionados, se obtuvo la diversidad alfa (α) por sitio, la diversidad alfa promedio por comunidad, la diversidad alfa promedio por paisaje, la diversidad alfa máxima de especies por comunidad y el número total de especies, especies compartidas y exclusivas por comunidad.

La diversidad beta (β) se calculó utilizando el índice modificado de Whittaker (Harrison *et al* 1992):

$$\beta = \frac{(S/a)-1}{N-1} \times 100$$

donde

S = número total de especies registradas para los sitios comparados

a = número promedio de especies en los sitios comparados (alfa promedio)

N = número de sitios trabajados

Este índice, cuando se calcula para comparar dos sitios o dos comunidades, como en este trabajo, es semejante al de Whittaker (1972), con la diferencia de que se expresa como porcentaje. Si su valor es cercano a cero hay una completa similitud entre comunidades; si es cercano a 100 la disimilitud es completa.

Después de calcular los valores de β por pares de sitios, se obtuvo el promedio de estos valores para cada comunidad de los tres paisajes y se le denominó diversidad beta promedio por comunidad. También se calculó la diversidad beta entre diferentes comunidades usando el mismo método.

Para expresar gráficamente las tendencias en la diversidad beta se realizó un Análisis de Componentes Principales no centrado no estandarizado (56x58), usando el programa Orden (Ezcurra 1990), donde los sitios que son semejantes en número de especies y composición estarán más cercanos entre sí (Ter Braak 1983, Cody 1993).

Es necesario destacar que la estimación de la variabilidad real (respecto a las medias) de los ejes se calculó eliminando el primer valor propio, ya que en el análisis de presencias y ausencias no centradas el Eje 1 está influido por la decisión de no centrar los datos y la varianza de los datos es aumentada artificialmente (Montaña y Ezcurra, 1991). De acuerdo con los autores antes mencionados este tipo de ACP es más eficiente para

ambientes con alta heterogeneidad y según Moreno (2001), el Análisis de Componentes Principales es el método de ordenación más usado para la medición de la diversidad beta

La diversidad gamma, medida como el número total acumulado de especies para cada uno de los tres paisajes, se obtuvo de los listados generales de especies de los 55 sitios seleccionados.

Para comparar desde un punto de vista conceptual la importancia de los distintos componentes de la diversidad gamma entre los paisajes, se usó el índice propuesto por Schluter y Ricklefs (1993), que se expresa en la siguiente forma:

$$\gamma = \alpha \times ide \times dm$$

en donde

α = número promedio de especies para una comunidad, en un paisaje,

ide = inverso de la dimensión específica, es decir 1/número promedio de comunidades o localidades ocupadas por una especie,

dm = número total de comunidades o localidades (dimensión de la muestra).

Para conocer el grado de disimilitud en la composición de especies entre paisajes, se calculó la complementariedad entre pares de paisajes (Colwell y Coddington 1995):

$$C_{AB} = U_{AB}/S_{AB}$$

donde U_{AB} es el número de especies únicas en cualquiera de los dos sitios y se calcula como

$$U_{AB} = a + b - 2c$$

a es el número de especies del paisaje A, **b** es el número de especies del paisaje B y **c** es el número de especies en común entre A y B.

S_{AB} es la riqueza total de ambos paisajes combinados y su fórmula es:

$$S_{AB} = a + b - c$$

En los datos de diversidad alfa máxima de bosques tropicales caducifolios y de potreros adyacentes a los mismos, y de la diversidad gamma del paisaje tropical se aprovecharon los datos de una localidad adicional donde el grupo de investigación al que pertenezco ha realizado trabajos durante aproximadamente 20 años: Laguna Verde. El listado de especies se encuentra en el Apéndice 6.

Resultados

En los 67 sitios muestreados se capturó un total de 16,152 ejemplares de 60 especies: 52 de Scarabaeinae, 4 de Geotrupinae y 4 de Silphidae, de los cuales 15, 716 individuos y 58 especies corresponden a los 55 sitios seleccionados (Apéndice 7).

Diversidad alfa

Diversidad alfa por sitio

En los cuadros del Apéndice 7 se anexa la diversidad alfa por sitio seleccionado, así como la distribución y la abundancia de las especies en los mismos. La diversidad alfa promedio por paisaje fue de 10.27 especies en el paisaje tropical, de 8.54 especies en el de transición, siendo de sólo 3.37 especies en el paisaje de montaña.

Para el paisaje tropical no hubo diferencias significativas en la diversidad alfa de sus sitios (ANOVA, $F = 3.253$, $P = 0.054$), y lo mismo ocurrió en el paisaje de transición (ANOVA, $F = 2.943$, $P = 0.064$), pero para el paisaje de montaña sí se observaron estas diferencias (ANOVA, $F = 11.025$, $P = 0.005$), porque la vegetación de altura tiene una comunidad de escarabajos copronecrófagos muy reducida (Tukey, $q = 6.621$, $P < 0.05$); sólo dos especies de Silphidae: *Nicrophorus mexicanus* a 3500 m de altitud, en bosque de pino y *Tanatophilus graniger* a 3700 m de altitud, en el ecotono entre bosque de pino y páramo. A 3900 m no se encontraron especies de los grupos estudiados (para el análisis biogeográfico de estos escarabajos, el cual explica su presencia en las partes superiores de las montañas, véase Halffter *et al* 1995, Peck y Anderson 1985).

Diversidad alfa promedio por comunidad

Se encontraron diferencias significativas en las diversidades alfa promedio por comunidad entre los paisajes (ANOVA, $F = 18.274$, $P < 0.005$). Sus valores (Cuadro 3) fueron semejantes entre las comunidades de los paisajes de transición y tropical (Tukey, $q = 1.027$, $P > 0.005$), pero no entre las comunidades del paisaje de montaña y las del paisaje tropical (Tukey, $q = 7.011$, $P < 0.005$), ni entre las comunidades del paisaje de transición y de montaña ($q = 7.692$, $P < 0.005$).

Efecto del tipo de sustrato y de la edad de los derrames de lava

En el paisaje tropical se encontraron diferencias significativas en el número de individuos y en el número de especies capturadas (Kruskal-Wallis, $H = 26.13$, $P < 0.001$; Kruskal-Wallis, $H = 23.12$, $P < 0.002$, respectivamente) en los bosques tropicales caducifolios con respecto a las colectadas en bosques tropicales sobre “malpaís”. El derrame de lava sobre el que crecen estos bosques es el más reciente de los tres estudiados y su suelo es predominantemente rocoso. También se observaron diferencias significativas en el número de especies y en el número de individuos encontrados (Mann-Whitney, $T = 658.0$, $P = 0.02$; Mann-Whitney, $T = 682.0$, $P = 0.05$ respectivamente) en los bosques tropicales caducifolios sobre “malpaís” y en sus potreros adyacentes. En la localidad La Concepción estas diferencias fueron muy marcadas, ya que dentro del bosque se presentaron sólo cinco especies y 42 individuos y en el potrero adyacente diez especies y 277 individuos (ver Apéndice 7)

En el paisaje de transición no hubo diferencias significativas en el número de especies ni en el número de individuos encontrados (Kruskal-Wallis-Wallis, $H = 4.681$, $P = 0.322$; Kruskal-Wallis-Wallis, $H = 5.66$, $P = 0.226$, respectivamente) en los bosques ubicados dentro y fuera del “malpaís”. Estos derrames tienen una antigüedad media y hay suelo combinado con algunas zonas rocosas. Tampoco hubo diferencias significativas en el número de especies (Mann-Whitney, $T = 2117.00$, $P = 0.709$), ni en el número de individuos (Mann-Whitney, $T = 2474.5$, $P = 0.730$) colectados dentro de los bosques sobre “malpaís” y sus potreros adyacentes. A pesar de esto, se observó que en uno de los sitios (Teapan) donde el bosque de pino-encino crece en una zona con suelo predominantemente rocoso, las diferencias entre el bosque sobre “malpaís” y su potrero adyacente fueron muy marcadas, tanto en el número de individuos (bosque = 139, potrero = 224) como en el número de especies (bosque = 6, potrero = 11).

En el paisaje de transición también existen sitios que se encuentran sobre un derrame antiguo, donde el suelo ya no parece pertenecer a una colada, pues es poco rocoso. Para estos lugares no se observaron diferencias significativas en el número de especies dentro del bosque y su potrero adyacente ni en el número de individuos (Mann-Whitney, $T = 210.0$, $P = 0.359$; $T = 135.5$, $P = 0.781$ respectivamente).

Finalmente, en el paisaje de montaña las diferencias en el número de especies (Kruskal-Wallis, $H = 6.27$, $P = 0.39$) y en el número de individuos colectados (Kruskal-Wallis, $H = 6.83$, $P = 0.34$) en los bosques de pino ubicados dentro y fuera del “malpaís” no fueron significativas. El derrame sobre el que se encuentran estos bosques tiene una antigüedad menor a 5000 años y el suelo es predominantemente rocoso (Giessert, 1994).

A pesar de que en el paisaje de montaña no se muestrearon potreros adyacentes al bosque sobre “malpaís”, comparando su diversidad con un potrero ubicado a la misma altura en una localidad cercana (Las Vigas), no se encontraron diferencias significativas ni en el número de especies (Mann-Whitney, $T = 240$, $P = 0.372$) ni en el número de individuos (Mann-Whitney, $T = 244$, $P = 0.378$).

Cuadro 3. Diversidad alfa promedio y diversidad alfa máxima por comunidad en paisajes antropizados del Cofre de Perote

| Comunidad | Diversidad alfa promedio/ comunidad | Min | max | Diversidad alfa máxima/ comunidad |
|--|-------------------------------------|-----|-----|-----------------------------------|
| Paisaje tropical | | | | |
| Bosque tropical caducifolio | 11.33 ± 0.97 | 8 | 15 | 22 |
| Potreros vecinos a bosque tropical caducifolio | 11.25 ± 0.84 | 9 | 14 | 21 |
| Vegetación secundaria adyacente a bosque tropical caducifolio | 11.50 ± 2.00 | 9 | 13 | 17 |
| Potreros adyacentes a bosque tropicales caducifolios sobre "malpaís" | 9.5 ± 2.50 | 7 | 12 | 14 |
| Bosques tropicales caducifolios sobre "malpaís" | 4.5 ± 0.50 | 4 | 5 | 7 |
| Paisaje de transición | | | | |
| Bosques mesófilos | 11.67 ± 0.88 | 10 | 13 | 18 |
| Cafetales sombra poliespecífica | 12.50 ± 0.50 | 12 | 13 | 16 |
| Potreros vecinos a bosque de pino-encino sobre "malpaís" | 8.33 ± 1.76 | 5 | 11 | 13 |
| Potreros vecinos a bosques mesófilos | 8.5 ± 1.50 | 7 | 10 | 12 |
| Encinares | 9.00 ± 1.00 | 8 | 10 | 11 |
| Potrero sobre "malpaís", vecino a bosque de pino-encino | 11.00 ± 0.00 | 11 | 11 | 11 |
| Cafetales sombra monoespecífica | 6.50 ± 1.50 | 5 | 8 | 10 |
| Encinar sobre "malpaís" | 9.00 ± 0.00 | 9 | 9 | 9 |
| Bosques de pino-encino sobre "malpaís" | 5.67 ± 0.33 | 5 | 6 | 8 |
| Bosque de pino-encino | 8.00 ± 0.00 | 8 | 8 | 8 |
| Claro de bosque mesófilo | 7.00 ± 1.00 | 6 | 8 | 8 |
| Vegetación secundaria vecina a encinar | 7.00 ± 0.00 | 7 | 7 | 7 |
| Potrero sobre "malpaís", vecino a encinar | 6.00 ± 0.00 | 6 | 6 | 6 |
| Paisaje de montaña | | | | |
| Potreros vecinos a bosques de pino | 5.75 ± 0.96 | 3 | 7 | 13 |
| Bosques de pino | 3.25 ± 0.63 | 2 | 5 | 7 |
| Bosque de pino ilite | 5.00 ± 0.00 | 5 | 5 | 5 |
| Potrero vecino a bosque de oyamel | 2.00 ± 0.00 | 2 | 2 | 2 |
| Bosque de oyamel | 3.00 ± 0.00 | 3 | 3 | 3 |
| Potrero vecinos a bosque de pino ilite | 5.00 ± 0.00 | 5 | 5 | 5 |
| Bosque de pino "malpaís" | 2.00 ± 0.00 | 2 | 2 | 2 |
| Vegetación de altura | 0.67 ± 0.33 | 1 | 1 | 2 |

Diversidad alfa máxima de especies por comunidad

En el Cuadro 3 se puede observar la diversidad alfa máxima encontrada en las comunidades estudiadas. Las comunidades con mayor número de especies fueron los bosques tropicales caducifolios (22 especies) y sus potreros adyacentes (21 especies),

mientras que las más pobres (≤ 3 especies) fueron las correspondientes a la vegetación de altura y al bosque de pino sobre “malpaís”.

Para las comunidades de los tres paisajes se encontraron diferencias significativas entre la diversidad alfa promedio por comunidad y la diversidad alfa máxima de especies por comunidad ($t = -2.883$, $P = 0.007$). Esta última alcanzó aproximadamente el doble del valor que la diversidad alfa promedio por comunidad (Cuadro 3).

Diversidad beta

Especies compartidas y especies exclusivas

El número de especies compartidas entre los diferentes tipos de comunidad que integran los paisajes fue grande (Cuadro 4). En el paisaje tropical el mayor porcentaje de especies exclusivas se presentó en los bosques tropicales caducifolios (27.27 %), potreros adyacentes a estos bosques (14.29%) y en los potreros adyacentes a bosques tropicales caducifolios sobre “malpaís” (7.14%). En los bosques tropicales sobre “malpaís” y en la vegetación secundaria no se encontraron especies exclusivas.

En el paisaje de transición el mayor porcentaje de especies exclusivas se encontró en los cafetales con sombra poliespecífica (12.5%), los encinares (9.09%), los potreros vecinos a bosques mesófilos (8.33%) y los bosques mesófilos (5.55%). En las demás comunidades no hubo especies exclusivas (Cuadro 4).

En el paisaje de montaña se presentó la mayor proporción de especies exclusivas en una comunidad, ya que en el bosque de pino sobre “malpaís”, potreros vecinos a bosques de oyamel y vegetación de altura las especies capturadas no se encontraron en comunidades vecinas. En este paisaje, a diferencia de los otros, no hubo ninguna comunidad con el 100% de especies compartidas (Cuadro 4).

Diversidad beta promedio entre comunidades

Los valores de la diversidad beta promedio entre comunidades siguieron diferentes tendencias según el paisaje: en el paisaje tropical la mayor diversidad beta promedio se presentó entre los bosques tropicales caducifolios sobre “malpaís” (77.5%), seguida por el recambio entre los diferentes tipos de bosque tropical caducifolio y sus potreros adyacentes

Cuadro 4. Número total de especies y especies exclusivas y compartidas en los paisajes de la región Cofre de Perote

| Comunidad | Total de especies | Exclusivas | Compartidas | | | |
|---|-------------------|------------|---------------|----------------|------------------|---------|
| | | | Otros bosques | otros potreros | Veg. Zaria/claro | Cafetal |
| Paisaje tropical | | | | | | |
| Bosque tropical caducifolio (btc) | 22 | 6 | 6 | 13 | 13 | - |
| Potreros adyacentes a btc | 21 | 3 | 13 | 13 | 12 | - |
| Vegetación secundaria vecina a btc | 17 | 0 | 13 | 12 | - | - |
| Potreros adyacentes a btc. sobre "malpaís" | 14 | 1 | 9 | 13 | 10 | - |
| Bosque tropical caducifolio sobre "malpaís" | 7 | 0 | 6 | 6 | 5 | - |
| Paisaje de transición | | | | | | |
| Bosques mesófilos | 18 | 1 | 13 | 10 | 8 | 16 |
| Encinares | 11 | 1 | 8 | 7 | 7 | 6 |
| Encinares sobre "malpaís" | 9 | 0 | 9 | 6 | - | 9 |
| Bosques de pino-encino | 8 | 0 | 8 | 8 | - | 3 |
| Bosques de pino encino sobre "malpaís" | 8 | 0 | 9 | 8 | - | 5 |
| Cafetales con sombra monoespecífica | 10 | 0 | 10 | 8 | - | 8 |
| Cafetales con sombra poliespecífica | 16 | 2 | 14 | 11 | - | 8 |
| Potreros vecinos a bosques mesófilos | 12 | 1 | 10 | 4 | - | 10 |
| Potreros sobre "malpaís" vecinos a encinares | 6 | 0 | 3 | 6 | 3 | 5 |
| Claro de bosque mesófilo | 8 | 0 | 8 | 4 | - | 8 |
| Vegetación secundaria vecina a encinar | 7 | 0 | 7 | 2 | 4 | 5 |
| Potreros vecinos a bosque de pino-encino sobre "malpaís" | 13 | 0 | 11 | 13 | 9 | 5 |
| Potreros sobre "malpaís" vecinos a bosques de pino-encino | 11 | 0 | 9 | 10 | - | 5 |
| Paisaje de montaña | | | | | | |
| Bosques de pino | 7 | 2 | - | 4 | - | - |
| Bosque de pino-ilite | 5 | 2 | - | 3 | - | - |
| Bosque de pino "malpaís" | 2 | 2 | - | - | - | - |
| Bosque de oyamel | 3 | 1 | - | 2 | - | - |
| Potreros vecinos a bosque de pino | 13 | 9 | - | 4 | - | - |
| Potreros vecinos a bosque de pino-ilite | 5 | 1 | - | 2 | - | - |
| Potreros vecinos a bosques de oyamel | 2 | 2 | - | - | - | - |
| Vegetación de altura | 2 | 2 | - | - | - | - |

($> 68\%$). La diversidad beta entre los bosques tropicales caducifolios y su vegetación secundaria fue de 53.25%. En el Análisis de Componentes Principales se refleja claramente lo anterior ya que el eje 2 separa a los bosques tropicales caducifolios de su vegetación secundaria contigua y de sus potreros (Fig. 3). La menor diversidad beta se encontró entre los sitios con vegetación secundaria, entre los bosques tropicales caducifolios y entre los potreros (Cuadro 5).

En el paisaje de transición la mayor diversidad beta promedio se presentó entre el encinar y el potrero sobre “malpaís” vecino a encinar (62.50%), entre bosques mesófilos y cafetales con sombra monoespecífica, así como entre los bosques mesófilos y sus potreros adyacentes (55.55%). Esto puede ser visto gráficamente en el ACP, ya que sobre el eje 3 se separaron los bosques mesófilos de sus potreros y del cafetal con sombra monoespecífica más pobre en especies (5) y que fue sometido a tratamiento con herbicidas (Fig. 3). Este cafetal tuvo un 38% menos especies que el otro cafetal con sombra monoespecífica que se estudió. Otro dato interesante que puede ser visto claramente en la Fig. 3 es que el encinar sobre “malpaís” está más cercano a los bosques mesófilos y sus claros que a los demás encinares. Esto puede explicarse porque comparte dos terceras partes de sus especies con estos bosques y sólo el 44% de las mismas con los otros encinares que se ubican por arriba de los 1600 m. Las comunidades con mayores similitudes en su composición fueron los bosques mesófilos y los cafetales con sombra poliespecífica, el bosque mesófilo y su claro y el encinar en relación a la vegetación secundaria adyacente (Cuadro 5, Fig. 3). Los bosques mesófilos y sus claros y los cafetales con sombra poliespecífica formaron un pequeño grupo en el eje 3 del ACP (Fig 3.). Los ejes 2 y 3 del ACP explicaron un 29.86% de la varianza común.

En el paisaje de montaña la mayor diversidad beta promedio se presentó entre las comunidades que integran la vegetación de altura (100%) y entre los potreros vecinos a los bosques de pino (63.92%). Los potreros contiguos a los bosques de pino se ubicaron en el extremo positivo del eje 2 y la vegetación de altura muy cercanamente al cero (Fig. 3) Los valores más pequeños de diversidad beta se encontraron en los bosques de pino entre sí y entre los bosques de pino y el bosque de pino sobre “malpaís” (Cuadro 5).

Cuadro 5. Diversidad beta promedio (Whittaker modificado) entre sitios de una misma comunidad y entre comunidades en los paisajes de la Región Cofre de Perote

| Comparación | Diversidad beta | | |
|---|------------------|-------|--------------|
| | β promedio | D.E. | intervalo |
| Paisaje tropical | | | |
| Entre bosques tropicales caducifolios | 37.33 | 3.43 | 10.00-64.70 |
| Entre potreros vecinos a bosques tropicales caducifolios | 39.02 | 3.02 | 22.20-54.55 |
| Entre sitios con vegetación secundaria vecinos a btc | 30.00 | - | 30.00 |
| Entre bosques tropicales caducifolios sobre "malpaís" | 77.50 | 2.50 | 75.00-80.01 |
| Entre potreros adyacentes a bosques tropicales caducifolios sobre "malpaís" | 44.40 | - | 44.40 |
| Entre bosques tropicales caducifolios-potreros | 68.61 | 14.64 | 42.90-100.00 |
| Entre bosques tropicales caducifolios sobre "malpaís"-potreros | 69.57 | 12.63 | 44.44-100.08 |
| Entre bosques tropicales caducifolios-vegetación secundaria | 53.25 | 14.64 | 42.90-63.61 |
| Paisaje de transición | | | |
| Entre bosques mesófilos | 37.37 | 6.82 | 23.80-45.40 |
| Entre cafetales con sombra monoespecífica | 53.85 | - | 53.85 |
| Entre cafetales con sombra poliespecífica | 27.27 | - | 27.27 |
| Entre encinares | 15.79 | - | 15.79 |
| Entre bosques mesófilos-encinar sobre "malpaís" | 35.47 | 7.30 | 22.20-47.40 |
| Entre bosques mesófilos-encinares | 47.64 | 4.16 | 33.30-57.90 |
| Entre bosques de pino-encino sobre "malpaís" | 34.85 | 7.58 | 27.27-50.00 |
| Entre bosques de pino-encino "malpaís"-bosques de pino-encino | 31.61 | 13.34 | 7.70-53.80 |
| Entre potreros vecinos a bosque mesófilo | 28.60 | - | 28.60-28.60 |
| Entre claros de bosque mesófilo | 14.28 | - | 14.28 |
| Entre cafetales con sombra monoespecífica-poliespecífica | 46.41 | 4.94 | 33.33-55.50 |
| Entre potreros vecinos a bosques de pino-encino | 47.37 | 1.35 | 45.50-50.00 |
| Entre bosques de pino-encino-potrero | 38.26 | 6.56 | 27.30-50.00 |
| Entre bosques mesófilos y potreros | 55.55 | 11.11 | 44.44-66.66 |
| Entre encinar y vegetación secundaria | 17.61 | - | 17.61 |
| Entre bosques de pino-encino "malpaís"-potreros | 32.40 | 5.10 | 27.30-37.50 |
| Entre bosque mesófilos y cafetal monoespecífico | 55.55 | - | 55.55 |
| Entre bosque mesófilos y cafetal poliespecífico | 14.30 | - | 14.30 |
| Entre encinar y potrero sobre "malpaís" vecino a encinar | 62.50 | - | 62.50 |
| Entre bosque mesófilo y claro | 15.80 | - | 15.80 |
| Paisaje de montaña | | | |
| Entre bosques de pino | 30.59 | 6.31 | 11.30-50.00 |
| Entre bosques de pino-potreros adyacentes | 57.77 | 13.09 | 40.00-83.33 |
| Entre bosques de pino-bosque de pino "malpaís" | 32.92 | 7.15 | 15.00-50.00 |
| Entre bosques de pino-bosque de pino-ilite | 35.71 | 9.37 | 11.11-55.50 |
| Entre bosques de pino-bosque de oyamel | 47.18 | 4.28 | 42.90-60.00 |
| Entre potreros vecinos a bosques de pino | 63.92 | 7.99 | 46.60-100.00 |
| Entre potreros bosque de pino-potreros de bosques de pino-ilite | 37.13 | 6.25 | 20.00-50.00 |
| Entre potreros bosque de pino-potreros de bosques de oyamel | 79.20 | 8.29 | 60.00-100.00 |
| Entre vegetación de altura | 100.00 | - | 100.00 |

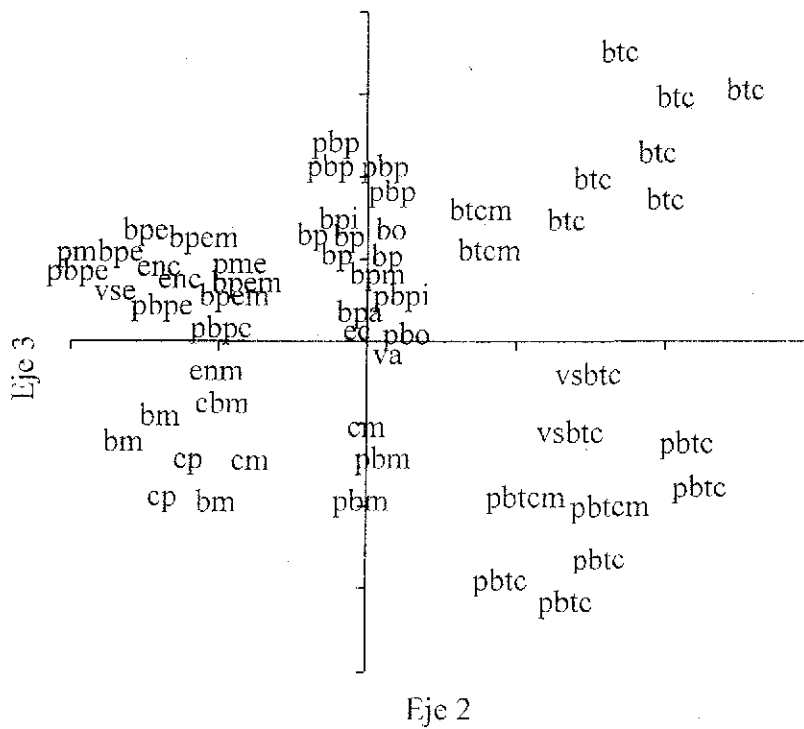


Fig. 3. Análisis de Componentes Principales no centrado no estandarizado de los sitios que cuentan con más del 85% de la fauna estimada. Cada comunidad estudiada se simboliza con sus iniciales. Los significados de estas abreviaturas se pueden consultar en la Fig. 1.

Análisis temporal de la diversidad beta

Análisis entre años

Utilizando los datos de cinco comunidades con muestreos por más de dos años, obtuvimos la diversidad beta entre años. Los menores recambios entre años se encontraron en un potrero adyacente a bosque mesófilo (8.33%) y en el bosque tropical caducifolio (10%). El mayor recambio se encontró en una de las comunidades más pobres de la región, el bosque de pino (25%). En el cafetal con sombra poliespecífica la diversidad beta entre años tuvo un valor de 18.2 y en el bosque mesófilo de 11.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Análisis por temporadas

En la mayor parte de los sitios se capturó el 85% o más de las especies estimadas por los modelos de acumulación con los muestreos restringidos a la temporada de lluvias, con excepción del bosque mesófilo y sus usos del suelo derivados, donde hubo diferencias marcadas en número y composición de especies entre temporadas.

Una clara evidencia de esto último la proporciona el Parque Ecológico Clavijero y localidades aledañas (capturas de 1992-1993). En esta localidad de bosque mesófilo se capturó durante la temporada de lluvias sólo el 44.88% del total de especies estimado por el modelo de Clench y el 71.64% estimado por el modelo de dependencia lineal. En potreros adyacentes a este bosque, de acuerdo con el modelo de dependencia lineal se capturó un 82.41% del total estimado y 53.17% de acuerdo con el modelo de Clench. A pesar de que en estos sitios no parece existir una estacionalidad marcada, según Williams-Linera y Tolome (1996) se presenta una estación relativamente seca de noviembre a abril.

Cuando se calculó la diversidad beta entre el bosque mesófilo del Parque Ecológico Clavijero y su vegetación adyacente, se encontró un recambio mucho mayor entre temporadas del año, que si se consideraba todo el año. Entre el bosque y el cafetal, el recambio entre la temporada de lluvias y la temporada seca fue de 69.2%, y tomando en cuenta todo el año, fue de 14.3%. Entre el bosque y su claro los valores entre temporadas fueron 53.8% y para todo el año 15.8%, respectivamente. Entre el bosque y el potrero esta diferencia no fue tan marcada, ya que entre temporadas la diversidad beta fue de 53.8% y, considerando todo el año, fue del 44.44%.

Las diferencias más importantes en composición se debieron por un lado, a la presencia de dos especies necrófagas, marcadamente estacionales, muy abundantes en el mosaico bosque mesófilo-cafetal; ambas se presentaron en los meses de mayo a agosto (*Coprophanæus telamon* preferentemente en los cafetales y *Oxelytrum discicolle* principalmente en el bosque mesófilo); y por el otro, a la presencia de especies muy escasas (1-2 individuos) en este mosaico y que se encontraron solamente en una comunidad (como *Dichotomius colonicus*, *Phanaeus endymion* y *Deltochilum mexicanum*)

La diversidad alfa y la diversidad beta dentro de las comunidades

Si se representa gráficamente la relación entre la diversidad alfa máxima y la diversidad beta promedio en las comunidades de la región Cofre de Perote (Fig. 4), se pueden resumir las tendencias encontradas hasta ahora: a) las comunidades pobres (< 7 especies), que crecen en ambientes rigurosos para los escarabajos estudiados (vegetación de altura, bosque tropical caducifolio sobre “malpaís”) quedan ubicadas en los valores más altos de recambio (>75%); b) los bosques que tienen entre 7 y 8 especies, pero que no crecen en ambientes rigurosos, tienen recambios de entre 30 y 35%. c) Las comunidades con las riquezas más altas (15-22 especies) se ubican en zona de diversidad beta de entre 30 y 39%, d) las comunidades que tienen entre 10 y 15 especies son variables en su recambio. Los potreros adyacentes a bosques mesófilos y los encinares tienen una diversidad beta entre 16 a 29%. Los potreros adyacentes a bosques de pino encino sobre “malpaís” y a bosques tropicales caducifolios sobre “malpaís” tienen un recambio que va de 44 a 47%. Finalmente los cafetales con sombra monoespecífica y los potreros adyacentes a bosques de pino, tienen recambios entre 54 y 64%.

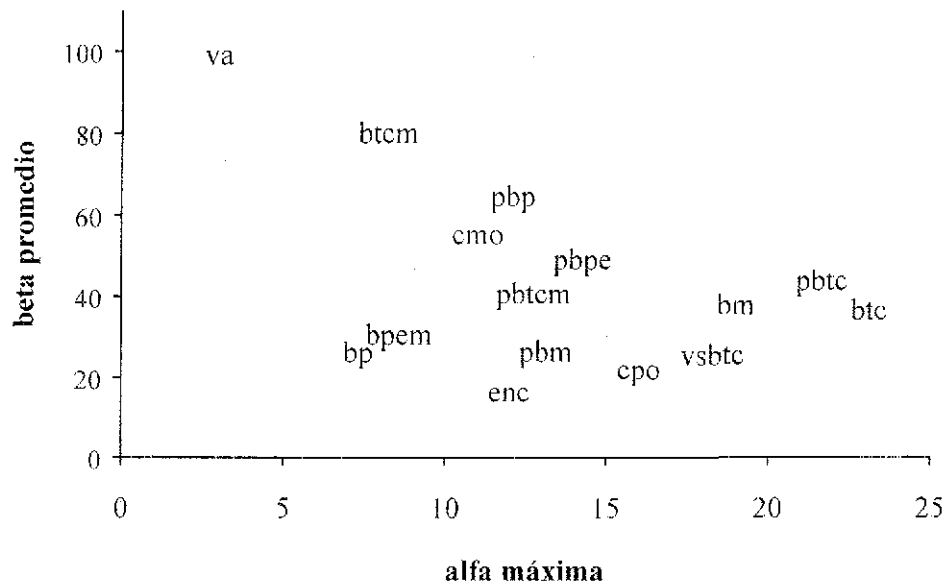


Fig. 4. Representación gráfica de las relaciones entre la diversidad alfa máxima y beta promedio por comunidad en la región cofre de Perote. Se incluyen únicamente las comunidades donde se realizaron muestreos en más de un sitio. Las abreviaturas usadas pueden ser consultadas en la Fig. 1

Resumiendo, se observa una regularidad en los valores de beta en bosques que no crecen sobre “malpaís” y en comunidades cuya riqueza las hace semejantes a los bosques (potreros adyacentes a bosque tropical caducifolio, cafetal con sombra poliespecífica): tienen un recambio de 30-40%. Los potreros vecinos a comunidades que crecen sobre “malpaís” tienen una diversidad beta semejante (44-47%).

Diversidad gamma

En los tres paisajes se vio como la diversidad gamma está determinada por la relación entre las diversidades alfa y beta. Pero a su vez, gamma tiene su valor propio, histórico, del que depende el número y calidad de las especies existentes en un paisaje.

En el paisaje tropical (0-1000 m s.n.m.) formado por bosques tropicales caducifolios y subcaducifolios tanto fragmentados como alterados e intercalados con pastizales, se encontró una diversidad gamma, medida como el número de especies total acumulado, de 31 especies: 30 de Scarabaeinae y una de Silphidae. En el paisaje de transición (1100-2000 m s.n.m.), que incluye pequeños fragmentos de bosque mesófilo, encinar, cafetales y potreros; la diversidad gamma fue de 30 especies: 26 especies de Scarabaeinac y cuatro de Silphidae. En el paisaje de montaña (>2000 m s.n.m.) donde se encuentran fragmentos de bosques templados y pastizales, la diversidad gamma fue de 17 especies: 11 de Scarabaeinae, cuatro de Geotrupidinae y dos de Silphidae (Apéndice 7).

Comparando la importancia de distintos componentes de la diversidad gamma entre los paisajes se encontraron diferencias significativas en número de especies/sitio entre los paisajes (Kruskal-Wallis, $H = 14.64$, $P = 0.007$) y en el número de sitios en los que las especies se distribuyen dentro de cada paisaje (Kruskal-Wallis, $H = 7.606$, $P = 0.022$). El paisaje de montaña marca estas diferencias ya que el número de especies por sitio en ese paisaje (3.37) es mucho menor que en los otros dos paisajes (10.19 en el tropical y 8.65 en el de transición) y porque en el paisaje de montaña las especies se encuentran distribuidas en un número de sitios mucho menor que en el paisaje de transición ($Q = 2.65$, $p < 0.05$) y que en el paisaje tropical ($Q = 2.279$, $p < 0.05$).

La composición de especies en el paisaje tropical fue muy distinta con respecto a los otros dos paisajes. La complementariedad entre el paisaje tropical y el de montaña fue de

98%, y con respecto al paisaje de transición fue de 83%. La complementariedad entre el paisaje de transición y el de montaña fue del 79%.

El paisaje tropical fue el que tuvo mayor número de especies exclusivas (70%) y compartió el 29.03% de sus especies con el paisaje de transición y sólo el 3.22% de las mismas con el paisaje de montaña. El paisaje de transición compartió el 26.67% de sus especies con el paisaje de montaña, valor muy semejante al porcentaje de especies compartidas con el paisaje tropical. Sin embargo, a pesar de su carácter transicional, el 43.33% de sus especies se encontraron únicamente en ese paisaje. El 47.06% de las especies del paisaje de montaña fueron exclusivas (Cuadro 4).

