

Sobre Diversidad Biológica:  
El significado de las Diversidades

$\alpha$   $\beta$   $\gamma$   
alfa, beta y gamma

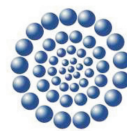
Gonzalo Halffter  
Jorge Soberón  
Patricia Koleff  
& Antonio Melic  
(eds.)



**S.E.A.**



**CONABIO**



**CONACYT**

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología



**DIVERSITAS**  
an international programme  
of biodiversity science

**m3m**  
vol. 4  
Monografías  
3er Milenio

**Sobre Diversidad Biológica:  
El significado de las Diversidades  
alfa, beta y gamma**



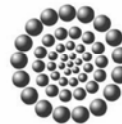
**S.E.A.**



**CONABIO**



**DIVERSITAS**  
an international programme  
of biodiversity science



**CONACYT**  
Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología

Zaragoza, 2005

Primera edición: 30 Noviembre 2005

Título:

***Sobre Diversidad Biológica:  
el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma.***

Editores:

Gonzalo Halffter, Jorge Soberón, Patricia Koleff & Antonio Melic

ISBN: 84-932807-7-1

Dep. Legal: Z-2275-05

m3m : Monografías Tercer Milenio  
vol. 4, SEA, Zaragoza.

Patrocinadores del volumen:

• **SOCIEDAD ENTOMOLÓGICA ARAGONESA (SEA)**

<http://entomologia.rediris.es/sea>

Avda. Radio Juventud, 37; 50012 Zaragoza (ESPAÑA)

• **COMISION NACIONAL PARA EL CONOCIMIENTO Y USO DE LA BIODIVERSIDAD (CONABIO) MÉXICO**

• **GRUPO DIVERSITAS-MÉXICO**

• **CONSEJO NACIONAL DE CIENCIA Y TECNOLOGÍA (CONACYT) MÉXICO**

Portada, diseño y maqueta: A. Melic

Imprime:

GORFI, S.A. Menéndez Pelayo, 4 - Zaragoza (España)

Forma sugerida de citación de la obra:

Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff & A. Melic (eds.) 2005. *Sobre Diversidad Biológica: el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. m3m-Monografías Tercer Milenio, vol. 4. SEA, CONABIO, Grupo DIVERSITAS & CONACYT, Zaragoza. IV + 242 pp.

Sobre Diversidad Biológica:  
El significado de las Diversidades

$\alpha\beta\gamma$

alfa, beta y gamma

Gonzalo Halffter  
Jorge Soberón  
Patricia Koleff  
& Antonio Melic  
(eds.)





**S.E.A.**

*Sociedad Entomológica Aragonesa*

D. Antonio Melic Blas  
Presidente

D. César González Peña  
Vicepresidente

D<sup>a</sup> Inés Montañés Alcaine  
Secretaria

Comité Editorial:  
Director Publicaciones: A. Melic  
Comité científico-editorial compuesto por  
22 entomólogos



**DIVERSITAS**  
an international programme  
of biodiversity science

**Grupo DIVERSITAS**

Dr. Gonzalo Halffter  
Presidente

Dra. Claudia E. Moreno  
Secretaria Técnica



**CONABIO**

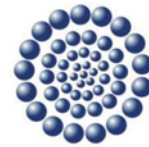
**Comisión Nacional para el  
Conocimiento  
y Uso de la Biodiversidad**

Ing. José Luis Luege Tamargo  
*Secretario Técnico*

Dr. José Sarukhán Kermez  
*Coordinador Nacional*

Mtra. Ana Luisa Guzmán y López Figueroa  
*Secretaría Ejecutiva*

M. en C. María del Carmen Vázquez Rojas  
*Dirección de Evaluación de Proyectos*



**CONACYT**

*Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología*

Dr. Gustavo Chapela Castañares  
Director General

Dr. Efraín Orestes Aceves Piña  
Director de Asuntos Internacionales

Lic. Clara Morán Andrade  
Subdir. de Organismos Multilaterales  
y Estrategia de Cooperación



## CAPÍTULO 16:

**Diversidad alfa y beta de los escarabajos del estiércol (Scarabaeinae) en Los Tuxtlas, México**

**Mario E. Favila**

Instituto de Ecología A.C.  
Apartado Postal 63  
Xalapa, Veracruz  
México  
favila@ecologia.edu.mx

**Sobre Diversidad Biológica:  
el Significado de las Diversidades  
Alfa, Beta y Gamma.**

Gonzalo Halffter, Jorge Soberón,  
Patricia Koleff & Antonio Melic (Editores)

Patrocinadores

COMISION NACIONAL PARA EL  
CONOCIMIENTO Y USO DE LA  
BIODIVERSIDAD (CONABIO) MÉXICO

SOCIEDAD ENTOMOLÓGICA ARAGONESA  
(SEA), ZARAGOZA, ESPAÑA.

GRUPO DIVERSITAS-MÉXICO

CONSEJO NACIONAL DE CIENCIA Y  
TECNOLOGÍA (CONACYT) MÉXICO

ISBN: 84-932807-7-1

Dep. Legal: Z-2275-05

**m3m: Monografías Tercer Milenio**

vol.4, S.E.A., Zaragoza, España

30 Noviembre 2005

pp: 209 – 219.

Información sobre la publicación:  
[www.sea-entomologia.org/m3m](http://www.sea-entomologia.org/m3m)

## DIVERSIDAD ALFA Y BETA DE LOS ESCARABAJOS DEL ESTIÉRCOL (SCARABAEINAE) EN LOS TUXTLAS, MÉXICO

Mario E. Favila

**Resumen:** Se analiza el conocimiento que hay sobre la diversidad de insectos a nivel de paisaje en Los Tuxtlas, Veracruz, México, considerado el remanente más septentrional de la selva amazónica. Se han registrado 2240 especies, 85 familias y 9 órdenes de insectos en Los Tuxtlas. Sin embargo, es posible que con un programa intensivo de muestreo el número de especies se triplique. Dada la dificultad que representa realizar el inventario y determinar el estado de conservación de todas las especies en la región, se propone que algunos grupos de insectos podrían ser usados como indicadores para evaluar los efectos de la fragmentación de la selva sobre la biodiversidad. Un ejemplo de análisis de la biodiversidad a nivel de paisaje en la región se presenta con los escarabajos coprófagos y necrófagos de la subfamilia Scarabaeinae. En toda la región se encontraron 44 especies de Scarabaeinae, 26 de ellas exclusivamente en los fragmentos de selva. De acuerdo a las estimaciones efectuadas con curvas de acumulación se podría llegar a 51 especies en toda la región. Los Análisis de clasificación y ordenación de los sitios en función de sus especies agruparon por una parte a los fragmentos de selva pequeños (menos de 40 hectáreas) y a los pastizales de la región, y por otra a los fragmentos de selvas chicos (60 a 90), medianos (100 a 300 ha) y grandes (más de 500 hectáreas). De esta forma, se observa una pérdida de especies de selva conforme se van reduciendo los fragmentos de vegetación. Los fragmentos pequeños sirven como refugio de algunas especies de selva, pero también son invadidos por especies de pastizales. Fragmentos de vegetación mínimos de 90 o más hectáreas conservan una buena proporción de las especies de selvas, pero es mejor que se tengan fragmentos más grandes y que estén conectados para conservar en buen estado ecológico y genético a las poblaciones de escarabajos coprófagos y necrófagos de la región de Los Tuxtlas.

**Palabras clave:** biodiversidad, selvas, Los Tuxtlas, grupos indicadores, Scarabaeinae.

### Alpha and beta diversity of dung beetles (Scarabaeinae) at Los Tuxtlas, Mexico

**Abstract:** Knowledge of insect diversity at landscape level is analyzed in Los Tuxtlas Veracruz, Mexico, on the northernmost Amazon Forest remnant. In Los Tuxtlas, 2240 insect species, 85 families, and 9 orders of insects have been recorded. However, it is possible that with an intensive sampling effort, the number of species could triple. Given the difficulty of doing such an inventory and determining the conservation status of all species in the region, some insect groups have been proposed as indicators to evaluate the effects of forest fragmentation on biodiversity. One example of biodiversity analysis at landscape level in the region focuses on coprophagous and necrophagous beetles of the subfamily Scarabaeinae. In the entire region, 44 species of Scarabaeinae were identified, 26 of which were found exclusively on forest fragments. According to estimates from accumulation curves, the number of species in the region could reach 51. Classification and ordination analyses of sites as a function of the species found there separated patches of forest (less than 40 ha) and pastureland from small (60 to 90 ha), medium (100 to 300 ha), and large (over 500 ha) forest fragments. Thus, a loss in species is being observed as vegetation fragments become smaller. Such fragments do serve as refuges for some forest species but are also invaded by pasture species. Vegetation fragments of at least 90 ha preserve a good proportion of forest species, but larger fragments are preferable; furthermore, to conserve coprophagous and necrophagous beetle populations in Los Tuxtlas in good ecological and genetic conditions, fragments should be connected.

