

ECOLOGY, BEHAVIOR AND BIONOMICS

Fauna de Coleópteros Scarabaeidae Laparosticti y Trogidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) Asociados al Bosque Mesófilo de Montaña, Cafetales bajo Sombra y Comunidades Derivadas en el Centro de Veracruz, México

CUAUHTÉMOC DELOYA<sup>1</sup>, VÍCTOR PARRA-TABLA<sup>2</sup> Y HUGO DELFÍN-GONZÁLEZ<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Depto. Entomología, Instituto de Ecología, A.C., km 2.5 carretera antigua a Coatepec 351, Congregación El Haya 91070 Xalapa, Veracruz, Mexico, deloyac@ecologia.edu.mx

<sup>2</sup>Cuerpo Académico de Ecología Tropical

<sup>3</sup>Cuerpo Académico de Biodiversidad, Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, FMVZ, UADY, carretera Mérida-Xmatkuil km 15.5, Mérida, Yucatán, Mexico, cuauhtemoc.deloya@inecol.edu.mx

*Neotropical Entomology* 36(1):005-021 (2007)

Fauna of Scarabaeidae-Laparosticti and Trogidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) Associated with Cloud Forest, Shaded Coffee Plantations and Transformed Communities in Central Veracruz, Mexico

**ABSTRACT** - Beetles were collected from April 2002 to July 2003 from the following sites in the centre of the state of Veracruz located every 200 m along an altitudinal gradient (1000 – 1400 m asl): three fragments of cloud forest, three shaded coffee plantations, an open canopy coffee plantation, secondary forest, and a pasture. A total of 9,982 specimens were captured, belonging to the families Scarabaeidae and Trogidae, and representing 21 genera and 50 species. The genera *Ataenius* Harold, *Onthophagus* Latreille and *Aphodius* Illiger represented 48% of the species of Scarabaeidae. Species richness was found to decrease with increasing altitude; there were 36 species at 1000 m asl, 27 species between 1200 and 1300 m asl, and 26 species at 1400 m asl. Abundance along the altitudinal gradient follows a pattern of few abundant species and many species with few specimens. Beetle activity is related to precipitation. In the nine communities studied, species richness was observed to increase when precipitation was greater than 100 mm at the beginning of the rainy season. On the landscape scale, there were 44 species during the rainy season, 22 during the windy *nortes* season, and 24 during the dry season. In terms of trophic guild, 40% of the beetles captured were saprophagous that feed on decomposing organic material from plants and 60% were saprophagous that feed on decomposing organic material from animals (30% necrophagous, 26% coprophagous, 4% telio-necrophagous).

**KEY WORDS:** Beetle, trophic guild, saprophagous, necrophagous, coprophagous

**RESUMEN** - Durante 16 meses de colectas entre abril 2002 y julio 2003, en el centro del estado de Veracruz, en tres fragmentos de bosque mesófilo de montaña, tres cafetales bajo sombra, un cafetal sin sombra, un acahual y un pastizal, establecidos en un gradiente altitudinal (1000-1400 m), cada 200 m, se obtuvieron 9982 especímenes de Scarabaeidae y Trogidae que representan a 21 géneros y 50 especies. Los géneros *Ataenius* Harold, *Onthophagus* Latreille y *Aphodius* Illiger reúnen al 48% de las especies de Scarabaeidae. En el gradiente altitudinal se obtuvo que a mayor altitud menor riqueza específica, a los 1000 m coexisten 36 especies, entre los 1200-1300 m 27 especies y a 1400 m 26 especies. La abundancia general en el gradiente altitudinal sigue un patrón de pocas especies abundantes y muchas especies con pocos especímenes. La actividad de los escarabajos está relacionada con la precipitación, observándose con precipitaciones mayores a 100 mm al inicio de la época de lluvias un incremento en la riqueza específica en las nueve comunidades. Durante la época de lluvias coexisten 44 especies, en época de nortes 22 especies y en época de secas 24 especies. Los gremios tróficos están representados por el 40% de los saprófagos que se alimentan de materia orgánica en descomposición de origen vegetal, y por el 60% los saprófagos que se alimentan de materia orgánica en descomposición de origen animal (necrófagos 30%, coprófagos 26%, telio-necrófagos 4%).

**PALABRAS-CLAVE:** Escarabajo, gremio trófico, saprófago, necrófago, coprófago

Los Scarabaeoidea representan a uno de los grupos de insectos con aspecto, coloración y tamaño variables. Esta diversidad también se refleja en su biología, debido a que sus hábitos alimentarios comprenden una amplia gama de especialidades en la fitofagia y saprofagia, así como también pueden relacionarse con insectos sociales, con los cuales se ha observado incluso evidencias de depredación (Morón 1994). Con base en los hábitos alimentarios de los estados larvario y adulto dentro de los Scarabaeoidea, se han propuesto 13 gremios, que de manera general corresponderían a los grupos taxonómicos de las jerarquías de subfamilia y tribu: saprófagos, filo-rizófago, filo-xilófago, caulo-saprófago, fleo-xilófago, rizófago, sapro-melifago, sapro-antófago, xilomelifago, entomófago, telio-necrófago, copro-necrófago, sapro-endocóprido (Morón & Deloya 1991). En México los Scarabaeidae Laparosticti agrupan a 419 especies (Morón 2003a) y los Trogidae sólo 27 (Deloya 2000, 2003a, 2003b), que totalizan 446 especies, 65 géneros, 19 tribus y 8 subfamilias.

Lawrence & Newton (1995) propusieron una nueva clasificación para los Coleoptera, indicando que los Scarabaeoidea contienen 13 familias. En el presente trabajo se sigue la clasificación propuesta por Endrödi (1966), que incluye a las familias Lucanidae, Passalidae, Scarabaeidae, Trogidae y Melolonthidae. En México se han realizado estudios faunísticos para los Coleoptera Lamellicornia (*sensu* Endrödi 1966) o Scarabaeoidea en Villa de Allende, México (Morón & Zaragoza 1976), La Michilía, Durango (Morón & Deloya 1991), Los Tuxtlas, Veracruz (Morón 1979), Boca del Chajul, Chiapas (Morón *et al.* 1985), Cuernavaca y Sur de Morelos (Deloya *et al.* 1993, 1995; Deloya & Morón 1994), Chamela, Jalisco (Morón *et al.* 1988), Tepic, Nayarit (Morón *et al.* 1998) y Cuetzalan, Puebla (Carrillo Ruiz & Morón 2003), que representan a los bosques de pino, encino, tropical perennifolio, tropical caducifolio, tropical subcaducifolio y en la Sierra Noreste de Hidalgo (Morón 1994) que incluye bosque de coníferas, mesófilo de montaña y selva de montaña.

Son escasos los estudios faunísticos sobre coleópteros escaraboideos que se han realizado en el estado. El primer estudio que trata especies de Veracruz, corresponde a Bates (1886, 1887, 1888, 1889) en la *Biología Centrali-Americana* y casi un siglo después se publica la fauna de coleópteros lamellicornios de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” (Morón 1979). Una compilación de más de treinta trabajos publicados entre 1886 y 1992, basados en revisiones monográficas, descripción de especies y aspectos ecológicos

sobre este grupo de escarabajos, aporta los siguientes datos: Scarabaeidae 142 especies y Trogidae seis, siendo las regiones mejor representadas, “Los Tuxtlas” y la zona ubicada entre Córdoba-Orizaba y alrededores (Tuxpan, Atoyac, Metlac, Fortín de la Flores, Cumbres de Maltrata, Tezonapa, Coscomatepec, Huatusco, Paso del Toro y San Rafael) (Deloya 1992a).

Recientemente, con la publicación de varios trabajos se ha incrementado el inventario de éstas dos familias para el estado de Veracruz, para Scarabaeidae Laparosticti 149 especies y Trogidae nueve especies (Deloya 2000, 2003b; Morón 2003a). Sin embargo, para el bosque mesófilo de montaña (Rzedowski 1986) no se han realizado estudios faunísticos sistemáticos, y los estudios se han enfocado a las especies de Scarabaeinae y Geotrupinae (Scarabaeidae) en relación a su distribución, abundancia y variación (Halffter & Arellano 2003), excluyendo a las subfamilias Aphodiinae, Ceratocanthinae, Hybosorinae y Ochodaeinae.

El único estudio faunístico que trata sobre coleópteros Scarabaeoidea relacionados con el bosque mesófilo de montaña en México, bosques de *Pinus*, *Pinus-Quercus* y selva de montaña, fue realizado por Morón (1994), quien menciona que en el transecto altitudinal de los 600 m a 2100 m en la Sierra Noreste de Hidalgo, se obtuvieron 20 géneros con 43 especies.

Los objetivos del presente trabajo fueron obtener el inventario de los Coleoptera Scarabaeidae y Trogidae asociados al bosque mesófilo de montaña, comunidades derivadas y cafetales con sombra en el centro y elaborar una clave para la identificación de las especies.

**Área de estudio.** Las fincas estudiadas se ubican dentro del área de influencia del bosque mesófilo de montaña en la zona centro del estado de Veracruz, México, en los municipios de Xalapa, Coatepec, Teocelo, Totutla y Huatusco, entre los 1000 m y 1500 m de altitud (Tabla 1). Una parte del bosque original ha sido utilizado para actividades agrícolas principalmente cultivos de cafetos y agropecuarias. En la región el clima es semicálido templado que se caracteriza por presentar un clima semicálido templado con temperatura media anual entre los 18°C y 19.3°C y precipitación anual entre 1493 mm y 1862 mm (García 1987).

Fincas “El Mirador” y “La Herrería” (Totutla). Ubicadas entre los 1000 y 1100 m de altitud y en ellas se encuentran cultivos de cafeto con diferente tipo de manejo. “El Mirador” con cafetal bajo monte (CBM) intercalado con machones

Tabla 1. Rango altitudinal y gradiente de cobertura vegetal en el área de influencia del bosque mesófilo de montaña establecido en la región de Huatusco y Xalapa-Coatepec-Teocelo, en el centro de Veracruz, México.

Altitud/ cobertura	Densa (finca)	Semidensa (finca)	Ausente (finca)
1400-1500	Bosque mesófilo (Las Cañadas)	Acahual (Las Cañadas)	Pastizal (Las Cañadas)
1200-1300	Bosque mesófilo (Rancho Guadalupe)	Cafetal bajo sombra (Monge)	Cafetal bajo sol (Teocelo)
1000-1100	Bosque mesófilo (El Mirador)	Cafetal bajo monte (El Mirador)	Cafetal sombra especializada (La Herrería)

del bosque original (BMM) y “La Herrería” cafetal con sombra especializada (CSE) y una superficie dedicada a cultivos (caña de azúcar, maíz, frijol). El clima es semicálido templado (A)Cb(fm)(i)gw(a) con temperatura media anual de 18.1°C y precipitación anual de 1862 mm (García 1987, INEGI 1988).

“Rancho Guadalupe” (Xalapa). Actualmente es un anexo del Instituto de Ecología, A.C., con una superficie forestal aproximada de 30 ha de BMM a 1300 m de altitud. El clima es semicálido templado (A)Cb(fm)(i)gw(a) con temperatura media anual 18°C y precipitación anual de 1493 mm.

Finca “Monge” (Coatepec). Se localiza en los alrededores de Coatepec a 1200 m de altitud. Se presenta un cafetal con sombra especializada (CBS) con dos modalidades, uno con árboles de sombra con epífitas y otro con árboles de sombra sin epífitas. El clima es semicálido templado (A)Ca(fm)(i)gw(a) con temperatura media anual de 19°C y precipitación anual de 1796 mm (García 1987, INEGI 1988).

