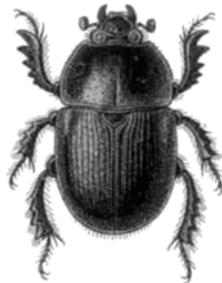


m3m
vol. 7
Monografías
3er cer Milenio



Escarabajos, diversidad y conservación biológica

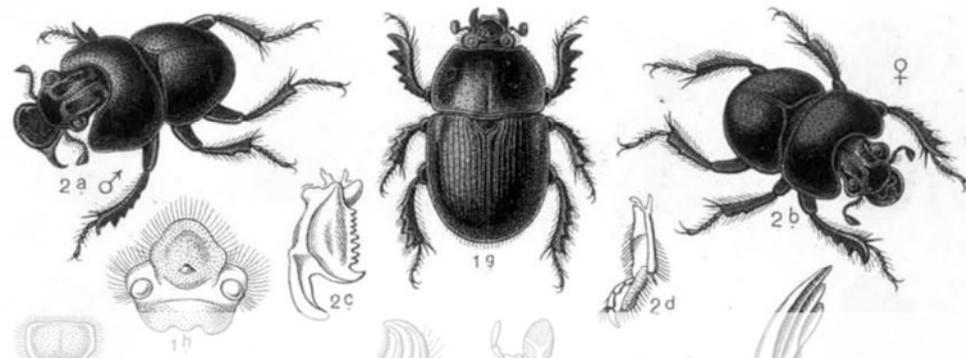
Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter

Mario Zunino & Antonio Melic (eds.)



S.E.A.
Sociedad Entomológica Aragonesa

2007



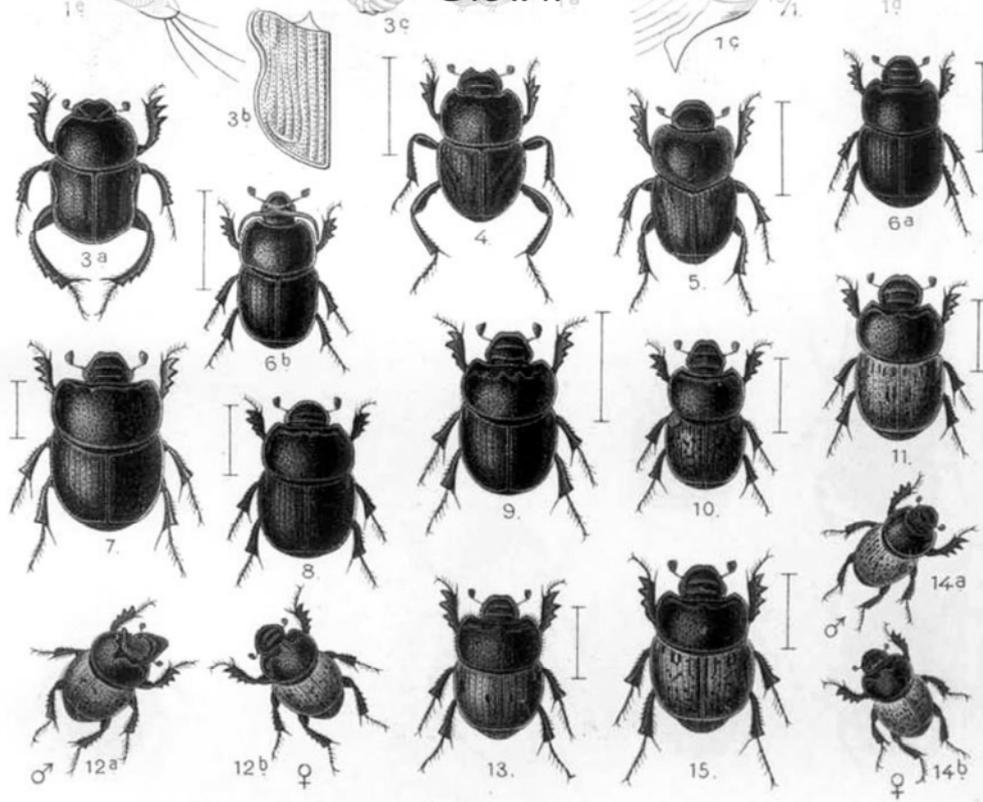
Monografías Tercer Milenio, vol. 7 (2007)

Escarabajos, diversidad y conservación biológica

Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter

Mario Zunino & Antonio Melic (eds.)

S.E.A.



TÍTULO:

**Escarabajos, diversidad y conservación biológica.
Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter**

EDITORES CIENTÍFICOS:

Mario Zunino & Antonio Melic

ISBN:

978-84-935872-1-5

DEPÓSITO LEGAL:

Z-4011-2007

m3m : Monografías Tercer Milenio

Vol. 7, S.E.A., Zaragoza

Primera Edición: 30 noviembre de 2007

EDITA:

S.E.A. - Sociedad Entomológica Aragonesa

Avda. Radio Juventud, 37;

50012 Zaragoza (España)

www.sea-entomologia.org

EDICIÓN TÉCNICA:

Antonio Melic

IMPRIME:

Gorfi, S. A.

Menéndez Pelayo, 4; Zaragoza (España)

FORMA SUGERIDA DE CITACIÓN DE LA OBRA:

Zunino, M. & A. Melic (eds.) 2007. *Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter*. m3m – Monografías Tercer Milenio, vol. 7. S.E.A., Zaragoza.

SOLICITUDES:

S.E.A.

www.sea-entomologia.org

**Volumen dedicado con respeto y admiración
a Gonzalo Halffter en su 75 aniversario**

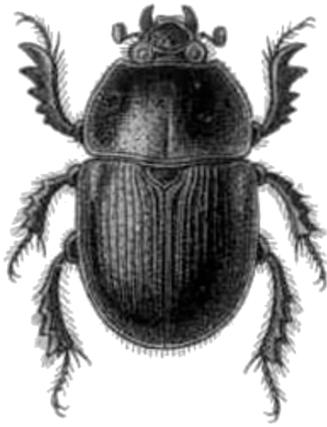


Escarabajos, diversidad y conservación biológica
Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter
 Mario Zunino & Antonio Melic (eds.)

Índice

CAPÍTULO 1:	9–13
Mis primeros años de aprendizaje con Gonzalo Halffter Pedro Reyes-Castillo	
CAPÍTULO 2:	15–18
Fundación y génesis del Instituto de Ecología, A. C. de México Sonia Gallina Tessaro	
CAPÍTULO 3:	19–22
Scarabeosofía: la dialéctica de un científico entre insectos y conceptos Mario Zunino	
CAPÍTULO 4:	23–34
Halffter y la S.E.A. Antonio Melic	
CAPÍTULO 5:	35–49
Publicaciones de Gonzalo Halffter 1952-2007 Mario Zunino & Antonio Melic	
CAPÍTULO 6:	51–61
<i>Halffterinetis</i>, nuevo género mexicano de Cetoniidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) Miguel Angel Morón	
CAPÍTULO 7:	63–68
Fauna de Passalidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) en el bosque mesófilo de montaña del sureste de Chiapas, México Eduardo R. Chamé Vázquez, Pedro Reyes-Castillo & Benigno Gómez	
CAPÍTULO 8:	69–91
Estado actual del conocimiento de los Aphodiinae mexicanos (Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodiidae) Francisco José Cabrero-Sañudo, Marco Dellacasa, Imelda Martínez M. & Giovanni Dellacasa	
CAPÍTULO 9:	93–129
Catálogo preliminar de los Onthophagini de América (Coleoptera: Scarabaeinae) Luz Astrid Pulido Herrera & Mario Zunino	
CAPÍTULO 10:	131–142
Análisis de las piezas bucales en <i>Canthon virens</i> Mannerheim (Coleoptera: Scarabaeinae: Canthonina) en relación con sus hábitos tróficos Irma López-Guerrero	

CAPÍTULO 11:	143-148
Factores del nido relacionados con el comportamiento maternal en <i>Copris</i> Müller (Coleoptera: Scarabaeinae) Carmen Huerta & Sofía Anduaga	
CAPÍTULO 12:	149-158
Aspects biogeographiques et ecologiques de la distribution des scarabeides (Coleoptera: Scarabaeoidea) au Maroc et dans la Peninsule Iberique Jean-Pierre Lumaret	
CAPÍTULO 13:	159-177
Los 'Patrones de Dispersión' de la fauna Ibérica de Scarabaeinae (Coleoptera) Jorge M. Lobo	
CAPÍTULO 14:	179-192
Elementos ecológicos e históricos como determinantes de la diversidad de especies en comunidades Claudia E. Moreno, José R. Verdú & Héctor T. Arita	
CAPÍTULO 15:	193-202
Modelo de evaluación de hábitat para el venado cola blanca en un bosque tropical caducifolio en México Christian Alejandro Delfín-Alfonso & Sonia A. Gallina Tessaro	
CAPÍTULO 16:	203-208
Acerca del origen de las malezas Eduardo H. Rapoport & J. H. Gowda	
Directorio de Autores	209-210



CAPÍTULO 1:

Mis primeros años de aprendizaje con Gonzalo Halffter

Pedro Reyes-Castillo

Instituto de Ecología, A. C.,
Departamento Biología de Suelos,
Km 2,5 Carretera antigua a Coatepec
No. 351, Congregación El Haya, 91070
Xalapa, Veracruz, México
pedro.reyes@inecol.edu.mx

Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter

Editores:
Mario Zunino & Antonio Melic

**Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)
Monografías 3er Cer Milenio M3M, vol. 7 (2007)**
I.S.B.N. 978-84-935872-1-5
30 Noviembre 2007
pp: 9 – 13.

Información sobre la publicación:
www.sea-entomologia.org

MIS PRIMEROS AÑOS DE APRENDIZAJE CON GONZALO HALFFTER

Pedro Reyes-Castillo

Resumen: El autor presenta un resumen de las impresiones personales durante la década, 1961-1970, en la que desarrolló su proceso de aprendizaje científico con el investigador Gonzalo Halffter en la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (México).

Palabras clave: Gonzalo Halffter, impresiones personales.

My early years of learning with Gonzalo Halffter

Abstract: My early years of learning with Gonzalo Halffter. 1961 to 1970: ten years of personal experience through scientific training with researcher Gonzalo Halffter at the National School of Biological Sciences.

Key words: Gonzalo Halffter, personal reflections.

Mes premières années de formation avec Gonzalo Halffter

Résumé: Mes premières années de formation avec Gonzalo Halffter. 1961 à 1970: dix ans de formation scientifique avec le chercheur Gonzalo Halffter à l'École Nationale de Sciences Biologiques.

Mots-clés : Gonzalo Halffter, impressions personnelles.

Introducción: la iniciación

Durante el año escolar de 1961, tuve la fortuna de cursar las cátedras de Ecología y Biogeografía, y de evolución y variación, que impartía Gonzalo Halffter en la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional; ese año siempre lo acompañó su esposa Violeta, atractiva y elegante, quien discretamente ocupó su pupitre como un alumno más. Por primera vez percibí la presencia del maestro Halffter, a finales de 1959, en el Laboratorio de Entomología de la Dirección General de Defensa Agrícola de la Secretaría de Agricultura y Ganadería donde me inicié como entomólogo. En esa ocasión, él visitaba a Raúl Mac Gregor para devolverle el material de *Canthon* estudiado para su tesis profesional.

Desde sus inicios en los años 30' del pasado siglo XX, la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas adoptó la filosofía de integrar la enseñanza con la investigación científica (Pérez-Miravete, 1984) y para quienes cursamos la carrera de Biología en los años 50', los profesores abrían la oportunidad de completar nuestra formación, además de los cursos obligatorios, con estancias en sus laboratorios de investigación y salidas de campo.

Recuerdo que un sábado del verano de 1961, el grupo de estudiantes de su cátedra realizamos una práctica de campo en la Sierra de las Cruces, que separa los valles de México y Toluca. El maestro nos revela en forma didáctica y amena, para cada especie colectada e identificada de inmediato, su distribución y hábitat, explicándonos los patrones de dispersión por los que se extienden en el área de contacto faunístico entre las dos grandes regiones zoogeográficas que ocupan México; nos especifica que las hipótesis sobre las que en ese entonces trabaja, tomando como modelo los escarabajos coprófagos, merecen ser ampliadas a otros grupos de insectos. A partir de 1962, año en que publica su primer estudio zoogeográfico, enriquece e integra una valiosa, fructífera y original obra que hoy en día constituye el bagaje fundamental para los interesados en la biogeografía de la Zona de Transición Mexicana.

Los fundamentos

En la Dirección General de Defensa Agrícola ejercieron la práctica profesional biólogos egresados de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, donde en 1955 Halffter fue contratado para estudiar las plagas y enfermedades de los magueyes –tequilero en Jalisco y henequén en Yucatán–, cuyo primer estudio aplicado se publica en 1957 y reproduce en revistas de divulgación agrícola. Publica los resultados de sus estudios aplicados con maestría y persistencia, tal es el caso de la serie de ensayos (1955-1962) sobre insecticidas, raticidas, herbicidas, plagas y malezas fruto de su actividad como Jefe del Departamento de Estudios Biológicos en la empresa Productos DDT, S. A. representante en México de J. R. Geigy, S. A. y a partir de 1970, numerosos artículos sobre impacto ambiental y en especial, los dedicados a la conservación de la naturaleza. Conozco por mi propia experiencia, que exhorta a sus discípulos y los compromete a difundir los resultados de sus trabajos aplicados.

En 1961 Gonzalo Halffter, quien ejerció la docencia y publicó sobre escarabajos desde estudiante, realiza una sobresaliente defensa de su tesis profesional otorgándosele mención honorífica por estudios, por examen y por tesis, esta última publicada en la prestigiosa revista *Ciencia*. En mi memoria quedaron los comentarios positivos expresados por la mayoría de mis compañeros de estudio, pues en esos tiempos de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas era muy difícil obtener ese número y calidad de distinciones.

Al finalizar los cursos de 1961, Halffter me aconseja: “Pedro: el próximo año apruebe los cursos que tiene pendientes y realice su tesis sobre los pasálidos de México; aproveche que tendré de invitado en mi laboratorio al especialista brasileño en lamelicornios Francisco S. Pereira (el padre Pereira) y por supuesto, siga con su trabajo en Defensa Agrícola”. Sus consejos fueron decisivos en mi trayectoria profesional y académica, porque considero definen su grandeza humana al tomar en cuenta mi situación personal y plantear con claridad la ruta para completar una etapa e iniciar una nueva; sus discípulos y colaboradores han experimentado este positivo atributo muy propio de él.

En 1962 tengo la ventura de comenzar mi tesis bajo su dirección; trabajo por las tardes en su Laboratorio de Sinecología y Biogeografía en la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, que, aunque modesto en dimensiones y mobiliario, era modelo de armonía, organización y disciplina. No podía ser de otra manera en un espacio de 4 x 4 m donde laboramos cinco personas. Gonzalo Halffter dedica su tiempo completo a la academia y genera un ambiente de trabajo estimulante. Me especifica: “tiene que formar su propia colección y reunir lo más importante de la bibliografía del grupo: el padre Pereira estoy seguro lo ayudará; en México tenemos escasas colecciones y bibliotecas incompletas para el trabajo taxonómico”. No sólo transmite su propia experiencia sino que me surte de los medios para realizarlo al regalarme el catálogo mundial de Passalidae (Hincks y Dibb, 1935, 1958), mis primeras cajas entomológicas y mis primeros pasálidos.

Si bien el ambiente del laboratorio me resultó estimulante, en especial por la fecunda e imaginativa creatividad del maestro, no lo fue menos la colecta de escarabajos en días festivos y fines de semana en los llanos de Salazar y el Nevado de Toluca. Gonzalo y Violeta Halffter me invitan un fin de semana en el verano de 1962 a coleccionar en Huasca (pueblo entre Pachuca y San Miguel Regla), donde pasan vacaciones con su familia (Doña Emilia y Ruy, Armonía y Germinal). Viajé en camión de pasajeros de la ciudad de México a la desviación a Huasca, desde donde caminé bajo un impresionante aguacero hasta que, hecho una sopa, me encuentro con Violeta y el maestro que vienen a buscarme en su coche. Aludo a este viaje, el primero en el que conviví con su familia durante unos días agradables y apacibles, y en el que, para ser franco, sólo recuerdo haber coleccionado una *Chrysina* en la hoja de un encino. El ejemplar fue enviado a Antonio Martínez, excelente entomólogo argentino experto en lamelicornios, con quien durante años la pareja Halffter colaboró en el estudio sistemático de los Scarabaeinae americanos y cuya serie de sus publicaciones hoy constituye el acervo básico para la comprensión del grupo (Halffter & Martínez, 1966, 1967, 1968; Martínez, Halffter & Halffter, 1964).

La trayectoria

Al cumplir con mis cursos pendientes en la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, trabajo más tiempo en su laboratorio a partir de 1963 hasta 1968 y me gano la vida en variadas actividades profesionales; en esto último Gonzalo Halffter juega un papel importante, pues es conciente de que sus discípulos deben tener seguridad económica y adquirir destreza profesional. Consecuente con lo anterior me ayuda y recomienda a la empresa Geigy Mexicana (febrero de 1963) para probar acaricidas y herbicidas en cultivos de alto rendimiento (melón, sandía, algodón, maíz, nogal), a obtener una beca sobre enseñanza de la biología en Lima, Perú (febrero de 1965), a laborar en la Universidad Autónoma de Guerrero (abril de 1965) y a trabajar a tiempo completo en su laboratorio de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (febrero de 1968). Esta preocupación hacia sus discípulos, desde esos primeros años, está confirmada en la perseverancia mostrada por mi camarada Yrma López Guerrero todavía su fiel colaboradora, años después por Imelda Martínez y a mediados de los 70' por Carmen Huerta y Sofía Anduaga, hoy todas ellas investigadoras del Instituto de Ecología.

Durante mis primeros años con Violeta y Gonzalo Halffter la colecta, montaje y etiquetado para el estudio de los escarabajos coprófagos y pasálidos ocupan parte de nuestro tiempo. Por supuesto que el maestro está inmerso en el análisis de la bibliografía y el ordenamiento de sus datos originales que integrará en sus futuras obras: “Zoogeografía de América” e “Historia natural de los Scarabaeinae”. Colabora con sus colegas entomólogos en restablecer las actividades propias de la Sociedad Mexicana de Entomología, como son la organización de los Congresos Naciona-

les de Entomología y la creación de *Folia Entomológica Mexicana*, revista de la que fue editor en jefe. Actividades desarrolladas eficaz y oportunamente y en las que por su iniciativa participé durante varios años a partir de 1968.

En 1963 el maestro Halffter me estimula a elaborar un artículo sobre la asociación de pasálidos y hormigueros de *Atta* en coautoría con Jorge Hendrichs. El Dr. Cándido Bolívar apoyó su publicación en *Ciencia*. Por mi parte experimenté de los tres su genuina solidaridad y consejos en la redacción y corrección de los datos originales obtenidos en Ajijic, Jalisco.

Ese año conozco en persona a Antonio Martínez, quien con Halffter realizó una excursión al Volcán Tacaná, frontera México-Guatemala, apoyados por los doctores José Guevara Calderón y Alejandro Ortega del Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas. A su regreso al laboratorio me dicen orgullosos: Pedro, le colectamos varias especies de pasálidos y tenemos para Usted ¡adultos vivos de *Proculus goryi*!, el pasálido de mayor talla del mundo que capturamos con mucho esfuerzo y emoción en una pronunciada ladera a la que llegamos en mula; los encontramos dentro de grandes y resbalosos troncos podridos.

En su obra de 1964 “La Entomofauna Americana, ideas acerca de su origen y distribución”, publicada en *Folia Entomológica Mexicana*, aparece en uno de los apéndices la distribución de los Passalidae de México, primer análisis acerca del grupo en base a la información de mi tesis, otorgándome el debido crédito, meticoloso e inconfundible proceder de Halffter en todas sus publicaciones. Recuerdo de ese año una salida a Ixtapan de la Sal para estudiar la conducta de localización del excremento, alimentación y nidificación de los *Phanaeus*, *Canthon* y *Dichotomius*; pasé varios días con Violeta, Gonzalo y Eric G. Matthews, aprendí la importancia de observar *in situ* y transcribir con precisión las actividades de esos insectos.

En ese entonces el Museo de Historia Natural de la Ciudad de México se encuentra en construcción, participando Halffter en su diseño y entusiasmado por plasmar en dioramas la variedad de biomas y ecosistemas, viajamos a Los Tuxtlas, mi primera e inolvidable experiencia en la selva. En el poblado de Dos Amates, el colector Abraham Ramírez nos entrega aves, cientos de cucuruchos de papel conteniendo mariposas y escarabajos. Tiene vivos un brazo fuerte (*Tamandua*) y un puercoespín (*Coendu*) y lo acompañamos a cazar un pabellón mexicano (*Trogon*) que atrae a silbidos, atrapamos una nauyaca (*Bothrops*) y una boa. En una soleada mañana, cortamos ramas de árboles para que los artistas les sacaran moldes y fotografías a color, corté una rama de chancarro (*Cecropia*) y el maestro gritó: “¡Pedro! ¡cuidado con las hormigas!”, justo después de sentir las mordeduras de *Azteca* por todo el cuerpo.

En el laboratorio las colecciones eran tema de charla recurrente; Halffter comenta “ya conocerá la de Passalidae del Departamento de Zoología en São Paulo, donde tengo buenos amigos y podrá realizar una estancia de investigación”. La oportunidad arribó

a principios de 1965, obtuve la beca para el curso en Lima y al terminarse ésta, de acuerdo con sus instrucciones, viajé a Brasil y conocí a destacados entomólogos –Walter Kempf, Werner Bockerman, Renato de Araujo, Herman Lent, Rita Kloss, Paulo Bührnheim– y las colecciones del Departamento de Zoología en São Paulo y en Río de Janeiro las del Museo Nacional y el Instituto Osvaldo Cruz. En São Paulo revisé la impresionante colección de Passalidae guiado por el padre Pereira y por recomendación de Halffter acumulé información hasta hoy útil en mis estudios sistemáticos.

En Marzo de 1966 Gonzalo Halffter obtiene el Doctorado en Ciencias y publica en *Folia Entomológica Mexicana* “The natural history of dung beetles of the Subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae)” en coautoría con Eric G. Matthews, sin duda su libro de mayor impacto internacional, obra que en elocuentes palabras de Mario Zunino (en prensa) *ha marcado el punto de inflexión, el cambio de rumbo y de perspectivas* de quienes hoy trabajan en ese grupo de insectos.

Los resultados

Para Mayo de 1967 Halffter organizó una larga excursión de colecta a los Lagos de Montebello en Chiapas y otra en el verano de 1968 a San Blas en Nayarit y La Paz en Baja California Sur, a las que nos integramos los miembros de su laboratorio y los alumnos de sus cursos entre los que destacó Imelda Martínez y el investigador invitado Antonio Martínez. Fueron excursiones fructíferas en cuanto a relaciones humanas en las que las dotes logísticas de Halffter pasaron un duro examen (con éxito) para transportar por accidentadas carreteras, montar campamentos en distintas localidades y cocinar tres veces al día alimentos para 12 a 15 personas, colectar con distintos métodos insectos y vertebrados, transportar escarabajos vivos y separar parte del material para Henry Howden, Jacques Nègre y otros entomólogos, de los que recibe subvención.

Al regresar a la ciudad de México nos recibe la efervescencia política del Movimiento Estudiantil del 68, en la que destacó la participación de la mayoría de estudiantes y maestros de nuestra Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, la que fue tomada por el ejército mexicano a raíz de la masacre del dos de octubre; recibimos la mala noticia en casa de Halffter que revisaba y comentaba el borrador de mi tesis: días después con la entereza y valor que lo caracterizan el maestro ayuda a salir a los estudiantes escondidos en los sótanos de la escuela.

La Organization for Tropical Studies (OTS) otorga a Gonzalo Halffter una beca para investigar el comportamiento y la ecología de Scarabaeinae en Costa Rica (septiembre-octubre de 1969). De acuerdo a su plan original yo participaría del ocho de septiembre al cinco de octubre y Violeta lo haría a partir del día cinco. Colectamos escarabajos coprófagos y pasálidos en la estación La Selva, la Sierra de Talamanca y el Rincón de Osa. Para nuestra estancia en Osa,

estación cubierta de una espléndida selva tropical lluviosa, nos abastecimos con lo preciso para cinco días; llegamos el 30 de septiembre desde San José. La avioneta aterrizó en una pista al lado de nuestro hospedaje, un descuidado galerón de madera con techo de zinc. Regresamos el nueve de octubre, con diez días de retraso a lo establecido, durante los que comimos chícharos enlatados con galletas saladas, carne de tiburón cocinado en aceite de coco y otras delicias por el estilo que nos vendía el radiotelegrafista del caserío situado a dos km de la pista de aterrizaje, quien de igual forma nos proveía de información algo confusa del porqué la avioneta no llegaba a pesar del buen clima.

El penúltimo día en Osa, el “busito” que lleva temprano en la mañana a los niños a la escuela al otro lado de la pista, atropella una *Lachesis muta* (midió 2,11 metros). Por supuesto preparamos la piel y en la tarde salimos de colecta a la selva: colocamos varios cebos con carne de laquesis. Mientras partía un tronco podrido con mi hacha y a medio metro surge furiosa una boa (de 2,85 metros) con el hocico abierto y emitiendo sonoros bufidos. El maestro dijo “Pedro, no se mueva”, oigo un disparo y veo la boa caer. La bala le destrozó la cabeza ¡qué buena puntería maestro! Al otro día regresamos temprano a San José, donde nos explican que debido a las tormentosas lluvias se suspendieron los vuelos locales durante ocho días y nuestra avioneta fue la primera en salir. Por la tarde y noche paseamos por las calles de la ciudad deleitándonos con la suculenta comida de varios restaurantes.

Las copias de la tesis de biólogo que entrega Halffter en 1961 fueron sobretiros de *Ciencia* con una portada y portadilla conteniendo la información en el formato solicitado por la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. El maestro fue insistente conmigo en seguir su modelo. Por supuesto implica mayor esfuerzo pero los resultados e impacto obtenidos son superiores al de una tesis en el formato tradicional, en su mayoría jamás publicadas, ni total ni parcialmente.

Sus primeros discípulos lo hacemos en la misma forma, en noviembre de 1969 la defendida por Daniel Lluch Belda, sobre la ecología del lobo marino (*Zalophus californianus*), que publicó el Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, y la presentada por mí en septiembre de 1970, tratado de los géneros americanos de Passalidae, que apareció publicada en *Folia Entomológica Mexicana*. Por cierto, Daniel me traduce al inglés la descripción de *Spurius halffteri* Reyes-Castillo, 1970. Ese mismo año, último de mi reseña sobre las impresiones y aprendizaje con Halffter y principio de un nuevo paradigma, participamos en el documental de largo metraje “Un Nido de Atta”, filmado en Ajijic y editado en París, ganador de un oso de plata en el festival de Berlín.

Los primeros años con Violeta y Gonzalo, cuyas virtudes se irradian entre si y difunden entre sus semejantes, conocí de libros y formas de vida diferentes, pero muy especialmente de la solidaridad humana, el amor al trabajo, la amistad y la lealtad.

Referencias bibliográficas

- Halffter, G. 1956. Plagas que afectan a las distintas especies de *Agave* cultivadas en México. Secretaría de Agricultura y Ganadería. Dirección General de Defensa Agrícola. 135 pp. Reproducido en: "*México Agrícola*" y "*El Campo*".
- Halffter, G. 1959. Nuevos herbicidas. *Ciencia (México)* 19 (6-7): 148-169.
- Halffter, G. 1961. Monografía de las especies norteamericanas del género *Canthon* Hoffsg. (Coleopt., Scarab.). *Ciencia, Méx.* 20 (9-12): 225-320.
- Halffter, G. 1962. Explicación preliminar de la distribución geográfica de los Scarabaeinae mexicanos. *Acta Zoológica Mexicana* 5 (4-5): 1-17.
- Halffter, G. 1964. La Entomofauna Americana: Ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entomológica Mexicana* 6: 1-108.
- Halffter, G. & A. Martínez. 1966. Monografía de los Canthonina americanos, I. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 27: 89-177.
- Halffter, G. & A. Martínez. 1967. Monografía de los Canthonina americanos, II. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 28: 79-116.
- Halffter, G. & A. Martínez. 1968 (1970). Monografía de los Canthonina americanos, III. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 29: 209-290.
- Halffter, G. & E. G. Matthews. 1966. The Natural History of Dung Beetles of the Subfamily Scarabaeinae. *Folia Entomológica Mexicana*. 12-14: 1-312. Reimpreso en Hillside Books, UK, 1999.
- Hincks, W. D. & J. R. Dibb. 1935. *Coleopterorum Catalogus*. Pars. 142: Passalidae. W. Junk's-Gravenhage. 118 pp.
- Hincks, W. D. & J. R. Dibb. 1958. *Coleopterorum Catalogus*. Supplementa Pars 142 Passalidae. Uitgeverij Dr. W. Junk's-Gravenhage. 32 pp.
- Lluch Belda, D. 1969. El lobo marino (*Zalophus c. californianus*) (Leason) observaciones sobre su ecología y explotación. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México, D. F. 69 pp.
- Martínez, A., G. Halffter & V. Halffter. 1964. Notas sobre el género *Glaphyrocanthon*. *Acta Zoológica Mexicana* 7 (3): 1-42.
- Pérez-Miravete, A. 1984. 50 años de investigación en la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas 1934-1984, una valoración crítica a la luz de su evolución histórica. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN. México, D. F. 336 pp.
- Reyes-Castillo, P. 1970. A new Species of Neotropical Passalidae (Coleoptera, Lamellicornia). *Ent. Arb. Museum Frey* 1970: 3-12.
- Reyes-Castillo, P. 1970. Coleoptera, Passalidae: morfología y división en grandes grupos: géneros americanos. *Folia Entomológica Mexicana* 20-22: 1-240.
- Reyes, P. & J. Hendrichs. 1963. Asociación entre coleópteros de la familia Passalidae y hormigas. *Ciencia, Méx.* 22 (4): 101-104.
- Zunino, M. (En prensa). Latinoamérica ante las ciencias de la naturaleza y del medio ambiente: materiales para una reflexión histórica. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*.



CAPÍTULO 2:

Fundación y génesis del Instituto de Ecología, A. C. de México

Sonia Gallina Tessaro

Departamento de Biodiversidad y Ecología Animal.
Instituto de Ecología, A.C.
km 2,5 Carretera Antigua a Coatepec
No. 351, Congregación El Haya,
Xalapa, Veracruz. CP 91070
sonia.gallina@inecol.edu.mx

Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter

Editores:
Mario Zunino & Antonio Melic

Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)
Monografías 3er Milenio M3M, vol. 7 (2007)
I.S.B.N. 978-84-935872-1-5
30 Noviembre 2007
pp: 15 – 18.

Información sobre la publicación:
www.sea-entomologia.org

FUNDACIÓN Y GÉNESIS DEL INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A. C. DE MÉXICO

Sonia Gallina Tessaro

Resumen: Se presenta una síntesis de la fundación del Instituto de Ecología de Xalapa (Veracruz, México), de los años de su formación y desarrollo, y de algunos de sus logros principales.

Palabras clave: Ecología, México, Reservas de la Biosfera, MAB-UNESCO, modelo "Halffteriano"

The foundation and genesis of the Instituto de Ecología in Mexico.

Summary: A synthetic overview of the foundation of the Instituto de Ecología is provided, as well as of its formation and first achievements

Keywords: Ecology, Mexico, Biosphere Reserves, MAB – UNESCO, "Halffterian" model

La fondation et la g n se de l' Instituto de Ecologie au Mexique.

R sum : On pr sente un aper u synth tique sur la fondation de l' Instituto de Ecologie, ainsi que sur sa formation et ses premiers r sultats

Mots-cl : Ecologie, Mexique, R serves de la Biosph re, MAB – UNESCO, mod le « Halffterien »

El Instituto de Ecología, A.C. (INECOL) de Xalapa, Veracruz, México, es una sólida institución mexicana de gran prestigio nacional e internacional, fundada en 1974, gracias a la coyuntura política existente en ese momento, en la que el director del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), Dr. Gerardo Bueno Ziri n apoy  la iniciativa de la creaci n de centros de investigaci n. Entonces el Dr. Gonzalo Halffter, que era Director de Graduados e Investigaci n Cient fica del Instituto Polit cnico Nacional, decide junto con un peque o grupo de investigadores provenientes de la Escuela Nacional de Ciencias Biol gicas del IPN, lanzarse al proyecto de formar una instituci n dedicada a la ecolog a, dada la necesidad de fortalecer e impulsar la investigaci n en este campo en nuestro pa s. A pesar del alto grado de incertidumbre sobre su posible  xito, pero gracias a la iniciativa y visi n del Dr. Gonzalo Halffter, Director Fundador, y a la vez, Director del Museo de Historia Natural de la Ciudad de M xico en Chapultepec, el INECOL ha llegado a ser lo que hoy en d a conocemos.

Precisamente en las instalaciones del Museo de Historia Natural en Chapultepec es donde se acondicionaron las primeras oficinas en cualquier espacio disponible, lo que incluy  la parte alta de uno de los domos del museo, pasillos y hasta bodegas. El grupo inicial estaba formado por el Dr. Halffter, Pedro Reyes Castillo, Violeta Halffter e Yrma L pez, como investigadores y Carmen Huerta, Sof a Anduaga, Gema Quintero y Sabina G mez como tesistas. En poco tiempo (marzo de 1975) se incorporan tres tesistas m s de la UNAM: Mar a Eugenia Maury, Valentina Serrano y Sonia Gallina, que por azares del destino fueron a dar con el Dr. Halffter, por recomendaciones del Dr. Juan Luis Cifuentes, Director en ese entonces de la Facultad de Ciencias de la UNAM, que las apoyaba en un proyecto sobre venados que estaban realizando en la Estaci n Experimental de San Cayetano, en el Estado de M xico, con financiaci n de CONACYT. Debido a un problema en el que se vieron involucradas con el Director de Fauna Silvestre por haber hecho una denuncia p blica de una tala "clandestina" de  rboles en la Estaci n, se prohibi  seguir con el trabajo de campo de la tesis conjunta. Despu s supimos que era un negocio del Subsecretario Forestal. Como el Dr. Halffter en aquel tiempo era Co-vocal Ejecutivo

del Programa Nacional Indicativo de Ecología Tropical, de CONACYT, junto con el Dr. Arturo Gómez Pompa, nos dio una cita, en la cual primero nos regañó y nos señaló tajantemente que no nos iba a defender ante la Subsecretaría Forestal y de la Fauna, ya que ellos estaban defendiendo una causa mucho más relevante como era oponerse terminantemente a los desmontes del Uxpanapa en Veracruz, y nosotras éramos como “piedritas contra tanques”. Pero nos abrió un panorama hacia la investigación científica seria dándonos la oportunidad de incorporarnos a la nueva Institución, iniciando los estudios sobre venados en la futura Reserva de la Biosfera La Michilía, en el Estado de Durango, y tramitando ante CONACYT que nos siguiera brindando los recursos financieros para continuar el proyecto de tesis. La primera impresión que tuvimos del Dr. Halffter fue la de un investigador “muy duro, estricto e imponente”, aunque con los años y el trato continuo, nos ha revelado a un hombre de un gran corazón. Nos llevó en el siguiente mes a una importante reunión en Durango, con un grupo de científicos mexicanos, entre los que se contaba el Dr. Arturo Gómez-Pompa, presidente del Comité Mexicano del MAB, y norteamericanos provenientes del MAB-USA. Estos últimos nos aconsejaron iniciar los estudios de los venados conociendo cuál era su dieta para comprobar que no existía competencia con el ganado vacuno, ya que era la actividad más relevante en la futura Reserva, y que ello podría hacerse a través de los grupos fecales mediante técnicas microhistológicas. En diciembre de ese año fuimos a un curso intensivo con el Dr. Richard Hansen, en la Universidad de Colorado, en Estados Unidos, así como a conocer el manejo de las poblaciones de venados en Colorado y Nuevo México, con el Dr. Thomas Hakonson, gracias al apoyo que nos brindó el Dr. Halffter, a través de estos contactos. El Dr. Halffter actuó como director de la tesis conjunta, que fue el inicio de una larga trayectoria de estudios sobre venados en el Instituto, estableciéndose una colaboración con el Dr. Peter F. Ffolliott de la Universidad de Arizona, con el que posteriormente, en 1981, se publica el primer libro sobre venados junto con Sonia Gallina, como resultado de esta colaboración.