Como puede verse en el Apéndice 7, hubo algunas especies comunes como *Dichotomius colonicus*, *Onthophagus hoepfneri*, *Onthophagus chevrolati retusus* y *Oxelytrum discicolle*, que estuvieron presentes en más de un paisaje. Es interesante mencionar que *Fuoniticellus intermedius*, una especie invasora con pocos años en la zona (primer registro en 1995, Montes de Oca y Halffter 1998), se encontró en pastizales del paisaje tropical y de transición ubicados desde el nivel del mar hasta los 1400 m.

Discusión

Diversidad alfa

Paisaje tropical

La dominancia de la subfamilia Scarabaeinae (97% del total de especies) entre los escarabajos copronecrófagos de este paisaje, es un fenómeno biogeográfico característico de América Tropical (Halffter y Matthews 1966). Además de los Scarabaeinae y de una especie de Silphidae se encuentran algunas especies de Aphodiinae, casi todas ellas del género *Ataenius*.

Un factor que influyó fuertemente en el número de especies encontradas por sitio en las comunidades arboladas de este paisaje fue el tipo de sustrato: suelos más o menos profundos o bien pedregales. Los bosques tropicales caducifolios que crecen sobre “malpaíses” o pedregales se separaron de las demás comunidades de este paisaje por ser pobres en especies (cuatro a cinco, siete como diversidad alfa máxima). Ninguna de estas especies es exclusiva de esta comunidad, es ocupada por las especies más ubicuas y de más

amplia tolerancia ecológica. Estas especies aprovechan los excrementos del ganado que entra en las orillas del derrame, y las excretas y cadáveres de los pequeños mamíferos, abundantes reptiles y algunas aves que residen en el “malpaís”. La colada volcánica sobre la que crecen estos bosques tropicales caducifolios tiene menos de 5000 años de antigüedad. El suelo, formado por la desintegración de la lava, se acumula en fisuras y depresiones, pero tiene un espesor de unos cuantos centímetros, lo que puede tener un efecto negativo en la nidificación de muchas especies de Scarabaeinae. Así, los números en que se colectaron las pocas especies presentes fue inferior al que se presenta en otras comunidades del paisaje tropical. Otro factor que probablemente influyó en la escasez de fauna de escarabajos es el disturbio causado por el hombre, ya que de este tipo de terrenos se extrae grava y piedra, en pequeña escala.

El efecto del sustrato sobre la diversidad alfa de escarabajos copronecrófagos es muy claro cuando se compara el número de especies en los bosques tropicales caducifolios sobre “malpaís” (7) con el de los potreros adyacentes a ellos (14). La ubicación de los potreros sobre suelos más profundos favorece el establecimiento de especies y en cambio, la roca expuesta, lo limita. Esto hace que suceda lo contrario a lo que se espera: que en lugares abiertos haya menos especies que en lugares arbolados. Por otra parte, si se compara la riqueza de estos potreros con la de los potreros contiguos a bosques tropicales que no crecen sobre “malpaís”, tienen una riqueza un poco menor pero comparten el 100% de sus especies con los demás potreros del paisaje.

Parece existir una interesante constancia en el número de especies en las comunidades tropicales, independientemente de si estas comunidades son naturales o inducidas. En los bosques tropicales caducifolios del paisaje tropical la diversidad alfa por sitio de Scarabaeinae varió entre 8 y 15 especies (11.33 en promedio). Estas cifras coinciden con los datos publicados sobre bosques tropicales caducifolios, con perturbación humana de México: 12 especies en Jojutla, Morelos (Deloya *et al.* 1987), 15 especies en Tepexco, Puebla (Deloya 1992), 16 especies en un área cercana del estado de Veracruz (Pensado-Cadena com. pers.). Sobre la vertiente del Pacífico, en dos sitios con selva caducifolia de la Reserva de Manantlán (Jalisco y Colima), se capturaron 13 y 19 especies, respectivamente (García-Real 1995). En todos estos lugares el número de especies por sitio es muy inferior (la mitad a un cuarto, o incluso menos) del que se encuentra en América

tropical en localidades con selva perennifolia (Montes de Oca y Halffter 1998, Halffter y Arellano 2001). Lo anterior sigue siendo cierto si no se considera para la comparación el número obtenido en un sitio o el valor promedio, sino la diversidad alfa máxima por comunidad, que en los bosques tropicales caducifolios del centro de Veracruz fue de 22 especies. Comparando esta diversidad alfa máxima con los datos publicados que con seguridad se refieren a condiciones ecológicas y biogeográficas equivalentes, los números obtenidos son muy próximos: 20 especies en la selva caducifolia de Manantlán (García-Real 1995), y 22 especies en manchones de bosque tropical en Tolima, Colombia (Escobar 1997).

En los potreros hay un recambio importante de especies, pero el número se mantiene muy semejante: de nueve a 14 especies/sitio (11 en promedio), con una diversidad alfa máxima por comunidad de 21 especies. En Papantla, Veracruz, Sánchez-García (1998) obtuvo una diversidad alfa/sitio de 12 a 13 especies, valor semejante al encontrado en esta tesis; pero una diversidad alfa máxima bastante menor (13 especies), porque la composición de especies entre los dos sitios que estudió fue casi la misma. También podría influir que en Papantla sólo se comparó la diversidad de dos sitios y en este trabajo se compararon siete sitios, lo que potencialmente permite la presencia de más especies.

En la vegetación secundaria adyacente a manchones de bosques tropical caducifolio se encontraron nueve a 13 especies/sitio, 11 en promedio, con una diversidad alfa máxima para esta comunidad de 17 especies. Este valor supera al encontrado por Sánchez-García (1998). Los sitios con vegetación secundaria que se trabajaron en este paisaje se encuentran en valles agrícolas, donde la vegetación original es el bosque tropical caducifolio y donde el suelo es pedregoso y somero. En esas zonas se utiliza el sistema de roza, tumba y quema, se siembra el maíz y después de la cosecha se deja descansar el terreno varios años para permitir que el suelo se reponga y pueda volver a utilizarse (Castillo-Campos 1985). Durante el tiempo en que están en descanso, estas pequeñas parcelas comienzan a formar acahuals jóvenes, que al estar vecinos a manchones de bosque son ocupados temporalmente por especies del mismo y, en menor proporción, por especies heliófilas de las zonas abiertas. Al volverse a limpiar el terreno después de cosechar el maíz, el proceso vuelve a comenzar y las especies de bosque son reemplazadas de manera dominante por especies heliófilas. Se puede decir entonces que la vegetación secundaria vecina a los

bosques tropicales se vuelve un elemento de conexión temporal y espacial entre las especies de bosque, de borde o de zonas abiertas de acuerdo a la etapa sucesional en que se encuentran estas comunidades vegetales.

En paisajes en mosaico como el paisaje tropical, los cambios en la diversidad de especies se reflejan más que en el número, en la composición de especies que aprovechan el gradiente de condiciones que se presenta en el paisaje, tanto de cobertura vegetal como de recursos alimenticios. Sin embargo, de acuerdo con un estudio donde se prueba la importancia relativa del alimento y la cobertura vegetal en la diversidad de escarabajos (Halffter y Arellano 2001), el recurso alimenticio tiene una importancia menor que la cobertura en la composición de especies. Cuanto más continua es la cubierta arbórea, mayor el número de especies de bosque y menor el de heliófilas. En los bosques más conservados (Jalcomulco, por ejemplo) más de 70% corresponde a especies forestales. En cambio, en los sitios más perturbados (y en consecuencia con menor cubierta arbórea) hubo hasta 72% de especies heliófilas. En Tolima, Colombia, ocurre lo mismo (Escobar 1997).

Kramer (1997) ha señalado que la existencia de poblaciones muy abundantes de algunas especies de plantas y animales parece ser una característica general de sistemas fragmentados como los paisajes estudiados en este trabajo. En los manchones de selva más perturbados del paisaje tropical, algunas especies llegan a ser muy abundantes como ocurre con *Canthon (Canthon) cyanellus* y *Deltochilum lobipes*.

De acuerdo con Debinski y Holt (2000) algunas especies responden al aumento de bordes de la comunidad original (el bosque) resultado de la fragmentación. Un ejemplo de este tipo de especies es *C. cyanellus*, Favila y Halffter (1997) señalan como cambia su rango de abundancia según el grado de perturbación del paisaje: es la onceava especie en orden de importancia de un total de 27 especies en las selvas de Chajul, Chiapas, la doceava de 24 especies en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz, pero es la primera de 18 especies en los pastizales con remanentes de bosque de Laguna Verde, Veracruz. Una posible explicación que plantean los autores antes mencionados es que *C. cyanellus* prefiere los bordes de selva, y la fragmentación aumenta la extensión de estos bordes o de condiciones semejantes favoreciendo su expansión en estos ambientes antropizados.

Los potreros adyacentes a los bosques tropicales caducifolios son ambientes donde el recurso alimenticio para los Scarabaeinae es abundante y el aprovechamiento del mismo

(estiércol vacuno) es sólo parcial, lo que permite la colonización por especies heliófilas, tanto nativas como invasoras, con marcadas preferencias por el excremento vacuno (Montes de Oca y Halffter 1998).

Se podría pensar que la entrada reciente y muy exitosa de especies invasoras como *Digitonthophagus gazella* y *Euoniticellus intermedius* es resultado de la disminución de las poblaciones de especies nativas. Para poder analizar este problema, Lobo y Montes de Oca (1994) realizaron algunos estudios utilizando *Onthophagus batesi* (una especie nativa) y *Digitonthophagus gazella*, pues tienen características muy semejantes: ambas especies son coprófagas, aparecen juntas en las boñigas, son paracópidas y tienen un ciclo de actividad diaria parecido, lo que podría en un momento dado provocar una exclusión competitiva entre ellas: De acuerdo con sus resultados, parecen existir diferencias en su nicho ecológico como su tamaño corporal y distintos requerimientos ambientales (luminosidad, temperatura, humedad), lo que permite su coexistencia. *D. gazella* y *E. intermedius*, dos especies invasoras importantes en México, sólo han ocupado, un nicho más en el gremio de escarabajos coprófagos de ambientes cálidos.

En este paisaje, el número de individuos de estas especies que pueden ser capturados en una sola boñiga, con respecto a las especies nativas, es muy alto. En los muestreos realizados para esta tesis, el número total de individuos de *Euoniticellus intermedius* fue de 1190 y de *Digitonthophagus gazella* de 586, lo que las convierte en las especies dominantes en los potreros del paisaje tropical.

Una comparación de la estructura de las comunidades de escarabajos coprófagos en el área de Laguna Verde, Ver., una localidad representativa del mosaico bosque tropical caducifolio-potrero, reveló una estabilidad en la composición de especies en un periodo de 20 años de muestreos (1972-1992). El único efecto “negativo” que hasta ahora se ha reconocido, en el caso de la interacción experimental entre *D. gazella*-*O. batesi*, es la marginalización de las poblaciones de *O. batesi* a las zonas de borde y bajo los árboles aislados, diseminados en los potreros (Lobo y Montes de Oca 1994).

Paisaje de transición

En este paisaje, biogeográficamente los tres grupos indicadores (Scarabaeinae, Geotrupinae y Silphidae) muestran un solapamiento entre las especies que siguen el patrón

de distribución neotropical, típicas del paisaje tropical, y las que siguen los patrones neártico y paleoamericano de montaña que a su vez caracterizan al paisaje de montaña. Sin embargo, existe un importante número de especies exclusivas. Con los Aphodiinac ocurre lo mismo. La diversidad alfa promedio por sitio en el paisaje de transición (8.54 especies) fue parecida a la obtenida para el paisaje tropical (10.25), lo que parece hablar de una regularidad en el número de especies en sitios ubicados en áreas tropicales y subtropicales de México, que comparten en buena parte historias biogeográficas.

En el bosque mesófilo de montaña la diversidad alfa máxima alcanzó uno de los valores más altos de la región, sólo superada por los bosques tropicales caducifolios y sus potreros vecinos en el paisaje tropical. La diversidad alfa promedio (11.67) fue tan alta como la de los bosques tropicales (11.33), a pesar de que los manchones que se han estudiado en esta tesis, lo mismo que la mayor parte de los otros fragmentos sobrevivientes en la región, han sido intensamente perturbados y fragmentados por el hombre.

Los resultados obtenidos en los claros del bosque mesófilo nos permiten visualizar nuevamente lo dinámica que es la diversidad de especies tanto espacial como temporalmente. Al abrirse un claro en el bosque mesófilo, las especies umbrófilas se repliegan hacia las zonas con más cobertura y las nuevas condiciones atraen a especies heliófilas. Además si se evalúa la diversidad de especies cuando el claro de bosque es reciente el conjunto de especies encontradas es una muestra empobrecida de la fauna del bosque mesófilo (el 100% de las especies están compartidas con el bosque), si se realiza un monitoreo en el tiempo el número de especies seguirá cambiando de acuerdo al estado sucesional de la vegetación.

Los cafetales con sombra poliespecífica tienen una diversidad alfa/sitio (12-13 especies) semejante a la encontrada en los manchones de bosque mesófilo vecinos. Estos cafetales son las comunidades con cubierta arbórea con mayor superficie en el paisaje, constituyen una matriz que conecta los manchones de bosque mesófilo. Su estructura en tres estratos de vegetación (Jiménez-Ávila y Correa 1980, Aguilar-Ortíz 1982, Cházaro-Basáñez 1982, Nestel 1990; Nestel *et al.* 1993) guarda similitud con la de los bosques mesófilos perturbados que persisten. La dispersión de las especies es más fácil a través de comunidades similares en estructura porque reducen el efecto de borde bosque-pasto,

bosque-cultivo, donde se presenta un contraste muy grande en las condiciones ambientales (Gajaseni *et al.* 1996).

Por otra parte, los cafetales de sombra poliespecífica, por lo menos temporalmente, tienen una mayor oferta de excremento, especialmente humano. Esto explica la abundancia de algunas especies de bosque exclusivamente coprófagas como *Dichotomius satanas*.

El contraste con los cafetales de sombra poliespecífica lo muestran aquellos con sombra monoespecífica. El número de especies se abate (entre cinco y ocho especies/sitio) con respecto a los bosques mesófilos vecinos. Los valores anteriores son equivalentes a los encontrados (entre cuatro y siete especies/sitio) en otros cafetales semejantes (Morón y López-Méndez 1985, Morón 1987, Nestel *et al.* 1993)

En los potreros vecinos a los bosques mesófilos, la diversidad alfa/sitio (7-10, promedio 8.5 especies) fue menor que en los bosques. Las especies que los habitan pertenecen únicamente a la subfamilia Scarabaeinae. Estos potreros sirven como corredores que permiten subir en altitud a especies heliófilas del paisaje tropical, como *Dichotomius colonicus* y *Euonticellus intermedius*. En este paisaje, a diferencia del tropical, no hay un grupo de especies propias de los lugares desmontados, aunque algunas (como *Onthophagus chevrolati retusus* y *Dichotomius colonicus*) son más abundantes en los potreros y unas pocas sólo se presentan en esta comunidad como *Canthon humectus* y *Phanaeus amethystinus*. Estas últimas especies son más abundantes (y biogeográficamente características) del paisaje de montaña, por lo que su presencia en los potreros del paisaje de transición representa una expansión altitudinal a niveles más bajos

En los encinares se encontró una diversidad alfa/sitio de 8-10 especies (promedio nueve), cifras menores a las obtenidas por Pensado-Cadena (com. pers) en la región próxima del declive del Pico de Orizaba, Veracruz (15 especies). Estas diferencias tan notables se explican por diferencias en el tipo de encinar, situados a 750 m de altitud en el caso de Pensado-Cadena, entre 1600-1800 m en los casos estudiados en este trabajo. La composición y el número de especies de los grupos indicadores de los encinares de Pensado-Cadena son semejantes a lo encontrado en esta tesis en los bosques tropicales caducifolios del paisaje tropical. En la vegetación secundaria vecina al encinar se presentan siete especies, todas compartidas con el encinar. Esta es una muestra empobrecida de la fauna del encinar.

Los encinares localizados en el paisaje de transición están muy perturbados y los individuos viejos son muy escasos, por lo general son comunidades de individuos jóvenes (Castillo-Campos 1991). Esto parece influir de manera importante en su diversidad de especies pues no se puede hablar de las especies de escarabajos de los encinares, sino más bien parece ser que los encinares reciben especies de escarabajos copronecrófagos de los bosques mesófilos cercanos cuando se ubican en la franja que ocupan estos, o de los bosques de pino-encino cuando se encuentran en el área ecotonal encinar-bosque de pino-encino. Es notable también que el recambio es muy bajo y que la estructura más simple del encinar con respecto al bosque mesófilo, hace que se necesite menos esfuerzo de colecta para aproximarse a la riqueza estimada

Si se analiza la diversidad de plantas del encinar, los resultados son semejantes a los obtenidos con los escarabajos: el bosque de encino se encuentra asociado con el bosque mesófilo de montaña, compartiendo las especies de los estratos medios y bajos e incluso con especies del estrato arbóreo diferenciándose solamente por la dominancia en el estrato arbóreo de las especies típicas de cada comunidad. Las especies de encinos frecuentemente se encuentran asociadas con especies típicas del bosque mesófilo como *Carpinus caroliniana*, *Clethra mexicana*, *Liquidambar macrophylla* y *Ostrya virginiana* (Castillo-Campos 1991).

La diversidad alfa promedio en el bosque de pino-encino (ocho especies) es menor a la encontrada en los bosques mesófilos y en los encinares. A medida que se incrementa la altitud (condiciones más templadas) disminuye el número de especies de Scarabaeinae. La diversidad alfa promedio en el bosque de pino-encino del paisaje de transición de la región Cofre de Perote fue mayor a la encontrada en bosques semejantes por García Real (1995) en la Sierra de Manantlán y por Pensado-Cadena (com. pers.) en la región del Pico de Orizaba. Estos autores colectaron seis especies en promedio.

En los potreros vecinos al bosque de pino-encino la diversidad alfa/sitio fue variable (5-11 especies), pero en promedio semejante a la de los potreros vecinos al bosque mesófilo (8.5), aunque la composición fue muy diferente. En los potreros vecinos al bosque de pino-encino se encontraron especies del paisaje de montaña como *Canthon humectus*.

Posiblemente la variación entre potreros se puede atribuir a diferencias en el tiempo de desmonte y a la altitud a la que se encuentra el potrero. Entre menos tiempo ha pasado

desde el desmonte del bosque, hay menos posibilidades de colonización de los potreros por especies de zonas abiertas. Por otra parte, de acuerdo a la altitud, los potreros serán colonizados por especies de zonas más cálidas o más frías, dependiendo de su ubicación.

En las comunidades que crecen sobre pedregal o “malpaís” dentro de este paisaje, el número de especies de los grupos indicadores es equivalente al encontrado fuera del “malpaís”. Esto se debe a que existen pedregales de diferentes edades distribuidos en el paisaje (5,000 a 10,000 años en su mayoría y en una localidad es de 36,000 años, Geissert 1994), algunos de los cuales tienen mayor cantidad de suelo entre la superficie y la roca madre, lo que permite el establecimiento y nidificación de los escarabajos copronecrófagos.

La diversidad alfa máxima, al igual que en el paisaje tropical, tuvo valores de casi el doble de la diversidad alfa promedio, lo que señala valores altos de recambio. En los bosques mesófilos, que aún tienen una alta heterogeneidad en su vegetación, la diversidad alfa máxima fue de 18 especies, un poco menor a la encontrada en los bosques tropicales caducifolios. En los potreros vecinos a bosques mesófilos la diversidad alfa máxima alcanzó sólo el 66.66% de la encontrada en los bosques.

Ya se ha señalado antes que no existe un conjunto de especies propio de los ambientes no arbolados del paisaje de transición. Muy llamativa es la falta de Scarabaeinae rodadores en los potreros. Su ausencia realmente deja un nicho vacío, dada la gran disponibilidad de estiércol que es usado sólo parcialmente por las especies cavadoras. Es bien conocido que las faunas de escarabajos coprófagos de muy diversos lugares tropicales y subtropicales comprenden especies de Scarabaeinae rodadoras y cavadoras cuyos diferentes comportamientos permiten una explotación en formas diferentes del excremento (Halffter *et al.* 1992). En la región estudiada las especies rodadoras se presentan en los potreros de los paisajes tropical y de montaña. En el paisaje de transición faltan en los potreros (la presencia de *Canthon humectus* en algunos de los de mayor altitud dentro del paisaje de transición es claramente una extensión del paisaje de montaña) y sólo hay una especie rodadora necrófaga en los bosques. Este mismo fenómeno ha sido observado en condiciones de altitud semejantes, en Colombia (Escobar 1997, Escobar y Chacón de Ulloa 2000).

Paisaje de montaña

Este paisaje contiene especies con afinidades biogeográficas distintas de las del paisaje tropical (Halffter *et al.* 1995). Es el paisaje que biogeográficamente tiene más afinidades con el elemento neártico de Norteamérica. A nivel de grupos indicadores se presenta una disminución en la importancia relativa de los Scarabaeinae y un aumento en la de Geotrupinae y Silphidae (en conjunto seis especies). En los Aphodiinae también hay un relevo: *Aphodius* es el género dominante y sólo hay dos *Ataenius* en una de las localidades de menor altitud dentro del paisaje (Las Vigas).

Por otra parte, este paisaje es el único de los tres estudiados en el que la riqueza de los grupos indicadores es mayor en los lugares no arbolados (tres a siete especies) que en los bosques (dos a cinco especies). Esto coincide con lo señalado en Europa meridional donde hay mucha mayor riqueza de especies en las praderas (por ejemplo Kadiri *et al.* 1997). La ubicación de los potreros de este paisaje en una zona rodeada de cañadas tropicales facilita las oportunidades de colonización de especies de sitios de menor altitud y del Altiplano. Además el recurso estiércol es muy abundante, pues se practica la ganadería lechera (Halffter *et al.* 1995, Lobo y Halffter 2000).

En los bosques de coníferas (*Pinus y Abies*), mucho menos heterogéneos que los bosques tropicales y subtropicales y más fríos que los lugares despejados, el número de Scarabaeoidea y Silphidae es reducido (entre dos y cinco especies). En bosques semejantes en la Sierra de Manantlán, García-Real (1995) encontró seis especies de escarabajos. En los parajes con vegetación de altura, ambientes muy rigurosos con fuertes cambios entre el día y la noche, sólo se encontraron dos especies de Silphidae. En el cercano Pico de Orizaba, Pensado-Cadena (com. pers.) no encontró ninguna especie de los grupos indicadores por encima de los 3000 m de altitud.

En praderas de altura (a > de 3000 m de altitud), en el interior de madrigueras de tuza (Rodentia: *Crateogeomys merriami perotensis* Merriam) dentro del paisaje de montaña, Lobo y Halffter (1994) capturaron una especie de *Onthophagus hippopotamus* junto con cuatro especies de *Aphodius* entre los 2900 y los 3100 m. En las capturas que se llevaron a cabo para esta tesis se colectó a *O. hippopotamus* a 2450 m, lo que sería el límite inferior de altitud conocido.

Los Silphidae muestran preferencia por los bosques, tanto en este paisaje como en el de transición. Dentro del género *Nicrophorus* hay una substitución ecológica y altitudinal. *N. olidus* se encuentra principalmente en bosques mesófilos y encinares (paisaje de transición), mientras que *N. mexicanus* está en los de bosque de pino (paisajes de transición y de montaña). Otros autores (Arellano 1992, Halffter *et al.* 1995, Navarrete-Heredia 1995, Martínez-Morales *et al.* 1997, Arellano 1998, Navarrete-Heredia y Quiroz-Rocha 2000) confirman esta segregación. *Tanatophilus graniger* de clara afinidad septentrional es abundante en los bosques del paisaje de montaña. Los bosques que crecen sobre “malpaís” presentan como únicos elementos de los grupos indicadores, dos especies de Silphidae.

La diversidad alfa máxima en los potreros es de 13 especies, casi el doble que la encontrada en los bosques vecinos más ricos. En las condiciones más heliófilas se encuentran *Phanaeus amethystinus* y *Ontherus mexicanus* que también se colectan en el paisaje de transición. El resto de las especies forma un conjunto característico del paisaje de montaña que comprende alguna especie que se presenta también en el Altiplano mexicano.

Diversidad beta

Paisaje tropical

En varios trabajos (Halffter *et al.* 1992, Halffter y Arellano 2001) se ha señalado que en el paisaje tropical existen dos conjuntos faunísticos diferentes: el integrado por las especies de Scarabaeinae de selva, y el integrado por especies heliófilas características de los potreros. Esta afirmación no excluye que el número de especies compartidas entre diferentes tipos de comunidad sea relativamente alto. La fauna más característica es la de los bosques tropicales caducifolios (22 especies en total, 6 exclusivas). Esta fauna comparte más de la mitad de las especies con potreros y vegetación secundaria. Los resultados obtenidos en esta tesis coinciden con los de Escobar y Medina (1996), quienes trabajaron en una región de Colombia con bosques y potreros, cuya vegetación primaria es un bosque lluvioso. En contraste, en el sur del estado de Veracruz (Los Tuxtlas), en un paisaje con fragmentos de selva, plantaciones y pastizales, la proporción de especies en el bosque es marcadamente mayor que la de los potreros (Estrada *et al.* 1998)

La diversidad beta entre sitios de comunidades con condiciones más rigurosas para los escarabajos es alta. La mayor diversidad beta entre sitios se encontró entre bosques tropicales caducifolios sobre “malpaís” (77.5% en promedio). Lo anterior sugiere un número relativamente alto de individuos no residentes. Buena parte de estos individuos pueden llegar de comunidades cercanas a aprovechar un alimento ocasional, pero no nidifican por el poco suelo existente. Entre estos ejemplares dominan las especies grandes (> 70%) y de mayor tolerancia ecológica.

Paisaje de transición

El recambio de especies entre bosques mesófilos fue de 37.37%. Al comparar la diversidad beta entre sitios con bosque o con potrero dentro de una misma localidad, el mayor recambio se encontró entre un fragmento de bosque mesófilo pequeño pero bien conservado y su potrero aledaño. En este último se encontraron especies muy características de los lugares sin árboles, como son *Dichotomius colonicus* y *Scatimus ovatus*, especies que no entran en el bosque. En conjunto las diferencias entre los bosques mesófilos y los potreros son altas. Por el contrario, entre los bosques mesófilos y los cafetales de sombra poliespecífica el recambio es pequeño (14.3). Esto confirma la similitud específica (menor diversidad beta) entre la comunidad natural más ampliamente distribuida, aunque actualmente fragmentada y parcialmente alterada (el bosque mesófilo) y la comunidad de origen antrópico más arbolada y con mayor distribución en el paisaje (el cafetal poliespecífico). Esta correspondencia es muy importante para estudiar la conservación de especies originalmente limitadas al bosque mesófilo que se mueven continuamente aprovechando los fragmentos de cafetales y no sólo se presenta en escarabajos, pues en aves se ha observado un fenómeno similar en Chiapas (Greenberg *et al.* 1997) y en el centro de Veracruz (Aguilar-Ortíz 1982). Para anfibios y reptiles en el Triunfo, Chiapas, el cafetal de sombra poliespecífica actúa como una comunidad que conserva especies del bosque mesófilo y del bosque de pino-encino, y como medio que facilita la intercomunicación entre los bosques que persisten (Muñoz *et al.* 2000).

Los Scarabaeinae y Silphidae de este paisaje se desplazan a través del mosaico formado por el bosque mesófilo y sus claros y los cafetales con sombra poliespecífica. En menor proporción entran en los potreros y en los cafetales con sombra monoespecífica. Así,

los mayores valores de diversidad beta promedio (> 55%) se encuentran entre el bosque mesófilo y los potreros, o entre el bosque y los cafetales monoespecíficos.

Paisaje de montaña

Se presenta un gran recambio de especies entre los potreros y los bosques de oyamel (> 79%) o de pino (> 63%). Este recambio es consecuencia de la existencia de una rica fauna de escarabajos copronecrófagos característica de los lugares no arbolados, especies que en muy pequeña proporción entran a los bosques.

Diversidad gamma

En el paisaje tropical la riqueza de los grupos indicadores está dada principalmente por Scarabaeinae característicos de la selva, aunque existen especies asociadas a condiciones heliófilas como *Digitonthophagus gazella*, *Onthophagus batesi*, *Copris lugubris*, *Euoniticellus intermedius* y *Dichotomius colonicus*. Se comparten muchas especies entre el bosque tropical caducifolio y sus potreros. En contraste, en el paisaje de montaña el elemento más importante está constituido por especies de los tres grupos indicadores asociadas a las áreas abiertas, muchas de ellas exclusivas. En el paisaje de transición dominan las especies asociadas al bosque mesófilo.

En los paisajes tropical y de transición la fauna dominante corresponde a la comunidad natural más extendida antes de la intervención humana. El hecho de que en el paisaje de montaña haya más especies en los potreros a pesar de no ser la formación natural dominante, está relacionado con las características heliófilas de los Scarabaeinae, los que en ningún lugar del mundo son abundantes en bosques templados-fríos como los que se encuentran en el paisaje de montaña.

En los tres paisajes estudiados la fragmentación de las comunidades naturales no parece haber ocasionado pérdida de especies. En el paisaje tropical la fragmentación de los bosques tropicales caducifolios ha favorecido la expansión de las especies de lugares descubiertos. Estas especies, heliófilas y coprófagas, incluyen dos invasores recientes (*Digitonthophagus gazella* y *Euoniticellus intermedius*) que en algunos potreros son muy abundantes. La fragmentación también ha favorecido la expansión de especies ubicuistas o que aprovechan bien los bordes entre comunidades como son *Canthon (Glaphyrocantion)*

leechi y *Canthon cyanellus*. Por el contrario, ha provocado una disminución de las áreas de distribución de especialistas como *Canthon (Glaphyrocanthon) femoralis* que explota el excremento de mamíferos arborícolas, especialmente monos. Pero hasta ahora y hasta donde se puede estimar, ninguna especie ha desaparecido. Lo anterior tiene que ver con la topografía del paisaje y el tipo de desmonte. Las cañadas de fuertes pendientes ayudan a que sobrevivan estrechas franjas de selva. La mayor parte de los potreros no están totalmente desprovistos de árboles, cañadas y cercas vivas con árboles que contribuyen a mantener la conectividad de las condiciones de selva.

En un paisaje como el tropical de la región Cofre de Perote en donde los bosques tropicales han alternado desde hace muchos años con áreas descubiertas, las especies heliófilas son más numerosas que en los lugares de América tropical originalmente cubiertos de selva siempre-verde. En estas últimas las condiciones derivadas de los efectos del desmonte son mucho más drásticas (Howden y Nealis 1975, Klein 1989, Turner 1996, Laurence y Bierregard 1997). Sin embargo, aun en las condiciones de dominio completo de la selva siempre verde, existen algunas especies heliófilas (especies de claros o de bordes) que responden favorablemente a la fragmentación de la selva (para mariposas del Amazonas véase Tocher *et al.* 1997).

En el paisaje de transición no hay especies características de potreros. Incluso *Phanaeus amethystinus*, que muestra una afinidad constante por las condiciones heliófilas, es más abundante en la parte baja del paisaje de montaña. Aunque *Onthophagus incensus*, *Copris incertus* y *Ontherus mexicanus* se encuentran con mayores abundancias en los potreros, no existe una separación tan marcada entre faunas de potrero y de bosque como la que existe en el paisaje tropical. La ausencia en el paisaje de transición de una fauna característica de potrero es confirmada por la falta de un grupo ecológico: los escarabajos rodadores y también por el alto número de mojones de excremento vacuno que quedan sin explotar.

Los cafetales con sombra poliespecífica facilitan la conexión entre los fragmentos que sobreviven del bosque mesófilo y amortiguan un poco la pérdida de este bosque. Estos cafetales que ocupan una amplia área, son un ejemplo, en este trabajo demostrado cualitativa y cuantitativamente, de las ideas de Víctor M. Toledo y colaboradores (Moguel

y Toledo 1999, Toledo *et al* 1994) de como las explotaciones agrosilvícolas diversificadas, tradicionales, ayudan a la conservación de la biodiversidad.

Una idea de la riqueza relativa de cada paisaje la da la riqueza alfa promedio por paisaje (o sea el promedio de todos los valores encontrados en las comunidades de un paisaje). Su valor fue de 10.25 especies en el paisaje tropical, 8.54 en el de transición y 3.37 en el de montaña. Estas cifras están muy influidas por la riqueza del principal componente: los Scarabaeinae, mucho más abundante en especies en el paisaje tropical.

Complementariedad entre paisajes

La composición de especies es muy distinta en los tres paisajes, por lo que la complementariedad entre ellos es mayor al 79%. El número de especies exclusivas de cada paisaje es de 70.97% para el paisaje tropical, 47% para el de montaña y 43% para el de transición, el que comparte más especies.

La complementariedad entre los tres paisajes se calculó sin considerar y tomando en cuenta las especies de Aphodiinae (la segunda cifra es tomando en cuenta los Aphodiinae). Entre los paisajes tropical y de transición la complementariedad es de $C_{12} = 82.69$ y 77.11 . Entre los paisajes tropical y de montaña $C_{13} = 97.87$ y 94.81 , cifras que señalan faunas totalmente distintas (sólo comparten una especie). Entre los paisajes de transición y de montaña los valores de complementariedad son $C_{23} = 79.49$ y 35.00 . La diferencia importante encontrada al incluir los Aphodiinae se debe a que dentro de esta subfamilia hay muchas especies compartidas en el último par de paisajes.

La relación entre las diversidades alfa, beta y gamma de escarabajos copronecrófagos en la región Cofre de Perote

Es importante comprender el doble sentido en que se manifiestan las relaciones entre las diversidades locales y la diversidad del paisaje. Las posibilidades: cuántas especies y cuáles, dependen de los fenómenos histórico-geográficos que han actuado tanto sobre los seres vivos, como sobre el paisaje. Su valor se expresa en gamma. Pero gamma a su vez se “construye” mediante diferentes valores de alfa. Es por eso que se señala que la

diversidad gamma es determinante de las diversidades alfa y beta, pero a su vez está condicionada a cómo estas se manifiestan.

La diversidad gamma depende de la historia biogeográfica del paisaje. Es la expresión de la biodiversidad más estable. También la que tiene una mayor homeostasis ante las acciones humanas. El valor de alfa depende de las posibilidades biogeográfico-históricas, pero más aún de la estructura (ensamble) de la comunidad estudiada. En este estudio se trató de ver si las características de la riqueza regional de especies (gamma) depende principalmente de la riqueza local (alfa) no del recambio entre comunidades (beta). (Con otro enfoque en el análisis, la misma pregunta se plantea Ricklefs 2000)

En el paisaje tropical, gamma depende de forma importante de la riqueza de la comunidad originalmente dominante: el bosque tropical caducifolio (o subcaducifolio). Sin embargo existe una complementariedad también muy importante con una fauna heliófila de potrero. Esto hace que gamma (30 especies) sea muy superior a la diversidad alfa máxima encontrada en los bosques tropicales caducifolios (22 especies) o en los potreros (21 especies). En el paisaje de transición la mayor riqueza la tiene el bosque mesófilo que es el principal responsable de la diversidad gamma. Aunque como se ha señalado las modificaciones antrópicas (deforestación) permiten subir a algunas especies del paisaje tropical y bajar a otras del paisaje de montaña. Estas especies se suman a la riqueza gamma. En el paisaje de montaña el número total de especies (17) es cercano a la riqueza máxima de los potreros (13 especies) y muy diferente a la que se encuentra en los bosques más ricos (7 especies). La creación o expansión de las praderas genera las condiciones adecuadas para integrar una rica fauna heliófila.