**Key words:** biodiversity, tropical rain forest, Los Tuxtlas, indicator groups, dung beetles, Scarabaeinae.

### Introducción

La extinción contemporánea de especies es motivo de reciente preocupación internacional y ha provocado el nacimiento de una nueva área de investigación: la Biodiversidad. En la ecología de comunidades, el número de especies o diversidad específica es un elemento crucial de una comunidad; empero, en biodiversidad se considera la diversidad biológica a niveles de genes, individuos, poblaciones, especies y ecosistemas (Bawa *et al.*, 1991). El

reto es comprender los efectos de los procesos de destrucción y fragmentación de los ecosistemas provocados por la actividad humana sobre los diferentes niveles de la biodiversidad, para hacer mejores propuestas para su conservación.

Las selvas tropicales de México han estado fuertemente sometidas a procesos de extracción de sus recursos y a una tala inmoderada en los últimos 40 años. Un ejemplo muy claro y lamentable es el de Los Tuxtlas, en el estado de Veracruz. La región de Los Tuxtlas hasta no hace muchos años, mantenía una vegetación tropical exuberante que albergaba una gran diversidad de especies tanto vegetales como animales. A partir de la política de desmonte de los sesentas del siglo pasado, empiezan a surgir entre la selva nuevos paisajes simplificados y la ganadería y la agricultura ganan terreno rápidamente a los bosques tropicales de México. Los Tuxtlas, considerado el remanente más septentrional de la selva amazónica (Dirzo y Miranda, 1991), no fue la excepción y la pérdida de masa forestal y de especies que ahí habitaban han sido alarmantes hasta nuestros días. En 1998 se decreta la creación de la Reserva de la Biosfera "Los Tuxtlas" (Diario Oficial de la Federación, 1998), lo que le confiere un estatus de protección legal a la región.

Dado que el decreto se publicó cuando el daño estaba muy avanzado, la reserva de Los Tuxtlas presenta características muy particulares. Tiene 155,122 hectáreas, de las cuales 125,403 ha constituyen la zona de amortiguamiento que envuelve a tres zonas núcleo: el volcán San Martín (9,805 ha); la Sierra de Santa Marta (18,031 ha); y el volcán San Martín Pajapan (1,883 ha.) La mayor concentración de vegetación original se encuentra en los tres volcanes, mientras que la zona de amortiguamiento está formada por zonas ganaderas y de cultivo, mezcladas con fragmentos de selva en diferentes estados de conservación y de diferentes formas y dimensiones.

Con tan particular estructura de la reserva es necesario entender como influye la zona de amortiguamiento en la conexión entre las tres zonas núcleo, que presumiblemente conservan la mayor diversidad de especies de selva en la región. En este capítulo se analizan la relación entre los cambios de vegetación y los cambios en diversidad alfa y beta en la reserva de Los Tuxtlas de un grupo de insectos que ha sido utilizado como un grupo indicador para estudiar el efecto de la fragmentación de los bosques tropicales sobre la biodiversidad: los escarabajos del estiércol de la subfamilia Scarabaeinae (Halfpter y Favila, 1993; Favila y Halfpter, 1997; Halfpter, 1998). El análisis regional de la diversidad de los Scarabaeinae permitirá comprender los patrones de respuestas de las especies ante perturbaciones de diferente intensidad, en este caso, ante la fragmentación y la modificación de la vegetación de una matriz que, antes de la fragmentación era, en principio, homogénea y ahora es muy compleja. Es deseable realizar estudios similares con otros grupos de insectos y otros organismos para hacer propuestas de conservación más robustas. Es factible que además de los Scarabaeinae, otros grupos de insectos puedan servir para estos fines en Los

Tuxtlas; sin embargo, esto depende, entre otros factores, del conocimiento que se tenga de ellos. Por esta razón, primero se presenta un análisis sobre el conocimiento de los insectos en la región de Los Tuxtlas.

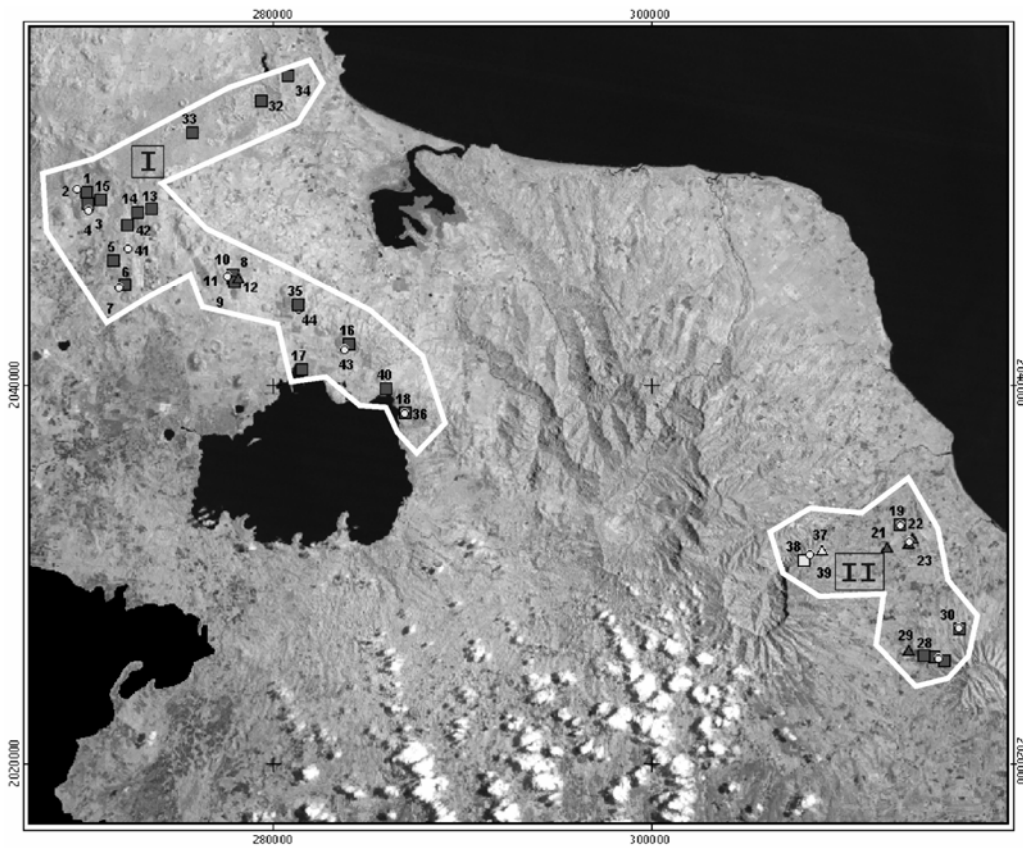
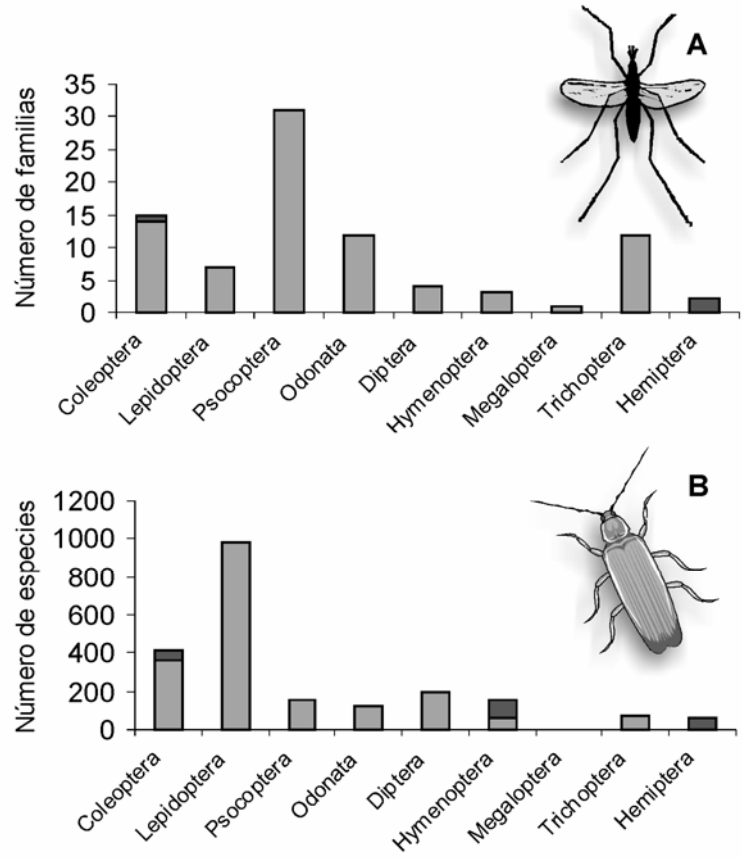
### Los insectos en Los Tuxtlas