Posteriormente se fueron sumando más tesis de la UNAM, del IPN y de la UAM. La política de desarrollo seguida por el Dr. Halffter, gracias a su visión y gran tesón, que a través del tiempo podemos constatar fue de lo más acertada, dadas las condiciones que prevalecían en esa época, consistió en promover la formación de jóvenes mexicanos a través de convenios de colaboración con instituciones extranjeras de prestigio de Francia, EEUU, España, Italia, URSS, entre otras. Con su experiencia, los investigadores invitados lograron que estudiantes del IPN, la UNAM y la UAM, algunos de los cuales ya laboraban en el INECOL, tuvieran una formación intensiva y sólida. En ese entonces, se promovieron estancias en el extranjero de los jóvenes para aprender técnicas novedosas, para entrenarse y obtener nuevas experiencias, que posteriormente sirvieron para ser aplicadas en nuestro país, y a su vez, esos jóvenes investigadores empezaron a formar nuevos jóvenes en este campo del cono-

cimiento (ver Modelo “Halffteriano”, fig. 1). Los investigadores y jóvenes que formaron parte del INECOL en esos primeros tiempos, se constituyeron como una “familia” de científicos guiados por el gusto y la satisfacción de realizar trabajos serios de investigación con distintos grupos de animales, desde invertebrados hasta grandes vertebrados, en el campo de la ecología, que fueron fortaleciéndose paulatinamente. Todo esto funcionaba a pesar de que no se tenía ninguna seguridad laboral para formar parte del INECOL, porque no se contaba con un presupuesto fiscal, ya que la mayoría teníamos becas de CONACYT, y posteriormente un salario por honorarios, hasta que fue incorporado en la Secretaría de Programación y Presupuesto como centro de investigación, junto con el resto de centros creados por CONACYT. Sin embargo, a pesar de haber pasado por momentos difíciles en cuanto a la seguridad de contar con un presupuesto destinado a mantener al grupo en sus labores de investigación, la experiencia fue un ejemplo loable de solidaridad y de credibilidad en la visión de un personaje histórico como el Dr. Halffter.

En los años 70', en nuestro país, acorde a la clasificación internacional vigente, solamente tenía dos tipos de reservas naturales: Parques Nacionales, de los que existían 47 para esas fechas, y una Reserva Faunística en Isla Raza, B.C. Siguiendo un nuevo movimiento conservacionista, tendente al establecimiento de reservas naturales denominadas Reservas de la Biosfera, que la UNESCO dentro del Programa Hombre y Biosfera (con las siglas en inglés de MAB), organizó en octubre de 1974, y a la resolución emanada del VI Congreso Latinoamericano de Zoología realizado en México, por iniciativa de un grupo de entusiastas ecólogos mexicanos, encabezados por el Dr. Halffter se promueve la creación de las dos primeras Reservas de la Biosfera en México y Latinoamérica en el Estado de Durango. Esto pudo llevarse a cabo gracias al apoyo decisivo por parte del gobernador de esa entidad, que acababa de tomar posesión, el Dr. Héctor Mayagoitia Domínguez, egresado de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del IPN, y que presidió el mencionado Congreso.

Los esfuerzos de investigación tuvieron como meta la creación de las dos primeras Reservas de la Biosfera en México y América Latina (Mapimí y Michilía), una contribución mexicana al Programa Hombre y Biosfera (MAB) de la UNESCO. Por eso, prácticamente todas las investigaciones de la primera época fueron realizadas en las Reservas de la Biosfera de Mapimí y La Michilía, en el Estado de Durango, para conocer su flora, fauna, condiciones abióticas y su impacto social. Los primeros estudios fisonómico-florísticos de Mapimí fueron realizados por el Dr. Jorge Morello (investigador invitado de Argentina) y Enrique Martínez del Instituto de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, A. C., iniciándose así los trabajos científicos en las Reservas de la Biosfera, cuyos resultados salieron en un libro publicado en 1977 (la tercera del Instituto de Ecología). Posteriormente en Mapimí se incorporan investigadores de la Ecole Normale Supérieure de París, Francia, iniciándose en septiembre de 1975 la cooperación internacio-

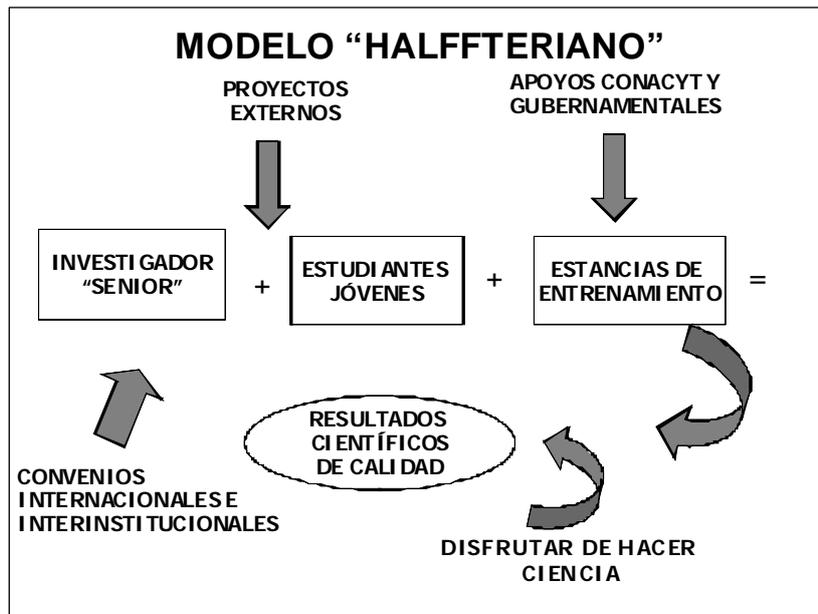


Fig. 1. El modelo “Halffteriano” para la fundación y el desarrollo del Instituto de Ecología

nal con la primera estancia del Dr. Robert Barbault, que inicia los estudios sobre comunidades de lagartijas, y que forma varios estudiantes del INECOL como María Eugenia Maury, Alfredo Ortega (actualmente investigador del CIBNOR), el Dr. Claude Grenot que trabaja con comunidades de roedores, asesorando a Valentina Serrano (actualmente fundadora y curadora del herbario “Rzedowski” de la Universidad Autónoma de Querétaro), el Dr. J. M. Thiollay con comunidades de aves, trabajando con Jorge Noce dal. De esta forma los jóvenes científicos mexicanos se fueron forjando y obteniendo una valiosa experiencia trabajando al lado de investigadores plenamente reconocidos. Se publican los primeros resultados en un libro editado por Barbault y Halffter en 1981.

El apoyo brindado por el Gobierno del Estado de Durango en cuanto a construir estaciones de campo como el Laboratorio del Desierto en Mapimí, que se concluyó en 1978, y la Estación Piedra Herrada en La Michilía, donada por el Sr. De la Peña, fue una ayuda decisiva en la logística para realizar investigación en el campo. Además, fue a través de convenios internacionales, así como de conseguir financiación a través de distintos proyectos, como se llevaron a cabo los estudios en las Reservas.

El Dr. Halffter demostró que la actividad científica, incluso con medios muy reducidos como los que disponía en sus inicios el INECOL, puede ser muy fructífera cuando se cuenta con el apoyo de otras instituciones y países, así como del interés de los gobiernos locales. Un ejemplo de las colaboraciones fue la del Dr. Mario Zunino, que desde 1979 colaboró estrechamente con el Dr. Halffter con el apoyo del CNR (Italiano) y CONYCECET, con becas de la Secretaría de Estado de Relaciones Extranjeras de Italia y varias con CONABIO. Dicha colaboración fue muy fructífera con más de 15 trabajos firmados por ambos autores; cabe destacar además que la re-edición del *Natural History of Dung Beetles of the Subfamily Scarabaeinae*, por G. Halffter y E. Matthews, se hizo en Italia,

siendo el Dr. Halffter el invitado de honor en el Congreso de Biogeografía en Turín en 1990. En la política que se fijó el Dr. Halffter los recursos económicos están destinados íntegramente a la investigación. No pensó en crear una estructura física propia, no se contaba con vehículos propios (éstos los ponía el gobierno del Estado de Durango), sin embargo muchos investigadores y estudiantes llevamos a cabo los trabajos de campo en las Reservas. Por ejemplo, en La Michilía, el Sr. Eduardo de la Peña, tesorero del Estado de Durango, prestaba su casa de campo para realizar las largas estancias, hasta que posteriormente donó al INECOL una casita que luego se transformó en la Estación de Piedra Herrada. Mientras que en Mapimí, Don Rosendo Aguilera apoyaba las estancias, que al principio fueron difíciles ya que había que acampar, aunque después el Gobierno de Durango construyó el Laboratorio del Desierto en terrenos donados al INECOL por Don Rosendo, y que a la fecha sigue siendo una de las mejores estaciones de campo para estudiar el Desierto Chihuahuense.

La forma en que se crearon las Reservas no fue a través de imposiciones, sino mediante diálogos con ganaderos, pequeños propietarios y campesinos, asistiendo a asambleas ejidales, exponiendo los puntos de vista, escuchando los de ellos y sometiendo a aceptación las nuevas ideas para la conservación, con la satisfacción de ver aprobados y plenamente apoyados los proyectos en una reunión memorable celebrada en febrero de 1975 en el Ejido San Juan de Michis. El aspecto humano de la política del INECOL encontró un fuerte apoyo en el Dr. Armando Ochoa Solano, originario de Durango, del IPN, en cuanto a la logística y relaciones con los ejidatarios en ambas áreas. El Dr. Ochoa estuvo a cargo del proyecto de agroindustrias en el área de La Michilía hasta diciembre de 1976, y posteriormente asume esta responsabilidad el biólogo Pedro Reyes Castillo.

En 1977, el INECOL junto con el INIREB de Xalapa, Veracruz y el CIES de San Cristóbal de las

Casas, Chiapas, emprenden una nueva aventura al iniciar los estudios para la creación de la Reserva de la Biosfera Montes Azules en la zona Lacandona, en Chiapas. Por parte del INECOL, Pedro Reyes Castillo se responsabiliza de los proyectos faunísticos, y participan entonces Sonia Gallina, Gustavo Aguirre, Ernestina Fey y Jorge Nocedal, que se incorporan a partir de entonces al Instituto. Después, a finales del '77, Gustavo Aguirre, se incorpora a Mapimí para iniciar los estudios sobre la biología, ecología y conservación de la tortuga endémica de Mapimí: *Gopherus flavomarginatus*, especie emblemática por la cual se constituye la Reserva. Gustavo trabaja con los Dres. Morafka y Gary Adest de la Universidad de California.

En los '80 se empiezan los estudios de flora y fauna para establecer la Reserva de la Biosfera El Cielo, en Tamaulipas. Se le encarga al Dr. Henri Puig de París, Francia, coordinar junto con el biólogo Pedro Reyes, Rosa Bracho y Vinicio Sosa los trabajos en la zona. Se incorporan luego, para llevar a cabo los talleres campesinos de capacitación comunitaria: Armando Contreras y Arturo Hernández. Con ellos se une un grupo de estudiantes de la UNAM y UAM.

A su vez, el Dr. Halffter y Pedro Reyes asesoran a un grupo de jóvenes investigadores entusiastas de la Universidad de Guadalajara para hacer sus estudios en la futura Reserva de la Biosfera de Manantlán, Jalisco, por la importancia del hallazgo de la especie de maíz silvestre *Zea diploperennis* en la zona, así como la relevancia de conservar la biodiversidad de esos ecosistemas. Posteriormente también contribuyen a que se haga Sian Kaan en Quintana Roo.

El importante papel desempeñado por el Dr. Gonzalo Halffter, lo hace ser uno de los iconos de la conservación en nuestro país, que trascendió fronteras, llegando a denominarse como “modalidad mexicana” los esfuerzos realizados en promover las Reservas de la Biosfera a nivel no sólo nacional sino internacional.

Durante los primeros 30 años de existencia del INECOL es evidente el impacto social y ambiental que, a nivel nacional e internacional, tuvieron los esfuerzos precursores de conservación desde una óptica de respeto y colaboración con los habitantes locales, que es lo que como ya mencionamos se reconoce como “modalidad mexicana” para la conservación de la biodiversidad. Ahora, después de los primeros esfuerzos llevados a cabo por el INECOL bajo la tutela del Dr. Halffter, que creyó en este nuevo sistema de conservación de los recursos naturales, y se estuvo promoviendo, podemos decir que existen más de 150 Reservas de la Biosfera en el país manejadas por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) y su normatividad está contemplada en la Ley del Equilibrio Ecológico. En los primeros esfuerzos de conservación subrayamos que sobresale la visión y labor del Dr. Gonzalo Halffter.

A mediados de los '80, el Dr. Rzedowski se jubila del IPN e ingresa al INECOL con la intención de poder cumplir un deseo, irse con su grupo de trabajo a Pátzcuaro para estudiar la Flora del Bajío. Así se crea el Centro Regional con esa misión específica.

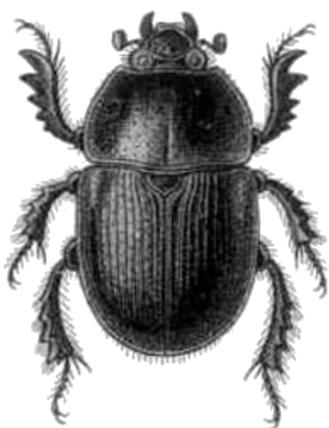
El INECOL, bajo la responsabilidad del Dr.

Halffter, también realizó para la Comisión Federal de Electricidad, uno de los primeros estudios mexicanos de impacto ambiental en Laguna Verde, Veracruz, en los años '70. Primero, los estudios se basaron en la comunidad de escarabajos coprófagos y el posible impacto sobre esa comunidad. Luego estuvieron también involucrados científicos franceses, como el Dr. Patrick Lavelle, iniciando estudios sobre biología de suelo y su posible afectación; con él se incorporan varios estudiantes, entre ellos otro joven estudiante de la UNAM, Carlos Frago, que realiza su tesis con las lombrices y que ahora es nuestro especialista y el Secretario de nuestro Postgrado.

Una actividad que nace con el INECOL es la relacionada con los servicios de investigación, asesoría y consultoría ambiental a empresas privadas y públicas. Entre los primeros estudios, para PEMEX, están el de impacto ambiental del puerto de altura de Dos Bocas, Tabasco, en el cuál participa como coordinador el M. en C. Exequiel Ezcurra, apoyado por Jorge López-Portillo que hace su trabajo de tesis de licenciatura con los manglares de Dos Bocas, y se incorpora Alberto González Romero para hacer la parte faunística junto con Jorge Nocedal. A partir de entonces el Dr. Ezcurra se constituye en un elemento muy importante para el Instituto. De hecho él es el responsable de los estudios que se llevan a cabo en El Pinacate, Sonora, que llevan a la creación de otra Reserva de la Biosfera. Exequiel forma su grupo de trabajo con Jorge López Portillo y Miguel Equihua para los estudios de vegetación y zonificación, mientras que Alberto González lleva a cabo la parte faunística junto con Jorge Nocedal. Se incorporan también investigadores de Francia y EE.UU. El Pinacate fue un proyecto que duró más de cinco años e involucró a un grupo de jóvenes provenientes del IPN, UAM y UNAM.

Exequiel Ezcurra llega al INECOL por sugerencia del Dr. Eduardo Rapoport que viene de Bariloche, Argentina, y se incorpora al Instituto como investigador responsable de los estudios sobre Ecología Urbana. El Dr. Rapoport incluye un grupo de estudiantes del IPN y de la UNAM, entre las que se cuentan Griselda Benítez. También poco después se incorpora Carlos Montaña, de Argentina, al que se le hace responsable de los trabajos acerca del uso de recursos: suelos, agua, vegetación, ganadería, fauna silvestre de Mapimí que realizará un grupo de investigadores del Instituto Francés de Investigación Científica para el Desarrollo en Cooperación (ORSTOM), creándose el Centro Regional Norte Árido en la ciudad de Gómez Palacio en el Estado de Durango. Los primeros resultados fueron publicados en un libro en 1988, editado por el Dr. Montaña.

En conclusión podemos señalar, sin temor a equivocarnos, que el Dr. Halffter es un científico visionario, que se puede considerar como la piedra angular de este instituto, que en sus más de 30 años de existencia ha pasado por muchas vicisitudes que lo han ido fortaleciendo y transformando en una de las mejores instituciones del país en lo que respecta al papel que ha jugado y juega en cuanto a la contribución para la conservación de la biodiversidad.



CAPÍTULO 3:

Scarabeosofía: la dialéctica de un científico entre insectos y conceptos

Mario Zunino

Istituto di Ecologia e Biologia
Ambientale,
Università degli Studi di Urbino
"Carlo Bo".
Via Maggetti, 22,
51029 Urbino (PU) – Italia
mario.zunino@uniurb.it

Escarabajos, diversidad y conservación biológica.
Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter

Editores:
Mario Zunino & Antonio Melic

Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)
Monografías 3er Milenio M3M, vol. 7 (2007)
I.S.B.N. 978-84-935872-1-5
30 Noviembre 2007
pp: 19 – 22.

Información sobre la publicación:
www.sea-entomologia.org

SCARABEOSOFÍA: LA DIALÉCTICA DE UN CIENTÍFICO ENTRE INSECTOS Y CONCEPTOS

Mario Zunino

Resumen: Se discute el punto de vista de Gonzalo Halffter en sus estudios sobre los coleópteros escarabeidos y su repercusión sobre la evolución de la investigación y el pensamiento en la Entomología. El autor considera que el enfoque de Halffter representa el punto de partida de un cambio radical en el desarrollo de los estudios modernos de un grupo de seres vivos.

Scarabeosophy: the dialectics of a scientist between insects and concepts.
Summary: The author discusses Gonzalo Halffter's point of view on the study of Scarab beetles, as well as its impact on the evolution of both research and thought in Entomology. He maintains that Halffter's approach represents the starting point of a radical change in the modern study of a living beings' group.

Scarabéosophie: la dialectique d'un scientifique entre insectes et concepts
Résumé: L'auteur discute le point de vue de Gonzalo Halffter face à l'étude des coléoptères scarabéides, et son influence sur l'évolution de la recherche et de la pensée en entomologie. Il considère que l'approche de Halffter représente le point de départ d'un changement radical dans l'étude moderne d'un groupe d'êtres vivants.

En 2004, con ocasión del trigésimo quinto aniversario de la fundación del Instituto de Ecología, tuve el honor de recordar al menos algunos aspectos de la relación entre mi Maestro, el Dr. Gonzalo Halffter, y los coleópteros Scarabaeinae. Una relación que empieza oficialmente en 1952, con una nota sobre el género *Phanaeus*, y cuyo desarrollo ha llevado a Halffter a convertir este fascinante grupo de animales en objeto de estudio en una cantidad asombrosa de trabajos científicos, pero sobre todo, a enfocar una serie de problemas biológicos de gran envergadura, desde el comportamiento animal, a la biogeografía, a la ecología, a la biodiversidad, para reseñar solamente los temas de mayor alcance, utilizando este grupo animal como un modelo para contrastar ideas e hipótesis, tanto en pleno campo, como en laboratorio.

En este breve bosquejo, tan solo recordaré aquellos aspectos de la labor del Dr. Halffter, que considero han provocado un verdadero cambio, a nivel mundial, en la manera tradicional de enfocar el estudio de un grupo animal.

Yo creo que la afición temprana del Dr. Halffter a los escarabajos, mejor dicho, la elección de tal grupo como objeto de sus estudios (su primera publicación, en 1952, fue dedicada a una especie del género *Phanaeus*), tiene un origen doble: por una parte, la impactante diversidad de formas y comportamientos de los escarabajos de México, y por otra parte, la influencia de un personaje extraordinario, Jean Henri Fabre, cuyos "*Souvenirs Entomologiques*" – una obra fascinante aún hoy día – tuvieron una profunda repercusión en la formación de lo que considero uno de los elementos esenciales de la visión del mundo de un naturalista: su imaginario científico. Al mundo mágico de Fabre, y concretamente, a la casa que había sido el paradero del gran entomólogo provenzal, el Harnas, en los alrededores de Sérignan, Halffter volvió varias veces, pasando temporadas de estudio y de reflexión y redactando obras extensas, una tarea que necesita de la paz del espíritu y de la concentración de la mente.

Los escarabajos, son uno de los grupos de insectos que más han llamado la atención del hombre: cabe recordar, aunque fuera muy de paso, la importancia del escarabajo sagrado, Khepri, en la cosmogonía y en la mitología del Vecino Oriente, en primer lugar, del antiguo Egipto pero también de otras partes del Mediterráneo. Sin embargo, el interrogante que Halffter se planteó delante de estos animales, ya desde una etapa muy temprana de su vida científica, pertenece a otro campo del pensamiento humano, que no tiene nada de metafísico:

¿porqué, para qué, y cómo dedicarse al estudio de un grupo de seres vivos?

Las respuestas a este interrogante, se desprenden ya del primer libro de Halffter, “*The Natural History of Dung Beetles of the subfamily Scarabaeinae*”, publicado por primera vez en 1966, en coautoría con Eric Matthews, en *Folia Entomologica Mexicana*, y reimpresso en 1999 por una pequeña editorial italiana, cuyo dueño sigue creyendo en la cultura y no solamente en el mercado. Un grupo animal cosmopolita, muy articulado y diferenciado en su interior, como son los coleópteros Scarabaeidae, sugirió a Halffter un sinnúmero de enfoques distintos: el taxonómico, el ecológico, el biogeográfico, el etológico, el evolutivo... que se integraron en una síntesis altamente multifacética. Los Scarabaeinae se convirtieron así en una herramienta para que tratemos de entender a través de ellos, algo más, y más general, acerca de nuestro entorno, de su historia, quizás también de su futuro. Sin embargo, todo esto ocurre si nos apegamos a una metodología forzosamente reduccionista, pero por otra parte, si –y tan solo si– manejamos nuestras interpretaciones en el marco de un enfoque holístico y en una perspectiva dinámica en el espacio y el tiempo. Considero que es ésta la gran lección que se desprende de la obra entomológica de Halffter.

Es innecesario recordar, que el “Natural History” representa desde hace 40 años el marco de referencia de todo estudio sobre los Scarabaeinae, a nivel mundial, y en este campo, es quizás la obra más citada en la literatura contemporánea. Sin embargo, cabe preguntarse los motivos de una tal repercusión en las ciencias modernas de la naturaleza. Considero que esto se debe principalmente al aspecto multifacético del enfoque que Halffter supo pensar y realizar para el estudio de un grupo de insectos. Si retomamos aquellas páginas, nos enteramos una vez más de que la obra resulta de un esfuerzo de análisis, organización, y finalmente, estudio crítico de una información extraordinariamente extensa y variada. A partir de ese conjunto de ideas y de datos, en parte originales, en parte retomados, siempre en forma crítica, de la literatura, Halffter logró una interpretación de síntesis, cuyo marco de referencia es la evolución orgánica, vista en el espacio concreto, no tan solo euclidiano, sino de sus múltiples interacciones, y a través del tiempo. Permitáseme un solo ejemplo, relacionado con el comportamiento. Los esquemas de evolución de las pautas comportamentales de los Scarabaeinae

elaborados por Halffter, que todos conocemos, simples, claros, elegantes, tienen un *background* hecho por un enorme acervo de datos, pero también por un manejo conceptual que metodológicamente se mueve entre la generalización empírica y los principios de elucidación recíproca, entre inducción y deducción, sin huellas de ideas preconcebidas, y menos aún, de actitud dogmática. ¡Tal y como requiere la complejidad del objeto y de los temas!

Este tipo de enfoque representa quizás la primera –en orden de tiempo– de las muchas aportaciones originales de Halffter a la ciencia contemporánea, y es la única sobre la que nos detendremos en este ensayo.

Haciendo caso omiso de los entomólogos aplicados, en los años '60 los científicos que trabajaban con los escarabeidos a nivel profesional, eran posiblemente una docena o pocos más en el mundo: Renaud Paulian en Francia, Sebö Endrödi en Hungría, Vladimir Balthasar en Checoslovaquia, Rudolf Petrovitz en Austria, Serguiei Medvedev en la Unión Soviética, Henri F. Howden y Oscar L. Cartwright en Estados Unidos, Francisco S. Pereira en Brasil, Antonio Martínez en Argentina, Athos Goidanic en Italia, y unos pocos más. Casi todos eran sustancialmente taxónomos duros y puros –y la mayoría de ellos, α taxónomos. Hoy día, son cerca de un centenar, y muchos entre ellos, alumnos directos de Halffter o “descendientes” científicos suyos de segunda o tercera generación, trabajando en instituciones académicas de varias partes del mundo. La repercusión del enfoque de Halffter, la atestiguan el sinnúmero de referencias tanto al “Natural History”, como a la extensa producción que ha seguido, y sigue publicando en este campo de la entomología. Lo ratifica también el gran número de taxones, de los grupos más variados, que le han sido dedicados. Y lo atestigua también el hecho de que a partir de los años '70 del siglo XX los coleópteros Scarabaeidae, se han convertido en un grupo clave, en un modelo paradigmático para el estudio de temas aparentemente tan alejados entre sí, como la biodiversidad, las relaciones entre los organismos animales y sus recursos alimenticios, la biogeografía histórica, el manejo de los recursos naturales. Muy someramente, quiero recordar algunos conceptos, que hoy día forman parte del patrimonio de la cultura naturalística, y que surgieron de los estudios de los escarabajos que ha llevado a cabo Gonzalo Halffter.

Una de las primeras veces en que han sido resaltados con claridad los requisitos para que un taxon animal pueda utilizarse como grupo indicador del estado de la biodiversidad, fue cuando Halffter y su grupo los propusieron, en un foro mundial, fundamentándose en los escarabajos (Halffter & Favila, 1993).

El concepto de recolocación del alimento como estrategia evolutiva –y no como mera táctica ecológicamente oportunista, debe mucho a las investigaciones y a las ideas de Halffter, de David Edmonds y del grupo de investigadores que hace muchos años empezaron a estudiar la evolución del comportamiento de los Scarabaeinae, a escala mundial (Halffter & Matthews, 1966; Halffter & Edmonds, 1982).



1

*Scarabaeosophus*

2

Mascia 99

Fig. 1. La clásica imagen del entomólogo, en una incisión alemana del siglo XVIII (colección privada). **Fig. 2.** *Scarabaeosophus*. Incisión de Antonio Mascia, 1999, para la reimpresión de Halffter & Matthews, 1966 (colección privada)

En la biogeografía, el concepto de Patrón de Distribución como evidencia de historias biogeográficas compartidas, y la visión moderna del fenómeno de la transición, fueron vislumbrados primeramente a través del estudio de los Scarabaeinae de México y Centroamérica (Halffter, 1974, 1976).

El enfoque teórico –y no puramente metodológico– del manejo de los ecosistemas agropecuarios, en términos de equilibrio entre herbívoros, domésticos y silvestres, y pastizales, debe muchas de sus perspectivas a los estudios de los escarabeólogos mexicanos formados y dirigidos durante años y años por Gonzalo Halffter en el Instituto de Ecología.

Sin embargo, no quisiera que de mis palabras surgiese ninguna equivocación: no estoy sosteniendo que la obra de Gonzalo Halffter –ni de cualquier otro científico– sea algo definitivo o no perfectible, ni tampoco que en temas concretos no haya habido algún avance en la escarabeología debidos a otros autores, o

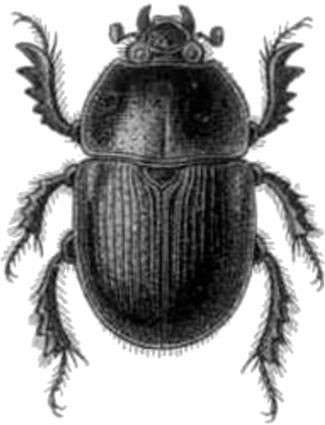
alguna crítica atinada a algún tópico más o menos puntual: afirmarlo sería más bien hacer hagiografía, una “disciplina” que en mi opinión, no tiene nada que ver con la ciencia. Lo que sí considero totalmente cierto es que la obra de Halffter ha marcado un punto de inflexión, un momento de cambio de rumbo y de perspectivas, a nivel mundial. El golpe de timón entre la ruta, y la actitud, del entomólogo clásico (fig. 1), con todos sus méritos, pero también con todo su lastre dieciochesco de amateurismo y los límites de su *weltanschauung*, el cambio entre todo esto, y lo que se resume en una palabra que no aparece en los diccionarios. Una palabra que acuñó quien escribe –perdón por la autocitación– a finales de los años '90 y que el escultor italiano Antonio Mascia tradujo en una imagen onírica: *Scarabaeosophus* (fig. 2). Entre las dos imágenes, y las dos culturas que ellas representan, hay una inflexión radical: el golpe de timón que Gonzalo Halffter ha dado a la Entomología

Referencias bibliográficas

- Halffter, G. 1952. Notas sobre el género *Phanaeus* I. *Phanaeus quadridens*. *Ciencia (Méx.)*. 12 (3-4): 79-86.
- Halffter, G. 1974. Eléments anciens de l'entomofaune néotropical: ses implications biogéographiques. *Quaest. Ent.* 10: 223 - 262
- Halffter, G. 1976. La Entomofauna Americana: Ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entom. Mexicana*. 6: 1-108.
- 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. & E. G. Matthews. 1966. The Natural History of Dung Beetles of the Subfamily Scarabaeinae. *Folia Entom. Mexicana*. 12-14: 1-312. Reimpreso por Medical Books, Palermo, Italia (1999).
- Halffter, G. & W. D. Edmonds. 1982. The Nesting Behavior of Dung Beetles (Scarabaeinae). An Ecological and Evolutive Approach. *Publs. Instituto de Ecología*. México, D. F. 10: 176 pp.

HALFFTER Y LA S.E.A.

Antonio Melic



CAPÍTULO 4:

Halffter y la S.E.A.

Antonio Melic
 Presidente S.E.A.
 Avda. Radio Juventud, 37
 50012 Zaragoza
 amelic@telefonica.net

**Escarabajos, diversidad y
 conservación biológica.
 Ensayos en homenaje a
 Gonzalo Halffter**

Editores:
 Mario Zunino & Antonio Melic

**Sociedad Entomológica
 Aragonesa (S.E.A.)
 Monografías 3er Cer Milenio
 M3M, vol. 7 (2007)**
 I.S.B.N. 978-84-935872-1-5
 30 Noviembre 2007
 pp: 23 – 34.

Información sobre la publicación:
www.sea-entomologia.org

Resumen: Se presenta una síntesis de las relaciones entre Gonzalo Halffter y la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.) a lo largo de la última década. A partir de sus publicaciones se muestra un resumen del discurso intelectual de Halffter y de sus inquietudes y preocupaciones en el ámbito científico relacionadas con los escarabeidos y su ecología, con la comprensión de la diversidad biológica y con su conservación a través, especialmente, del modelo de Reservas de la Biosfera. La conclusión más destacable es la capacidad de Halffter para compaginar un discurso teórico de indudable calado con un pragmatismo directo y posibilista (pero siempre realista) que tiene la virtud de saber materializarse en actos, eventos, conceptos y proyectos, algunos de los cuales lo han sido a través de la S.E.A.

Palabras clave: Gonzalo Halffter, Sociedad Entomológica Aragonesa.

Halffter and the S.E.A.

Abstract: A synthesis is made of the relations between Gonzalo Halffter and the Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.) during the past decade. From Halffter's published work we glean a summary of his mind-set and his interests and worries in both the scientific and conservation arenas in connection with scarabaeids and their ecology, with understanding biological diversity and with its conservation, in particular through the biosphere reserve model. The main conclusion is Halffter's ability to combine a theoretical discourse of unquestionable depth with a pragmatic approach which is at the same time direct and possibilistic (but always realistic) and has the virtue of translating into actions, events, concepts and projects, some of which have come to fruition through the S.E.A.

Key words: Gonzalo Halffter, Sociedad Entomológica Aragonesa.

Halffter et la S.E.A.

Résumé: L'auteur fait une synthèse des relations entre Gonzalo Halffter et la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.) pendant la dernière décade. Un parcours à travers des publications d'Halffter permet de présenter un résumé de son discours intellectuel et ses intérêts et préoccupations dans les domaines de la recherche et la conservation en relation avec les scarabéidés et leur écologie, avec la compréhension de la diversité biologique et avec sa conservation, en particulier au moyen des réserves de la biosphère. La conclusion la plus saillante est la capacité d'Halffter de concilier un discours théorique d'une profondeur bien évidente avec un pragmatisme direct et possibiliste (mais toujours réaliste) qui sait comment se traduire en actions, évènements, concepts et projets, dont quelques-uns réalisés par intermédiaire de la S.E.A.

Mots-clés: Gonzalo Halffter, Sociedad Entomológica Aragonesa.

1. A modo de introducción.

Quizás por el hecho de llevar ya demasiados años dedicado más a la edición entomológica que a mi auténtica vocación, la entomología, me ha tocado solicitar, revisar y/o editar un buen número de manuscritos en los que se glosaba la personalidad, el trabajo científico o ambos de algunos ilustres colegas. Me apresuro a decir que no siempre se ha tratado de *In Memoriam*, sobre los que hace años planteaba en nuestro Boletín que tienen algo de reproche para quienes los escribimos o editamos, puesto que de todos ellos puede decirse que han llegado inevitablemente tarde. Efectivamente: si uno ha acumulado méritos objetivos suficientes como para ser objeto de unas líneas de reconocimiento es de justicia hacerlas públicas en presencia del homenajeado, haciéndole justo partícipe del acto. Y es que cabe preguntarse: ¿a quién está dirigido tal evento? Si convenimos en que la respuesta sensata es al homenajeado ¿por qué singular disparate hemos de esperar justo a los momentos posteriores a que nos abandone para sincerarnos?