Entonces la relación entre diversidad alfa máxima de la comunidad originalmente más importante y diversidad gamma es diferente en los tres paisajes, dependiendo de si ha existido o no más de un complejo faunístico ecológicamente distinto en las condiciones originales, y también de la respuesta a los cambios introducidos por el hombre. En los tres paisajes el recambio en la composición de especies entre áreas de bosque y sus correspondientes potreros hace que la diversidad gamma sea superior a la mayor alfa encontrada. Para la diversidad gamma de los escarabajos coprófagos, beta es importante.

Con los mismos propósitos que este trabajo, en un estudio hecho con murciélagos en un valle del paisaje tropical, Moreno y Halffter (2001) encontraron que de las 20

especies que constituyen la diversidad gamma, 18 se encontraban en la comunidad más rica (selva mediana subcaducifolia), estando las dos restantes en la vegetación riparia. En los murciélagos la dependencia de la riqueza en especies del paisaje en relación a la de la comunidad más rica es mayor que en escarabajos

En un estudio realizado con ranas en bosques mesófilos, cafetales y potreros del paisaje de transición la expresión de los componentes de la diversidad de escarabajos y ranas (dos grupos taxonómica y biológicamente distintos), es similar (E Pineda com pers.). Existe una diversidad gamma de 21 especies de ranas (22 de escarabajos) y un alfa promedio de 8.16 especies de ranas (9 de escarabajos). El recambio entre comunidades tanto en escarabajos como en ranas es alto.

Consideraciones generales

La región Cofre de Perote, a pesar de ser un área históricamente perturbada, mantiene todavía una considerable diversidad de especies de los grupos indicadores considerados (60 especies). Su ubicación concentra elementos faunísticos de afinidades distintas en un área relativamente pequeña, lo que genera varios tipos de ensamblajes de escarabajos distintos cada uno con una gran vinculación a un tipo de comunidad: el ensamble tropical constituido por especies de bosques tropicales caducifolios y de potreros; el ensamble de transición que corresponde a especies de bosque mesófilo y el ensamble de montaña formado por especies de bosques y el de praderas.

Para los escarabajos que constituyen el grupo indicador, a nivel de paisaje (no localmente) la fragmentación de las comunidades naturales no parece haber ocasionado pérdidas en el número de especies. Aparentemente, la perturbación humana ha sido superada por razones distintas en cada paisaje. En el tropical porque existe una fauna heliófila característica de los potreros, fauna que incluso ha aumentado con dos especies invasoras recientes. En el paisaje de transición por el efecto de los cafetales de sombra poliespecífica que crean una matriz de intercomunicación. En el de montaña porque la expansión de las praderas ha ampliado las condiciones favorables para las especies heliófilas.

Los cambios en la diversidad gamma no tienen que ser forzosamente en el mismo sentido (incremento, decremento) ni tener la misma magnitud que los cambios a nivel local (Halffter 1998). Es muy posible que la fragmentación y modificación de los paisajes estudiados se haya traducido en pérdida de especies a nivel local, aunque no se sabe con exactitud su magnitud. Pero el aumento en el recemplazo debido a la aparición de nuevas condiciones como el establecimiento de potreros o zonas de cultivo, el crecimiento de vegetación secundaria en un área abierta, parece haber derivado en una mayor diversidad gamma para los paisajes, tanto por la entrada de nuevos colonizadores, como por el *incremento de especies antes periféricas*. Estos resultados no tienen forzosamente que repetirse con otros grupos de organismos.

Conclusiones

- En el paisaje tropical la comunidad más rica en especies es la que se encuentra en los bosques tropicales caducifolios; en el paisaje de transición es la que corresponde a los bosques mesófilos. Ambas son las comunidades naturales más importantes de sus pisos altitudinales. Por el contrario en el paisaje de montaña la mayor riqueza se encuentra en praderas y potreros, un tipo de comunidad favorecido o incluso creado por la intervención humana.
- El tipo y edad del sustrato influye en la diversidad de especies de escarabajos en la región.
- En general en los tres paisajes, el recambio en la composición de especies entre zonas de bosque y sus correspondientes potreros, hace que la diversidad gamma sea superior a la mayor diversidad alfa encontrada.
- El número de especies exclusivas en cada paisaje fue alto debido a que la región Cofre de Perote se ubica en una zona de transición, en donde cada paisaje tiene una fauna muy característica, con afinidades biogeográficas diferentes.
- Los cafetales con sombra poliespecífica son comunidades que conservan especies del bosque mesófilo y funcionan como un medio para facilitar la intercomunicación entre los bosques mesófilos que persisten.

- No existe un conjunto propio de especies de los ambientes no arbolados del paisaje de transición. Muy llamativa es la falta de Scarabaeinae rodadores en los potreros.
- La diversidad gamma de escarabajos copronecrófagos parece estar determinada en gran medida por la diversidad beta. El tipo de diferencias que se encontraron entre las comunidades comparadas corresponde con la gran heterogeneidad de la región Cofre de Perote.
- Parece existir una regularidad en el número de especies en sitios ubicados en áreas tropicales y subtropicales de México que comparten en buena parte historias biogeográficas. Lo anterior sugiere que la distribución de un grupo de organismos no es aleatoria, sino una combinación de su historia biogeográfica y de los factores ambientales.
- Biogeográficamente los tres grupos indicadores (Scarabaeinae, Geotrupinae y Silphidae) que se encuentran en el paisaje de transición muestran un solapamiento entre las especies que siguen el patrón de distribución neotropical, típicas del paisaje tropical y las que siguen los patrones neártico y paleoamericano de montaña que a su vez caracterizan al paisaje de montaña. Sin embargo, existe un importante número de especies exclusivas.
- En los tres paisajes estudiados, la fragmentación de las comunidades naturales no parece haber ocasionado pérdida de especies.

VI. AGRADECIMIENTOS:

Mi admiración y profundo respeto al Dr. Gonzalo Halffter, persona clave durante toda mi carrera profesional. Al M. en C. Armando Luis y al Dr. Jorge Meave por su invaluable contribución como asesores de esta tesis. Al Dr. Jorge López Portillo y al Dr. Mario Favila por sus consejos y apoyo durante la preparación de este trabajo. Al Dr. Miguel Angel Morón y al Dr. Juan José Morrone, por sus comentarios y sugerencias como revisores de esta tesis.

Al Dr. Lorrain Giddings, al L. I. Juan Chávez y a la L. I. Norma Corona por su ayuda en la elaboración de los mapas. Al Dr. Daniel Geissert por la información sobre los derrames de lava de la región. Al Dr. Mario Zunino, al Dr. Steward B. Peck, al Dr. David Edmonds y al Biól. Leonardo Delgado por su apoyo en las identificaciones del material. A la M. en C. Martha Díaz, al Dr. Sergio Avendaño y al Dr. Alberto González por su ayuda durante la preparación del capítulo sobre historia de los paisajes. A la Dra. Margarita Soto y su equipo, por el apoyo prestado para la obtención de los parámetros ambientales de los sitios estudiados. A la Dra. Claudia E. Moreno (Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo) quien nos hizo útiles sugerencias en el capítulo sobre diversidad alfa, beta y gamma. A Miguel Pensado por permitirme utilizar información original e inédita de la diversidad de especies de escarabajos en las inmediaciones del Pico de Orizaba en la discusión de esta tesis. Otras personas que amablemente nos han facilitado información no publicada son la Dra. Imelda Martínez (Instituto de Ecología, A. C.), Marco Dellacasa (Universidad de Pisa, Italia), Biól. Julián Bucno (Instituto de Ecología, A. C.- Field Museum of Natural History, Chicago), el M. en C. Antonio Muñoz (ECOSUR, San Cristóbal de las Casas, Chiapas) y el Biól. Eduardo Pineda (Posgrado del Instituto de Ecología, A.C.).

Muy especialmente al M. en C. Rafael Sánchez García por su apoyo durante el trabajo de campo y por su amistad. A Carmen, Rocío, Magda, Citlalli, Alma, Laura Eugenia y Maru, gracias por compartir conmigo este largo camino y por alentarme para continuar trabajando con alegría y entusiasmo.

A mis hermanas porque aún en la distancia conservamos el lazo que nos une fuertemente: el gran cariño que nos tenemos. A mi papá por dejarme volar libremente y por apoyar mi decisión de dedicarme al mundo de la investigación.

A Emilia por ser el motor que le da vida y color a mi existencia. A José Gerardo por su amor, apoyo y paciencia durante todos estos años. GRACIAS.

APOYOS FINANCIEROS

Este trabajo es una contribución a los proyectos: “Parámetros para medir la biodiversidad y su cambio: II Etapa. Desarrollo de Ejemplos” (CONABIO FB532/K038/97) y “Parámetros para medir la biodiversidad y su cambio: III Etapa Consolidación de métodos” (CONABIO FB733/U030/00) y al proyecto “Evaluación de la biodiversidad a través de grupos indicadores y perspectivas de aplicación en Reservas de la Biosfera (ORCYT-UNESCO 883.624.0). El American Museum of Natural History, a través de la beca Theodore Roosevelt, me otorgó apoyos para los gastos de trabajo de campo. Todos estos proyectos han sido apoyos fundamentales para el desarrollo que nuestro grupo de investigación está realizando de una nueva estrategia para medir la biodiversidad a nivel paisaje.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

VII. LITERATURA CITADA

- Acosta, P. R. 1986. *La Vegetación de la Sierra de Manuel Díaz, Veracruz, México*. Tesis Profesional. Facultad de Biología. Universidad Veracruzana. Xalapa, Ver. 113 pp.
- Aguilar Ortiz, F. 1982. Estudio ecológico de las aves de cafetal. In E. Avila-Jiménez E. y A. Gómez-Pompa (Eds.). *Estudios Ecológicos en el Agroecosistema Cafetalero*. Compañía Editorial Continental- INIREB. Xalapa, Ver. México. Pp 103-128.
- Angulo, R. M. J. 1991. *Atlas Climático de los Municipios Rafael Lucio, Banderilla y Tlalnehuayocan (Estado de Veracruz)*. Instituto de Ecología. Xalapa, Veracruz. 46 pp.
- Arellano, L. 1992. Distribución y Abundancia de Scarabaeidae y Silphidae (Insecta Coleoptera) en un Transecto Altitudinal en el Estado de Veracruz. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM, México. 139 pp.
- Arellano, L. 1998. Distribución de Silphidae (Coleoptera:Insecta) en la región central de Veracruz, México. *Dugesiana*, 5(2):1-16.
- Arellano, L. y C. Hamlin. 2000. *Diversidad de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un mosaico de hábitats en la Amazonía Peruana*. Reporte Técnico Proyecto OTS 2000-13. Organización para Estudios Tropicales. San Pedro, Costa Rica. 11 pp.
- Austin, M. P. 1968. Relations among functional properties of californian grassland. *Nature*, 217:1163.
- Barrera-Bassols, N. y H. Rodríguez. 1993. Presentación. In N. Barrera-Bassols y H. Rodríguez (Coords.). *Desarrollo y Medio Ambiente en Veracruz*. Fundación Friedrich Ebert, México, D.F. Pp 5-14.
- Barrera-Bassols, N, C. López y R. Palma. 1993. Vacas, pastos y bosques en Veracruz: 1950-1990. In N. Barrera-Bassols y H. Rodríguez (Coords.). *Desarrollo y Medio Ambiente en Veracruz*. Fundación Friedrich Ebert. México. Pp 35-71.
- Begon, M., J. Harper y C. Townsend. 1990. *Ecology. Individuals, Populations and Communities*. Second Edition. Blackwell Scientific Publications. Cambridge, Massachussets. 945 pp.
- Bermúdez-Gorrochotegui, G. 1977. *Jalapa en el Siglo XVI*. Tesis de Maestría en Historia. Facultad de Historia. Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz. Tomos I y II.

- Caro, M. y G. O'Doherty. 1999. On the use of surrogate species in conservation biology. *Conservation Biology*, 13: 805-814
- Castillo-Campos. G. 1985. *Integración de Paisajes en la Región de Jalcomulco, Veracruz*. Tesis Profesional. Facultad de Biología. Universidad Veracruzana. Xalapa, Ver. 110 pp.
- Castillo-Campos G. 1991. *Vegetación y Flora del Municipio de Xalapa*. Instituto de Ecología, A. C. y Ayuntamiento de Xalapa, Veracruz. 148 pp.
- Chao, A. 1984. Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics*, 11: 265-270.
- Chao, A., M. Ma y M. C. Yang. 1993. Stopping rules and estimation for recapture debugging with unequal failure rates. *Biometrika*, 80: 193-201.
- Chao, A y S. M. Lee. 1992. Estimating the number of classes via sample coverage. *Journal of the American Statistical Association*, Alexandria, Virginia, USA.
- Cházaro- Basáñez. M. J. 1982. Flora Apícola de la Zona Cafetalera de Coatepec, Ver. In Avila-Jiménez E. y A. Gómez-Pompa (Eds.). *Estudios Ecológicos en el Agroecosistema Cafetalero*. Xalapa, Ver México. Compañía Editorial Continental-INIREB. Pp 95-102
- Cházaro-Basáñez. M. J. 1992. Exploraciones botánicas en Veracruz y estados circunvecinos. I. Pisos altitudinales de vegetación en el centro de Veracruz y zonas limítrofes con Puebla. *La Ciencia y el Hombre*, 10: 67-115
- Cisneros S. V. , Martínez P. D., Díaz C. S., Torres R. J. A. , Guadarrama Z. C., Cruz L. A., 1993. *Caracterización de la Agricultura de la Zona Central de Veracruz Centro Regional Universitario Oriente*. Universidad Autónoma de Chapingo. Dirección de Centros Regionales Texcoco, México. 339 pp.
- Coddington, J. A., C. E. Griswold, D. Silva, E. Peñaranda y S. F. Larcher. 1991. Designing and testing sampling protocols to estimate biodiversity in tropical ecosystems, In Dudley, E. C. (Ed). *The Unity of Evolutionary Biology: Proc. of the 4th Intern. Congr. of Syst. and Evol. Biol.* Dioscorides Press. Portland, Pp. 44-60.

- Cody, M. L. 1993. Bird diversity components within and between habitats in Australia. *In* R. E. Ricklefs y D. Schluter (Eds.). *Species Diversity in Ecological Communities Historical and Geographical Perspectives*. The University of Chicago Press. U.S.A pp 136-146.
- Colwell, R. K. y J. A. Coddington. 1995. Estimating Terrestrial biodiversity through extrapolation. *In* D. L. Hawksworth (Ed.). *Biodiversity: Measurement and Estimation*. Chapman y Hall. Pp 75-79.
- Colwell, R. K. 1997. *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Version 5.0 User's Guide and application. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Davis, A. J., J. Huijbregts, A. H. Kirk-Spriggs, J. Krikken and S. L. Sutton. 1997. The ecology and behaviour of arboreal dung beetles in Borneo. *In*: Stork, N. E., J. Adis and R. K. Didham Eds.) *Canopy Arthropods*. Chapman and Hall, London. 417-432.
- Debinski, D. M. y R. D. Holt. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology*, 14: 342-355.
- Delgado, L. 1989. *Fauna de Coleópteros Lamelicornios de Acahuizotla, Guerrero, México*. Tesis Profesional. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 154 pp.
- Deloya, C., G. Ruíz Lizárraga y M. A. Morón. 1987. Análisis de la entomofauna necrófila en la región de Jojutla, Morelos, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 73: 157-171.
- Deloya, C. 1992. Necrophilous Scarabaeidae and Trogidae Beetles of Tropical Deciduous Forest in Tepexco, Puebla, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 52: 1-11.
- De Luna, G. F. 1983. *Afinidades y Distribución de la Flora de Musgos en los Extremos del Sistema Volcánico Transversal*. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 68 pp.
- Dennis, J. G. y M. A. Ruggiero. 1996. Biodiversity inventory: building an inventory at scales from local to global. *In* Szaro, R. y D. Johnston (Eds.). *Biodiversity in Managed Landscapes*. Oxford University Press. Pp 149-156.

- di Castri. 1995. The hierarchical uniqueness of biodiversity. *Biology International* (Spécial Issue), 33:54-57.
- Díaz, A. 1998. *Ecología y comportamiento de escarabajos rodadores del estiércol (Scarabaeidae: Scarabaeinae) de selvas y pastizales en Los Tuxtlas, Veracruz*. Tesis Profesional. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias. Maestría en Ecología y Ciencias Ambientales. 159 pp.
- Doube, B. M. y P. S. Giller, 1990. A comparison of two types of trap for sampling dung beetle population (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bulletin of Entomological Research* 80, 259-263.
- Durán, C. 1992. La Vegetación de la Barranca de las Minas, Veracruz, México. Tesis Profesional. Universidad Veracruzana. Facultad de Biología. Xalapa, Veracruz. 61 pp.
- Eberhardt, L. L. 1969. Some aspects of species diversity models. *Ecology*, 50: 503-505.
- Erwin, T. 1991. How many species are there?: revisited. *Conservation Biology*, 5:1-4.
- Escobar, F. 1997. Estudio de la comunidad de coleópteros coprófagos (Scarabaeidae) en un remanente de bosque seco al norte del Tolima, Colombia. *Caldasia*, 19(3): 419-430.
- Escobar, F. 2000. Diversidad de coleópteros coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un mosaico de hábitats en la reserva natural Nukak, Guaviare, Colombia. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s), 79: 103-121.
- Escobar, F. y C. A. Medina 1996. Coleópteros coprófagos (Scarabaeidae) de Colombia: Estado actual de su conocimiento. In G. Andrade, G. Amat-García y F. Fernández (Eds.). *Insectos de Colombia: Estudios Escogidos* Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales-Centro Editorial Javeriano, Bogotá, Colombia Pp: 93-116
- Escobar, F y G. Halfpfer. 1999. Análisis de la biodiversidad a nivel de paisaje mediante el uso de grupos indicadores: el caso de los escarabajos del estiércol. *Memorias de la IV Reunión Latinoamericana de Scarabaeoidología*. Viçosa, Brasil. 135-140.
- Escobar, F. y P. Chacón de Ulloa. 2000. Distribución espacial y temporal en un gradiente de sucesión de la fauna de coleópteros coprófagos (Scarabaeinae, Aphodiinae) en un bosque tropical montano, Nariño-Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 48 (4):961-975.

- Estrada, A., G. Halffter, R. Coates-Estrada and D. A. Merrit Jr. 1993. dung beetles attracted to mammalian herbivore (*Alouatta palliata*) and omnivore (*Nasua narica*) dung in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 9(1): 45-54.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada and D. A. Merrit Jr. 1998. Dung beetles attracted to mammalian herbivore (*Alouatta palliata*) and omnivore (*Nasua narica*) dung in the tropical rain forest of the Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 9: 45-54
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, A. Anzures y P. Cammarano. 1998. Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 14:577-593.
- Ezcurra, E. 1990. Programa Orden versión 1.2. Centro de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. (Inédito).
- Favila, M. E. y G. Halffter. 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 72. 1-25.
- Fernández-Ortiz, L. M. 1993. La expansión ganadera en Veracruz: sus impactos en la economía y en la producción de alimentos. In Barrera-Bassols, N. y H. Rodríguez (Coords.). *Desarrollo y Medio Ambiente en Veracruz*. Fundación Friedrich Ebert, México, D. F. Pp 15-33.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1993. Geology of Mexico: A synopsis. In T. P. Rammamorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (Eds). *Biological Diversity of Mexico. Origins and Distribution*. Oxford University Press. 107 pp.
- Forman, R. T. T. y S. K. Collinge, 1996. The "spatial solution" to conserving biodiversity in landscapes and regions, In R. M. DeGraaf y R. I. Miller (Eds). *Conservation of Faunal Diversity in Forested Landscapes*. Chapman y Hall. Pp 537-568.
- Forman, R. T. y M. Godron. 1986. *Landscape ecology*. John Wiley y Sons, New York. 619 pp.

- Forsyth, A., S. Spector, B. Gill, F. Guerra y S. Ayzama. 1998. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) of Parque Nacional Noel Kempff Mercado). In: Killen, T. J. y T. S. Schulemberg (Eds.). A biological assessment of Parque Nacional Noel Kempff Mercado, Bolivia. RAP Working Papers 10. Conservation International, Washington, D. C. 181-372 pp.
- Franklin, J. F. 1993. Preserving biodiversity: species, ecosystems or landscapes? *Ecological Applications*, 3(2): 202-205.
- Gajasesni, J., R. Matta-Machado y C. F. Jordan. 1996. Diversified agroforestry systems: buffers for biodiversity reserves and landbridges for fragmented habitats in the tropics. In Szaro, R. y D. Johnston (Eds.) *Biodiversity in Managed Landscapes*. Oxford University Press. Pp 506-513.
- García, E. 1981. Los Climas del Estado de Veracruz. *Anales del Instituto de Biología UNAM. Serie Botánica*, 41 (1): 3-42.
- García M. S. 1986. *Coatepec. Una visión de su historia. 1450-1911*. H. Ayuntamiento de Coatepec, Ver., y Comité de Festejos del Centenario. 175 pp.
- García-Real, E. 1995. *Abundancia, Distribución y Estructura de la Comunidad de Escarabajos Coprófagos y Necrófagos (Coleoptera. Scarabaeidae) en un Gradiente Altitudinal de la Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima, México*. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México. 129 pp.
- Geissert, D. 1994. *Cartografía, Génesis y Restricciones al Uso de los Suelos de Origen Volcánico de la Región Natural Cofre de Perote, Veracruz, México* Informe Final Proyecto CONACYT 07696-N9110. 126 pp (Inédito).
- Geissert, D., D. Dubroeuq, A. Campos y E. Meza. 1994. *Paisajes geomorfoedafológicos de la región natural volcánica Cofre de Perote, Estado de Veracruz, México*. Mapa a colores. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz.
- Gerez, P. 1983 *Crónica del uso de los recursos naturales en la Cuenca de Perote-Libres*. INIREB. p 11-72.
- González de Cossío. 1957. *Xalapa. Breve reseña histórica, 1957*. Editorial Citlaltépetl. Colección Suma Veracruzana. Serie Historiografía. 232 pp.
- Greenberg, R., P. Bichier y J. Sterling. 1997. Bird populations in rustic and planted shade coffee plantations of eastern Chiapas, Mexico. *Biotropica*, 29(4):501-514

- Halffter, G. y L. Arellano. 2001. Response of Dung Beetle Diversity to Human-induced Changes in a Tropical Landscape. *Biotropica* (en prensa).
- Halffter, G., M. E. Favila. 1993. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analyzing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforests and modified landscapes. *Biology International*, 27: 15-21.
- Halffter, G., M. E. Favila y V. Halffter. 1992. Comparative studies of the structure of scarab guild in tropical rain forest. *Folia Entomológica Mexicana*, 84: 131-156.
- Halffter, G., M. E. Favila y L. Arellano. 1995. Spatial distribution of three groups of Coleoptera along an altitudinal transect in the Mexican Transition Zone and its biogeographical implications, *Elytron*, 9 : 151-185.
- Halffter, G. y E. G. Matthews. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana*, 12-14:1-312.
- Halffter, G. y E. G. Matthews. 1967. Los Scarabaeinae en la selva tropical Americana. *Folia Entomológica Mexicana*, 15-16: 47-48.
- Halffter, G., C. Moreno y E. Pineda. 2001. *Manual para evaluación de la biodiversidad en Reservas de la Biosfera*. Sociedad Entomológica Aragonesa, CYTED, ORCYT-UNESCO.
- Halffter, G. 1991. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 82:195-238.
- Halffter, G. 1994a. ¿Qué es la biodiversidad? *Butlletí de la Institució Catalana D'Història Natural*, 62:5-14.
- Halffter, G. 1994b. Conservación de la Biodiversidad: un reto del fin de siglo. *Butlletí de la Institució Catalana D'Història Natural*, 62: 137-146.
- Halffter, G. 1996a. *How should biodiversity be measured at the scale of landscape?* XX International Congress of Entomology. Florencia, Italia.
- Halffter, G. 1996b. *¿Cómo Medir la Diversidad Biológica?* Taller Iberoamericano sobre Diversidad Biológica. 22-25 de Abril. Viña del Mar, Chile.
- Halffter, G. 1998a. A Strategy for Measuring Landscape Biodiversity. *Biology International*, 36: 3-17.

- Halffter, G. 1998b. Una estrategia para medir la biodiversidad a nivel de paisaje. *In* G. Halffter (comp). La Diversidad biológica de Iberoamérica Vol.II. Acta Zoológica Mexicana, Nueva Serie. Número especial 1998. CYTED-Instituto de Ecología, A. C. Pp 3-18
- Halffter, G. 2000. Presentación: Medir la Biodiversidad. *In* F. Martín-Picra, J. J. Morrone y A. Melic (Eds.). *Hacia un proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica*. Monografías del Tercer Milenio, Vol. 1 Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza, España. Pp 11-18.
- Hanski, I. 1989. *Dung Beetles*. Reprinted from Tropical Rain Forest Ecosystems. H. Lieth y M. J. Werger (Eds.). Elsevier Science Publishers B.V. Nehterlans, Amsterdam. 489-511.
- Hanski, I. & I. Cambefort. 1991. *Dung Beetles Ecology*. Princeton University Press, Princeton, N. Y.
- Harper, J. L. y Hlawsworth. 1994. Biodiversity: measurement and estimation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B.*, 345:5-12.
- Harris, L. D. T., T. S. Hoctor y S. E. Gergel. 1996. Landscape processes and their significance to biodiversity conservation. *In* O. E. J. Rhodes, R. K. Chesser y M. H. Smith (Eds.). *Population dynamics in ecological space and time*. The University of Chicago Press. Chicago. Pp. 319-347.
- Harrison, S., S. J. Ross y J. H. Lawton. 1992. Beta diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology*, 61: 151-158.
- Hayek, L. C. y M. A. Buzas. 1997. *Surveying natural populations*, Columbia University Press. New York. 563 pp.
- Heywood, V. H. 1994. The measurement of biodiversity and the politics of implementation. *In* Forey, P. L., C. J. Humphries y R. I. Vane-Wright (Eds.) *Systematics and Conservation Evaluation*. Systematics Association. Special volume 50. Clarendon Press, Oxford. Pp 15-22.
- Hill, C. J. 1996. Habitat specificity and food preferences of an assemblage of tropical Australian dung beetles. *Journal of Tropical Ecology*, 12:449-460.
- Howden, H. F. y V. G. Nealis. 1975. Effects of clearing in a tropical rain forest on the composition of coprophagous scarab beetle fauna (Coleoptera). *Biotropica* 7: 77-83.

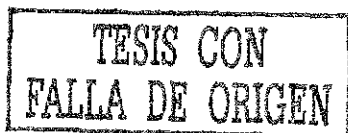
- Howden, H. F. y O. P. Young. 1981. Panamanian Scarabaeinae: Taxonomy, distribution and Habits (Coleoptera, Scarabaeidae). *Contributions of the American Entomological Institution*, 18 (1): 1-204
- Humpries, C. J., P. H. Williams y R. I. Vane-Wright 1995. Measuring biodiversity value for conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26:93-111.
- Hurlbert, S. H. 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology*, 52:577-586
- INEGI. 1988. *Síntesis Geográfica, Nomenclator y Anexo Cartográfico del Estado de Veracruz* INEGI. Aguascalientes, México. 69 pp.
- INEGI. 1991. Cuaderno de Información Básica Región Cofre de Perote. Aguascalientes, México. 58 pp.
- Jandel Corporation. 1995. Sigma Stat for Windows Version 2.0. Jandel Corporation, USA.
- Jiménez-Avila, E. y C. Correa, P. 1980. Producción de materia orgánica en un bosque caducifolio de la zona cafetalera de Xalapa, Ver., México. *Biótica* 5(4):157-167.
- Kadiri, N., J. M. Lobo and J. P. Lumaret. 1997. Conséquences de l'interaction entre préférences pour l'habitat et quantité de ressources trophiques sur les communautés d'insectes coprophages (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Acta Oecologica*, 18(2): 107-119.
- Klein, B. C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia. *Ecology*, 70(6):1715-1725.
- Kramer, E. A. Measuring Landscape Changes in Remant Tropical Dry Forests. In Laurance W. F. y R. O. Bierregaard, Jr. 1997. *Tropical Forest Remnants Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities*. The University of Chicago Press. Pp 386-399.
- Krebs, C. J. 1989. *Ecological methodology*. Harper Collins Publ. 654 pp.
- Lamas, G., Robbins R. K. y Harvey, D. J. 1991. A preliminary survey of the butterfly fauna of Pakitza, Parque Nacional de Manú, Perú, with an estimate of its species richness. *Publicaciones del Museo de Historia Natural. Universidad Nacional Mayor de San Marcos*, A40: 1-19.

- Laurance W. F. y R. O. Bierregaard, Jr. 1997. *Tropical Forest Remnants. Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities*. The University of Chicago Press. 616 pp.
- Lee, S. y A. Chao. 1994. Estimating population size via sample coverage for closed capture-recapture models. *Biometrics*, 50: 88-97.
- León-Cortés, J. L. 1994. *Curvas de acumulación y modelos empíricos de riqueza específica. Los Sphingidae (Insecta: Lepidoptera) de México como un modelo de estudio*. Tesis Profesional. Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 77 pp.
- León-Cortés, J. L., J. Soberón M. y J. Llorente-Bousquets. 1998. Assessing completeness of Mexican sphinx moth inventories through species accumulation functions. *Diversity and Distributions*, 4: 37-44.
- Lobo, J. M. 1994. Influencias geográficas, históricas y filogenéticas sobre la diversidad de las comunidades locales: una revisión y algunos ejemplos utilizando Scarabaeoidea coprófagos (Coleoptera, Laparosticti). *Boln. Asoc Esp Ent.*, 21(3-4):15-31.
- Lobo, J. M. 2000. ¿Es posible predecir la distribución geográfica de las especies basándonos en variables ambientales? In F. Martín-Picra, J. J. Morrone y A. Melic (Eds.). *Hacia un proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica*. Monografías del Tercer Milenio, Vol. 1. Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza, España. Pp 55-68.
- Lobo, J. M., F. Martín-Picra y C. M. Veiga. 1988. Las trampas pit-fall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeidae (Col.), I. Características determinantes de sus capacidad de captura. *Revue D'Écologie et de Biologie du Sol*, 25 (1): 77-100.
- Lobo, J. M. y G. Halffter. 1994. Relaciones entre escarabajos (Coleoptera: Scarabaeidae) y nidos de tuza (Rodentia: Geomyidae): implicaciones biológicas y biogeográficas. *Acta Zoológica Mexicana*, (n. s.) 62: 1-10.
- Lobo, J. M. y E. Montes de Oca. 1994. Distribución local y coexistencia de *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) y *Onthophagus batesi* Howden y Cartwright, 1963 (Coleoptera: Scarabaeidae). *Elytron*, 8:117-127

- Lobo, J. M., I. Sanmartín y F. Martín-Piera. 1997. Diversity and spatial turnover of dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) communities in a protected area of South Europe (Doñana National Park, Huelva, Spain). *Elytron* 11:71-78.
- Lobo, J. M., A. Davis. 1999. An intercontinental comparison of dung beetle diversity between two mediterranean-climatic regions: local versus regional and historical influences. *Diversity and Distributions*, 5: 91-103.
- Lobo, J. M. y G. Halffter. 2000. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea): a comparative study. *Annals of the Entomological Society of America*, 93(1):115-126.
- Longino, J. T. y R. K. Colwell. 1997. Biodiversity assessment using structured inventory: capturing the ant fauna of a tropical rain forest. *Ecological Applications*, 7: 1263:1277.
- Lovejoy, T. E. 1980. Foreword. In Soulé, M. E. y B. A. Wilcos (Eds.). *Conservation biology: an evolutionary ecological perspective*. Sunderland, Massachusetts. Sinauer Associates. Pp 5-11.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical Ecology*. Harper y Row. New York. 269 pp.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*, Princeton University Press. E.U.A. 179 pp.
- Marchal, J. y R. Palma. 1985. Análisis gráfico de un espacio regional Veracruz. INIREB-ORSTOM. Impresora Veracruzana Modernista. Xalapa, Ver. 220 pp.
- Martín-Piera, F. 2000. Introducción. In F. Martín-Piera, J. J. Morrone y A. Melic (Eds.). *Hacia un proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica*. Monografías del Tercer Milenio, Vol. 1. Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza, España. Pp 19-31.
- Martín Piera F. y J. M. Lobo. 1993. Altitudinal distribution patterns of copro-necrophage Scarabaeoidea (Coleoptera) in Veracruz, Mexico. *The Coleopterists Bulletin*, 47(4):321-334.
- Martínez-González, L. 1991. Las áreas verdes de la Cd. de México: Una perspectiva histórica. In López- I. (Ed.) *El arbolado urbano en la zona metropolitana de la Cd de México* UAM, MAB, Instituto de Ecología, A.C. 282-365.

- Martínez-Morales, M., L. Arellano y L. E. Rivera-Cervantes. 1997. Uso de modelos gráficos en estudios de Biodiversidad. Un caso de estudio. *Memorias de V Meeting of the International Biometric Society Network for Central America, The Caribbean, Mexico, Colombia and Venezuela*. Facultad de Estadística Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz. México. 178-192 pp.
- Martínez-Rodríguez, J. I. 1993. Antecedentes y Tendencias Actuales de la ganadería y la agricultura milpera en la región de Naolinco, Veracruz. *In* Barrera-Bassols, N. y H. Rodríguez (Coords.). *Desarrollo y Medio Ambiente en Veracruz* Fundación Friedrich Ebert. México, D. F.. Pp 167-198.
- McGeoch, M. A. 1998. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Review*, 73:181-201.
- McIntosh, R. P. 1967. An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity. *Ecology*, 48:392-404.
- McNaughton, S. J. 1994. Conservation goals and the configuration of biodiversity. *In* *Systematics and Conservation Evaluation* P. L. Forey, C. J. Humpries y R. I. Vane-Wright (Eds.). Oxford. Pp 41-62.
- Melgarejo V. J. 1980. *Historia de la ganadería en Veracruz*. (Xalapa). Ed. del Estado de Veracruz. 240 pp.
- Miller, K. R. 1996. Conserving biodiversity in managed landscapes. *In* Biodiversity in managed landscapes. R. C. Szaro y D. W. Johnston (Eds.). Oxford University Press, Oxford. Pp 425-441.
- Moguel, P. y V. M. Toledo. 1999. Biodiversity conservation in traditional coffee systems of Mexico. *Conservation Biology*, 13:1-12.
- Montaña, C. y E. Ezcurra. 1991. El análisis de componentes principales de tablas florísticas de presencia-ausencia como herramienta para análisis de gradientes ambientales. Un estudio de caso en la Quebrada de Vaquerías (Valle Hermoso, Córdoba). *Ecología Austral*, 1:56-69.
- Montes de Oca, E. y G. Halffter. 1995. Daily and seasonal activities of a guild of the coprophagous, burrowing beetle (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae) in tropical grassland. *Tropical Zoology*, 8: 159-180.

