La modificación de las comunidades de coleópteros Melolonthidae y Scarabaeidae en dos áreas protegidas mexicanas tras dos décadas de estudios faunísticos

por

JORGE M. LOBO (1) y MIGUEL-ANGEL MORÓN (2)

Resúmen - Se presenta un estudio comparativo entre las faunas de escarabajos fitófagos (Melolonthidae) y copro-necrófagos (Scarabaeidae) de una localidad con bosque tropical (Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz) y otra con bosques de encino y pino (Reserva de la Biosfera "La Michilía", Durango), basado en dos periodos de muestreo en cada zona. En "Los Tuxtlas" se observó un incremento en el número de especies, de 60 a 109 en Melolonthidae, y de 31 a 45 en Scarabaeidae. En "La Michilía" se registró una disminución en los Melolonthidae, de 39 a 33 especies, y un incremento en los Scarabaeidae, de 17 a 29 especies. El tratamiento estadístico de los datos nos señala que los cuatro muestreos fueron bastante efectivos, ya que permitieron registrar entre un 78 y 100 % de las especies esperadas para cada área y tiempo. Los índices de diversidad y de equidad varían en cada período, por lo cuál se estima la existencia de algunos cambios importantes dentro de cada comunidad, sobre todo atribuíbles a las actividades antrópicas en los alrededores de las áreas protegidas. Se analizan las diferencias más evidentes y se proponen algunas explicaciones para los cambios en las coleopterofaunas de estas dos áreas protegidas.

Abstract - Modifications in the Coleoptera Melolonthidae and Scarabaeidae communities in two Mexican protected areas during two decades of faunistic studies - A chronological comparative study on the phytophagous and copro-necrophagous scarab beetles (Melolonthidae and Scarabaeidae) was made using data obtained during faunistic studies in two Mexican protected areas. The tropical rain forest in the Tropical Biology Station UNAM "Los Tuxtlas", State of Veracruz, and the oak-pine forest in the Biosphere Reserve "La Michilía", State of Durango, were sampled during two periods (1971-79 and 1984-90) mainly using light and bait traps. At "Los Tuxtlas" an increased number of species was recorded, 60 to 109 in the Melolonthidae, and 31 to 45 in the Scarabaeidae. At "La Michilía" a decreased number of species of Melolonthidae (39 to 33) and an increment in the number of Scarabaeidae (17 to 29 species) were recorded. The statistical analysis of the data supports a good sample effort during the four periods in both areas, since we obtained the 78-100 per cent of the expected number of species. Wide variations in the diversity and equity indexes suggest that some important changes took place in both environments, especially due to the human activities in the non-protected surrounding areas. The noteworthy differences are analysed and commented. The present isolation of the tropical rain forest patch of the "Los Tuxtlas" station, amidst secondary vegetation and cattle lands, probably explains the recent scarab beetle richness. The changes in the Melolonthidae diversity at "La Michilía" are not easy to explain.

ANTECEDENTES

Aunque existe un conocimiento relativamente importante acerca de los inventarios faunísticos de diversas comunidades de *Scarabaeoidea* centro y norteamericanas (Woodruff, 1973; Howden & Young, 1981; Ratcliffe, 1991), apenas existen comparaciones (Howden & Scholtz,

⁽¹) Departamento de Biodiversidad (Entomología), Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, ESPAÑA.

⁽²) Departamento de Biosistemática de Insectos, Instituto de Ecología, A.C., Apartado Postal 63, Xalapa, 91000 Veracruz. MÉXICO.

Tabla 1. Esfuerzo de colecta aplicado en las dos localidades durante los dos períodos de estudio.

Tipo de captura	Los T	uxtlas	La Michilía	
	1971-78	1984-90	1976-79	1986-90
Trampa de luz (días uso)	42	252	38	48
Coprotrampas (días expuestas)	10	7	16	10
Necrotrampas (días expuestas)	16	-	2	-
NTP-80 (días de exposición)	•	350	-	750
Trampas de fruta (días expuestas)	6	60	-	-
Colecta directa (días/hombre)	7	68	6	89
Totales	81	737	62	897

Tabla 2. Comparación entre los valores observados y los esperados de la relación especies-abundancia según la distribución lognormal (Krebs, 1989), probabilidad asociada y número de especies que se esperaría obtener (S_T) para los datos de *Melolonthidae* y *Scarabaeidae* en los dos periodos de muestreo efectuados en las estaciones de Los Tuxtlas y La Michilía. S = número de especies capturadas.

		Distribución		lognormal tr	uncada
Periodos		S	χ^2	P	S_{r}
	Melolonthidae				
1971-1978	Los Tuxtlas	60	5,23	0,50-0,10	64 spp.
1976-1979	La Michilía	39	10,16	0,50-0,10	46 spp.
1984-1990	Los Tuxtlas	109	10,33	0,10-0,05	113 spp.
1986-1990	La Michilía	33	9,78	0,50-0,10	40 spp.
	Scarabaeidae				
1971-1978	Los Tuxtlas	31	5,90	0,50	40 spp.
1976-1979	La Michilía	17	1,84	0,90-0,50	17 spp.
1984-1990	Los Tuxtlas	45	11,36	0,10-0,05	54 spp.
1986-1990	La Michilía	29	9,51	0,50	33 spp.

1986; HALFFTER et al., 1992) que permitan especular acerca de la modificación de estas comunidades con las alteraciones ambientales producidas, sobre todo, por efecto antrópico.

El presente trabajo pretende comparar la composición faunística de las comunidades de dos grupos taxonómicos con distintos hábitos ecológicos, pero pertenecientes a la misma superfamilia: *Melolonthidae* y *Scarabaeidae*. Para ello se han utilizando los inventarios surgidos de colectas realizadas en dos localidades diferentes de México: La Michilía (Durango) y Los Tuxtlas (Veracruz), durante dos periodos consecutivos separados entre sí una decena de años aproximadamente. De este modo, los objetivos del presente estudio son: 1) examinar las variaciones en la estructura y composición de estas comunidades en dos zonas ambientalmente diferentes que han sufrido procesos de alteración desiguales, y 2) comprobar si existe una respuesta diferencial por parte de las comunidades de ambos grupos taxónomicos ante el mismo tipo de alteración.

MATERIAL Y METODOS

Zonas de estudio - Para el presente análisis se emplearon los datos obtenidos en dos áreas protegidas, la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, dependiente de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) (Morón, 1979; Morón y Blackaller, en prensa), y la Reserva de la Biosfera "La Michilía", Durango, dependiente del Instituto de Ecología, A.C. (Morón, 1981; Morón y Deloya, 1991).