Pueda ser que exista quien opine que tales acciones pueden llevar a situaciones indeseadas por contener, en su interín, potenciales abusos de poder más o menos encubiertos o simples ejercicios de adulación y servilismo. Vivimos en sociedades altamente jerarquizadas, es cierto. Pero allá cada cual, si para su desgracia, se encuentra en tan triste situación de tener que mendigar actos de reconocimiento o, lo que todavía es peor, si para ganarse el pan y la sal, debe incurrir en jornadas de falsa alabanza y empalagosa lisonja. Por nuestra parte, y utilizo un plural que no tiene nada de mayestático, si no mucho de gremial, en cuanto comprende a otros miembros de la Sociedad Entomológica Aragonesa y por supuesto a mi otro coeditor, Mario Zunino, ningún riesgo asumimos planteando este modesto homenaje a Halffter. La razón es que nadie puede abrigar dudas, fundadas y legítimas, sobre que se lo viene mereciendo desde hace ya muchos años. Halffter es uno de esos casos en los que ni siquiera desde la envidia y los celos es posible formular reproches. No digo que esté libre de ellos –yo mismo, humanos somos, me reconozco envidioso de muchas de sus habilidades y capacidades– pero la diferencia con el estatus de otros colegas es tan sideral que no es posible poner reparos creíbles a su estrella. O a sus estrellas, en plural, porque Halffter, a diferencia de otros científicos, incluso de prestigio, ha sido capaz de destacar en varios campos en principio muy lejanos entre sí. Es un personaje de éxito. Una suerte de ‘Midas’ intelectual. Es difícil llegar a ser alguien importante, realmente importante, en una cualquiera de las múltiples parcelas en que se fragmenta el saber humano. Halffter lo consiguió en el campo de la coleopterología gracias a sus numerosas y novedosas aportaciones, algunas de las cuales son ya clásicos de la disciplina. Pero es que esa labor, que a tantos cerebros habría absorbido completamente, no ha impedido que Halffter sea también reconocido en otras áreas como las relacionadas con la medición y análisis de la diversidad biológica (o de las diversidades biológicas) o como agente y promotor de la conservación de esa propia diversidad a través de figuras como las reservas de la biosfera. Por si fuera poco, Halffter ha sabido hacer, y hacerlas bien, otras cosas. Por ejemplo, nos ha dado un cierto ejemplo de la labor de compilación y promoción de la información biológica en un territorio tan deficitario en esta materia como Iberoamérica. O ha sabido combinar, encajando adecuadamente las piezas para que no chirriaran, factores como los sociales en el marco de la protección medioambiental, aspecto en el que suelen fallar estrepitosamente 9 de cada 10 conservacionistas, por muy atractivos que resulten sus diagramas y propuestas teóricas. Me consta, además, que Halffter lleva años desarrollando una intensa y fructífera labor de promoción científica (léase, de promoción de científicos y de trabajos científicos) en México, pero de ello hablarán otros colegas que tienen mucha más solvencia. En resumen, que hay motivos más que sobrados para el homenaje y que el halago, es legítimo, obligado (moralmente obligado) y desde luego sincero. Y es que es un placer ser puntual a la cita y

poder mostrar a Halffter la gratitud y reconocimiento que sin reparos ni falsas vergüenzas nos merece y se merece.

A Halffter lo suelo tratar de usted. No es una cuestión de distancia personal (eso se habría superado hace tiempo, especialmente si tenemos en cuenta su trato amable y cordial); tiene mucho más que ver con quién es, qué hace y cómo lo hace. Nos conocemos desde hace unos ocho o nueve años. Me lo presentó en una reunión iniciática sobre la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática, un amigo común, Fermín Martín Piera, quien por cierto habría sido, con absoluta seguridad, uno de los coeditores de este volumen si hoy estuviera entre nosotros. Hasta entonces yo sabía relativamente poco de Halffter. Por supuesto, era consciente de su enorme prestigio como coleopterólogo y ecólogo. Durante un cierto tiempo –ya muy lejano– los escarabeidos ejercieron una cierta atracción sobre mí y recopilé alguna literatura sobre ellos. Incluso recuerdo un par de veranos en el Pirineo oscense levantando bostas de ganado vacuno y capturando indiscriminadamente todo coleóptero presente en tan singular medio (y también, con menor agrado, los problemas con las claves del mítico ‘Báguena’ de 1967). He de decir que aquella atracción fue luego superada por otros grupos y temas, fruto de mi tendencia a la dispersión, que ha terminado llevándome al estudio de algunas familias de arañas; pero cierto es también que en un ejercicio de diversidad mental (o no sé si de bipolaridad) siempre he mantenido en un segundo plano, razonablemente cercano al punto de interés focal, algunos grupos taxonómicos muy concretos, entre los cuales se cuentan los escarabeidos.

De Halffter tenía, además, numerosos recortes en mi carpeta de lecturas. Esta carpeta es en realidad, un conjunto de portafolios en la que he ido guardando fotocopias y separatas de trabajos que por una u otra razón me han parecido atractivos, interesantes o curiosos aunque fueran completamente ajenos a mi ‘ambito natural de trabajo’. Como buen cajón de sastre, hay de todo: desde manuscritos sobre extinciones, a artículos sobre entomología urbana, la diversidad biológica y la llamada crisis de la biodiversidad, la teoría del caos y los fractales aplicados a la biología, la mitología y los artrópodos, los onicóforos, algunos temas puntuales de paleontología de invertebrados, etc, etc. Pues bien, de Halffter tenía unos cuantos recortes y fotocopias de trabajos sobre diversidad biológica. Incluso tenía fotocopiado varios capítulos (o quizás todo el volumen) del primer tomo de la Diversidad Biológica de Iberoamérica, un libro compilado por el propio Halffter y que se abría con un trabajo titulado ‘¿Qué es la biodiversidad?’ (Halffter & Ezcurra, 1992). A esto –algún libro leído y varios artículos fotocopiados– se limitaban mis *contactos* con Halffter cuando lo conocí en el despacho de Fermín. Después de aquello nos hemos visto tan sólo en un par de ocasiones (la última, conmemorando el aniversario de la muerte de Fermín en un acto celebrado en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid), quizás hemos hablado en media docena de ocasiones por teléfono y, eso sí, nos hemos cruzado

un buen número de mensajes y un puñado de cartas transoceánicas, cordiales pero aparentemente 'formales' (quizás por el uso del usted), casi siempre centrados en los pormenores de algún proyecto en preparación, en ejecución o en mera liquidación.

No parecen, pues, estos antecedentes dignos galones para escribir este artículo. ¿No debería hacerlo quien lo haya tratado de manera más próxima? Sin duda, pero esta importante parcela está razonablemente cubierta en el volumen a través de artículos elaborados por colegas que han tratado en el pasado, o tratan actualmente, a Halffter; científicos formados a su sombra o colaboradores habituales. Sin embargo, yo puedo tener una pequeña ventaja para ofrecer una visión ligeramente diferente. La que da la distancia: tanto el Atlántico como mis escasos conocimientos en cualquiera de las múltiples áreas abarcadas por los intereses *halffterianos* constituyen barreras o espacios tan enormes que me permiten aportar otro discurso, otra percepción y me obligan a buscar otras fuentes de información distintas del contacto personal y la experiencia común. Así que, como se verá en breve, lejos de ser original, lo que voy a hacer es copiar algunos textos, casi todos publicados por la S.E.A., y a comentarlos someramente. Confío en que se entenderá por qué han sido seleccionados y espero que a partir de ellos pueda formarse el lector una imagen de Halffter, si es que alguien la necesita a estas alturas.

2. Halffter, por Halffter.

Y, claro, ¿qué mejor forma de presentar a Halffter que a través de sus propias palabras? El 23 de noviembre de 2000 Gonzalo Halffter pronunció un discurso con motivo de su investidura como Doctor Honoris Causa por la Universidad de Alicante, apadrinado por el Dr. Eduardo Galante. Pueda ser que resulte un poco singular incluir un texto del propio homenajeado, hablando de sí mismo, en un volumen de esta naturaleza, pero, diga lo que diga la etiqueta, ¿qué mejor ocasión para hacerlo? En todo caso, espero que Halffter, cuando lea esto, perdone mi osadía.

Empecé a hacer investigación formal en las vacaciones entre el fin del bachillerato y el principio de la carrera. De hecho mi primer artículo apareció antes de que cumpliera 20 años.

Mi iniciación científica fue como entomólogo y como taxónomo. Fui formado (iniciando la relación mucho antes de ser alumno regular) por varios de los excelentes entomólogos del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, los que a su vez se habían hecho científicos en la escuela de D. Ignacio Bolívar. No sólo en entomología recibí clases de profesores españoles refugiados en México. Más de la mitad de los profesores que me dieron clase durante la licenciatura se habían formado en España.

Con una afición que me venía de la infancia y trabajando todos los tiempos libres con el Dr. Cándido Bolívar y Pieltain y después con el Dr. Federico Bonet, era obligado que fuese entomólogo y sistemático. Pero Federico Bonet en los años 50 estaba en plena evolución intelectual. A través del estudio morfológico en profundidad buscaba realizar una sis-

temática mejor. La ecología le interesaba cada vez más. Pero sobre todo era un excelente, disciplinado e imaginativo naturalista que trataba de captar una visión global del entorno biológico.

Algo de todo esto se me contagió. La segunda parte de mi carrera fue totalmente atípica. Mi Escuela era y es una institución pública y gratuita, en la que hace 50 años era bastante común ser dado de baja por escolaridad insuficiente. El hecho es que desde tercer año fui único alumno en mi generación y la Escuela mantuvo todo el aparato de profesores y laboratorios para mi formación. Un despliegue maravilloso en una escuela pública, comprometida a fondo con el desarrollo de México.

Además de cursar todas mis materias, estos años me saturé de Federico Bonet. Era profesor – ayudante de prácticas de laboratorio de los alumnos de primer año– y como larva de investigador tenía un espacio y unas facilidades superiores a mis merecimientos. En esos años llevé dos exhaustivos cursos con Bonet: uno, Evolución, el segundo, Ecología y Biogeografía. Cursos en que había un profesor y un alumno pero que se realizaron seis horas a la semana cada uno, durante un año.

Así me formé taxónomo, pero con una fuerte inclinación a la biogeografía y a la ecología.

Pensaba y sigo pensando que la sistemática ofrece una oportunidad excepcional de síntesis dentro de la biología comparada: el gran reto es proponer un sistema que muestre las diferencias y semejanzas de un grupo de organismos. Un sistema que sea un reflejo de la historia evolutiva del grupo. Este es el propósito de una buena monografía. A mí me ha gustado hacer monografías sistemáticas. A lo largo de mi vida he publicado siete. Es un tipo de trabajo que requiere mucho esfuerzo y mucho tiempo, a veces años. Pero los resultados son perdurables. Sólidas fuentes de referencia que persisten mucho tiempo.

No entiendo los falsos conflictos entre taxónomos y biólogos experimentales o moleculares. Más allá de las pugnas por el control de facilidades y subvenciones (algo que sí entiendo, pero que no debe romper ciertas reglas), me parece que cuando llegan al menosprecio, este tipo de conflictos no hace más que reflejar la pobreza del medio académico en que ocurren.

En la investigación hay modas. Es lógico y quizá muy bueno, ya que muchas modas son resultado del proceso de avance de la ciencia, de la sustitución de paradigmas. Pero no veo razón alguna para promover la Biología Molecular a expensas de la Biología Comparada o lo contrario. Ambos enfoques estudian los dos extremos de la dualidad inherente a los seres vivos: su diversidad y su unidad.

Muy joven me empecé en casarme y lo hice antes de cumplir 23 años. Esta decisión ha sido muy importante para mi vida futura. Conseguí una maravillosa compañera y colaboradora, pero, además, la necesidad de contar con un buen sueldo me hizo buscar un tipo de trabajo que en otras condiciones no hubiera deseado. De ninguna manera se me ocurrió dejar la investigación, algo que nunca he hecho desde los 17 años. Conservé mi lugar en el laboratorio pero

con una mezcla de mucha audacia y bastante suerte conseguí el puesto de Director de Estudios Biológicos de la representación en México de una de las mayores empresas de productos químicos del mundo. Durante siete años, hasta que me reintegré a tiempo completo a la investigación, conservé esta posición. Aparte de que ganaba mucho más que mis colegas, el trabajo que realizaba influyó en mí. Mi tarea era probar los nuevos herbicidas e insecticidas que la empresa creaba (era la Época de Oro de los agroquímicos), pero sobre todo resolver los problemas inmediatos y siempre urgentes que planteaban los clientes.

Era enfrentarse continuamente al reto. Utilizar los conocimientos para resolver problemas concretos, inmediatos. Un tipo de actividad que desarrolla las capacidades de percepción y de respuesta.

Creo que fue una muy buena formación que completó la formal y como suele ocurrir un poco rígida que recibí en la carrera. Además, me quedó el gusto por la ejecución de estos trabajos de tipo ingenieril, por aplicar el conocimiento a la resolución de problemas.

Ya reintegrado totalmente a la vida académica (que como he dicho nunca dejé del todo) este gusto al que me estoy refiriendo me fue muy útil. Primero en la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas y después en el Instituto de Ecología he dirigido equipos interdisciplinarios que he organizado para resolver un problema concreto. Muchas veces, trabajos realmente importantes, en los que lo primero era inventar (no teníamos antecedentes) cómo los íbamos a enfrentar. Estas empresas muchas veces globales por la variedad de sus dimensiones, y siempre acotadas en el tiempo, han sido muy útiles para obtener los fondos y el lugar que permiten la investigación tranquila, sin prisas, y tengo que reconocerlo, durante muchos años me han resultado excitantes.

En esta línea incluiría mis trabajos y acciones para crear las dos primeras reservas de la biosfera de México y de Latinoamérica, participar muy activamente en la creación de varias otras reservas y también en la concepción de los propios conceptos rectores aprobados por MAB-UNESCO.

...

Desde que me reintegré tiempo completo a la investigación, en 1962, sin dejar la taxonomía cada vez dediqué mayor tiempo a los estudios zoogeográficos y ecológicos. Siempre teniendo como objeto central de trabajo los coleópteros de la subfamilia Scarabaeinae, a los que también he dedicado mis estudios sistemáticos, trabajé cada vez más intensamente en comportamiento, en especial en comportamiento sexual.

Aunque estos estudios los realizaba en el laboratorio, no dejaba de ser un ecólogo con experiencia de campo. Las explicaciones que han ido surgiendo en esta línea de investigación, incluyen muchas reflexiones morfológicoevolutivas, derivadas de mi formación como sistemático y siempre una visión ecológica. Realmente he hecho ecoetología.

Con distintas colaboraciones o sólo, he publicado bastante sobre el comportamiento de los Scarabaeinae y su evolución. Quizá hemos llegado a inte-

grar una serie de paradigmas para explicar lo que hacen y por qué. Entre estos trabajos, dos libros me han dado una muy especial satisfacción. Con Eric Matthews publiqué en 1966 la «Historia Natural de los Scarabaeinae». Teníamos la pretensión nada humilde de reunir todo lo publicado, más nuestro propio material, incluyendo los primeros trabajos intensivos realizados en selvas.

Barrimos la información. Matthews habla y escribe seis idiomas, incluyendo el ruso, lo que fue muy útil. Pudimos presentar una visión a la vez detallada y de conjunto que no tenía antecedentes.

En 1982, con David Edmonds, preparé otro libro de síntesis. Centrado en la nidificación y el comportamiento sexual y con un muy definido interés en llegar a hipótesis evolutivas.

Dicen que estos dos libros son los textos más citados sobre el tema. En 1991 fueron continuados por un tercer libro de síntesis, con énfasis en la ecología de poblaciones, editado por Ylka Hanski e Ives Cambefort. En conjunto hemos hecho de la ecología y el comportamiento de estos escarabajos un campo de investigación muy activo, en el que trabajan grupos de científicos en varios países, incluyendo muy destacados investigadores españoles.

Como me ocurre en otros temas que alguna vez he empezado: la sistemática, la zoogeografía o las reservas de la biosfera, no he dejado los estudios sobre comportamiento. Especialmente en dos aspectos: el comportamiento subsocial y el infanticidio.

Con varias de mis colaboradoras publiqué los primeros resultados sobre infanticidio en 1980. Infanticidio muy notable porque está restringido a un género: *Eurysternus*, porque lo practican los dos sexos, y porque las etapas de furia destructiva siguen a largos periodos de cuidados, sin una explicación fácil que justifique el cambio. Realmente un sin sentido. Pero cuando se profundiza en muchos aparentes "sin sentido" aparecen delicadas y oportunas explicaciones adaptativas. Aprovechando los excepcionales laboratorios que nos ha construido el Director del Instituto de Ecología, Sergio Guevara, hemos vuelto a tomar el infanticidio en *Eurysternus*. Estamos revisando 30 años de protocolos de investigación, montañas de datos afortunadamente conservados, repitiendo y variando experimentos. Trabajando con medios y con cuidados para superar la descripción y poder llegar a la explicación.

Habiéndome formado como ecólogo en los años 50, y enseñado ecología por muchos años teniendo como referencia los libros de Eugene Odum y Ramón Margalef, mi visión de la ecología era muy estructural y funcional. Es cierto que mi interés por la zoogeografía y dentro de ésta por las hipótesis basadas en la deriva continental, habían hecho que tomase en cuenta el elemento histórico: irreplicable y en gran parte aleatorio, con mucha mayor atención de lo que es habitual en ecología. Pero, estoy cambiando.

A principios de los noventa comencé a interesarme por la diversidad biológica. ¿Qué es, cómo se origina, cómo se puede medir?

Con varios alumnos estoy examinando las relaciones entre las diversidades α , β y a nivel de paisaje,

la importancia del factor histórico, así como los efectos de la fragmentación y del cambio antrópico. El Instituto de Ecología donde trabajo está en un lugar excepcional para estos estudios. En la parte central del estado de Veracruz, en pocos kilómetros, la altitud va del nivel del mar a 6000 metros. El paisaje refleja una historia mínima de 3500 años de uso y modificaciones antrópicas y también de periodos de abandono. Es un lugar de privilegio para estudiar los efectos de las actividades humanas sobre la diversidad biológica... (Halffter, 2001)

3. Halffter y los escarabajos.

¿Cuán importante resultó la aportación científica de Halffter en relación a los escarabajos? Para quien es básicamente ignorante en este campo resulta muy difícil precisar la aportación real de Halffter, pero al menos entre los estudiosos españoles no resultará complicado hacerse una idea cabal de esa aportación si dejamos oír voces tan importantes en nuestra coleopterología como las de Fermín Martín-Piera y Eduardo Galante. Fíjense ustedes en el singular impacto que produjo en ellos la obra halffteriana.

Decía Fermín, en un tono ciertamente personal, casi confesional, y muy oportuno en este marco (permítaseme la vanidad), con ocasión de una reseña de la reedición de uno de los libros emblemáticos de Halffter:

'The Natural History of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae' cayó en mis manos en la segunda mitad de la década de los setenta, cuando apenas acababa de ingresar como becario predoctoral del Instituto Español de Entomología del C.S.I.C. La biblioteca de este Instituto recibía regularmente Folia Entomológica Mexicana, publicación periódica de la Sociedad Entomológica Mexicana que dedicó íntegramente los números 12-14 a la monografía de Halffter & Matthews.

En aquellos años me afanaba en identificar las especies ibero-baleares de escarabeidos coprófagos. Recien licenciado y huérfano de toda dirección y consejo, mi 'gran objetivo científico' era distinguir un Scarabeus de un Gymnopleurus, un Bubas de un Onititis y un Cheironitis, un Onthophagus de un Caccobius y un Euoniticellus. Si algo se esperaba de mí, no era otra cosa que la revisión taxonómica de la fauna ibero balear y pirenaica de los coleópteros Scarabaeoidea, publicada por Luis Báguena Corella. Los escasos consejos que recibía eran convenientemente dosificados en frases casi lapidarias y presentados como 'verdades absolutas incuestionables': "...identificar correctamente las especies es lo que debes hacer, Fermín, ... esa es la investigación básica... la Zoología y la Entomología no son nada sin una sólida base taxonómica..."

En ese ambiente miope, decimonónico, casi dieciochesco, corroído por intrigas y enfrentamientos personales, a los que a duras penas lograba sustraerme, intentaba yo sacar adelante mi Tesis Doctoral cuando descubrí la obra de Gonzalo Halffter y Eric Matthews. La leí tan deprisa y con tanta avidez que casi me empaché. No fui capaz de asimilar la canti-

dad de información y nuevas ideas que contenía el libro. He de reconocer que incluso, me desanimé al comprobar cuán lejos estaban mis objetivos y planteamientos del auténtico trabajo científico. Leyendo el libro de Halffter y Matthews percibí inmediatamente que la investigación no consistía en repetir moldes de trabajo preestablecidos, no consistía tampoco en la acumulación incesante de nuevas citas sin otro objetivo que la "...enésima contribución al conocimiento de los Scarabaeoidea..." (título arquetípico de muchos artículos entomológicos de aquellas época), no se reducía a un conocimiento enciclopédico, notarial y academicista que se justificaba en sí mismo y que, en realidad, no conducía a ninguna parte, no era, en fin, una 'historia interminable' en medio de la nada. No iba por buen camino, me dije a mí mismo, y ese era el motivo de mi desánimo. Afortunadamente todavía estaba a tiempo; apenas tenía veinticinco años.

Con esta pequeña introducción autobiográfica de tintes melodramáticos, lo reconozco, intento dar al lector una idea del profundo impacto que me causó el libro de Halffter y Matthews. Todavía guardo en la memoria el recuerdo de la lectura del resumen en español sobre las 'Tendencia Evolutivas en la Historia Natural de los Scarabaeinae' (pp. 207-221). A partir de ese momento mi investigación dio un giro de 180°. La monografía de Halffter y Matthews me descubría el aspecto más atractivo y apasionante del trabajo científico. Estaba claro que investigar era una tarea dura que exigía constancia y dedicación, pero también era una aventura intelectual excitante y divertida. Investigar era plantear preguntas de forma clara y concisa, era formular hipótesis, buscar métodos rigurosos, interpretar resultados, hacer inferencias, proponer teorías explicativas, descubrir patrones, explicar procesos y fenómenos naturales era, en suma, una filosofía para entender el teatro evolutivo y sus protagonistas: los seres vivos; en nuestro caso, los escarabeidos coprófagos. Esta visión rigurosa del conocimiento científico que combina sabiamente teoría y praxis y que es capaz de generar más preguntas que respuestas, estaba magistralmente expuesta en el trabajo de Halffter y Matthews (Martín-Piera, 2000).

En la laudatio firmada por Eduardo Galante (2001) con ocasión de la investidura de Halffter por la Universidad de Alicante también se recoge una mención expresa y personal a aquel libro ya casi mítico:

¡Quién me iba a decir en el otoño de 1975, fecha memorable en la vida española, cuando yo iniciaba mis primeros pasos en la elaboración de mi tesis doctoral y caía en mis manos la referencia de un libro pionero y original en su enfoque como era "The Natural History of Dung Beetles of the subfamily Scarabaeinae", que 25 años más tarde me cabría el honor de ser el padrino de uno de sus dos autores, en una ceremonia académica tan significativa y entrañable como es a la que hoy asistimos!. Por cierto que la osadía de la juventud hizo que entonces me dirigiera al para mí recién descubierto Dr. Halffter, solicitándole información acerca de dónde podía encontrar dicha obra ya agotada y su respuesta fue una amable carta con la fotocopia del libro. Si el contenido de

este libro me marcó ya entonces en lo científico, el gesto que tuvo el Dr. Halffter lo hizo a su vez en lo humano, ya que se había apresurado desde su magisterio en México a ayudar y facilitar la necesaria información a un desconocido aprendiz de entomólogo. Esta unión de relevancia científica e interés por la enseñanza, todo ello envuelto en una gran dosis de humanidad, son valores que no siempre confluyen en una misma persona, y especialmente por desgracia en esta época de prisas e individualismos, aspectos a los que no ha sucumbido el Dr. Gonzalo Halffter, es lo que ha permitido hacer de él un científico de prestigio, internacionalmente reconocido además de una persona entrañable. (...)

Durante tres décadas, entre 1952 y 1981, sus trabajos taxonómicos sobre los insectos coleópteros y concretamente los escarabaeidos, fueron decisivos para dar un impulso no sólo al conocimiento de este grupo de animales, sino al enfoque de los estudios que hasta entonces se llevaban a cabo. La innovación que supuso el introducir en el análisis taxonómico nuevas estructuras hasta entonces ignoradas, fue un revulsivo en el campo de este grupo de insectos que a partir de entonces aceleró sensiblemente el avance de su conocimiento.

Científico siempre dispuesto a la colaboración, publicó desde el primer momento con los mejores especialistas del mundo, constituyendo lo que ya se conoce como la escuela mejicana del estudio de los coleópteros escarabaeidos. La sólida formación en zoogeografía que el Dr. Halffter había adquirido de manos del Prof. Bonet, sirvió para que sus trabajos taxonómicos se impregnasen de una enriquecedora visión sobre la distribución geográfica y comportamiento ecológico de las especies. Ha publicado una elevada serie de artículos sobre el comportamiento nidificador de los coleópteros escarabaeidos, cuya máxima expresión la encontramos en su excelente obra "The nesting behaviour of dung beetles (Scarabaeinae)" que constituye uno de los libros más citados del mundo en el ámbito de la biología. Este libro escrito en colaboración con el Dr. Edmonds, abrió un campo totalmente inédito en la zoología y sus trabajos sobre el comportamiento fueron desde entonces el principio y base de nuevas líneas de investigación en numerosos centros y universidades del mundo. No en vano su visión evolutivo-interpretativa sobre el comportamiento de estos insectos era no sólo novedosa, sino que proporcionaba un nuevo enfoque para interpretar los estados subsociales y entender mejor la formación de algunas sociedades incipientes de animales... (Galante, 2001).

4. Halffter y la diversidad biológica.

Otro de las áreas de interés de Halffter es la diversidad biológica. ¿Qué es, cómo se origina, cómo se puede medir? Con ocasión de la publicación del segundo y tercer volumen de la serie La Diversidad Biológica de Iberoamérica, compilado, como el primero, por Gonzalo Halffter (1992, 1998a, 1998b) preparé una reseña bibliográfica sobre la obra, de la que quiero extraer ahora unos breves párrafos:

La biodiversidad puede plantearse como un problema de información; de obtención, organización y comprensión de información biológica. La obtención de información biológica consiste en la simple identificación de las diferentes formas vivientes, algo que así escrito parece un trabajo fácil y rutinario: la catalogación de la riqueza biológica planetaria. No lo es, por supuesto. Las formas vivientes incluyen un elevadísimo grado de variabilidad y complejidad y, de momento, no es posible aplicar fórmulas o métodos industriales de catalogación como los que se vienen utilizando en astronomía o en bioquímica para el genoma. No hay, o son muy escasas, rutinas, atajos, programas informáticos u otros mecanismos que puedan suplir la labor taxonómica de identificación y etiquetaje biológico. Pero hay que hacerlo; o al menos intentarlo hasta el último momento. La razón más simple –entre otras muchos existentes– es que sin este soporte documental, es decir, sin llegar a catalogar los elementos, no podremos organizar la información, ubicar cada pieza en su lugar, completar –o al menos, avanzar lo suficiente– en la construcción del mapa biológico. Y si no podemos organizar la información, mucho menos podremos llegar a atisbar su complejo funcionamiento y relaciones ni las eventuales consecuencias de su pérdida. Obtener la información consiste en disponer de las piezas que componen el puzzle natural; organizar la información implica la labor de su construcción; comprender el resultado es atisbar la imagen que esconde el juego. No es preciso que estén todas las piezas; la imagen, con frecuencia, se adivina a pesar de los huecos en blanco. Pero ciertamente ignoramos la importancia de cada pieza hasta que está ubicada en la zona que le corresponde. El problema es que cuando las piezas comienzan a desaparecer o los agujeros son demasiado grandes, no es posible sustituirlas, ni rellenar los huecos y con frecuencia resulta imposible llegar a conclusiones. Este es el juego de la biología. O su reto. Intentar construir un rompecabezas gigantesco antes de que sus piezas se deterioren o extravíen definitivamente. Y la mayoría de las piezas, o al menos un gran número de ellas, están en Iberoamérica. Por suerte, alguien se está encargando de obtenerlas y organizarlas. Nos estamos refiriendo al Dr. Gonzalo Halffter y a la que ya puede ser considerada la 'Biblioteca' de la diversidad biológica iberoamericana (...)

Los objetivos de la biblioteca sobre diversidad biológica quedaron perfectamente definidos desde la presentación del primer volumen y la serie se ha mantenido fiel a estos. En primer lugar pretende convertirse en una fuente de consulta para cualquier estudioso o simple interesado presentando un amplio conjunto de visiones y perspectivas sobre la diversidad biológica en general y de los numerosos grupos de organismos que la componen en un análisis por áreas geográficas limitadas (en general países). Pero además, la obra refleja el estado del conocimiento sobre los diferentes grupos componentes, lo que brinda la oportunidad de determinar déficit y carencias y, por tanto, fijar la dirección de futuros esfuerzos y la intensidad de acciones concretas que permitan el avance científico... (Melic, 2000).

En aquellos momento, probablemente un tanto embriagado por el éxito de una aventura editorial previa relacionada con la evolución y filogenia de Arthropoda, yo estaba francamente interesado en la posibilidad de orquestar algún proyecto tendente a recopilar la información relativa a la diversidad entomológica ibérica, pero las dificultades para sacar adelante un proyecto mucho más limitado me llamaron a la prudencia. Desde 1994 venía editando con grandes problemas el *Catálogo de la entomofauna aragonesa*, una obra modesta que recopilara la información disponible sobre artrópodos de mi Comunidad Autónoma (Aragón), sin más pretensiones. Como digo, con grandes dificultades. Y sin embargo, Halffter puso en marcha la edición de una obra que pretendía hacer lo mismo a una escala incomparablemente mayor, tanto taxonómica como geográficamente, con completa naturalidad. Por si fuera poco, la obra se adornaba con aportaciones de carácter general, conceptual o metodológico, en torno a la medición y estima de la biodiversidad. ¿Cómo no envidiar a Halffter en la distancia?

La obra tuvo una evidente continuidad, aunque remodelada en su alcance y planteamientos, en la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática (RIBES) y en los eventos, reuniones celebrados y los volúmenes editados por la S.E.A. en 2000 y 2002 (Martín-Piera *et al.*, 2000; Costa *et al.*, 2002).

RIBES fue un programa impulsado por Halffter desde sus mismas raíces.

En 1997 (21 - 25 octubre, 1997), por encargo mío, Fermín Martín Piera organizó en Madrid las I Jornadas Iberoamericanas sobre Diversidad Biológica. Se trató de una actividad CYTED a la que se unieron el Museo Nacional de Ciencias Naturales, el Consejo Superior de Investigaciones Científicas, la Oficina Regional de Ciencia y Tecnología para América Latina y El Caribe (ORCYT-UNESCO), la Comisión Interministerial de Ciencia y Tecnología, la Consejería de Educación y Cultura, la Comunidad de Madrid y la Sociedad de Amigos del Museo Nacional de Ciencias Naturales. La idea era tener un foro iberoamericano donde distintos investigadores pudieran discutir sus avances conceptuales y metodológicos. Las reuniones se continuaron en forma de conferencias en la Universidad de Alicante (27 - 31 octubre, 1997), bajo la coordinación del Dr. Eduardo Galante. Las actividades, tanto en Madrid, como en Alicante, transcurrieron bien. Nos dejaron a Fermín Martín Piera y a mí el deseo de crear un sistema de discusión más integrado, que pudiera llegar a ser verdaderamente incidente y con acción perdurable a través de un proyecto que se prepararía y propondría a CYTED.

Desde el primer momento se consideró integrar el proyecto PrIBES con grupos de investigadores iberoamericanos de alto nivel, interesados en participar en un esfuerzo de cooperación internacional. También se pensó en restringir el proyecto a cuatro grupos de insectos hiperdiversos: Coleoptera, Hymenoptera, Diptera y Lepidoptera. No tan sencillo ha sido definir cual iba a ser la metodología de trabajo que iba a privilegiar el Proyecto. El planteamiento original pretendía buscar mediante el uso de indica-

dores subrogados (substitutos) un diagnóstico rápido de la diversidad en especies. Los indicadores subrogados escogidos por Fermín Martín Piera fueron: i) grupos taxonómicos supra-específicos; ii) variables ambientales; iii) características biogeográficas. Desde la preparación de la primera reunión del proyecto en Villa de Leyva, Colombia (28 junio - 5 julio, 1999), se puso en evidencia que si se pretendía interesar a taxónomos en el estudio de biodiversidad, era necesario abrir el proyecto a los problemas de los taxónomos iberoamericanos y con ello a las distintas cuestiones que atañen a las colecciones. (...)

Con estas ideas en mente, Fermín Martín Piera organizó (con una excelente colaboración colombiana) la primera reunión de PrIBES, la ya mencionada de Villa de Leyva, Colombia. Es innecesario resaltar los resultados de este taller, ya que han sido muy recientemente publicados, (Martín-Piera, F., J. J. Morrone & A. Melic (eds.). 2000. Hacia un proyecto CYTED para el inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica: PrIBES 2000. m3m-Monografías Tercer Milenio, vol. 1, Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA), Zaragoza, 326 pp.). Tan estimulante como los resultados científicos de Villa de Leyva, fue el convencimiento de que había que continuar los esfuerzos para una mayor concertación y definición del Proyecto PrIBES. Los colegas brasileños encabezados por la Dra. Cleide Costa, ofrecieron su apoyo para la organización de una nueva reunión. Este segundo taller se realizó en São Paulo, Brasil (12 - 16 febrero, 2001) y sus resultados son los que reúne este libro que dedicamos al Dr. Fermín Martín Piera. (...)

Según las ideas de Martín Piera, el proyecto PrIBES debería promover encuentros para elaborar y acordar estrategias comunes destinadas a establecer los inventarios de los grupos hiperdiversos de insectos ya mencionados, así como a realizar estimaciones de biodiversidad usando grupos subrogados. Semanas antes de su muerte preparó la propuesta final de una red (en la estructura del Programa Iberoamericano CYTED la red sería una primera etapa para el proyecto PrIBES). Yo he sometido esta propuesta a CYTED y esperamos su aprobación definitiva en los próximos meses. La propuesta comprende 23 equipos de investigación de 12 países iberoamericanos... (Halffter, 2002a).

La propuesta fue aprobada y RIBES siguió adelante a pesar de la pérdida de Fermín. Pero en la S.E.A. hemos podido apreciar por otras vías complementarias las preocupaciones de Halffter en materia de diversidad biológicas y su conservación. Son varios los ejemplos que pueden ponerse, además de los dos volúmenes ya citados y el trabajo *Medir la Biodiversidad* (Halffter, 2001). Por ejemplo, la colección de Manuales & Tesis S.E.A. fue, en realidad, una respuesta a una propuesta de Halffter para publicar dos obras que iban a resultar de gran impacto. Se trata de 'Métodos para medir la biodiversidad' de Claudia E. Moreno, vol. 1, 2001 y de 'Manual para evaluación de la biodiversidad en reservas de la Biosfera' de Gonzalo Halffter, Claudia E. Moreno & Eduardo O. Pineda, vol. 2, 2001. Ambas obras terminaron

agotándose rápidamente y se acordó, en el seno de la S.E.A., con la autorización de los autores, que ambas obras estuvieran disponibles libremente en la página web de la Asociación, en formato pdf. Poco después la serie continuó con otro título espiritualmente relacionado, titulado *Biogeografía de América Latina y el Caribe*, de Juan José Morrone, vol. 3 (2001). Otras colaboraciones esporádicas publicadas en el Boletín de la S.E.A. han permitido a sus lectores participar del discurso de Halffter y su evolución. Por ejemplo, en *Conservación de la Biodiversidad en el Siglo XXI* (Halffter, 2002b), versión editada de la conferencia presentada en el Encuentro Latinoamericano de gestión de Reservas de la Biosfera, Áreas Protegidas y Corredores Biológicos, celebrado en San José de Costa Rica, en julio de 2002, o el texto *Sobre Diversidad Biológica: Una Presentación, dos Conferencias y un Apéndice* (Halffter, 2003a) o la Conferencia: *Una visión sobre la repercusión de la Obra de Jean-Henri Fabre* (Halffter, 2003b), entre otros.