- Montes de Oca, E. y G. Halffter. 1998. Invasion of Mexico by *Euoniticellus intermedius* (Reiche): Reflections on the Expansion of Introduced Dung Beetle Species (Coleoptera: Scarabaeidae). *Studies of Neotropical Fauna and Environment*, 32: 1-9.
- Montes de Oca Montes de Oca, E. 2001. Escarabajos coprófagos de un escenario ganadero típico de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México: importancia del paisaje en la composición de un gremio funcional. *Acta Zoológica Mexicana*, (n.s.) 82: 111-132.
- Moreno, C. 2001. Manual de métodos para medir la biodiversidad. Textos Universitarios Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz. 49 pp.
- Moreno, C. 2000. *Análisis de la diversidad de quirópteros en un paisaje del Centro de Veracruz*. Postgrado en Ecología y Manejo de Recursos Naturales. Instituto de Ecología. A. C. 150 pp.
- Moreno, C. E. & G. Halffter. 1999. Assessing the efficiency of biodiversity inventories using species accumulation curves for bat fauna. *Journal of Applied Ecology*. 37:1-11.
- Moreno y Halffter 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology*, 37: 149-158.
- Moreno, C. E. y G. Halffter. 2001. Spatial and temporal analysis of alpha, beta and gamma diversities of bats in a fragmented landscape. *Biodiversity and Conservation*, 10(3):367-382.
- Morón, M. A. 1979. Fauna de Coleópteros Lamelicornios de la Estación de Biología Tropical, "Los Tuxtlas", Veracruz, UNAM, México. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 50 (1):375-454.
- Morón, M. A. 1987. The necrophagous Scarabaeinae beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) from a coffee plantation in Chiapas, México: Habits and phenology. *The Coleopterists Bulletin*. 41 (3), 225-232.
- Morón, M. A. y J. A. López Méndez, 1985. Análisis de la Entomofauna necrófila de un cafetal del Soconusco, Chiapas, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 63: 47-59
- Morón, M. A. y R. Terrón, 1984. Distribución altitudinal de los insectos necrófilos en la Sierra Norte de Hidalgo, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 3: 1-47.



- Morrone, J. J. F. 2000. La importancia de los Atlas Biogeográficos para la conservación de la biodiversidad. In F. Martín-Piera, J. J. Morrone y A. Melic (Eds.). *Hacia un proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica* Monografías del Tercer Milenio, Vol. 1. Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza, España. Pp 69-78.
- Muñoz, A. A., A. Horvath, L. R. Vidal, D. R. Percino, O. E. González y V. S. Larrazaga. 2000. *Efectos de la fragmentación del hábitat sobre la biodiversidad de la Reserva de la Biosfera El Triunfo*. Informe Final. ECOSUR-SIBEJ-TNC. San Cristóbal de las Casas, Chiapas. México. 77 p.
- Narave, F. H. 1985. La Vegetación del Cofre de Perote, Veracruz, México. *Biótica*, 10 (1): 35-63.
- Navarrete-Heredia, J. L. 1995. Coleópteros Silphidae de Jalisco y del Volcán de Tequila incluyendo comentarios generales sobre su biología. *Dugesiana*, 2 (2):11-26.
- Navarrete, J. L. y G. Muñoz-Rocha. 2000. Macrocoleópteros necrófilos de San José de Los Laureles, Morelos, México (Coleoptera: Scarabaeidae y Silphidae). *Folia Entomologica Mexicana*, 110:1-13.
- Negendank, J. F. W., R. Emmermann, R. Krawczyk, F. Mooser, H. Tobschall y D. Werle. 1985. Geological and geochemical investigations on the eastern Transamerican Volcanic Belt. *Geophysical International*, 24(4): 477-571.
- Nestel, D. y F. Dickschen. 1990. The foraging kinetics of ground ant communities in different mexican coffee agroecosystems. *Oecologia*, 84: 58-63.
- Nestel, D., F. Dickschen y M.A. Altieri. 1993. Diversity patterns of soil macro-Coleoptera in Mexican shaded and unshaded coffee agroecosystems: an indication of habitat perturbation. *Biodiversity and Conservation*, 2: 70-78.
- Norse, E. A., Rosenbaum, K. L., Wilcove, D. S., Wilcox, B. A., Romme, W. II., Johnston, D. W. y Stout M. L. 1986. *Conserving biological diversity in our national forests*. Washington, D. C.: The Wilderness Society.
- Noss, R. F. 1983. A regional landscape approach to maintain diversity. *Bioscience*, 33: 700-706.
- Noss, R. F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology*, 4: 355-364.

- Noss, R. F. 1996. Conservation of biodiversity at the landscape scale. *In* Szaro, R. y D. W. Johnston. (Eds.) *Managed Landscapes*. Oxford University Press. Pp 574-592.
- Olivier, I. y A. J. Beattie. 1993. A possible method for the rapid assessment of biodiversity *Conservation Biology*, 7(3):562-568.
- Olivier, I. y A. J. Beattie. 1996. Invertebrate Morphospecies as surrogates for species: a case study. *Conservation Biology*, 10(1):99-109.
- Omodeo, P., P. Burighel y P. Tongiorgi. 1988. Il problema biologico della specie. U. Z. I., Problemi di biología e storia della natura. *Transvaal Museum Monographies*, 4. Transvaal Museum, Pretoria.
- Ortega, R. 1981. Vegetación y flora de una corriente de lava ("malpaís") al noreste del Cofre de Perote, Ver. *Biótica*, 6 (1): 57-97.
- Palma, R. 1982. Xalapa: Crecimiento del área urbana. *In* Marchal, J. y R. Palma (Eds.). *Análisis Gráfico de un espacio regional: Veracruz*. INIREB-ORSTOM. Xalapa, Veracruz, México. Pp 142-145
- Palmer, M. W. 1990. The Estimation of Species Richness by extrapolation. *Ecology*, 71 (3): 1195-1198
- Palmer, M. W. 1991. Estimating species richness: the second order jackknife reconsidered. *Ecology*, 72:1512-1513.
- Pasquel L. 1959. *Coatepec*. Compilación y estudio preliminar de Leonardo Pasquel. México. Ed. Citlaltépetl. (Colección Suma Veracruzana. Historiografía). 145 pp.
- Pasquel L. 1978. *Cronología ilustrada de Xalapa. 1178-1911*. Tomo I. Ed. Citlaltépetl. Colección Suma Veracruzana. Serie Historiografía. 131 pp.
- Pasquel L. 1979. *Cronología ilustrada de Xalapa. 1912-1939*. Tomo II. Ed. Citlaltépetl. Colección Suma Veracruzana. Serie Historiografía. 145 pp.
- Patterson, B. D. 1994. Accumulating knowledge on the dimension of biodiversity: systematist perspectives on Neotropical mammals. *Biodiversity Letters*, 2: 79-86
- Peck, S. B. y A. Forsyth. 1982. Composition, structure and competitive behavior in a guild of Ecuadorian-Rain Forest Dung Beetles (Coleoptera; Scarabacidae) *Canadian Journal of Zoology*, 60 (7): 1624-1634.
- Peck, S. B. y H. F. Howden. 1984. Response of a dung beetle guild to different sizes of dung bait in a Panamanian rainforest. *Biotropica*, 16(3): 235-238.

- Peet, R. K. 1974. The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5:285-307.
- Ponce, M. P. y M. Núñez. 1992. *Tuzamapan, el poder viene de las cañas*. Gobierno del Estado de Veracruz. Xalapa, Ver., México. 240 pp.
- Prieto, 1968. *Una excursión a Xalapa en 1857*. Ed. Citlaltépetl. (Colección Suma Veracruzana. Serie Viajeros). México, D. F. 345 pp.
- Putman, R. J. 1994. Species diversity. In Putman, R. J.(Ed.). *Community Ecology*. Chapman y Hall London. Pp115-171.
- Ramírez- Lavoignet, D. 1959. *Misantla*. Editorial Citlaltépetl. Colección Suma Veracruzana. Serie Historiografía. México, D. F. 268 pp.
- Ramírez- Lavoignet, D. 1973. *Testimonios para una historia de Perote*. Xalapa. Gobierno del Estado de Veracruz. 155 pp.
- Ramírez, L. D. 1971. *Testimonios para una historia de Perote*. Gobierno del Estado de Veracruz. Xalapa, Veracruz, México. 114 pp.
- Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235. 167-171.
- Ricklefs, R.E. y D. Schluter. 1993. Species diversity: Regional and historical influences. In R.E. Ricklefs y D. Schluter (Eds.). *Species Diversity in Ecological Communities*. University of Chicago Press, Chicago, USA. Pp. 350-363.
- Rivera-Cervantes, L.E. y G. Halffter. 1999. Monografía de las especies mexicanas de *Canthon* del subgénero *Glaphyrocanthon* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 77: 23-150.
- Robles, H. L. 1986 *La vegetación y uso tradicional de las plantas de la Barranca de Monterrey, Municipio de Axoxuapan, Ver , y sus alrededores*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Veracruzana. Xalapa, Ver. 70 pp.
- Rodríguez, J. M. 1970. *Apuntes sobre el Cantón de Xalapa* 2 tomos. Ed. Citlaltépetl. Colección Suma Veracruzana. Serie Viajeros. 154 pp.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México* Editorial Limusa. México, D.F. 432 pp.
- Sánchez Altamirano R. 1948. *Breve reseña histórica sobre una época de la vida de Coatepec, Ver.* Gobierno del estado de Veracruz. 1974-1980.

- Sánchez, D. A., D. Ramírez, J. L. Melgarejo, J. B. Lizardi y A. Soto 1977. Breviario municipal. Centro de Estudios Económicos, Políticos y Sociales. CEPES-PRI. Xalapa, Ver., 459 pp.
- Sánchez-García, R. 1995. *Efectividad del uso de trampas Pit-fall cebadas en pastizales templados y tropicales en la región central de Veracruz*. Tesina Especialidad en Métodos Estadísticos. Universidad Veracruzana, Xalapa, Ver. 68 pp.
- Sánchez-García, R. 1998. *Análisis de la diversidad del gremio Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) en un Sistema de Manejo Tradicional Indígena en la Región del Toonacapan, Ver.* Tesis Profesional. Maestría en Ecología Forestal. Universidad Veracruzana Centro de Genética Forestal. 73 pp.
- Schiede, C. J. 1968. Primera memoria acerca de la vegetación de los alrededores de Veracruz y sobre el viaje de ésta a Xalapa. Segunda memoria acerca de la región circundante a Xalapa y excursión al Volcán de Orizaba. *Journal of the Linnaean Society of History Belgium*, 3(1): 554-583.
- Schluter, D. y R.E. Ricklefs. 1993. Species diversity: An introduction to the problem. In R.E. Ricklefs y D. Schluter (Eds.). *Species Diversity in Ecological Communities*. The University of Chicago Press, Chicago. Pp. 1-10.
- SEDUE. 1988. *Manual de Ordenamiento Ecológico del Territorio*. Subsecretaría de Ecología. México, D. F. 356 pp.
- Smith, E. y G. van Belle. 1984. Non parametric estimation of species richness. *Biometrics*, 40: 119-129.
- Siegel, S. y N. J. Castellan. 1995. *Estadística No Paramétrica* Editorial Trillas México, D. F. 437 pp.
- Soberón, J. y J. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, 7 (3): 480-488.
- Solbrig, O. T. 1991. Biodiversity. A review of the Scientific issues and a proposal for a collaborative program of research. *MAB Digest 9*. UNESCO.
- Solow, A. R. 1993. Measuring biological diversity. *Science Technology*, 27 (1): 24-25.
- Solow, A. R. y S. Polasky. 1994. Measuring biological diversity. *Environmental and Ecological Statistics* 1:95-107.
- Soto, M. y Angulo, M. J. 1990. Estudio climático de la región del Cofre y Valle de Perote. Instituto de Ecología. Xalapa, Ver. México. 103 pp.

- Southwood, T. and P. A. Henderson. 2000. *Ecological Methods*. Blackwell Science. 575 pp
- StatSoft. 1991. *CSS. Statistica Handbook*, vol. 1. StatSoft. Inc. Tulsa, Oklahoma.
- Stork, N. E., M. J. Samways y H. A. C. Eeley. 1996. Inventorying and monitoring biodiversity *Trends of Ecology and Evolution*, 11: 39-40.
- Ter Braak, C. J. 1983. Principal components biplots and alpha and beta diversity. *Ecology*, 64(3): 454-462.
- Tocher, M. D., C. Gascon y B. Zimmerman. 1997. Fragmentation effects on a Central Amazonian frog community: a ten year study. In Laurance W. F. y R. O. Bierregaard, Jr. (Eds). *Tropical Forest Remnants. Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities*. The University of Chicago Press. Pp 124-137.
- Toledo, V. M., B. Ortiz y S. Medellín-Morales. 1994. Biodiversity islands in a sea of pasturelands: indigenous resource management in the humid tropics of Mexico. *Etnoecologica*, 3:37-49
- Travieso, B. A. C. 2000. *Biodiversidad del Paisaje Costero de La Mancha, Actopan, Ver.* Tesis de Maestría en Ecología y Manejo de Recursos Naturales. Instituto de Ecología. A. C. Xalapa, Veracruz, México. 119 pp.
- Turner, I. M. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *Journal of Applied Ecology*, 33:200-209.
- Turner, M. G. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20: 171-197.
- Vargas-Fernández, I., J. Llorente-Bousquets y A. Luis-Martínez. 1999. *Distribución de los Papilinoidea (Lepidoptera: Rhopalocera) de la Sierra de Manantlán (250-1650 m) en los estados de Jalisco y Colima*. Publicaciones Especiales del Museo de Zoología No.11. UNAM. Depto de Biología. Facultad de Ciencias. México, D. F. 153 pp.
- Veiga, C.M., J. M. Lobo. y F. Martín-Piera. 1989. Las trampas pit- fall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeidae (Col) II. Análisis de Efectividad. *Revue D' Écologie et de Biologie du Sol*, 26(1): 91- 109.
- Walker, B. H. 1992. Biodiversity Ecological Redundancy. *Conservation Biology*, 6(1):18-23.

- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains. Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30: 279-338.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21 (2/3): 213-251.
- Whittaker, R. H. 1977. Evolution of species diversity in land communities. In M. K. Hecht, W. C. Steere y B. Wallace (Eds.). *Evolutionary Biology*: 1-67.
- Wilson, E. O. 1988. The current state of biological biodiversity. In E. O. Wilson y F. M. Peters (Eds.) *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, D. C.
- Williams-Linera, G. y J. Tolome. 1996. Litterfall, Temperate and Tropical dominant Trees, and Climate in a Mexican Lower Montane Forest. *Biotropica*, 28(4b):649-656.
- Zamora, P. 1992. *Flora vascular del municipio de San Andrés Tlalnehuayocan*. Tesis Profesional. Facultad de Biología. Universidad Veracruzana. Xalapa, Ver 110 pp.
- Zolá, B. M. G. 1987. *La Vegetación de Xalapa, Veracruz*. INIREB. Xalapa, Veracruz, México. 155 pp.

VIII. APÉNDICES

Apéndice 1

Las especies de Scarabaeinae, Geotrupinae (Scarabaeoidea) y Silphidae de la Región Cofre de Perote (0-3900 msnm).

Este apéndice está dividido en dos partes, en la primera parte se incluye la información acerca de la distribución en América y México de las especies de Scarabaeinae, Geotrupinae (Scarabaeoidea) y Silphidae que se capturaron durante este trabajo. También se mencionan los sitios, las comunidades y la altitud donde se encontraron a estas especies en la región Cofre de Perote. La segunda parte incluye el listado de todas las especies citadas para la región Cofre de Perote y hace un análisis de los registros de las especies que no se colectaron.

Para consultar la ubicación geográfica de los sitios, la comunidad donde fueron capturados, la altitud y el tipo de capturas realizadas durante este estudio puede consultarse el Apéndice 2.

Parte 1. Distribución y datos generales de las especies capturadas.

Superfamilia Scarabaeoidea

Familia Scarabaeidae

Subfamilia Scarabaeinae

Tribu Onthophagini

Especie: *Onthophagus aureofuscus* Bates, 1887.

México: Durango, Oaxaca, Tlaxcala y Veracruz (Zunino y Halffter 1988, Arellano 1992, Martín-Piera y Lobo 1993, Halffter *et al.* 1995).

Comunidades donde se distribuye: bosques de coníferas

Altitud (msnm): 2800-3100 (Zunino y Halffter 1988)

Hábitos: coprófaga (Zunino y Halffter 1988), nocturna, cavadora (Arellano 1992)

Región Cofre de Perote: El Fresno, San Juan del Monte, Rancho Harnas Normandia, Sierra de Agua, km 6 Camino al Cofre de Perote, km 9 Camino al Cofre de Perote, El Paisano, Estación Las Lajas. En bosques de pino, encinares, bosques de pino-ilite y potreros aledaños al bosque de pino ubicados entre los 1800 y los 3200 msnm.

Especie: *Onthophagus batesi* Howden y Cartwright 1963

América: Estados Unidos (Texas), México, Belice, Guatemala, El Salvador, Honduras, Nicaragua, Costa Rica y Panamá (Howden y Cartwright 1963, Howden y Young 1981, Morón *et al.* 1985, Lobo y Montes de Oca 1994, Kohlmann y Solís 2001). Colombia (Escobar 2000)

México: Chiapas, Colima, Guerrero, Hidalgo, Morelos, Jalisco, San Luis Potosí, Yucatán, Veracruz, Oaxaca (Howden y Cartwright 1963, Morón 1979, Morón *et al.* 1985, Morón 1987, Palacios-Ríos *et al.* 1990, Arellano 1992, Estrada *et al.* 1993, Lobo y Montes de Oca 1994, Arellano 1995, Santos 1996).

Apéndice 1 continuación.

Comunidades donde se distribuye: En bosques tropicales, cultivos y potreros adyacentes

Altitud (msnm): >1000

Hábitos: generalista, crepuscular-nocturna, cavadora (Montes de Oca y Halffter 1995)

Región Cofre de Perote: CICOLMA (La Mancha), Cerro del Metate, A 4 km de Idolos, Rancho Los Velázquez, Laguna Verde, Rancho Real Minero, Jalcomulco, Nueva Vaquería, km 2 desv. La Concepción, Cerro Gordo, Cosautlán, Isleta Chica, km 5 Camino a Cosautlán, Vaquería, El Aguacate, Tuzamapan. En bosques tropicales, potreros y vegetación secundaria adyacente a los mismos, desde el nivel del mar hasta los 1000 m.

Especie: *Onthophagus corrosus* Bates, 1887

Especie mexicana que se conoce sólo para Guerrero, Oaxaca y Veracruz en lugares de clima húmedo (Bates 1887, Delgado 1989, Arellano 1992, Halffter *et al.* 1995, Santos 1996).

Comunidades donde se distribuye: Principalmente en pastizales vecinos al bosque mesófilo de montaña

Altitud (msnm): < 1600

Hábitos: coprófaga, nocturna, cavadora (Arellano 1992, Montes de Oca y Halffter 1995)

Región Cofre de Perote: Tiro de Hayas, Rancho La Mesa. Principalmente en potreros vecinos a bosque mesófilo entre los 1300 y los 1530 m.

Especie: *Onthophagus cyanellus* Bates, 1887

Tiene una distribución muy amplia, quizás la más amplia del grupo chevrolati. Es además una de las especies de ese complejo que baja más en altitud, a pesar de ser típica de montaña. Su distribución se inicia en el norte sobre la Sierra Madre Oriental (Tamaulipas, Hidalgo) bajando por las montañas del este, hasta los estados de Puebla y Veracruz. Falta en las tierras bajas del Istmo de Tehuantepec y vuelve a localizarse en Chiapas, y cordilleras de Costa Rica a Panamá (Zunino y Halffter 1988).

México: Chiapas, Hidalgo, Oaxaca, Puebla, Tamaulipas y Veracruz (Bates 1887, Howden y Young 1981, Morón y Terrón 1984, Zunino y Halffter 1988, Arellano 1992, Martín-Piera y Lobo 1993, Halffter *et al.* 1995).

Comunidades donde se distribuye: Bosque mesófilo, bosque de pino-encino (Halffter *et al.* 1995)

Altitud (msnm): 1000-2500.

Hábitos: generalista, nocturna, cavadora. De acuerdo con Zunino y Halffter (1988) las especies del grupo chevrolati son esencialmente coprófagas.

Región Cofre de Perote: Agua Alegre, Xico, Tiro de Hayas, Parque Ecológico Clavijero, Rancho Briones, Casa Conecalli, Jilotepec, Linderos, La Virgen, Coccoatzintla, Piedra de Agua, La Herradura, Rancho La Mesa, El Duraznal, El Fresno, km 2 Camino a San José, Teapan, Ixhuacán, A 1 km de Ayahualulco, Rinconada, San José de Romerillos, Ayahualulco, San José de Arriba, Acajete, La Joya, Cebollana, Chololoyan. En bosque mesófilo de montaña, encinares cafetales y bosques de pino-encino. Se le encuentra en abundancias menores en claros y potreros asociados a los bosques mencionados. Se distribuye entre los 1200 y los 2500 msnm.

Apéndice 1 continuación.

Especie: *Onthophagus chevrolati chevrolati* Harold, 1869.

México: Distrito Federal, Guanajuato, Jalisco, Hidalgo, Estado de México, Michoacán, Morelos, Puebla. Querétaro, San Luis Potosí, Tlaxcala, Veracruz (Halfpter y Martínez 1962, Zunino y Halfpter 1988, Martín-Piera y Lobo 1993, García-Real 1995, Halfpter *et al* 1995).

Comunidades donde se distribuye: praderas alpinas y bosques de montaña (Zunino y Halfpter 1988)

Altitud (msnm): 1600-3800 (Zunino y Halfpter 1988).

Hábitos: coprófaga, nocturna, cavadora (Zunino y Halfpter 1988)

Región Cofre de Perote: Calavernas, Las Vigas, San Juan del Monte, Sonchicle, Rancho Harmas Normandia, San José Aguazuelos, km 9 Camino al Cofre de Perote, A 4 km de El Paisano, Los Pescados, El Paisano, Plan del Vaquero, Llanillo Redondo, Estación Las Lajas, Tembladeras, El Conejo, A 1 km de El Conejo. En praderas vecinas a bosque de pino y en números escasos en bosques de pino y en bosque de oyamel entre los 2320 y los 3310 msnm.

Comentarios adicionales: *Onthophagus chevrolati chevrolati* y *Onthophagus hippopotamus* son los taxa de Scarabaeinae que en México llegan a mayor altitud.

Especie: *Onthophagus chevrolati retusus* Harold, 1869.

México: Se distribuye al oriente del Sistema Volcánico Transversal en Hidalgo, Querétaro, Oaxaca y Veracruz. Su gran dispersión es en los valles y montañas de Oaxaca (2200 -3400 msnm) Es una subespecie montana, de bosques de pino, pino-encino o encino, con posibilidades de encontrarse en lugares desmontados y de llegar a las partes más altas de los ecosistemas tropicales (Zunino y Halfpter 1988).

Comunidades donde se distribuye: pastizales de altura (Zunino y Halfpter 1988, Halfpter *et al* 1995).

Altitud (msnm): 1760-3400 (Zunino y Halfpter 1988)

Hábitos: coprófaga, nocturna, cavadora. (Zunino y Halfpter 1988, Arellano 1992)

Región Cofre de Perote: El Fresno, Teapan, Rinconada, A 1 km de Ayahualulco, Barrio La Ermita, Ayahualulco, San José de Arriba, La Joya, El Fortín, Acajete, El Rodeo, Cebollana, Calavernas, Las Vigas, Barrio San Pedro, Cruz Blanca, Sonchicle, San Juan del Monte, Rancho Harmas Normandia, Chololoyan, Tembladeras En encinares, bosques de pino encino y principalmente en potreros vecinos a bosque de pino-encino y bosque de pino (1800-3100 msnm).

Especie: *Onthophagus fuscus orientalis* Zunino y Halfpter 1988.

México: Se distribuye en la parte sur de la Sierra Madre Oriental: Hidalgo, Puebla (Zunino y Halfpter 1988).

Comunidades donde se distribuye: En praderas aledañas a bosque de pino (zona de neblina) (Zunino y Halfpter 1988).

Altitud (msnm): > 2000

Hábitos: coprófaga, diurna, cavadora.

Región Cofre de Perote: Cruz Blanca (2340 m). En potrero vecino a bosque de pino, sólo un ejemplar.

Apéndice I continuación

Especie: *Onthophagus hippopotamus* Harold, 1869.

México: Se distribuye en las montañas de la parte central del Sistema Volcánico transversal: Distrito Federal, Estado de México, Michoacán, Veracruz (Zunino y Halffter 1988, Lobo y Halffter 1994).

Comunidades donde se distribuye: Praderas cercanas a bosques de coníferas (*Pinus*, *Abies*) (Zunino y Halffter 1988)

Altitud (msnm): 2200 a los 4050. Es frecuente hacia los 3000 m (Zunino y Halffter 1988, Lobo y Halffter 1994).

Hábitos: Asociada a nidos de tuza (*Pappogeomys merriami merriami*) en praderas de altura (Zunino y Halffter 1988, Lobo y Halffter 1994).

Región Cofre de Perote: Cruz Blanca, Camino a las Minas, a 1 km de El Conejo (2450-3310 m).

Especie: *Onthophagus höepfneri* Harold, 1869.

América: Desde Estados Unidos (Arizona) hasta Nicaragua (Howden y Cartwright 1963).

México: Tierra caliente de Nayarit, Colima, Jalisco, Guerrero, Morelos, Chiapas, Veracruz (Bates 1887, Howden y Cartwright 1963, Deloya *et al.* 1987, Delgado 1989, Deloya y Morón 1994, Kohlmann y Solís 2001).

Comunidades donde se distribuye: potreros tropicales.

Altitud (msnm): < 1100.

Hábitos: copro-nefrófaga, cavadora, diurna

Región Cofre de Perote: Cerro del Metate, Rancho Los Velázquez, Laguna Verde, Rancho Real Minero, San Nicolás, km 2 desv. La Concepción, Cerro Gordo, Tuzamapan, Cosautlán, km 7.5 Carr. El Castillo. Principalmente en potreros y cafetales vecinos a bosques tropicales (20-1100 msnm). Se colectaron algunos ejemplares en bosques de encino entre los 1600 y los 1800 m.

Comentarios adicionales: Las especies pertenecientes a este grupo de *Onthophagus* necesitan una revisión profunda (Zunino com. pers.)

Especie: *Onthophagus igualensis* Bates 1887.

México: Cuenca del Balsas, Puebla, Morelos, Guerrero, Jalisco, Colima, Veracruz, Quintana Roo. En potreros adyacentes a selvas (Morón *et al.* 1986, Deloya *et al.* 1987, Delgado 1989, Deloya 1992, Arellano 1992, Deloya y Morón 1994, García-Real 1995, Halffter *et al.* 1995).

Comunidades donde se distribuye: potreros y bosques tropicales

Altitud (msnm): < 1000 m

Hábitos: coprófaga, cavadora, nocturna

Región Cofre de Perote: Jalcomulco. En bosque tropical caducifolio a 450 msnm.

Comentarios adicionales: Las especies pertenecientes a este grupo de *Onthophagus* necesitan una revisión profunda (Zunino com. pers.)

Especie: *Onthophagus incensus* (Say), 1835.

América: Desde Estados Unidos (Hawaii), México, Guatemala, Costa Rica, El Salvador, Panamá, Colombia, Ecuador y Venezuela (Howden y Cartwright 1963).

Apéndice 1 continuación

México: Guerrero, Jalisco, Colima, D. F., Hidalgo, Morelos, Veracruz, Chiapas, Yucatán (Bates 1887, Howden y Cartwright 1963, Howden y Young 1981, Delgado 1989, Arellano 1992, García-Real 1995, Halffter *et al.* 1995, Santos 1996).

Comunidades donde se distribuye: potreros, bosque mesófilo, cafetales (Arellano 1992, Halffter *et al.* 1995).

Altitud (msnm): < 2000

Hábitos: generalista, cavadora. En la región Cofre de Perote, en los sitios ubicados por encima de los 1500 m y menores a los 2000 m, se le observó activa durante el día, principalmente al mediodía. En los sitios de menor

y mayor altitud al intervalo mencionado, no se observó activa durante el día.

Región Cofre de Perote: km 7.5 Carr. El Castillo, Agua Alegre, Rancho Texin, Las Minas, Vaquería Puente Nuevo, Teocelo, Xico, San Andrés Tlalnehuayocan, A 3 km de Cetlalpan, Rancho Briones, Parque Ecológico Clavijero, Casa Conecalli, Jilotepec, Linderos, A 3 km de Ixhuacán, Rancho La Mesa, Ixhuacán de Los Reyes, km 2 camino a San José, Teapan, A 1 km de Ayahualulco, Rinconada, El Fresno, Barrio La Ermita, Ixhuacán, San José de Romerillos, Ayahualulco, La Joya, El Fortín. Principalmente en claros y potreros cercanos al bosque mesófilo, al encinar y al bosque de pino-encino. Se colectó en abundancias pequeñas en cafetales y dentro de los bosques antes mencionados y en bosque de pino-encino (1100-2000 msnm).

Especie: *Onthophagus lecontei* Harold, 1871.

México: Distrito Federal, Durango, Guanajuato, Hidalgo, México, Morelos, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Veracruz (Bates 1887, Howden y Cartwright 1963).

Comunidades donde se distribuye: En potrero rodeado de bosque de pino.

Altitud (msnm): > 2000

Hábitos: coprófaga, cavadora, diurna

Región Cofre de Perote: San Juan del Monte, Rancho Harnas Normandia. En potrero adyacente a bosque de pino, sólo un ejemplar (2400-2490).

Especie: *Onthophagus mextexus* Howden 1970.

América: Estados Unidos (Texas) y montañas de México (Howden y Cartwright 1963).

México: Nuevo León, Jalisco, Colima, Puebla, Veracruz (Howden y Cartwright 1963, Arellano 1992, García-Real 1995, Halffter *et al.* 1995).

Comunidades donde se distribuye: potreros vecinos a bosque mesófilo, a bosque de pino encino y bosque de pino-encino (Halffter *et al.* 1995).

Altitud (msnm): entre 1500-1800 (Halffter *et al.* 1995).

Hábitos: copro-necrófaga, cavadora, nocturna

Región Cofre de Perote: Agua Alegre, Xico, A 3 km de Cetlalpan, Jilotepec, Linderos, La Herradura, Rancho La Mesa, El Duraznal, El Fresno, Barrio La Ermita, Teapan, Ixhuacán, Acajete, Rancho Harnas Normandia. En bosques de pino encino, encinares, y bosque mesófilo de montaña, así como en potreros y cafetales aledaños a los bosques anteriores y al bosque de pino en zona de neblina (1200-2490 msnm).

Especie: *Onthophagus nasicornis* Harold, 1869.

América: Desde México hasta Costa Rica.

Apéndice 1 continuación

México: Veracruz, Chiapas, Hidalgo y Oaxaca (Bates 1887, Morón 1979, Morón y Terrón 1984, Arellano 1992, Estrada *et al.* 1993, Halffter *et al.* 1995).

Comunidades donde se distribuye: En selvas medianas de montaña perturbadas y bosque mesófilo (Halffter *et al.* 1995).

Altitud (msnm): 650-1400.

Hábitos: Asociada comúnmente a frutos en putrefacción.

Región Cofre de Perote: Parque Ecológico Clavijero, Casa Concalli, Coatepec. En bosque mesófilo de montaña y cafetales adyacentes (1200-1400 msnm).

Comentarios adicionales: puede ser confundido con *Onthophagus violetae* (ver Zunino y Halffter 1997).

Especie: *Onthophagus rhinolophus* Harold, 1869.

México: Chiapas, Oaxaca, Veracruz, Hidalgo (Bates 1887, Morón 1979, Morón *et al.* 1985, Palacios-Ríos *et al.* 1990, Arellano 1992, Estrada *et al.* 1993, Halffter *et al.* 1995, Díaz 1998).

Comunidades donde se distribuye: En bosques tropicales (Morón 1979), y en encinares

Altitud (msnm): < 1000

Hábitos: Asociada a frutos en estado de descomposición

Región Cofre de Perote: Agua Alegre, Coatepec. En cafetales y a la luz en la Ciudad (1200-1250 msnm).

Especie: *Onthophagus schaefferi* Howden y Cartwright 1963.

América: Estados Unidos (Oklahoma, Texas) (Howden y Cartwright 1963).

México: Veracruz.

Altitud (msnm): < 1000

Hábitos: cavadora, nocturna, generalista

Región Cofre de Perote: Cerro del Metate, Rancho Real Minero, Jalcomulco, Otates, km 2 desv. La Concepción, Cerro León, San Antonio Paso del Toro (Cerro Gordo). En bosque tropical caducifolio y subperenifolio (30-900).

Comentarios adicionales: Las especies pertenecientes a este grupo de *Onthophagus* necesitan una revisión profunda (Zunino com. pers.)

Especie: *Onthophagus subcancer* Howden 1973

México: Veracruz (Martín Piera y Lobo 1993).

Comunidades donde se distribuye: bosque mesófilo de montaña.

Altitud (msnm): 1500 m

Región Cofre de Perote: Rancho La Mesa en bosque mesófilo de montaña a 1530 msnm, en trampa de excremento humano.

Comentarios adicionales: Especie muy rara, sólo se capturó un individuo.

Especie: *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787)

América: Ha colonizado con gran rapidez Mesoamérica, a partir de su introducción en Texas en 1972 (Blume y Aga 1978, Fincher *et al.* 1983). Estados Unidos: California, Texas, Arkansas, Louisiana, Georgia, Arizona, Oklahoma, Mississippi, Alabama, Florida,

Apéndice 1 continuación

Hawai, Nuevo México. México, Guatemala, Chile (Lobo y Montes de Oca 1994), Brasil (Vaz de Mello 2000).

México: Sonora, Chihuahua, Nuevo León, Tamaulipas, Durango. Coahuila, Jalisco, Nayarit, San Luis Potosí, Guerrero, Oaxaca, Veracruz, Chiapas (Arellano 1992, Barbero y López-Guerrero 1992, García-Real 1995, Halfiter *et al* 1995, Lobo y Montes de Oca 1997, Montes de Oca y Halfiter 1998).

Comunidades donde se distribuye: potreros y áreas abiertas tropicales

Altitud (msnm): < 1000

Hábitos: coprófaga (Lobo y Montes de Oca 1994), crepuscular-nocturna, cavadora (Montes de Oca y Halfiter 1995)

Región Cofre de Perote: CICOLMA (La Mancha), Cerro del Metate, A 4 km de Idolos, A 2 Km de Idolos, Rancho San Carlos, Rancho Los Velázquez, Rancho San Angel, La Esperanza, Laguna Verde, Rancho Real Minero, Trapiche del Rosario, A 4 km de La Bocanita, Nueva Vaquería, km 2 desv. La Concepción, A 1 km de El Espinal, Cerro Gordo, Cosautlán, km 5 camino a Cosautlán, Tuzamapan. En potreros y vegetación secundaria adyacente a bosque tropical caducifolio (0-1000 m).

Comentarios adicionales: Ampliamente distribuida por toda la región Afrotropical, Península Arábiga, India y Ceylán, que durante los últimos 30 años ha sido introducida a países americanos, Oceanía y Australia (Barbero y López-Guerrero 1992). Se cree que sus tasas de dispersión oscilan entre los 30 y los 90 km/ año (Rivera-Cervantes y García-Real 1991)

Tribu Coprini

Subtribu Dichotomiina

Especie: *Canthidium puncticolle* Harold, 1868

América: Distribución geográfica: México, Guatemala y Brasil, aunque para éste último registro el dato posiblemente es erróneo.

México: México: Colima, Chihuahua, Veracruz, Puebla, Chiapas, Guerrero, Jalisco, Morelos, Quintana Roo, y Yucatán (Bates 1887, Deloya 1987, Delgado 1989, Morón *et al* 1986, Deloya 1992, Thomas 1993, García-Real 1995, Santos 1996, Díaz 1998).

Comunidades donde se distribuye: bosques tropicales caducifolios y subperennifolios. Parece necesario precisar más su distribución: Delgado (1989) lo encuentra dentro y fuera del bosque, Montes de Oca y Halfiter 1995 lo encuentran dentro del bosque.

Altitud (msnm): 0-2500 m.