La primera tiene una extensión aproximada de 700 ha, se ubica en la ladera Este del Volcán San Martín, a solo 4 km del Golfo de México, con una altitud que varía de los 150 a los 530 m snm. Presenta un bosque tropical perennifolio alto, rodeado por vegetación secundaria ("acahual"), pastizales inducidos y algunas plantaciones de frutales. La precipitación anual tiene un promedio de

4.560 mm y la temperatura media es de 23,7 °C, con máximas de 29 °C y mínimas de 17 °C (Lot-HELGUERAS, 1976). La región de Los Tuxtlas tiene un interés especial, porque representa el remanente más septentrional del bosque tropical perennifolio en América, en el siglo XX. Toda la zona ha sido sometida a una desforestación extensiva, más acentuada desde la década de los 70, por

io sua, cots se coiset au pestirents distribution de la companie de la UNAM, y el Parque de la Flora y Fauna Troppoales : Pippapan : dependiente de la Universidad Veracruzana, rodeados por áreas muy amplias profundamente modificadas desde donde se ejerce una presión continua sobre la vegetación original. Ello nos hace pensar que la estación actúa como un refugio limitado para toda la entomofauna estrictamente vinculada con el bosque primario.

Por su parte, la Reserva de "La Michilía" se ubica en la vertiente interior de la Sierra Madre Occidental que corresponde al extremo sur de Durango, con una extensión de 9.000 ha de zona núcleo y cerca de 35.000 ha en el área de amortiguación. La altitud varía entre 2.250 y 2.850 m snm. En su mayor parte presenta varias comunidades diferentes de bosques de pinos y encinos, con matorrales de Arctostaphylos pungens ("chaparral de manzanilla") y pastizales naturales. La precipitación varía entre 500 y 700 mm anuales, la temperatura media anual fluctúa entre 12 °C y 28 °C, con mínimas de 3 °C y máximas de 28 °C. En la zona de amortiguación y fuera de sus límites, se practica la ganadería extensiva y se establecen cultivos de temporal, sobre todo de maíz. Entre 1975 y 1978 se logró que la población local disminuyera o suspendiera las perturbaciones de la zona núcleo y que se comprometiera a proteger la flora y la fauna, y en 1979 se decretó la protección federal y estatal para la reserva (HALFFTER et al., 1980). Lo anterior nos lleva a pensar que, cuando menos en los últimos 20 años, no se ha producido un impacto antrópico brusco o acelerado en la región, al contrario de lo ocurrido en Los Tuxtlas.

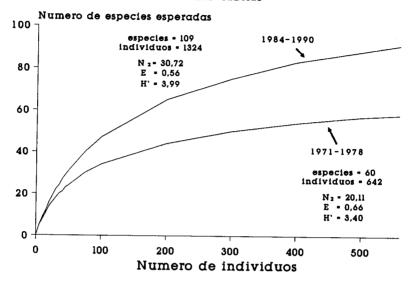
Métodos de muestreo - Como los propósitos originales de las colectas consistían en conocer cuantos taxa de Scarabaeoidea existían en las dos localidades, y que período de actividad anual tenían, no se diseñaron muestreos con base estadística. El 90% de los ejemplares se obtuvo por medio de trampas o atrayentes, situadas en sitios considerados convenientes y el 10% se colectó en forma directa, en el substrato natural de alimentación o reproducción.

Para los Melolonthidae de La Michilía, resultó más eficaz el uso de lámparas fluorescentes blancas de 20 watts. Mientras que en Los Tuxtlas se aprovechó el alumbrado exterior de la Estación, formado por un número variable de bombillas de luz incandescente blanca de 100 watts, tubos fluorescentes blancos de 40 watts y bombillas de luz mercurial blanca de 200 watts.

Para los Scarabaeidae fueron más útiles las trampas cebadas con excremento humano, carne de pescado, vísceras de pollo, y ocasionalmente con frutas fermentadas. A partir de 1983, se añadió el uso de la necrotrampa permanente NTP-80 (Morón y Terrón, 1984), cebada con carne de calamar. En la tabla 1 se hace referencia al esfuerzo de colecta aplicado en cada región, en los diferentes períodos y con las distintas trampas.

Tratamiento estadístico de los datos - Debido a que los muestreos efectuados en los cuatro estudios no son equivalentes desde el punto de vista del esfuerzo de colecta, ha sido necesario utilizar diversos estadísticos que permiten estimar el número de especies independientemente del tamaño del muestreo. Para ello se ha utilizado el método conocido como rarefacción (HURLBERT, 1971), el cual computa el número esperado de especies en muestras de distinto número de individuos, teniendo en cuenta la abundancia con que es capturado cada taxa. Además se ha estudiado la distribución de frecuencias del número de especies según distintos intervalos de abundancia (relación especiesabundancia). Esta relación puede seguir distintos tipos de distribuciones, relacionadas con las características básicas de cualquier comunidad (Magurran, 1988; Ludwig & Reynolds, 1988): equidad, diversidad, dominancia, reparto de cursos, etc. En nuestro caso hemos averiguado el grado de ajuste de los datos observados con la denominada distribución de frecuencias lognormal-trunca-

Los Tuxtlas



La Michilia

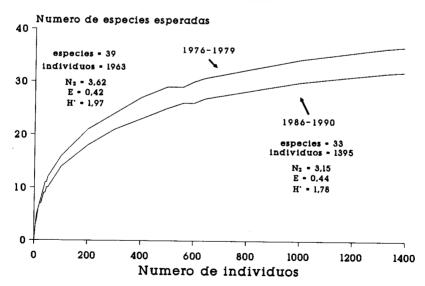


Figura 1. Curvas de rarefacción (HURLBERT, 1971) calculadas sobre los datos de la familia Metolonthidae de ambas zonas de estudio y ambos periodos de muestreo. En cada caso se indica el número de especies y de individuos recolectados, los valores de los índices de diversidad de Shannon (H') y Hill (N_2) y el valor de el índice de equidad (E) denominado razón modificada de Hill (Ludwig & Reynolds, 1988).

da, que es la que más frecuentemente aparece en la naturaleza (MAY, 1975; MAGURRAN, 1988). Cuando la distribución de frecuencias observada se ajusta al modelo lognormal-truncado, es posible calcular el área total bajo la curva, la cual es una estima del número total de especies que debería encontrarse en la comunidad (S_r) si el esfuerzo de muestreo fuera lo suficientemente intenso. El valor de S_r puede utilizarse de este modo como una estimación más de la diversidad. Sin embargo, siempre hay que tener en cuenta que los valores de S_r corresponden a muestreos suficientemente grandes, pero en los que el esfuerzo, el método de muestreo y las localidades u otras características permanecen constantes. Así, cada estimación se corresponde únicamente con un "universo" determinado por las muestras tomadas (Preston, 1948). Las indicaciones o los programas que aparecen en Magurran (1988) y Krebs (1989), permiten estimar y comprender perfectamente la aplicación de estos métodos.