Se tienen registradas en la literatura aproximadamente 2240 especies de insectos en Los Tuxtlas, pertenecientes a 85 familias y 9 ordenes (Fig. 1) (véase González *et al.*, 1997; Favila, 2004). Dos mil doscientos cuarenta especies de insectos es un número respetable, más aún si se suma con 45 especies de anfibios, 117 de reptiles (Vogt *et al.*, 1997), 286 especies de aves residentes y 275 de migratorias (Winker, 1997), y 128 especies de mamíferos (Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero, 1997) de Los Tuxtlas. Los insectos son el grupo más diverso de la tierra, por lo que podemos preguntarnos ¿Realmente cuántas especies existen en Los Tuxtlas? Favila (2004) efectuó un análisis sobre la distribución espacial de las colectas de insectos en Los Tuxtlas y encontró que de 85 grupos taxonómicos a nivel de familia, el 77% se han colectado en La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, perteneciente a la Universidad Autónoma de México, a la cual se le llamará aquí "La Estación", o en sitios cercanos a ésta, tanto en las partes altas o bajas del volcán San Martín Tuxtla. Solo dos grupos, Odonata y Lepidoptera (el 14% del total de familias), se han colectados en el volcán San Martín Tuxtla, la Sierra de Santa Marta y el volcán San Martín Pajapan (González, 1997; Raguso y Llorente, 1997). Las hormigas de la subfamilia Ecitoninae se han colectadas en prácticamente toda la región, pero en su mayoría son colectas muy antiguas (véase Quiroz-Robledo y Valenzuela-González, 1995; Rojas y Cartas, 1997).

Es claro que tenemos muchas lagunas en nuestro conocimiento sobre la diversidad de insectos en la región. Inclusive, hay otros grupos de insectos que potencialmente se encuentra en Los Tuxtlas, pero aún no han sido estudiados o debidamente registrados. Por ejemplo, en la colección entomológica de La Estación se encontraron ejemplares identificados de siete órdenes que no están consignados en la literatura (Favila, 2004). Además, hay que considerar la información, no fácilmente disponible, en otras colecciones como las del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México y del Instituto de Ecología A. C. Considerando que Los Tuxtlas forma parte de la zona de confluencia entre la región néartica y neotropical (Halfpter, 1976, 1987, 1991) es factible que en Los Tuxtlas podamos encontrar entre 8000 a 12000 especies de insectos (Favila, 2004).

El esfuerzo para lograr conocer la diversidad de insectos en Los Tuxtlas es enorme, y más difícil es efectuar estudios comparativos entre grupos de insectos para evaluar la forma en que la fragmentación está afectando la diversidad de estos organismos en la región. Algunos grupos que por su buen conocimiento taxonómico y de su historia natural podrían ser buenos indicadores son: Lepidoptera, que ha sido propuesto como un grupo indicador por Brown (1991), Odonata, Psocop-

**Fig. 1.** Número de familias y especies de insectos registrados en Los Tuxtlas de acuerdo a el Libro Historia Natural de Los Tuxtlas editado por González Soriano *et al.* (1997) (gris claro) y a otras fuentes (gris oscuro) (en Favila, 2004).



**Fig. 2.** Sitios de colectas de escarabajos coprófagos y necrófagos en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. El recorrido I corresponde al volcán San Martín Tuxtla y los fragmentos que unen al volcán con la Sierra de Santa Marta. El recorrido II incluye a la Sierra de Santa Marta y el volcán San Martín Pajapan, así como a los fragmentos de selva que están entre ambos.



**Tabla I. Localidades en donde se colectaron escarabajos coprófagos y necrófagos en la región de Los Tuxtlas. En la primera columna están los números consecutivos de cada sitio según se fueron registrando en el trabajo de campo. Algunos sitios solo se visitaron una vez, por lo que no se incluyen. Precisión del GPS  $\pm$  100 m.**

No.	Localidad	Municipios	Altitud GPS	Latitud	Longitud	Area (Ha)	Tipo de Vegetación
4	Predio Chininan	San Andrés Tuxtla	960	18 31 23.1	95 10 34.0		Pastizal de Bosque Mesófilo
5	Cerro Megallo	San Andrés Tuxtla	870	18 29 56.4	95 09 49.4	30	Acahual de Selva Alta Perennifolia
6	Cerro Sonpaso	San Andrés Tuxtla	690	18 29 12.5	95 09 27.6	40	Selva Alta Perennifolia
7	Pastizal Velasco	San Andrés Tuxtla	720	18 29 08.7	95 09 35.7		Pastizal de Selva Alta Perennifolia
8	Cerro El Gallo	Catemaco	810	18 29 32.2	95 06 13.2	280	Selva Alta Perennifolia
9	Acahual Cortez	Catemaco	790	18 29 26.1	95 06 12.8	90	Acahual de Selva Alta Perennifolia
11	Pastizal Cortel	Catemaco	720	18 29 23.2	95 06 14.4		Pastizal de Selva Alta Perennifolia
12	Cerro Jegal	Catemaco	720	18 29 19.6	95 06 10.2	60	Selva Mediana Perennifolia
13	Ruiz Cortinez	San Andrés Tuxtla	1020	18 31 24.7	95 08 40.5	4440	Acahual de Bosque Mesófilo de montaña
16	Pipiapan	Catemaco	360	18 27 35.6	95 02 41.6	510	Selva Mediana Perennifolia
17	Nancyaga	Catemaco	150	18 26 50.8	95 04 06.7	80	Selva Mediana Perennifolia
18	La Cabaña del Tigre	Catemaco	300	18 25 38.6	95 00 59.0	230	Selva Mediana Perennifolia
19	Barranca Magallanes	Tatahuicapan	60	18 22 34.7	94 46 07.5	10	Selva Mediana Perennifolia
20	Pastizal Magallanes	Tatahuicapan	90	18 22 34.5	94 46 06.4		Pastizal de Selva Mediana
21	Acahual Magallanes	Tatahuicapan	210	18 21 57.0	94 46 29.6	3	Acahual de Selva Mediana
22	Acahual Simplicio 1	Tatahuicapan	270	18 22 12.8	94 45 43.6	2	Acahual de Selva Mediana
23	Acahual Simplicio n	Tatahuicapan	240	18 22 03.2	94 45 49.8	2	Acahual de Selva Mediana
24	Pastizal 'Simplicio	Tatahuicapan	360	18 22 06.3	94 45 47.8		Pastizal de Selva Mediana
25	San Martín Pajapan	Mecayapan	660	18 18 47.1	94 45 02.1	1840	Selva Mediana Perennifolia
27	Pastizal Pajapan	Mecayapan	570	18 18 43.9	94 44 53.2		Pastizal de Selva Mediana
28	Barranca Pajapan	Mecayapan	360	18 18 48.1	94 45 20.8	1840	Selva Mediana Perennifolia
29	Acahual Canul	Mecayapan	240	18 19 00.4	94 45 47.5	7	Acahual de Selva Mediana
30	Selva La Valentina	Mecayapan	480	18 19 35.6	94 44 16.7	1840	Selva Mediana Perennifolia
31	Pastizal La Valentina	Mecayapan	480	18 19 36.5	94 44 17.7		Pastizal de Selva Mediana
32	Lázaro Cárdenas	San Andrés Tuxtla	270	18 34 35.3	95 05 27.4	560	Selva Alta Perennifolia
33	La Perla de San Martín	San Andrés Tuxtla	810	18 33 38.8	95 07 30.1	560	Bosque Mesófilo de Montaña
34	Estación Biológica	San Andrés Tuxtla	180	18 35 18.0	95 04 38.8	560	Selva Alta Perennifolia
35	Cerro Buena Vista	Catemaco	540	18 28 34.5	95 04 13.1	156	Selva Alta
36	Pastizal Tigre	Catemaco	330	18 25 39.2	95 00 59.2		Pastizal de Selva Alta
37	Acahual Gpe. Victoria	Tatahuicapan	750	18 21 51.1	94 48 26.3	105	Acahual de Selva Mediana
38	Selva Gpe. Victoria	Tatahuicapan	750	18 21 32.4	94 48 58.5	14488	Selva mediana perennifolia
40	Cerro Coyame	Catemaco	480	18 26 16.6	95 01 24.2	87	Selva Mediana Perennifolia
41	Pastizal Megallo	San Andrés Tuxtla	870	18 29 56.4	95 09 49.4	30	Pastizal de Selva Alta Perennifolia
42	El Encinal	San Andrés Tuxtla	1030	18 31 15.4	95 09 47.1	10	Bosque de Encino
43	Pastizal Pipiapan	Catemaco	360	18 27 35.6	95 02 41.6		Pastizal de Selva Mediana
44	Pastizal Buena Vista	Catemaco	540	18 28 34.5	95 04 13.1		Pastizal de Selva Alta