Finca “Buenavista” (Teocelo). En ésta localidad se hace un manejo de cafetal bajo sol (CSS) a 1200 m de altitud. El clima es semicálido templado (A)Ca(fm)(i)gw(a) con temperatura media anual de 19.3°C y precipitación anual de 2081 mm (García 1987, INEGI 1988).

Finca “Las Cañadas” (Huatusco). Se ubicada entre 1400 m y 1500 m de altitud, abarca una superficie de 300 ha, el tipo de conservación es una “Servidumbre ecológica” y en ella se desarrollan actividades ecoturísticas. Cerca de 120 ha se conservan con el bosque original (BMM), 40 ha destinadas al pastoreo de ganado vacuno (Pas), 20 ha para actividades agrícolas y cultivos de frutales y el resto de la superficie (100 ha) es un acahual (ABM) con unos siete años de antigüedad. El clima es semicálido templado (A)Ca(fm)(i)gw(a) con temperatura media anual de 19°C y precipitación anual de 1834 mm (García 1981, INEGI 1988).

### Material y Métodos

Los muestreos mensuales durante un año se realizaron en las fincas Las Cañadas, Monge y El Mirador entre abril del 2002 y marzo del 2003, en La Herrería de julio 2002-junio 2003 y de agosto 2002-julio 2003 en Rancho Guadalupe y Teocelo.

Se utilizaron las técnicas de captura convencionales: diez trampas cebadas con excremento humano (copro trampa temporal = CTT), separadas cada 50 m y expuestas por 48h; diez trampas cebadas con calamar fresco (necro trampa temporal = NTT), separadas cada 50 m y expuestas por un mes; dos necro trampas permanentes del tipo NTP-80 (Morón & Terrón 1984), expuestas un mes; revisión de boñigas de ganado vacuno y equino; trampa de luz (TL) fluorescente (40 watts) con un esfuerzo de colecta de 2h (20:00h-22:00h) por finca.

La metodología referida se utilizó en Las Cañadas (BMM, ABM, Pas), Xalapa (BMM), Teocelo (CSS) y Finca Monje (CBS) y debido al manejo que se realiza en las fincas El Mirador y La Herrería, la metodología fue modificada de 50 m de distancia a 20 m y colocando las NTP-80 al inicio y final del rango de las 10 trampas. Cada punto (n = 10) de muestreo de cada comunidad (N = 9), contenía una copro

trampa y una necro trampa; las copro trampas y las necro trampas estuvieron separadas en promedio un metro de distancia. Las trampas fueron colocadas siempre en el mismo lugar. Durante el año de muestreo se obtuvieron 2490 eventos de muestreo (NTT, CTT: 1080 cada una; NTP 216; TL 108; excremento bovino/equino 6).

Para el análisis de los datos, se registró el número de especies obtenidas (riqueza específica: S = diversidad) y el número total de especímenes (N) para cada sitio. Se utilizó Bootstrap para la elaboración de las curvas de acumulación de especies, el cual es un estimador de riqueza esperada, basado en la proporción de unidades muestrales que contienen a cada especie (Smith & van Belle 1984) y ACE como estimador de riqueza esperada, basado en la abundancia para cada especie en cada muestra (Chao *et al.* 2000, Chazdon *et al.* 1988).

Las curvas de acumulación de especies se obtuvieron del programa EstimteS versión 7.5 (Colwell 2005). Con el objetivo de conocer si existe correlación entre la precipitación y la riqueza mensual obtenida, se realizó la correlación de Spearman (Zar 1999). Para conocer la distribución en términos de abundancia que siguen las especies dominantes en las nueve comunidades estudiadas, se utilizó el modelo de dominancia/diversidad o Whittaker plots, obtenido del log10 de la proporción de individuos de cada una de las especies (Whittaker 1965, Magurran 2004).

### Resultados y Discusión

Durante el año de colectas en las nueve comunidades se obtuvieron 9982 especímenes que representan a 50 especies y 21 géneros de las familias Scarabaeidae laparosticti y Trogidae (Tabla 2). Los comentarios a las especies de Scarabaeidae Laparosticti y Trogidae incluyen, autor de la especie y año de descripción, distribución continental y nacional, localidades de colecta en el presente estudio y comunidad, total de especímenes capturados y fenología a nivel paisaje. La clave para determinar las 50 especies de escarabajos fue elaborada siguiendo los criterios de Delgado Castillo *et al.* (2000).

#### Comentarios de las Especies de Scarabaeidae Laparosticti y Trogidae Asociadas al Bosque Mesófilo de Montaña y Comunidades Derivadas en el Centro de Veracruz

#### SCARABAEIDAE

##### Scarabaeinae Scarabaeini

*Canthon Hoffmannsegg*. Se capturaron dos especies, *C. cyanellus* LeConte distribuida en México en 17 estados (Halffter 2003), y fue colectada en Las Cañadas (Pas), Coatepec (CBS) y El Mirador (CBM), se obtuvieron 37 especímenes durante abril, junio-septiembre, noviembre y diciembre; *C. morsei* Howden, distribuida en el Sur de Estados Unidos y México en seis estados (Halffter 2003), fue colectada en El Mirador (CBM), los dos ejemplares fueron colectados en mayo.

Tabla 2. Abundancia de las especies de Scarabaeidae y Trogidae obtenidas en el bosque mesófilo de montaña y comunidades derivadas en el centro de Veracruz, México (marzo 2002-julio 2003) (CAÑ = Las Cañadas, XAL = Xalapa, COA = Coatepec, TEO = Teocelo, MIR = El Mirador, HER = La Herrería, BMM = bosque mesófilo, ABM = acahual, Pas = pastizal, CBS = cafetal bajo sombra, CSS = cafetal bajo sol, CBM = cafetal bajo monte, CSE = cafetal sombra especializada)

Especies	CAÑ BMM	CAÑ ABM	CAÑ Pas	XAL BMM	COA CBS	TEO CSS	MIR BMM	MIR CMB	HER CSE	Total
<i>Anaides laticollis</i>	3	10	77	2	3	1	83	82	2	263
<i>Aphodius pseudolividus</i>	0	1	140	0	1	27	14	1	6	190
<i>Aphodius</i> sp. 1	0	0	2	0	0	0	0	1	0	3
<i>Aphodius</i> sp. 2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Aphodius</i> sp. 3	0	0	6	0	0	0	0	1	0	7
<i>Ataenius abditus</i>	172	155	439	19	1	11	0	2	9	808
<i>A. cribrithorax</i>	7	28	48	3	1	32	6	20	45	190
<i>A. gracilis</i>	2	0	47	0	7	0	16	1	0	73
<i>Ataenius</i> sp. aff. <i>figurator</i>	0	0	0	0	2	1	0	0	0	3
<i>A. imbricatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	1	3
<i>A. aff. strigatus</i> 1	0	0	0	0	0	0	3	1	0	4
<i>A. aff. platensis</i> 1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2
<i>A. aff. platensis</i> 2	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3
<i>Ataenius</i> sp. aff. <i>nocturnus</i>	105	20	0	0	0	0	0	0	0	125
<i>A. euglyptus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>A. paraperforatus</i>	0	3	1	0	0	1	0	0	0	5
<i>A. aff. strigatus</i> 2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>A. aff. platensis</i> 3	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Ateuchus illaesum</i> <i>illaesum</i>	0	0	0	0	0	0	1	5	35	41
<i>Bolbelasmus arcuatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Canthon c. cyanellus</i>	0	0	1	0	5	0	0	22	9	37
<i>C. morsei morsei</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2
<i>Ceratocanthus</i> sp.	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Copris incertus</i>	0	0	32	0	2	3	4	0	0	41
<i>C. sallei</i>	0	0	0	0	0	1	8	5	0	14
<i>Coprophanaeus telamon</i> <i>corythus</i>	1	5	38	1	464	224	54	182	140	1109
<i>C. gilli</i>	0	0	0	0	1	0	315	341	15	672
<i>Deltochilum mexicanum</i> <i>mexicanum</i>	83	373	189	2	0	0	3	2	2	654
<i>D. pseudoparile</i> <i>pseudoparile</i>	0	0	1	0	0	0	167	98	9	275
<i>Dichotomius satanas</i>	8	15	34	10	121	215	77	149	332	961
<i>D. amplicollis</i>	0	0	0	0	0	1	0	8	17	26
<i>Euparixia moseri</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1

Continua

Tabla 2. Continuación.

Especies	CAÑ BMM	CAÑ ABM	CAÑ Pas	XAL BMM	COA CBS	TEO CSS	MIR BMM	MIR CMB	HER CSE	Total
<i>Eurysternus angustulus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>E. magnus</i>	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3
<i>E. mexicanus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Germarostes nitens</i>	0	3	0	0	0	1	0	0	0	4
<i>Neothyreus mixtus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3
<i>Ochodaeus</i> sp.	3	1	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Omorgus suberosus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>O. fuliginosus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Onthophagus</i> aff. <i>belorhinus</i>	13	1	11	0	209	40	997	592	135	1998
<i>O. rhinolophus</i>	1	0	2	2	190	3	151	194	68	611
<i>O. cyanellus</i>	2	2	9	0	0	0	0	0	4	17
<i>O. incensus</i>	0	1	16	0	1	0	0	0	0	18
<i>O. nasicornis</i>	0	2	3	0	3	0	62	28	0	98
<i>Onthophagus</i> sp.	0	0	0	0	0	1	6	6	0	13
<i>Phanaeus endymion</i>	1	1	3	0	192	109	143	439	774	1662
<i>P. sallei</i>	0	0	0	0	0	0	0	25	1	26
<i>Scatimus ovatus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Termitodius peregrinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Total de especies	14	17	21	7	17	20	20	30	20	9982

***Deltochilum* Eschscholtz.** Se obtuvieron dos especies, *D. mexicanum* Burmeister con una distribución amplia entre Bolivia y México en seis estados (Halfpter 2003). Capturada en Las Cañadas (BMM, ABM, Pas), Xalapa (BMM), El Mirador (BMM, CBM) y La Herrería (CSE), los 654 especímenes fueron colectados durante de abril a marzo. *D. pseudoparile* Paulian se distribuye en México en seis estados (Halfpter 2003) y fue capturada en Las Cañadas (Pas), El Mirador (BMM, CBM) y La Herrería (Cse), los 275 ejemplares fueron colectados entre abril y marzo.

#### Scarabaeinae Eurysternini

***Eurysternus* Dalman.** Se capturaron tres especies, *E. magnus* Castelnau distribuida en Centroamérica y México en siete estados, los tres especímenes fueron colectados en El Mirador (BMM) durante agosto y noviembre; *E. mexicanus* Harold distribuida desde el norte de Sudamérica a México en cinco estados (Jessop 1985, Morón 2003a), un espécimen colectado en Coatepec (CBS) durante octubre; *E. angustulus* Harold distribuida en México en tres estados (Morón 2003a), el único espécimen fue capturado durante noviembre en El Mirador (BMM).

#### Scarabaeinae Coprini

***Ateuchus* Weber.** *Ateuchus illaesum* (Harold) se encuentra distribuida en México en seis estados (Kohlmann 2003) y fue colectada en El Mirador (BMM, CBM) y La Herrería (CSE). Los 41 especímenes fueron capturados durante mayo-septiembre, noviembre y diciembre.