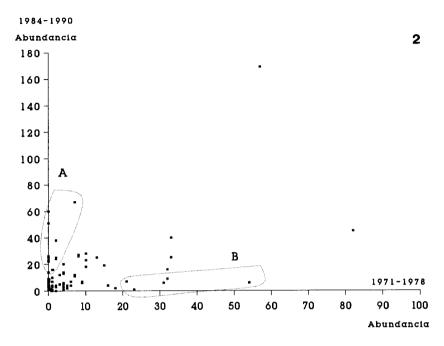
El ajuste de los datos observados a la distribución de frecuencias lognormal-truncada se realizó, no sólo para poseer una estima del número total de especies, sino para comprobar la heterogeneidad y la eficiencia de los muestreos. El ajuste de los datos a la lognormalidad no tiene porque tener significado biológico alguno y, únicamente, puede avalar que el método de muestreo ha sido lo suficientemente heterogéneo y que los datos obtenidos están influidos por muchas variables ambientales (MAY, 1975). En cambio, una desviación de la lognormalidad puede estar relacionada con una alteración del medio o con un desequilibrio (MINSHALL et al., 1985), y puede ayudar a explicar mejor algunas características de la comunidad (MAGURRAN, 1988).

Además de estos métodos estadísticos se han calculado dos índices de diversidad distintos: el famoso índice de Shannon (H') y el índice N_2 de Hill, así como un índice de equidad (razón modificada de Hill o E). La descripción de estos índices y los pasos a seguir para su cálculo pueden encontrarse en Ludwig & REYNOLDS (1988).

RESULTADOS

En los dos periodos de muestreo, la relación especies-abundancia para el conjunto de Melolóntidos procedente de Los Tuxtlas se ajusta bien a la distribución de frecuencias lognormal truncada (tabla 2), aunque el alto valor de la χ² con los datos del periodo 1984-1990 permite sospechar que los valores observados se alejan un poco de este tipo de distribución.

Teniendo en cuenta los valores de S_r , parece que ambos muestreos fueron altamente efectivos, ya que en ellos se capturó alrededor del 95% de las especies que suponían el "universo" de recolección posible (tabla 2). La diversidad de Melolóntidos fue mucho mayor durante el periodo de 1984-1990 en la región de Los Tuxtlas (figura 1). Capturar un mismo número de individuos supone siempre obtener un número mayor de especies en ese segundo periodo, según muestran las curvas de rarefacción. En una muestra del periodo 1984-1990 con idéntico número de individuos que los capturados durante el periodo 1971-1978 (n = 642), se esperaría capturar 34 especies más. No sólo es mayor el número de especies esperadas en muestras de idéntico tamaño, sino que también es superior el número total de especies y de individuos capturados. Los valores de los índices de diversidad son también algo superiores durante el segundo periodo (figura 1), pero sin embargo la equidad de la abundancia entre las especies fue menor. Durante los muestreos del periodo 1984-1990 se capturó el 95% de todas las especies del primero (1971-1978). En cambio, el 48% de las especies recolectadas en 1984-1990 no aparecieron en los muestreos del primer periodo (52 especies, ver Apéndice I). Si una especie aparece exclusivamente en un periodo, pero la abundancia con que se capturó es muy baja, entonces puede pensarse que se trata de capturas ocasionales; especies raras cuya recolección depende de factores aleatorios. Las colectas efectuadas en los años 1971-1979 permitieron recolectar sólo tres especies que no aparecieron en los años 1984-1990, pero las tres pueden considerarse raras pues sólo se capturaron uno o dos individuos de cada una. Sólo unas cinco especies, sobre todo Dynastinae, pueden considerarse que fueron bastante más abundantes durante



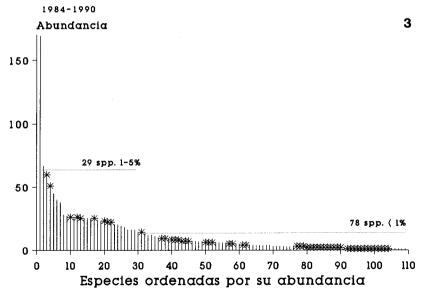


Figura 2. Relación entre el número de individuos de las distintas especies de Melolóntidos recolectados en ambos periodos de muestreo en la Estación Biológica de Los Tuxtlas. Figura 3. Ordenamiento decreciente según su abundancia de las distintas especies de Melolóntidos colectadas en la Estación Biológica de Los Tuxtlas durante el periodo 1984-1990. Con un asterisco se indican aquellas que aparecieron durante el periodo 1971-1978.

el periodo 1971-1978 (figura 2, grupo B y Apendice I).

Por otra parte, la mayoría de las especies que sólo se recolectaron durante el periodo 1984-1990 pueden considerarse raras: el 81% apareció con abundancias menores de 1% de total de los individuos y el resto tienen sólo entre el 1% y el 5% de la abundancia total (figura 3). Durante el periodo 1984-1990 no sólo se capturaron más especies raras (con abundancias menores al 1% del total de individuos recolectados), sino también más especies relativamente abundantes. Esas especies indican que entre ambos periodos de muestreo existe una profunda disimilitud faunística [el porcentaje de similitud es sólo de 40% (BRAY & CURTIS, 1957)]. Puede considerarse que unas 13 especies son propias o aparecen mucho más abundantemente en este segundo periodo (grupo A en figura 2).

Entre los dos periodos de muestreo realizados en La Michilía, la diferencia en la diversidad de *Melolonthidae* parece pequeña (figura 1). Las curvas de rarefacción son parecidas y, tanto el número de especies e individuos capturados, como los valores de los índices de diversidad y equidad son muy similares. La relación especies-abundancia de los datos de ambos periodos se ajusta bien a la distribución de frecuencias lognormal truncada (tabla 2). El número capturado de especies supone asimismo un porcentaje elevado (entre el 83% y el 85%) del total de especies que se esperaría encontrar (S_T) , si el esfuerzo de recolección hubiera sido lo suficientemente intenso. De este modo, parece que los "universos" han sido eficientemente muestreados.

Un 58% de las especies recolectadas aparecen en ambos periodos de muestreo (Apéndice II) y el porcentaje de similitud entre las comunidades recolectadas en ambos periodos de muestreo, aunque algo mayor, tampoco es muy alto [68% (Bray & Curtis, 1957)]. Un 31% de las especies aparecidas durante el periodo 1976-1979 (12 especies) no fueron capturadas durante el periodo 1986-1990 (Apéndice II). De esas especies, 7 fueron capturadas en escasa abundancia y su ausencia durante el segundo periodo puede deberse a factores aleatorios. Sin embargo 5 especies fueron capturadas con poblaciones relativamente abundantes durante el primer periodo y no aparecieron durante los muestreos de 1986-1990. Estas especies junto a otras dos abundantes durante el primer periodo pero raras durante el segundo (Phyllophaga vetula y P. ciudadensis), conforman el núcleo de especies características del periodo 1976-1979 (grupo A en figura 4). En cambio, los muestreos de 1986-1990, capturaron sólo dos especies de relativa abundancia ausentes del periodo anterior, y una especie más (Anomalacra clypealis) rara durante el primer periodo (grupo B en figura 4).