En relación a su manual para la evaluación de la biodiversidad, Martín Piera (2001) decía:

Buena parte de esta filosofía está recogida en el manual que tiene el lector en sus manos. Los sencillos protocolos expuestos por G. Halffter, C. Moreno y E. Pineda, nos recuerdan dos ideas que ya he tenido ocasión de exponer en la Introducción de otro libro (Martín-Piera, 2000. M3M-Monografías Tercer Milenio, vol. 1. SEA, Zaragoza. pp. 19-31): La Conservación es una ciencia de crisis y como tal, se espera de quienes la practican respuestas claras y contundentes que permitan tomar decisiones urgentes inspiradas en argumentos sólidos y contrastados. Sin embargo, la denominada Crisis de Biodiversidad nos ha pillado bastante desprevenidos. Por ello, en la primera década del siglo XXI se tomarán muchas decisiones importantes acerca de dónde y cómo invertir esfuerzos de conservación sin una información precisa de los patrones espaciales de la diversidad biológica del planeta. Ciertamente se han hecho y se siguen haciendo esfuerzos importantes. Las 391 Reservas de la Biosfera promovidas por MAB (UNESCO), 74 de ellas en Iberoamérica y las 25 Áreas Críticas de endemismo del Planeta (Hotspots) señaladas por Conservation International (<http://www.conservation.org/>; ver también Myers et al., 2000. Nature, 403: 853-858) así lo atestiguan, pero a las puertas del tercer milenio conviene preguntarse en qué contexto mundial se mueve la conservación de la biodiversidad.

Pronto surgió la oportunidad de sacar adelante otro proyecto editorial intimamente relacionado con estos asuntos bajo la batuta intelectual de Halffter. Se trata del volumen 4 de la serie Monografías Tercer Milenio (2005): *Sobre Diversidad Biológica: el significado de las diversidades Alfa, Beta y Gamma*, un libro que se ha visto reimpresso, en México, en apenas dos años, a pesar de su temática especializada. Así nos justificábamos los editores:

Entre el 18 y el 20 de mayo 2004 se celebró en la Ciudad de México el simposium titulado "Conversiones 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 obedeció a una verdadera necesidad, sentida por muchos investigadores, dado el buen número de trabajos que sobre esta temática se están realizando actualmente en México. Se deseaba reunir a una parte importante de los interesados 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. Ello nos llevó a considerar la publicación de sus contenidos, para ofrecer al mundo científico un libro nuevo y original, en español, con las contribuciones más destacadas revisadas a fondo por autores y editores. Como en libros anteriores, los organizadores del simposio (Gonzalo Halffter, Jorge Soberón y Patricia Koleff) buscamos y encontramos la colaboración de Antonio Melic. De esta forma, la Sociedad Entomológica Aragonesa, a través de sus monografías, ofrece un título más sobre diversidad biológica a los lectores de habla española. Realmente consideramos que estamos presentando un libro nuevo, sin equivalente en el tratamiento de las diversidades alfa, beta y gamma. También un libro original ya que tanto los capítulos de planteamientos teóricos, como de análisis de ejemplos, están dentro de las líneas de investigación más actuales... (Halffter et al., 2005a).

Dos adjetivos merecen ser destacados: libro nuevo (nuevo en el sentido de carecer de antecedentes) y un libro en español, un aspecto, por dificultoso, no adecuadamente valorado en el ámbito de la edición científica, incluso en países hispanohablantes.

El libro contiene varios capítulos en los que participa Halffter, pero destaca el inicial:

La Parte General se inicia con el capítulo de Gonzalo Halffter y Claudia Moreno sobre Significado Biológico de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma. Ante la multiplicidad de propuestas matemáticas disponibles, es necesaria una reflexión sobre lo que significan las expresiones antes señaladas en un contexto puramente biológico. Éste es el propósito del capítulo, junto al análisis de la influencia de los factores históricos (biogeográficos) y de los ecológicos en las tres expresiones de la riqueza de especies. Se plantea un aspecto delicado, origen de confusiones: la necesidad de precisar los límites en espacio y tiempo de cada expresión de la biodiversidad. Si no se logra esta precisión es difícil llegar a paradigmas significativos, pues diferentes autores pueden estar refiriéndose a cosas distintas. El capítulo está construido en torno a una idea con la que quizá no todos coincidan: lo estable es el número de especies a nivel regional (diversidad gamma); por el contrario la composición de especies de las comunidades puede variar, incluso en el corto tiempo y sin intervenciones antrópicas. Varios de los capítulos de la Parte General y del análisis de ejemplos, vuelven a referirse a las relaciones entre diversidad puntual, recambio de especies, posibilidades biogeográficas y composición de las comunidades... (Halffter et al., 2005a).

5. Halffter y las conservación. Las Reservas de la Biosfera.

Íntimamente relacionado con el apartado anterior, emerge en el discurso de Halffter la problemática de la conservación biológica y la que parece, probablemente gracias a él mismo, una de las herramientas más útiles en esa materia: las Reservas de la Biosfera.

Eduardo Galante (2001) lo resumía perfectamente del siguiente modo:

Su contribución a la conservación y manejo de los recursos biológicos ha trascendido las fronteras de México, habiendo desarrollado un nuevo concepto de conservación a través de las denominadas Reservas de la Biosfera. Con esta figura de protección del medio incorporó a la estrategia de conservación de la diversidad biológica, los aspectos socioeconómicos locales y regionales, basado todo ello en una sólida información científica como base de las políticas de conservación. Es lo que hoy en día se conoce internacionalmente en el mundo de la conservación y desarrollo de políticas medioambientales como la Modalidad Mexicana y cuya base conceptual se encuentra desarrollada a lo largo de los múltiples libros, capítulos de libro y artículos del Dr. Halffter Salas. El impacto de la llamada Modalidad Mexicana ha sido tan grande a nivel mundial que en el año 1991 la UNESCO otorgó la primera edición de su Premio Internacional Bimuestral "Sultán Qaboos" al Instituto de Ecología como reconocimiento a la labor desempeñada por el Dr. Gonzalo Halffter y colaboradores a lo largo de 15 años, además de haber incorporado definitivamente su idea a la estrategia general de las reservas de la biosfera de la UNESCO.

...

No es casualidad que el creador e impulsor de las Reservas de la Biosfera haya sido el Dr. Halffter. Su profundo respeto por las ideas y culturas de todos los pueblos, su sólida formación humanística y su ideología, le llevaron a plantear en su día una nueva visión de protección de la Naturaleza donde el hombre se integra como parte de las áreas protegidas y no es excluido como las políticas al uso habían marcado hasta entonces. Los que hemos tenido la fortuna de convivir con él durante campañas científicas en zonas rurales de México, hemos podido apreciar el profundo y leal amor por su tierra así como el gran respeto que profesa a sus gentes. Siempre diligente en prestar ayuda, se esfuerza por contactar, explicar y ejercer su ministerio docente con las gentes de las culturas más diversas y condiciones sociales más dispares, todo ello con el fin de hacerles sentirse partícipes de su entorno y de las investigaciones que sobre el mismo se llevan a cabo. Como consecuencia de todo ello, el Dr. Gonzalo Halffter desde su posición de máximo responsable del Comité Nacional de Áreas protegidas, ha intervenido con éxito en numerosos conflictos en los que se veían enfrentados los intereses de las poblaciones locales más desfavorecidas en contra de intereses ajenos a la protección del medio. Por todo ello no es tampoco sorprendente que de todo el Mundo sea en México uno de los sitios donde mejor funcionen unas áreas protegidas en las

que las poblaciones locales participan de la protección de la naturaleza y la sienten como suyas. Sólo con una profunda convicción del papel del hombre, y respeto a sus culturas y creencias, pudo llegar a esta nueva concepción, que si bien hoy en día nos puede parecer una actitud lógica, no lo era en absoluto en el momento en que concibió la idea. El artífice de este cambio a nivel mundial fue entonces el Dr. Halffter, quien actualmente no cesa en su empeño de buscar nuevas fórmulas de protección y conocimiento de la Biodiversidad...

Y a ellas, las reservas de la Biosfera y otros espacios similares, está dedicado el último y reciente esfuerzo de Halffter y, como no podía ser de otro modo, de la relación que mantiene con la S.E.A. Efectivamente, al mismo tiempo que se publica este volumen está viendo la luz la sexta Monografía Tercer Milenio que recoge las principales conferencias presentadas durante el congreso "Estrategias para la conservación de áreas naturales de designación internacional: Reserva de Biosfera, Sitios del Patrimonio Mundial y Sitios Ramsar en Iberoamérica", bajo el título de *Hacia una cultura de conservación de la diversidad biológica*. Gonzalo Halffter, Sergio Guevara & Antonio Melic (eds.), en cuya edición participan la Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA) y cinco instituciones mejicanas: la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), el Instituto de Ecología, A. C. (INECOL) y el Grupo Diversitas, además del Programa MaB-UNESCO y el Ministerio de Medio Ambiente del Gobierno de España. La obra será formalmente presentada en el III Congreso Mundial de Reservas de la Biosfera a celebrar en Madrid del 4 al 9 de febrero de 2008.

Guevara & Halffter (2007) señalan en la presentación del volumen los objetivos:

Nuestro propósito es presentar una visión general de la situación actual en las áreas protegidas en Iberoamérica, con especial atención a las propuestas innovadoras que significan nuevas alternativas para la conservación y el desarrollo basado en la biodiversidad.

Centrándose en cuatro grandes temas:

- *Inconvenientes o ventajas de la designación múltiple de áreas protegidas internacionales.*

- *Efecto de la zonificación propuesta por el modelo de Reserva de Biosfera en la conservación y el desarrollo sustentable.*

- *Perspectivas para adecuar y enriquecer las Reservas de Biosfera de acuerdo con las condiciones actuales: reservas archipiélago, reservas regionales, reservas binacionales, macro reservas y Reservas de Biosfera Urbanas y Periurbanas.*

- *El manejo de la biodiversidad y el desarrollo sustentable en Reservas de Biosfera: conectividad biológica, restauración de la biodiversidad, monitoreo regional de la biodiversidad, participación de campesinos e indígenas en la conservación y desarrollo.*

El volumen, por supuesto, contiene varios capítulos firmados por Halffter, en el que desarrolla algu-

nos de sus temas. En este caso, las Reservas Archipiélago que son aquellas regiones donde domina el componente beta de la diversidad biológica, es decir el recambio espacial de especies entre sitios (Halffter, 2007).

Halffter, siempre en la brecha.

6. A modo de cierre.

Me he acostumbrado a tener un cierto reflejo pavloviano cuando Halffter me envía por cualquier medio un aviso del tipo '*Melic, tenemos que hablar*'. En general esto quiere decir que Halffter tiene un proyecto entre manos y, sin excepción, suele tratarse de algo interesante, cuando no de algo excepcionalmente interesante. Para mí es un placer trabajar con Halffter. Sus propuestas son siempre atractivas tanto intelectual como editorialmente. Y es un tipo práctico, pragmático, con los pies en el suelo, lo cual suele ser bastante infrecuente, según mi experiencia, entre los intelectuales. Creo que éste sería para mí uno de los rasgos más destacables de Halffter, junto a su agudeza y esa veracidad que ya hemos mencionado anterior-

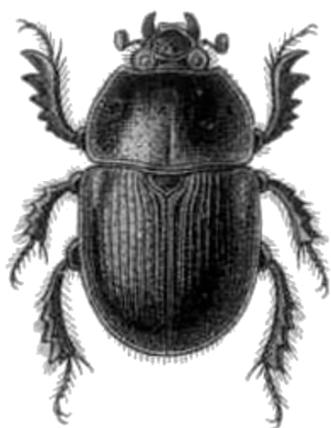
mente y que le permite destacar en múltiples parcelas del conocimiento o de la acción con absoluta naturalidad: me estoy refiriendo a su habilidad para gestionar la realidad e incorporar a ella los modelos teóricos, las hipótesis y los proyectos que genera su mente. En general son bastante incompatibles la bondad científica y la gestión de recursos. Cuántos buenos científicos han sido colapsados, prácticamente pulverizados por la burocracia o por las dificultades que brinda la dura realidad para trasladar a su interior lo que el intelecto elabora en ambientes generalmente más libres. Sin embargo Halffter, por alguna extraña razón, es capaz de compatibilizar perfectamente ambas áreas y obtener excepcionales resultados. Y lo ha demostrado repetidamente: por ejemplo, en la dirección del INECOL, o en el ejercicio de sus puestos en diversas instituciones mejicanas e internacionales, o en el impulso de sus proyectos relacionados con las Reservas de la Biosfera... o en cualquiera de los proyectos científicos y editoriales con los que ha tenido a bien hacernos partícipes en ésta la que ya es, desde hace años, su casa, la S.E.A.

Referencias citadas

* Las referencias con asterisco son consultables a texto completo, en formato pdf, en la página web de la S.E.A.: <http://www.sea-entomologia.org>

- Báquena-Corella, L. 1967. *Scarabaeoidea de la fauna ibero-balera y pirenaica*. C. S. I. C. Instituto Español de Entomología. Madrid. 576 pp.
- *Costa, C., S. A. Vanin, J. M. Lobo & A. Melic (eds.). 2002. *Proyecto de Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática: PrIBES 2002*. S.E.A. & CYTED. Monografías Tercer Milenio. vol. 2, 2002. 328 pp. Zaragoza.
- *Galante, E. 2001. Gonzalo Halffter, 50 años de investigación en Biología. Laudatio pronunciada por el Sr. D. Eduardo Galante Patiño con motivo de la investidura como Dr *Honoris Causa* por la Universidad de Alicante del excmo. Sr. D. Gonzalo Halffter Salas. *Boln. S.E.A.*, 27: 175-181.
- Guevara, S. & G. Halffter 2007. Estrategias para la conservación de la diversidad biológica en áreas protegidas de designación internacional: La síntesis. En *Hacia una cultura de conservación de la diversidad biológica*. G. Halffter, S. Guevara & A. Melic (eds.). Monografías Tercer Milenio, vol. 6. S.E.A., CONABIO, CONACYT, CONANP, INECOL, DIVERSITAS, MAB-UNESCO y Ministerio de Medio Ambiente de España. Zaragoza.
- Halffter, G. (compilador) 1992. *La Diversidad Biológica de Iberoamérica*. CYTED & Instituto de Ecología, A. C. Acta Zoológica Mexicana (n. s.), México. 392 pp.
- Halffter, G. (compilador) 1998a. *La Diversidad Biológica de Iberoamérica Vol. II*. CYTED & Instituto de Ecología, A. C. Acta Zoológica Mexicana (n. S.), México. 338 pp.
- Halffter, G. (compilador) 1998b. *La Diversidad Biológica de Iberoamérica Vol. III*. CYTED & Instituto de Ecología, A. C. Acta Zoológica Mexicana (n. S.), México. 228 pp.
- *Halffter, G. 2000. Presentación: Medir la Biodiversidad. En: *Hacia un proyecto Cyted para el Inventario y Estimación de la Diversidad entomológica en Iberoamérica: PrIBES 2000*. F. Martín Piera, J. J. Morrone & A. Melic (eds.). Monografías Tercer Milenio, 1 (2000): 11-18
- *Halffter, G. 2001. Gonzalo Halffter, 50 años de investigación en Biología. II. A través de 50 años de investigación en biología. Discurso pronunciado por D. Gonzalo Halffter Salas con motivo de su investidura como Doctor *Honoris Causa* por la Universidad de Alicante. *Boln. S.E.A.*, 27: 179-181.
- *Halffter, G. 2002a. In Memoriam: Fermín Martín-Piera (1954-2001). En: *Proyecto de Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática: PrIBES 2002*. C. Costa, S. A. Vanin, J. M. Lobo & A. Melic (eds.). S.E.A. & CYTED. Monografías Tercer Milenio. vol. 2, 2002: 13-20. Zaragoza.
- *Halffter, G. 2002b. Conservación de la Biodiversidad en el Siglo XXI. *Boln. S.E.A.*, 31 (2002): 1-7.
- *Halffter, G. 2003a. Sobre Diversidad Biológica: Una Presentación, dos Conferencias y un Apéndice. *Boln. S.E.A.*, 33 (2003): 1-17.
- *Halffter, G. 2003b. Conferencia: Una visión sobre la repercusión de la Obra de Jean-Henri Fabre. *Boln. S.E.A.*, 32: 319-323.
- Halffter, G. 2007. Reservas Archipiélago: un nuevo tipo de área protegida. En: *Hacia una cultura de conservación de la diversidad biológica*. G. Halffter, S. Guevara & A. Melic (eds.). Monografías Tercer Milenio, vol. 6. S.E.A., CONABIO, CONACYT, CONANP, INECOL, DIVERSITAS, MAB-UNESCO y Ministerio de Medio Ambiente de España. Zaragoza.
- Halffter, G. & E. Ezcurra. 1992. ¿Qué es la biodiversidad? Pp. 3-24. En: *La Diversidad Biológica de Iberoamérica*. G. Halffter compilador. CYTED & Instituto de Ecología, A. C. Acta Zoológica Mexicana, México.
- Halffter, G. & E. Matthews. 1966. *The Natural History of Dung Beetles of the Subfamily Scarabaeinae*. Folia Entomológica Mexicana, n° 12-14: 312 pp. México. Reimpreso por Medical Books di G. Cafaro (1999). Palermo, Italia.
- *Halffter, G., C. E. Moreno & E. O. Pineda 2001. *Manual para evaluación de la biodiversidad en reservas de la Biosfera*. Manuales & Tesis S.E.A., vol. 2, 82 pp. CYTED, ORCYT-UNESCO & Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.
- *Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff & A. Melic 2005a. Prefacio. En: *Sobre Diversidad Biológica: el significado de las diversidades Alfa, Beta y Gamma*. SEA, CONABIO, CONACYT & DIVERSITAS. 242 pp. Primera edición: Zaragoza (España), 2005. Primera reimpression: México, 31 Enero 2007.
- Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff & A. Melic (eds.) 2005b. *Sobre Diversidad Biológica: el significado de las diversidades Alfa, Beta y Gamma*. SEA, CONABIO, CONACYT & DIVERSITAS. 242 pp. Primera edición: Zaragoza (España), 2005. Primera reimpression: México, 31 Enero 2007.
- Halffter, G., S. Guevara & A. Melic (eds.) 2007. *Hacia una cultura de conservación de la diversidad biológica*. Monografías Tercer Milenio, vol. 6. S.E.A., CONABIO, CONACYT, CONANP, INECOL, DIVERSITAS, MAB-UNESCO y Ministerio de Medio Ambiente de España. Zaragoza.
- *Martín-Piera, F. 2000. The Natural History of Dung Beetles of the Subfamily Scarabaeinae. Halffter, G. & E. Matthews. Reseña bibliográfica. *Boln.S.E.A.*, 27: 164-165.
- *Martín-Piera, F. 2001. Prólogo. Pp. 5-10. En: Halffter, G., C. E. Moreno & E. O. Pineda 2001. *Manual para evaluación de la biodiversidad en re-*

- servas de la Biosfera*. Manuales & Tesis S.E.A., vol. 2, 82 pp. CYTED, ORCYT-UNESCO & Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.
- *Martín Piera, F., J. J. Morrone & A. Melic (eds.). 2000. *Hacia un proyecto Cyted para el Inventario y Estimación de la Diversidad entomológica en Iberoamérica: PRIBES 2000*. S.E.A. & CYTED. Monografías Tercer Milenio, 1 (2000). 326 pp. Zaragoza.
- *Melic, A. 2000. La Diversidad Biológica de Iberoamérica. Reseña bibliográfica. *Boln S.E.A.*, 27: 159-161.
- *Moreno, C. E. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. Manuales & Tesis S.E.A., vol. 1, 84 pp. CYTED, ORCYT-UNESCO & Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.
- *Morrone, J.J. 2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. Manuales & Tesis S.E.A., vol. 3, 150 pp. CYTED, ORCYT-UNESCO & Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.



CAPÍTULO 5:

**Publicaciones de Gonzalo Halffter
1952-2007**

Mario Zunino & Antonio Melic
S.E.A.

**Escarabajos, diversidad y
conservación biológica.
Ensayos en homenaje a
Gonzalo Halffter**

Editores:
Mario Zunino & Antonio Melic

**Sociedad Entomológica
Aragonesa (S.E.A.)
Monografías 3er Milenio
M3M, vol. 7 (2007)**

I.S.B.N. 978-84-935872-1-5
30 Noviembre 2007
pp: 35 – 49.

Información sobre la publicación:
www.sea-entomologia.org

**PUBLICACIONES DE GONZALO HALFFTER
1952–2007**

Los compiladores de este libro hemos recogido en este capítulo la producción científica de Gonzalo Halffter, a partir de su primer trabajo, publicado a los 20 años de su edad. Los 258 títulos reseñados, han sido algo arbitrariamente subdivididos en seis párrafos, de acuerdo a la característica principal de cada uno: artículos originales de investigación, trabajos de investigación publicados en memorias de congresos, libros o capítulos de libros, ensayos, películas científicas, informes técnicos. El lector podrá apreciar no solamente la amplitud del abanico de los temas tratados y la evolución del pensamiento de Gonzalo Halffter a lo largo de más de medio siglo de una actividad increíblemente intensa. También podrá percibir otro aspecto de su labor científica: su capacidad de organizar la investigación y de formar investigadores. Estos últimos aspectos, resaltan ya solamente al subrayar que la lista de los coautores de sus trabajos pasa de los 90. De ellos, una gran mayoría fueron alumnos suyos, de varias generaciones, sin embargo, el elenco está integrado también por un número no irrelevante de científicos de otras procedencias, tanto académica, como geográfica.

La lista actualizada de los trabajos científicos de G. Halffter nos ha sido facilitada por su esposa y colaboradora habitual, Violeta Marcet de Halffter, a quien queremos expresar nuestro especial agradecimiento por autorizarnos a publicarla en el marco de este libro.

Mario Zunino & Antonio Melic

I. Artículos originales de investigación

1. Halffter, G. 1952. Notas sobre el género *Phanaeus* I. *Phanaeus quadridens*. *Ciencia (Méx.)*. 12 (3-4): 79-86.
2. Huerta, L. y G. Halffter. 1955. Actividad proteolítica de gérmenes aislados en el intestino de algunos insectos y diplópodos. *An. Esc. Nal. Cienc. Biol. (Méx.)*. 8 (3-4): 237-241.
3. Halffter, G. 1955. Notas sobre *Phanaeus* II. *Phanaeus martinezi* nov. sp. *Rev. Soc. Mex. Entom.* 1 (1-2): 73-84.
4. Howden, H. F., O. L. Cartwright y G. Halffter. 1956. Descripción de una nueva especie mexicana de *Onthophagus* con anotaciones ecológicas sobre especies asociadas a nidos de animales y a cuevas. *Acta Zool. Mex.* 1 (9): 1-16.
5. Halffter, G. 1958. Dos nuevos géneros de Canthonini. *Ciencia (Méx.)*. 17 (10-12): 207-212.
6. Matthews, E. G. y G. Halffter. 1959. Nuevas especies americanas de *Copris*. *Ciencia (Méx.)*. 18 (9-10): 191-204.
7. Halffter, G. 1959. Nuevos herbicidas. *Ciencia (Méx.)*. 19 (6-7): 148-169.
8. Halffter, G. 1959. Etología y Paleontología de Scarabaeinae. *Ciencia (Méx.)*. 19 (8-10): 165-178.
9. Halffter, G., F. S. Pereira y A. Martínez. 1960. *Megathopa astyanax* (Oliver) y formas afines. *Ciencia (Méx.)*. 20 (7-8): 202-204.
10. Halffter, G. 1961. Monografía de las especies norteamericanas del género *Canthon* Hoffsg. *Ciencia (Méx.)*. 20 (9-12): 225-320.
11. Pereira, F. S. y G. Halffter. 1961. Nuevos datos sobre Lamellicornia mexicanos con algunas observaciones sobre saprofitia. *Rev. Brasil. Ent.* São Paulo. 10: 53-66.
12. Halffter, G. y A. Martínez. 1962. Monografía del género *Ceratotrupes* Jekel. *Ciencia (Méx.)*. 21 (4): 145-159.
13. Halffter, G. 1962. Explicación preliminar de la distribución geográfica de los Scarabaeinae mexicanos. *Acta Zool. Mex.* 5 (4-5): 1-17.
14. Halffter, G. 1962. Introducción de dos nuevos herbicidas, I. *Ciencia (Méx.)*. 21 (3): 136-140.
15. Martínez, A., G. Halffter y F. S. Pereira. 1964. Notas sobre *Canthidium* y géneros afines I. *Studia Entomologica*. Río de Janeiro. 7: 161-170.
16. Martínez, A., G. Halffter y V. Halffter. 1964. Notas sobre el género *Glaphyrocantion*. *Acta Zool. Mex.* 7 (3): 1-42.
17. Halffter, G. 1964. Las regiones Neártica y Neotropical desde el punto de vista de su entomofauna. *Anais II Congresso Latinoamericano de Zoologia*. Sao Paulo. 1: 51-61.
18. Halffter, G. 1964. La Entomofauna Americana: Ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entom. Mexicana*. 6: 1-108.
19. Halffter, G. 1965. Algunas ideas acerca de la Zoogeografía de América. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 26: 1-16.
20. Halffter, G. y A. Martínez. 1966. Monografía de los Canthonina americanos, I. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 27: 89-177.
21. Halffter, G. y A. Martínez. 1967. Monografía de los Canthonina americanos, II. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 28: 79-116.
22. Matthews, E. G. y G. Halffter. 1968. New data on American *Copris* with discussion of a fossil species. *Ciencia (Méx.)*. 26 (4): 147-162.
23. Halffter, G. y A. Martínez. 1968 (1970). Monografía de los Canthonina americanos, III. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 29: 209-290.
24. Halffter, G. y E. G. Matthews. 1971. The Natural History of Dung Beetles. A. Supplement on Associated Biota. *Rev. Lat. Amer. Microbiol.* 13: 147-164.
25. Edmonds, W. D. y G. Halffter. 1972. A taxonomic and biological study of the immature stages of some New World Scarabaeinae (Coleop., Scarab.). *An. Esc. Nal. Cienc. Biol.* 19: 85-122, 35 figs.
26. Halffter, G. 1972. Eléments anciens de l'Entomofaune Neotropical: Ses implications biogéographiques. 26 páginas. Symposium I, XVII Congress International de Zoologie, Monaco.
27. Ochoa-Solano, A., G. Halffter y R. Ibarra. 1972. Estudio de la contaminación en el bajo Río Coatzacoalcos. Primeros trabajos. Primer seminario sobre evaluación de la Contaminación Ambiental. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. págs. 115-165, 12 fotos, 32 diagramas fuera de texto.
28. Martínez, A. y G. Halffter. 1972. New taxa of American Canthonina (Coleoptera: Scarabaeinae). *Ent. Arb. Mus. Frey.* 23: 33-66.
29. Ochoa-Solano, A. y G. Halffter. 1973. Desarrollo industrial y equilibrio ecológico: un ejemplo - el bajo Río Coatzacoalcos. Simposio Internacional sobre Protección del Medio Ambiente y los Recursos Naturales. Instituto Italo - Latino Americano, Roma. 2: 225-274, 6 fotos.
30. Ochoa-Solano, A., Y. Bustamante D., G. Halffter y R. Ibarra. 1973. Resultados Preliminares del Estudio de la Contaminación del Río Coatzacoalcos. Memoria I Reunión Nacional sobre Problemas de Contaminación Ambiental. Págs. 513-520. Subsecretaría de Mejoramiento del Ambiente, México.
31. Ibarra, R., G. Halffter, Y. Bustamante D., F. de Lachica y A. Ochoa-Solano. 1973. Contaminación por metales pesados en el Río Coatzacoalcos, Primeros resultados. *Acta Politéc. Mex.* 14 (65): 129-144.
32. Halffter, G., V. Halffter e Y. López G. 1974. *Phanaeus* Behavior, I. Food Transportation and Bissual Cooperation. *Environmental Entomology*. 3 (2): 341-345.
33. Halffter, G. 1974. Elements Anciens de l'Entomofaune Neotropical: Ses implications Biogéographiques. *Quaestiones Entomologicae*. 10: 223-262, 4 figs.
34. Halffter, G. 1975. Elements Anciens de l'Entomofaune Neotropical: Ses implications Biogéographiques. *Memoires du Muséum National*

- d'Histoire Naturelle*, Paris. N.S. Série A, Zoologie, Vol. 88: 114-145, figs. y maps.
35. Halffter, G. y P. Reyes-Castillo. 1975. Análisis cuantitativo de la fauna de artrópodos de Laguna Verde. *Folia Entom. Mexicana*. 30: 1-32, 4 figs.
 36. Reyes-Castillo, P. y G. Halffter. 1976. Fauna de la Cuenca del Valle de México. Vol. 1:135-180. In *Memorias Conmemorativas de las Obras del Drenaje Profundo del Distrito Federal*. México.
 37. Halffter, G. 1976. Colonización y Conservación de Recursos Bióticos en el Trópico. *Publs. Instituto de Ecología, A.C. e Instituto de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, A.C.* 47 págs. México, D.F. (1a reimpresión INIREB 1980; 2a. reimpresión 1983).
 38. Halffter, G. y A. Martínez. 1976. Una nueva especie de *Deltochilum* Eschscholtz (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Rev. Soc. Venezolana Espel.* 7 (13): 39-45.
 39. Halffter, G. 1976. Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana. Relaciones con la Entomofauna de Norteamérica. *Folia Entom. Mexicana*. 35: 1-64.
 40. Halffter, G. e Y. López-G. 1977. Development of the Ovary and Mating Behavior in *Phanaeus*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 70 (2): 203-231.
 41. Halffter, G. 1977. Evolution of Nidification in the Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Quaestiones Entomologicae* (Canadá). 13: 231-253.
 42. Halffter, G. y A. Martínez. 1977. Monografía de los Canthonina americanos, IV. (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entom. Mexicana*. 38: 29-107.
 43. Halffter, G. y V. Halffter. 1977. Notas sobre *Eurysternus* (Coleoptera, Scarabaeidae) *Folia Entom. Mexicana*. 37: 43-86.
 44. Halffter, G. y P. Reyes-Castillo. 1977. Reserva de la Biosfera Montes Azules, Chiapas. In *Reporte Final-Fideicomiso de la Selva Lacandona*. San Cristóbal de las Casas, Chiapas. México.
 45. Halffter, G. 1978. Un nuevo patrón de dispersión de la Zona de Transición Mexicana: El Mesoamericano de Montaña. *Folia Entom. Mexicana*. 39-40: 219-222.
 46. Reyes-Castillo, P. y G. Halffter. 1978. Análisis de la Distribución Geográfica de la Tribu Proculini (Coleoptera, Passalidae). *Folia Entom. Mexicana*. 39-40: 222-226.
 47. Edmonds, W. D. y G. Halffter. 1978. Taxonomic review of immature dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Systematic Entomology*. 3: 307-331.
 48. Halffter, G. y W. D. Edmonds. 1979. Evolución de la nidificación y de la cooperación bisexual en Scarabaeinae. *Folia Entom. Mexicana*. 42: 13-20.
 49. Halffter, G., V. Halffter y C. Huerta. 1980. Mating and Nesting Behavior of *Eurysternus*. *Quaestiones Entomologicae*. (Canadá). 16 (3-4): 597-620.
 50. Halffter, G., P. Reyes-Castillo, M. E. Maury, S. Gallina y E. Ezcurra. 1981. La conservación del germoplasma: soluciones en México. *Folia Entom. Mexicana*. 46: 29-64.
 51. Halffter, G. y W. D. Edmonds. 1981. Evolución de la nidificación y de la cooperación bisexual en Scarabaeinae. (Ins.: Coleoptera). *An. Esc. Nal. Cienc. Biol. (Méx.)*. 25: 117-144.
 52. Rasmussen, W.O., P.F. Folliott and G. Halffter. 1981. Storage, Manipulation and display of Geographic Multi-Resource Data for La Michilia Biosphere Reserve in Mexico. In *Arid Land Resource Inventories: Developing Cost-Efficient Methods*. United States Department of Agriculture, Forest Service, General Technical Report WO-28. pp: 528-533.
 53. Barbault, R. y G. Halffter. 1981. A Comparative and Dynamic Approach to the Vertebrate Community Organization of the Desert of Mapimi (Mexico). In Barbault, R. y G. Halffter (Eds.) *Ecology of the Chihuahuan Desert*. *Publs. Instituto de Ecología*, México, D.F. 8: 11-18.
 54. Huerta, C., S. Anduaga y G. Halffter. 1981. Relaciones entre nidificación y ovario en *Copris* (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Folia Entom. Mexicana*. 47: 141-170. Publicado también en "Zoología Neotropical". *Actas del VIII Congreso Latino-Americano de Zoología*. Mérida, Venezuela. 2: 1061-1081 (1982).
 55. Zunino, M. y G. Halffter. 1981. Descrizione di *Onthophagus micropterus* n. sp. (Coleoptera, Scarabaeidae) Note sulla sua distribuzione geografica e sulla riduzione alare nel genere. *Boll. Mus. Zool. Univ. Torino*. 8: 95-110.
 56. Halffter, G. 1982. Evolved Relations Between Reproductive and Subsocial Behaviors in Coleoptera. In M.D. Breed, C.D. Michener, and H. E. Evans (Eds.) *The Biology of Social Insects*. pp: 164-170. Westview Press, Boulder, Colorado.
 57. Halffter, G., S. Anduaga y C. Huerta. 1983. Nidification des *Nicrophorus* (Coleoptera, Silphidae). *Bull. Soc. Entomol. France*. 88: 648-666.
 58. Halffter, G., V. Halffter y C. Huerta. 1983. Comportement sexuel et nidification chez *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera, Scarabaeinae). *Bull. Soc. Entom. France*. 88: 585-594.
 59. Reyes-Castillo, P. y G. Halffter. 1983. La estructura social en los Passalidae. *Bull. Soc. Entomol. France*. 88: 619-635. Publicado en español (versión ampliada) en *Folia Entomol. Mexicana*. 61: 234-257 (1984).
 60. Halffter, G., P. Reyes-Castillo, M. E. Maury, S. Gallina y E. Ezcurra. 1983. Germplasm Conservation: Solutions in México. In *Wildlife and Range Research Needs in Northern Mexico and South-western United States: Workshop Proceeding*. USDA Forest Service. General Technical Report WO-36. pp: 34-39.
 61. Halffter, V., Y. López-Guerrero y G. Halffter. 1985. Nesting and ovarian development in *Geotrupes cavicollis* Bates (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acta Zool. Mex.* (n.s.). 7: 28 págs.
 62. Martínez, A. y G. Halffter. 1986. Dos nuevas especies de *Canthidium* (Coleoptera, Scarabaeidae). *An. Esc. Nal. Cienc. Biol. Méx.* 30: 19-25.
 63. Martínez, A. y G. Halffter. 1986. Situación del género *Canthidium* Erichson (Coleoptera: Sca-