tera y Trichoptera (véase González, 1997; García Aldrete, 1997; Bueno, 1997). De estos órdenes, algunas familias podrían ser muy útiles para este tipo de trabajos. Cabe aclarar que los Scarabaeinae han sido usados previamente para estudios de biodiversidad en Los Tuxtlas, pero restringidos a los fragmentos cercanos a la Estación (Estrada *et al.*, 1998; Estrada y Coates-Estrada, 2002), no a toda la región.

### Diversidad alfa y beta de los escarabajos de estiércol en Los Tuxtlas

El trabajo de campo se realizó en la región de Los Tuxtlas, Veracruz (18° 05' y 18° 45' latitud norte y 94° 35' y 95° 30' longitud oeste), de enero de 1999 a agosto del 2000, estableciéndose dos recorridos de colecta. El primero abarcó el Volcán San Martín Tuxtla hasta las

estribaciones de la Sierra de Santa Marta (recorrido I) (Fig. 2, véase Tabla I, en el que se da la información de las localidades). A la zona con los fragmentos de selva que se encuentran entre el volcán San Martín Tuxtla y la Sierra de Santa Marta se le dio el nombre de corredor San Martín-Santa Marta. El segundo recorrido incluyó al Volcán San Martín Pajapan, los acahuales que lo unen con la sierra de Santa Marta y las estribaciones de esta misma (recorrido II). Los tipos de vegetación muestreados fueron: bosque mesófilo de montaña, encinal, selva alta perennifolia, selva mediana perennifolia y sus correspondientes acahuales y pastizales. En cada uno de los sitios, por salida, se colocaron dos juegos de cuatro trampas de caída (Halfiter y Favila, 1993), dos cebadas con excremento humano y dos con pescado, separando cada juego 100 metros. Las trampas se dejaron durante 48 horas.

Para evaluar la diversidad alfa, se utilizaron curvas de acumulación de especies para cada localidad; sin embargo, debido a que se tiene muchos sitios, se decidió agruparlos por tipo de vegetación y tamaño para evaluar el esfuerzo de captura, y de esta forma tener una estimación de la diversidad alfa. Se utilizó el estimador no paramétrico MMEan (Colwell y Coddington, 1995) debido a que los datos fueron muy variables por sitio y a que cuando se utilizaron los modelos asintóticos propuestos por Soberón y Llorente (1993), los datos no siempre cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza. Aunque se uniformizó el criterio con un sólo estimador no paramétrico, en las tablas donde se presentan las comparaciones para evaluar el esfuerzo de captura se ponen otros estimadores que salen en las corridas del programa EstimateS de Colwell (1997). Los sitios de selvas altas y medianas se agruparon en los siguientes tamaños: G = más de 500 hectáreas; M = entre 100 y 300 hectáreas; CH = 60-90 hectáreas, F = menos de 40 hectáreas. Los sitios de los pastizales se agruparon en un solo bloque. Además, se analizó la dominancia en cada tipo de vegetación por tamaño de fragmento, considerando la abundancia relativa y la biomasa (peso seco) para cada tipo de vegetación analizada.

Los sitios fueron clasificados en función de sus especies por medio de un análisis divisivo de la información (Ezcurra y Equihua, 1984). Además, se realizó un análisis de componentes principales para los sitios

tomando como atributo de cada uno las especies. De esta forma, con estos dos enfoques se analizó la diversidad beta (análisis entre hábitat).

Los posibles cambios del gremio de los Scarabaeinae de selvas se analizaron tomando en consideración los criterios propuestos por Halfter y Favila (1993): proporción de especies cavadoras/rodadoras, coprófagas/necrófagas, y diurnas/nocturnas.

### Resultados

En toda la región analizada se colectaron en total 44 especies de Scarabaeinae, siendo 22 de ellas encontradas exclusivamente en selvas (Tabla II), además de otras especies coprófagas y necrófagas de las siguientes familias: Hybosoridae (2 especies) y Silphidae (1 especie). Especímenes de dos posibles especies de la familia Aphodidae fueron escasamente colectados, por lo que se excluyeron del trabajo. Favila y Díaz (1997) reportan 34 especies pertenecientes a la subfamilia Scarabaeinae en La Estación de la UNAM, incluyendo las especies de pastizales aledaños. Es decir que en este trabajo se incrementa en un 22.73% el número de especies para la región. A pesar de esto, varias de las especies reportadas por Favila y Díaz (1997), no se colectaron durante este trabajo, muy posiblemente porque las lluvias afectaron la actividad de los escarabajos durante el periodo de colectas. Estas especies fueron: *Pseudocanthon perplexus* (LeConte), *Eurysternus angustulus*

**Tabla II. Matriz de presencia-ausencia de las especies de escarabajos copro-necrófagos encontrados en Los Tuxtlas, Ver. Los números de los sitios son los mismos que los de la Tabla I.**

Especie/Sitios	4	5	6	7	8	9	11	12	13	16	17	18	19	20	21	22	23	24
<i>Anaides laticollis</i>	-	x	x	-	x	x	-	x	x	x	x	x	-	-	-	-	-	-
<i>Ateuchus illaesum</i>	-	x	-	x	-	x	x	x	-	x	x	x	-	-	-	x	-	-
<i>Bdelyroptis newtoni*</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Canthidium aff. ardens*</i>	-	-	x	-	x	x	-	x	-	x	x	x	-	-	-	-	-	-
<i>C. aff. puncticolle</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	x	x
<i>C. centrale*</i>	-	x	x	-	x	x	-	x	-	x	x	x	-	-	x	x	-	-
<i>C. aff. perceptibile*</i>	-	-	x	-	x	x	-	x	x	x	x	x	x	-	-	x	-	-
<i>Canthon cyanellus cyanellus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	x
<i>C. indigaceus chiapas</i>	x	-	-	x	-	-	x	-	-	-	-	-	x	x	-	-	-	x
<i>C. morsei*</i>	-	-	-	-	x	-	-	-	-	x	x	x	-	-	-	-	-	-
<i>C. euryscelis*</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	x	x	-	-
<i>C. femoralis*</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-
<i>C. leechi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	x
<i>C. subhyalinus*</i>	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. vasquezae*</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Copris laeviceps*</i>	-	-	-	-	-	x	-	x	-	-	x	x	-	-	-	x	x	-
<i>C. lugubris</i>	x	x	-	-	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x
<i>C. sallei</i>	-	x	x	x	x	x	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Coprophanaeus gilli</i>	-	-	-	-	x	-	x	x	x	x	-	x	-	-	-	-	-	-
<i>C. telamon corythus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	x	x	x	-	x	x	x
<i>C. pluto</i>	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chaetodus aff. lacandonicus</i>	-	x	x	-	-	-	x	x	x	x	-	x	-	-	-	-	-	-
<i>Delthochilum scabriusculum*</i>	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>D. lobipes</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	x
<i>D. pseudoparile*</i>	-	-	x	-	x	x	-	x	-	x	x	x	x	-	-	x	-	-
<i>Dichotomius colonicus</i>	-	x	-	x	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x
<i>D. satanas*</i>	-	x	-	-	x	-	-	-	-	x	-	x	-	-	x	-	-	-

Especie/Sitios	4	5	6	7	8	9	11	12	13	16	17	18	19	20	21	22	23	24	
<i>Digitonthophagus gazella</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x
<i>Eurysternus caribaeus*</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nicrophorus olidus</i>	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Onthophagus batesi</i>	x	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-
<i>O. incensus</i>	x	x	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>O. landolti</i>	x	x	-	x	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>O. rinolophus*</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	x	x	-	-	-	-	-	-
<i>Phanaeus endymion*</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-
<i>P. mexicanus</i>	x	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. sallei</i>	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. tridens</i>	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Uroxys boneti*</i>	-	x	-	-	x	x	-	x	-	x	x	x	x	-	-	-	-	-	-
<i>U. bidentis *</i>	-	x	x	-	x	x	-	x	-	x	-	x	-	-	-	-	x	x	-
<i>U. sp. nov.*</i>	-	x	x	-	x	x	-	x	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-

\* Especies de Scarabaeinae colectadas solo en selvas. Otras especies exclusivas de selva son: *Eurysternus angustulus*, *Deltotilium gibbosum sublaeve*, *Onthophagus nasicornis* y *Sulcophanaeus chryseicollis*, ver texto.