Considerando ahora a los Scarabaeidae procedentes de la estación de Los Tuxtlas (Apéndice III), podemos observar en la tabla 2 que las comunidades de ambos periodos de muestreo se ajustan a la lognormalidad, aunque el alto valor de la χ^2 entre los datos observados y esperados durante el periodo 1984-1990 permite suponer un menor grado de ajuste. Los porcentajes de especies recolectadas sobre el total posible (S_T) son altos (entre el 78% y el 83%), por lo que también en este caso los muestreos parecen haber sido bastante efectivos. Tanto el número de individuos y especies recolectadas, como el número total de especies estimado (S_T) y el número de especies previsto en muestras de idéntico tamaño (figura 5) son superiores durante el periodo 1984-1990. Sin embargo, los índices de diversidad y de equidad son muy superiores en el periodo 1971-1978.

Unicamente un 52% del total de las especies aparecieron en ambos periodos y el porcentaje de similitud fue muy bajo (37%). Durante 1984-1990 aparecen 19 especies que no fueron recolectadas durante el primer periodo (Apéndice III), pero sólo *Coprophanaeus* aff. *pluto* puede considerarse relativamente abundante (n = 20). Las especies ausentes de este segundo periodo que si aparecieron durante 1971-1978 son sólo 5 y todas fueron recolectadas con escasa abundancia. Sólo seis especies puede considerarse que disminuyeron de manera importante sus poblaciones durante el segundo periodo.

Los datos de los Scarabaeidae de La Michilía se ajustan bien a la lognormalidad (tabla 2) y los porcentajes de especies recolectadas sobre el total posible (S_T) son también altos (entre el 88%

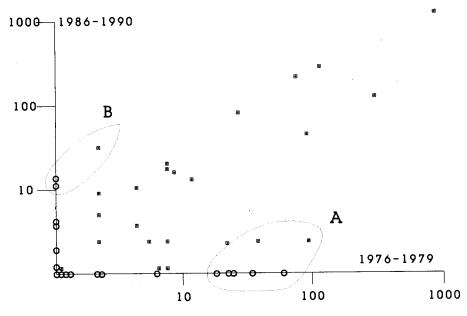


Figura 4. Relación entre el número de individuos de las distintas especies de Melolóntidos recolectados en ambos periodos de muestreo en la Reserva de la Biosfera de La Michilía. Con circulos están simbolizadas aquellas especies exclusivas de alguno de los dos periodos de muestreo.

y el 100%). Los resultados de las curvas de rarefacción dicen que, a un mismo tamaño de muestreo, el número de especies de ambos periodos es muy similar (figura 5). En cambio, el número de individuos y especies recolectadas y el número total de especies estimado (S_T) son superiores durante el periodo 1986-1990 y, contrariamente, los valores de los índices de diversidad y equidad son muy inferiores durante ese mismo segundo periodo.

Entre ambos periodos existe una gran disimilitud faunística (Apéndice IV). Sólo un 44% del total de las especies son comunes para ambos periodos y el porcentaje de similitud es sólo del 56%. Durante el periodo 1986-1990 aparecen 15 especies que no fueron recolectadas durante el anterior periodo y 4 de ellas, todas *Aphodiinae*, son moderada o muy abundantes (Apéndice IV). Estas especies, junto a otras siete que aumentan mucho su abundancia durante el segundo periodo, son la causa de la diferenciación de este periodo. En cambio, durante 1976-1979 sólo aparecen tres especies que no fueron capturadas en el siguiente periodo y únicamente una de ellas puede considerarse relativamente abundante (*Ochodaeus* sp.).

DISCUSIÓN

Tanto en La Michilía como en la estación de Los Tuxtlas, parece que los dos muestreos fueron altamente efectivos a la hora de colectar el conjunto de especies presentes de ambas familias. Sin embargo, hay que considerar que las estimaciones mediante el ajuste a la lognormalidad sólo nos dicen que los universos muestreados en ambos períodos son diferentes. Debido a ello, no hay que descartar que estas diferencias puedan deberse en parte a la distinta metodología empleada. Sólo un análisis detallado de estas disimilitudes nos puede permitir conocer la magnitud real de las diferencias en el número y la composición de las especies capturadas entre ambos periodos.

El caso de la Estación Biológica de Los Tuxtlas

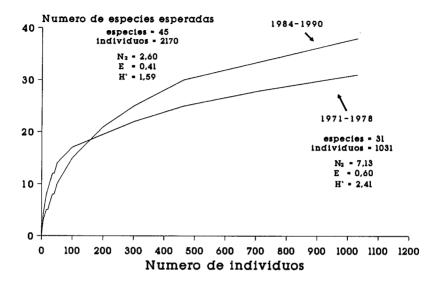
En la estación de Los Tuxtlas es mayor el número de especies de Melolóntidos recolectadas durante el periodo 1984-1990, pero sin embargo existe una mayor dominancia por parte de una pocas especies. Probablemente esta es la razón por la que los datos obtenidos durante estos muestreos se ajustan peor a la lognormalidad. Además no sólo varía la riqueza entre ambos periodos de muestreo. sino que existe una profunda disimilitud faunística: casi la mitad de las especies colectadas durante el segundo periodo de muestreo no fueron capturadas durante el primero. Hay cinco especies que podemos considerar propias del periodo 1971-1978: Pelidnota punctulata, Strategus aloeus, Enema endymion, Megasoma elephas y Golofa tersander; pero unas 13 son propias del segundo periodo: Macrodactylus fulvescens, Anomala foraminosa, A. semicincta, A. aff. cupricollis, Strigoderma sulcipennis, S. aff. intermedia, Pelidnota notata, Cyclocephala amazonica, C. stictica, C. fasciolata, C. gravis, Paragymnetis flavomarginata y Euphoria westermanni.

Es notable que las cifras correspondientes a P. punctulata, S. aloeus y E. endymion, decrezcan en el segundo período, porque son especies grandes (20-90 mm) fáciles de capturar, que cuando están presentes en un sitio son atraídas en gran número por la luz. Además se les considera muy adaptables a la vegetación secundaria. Es posible que estas especies ya formaran parte de la fauna del borde perturbado durante 1971-1978, pero se esperaba que después de 10 años incrementaran su abundancia, a costa de otras más estenoecas, como S. longichomperus, pero no se tiene una explicación para su aparente drástica reducción. En otra situación se ubica G. tersander, que soporta la perturbación, siempre que se conserve bastante sombra y humedad, como en los cafetales, platanares y plantaciones de cacao. La escasa representatividad de Megasoma elephas en el segundo período tiene otra explicación, ya que se ha tratado de no capturar a los ejemplares observados, para ayudar a su conservación, aunque no siempre se registraron oportunamente los hallazgos. En otras regiones se ha observado que, a pesar de su gigantismo y ciclo vital largo, se adapta bien a la vegetación secundaria.