- rabaecidae: Scarabaeinae). *Acta Zool. Mex.* (n.s.) 18: 19-40.
64. Halffter, G. 1987. Biogeography of the Mountain Entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology*, 32: 95-114.
 65. Anduaga, S., G. Halffter y C. Huerta. 1987. Adaptaciones ecológicas de la reproducción en *Copris* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Boll. Mus. Reg. Sci. Torino*. 5 (1): 45-65.
 66. Kohlmann, B. & G. Halffter. 1988. Cladistic and biogeographical analysis of *Ateuchus* (Coleoptera: Scarabaeidae) of Mexico and the United States. *Folia Entomol. Mexicana*. 74: 109-130.
 67. Zunino, M. y G. Halffter. 1988. Nueva especie de *Onthophagus* (Coleoptera, Scarabaeidae) asociada a cuevas. *Folia Entomol. Mexicana*. 75: 17-32.
 68. Halffter, G. & V. Halffter. 1989. Behavioral evolution of the nonrolling roller beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Acta Zool. Mex.* (n.s.). 32: 53 págs.
 69. Zunino, M. y G. Halffter. 1989. Una nueva especie braquíptera de *Onthophagus* de México (Coleoptera, Scarabaeidae). *Elytron*, 2: 137-142.
 70. Kohlmann, B. & G. Halffter. 1990. Reconstruction of a specific example of insect invasion waves: the cladistic analysis of *Canthon* (Coleoptera: Scarabaeidae) and related genera in North America. *Quaestiones Entomologicae*, Canada. 26: 1-20.
 71. Halffter, G. 1991. Feeding, bisexual cooperation and subsocial behaviour in three groups of Coleoptera. pp. 281-295. In Zunino, M., X. Bellés y M. Blas (Eds.). *Advances in Coleopterology*. AEC Barcelona.
 72. Halffter, G., P. Reyes-Castillo, E. Olguín, M. E. Maury et al. 1990. Estudio Integral de la Contaminación en el Valle del Guadiana. *Ciencia y Arte*. 4: 32-144.
 73. Anduaga, S. y G. Halffter. 1991. Escarabajos asociados a madrigueras de roedores (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entom. Mexicana*. 81: 185-197.
 74. Halffter, G. 1991. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomol. Mexicana*. 82: 195-238. Se edita en versión completa a solicitud de los editores en *Biogeographia*. 14. (pp: 27-56).
 75. Halffter, G., M. E. Favila & V. Halffter. 1992. A comparative study of the structure of the scarab guild in Mexican tropical rain forest and derived ecosystems. *Folia Entomol. Mexicana*. 84: 131-156.
 76. Estrada, A., G. Halffter and R. Coates-Estrada. 1993. Dung Beetles attracted to mammalian herbivore (*Alouatta palliata*) and omnivore (*Nasua narica*) dung in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 9: 45-54.
 77. Huerta, C., G. Halffter & D. Fresneau. 1993. Inhibition of stridulation in *Nicrophorus* (Coleoptera, Scarabaeidae) consequences for reproduction. *Elytron*. 6: 151-157.
 78. Coautor. 1993. Inventorying and Monitoring of Biodiversity. *Biology International*, 27: 1-28.
 79. 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.
 80. Halffter, G. y S. Anduaga. 1993. Nidificación y alimentación en *Liantongus rhinocerulus* (Bates) (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Acta Zool. Mex.* (n.s.) 57: 1-14.
 81. Halffter, G. 1994. Conservación de la biodiversidad y áreas protegidas en los países tropicales. *Ciencias*, 36: 4-13. (Octubre-Diciembre, 1994).
 82. Lobo, J.M. y G. Halffter. 1994. Relaciones entre escarabajos (Coleoptera: Scarabaeidae) y nidos de tuza (Rodentia: Geomyidae): implicaciones biológicas y biogeográficas. *Acta Zool. Mex.* (n.s.), 62: 1-9.
 83. Montes de Oca, E. & G. Halffter. 1995. Daily and seasonal activities of the coprophagous burrowing beetles guild (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in tropical grassland. *Tropical Zoology*, 8(1): 159-180.
 84. Halffter, G., M. E. Favila & L. Arellano. 1995. Spatial distribution of three groups of Coleoptera along and altitudinal transect in the Mexican Transition Zone and its biogeographical implications. *Elytron*, 9: 151-185.
 85. Halffter, G., C. Huerta y J. López-Portillo. 1996. Parental care and offspring survival in a subsocial beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) *Animal Behaviour*. 52: 133-139.
 86. Favila, M. E. y G. Halffter. 1997. The use of parameter groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zool. Mex.* (n.s.), 72: 1-25.
 87. Zunino, M. y G. Halffter. 1997. Sobre *Onthophagus* Latreille, 1802 Americanos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Elytron* 11: 157-178. ISSN: 0214-1353.
 88. Montes de Oca, E. & G. Halffter. 1998. Invasion of Mexico by *Euoniticellus intermedius* (Reiche): Reflections of the Expansion of Introduced Dung Beetle Species (Coleoptera: Scarabaeinae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* (Germany), 33: 37-45.
 89. Halffter, G. 1998. A strategy for measuring landscape biodiversity. *Biology International* (Special Issue), 36: 3-17.
 90. Ortega-Rubio, A., R. Barbault, G. Halffter, A. Castellanos & F. Salinas. 1998. Growth effect of *Sceloporus scalaris* (Sauria: Phrynosomatidae) at La Michilía Biosphere Reserve, Mexico. *Rev. Biol. Trop.* 46(1): 145-155.
 91. Rivera-Cervantes, L. E. y G. Halffter. 1999. Monografía de las especies mexicanas de *Canthon* del subgénero *Glaphyrocantón* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Acta Zool. Mex.* 77: 23-150.
 92. Hernández, L., H. Barral, G. Halffter & S. Sánchez-Colón. 1999. A note on the behavior of

- feral cattle in the Chihuahuan Desert of Mexico. *Applied Animal Behaviour Science* 63: 259-267.
93. Ortega-Rubio, A., R. Barbault & G. Halffter. 1999. Population dynamics of *Sceloporus grammicus* (Sauria: Phrynosomatidae) at Durango, Mexico. *Southwestern Naturalist* 44 (1): 64-72.
 94. Ortega-Rubio, A., G. Halffter, R. Barbault, A. Castellanos & F. Salinas. 1999. Growth of *Sceloporus grammicus* in La Michilia Biosphere Reserve, Mexico. *Journal of Herpetology* 33 (1): 123-126.
 95. López-Guerrero, Y. & G. Halffter. 2000. Evolution of the spermatheca in the Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera). *Fragmenta Entomologica (Zoologia)* 32(2): 225-285.
 96. Huerta, C. y G. Halffter. 2000. Factores involucrados en el comportamiento subsocial de *Copris* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomol. Mex.* 108: 95-120.
 97. Moreno, C. E. & G. Halffter. 2000. Assessing the efficiency of biodiversity inventories using species accumulation curves for a bat fauna. *Journal of Applied Ecology*, 37: 149-158.
 98. Lobo, J. M. & G. Halffter. 2000. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea): a comparative study. *Annals of the Entomological Society of America*, 93 (1): 115-126.
 99. Ortega-Rubio, A., G. Halffter & R. Barbault. 2000. Bunch grass lizard, *Sceloporus scalaris*, population dynamics at La Michilia Biosphere Reserve, Mexico. *Herpetological Journal*, 10: 33-39.
 100. Moreno, C. E. & G. Halffter. 2001. Spatial and temporal analysis of alpha, beta and gamma diversities of bats in a fragmented landscape. *Biodiversity and Conservation*, 10 (3): 367-382.
 101. Moreno, C. & G. Halffter. 2001. On the measure of sampling effort used in species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology*, 38: 487-490.
 102. Halffter, G. & L. Arellano. 2002. Response of dung beetle diversity to human-induced changes in a tropical landscape. *Biotropica*, 34 (1): 144-154.
 103. Halffter, G. 2002. Conservación de la Biodiversidad en el Siglo XXI. *Boln. S.E.A.*, España, 31: 1-7.
 104. Halffter, G. 2003. Sobre Diversidad Biológica: Una Presentación, dos Conferencias y Apéndice. *Boln. S.E.A.* 33: 1-17.
 105. Huerta, C., G. Halffter, V. Halffter & R. López. 2003. Comparative analysis of reproductive and nesting behavior in several species of *Eurysternus* Dalman (Coleoptera: Scarabaeinae: Eurysternini). *Acta Zool. Mex.* (n.s.) 88: 1-41.
 106. Arellano, L. & G. Halffter. 2003. Gamma diversity: derived from and a determinant of alpha diversity and beta diversity, an analysis of three tropical landscapes. *Acta Zool. Mex.* (n.s.), 90: 27-76.
 107. Pineda, E. & G. Halffter. 2004. Species diversity and habitat fragmentation: frogs in a tropical montane landscape in Mexico. *Biological Conservation*, 117: 499-508.
 108. Halffter, V. y G. Halffter. 2003. Nuevas subespecies de *Canthon humectus* (Say) (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomologica Mexicana*, 42 (3): 329-340.
 109. Vaz-De-Mello, F., G. Halffter & V. Halffter. 2004. New species of *Pedaridium* Harold from Mexico and Guatemala (Coleoptera: Scarabaeidae: Coprini: Ateuchina). *The Coleopterists Bulletin*, 58 (2): 247-252.
 110. Escobar, F., J. M. Lobo & G. Halffter. 2004. Altitudinal variation of dung beetle (Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in Neotropical mountains. *Global Ecology and Biogeography (Global Ecol. Biogeogr.)* 14: 327-337. 2005. (Online).
 111. Huerta, C., G. Halffter & V. Halffter. 2005. Reproduction in *Eurysternus foedus* Guérin-Meneville: Its relationship to other dung beetle nesting patterns (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomol. Mex.* 41 (1): 75-84.
 112. Pineda, E., C. Moreno, F. Escobar & G. Halffter. 2005. Frog, bat and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz, México. *Biological Conservation*, 19 (2): 400-410.
 113. Zunino, M. y G. Halffter. 2005. *Onthophagus fuscus parafuscus* Zunino y Halffter nuevo nombre para *O. fuscus orientalis* Zunino y Halffter. *Acta Zool. Mex.* (n.s.). 3: 149.
 114. Escobar, F., J. M. Lobo & G. Halffter. 2006. Assessing the origin of Neotropical mountain dung beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages: the comparative role of vertical and horizontal colonization. *Journal of Biogeography*, (Online). 33: 1793-1803.
 115. Vaz-de-Mello, F. & G. Halffter. 2006. A new dung beetle genus with two new species from Chile (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Zootaxa*, New Zealand. ISSN 1175-5334 (Online). 1193: 59-68.
 116. Padilla, D. N. & G. Halffter. 2007. Biogeography of the the areas and Canthonini (Coleoptera: Scarabaeinae) of dry tropical forests in Mesoamerica and Colombia. *Acta Zool. Mex.* (n.s.). 23 (1): 73-108.
 117. Escobar, F., G. Halffter & L. Arellano. 2007. From forest to pasture: an Evaluation of the influence of environment and biogeography on the structure of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages along three altitudinal gradients in the Neotropical region. *Ecography* 30: 193-208.
 118. Halffter, G., E. Pineda, L. Arellano y F. Escobar. 2007. The Instability of Copronecrophagous Beetle Assemblages (Coleoptera: Scarabaeinae) in a Mountainous Tropical Landscape of Mexico. *Environmental Entomology*. EN-06-223. (En prensa).
 119. G. Halffter y C. Deloya. 2006. Primer caso de nidificación de un geotrupino (Scarabaeoidea:

- Geotrupidae) en cuevas: Un fenómeno excepcional. *Acta Zool. Mex. (n.s.)*. (En prensa).
120. Navarrete H., D. y G. Halffter. 2007. Nuevos registros de escarabajos copro-necrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) para México y Chiapas. *Folia Entomol. Mex.* (En prensa).
121. Verdú, J., C. Moreno, G. Sánchez-Rojas, C. Numa, E. Galante y G. Halffter. 2007. Grazing promotes dung beetle diversity in the xeric landscape of a Mexican Biosphere Reserve. *Journal of Applied Ecology*. (En prensa).

II. Trabajos de investigación publicados en memorias de congresos

1. Halffter, G. 1962. Les regiones Neártica y Neotropical, desde el punto de vista de su Entomofauna. Resúmenes II Congreso Latinoamericano de Zoología, Sao Pãulo, Brasil.
2. Pereira, F.S., G. Halffter y A. Martínez. 1962. Notas sobre *Canthidium* II. Resúmenes II Congreso Latinoamericano de Zoología, Sao Paulo, Brasil.
3. Halffter, G. 1963. La Entomofauna Americana, ideas acerca de su origen y distribución. Resúmenes III Congreso Nacional de Entomología. *Folia Entomol. Mex.* 4: 33-35.
4. Reyes-Castillo, P. y G. Halffter. 1964. Clave para la determinación de los pasálidos de Norteamérica, incluyendo México. Resúmenes IV Congreso Nacional de Entomología. *Folia Entomol. Mex.* 7-8: 53.
5. Matthews, E.G. y G. Halffter. 1967. Nidificación y evolución en Scarabaeinae. Resúmenes V Congreso Nacional de Entomología. *Folia Entomol. Mex.* 15-16: 41-42.
6. Halffter, G. y E.G. Matthews. 1967. Los Scarabaeinae en la selva tropical mexicana. Resúmenes V Congreso Nacional de Entomología. *Folia Entomol. Mexicana.* 15-16: 47-48.
7. Halffter, G. y E.G. Matthews. 1967. Ecología de los Scarabaeinae. Resúmenes V Congreso Nacional de Entomología. *Folia Entom. Mex.* 15-16: 49-51.
8. Halffter, G. 1968. La distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana. Resúmenes VI Congreso Nacional de Entomología. *Folia Entomol. Mex.* 18-19: 107-110.
9. Halffter, V. y G. Halffter. 1971. Biología y Anatomía en *Phanaeus* (Coleoptera, Scarabaeinae). Resúmenes 1er. Congreso Latinoamericano de Entomología, Cuzco, Perú. pág. 30.
10. López-G., Y. y G. Halffter. 1971. Comportamiento sexual y maduración gonádica en *Phanaeus* (Coleoptera, Scarabaeinae). Resúmenes 1er. Congreso Latinoamericano de Entomología, Cuzco, Perú. págs. 31-32.
11. Halffter, G. e Y. López-G. 1972. Nidificación y comportamiento sexual en *Phanaeus* (Coleoptera, Scarabaeinae). *Folia Entomol. Mex.* 23-24: 105-108.
12. Halffter, G. 1973. Estudios ecológicos en relación con la primera Central Nucleoeléctrica de México. Memoria I Reunión Nacional sobre Problemas de Contaminación Ambiental. págs. 423-435. Subsecretaría de Mejoramiento del Ambiente, México.
13. Halffter, G. y P. Reyes-Castillo. 1976. La evolución del comportamiento social en Coleóptera. *Folia Entomol. Mex.* 36: 49-50.
14. Halffter, G. y C. Huerta. 1976. Forma y función del ovario en *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomol. Mex.* 36: 46-47.
15. Halffter, G., Y. López-G. y V. Halffter. 1976. Comportamiento en *Phanaeus* (Coleoptera, Scarabaeidae). Cópula. *Folia Entom. Mex.* 36: 45-46.
16. Halffter, V., S. Anduaga y G. Halffter. 1976. Etoograma de *Liatongus monstrosus* (Bates) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomol. Mex.* 36: 48-49.
17. Halffter, G. 1976. Colonización y Conservación de Recursos Bióticos en el Trópico. Reunión Nacional sobre Regiones Tropicales, IEPES. Abril, 1976.
18. Halffter, G. y R. Ibarra. 1976. Contaminación en el Río Coatzacoalcos. Reunión Ecología y Contaminación, CEPES. Abril, 1976.
19. Halffter, G., A. Gómez-Pompa, L. Fernández y R. Echenique. 1976. Impactos ecológicos de la colonización. Reunión Nacional sobre el Sector Asentamientos Humanos, Urbanísticos y Vivienda, IEPES. Junio, 1976.
20. Gómez-Pompa, A., E. Gidi Villarreal, G. Halffter, P. Reyes-Castillo y J. L. Ruiz Mijares. 1976. Ecología, contaminación y recursos naturales. Reunión Sectorial sobre Educación, Ciencia y Tecnología, IEPES. Junio, 1976.
21. Gómez-Pompa, A., G. Halffter, L. Fernández y R. Echenique. 1976. Impactos ecológicos de la colonización. *Ciencia y Desarrollo.* 10: 32-35.
22. Halffter, G., J. Sarukhán K. y P. Reyes-Castillo. 1977. ¿Puede ser la Ciudad de México un ecosistema en equilibrio?. 1er. Symposium sobre Contaminación Ambiental. Atzacapotzalco, México, D.F. 7 al 9 de Septiembre, 1977.
23. López-G. Y. y G. Halffter. 1979. Evolución de la espermateca en Scarabaeinae. *Folia Entomol. Mex.* 42: 24-25.
24. Serrano, V. y G. Halffter. 1980. Estudio integrado arqueológicoecológico del Bolsón de Mapimí: Parte Ecológica. Rutas de Intercambio (en Mesamérica y Norte de México). *Actas XVI Mesa*

- Redonda de la Sociedad Mexicana de Antropología*. Saltillo, Coahuila. II: 183-187.
25. Halffter, G. e I. Martínez. 1980. Estructura y función ovárica en Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomol. Mex.* 43: 13-14.
 26. Halffter, G. e Y. López-G. 1980. Desarrollo del ovario y comportamiento en Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomol. Mex.* 43: 14-16.
 27. Reyes-Castillo, P. y G. Halffter. 1980. Reservas de la Biosfera en México: propósitos y establecimiento. Resúmenes del Congreso sobre Problemas Ambientales de México. I.P.N., ENCB.
 28. Huerta, C., S. Anduaga y G. Halffter. 1980. Relaciones entre nidificación y ovario en *Copris* (Coleoptera: Scarabaeinae). *Folia Entomol. Mex.* 45: 61-63.
 29. Halffter, V., Y. López-G. y G. Halffter. 1980. Comportamiento sexual en *Geotrupes* (Coleoptera: Scarabaeidae, Geotrupinae). *Folia Entomol. Mex.* 45: 63-65.
 30. Kohlmann, B. y G. Halffter. 1981. Análisis de la distribución geográfica de *Ateuchus* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Norteamérica. *Folia Entomol. Mex.* 48: 70-71.
 31. Reyes-Castillo, P. y G. Halffter. 1982. Evolución del comportamiento subsocial en Passalidae. Resúmenes del XVII Congreso Nacional de Entomología.
 32. Halffter, G., S. Anduaga y C. Huerta. 1982. Nidificación en *Nicrophorus* (Coleoptera, Silphidae). *Folia Entomol. Mex.* 54: 50-52.
 33. Halffter, G., V. Halffter y C. Huerta. 1982. Comportamiento sexual en *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entom. Mex.* 54: 52-54.
 34. Edmonds, W. D. y G. Halffter. 1984. Ecological evolution of dung beetle nesting behavior. *Abstract volumen XVII International Congress of Entomology Hamburg*. Pp. 338.
 35. Halffter, G. 1986. Evolución del Comportamiento Subsocial. Resúmenes del XXI Congreso Nacional de Entomología. Monterrey, N.L.
 36. Anduaga, S., C. Huerta y G. Halffter. 1986. Adaptaciones ecológicas de tres especies de *Copris* (Coleoptera: Scarabaeinae) en relación con su hábitat durante la etapa reproductora. *Resúmenes del XXI Congreso Nacional de Entomología*. Monterrey, N.L.
 37. Halffter, G. 1986. L'évolution du comportement subsocial chez les coléoptères, 2ème Conférence Internationale des Entomologistes d'expression française, Université du Québec a Trois-Rivières, Canada.
 38. Halffter, G. y V. Halffter. 1988. The ball roller scarabs that don't roll. *Proceedings XVIII International Congress of Entomology*, Vancouver, Canada. Pp. 226.
 39. Halffter, G. y V. Halffter. 1988. Los escarabajos rodadores que no ruedan (Coleoptera: Scarabaeidae). *Resúmenes XXIII Congreso Nacional de Entomología*. Morelia, Michoacán. pp. 75-76.
 40. Halffter, G. 1989. Relaciones entre alimentación, comportamiento sexual y evolución del comportamiento subsocial en algunos Coleoptera. *Abstracts Volume. International Congress of Coleopterology*. Barcelona, España. Septiembre 18-23, 1989. pp. 17-18.
 41. Halffter, G., M. E. Favila y V. Halffter. 1991. Efecto de la destrucción de las selvas sobre los Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). Los Scarabaeinae como parámetro para el análisis de la diversidad en selvas. *Resúmenes del XXVI Congreso Nacional de Entomología*, Veracruz, México. 19-22 Mayo de 1991. pp. 150.
 42. Jardel, E. J., G. Aguirre. E. Santana C. y G. Halffter. 1992. Desarrollo de las Reservas de la Biosfera en México. IV Congreso Mundial de Parques y Áreas Protegidas. Taller III. 3, Evaluación de experiencias recientes en las Reservas de la Biosfera de la UNESCO, Caracas, Venezuela. 17-18 febrero de 1992.
 43. Montes de Oca, E. y G. Halffter. 1992. Distribución temporal en el gremio de escarabajos coprófagos cavadores (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae) de un pastizal tropical. *Actas XXVII Congreso Nacional de Entomología*, San Luis Potosí, Sociedad Mexicana de Entomología - Universidad Autónoma de San Luis Potosí.
 44. Halffter, G., M. E. Favila & V. Halffter. 1992. Effect of tropical rain forest clear-cutting on dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). The Scarabaeinae as parameter for the analysis of rain forest diversity. *Proceedings XIX International Congress of Entomology*. XIX-2 pp. 439. *Abstracts*. Beijing, China. June 28 - July 4, 1992.
 45. Halffter, G. y M. E. Favila. 1993. Los escarabajos del estiércol (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae) un grupo de insectos para analizar y monitorear biodiversidad en selvas y ambientes modificados. Resúmenes del V Congreso Latinoamericano y XIII Venezolano de Entomología. pp. 86. Isla de Margarita, Edo. Nueva Esparta, Venezuela. 4 al 8 de julio de 1993.
 46. García Real, E., L. E. Rivera, E. Santana C. y G. Halffter. 1994. Estructura de los escarabajos coprófagos y necrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en cinco tipos de vegetación en la Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima, México. *Abstracts International Meeting of the Society for Conservation Biology and the Association for Tropical Bio-logy*. Universidad de Guadalajara, México. 7 al 11 de junio de 1994.
 47. Halffter, G. 1996. ¿Cómo medir la biodiversidad biológica?. IV Congreso Latinoamericano y XXXI Nacional de Entomología, Mérida, Yucatán. 26-30 de mayo de 1996.
 48. Halffter, G. 1996. Facteurs déterminants l'évolution du comportement subsocial chez trois groupes du Coléoptères. *Congres International Francophone sur le Comportement Animal*. Québec, Canada. 26-30 de junio de 1996.
 49. Halffter, G. 1996. How should biodiversity by measured at the scale of landscapes. XX International Congress of Entomology. Florencia, Italia. 25-31 de agosto de 1996.

50. Halffter, G. 1996. Como medir la biodiversidad en unidades de paisaje. VII *Congreso Ibérico de Entomología*. Santiago de Compostela, Galicia, España. 19-23 de septiembre de 1996.
51. G. Halffter y E. Montes de Oca. 1997. La Dispersión en México de *Euoniticellus intermedius* (Reiche), una especie afroasiática introducida (Coleoptera: Scarabaeinae). VI Congreso Latinoamericano de Entomología, del 26 al 30 de mayo de 1997 en la Ciudad de Mérida, Yucatán.
52. Rivera-Cervantes, L. E. y G. Halffter. 1999. Aspectos ecológicos y biogeográficos de los *Canthon* subgénero *Glaphyrocanton* (Coleoptera: Scarabaeidae) en México. *Memórias da IV Reunião Latino-americana de Scarabaeoidologia*, pp. 50-53. Viçosa, Brasil, Publicado por *Embraga*, Londrina.
53. García-Real, E., L. Arellano, G. Halffter y M. E. Favila. 1999. Diversidad de escarabajos coprófagos y necrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) presente en bosques de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima, México. *Memórias da Reunião Latino-Americana de Scarabaeoidologia*, pp. 151-152. Viçosa, Brasil, Publicado por *Embraga*, Londrina, Brasil.
54. Moreno, C. E. & G. Halffter. 1999. Assessing Biodiversity at the Landscape Level. Abstracts *5th World Congress. Landscape Ecology. The Science & the Action*. Vol. II, L-2: pp. 111. July 29 - August 3, 1999. Snowmass Village, Colorado, U.S.A.
55. Escobar, F. y G. Halffter. 1999. Análisis de la biodiversidad a nivel de paisaje mediante el uso de grupos indicadores: el caso de los escarabajos del estiércol. *Memoria de la IV Reunião Latino-Americana Scarabaeoidologia*, pp. 135-140. Viçosa, Brasil. Publicado por *Embraga*, Londrina, Brasil.
56. Halffter, G. & C. E. Moreno. 2000. Indicator groups for biodiversity assessment; results and perspectives of a strategy. *Abstract Book 1 XXI International Congress of Entomology*. Foz do Iguaçu - Brasil 2000- August 20th to 26th. Pp. 105.
57. Moreno, C. E. y G. Halffter. 2000. Análisis espacial y temporal de las diversidades Alfa, Beta y Gamma de murciélagos en un paisaje fragmentado. *V Congreso Nacional de Mastozoología*, Mérida, Yucatán, 6 al 10 Noviembre de 2000.
58. Escobar, F., J. M. Lobo y G. Halffter. 2003. The comparative role of altitude and latitude in the variation of Neotropical dung beetle assemblages. *Symposium: Biotic Interactions in the Tropics: their Role in the Maintenance of Specie Diversity*, BES Special Symposium and Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation, University of Aberdeen, UK. 7 al 10 de Julio 2003
59. Pineda, E., C. Moreno, F. Escobar y G. Halffter. 2003. Cloud Forest Transformation and Agroecosystems: The Species Diversity of Three Indicator Groups. "Symposium: Biotic Interactions in the Tropics: their Role in the Maintenance of Specie Diversity". BES Special Symposium and Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation, University of Aberdeen, UK. 7 al 10 de Julio 2003.
60. Pineda, E., G. Halffter, F. Escobar y C. Moreno. 2006. Diversidad de ranas, escarabajos y murciélagos en bosque de niebla y agroecosistemas cafetaleros en Veracruz, México. *primer Congreso de Ecología de la Sociedad Científica Mexicana de Ecología*, Morelia, Michoacán del 26 al 30 de noviembre.
61. Pineda, E., G. Halffter, L. Arellano y F. Escobar. 2006. Ensamblajes de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en un paisaje de montaña en Veracruz, México. *Memorias del primer Congreso de Ecología de la Sociedad Científica Mexicana de Ecología*, Morelia, Michoacán del 26 al 30 de noviembre.

III. Libros o capítulos de libro

1. Halffter, G. 1956. *Plagas que afectan a las distintas especies de Agave cultivadas en México*. 135 págs. Secretaría de Agricultura y Ganadería. Dirección General de Defensa Agrícola. Este trabajo fue reproducido en las revistas de divulgación "*México Agrícola*" y "*El Campo*".
2. Halffter, G. y E.G. Matthews. 1966. The Natural History of Dung Beetles of the Subfamily Scarabaeinae. *Folia Entom. Mexicana*. 12-14: 1-312. Reimpreso por Medical Books, Palermo. Italia. (1999).
3. Coautor de: *Biología: Unidad, Diversidad y Continuidad de los Seres Vivos*. 942 págs. Consejo Nacional para la Enseñanza de la Biología - Compañía Editorial Continental, S.A., México, D.F. 1970. Numerosas reediciones.
4. Coautor de: "Investigaciones de Laboratorio y de Campo, Biología: Unidad, Diversidad y Continuidad de los Seres Vivos". 304 págs. Consejo Nacional para la Enseñanza de la Biología - Compañía Editorial Continental, S.A., México, D.F. 1970.
5. Coautor de: "Manual del Maestro, Biología: Unidad, Diversidad y Continuidad de los Seres Vivos". Consejo Nacional para la Enseñanza de la Biología-Compañía Editorial Continental, S.A. 1970.
6. Casco, R., A. Gómez-Pompa, G. Halffter y E. Leff. 1977. Desarrollo del Trópico Mexicano. *In Ali-*

- mentación Básica y Desarrollo Agroindustrial. Fondo de Cultura Económica, México.
7. Halffter, G. 1978. La Taxonomía. Tendencias Actuales. In Memorias Symposium "Perspectivas en la Biología y en la Física". Revista *Naturaleza* y Academia de la Investigación Científica. 141 págs. Reproducido en el libro: Michán Aguirre, L. y J.E. Llorente-Bousquets. 1999. La Taxonomía en México en la Segunda Mitad del Siglo XX (Autores y Revistas Nacionales). Pp. 96-102. *Museo de Zoología Publicaciones* "Alfonso L. Herrera", UNAM, México.
 8. Halffter, G. (Ed.). 1978. *Las Reservas de la Biosfera en el Estado de Durango*. 198 pp. Publ. Instituto de Ecología, A.C., México, D.F.
 9. Halffter, G. 1978. Las Reservas de la Biosfera en el Estado de Durango: Una nueva política de conservación y estudio de los recursos bióticos. In G. Halffter (Ed.) *Reservas de la Biosfera en el Estado de Durango*. Publ. Instituto de Ecología. 4: 198 págs.
 10. Rabinovich, J. y G. Halffter (Eds.) 1979. *Tópicos de Ecología Contemporánea*. Fondo de Cultura Económica. 190 págs. México, D.F. (Reedición, 1985).
 11. Ffolliott, P. F. y G. Halffter (Eds.) 1981. Social and Environmental Consequences of Natural Resources Policies. With Special Emphasis on Biosphere Reserves. *Proceedings of the International Seminar, April 8-13, 1980. Durango, México*. USDA Forest Service, General Report RM-88. 57 págs.
 12. Barbault, R. y G. Halffter (Eds.) 1981. *Ecology of the Chihuahuan Desert. Organization of Some Vertebrate Communities*. Publs. Instituto de Ecología. México, D.F. 8: 167 págs.
 13. Halffter, G. 1981. La conservación del germoplasma: Alternativas para América Latina. pp.: 262-266. In IUCN (Eds.) *Conserving the Natural Heritage of Latin America and the Neotropical Realm*.
 14. Halffter, G. y P. F. Ffolliott. 1981. Introducción. In P.F. Ffolliott y S. Gallina (Eds.) *Deer Biology, Habitat Requirements and Management in Western North America*. Publs. Instituto de Ecología. México, D.F. 9: 238 págs.
 15. Gallina, S., G. Halffter y P. F. Ffolliott. 1981. Summary. In P.F. Ffolliott y S. Gallina (Eds.) *Deer Biology, Habitat Requirements and Management in Western North America*. Publs. Instituto de Ecología. México, D. F. 9: 238 págs.
 16. Halffter, G. y W. D. Edmonds. 1982. *The Nesting Behavior of Dung Beetles (Scarabaeinae) An Ecological and Evolutive Approach*. Publs. Instituto de Ecología. México, D.F. 10: 176 págs.
 17. Halffter, G. 1982. La conservación del Germoplasma. pp.: 59-67. In Manuel López Portillo y Ramos (Compilador). *El Medio Ambiente en México. Temas, Problemas y Alternativas*. Fondo de Cultura Económica. México,
 18. Halffter, G. 1984. Conservation, Development and Local Participation. In Di Castri, F., F.W. Baker y M. Hadley, *Ecology in Practice*. Tycooly International Publishing Limited. Dublin, UK Vol. 1: 428-436.
 19. Halffter, G. 1984. Biosphere reserves: The conservation of nature for man. In *Conservation, Science and Society*. UNESCO-UNEP, Vol. II: 450-457.
 20. Zunino, M. y G. Halffter. 1988. *Análisis taxonómico, ecológico y biogeográfico de un grupo americano de Onthophagus (Coleoptera: Scarabaeidae)*. Monografía IX, Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino. Italia. 211 págs. + gráf. y mapas.
 21. Halffter, G. 1987. La Reserva de Manantlán y la Conservación *in situ* de los Recursos Bióticos. Pp. 27-34. In Libro Homenaje al Dr. Héctor Mayagoitia Domínguez. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. 39. México, D.F.
 22. Halffter, G. 1988. El Concepto de Reserva de la Biosfera. pp.: 19-44. In *Estudio Integrado de los Recursos Vegetación, Suelo, Agua en la Reserva de la Biosfera Mapimí. I. Ambiente Natural y Humano* (C. Montaña Ed.). Publs. Instituto de Ecología. México, D.F.
 23. Halffter, G. 1988. El Concepto de Reserva de la Biosfera. Pp. 79-111. In *El Futuro del Hombre en la Naturaleza: Ensayos sobre Reservas de la Biosfera* (P. Reyes-Castillo Ed.). Publs. Instituto de Ecología. México, D.F.
 24. Halffter, G. 1988. Conservación *in situ*: una política para países intertropicales en desarrollo. pp. 113-129. In *El Futuro del Hombre en la Naturaleza: Ensayos sobre Reservas de la Biosfera* (P. Reyes-Castillo Ed.). Publs. Instituto de Ecología. México, D.F.
 25. Halffter, G. y E. Ezcurra. 1989. Evolution of the Biosphere Reserve Concept. pp. 188-206. In Gregg, W. O., Jr., S. L. Krugman and J.D. Wood, Jr. (Eds.). *Proceedings of the Symposium of Biosphere Reserves. Fourth World Wilderness Congress, September 14-17, 1989. YMCA at the Rockies, Estes Park, Colorado USA*. U.S. Department of the Interior, National Park Service, Atlanta, Georgia.
 26. Ezcurra, E. y G. Halffter. 1990. Conservation problems on the Mexican Side of the Border. In *Environmental Hazards and Bioresources Management in the United States - Mexico Borderlands*. Edited with introduction, by P. Ganster and Hartmut Walter. UCLA Latin American Center Publications, Special Studies, Vol. 3: 295-304.
 27. Halffter, G. 1990. Sian Ka'an Reserva de la Biosfera. Pp. 111-127. In *México en el Patrimonio de la Humanidad*. BANCRESER ed., México.
 28. Halffter, G. 1992. Papel de la Reserva de Mapimí en el desarrollo de la ganadería en el Norte árido de México. pp. 23-30. In J. P. Delhoume y M. E. Maury (Eds.) *Estudio de las Relaciones Agua-Suelo-Vegetación en una Zona Arida del Norte de México Orientado a la Utilización Racional de estos Recursos para la Ganadería Extensiva de Bovinos*. Publs. Instituto de Ecología – ORS-TOM y CEMCA (Francia).