Hábitos: copronecrófaga: se captura en estiércol de vaca y en excremento humano y llega a las necrotrampas (Delgado 1989, Deloya 1987, Morón *et al* 1986). Diurna (Montes de Oca y Halfiter 1995). Cavador.

Región Cofre de Perote: Cerro El Metate, Laguna Verde, Rancho Real Minero, Otates, km 2 desv. La Concepción, Cerro Gordo. En bosque tropical caducifolio y subperennifolio, así como en potreros y vegetación secundaria vecina a estos bosques. Esta especie fue colectada principalmente en un potrero rodeado de bosques tropicales caducifolios que crecen sobre terrenos de "malpais".

Apéndice I continuación

Comentarios adicionales: Howden y Young (1981) indican que parece haber más de una especie bajo este nombre. Actualmente B. D. Gill y H. F. Howden están llevando a cabo una revisión de este género para las especies mexicanas.

Especie: *Dichotomius amplicollis* (Harold), 1869

América: México y Guatemala (Bates 1887).

México: Chihuahua, Sinaloa, Puebla, Veracruz, Chiapas, Quintana Roo, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Oaxaca (Bates 1887, Santos 1996).

Comunidades donde se distribuye: Preferentemente en áreas con vegetación poco densa: bosques tropicales bajos y medianos, cacaotales, cafetales. Aunque puede encontrarse en pastizales y bosque tropical (Morón *et al.* 1986, Deloya *et al.* 1987, Halffter *et al.* 1992, Morón *et al.* 1985, Arellano 1992, Delgado 1989, Kohlmann y Sánchez Colón 1984, Deloya 1987).

Altitud (msnm): ambas vertientes desde 0-1600 m (Santos 1996).

Hábitos: copronecrófila, nocturna (Morón *et al.* 1985, Deloya 1987, Delgado 1989, Kohlmann y Sánchez Colón 1984, Deloya 1992, Montes de Oca y Halffter 1995)

Región Cofre de Perote: Cerro del Metate, Laguna Verde, Rancho Real Minero, El Sombrero, Jalcomulco, Otates, km 2 desv. La Concepción, Cerro León, A 1 km de El Espinal, Cerro Gordo, Isleta Chica, km 7.5 Carr. El Castillo, La Virgen. Asociada a diferentes tipos de bosque tropical, cafetales, encinar sobre "malpais"(30-1100 msnm). Se colectó principalmente en bosque tropical caducifolio.

Comentarios adicionales: Santos (1996) reporta que esta especie ha sido citada erróneamente como *Dichotomius centralis* en Morón *et al.* 1986, Deloya *et al.* 1993, Halffter *et al.* 1992, Morón *et al.* 1985, 1988, Arellano 1992, Delgado 1989, Kohlmann y Sánchez Colón 1984, Deloya 1992 y Montes de Oca y Halffter 1995).

Especie: *Dichotomius colonicus* (Say), 1835.

América: Especie de distribución muy amplia: Atlántico de Estados Unidos, México, Salvador, Costa Rica, Panamá, Perú (Woodroof 1973, Morón 1979, Howden y Young 1981, Estrada *et al.* 1993, Kohlmann 1999).

México: Ampliamente distribuida en México, en la vertiente del Golfo

Comunidades donde se distribuye: Especie de amplia distribución. Zonas abiertas y perturbadas. Janzen (1983) en el Parque Nacional Santo Rosa en Costa Rica, lo encuentra 4.2 veces más en bosque que en pastizal.

Altitud (msnm): Alt: 0-2000 m (Morón 1979, Arellano 1992).

Hábitos: nocturna (Morón 1979). Coprófaga: excremento bovino y humano.

Región Cofre de Perote: CICALMA (La Mancha), Cerro del Metate, Rancho Los Velázquez, Laguna Verde, Rancho Real Minero, El Sombrero, km 2 desv. La Concepción, A 1 km de El Espinal, Cerro Gordo, Isleta Chica, Cosautlán, Vaquería, El Aguacate, km 7.5 Carr. El Castillo, M. D. L. Flores, Las Minas, Agua Alegre, A 3 km de Cetlalpan, Parque Ecológico Clavijero, Rancho Briones, A 3 km de Ixhuacán, Rancho La Mesa. Colectada en potreros y vegetación secundaria ubicada en zonas tropicales, borde y potreros vecinos al bosque mesófilo (0-1530 msnm).

Apéndice 1 continuación

Especie: *Dichotomius satanas* (Harold), 1867.

América: México, Belice, Guatemala, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia, Ecuador, Perú (Morón *et al.* 1985, Howden y Young 1981, Santos 1996, Escobar 2000).

México: Hidalgo, Puebla, Veracruz, Oaxaca, Chiapas (Matthews 1961, Barrera 1969, Morón 1979, Howden y Young 1981, Palacios-Ríos *et al.* 1990, Arellano 1992, Estrada *et al.* 1993, Halffter *et al.* 1995, Santos 1996).

Comunidades donde se distribuye: Bosques húmedos y cafetales. (Arellano 1992, Thomas 1993). Prefiere zonas boscosas o arboladas, aunque ocasionalmente puede ser capturado en pastizales (Morón 1979, Morón *et al.* 1985, Capistrán 1992, Arellano 1992 y Halffter *et al.* 1992).

Altitud (msnm): <1600 m

Hábitos: Copronecrófaga (Morón *et al.* 1985, Peck y Forsyth 1982, Capistrán 1992).

Excremento humano, carroña, raro en excremento de caballo y ausente en fruta. Nocturna (Howden y Young 1981). Cavador

Región Cofre de Perote: Agua Alegre, Chiltoyac, Tiro de Hayas, Parque Ecológico Clavijero, Casa Conecalli, La Herradura, Rancho La Mesa, El Duraznal, El Fresno. En bosque mesófilo de montaña, cafetal, encinar, claros y vegetación secundaria vecina a estos tipos de bosques (1200-1800 msnm).

Especie: *Ontherus (Caelontherus) mexicanus* Harold, 1868.

América: Guatemala, México (Génier 1996).

México: Sierra Madre Oriental (Hidalgo, Veracruz y montañas de Chiapas), Jalisco y Colima (Bates 1887, Luederwalt 1975, Morón 1979, Morón y Terrón 1984, Arellano 1992, Halffter *et al.* 1995, García-Real 1995), Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, San Luis potosí, tamaulipas (Génier 1996).

Comunidades donde se distribuye: bosque tropical y pastizales submontanos (Morón 1979, Halffter *et al.* 1995).

Altitud (msnm): 1190-2130, aunque existen registros dudosos de 360-210 m en Catemaco-Los Tuxtlas, Veracruz (Génier 1996)

Hábitos: coprófaga, cavadora, nocturna

Región Cofre de Perote: Rancho La Mesa, El Duraznal, El Fresno, Barrio La Ermita, Ixhuacán, A 1 km de Ayahualulco, Rinconada, San José de Romerillos, Ayahualulco, La Joya, El Fortín, Acajete, El Rodeo, Cruz Verde, Barrio San Pedro, Chololoyan. En bosques mesófilos, encinares, bosques de pino-encino y en potreros y vegetación secundaria vecina al bosque de pino-encino (1500-2500 msnm). Sus mayores abundancias se encuentran en zonas ubicadas cercanas a los 2000 msnm.

Especie: *Scatimus ovatus* Harold, 1862.

América: México, Salvador, Costa Rica, Panamá y Colombia (Howden y Young 1981). Escobar 2000).

México: Tierra caliente de Sinaloa, Veracruz, Chiapas, Jalisco, Colima, Guerrero, Oaxaca y Morelos (Bates 1887, Halffter y Matthews 1966, Barrera 1969, Howden y Young 1981, Delgado 1989, Arellano 1992, García-Real 1995, Halffter *et al.* 1995, Santos 1996, Thomas 1993).

Apéndice 1 continuación

Comunidades donde se distribuye: en zonas con bosque tropical perennifolio. Dentro del bosque (Kohlmann y Sánchez Colón 1984), Arellano (1992) en potreros. Delgado (1989): áreas abiertas, borde del bosque y bosques de pino-encino perturbados

Altitud (msnm): 400-1400 m (Bates, 1887, Delgado 1989, García 1991, Arellano 1992)

Hábitos: Coprófaga: excremento humano, vaca, caballo, mono aullador, mono araña, tapir (Howden y Young 1981, García-Real 1991, Delgado 1989, Arellano 1992). Raramente atraída a la luz o a la carroña. Nocturna (Howden y Young 1981, García-Real 1991).

Región Cofre de Perote: Vaquería Puente Nuevo, Coatepec, Tiro de Hayas, Rancho Briones, Casa Conecalli, La Herradura, Rancho La Mesa, Barrio La Ermita. En potreros adyacentes al bosque mesófilo de montaña y en el borde de este bosque (1230-1900 m).

Comentarios adicionales: Como muchos géneros de la subtribu Dichotomiina, el género *Scatimus* necesita de una revisión taxonómica. Howden y Young (1981) mencionan que es posible que varias especies estén incluidas bajo el nombre de *S. ovatus*.

Especie: *Uroxys boneti* Pereira y Halfpter 1961

México: Veracruz, Guerrero, Oaxaca (Morón 1979, Delgado 1989, Arellano 1992, Estrada et al 1993, Arellano 1995, Halfpter et al. 1995)

Comunidades donde se distribuye: Bosques tropicales

Altitud (msnm): < 1000

Hábitos: , Coprófago, preferentemente en excremento humano.

Región Cofre de Perote: Rancho Real Minero, Jalcomulco, Otates. Exclusivamente en bosque tropical caducifolio y subperenifolio (240-480 msnm).

Especie: *Ateuchus illaesum* Harold, 1868

México: Veracruz, Chiapas, Colima (Bates 1887, Deloya y Morón 1998)

Comunidades donde se distribuye: Bosques tropicales

Altitud (msnm): < 1000

Hábitos: necro-coprófago.

Región Cofre de Perote: Coatepec, Agua Alegre. En cafetales con sombra poliespecífica y a la luz (1200 m)

Subtribu Phanaeina

Especie: *Phanaeus amethystinus* Harold, 1863

América: México y Centroamérica

México: Hidalgo, San Luis Potosí, Veracruz, Chiapas, Oaxaca y (Arellano 1992, Edmonds 1994, Halfpter et al. 1995).

Comunidades donde se distribuye: bosques y zonas abiertas subtropicales

Altitud (msnm): < 2000

Hábitos: coprófaga, cavadora, diurna

Región Cofre de Perote: Teapan, Rinconada, Ayahualulco-Los Altos, A 1 km de Ayahualulco, Barrio La Ermita, Ixhuacán, San José de Romerillos, Cebollana, Calavernas, Las Vigas, Barrio San Pedro. En potreros rodeados de bosques de pino y en potreros vecinos a bosques de pino-encino (1770-2800).

Apéndice 1 continuación

Especie: *Phanaeus endymion* Harold, 1863

América: México. Tierras bajas y tropicales de Centroamérica (Honduras, Guatemala, El Salvador y Belice).

México: Jalisco, Colima, Veracruz, Oaxaca, Chiapas, Michoacán, Nayarit, Quintana Roo, tabasco y Yucatán (Bates 1887, Morón 1979, Morón *et al.* 1985, Morón 1987, Palacios-Ríos *et al.* 1990, Arellano 1992, Estrada *et al.* 1993, García-Real 1995, Edmonds 1994, Halffter *et al.* 1995, Santos 1996, Díaz 1998).

Comunidades donde se distribuye: Dentro del bosque (Morón *et al.* 1985, Arellano 1992, Halffter *et al.* 1992), aunque puede presentarse en cacaotal.

Altitud (msnm): 0-2000 m, aunque preferentemente en zonas por debajo de los 800 m) (Edmonds 1994, Morón *et al.* 1985)

Hábitos: Nocturna (Halffter y Matthews 1966). Estrada *et al.* 1993: diurna. Copronecrófaga: excremento: humano, mono aullador, coatí, vaca. Carroña (Morón 1979, Morón *et al.* 1985, Capistrán 1992). Se ha colectado esporádicamente en hongos, frutas y hojas descompuestas (Edmonds 1994).

Región Cofre de Perote: Jalcomulco, Cerro León, Chiltoyac, km 7.5 Carr. El Castillo, Agua Alegre, Tiro de Hayas, Parque Ecológico Clavijero, Casa Conccalli, La Virgen. Principalmente en bosque mesófilo de montaña, cafetal y bosque de encino-pino. En abundancias menores en bosque tropical caducifolio y en claro de bosque mesófilo (450 a 1400 msnm).

Comentarios adicionales: De acuerdo con Delgado (com. pers.) las poblaciones del sur de México que han sido referidas a esta especie (cf. Edmonds 1994) necesitan ser estudiadas con más detalle debido a las variaciones morfológicas que muestran.

Especie: *Phanaeus scutifer* Bates, 1887

México: Veracruz (Bates 1887, Halffter *et al.* 1992, Montes de Oca y Halffter 1995, Edmonds 1994).

Comunidades donde se distribuye: potreros tropicales (Montes de Oca y Halffter 1995)

Altitud (msnm): < 1000

Hábitos: Diurna, coprófaga, cavadora (Montes de Oca y Halffter 1995)

Región Cofre de Perote: Laguna Verde (40 m) en potrero.

Especie: *Phanaeus tridens* Laporte, 1840

México: : Tierras calientes y templado frías de Sinaloa, Colima, D.F. Morelos, Michoacán, México, Jalisco y Veracruz (Bates 1887, Arellano 1992, García-Real 1995, Halffter *et al.* 1995, Edmonds 1994).

Comunidades donde se distribuye: potreros tropicales (Montes de Oca y Halffter 1995)

Altitud (msnm): < 900 m).

Hábitos: Coprófago, diurno

Región Cofre de Perote: Cerro El Metate, Rancho Los Velázquez, Laguna Verde, Rancho Real Minero, Trapiche del Rosario, Trapiche del Camino, km 2 desv La Concepción, A 1 km de El Espinal, Cerro Gordo. En zonas de selva donde existen pequeños claros y en potreros vecinos a la misma (30-900 msnm).

Apéndice 1 continuación

Especie: *Coprophanaeus (C) pluto* (Harold), 1863:

América: Estados Unidos y México.

México: Aguascalientes, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla, Sinaloa y Veracruz (Bates 1887, Morón y Terrón 1984, Deloya *et al.* 1987, Delgado 1989, Deloya 1992, Deloya y Morón 1994, García-Real 1995, Edmonds 1994, Montes de Oca y Halffter 1995).

Comunidades donde se distribuye: En Bosque caducifolio, bosque tropical de montaña perturbado.

Hábitos: nocturna, necrófaga (Montes de Oca y Halffter 1995).

Región Cofre de Perote: Laguna Verde, Rancho Real Minero, Otates, km 2 desv. La Concepción. En bosque tropical caducifolio y subperennifolio, así como en potreros y vegetación secundaria vecina a bosque tropical (40-700 mmsm).

Especie: *Coprophanaeus telamon corythus*(Harold) 1863:

América: México, Belice, Guatemala, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Brasil (Vaz de Mello 2000), Colombia (Escobar 2000), Perú, Venezuela y Honduras (Howden y Young 1981) **México:** Hidalgo, Quintana Roo, Veracruz, Chiapas y Guerrero, Oaxaca (Bates 1887, Morón *et al.* 1985, Morón *et al.* 1986, Morón y Terrón 1984)

Comunidades donde se distribuye: En bosques tropicales, bosque mesófilo y cultivos asociados (Morón 1979, Howden y Young 1981, Morón y Terrón 1984, Morón *et al.* 1985, Morón *et al.* 1986, Morón 1987, Palacios-Ríos *et al.* 1990, Arellano 1992, Estrada *et al.* 1993, Edmonds 1994, Halffter *et al.* 1995). Bosques tropicales perennifolios y subperennifolios o en cacaotales (Halffter y Matthews 1966, Morón *et al.* 1985), en cafetales (Santos 1996).

Altitud (msnm): < 1400.

Hábitos: necrófaga (Halffter y Matthews 1966, Morón 1979, Morón *et al.* 1985, Morón 1987, Capistrán 1992, Halffter *et al.* 1992). Nocturna (Halffter y Matthews 1966, Howden y Young 1981).

Región Cofre de Perote: Cerro del Metate, Rancho Real Minero, Jalcomulco, Cerro León, A 1 km de El Espinal, Cerro Gordo, Chiltoyac, km 7.5 Carr. El Castillo, Agua Alegre, Tiro de Hayas, Parque Ecológico Clavijero, Casa Conecalli, Rancho Briones, La Herradura, Rancho La Mesa. La Virgen. Principalmente en bosque mesófilo de montaña y bosque de encino-pino. Colectada también en bosque tropical caducifolio, ecotono de encinar de mediana altitud-bosque tropical caducifolio, en claro de bosque mesófilo y en potreros aledaños a todos los bosques anteriores pero con abundancias menores

Subtribu Coprina

Especie: *Copris armatus* (Harold), 1869

México: D. F., Edo. México, Jalisco, Veracruz (Bates 1887, Matthews 1961, Matthews y Halffter 1959, Halffter y Martínez 1962, García-Real 1995).

Comunidades donde se distribuye: En praderas de altura y bosques de pino (Halffter y Matthews 1966).

Apéndice 1 continuación

Altitud (msnm): Halffter y Matthews (1966) mencionan que se distribuye de los 2800 a los 3100 m.

Hábitos: Coprófaga: excremento de caballo o vaca.

Región Cofre de Perote: Calavernas, Las Vigas, Cruz Blanca, Rancho Harmas Normandia. En potreros vecinos a bosque de pino (2320 y los 2490 m) .

Especie: *Copris incertus* (Say), 1835

América: Estados Unidos (Hawaii), México, Belice, El Salvador, Honduras, Nicaragua, Costa Rica, Panamá (Matthews 1961), Colombia (Escobar 2000, Matthews 1961) y Ecuador (laderas hacia el Pacífico de los Andes (Matthews 1961).

México: Campeche, Chiapas, Hidalgo, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Quintana Roo, San Luis Potosí, Tamaulipas, Veracruz, Yucatán (Bates 1887, Gibson y Carrillo 1959, Matthews 1961, Barrera 1969, Howden y Young 1981, Arellano 1992, Halffter *et al* 1995, Santos 1996).

Comunidades donde se distribuye: Pastizales adyacentes a bosque mesófilo (Halffter *et al.* 1995).

Altitud (msnm): 150-1800 (Santos 1996)

Hábitos: Hábitos: preferentemente coprófaga: vaca, caballo, tapir, humano y ocasionalmente en carroña (Howden y Young, Arellano 1992). Nocturna (Montes de Oca y Halffter 1995). Cavador

Región Cofre de Perote: CICOLMA (La Mancha), Laguna Verde, A 4 km de Ídolos, Otates, Nueva Vaquería, Cosautlán, Vaquería, Las Minas (CFE), Agua Alegre, Vaquería Puente Nuevo, San Andrés Tlalnehuayocan, Tiro de Hayas, A 3 km de Cetlalpan, Parque Ecológico Clavijero, Casa Conecalli, Rancho Briones, A 3 km de Ixhuacán, Rancho La Mesa, El Fresno, Ixhuacán. En potreros y vegetación secundaria vecina al bosque tropical caducifolio se encontró en abundancias pequeñas, así como en bosque mesófilo, claros y potreros vecinos al mismo y al encinar (desde el nivel del mar hasta los 1900 m de altitud).

Especie: *Copris lugubris* Boheman, 1858

América: México, Guatemala, Belice, El Salvador, Honduras, Nicaragua, Costa Rica y Panamá (Matthews 1961).

México: Sonora, Sinaloa, Jalisco, Durango, Guerrero, Michoacán, Nayarit, Colima, Oaxaca, Edo de México, Veracruz, Chiapas, Yucatán, Tabasco, Morelos, Campeche, Coahuila, Quintana Roo (Matthews 1961).

Comunidades donde se distribuye: Común en áreas abiertas o en potreros (Halffter y Matthews 1966).

Altitud (msnm): Se encuentra comúnmente a nivel del mar, en sitios tropicales, pero puede subir a altitudes moderadas (Matthews 1961, Morón 1979, Howden y Young 1981, Delgado 1989, Palacios-Ríos *et al* 1990, Arellano 1992, Halffter *et al.* 1995).

Hábitos: nocturna, coprófaga, cavadora (Montes de Oca y Halffter 1995).

Región Cofre de Perote: La Mancha (CICOLMA), Cerro del Metate, A 4 km de Ídolos, Rancho Los Velázquez, Laguna Verde, Rancho Real Minero, Trapiche del Rosario, A 1 km de El Espinal, Cerro Gordo, Cosautlán, Tuzamapan, Coatepec. En potreros y zonas abiertas tropicales (20-1230 msnm).

Apéndice 1 continuación

Tribu Eurysternini;

Especie: *Eurysternus mexicanus* Harold, 1869.

América: Guatemala, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia y Venezuela (Howden y Young 1981, Jessop 1985, Escobar 2000).

México: Chiapas, Hidalgo, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco, Tamaulipas y Veracruz (Morón 1979, Morón *et al.* 1985, Jessop 1985, Palacios-Ríos *et al.* 1990, Estrada *et al.* 1993, Santos 1996, Díaz 1998).

Comunidades donde se distribuye: Bosques tropicales lluviosos como bajos caducifolios. Habita el interior del bosque (Halffter *et al.* 1992) que puede ser colectada en menor abundancia en agroecosistemas sombreados.

Altitud (msnm): <900 m

Hábitos: Generalista en sus hábitos alimenticios (Arellano 1992, Halffter *et al.* 1992, Montes de Oca y Halffter 1995). Diurna (Halffter y Matthews 1966, Kohlmann y Sánchez Colón 1984, Estrada *et al.* 1993, Montes de Oca y Halffter 1995).

Región Cofre de Perote: Laguna Verde, Cerro Gordo, Cosautlán. En bosque tropical y potreros adyacentes a los mismos (40-900 msnm).

Especie: *Eurysternus magnus* Laporte, 1840:

América: Se extiende desde México hasta el norte de Argentina, faltando sólo en Chile y Uruguay.

México: Chiapas, Hidalgo, Oaxaca, Tamaulipas, Tabasco, Yucatán y Veracruz (Jessop 1985).

Comunidades donde se distribuye: En bosques tropicales húmedos o formaciones alteradas de este bioma (Howden y Young 1981, Morón *et al.* 1985, Jessop 1985, Arellano 1992, Halffter *et al.* 1995). En cafetales con sombra poliespecífica, bosque mesófilo de montaña, bosque de encino-pino.

Altitud (msnm): 130-1600 m.

Hábitos: coprófaga.

Región Cofre de Perote: Agua Alegre, La Virgen, A 3 km de Ixhuacán, Rancho La Mesa. En cafetales, bosque mesófilo de montaña, encinar sobre "malpaís" (1200-1530 msnm).

Tribu Scarabaeini

Subtribu Sisyphina

Especie: *Sisyphus mexicanus* Harold, 1863.

América: México y Nicaragua.

México: Costa del Golfo de México, San Luis Potosí, Oaxaca, Península de Yucatán (Bates 1887, Howden 1965).

Comunidades donde se distribuye: En bosque tropical caducifolio modificado y en el borde del mismo.

Altitud (msnm): En zonas por debajo de los 500 m en la Sierra Madre Oriental, en áreas clareadas en parte (Howden 1965, Halffter 1976, Arellano 1992, 1995; Halffter *et al.* 1995, López-Guerrero 1995).

Apéndice 1 continuación

Hábitos: Diurna, coprófaga, rodadora (Montes de Oca y Halffter 1995)

Región Cofre de Perote: Laguna Verde, Jalcomulco. En bosque tropical caducifolio modificado y en potrero adyacente (40-450 msnm).

Subtribu *Canthonina*

Especie: *Canthon (G.) femoralis* (Chevrolat) 1834:

América: Desde México hasta Colombia (Escobar 2000).

México: Chiapas, Colima, Guerrero, Jalisco, Estado de México, Nayarit, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Sinaloa, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz (Bates 1887, Morón 1979, Howden y Young 1981, Delgado 1989, Palacios-Ríos *et al* 1990, Estrada *et al* 1993, García-Real 1995, Rivera y Halffter 1999, Díaz 1998).

Región Cofre de Perote: Rancho Real Minero, Jalcomulco, Otates.

Comunidades donde se distribuye: Asociada a distintos tipos de bosques tropicales, principalmente la selva lluviosa.

Altitud (msnm): < 900.

Hábitos: Especie claramente coprófaga

Especie: *C. (Glaphyrocantion) leechi* Martínez, Halffter y Halffter 1966:

América: Estados Unidos (Texas), México, Guatemala y Costa Rica.

México: Se distribuye ampliamente en el oriente de México, muy abundante en la península de Yucatán, la planicie costera y declive de la Sierra Madre Oriental en el Estado de Veracruz y las zonas montañosas de Chiapas. También se le encuentra al sur del Sistema Volcánico Transversal en el Estado de México, Morelos, Oaxaca, y Puebla. Pocos ejemplares colectados en Aguascalientes, Guanajuato y Jalisco (Arellano 1992, 1995; Halffter *et al.* 1995, Santos 1996, Rivera y Halffter 1999).

Comunidades donde se distribuye: Praticola que puede ser colectada también en el borde del bosque (Capistrán 1992, Halffter *et al.* 1992) Arellano (1992) y Rivera y Halffter (1999) la citan dentro de la selva.

Altitud (msnm): Alt: 0-1800 m en climas cálidos y semicálidos húmedos y subhúmedos de la vertiente del Golfo, Cuenca del Balsas y Depresión Central de Chiapas, llegando a penetrar parcialmente en el Antiplano Mexicano.

Hábitos: Generalista en sus hábitos alimenticios (Arellano 1992, Halffter *et al.* 1992, Montes de Oca y Halffter 1995). Diurna (Halffter y Matthews 1966, Kohlmann y Sánchez Colón 1984, Estrada *et al.* 1993, Montes de Oca y Halffter 1995).

Región Cofre de Perote: Cerro El Metate, Laguna Verde, Rancho Real Minero, Jalcomulco, Otates, km 2 desv. La Concepción, Cerro León, Cerro Gordo. En bosques tropicales caducifolios, subperennifolios, potreros y vegetación secundaria vecina a ellos (30-900 smnm).

Especie: *Canthon (G.) moroni* Rivera y Halffter 1999.

México: Veracruz (Rivera y Halffter 1999).

Comunidades donde se distribuye: selva baja (Rivera y Halffter 1999).

Altitud (msnm): 450 (Rivera y Halffter 1999).

Apéndice 1 continuación

Hábitos: No se conoce nada acerca de esta especie, excepto su distribución y los datos de su colecta

Región Cofre de Perote: Jalcomulco. km 2.5 camino a Apazapan. En bosque tropical caducifolio (1 individuo) a 450 msnm, en trampa cebada con calamar.

Comentarios adicionales: Esta nueva especie tiene un parecido general con *C. (Gl.) femoralis femoralis* y especies sudamericanas próximas (Rivera y Halffter 1999).

Especie: *Canthon (G.) zuninoi* Rivera y Halffter 1999.

México: Veracruz y Chiapas (Rivera y Halffter 1999).

Comunidades donde se distribuye: Bosque tropical caducifolio.

Altitud (msnm): 450-480.

Hábitos: copro-necrófaga, rodadora, diurna

Región Cofre de Perote: Jalcomulco, Otates en bosque tropical caducifolio y subperenifolio (450-480 m). en trampas de excremento humano y en NTP 80.

Comentarios adicionales: Especie muy relacionada con *C. (Gl.) leechi* Rivera y Halffter (1999).

Especie: *Canthon (G.) antoniomartinezi* Rivera y Halffter 1999.

México: Jalisco, Guerrero, Veracruz (Rivera y Halffter 1999).

Comunidades donde se distribuye: Bosque tropical caducifolio y subcaducifolio (Rivera y Halffter 1999).

Altitud (msnm): 700-1000 m (Rivera y Halffter 1999).

Hábitos: Coprófaga

Región Cofre de Perote: Palma Sola, Otates (< 480 m).

Especie: *Canthon (G.) circulatus* Harold, 1868

México: Hidalgo, Oaxaca, San Luis Potosí, Veracruz (Rivera y Halffter 1999).

Comunidades donde se distribuye: Bosque tropical caducifolio y subcaducifolio, encinares caducifolios (Rivera y Halffter 1999).

Altitud (msnm): 400-900 m (Rivera y Halffter 1999).

Hábitos: Coprófaga, rodadora, diurna (Rivera y Halffter 1999).

Región Cofre de Perote: Palma Sola.

Especie: *Canthon (C.) cyanellus cyanellus* Le Conte, 1859.

América: Estados Unidos (Texas), México, Guatemala Se extiende posiblemente hasta Perú y Brasil, Colombia (Halffter 1961, Morón *et al.* 1988, Escobar 2000).

México: Chiapas, Guerrero, Jalisco, Morelos, Nuevo León, San Luis Potosí, Hidalgo, Puebla, Veracruz, Tabasco, Yucatán y Quintana Roo (Halffter 1961, Morón 1979, Morón *et al.* 1985, Morón *et al.* 1986, Delgado 1989, Palacios-Ríos *et al.* 1990, Deloya *et al.* 1987, 1992, Deloya y Morón 1994, Arellano 1992, Estrada *et al.* 1993, García-Real 1995, Halffter *et al.* 1995, Díaz, 1998). (Bates 1887, Morón *et al.* 1985, Morón *et al.* 1986, Morón y Terrón 1984).

Comunidades donde se distribuye: Bosques tropicales y subtropicales. Silvícola, adaptada a ambientes perturbados y áreas abiertas (Halffter *et al.* 1992). En regiones con clima subhúmedo es muy abundante dentro del bosque y en manchones de vegetación

Apéndice 1 continuación

original, aunque es rara en los pastizales y claros (Kohlmann y Sánchez Colón 1984, Deloya *et al* 1987, Delgado 1989, Arellano 1992, Halffter *et al* 1992). En las zonas con clima húmedo parece ser más abundante en el borde del bosque que en el interior, aunque es escasa en los pastizales (Morón *et al.* 1985, Halffter *et al.* 1992).

Altitud (msnm): Su rango geográfico abarca tanto la vertiente del Golfo de México como la del Pacífico, así como la cuenca del Balsas. Sobre las vertientes externas se localiza por debajo de los 1000 m, mientras que en localidades circundantes a la Cuenca del Balsas se encuentra hasta los 1700 m de altitud (Halffter 1961, Kohlmann y Sánchez Colón 1984, Arellano 1992).

Hábitos: Rodadora, necrófaga (Morón 1979, Morón *et al* 1985, Delgado 1989, Arellano 1992, Halffter *et al* 1992). Diurna (Halffter y Matthews 1966, Kohlmann y Sánchez Colón 1984, Estrada *et al.* 1993, Montes de Oca y Halffter 1995).

Región Cofre de Perote: Cerro del Metate, Laguna Verde, Rancho Real Mincro, Jalcomulco, Otates, Cerro León, Cerro Gordo. En bosques tropicales y vegetación asociada a los mismos (30-900 msnm).

Comentarios adicionales: Es necesario realizar un estudio más profundo de las distintas poblaciones, ya que es posible que el nombre *cyanellus* represente un complejo de especies (Howden 1966).

Especie: *Canthon (C.) sayi* Robinson 1948

México: Se distribuye en zonas templadas, pero más cálidas que las ocupadas por *C. h. humectus*. Estribaciones de la Sierra Madre Oriental, Veracruz y en los valles centrales de Oaxaca, en Puebla y Chiapas. (Halffter 1961, Arellano 1992, Halffter *et al.* 1995).

Comunidades donde se distribuye: Se le encuentra en pastizales y de manera marginal en los bosques de coníferas (Halffter y Matthews 1966).

Altitud (msnm): > 1500

Hábitos: coprófaga, rodadora, diurna

Región Cofre de Perote: Teapan, San José de Abajo, Barrio La Ermita, San José de Romerillos, Las Vigas, Cruz Blanca, Rancho Harnas Normandía, San Juan del Monte, Sierra de Agua, A 2 km de El Paisano. En potreros aledaños a bosque de pino-encino y bosque de pino (1770-2920 msnm).

Comentarios adicionales: Las subespecies de *Canthon humectus* están siendo revisadas actualmente por Halffter y Halffter

Especie: *Canthon (C.) indigaceus chevrolati* Harold, 1868

América: Desde México hasta Panamá.

México: Jalisco, Colima, Morelos, Chiapas, Distrito Federal, Guerrero, Estado de México, Michoacán, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Veracruz, Yucatán. Especialmente abundante en la cuenca del Balsas (Halffter 1961, Halffter y Matthews 1966, Deloya *et al.* 1987, Howden y Young 1981, Delgado 1989, Arellano 1992, Deloya y Morón 1994, Arellano 1995, Halffter *et al.* 1995).

Comunidades donde se distribuye: En sabanas, potreros, caminos y lugares deforestados.

Altitud (msnm): en toda la región neotropical (de 0 -1800 m).

Hábitos: Rodadora, coprófaga, diurna.

Apéndice 1 continuación

Región Cofre de Perote: Apazapan, Rancho Los Velázquez, Laguna Verde, Rancho Real Minero, Jalcomulco, Cerro León, km 2 desv. La Concepción, Cerro Gordo (200-900 msnm). En potreros y zonas abiertas tropicales y en el borde del bosque tropical caducifolio (con abundancias bajas).

Especie: *Deltochilum (H) gibbosum sublaeve* Bates, 1887.

México: Desde Sinaloa y San Luis Potosí hasta Nicaragua. Colombia* (Escobar 2000). México: Chiapas, Durango, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Morelos, Puebla, Quintana Roo, Veracruz, Sonora, Tamaulipas, Yucatán (Bates 1887, Morón 1979, Morón y Terrón 1984, Morón *et al* 1985, Morón *et al.* 1986, Morón 1987, Deloya *et al.* 1987, Delgado 1989, Palacios-Ríos *et al.* 1990, Deloya 1992, Arellano 1992, 1995; Estrada *et al.* 1993, Deloya y Morón 1994, García-Real 1995, Halffter *et al.* 1995, Delgado 1997, 1999).

Comunidades donde se distribuye: En bosque caducifolio, en bosque tropical caducifolio, bosque tropical de montaña, perturbado, en cacaotal.

Hábitos: necrófaga, rodadora, nocturna

Región Cofre de Perote: Jalcomulco, Otates, Cerro León, Cerro Gordo, Espinal. En bosque tropical caducifolio y subperenifolio y con escasa abundancia en potreros y vegetación secundaria adyacente a este tipo de bosques (450-900 m).

Especie: *Deltochilum lobipes* Bates, 1887.

América: Se distribuye del sureste de México hasta Nicaragua (Howden 1966).

México: Veracruz.

Comunidades donde se distribuye: bosques tropicales perturbados

Altitud (msnm): < 1000

Hábitos: necrófaga, rodadora, nocturna.

Región Cofre de Perote: Laguna Verde, Cerro El Metate, Rancho Real Minero. En bosques tropicales caducifolios perturbados (40-240 m) y en potreros adyacentes.

Especie: *Deltochilum (C.) mexicanum* Burmeister, 1848.

América: México, Guatemala, El Salvador, Costa Rica, Panamá, Colombia y Perú.

México: México: Tierra caliente a templada de Guerrero, Chiapas, Veracruz e Hidalgo: Sierra Norte. (Bates 1887, Howden y Young 1981, Morón y Terrón 1984, Arellano 1992, Halffter *et al* 1995).

Comunidades donde se distribuye: Bosques tropicales de montaña como la selva mediana de montaña y el bosque mesófilo, en cafetales

Altitud (msnm): 1300- 2000.