La mayor parte de las 13 especies "propias" del segundo período también son muy aparentes y fáciles de colectar, aunque su talla es mediana o pequeña (8-15 mm), varias de ellas, como M. fulvescens, A. foraminosa, A. semicincta, S. sulcipennis y C. stictica, han sido vistas con frecuencia asociadas a los medios tropicales y subtropicales muy perturbados, en vegetación ruderal y malezas de cultivos, sobre todo, leguminosas y asteráceas, que ofrecen recursos alimentarios abundantes para los adultos. Su aparición e incremento pueden relacionarse directamente con la perturbación antropogénica del área. En el caso de P. flavomarginata y otros Gymnetini, los incrementos se atribuyen al uso más frecuente de las trampas cebadas con fruta fermentada. Cyclocephala fasciolata y Chlorota limbaticollis también acuden a estas trampas, pero desde 1979 se observó que son numerosas en las inflorescencias de las palmáceas Astrocharyum mexicana, donde no se les había buscado antes, o sea que se les puede considerar como especialistas. Otras especies sólo registradas en 1984-90 se obtuvieron en las partes más elevadas de los terrenos de la estación (400-530 m snm) donde no se exploró en el primer período. Estas son parte de los linajes asociados con bosques más frescos, del tipo mesófilo de montaña, como Heterosternus buprestoides y Plusiotis alphabarrerai, que pueden catalogarse como remanentes de una fauna pleistocénica en Los Tuxtlas.

Resumiendo, tras una década no se constatan desapariciones de Melolóntidos en Los Tuxtlas y si disminuciones en las capturas de algunas pocas especies. Sin embargo, durante el periodo 1984-1990 parece producirse un enriquecimiento de las comunidades. Creemos que las causas de este incremento de la diversidad pueden atribuirse en parte al notable aumento del esfuerzo de captura (tabla 1), pero también a la alteración antropogénica del área. El aumento de las zonas de vegetación perturbada y del efecto de borde parece haber influido en la composición faunística de estas comunidades, incrementando la diversidad total y la dominancia.

Los Tuxtlas



La Michilia

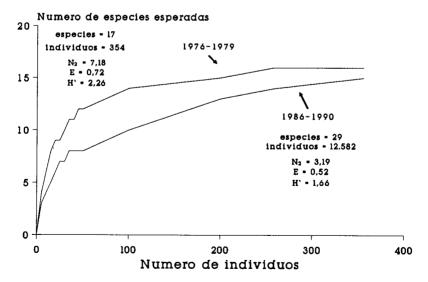


Figura 5. Curvas de rarefacción (HURLBERT, 1971) calculadas sobre los datos de la familia Scarabaeidae de ambas zonas de estudio y ambos periodos de muestreo. En cada caso se indica el número de especies y de individuos recolectados, los valores de los índices de diversidad de Shannon (H') y Hill (N_2) y el valor de el índice de equidad (E) denominado razón modificada de Hill (Ludwig & REYNOLDS, 1988).

Respecto a los Escarabeidos, encontramos una mayor riqueza durante el periodo 1984-1990 en la estación de Los Tuxtlas, pero parece que estas comunidades poseen una mayor dominancia por parte de unas pocas especies. De nuevo, probablemente esta sea la causa de que los datos de este periodo se ajusten peor a la lognormalidad. Efectivamente, sólo dos especies capturadas durante el segundo periodo de muestreo suponen el 81% del total de ejemplares recolectados: Coprophanaeus telamon corythus y Deltochilum pseudoparile. A nuestro juicio, este incremento en la diversidad se debe prioritariamente al mayor esfuerzo de captura (tabla 1) y, sobre todo, a la utilización de trampas de luz que permitieron la captura de Aphodiinae.

Existe una profunda diferencia faunística entre las comunidades de Escarabeidos de ambos periodos. Durante 1984-1990 sólo aparece Coprophanaeus aff. pluto como especie característica e incrementan su presencia diversas especies de Aphodiinae de rara captura. La colecta de estos Aphodiinae se debea la utilización extensiva durante este periodo de las trampas de luz y no tiene significación biológica. Sin embargo la presencia de Coprophanaeus aff, pluto es más controvertida. Se trata de una taxon todavía mal reconocido sistematicamente. A nuestro juicio puede tratarse de C. chiriquensis Olsouff, o una especie cercana no descrita la cual, tal vez, se encuentra en proceso de expansión desde Centroamérica.

Sin embargo, seis especies de Escarabeidos disminuyen su abundancia durante el segundo periodo de manera notable: Sulcophanaeus chryseicollis, Copris laeviceps, Dichotomius carolinus colonicus, D. satanas, Canthon (G.) femoralis y Eurysternus caribaeus.

La disminución de D. carolinus en las muestras solo se explica por haber evitado la recolección de todos los ejemplares atraídos por las luces de la estación, ya que no acude a las copro y necrotrampas. Es una especie típica de campo abierto cuya dispersión ha estado favorecida por la expansión continúa del ganado bovino; puede no ser muy abundante, pero está activa durante todo el año en los alrededores de la estación. Canthon femoralis se captura en abundancia mediante coprotrampas suspendidas de los árboles, y este método no se empleó durante el segundo período. Sulcophanaeus chryseicollis es estrictamente umbrófilo y coprófago, tal vez el menor número de trampas empleadas durante el segundo período repercutió en su representatividad.

El bajo número de individuos de Copris laeviceps, Dichotomius satanas y Eurysternus caribaeus, en el segundo período si es de extrañar, porque son especies que acuden a la NTP-80, y debieran mostrar una representación mucho mayor, máxime si comparamos el esfuerzo de captura realizado. Las tres pueden considerarse especies más dependientes de las condiciones selváticas, aunque D. satanas se ha observado ocupando el campo abierto en otras regiones de México. Es probable que en estas especies sí se esté reflejando el impacto de la perturbación.

El caso de la Reserva de la Biosfera de La Michilía

Aunque durante el periodo 1986-1990 es mucho mayor el esfuerzo de captura, la riqueza de especies de Melolóntidos en La Michilía es muy similar en ambos periodos. Las estimaciones realizadas por medio de los distintos estadísticos no permiten modificar esta suposición. Sin embargo, aunque todos los parámetros estimados de diversidad varían poco entre ambos periodos de muestreo, parece que la composición cualitativa de ambas comunidades si lo hace. Junto a Phyllophaga vetula y P. ciudadensis, de rara captura durante el segundo periodo, pero abundantes durante el primero, cinco especies principales caracterizan la comunidad del periodo 1976-1979: Phyllophaga ravida, P. molopia, P. parilis, Orizabus isodonoides y Xyloryctes thestalus. Estas especies pueden agruparse en dos conjuntos: el de aquellas características de condiciones forestales (P. molopia, P. parilis, P. ciudadensis y X. thestalus) y el de aquellas sobre todo abundantes bajo condiciones más heliófilas (P. ravida, P. vetula y O. isodonoides). Cinco de estas siete especies desaparecen de las colectas efectuadas durante 1986-1990 y las otras dos disminuyen ostensiblemente su abundancia. Se puede decir que la composición vegetal de esta área apenas se ha modificado

Apéndice I. Especies de Melolonthidae de "Los Tuxtlas", Veracruz.