29. Sokolov, V., G. Halffter y A. Ortega. (Eds.). 1992. *Vertebrate Ecology in Arid Zones of Mexico and Asia*. Instituto de Ecología, A.C., *Publs.* Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California Sur y UNESCO. 239 pp.
30. Sokolov, V. y G. Halffter. 1992. The desert as a habitat and an arena for evolution. Pp. 9-15. *In Vertebrate Eco-logy in Arid Zones of Mexico and Asia*. Co-Edition No.1. *Publs.* Instituto de Ecología, A.C. y Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California Sur, A.C. & MAB-UNESCO.
31. Halffter, G. (Ed.). 1992. *La Diversidad Biológica en Iberoamérica*, CYTED-D (España) SEDUE (México) e Instituto de Ecología, A.C. (México). *Acta Zool. Mex.* (n.s.). Volumen especial, 389 pp.
32. Halffter, G. y E. Ezcurra. 1992. ¿Qué es la Biodiversidad?. Pp: 3-24. *In La Diversidad Biológica en Iberoamérica*. CYTED-D (España), SEDUE (México) e Instituto de Ecología, A.C. *Acta Zool. Mex.* (n.s.). México.
33. Williams-Linera, G., G. Halffter y E. Ezcurra. 1992. Estado de la Biodiversidad en México. pp: 285-312. *In La Diversidad Biológica de Iberoamérica*. CYTED-D (España), SEDUE (México) e Instituto de Ecología. *Acta Zool. Mex.* (n.s.). México.
34. Halffter, G. 1992. Áreas naturales protegidas en México: Una perspectiva. pp. 269-281. *In* Sarukhán, J. y R. Dirzo (Eds.) *México ante los retos de la Biodiversidad*. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. 343 pp. México, D.F.
35. Halffter, G. 1994. Biodiversidad y Áreas Protegidas. *In* A.J. Contreras Balderas Ed. *Libro Homenaje al Dr. Enrique Beltrán Castillo*. Publicaciones Biológicas F.C.B./ U.A.N.L. Suplemento (1): 124-128. Reimpreso en *El Hombre y la Máquina* (Cali, Colombia), 10: 68-74. 1995.
36. Halffter, G. (Coautor) 1994. El concepto de biodiversitat. Pp. 17-21. *Biosfera 2*. Selvas tropicales. Enciclopedia Catalana, S.A. Barcelona, España.
37. Halffter, G. (Coautor) 1994. Les adaptacions dels animals a la vida a la sabana. pp.: 142-154. *Biosfera 3*. Sabanes. Enciclopedia Catalana, S.A. Barcelona, España.
38. Halffter, G. 1996. Biodiversity conservation and protected areas in tropical countries. pp. 212-224. *In Biodiversity: Science and Development-Towards a New Partnership*. F. Di Castri and T. Younès (Eds.). CAB International Publishing in association with IUBS. Oxon, UK.
39. Halffter, G. 1997. Ecological and Ethological Factors in the Evolution of Subsocial Behavior in Scarabaeinae Beetles. pp. 237-259. *In: Social Competition and Cooperation in Insects and Arachnids*, J. Choe and Bernard Crespi (Eds.) Cambridge University Press.
40. Halffter, G. 1997. La Sociedad Mexicana de Entomología a 44 años de su fundación. Pp. 69-76. *In* C. Deloya L. (Ed.). *La Sociedad Mexicana de Entomología: pasado, presente y futuro*. SME, México.
41. Halffter, G. 1997. (Recensión de libro) *In* E. González S., R. Dirzo y R.C. Vogt (Eds.) *Historia Natural de los Tuxtlas*, UNAM, Instituto de Biología, Instituto de Ecología, A.C. y CONA-BIO. 647 págs.
42. López-Portillo, J. y G. Halffter. 1998. Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an. Pp. 121-134. *In: Patrimonio de la Humanidad en México*. Publicado por la Secretaría de Educación Pública, CONACULTA-INAH, México.
43. Acot, P., J.M. Camarasa, R. Folch y G. Halffter. 1998. *Biosfera*. 11. *Els Humans en els Ambits Ecologics del Mon*. Vol. 11, 221 págs. Enciclopedia Catalana, S.A. Barcelona, España.
44. Halffter, G. y V. Halffter. 1998. Visión histórica del Instituto de Ecología, A.C. *Libro XXV Años del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología* (CONACYT). México.
45. Halffter, G. (Comp.). 1998. *La Diversidad Biológica en Iberoamérica. Vol. II*. Instituto de Ecología, A.C. - CYTED. *Acta Zool. Mex.* (n.s.) Volumen especial. 337 págs.
46. Halffter, G. 1998. Una estrategia para medir la biodiversidad a nivel de paisaje. Pp. 3-17. *In* Halffter, G. (Comp.) *La Diversidad Biológica en Iberoamérica. Vol. II*. *Acta Zool. Mex.* (n.s.) Volumen especial.
47. Halffter, G. (Comp.). 1998. *La Diversidad Biológica de Iberoamérica. Vol. III*. Instituto de Ecología, A.C. - CYTED. *Acta Zool. Mex.* (n.s.) Volumen especial. 226 págs.
48. Halffter, G. 1999. Áreas Protegidas y Conservación de la Biodiversidad: Una Perspectiva Latinoamericana. Pp. 55-70. *In* Matteucci, S.D., O.T. Solbrig, J. Morello y G. Halffter (Eds.). *Biodiversidad y Uso de la Tierra. Conceptos y Ejemplos de Latinoamérica*. EUDEBA, Colección CEA, Argentina.
49. Favila, M.E. y G. Halffter. 1999. Los Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) en el Monitoreo de la Diversidad Biológica: Ensayos y Perspectivas. Pp. 225-242. *In* Matteucci, S.D., O.T. Solbrig, J. Morello y G. Halffter (Eds.). *Biodiversidad y Uso de la Tierra. Conceptos y Ejemplos de Latinoamérica*. EUDEBA, Colección CEA, Argentina.
50. Halffter, G., J. Morello, S.D. Matteucci y O.T. Solbrig. 1999. La Biodiversidad y el Uso de la Tierra. Pp. 17-28. *In* Matteucci, S.D., O.T. Solbrig, J. Morello y G. Halffter (Eds.). *Biodiversidad y Uso de la Tierra. Conceptos y Ejemplos de Latinoamérica*. EUDEBA, Colección CEA, Argentina.
51. Matteucci, S.D., O.T. Solbrig, J. Morello y G. Halffter (Eds.). 1999. *Biodiversidad y Uso de la Tierra. Conceptos y Ejemplos de Latinoamérica*. EUDEBA, Colección CEA, 24. Argentina. 580 páginas. ISSN 950-23-1008-X
52. Halffter, G. y M.E. Favila. 2000. Cómo medir la biodiversidad. pp. 29-40. *In* Jaime E. Péfaur (Ed.). *Ecología Latinoamericana. Memorias del III Congreso Latinoamericano de Ecología*. Colección: Ciencias de la Tierra. Serie Ecología,

- 2ª. Edición 2000. ISBN 980-11-0480-5. Venezuela.
53. Halffter, G. 2001. Medir la biodiversidad. pp. 11-18. In Martín-Piera, F., J.J. Morrone & A. Melic (Eds.) *Hacia un Proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica*. PRIBES ISBN 84-922495-1-X. m3m: *Monografías Tercer Milenio*. Vol. 1, SEA, Zaragoza.
 54. Halffter, G., C. E. Moreno y E. O. Pineda. 2001. *Manual para Evaluación de la Biodiversidad en Reservas de la Biosfera*. MT Manuales & Tesis S.E.A., Zaragoza, España, Vol. 2: 80 págs. ISBN (Vol.) 84-922-3-6.
 55. Halffter, G. y L. Arellano-Gámez. 2001. Variación de la diversidad en especies de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) como respuesta a la antropización de un paisaje tropical. Pp. 35-53. In J. L. Navarrete-Heredia, H. E. Fierros-López y A. Burgos-Solorio (Eds.). *Tópicos sobre Coleoptera de México*. *Publs.* Universidad de Guadalajara-Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Guadalajara, México.
 56. Halffter, G. 2003. Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central. Pp. 87-97. In *Una Perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*. (J.J. Morrone Lupi y J. Llorente-Bousquets, Eds.) Primera edición, 2003. Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México. ISBN: 970-32-0498-8.
 57. Halffter, G. 2003. Tribu Scarabaeini. Pp.: 31-43. In Morón, M A (Ed.) *Atlas de los Escarabajos de México. Coleoptera: Lamellicornia*. Vol. 2. Arganis Editio. Barcelona, España. ISBN: 84-931847-5-6.
 58. Halffter, G. 2003. Un regard sur la répercussion de l'oeuvre de Jean-Henri Fabre. *Actes du Colloque International sur l'Entomologie, Jean-Henri Fabre, Un Autre Regard sur l'Insecte*. 18-19 octobre 2002. Micropolis la Cité des Insectes. Saint-Leons en Levezou. Conseil Général de l'Aveyron (Eds.). Pp.155-161.
 59. Halffter, G. 2004. Introducción. In Villarreal H., M. Alvarez, S. Córdoba, F. Escobar, G. Fagua, F. Gast, H. Mendoza, M. Ospina y A.M. Umaña. 2004. *Manual de Métodos para el Desarrollo de Inventarios de Biodiversidad*. Programa de Inventarios de Biodiversidad. *Publs.* Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. 236 págs. ISBN 8151-32-5.
 60. G. Halffter y C. Moreno. 2005. Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. P.p. 5-18. In G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff & A. Melic. *Sobre Diversidad Biológica: El significado de las Diversidades alfa, beta y gamma*. M3m - Monografías Tercer Milenio. SEA, CONABIO, CONACYT & DIVERSITAS Volumen 4. ISBN: 84-922495-1-X. Zaragoza, España.
 61. Pineda, E., C. Moreno, G. Halffter y E. Escobar. 2005. Transformación del bosque de niebla en agroecosistemas cafetaleros. Pp. 177-190. In G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff & A. Melic. M3m-Monografías Tercer Milenio. SEA, CONABIO, CONACYT & DIVERSITAS Volumen 4. ISBN: 84-922495-1-X. Zaragoza, España.
 62. E. Pineda y G. Halffter. 2005. Relaciones entre fragmentación del bosque de niebla y la diversidad de ranas en un paisaje de montaña de México. Pp. 165-176. In G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff & A. Melic. *Sobre Diversidad Biológica: El significado de las Diversidades alfa, beta y gamma*. M3m-Monografías Tercer Milenio. SEA, CONABIO, CONACYT & DIVERSITAS Volumen 4. ISBN: 84-922495-1-X. Zaragoza, España.
 63. G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff & A. Melic. 2005. *Sobre Diversidad Biológica: El Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. Monografías Tercer Milenio. CONABIO, DIVERSITAS Y S.E.A. Volumen 4: 242 págs. ISBN: 84-932807-7-1. Primera Reimpresión: México, 2007.
 64. Halffter, G. 2005. Prólogo. In G. Sánchez Ramos, P. Reyes-Castillo y R. Dirzo (Eds.). *Historia Natural de la Reserva de la Biosfera El Cielo*. Pp. XXXI-XXXIV. Universidad Autónoma de Tamaulipas.
 65. Halffter, G. 2006. Coeditor-Cordinador. "Conocimiento de la Biodiversidad en la Diversidad Biológica de México". *Segundo Estudio de País*. CONABIO-México (2005-2006). (En prensa)
 66. Halffter, G., S. Guevara & A. Melic 2007. *Hacia una cultura de conservación de la diversidad biológica*. Monografías Tercer Milenio, vol. 6. S.E.A., CONABIO, CONANP, CONACYT, UNESCO, Ministerio Medio Ambiente (España) & INECOL. ISBN: 978-84-935872-0-8. Zaragoza, España.
 67. Halffter, G. y S. Guevara. 2007. Introducción. In: *Hacia una cultura de conservación de la diversidad biológica*. Monografías Tercer Milenio, volumen 6. S.E.A., CONABIO, CONANP, CONACYT, UNESCO, Ministerio Medio Ambiente (España) & INECOL. ISBN: 978-84-935872-0-8. Zaragoza, España.
 68. Coautor. 2007. Biodiversidad en ambientes agropecuarios semiáridos en la reserva de la biosfera Barranca de Metztitlán, México. In: *Hacia una cultura de conservación de la diversidad biológica*. Monografías Tercer Milenio, vol. 6. S. E. A., CONABIO, CONANP, CONACYT, Ministerio Medio Ambiente (España), UNESCO, & INECOL. ISBN: 978-84-935872-0-8. Zaragoza, España.
 69. Halffter, G. 2007. Las reservas archipiélago – un nuevo tipo de área protegida. *Hacia una cultura de conservación de la diversidad biológica*. Monografías Tercer Milenio, volumen 6. S.E.A., CONABIO, CONANP, CONACYT, Ministerio Medio Ambiente (España), UNESCO, & INECOL. ISBN: 978-84-935872-0-8. Zaragoza, España.

IV. Ensayos

1. Suárez, Raúl y G. Halffter. 1956. Algunos comentarios sobre los insecticidas y raticidas modernos. *Fitófilo*, 9 (15): 4-18; 9 (16): 12-21.
2. Halffter, G. 1956. Revisión histórica de los nuevos insecticidas orgánicos sintéticos. *Tierra*, 11 (1): 67-71.
3. Martínez Muñoz, M. A. y G. Halffter. 1957. Recomendaciones para combatir las principales plagas y enfermedades de los arrozales. *México Agrícola*. 4 (45): 58-60.
4. Halffter, G. 1958. Control de Matorrales perjudiciales en tierras de pastoreo. *Tierra*. 498-9, 556-7.
5. Halffter, G. 1958. Francisco Monrós. Nota biográfica. *Ciencia (Méx.)*. 18 (7-8): 152-153.
6. Ortega, A., G. Halffter y D. Enkerlin. 1965. Problemas actuales de la Entomología en México. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 26: 245-258.
7. Ortega, A., G. Halffter y D. Enkerlin. 1966. Entomological Teaching and Research in Mexico. *Bull. Entom. Soc. Amer.* 12 (1): 16-19.
8. Halffter, G. 1967. La especie en Biología. *Acta Politéc. Mexicana*. 8 (41): 143-150.
9. Halffter, G. 1967. H. E. Hinton. Nota biográfica. *Acta Politéc. Mexicana*. 8 (41): 141-142.
10. Halffter, G. 1968. La Entomología en México (Discurso inaugural VI Congreso Nacional de Entomología). *Folia Entomol. Mex.* 18-19: 7-12.
11. Halffter, G. 1968. Dr. Federico Bonet Marco. Esbozo Biográfico. *An. Esc. Nal. Cienc. Biol. (Méx.)*. 17 (1-4): XV-XXII.
12. Halffter, G. 1970. Parte correspondiente a la Zoología en "Política Nacional y Programas en Ciencia y Tecnología", Instituto Nacional de Investigación Científica, México.
13. Halffter, G. 1971. Desarrollo Industrial y Equilibrio Ecológico. In "El Hombre y su Medio Ambiente", Seminario Latinoamericano sobre Problemas del Medio Ambiente Humano. CONACyT, Pub. especial No. 1: 85-95, México, D.F.
14. Halffter, G. 1971. Sobre la ecología del Valle de México (pp. 14-27) en Mesas Redondas sobre Problemas de Ecología Humana en la Cuenca del Valle de México. XIX-206 págs. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México. (Trabajo reproducido en *Acta Politéc. Mexicana*. 12 (55): 29-36, 1971.
15. Halffter, G. 1973. Desarrollo Industrial y Equilibrio Ecológico. *Acta Politéc. Mexicana*. 14 (65): 141-144.
16. Halffter, G. 1973. Ecología del Valle de México. *Mundo Científico*. 1: 19-27.
17. Halffter, G. y A. Gómez-Pompa. 1974. El Programa Nacional Indicativo de Ecología Tropical. Publicaciones del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México. Serie Documentos No. 10.
18. Coautor. 1974. Groupe de travail international sur le projet 1: Effets écologiques du développement des activités humaines sur les écosystèmes de forêts tropicales et subtropicales. Río de Janeiro, 1-5 Février 1974. Report MAB, No. 16, París. 1974.
19. Coautor. 1975. Reunión régionale sur la recherche écologique intégrée et la formation des spécialistes en Amérique latine. México, 30 Septembre – 5 Octobre. Report MAB, No. 28, París. 1975.
20. Coautor. 1975. Puntos de Vista. Opiniones de los Comités de Ciencias Biológicas y de Ciencias Exactas del Plan Nacional de Ciencias Biológicas y de Ciencias Exactas del Plan Nacional de Ciencia y Tecnología. *Naturaleza*. 6 (2). Reimpreso en *Biología*. 5 (1-4): 3-10. 1975. Reimpreso en "Aportaciones de los Comités de Ciencias Naturales y de Ciencias Exactas para la Formulación del Plan Nacional de Ciencia y Tecnología, CONACyT, México. Serie Estudios 7, 1976.
21. Halffter, G., A. Gómez-Pompa, R. Casco y E. Leff. 1976. Desarrollo del Trópico Mexicano. *Ciencia y Desarrollo*. 1 (6): 17-21.
22. Gómez-Pompa, A. y G. Halffter. 1976. La Ecología en México en los últimos seis años. In *Ciencia y Tecnología en México 70-76*. CONACyT, México. Serie Documentos 19: 167-173.
23. Bueno, G. y G. Halffter. 1976. Posibilidad y conveniencia de crear un sistema de centros de investigación. CONACyT, México. Serie Documentos 18: 15-30.
24. Halffter, G. y A. Gómez-Pompa. 1977. Programa Nacional Indicativo de Ecología. CONACyT, México. Serie Documentos 24.
25. Halffter, G., R. Barbault y J. Celecia. 1977. Mipimí y La Michilía, dos reservas de la biosfera en América Latina. *La Naturaleza y sus Recursos*. 13 (1): 20-23. (Publicado también en ediciones francesa e inglesa).
26. Halffter, G. 1977. El científico y la planeación nacional de la investigación. *Naturaleza*. 8 (1): 60-62.
27. Reyes-Castillo, P. y G. Halffter. 1977. La selva tropical húmeda. Un recurso que se extingue. *Supervivencia*. 2 (8): 54-62.
28. Coautor (Coordinador ECOLOGIA). 1978. Programa Nacional de Ciencia y Tecnología 1978-1982. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México.
29. Halffter, G. 1980. Réserves de la Biosphère et parcs nationaux deux systèmes complémentaires de protection de la nature. *Impact: Science et Société*. 30 (4): 299-308. (Publicado también en español e inglés).
30. Gallina, S. y G. Halffter. 1980. La fauna, parte del patrimonio nacional. Memorias XX Jornadas Médicas Nacionales. Academia Nacional de Medicina. Publicado en *Panagfa*. 8 (79): 19-24.
31. Halffter, G. 1980. Federico Bonet. 1906-1980. *Ann. Esc. Nal. Cienc. Biol., México*. 22 (1-4): 11-14.
32. Halffter, G. 1980. Los sectores sociales ante el deterioro ambiental: responsabilidad de los científicos. *Memorias del Simposium sobre Problemas Ambientales en México* (Diciembre 1979). ENCB, IPN. pp. 383-388.
33. Halffter, G. 1980. Los museos de historia natural, alternativas en nuestros días. *Folia Entom.*

- Mexicana*. 46: 7-17. Publicado también en ICOM Natural History Museums Newsletter, 6. (1980). Reimpreso en *De Museos*. 3: 21-26
34. Halffter, G. 1982. La Taxonomía en México en la Segunda Mitad del Siglo. 1982. Reimpreso en Michán Aguirre, L. y J. E. Llorente-Bousquets (Comps.). XX. *Publs. Doc. de el Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera"* 3: 103-115 (1999).
 35. Halffter, G. 1981. Les réserves de la biosphère: nouvelle alternative pour la conservation du germoplasme et pour les recherches écologiques. *Etudes & Recherches*. Troisièmes Assises Internationales de l'Environnement. 1: 50-53.
 36. Halffter, G. 1981. The Mapimi Biosphere Reserve: Local Participation in Conservation and Development. *Ambio*. 10 (2-3): 93-96.
 37. Halffter, G. 1981. Biosphere Reserves: A New Method of Nature Protection. pp. 3-6. *In Social and Environmental Consequences of Natural Resources Policies*, USDA, Forest Service. General Technical Report RM-88.
 38. Halffter, G. 1981. Alfredo Barrera (Ensayo Biográfico). *Biótica*, 7 (2). Publicado también en *Folia Entom. Mex.* 49: 7-14.
 39. Halffter, G. y E. Ezcurra. 1982. El Pinacate como área de reserva. *Memorias del VI Simposio sobre el Medio Ambiente del Golfo de California*. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, México. *Publicación especial*. 37: 265-270.
 40. Halffter, G. 1982. Las Reservas de la Biosfera: un nuevo sistema de protección de la naturaleza. *Memorias del VI Simposio sobre el Medio Ambiente del Golfo de California*. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, México. *Publicación especial*. 37: 259-264.
 41. Halffter, G. 1982. Destrucción de las selvas tropicales. Consulta Popular: "Medio Ambiente y Calidad de Vida". Pp. 33-35. IEPES, México. Versión modificada en "Medio Ambiente y Calidad de Vida". pp. 75-77. IEPES, México.
 42. Halffter, G. 1982. *Síntesis* Primera Reunión Preparatoria. Ciencia y Tecnología para el Desarrollo. pp. 107-109. IEPES, México.
 43. Halffter, G. 1982. Participación. Plan Nacional de Ciencia y Tecnología 1982-1988. pp. 337-339. IEPES, México.
 44. Halffter, G. y S. Gallina. 1982. Programa para la creación de una red nacional de reservas ecológicas o de la biosfera. "Ecología y Medio Ambiente". IEPES, México.
 45. Gallina, S. y G. Halffter. 1982. Un sistema de reservas ecológicas como parte del Plan de Desarrollo del Sureste. Reunión "Ecología y Medio Ambiente". Villahermosa, Tabasco.
 46. Halffter, G. y E. Ezcurra. 1983. Diseño de una política ecológica para el Valle de México. *Ciencia y Desarrollo*. 9 (53): 89-96.
 47. Halffter, G. 1984. Las Reservas de la Biosfera: Conservación de la Naturaleza para el Hombre. *Acta Zool. Mex.* (n.s.) 5: 4-48.
 48. Halffter, G. 1984. Elementos para el diagnóstico de la investigación pesquera en México. Reunión Nacional de Investigación y Tecnología Pesqueras. Secretaría de Pesca - CONACyT. pp. 16-22.
 49. Halffter, G. 1984. Las Reservas de la Biosfera. Cómo preservar el planeta y propiciar el desarrollo regional. *Naturaleza*. 15 (1): 36-43.
 50. Halffter, G. 1985. Biosphere Reserves: Conservation of Nature for Man. *Parks*. 10 (3): 15-18.
 51. Coautor. 1986. MAB-UNESCO, General Scientific Advisory Panel. Final Report. 53 páginas+4 anexos. MAB Report Series N° 59. UNESCO, París.
 52. Halffter, G. 1986. Evolution du concept de réserve de la biosphère. Conferencia Inaugural (Pp. 9-10). *Atelier relatif a la mise en oeuvre du plan d'action pour les réserves de la biosphère en région méditerranéenne*. Florac, France. 9-12 Septiembre de 1986. Rapport Final. MAB-UNESCO, París.
 53. Halffter, G. 1987. La reserva de la biosfera de Manantlán y la conservación *in situ* de los recursos bióticos. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 39: 27-34.
 54. Coautor. 1989. Recursos Fitogenéticos. Su Conservación *in situ* para el uso humano. Ed. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO). Roma. 38 Págs.
 55. Ortega, A., L. Arriaga, J. L. León, S. Alvarez, P. Galina, R. Rodríguez Estrella, R. Coria, G. Arnaud y G. Halffter. 1989. Como conservar la diversidad biológica en Baja California. *ICYT Información Científica y Tecnológica*. 11 (153): 34-40.
 56. Halffter, G. 1989. Reflexiones sobre las Reservas de la Biosfera en México. *Biotam*. 1: 6-8.
 57. Halffter, G. 1991. La ecología ante la crisis global. *Ciencia y Desarrollo*. 17 (98): 94-98. Publicado también en: *Revista Casa del Tiempo*. 101: 42-45. Reproducido en: *Nuestro Ambiente*. 1 (8): 24-29.
 58. Halffter, G. 1991. El concepto de Reserva de la Biosfera. *Memorias del Seminario sobre Conservación de la Diversidad Biológica de México*. 1: 1-25.
 59. Llorente Bousquets, J. E. y H. E. Ponce Ulloa (eds.) UNAM - WWF (Este artículo apareció publicado originalmente en: Montaña, C. (Ed.). 1988. Siendo solicitada su reimpresión por los editores del Seminario.
 60. Halffter, G. 1991. Ecosistemas y su conservación en México. *In Ambientes y Fauna Iberoamericana. Una muestra*. 132 Pp. Universidad Hispanoamericana Santa María de La Rábida (Universidad de Sevilla). Sevilla, España.
 61. Halffter, G. 1991. Pedro Reyes-Castillo. Medalla Alfonso L. Herrera 1990 al Mérito en Ecología y Conservación, Discurso de Presentación. 4 de Junio 1991. *Folia Entom. Mex.*
 62. Halffter, G. 1992. La Diversidad Biológica y el Cambio Global. *Ciencias* (1992) 43, núm. especial: 45-48. Publicado también en *Ciencia y Desarrollo*. No. 104.
 63. Halffter, G. 1992. Diversidad Biológica y Cambio Global. *El Día*, Suplemento Especial del XXX Aniversario. 4. Pp: 3 y 4. Junio 1992.

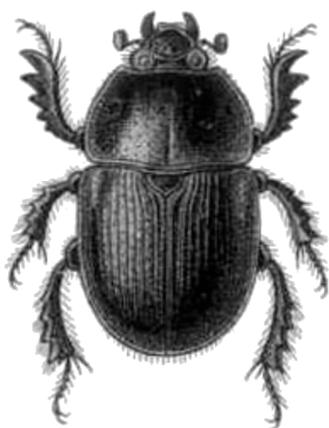
64. Jardel, E. J., E. Santana, G. Aguirre y G. Halffter. 1992. Las Reservas de la Biosfera en México. *El Día*, Suplemento Especial del XXX Aniversario, 4. Pp: 5-7. Junio 1992.
65. Halffter, G. 1991. Diversidad biológica, preservación del patrimonio natural (Primera Parte). *El Nacional*, Cultura. Pp. 9-10. Martes 13 de agosto de 1991; (Segunda Parte), Miércoles 14 de agosto de 1991.
66. Halffter, G. 1992. Conservación de la biodiversidad en México (1a parte). Publicado en *El País* y en *La Jornada* (Viernes 12 de junio de 1992); (2ª. Parte) en los mismos periódicos el Sábado 13 de junio de 1992.
67. Halffter, G. 1992. La biodiversidad. *Política Científica*, Madrid. 33: 44-46. 67. Halffter, G. 1993. Miguel Ángel Morón: Polo de atracción para jóvenes investigadores. *Boletín Academia de la Investigación Científica*. 15: 31-32.
68. Halffter, G. 1993. La Diversidad Biológica en el Programa CYTED. *Ciencia y Desarrollo*. XIX (113): 60-62.
69. Halffter, G. 1994. Qué es la Biodiversidad. *Bull. Inst. Cat. Hist. Nat.* 62: 5-14.
70. Halffter, G. 1994. Conservación de la Biodiversidad: un reto del fin de siglo. *Bull. Inst. Cat. Hist. Nat.*, 62: 137-146.
71. Halffter, G. 1995. Conservación de la biodiversidad y áreas protegidas en los países tropicales. *Revista Universitaria de Guadalajara. La Colección de Babel*, 13: 10-16.
72. Halffter, G. 1995. Reservas de la Biosfera y conservación de la biodiversidad en el Siglo XXI. *Ciencias*. 39: 9-13.
73. Halffter, G. 1996. Una visión de la Sociedad Mexicana de Entomología en su XLIV Aniversario. *Folia Entomol. Mex.* 96: 1-13.
74. Halffter, G. 2000. Reflexión: El Instituto de Ecología, A.C. y la Investigación. *Acta Zool. Mex.* (n.s.), 81: 168-171.
75. Halffter, G. 2000. Presentación. El Subprograma XII: Diversidad Biológica del Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo (CYTED). *Arch. Zootec.* 49: 309-315. ISSN 0004-0592.
76. Halffter, G. 2001. Instituto de Ecología, A.C. 25 Años de Conservar y Usar la Biodiversidad Mexicana. Crónica de su fundación y desarrollo. *Acta Zool. Mex.* (n.s.). 82:137-149.
77. Halffter, G. 2002. Actividades en el bienio 2000-2001 del Subprograma XII, *Diversidad Biológica*, del Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo (CYTED). *Arch. Zootec.* 51 (193-194): 9 Pp.
78. Halffter, G. 2002. Conservación de la Biodiversidad en el Siglo XXI. *Boln. S.E.A.*, 31: 1-7. España. ISSN: 1134-6094.
79. Halffter, G. 2002. In Memoriam Fermín Martín Piera (1954-2001). Pp.1-8. In *Proyecto Iberoamericano de Biogeografía y Entomología Sistemática*. PrIBES 2002. C. Costa, S.A. Vanin, J.M. Lobo & A. Melic (Eds.). m3m: Monografías Tercer Milenio, vol. 2, S.E.A., Zaragoza, España.
80. Halffter, G. 2003. Una visión sobre la repercusión de la obra de Jean-Henri Fabre. *Boln. de la S.E.A.*, 32: 319-323. Zaragoza, España.
80. Halffter, G. 2005. Reconocimiento al Dr. Mario Zunino por XXV años de colaboración con el Instituto de Ecología, A. C. *Acta Zool. Mex.* (n.s.) 3: 111-113.
81. Halffter, G. 2005. In Memoriam Francesco di Castri. *Acta Zool. Mex.* (n.s.) 3: 167-169.

V. Películas científicas

- Halffter, G. y E. G. Matthews. 1965. Película: "Comportamiento de *Canthon humectus*".
- Halffter, G. y D. Lluch Belda. 1970. Película de largo metraje "Comunidades Naturales del Area de Laguna Verde, Veracruz", acompañada de un estudio descriptivo y antecedida por el trabajo "Proyectos para el estudio ecológico de la franja litoral entre Laguna Verde y Laguna de la Mancha, Veracruz". Comisión Federal de Electricidad, en colaboración con la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, I.P.N.
- Halffter, G. y P. Reyes-Castillo. 1970. Documental de investigación de largo metraje, con estudios descriptivos correspondientes "Un Nido de *Atta*".
- Documentales Biológicos "Life in Motion", coordinador científico principal 1972-1973. Producidos por Eolis Productions y distribuidos por TELECIPI (París) para la TV de distintos países europeos y americanos.
- Halffter, G. y P. Reyes-Castillo. 1972-1973. Película de investigación de largo metraje: "Evolución del comportamiento subsocial en Coleoptera", 35 minutos. Filmada en México, editada en París. Presentada por la Escuela de Ciencias Biológicas, I.P.N. y el Muséum National d'histoire Naturelle de Paris.
- Halffter, G. 1977. Guión de la película de largo metraje: "El Desierto de Mapimí", TELECIPI (París) - FOCCA VI (México). Coproducción para las televisiones alemanas, inglesa, francesa y mexicana.

VI. Informes técnicos selectos

- Halffter, G. 1972. "Estudios ecológicos del área de Laguna Verde, Veracruz. Informe General de Trabajos Realizados y en Marcha". Programa Comisión Federal de Electricidad - Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN. 86 págs.
- Ibarra, R., G. Halffter, Y. Bustamante, F. de Lachica y A. Ochoa-Solano. 1972. "Contaminación por Metales Pesados en el Río Coatzacoalcos. Primeros Resultados". Programa Secretaría de Recursos Hidráulicos - Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN. 23 págs.
- Halffter, G. y R. Ibarra. 1972. "Contaminación en el Río Coatzacoalcos". Programa Secretaría de Recursos Hidráulicos - Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN. 46 págs.
- Halffter, G., R. Ibarra y A. Ochoa-Solano. 1973. "Estudio de la Contaminación en el Río Coatzacoalcos. Informe definitivo correspondiente a la segunda etapa de trabajo". Programa Secretaría de Recursos Hidráulicos - Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN. 148 págs.
- Halffter, G. y P. Reyes-Castillo. 1973. "Ecología Terrestre Laguna Verde, Veracruz". Programa Comisión Federal de Electricidad - Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN. 72 págs.
- Halffter, G. y P. Reyes-Castillo. 1973. "Estudio de la Contaminación en el Bajo Río Coatzacoalcos. Informe Definitivo - Parte Zoológica". Programa Secretaría de Recursos Hidráulicos - Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN. 159 págs.
- Halffter, G. y P. Reyes-Castillo. 1973. "Fauna de invertebrados de Laguna Verde, Veracruz. Versión Preliminar". Programa Comisión Federal de Electricidad - Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN. 80 págs. + ilustraciones.
- Halffter, G. y P. Reyes-Castillo. 1976. "Análisis cualitativo de la fauna de artrópodos de Laguna Verde. Epoca de lluvias". Programa Comisión Federal de Electricidad - Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN. 40 págs. + ilustraciones.
- Beltran, F. y G. Halffter. 1976. "Programa Interdisciplinario para el Estudio Integral de la Selva Lacandona". Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste (CIES)-Instituto de Ecología (IE). 96 págs. + mapas, diagramas y láminas fuera de texto.
- Halffter, G. y C. Cárdenas. 1977. "Anteproyecto de Decreto. Creación de la Reserva de la Biosfera - Montes Azules - Chiapas".
- Halffter, G. y E. Ezcurra. 1979. "Análisis Ecológico del Área de Dos Bocas, Tabasco". Petróleos Mexicanos. Seis Partes: I: 4 págs.; II: 95 págs.; III: 88 págs.; IV: 31 págs.; V: 117 págs. y VI: 21 págs.
- Halffter, G. y P. Reyes-Castillo. 1980. PNLV. U1 y 2-1A. Informe Ambiental de la Planta Nucleoeléctrica Laguna Verde: Ecología Terrestre. Programa Comisión Federal de Electricidad - Instituto de Ecología. 152 págs. + cuadros, figuras y listas.
- Halffter, G. y E. Ezcurra. 1981. "Estudios Ecológicos en Cayo Arcas, Campeche". Proyectos Marinos, S.C. 62 págs. + mapas de vegetación.
- Halffter, G. y E. Ezcurra. 1988. "Tendencias y proyección ecológica en el Valle de México". Consejo de Salubridad General, México, D.F. 21 Págs. + cuadros.
- Halffter, G. 1990. Supervisor del Proyecto, Instituto de Ecología: "Estudios de ecología costera y de determinación de zonas de preservación ecológica del Corredor Turístico Cancún-Tulum". Informe preparado para Cooperación Internacional, TECNOCONSULT. 101 + 48 Págs.
- Halffter, G., P. Reyes-Castillo, E. Olguín, M. E. Maury et al. 1990. "Estudio Integral de la Contaminación en el Valle del Guadiana". Trabajo realizado para el Gobierno del Estado de Durango. Publicado - en parte - en *Ciencia y Arte*. 4: 32-144.
- Halffter, G. 1992. Documento prospectivo: "¿Qué es la Biodiversidad en México. Proyectos Específicos. Documentos". Estudio realizado a solicitud del Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo (CYTED-D), Madrid, España. 150 Págs.
- Halffter, G., E. Ezcurra, G. Williams-Linera. 1991. "¿Qué es la Biodiversidad en México?". 151 págs. Instituto de Ecología, México. Estudio preparado por encargo del Fís. Sergio Reyes Luján, Subsecretario de Ecología, SEDUE, México. Marzo de 1991.
- Halffter, G. 1996. Presidente del Comité Científico Asesor, SEMARNAP. *Términos de Referencia Específicos: "Aspectos Biológicos y Ecológicos. Proyecto Salitrales de San Ignacio, B.C.S."*. Estudio preparado por encargo de la Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP). Enero a Junio 1996.
- Halffter, G. 1994-2006. "Parámetros para medir la Biodiversidad", Análisis de las relaciones entre las diversidades α , β , y γ a distintos niveles de escala espacial: Procesos históricos y ecológicos que intervienen". Seis Etapas.