***Dichotomius* Hope.** Se obtuvieron dos especies, *D. satanas* (Harold) distribuida en Perú, Ecuador, Colombia, América Central y México en cinco estados (Kohlmann 2003), los 961 especímenes fueron colectados en Las Cañadas (BMM, ABM, Pas), El Mirador (CBM), La Herrería (CSE), Xalapa (BMM), Coatepec (CBM) y Teocelo (CSS) durante abril-marzo; *D. amplicollis* (Harold) se encuentra distribuida en Guatemala y México en 15 estados (Bates 1887, Kohlmann 2003) y los 26 especímenes fueron capturados en El Mirador (CBM) y La Herrería (Cse) durante junio-septiembre y diciembre.

***Copris* Müller.** Se capturaron dos especies, *C. incertus* Say distribuida en México en cinco estados (Kohlmann 2003). Los 41 especímenes fueron colectados en Las Cañadas (Pas), Coatepec (CBS), Teocelo (CSS) y El Mirador (BMM) durante

abril-septiembre, noviembre, enero, marzo; *C. sallei* Harold distribuida en México en Chiapas y Veracruz (Kohlmann 2003), los 14 especímenes fueron colectados en Teocelo (CSS) y El Mirador (BMM, CBM) durante julio-enero y marzo.

**Scatimus Erichson.** *Scatimus ovatus* Harold se encuentra distribuida en México en diez estados (Deloya et al. 1993), el único espécimen fue capturado en Teocelo (CSS) durante julio.

### Scarabaeinae Onitini

**Coprophanæus Olsoufieff.** Se capturaron dos especies, *C. telamon corythus* (Harold) distribuida en México en cinco estados (Edmonds 2003), obteniéndose 1109 especímenes colectados en Las Cañadas (BMM, ABM, Pas), Xalapa (BMM), Coatepec (CBS), Teocelo (CS), El Mirador (BMM, CBM) y La Herrería (CSE) durante abril-diciembre, febrero y marzo; *C. gilli* Arnaud distribuida en México en cuatro estados (Arnaud 1997), los 672 especímenes fueron colectados en Coatepec (CBS), El Mirador (BMM, CBM) y La Herrería (CSE) durante junio-enero.

**Phanaeus MacLeay.** Se obtuvieron dos especies, *P. endymion* Harold distribuida en México en nueve estados (Edmonds 2003), los 1662 especímenes fueron capturados en Las Cañadas (BMM, ABM, Pas), Coatepec (CBS), Teocelo (CSS), El Mirador (BMM, CBM) y La Herrería (CSE) durante abril y junio-marzo; *P. sallei* Harold distribuida en México (Chiapas, Hidalgo y Veracruz) (Deloya & Morón 1998, Edmonds 2003), los 26 especímenes fueron colectados en El Mirador (CBM) y La Herrería (CSE) durante julio y agosto.

### Scarabaeinae Onthophagini

**Onthophagus Latreille.** Esta representado por seis especies, *O. rhinolophus* Harold distribuida en México cinco estados (Zunino 2003), los 611 especímenes fueron capturados en Las Cañadas (BMM, Pas), Xalapa (BMM), Coatepec (CBS), Teocelo (CSS), El Mirador (BMM, CBM) y La Herrería (CSE) durante abril, mayo, julio-septiembre, diciembre, febrero y marzo; *O. nasicornis* Harold distribuida en México en cuatro estados (Zunino 2003), los 98 especímenes fueron colectados en Las Cañadas (ABM, Pas), Coatepec (CBS), El Mirador (BMM, CBM) y La Herrería (CSE) durante mayo-diciembre; *O. cyanellus* Bates distribuida en México en cuatro estados (Zunino 2003), los 17 especímenes fueron capturados en Las Cañadas (BMM, ABM, Pas) y La Herrería (CSE) durante mayo-julio; *O. aff. belorhinus* Bates, los 1998 especímenes fueron colectados en Las Cañadas (BMM, ABM, Pas), Coatepec (CBS), Teocelo (CSS), El Mirador (BMM, CBM) y La Herrería (CSE) durante mayo-febrero; *O. incensus* Say distribuida en México en ocho estados (Zunino 2003), los 18 especímenes fueron colectados en Las Cañadas (ABM, Pas) y Coatepec (CBS) durante junio, septiembre, diciembre y febrero; una especie no determinada capturada en Teocelo (CSS) y El Mirador (BMM, CBM) con 13 especímenes durante mayo, agosto-octubre y diciembre.

### Aphodiinae Aphodiini

**Aphodius Illiger.** Debido a la falta de una revisión del género solo fue posible determinar una de las cuatro especies

obtenidas, *A. pseudolividus* Baltasar distribuida en América meridional (Dellacasa 1987), los 190 especímenes fueron colectados en Las Cañadas (ABM, Pas), Coatepec (CBS), Teocelo (CSS), El Mirador (BMM, CBM) y La Herrería (CSE) durante abril-agosto; *Aphodius* sp. 1 fue capturada en Las Cañadas ( Pas) y El Mirador (CBM) durante junio y julio; *Aphodius* sp. 2 fue colectada en Las Cañadas ( Pas) durante junio; *Aphodius* sp. 3 fue capturada en Las Cañadas (Pas) y El Mirador (CBM) durante junio y julio.

### Aphodiinae Eupariini

**Euparixia Brown.** *Euparixia moseri* Woodruff & Cartwright se encuentra distribuida en Estados Unidos, asociada a nidos de *Atta texana* (Buckley) (Hymenoptera: Formicidae) (Woodruff & Cartwright 1967). El único espécimen fue colectado en El Mirador (CBM) durante junio. Representa el primer registro para México.

**Ataenius Harold.** El género está representado por 13 especies, de las cuales sólo fue posible determinar seis, *A. abditus* Haldeman distribuida en Estados Unidos y México en cinco estados (Deloya 1994, 2003a), los 808 especímenes fueron colectados en Las Cañadas (BMM, ABM, Pas), Xalapa (BMM), Coatepec (CBS), Teocelo (CSS), El Mirador (CBM) y La Herrería (CSE) durante abril-agosto, octubre; *A. cribrithorax* Bates distribuida en Las Antillas y México en siete estados (Deloya 2003a), los 190 especímenes fueron colectados en Las Cañadas (BMM, ABM, Pas), Xalapa (BMM), Coatepec (CBS), El Mirador (BMM, CBM) y La Herrería (CSE) durante abril-agosto y marzo; *A. gracilis* (Melsheimer) distribuida en Estados Unidos, Cuba, Hispaniola, Puerto Rico, Antillas Menores, Centro y Sudamérica y México en ocho estados (Deloya 2003a), los 73 especímenes fueron colectados en Las Cañadas (BMM, Pas), Coatepec (CBS) y El Mirador (BMM, CBM) durante abril-julio y marzo; *A. imbricatus* (Melsheimer) ampliamente distribuida desde Argentina hasta Estados Unidos, incluyendo Las Antillas y México en siete estados (Deloya 2003a), los cuatro especímenes fueron capturados en El Mirador (BMM, CBM) durante abril y junio; *A. euglyptus* Bates distribuida en México (Veracruz: Las Vigas) (Bates 1888), el único espécimen fue capturado en Las Cañadas (BMM) durante julio; *A. paraperforatus* Deloya & Ibañez-Bernal distribuida en México en tres estados (Deloya & Ibañez-Bernal 2000), los cinco especímenes fueron colectados en Las Cañadas (ABM, Pas) y Teocelo (CSS) durante abril, julio y agosto. *A. aff. figurator* Harold fue capturado en El Mirador (CBM) y La Herrería (CSE) durante mayo y junio; *A. aff. strigatus* 1 (Say) fue colectada en El Mirador (CBM) durante junio; *A. aff. strigatus* 2 (Say) fue colectada Teocelo (CSS) durante julio; *A. aff. platensis* 1 (Blanchard) y *A. aff. platensis* 2 fueron capturadas en El Mirador (CBM) durante junio; *A. aff. platensis* 3 fue colectada en Teocelo (CSS) en Abril; *A. aff. nocturnus* Nomura fue capturada en Las Cañadas (BMM, ABM) Aphodiinae Rhyparini.

**Termitodius Wasmann.** *Termitodius peregrinus* Hinton se encuentra distribuida en Bolivia, Colombia, Panamá, Costa Rica y México en tres estados (Reyes-Castillo & Martínez 1979, Deloya 2003a). El único espécimen fue capturado en El Mirador (CBM) durante julio.

**Geotrupinae Bolboceratini**

**Bolbelasmus Boucomont.** *Bolbelasmus arcuatus* (Bates) se encuentra distribuido en México en cinco estados (Howden 2003). El único espécimen fue capturado en El Mirador (CBM) durante junio.

**Geotrupinae Athyreini**

**Neothyreus Howden & Martínez.** *Neothyreus mixtus* Howden se encuentra distribuido en México tres estados (Howden 2003). Los tres especímenes fueron capturados en La Herrería (CSE) durante julio y agosto.

**Hybosorinae**

**Anaides Westwood.** *Anaides laticollis* Harold se encuentra distribuida en México en cuatro estados (Morón 2003a). Los 263 especímenes fueron capturados en Las Cañadas (BMM, ABM, Pas), Xalapa (BMM), Coatepec (CBS), Teocelo (CSS), El Mirador (BMM, CBM) y La Herrería (CSE) durante mayo-octubre.

**Ceratocanthinae**

**Ceratocanthus White.** Dos especímenes de una especie no determinada fueron colectados en Las Cañadas (ABM) durante julio.

**Germarostes Paulian.** *Germarostes nitens* (Guérin-Méneville) se encuentra distribuido en Brasil, Panamá, Guatemala, Nicaragua y México en Veracruz (Bates 1887), los cuatro especímenes fueron capturados en Las Cañadas (ABM) y Teocelo (CSS) durante mayo y agosto.

**Ochodaeinae Ochodaeini**

**Ochodaeus Dejean.** *Ochodaeus setulosus* Bates se distribuida en Veracruz, México (Bates 1887), los cuatro especímenes fueron capturados en Las Cañadas (BMM, ABM) durante julio.

**TROGIDAE**

**Omorgus Erichson.** Se obtuvieron dos especies, *O. suberosus* (Fabricius) ampliamente distribuida en el continente americano y en México en 19 estados (Deloya 1992b, 2000, 2003b, 2003c; Deloya & Morón 1988a), el único espécimen fue capturado en La Herrería (CSE) durante mayo; *O. fuliginosus* (Robinson) se encuentra distribuido en Costa Rica, El Salvador, Guatemala, Estados Unidos y México en 11 estados (Vaurie 1955, 1958; Ratcliffe 1978; Deloya 1992a, 1996, 2000, 2003). El único espécimen fue colectado en Teocelo (CSS) durante septiembre.

**Riqueza específica y abundancia.** Scarabaeidae presentó la mayor riqueza familiar con 48 especies y Trogidae sólo dos (*O. fuliginosus* y *O. suberosus*). Los géneros *Ataenius* (13), *Onthophagus* (6) y *Aphodius* (4) reúnen al 48% de las especies de Scarabaeidae. La mayor riqueza específica se obtuvo en el CBM (S = 30) y BMM (S = 20) de El Mirador y el pastizal de Las Cañadas (S = 21), mientras que la menor riqueza se presentó en los BMM de Las Cañadas (S = 14) y

Rancho Guadalupe (S = 7) (Cuadro 3). Los estimadores de diversidad esperada, Bootstrap (57) y ACE (60.72) indican que faltaría recolectar entre siete y 11 especies, con lo cual se habría obtenido entre un 83.4% y 87.6% de la riqueza total de especies (Fig. 1). Estimaciones similares para los Scarabaeidae Laparosticti fueron obtenidas en Cuernavaca (78%) y Sur de Morelos (74% y 90%) por Deloya *et al.* (1993, 1995).