Taxa	Periodo 71-7	78 Periodo 84-90	Taxa P	eriodo 71-7	'8 Periodo 84-90
Ceraspis pilatei Harold	32	16	Phalangogonia lacordaire	i B. 0	2
Macrodactylus fulvescens	s B. 0	26	Hoplia squamifera Burmei		2
Phyllophaga (Chl.) aegro	ta 0	1	H. teapensis Bates	0	2
P. (Chl.) latipes (Bates)	3	12	Aspidolea fuliginea Burm.		4
P. (Phyl.) cinnamomea (E	3.) 2	3	Stenocrates cultor Burmeis		2
P. (P.) misteca (Bates)	4	5	Dyscinetus dubius Olivier	5	4
P. (P.) strumi (Bates)	10	23	Cyclocephala amazonica (-	38
P. (P.) tenuipilis (Bates)	10	18	C. complanata Burmeister		7
P. (P.) testaceipennis (Bla	an.) 4	14	C. guttata Bates	1	16
P. (P.) schizorhina (Bates	3) 0	4	C. sparsa Arrow	1	16
P. (P.) dasypoda (Bates)	0	8	C. lunulata Burmeister	57	169
P. (P.) lenis (Horn)	0	1	C. aff. sororia Bates	9	6
P. (P.) aff. crinalis (Bates	3) 1	1	C. maffafa Burmeister	2	24
P. (P.) aff, rugulosa (Blar	1.) 0	2	C. sanguinicollis Burmeiste		40
P. (P.) aff. parvisetis (Bat	tes) 0	1	C. sexpunctata Laporte	2	25
P.(P.) sp.	0	1	C. stictica Burmeister	7	67
Diplotaxis hirsuta Vaurie	13	25	C. fasciolata Bates	0	26
D. simplex Blanchard	4	. 1	C. gravis Bates	0	23
D. sp.	0	2	C. maculiventris Hohne	0	9
Anomala marginicollis Ba	ites 7	12	C. aequatoria Endrodi	0	2
A. plurisulcata Bates	10	28	C. melanocephala (Fab.)	8	27
A. undulata Melsheimer	4	20	Ligyrus ebenus DeGeer	2	0
A. valida Burmeister	0	1	L. sallei Bates	1	3
A. foraminosa Bates	0	5	L. bituberculatus Beauv.	18	2
A. discoidalis Bates	0	22	Coelosis biloba (L.)	4	6
A. micans Burmeister	0	6	Strategus aloeus (L.)	54	6
A. aff. forreri Bates	0	1	S. longichomperus Ratcliffe	e 6	4
A. granulipyga Bates	0	4	Enema endymion Chevrolat	t 23	1
A. semicincta Bates	0	8	E. pan Fabricius	4	1
A. cincta Say	0	51	Heterogomphus chevrolati	B. 1	0
A. cupricollis Chevrolat	0	3	Podischnus agenor (Olivier	1	4
A. sp. 1	0	14	Megasoma elephas (Fab.)	31	6
A. sp. 2	0	7	Golofa tersander Burmeiste	er 21	7
A. sp. 3	0	1	Phileurus valgus (L.)	4	3
Strigoderma casor Newma		13	Ph. didymus (L.)	3	5
S. teapensis Bates	4	3	Ph. truncatus Beauvois	0	3
S. mexicana Blanchard	1	3	Homophileurus tricuspis Pro	ell 0	1
S. sulcipennis Burmeister	0	25	Hemiphileurus dejeani Bate	es 0	5
S. orbicularis Burmeister	0	9	Hemiphileurus sp.	2	4
S. aff. intermedia Bates	0	22	Spodistes mniszechi (Thom.	.) 15	19
Cnemida aterrima Bates	1	4	Inca clathrata sommeri Wes	st. 2	3
Rutela specularis Bates	0	3	Genuchinus v-notatus West.	. 1	0
Heterosternus buprestoide.		1	Cotinis subviolacea (G. & P	P.) 1	7
Macropoides crassipes (Ho		45	Amithao cavifrons Burm.	7	11
Macropoidelimus mniszech		20	A. erythropus Burm.	0	1
Macraspis lucida (Olivier)		3	Paragymnetis hebraica diff.		6
Chlorota limbaticollis Blan		7	P. flavomarginata sallei Sch		25
Chasmodia collaris Blan.	0	7	Hoplopyga liturata (Olivier)		2
Pelidnota notata Blanchare	-	26	Gymnetis bajula Olivier	0	2
P. strigosa Laporte	16	4	G. stellata (Latreille)	0	1
P. punctulata Bates	32	9	Maculinetis maculosa (Oliv.	•	8
P. frommeri Hardy	9	7	Argyripa porioni Arnaud	0	2
Plusiotis diversa Ohaus	33	25	Euphoria pulchella G. & P.	1	10
P. chloreis Bates	0	1	E. westermanni G. & P.	0	60
P. alphabarrerai Morón	0	2	E. aff. leucographa G. & P.	0	6

Taxa	Periodo 71-78 Periodo 84-90		Taxa	Periodo 71-78 Periodo 84-90	
E. leprosa Burmeister	0	1	Euphoria sp.	0	2
Totales (individuos)	642	1.324	Totales (especies)	60	109

Apéndice II. Especies de Melolonthidae de "La Michilía", Durango.

Taxa	Periodo 76-7	9 Periodo 86-90	Taxa P	eriodo 7	76-79 Periodo 86-90
Phyllophaga ravida (Blai	n.) 32	0	Anomala castaniceps Bate	s 7	1
P. dentex (Bates)	5	2	A. hoepfneri Bates	2	4
P. blanchardi (Arrow)	960	742	Anomala sp.	4	3
P. beckeri (Moser)	2	7	Anomalacra clypealis Case	ev 2	23
P. vetula (Horn)	93	2	Rutelisca durangoana Oha		. 8
P. molopia (Bates)	22	0	Parabyrsopolis chihuahua		4
Phyllophaga sp. 1	1	0	Chrysina erubescens Bates		12
Phyllophaga sp. 2	4	8	Plusiotis adelaida (Hope)	2	2
P. pentaphylla (Bates)	7	2	P. lecontei Horn	7	15
P. ciudadensis (Bates)	37	2	Cyclocephala barrerai Ma	rt. O	11
P. cavata (Bates)	91	32	Ancognatha manca LeC.	116	183
P. parilis (Bates)	22	0	Coscinocephalus cribrifron		2
P. disparilis (Horn)	2	0	Orizabus rubricollis Prell	1	0
Diplotaxis brevicollis Bat	es 6	1	O. brevicollis Prell	ż	2
D. denticeps Bates	26	56	O. clunalis LeC.	ĩ	1
D. saltensis Vaurie	75	141	O. isodonoides Fairm.	19	'n
D. glabrimargo Vaurie	0	4	Strategus cessus Casey	7	1
D. rosae Vaurie	0	13	Xyloryctes ensifer Burm.	11	10
D. hebes Bates	7	13	X. thestalus Bates	48	0
D. tarsalis Schaffner	319	85	Gymnetina cretacea LeC.	0	1
Macrodactylus impressus	B. 2	0	Cotinis mutabilis G. & P.	5	0
M. rufescens Bates	0	2	Euphoria quadricollis Bate	_	0
Isonychus arizonensis Hov	w. 1	0		3 1	V
Totales (individuos)	1.963	1.395	Totales (especies)	39	33

y, si acaso, ha sufrido un proceso de regeneración. En este contexto, la regresión de las especies heliófilas era esperable, no así la de las especies forestales.