Tabla II (continuación)

Especie/Sitios	25	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	40	41	42	43	44
<i>Anaides laticollis</i>	-	-	-	-	-	-	-	x	-	x	-	x	x	-	-	-	-	-
<i>Ateuchus illaesum</i>	x	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	x	-	-	-	-
<i>Bdelyroptis newtoni</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-
<i>Canthidium aff. ardens</i>	x	-	-	-	x	-	-	-	-	x	-	-	-	x	-	-	-	-
<i>C. aff. puncticolle</i>	-	x	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-
<i>C. centrale</i>	x	-	x	x	-	-	x	-	x	x	-	x	x	x	-	-	-	-
<i>C. aff. perceptibile</i>	x	-	x	-	x	-	x	-	x	-	x	x	x	x	-	-	-	-
<i>Canthon cyanellus cyanellus</i>	-	x	-	-	-	-	-	-	x	-	x	-	-	x	-	-	-	-
<i>C. indigaceus chiapas</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	x	-	x	-
<i>C. morsei</i>	x	-	-	-	-	-	-	x	x	x	-	-	-	x	-	-	-	-
<i>C. euryscelis</i>	-	-	-	-	-	-	x	-	x	-	-	-	-	x	-	-	-	-
<i>C. femoralis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. leechi</i>	-	x	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. subhyalinus</i>	-	-	-	-	-	-	x	-	x	-	-	-	x	-	-	-	-	-
<i>C. vasquezae</i>	x	-	-	-	-	-	x	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Copris laeviceps</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	x	-	-	-	-	-	-
<i>C. lugubris</i>	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-
<i>Coprophanaeus gilli</i>	x	-	x	-	-	-	-	-	x	x	x	-	x	x	x	-	-	x
<i>C. telamon corythus</i>	x	-	x	x	-	-	-	-	x	-	x	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. pluto</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x
<i>Chaetodus aff. lacandonicus</i>	x	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-
<i>D. pseudoparile</i>	x	-	x	-	x	-	x	x	x	-	x	x	x	-	-	-	-	-
<i>Dichotomius amplicollis</i>	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>D. colonicus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>D. satanas</i>	x	-	-	-	-	-	-	x	x	-	-	-	x	x	-	-	-	-
<i>Digitonthophagus gazella**</i>	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eurysternus caribaeus</i>	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>E. velutinus*</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-
<i>Nicrophorus olidus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-
<i>Ontherus mexicanus*</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-
<i>Onthophagus batesi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	x	-	-	-	x	-	x	-
<i>O. landolti</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	x	-	-	-
<i>O. rinolophus</i>	x	-	x	-	-	-	-	-	x	x	-	x	x	x	-	-	-	-
<i>Phanaeus endymion</i>	x	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. mexicanus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-
<i>P. sallei</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Scatimus ovatus*</i>	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Uroxys boneti</i>	x	-	x	-	x	-	x	-	x	-	x	x	x	x	-	-	-	-
<i>U. bidentis</i>	-	-	-	-	x	-	x	-	x	-	x	x	x	-	-	-	-	-
<i>U. sp. nov.</i>	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	x	x	-	-	-
<i>U. transversifrons*</i>	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-

\*\* Especie introducida

Tabla III. Resultado de las corridas en el programa EstimatesS para diferentes tipos de vegetación de la región de los Tuxtlas.

Tipos de vegetación	Num. Especies	Single-tons	Double-tons	Únicos	ACE	ICE	Chao1	Chao2	MMMean
Selva alta (g)	19	3	2	4	21.58	21.13	21.25	21.67	22.05
Selva alta (m)	17	3	2	4	19.45	20.24	19.25	21.00	18.43
Selva alta (ch)	16	4	1	4	24.19	19.58	24.00	20.00	17.33
Selva alta (f)	18	4	2	6	21.7	22.94	22.00	27.00	21.20
Selva mediana (g)	24	2	2	4	24.86	26.26	25.00	28.00	25.79
Selva mediana (m)	16	3	3	3	19.31	18.25	17.50	17.13	17.13
Selva mediana (ch)	18	2	4	3	19.32	19.88	18.50	19.13	21.26
Selva mediana (f)	18	7	4	9	28.93	29.29	24.13	28.13	29.78
Pastizal	21	5	1	6	24.06	25.64	33.50	27.00	24.45

Tabla IV. Especies importantes de acuerdo a su abundancia relativa y biomasa en los tipos de vegetación estudiados en la región de Los Tuxtlas.

Localidad	Abundancia relativa	Biomasa
<b>Selvas altas</b>		
Grandes	<i>Deltochilum pseudoparile</i> <i>Coprophanæus telamon</i>	<i>Coprophanæus telamon</i> <i>Coprophanæus gilli</i>
Medias	<i>Canthidium centrale</i> <i>Deltochilum pseudoparile</i>	<i>Coprophanæus gilli</i> <i>Deltochilum scabriusculum</i>
Chicas	<i>Canthidium</i> sp. 1 <i>Uroxys</i> sp. 3	<i>Coprophanæus gilli</i> <i>Copris sallei</i>
Fragmentos	<i>Canthidium centrale</i> <i>Uroxys</i> sp. 3	<i>Dichotomius carolinus</i> <i>Copris sallei</i>
<b>Selvas altas (resumen)</b>	<i>Canthidium</i> sp. 1 <i>Deltochilum pseudoparile</i>	<i>Coprophanæus gilli</i> <i>Copris sallei</i>
<b>Selvas medianas</b>		
Grandes	<i>Deltochilum pseudoparile</i> <i>Uroxys</i> sp. 1	<i>Coprophanæus gilli</i> <i>Coprophanæus telamon</i>
Medias	<i>Deltochilum pseudoparile</i> <i>Canthidium</i> sp. 1	<i>Coprophanæus telamon</i> <i>Coprophanæus gilli</i>
Chicas	<i>Canthidium</i> sp. 1 <i>Deltochilum pseudoparile</i>	<i>Coprophanæus gilli</i> <i>Dichotomius satanas</i>
Fragmentos	<i>Canthon euryscelis</i> <i>Canthidium</i> sp. 1	<i>Coprophanæus telamon</i> <i>Dichotomius satanas</i>
<b>Selvas medianas (resumen)</b>	<i>Deltochilum pseudoparile</i> <i>Canthidium</i> sp. 1	<i>Coprophanæus telamon</i> <i>Coprophanæus gilli</i>
<b>Selvas (resumen)</b>	<b><i>Deltochilum pseudoparile</i></b> <b><i>Canthidium</i> sp. 1</b>	<b><i>Coprophanæus gilli</i></b> <b><i>Coprophanæus telamon</i></b>
<b>Pastizales (resumen)</b>	<b><i>Canthidium</i> aff. <i>puncticole</i></b> <b><i>Copris lugubris</i></b>	<b><i>Dichotomius carolinus</i></b> <b><i>Coprophanæus gilli</i></b>

(Harold) (especie de selva), *Eurysternus mexicanus* Harold y *Sulcophanaeus chryseicollis* (Harold) (especie de selva). De acuerdo a Favila y Díaz (1997), basados en Morón (1979), existen en La Estación *Uroxys boneti* Pereira y Halffter y *Uroxys bidentis* Howden y Young; empero, en otros sitios de la región se encontró a *Uroxys transersifrons* Howden y Gill y a una especie que no ha sido identificada (tabla 2). Es necesario hacer un estudio taxonómico formal que permita aclarar el estado de estas especies. Morón y Blackaller (1997) reportan además a *Onthophagus nasicornis* Harold y a *Deltochilum gibbosum sublaeve* Bates, ambas especies de selva, en La Estación. De esta forma, podemos considerar que en la región de Los Tuxtlas hay unas 50 especies de la familia Scarabaeinae, siendo aproximadamente 26 de estas exclusivas de selvas. Esta estima-

ción coincide con el dato del índice MMMean para toda la región, que dio un valor cercano a las 51 especies copro-necrófagas para la matriz de todos los sitios estudiados y todas las colectas efectuadas (Favila, 2004). *Scatimus ovatus* Harold es un nuevo registro para Los Tuxtlas y se colectó en las estribaciones del volcán San Martín Pajapan.