Las especies con mayor abundancia relativa son *D. mexicanum*, *D. pseudoparile*, *Coprophanaeus telamon corythus*, *C. gilli*, *P. endymion*, *O. aff. belorhinus*, *O. rhinolophus*, *D. satanas*, *A. pseudolividus*, *A. abditus*, *A. cribrithorax*, *A. aff. platensis* 2 y *Anaides laticollis*, que reúnen al 95.4% del total de los especímenes capturados. En la comunidad en el CBM (22.2%) y BMM (21.2%) de El Mirador se obtuvieron las mayores abundancias relativas y las menores se presentaron en los BMM del Rancho Guadalupe y Las Cañadas (Tabla 3).

Los Scarabaeidae se encuentran activos todo el año, la mayor riqueza específica fue durante marzo (S = 30) y abril (S = 32) y la menor riqueza se observó durante octubre y noviembre (S = 8) (Fig. 2). En el gradiente altitudinal se obtuvo que a mayor altitud menor riqueza específica, a los 1000 m coexisten 36 especies, entre los 1200-1300 m 27 especies y a 1400 m 26 especies. La abundancia general (N = 9982) en el gradiente altitudinal sigue un patrón de pocas especies abundantes y muchas especies con pocos especímenes, a los 1000 m predomina *O. aff. belorhinus* y *P. endymion*, a los 1200-1300 m *D. satanas*, *P. endymion*, *O. aff. belorhinus* y *O. rhinolophus*, mientras que a los 1400 m las especies dominantes son *A. abditus* y *D. mexicanum* (Fig. 3). El 8% de las especies están ampliamente distribuidas en las nueve comunidades (*C. telamon corythus*, *A. laticollis*, *D. satanas* y *A. cribrithorax*), el 30% de las especies (18) están representadas sólo en una comunidad.

En la región, la temperatura media anual varía 1.3°C y la precipitación anual en 588 mm, observándose con precipitaciones mayores a 100 mm al inicio de la época de lluvias un incremento en la riqueza específica en las nueve

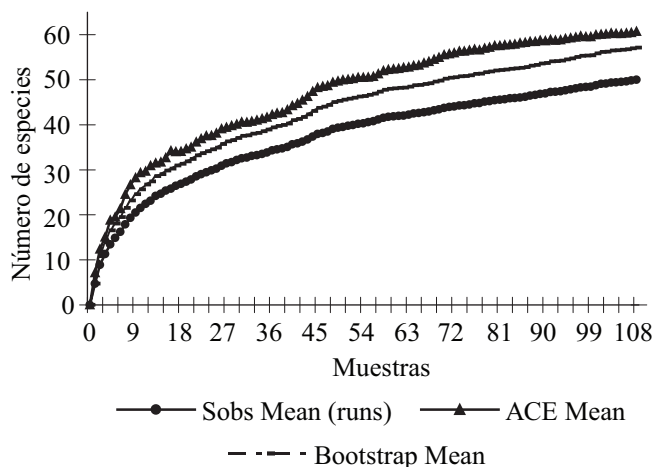


Fig. 1. Curvas de acumulación de especies para los coleópteros Scarabaeidae Laparosticti y Trogidae en el bosque mesófilo de montaña y comunidades derivadas en el centro de Veracruz, México (abril 2002 - julio 2003).

Tabla 3. Riqueza específica, abundancia relativa y estacionalidad de Coleoptera Scarabaeidae Laparosticti y Trogidae obtenida en el bosque mesófilo de montaña y comunidades derivadas en el centro de Veracruz, México (BMM: bosque mesófilo; ABM: acahual; Pas: pastizal; CBS: cafetal bajo sombra; CSS: cafetal soleado; CBM: cafetal bajo monte; CSE: cafetal sombra especializada).

Finca	Comunidad	Altitud (m snm)	Riqueza específica	Abundancia relativa (%)	Lluvias	Nortes	Secas
Las Cañadas	BMM	1400	14	4.02	10	8	2
Las Cañadas	ABM	1400	17	6.22	6	13	3
Las Cañadas	Pas	1400	21	11.02	14	13	5
Rancho Gpe	BMM	1300	7	0.39	2	4	3
Monge	CBS	1200	17	12.04	6	10	8
Teocelo	CSS	1200	20	6.75	12	9	6
El Mirador	BMM	1000	20	21.19	11	11	12
El Mirador	CBM	1000	30	22.18	15	19	11
La Herrería	CSE	1000	20	16.14	14	16	9

comunidades (Fig. 4). Al realizar la correlación de Spearman entre la riqueza y la precipitación mensual en Scarabaeidae y Trogidae, se observan correlaciones positivas en las nueve comunidades: MirBMM ( $r = 0.15$ ,  $P < 0.05$ ), MirCBM ( $r = 0.67$ ,  $P < 0.05$ ), HerCSE ( $r = 0.66$ ,  $P < 0.05$ ), XalBMM ( $r = 0.33$ ,  $P < 0.05$ ), CoaCBS ( $r = 0.70$ ,  $P < 0.05$ ), TeoCSS ( $r = 0.54$ ,  $P < 0.05$ ), CañBMM ( $r = 0.45$ ,  $P < 0.05$ ), CañABM ( $r = 0.86$ ,  $P < 0.05$ ) y CañPas ( $r = 0.61$ ,  $P < 0.05$ ). Durante la época de lluvias coexisten 44 especies, en época de nortes 22 especies y en época de secas 24 especies, mientras que en las comunidades, en época de lluvias coexisten entre 2-15 especies, en época de nortes 4-19 y en época de secas 2-12 especies (Tabla 3).

Del total de las especies capturadas, en los cafetales con sombra se concentra un 74% de la riqueza específica obtenida y en los fragmentos de bosque nativo sólo un 50%. En los cafetales con sombra se obtuvo el 50.4% de la abundancia y en los fragmentos de bosque nativo el 25.6%. Estos valores obtenidos en la riqueza específica y abundancia relativa en los cafetales con sombra sugieren un efecto de sotobosque denso y perenne con condiciones micro y meso climáticas

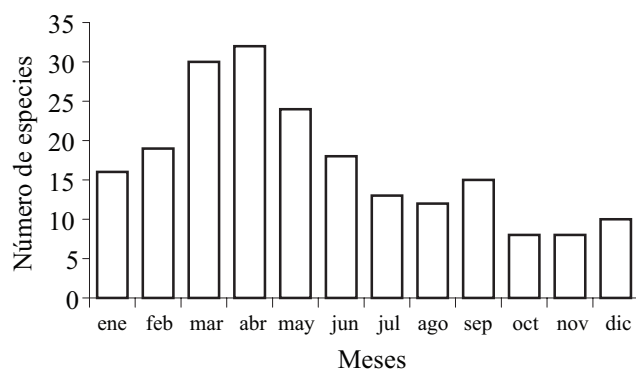


Fig. 2. Fenología mensual de las especies de Scarabaeidae Laparosticti y Trogidae asociadas al bosque mesófilo de montaña y comunidades derivadas en el centro de Veracruz, México.

que propician el mantenimiento de la fauna y flora propia de este bosque.

**Grupos funcionales y gremios tróficos.** Para entender la importancia ecológica que desempeñan los coleópteros Scarabaeidae y Trogidae al interior de las comunidades estudiadas y considerando la síntesis de los tipos de alimentación dentro de los Scarabaeoidea hecha por Morón & Deloya (1991), basados en los hábitos alimentarios de los estados larval y adulto, se propone la realización de los análisis primarios para el presente y futuros trabajos faunísticos, con base en los grupos funcionales que presenta esta superfamilia taxonómica: saprófagos, sapro-fitófagos, fitófagos y depredadores (Tabla 4) y los análisis secundarios con base en los gremios tróficos, considerando el rol funcional como degradadores primarios y secundarios. Es importante mencionar que la nomenclatura dada a los gremios tróficos por Morón & Deloya (1991) ha sido modificada en la presente discusión, invirtiéndose las raíces gramaticales en aquellos gremios en los cuales la terminología iniciaba con el hábito trófico del adulto. Se suprimió el gremio endocóprido que es una segregación del nicho ecológico en la re-localización del alimento en los Scarabaeidae-Aphodiinae.

En las comunidades los Scarabaeidae Laparosticti y Trogidae ocupan el grupo funcional de los saprófagos y si consideramos que el estado larval es el que más interacción e impacto tiene en el medio como degradador de la materia orgánica vegetal y animal en descomposición, las 50 especies de escarabajos capturadas pueden representar un número relativamente alto que hace uso de la materia orgánica en descomposición en el bosque mesófilo de montaña y comunidades derivadas. Como ha sido comentado por Morón & Aragón (2003) "en el estado larval consumen grandes cantidades de sustrato alimentario, evacuan proporciones importantes de heces ricas en nutrientes nitrogenados y alimentan a una amplia gama de depredadores, parásitos y parasitoides".

Dentro de los saprófagos se consideran dos categorías: a) los que se alimentan de materia orgánica en descomposición