Durante el periodo 1986-1990 sólo hay tres especies de Melolóntidos que aparezcan o aumenten notablemente su abundancia respecto al periodo anterior: Anomalacra clypealis, Diplotaxis rosae y Cyclocephala barrerai. Las dos primeras son propias de hábitats forestales y podríamos presumir que su aparición está relacionada con la mejoría de la cubierta vegetal, pero la aparición de C. barrerai, ligada a ambientes soleados es, de nuevo, difícil de interpretar.

Como vemos los resultados son contradictorios. El mantenimiento e incluso mejoría de la cubierta vegetal, no parece correlacionarse de forma evidente, ni con un incremento de la diversidad de Melolóntidos, ni con una mayor dominancia por parte de las especies de bosque. Tal vez en este caso, sea preciso efectuar colectas tras un lapso de tiempo más prolongado para comprender mejor el fenómeno.

Respecto a los Escarabeidos, las estimaciones de la riqueza hay que interpretarlas con prudencia. A nuestro juicio, el número total de especies no es muy distinto entre ambos periodos de muestreo y las diferencias son debidas, principalmente, al aumento del esfuerzo de muestreo. Durante 1976-1979 sólo una especie puede considerarse característica (Ochodaeus sp.). En cambio, durante 1984-1990 parece que existe una mayor dominancia por parte de unas pocas especies y que las comunidades son, por tanto, más desequilibradas. Este periodo se caracteriza por la aparición exclusiva de 4 Aphodiinae abundantes: Aphodius sp. aff. fuliginosus, Aphodius hogei, Ataenius sp. y Aphodius sp. C. Estas especies, junto a Oniticellus rhinocerulus, Onthophagus cochisus, O. fuscus

Apéndice III. Especies de Scarabaeidae de "Los Tuxtlas", Veracruz.

Apéndice III. Especies de Scarabaelade de Los Fancies			Dario	Periodo 71-78 Periodo 84-90		
Taxa Peri	odo 71-78	Periodo 84-90	Taxa	ALC /I /C		
		2	E. angustulus Harold	5	2	
Sulcophanaeus chryseicollis	25	27	F. velutinus Bates	0	1 £1	
Phanaeus endymion Harold	11	0	Onthophagus rhinolophus H.	92	51	
Ph. sallei Harold	1	521	O. batesi Howden & Cartw.	8	30	
Coprophanaeus telamon cor.	49	20	O. nasicornis Harold	5	2	
C aff, pluto Harold	U	26	O crinitus Harold	2	0	
Copris lugubris Boheman	13	14	Digitonthophagus gazella (F.)) 0	10	
C. laeviceps Harold	72	3	Ataenius capitosus Harold	0	10	
Dichotomius carolinus col.	34	19	A. rickardasi Hinton	0	2 7	
D. satanas Harold	70	0	A. cribrithorax Bates	1	2	
Ontherus mexicanus Harold	l 1	5	A. aff. euglyptus Bates	0	4	
Ateuchus illaesum Harold	1 s 0	3	Ataenius SD.	0	1	
Canthidium aff. ardens Bate	s 0 71	30	Termitodius peregrinus Hin.	0	2	
Canthidium sp.	4	1	Aphodius lividus Olivier	0	. 1	
Uroxys boneti Per. & Halff.		3	A. sallei Harold	0	3	
Bdelyropsis newtoni Howde		32	Aphodius sp. 1	0	9	
Canthon (Canthon) c. cyan.		5	Anhodius sp. 2	0	2	
C. (C.) aff. morsei Howden	0	3	Angides laticollis Harold	4	3	
C. (C.) indigaceus chiapas		2	Chaetodus aff. lacandonicus	0	9	
C. (Glaph.) subhyalinus Ha	r. 1 141	8	Neoathyreus interruptus Ho	w. 0	13	
C. (Glaph.) f. femoralis Ch.	-	ĭ	Ceratocanthus vicarius Bate	es 2	0	
C. (Glaph.) gpo. coprocan.	•	18	C. relucens Bates	1	0	
Deltochilum gibb. sublaeve	314	1.238	Germarostes globosus (Say)) [1	
D. pseudoparile Paulian		8	Ochodaeus sp.	U	1	
Eurysternus caribaeus (He	r.) 42 3	15	Aegidium cribratum Bates	0	1	
E. mexicanus Harold	-		Totales (especies)	31	45	
Totales (individuos)	1.031	2.170	Totales (especies)			

Apéndice IV. Especies de Scarabaeidae de "La Michilía", Durango.

Apéndice IV. Especies de Sc			Taxa P	eriodo 76-79	Periodo 86-90
Phanaeus quadridens Say Copris klugi Harold C. megasoma M. & H. Oniticellus rhinocerulus Bat Sisyphus submonticolus Hov Onthophagus cochisus Brow O. fuscus Brown O. coproides Horn Aphodius duplex LeC. A. aff. consentaneus LeC. A. aff. nigrita (Fab.) A. cruentatus LeC. A. aff. coloradensis Horn A. opisthinus Bates A. michiliensis Deloya A. asellus Schmidt Totales (individuos)	21 3 . 10 v. 1 rn 40 14 5 2 0 1 0 10 23 0	20 85 2 88 112 1.112 997 4 0 3 0 8 9 110 7 7	A. fuliginosus Harold A. aff. fuliginosus Har. A. hogei Bates A. aff. Hogei Bates A. aff. Concavus Say Aphodius sp. 1 Aphodius sp. 2 Aphodius sp. A Aphodius sp. B Aphodius sp. C Aphodius sp. D Ataenius aff. texanus Har Ataenius sp. Megatrupes cavicollis Bac Ceratotrupes bolivari M Ochodaeus sp. Totales (especies)	94 0 0 0 10 0 0 0 0 0 0	1.940 684 6.550 2 400 1 8 5 3 42 1 14 39 116 312 0

fuscus, Aphodius opisthius, A. fuliginosus, A. sp. aff. concavus y Ceratotrupes bolivari, constituyen el conjunto característico de los muestreos de 1984-1990. En total un 40% de las especies recolectadas durante el periodo 1986-1990 han variado mucho sus abundancias o aparecen por primera vez. El aumento en el número de especies capturadas se debe, sobre todo, a los Aphodiinae, los cuales se colectaron durante el segundo periodo debido a la mayor intensidad de las colectas directas (tabla 1). Aparte de éstas especies, el mayor esfuerzo de colecta del periodo 1986-1990 sólo ha permitido incrementar notablemente la abundancia del resto de las especies y, por tanto, se puede decir que no hay diferencias ostensibles en la composición cualitativa de las comunidades de Escarabeidos copro-necrófagos de ambos periodos.