CAPÍTULO 6 :

***Halffterinetis*, nuevo género mexicano de Cetoniidae (Coleoptera: Scarabaeoidea)**

Miguel Angel Morón

Instituto de Ecología, A.C.,
Departamento de Biología de
Suelos, Apartado Postal 63,
91000 Xalapa, Veracruz, México.
miguel.moron@inecol.edu.mx

& Guillermo Nogueira

Universidad Autónoma de Guadalajara,
Escuela de Biología,
Avenida Patria 1201,
Zapopan, Jalisco 45110, México

Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter

Editores:

Mario Zunino & Antonio Melic

Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)

Monografías 3er Cer Milenio M3M, vol. 7 (2007)

I.S.B.N. 978-84-935872-1-5
30 Noviembre 2007
pp: 51 – 61.

Información sobre la publicación:
www.sea-entomologia.org

***HALFFTERINETIS*, NUEVO GÉNERO MEXICANO DE CETONIIDAE (COLEOPTERA: SCARABAEOIDEA)**

Miguel Angel Morón & Guillermo Nogueira

Resumen: Se describe e ilustra un nuevo género de la familia Cetoniidae descubierto en el norte de México, denominado *Halffterinetis* **gen. nov.**, representado por dos nuevas especies: *H. gonzaloi* **nov. sp.** y *H. violetae* **nov. sp.** Las dos especies habitan regiones secas, con vegetación xerófila, *H. gonzaloi* en el sur del Estado de Tamaulipas y *H. violetae* en el este del estado de Durango. Durante la colecta de *H. gonzaloi* se observaron indicios que sugieren su asociación con hormigueros de *Atta*. Debido a la forma de la cabeza, el pronoto, y el escutelo se propone incluirlo en la subtribu Blaesiina, hasta la fecha solo representado por dos especies sudamericanas de *Blaesia* Burmeister. Se incluye una clave para identificar los géneros de Cetoniinae registrados en México.

Palabras clave: Cetoniinae, Gymnetini, Blaesiina, taxonomía, matorral xerófilo, mirmecófilos.

***Halffterinetis*, un nouveau genre mexicain de Cetoniidae (Coleoptera : Scarabaeoidea)**

Résumé : Un nouveau genre de la famille Cetoniidae, découvert dans le Nord du Mexique, *Halffterinetis* n. g., est décrit et illustré sur la base de deux espèces nouvelles, *H. gonzaloi* n. sp et *H. violetae* n. sp. Les deux espèces sont propres de régions arides, avec une végétation xérophile, *H. gonzaloi* du sud de l'Etat de Tamaulipas et *H. violetae* de l'est de l'Etat de Durango. Quelques données de capture d' *H. gonzaloi* suggèrent son association avec les fourmilières de *Atta*. La forme de la tête, le pronotum et l'écusson suggèrent le placement du nouveau genre dans la tribu Blaesiina, représentée jusque là par deux espèces sudaméricaines de *Blaesia* Burmeister. On présente aussi une clé pour l'identification des genres de Cetoniinae connus du Mexique.

Mots clé: Cetoniinae, Gymnetini, Blaesiina, taxonomie, maquis xérophile, myrmécophilie.

***Halffterinetis*, a new Mexican genus of Cetoniidae (Coleoptera: Scarabaeoidea)**

Abstract: A new genus of the family Cetoniidae discovered in northern Mexico, namely *Halffterinetis* **gen. nov.** represented by two new species: *H. gonzaloi* **nov. sp.** and *H. violetae* **nov. sp.** are described and illustrated. Both species inhabit dry regions with xerophytic vegetation, *H. gonzaloi* in the south of the state of Tamaulipas, and *H. violetae* in the eastern part of the state of Durango. During the collect of *H. gonzaloi* some evidences of association with ant nests of *Atta* sp. were observed. The inclusion of *Halffterinetis* in the subtribe Blaesiini is proposed, based on the form of the head, pronotum and scutellum. At the date Blaesiina is represented only by two myrmecophilous species of *Blaesia* Burmeister. distributed in parts of Bolivia, Argentina and Uruguay. A key to the genera of Cetoniinae known from Mexico is included.

Key words: Cetoniinae, Gymnetini, Blaesiinae, taxonomy, xerophytic scrub, myrmecophilous.

Introducción

Se conocen 114 especies de Cetoniidae en México, incluidas en 35 géneros, repartidos en las tribus Cetoniini, Gymnetini, Goliathini, Cremastocheilini, Incaini, Trichiini y Valgini (Morón *et al.*, 1997; Krajčák, 1998, 1999), y es muy posible que aún falten por descubrir varias decenas de especies y algunos géneros. El estudio de éste grupo se ha dificultado principalmente por la frecuente variación en algunos de los caracteres comunmente empleados en la taxonomía de los escarabeoides, como son los patrones de coloración, la extensión y tipo de vestidura corporal, y la textura cuticular.

Los cetoninos americanos no son tan abundantes como en otras regiones del mundo, y el tamaño de las muestras obtenidas usualmente es reducido y no permite conocer con facilidad los rangos de variación en las poblaciones. Además, muchas especies tienen hábitos especializados, por ejemplo, en zonas áridas viven en madrigueras subterráneas de vertebrados, o en zonas cálidas húmedas ocupan epífitas, y es muy posible que también frecuenten cavernas, huecos en farallones, así como nidos situados en el dosel de distintos tipos de bosques. En todas estas situaciones no es fácil coleccionar los adultos porque tienen temporadas y horarios de vuelo muy restringidos, o desarrollan sus actividades de alimentación y reproducción en condiciones difíciles de observar o inaccesibles para el común de los colectores, no son fácilmente atraídos por las trampas cebadas con fermentos, y muchos practican la criptosis y la tanatosis.

Durante las colectas realizadas por el segundo autor (GNG) durante 2005 en una región semiárida situada al sureste del estado de Tamaulipas, México, se obtuvo una pequeña serie de machos y hembras de una especie de Cetoniidae cuyos caracteres no permiten ubicarlo en ninguno de los géneros descritos. En forma casi simultánea, durante el estudio de la colección de Henry y Anne Howden, el primer autor (MAM) encontró un par de ejemplares de cetoninos colectados durante 1961 en el este del estado de Durango, México, cuyos caracteres genéricos coinciden con los ejemplares de Tamaulipas antes citados, pero con caracteres específicos distintos.

Los objetivos de la presente contribución consisten en describir un género nuevo y dos especies nuevas de cetoninos de México, discutir su ubicación entre las tribus de Cetoniidae representadas en el continente americano, y proponer una clave para los géneros de Cetoniinae conocidos en México. Los caracteres y términos utilizados son los propuestos por Krikken (1984) y Morón *et al.* (1997). Las ilustraciones se prepararon con el sistema Automontage o con el microscopio electrónico de barrido (JEOL: JSM-5510LV); las medidas se obtuvieron con ayuda del micrómetro ocular acoplado a un estereomicroscopio Carl Zeiss SV-7 o con un calibrador electrónico (0-100 mm). Los ejemplares estudiados están depositados en las colecciones del Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, México (IEXA), Henry and Anne Howden/Canadian Museum of Natural History, Ottawa, Canada (HAHC-CMNH), y en las colecciones particulares M. A. Morón, Xalapa (MXAL) y G. Nogueira, Guadalajara, México (GNGC).

***Halffterinetis* nov. gen.**

DIAGNOSIS. Borde anterior del clipeo ligeramente sinuado. Superficie fronto-clipeal sin proyecciones o depresiones notables. Frente con numerosas sedas erectas y carinas supraoculares bien definidas. Antenas formadas por 10 artejos; escapo semicónico, con bordes redondeados; séptimo artejo antenal muy corto, comprimido, poco visible. Ojos redondeados, prominentes. Labro membranoso, oculto. Área gular

moderadamente convexa, no prominente. Pronoto ampliamente convexo con el borde posterior moderadamente lobulado en su parte central. Proepímero y prosternum separados por una quilla muy notable. Probasisternum poco prominente. Mesepímeros claramente expuestos en vista dorsal. Escutelo visible, estrecho, con la porción posterior aguzada. Superficie elitral estriada, toscamente punteada. Ápice de los élitros angulado, no proyectado o aguzado. Proceso mesoesternal redondeado, amplio, poco prominente. Pterosternum con sedas escasas. Abdomen con seis esternitos visibles. Pigídio más ancho que largo, poco convexo. Procoxas semicónicas, prominentes. Profémures medianos, con los bordes preapicales inermes. Protibias medianas, con el borde exterior tridentado. Meso y metatibias con fuertes carinas oblicuas cerca de la parte media de sus caras externas y los bordes apicales claramente ensanchados. Todos los tarsos delgados, casi de la misma longitud que las tibiae respectivas; todas las uñas tarsales sencillas, moderadamente recurvadas; oniquia moderadamente largas. Dimorfismo sexual notable en la longitud de las antenas y la convexidad del abdomen y el pigidio.

ESPECIE TIPO. *Halffterinetris gonzaloi* nov. sp.

AFINIDADES. Cercano a *Blaesia* Burmeister 1842, en algunos caracteres de la cabeza, el pronoto, y los élitros, pero con dimorfismo sexual mucho menos marcado.

DISTRIBUCIÓN. Las especies conocidas solo se han colectado en una localidad del estado de Durango y en otra localidad en el estado de Tamaulipas, México.

BIOLOGÍA. Habitan en comunidades xerófilas o entre el límite de éstas y los bosques tropicales caducifolios, aparentemente asociadas con hormigueros.

ETIMOLOGÍA. Respetuosamente dedicamos éste género al Dr. Gonzalo Halffter Salas, notable investigador mexicano reconocido por sus estudios ecológicos, etológicos y taxonómicos de los Scarabaeinae americanos, así como por sus contribuciones a la zoogeografía neotropical y sus aportaciones para el desarrollo y consolidación de las Reservas de la Biosfera en México.

***Halffterinetis gonzaloi* nov. sp.**

(Fig. 1-8)

DESCRIPCIÓN:

Holotipo macho. Coloración general negra brillante con ligeros reflejos metálicos azulados. Bordes laterales del pronoto (Figs. 1, 3), extremos laterales del 4º esternito abdominal y de la placa pigidial con cubierta gredosa blanca amarillenta. Clipeo glabro, con el tercio longitudinal central ligeramente convexo y moderadamente cóncavo en los tercios laterales, con el borde anterior elevado y engrosado, ligeramente sinuado; los bordes laterales notablemente elevados y engrosados, con una expansión redondeada notable en la mitad anterior de su orilla externa (Fig. 3, 5). Frente separada del clipeo por una ligera carina transversal irregular; disco frontal con numerosas sedas negras

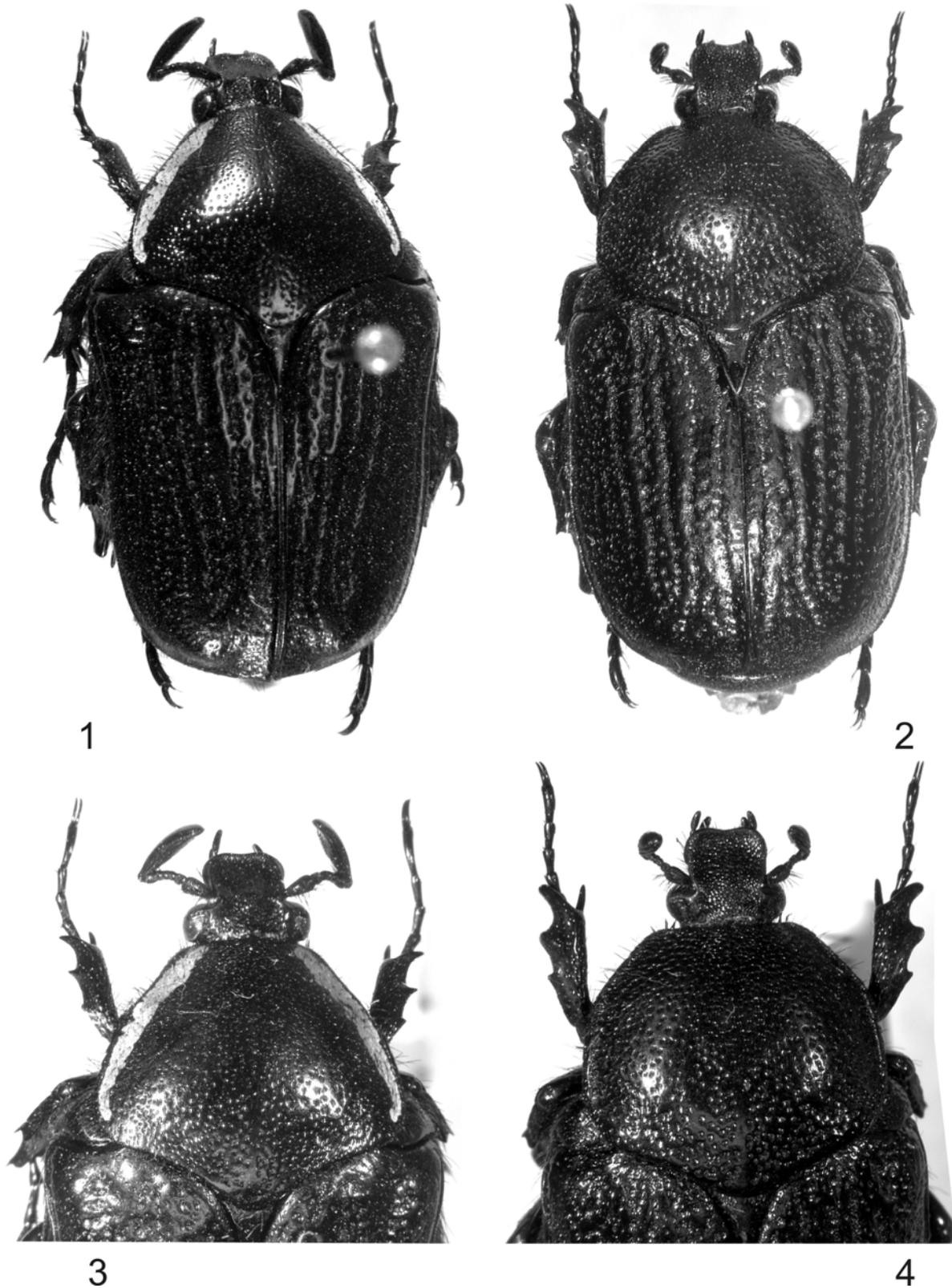


Fig. 1-2. Aspecto dorsal de *Halffterinetis gonzaloi*. 1) Macho. 2) Hembra. **Fig. 3-4.** Detalles de la cabeza y el pronoto de *H. gonzaloi* en vista dorsal. 3) Macho. 4) Hembra.

Fig. 1-2. Dorsal view of *Halffterinetis gonzaloi*. 1) Male. 2) Female. *Fig. 3-4.* Details of head and pronotum of *H. gonzaloi*, dorsal view. 3) Male. 4) Female.

erectas; el tercio longitudinal central ligeramente convexo y los tercios laterales moderadamente cóncavos; quillas supraoculares amplias y bien definidas (Fig. 5). Escotadura anteoocular profunda. Ojos prominentes, redondeados. Canthus ocular ancho, con 8 sedas irregulares. Antenas formadas por 10 artejos; escapo notablemente engosado hacia su ápice; pedicelo con el ápice ensanchado y redondeado; 3° a 5° antenómeros semicilíndricos, casi de la misma longitud; 6° antenómero un poco más largo que el 5° pero muy ensanchado y comprimido en su borde anterior; 7° antenómero muy corto y comprimido, difícil de distinguir; maza antenal formada por tres lamelas anchas y recurvadas, 1,6 veces más largas que la suma de la longitud de los seis artejos precedentes (Fig. 5). Labro completamente oculto bajo el clipeo. Artejo distal de los palpos maxilares alargado, semicilíndrico con ápice redondeado. Labio alargado, longitudinalmente cóncavo, con abundantes sedas negras erectas. Gula más larga que ancha, muy convexa, glabra en el centro con sedas laterales.

Pronoto poco convexo, con perímetro semipentagonal irregular; borde anterior casi recto; bordes laterales ampliamente curvados; borde basal bisinuado, con un lóbulo central poco prominente (Fig. 3); ángulos anteriores obtusos, estrechamente redondeados; ángulos posteriores obtusos, ampliamente redondeados; margen anterior ausente; márgenes laterales completos, poco marcados en su quinto anterior, con sedas cortas esparcidas; margen basal ausente; disco pronotal con abundantes puntos alargados poco profundos irregularmente distribuidos; los puntos laterales presentan sedas negras cortas, sobre todo en la franja gredosa. Proepímero y prosternum separados por una quilla estrecha, muy notable. Probasternum poco prominente, con numerosas sedas negras largas. Mesepimeros claramente expuestos en vista dorsal, punteados, con sedas negras cortas esparcidas. Escutelo visible, glabro, estrecho, con la porción posterior aguzada y dos puntos prebasales (Fig. 3). Élitros dos veces más largos que anchos, poco convexos; superficie elitral irregularmente estriada, toscamente punteada (Fig. 1, 3) con sedas muy cortas y esparcidas cerca de los márgenes laterales; ápice de los élitros angulado, no proyectado o aguzado (Fig. 6); bordes laterales ampliamente sinuados. Proceso mesoesternal redondeado, amplio, poco prominente, con numerosas sedas negras largas recurvadas. Pterosternum con abundantes puntos y sedas finas largas.

Procoxas semicónicas, prominentes, con abundantes sedas negras. Profémures medianos, con los bordes preapicales dotados de una breve proyección redondeada. Protibias medianas, con el borde exterior tridentado; espolón subapical recto, un poco más largo que el segundo tarsómero. Metacoxas aplanadas, muy ensanchadas hacia su extremo lateral, con el ángulo latero-posterior claramente proyectado como un denticulo redondeado; el borde lateral claramente sobresale en vista dorsal. Meso y metatibias con fuertes carinas oblicuas cerca de la parte media de sus caras externas, provistas con abundantes sedas negras largas en sus caras internas, y los bordes apicales

claramente ensanchados, con dos denticulos agudos en su porción externa; tanto la mesotibia como la metatibia muestran dos espolones subapicales largos y aguzados, el que ocupa el extremo interno es más largo que el externo. Todos los tarsos semicilíndricos, delgados, casi de la misma longitud que las tibiae respectivas, con algunas sedas periapicales cortas. Todas las uñas tarsales sencillas, moderadamente recurvadas; oniquia recurvados, un poco más largos que la anchura dorso-ventral de la base unguinal.

Esternitos abdominales lisos en su tercio central y con algunos puntos setíferos en los tercios laterales; los esternitos 2° a 4° tienen la misma longitud, el 5° esternito es casi dos veces más largo que el 4°, y el 6° esternito es mucho más corto y estrecho que el 5°; en cada uno de los extremos laterales del 4° esternito existen manchas gredosas irregulares blancas; el margen distal del 6° esternito tiene una hilera de sedas negras, más largas hacia los extremos laterales. Placa pigidial poco convexa, con los extremos laterales ampliamente cubiertos con manchas gredosas blanquecinas; superficie del disco con puntos poco profundos ovalados o rugosidades, dispuestos en anillos concéntricos (Fig. 6); solo la parte apical del margen externo de la placa pigidial presenta algunas sedas con longitud irregular.

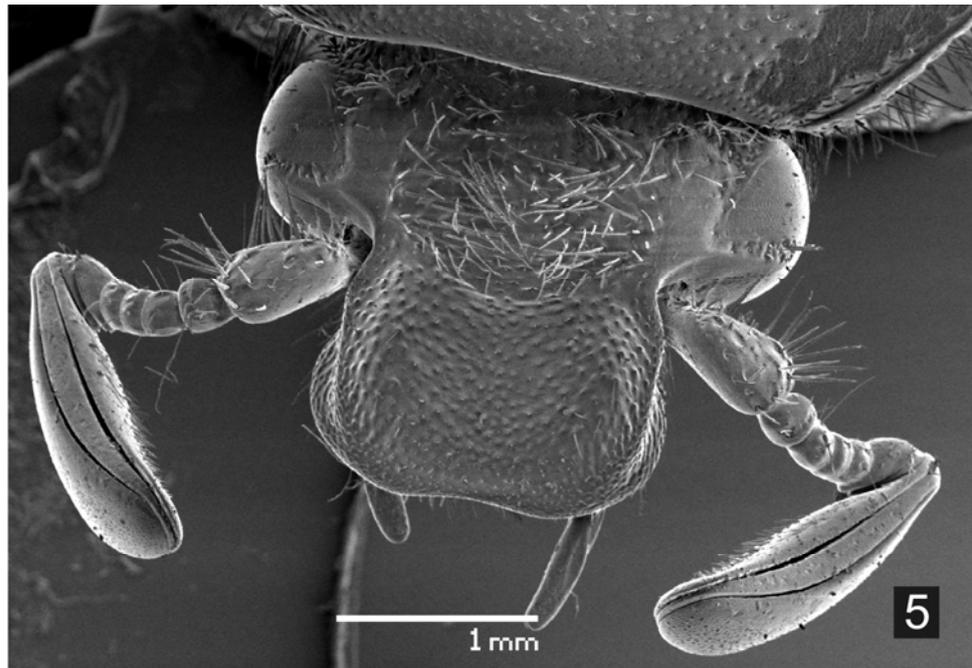
Cápsula genital bien esclerosada, con los parámetros alargados, paralelos, un poco deprimidos y ensanchados hacia su extremo apical, con una depresión longitudinal somera a cada lado; ápices de los parámetros ampliamente redondeados y un poco recurvados ventralmente; el borde dorsal de la falobase redondeado (Fig. 7-8). Longitud de la cápsula genital desde el extremo proximal de la pieza basal hasta el ápice de los parámetros: 4,9 mm. Longitud total del cuerpo desde el borde del clipeo hasta el ápice de los élitros 16,8 mm; anchura humeral: 9,1 mm.

Paratipo (Alotipo) hembra. Similar al macho excepto en los siguientes caracteres: bordes laterales del pronoto (Fig. 2, 4), extremos laterales del 4° esternito abdominal y de la placa pigidial sin cubierta gredosa blanca amarillenta. Clipeo más ancho y alargado con el borde anterior más sinuado (Fig. 2, 4). Frente no separada del clipeo por una carina transversal irregular; disco frontal glabro, con puntuación más tosca y densa; los tercios laterales apenas cóncavos. Maza antenal formada por tres lamelas redondeadas, 1,2 veces más largas que la suma de la longitud de los seis artejos precedentes (Fig. 2, 4).

Pronoto sin franjas laterales gredosas, más amplio, con abundantes puntos profundos irregularmente dispuestos (Fig. 4); con una depresión alargada muy somera en el tercio anterior de la línea media; márgenes laterales con escasas sedas cortas esparcidas. Escutelo liso. Élitros más convexos y redondeados hacia la mitad posterior (Figs. 2, 4); superficie elitral irregularmente punteada y estriada, con sedas microscópicas en los puntos profundos. Pterosternum un poco más corto, con abundantes puntos y sedas finas largas.

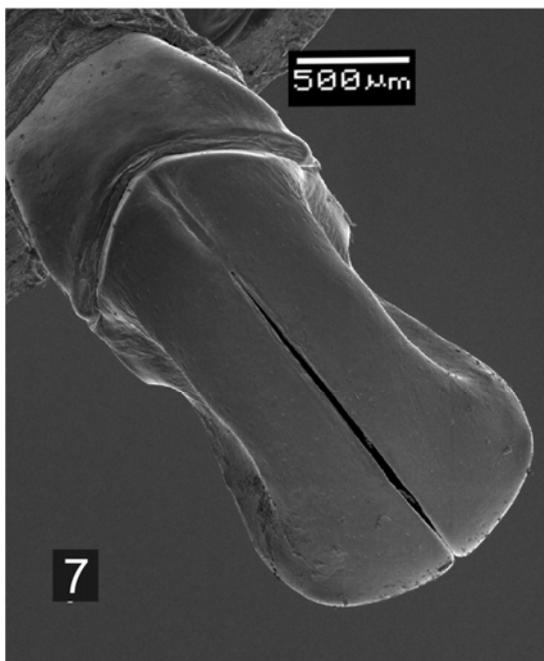
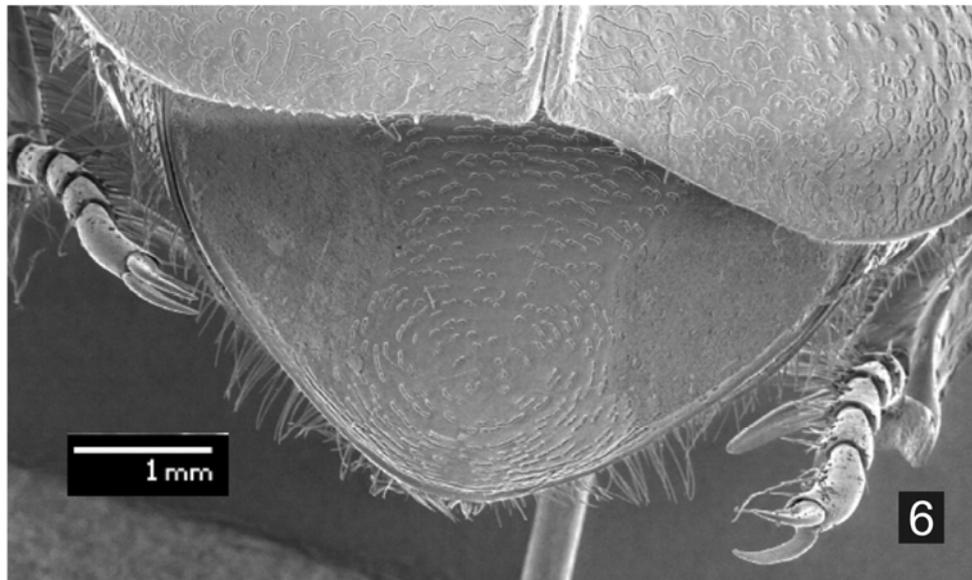
Fig. 5. Cabeza de *H. gonzaloi* en vista dorsal.

Fig. 5. Head of *H. gonzaloi*, dorsal view.



Figs. 6-8. Estructuras diagnósticas de *H. gonzaloi*, macho. 6) Aspecto posterior de la placa pigidal y los bordes ápicales de los élitros. 7) Aspecto dorsal de los parámetros. 8) Aspecto lateral de los parámetros.

Figs. 6-8. Diagnostic structures of *H. gonzaloi*, male. 6) Pygidium and apical border of the elytra, posterior view. 7) Parameres, dorsal view. 8) Parameres, lateral view.



Profémures con una breve proyección laminar subapical redondeada. Denticulos del borde externo de las protibias mas anchos y redondeados. Metacoxas menos ensanchadas hacia su extremo lateral, con el ángulo latero-posterior redondeado, poco proyectado. Mesotibia con una fuerte carina laminar excavada oblicua cerca de la parte media de su cara externa, y el borde apical muy ensanchado, con un lóbulo dorsal redondeado ancho y un lóbulo lateral digitiforme en su porción apical, donde tiene dos espolones subapicales largos y con ápice redondeado, el que ocupa el extremo interno es mas largo que el externo. Metatibia con una fuerte carina excavada oblicua cerca de la parte media de su cara externa, y el borde apical muy ensanchado con un amplio lóbulo dorsolateral redondeado, y dos espolones subapicales largos, gruesos con ápice redondeado, el que ocupa el extremo interno es mas largo que el externo.

Esternitos abdominales con puntos pequeños y esparcidos en su tercio central y con numerosos puntos setíferos en los tercios laterales; 5° esternito más largo, amplio y convexo, con numerosos puntos setíferos. Placa pigidial amplia y bastante convexa, con los extremos laterales sin manchas gredosas blanquecinas; superficie del disco densamente cubierta con puntos pequeños ovalados o rugosidades, dispuestos en anillos concéntricos, muchos de los cuales tienen pequeñas sedas oscuras.

Placas genitales ventrales poco esclerosadas, estrechas, casi dos veces más largas que anchas, con los bordes distales redondeados. Placas genitales dorsales cortas, tan anchas como largas, con los bordes redondeados, glabros. Longitud total del cuerpo desde el borde del clípeo hasta el ápice de los élitros 21,1 mm; anchura humeral: 10,8 mm.

Variación en los paratipos. Las franjas blanquecinas laterales del pronoto y la placa pigidial masculina en algunos ejemplares son un poco mas estrechas o reducidas y en otros un poco mas anchas o extendidas que en el holotipo. El borde lateroposterior del pronoto en un macho es ligeramente crenulado. La densidad e intensidad de la puntuación del pronoto, élitros y placa pigidial varía gradualmente entre los ejemplares revisados, sobre todo en las hembras donde los élitros pueden ser bastante punteado-rugosos. La longitud corporal de los machos es de 14,9 a 16,8 mm y en las hembras es de 17,8 a 18,5 mm. La anchura humeral en los machos es de 8,4 a 9,6 mm y de 9,9 a 10,1 mm en las hembras.

Material examinado. Cuatro machos y tres hembras. Holotipo etiquetado: MEXICO: Tamaulipas, Palmillas, 1.130 m, 23-VII-2005, G. Nogueira (MXAL). Alotipo etiquetado: MEXICO: Tamaulipas, Palmillas, 1.030 m, 19-VII-2005, G. Nogueira (MXAL). Un paratipo macho con los mismo datos del holotipo (IEXA). Dos paratipos con los mismos datos del alotipo, macho (HAHC-CMNC) hembra (IEXA). Dos paratipos con los mismos datos del holotipo excepto 1.200 m, 18-VII-2005, macho y hembra (GNGC).

LOCALIDAD TÍPICA. Alrededores de San José Palmillas, municipio de Palmillas, estado de Tamaulipas (23° 21. 315' N, 99° 30.910' W).

DATOS BIOLÓGICOS. Habitan una región de clima semiseco (BS1hw) con precipitación anual de 500 a 600 mm y temperatura media anual de 20 a 22°C, situada entre los 1.000 y 1.260 m de altitud, donde los suelos son calizos y soportan un matorral submontano xerófilo con predominio de especies de los géneros *Prosopis*, *Acacia* (Leguminosae), *Hechtia* (Bromeliaceae), *Yucca* (Liliaceae), *Opuntia* (Cactaceae), *Agave* (Amarilidaceae) y *Helietta* (Rutaceae). *Halffterinetis gonzaloi* tiene hábitos crepusculares, aunque se les puede ver volar durante el día cerca de nidos de hormigas del género *Atta* (Myrmicinae: Attini) siempre que la vegetación proporcione protección contra los rayos directos del sol, y favorezca la humedad del suelo. Algunos ejemplares se colectaron al vuelo, otros directamente en el suelo o perchados sobre troncos muertos de "mezquite" (*Prosopis juliflora* [Swartz] DC). Su vuelo es a ras del suelo en transectos cortos y en apariencia erráticos, aterrizan sobre la hojarasca y se ocultan rápidamente bajo ese substrato. Una de las hembras se capturó después de seguir el vuelo de un macho que aterrizó exactamente sobre la hojarasca en donde estaba oculta. No fueron atraídos por las trampas con plátano fermentado. Se revisaron los desechos de los nidos de *Atta* sin encontrar larvas o pupas, aunque si se localizaron restos de una hembra de *H. gonzaloi*, lo cuál acentúa la posibilidad de que el desarrollo de esta especie se lleve a cabo en ese tipo de microhabitat, comunmente frecuentado en México por otras especies de Cetoniidae (Morón *et al.* 1997).

El hallazgo de *Halffterinetis gonzaloi* en la zona de Palmillas, en un ambiente muy parecido al que prevalece cerca de Jaumave, Tamaulipas, refuerza los planteamientos expresados por Arriaga y colaboradores (2000) para considerar el Valle de Jaumave como una Región Terrestre Prioritaria (CONABIO – RTP-89) por las características especiales de su flora y fauna, así como por la presencia de numerosos endemismos.

ETIMOLOGÍA. Nos complace dedicar esta interesante especie al Dr. Gonzalo Halffter Salas, maestro y ejemplo de muchas generaciones de biólogos iberoamericanos.

***Halffterinetis violetae* nov. sp.**
(Fig. 9-11)

DESCRIPCIÓN:

Holotipo macho. Coloración general negra brillante con ligeros reflejos metálicos azulados. Bordes laterales del pronoto, extremos laterales del 4° esternito abdominal y de la placa pigidial sin cubierta gredosa blanca amarillenta. Clípeo glabro, con el tercio longitudinal central ligeramente convexo y moderadamente cóncavo en los tercios laterales, con el borde anterior elevado y engrosado, profundamente sinuado; los

Figs. 9-11. Estructuras diagnósticas de *H. violetae*, macho. 9) Aspecto dorsal de la cabeza. 10) Aspecto dorsal de los parámetros. 11) Aspecto lateral de los parámetros.

Figs. 9-11. Diagnostic structures of *H. violetae*, male. 9) Head, dorsal view. 10) Parameres, dorsal view. 11) Parameres, lateral view.