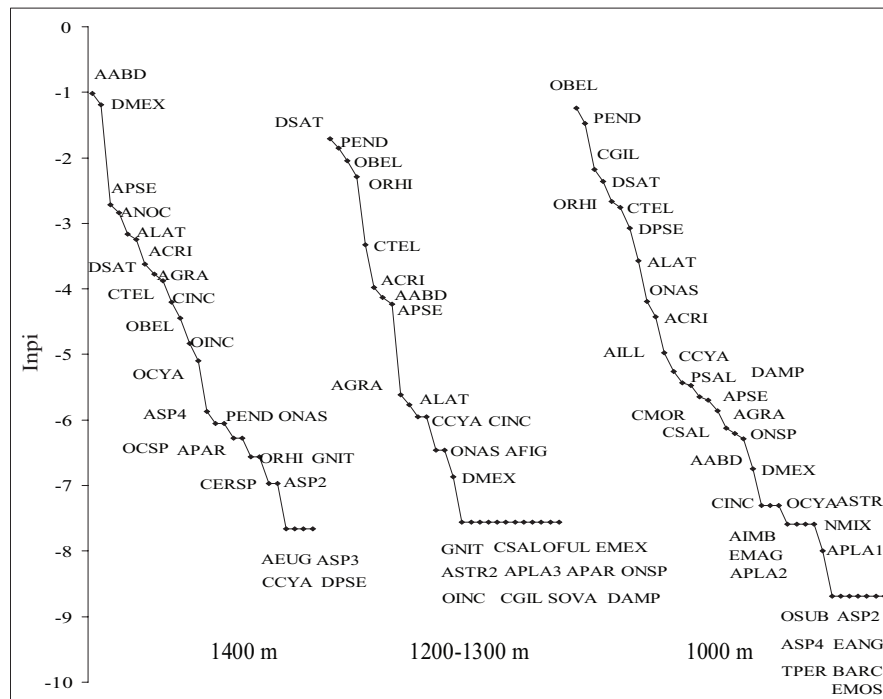


Fig. 3. Curvas de dominancia/diversidad (Whittaker plots: Whittaker 1965, Magurran 2004) de las especies de Scarabaeidae Laparosticti y Trogidae en un gradiente altitudinal entre los 1000 m y 1400 m en el centro de Veracruz, México. AABD = *A. abditus*, ACRI = *A. cribrithorax*, AEUG = *A. euglyptus*, AFIG = *A. figurator*, AGRA = *A. gracilis*, AILL = *A. illaesum*, AIMB = *A. imbricatus*, ALAT = *A. laticollis*, ANOC = *A. nocturnus*, APAR = *A. paraperforatus*, APLA1 = *A. aff. platensis 1*, APLA2 = *A. aff. platensis 2*, APLA3 = *A. aff. platensis 3*, ASTR1 = *A. aff. strigatus 1*, ASTR2 = *A. aff. strigatus 2*, APSE = *A. pseudolividus*, ASP1 = *A. sp. 1*, *Aphodius sp. 2*, ASP3 = *A. sp. 3*, BARC = *B. arcuatus*, CERSP = *Ceratocanthus sp.*, CINC = *C. incertus*, CSAL = *C. sallei*, CMOR = *C. morsei*, CCYA = *C. cyanellus*, CTEL = *C. telamon corythus*, CGIL = *C. gilli*, DAMP = *D. amplicollis*, DSAT = *D. satanas*, DMEX = *D. mexicanum*, DPSE = *D. pseudoparille*, EANG = *E. angustulus*, EMAG = *E. magnus*, EMEX = *E. mexicanus*, EMOS = *E. moseri*, GNIT = *G. nitens*, NMIX = *N. mixtus*, OBEL = *O. aff. belorhimus*, ONSP = *Onthophagus sp.*, OCYA = *O. cyanellus*, OINC = *O. incensus*, ONAS = *O. nasicornis*, ORHI = *O. rhinolophus*, OSUB = *O. suberosus*, OFUL = *O. fuliginosus*, PEND = *P. endymion*, PSAL = *P. sallei*, SOVA = *S. ovatus*, TPER = *T. peregrinus*, OCSF = *O. setulosus*.

de origen vegetal (40%) representado por el gremio de los saprófagos con 20 especies de los géneros *Euparixia*, *Ataenius*, *Termitodius*, *Bolbelasmus*, *Neoathyreus*, *Germarostes*, *Ceratocanthus* y *Ochodaeus* y b) los que se alimentan de materia orgánica en descomposición de origen animal (60%), representados por los necrófagos (30%) con 15 especies de los géneros *Canthon*, *Deltochilum*, *Phanaeus*, *Coprophanaeus*, *Onthophagus* y *Anaides*, coprófagos (26%) con 13 especies de los géneros *Ateuchus*, *Scatimus*, *Aphodius*, *Dichotomius*, *Eurysternus* y *Copris*, y telio-necrófagos (4%) con dos especies de *Omorgus*. Es importante mencionar que un alto porcentaje de la riqueza específica hace uso de los desechos animales como el excremento y la carroña, lo cual podría indicar una actividad importante de la fauna menor y mayor en este ecosistema que representa menos de 17400 ha (entre el 0.5% y 0.87%) del total del territorio nacional (Leopold 1959, Rzedowski 1986) y un reciclamiento importante de ésta materia orgánica en descomposición por parte de los escarabajos. La ausencia de estos puede tener consecuencias ecológicas perjudiciales que resultan de la permanencia del estiércol en la superficie del suelo (Matthews 1975): un retraso en la velocidad de recirculación de los materiales utilizados por las plantas, aún cuando el estiércol que queda en la superficie es finalmente descompuesto y esparcido por moscas, termitas

y agentes atmosféricos, mucho del contenido de nitrógeno original ha sido volatilizado, transformando en amoníaco, que se pierde en la atmósfera; la parte del suelo cubierta por mojonos de estiércol, impide el desarrollo de la hierba y se ha calculado que se pueden perder hasta el 20% de los pastizales al año en Australia; la cría de grandes cantidades de moscas en el estiércol, como el género *Haematobia* Lepelletier & Audinet-Serville (Diptera: Muscidae) que chupa sangre del ganado y reduce su productividad, mientras que otras especies como *Musca L.* (Muscidae) causan molestias sanitarias al hombre (Guillard 1967, Bornemissza 1960, Matthews 1975).

**Inventario.** De las 50 especies obtenidas entre el rango altitudinal de los 1000-1400 m en el presente estudio, hay que adicionar a *Onthophagus subcancer* Howden, *O. hoepfneri* Harold, *O. mextexus* Howden & Cartwright, *O. schaefferi* Howden & Cartwright, *O. corrosus* Bates, *Dichotomius colonicus* Say, *Ontherus mexicanus* Harold y *Euoniticellus intermedius* (Reiche) (especie exótica) que fueron colectadas entre el rango de los 1200-1530 m de altitud en el paisaje del bosque mesófilo y cafetales con sombra por Pineda *et al.* (2005), Arellano & Halffter (2003) y Arellano *et al.* (2005) en esta misma región y a *Deltochilum gibbosum sublaeve* Bates, *Canthon indigaceus* LeConte, *Phanaeus amethystinus*

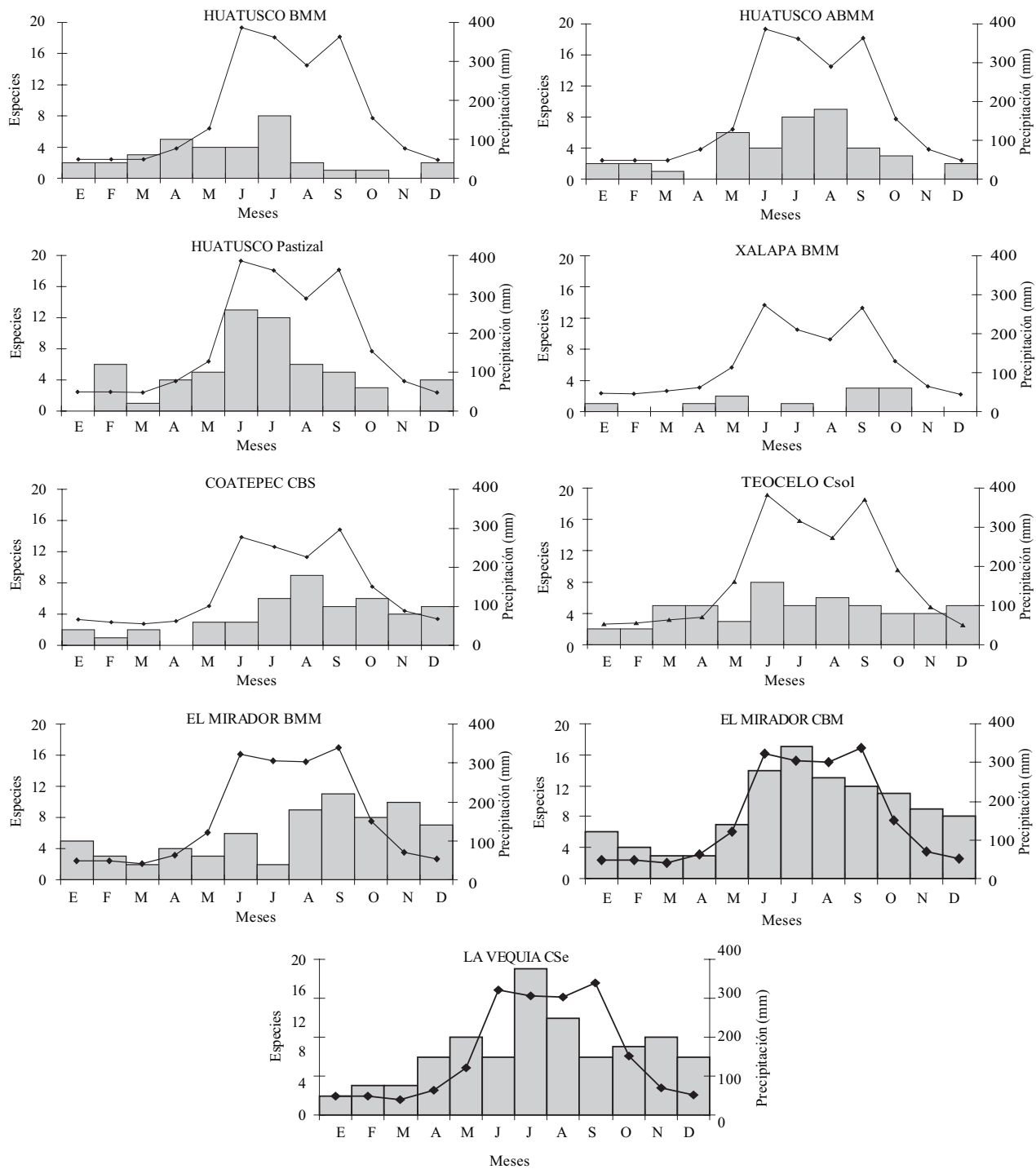


Fig. 4. Precipitación media mensual (línea) y fluctuación anual (barras) de las especies de Scarabaeidae y Trogidae asociadas al bosque mesófilo de montaña (BMM) y comunidades derivadas en un gradiente altitudinal (1400 m - 1000 m) y de cobertura vegetal en el centro de Veracruz, México (cafetal bajo monte = CBM, cafetal sombra especializada CSE, cafetal bajo sombra = CBS, cafetal soleado = CSS, acahual = ABM, pastizal; Huatusco: 1400 m, Xalapa: 1300 m, Coatepec y Teocelo: 1200 m, Mirador y La Herrería: 1000 m).

Harold, *P. melampus* Harold, *Coprophanæus pluto* (Harold), *Copris laeviceps* Harold, *C. lugubris* Boheman, *Onthophagus batesi* Howden & Cartwright y *O. violetae* Zunino & Halffter citas por Morón (2003b) de los cafetales del estado de

Veracruz. Considerando todos los registros para el bosque mesófilo de montaña, cafetales con sombra y comunidades derivadas, la fauna de Scarabaeidae y Trogidae totaliza 67 especies.

Tabla 4. Propuesta nueva de grupos funcionales (hábitos tróficos) y modificación a los gremios tróficos de Morón y Deloya (1991) basados en la alimentación de larvas/adultos para los Coleoptera Scarabaeoidea.