CONCLUSIONES

En la estación de Los Tuxtlas las comunidades de los dos grupos taxonómicos considerados incrementan su riqueza durante el segundo periodo de muestreo. Que el número de especies aumente con la alteración ambiental es un resultado constatado frecuentemente (CONNELL, 1978), incluso en la propia región de Los Tuxtlas (RAGUSO & LLORENTE-BOUSQUETS, 1990). Sin embargo, si consideramos la variación en la composición de las comunidades, ambos grupos taxonómicos se comportan de manera diferente: en los Melolóntidos este incremento en la heterogeneidad ambiental, producido por la alteración antrópica, se manifiesta en un incremento de la dominancia y, sobre todo, en la aparición de nuevas especies heliófilas invasoras; mientras que en los Escarabeidos también se incrementa la dominancia drásticamente, pero no aparecen nuevas especies, sino que desaparecen o disminuyen las poblaciones de ciertas especies propias de selva. De este modo, es posible que ambos grupos taxonómicos indiquen aspectos diferentes relacionados con la alteración de este paisaje. Las comunidades de Escarabeidos, relacionadas con los excrementos y la carroña, se empobrecen y tenderían a estar dominadas por unas pocas especies generalistas, como consecuencia de la desaparición de los vertebrados. En cambio las comunidades de Melolóntidos, relacionadas mucho más con la cubierta vegetal, tienden a incluir especies dominantes adaptadas a la flora oportunista que modifica y hace más heterogeneo el paisaje característico de la selva.

El panorama en La Michilía es diferente. En este caso no puede hablarse de un patente incremento de la riqueza en ninguno de los grupos. La aparición de nuevas especies de Escarabeidos es fácilmente atribuible a la variedad e incremento del muestreo. A nuestro juicio, estas comunidades no han sufrido grandes modificaciones y, si acaso, se ha incrementado la dominancia por parte de algunas especies, como consecuencia del aumento de las poblaciones de herbívoros salvajes. En el caso de los Melolóntidos, es difícil explicar los relevos faunísticos. La desaparición de algunas especies y la aparición de otras no puede relacionarse con la aparente "mejoría" de la vegetación. Es difícil decidir si este resultado tiene una significación biológica o es simplemente un artificio metodológico. Tal vez los dos factores estén influenciando estos resultados. La gran extensión de la zona de protección de esta reserva, junto a la limitación de la actividades humanas, puede haber influido de manera opuesta que en el caso de la estación de Los Tuxtlas, de modo que la regeneración de la vegetación haya disminuido la heterogeneidad florística e incrementado la presencia de la fauna de vertebrados, influyendo estos efectos desigualmente sobre las poblaciones de Escarabeidos y Melolóntidos. Es necesario realizar nuevas prospecciones y estudios faunísticos a medio plazo, para asegurar una tendencia de este tipo.

AGRADECIMIENTOS

Al Biól. Cuauhtémoc Deloya (Instituto de Ecología, Xalapa) por su ayuda durante el procesamiento de las muestras y los datos. Parte de este trabajo se desarrolló con el apoyo del convenio binacional España-México (CSIC-CONACYT) y representa una contribución al proyecto "Diagnóstico y Conservación de la Biodiversidad en México", patrocinado por el CONACYT, México, como una acción del Programa Multinacional CYTED.

BIBLIOGRAFIA

Bray J. R. & Curtis J. T., 1957 - An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin - Ecological Monographs, 27: 325-349.

- CONNELL J. H., 1978 Diversity in tropical rain forest and coral reefs Science, N. Y., 199: 1302-1310.
- HALFFIER G., FAVILA M. E., HALFFIER V., 1992 Comparative study of the structure of scarab guild in Mexican tropical rain forests and derived ecosystems Folia Entomol. Mex., 84: 131-156.
- Halffer G., Reyes-Castillo P., Maury M. E., Gallina S., Ezcurra E., 1980 La conservación del germoplasma: soluciones en México Folia Entomol. Mex., 46: 29-64.
- HOWDEN H. F. & SCHOLTZ C. H., 1986 Changes in a Texas dung beetle community between 1975 and 1985 (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae) Coleopts. Bull., 40 (4): 313-316.
- HOWDEN H. F. & YOUNG O. P., 1981 Panamian Scarabaeinae: Taxonomy, distribution and habits (Coleoptera: Scarabaeidae) Contrib. Amer. Ent. Inst., 18 (1): 1-204.
- HURLBERT S. H., 1971 The non-concept of species diversity: A critique and alternative parameters Ecology, 52: 577-586.
- Krebs C. J., 1989 Ecological Methodology. Harper & Row (eds.) New York: 1-653.
- Lot-Helgueras A., 1976 La estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: pasado, presente y futuro. En: Gómez-Pompa A., del Amo S., Vázquez-Yanes C., Butanda A. (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México CECSA, México: 31-51.
- Ludwig J. A. & Reynolds J. F., 1988 Statistical Ecology. A primer on methods and computing. Wiley & Sonds (eds.) New York: 1-337.
- MAGURRAN A. E., 1988 Ecological Diversity and its Measurement Princeton University Press, New Jersey: 1-179.
 MAY R. M., 1975 Pattern of species abundance and diversity. En: Ecology and Evolution of Communities. Cody M. L. & Diamond J. M. (eds.) Belnap Press, Cambridge: 81-120.
- Minshall G. W., Petersen Jr R. C., Ninz C. F., 1985 Species richness in streams of different sizes from the same drainage basin Am. Nat., 125: 16-38.
- Morón M. A., 1979 Fauna de Coleópteros Lamelicornios de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, UNAM, México An. Inst. Biol. UNAM (Serie Zool.), 50 (1): 375-454.
- ______, 1981 Fauna de Coleópteros *Melolonthidae* de la Reserva de la Biosfera "La Michilía", Durango, México Folia Entomol. Mex., 50: 3-69.
- MORÓN M. A. y BLACKALLER J., en prensa Melolonthidae y Scarabeidae (Insecta: Coleoptera). En: González-Soriano E., Dirzo R., Vogt R. (eds.). Historia Natural de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz Publ. Esp. Inst. Biol. UNAM, México.
- MORÓN M. A. y DELOYA C., 1991 Los Coleópteros Lamelicornios de la Reserva de la Biosfera "La Michilía", Durango, México Folia Entomol. Mex., 81: 209-283.
- MORÓN M. A. y Terrón R., 1984 Distribución altitudinal y estacional de los insectos necrófilos en la Sierra Norte de Hidalgo, México Acta Zool. Mex. (n. s.): 1-47.
- PRESTON F. W., 1948 The commonness, and rarity, of species Ecology, 29: 254-283.
- RAGUSO R. A. & LLORENTE J., 1990 The butterflies (Lepidoptera) of the Tuxtlas Mts., Veracruz, México, revisited: species-richness and habitat disturbance J. Res. Lepid., 29 (1-2): 105-133.
- RATCLIFFE B. C., 1991 The scarab beetles of Nebraska Bull. Univ. Nebraska State Mus., 12: 1-333.
- Woodruff R. E., 1973 The scarab beetles of Florida (Coleoptera: Scarabaeidae). Part 1. The Laparosticti Arthropods of Florida and Neighboring Land Areas, Florida Dept. Agric. Cons. Serv., 8: 1-220.