#### Análisis por tipos de vegetación

Para cada tipo de selva se analizó la eficiencia de muestreo (Tabla III), y se encontró que se colectó entre el 86 % y el 94% de las especies esperadas en prácticamente todos los tipos de vegetación, con excepción de los fragmentos de selva mediana que son los más pequeños y que fueron los menos muestreados (Favila, 2000).

Aunque se presentaron problemas de muestreo, se observan patrones extraños, ya que de acuerdo al estimador MMMean, se esperaría encontrar unas 30 especies en los fragmentos de selva media (que en particular son de menos de 10 hectáreas), lo cual es muy difícil de aceptar. La interpretación, podría estar reflejando su condición de inestabilidad, ya que en estos sitios se mezclan especies de selva con especies de zonas abiertas como los pastizales (véase más adelante). Se observa también en la tabla III que el número de especies colectadas disminuyó de las selvas grandes a las chicas entre un 15% a un 25%; inclusive para el caso de las selvas medianas la reducción de las selvas grandes a las de tamaño intermedio es del 33%.

La Tabla IV muestra las especies dominantes en cada tipo de vegetación. Para las selvas altas y medianas de tamaño grande y medio, la tendencia es que *D. pseudoparile* y las dos especies de *Coprophanæus* sean las más importantes por abundancia relativa y por biomasa. Para las selvas chicas las cosas empiezan a cambiar, ya que hay otras especies que dominan, principalmente por su abundancia; tal es el caso de *Canthidium* sp.1 y *Uroxys* sp. 3., inclusive *Uroxys* sp. 1 por su abundancia relativa es muy importante en las selvas medianas de tamaños grandes. Así mismo, *Canthidium centrale*, es dominante en algunas de las selvas. La historia de los fragmentos es diferente, en los fragmentos de selvas altas dominan *C. centrale* y *Uroxys* sp. 3 por su abundancia relativa, y por biomasa *Dichotomius colonicus* y *Copris sallei*. En el caso de los fragmentos de las selvas medianas las especies dominantes por su abundancia relativa son *Canthon euryscelis*, *Canthidium* sp. 1, y por biomas *C. telamon* y *Dichotomus satanas*. Estos resultados son muy interesantes ya que *Dichotomius colonicus* es una especie oportunista de zonas abiertas y de amplia distribución en el trópico mexicano (Halffter *et al.*, 1992), mientras que *Canthon euryscelis* es una especie exclusiva de selvas (Favila y Díaz, 1997). Es decir en los fragmentos pueden dominar, ya sea por abundancia relativa o por biomasa, especies de ambientes antagonicos, las selvas o los pastizales. Lo que muestra una vez más el carácter altamente inestable de este tipo de vegetación, por lo que se les tiene que dar una mayor atención en futuros estudios.

### Análisis de sitios

La clasificación de sitios en función de sus especies (Fig. 3), muestra ocho grupos. El grupo I estuvo conformado principalmente por acahuales menores de 10 hectáreas y sus pastizales aledaños de la región de Pajapan (sitios 21, 23, 27, 29, 31,43), aunque incluye a un pastizal del corredor San Martín-Santa Marta (sitio 44). Además, están en este grupo el bosque mesófilo de montaña (sitio 13) y el encinal cercano a este bosque (sitio 42). Seguramente si se hubieran formado más grupos estos dos últimos sitios hubieran quedado separados del grupo I. El grupo II esta formado por pastizales (20 y 24) de la zona de Santa Marta; así que podemos considerar a estos dos grupos de la clasificación (I y II) como un conjunto casi exclusivo de acahuales pequeños y sus pastizales correspondientes de la región

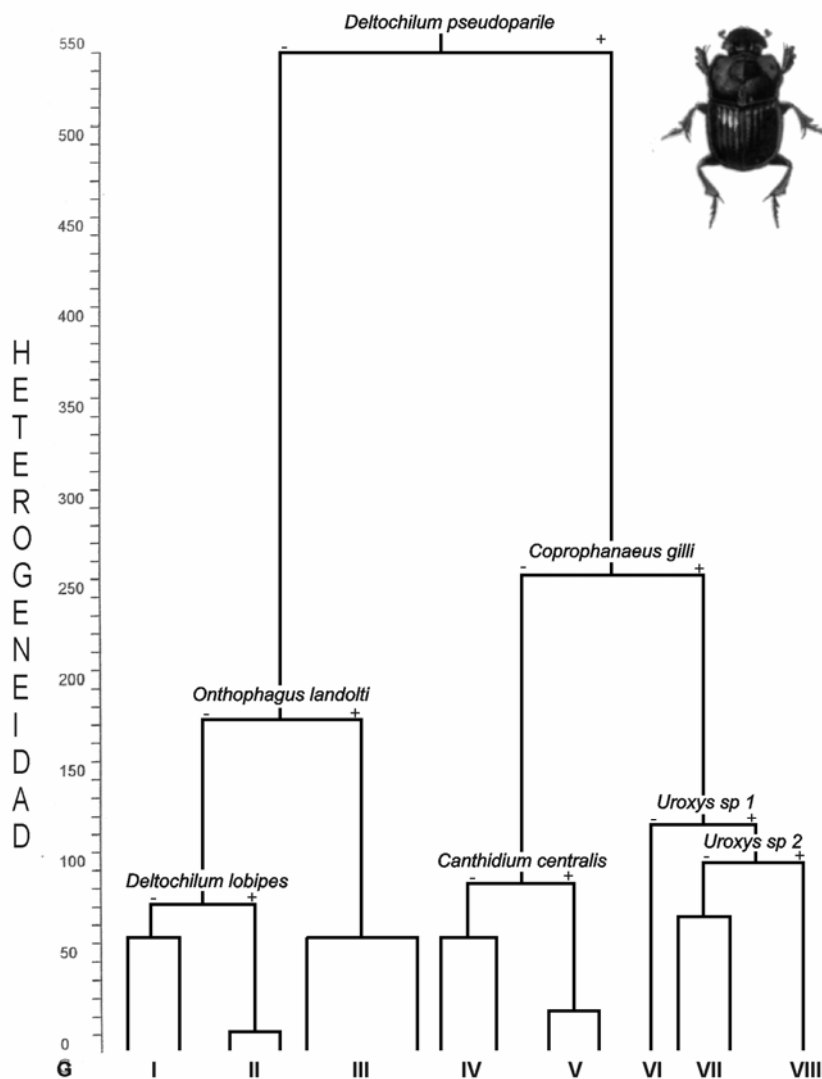
de Pajapan (véase figura 2, y tabla I). El grupo III, está formado prácticamente por pastizales del San Martín Tuxtla (sitios: 4, 5, 7, 11, 41); el sitio 36 forma parte de este conjunto y es un pastizal más próximo a la sierra de Santa Marta. De esta forma, el grupo I, II, y III, está conformado en su mayoría por acahuales pequeños y pastizales. Se observa una diferencia entre pastizales de la zona del San Martín Tuxtla y de la región de Pajapan, aunque hay una mezcla de ambos en los grupos formados. *Onthophagus landolti* es la especie que separó a los pastizales y acahuales de cada región. Esta especie serviría como indicadora para los pastizales del San Martín Tuxtla. El otro gran grupo de sitios va del IV al VIII, y se caracteriza por agrupar selvas grandes, medianas y chicas de acuerdo a la clasificación aquí propuesta. La especie que separa a las selvas de los pastizales y los acahuales muy pequeños es *Deltochilum pseudoparile*, una especie, que, como se dijo anteriormente, es dominante en los diferentes tipos de selva. El grupo IV está formado en su gran mayoría por sitios de selvas o acahuales chicos (sitios: 6, 9, 17, 22 aunque incluye selvas de fragmentos grandes de vegetación (sitios 32 y 30). Lo que es importante hacer nota aquí es que la agrupación es más difusa y abarca sitios del San Martín Tuxtla (6, 9, 32), del corredor San Martín-Santa Marta (17) y de la zona de Pajapan (22, 30). El grupo V esta formado por dos sitios antagonicos, el 33 que es un bosque mesófilo (pero que forma parte de La Estación de la UNAM, y tiene elementos de selva) y el 19 que es un acahual pequeño de la zona de Pajapan. Una vez más, las selvas muestran un comportamiento difuso de agrupación. Los grupos restantes (VI al VIII) están caracterizados por *Coprophanæus gilli*. El grupo VI es la selva de La Estación de la UNAM (sitio 34). El grupo VII, es una vez más un conjunto heterogéneo de selvas, que van desde el San Martín Tuxtla (12 y 8), hasta la Sierra de Santa Marta (38), pasando por el corredor San Martín-Santa Marta (18, 35, 40). El último grupo, el VIII está formado por selvas del Volcán San Martín Pajapan (28 y 25).