Grupo funcional	Gremio	Larva	Adulto	Larva (alimentación)	Adulto (alimentación)
Saprófagos	Saprófago	Saprófaga	Saprófago	Materia orgánica en descomposición	Materia orgánica en descomposición
	Xilófago	Xilófaga	Xilófago	Madera	Madera
	Coprófago	Coprófaga	Coprófago	Excremento fresco (material vegetal fresco macerado por adultos)	Excremento fresco (carroña, frutos, hongos fermentados, o materia vegetal en descomposición)
	Necrófago	Necrófaga	Necrófago	Carroña de vertebrados e invertebrados	Carroña (excremento, frutos, hongos fermentados, o materia vegetal en descomposición)
Saprofitófagos	Telió-necrófago	Telió-necrófaga	Telió-necrófaga	Piel, pelos, plumas, escamas de vertebrados (mamíferos, aves)	Piel, pelos, plumas, escamas de vertebrados (mamíferos, aves) y egagrópilas de rapaces y excretas de mamíferos
	Xilo-filófago	Saprófaga	Fitófago	Madera en descomposición (tejidos xilosos)	Follaje
	Sapro-melífago	Saprófaga	Fitófago	Materia vegetal en descomposición (hojarasca, tallos fermentados o madera etapa III)	Escurrimientos de savia, néctar, frutos en vía de fermentación
	Sapro-antófago	Saprófaga	Fitófago	Desechos humificados	Visitan flores: tejidos suaves, néctar y probablemente polen
	Sapro-caulófago	Saprófaga	Fitófago	Materia vegetal en descomposición (hojarasca, tallos fermentados o madera etapa III)	Barrenan tallos vegetales vivos, follaje
Fitófagos	Xilo-melífago	Saprófaga	Fitófago	Madera en descomposición (tejidos xilosos)	Escurrimientos de savia, polen, néctar
	Rizófagos	Fitófaga	Fitófago	Raíces	Raíces
Depredadores	Rizo-filófagos	Fitófaga	Fitófago	Raíces	Follaje
	Xilo-depredador	Xilófagas	Depredador	Madera en descomposición (tejidos xilosos)	Presas

**Clave para Separar las Familias de Scarabaeoidea y a las Especies de Scarabaeidae Laparosticti y Trogidae Asociadas al Bosque Mesófilo de Montaña y Comunidades Derivadas en la Región Huatusco y Xalapa-Coatepec-Teocelo, Centro de Veracruz, México**

1 Lamelas de la maza antenal usualmente no aplanadas y separadas entre sí en estado de reposo.....2  
 1'. Lamelas de la maza antenal aplanadas y capaces de juntarse entre sí durante el reposo.....3

2(1). Antenas geniculadas. Élitros no profundamente

estriados.....LUCANIDAE  
 2'. Antenas rectas, con el funículo capaz de doblarse en forma de "C". Élitros casi siempre profundamente estriados.....PASSALIDAE

3(1'). Maza antenal brillante, con sedas largas y escasas. Usualmente los últimos tres pares de espiráculos abdominales situados en los lados de los ventritos.....MELOLONTHIDAE  
 3'. Maza antenal con al menos los últimos dos artejos opacos, tomentosos. Todos los espiráculos abdominales situados en los pleuritos o terguitos.....4

4(3'). *Canthus* ocular casi siempre presente. Cavidades

- mesocoxales abiertas lateralmente, en contacto con los mesoepímeros.....SCARABAEIDAE...5  
 4'. *Canthus* ocular ausente. Cavidades mesocoxales cerradas lateralmente, separadas de los mesoepímeros....TROGIDAE...  
 Escutelo alabardado....*Omorgus*....Mesoventrito con la depresión media tan larga como ancha; frente con dos tubérculos bien definidos.....52
- 5(4). Antenas con 11 artejos. Mandíbulas y labro visibles dorsalmente. Maza antenal ovalada con tres artejos.....  
 GEOTRUPINAE.....Maza antenal larga, casi tan larga como los primeros ocho artejos antenales. Ápice del mentón ligeramente emarginado.....10  
 5'. Antenas con diez artejos o menos.....6
- 6(5'). Cuerpo incapaz de contraerse para formar una bola. Mesotibias y metatibias semicilíndricas y poco ensanchadas hacia el ápice.....7  
 6'. Cuerpo capaz de contraerse, o doblarse, para formar una bola compacta. Mesotibias y metatibias aplanadas y triangulares.....CERATOCANTHINAE.....11
- 7(6). Antenas formadas por diez artejos.....8  
 7'. Antenas formadas por ocho o nueve artejos.....9
- 8(7). Pigidio oculto parcial o totalmente por el ápice de los élitros. Espolón mesotibial interno no pectinado. Abdomen con seis esternitos visibles. Metafémures poco ensanchados, dejando ver la mayor parte del abdomen. Maza antenal con el artejo proximal encerrando parcialmente a los dos artejos distales.....HYBOSORINAE.....Borde lateral del élitro aquillado, formando una pseudoepipleura. Borde posterior del pronoto con una escotadura a cada lado del lóbulo pre-escutelar.....*Anaides laticollis*  
 8'. Pigidio completamente expuesto. Espolón mesotibial interno pectinado.....OCHODAEINAE.....*Ochodaeus setulosus*
- 9(7'). Pigidio cubierto completamente, por el ápice de los élitros. Metatibias con dos espolones.....APHODIINAE.....12  
 9'. Pigidio expuesto completamente. Metatibias casi siempre con un espolón.....SCARABAEINAE.....15
- 10(5). Mandíbula derecha sólo con un lóbulo lateral. Mesocoxas separadas por la mitad, o menos, que el ancho del labro. Escutelo triangular. Disco elitral glabro o con escasas sedas que surgen de puntos profundos.....BOLBOCERATINI.....  
 Ojos no divididos completamente por el canto ocular. Élitros uniformemente coloreados. Mesocoxas casi unidas. Metaesternón estrechamente cariniforme, o linear entre las coxas. Élitros con siete estrías, o filas de puntos, entre la sutura elitral y el *callus* humeral.....*Bolbelasmus arcuatus*  
 10'. Mandíbula derecha con dos o tres lóbulos laterales. Mesocoxas separadas por una distancia mayor a la del ancho del labro. Escutelo estrecho y alargado. Disco elitral con abundantes sedas conspicuas.....  
 ATHYREINI.....*Neothyreus mixtus*
- 11(6'). Tibias posteriores en forma de lámina triangular muy aplanada, rectamente truncadas en el ápice. Cabeza triangular con el ápice acuminado. Mentón sin sutura transversa. *Canthus* ocular incompleto.....*Ceratocanthus* sp.  
 11'. Tibias posteriores semitriangulares, poco aplanadas, con el ápice engrosado externamente. Cabeza con el borde anterior redondeado, parabólico o emarginado. Mentón con sutura transversa. Interestrías elitrales II y III fusionadas en el cuarto apical en una sola interestría.....*Germarostes nitens*
- 12(9). Pronoto de forma variable, pero nunca con quillas estrechas longitudinales. Proesternón sin proceso posterior hastado. Mandíbulas cubiertas por el cípeo. Pronoto sin surcos ni quillas transversos, sólo con impresiones superficiales. Cabeza variable, pero no granulada. Tarsos posteriores rectos o ligeramente ensanchados.....13  
 12'. Pronoto con al menos cinco quillas longitudinales. Proesternón con un proceso posterior hastado.....  
 RHYPARINI.....Lados del pronoto trilobados, con la base fuertemente constreñida. Élitros con costillas notablemente elevadas y con los lados convergentes desde la mitad posterior.....*Termitodius peregrinus*
- 13(12). Ojos usualmente expuestos. Mesotibias y metatibias con notables carinas transversas laterales.....APHODIINI.....  
 Pronoto sin surco longitudinal basal ni impresiones laterales. Disco del cípeo liso, punteado o rugoso. Escutelo corto, de un octavo a un décimo de la sutura elitral. Pronoto igualmente convexo. Protibia gradualmente ensanchada desde la base al ápice, con los tres dientes apicales aumentando progresivamente su longitud.....*Aphodius*....24  
 13'. Ojos usualmente ocultos. Mesotibias y metatibias casi siempre sin carinas transversales. Pronoto convexo o aplanado con escaso relieve. Declividad apical de los élitros convexa, estriada o costada.....EUPARIINI.....14
- 14(13'). Lados del pronoto constreñidos hacia la base o al menos claramente sinuados en la mitad o tercio basal. Base del pronoto sinuada a los lados con un lóbulo central ancho o estrecho. Élitros con los húmeros de forma variable pero no proyectados y sin muescas en su base.....*Euparixia moseri*  
 14'. Lados del pronoto curvos, rectos o muy débilmente sinuados. Base del pronoto recta, arqueada o ligeramente sinuada y lobada. Ápice de las mesotibias y metatibias truncado o con un corto denticulo y una fila de sedas o espínulas. Pronoto tan ancho o ligeramente más ancho que la base de los élitros. Élitros alargados y moderadamente convexos. Mesofémures y metafémures esbeltos o poco ensanchados. Mesotibias sin carinas o dientes en su borde externo. Meso y metatibias gradualmente ensanchadas hacia el ápice.....*Ataenius*.....27
- 15(9'). Mesotibias y metatibias alargadas y esbeltas, escasa y gradualmente ensanchadas hacia el ápice. Cabeza y pronoto sin cuernos o protuberancias.....16  
 15'. Mesotibias y metatibias cortas y robustas, fuertemente y/ o abruptamente ensanchadas apicalmente. Cabeza y pronoto generalmente con cuernos y protuberancias.....17
- 16(15). Élitros usualmente redondeados y curvados gradualmente hacia los lados. Palpos labiales con tres

- artejos.....SCARABAEINI.....Pronoto no comprimido, con los lados doblados oblicuamente hacia abajo. Élitros redondeados desde la base al ápice. Metatarsos poco largos y más o menos comprimidos.....Canthonina.....Escutelo no visible. Pigidio sin surco. Borde posterior de la cabeza claramente marginado.....20
- 16'. Élitros aplanados dorsalmente y doblados angularmente hacia los lados. Palpos labiales con dos artejos.....EURYSTERNINI.....*Eurysternus*.....Carina humeral elitral corta, metaesternón medianamente foveado.....39
- 17(15'). Tercer artejo de los palpos labiales inconspicuo, reducido o ausente. Escutelo no visible o inconspicuo. Antenas con nueve artejos.....ONTHOPHAGINI.....*Onthophagus*.....41
- 17'. Tercer artejo de los palpos labiales bien desarrollado.....18
- 18(17'). Artejo basal de la maza antenal no excavado. Protarsos presentes con uñas.....COPRINI.....19
- 18'. Artejo basal de la maza antenal excavado para recibir los artejos distales. Protarsos ausentes, si presentes carecen de uñas.....ONITINI.....PHANAEINA.....21
- 19(18). Cada élitro con siete u ocho estrías discales, algunas veces con una estría más sobre la epipleura. Surco pronotal medio longitudinal ausente o débilmente impreso. DICHOTOMIINA.....Superficie dorsal glabra.....22
- 19'. Cada élitro con nueve estrías discales y una más sobre la epipleura. Surco pronotal medio longitudinal fuertemente impreso.....COPRINA.....*Copris*.....46
- 20(16). Élitros con el borde lateral marcado por una fuerte quilla; ápice de las interestrias con quillas o tubérculos.....*Deltochilum*.....47
- 20'. Élitros con el borde lateral sin quilla, ápice de las interestrias sin quillas o tubérculos.....*Canthon*.....48
- 21(18). Ápice del clipeo con una escotadura central muy ligera u obsoleta y sin dientes conspicuos agudos. Pronoto con el borde lateral recto o redondeado detrás del ángulo anterior. Margen pronotal anterior roto detrás de los ojos.....*Phanaeus*.....49
- 21'. Ápice del clipeo con tres escotaduras delimitando dos dientes agudos centrales.....*Coprophanæus*.....50
- 22(19). Primer metatarso triangular. Clipeo usualmente muy rugoso. Cabeza con tubérculos o cuernos y pronoto generalmente con quillas, tubérculos o prominencias. Mesocoxas separadas por una distancia mayor al ancho del mesofémur. Esternitos abdominales normales, no reducidos fuertemente hacia su línea media.....*Dichotomius*.....51
- 22'. Primer metatarso semi recto. Clipeo liso, finamente rugoso o con puntos gruesos. Cabeza inerme o sólo con una quilla y pronoto casi igualmente convexo.....23
- 23(22'). Fovea pronotal lateral redonda, sin surcos o filas de puntos por delante de ella. Séptima estría elitral no extendiéndose hasta la base. Mesovertrito de longitud normal. Primer artejo del metatarso gradualmente ensanchándose hacia el ápice. Primeros cinco esternitos abdominales estrechos mesialmente, el sexto más largo.....*Ateuchus*.....Habitus alargado-oval, superficie dorsal brillante y glabra, pronoto y élitros convexos, cabeza, pronoto, élitros y pigidio café obscuro con o sin reflejos rojos cobrizos.....*A. illaesum* 23'. Fovea lateral pronotal ovalada, con un surco o fila de puntos por delante de ella. Séptima estría elitral extendiéndose hasta la base. Mesovertrito claramente punteado. Pronoto con una fila lateral de puntos, algunos puntos coalesciendo pero sin formar un surco.....*Scatimus*.....Coloración negra, brillante, clipeo bidentado; quilla fronto-clipeal débilmente arqueada.....*S. ovatus*
- 24(13) Cabeza con carina.....25
- 24' Cabeza sin carinas.....26
- 25(24) Margen clipeal con sedas amarillentas; disco del pronoto con una mancha oscura y con puntuación media y fina ampliamente separada. longitud 4.5-4.8 mm.....*A. pseudolividus*
- 25' Margen clipeal sin sedas; pronoto obscuro, con puntuación media y grande muy densa. longitud 4.9 mm.....*Aphodius* sp. 4
- 26(24') Pronoto brillante con puntos medios y densos. Longitud 3 mm.....*Aphodius* sp. 3
- 26' Pronoto opaco con puntos medios y densos. Longitud 3.9 mm.....*Aphodius* sp. 2
- 27(14') Margen anterior de la cara ventral del profémur con una expansión laminar latero-anterior; cara ventral del profémur sin canal perimarginal.. *Ataenius* (*Ataeniopsis*). Apice de mesotibia con espínula accesoria. Clipeo totalmente rugoso. Base de los esternitos abdominales visibles lisos.....*A. aff. regulus*
- 27' Margen anterior de la cara ventral del profémur sin expansión laminar latero-anterior; cara ventral del profémur con canal perimarginal.....*A. (Ataenius)*.....28
- 28(27') Machos con el ápice del espolón protibial angulado o acodado, hembras con el espolón alargado. Clipeo redondeado.....GRUPO *PLATENSIS*.....35
- 28' Machos y hembras con el ápice del espolón protibial no modificado.....29
- 29(28) Clipeo sin rugosidades. Especies menores de 6 mm. Mesofémur con línea marginal completa o incompleta.....30
- 29' Clipeo con rugosidad parcial o total.....33
- 30(28) Mesofémur con línea marginal incompleta.....GRUPO *GRACILIS*.....37
- 30' Mesofémur con línea marginal completa.....31
- 31(30) Escutelo tan largo como ancho.....GRUPO *EUGLYPTUS*..... Apice de la metatibia con espínula accesoria y sin una seda entre esta y el espolón inferior. Metafémur con línea marginal incompleta en el lado posterior. Disco del pronoto con