Hábitos: necrófaga, rodadora, nocturna.

Región Cofre de Perote: km 7.5 Carr. El Castillo, Tiro de Hayas, Parque Ecológico Clavijero, La Virgen, Piedra de Agua, La Herradura, Rancho La Mesa, El Duraznal, El Fresno, El Fortín (1100-2000 msnm). En cafetales, bosque mesófilo de montaña, encinares y bosque de pino encino, así como en vegetación secundaria vecina a bosques de encinos.

Comentarios adicionales: En la región Cofre de Perote fue especialmente abundante en un encinar conservado ubicado a 1600 m.

Apéndice 1 continuación

Especie: *Deltochilum (D.) scabriusculum scabriusculum* Bates, 1887

América: Estados Unidos desde el sur de Texas, este de México, Guatemala hasta Costa Rica.

México: Chiapas, Guerrero, Hidalgo, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, Sinaloa, Sonora y Veracruz (Bates 1887, Morón y Terrón 1984, Morón *et al.* 1985, Morón *et al.* 1986, Delgado 1989, Palacios-Ríos *et al.* 1990, Arellano 1992, 1995; Halffter *et al.* 1995).

Comunidades donde se distribuye: En vegetación tropical y subtropical

Altitud (msnm): < 1000

Hábitos: copro-necrófaga, rodadora, nocturna

Región Cofre de Perote: Cerro del Metate, Laguna Verde, Rancho Real Minero, Jalcomulco, A 1 km de El Espinal, Cerro Gordo (30-900 msnm). En bosque tropical caducifolio y en números escasos en potreros vecinos a las mismas. y en ecotono de encinar de mediana altitud-selva baja.

Tribu Oniticellini

Especie: *Eoniticellus intermedius* (Reiche) 1849

América: Especie típica de la Región Etiópica, que se introdujo en Australia en 1971. Se encuentra en Estados Unidos (California, Texas, Hawaii), México, Puerto Rico, Nueva Caledonia.

México: Durango, Baja California Sur, Hidalgo, Tamaulipas, Guanajuato, Michoacán, Veracruz, Chihuahua, Jalisco, Sonora (Lobo y Montes de Oca 1997, Montes de Oca y Halffter 1998).

Comunidades donde se distribuye: potreros y zonas abiertas tropicales

Altitud (msnm): < 1300 m

Hábitos: coprófaga, rodadora, diurna

Región Cofre de Perote: La Mancha (CICOLMA), Cerro del Metate, Rancho Los Velázquez, Rancho Briones (30-1360 msnm). Especie muy común en potreros ubicados en zonas tropicales. Se encontraron algunos individuos en un potrero vecino a bosque mesófilo de montaña.

Familia Geotrupidae

Subfamilia Geotrupinae

Tribu Ceratotrupini

Especie: *Ceratotrupes bolivari* Halffter y Martínez 1962.

México: Chihuahua, Distrito Federal, Durango, Estado de México, Morelos, Michoacán, Hidalgo, Sinaloa, Querétaro, Sonora, Veracruz, Guerrero, Oaxaca (Halffter y Martínez 1962, Howden 1964, 1974, 1980, Zunino 1984, Arellano 1992, Halffter *et al.* 1995).

Comunidades donde se distribuye: En bosques de *Pinus*, *Arbutus*, *Juniperus*

Altitud (msnm): >2000.

Hábitos: copro-necrófaga, cavadora, nocturna.

Apéndice 1 continuación

Región Cofre de Perote: Cruz Blanca, San Juan del Monte, A 2 km de El Paisano, Las Lajas (2340-3000 msnm). En bosques de pino y potreros vecinos.

Especie: *Halffterius rufoclavatus* (Jekel), 1865.

México: Distrito Federal, Estado de México, Michoacán, Morelos, Puebla.

Comunidades donde se distribuye: En bosques de pino, abeto (Howden 1964, 1974 1980, Zunino 1984).

Altitud (msnm): > 2000

Hábitos: copró-necrófaga, cavadora, nocturna

Región Cofre de Perote: Estación Las Lajas, en bosque de pino-ilite a 3000 msnm.

Especie: *Onthotrupes herbeus* (Jekel), 1865:

México: Durango, Estado de México, Hidalgo, Morelos, Michoacán, Puebla, Veracruz, Oaxaca (Howden 1964, 1980, Zunino 1984, Arellano 1992, Halffter *et al.* 1995).

Comunidades donde se distribuye: En bosques de pino, abeto (Howden 1964, 1974 1980, Zunino 1984).

Altitud (msnm): > 2000

Hábitos: copró-necrófaga, cavadora, nocturna

Región Cofre de Perote: Las Vigas, Sonchicle, Ayahualulco-Los Altos (2800 m), Sierra de Agua, San José Aguazuelos, El Conejo, a 6 km de El Conejo. En bosque de pino y en potreros vecinos al mismo.

Especie: *Onthotrupes nebularum* (Howden) 1964.

América: Montañas de México, El Salvador y Guatemala.

México: Sierra Madre Oriental: Hidalgo, Puebla, Veracruz, Oaxaca (1400-3000 msnm) (Howden 1964, 1980, Zunino 1984, Arellano 1992, Halffter *et al.* 1995).

Comunidades donde se distribuye: En bosques de pino, abeto (Howden 1964, 1974 1980, Zunino 1984).

Altitud (msnm): > 2000

Hábitos: coprófaga, cavadora, nocturna

Región Cofre de Perote: Rinconada, Barrio La Ermita, Cruz Blanca, Casa Blanca, Rancho Harnas Normandia, Barrio San Pedro. (1800-2490 msnm). En potreros vecinos bosque de pino encino, a encinares y a bosques de pino ubicados en zonas de neblina.

Familia Silphidae

Subfamilia Silphinae

Especie: *Oxelytrum discicolle* (Brullé), 1840

América: Es la especie de sílfido más colectada en Latinoamérica. Se distribuye desde el sureste de Brasil y Paraguay (pero no las tierras bajas del Amazonas), Centroamérica, México y el extremo sur de Texas en U.S.A (0-3000 m s.n.m). También se ha colectado en Argentina, Bolivia, Colombia, Perú y Venezuela (Peck y Anderson 1985).

México: Chiapas, Distrito Federal, Durango, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Sinaloa, Tamaulipas, Veracruz (Peck y Anderson 1985, Navarrete 2000).

Apéndice 1 continuación

Comunidades donde se distribuye: bosques tropicales, bosque mesófilo (Peck y Anderson 1985, Navarrete 2000).

Altitud (msnm): 0-3000 (Peck y Anderson 1985).

Hábitos: necrófaga, cavadora, nocturna

Región Cofre de Perote: km 2 desv. La Concepción, A 1 km de El Espinal, Chiltoyac, Agua Alegre, Tiro de Hayas, Parque Ecológico Clavijero, Casa Conecalli, La Virgen, Rancho La Mesa, El Duraznal, El Fresno, Teapan, Tenganapa, El Fortín, Acajete, La Joya (700-2000 msnm). En potreros vecinos a ecotono de encinar de mediana altitud-selva baja, en bosque mesófilo claros de bosque mesófilo, bosques de pino-encino, encinares, y vegetación secundaria vecina a encinar.

Especie: *Tanatophilus graniger* (Chevrolat), 1833:

México: Distrito Federal, Hidalgo, Guerrero, Jalisco, Edo México, Morelos, Nuevo León, Puebla, Veracruz (Peck y Anderson 1985, Arellano 1992, Halfiter *et al* 1995, Navarrete 2000).

Comunidades donde se distribuye: bosques de coníferas.

Altitud (msnm): 3000-3750 m (Peck y Anderson 1985).

Hábitos: Necrófaga, cavadora, nocturna.

Región Cofre de Perote: Acajete, Toxtlacoaya, Sierra de Agua, km 6 Camino al Cofre de Perote, Estación Las Lajas, km 17 camino a La Peña (Cofre de Perote) (2000-3700 msnm). Bosque de pino-encino, bosque de pino y potreros aledaños.

Comentarios adicionales: Especie endémica mexicana, de montaña.

Subfamilia Nicrophorinae

Especie: *Nicrophorus mexicanus* Matthews, 1888

América: Se distribuye desde el suroeste de los Estados Unidos, a través de México, Guatemala y el Salvador (Peck y Anderson 1985, Arellano 1992, Halfiter *et al* 1995, Navarrete 2000).

México: Chiapas, Chihuahua, Distrito Federal, Guerrero, Hidalgo, Nuevo León. Oaxaca, Tamaulipas, Tlaxcala (Peck y Anderson 1985, Navarrete 2000)

Comunidades donde se distribuye: Desde matorrales emiáridos y abiertos hasta bosques nebulares de cerrada canopia (Peck y Anderson 1985)

Altitud (msnm): 900-3000 (Peck y Anderson 1985)

Hábitos: necrófaga, cavadora, nocturna

Región Cofre de Perote: El Duraznal, El Fresno, Teapan, Tenganapa, El Fortín, Huichila, Acajete, El Polvorín, Cruz Blanca, Toxtlacoaya, San Juan del Monte, A 4 km de San Juan del Monte, Sierra de Agua, km 6 Camino al Cofre de Perote, Rancho Harmas Normandia, km 9 Camino al Cofre de Perote, Estación Las Lajas, El Conejo, A 6 km de El Conejo, A 11 km de El Conejo (Cofre de Perote) (1600- 3500 msnm). En encinares, bosques de pino-encino, bosques de pino, vegetación secundaria vecina a encinares y potreros vecinos a bosque de pino-encino y bosque de pino.

Comentarios adicionales: Fue la única especie capturada en trampas aéreas colocadas a 10 m de altura en un encinar.

Apéndice 1 continuación

Especie: *Nicrophorus olidus* Matthews, 1888:

México: Al norte del istmo de Tehuantepec (Durango, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, México, Morelia, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas, Veracruz (300-2600 msnm) (Peck y Anderson 1985, Arellano 1992, Halffter *et al.* 1995, Navarrete 2000).

Comunidades donde se distribuye: bosques abiertos, nebulares y tropicales lluviosos (Peck y Anderson 1985, Navarrete 2000).

Altitud (msnm): 300-2250 m (Peck y Anderson 1985)

Hábitos: necrófaga, cavadora, nocturna.

Región Cofre de Perote: Chiltoyac, km 7.5 Carr. El Castillo, Agua Alegre, Tiro de Hayas, Parque Ecológico Clavijero, Casa Conecalli, La Virgen, Piedra de Agua, La Herradura, Rancho La Mesa, El Duraznal, El Fresno Teapan, Tenganapa, Acajete (1100-2000 msnm). En bosque mesófilo, encinares, bosques de pino-encino, cafetales, vegetación secundaria vecina a encinar, en claros de bosque mesófilo y en potreros vecinos a bosque de pino-encino.

Comentarios adicionales: Se consideraba como especie endémica de México, sin embargo Navarrete (2000) menciona un registro de esta especie para Honduras

Total 60 especies

Scarabaeinae= 52

Geotrupinae= 4

Silphidae= 4

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Apéndice 1 continuación

Parte 2. Lista de especies citadas para la región Cofre de Perote. Se coloca un número arábigo en las especies (válidas) que no se colectaron en este trabajo, se presenta un análisis de los registros y se anexa su distribución y algunos datos generales. 1= tropical, 2= transición, 3= montaña.

| Nombre | Status presente |
|--|---|
| <i>Glaphyrocanton viridis leechi</i> Martínez Halffter y Halffter | <i>Glaphyrocanton leechi</i> (Rivera y Halffter) |
| <i>Glaphyrocanton viridis circulatus</i> (Harold) | <i>Glaphyrocanton circulatus</i> (Rivera y Halffter) |
| <i>Glaphyrocanton viridis leechi</i> Martínez Halffter y Halffter | <i>Glaphyrocanton leechi</i> (Rivera y Halffter) |
| <i>Glaphyrocanton viridis circulatus</i> (Harold) | <i>Glaphyrocanton circulatus</i> (Rivera y Halffter) |
| <i>Glaphyrocanton moroni</i> Rivera-Cervantes y Halffter | válido |
| <i>Glaphyrocanton zuninoi</i> Rivera-Cervantes y Halffter | válido |
| <i>Glaphyrocanton antoniomartinezi</i> Rivera- Cervantes y Halffter | válido |
| <i>Glaphyrocanton femoralis</i> (Chevrolat) | válido |
| <i>Canthon indigaceus chevrolati</i> Harold | válido |
| <i>Canthon humectus</i> (Say) | válido |
| <i>Deltochilum mexicanum</i> Burmeister | válido |
| <i>Deltochilum scabriusculum</i> Bates | válido |
| <i>Deltochilum lobipes</i> Bates | válido |
| <i>Deltochilum gibbosum</i> Bates | válido |
| <i>Eurysternus magnus</i> Castelnau | válido |
| <i>Eurysternus mexicanus</i> Harold | válido |
| <i>Scatimus ovatus</i> Harold | válido |
| <i>Ontherus azteca</i> | válido |
| <i>Choeridium illaesum</i> Harold | <i>Ateuchus illaesum</i> Harold |
| <i>Canthidium puncticolle</i> Harold | válido |
| <i>Dichotomius centralis</i> | <i>Dichotomius amplicollis</i> Harold |
| <i>Uroxys boneti</i> Pereira y Halffter | válido |
| <i>Ontherus mexicanus</i> Harold | válido |
| <i>Dichotomius satanas</i> Harold | válido |
| <i>Dichotomius colonicus</i> (Linneo) | válido |
| <i>Copris armatus</i> Harold | válido |
| <i>Copris laeviceps</i> ² Harold | válido |
| <i>Copris incertus</i> Say | válido |
| <i>Copris lugubris</i> Boheman | válido |

Apéndice 1 continuación

| Nombre | Status presente |
|--|---|
| <i>Copris klugi klugi</i> ² | válido |
| <i>Copris rebouchei</i> ² | válido |
| <i>P. amethystinus</i> Harold | <i>P. amethystinus amethystinus</i> |
| <i>Phanaeus corythus</i> Harold | <i>Coprophanæus telamon corythus</i> |
| <i>Phanaeus endymion</i> Harold | válido |
| <i>Phanaeus damon</i> ² | válido |
| <i>Phanaeus melampus</i> ² Harold | válido |
| <i>Phanaeus daphnis</i> ² | válido |
| <i>Phanaeus flohri</i> ²³ | válido |
| <i>Phanaeus furiosus</i> ² | válido |
| <i>Phanaeus mexicanus</i> ² | válido |
| <i>Phanaeus nimrod</i> ² | válido |
| <i>Phanaeus palliatus</i> ² | válido |
| <i>Phanaeus quadridens</i> ²³ | válido |
| <i>Phanaeus sallaei</i> ² Harold | válido |
| <i>Phanaeus scutifer</i> Bates | válido |
| <i>Phanaeus tridens tridens</i> Castelnau | válido |
| <i>Onthophagus fuscus orientalis</i> Zunino y Halffter | válido |
| <i>Onthophagus aureofuscus</i> Bates | válido |
| <i>Onthophagus batesi</i> Howden y Cartwright | válido |
| <i>Onthophagus lecontei</i> Harold | válido |
| <i>Onthophagus nasicornis</i> Harold | válido |
| <i>Onthophagus incensus</i> Say | válido |
| <i>Onthophagus cyanellus</i> Bates | válido |
| <i>Onthophagus corrosus</i> Bates | válido |
| <i>Onthophagus hippopotamus</i> Harold | válido |
| <i>Onthophagus curvicornis</i> ² | válido |
| <i>Onthophagus mexicanus</i> ² | válido |
| <i>Onthophagus monticolus</i> | <i>Onthophagus mextexus</i> Howden |
| <i>Onthophagus anthracinus</i> ² | válido |
| <i>Onthophagus rhinolophus</i> Howden y Hill | válido |
| <i>Onthophagus subcancer</i> Howden | válido |
| <i>Onthophagus schaefferi</i> Howden y Cartwright | válido |
| <i>Onthophagus höpfneri</i> Harold | válido |
| <i>Digitonthophagus gazella</i> (Fabricius) | válido |
| <i>Euoniticellus intemedius</i> Reiche | válido |
| <i>Sisyphus mexicanus</i> Harold | válido |
| <i>Geotrupes rufoclavatus</i> | <i>Halffterius rufoclavatus</i> (Jekel) |
| <i>Geotrupes herbeus</i> | <i>Onthotrupes herbeus</i> (Howden) |
| <i>Geotrupes nebularum</i> (Howden) | <i>Onthotrupes nebularum</i> |
| <i>Ceratotrupes bolivari</i> Halffter y Martínez | válido |
| <i>Oxelytrum discicolle</i> (Brullé) | válido |

Apéndice 1 continuación

| Nombre | Status presente |
|--|-----------------|
| <i>Nicrophorus marginatus</i> ² | válido |
| <i>Nicrophorus mexicanus</i> Matthews | válido |
| <i>Nicrophorus olidus</i> Matthews | válido |

Datos sobre distribución de las especies no citadas y análisis de los registros

De acuerdo con una revisión de todas las fuentes consultadas (están incluidas al final de este documento), existen 19 especies no colectadas en el paisaje de transición y dos en el paisaje de montaña (compartidas con el paisaje de transición).

La mayor parte de las especies que no se capturaron pertenecen al paisaje de transición porque provienen de colectas de Höge, quien según Selander y Vaurie (1962), cometió errores al etiquetar sus ejemplares: According to Bates (Coleoptera, vol. 1, pt. 1, p. 256), “Herr Höge, in labeling his large collection on his return to Europe, attached by mistake the locality “Jalapa” to many of the (city of) Oaxaca species, and viceversa “Oaxaca” to species found in Jalapa.” En seguida se analizan y comentan los registros de Höge. En el caso de las especies que pertenecen al género *Phanaeus*, los datos se contrastan con la última monografía publicada para este grupo: Edmonds (1994).

Phanaeus melampus Harold 1863: Córdoba, Tuxtla, Oaxaca (Sallé), Jalapa (Höge). Es una especie exclusiva de México, conocida de los Estados de Veracruz y Chiapas. Son muy escasos los registros para esta especie, y algunos de ellos imprecisos; las localidades que se tienen fluctúan entre los 990 y los 1463 msnm, con bosques tropicales de montaña y climas semicálidos. Edmonds (1994) cita a esta especie de la Barranca del Metlac, de Orizaba y de Fortín de las Flores, Veracruz, pero no de Xalapa.

Phanaeus damon: Puebla, Izúcar, Juquila, Tehuantepec (Sallé), ciudad de Colima, Jalapa, Huetamo (Höge), Dos Arroyos, R. Papagayo, Venta de Pelegrino, Tierra colorada y Acapulco en Guerrero (H. H. Smith). Edmonds (1994) lo cita para Oaxaca y Puebla, pero no para Veracruz.

Phanaeus daphnis: Oaxaca, Izúcar (Sallé, Höge), Oaxaca (Sallé), Jalapa, Plan del Río (Höge). Amula, Omilteme, Chilpancingo (H. H. Smith). Edmonds (1994) no cita esta especie para el estado de Veracruz.

Apéndice 1 continuación

Phanaeus furiosus: Sonora (coll Bates), Pinos Altos en Chihuahua (Buchan-Hepburn), Guanajuato (Sallé), Ventanas (Forrer, Höge), Lagos en Aguascalientes, Jalapa (Höge), Ciudad de México (Dr. Palmer). Edmonds (1994) no cita esta especie para el estado de Veracruz.

Phanaeus nimrod: Oaxaca (Sallé y Höge), Jalapa, Lagos, Cerro de Plumas (Höge), Putla (Boucard). Edmonds (1994) no cita esta especie para el estado de Veracruz.

Phanaeus palliatus: Toluca (Sallé), Jalapa (Höge), ciudad de México (Flohr), Estado de Michoacán. Según Islas (1943) se encuentra en el SVT (cita a Valle de México y Veracruz). Edmonds (1994) no cita esta especie para el estado de Veracruz.

Phanaeus flohri: Veracruz: Jalapa, Las Vigas. De acuerdo con Edmonds (1994): "Localities non confirmed by modern records".

Canthon gagatinus: Var. *Canthon amethystinus*, Harold: Sonora (Morrison), Puebla, Orizaba, Duraznal, Cuernavaca, Parada, Calpulapan, Guanajuato (Sallé), Ciudad de México (Flohr), Chihuahua, ciudad de Colima, Morelia, Jalapa, Las Vigas, Rinconada, Zapotlán en Colima, Chilpancingo (Höge). Es una especie oscura, azul índigo-oscuro brillante. Existe una variedad (de Von Harold) conocida como oscura glauco-viridis, que parece ser muy rara. En el suplemento de la Biología Centrali, Bates menciona que *Canthon gagatinus*, según el Dr. Horn pertenece a la misma especie que *Canthon indigaceus*

Copris klugi klugi: Aguascalientes, Guerrero, México, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla, Veracruz: Jalapa (Höge). Parece ser que el registro Jalapa, pertenece más bien a Oaxaca.

Copris procidius: Córdoba, Veracruz, Orizaba, Panistlahuaca, Tuxtla, Tehuantepec (Sallé), Jalapa (Höge), Mochitlán en Guerrero (Baron). Esta especie es sinónimo de *Copris incertus*.

Onthophagus curvicornis: Córdoba (Sallé), ciudad de México, Zacualtipán, Tampico, Jalapa, Oaxaca (Höge). Bates menciona: "It appears to me, however, doubtful if the Central-American form referred to *O. curvicornis* can be really the same species, as, amongs the very numerous well-developed males I have examined from all parts of the region, not a single one is found with the conical protuberance of the South American type-form described by Latreille; in all the torax has the same form as in *O. incensus*"... En este grupo de especies hay problemas taxonómicos sin resolver, que podrían ser los responsables de esta cita.

Onthophagus mexicanus: Montañas de Alvarez (Dr. Palmer), ciudad de México (Sallé, Flohr), Parada, Izucar, Guanajuato, Juquila (Sallé), Jalapa, Tonila en Colima, Lagos, Zapotlán, Zacualtipán, San Juan del Río, Chilpancingo, Yautepec, Cerro de Plumas,

Apéndice 1 continuación

Oaxaca (Höge). Por la distribución que presenta la especie, parece ser que el registro pertenece a Oaxaca.

Onthophagus anthracinus: Orizaba, Puebla, Juquila, Parada, Guanajuato (Sallé), Jalapa, Oaxaca (Höge). Por la distribución que presenta la especie, parece ser que el registro pertenece a Oaxaca.

Onthophagus sp: Jalapa (Höge): Sólo una hembra, aparentemente cercana a *Onthophagus landolti*.

Ontherus azteca Harold 1869: Bolivia, Brasil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Panamá, Paraguay, Perú. México: Chiapas, Jalisco, Nayarit, Quintana Roo. Existe un registro para Jalapa, pero el autor no indica la procedencia del material y le coloca un asterisco (Génier 1996).

Las siguientes seis especies parecen ser las que tienen registros confiables y que no se han capturado en este trabajo:

Phanaeus mexicanus Harold 1863: Sonora (coll. Bates), Pinos Altos en Chihuahua (Buchan-Hepburn), Presidio (Forrer), Puebla, Orizaba, Tuxtla, Veracruz, Izucar, Juquila, Oaxaca (Sallé), Villa Lerdo en Durango, Tacámbaro, Jalapa, Misantla, Oaxaca (Höge). Islas (1943) la cita en todo el país. Edmonds (1994) cita a la especie en Salinas, Presidio, Catemaco, Fortín de las Flores, San Andrés Tuxtla, Orizaba, Tezonapa, Cotaxtla y Cerro Azul. Dice que aparentemente su distribución es disyunta y que se le ha colectado desde el nivel del mar hasta los 1800 m de altitud. Esta especie es típica habitante de pastizales y zonas clareadas. Se requiere precisar más su distribución, particularmente en el Estado de Veracruz.

Phanaeus quadridens: Santa Clara en Chihuahua, Villa Lerdo, ciudad de Durango, Pachuca en Hidalgo, Aguas calientes, Las Vigas, Maltrato, Juquila, Jalapa (Höge). Hacienda de San Miguelito (Dr. Palmer), Sonora (Morrison) Milpas, Ciudad de Durango (Forrer), Puebla, Guanajuato, Izucar (Salle), Ciudad de México (Flohr). Edmonds (1994) lo cita de Acutzingo, 8 mi N. de Cd. Mendoza, Pie del Cumbres a 8000 ft.

Phanaeus sallaei: Córdoba, Tuxtla (Sallé), Jalapa (Höge). Tierra caliente y templada de Veracruz y Chiapas (Islas). Presidio, Naolinco, Fortín de Las Flores, Banderilla, Jalapa, Catemaco, Cosautlán (Edmonds 1994).

Copris laeviceps: San Andrés Tuxtla (Boucard), Córdoba, Puebla, Playa Vicente (Sallé), Jalapa (Höge). Aunque la localidad Jalapa de Höge se ha considerado muy dudosa, en el trabajo de Matthews de 1961 se revisaron dos ejemplares de Höge, del Museo Británico y se menciona que las localidades dadas por Bates son todas probablemente correctas. En este último trabajo la distribución que se da es: México, Guatemala, Belice, Honduras, Costa Rica. México: México (cita como país), Chiapas, Veracruz: Presidio, Jalapa, E. de Zongolica (colectas de G. Halffter a 1200 m. 1952).

Apéndice 1 continuación

Copris rebouchei: México: Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla, Tlaxcala, Coatepec, Presidio. 430-1520 m.

Nicrophorus marginatus: localidad tipo: Norteamérica. La localización del tipo es desconocida, no lo vieron (Miller y Peck 1979, Peck y Anderson 1985). La especie está ampliamente distribuida en zonas abiertas con pastos, campñes viejos y hábitats con arbustos desde el sur de Canadá, la mayor parte de Estados Unidos hasta el Norte de México. Loas adultos han sido colectados en verano. México: Coahuila, Distrito Federal, Durangó a 2400 m, Puebla, Veracruz (Jalapa BMNH, CNCI, SPBC).

Literatura citada y fuentes bibliográficas revisadas para el Apéndice 1

- Barbero, E y Y. López-Guerrero. 1992. Some considerations on the dispersal power of *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) in the New World (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Tropical Zoology*, 5: 115-120
- Barrera, A. 1969. Coleoptera Lamellicornia en la Colección Nacional. *Acta Zoológica Mexicana*, 9 (6):1-90.
- Bates, H. W. 1886-1890. Biología Centrali Americana. Insecta. Coleoptera. Vol II. Part. 2. Pectinicornia and Lamellicornia.
- Capistrán, F. 1992. *Los coleópteros lamellicornios del Parque de la Flora y Fauna Silvestre Tropical "Pipiapan", Catemaco, Veracruz, México*. Tesis profesional. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Veracruzana. Xalapa, Ver. 112 pp.
- Delgado, L. L. 1989. *Fauna de coleópteros lamellicornios de Acahuizotla, Guerrero, México*. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. 154 pp.
- Delgado, L. L. 1997. Distribución estatal de la diversidad y nuevos registros de Scarabaeidae (Coleoptera) mexicanos. *Folia Entomologica Mexicana* 99:37-56
- Delgado, L. L. 1999. Una nueva especie de *Onthophagus* asociada a madrigueras de mamíferos, con nuevos registros para otros Scarabaeinae mexicanos (Coleoptera:Scarabaeidae). *Dugesiana* 6(1):33-39.
- Deloya, C., G. Ruíz-Lizárraga y M. A. Morón. 1987. Análisis de la entomofauna necrófila en la región de Jojutla, Morelos, México. *Folia Entomológica Mexicana*. 73:157-171.
- Deloya, C. y M. A. Morón. 1994. *Coleópteros Lamellicornios del Distrito de Jojutla, Morelos, México (Melolonthidae, Scarabaeidae, Trogidae y Passalidae)*. IBUNAM. México. 49 pp.

Apéndice 1 continuación

- Deloya, C. 1992. Necrophilous Scarabaeidae and Trogidae Beetles of Tropical Deciduous Forest in Tepexco, Puebla, México. *Acta Zool Mex. (n.s.)* 52:1-13.
- Díaz, A. 1998. Ecología y Comportamiento de Escarabajos rodadores del estiércol (Scarabaeidae: Scarabaeinae) de selvas y pastizales en Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Profesional. Maestría en Ciencias. Ecología y Ciencias Ambientales. Facultad de Ciencias. UNAM. 159 pp.
- Edmonds, D. 1994. Revisión of *Phanaeus* Mac Cleay, a New World genus of Scarabaeinae Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Contributions in Science*, 443:1-105. Natural History Museum of Los Angeles County.
- Escobar F. 2000. Diversidad y distribución de los escarabajos del estiércol (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia. In: F. Martín –Piera, J. J. Morrone, A. Melic, F. Escobar, M. Elgueta & G. Amat (Eds.). *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica de Iberoamérica. PROCIEN* Monografías Tercer Milenio, vol. 1. Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza, España. Pp 197-201.
- Estrada, A., G. Halfpter, R. Coates-Estrada y D. A. Meritt Jr. 1993. Dung beetles attracted to mammalian herbivore (*Alouatta palliata*) and omnivore (*Nasua narica*) dung in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 9(1):45-54.
- García-Real, E. 1991. *Abundancia y distribución altitudinal de los escarabajos coprófagos y necrófagos en cinco tipos de vegetación, en la Sierra de Manantlán* Tesis Profesional. Universidad de Guadalajara. Facultad de Ciencias Biológicas. 76 pp.
- García-Real, E. 1995. *Abundancia, distribución y estructura de la comunidad de escarabajos coprófagos y necrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae), en un gradiente altitudinal de la Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima, México* Tesis. Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillos. 129 pp.
- Génier, F. 1996. A Revisión of the neotropical genus *Ontherus* Erichson (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 170: 1-169.
- Gibson, W. W. y J. L. Carrillo. 1959. *Lista de insectos de la Colección Entomológica de la Oficina de Estudios Especiales*. SAG. Oficina de Estudios Especiales. SAG Folleto Misc., 9:105-116
- Halfpter, G. 1961. Monografía de las especies norteamericanas del género *Canthon* Hoffsg (Coleopt., Scarab.). *Ciencia*. XX (9-12): 225.

Apéndice 1 continuación

- Halffter, G. y A. Martínez. 1962. Monografía del género *Ceratotrupes* Jekel. *Ciencia.*, 21(4):145-159
- Halffter, G. y E. G. Matthews. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana* (12-14):1-312.
- Halffter, G., M. E. Favila y V. Halffter. 1992. A comparative study of the structure of the scarab guild in mexican tropical rain forests and derived ecosystems. *Folia Entomológica Mexicana*, 84: 131-156
- 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.*, 98(7):725-741.
- 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. 1974. Additional records and descriptions of North and Central American Geotrupinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Canadian Journal of Zoology*, 52:567-573.
- Howden, H. 1980. Key to the Geotrupini of Mexico and Central America, with the description of a new species (Scarabaeidae, Geotrupinae). *Canadian Journal of Zoology*, 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.
- Howden, H. y O. P. Young 1981. Panamanian Scarabaeinae: taxonomy, distribution and habits (Coleoptera: Scarabaeidae). *Contributions of American Entomology Institute.* 18:1-204.
- Islas, F. 1943. *Las especies mexicanas de los géneros Canthon Hffsg y Phanaeus McLeay (col Scarabaeidae)*. Tesis Profesional. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología.
- Jessop, L. 1985. An identification guide to Eurysternine dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). *Journal of Natural History.* 19:1087-1111.

Apéndice 1 continuación

- Lobo, J. M. y G. Halffter. 1994. Relaciones entre escarabajos (Coleoptera:Scarabaeidae) y nidos de tuza (Rodentia:Geomyidae): implicaciones biológicas y biogeográficas. *Acta Zool Mex. (n.s)* 62:1-9.
- Lobo, J. M. y E. Montes de Oca 1994. Distribución local y coexistencia de *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) y *Onthophagus batesi* Howden y Cartwright 1963 (Coleoptera: Scarabaeidae). *Elytron*, 8:117-127
- Lobo, J. M. y E. Montes de Oca. 1997. Spatial microdistribution of two introduced dung beetle species: *Digitonthophagus gazella* (F.) and *Eoniticellus intermedius* (Reiche) (Coleoptera.Scarabaeidae) in an arid region of northern Mexico (Durango, México). *Acta Zool. Mex. (n. s.)* 71:17-32.
- López-Guerrero, Y. 1995. New distribution records for *Sisyphus mexicanus* Harold (Coleoptera: Scarabaeidae:Scarabaeinae). *The Coleopterist Bulletin* 49(1): 58.
- Luederwalt, F. 1975. Ensaio de chave para determinar as species estrangeiras de *Ontherus*. *Revista Do Museu Paulista.*, 17: 392-401.
- Martín-Piera, F. y J. M. Lobo. 1993. Altitudinal distribution patterns of copro-necrophage Scarabaeoidea (Coleoptera) in Veracruz, Mexico *The Coleopterist Bulletin*, 47(4): 321-334
- Matthews, E. G. 1961. A revision of the genus *Copris* Müller of the Western Hemisphere (Coleoptera, Scarabaeidae). *Entomologica Americana* 12 (N.S.):1-137
- Matthews, E. G. y G. Halffter 1959. Nuevas especies americanas de *Copris*. *Ciencia.*, 18(9-10):191-204.
- Montes de Oca, E. y G. Halffter. 1995. Daily and seasonal activities of a guild of the coprophagous, burrowing beetle (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae) in tropical grassland. *Tropical Zoology* 8: 159-180.
- Montes de Oca, E. y G. Halffter. 1998. Invasion of Mexico by *Eoniticellus intermedius* (Reiche): Reflections on the Expansion of Introduced Dung Beetle Species (Coleoptera: Scarabaeidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, Alemania. 32:1-9
- 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., F. J. Villalobos y C. Deloya. 1985. Fauna de Coleoptera Lamelicornios de Boca de Chajul, Chiapas, México. *Folia Entomol. Mex* , 66:57-118.

Apéndice 1 continuación

- Morón, M. A., J. F. Camal y O. Canul. 1986. Análisis de la entomofauna necrófila del área norte de la Reserva de la Biósfera "Sian Ka'an", Quintana Roo, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 69: 83-98.
- Morón, M. A. 1987. The necrophagous Scarabaeinae Beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) from a coffee plantation in Chiapas, México: habits and phenology. *The Coleopterist Bulletin*, 41(3):225-232
- Morón, M. y R. Terrón. 1984. Distribución altitudinal de los insectos necrófilos en la sierra Norte de Hidalgo, México. *Acta Zool. Mex (n. s.)* 3: 47 pp.
- Morón, M. A. y J. Blackaller. 1997. Melolonthidae y Scarabaeidae. En: E. González Soriano, R. Dirzo y R. Voght (Eds). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Univ. Nac. Aunton. México. Pp:227-234
- Morón, M. A. y C. Deloya. 1998. Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) necrófagos de "Los Tuxtlas", Veracruz y Puerto Angel, Oaxaca, México. *Dugestana* 5(2):17-28.
- Navarrete-Heredia, J. L. 2000. Silphidae (Coleoptera). En: Llorente-Bousquets, J., E. González-Soriano y N. Papavero (Eds.). Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. Volumen II. CONABIO 401-412.
- Palacios-Ríos, M., V. Rico-Gray y E. Fuentes. 1990. Inventario Preliminar de los Coleoptera Lamellicornia de la zona de Yaxchilán, Chiapas, México. *Folia Entomol. Mex* 78:49-60.
- Rivera-Cervantes, L.E. y G. Halfpter. 1999. Monografía de las especies mexicanas de *Canthon* del subgénero *Glaphyrocanthon* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 77: 23-150.
- Santos, M. Ernestina. 1996. *Scarabaeinae de una zona de la Congregación del Barreal, Córdoba, Veracruz, México (Insecta. Coleoptera: Scarabaeidae)*. Tesis Profesional. Universidad Veracruzana. 120 pp.
- Selander, R. y P. Vaurie, 1962. A gazetteer to Accompany the "Insecta" Volumes of the "Biología Centrali-Americana", *American Museum Novitates*, 2099: 1-70.
- Thomas, D. B. 1993. Scarabaeidae (Coleoptera) of the Chiapanecan forests: a faunal survey and chorographic analysis. *The Coleopterist Bulletin*, 47 (4): 363-408.