De acuerdo al análisis de componentes principales los tres primeros ejes explicaron el 46% de la varianza total de los datos. El análisis de sitios por especies separó a las selvas de los pastizales claramente, quedando los acahuales inmersos, principalmente en las selvas, aunque algunos se mezclaron con los pastizales (Fig. 4). El bosque mesófilo y el encinar quedaron en una posición un tanto ambigua, pero en estos sitios se colectaron pocas especies. Las especies que definen por sus cargas la agrupación de selvas fueron *Canthidium centrale*, *D. pseudoparile* y *Canthon morsei*, todas especies exclusivas de selvas. Las especies asociadas a los pastizales fueron *Canthidium* aff. *puncticole* y *Canthon indigaceus*. Ambas especies de zonas abiertas del trópico húmedo mexicano (Halffter *et al.*, 1992).

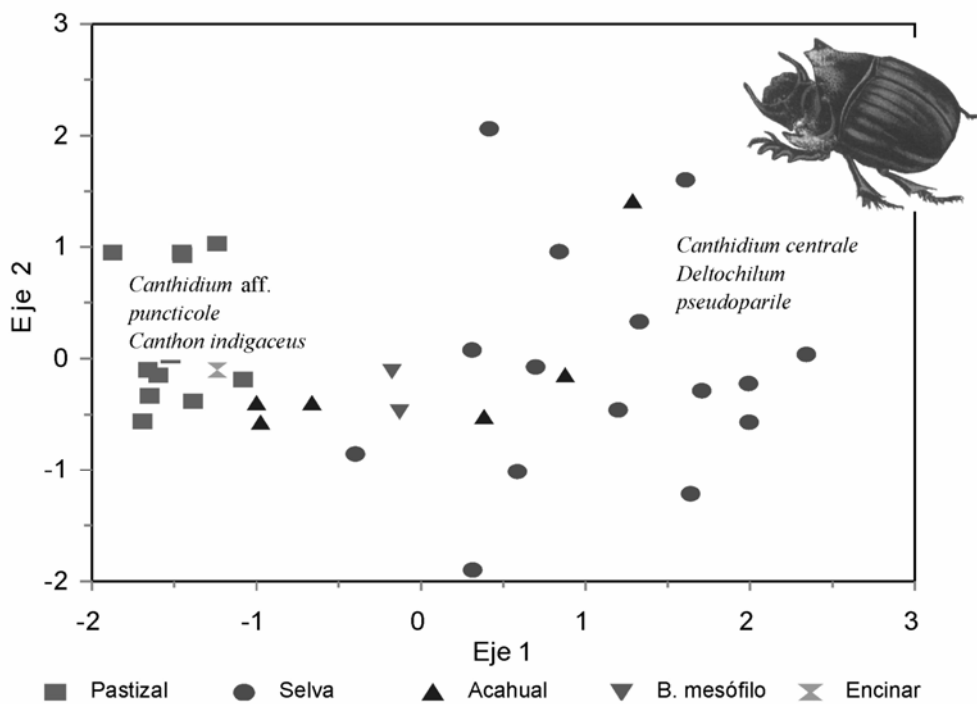
### Análisis del gremio

Se comparó la proporción de especies cavadoras y rodadoras, de especies coprófagas y necrófagas, y de especies nocturnas y diurnas, para los diferentes tipos de vegetación analizados. En términos generales, para

**Fig. 3.** Dendrograma de sitios estudiados en la región de Los Tuxtlas obtenido con el estadístico de orden 2, con las especies indicadoras de cada grupo formado.



**Fig. 4.** Ordenación de sitios en función de la presencia de las especies de escarabajos coprófagos y necrófagos de la región de Los Tuxtlas.



los tres atributos del gremio se encontró que aproximadamente el 80% de las especies fueron cavadoras, coprófagas y nocturnas. No se encontraron diferencias significativas entre selvas y pastizales en cada uno de los atributos estudiados, por lo que lo único que se puede decir es que estos atributos no variaron de un tipo de vegetación a otro, incluyendo los pastizales, aunque las especies fueron diferentes.

### ***Bosque mesófilo y encinal***

Durante este trabajo, se colectó sistemáticamente en el bosque mesófilo de montaña del volcán San Martín Tuxtla. Sin embargo, se encontraron sólo siete especies de unas 11 o más que podría tener el bosque mesófilo (Favila, 2000). Las especies más importantes por su abundancia relativa fueron *Canthidium* sp. 1 y *Coprophanaeus gilli* y por su biomasa *Coprophanaeus gilli* y *Coprophanaeus telamon*, lo que coincide con las selvas analizadas; así que, por el momento generalizamos nuestras conclusiones de las selvas al bosque mesófilo, aunque se requiere de un mayor esfuerzo de captura para poder sacar conclusiones más robustas para este tipo de vegetación (véase Arellano *et al.*, 2005). La Perla (sitio 33), es también un bosque mesófilo, pero por estar a menor altitud y por formar parte de La Estación de la UNAM, seguramente es una zona de transición entre la selva alta y el bosque mesófilo. En el encinal sólo se colectó a *Nicrophorus olidus* un representante de la familia Silphidae. Se incorporó al estudio porque representa una sustitución de especies en un vacío ecológico dejado por los Scarabaeinae en este sitio. Nunca se pudo colectar representantes de la subfamilia Scarabaeinae en el encinal.

### **Conclusiones**

La región de Los Tuxtlas conserva al menos 51 especies de escarabajos coprófagos y necrófagos. Estas especies se encuentran distribuidas entre los grandes manchones de selva que quedan en los Volcanes San Martín Tuxtla, Santa Marta, y San Martín Pajapan, en los fragmentos de selva de diferente tamaño en el corredor San Martín-Santa Marta, en acahuales pequeños entre la sierra de Santa Marta y el San Martín Pajapan y en los pastizales de la región. Sin embargo, los escarabajos coprófagos y necrófagos de selvas tienen requerimientos ecológicos y ambientales muy estrictos, al destruir la selva estos requerimientos se pierden, lo que afecta la sobrevivencia de las poblaciones.

Fragmentos de vegetación mínimos de 90 o más hectáreas conservan una buena proporción de las especies de selvas, pero es mejor que se tengan fragmentos más grandes y que estén conectados para conservar en buen estado ecológico y genético a las poblaciones de escarabajos coprófagos y necrófagos.

Hay una pérdida de especies de selva conforme se van reduciendo los fragmentos de vegetación, y una sustitución de especies importantes cuando los fragmen-

tos son chicos (menores de 40 hectáreas), o muy pequeños (menores de 10 hectáreas). Los fragmentos pequeños sirven como refugio de algunas especies de selva, pero también son invadidos por especies de pastizales. Estos fragmentos podrían servir como corredores para los escarabajos y para otros organismos, por lo que es muy importante estudiar su dinámica temporal y espacial, para poder evaluar cual es el tamaño y la forma más conveniente para que funcionen como resguardo y vía de paso para especies de selva. Aunque los fragmentos chicos y medianos, conservan un buen número de especies, es mejor tratar de unir estos fragmentos para que haya continuidad entre ellos, lo que mantendrá en buen estado a las poblaciones en su conjunto.

El corredor San Martín-Santa Marta, surge como un área prioritaria de conservación como puente de unión entre las poblaciones del San Martín Tuxtla y la Sierra de Santa Marta. No es claro que tan conectadas están las poblaciones de la sierra de Santa Marta y del San Martín Pajapan. Hay que hacer más estudios.