- puntuación heterogénea. Pronoto setífero, lados con sedas, margen lateral aserrado, superficie lateral con puntuación heterogénea. Elitros brillantes. Longitud 5.0-5.3 mm.....  
.....*A. euglyptus*  
31' Escutelo más largo que ancho.....32
- 32(31') Metafémur con línea marginal en el lado inferior incompleta; pronoto setífero. Clípeo redondeado o dentado.....GRUPO *SCULPTOR*.....Clípeo redondeado. Pronoto con puntuación heterogénea, base sin sedas y lados no modificados, región antero-lateral expandida. Escutelo foveado.....*A. paraperforatus*  
32' Metafémur con línea marginal en el lado inferior completa; pronoto con sedas o sin sedas. Clípeo redondeado o angulado.....GRUPO *IMBRICATUS*.....Clípeo redondeado, base de pronoto sin línea marginal.....*A. imbricatus*
- 33(29') Clípeo redondeado. Elitros glabros.....34  
33' Clípeo angulado o dentado. Elitros con sedas conspicuas, inconspicuas o ausentes. Escutelo parcial o totalmente escabroso. Clípeo dentado. Elitros brillantes. Pronoto glabro o setífero.....GRUPO *ABDITUS*.....Clípeo parcialmente rugoso. Intervalos elitrales convexos. Pronoto con puntuación heterogénea. Pronoto glabro.....*A. abditus*
- 34(33) Mesotibia y metatibia con espínula accesoria y sin una seda entre ésta y el espolón inferior.....GRUPO *CRIBRITHORAX*..... Superficie lateral del pronoto con puntuación heterogénea. Escutelo más ancho que largo. Esternitos abdominales visibles con acanaladuras.....*A. cribrithorax*  
34' Mesotibia y metatibia con espínula accesoria y con una seda entre ésta y el espolón inferior.....GRUPO *STRIGATUS*..... Clípeo parcialmente rugoso. Mesofémur y metafémur con línea marginal incompleta en el lado inferior. Lados de pronoto no modificados.....38
- 35 Tercio basal de los intervalos elitrales planos.....36  
35' Tercio basal de los intervalos elitrales convexos. Frente con puntuación homogénea. Superficie central del pronoto con puntuación homogénea.....*A. limbatus*
- 36(35) Línea marginal de la cara ventral del mesofémur incompleta. Clípeo parcialmente rugoso. Base de todos los esternitos abdominales visibles con acanaladuras. Mesoventritos sin quillas entre las mesocoxas .....  
.....*A. platensis*  
36' Línea marginal de la cara ventral del mesofémur ausente. Mesotibia y metatibia sin espínula accesoria. Esternitos abdominales con puntuación homogénea. Borde anterior del pigidio puntuado.....*A. aff. aequalis*
- 37(30) Clípeo redondeado. Pronoto con sedas cortas y lados rectos. Escutelo más largo que ancho.....*A. gracilis*  
37' Clípeo angulado. Pronoto glabro y lados redondeados. Escutelo tan largo como ancho.....*A. aff. nocturnus*
- 38(34') Espolón protibial más largo que el primer protarso. Mesofémur y metafémur con puntuación homogénea. Mesoventrito aquillado entre las mesocoxas .....  
.....*A. aff. strigatus*  
38' Espolón protibial de igual longitud que el primer protarso. Mesofémur y metafémur con puntuación heterogénea. Mesoventrito no aquillado entre las mesocoxas .....  
.....*A. aff. apicalis*
- 39(16') Pronoto con parches brillantes verdes y glabros .....  
.....*E. magnus*  
39' Pronoto, sin parches brillantes o con parches no brillantes .....40
- 40(39') Pronoto con parches no brillantes, glabros.....  
.....*E. mexicanus*  
40' Pronoto con parches brillantes glabros. Pronoto foveado. Carina humeral sobre el élitro fuertemente desarrollada .....  
.....*E. angustulus*
- 41(17) Elitros pubescentes. Cabeza con quilla frontal; pronoto opaco, convexo sin protuberancias o carinas.....  
.....*Onthophagus* sp.  
41' Elitros glabros. Cabeza con o sin quilla frontal; pronoto opaco o brillante, con o sin protuberancias o carinas.....42
- 42(41') Pronoto opaco. Frente con quilla frontal y sin cuernos .....  
.....*O. cyanellus*  
42' Pronoto brillante.....43
- 43(42') Frente con cuernos.....44  
43' Frente sin cuernos.....*O. nasicornis*
- 44 Margen anterior del clípeo con dos cuernos.....45  
44' Margen anterior del clípeo sin cuernos. Frente con dos cuernos.....*O. incensus*
- 45(44) Pronoto con dos carinas sobre el disco.....  
.....*O. rhinolophus*  
45' Pronoto sin carinas sobre el disco.....*O. aff. belorhinus*
- 46(19') Machos con cuerno cefálico prominente claramente angulado hacia atrás y un pequeño denticulo proyectado hacia delante.....  
.....*C. incertus*  
46' Machos con cuerno cefálico prominente claramente angulado hacia atrás y sin denticulo.....*C. sallei*
- 47(20) Maza antenal amarilla. Elitros redondeados, base de la interestría 7 con quilla corta.....  
.....*D. mexicanum*  
47' Maza antenal no amarillenta. Elitros paralelos, interestrias 6 y 7 ligeramente aquilladas en la base.....*D. pseudoparille*
- 48(20') Clípeo bidentado.....  
.....*C. morsei*  
48' Clípeo cuadridentado.....*C. cyanellus*
- 49(21) Pronoto del macho muy aplanado, disco en forma triangular. pronoto y élitros verde metálico claro a oscuro, algunas veces azul o negro.....  
.....*P. endymion*  
49' Pronoto granuloso rugoso, disco del macho muy aplanado, triangular con una zona lisa, brillante en su parte medio posterior. Coloración verde o roja con reflejos amarillentos.....  
.....*P. sallei*

50(21') Machos con una quilla frontal laminar tridentada proyectada hacia atrás, diente medio más largo que los dientes laterales. Pronoto con cuerno bifurcado, ápices ampliamente separados.....*C. telamon corythus*

50' Machos con una quilla frontal tridentada proyectada hacia adelante, diente de igual longitud. Pronoto con cuerno bifurcado, ápices contiguos.....*C. gilli*

51(22) Macho con área fronto-clipeal con un pequeño cuerno laminar ancho con el ápice redondeado.....*D. satanas*

51' Macho con área fronto-clipeal con una protuberancia trituberculada, la central más elevada, truncada y excavada con el ápice excavado.....*D. amplicollis*

52(4') Pronoto débilmente convexo, al menos anteriormente, débilmente deprimido o tuberculado excepto ligeramente en la base; élitros débilmente costillados; ángulos latero-basales del pronoto agudamente angulados.....*O. suberosus*

52' Pronoto convexo, tuberculado; élitros fuertemente costillados con tubérculos grandes redondeados; ángulos latero-basales del pronoto obtusamente angulados.....*O. fuliginosus*

### Agradecimientos

A los dueños de las fincas en donde se desarrolló el trabajo de campo, Ricardo Romero y Tania de Alba Rodríguez de "Las Cañadas" y por su gran hospitalidad, Jorge A. Müller Grohmann de "El Mirador", Sergio y Francisco Bernardi de la "Herrería", Raúl Monge Villalobos de "Monge", Dionisio Pérez J. de "Buenavista". Raúl Rojas García, Luis Alberto Peralta Peláez, José Antolín Ake Castillo, Eduardo Cejudo Espinosa, Jorge Valenzuela González y María Magdalena Ordóñez Reséndiz quienes participaron en numerosas ocasiones y colaboraron eficazmente durante las colectas. El presente estudio se realizó en el Departamento de Entomología, Instituto de Ecología, A.C. (902-08/044) con apoyo del proyecto "Un estudio interdisciplinario sobre la conservación de la biodiversidad y los servicios ambientales del bosque mesófilo de montaña, en un gradiente de manejo de cultivo de café en el centro de Veracruz", SEMARNAT-2002-C01-0194.

### Referencias

- Arellano, L. & G. Halffter. 2003. Gamma diversity: Derived from and determinant of alpha diversity and beta diversity, an analysis of three tropical landscape. *Acta Zool. Mex.* (n.s.) 90: 27-76.
- Arellano, L., M.E. Favila & C. Huerta. 2005. Diversity of dung and carrion beetle in a disturbed Mexican tropical montane cloud forest and on shade coffee plantations. *Biodiv. Cons.* 14: 601-615.
- Arnaud, P. 1997. Description de nouvelles espèces du Genre *Coprophanaeus* Ols. *Besoiro* 4: 4-8.
- Bates, H.W. 1886. Fam. Lucanidae, Passalidae, p.1-24. In F.D.

Godman & O. Salvin (eds.), *Biologia Centrali-Americana. Insecta, Coleoptera. Vol. II, Part 2, Pectinicornia and Lamellicornia.* Porter, London, 416p.