Apéndice 1 continuación

- Vaz de Mello, F. 2000. Estado Atual de conhecimento dos Scarabaeidae s. str (Coleoptera Scarabaeoides) do Brasil. In: F. Martín – Piera, J. J. Morrone, A. McIic, F. Escobar, M. Elgueta & G. Amat (Eds.). *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica de Iberoamérica. PROCIEN* Monografías Tercer Milenio, vol. 1. Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza, España. Pp 183-195.
- Woodroof 1973. *The Scarab beetles of Florida*. Vol. 8. Florida Department of Agriculture and Consumer Service Gainesville, USA. 6-77.
- Zunino, M. 1984. Sistematica Generica dei Geotrupinae (Coleoptera:Scarabacoidea:Geotrupidae). Filogenesi della Sotofamigli e considerazioni 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 IX. *Boletino dei Museo Regionale di Scienza Naturali-Torino*. 211 pp
- Zunino, M. y G. Halffter. 1997. Sobre *Onthophagus* Latreille, 1802 Americanos (Coleoptera: Scarabaeinae). *Elytron*, 2:157-178.

Apéndice 2. Ubicación geográfica, tipos de muestreo y comunidades vegetales de las localidades trabajadas en Veracruz central

En este apéndice se muestran las altitudes, ubicaciones geográficas y las comunidades vegetales presentes en todas las localidades trabajadas en la Región Cofre de Perote de 1989-1996. Las altitudes se obtuvieron mediante un altímetro y las ubicaciones geográficas en la mayor parte de los casos, usando un geoposicionador (Maguellan II, precisión 100 M 2D RMS). En las localidades donde la ubicación geográfica fue obtenida por medio de un mapa, tanto la latitud como la longitud se incluyen tomando en cuenta sólo grados y minutos. Los diferentes tipos de muestreo se representan con números arábigos: 1. Muestreos regulares, 2. Colectas manuales ocasionales. De acuerdo con los resultados de las curvas de acumulación y los estimadores no paramétricos de riqueza, se eligieron para el análisis de la diversidad alfa, beta y gamma, las 37 localidades de este cuadro que tienen después de su nombre, un paréntesis con un número arábigo. Se incluyó la localidad de Laguna Verde que ha sido trabajada por nuestro grupo de trabajo por cerca de 20 años. Es importante mencionar que cada sitio abarca solamente una comunidad y en cada localidad pueden existir de uno a tres tipos de comunidad.

| Localidad | Altitud (m) | Long. O | Lat. N | Tipo de muestreo | Comunidad |
|-------------------------------|-------------|-----------|-----------|------------------|---|
| La Mancha | 0 | 96°31'01" | 19°35'25" | 2 | Potrero |
| Cerro El Metate (1) | 30 | 96°24'20" | 19°36'29" | 1 | Bosque tropical caducifolio-potrero |
| Laguna Verde (2) | 40 | 96°28' | 19°48' | 1 | Bosque tropical caducifolio-potrero |
| Rancho Los Velázquez (3) | 60 | 96°25'29" | 19°41'38" | 1 | Potrero |
| A 4 km de Idolos | 80 | 96°31'01" | 19°24'06" | 2 | Potrero |
| A 2 km de Idolos | 120 | 96°31'05" | 19°24'05" | 2 | Potrero |
| Apazapan | 200 | 96°42'08" | 19°21'01" | 2 | Zona abierta |
| La Esperanza | 200 | 96°33' | 19°29' | 2 | Potrero |
| Rancho Sn Carlos | 200 | 96°33'02" | 19°29'10" | 2 | Potrero |
| Rancho Real Minero (4) | 240 | 96°35'18" | 19°26'39" | 1 | Bosque tropical caducifolio-potrero |
| Misantla | 450 | 96°51' | 19°56' | 2 | Potrero |
| El Sombrero | 450 | 96°51'05" | 19°56'05" | 2 | Bosque tropical caducifolio |
| Jalcomulco (5) | 450 | 96°44'08" | 19°19'40" | 1 | Bosque tropical caducifolio-vegetación Secundaria |
| Desv. Otates hacia Zeltaf (6) | 480 | 96°42'22" | 19°31'58" | 1 | Bosque tropical caducifolio-v. secundaria. |
| Sn Nicolás | 500 | 96°46'03" | 19°33' | 2 | Bosque tropical caducifolio |
| Trapiche del Rosario | 500 | 96°44' | 19°31' | 2 | Bosque tropical caducifolio |
| A 4 km de La Bocanita | 550 | 96°35'18" | 19°26'39" | 2 | Potrero |

Apéndice 2. Continuación

| Localidad | Altitud (m) | Long. O | Lat. N | Tipo de muestreo | Comunidad |
|---------------------------------|-------------|-----------|-----------|------------------|--|
| Trapiche del Camino | 550 | 96°54' | 19°26' | 1 | Potrero |
| km 2 desv. La Concepción (7) | 690 | 96°47'31" | 19°35'39" | 1 | Bosque tropical caducifolio sobre mal país-potrero |
| Nueva Vaquería | 700 | 96°47'12" | 19°33'17" | 2 | Potrero |
| Cerro León (8) | 700 | 96°44'09" | 19°21'04" | 1 | Bosque tropical caducifolio |
| A 1 km de El Espinal (9) | 900 | 96°52'18" | 19°36'50" | 1 | Ecotono encinar y bosque tropical |
| Cerro Gordo (10) | 900 | 96°50'22" | 19°35'01" | 1 | Bosque tropical caducifolio-potrero |
| Vaquería | 950 | 96°57' | 19°19' | 2 | Potrero |
| Isleta Chica | 950 | 96°54' | 19°25' | 2 | Cafetal con sombra monoespecífica |
| Cosautlán | 950 | 97°04' | 19°18'05" | 2 | Potrero |
| km 5 camino a Cosautlán | 950 | 97°03' | 19°18'05" | 2 | Potrero |
| El Aguacate | 960 | 97°06'06" | 19°20'14" | 2 | Potrero |
| Barranca Grande | 980 | 97°04' | 19°22' | 2 | Potrero |
| Tuzamapan | 1000 | 96°51' | 19°24' | 2 | Potrero |
| km 7.5 Carr. el Castillo (11) | 1100 | 96°52'01" | 19°33'08" | 1 | Cafetal con sombra monoespecífica |
| Chiltoyac (12) | 1100 | 96°52'03" | 19°34'09" | 1 | Cafetal con sombra monoespecífica |
| M.D.L. Flores | 1150 | 96°49' | 19°48' | 2 | Bosque mesófilo-cafetal con sombra poliespecífica |
| Rancho Texin | 1200 | 97°01'21" | 19°21' | 2 | Potrero |
| Vaquería Puente Nuevo | 1230 | 97°57'01" | 19°27'10' | 2 | Potrero |
| Las Minas (CFE) | 1200 | 97°08'57" | 19°41'51" | 2 | Zona abierta |
| Agua Alegre (13) | 1200 | 96°57'04" | 19°28'03" | 1 | Cafetal con sombra poliespecífica |
| Teocelo | 1240 | 96°58'03" | 19°23' | 2 | Borde bosque mesófilo |
| Sn. Andrés Tlalnehuayocan | 1300 | 96°58'10" | 19°33'07" | 2 | Bosque mesófilo |
| Tiro de Hayas (14) | 1300 | 96°54'35" | 19°31'35" | 1 | Bosque mesófilo |
| Jilotepec | 1300 | 96°56'18" | 19°36'20" | 2 | Potrero |
| A 3 km Cetlalpan | 1300 | 97°01'13" | 19°20'15" | 2 | Bosque mesófilo-potrero |
| Parque Ecológico Clavijero (15) | 1360 | 96°56'36" | 19°30'42" | 1 | Bosque mesófilo |
| Casa Conecalli (16) | 1360 | 96°56'36" | 19°30'42" | 1 | Cafetal con sombra poliespecífica |
| Rancho Briones (17) | 1360 | 96°56'36" | 19°30'42" | 1 | Potrero |
| Cocoatzintla | 1400 | 96°56'06" | 19°39'01" | 2 | Potrero |
| Las Minas | 1400 | 97°08'16" | 19°41'09" | 2 | Bosque de pino, zona abierta. |

Apéndice 2. Continuación

| Localidad | Altitud (m) | Long. O | Lat. N | Tipo de muestreo | Comunidad |
|-----------------------------|-------------|-----------|-----------|------------------|---|
| Piedra de Agua | 1400 | 96°57'02" | 19°36'05" | 1 | Bosque mesófilo |
| La Herradura | 1400 | 96°58'20" | 19°29'03" | 1 | Bosque mesófilo |
| La Virgen (18) | 1400 | 96°56'20" | 19°37'56" | 1 | Encinar sobre mal país |
| A 3 km de Ixhuacán | 1500 | 97°08'43" | 19°21'18" | 2 | Bosque mesófilo-potrero |
| Rancho La Mesa (19) | 1530 | 96°56'03" | 19°35'06" | 1 | Bosque mesófilo-potrero |
| Linderos | 1600 | 96°58'07" | 19°37'10" | 2 | Potrero |
| El Rincón del Duraznal (20) | 1600 | 96°58'04" | 19°38'17" | 1 | Bosque de pino encino mal país-vegetación secundaria. Encinar |
| Ixhuacán los Reyes | 1700 | 97°08' | 19°22' | 2 | Potrero |
| A 3 km de Tenguapan | 1700 | 97°10'18" | 19°39'07" | 2 | Potrero |
| km 2 camino a Sn José | 1750 | 96°46' | 19°46' | 2 | Potrero |
| Teapan (21) | 1770 | 96°59'07" | 19°36'21" | 1 | Bosque de pino encino sobre mal país |
| Huichila | 1800 | 96°59' | 19°37' | 1 | Encinar |
| Rinconada | 1800 | 97°11'09" | 19°40'19" | 2 | Borde de encinar |
| A 1 km de Ayahualulco | 1800 | 97°09'01" | 19°21'50" | 2 | Bosque de pino encino-potrero |
| Tenexpanoyan | 1800 | 97°09' | 19°40' | 2 | Potrero |
| El Fresno (22) | 1840 | 97°00'17" | 19°39'08" | 1 | Encinar-potrero sobre mal país |
| Tenguapan | 1800 | 97°00'18" | 19°39'18" | 1 | Bosque de pino encino |
| Barrio La Ermita (23) | 1900 | 97°12'12" | 19°42'13" | 1 | Encinar-potrero |
| Sn José de Abajo | 1900 | 96°46' | 19°46' | 2 | Potrero |
| Sn José Romerillos | 1920 | 97°10'12" | 19°40'13" | 2 | Potrero |
| Ayahualulco | 1920 | 97°09' | 19°22' | 1 | Bosque de pino-potrero |
| Sn José de Arriba | 2000 | 97°00'19" | 19°38'08" | 2 | Potrero |
| Acajete (24) | 2000 | 97°00'38" | 19°35'08" | 1 | Bosque de pino encino-potrero |
| La Joya (25) | 2000 | 97°01'06" | 19°36'05" | 1 | Bosque de encino-pino- potrero |
| El Fortín (26) | 2000 | 97°02'30" | 19°37'04" | 1 | Bosque de pino encino sobre mal país |
| El Rodeo | 2040 | 97°02' | 19°38' | 2 | Potrero |
| Cruz Verde | 2080 | 96°46' | 19°48' | 2 | Potrero |
| Cebollana | 2120 | 97°02' | 19°42' | 2 | Potrero |
| Las Vigas (27) | 2320 | 97°06'39" | 19°39'29" | 1 | Bosque de pino-potrero |
| Calaveras | 2320 | 97°07' | 19°39' | 2 | Potrero |
| Cruz Blanca (28) | 2340 | 97°09'54" | 19°38'45" | 1 | Bosque de pino-potrero |

Apéndice 2. Continuación

| Localidad | Altitud (m) | Long. O | Lat. N | Tipo de muestreo | Comunidad |
|------------------------------|----------------|-----------|------------|------------------|---|
| Barrio Sn Pedro | 2400 | 97°07'04" | 19°41'32" | 2 | Encinar-potrero |
| Sonchicle | 2400 | 97°10'15" | 19°21'08" | 2 | Potrero |
| Sn Juan del Monte | 2400 | 97°06'03" | 19°37'19"1 | 1 | Bosque de pino |
| Toxtlaacoaya (29) | 2400 | 97°04'40" | 19°35'53" | 1 | Bosque de pino sobre mal país |
| Rancho Harmas Normandia (30) | 2490 | 96°33'09" | 19°21'01" | 1 | Bosque de pino-potrero |
| Tenextepec | 2500 | 97°09' | 19°40' | 2 | Potrero |
| Chololoyan | 2500 | 97°11' | 19°23' | 2 | Vegetación secundaria |
| A 4 km de Sn Juan del Monte | 2600 | 97°08'39" | 19°38'28" | 1 | Bosque de pino |
| km 6 Camino a La Peña (31) | 2600 | 97°14'06" | 19°31'24" | 1 | Bosque de pino |
| Sierra de Agua (32) | 2600 | 97°12'01" | 19°36'04" | 1 | Bosque de pino |
| Sn José Aguazuelos | 2780 | 97°12'01" | 19°24'16" | 2 | Vegetación secundaria |
| km 9 Camino a La Peña (33) | 2800 | 97°12'09" | 19°32'05" | 1 | Bosque de pino-potrero |
| Sn Pedro del Monte | 2820 | 97°07' | 19°33'14" | 1 | Borde del bosque de pino |
| El Paisano | 2900 | 97°05'18" | 19°34'04" | 2 | Potrero |
| A 4 km de El Paisano | 2840 | 97°05'37" | 19°34'26" | 2 | Potrero |
| Llanillo Redondo | 2900 | 97°02'21" | 19°31'08" | 2 | Potrero |
| Dos Aguas | 2900 | 97°13' | 19°55' | 2 | Potrero |
| Los Pescados | 2900 | 97°06' | 19°34' | 2 | Cultivo de papa en descanso |
| Plan del Vaquero | 2900 | 97°07'01" | 19°33'15" | 2 | Potrero |
| A 2 km de El Paisano | 2920 | 97°05'17" | 19°35'05" | 2 | Potrero |
| Estación las Lajas (34) | 3000 | 97°05'36" | 19°34'28" | 1 | Bosque de pino ilite-potrero |
| El Conejo | 3100 | 97°07' | 19°34' | 2 | Bosque de oyamel-potrero |
| A 1 km de El Conejo | 3310 | 97°09'26" | 19°31'48" | 2 | Potrero |
| Tembladeras | 3100 | 97°07'01" | 19°31'00" | 2 | Potrero |
| A 6 km de El Conejo (35) | 3300 | 97°09'10" | 19°31'17" | 1 | Bosque de oyamel-potrero |
| A 11 km de El Conejo (36) | 3500 | 97°09'11" | 19°31'05" | 1 | Bosque de pino |
| km 17 camino a La Peña (37) | 3700 | 97°09'32" | 19°30'19" | 1 | Ecotono bosque de pino-pastizal de altura |
| A 2 km de La Peña (38) | 3900 | 97°09'04" | 19°29'42" | 1 | Pastizal de altura |

Apéndice 3. Curvas de acumulación de especies y estimadores no paramétricos de riqueza por sitio seleccionado en los tres paisajes de la Región Cofre de Perote

Ajustes a dos modelos de acumulación (de Clench y de dependencia lineal) de los sitios muestreados regularmente en la región Cofre de Perote, Veracruz. Los procedimientos usados en los cálculos se explican ampliamente en el capítulo IV. En las tablas se indica el número total de especies colectadas en cada sitio de cada comunidad, los parámetros de las funciones (a es el parámetro de incremento al inicio de la colecta, b es el parámetro de acumulación de nuevas especies durante las colectas), la asíntota (a / b), el coeficiente de determinación (R^2) y el porcentaje de especies registradas con respecto a la asíntota. En los casos en que los datos de los sitios no cumplieran los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas, ambos necesarios para la aplicación de los modelos de acumulación, se utilizaron estimadores no paramétricos de riqueza (Colwell y Coddington 1994, Colwell 1997). No se encontró ninguna especie de los grupos estudiados en el sitio ubicado a 3900 m, pero se tomó en cuenta este sitio en los análisis de diversidad porque establece un límite de altura para los coleópteros de interés. El apéndice está dividido en dos partes. Las primeras tablas consideran sólo los datos de los sitios muestreados eficientemente, las segundas los sitios donde se obtuvo un porcentaje de la fauna estimada menor al 85%.

Apéndice 3. Parte 1. Sitios eficientemente colectados

Ajuste a los modelos de acumulación

| Comunidad | Especies observadas | R ² | Modelo de Clench | | | | Modelo de dependencia lineal | | | | |
|---|---------------------|----------------|------------------|------|----------|---------------------------|------------------------------|-------|------|----------|---------------------------|
| | | | a | b | asintota | % registrado del estimado | R ² | a | b | asintota | % registrado del estimado |
| Paisaje tropical | | | | | | | | | | | |
| <i>Bosque tropical caducifolio sobre mal país</i> | | | | | | | | | | | |
| km 2 desv. La Concepción | 5 | 0.923 | 1.33 | 0.16 | 5.73 | 87.26 | 0.926 | 1.10 | 0.24 | 4.42 | 113.12 |
| A 1 km de "El Espinal" | 4 | 0.889 | 1.81 | 0.39 | 4.64 | 86.20 | 0.890 | 1.50 | 0.33 | 4.62 | 86.58 |
| <i>Potrero adyacente a bosque tropical caducifolio sobre mal país</i> | | | | | | | | | | | |
| km 2 desv. La Concepción | 12 | 0.947 | 6.66 | 0.48 | 13.87 | 86.48 | 0.960 | 5.50 | 0.52 | 10.65 | 112.67 |
| A 1 km de "El Espinal" | 7 | 0.958 | 3.62 | 0.33 | 7.70 | 90.91 | 0.970 | 3.20 | 0.44 | 7.80 | 96.29 |
| <i>Bosque tropical caducifolio</i> | | | | | | | | | | | |
| Cerro El Metate | 10 | 0.983 | 16.85 | 1.56 | 10.80 | 92.59 | 0.964 | 10.25 | 1.07 | 9.54 | 104.82 |
| Rancho Real Minero | 14 | 0.997 | 10.30 | 0.67 | 15.23 | 91.92 | 0.987 | 6.82 | 0.52 | 13.12 | 106.71 |
| Jalcomulco | 15 | 0.999 | 6.53 | 0.42 | 15.63 | 95.97 | 0.985 | 4.06 | 0.29 | 13.99 | 107.22 |
| Desv. Otates hacia Zeltal | 10 | 0.983 | 4.67 | 0.40 | 11.68 | 85.65 | 0.977 | 3.60 | 0.35 | 10.36 | 96.52 |
| <i>Potrero adyacente a bosque tropical caducifolio</i> | | | | | | | | | | | |
| Cerro el Metate | 11 | 0.906 | 2.37 | 0.19 | 12.47 | 88.21 | 0.908 | 1.90 | 0.18 | 10.33 | 100.86 |
| Rancho Real Minero | 11 | 0.972 | 3.88 | 0.31 | 12.52 | 87.93 | 0.965 | 3.20 | 0.27 | 11.78 | 93.37 |
| Cerro Gordo | 14 | 0.899 | 1.54 | 0.11 | 14.00 | 100.00 | 0.907 | 2.40 | 0.17 | 13.88 | 100.86 |

Apéndice 3. Continuación

| Comunidad | Especies observadas | R ² | Modelo de Clench | | | | Modelo de dependencia lineal | | | | | |
|---|---------------------|----------------|------------------|------|----------|---------------------------|------------------------------|------|------|----------|---------------------------|--|
| | | | a | b | asintota | % registrado del estimado | R ² | a | b | asintota | % registrado del estimado | |
| <i>Vegetación secundaria vecina a bosque tropical caducifolio</i> | | | | | | | | | | | | |
| Jalcomulco | 13 | 0.941 | 2.46 | 0.17 | 14.47 | 89.84 | 0.947 | 2.60 | 0.22 | 11.74 | 110.73 | |
| Desv. Otates hacia Zeltal | 10 | 0.954 | 7.68 | 0.65 | 11.74 | 85.17 | 0.953 | 5.10 | 0.51 | 10.03 | 99.70 | |
| <i>Paisaje de transición</i> | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cafetal con sombra poliespecífica</i> | | | | | | | | | | | | |
| Casa Conecalli | 12 | 0.965 | 2.85 | 0.21 | 13.57 | 88.43 | 0.943 | 2.00 | 0.22 | 11.95 | 100.42 | |
| Agua Alegre | 13 | 0.975 | 4.68 | 0.32 | 14.63 | 88.85 | 0.985 | 4.90 | 0.38 | 13.10 | 99.24 | |
| <i>Cafetal con sombra monoespecífica</i> | | | | | | | | | | | | |
| Chiltoyac | 5 | 0.912 | 3.21 | 0.55 | 5.86 | 85.32 | 0.918 | 2.30 | 0.46 | 4.97 | 100.60 | |
| Km 7.5 Carr. El Castillo | 8 | 0.968 | 2.25 | 0.26 | 8.65 | 92.49 | 0.972 | 2.90 | 0.35 | 8.14 | 98.28 | |
| <i>Bosque mesófilo</i> | | | | | | | | | | | | |
| Tiro de Hayas | 10 | 0.964 | 4.12 | 0.35 | 11.77 | 85.69 | 0.976 | 3.64 | 0.33 | 11.01 | 90.82 | |
| <i>Claro de bosque mesófilo</i> | | | | | | | | | | | | |
| Parque Ecológico Clavijero | 8 | 0.999 | 1.55 | 0.17 | 9.18 | 87.14 | 0.996 | 1.20 | 0.15 | 8.14 | 98.28 | |
| <i>Arenales</i> | | | | | | | | | | | | |
| | 6 | 0.965 | 2.55 | 0.37 | 6.89 | 87.09 | 0.992 | 2.60 | 0.43 | 6.05 | 99.34 | |
| <i>Encinar</i> | | | | | | | | | | | | |
| El Rincón de "El Duraznal" | 10 | 0.986 | 15.80 | 1.39 | 11.27 | 88.73 | 0.995 | 9.60 | 0.96 | 10.04 | 99.60 | |
| El Fresno | 8 | 0.955 | 2.23 | 0.24 | 9.29 | 86.11 | 0.958 | 2.20 | 0.25 | 8.96 | 89.29 | |

Apéndice 3. Continuación

| Comunidad | Especies observadas | R ² | Modelo de Clench | | | | Modelo de dependencia lineal | | | | | |
|--|---------------------|----------------|------------------|------|----------|---------------------------|------------------------------|-------|------|----------|---------------------------|--|
| | | | a | b | asíntota | % registrado del estimado | R ² | a | b | asíntota | % registrado del estimado | |
| <i>Encinar sobre mal país</i> | | | | | | | | | | | | |
| La Virgen | 9 | 0.997 | 3.22 | 0.32 | 10.45 | 86.12 | 0.999 | 3.00 | 0.31 | 9.74 | 92.40 | |
| <i>Maizal en descanso vecino a encinar</i> | | | | | | | | | | | | |
| El Rincón de "El Duraznal" | 7 | 0.997 | 10.64 | 1.36 | 7.85 | 89.17 | 0.997 | 6.50 | 0.92 | 6.97 | 100.43 | |
| <i>Potrero adyacente a bosque mesófilo</i> | | | | | | | | | | | | |
| Briones | 7 | 0.939 | 0.97 | 0.13 | 7.46 | 0.938 | 94.20 | 0.90 | 0.13 | 7.07 | 99.00 | |
| Rancho La Mesa | 10 | 0.945 | 4.22 | 0.39 | 10.82 | 0.924 | 98.40 | 9.60 | 0.96 | 10.04 | 99.60 | |
| <i>Potrero sobre mal país vecino a encinar</i> | | | | | | | | | | | | |
| El Fresno | 6 | 0.995 | 2.73 | 0.39 | 6.97 | 86.08 | 0.999 | 2.30 | 0.36 | 6.50 | 92.31 | |
| <i>Bosque de pino-encino sobre mal país</i> | | | | | | | | | | | | |
| El Fortín | 6 | 0.978 | 6.04 | 0.86 | 7.02 | 85.47 | 0.976 | 4.34 | 0.73 | 5.92 | 101.35 | |
| El Rincón de "El Duraznal" | 6 | 0.989 | 3.56 | 0.53 | 6.71 | 89.42 | 0.995 | 4.59 | 0.76 | 6.04 | 99.34 | |
| <i>Bosque de pino encino</i> | | | | | | | | | | | | |
| Acajete | 8 | 0.846 | 3.62 | 0.39 | 9.09 | 88.00 | 0.996 | 14.74 | 0.17 | 8.72 | 91.74 | |
| <i>Potrero sobre mal país vecino a bosque de pino-encino</i> | | | | | | | | | | | | |
| Acajete | 11 | 0.913 | 2.76 | 0.24 | 11.36 | 88.03 | 0.919 | 3.2 | 0.29 | 11.06 | 99.46 | |

Apéndice 3. Continuación

| Modelo | Comunidad | Especies observadas | R ² | Modelo de Clench | | | | Modelo de dependencia lineal | | | | |
|--|-----------------------|---------------------|----------------|------------------|------|----------|---------------------------|------------------------------|-------|------|----------|---------------------------|
| | | | | a | b | asíntota | % registrado del estimado | R ² | a | b | asíntota | % registrado del estimado |
| <i>Potrero vecino a bosque de pino-encino sobre mal país</i> | | | | | | | | | | | | |
| | Barrio La Ermita | 9 | 0.967 | 3.92 | 0.42 | 9.33 | 96.46 | 0.983 | 3.2 | 0.36 | 8.80 | 102.27 |
| | La Joya | 5 | 0.944 | 5.12 | 0.87 | 5.89 | 84.89 | 0.948 | 3.6 | 0.69 | 5.14 | 97.28 |
| | Teapan | 11 | 0.965 | 1.67 | 0.15 | 12.43 | 89.92 | 0.965 | 1.9 | 0.18 | 10.66 | 103.19 |
| Paisaje de montaña | | | | | | | | | | | | |
| <i>Bosque de pino</i> | | | | | | | | | | | | |
| | Cruz Blanca | 3 | 0.914 | 0.65 | 0.19 | 3.42 | 87.71 | 0.912 | 0.52 | 0.16 | 3.20 | 93.75 |
| | Sierra de Agua | 5 | 0.950 | 0.93 | 0.17 | 5.47 | 91.40 | 0.909 | 0.780 | 0.16 | 4.88 | 102.46 |
| | km 6 camino a La Peña | 3 | 0.988 | 2.90 | 0.89 | 3.26 | 92.02 | 0.978 | 3.780 | 1.28 | 2.95 | 101.69 |
| | km 9 camino a La Peña | 2 | 0.919 | 1.45 | 0.66 | 2.19 | 91.32 | 0.929 | 1.140 | 0.54 | 2.13 | 93.89 |
| <i>Bosque de pino-ilite</i> | | | | | | | | | | | | |
| | Estación Las Lajas | 5 | 0.999 | 3.42 | 0.59 | 5.83 | 85.76 | 0.999 | 2.81 | 0.56 | 5.03 | 99.4 |
| <i>Bosque de oyamel</i> | | | | | | | | | | | | |
| | El Conejo | 3 | 1.000 | 1.27 | 0.37 | 3.43 | 87.72 | 0.999 | 1.11 | 0.34 | 3.27 | 92.02 |
| <i>Potrero vecino a bosque de pino</i> | | | | | | | | | | | | |
| | Cruz Blanca | 7 | 0.943 | 0.75 | 0.10 | 7.50 | 93.33 | 0.940 | 1.68 | 0.24 | 7.00 | 100.00 |

Apéndice 3. Continuación

| Modelo | Comunidad | Especies observadas | R ² | Modelo de Clench | | | | Modelo de dependencia lineal | | | | |
|--|------------------------|---------------------|----------------|------------------|------|----------|---------------------------|------------------------------|------|------|----------|---------------------------|
| | | | | a | b | asintota | % registrado del estimado | R ² | a | b | asintota | % registrado del estimado |
| <i>Potrero vecino a bosque de pino</i> | | | | | | | | | | | | |
| | Las Vigas | 6 | 0.960 | 6.87 | 1.11 | 6.19 | 96.93 | 0.944 | 4.52 | 0.75 | 6.02 | 99.67 |
| <i>Bosque de pino-ilite</i> | | | | | | | | | | | | |
| | Estación Las Lajas | 2 | 0.842 | 0.63 | 0.27 | 2.33 | 85.84 | 0.840 | 0.65 | 0.29 | 2.24 | 89.29 |
| <i>Potrero vecino a bosque de oyamel</i> | | | | | | | | | | | | |
| | El Conejo | 5 | 0.960 | 6.87 | 1.33 | 5.17 | 96.71 | 0.940 | 4.52 | 0.92 | 4.91 | 101.83 |
| <i>Vegetación de altura</i> | | | | | | | | | | | | |
| | A 11 km de "El Conejo" | 1 | 0.999 | 11.5 | 11.5 | 1.00 | 100.00 | 0.99 | 11.5 | 11.5 | 1.00 | 100.00 |
| | km 17 camino a La Peña | 1 | 0.929 | 1.28 | 0.55 | 2.33 | 85.93 | 0.924 | 1.05 | 0.98 | 1.07 | 93.45 |

Apéndice 3. Continuación

Estimadores no paramétricos de la riqueza de especies

| Comunidad | Especies observadas | ACE | ICE | Chao1 | Chao2 | Jack1 | Jack2 | Bootstrap | MMRuns | MMean |
|--|---------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-----------|--------|-------|
| Paisaje tropical | | | | | | | | | | |
| <i>Bosque tropical caducifolio</i> | | | | | | | | | | |
| Cerro León | 8 | 8.00 | 8.03 | 8.02 | 8.20 | 8.56 | 8.76 | 8.84 | 9.14 | 9.17 |
| Cerro Gordo | 10 | 10.00 | 10.40 | 10.00 | 10.50 | 10.92 | 10.99 | 10.47 | 11.05 | 10.85 |
| <i>Potrero adyacente a bosque tropical caducifolio</i> | | | | | | | | | | |
| Rancho Los Velázquez | 9 | 9.00 | 9.00 | 9.00 | 9.17 | 9.40 | 9.45 | 10.11 | 10.56 | 10.88 |
| Paisaje de transición | | | | | | | | | | |
| <i>Bosque mesófilo</i> | | | | | | | | | | |
| Parque Ecológico Clavijero | 13 | 13.50 | 14.30 | 13.50 | 14.00 | 14.63 | 14.71 | 13.93 | 14.02 | 13.86 |
| Rancho La Mesa | 12 | 12.00 | 13.82 | 12.00 | 13.91 | 13.83 | 14.04 | 14.07 | 14.12 | 14.30 |
| <i>Bosque de pino-encino sobre mal país</i> | | | | | | | | | | |
| Teapan | 6 | 6.00 | 6.00 | 6.00 | 6.00 | 6.15 | 6.22 | 6.48 | 7.15 | 7.73 |
| Paisaje de montaña | | | | | | | | | | |
| <i>Bosque de pino sobre mal país</i> | | | | | | | | | | |
| Toxtlacoaya | 2 | 2.00 | 2.11 | 2.03 | 2.09 | 2.18 | 2.24 | 2.35 | 3.30 | 3.45 |

Apéndice 3. Parte 2. Sitios donde se obtuvo menos del 85% de la fauna estimada

| Comunidad | Especies observadas | R ² | Modelo de Clench | | | | Modelo de dependencia lineal | | | | |
|--|---------------------|----------------|------------------|------|----------|---------------------------|------------------------------|------|------|----------|---------------------------|
| | | | a | b | asíntota | % registrado del estimado | R ² | a | b | asíntota | % registrado del estimado |
| Paisaje tropical | | | | | | | | | | | |
| <i>Potrero adyacente a bosque tropical caducifolio</i> | | | | | | | | | | | |
| Trapiche del camino | 5 | 0.955 | 3.56 | 0.38 | 9.37 | 53.36 | 0.945 | 4.51 | 0.58 | 7.77 | 64.35 |
| Paisaje de transición | | | | | | | | | | | |
| <i>Bosque mesófilo</i> | | | | | | | | | | | |
| Piedra de Agua | 7 | 0.989 | 3.22 | 0.34 | 9.47 | 73.92 | 0.978 | 3.86 | 0.44 | 8.77 | 79.82 |
| Rancho La Herradura | 5 | 0.976 | 4.11 | 0.36 | 11.42 | 43.78 | 0.923 | 6.23 | 0.75 | 8.30 | 60.24 |
| <i>Encinar</i> | | | | | | | | | | | |
| Huichila | 6 | 0.951 | 2.23 | 0.26 | 8.57 | 70.01 | 0.915 | 2.73 | 0.37 | 7.37 | 81.41 |
| <i>Bosque de pino-encino</i> | | | | | | | | | | | |
| Tenguanapa | 4 | 0.989 | 3.56 | 0.54 | 6.59 | 60.69 | 0.975 | 6.87 | 1.33 | 5.17 | 77.37 |

Apéndice 3. Continuación.

Estimadores no paramétricos de la riqueza de especies

| Comunidad | Especies observadas | ACE | ICE | Chao1 | Chao2 | Jack1 | Jack2 | Bootstrap | MMRuns | MMean |
|------------------------------|---------------------|------|-----|-------|-------|-------|-------|-----------|--------|-------|
| Paisaje de transición | | | | | | | | | | |
| <i>Bosque de pino</i> | | | | | | | | | | |
| Ayahualulco | 2 | 3.98 | 4 | 4 | 4 | 4.2 | 4.8 | 4.1 | 5 | 5.15 |
| Paisaje de montaña | | | | | | | | | | |
| San Juan del Monte | 2 | 3.58 | 4.2 | 3.97 | 4 | 4.4 | 4.2 | 4.5 | 5 | 5.35 |
| A 4 km de San Juan del Monte | 2 | 4.03 | 4.5 | 4 | 4 | 4.2 | 4.35 | 4.54 | 5 | 5.88 |
| Rancho Harmas Normandia | 2 | 4.15 | 4 | 4 | 4 | 4.4 | 4.44 | 4.76 | 5 | 5.15 |
| San Pedro del Monte | 3 | 4.15 | 4 | 4 | 4 | 4.4 | 4.44 | 4.76 | 5 | 6.18 |

Apéndice 4. Curvas de acumulación y Estimadores no paramétricos de la riqueza de especies por comunidad en los tres paisajes estudiados en la Región Cofre de Perote.

Ajuste de los datos de especies acumuladas/día de muestreo /comunidad /paisaje, a dos modelos asintóticos de acumulación. Se menciona el porcentaje de especies obtenidas según las estimaciones de los modelos. En aquellas comunidades donde los ajustes fueron buenos (mayores a 90 %), pero no se cumplían los supuestos de homocedasticidad y normalidad, necesarios para la aplicación de los modelos de acumulación, se calcularon nueve estimadores no paramétricos de la riqueza de especies. Para mayor detalle sobre los métodos utilizados para estimar la riqueza de especies, ver Capítulo.IV.