La selva de los Tuxtlas ha representado un continuo de vegetación para los escarabajos coprófagos y necrófagos. Las poblaciones seguramente transitaban por todo este mar de vegetación, cuando aún no se fragmentaba dramáticamente la selva. Esta continuidad se ve aún reflejada por la distribución actual de muchas de sus especies que si bien se encuentran confinadas a los fragmentos de selva, están ampliamente distribuidas en la región. Sin embargo, algunas especies han de tener distribuciones restringidas aún dentro de la selva. Se requieren estudios comparativos con otros grupos de organismos.

### **Agradecimiento**

El Dr. Gonzalo Castillo, jefe del Departamento de Sistemática Vegetal del Instituto de Ecología, A.C., amablemente dio la información sobre el tipo de vegetación de cada sitio de muestreo. La Física Rosario Landgrave del Departamento de Ecología Vegetal, diseñó la figura 2 con base en una imagen de satélite previamente digitizada en su laboratorio, con la autorización de los Drs. Gonzalo Castillo y Javier Laborde. Maribel Ortiz, Olivia Márquez e Ivette Chamorro ayudaron con las bases de datos. A todas aquellas personas de la región de Los Tuxtlas que dieron facilidades para el desarrollo de este trabajo, mi más sincero agradecimiento. Al profesor Gonzalo Pérez Higareda, Jefe de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas de la Universidad Autónoma de México, por brindar siempre su amistad y apoyo en "La Estación". Los trabajos sobre biodiversidad e historia natural que se están realizando en Los Tuxtlas forman parte de los proyectos: Fragmentación de la selva de Los Tuxtlas y sus efectos genéticos y ecológicos en los escarabajos del estiércol (Coleoptera: Scarabaeinae). CONABIO: R023. Efecto de la fragmentación sobre la biodiversidad: el caso de la selva de Los Tuxtlas y los escarabajos del estiércol. CONACYT: 37514-V.

## Bibliografía

- Arellano, L., M. E. Favila & C. Huerta. 2005. Diversity of dung and carrion beetles in a Mexican disturbed tropical montane cloud forest and on shade coffee plantations. *Biodiversity and Conservation*, **14**: 601-615.
- Bawa, K., B. Schaal, O. T. Solbrig, S. Stearns, A. Templeto & G. Vida. 1991. Biodiversity from the gene to the species. In O. T. Solbrig (Ed.). *From Genes to Ecosystems: A Research Agenda for Biodiversity*. 124 pp. IUBS.
- Brown, K. 1991. Conservation of Neotropical environments: Insects as indicators. In N.M. Collins and J. A. Thomas (Eds.). *Conservation of Insects and their environments*. pp.349-404. London, Academic Press.
- Bueno, J. 1997. Trichoptera. In: E. González, R. Dirzo & R. Voght (Eds.) *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, pp: 375-378.
- Colwell, R. K. 1997. Estimates S: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. Versión 5.01: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimatesS>.
- Colwell, R. K. & J. A. Coddington. 1995. Estimating Terrestrial biodiversity through extrapolation. In: Hawksworth, D.L. (ed.) *Biodiversity: Measurement and Estimation*. Chapman and Hall. pp. 101-118.
- Diario Oficial de la Federación 1998. Tomo DXLII, No. 16. Decreto Presidencial de la Reserva de la Biosfera "Los Tuxtlas".
- Dirzo, R. & A. Miranda. 1991. El límite boreal de la selva tropical húmeda en el continente Americano: contracción de la vegetación y solución de una controversia. *Interciencia*, **16**: 240-247.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, A. A. Dadda & P. Cammarano. 1998. Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, México. *Journal of Tropical Ecology*, **14**: 577-593.
- Estrada, A. & R. Coates-Estrada. 2002. Dung beetles in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat asland at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, **11**: 1903-1918.
- Ezcurra, E. & M. Equihua. 1984. La teoría de la información aplicada a la clasificación de datos biológicos. En: Métodos Cuantitativos en la Biogeografía. MAB-UNESCO, Instituto de Ecología, México, pp: 9-36.
- Favila, M. E. 2000. Informe final del proyecto: Fragmentación de la selva de Los Tuxtlas y sus efectos genéticos y ecológicos en los escarabajos del estiércol (Coleoptera: Scarabaeinae). CONABIO: R023. 1998-2000, 64 pp.
- Favila, M. E. 2004. Los escarabajos y la fragmentación. In: S. Guevara, J. Laborde & G. Sánchez Ríos (eds.) *Los Tuxtlas: El paisaje de la sierra*. Unión Europea-Instituto de Ecología A.C. Pp. 135-157.
- Favila, M. E. & A. Díaz. 1997. Escarabajos coprófagos y necrófagos. In: E. González, R. Dirzo & R. Voght (Eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, pp:383-384.
- Favila, M. E. & G. Halffter. 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zoológica Mexicana*, **72**: 1-25.
- García Aldrete, A. N., E. L. Mockford & J. García Figueroa. 1997. Psocoptera. In: E. González, R. Dirzo & R. Voght (Eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, pp: 299-309.
- González, E. 1997. Odonata. In: E. González, R. Dirzo & R. Voght (Eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, pp: 245-255.
- González, E., R. Dirzo & R. Voght (Eds.) 1997. *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, 647 pp.
- Halffter, G. 1976. Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana. Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomol. Mex.*, **35**: 1-64.
- Halffter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Ann. Rev. Entomol.*, **32**: 95-114.
- Halffter, G. 1998. A strategy for measuring landscape biodiversity. *Biology International*, **36**: 3-17.
- Halffter, G. 1991. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomol. Mex.*, **82**: 195-238.
- Halffter, G. & M. E. Favila. 1993. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera), an animal group for analyzing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biology International*, **27**: 15-21.
- Halffter, G., M. E. Favila & V. Halffter. 1992. Comparative studies on the structure of scarab guild in tropical rain forest. *Folia Entomol. Mex.*, **84**: 131-156.
- Martínez-Gallardo, R. & V. Sánchez-Cordero. 1997. Historia natural de algunas especies de mamíferos terrestres. In: E. González, R. Dirzo & R. Voght (Eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, pp: 591-628.
- Morón, M. A. 1979. Fauna de coleópteros lamelicornios de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, UNAM. México. *Anales del Instituto de Biología, UNAM, México*, 50, ser. Zoología **1**: 375-454.
- Morón, M. A. & J. Blackaller. 1997. Melolonthidae y Scarabaeidae. In: E. González, R. Dirzo & R. Voght (Eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, pp: 227-243.
- Quiroz-Robledo, L. & J. Valenzuela-González. 1995. A comparison of ground ant communities in a tropical rainforest and adjacent grassland in Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Southwestern entomologist*, **20**: 203-213.
- Raguso, R. A. & J. Llorente. 1997 Papilionoidea. In: E. González, R. Dirzo & R. Voght (Eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, pp: 257-291.
- Rojas, P. & A. Cartas. 1997. In: E. González, R. Dirzo & R. Voght (Eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, pp: 349-353.
- Soberón, J. & J. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, **7**: 480-488.
- Vogt R. C., J. L. Villarreal Benítez & G. Pérez-Higareda. 1997. Lista anotada de anfibios y reptiles. In: E. González, R. Dirzo & R. Voght (Eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, pp: 507-522.
- Winker, W. 1997. Introducción a las aves de Los Tuxtlas. In: E. González, R. Dirzo & R. Voght (Eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, pp: 535-588.





Entre los días 18 y 20 de mayo del 2004 se celebró en la Ciudad de México el simposium titulado “Conversaciones sobre diversidad: el significado de alfa, beta y gamma” organizado por CONABIO y el grupo DIVERSITAS-México, con el apoyo financiero de la Dirección de Asuntos Internacionales del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México. La celebración de esta reunión respondió a una verdadera necesidad, sentida por muchos investigadores: convocar a una parte importante de los interesados en esta temática para discutir ideas y enfrentar puntos de vista sobre lo que significan las distintas expresiones de la biodiversidad, las relaciones que tienen entre sí y la forma de medirlas. El simposio fue un éxito, tanto por las comunicaciones presentadas, como por la amplia discusión desarrollada en su seno y ello nos llevó a considerar la publicación de sus contenidos, con la ayuda de la Sociedad Entomológica Aragonesa (España), para ofrecer al mundo científico un libro que los editores creemos nuevo y original, y en español, con las contribuciones más destacadas de aquel evento.