Bates, H.W. 1887. Fam. Copridae, Aphodiidae, Orphnidae, Hybosoridae, Geotrupidae, Trogidae, Aclopidae, Chasmatopteridae, Melolonthidae (part), p.25-160. In F.D. Godman & O. Salvin (eds.), *Biologia Centrali-Americana. Insecta, Coleoptera. Vol. II, Part 2, Pectinicornia and Lamellicornia.* Porter, London, 416p.

Bates, H.W. 1888. Fam. Melolonthidae (part), Rutelidae, Dynastidae (part), p.161-336. In F.D. Godman & O. Salvin (eds.), *Biologia Centrali-Americana. Insecta, Coleoptera. Vol. II, Part 2, Pectinicornia and Lamellicornia.* Porter, London, 416p.

Bates, H. W. 1889. Fam. Dynastidae (part), Cetoniidae, Trichiidae, Supplement, p.337-416. In F.D. Godman & O. Salvin (eds.), *Biologia Centrali-Americana. Insecta, Coleoptera. Vol. II, Part 2, Pectinicornia and Lamellicornia.* Porter, London, 416p.

Bornemissza, G.F. 1960. Could dung eating insects improve our pasture. *J. Aust. Inst. Agr. Sci.* 26: 54-56.

Carrillo Ruiz, H. & M.A. Morón. 2003. Fauna de Coleoptera Scarabaeoidea de Cuetzalan del Progreso, Puebla, México. *Acta Zool. Mex.* (n.s.) 88: 87-121.

Chao, A., H. Hwang, Y.C. Chen & C.Y. Kuo. 2000. Estimating the number of shared species in two communities. *Stat. Sinica* 10: 227-246.

Chazdon, R.L., R.K. Colwell, J.S. Denslow & M.R. Guariguata. 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forest of NE Costa Rica, p.285-309. In F. Dallmeier & J.A. Comiskey (eds), *Forest biodiversity research, monitoring and modeling: Conceptual background and Old World case studies.* Parthenon Publishing, Paris, 69 p.

Colwell, R.K. 2005. Estimates 7.5. Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Acceso en: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS7pages/EstS7UsersGuide/EstimateS7UUsersGuide.htm>.

Delgado Castillo, L., A. Pérez & J. Blackaller. 2000. Claves para determinar a los taxones genéricos y supragenéricos de Scarabaeoidea Latreille, 1802 (Coleoptera) de México. *Fol. Entomol. Mex.* 110: 33-87.

Dellacasa, M. 1987. Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulocnemidae, Termitotrogidae (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Mem. Soc. Entomol. Ital.* 66: 1-455.

Deloya, C. 1992a. Lista de las especies de Coleoptera Lamellicornia del estado de Veracruz, México (Passalidae, Trogidae, Lucanidae, Scarabaeidae y Melolonthidae). *Boletín Soc. Ver. Zool.* 2: 19-32.

Deloya, C. 1992b. Necrophilous Scarabaeidae and Trogidae beetles of tropical deciduous forests in Tepexco, Puebla, México. *Acta Zool. Mex.* (n.s.) 52: 1-3.

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. 1996. Los macro-coleópteros necrófilos de Tepoztlán, Morelos, México (Scarabaeidae, Trogidae, Silphidae). *Fol. Entomol. Mex.* 97: 39-54.
- Deloya, C. 2000. Distribución de la familia Trogidae en México (Coleoptera: Lamellicornia). *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 81: 63-76.
- Deloya, C. 2003a. Subfamilia Aphodiinae, p.73-95. In M.A. Morón (ed.), Atlas de los escarabajos de México, Coleoptera: Lamellicornia Vol. II Familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae. Barcelona, Argania editio, 227p.
- Deloya, C. 2003b. Trogidae, p.125-133. In M.A. Morón (ed.), Atlas de los escarabajos de México, Coleoptera: Lamellicornia Vol. II Familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae. Barcelona, Argania editio, 227p.
- Deloya, C. 2003c. Coleoptera Scarabaeidae y Trogidae necrófilos de Valle de Vázquez ("Los Hornos"), Morelos, México. *Fol. Entomol. Mex.* 42: 265-272.
- Deloya, C., A. Burgos, J. Blackaller & J.M. Lobo. 1993. Los coleópteros Lamellicornios de Cuernavaca, Morelos, México (Passalidae, Trogidae, Scarabaeidae y Melolonthidae). *Boletín Soc. Ver. Zool.* 3: 15-55.
- Deloya, C. & M.A. Morón. 1994. Coleópteros lamellicornios del Distrito de Jojutla, Morelos, México (Melolonthidae, Scarabaeidae, Trogidae y Passalidae). *Listados faunísticos de México V.* Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, 49p.
- Deloya, C. & M.A. Morón. 1998. Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) necrófagos de "Los Tuxtles", Veracruz y Puerto Ángel, Oaxaca, México. *Dugesiana* 5: 17-28.
- Deloya, C., M.A. Morón & J.M. Lobo. 1995. Coleoptera Lamellicornia (MacLeay, 1819) del sur del estado de Morelos, México. *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 65: 1-42.
- Deloya, C. & S. Ibáñez-Bernal. 2000. New species of Aphodiinae from Mexico and key to species of *Cephalocyclus* Dellacasa, Gordon and Dellacasa (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin* 54: 318-324.
- Edmonds, W.D. 2003. Tribu Phanaeini, p.58-65. In M.A. Morón (ed.), Atlas de los escarabajos de México, Coleoptera: Lamellicornia Vol. II Familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae. Barcelona, Argania editio, 227p.
- Endrödi, S. 1966. Monographie der Dynastinae (Coleoptera: Lamellicornia I. Teil. *Ent. Abh. Mus. Tierk. Dresden* 33: 1-457.
- Jessop, L. 1985. An identification guide to Eurysternine dung beetles (Coleoptera Scarabaeidae). *J. Nat. Hist.* 19: 1087-1111.
- García, E. 1987. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koppen. *Enriqueta García de Miranda, México*, 217p.
- Guillard, P. 1967. Coprophagous beetles in pasture ecosystems. *J. Aust. Inst. Agr. Sci.* 33: 30-34.
- Halffter, G. 2003. Tribu Scarabaeini p.521-43. In M.A. Morón (ed.), Atlas de los escarabajos de México, Coleoptera: Lamellicornia Vol. II Familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae. Barcelona, Argania editio, 227p.
- Halffter, G. & L. Arellano. 2002. Response of dung beetle diversity to human-induced changes in a tropical landscape. *Biotropica* 34: 144-154.
- Howden, H.F. 2003. Geotrupinae p.75-93. In M.A. Morón (ed.), Atlas de los escarabajos de México, Coleoptera: Lamellicornia Vol. II Familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae. Barcelona, Argania editio, 227p.
- INEGI. 1988. Síntesis geográfica, nomenclátor y anexo cartográfico del estado de Veracruz, México. Instituto nacional de Estadística, Geografía e Informática, INEGI, 69p.
- Kohlmann. 2003. Tribu Coprini p.45-58. In M.A. Morón (ed.), Atlas de los escarabajos de México, Coleoptera: Lamellicornia Vol. II Familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae. Barcelona, Argania editio, 227p.
- Lawrence, J.F. & F. Newton Jr. 1995. Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family-group names), p.776-1006. In Pakaluk, J. & A. Ślipiński (eds.), *Biology, phylogeny, and classification of Coleoptera.* Muzeum i Instytut zoologii PAN, Warszawa, 1092p.
- Leopold, A.S. 1959. Vegetation zones of Mexico. *Ecology* 31: 507-518.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring biological diversity.* Blackwell Science Ltd, Oxford, 256p.
- Matthews, E.G. 1975. La biogeografía ecológica de los escarabajos del estiércol. *Acta Polit. Mex.* 16: 89-98.
- Morón, M.A. 1979. Fauna de coleópteros Lamellicornios de la estación de biología tropical Los Tuxtles, Veracruz, U.N.A.M. México. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autóm., UNAM, México, Ser. Zool.* 50: 375-454.
- Morón, M.A. 1994. Fauna de Coleoptera Lamellicornia en las montañas del noreste de Hidalgo, México. *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 63: 7-59.
- Morón, M.A. 2003a. Antecedentes, p.11-20. In M.A. Morón (ed.), Atlas de los escarabajos de México, Coleoptera: Lamellicornia Vol. II Familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae. Barcelona, Argania editio, 227p.
- Morón, M.A. 2003b. Los coleópteros Scarabaeoidea que habitan en los cafetales bajo sombra de México. *Fol. Entomol. Mex.* 42: 397-414.
- Morón, M.A. & A. Aragón. 2003. Importancia ecológica de las especies americanas de Coleoptera Scarabaeoidea. *Dugesiana* 10: 13-29.
- Morón, M.A. & C. Deloya. 1991. Los Coleoptera Lamellicornia de la Reserva de la Biosfera "La Michilía", Durango, México. *Fol. Entomol. Mex.* 81: 209-283.
- Morón, M.A., C. Deloya, A. Ramírez Campos & S. Hernández Rodríguez. 1998. Fauna de Coleoptera Lamellicornia de la región de Tepic, Nayarit, México. *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 75: 73-116.



- Morón, M.A., C. Deloya & L. Delgado. 1988. Fauna de coleópteros Melolonthidae, Scarabaeidae y Trogidae de la región de Chamela, Jalisco, México. *Fol. Entomol. Mex.* 77: 313-378.
- Morón, M.A., F.J. Villalobos & C. Deloya. 1985. Fauna de coleópteros lamellicornios de Boca del Chajul, Chiapas, México. *Fol. Entomol. Mex.* 6: 57-118.
- Morón, M.A. & R.A. Terrón. 1984. Distribución altitudinal y estacional de los insectos necrófilos en la Sierra Norte de Hidalgo, México. *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 3: 1-47.
- Morón, M.A. & S. Zaragoza. 1976. Coleópteros Melolonthidae y Scarabaeidae de Villa de Allende, estado de México. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México, Ser. Zool.* 47: 83-118.
- Pineda, E., C. Moreno, F. Escobar & G. Halfiter. 2005. Frog, bat, dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz, Mexico. *Cons. Biol.* 19: 400-410.
- Ratcliffe, B.C. 1978. A new species of *Trox* from Amazon Basin with new distribution records for Central American *Trox* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acta Amaz.* 8: 299-302.
- Reyes-Castillo, P. & A. Martínez. 1979. Nuevos Rhyparini neotropicales, con notas sobre su biología (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae). *Fol. Entomol. Mex.* 41: 115-133.
- Rzedowski, J. 1986. *Vegetación de México*. LIMUSA, México, 432p.
- Smith, E.P. & G. van Belle. 1984. Nonparametric estimation of species richness. *Biometrics* 40: 119-129.
- Vaurie, P. 1955. A revision of the genus *Trox* in North America. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 106: 5-28.
- Whittaker, R.H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. *Science* 147: 250-260.
- Woodruff, R.E. & O.L. Cartwright. 1967. A review of the genus *Euparixia* with descriptions of a new species from nest of leaf-cutting ants in Louisiana (Coleoptera: Scarabaeidae). *Proc. US Nat. Mus.* 122: 1-21.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. Fourth edition. Prentice Hall, New Jersey, 663p.
- Zunino, M. 2003. Tribu Onthophagini, p.66-74. In M.A. Morón (ed.), *Atlas de los escarabajos de México, Coleoptera: Lamellicornia Vol. II Familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae*. Barcelona, Argania editio, 227p.

Received 09/II/06. Accepted 15/VIII/06.

---