Ajuste a los modelos de acumulación

| Modelo Comunidad | Especies observadas | Modelo de Clench | | | | | Modelo de dependencia lineal | | | | | |
|--|------------------------|------------------|--------|-------|----------|------------------------------|------------------------------|--------|-------|----------|------------------------------|--|
| | | R ² | a | b | asintota | % registrado del estimado | R ² | a | b | asintota | % registrado del estimado | |
| Paisaje tropical | | | | | | | | | | | | |
| Bosque tropical caducifolio sobre mal país | 7 | 0.999 | 2.105 | 0.257 | 8.19 | 85.47 | 0.997 | 1.718 | 0.240 | 7.16 | 97.76 | |
| Potrero adyacente bosque tropical caducifolio sobre mal país | 14 | 1.000 | 3.788 | 0.253 | 14.97 | 93.52 | 0.998 | 3.113 | 0.218 | 14.28 | 98.04 | |
| Vegetación secundaria adyacente a bosque tropical sobre mal país | 17 | 0.999 | 3.793 | 0.195 | 19.45 | 87.40 | 0.997 | 3.064 | 0.183 | 16.74 | 101.53 | |
| Paisaje de transición | | | | | | | | | | | | |
| Cafetal con sombra poliespecífica | 16 | 0.992 | 2.476 | 0.145 | 17.08 | 93.68 | 0.958 | 1.599 | 0.104 | 15.38 | 104.03 | |
| Cafetal con sombra monoespecífica | 10 | 0.814 | 2.536 | 0.242 | 10.47 | 95.51 | 0.837 | 3.859 | 0.413 | 9.34 | 107.06 | |
| Claro de bosque mesófilo | 8 | 0.999 | 1.552 | 0.169 | 9.18 | 87.14 | 0.996 | 1.237 | 0.152 | 8.14 | 98.28 | |
| Encinar | 11 | 0.997 | 4.030 | 0.385 | 10.47 | 105.06 | 0.997 | 13.644 | 1.356 | 10.06 | 109.34 | |
| Vegetación secundaria en descanso vecino a encinar | 7 | 0.997 | 10.644 | 1.356 | 7.85 | 89.17 | 0.997 | 6.472 | 0.928 | 6.97 | 100.43 | |
| Potrero sobre mal país vecino a bosque de pino-encino | 11 | 0.997 | 2.935 | 0.230 | 12.76 | 86.21 | 0.992 | 2.489 | 0.218 | 11.42 | 96.32 | |
| Potrero adyacente a bosque mesófilo | 12 | 0.972 | 1.338 | 0.095 | 14.01 | 85.65 | 0.956 | 1.019 | 0.087 | 11.65 | 103.00 | |
| Bosque de pino-encino | 8 | 0.846 | 3.621 | 0.398 | 9.09 | 88.00 | 0.996 | 1.474 | 0.169 | 8.72 | 91.74 | |
| Potrero vecino a bosque de pino-encino sobre mal país | 13 | 0.990 | 2.845 | 0.210 | 13.55 | 95.94 | 0.969 | 2.040 | 0.159 | 12.83 | 101.33 | |
| Potrero sobre mal país vecino a encinar | 6 | 0.995 | 2.733 | 0.392 | 6.97 | 86.08 | 0.999 | 2.340 | 0.360 | 6.50 | 92.31 | |

Apéndice 4. Continuación

| Modelo | Comunidad | Especies observadas | Modelo de Clench | | | | Modelo de dependencia lineal | | | | | |
|---------------------------|---------------------------------------|---------------------|------------------|-------|-------|----------|------------------------------|----------------|-------|-------|----------|---------------------------|
| | | | R ² | a | b | asíntota | % registrado del estimado | R ² | a | b | asíntota | % registrado del estimado |
| | Encinar sobre mal país | 9 | 0.997 | 3.222 | 0.318 | 10.45 | 86.12 | 0.999 | 3.020 | 0.310 | 9.74 | 92.40 |
| Paisaje de montaña | | | | | | | | | | | | |
| | Bosque de pino-ilite | 5 | 0.999 | 3.421 | 0.587 | 5.83 | 85.76 | 0.999 | 2.810 | 0.558 | 5.03 | 99.40 |
| | Bosque de oyamel | 3 | 1.000 | 1.272 | 0.371 | 3.43 | 87.72 | 0.999 | 1.111 | 0.340 | 3.27 | 92.02 |
| | Potrero vecino a bosque de pino-ilite | 5 | 0.996 | 1.428 | 0.259 | 5.52 | 90.74 | 0.992 | 1.289 | 0.262 | 4.92 | 101.65 |
| | Potrero vecino a bosque de oyamel | 2 | 0.967 | 1.819 | 0.816 | 2.23 | 89.69 | 0.981 | 1.664 | 0.854 | 1.95 | 102.67 |
| | Bosque de pino sobre mal país | 2 | 0.995 | 2.662 | 1.202 | 2.21 | 90.50 | 0.947 | 1.276 | 0.690 | 1.85 | 108.70 |
| | Potrero vecino a bosque de pino | 16 | 0.989 | 1.117 | 0.068 | 16.42 | 97.44 | 0.975 | 0.998 | 0.064 | 15.59 | 102.63 |
| | Vegetación de altura | 2 | 0.994 | 0.277 | 0.120 | 2.31 | 86.96 | 0.993 | 0.305 | 0.147 | 2.07 | 96.62 |

Estimadores no paramétricos de la riqueza de especies

| Comunidad | Especies observadas | ACE | ICE | Chao1 | Chao2 | Jack1 | Jack2 | Bootstrap | MMRuns | MMean |
|--------------------------------------|---------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-----------|--------|-------|
| Paisaje tropical | | | | | | | | | | |
| Bosque tropical caducifolio (btc) | 19 | 19.73 | 19.19 | 19.00 | 19.00 | 19.99 | 19.97 | 19.37 | 19.89 | 19.97 |
| Potrero adyacente a btc | 19 | 20.24 | 20.57 | 21.00 | 21.95 | 21.94 | 22.80 | 20.40 | 21.04 | 21.03 |
| Paisaje de transición | | | | | | | | | | |
| Bosque mesófilo | 18 | 18.00 | 18.35 | 18.00 | 18.17 | 18.99 | 17.08 | 18.94 | 19.33 | 19.27 |
| Bosque de pino-encino sobre mal país | 8 | 8.00 | 8.34 | 8.00 | 8.5 | 8.97 | 9.00 | 8.54 | 9.32 | 9.19 |
| Paisaje de montaña | | | | | | | | | | |
| Bosque de pino | 8 | 8.00 | 8.00 | 8.00 | 8.00 | 8.00 | 5.17 | 8.48 | 8.85 | 8.77 |

Apéndice 5. Especies de Aphodiinae (Coleoptera: Scarabaeidae) de Veracruz central.

Por otra parte, los afodinos son un grupo muy abundante en los excrementos vacunos de los paisajes estudiados y son parte importante del gremio de los escarabajos copronecrófagos. Por ello se decidió completar la discusión con los datos de este Apéndice que contiene un listado de las especies de Aphodiinae de la región Cofre de Perote de acuerdo con la literatura y según colectas ocasionales. Se representa con números arábigos el paisaje donde se han encontrado en la Región Cofre de Perote (1= tropical, 2= transición, 3= montaña). Se trató de usar en primer término las colectas recientes (A= capturas ocasionales de Arellano y Halffter; B = capturas de Imelda Martínez y colaboradores, C = datos de Marco Dellacasa) y en segundo lugar las consultas de literatura. Solamente se cita una sola fuente en los casos en que varios autores encontraron a una especie en la misma localidad. Las fuentes de información bibliográfica se indican de la siguiente manera: I = Lobo y Halffter (2000); II = Deloya (2000), III= Deloya y Lobo (1995), IV = Deloya (1994). También se incluye el nombre del sitio y su altitud, así como el número de individuos cuando se conoce este dato, si no es así se colocan las siglas ND = no disponible. Esta información se utilizó únicamente en la discusión del capítulo V.

Apéndice 5 continuación

| Especie | Paisaje | Fuente | Sitios | Altitud (m) | No. ind |
|--|---------|--------|-----------------------|-------------|---------|
| <i>Trichonotuloides glyptus</i> Bates, 1887 | 3 | A | San José Aguasuelos | 2900 | 2 |
| | 3 | I | Los Pescados | 3000 | 19 |
| | 3 | A | Estación Las Lajas | 3000 | 1 |
| | 3 | A | Km 11 Cofre de Perote | 3300 | 2 |
| | 3 | C | El Triunfo | 2600 | 6 |
| | 3 | C | Tembladeras | 3100 | 5 |
| <i>Agrilinus prope duplex</i> Lc Conte, 1878 | 3 | I | Los Pescados | 3000 | 15 |
| | 3 | I | El Conejo | 3300 | 2 |
| <i>Agrilinus azteca</i> Harold, 1863 | 3 | A | Km 11 Cofre de Perote | 3300 | 42 |
| | 2 | A | Barrio La Ermita | 1900 | 1 |
| | 3 | I | Chololoyan | 2500 | 1 |
| | 3 | A | Camino a Las Lajas | 1900 | 7 |
| | 3 | A | Estación Las Lajas | 3000 | 3 |
| | 3 | C | Cruz Blanca | 2400 | 2 |
| <i>Aphodius (Chilotorax) pumilio</i> Schmidt, 1907 | 2 | I | Ixhuacán | 1900 | 10 |
| | 3 | I | Acajete | 2000 | 16 |
| | 3 | I | Toxtlacoaya | 2300 | 18 |
| | 3 | I | Cruz Blanca | 2400 | 57 |
| | 3 | I | Chololoyan | 2500 | 1 |
| | 3 | I | Cruz Blanca | 2400 | 4 |
| <i>Agrilinus lansbergei</i> (Harold, 1874) | 1 | C | Palma Sola | 4 | 2 |
| <i>Aphodius (Planolinus) prope tenellus</i> Say, 1823 | 3 | I | San José Aguasuelos | 2950 | 2 |
| <i>Blackburneus (sensu lato) guatemalensis ab scotinus</i> (Bates, 1887) | 2 | C | Las Animas | 1400 | 6 |
| | 2 | C | El Fresno | 1800 | 2 |
| <i>Aphodius (Trichonotulus) perotensis</i> Lobo y Deloya, 1995 | 3 | III | Los Pescados | 2900-3100 m | 90 |
| <i>Aphodius (Platyderides) pierai</i> Lobo y Deloya, 1995 | 3 | III | Los Pescados | 2900-3100 m | 36 |

Apéndice 5. Continuación

| Espece | Paisaje | Fuente | Sítios | Altitud (m) | No. ind |
|--|---------|---------|----------------------|-------------|---------|
| <i>Blackburneus (sensu lato) charmonus</i> (Bates, 1887) | 1 | A | Otates | 480 | 1 |
| | 3 | C | Oxtlapa | 2100 | 5 |
| | 3 | C | A 2 km de Oxtlapa | 2400 | 2 |
| | 3 | C | San José Paso Nuevo | 2300 | 1 |
| | 2 | C | Km 14.5 Xico-Oxtlapa | 2050 | 5 |
| <i>Cephalocyclus hogei</i> (Bates, 1887) | 3 | I | San José Aguasuelos | 2950 | 23 |
| | 3 | A | Cruz Blanca | 2340 | 25 |
| | 3 | A | Plan del Vaquero | 2900 | 3 |
| | 3 | A | Camino a Las Lajas | 2920 | 26 |
| | 3 | A | Estación Las Lajas | 3000 | 78 |
| <i>Aphodius (Planolinus) vittatus</i> Say, 1825 | 2 | B | Alto Lucero | 1100 | 2 |
| | 2 | I | Ixhuacán | 1900 | 17 |
| | 3 | I | Cruz Blanca | 2400 | 10 |
| | 3 | B | Rancho Los Salazares | 2450 | 21 |
| | 3 | I | Chololoyan | 2500 | 1 |
| | 2 | C | Xatapa | 1400 | 1 |
| | 3 | C | El Triunfo | 2600 | 2 |
| | 3 | C | Los Laureles | 2500 | 1 |
| | 3 | C | Oxtlapa | 2100 | 8 |
| | 3 | C | A 2 km de Oxtlapa | 2400 | 14 |
| | 3 | C | San José Paso Nuevo | 2300 | 75 |
| | 3 | C | San José Aguasuelos | 3000 | 2 |
| | 3 | C | Tonalaco | 2350 | 11 |
| | 2 | I | Acajete | 2000 | 506 |
| | 2 | C | El Fresno | 1800 | 92 |
| 2 | C | La Joya | 2000 | 7 | |
| <i>Gonaphodiellus opistius</i> Bates, 1887 | 3 | I | Cruz Blanca | 2400 | 17 |
| | 3 | I | San José Aguasuelos | 2950 | 1 |
| | 3 | I | Chololoyan | 2500 | 570 |
| | 3 | I | Ixhuacán | 1900 | 2915 |
| | 3 | C | Rancho Los Salazares | 2450 | 35 |
| | 3 | C | A 2 km de Oxtlapa | 2400 | 2 |
| | 3 | C | Tepecingo | 2200 | 50 |
| | 2 | C | Km 14.5 Xico Oxtlapa | 2050 | 1 |

Apéndice 5. Continuación

| Especie | Paisaje | Fuente | Sitios | Altitud (m) | No. ind | |
|---|---|-------------|----------------------------|--------------|---------|----|
| <i>Agrilinus sallei</i> Harold, 1863 | 2 | C | Las Animas | 1400 | 2 | |
| | 2 | C | Alto Lucero | 1100 | 4 | |
| | 2 | C | Parque Ecológico Clavijero | 1360 | 2 | |
| | 1 | C | Quiahuistlán | 60 | 88 | |
| | 1 | C | Palma Sola | 5 | 2 | |
| | 1 | C | La Estancia, Palma Sola | 10 | 2 | |
| | 1 | C | El Toche, Chavarrillo | 600 | 3 | |
| | 1 | C | Los Lirios, Actopan | 5 | 15 | |
| | 1 | B | La Mancha | 0 | 17 | |
| | 1 | B | Rancho el Tajo, Actopan | 5 | 23 | |
| | 1 | A | Cerro El Metate | 30 | 3 | |
| | 1 | A | Barranca Grande | 980 | 1 | |
| | 1 | A | Dos Ríos | 990 | 30 | |
| | <i>Niataphodius nigrita</i> Fabricius, 1801 | 1 | B | Quiahuistlán | 60 | 10 |
| | | 1 | B | Villa Rica | 4 | 4 |
| 1 | | A | Cerro El Metate | 30 | 2 | |
| 1 | | A | Dos Ríos | 990 | 2 | |
| 1 | | C | Palma Sola | 5 | 5 | |
| 1 | | C | El Tajo, Actopan | 5 | 30 | |
| 1 | | C | La Estancia, Palma Sola | 10 | 12 | |
| 1 | | C | Los Lirios, Actopan | 5 | 68 | |
| 2 | | B | Alto Lucero | 1100 | 1 | |
| 2 | | C | Km 14.5 Xico Oxtlapa | 2050 | 1 | |
| <i>Labarrus pseudolivinus</i> Balthasar, 1941 | 1 | B | Quiahuistlán | 0 | 5 | |
| | 1 | B | Villa Rica | 4 | 6 | |
| | 1 | B | Rancho Los Lirios, Actopan | 5 | 3 | |
| | 1 | C | Palma Sola | 5 | 1 | |
| | 1 | C | El Tajo, Actopan | 5 | 54 | |
| | 1 | C | Quiahuistlán | 60 | 26 | |
| | 1 | C | La Estancia, Palma Sola | 10 | 4 | |
| | 2 | B | Alto Lucero | 1100 | 22 | |
| | 2 | A | El Fresno | 1920 | 36 | |
| | 2 | C | Club Hípico, Las Animas | 1400 | 5 | |
| | 2 | C | Las Animas | 1400 | 66 | |
| | 3 | C | Los Laureles | 2500 | 1 | |
| | 3 | C | Oxtlapa | 2100 | 1 | |
| 3 | C | Tembladeras | 3100 | 1 | | |

Apéndice 5. Continuación

| Especie | Paisaje | Fuente | Sitio | altitud (m) | No. ind |
|--|---------|--------|----------------------|-------------|---------|
| <i>Ataenius (Ataenius) apicalis</i> Hinton, 1837 | 1 | II | Villa Rica | 10 | ND |
| | 1 | II | Actopan | 200 | ND |
| | - | IV | Cotaxtla | 50 | ND |
| <i>Ataenius (Ataenius) euglyptus</i> Bates, 1887 | 3 | A | Las Vigas | 2450 | 1 |
| <i>Ataenius languidus</i> Schmidt, 1910 | 1 | II | Puente Nacional | 6 | 2 |
| | 1 | IV | Cotaxtla | 50 | 2 |
| <i>Ataenius cibrithorax</i> Bates, 1887 | 2 | IV | Xalapa | 1400 | ND |
| <i>Ataenius (Ataenius) imbricatus</i> Melsheimer, 1844 | - | II | Cotaxtla | 50 | ND |
| | 2 | IV | Xalapa | 1400 | ND |
| | - | IV | Cotaxtla | 50 | ND |
| <i>Ataenius (Ataenius) holopubescens</i> Hinton, 1938 | - | IV | Cotaxtla | 50 | ND |
| <i>Ataenius (Ataenius) abditus</i> (Haldeman, 1848) | 2 | A | Rancho Briones | 1360 | ND |
| <i>Ataenius (Ataenius) sculptor</i> Harold, 1868 | - | IV | Cotaxtla | 50 | 1 |
| | 2 | A | Ixhuacán | 1900 | 14 |
| <i>Ataenius (Ataenius) strigicauda</i> Bates, 1887 | - | II | Cotaxtla | 50 | ND |
| | - | IV | Veracruz | 5 | ND |
| | 2 | IV | Xalapa | 1400 | ND |
| <i>Ataenius (Ataenius) jalapensis</i> Bates, 1887 | 2 | II | Xalapa | 1400 | ND |
| <i>Ataenius (Ataenius) liogaster</i> Bates, 1887 | 1 | II | Villa Rica | 10 | ND |
| | 2 | IV | Xalapa | 1400 | ND |
| <i>Ataenius (Ataenius) texanus</i> Harold, 1874 | - | IV | Puente Nacional | 60 | 1 |
| <i>Ataenius (Ataenopsis) glabriventris</i> Schmidt, 1911 | - | IV | Cotaxtla | 50 | 4 |
| <i>Ataenius capitosus</i> Harold, 1867 | 3 | IV | Las Vigas | 2400 | ND |
| <i>Ataenius figurator</i> Harold, 1867 | - | IV | Córdoba | 900 | ND |
| <i>Ataenius rickardasi</i> Hinton 1938 | - | IV | Veracruz | 5 | ND |
| | - | IV | Cotaxtla | 50 | 1 |
| | - | IV | Huatusco | 1250 | 2 |
| | - | IV | Fortín de las Flores | 1000 | 1 |
| | - | IV | | | |

Literatura citada

- Deloya, C. 1994. Distribución del género *Ataenius* Harold, 1867 en México (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae, Eupariini). *Acta Zool. Mex.* (n.s.) 61: 43-56.
- Deloya, C. y J. M. Lobo. 1995. Descripción de dos nuevas especies mexicanas de *Aphodius* de los subgéneros *Platyderides* y *Trichonotulus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiidae) asociadas con *Pappogeomys merriami* (Rodentia: Geomyidae). *Folia Entomol. Mex.*, 94: 41-55.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Apéndice 5. Continuación

- Deloya, C. 2000. *Revisión de las especies mexicanas del género Ataenius Harold, 1867 (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae, Eupariini)*. Tesis Profesional. Maestría en Ciencias. Biología Animal. 214 pp.
- Lobo, J. M. y G. Halffer. 2000. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea): a comparative study. *Annals of the Entomological Society America*, 93 (1):115-126.

Apéndice 6. Lista de especies de Scarabaeinae encontradas en Laguna Verde, Veracruz.

| Especie | Comunidad | |
|---|-----------|---------|
| | Selva | Potrero |
| <i>Onthophagus batesi</i> Howden y Cartwright, 1963 | 0 | 1 |
| <i>Onthophagus schaefferi</i> Howden y Cartwright, 1963 | 0 | 1 |
| <i>Onthophagus hoepfneri</i> Harold, 1869 | 0 | 1 |
| <i>Digitonthophagus gazella</i> (Fabricius), 1787 | 0 | 1 |
| <i>Dichotomius amplicollis</i> (Harold), 1869 | 1 | 0 |
| <i>Dichotomius colonicus</i> (Linneo), 1767 | 0 | 1 |
| <i>Copris incertus</i> (Say), 1835 | 1 | 0 |
| <i>Canthidium puncticolle</i> Harold, 1868 | 1 | 0 |
| <i>Copris lugubris</i> Boheman, 1868 | 0 | 1 |
| <i>Phanaeus scutifer</i> Bates, 1887 | 0 | 1 |
| <i>Phanaeus tridens</i> Castelnau, 1840 | 0 | 1 |
| <i>Coprophanaeus pluto</i> (Harold), 1863 | 1 | 0 |
| <i>Sisyphus mexicanus</i> Harold, 1863 | 0 | 1 |
| <i>Eurysternus mexicanus</i> Harold, 1869 | 1 | 0 |
| <i>Eoniticellus intermedius</i> Reiche, 1849 | 0 | 1 |
| <i>Canthon (Glaphyrocantion) circulatus</i> Harold, 1868 | 1 | 0 |
| <i>Canthon (G.) leechi</i> (Martínez Halfpter y Halfpter), 1964 | 1 | 0 |
| <i>Canthon (G.) antoniomartinezi</i> Rivera y Halfpter, 1999 | 1 | 0 |
| <i>Canthon (C.) cyanellus</i> Le Conte, 1859 | 1 | 0 |
| <i>Canthon indigaceus chevrolati</i> , Harold, 1868 | 0 | 1 |
| <i>Deltochilum lobipes</i> Bates, 1887 | 1 | 0 |
| <i>Deltochilum scabriusculum</i> Bates, 1887 | 1 | 0 |
| Diversidad alfa | 11 | 11 |

Apéndice 7. Distribución y abundancia de especies. Valores de diversidad alfa por sitio en la Región Cofre de Perote

En este apéndice se incluye la distribución y la abundancia de las especies de la Región Cofre de Perote en los sitios donde se capturó un 85% de la fauna estimada como mínimo. Está constituido por tres cuadros, uno por cada paisaje trabajado. Cada cuadro contiene la lista de especies por paisaje, su abundancia en cada sitio y en cada comunidad. Al final de cada columna se indica la abundancia total y la diversidad alfa por sitio. En cada comunidad se indica el número de sitios trabajados y sus características simbolizadas con las siguientes abreviaturas: sp= bosque tropical subperennifolio, m= comunidad sobre malpaís, mo = cafetal con sombra monoespecífica, p =cafetal con sombra poliespecífica, pe= potrero encinar. Veg. secund. = vegetación secundaria.

Apéndice 7. continuación

Paisaje Tropical

| Comunidades Sitio | bosque tropical caducifolio | | | | | | | | potrero bosque tropical caducifolio | | | | | | vegetación secundaria | |
|---|-----------------------------|------|------|-----|-----|-----|----|----|-------------------------------------|-----|------|-----|-----|----|--------------------------|-----|
| | 1c | 2c | 3c | 4c | 5c | 6sp | 7m | 8m | 1 | 2 | 3 | 4 | 5m | 6m | 1 | 2 |
| Espece | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Onthophagus batesi</i> Howden y Cartwright, 1963 | 1 | 13 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 5 | 2 | 0 | 1 | 0 |
| <i>Onthophagus schaefferi</i> Howden y Cartwright, 1963 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 7 | 18 | 12 | 69 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Onthophagus hoepfneri</i> Harold, 1869 | 2 | 64 | 99 | 24 | 215 | 51 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 8 | |
| <i>Onthophagus igualensis</i> Bates, 1887 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 4 | 0 |
| <i>Digitonthophagus gazella</i> (Fabricius), 1787 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 149 | 2 | 383 | 38 | 1 | 0 | 13 | 0 |
| <i>Dichotomus amplicollis</i> (Harold), 1869 | 14 | 89 | 19 | 11 | 22 | 2 | 12 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | |
| <i>Uroxys boneti</i> Pereira y Halfiter, 1961 | 0 | 32 | 91 | 0 | 0 | 44 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Canthidium puncticolle</i> Harold, 1868 | 5 | 13 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 15 | 0 | 16 | 173 | 8 | 0 | 56 |
| <i>Dichotomus colonicus</i> (Linneo), 1767 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 341 | 6 | 2 | 5 | 3 | 4 |
| <i>Copris incertus</i> (Say), 1835 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Copris lugubris</i> Boheman, 1868 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6 | 0 | 75 | 20 | 1 | 2 | 52 | 5 |
| <i>Phanaeus endymion</i> Harold, 1863 | 0 | 0 | 8 | 12 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 7 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Phanaeus tridens</i> Castelnau, 1840 | 1 | 23 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 1 | 2 | 2 | 0 | 0 |
| <i>Coprophanaeus telamon</i> Harold, 1863 | 6 | 3 | 1 | 17 | 6 | 0 | 0 | 3 | 0 | 13 | 0 | 17 | 0 | 14 | 0 | 0 |
| <i>Coprophanaeus pluto</i> (Harold), 1863 | 2 | 23 | 0 | 0 | 0 | 10 | 3 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 29 | 0 | 0 | 25 |
| <i>Sisyphus mexicanus</i> Harold, 1863 | 0 | 0 | 29 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eurysternus mexicanus</i> Harold, 1869 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Eoniticellus intermedius</i> Reiche, 1849 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 27 | 0 | 1163 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Canthon (Glaphyrocanton) femoralis</i> (Chevrolat), 1834 | 0 | 1 | 41 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6 | 0 |
| <i>Canthon (G.) ieechi</i> (Martinez Halfiter y Halfiter), 1964 | 24 | 140 | 346 | 33 | 43 | 13 | 12 | 0 | 6 | 62 | 0 | 25 | 62 | 0 | 17 | 52 |
| <i>Canthon (G.) zuninoi</i> Rivera y Halfiter, 1999 | 0 | 0 | 203 | 0 | 0 | 101 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| <i>Canthon (G.) moroni</i> Rivera y Halfiter, 1999 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Canthon (G.) antoniomartinezi</i> Rivera y Halfiter, 1999 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Canthon (G.) indigaceus chevrolati</i> Harold, 1868 | 0 | 1 | 1 | 2 | 12 | 0 | 0 | 0 | 0 | 8 | 5 | 0 | 1 | 0 | 146 | 1 |
| <i>Canthon (C.) cyanellus</i> Le Conte, 1859 | 202 | 1037 | 506 | 67 | 42 | 74 | 0 | 0 | 55 | 65 | 0 | 48 | 0 | 0 | 1 | 15 |
| <i>Deltochilum gibbosum</i> Bates, 1887 | 0 | 0 | 184 | 69 | 15 | 50 | 13 | 16 | 179 | 25 | 0 | 0 | 0 | 7 | 0 | 4 |
| <i>Deltochilum tobipes</i> Bates, 1887 | 49 | 645 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Deltochilum scabriusculum</i> Bates, 1887 | 0 | 95 | 15 | 0 | 31 | 0 | 0 | 5 | 0 | 10 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| <i>Oxelytrum discicolle</i> (Brullé), 1840 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| Abundancia total | 306 | 2179 | 1548 | 235 | 389 | 351 | 42 | 25 | 438 | 226 | 1986 | 249 | 277 | 39 | 248 | 171 |
| Diversidad alfa | 10 | 14 | 15 | 8 | 10 | 11 | 5 | 4 | 11 | 11 | 9 | 14 | 12 | 7 | 13 | 10 |

Apéndice 7. continuación

Paisaje de transición

| Sitios | Comunidades | bosque mesófilo | | | | encinar | | | | Bosque pino-encino | | | | cafetal | | | | Potrero bm | | | | Veg. secun. | | | | Potrero b. Pino-encino | | | |
|---|-------------|-----------------|-----|-----|-----|---------|----|-----|-----|--------------------|----|-----|-----|---------|-----|-----|-----|------------|-------|-----|-----|-------------|-----|-----|-----|------------------------|----|---|--|
| | | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3m | 1m | 2m | 3m | 4 | 1mo | 2mo | 3p | 4p | 1 | 2 | pe | ciaro | bmm | 1 | 2 | 1 | 1 | 2 | 3 | 4m | | |
| Especie | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Onthophagus schaefferi</i> Howden y Cartwright, 1963 | | 0 | 0 | 0 | 4 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Onthophagus hoepfneri</i> Harold, 1869 | | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 1 | |
| <i>Onthophagus incensus</i> (Say), 1835 | | 5 | 51 | 13 | 0 | 0 | 8 | 6 | 3 | 5 | 0 | 1 | 0 | 10 | 8 | 421 | 216 | 4 | 1 | 1 | 0 | 70 | 57 | 136 | 49 | | | | |
| <i>Onthophagus cyanellus</i> Bates, 1887 | | 7 | 25 | 51 | 27 | 9 | 4 | 6 | 0 | 3 | 20 | 0 | 0 | 15 | 47 | 0 | 3 | 0 | 4 | 5 | 61 | 4 | 13 | 15 | 19 | | | | |
| <i>Onthophagus corrosus</i> Bates, 1887 | | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | |
| <i>Onthophagus nasicornis</i> Harold, 1869 | | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 32 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Onthophagus mextexus</i> Howden, 1879 | | 0 | 2 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 7 | 0 | 1 | 3 | | | |
| <i>Onthophagus subcancer</i> Howden, 1973 | | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Onthophagus aureofuscus</i> Bates, 1887 | | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Onthophagus chevrolati retusus</i> Harold, 1869 | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 12 | 8 | 19 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 37 | 0 | 0 | 0 | 5 | 80 | 1 | 53 | | | | |
| <i>Onthophagus rinolophus</i> Howden y Hill | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Dichotomius ampicollis</i> (Harold), 1869 | | 0 | 8 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 7 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Dichotomius colonicus</i> (Say), 1835 | | 0 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 | 2 | 2 | 12 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Dichotomius satanas</i> Harold, 1867 | | 9 | 10 | 30 | 7 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 123 | 111 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Ateuchus illaesum</i> Harold, 1868 | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 15 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Scatimus ovatus</i> Harold, 1862 | | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 11 | 9 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Ontherus mexicanus</i> Harold, 1869 | | 4 | 6 | 0 | 17 | 25 | 0 | 0 | 16 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 39 | 32 | 75 | 26 | 50 | | | | | |
| <i>Coprus incertus</i> (Say), 1835 | | 12 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 7 | 8 | 116 | 47 | 0 | 4 | 3 | 0 | 6 | 0 | 38 | 0 | | | | | |
| <i>Phanaeus endymion</i> Harold, 1863 | | 8 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 18 | 1 | 10 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Phanaeus amethystinus</i> Harold, 1863 | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | | | | |
| <i>Coprophanaeus telamon</i> Harold, 1863 | | 29 | 0 | 14 | 0 | 0 | 18 | 0 | 0 | 0 | 26 | 34 | 61 | 27 | 1 | 3 | 0 | 9 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Eurysternus magnus</i> Castelnau, 1840 | | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Eoniticellus intermedius</i> Reiche, | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Canthon numectus</i> (Say), 1832 | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 21 | 0 | 4 | 0 | | | | | |
| <i>Deitochilum mexicanum</i> Burmeister, 1848 | | 10 | 3 | 6 | 65 | 20 | 9 | 0 | 3 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 40 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Onthotrupes nebularium</i> (Howden), 1964 | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 9 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Oxelytrum discicolle</i> (Brullé), 1840 | | 0 | 2 | 116 | 10 | 2 | 16 | 2 | 2 | 11 | 1 | 0 | 1 | 49 | 40 | 0 | 0 | 5 | 25 | 7 | 0 | 3 | 1 | 1 | | | | | |
| <i>Nicrophorus olidus</i> Matthews, 1888 | | 32 | 14 | 50 | 282 | 41 | 23 | 19 | 0 | 2 | 1 | 2 | 80 | 12 | 15 | 0 | 0 | 0 | 2 | 209 | 0 | 0 | 1 | 0 | | | | | |
| <i>Nicrophorus mexicanus</i> Matthews, 1888 | | 0 | 0 | 0 | 17 | 10 | 0 | 105 | 108 | 100 | 37 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 15 | 0 | 0 | 1 | 1 | | | | | |
| <i>Tanatophilus graniger</i> (Chevrolat), 1833 | | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | |
| Abundancia total | | 121 | 127 | 291 | 435 | 110 | 83 | 139 | 144 | 129 | 84 | 61 | 118 | 318 | 293 | 574 | 281 | 56 | 25 | 41 | 381 | 151 | 228 | 224 | 189 | | | | |
| Diversidad alfa | | 10 | 13 | 12 | 10 | 8 | 9 | 6 | 6 | 5 | 8 | 8 | 5 | 13 | 12 | 10 | 7 | 6 | 6 | 8 | 7 | 9 | 5 | 11 | 11 | | | | |

Apéndice 7. Continuación

Paisaje de montaña

| Comunidades | bosques de pino | | | | | bosque de oyamel | bosque pino-ilite | potrero | bosques de pino | | | | potrero bosque oyamel | potrero bosque pino-ilite | Vegetación de altura | | |
|--|-----------------|-----|-----|-----|----|------------------|-------------------|---------|-----------------|-----|----|----|-----------------------|---------------------------|-----------------------|---------------|--------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5m | | | | 1 | 2 | 3 | 4 | | | ecoton bosque de pino | b.pino-páramo | páramo |
| Sitios | 1 | 2 | 3 | 4 | 5m | 1 | 1 | 1 | 2 | 3 | 4 | 1 | 1 | 1 | 2 | 3 | |
| Especie | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Onthophagus mextexus</i> Howden, 1970 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Onthophagus aureofuscus</i> Bates, 1887 | 0 | 53 | 3 | 3 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Onthophagus chevrolati retusus</i> Harold, 1869 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 16 | 0 | 26 | 424 | 358 | 0 | 55 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Onthophagus fuscus orientalis</i> Zunino y Halfiter, 1988 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Onthophagus lecontei</i> Harold, 1871 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Onthophagus chevrolati chevrolati</i> Harold, 1869 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 11 | 29 | 0 | 10 | 47 | 11 | 141 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Onthophagus hippopotamus</i> Harold, 1869 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Copris armatus</i> (Harold), 1869 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 48 | 16 | 9 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Ontherus mexicanus</i> Harold, 1869 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Phanaeus amethystinus</i> Harold, 1863 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 21 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Canthon humectus</i> (Say), 1832 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 21 | 69 | 26 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Onthotrupes nebulorum</i> (Howden), 1964 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 28 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Halfiterius rufoclavatus</i> (Jekel), 1865 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 11 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Onthotrupes herbeus</i> (Howden), 1964 | 0 | 25 | 0 | 0 | 0 | 9 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Ceratotrupes bolivari</i> Halfiter y Martinez, 1962 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Nicrophorus mexicanus</i> Matthews, 1888 | 259 | 171 | 130 | 121 | 84 | 0 | 39 | 0 | 8 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | |
| <i>Tanatophilus gramger</i> (Chevrolat), 1833 | 0 | 44 | 1 | 0 | 1 | 26 | 14 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 0 | |
| Abundancia total | 264 | 295 | 134 | 124 | 85 | 51 | 78 | 147 | 521 | 438 | 49 | 69 | 144 | 1 | 4 | 0 | |
| Diversidad alfa | 3 | 5 | 3 | 2 | 2 | 3 | 5 | 6 | 7 | 7 | 3 | 5 | 2 | 1 | 1 | 0 | |