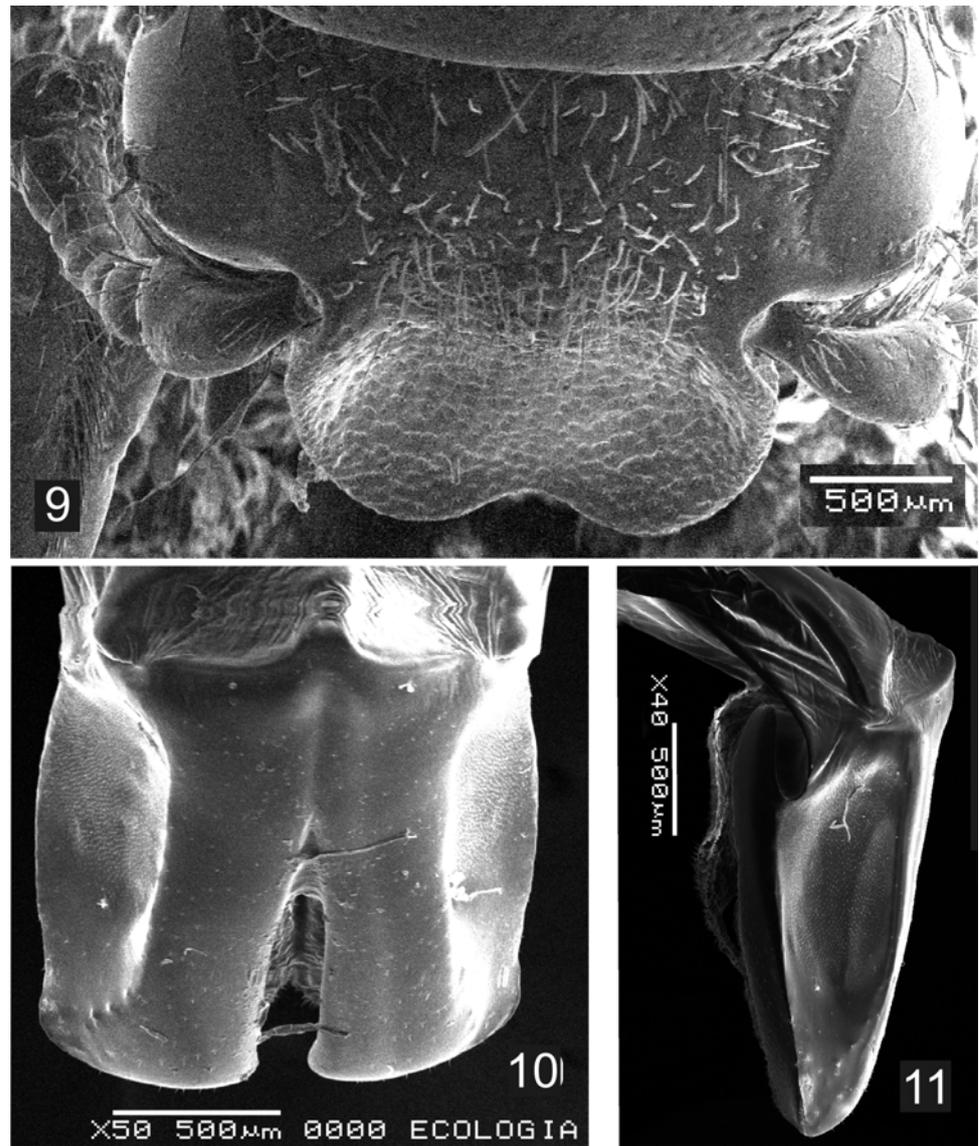
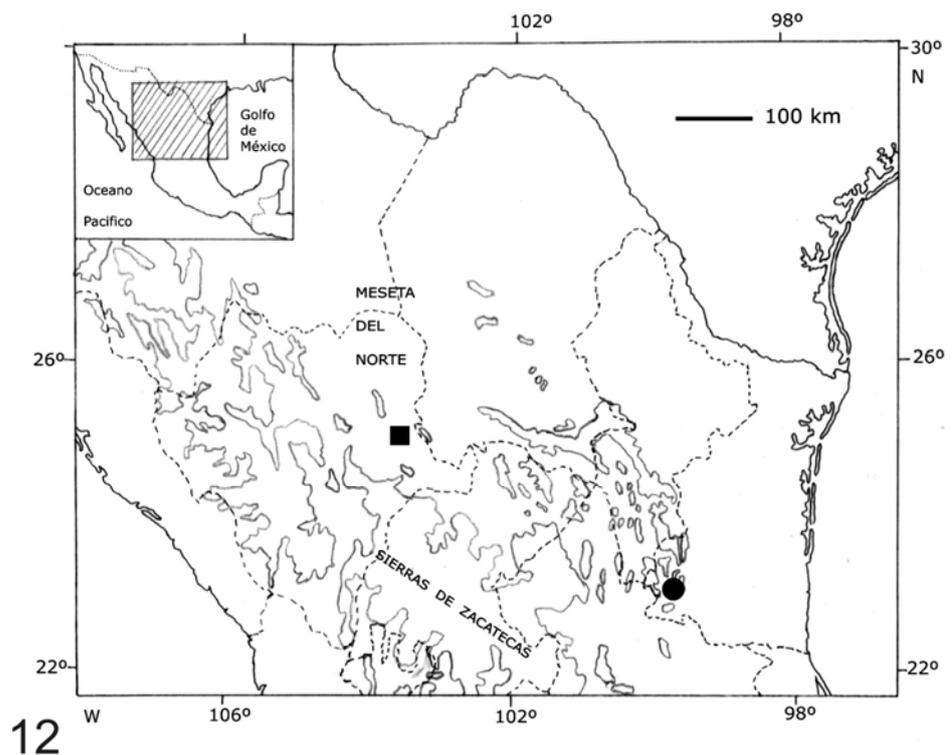


Fig. 12. Distribución de las especies de *Halffterinetis* en México: *H. gonzaloi* (●), *H. violetae* (■).

Fig. 12. Distribution of the species of *Halffterinetis* in Mexico: *H. gonzaloi* (●), *H. violetae* (■).



bordes laterales notablemente elevados y poco engrosados, con una breve expansión en la mitad anterior de su orilla externa (Fig. 9). Separación entre la frente y el cípeo poco notable, sin carina transversal irregular; disco frontal con numerosas sedas negras erectas; el tercio longitudinal central ligeramente convexo y los tercios laterales moderadamente cóncavos en su mitad anterior; quillas supraoculares amplias y poco definidas (Fig. 9). Escotadura anteocular profunda. Ojos prominentes, redondeados. Canthus ocular ancho, con 8 sedas irregulares. Antenas formadas por 10 artejos; escapo notablemente engosado hacia su ápice; pedicelo con el ápice ensanchado y redondeado; 3° a 5° antenómeros semicilíndricos, casi de la misma longitud; 6° antenómero un poco más largo que el 5° pero muy ensanchado y comprimido en su borde anterior; 7° antenómero muy corto y comprimido, difícil de distinguir; maza antenal formada por tres lamelas anchas y recurvadas, 1,9 veces más largas que la suma de la longitud de los seis artejos precedentes. Labro completamente oculto bajo el cípeo. Artejo distal de los palpos maxilares alargado, semicilíndrico con ápice redondeado. Labio alargado, longitudinalmente cóncavo, con abundantes sedas negras erectas. Gula casi tan larga como ancha, muy convexa, glabra en el centro con algunas sedas laterales.

Pronoto poco convexo, con perímetro semipentagonal irregular; borde anterior casi recto; bordes laterales ampliamente curvados; borde basal bisinuado, con un lóbulo central poco prominente; ángulos anteriores obtusos, poco redondeados; ángulos posteriores obtusos, ampliamente redondeados; margen anterior ausente; márgenes laterales completos, poco marcados en su quinto anterior, con sedas cortas esparcidas; margen basal ausente; disco pronotal con abundantes puntos redondos poco profundos irregularmente distribuidos, más próximos entre sí en la mitad anterior; la mayor parte de los puntos presentan sedas amarillentas muy delgadas y dirigidas hacia atrás. Proepímero y prosternum separados por una quilla redondeada, poco notable. Probasternum poco prominente, con numerosas sedas negras largas. Mesepímeros claramente expuestos en vista dorsal, punteados, con sedas negras delgadas abundantes. Escutelo visible, estrecho, con la porción posterior aguzada, y numerosos puntos setíferos prebasales. Élitros 1,8 veces más largos que anchos, poco convexos; superficie elitral irregularmente estriada, rugo-punteada, con sedas negras muy cortas esparcidas en todo el disco y los márgenes laterales; ápice de los élitros angulado, ligeramente prominente, no proyectado o aguzado; bordes laterales ampliamente sinuados. Proceso mesoesternal redondeado, amplio, poco prominente, con numerosas sedas negras largas recurvadas. Pterosternum con abundantes puntos y sedas amarillentas delgadas y largas.

Procoxas semicónicas, prominentes, con abundantes sedas amarillentas. Profémures medianos, con los bordes preapicales dotados de un reborde redondeado corto. Protibias medianas, con el borde exterior tridentado; espolón subapical recto, un poco más corto

que el segundo tarsómero. Metacoxas aplanadas, muy ensanchadas hacia su extremo lateral, con el ángulo latero-posterior claramente proyectado; el borde lateral sobresale claramente en vista dorsal. Meso y metatibias con fuertes carinas oblicuas cerca de la parte media de sus caras externas, provistas con abundantes sedas negras largas en sus caras internas, y los bordes apicales claramente ensanchados, con dos denticulos agudos en su porción externa; tanto la mesotibia como la metatibia muestran dos espolones subapicales largos y aguzados, el que ocupa el extremo interno es más largo que el externo. Todos los tarsos semicilíndricos, delgados, casi de la misma longitud que las tibias respectivas, con algunas sedas periapicales cortas. Todas las uñas tarsales sencillas, moderadamente recurvadas; oniquia recurvados, un poco más largos que la anchura dorso-ventral de la base unguinal.

Esternitos abdominales con puntos bien definidos esparcidos en su tercio central, más numerosos en los tercios laterales; los esternitos 2° a 4° tienen la misma longitud, el 5° esternito es casi dos veces más largo que el 4°, y el esternito 6° es mucho más corto y estrecho que el 5°; el margen distal del 6° esternito tiene una hilera de sedas negras cortas uniformes. Placa pigidial poco convexa; superficie del disco con puntos alargados poco profundos o rugosidades, dispuestos en anillos concéntricos, y algunas sedas muy cortas, microscópicas, esparcidas sobre todo en la mitad apical; el reborde apical del margen externo muestra algunas sedas cortas y erectas.

Cápsula genital bien esclerosada, con los parámetros alargados, deprimidos, un poco divergentes y algo ensanchados hacia su extremo apical, con una depresión longitudinal bien marcada a cada lado; ápices de los parámetros ampliamente redondeados, con un reborde lateral preapical redondeado, no recurvados ventralmente; el borde dorsal de la falobase es bisinuado, con una prominencia central (Fig. 10-11). Longitud de la cápsula genital desde el extremo proximal de la pieza basal hasta el ápice de los parámetros: 3,7 mm. Longitud total del cuerpo desde el borde del cípeo hasta el ápice de los élitros 14,6 mm; anchura humeral: 7,9 mm.

Hembra desconocida.

Variación en el paratipo. Semejante al holotipo excepto en la longitud corporal: 15,3 mm y en la anchura humeral: 8,4 mm.

Material examinado. Dos machos. Holotipo etiquetado: MEXICO: Durango, 40 mi SW Torreón, Hwy. 40, 18-VI-1961, D. H. Janzen (HAHC-CMNC). Paratipo con los mismos datos del holotipo (MXAL).

LOCALIDAD TÍPICA. Alrededores de Huarichi, municipio de Ciudad Lerdo, estado de Durango (25° 11' 40.92" N, 103° 42' 25.17" W).

DATOS BIOLÓGICOS. Habitan una región de clima semiseco templado (BS1kw) con temperatura media anual de 12 a 18°C, situada entre los 1.287 y 1.300 m de altitud, donde los suelos de tipo leptosol lítico

soportan un matorral xerófilo perturbado que incluye especies de los géneros *Parthenium* (Asteraceae), *Fouquieria* (Fouquieriaceae), *Larrea* (Zygophyllaceae), *Opuntia* (Cactaceae), *Hechtia* (Bromeliaceae), *Agave* (Amarilidaceae) y *Euphorbia* (Euphorbiaceae).

ETIMOLOGÍA. Respetuosamente dedicamos ésta especie a la Sra. Violeta Marcet de Halffter, infatigable colaboradora del Dr. Gonzalo Halffter, quien durante décadas nos ha brindado ayuda valiosa para el estudio de los escarabajos.

Comentarios taxonómicos y biogeográficos.

Las dos especies de *Halffterinetis* aquí descritas se distinguen entre sí por la siguiente combinación de caracteres:

- a. Borde anterior del clipeo ligeramente sinuado. Área fronto-clipeal con una carina transversal irregular. Lados del pronoto y de la placa pigidial con franjas blanquecinas gredosas. Parámetros longitudinalmente paralelos, con la falobase redondeada *H. gonzaloi*
- a'. Borde anterior del clipeo ampliamente sinuado. Área fronto-clipeal sin carina transversal. Lados del pronoto y de la placa pigidial sin franjas blanquecinas gredosas. Parámetros longitudinalmente divergentes, con la falobase angulosa *H. violetae*

Las especies de *Halffterinetis* difieren de los miembros de otros géneros de Cetoniinae norte o centroamericanos sobre todo por la forma moderadamente lobulada del borde posterior del pronoto, que se proyecta ligeramente sobre la base del escutelo, mientras que en los Gymnetini típicos dicho borde pronotal se prolonga intensamente y cubre al escutelo, y en los Cetoniini y Goliathini americanos el borde posterior del pronoto es ampliamente redondeado o muestra un notable seno en el tercio central, que no sólo deja descubierto al escutelo, sino que además puede realzar su borde basal. Tal forma pronotal sólo se presenta en las dos especies de *Blaesia* Burmeister, distribuidas en parte de Bolivia, Uruguay y Argentina, consideradas por Krikken (1984) y Krajčič (1998) como únicos integrantes de la subtribu Blaesiina de Gymnetini.

Una de las características notables de *Blaesia atra* Burmeister es el dimorfismo sexual expresado en las patas posteriores de los machos, con el ápice del trocánter espiniforme, el fémur muy engrosado y alargado, y la tibia recurvada con una proyección apical grande y el borde ventral cubierto con abundantes sedas amarillas. La superficie del clipeo y la frente de *B. atra* son similares a las especies de *Halffterinetis*, pero las características de las antenas, el pronoto, los élitros y las patas son distintas, aunque la forma general de los parámetros coincide entre los dos géneros.

Según Monné (1969) las larvas de *Blaesia atra* se desarrollan en los desechos de los hormigueros de *Acromyrmex* (Myrmicinae: Attini) ubicados en ambientes templados y algo secos; dato comparativo

importante ya que antes apuntamos que *H. gonzaloi* posiblemente se asocia con los hormigueros de *Atta*.

Aunado a todo esto, es interesante destacar que la distribución de *Blaesia* abarca parte de los límites australes de la vegetación tropical próxima a la latitud del Trópico de Capricornio, en forma vicariante con la distribución de *Halffterinetis* en la franja de transición entre los límites boreales del neotrópico y el desierto chihuahuense, flanqueando la latitud del Trópico de Cáncer.

A reserva de efectuar estudios comparativos más detallados entre los géneros de Cetoniinae americanos, proponemos que *Halffterinetis* sea considerado como un miembro de la tribu Gymnetini, relacionado con el género *Blaesia*, dentro de la subtribu Blaesiina.

Clave para identificar los géneros de Cetoniinae conocidos en México.

- 1 Borde posterior del pronoto ampliamente redondeado o más o menos sinuado en su tercio central; escutelo completamente expuesto 13
 - Borde posterior del pronoto proyectado en mayor o menor grado sobre el escutelo, cubriéndolo por completo o en parte ... Gymnetini 2
- 2 Lóbulo basal del pronoto cubriendo sólo el borde basal del escutelo. Dimorfismo sexual acentuado en las antenas Blaesiina
 - *Halffterinetis* Morón y Nogueira
 - Lóbulo basal del pronoto cubriendo todo el escutelo o dejando expuesto sólo el ápice del mismo. Dimorfismo sexual en la frente y el pronoto o poco notable ... Gymnetina 3
- 3 Borde externo de las protibias con uno o dos denticulos. Sin dimorfismo sexual en la cabeza o el pronoto 4
 - Borde externo de las protibias sin denticulos. Con dimorfismo sexual en la cabeza y el pronoto *Argyripa* Thomson
- 4 Clipeo con una prominencia laminar media. Frente con una protuberancia longitudinal 5
 - Clipeo sin prominencia laminar media. Frente excavada o convexa, pero sin protuberancias longitudinales 6
- 5 Tegumento del pronoto y los élitros brillante u opaco y tomentoso pero sin escamas
 - *Cotinis* Burmeister
 - Tegumento del pronoto y los élitros generalmente opaco, con escamas blanquecinas *Balsameda* Thomson
- 6 Tegumento dorsal predominantemente brillante o metálico 7
 - Tegumento dorsal opaco, tomentoso o gredoso ... 8
- 7 Borde anterior del clipeo sinuado o escotado. Proceso mesosternal estrecho .. *Amithao* Thomson
 - Borde anterior del clipeo truncado o ligeramente curvado. Proceso mesosternal ancho *Gymnetina* Casey

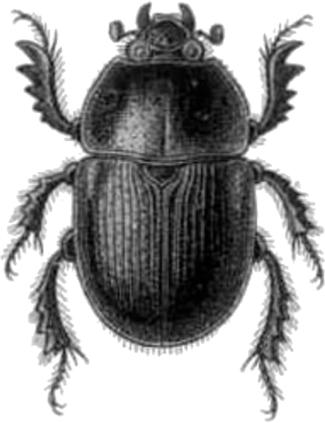
- 8** Borde anterior del clipeo bilobado. Cuerpo negro, con manchas irregulares gredáceas blanquecinas o amarillentas *Guatemala* Van de Poll
 – Borde anterior del clipeo redondeado, truncado, ligeramente sinuado o bidentado. Coloración variable9
- 9** Borde anterior del prosternón sin espina.....
 *Hologymnetis* Martínez
 – Borde anterior del prosternón con una espina de longitud y forma variable10
- 10** Superficie dorsal del pronoto y élitros con puntos pequeños, poco profundos11
 – Superficie dorsal del pronoto y élitros con puntos amplios y profundos, aparentes sin aumentos ...12
- 11** Proyección mesosternal muy robusta y dirigida ventralmente*Gymnetosoma* Martínez
 – Proyección mesosternal débil y dirigida anteroventralmente*Gymnetis* MacLeay
- 12** Ápice de los élitros dentiforme, proyectado. Protibias tridentadas. Puntuación dorsal más o menos esparcida*Hoplopyga* Thomson
 – Ápice de los élitros anguloso o redondeado, pero no proyectado. Protibias bidentadas. Puntuación dorsal densa, coalescente*Marmarina* Kirby
- 13** Mentón engrosado, en mayor o menor grado expandido hacia su extremo distal. Mesocoxas casi contiguas. Propigidio no constreñido al nivel del espiráculo *Cremastocheilini* *Cremastocheilina*...
14
 – Mentón delgado, con los lados convergentes o paralelos hacia el ápice. Mesocoxas separadas por un proceso meso-metasternal con forma y extensión variable18
- 14** Pronoto con los márgenes anterior y/o posterior provistos de tricomas, y los ángulos latero-posteriores agudos, a veces con una prominencia dentiforme15
 – Pronoto con los márgenes anterior y/o posterior sin tricomas, y los ángulos latero-posteriores redondeados16
- 15** Pronoto con un surco profundo antero-lateral provisto de tricomas *Cremastocheilus* Knoch
 – Pronoto sin surco antero-lateral
 *Centrochilus* Krikken
- 16** Pronoto redondeado, más ancho en su mitad anterior. Artejos tarsales sin carenas longitudinales .17
 – Pronoto semitrapezoidal, más ancho en su mitad posterior. Artejos tarsales con carenas longitudinales*Lissomelas* Bates
- 17** Tegumento opaco, tomentoso. Clipeo con el borde antero-lateral estrecho *Genuchinus* Westwood
 – Tegumento brillante, no tomentoso. Clipeo con el borde antero-lateral muy ancho
 *Psilocnemis* Burmeister
- 18** Mesepímeros completamente visibles. Espolón protibial más largo que el primer protarsómero. Dimorfismo sexual muy escaso ... *Cetoniini*
 ... *Cetoniina*20
 – Mesepímeros en parte cubiertos por los ángulos posteriores del pronoto. Espolón protibial más corto que el primer protarsómero. Dimorfismo sexual acentuado en la cabeza, el pronoto y las patas anteriores ...*Goliathini*....*Coryphocerina* 19
- 19** Élitros y fémures de un color. Machos con el cuerno clipeal bifurcado desde la mitad de su longitud*Neoscelis* Schoch
 – Élitros y fémures de dos colores. Machos con dos cuernos clipeales divergentes desde su base.....
 *Ischnoscelis* Burmeister
- 20** Margen anterior del clipeo con dos o cuatro denticulos. Borde posterior del pronoto un poco emarginado o casi recto en su tercio central
*Stephanucha* Burmeister
 – Margen anterior del clipeo curvado o escotado, sin denticulos. Borde posterior del pronoto mas o menos emarginado en su tercio central21
- 21** Proceso prosternal extendido al nivel de las procoxas. Superficies dorsales y ventrales glabras, casi lisas. Coloración bicolor, con reflejos vítreos
 *Chlorixanthe* Bates
 – Proceso prosternal ausente o muy corto. Superficies dorsales y ventrales usualmente con vestidura setífera, abundante o escasa. Coloración variable, brillante o mate, uniforme o combinada
 *Euphoria* Burmeister

Agradecimiento

A Mario Zunino y Antonio Melic por la invitación para participar en el homenaje al Dr. Gonzalo Halfter. A César V. Rojas-Gómez (Instituto de Ecología-Xalapa) por su colaboración durante la preparación de este trabajo, que representa una contribución a la línea de investigación "Taxonomía y Biología de Coleópteros Lamellicornios de América Latina" apoyada con la cuenta 2000910011 del Instituto de Ecología, A.C.

Bibliografía

- Arriaga, L., J. M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa (coordinadores) 2000. *Regiones terrestres prioritarias de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. 609 pp.
- Krajčik, M. 1998. *Cetoniidae of the World. Catalogue-Part I (Coleoptera: Cetoniidae)*. Typos Studio, Most. 96 pp.
- Krajčik, M. 1999. *Cetoniidae of the World. Catalogue-Part II (Coleoptera: Cetoniidae)*. Typos Studio, Most. 72 pp.
- Krikken, J. 1984. A new key to the suprageneric taxa in the beetle family Cetoniidae with annotated lists of the known genera. *Zoologische Verhandlungen*, Leiden, 210: 1-75
- Monné, M. A. 1969. Descripción del último estadio larval de *Macraspis dichroacibrata* Waterh., *Blaesia atra* Burm. y *Marmarina tigrina* (Gory & Perch.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Revista Brasileira de Biologia* 29(3): 367-376
- Morón, M. A., B. C. Ratcliffe y C. Deloya, 1997. *Atlas de los Escarabajos de México. Coleoptera Lamellicornia. Vol. 1 Familia Melolonthidae*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y Sociedad Mexicana de Entomología, A.C. 280 pp.



CAPÍTULO 7:

Fauna de Passalidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) en el bosque mesófilo de montaña del sureste de Chiapas, México

Eduardo R. Chamé Vázquez

El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR),
Carretera antiguo aeropuerto km 2.5,
30700 Tapachula, Chiapas, México.
e_chame@yahoo.com

Pedro Reyes-Castillo

Instituto de Ecología, A. C.
Departamento Biología de Suelos,
km 2,5 Carretera antigua a Coatepec
No. 351, Congregación El Haya, 91070
Xalapa, Veracruz, México.
pedro.reyes@inecol.edu.mx

& Benigno Gómez

El Colegio de la Frontera Sur
(ECOSUR),
Carretera antiguo aeropuerto km 2.5,
30700 Tapachula, Chiapas, México.
bgomez@ecosur.mx

Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter

Editores:
Mario Zunino & Antonio Melic

**Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)
Monografías 3er Milenio
M3M, vol. 7 (2007)**
I.S.B.N. 978-84-935872-1-5
30 Noviembre 2007
pp: 63 – 68.

Información sobre la publicación:
www.sea-entomologia.org

FAUNA DE PASSALIDAE (COLEOPTERA: SCARABAEOIDEA) EN EL BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA DEL SURESTE DE CHIAPAS, MÉXICO*

**Eduardo R. Chamé Vázquez,
Pedro Reyes-Castillo & Benigno Gómez**

* Trabajo dedicado a Gonzalo Halffter en su 75 aniversario

Resumen: La fauna de Passalidae del bosque mesófilo del Sureste de Chiapas comprende 18 especies agrupadas en 10 géneros y dos tribus de Passalinae; Proculini es la más rica en especies y géneros. El análisis de similitud con ocho localidades de México y una de Guatemala, mostró que Talquián (localidad con mayor número de especies) está relacionada con localidades mexicanas de bosque tropical de baja altitud, mientras que Boquerón y Mozotal (localidad con mayor abundancia) presentan marcadas relaciones con localidades mexicanas y guatemaltecas de índole montana.

Palabras clave: riqueza de especies, abundancia de especies, similitud faunística, Volcán Tacaná, Chiapas, México.

The Passalidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) of the montane mesophilous forests of south-eastern Chiapas, Mexico

Abstract: The Passalidae fauna of the cloud forest of southwestern Chiapas is composed of 18 species grouped in 10 genera and two tribes of Passalinae; Proculini is the richest one in species and genera. A similarity analysis within eight localities from Mexico and one from Guatemala, showed that Talquián (the locality showing the largest species number) is related to low altitude Mexican localities with tropical forest, while Boqueron and Mozotal (locality with greatest abundance) present strong relationships with mountainous Mexican and Guatemala localities.

Key words: Species richness, species abundance, faunal similarity, Tacana volcano, Chiapas, Mexico.

La faune de Passalidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) des forêts mésophiles de montagne du sud-est de Chiapas, Mexique

Résumé: La faune de Passalides (Coleoptera: Scarabaeoidea) des bois mésophiles de montagne dans le Sud -Est du Chiapas, Mexique. La faune de Passalides des bois mésophiles de montagne dans le Sud -Est du Chiapas comprend 18 espèces, réparties en 10 genres et deux tribus de Passalinae, dont Proculini est la plus riche en espèces et genres. Une analyse de similarité a montré que Talquián (la localité avec le plus grand nombre d'espèces) présente des relations avec de localités mexicaines de bois tropical de basse altitude, tandis que Boquerón et Motzol (localité avec la plus grande abondance) présente de relations marquées avec des localités mexicaines et guatémaltèques aux caractéristiques montagneuses

Mots clé: Passalidae, richesse spécifique, abondance, similarité faunistique, Volcan de Tacaná, Chiapas, Mexico.

Introducción

Chiapas, el estado más sureño de la República Mexicana, está situado sobre la costa del Pacífico entre Guatemala y el Istmo de Tehuantepec; por su posición geográfica, alta complejidad geomorfológica e historia geológica presenta una de las más ricas floras de México (Miranda 1998), la mayor diversidad en vertebrados terrestres mesoamericanos y ocupa el segundo lugar con el mayor número de vertebrados endémicos del país (Flores y Gérez, 1994). Alberga una elevada diversidad de invertebrados, entre los que destacan los arácnidos Amblypygi, Ricinulei y Opiliones, y los insectos Scarabaeoidea, Papilionoidea, Saturniidae, Pentatomidae, Tabanidae, Ceratopogonidae y Psychodidae (Cordero y Llorente Bousquets, 2000; De la Maza y De la Maza, 1993; Gómez y Chamé-Vázquez, 2003; Llorente Bousquets, 1996).

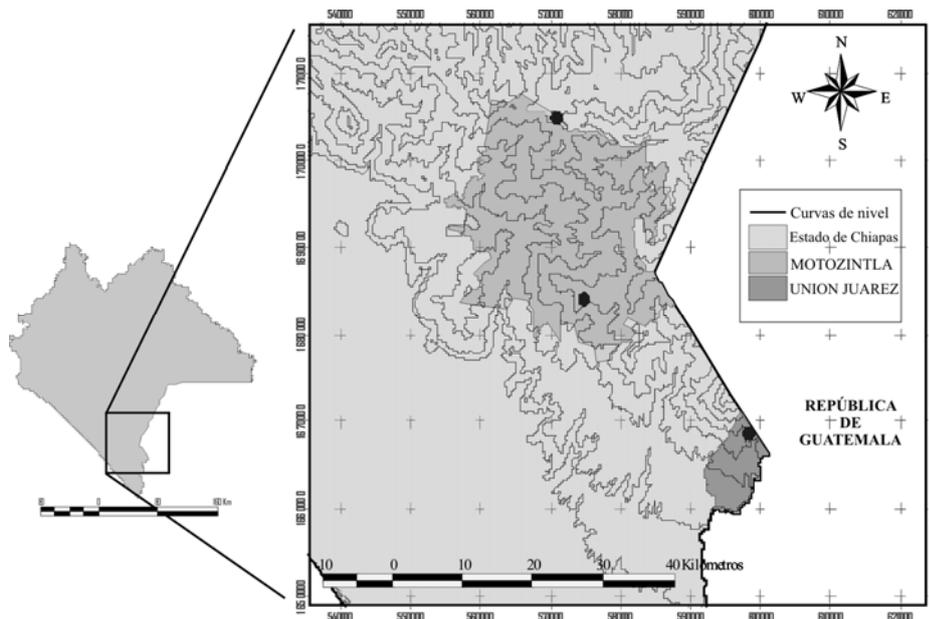


Fig. 1. Localización de las tres localidades muestreadas de bosque mesófilo de montaña, puntos en negro, en el Sureste de Chiapas, México.

La entidad federativa de México con la mayor riqueza en especies de Passalidae es Chiapas, donde hay 46 especies repartidas en 16 géneros agrupados en las dos tribus neotropicales de la subfamilia Passalinae (Reyes-Castillo, 2002 y 2003; Schuster *et al.*, 2003; Boucher, 2005). A pesar de contener Chiapas la más alta diversidad de Passalidae en el país, sólo existen cuatro estudios faunísticos que abarcan a esta familia: Boca de Chajul (Morón *et al.*, 1985) y Yaxchilán (Palacios *et al.*, 1990) en la Selva Lacandona, El Suspiro (Valenzuela-González, 1986) en la Depresión Central, y la región del Soconusco (Morón *et al.*, 1988).

Los propósitos del presente trabajo son determinar la riqueza y abundancia de la pasalidofauna en localidades con bosque mesófilo de montaña de Chiapas y establecer su similitud faunística con otras localidades tropicales y discutir sus patrones de distribución geográfica.

Materiales y métodos

La zona de estudio (Fig. 1) se encuentra en el Sureste de la Sierra Madre de Chiapas en la que se levanta el cono volcánico del Tacaná (Miranda, 1998) y donde seleccionamos las tres localidades siguientes: 1) Mozotal, municipio de Motozintla, situada a 15°25'32'' de latitud Norte y 92°17'40'' de longitud Oeste, a 3050 msnm; 2) Boquerón, municipio de Motozintla, ubicada a 15°13'56'' de latitud Norte y 92°18'17'' longitud Oeste, entre 2100 a 2400 msnm; y 3) Talquián, municipio de Unión Juárez, situada a 15°05'21'' de latitud Norte y 92°05'28'' de longitud Oeste, a 1750 msnm.

De acuerdo al sistema de clasificación climática de Köppen modificado por García (1981), Mozotal y Boquerón poseen un clima C(m)(w) templado húmedo con abundantes lluvias en verano, temperatura media anual entre 12 y 18 °C y precipitación anual mayor a 3000 mm; y Talquián tiene un clima A(C)m(w) semicálido húmedo con abundantes lluvias

en verano, temperatura media anual entre 18 y 22 °C y precipitación anual entre 2300 y 3000 mm. El bosque mesófilo de montaña (Rzedowski, 1978) es la vegetación predominante en estas tres localidades.

Realizamos seis salidas bimestrales de Julio de 2002 a Mayo de 2003 y en el muestreo ocupamos tres horas diarias durante tres días para cada localidad, acumulando un total de 162 horas en las tres localidades (54 horas para cada localidad). Colectamos ejemplares adultos mediante búsqueda exhaustiva dentro de troncos y tocones en distinto grado de descomposición; los sacrificamos en cámara letal con acetato de etilo y preparamos en seco de acuerdo a la técnica convencional de montaje con alfiler entomológico. El material lo depositamos en la Colección de insectos asociados a plantas cultivadas en la frontera Sur (ECO-TAP) de El Colegio de la Frontera Sur y algunos duplicados, en las colecciones del Instituto de Ecología, A. C. (IEXA) y la Universidad del Valle de Guatemala.

En el arreglo taxonómico –tribus, géneros y especies– seguimos el criterio de Reyes-Castillo (1970) y las recientes modificaciones propuestas por Boucher (2005). En el análisis comparativo de la pasalidofauna, del Sureste de Chiapas con las de ocho localidades de México y una más de Guatemala, utilizamos el índice de similitud de Simpson.

Resultados

La fauna de Passalidae del bosque mesófilo del Sureste de Chiapas (Tabla I) comprendió 18 especies agrupadas en 10 géneros y dos tribus (Passalini y Proculini) de Passalinae. Cuatro géneros incluyeron tres especies y seis géneros una especie cada uno. Proculini presentó el mayor número de géneros (9) y especies (15), y Passalini un género (*Passalus*) con tres especies. Respecto a localidades (Tabla II), Talquián presentó la mayor riqueza con nueve especies de siete géneros (un Passalini y seis Proculini), Boquerón seis especies de cinco géneros y Mozotal siete especies de

Tabla I. Lista taxonómica y altitud de las especies de Passalidae del bosque mesófilo de montaña en el Sureste de Chiapas, México.

TAXONES	ALTITUD
Tribu Passalini	
<i>Passalus (Pertinax) caelatus</i> Erichson, 1847	1750
<i>Passalus (Pertinax) punctatostratus</i> Percheron, 1835	1750
<i>Passalus (Passalus) punctiger</i> Lepeletier et Serville, 1825	1750
Tribu Proculini	
<i>Chondrocephalus debilis</i> (Bates, 1886)	2100-3050
<i>Chondrocephalus gemmae</i> Reyes-Castillo y Castillo, 1986	2100-2400
<i>Chondrocephalus granulifrons</i> (Bates, 1886)	3050
<i>Odontotaenius striatopunctatus</i> (Percheron, 1835)	1750
<i>Oileus sargi</i> (Kaup, 1871)	1750-2400
<i>Proculus goryi</i> (Melly, 1833)	2100
<i>Pseudacanthus junctistriatus</i> (Kuwert, 1891)	3050
<i>Pseudacanthus subopacus</i> (Bates, 1886)	2100-3050
<i>Pseudacanthus</i> sp. nov.	3050
<i>Spurius bicornis</i> (Truqui, 1857)	1750
<i>Undulifer nigidioides</i> (Hincks, 1949)	1750
<i>Verres hageni</i> Kaup, 1871	1750
<i>Vindex synelytris</i> Gravelly, 1918	2100-3050
<i>Vindex</i> sp. nov.	3050
<i>Vindex</i> sp.	1750

Tabla II. Riqueza y abundancia de las especies de Passalidae en tres localidades de bosque mesófilo de montaña del Sureste de Chiapas, México.

Especies	Talquián	Boquerón	Mozotal
<i>Passalus caelatus</i>	13	0	0
<i>Passalus punctatostratus</i>	5	0	0
<i>Passalus punctiger</i>	1	0	0
<i>Chondrocephalus debilis</i>	0	8	3
<i>Chondrocephalus gemmae</i>	0	34	0
<i>Chondrocephalus granulifrons</i>	0	0	2
<i>Odontotaenius striatopunctatus</i>	2	0	0
<i>Oileus sargi</i>	10	7	0
<i>Proculus goryi</i>	0	4	0
<i>Pseudacanthus junctistriatus</i>	0	0	25
<i>Pseudacanthus subopacus</i>	0	15	10
<i>Pseudacanthus</i> sp. nov.	0	0	13
<i>Spurius bicornis</i>	17	0	0
<i>Undulifer nigidioides</i>	4	0	0
<i>Verres hageni</i>	18	0	0
<i>Vindex synelytris</i>	0	7	14
<i>Vindex</i> sp.	4	0	0
<i>Vindex</i> sp. nov.	0	0	74
Número de individuos	74	75	141
Número de especies	9	6	7

tres géneros, agrupados en Proculini en estas dos últimas localidades. Del total de especies, 14 estuvieron repartidas en una localidad (ocho en Talquián, cuatro en Mozotal y dos en Boquerón) y compartieron dos localidades: *Chondrocephalus debilis*, *Vindex synelytris*, *Pseudacanthus subopacus* y *Oileus sargi*.

En total colectamos 290 adultos: 19 Passalini y 271 Proculini. La especie más abundante fue *Vindex* sp. nov. (74 ejemplares) que contribuyó al 26% del conjunto; menos abundantes fueron *C. gemmae* (34), *P. junctistriatus* (25), *P. subopacus* (25) y *V. synelytris* (21); el resto, 13 especies fueron escasas (Tabla II). Entre las localidades, Mozotal fue la de mayor cantidad de adultos (141) con cerca al 50 % del total

de ejemplares, mientras, Boquerón (75) y Talquián (74) se repartieron el porcentaje restante (Tabla II). En Mozotal dos especies, *P. junctistriatus* y *Vindex* sp. nov., aportaron dos tercios del total de ejemplares adultos colectados en la localidad; éstas fueron: para Boquerón tres especies, *C. gemmae*, *C. debilis* y *P. subopacus*; y para Talquián cuatro especies, *Verres hageni*, *Spurius bicornis*, *Passalus caelatus* y *Oileus sargi*.

La distribución altitudinal de las especies integró un grupo de las tierras bajas y otro de típicas especies montañas, en su mayoría braquípteras. Talquián fue la localidad con predominio de especies de tierras bajas (*Passalus caelatus*, *P. punctatostratus*,

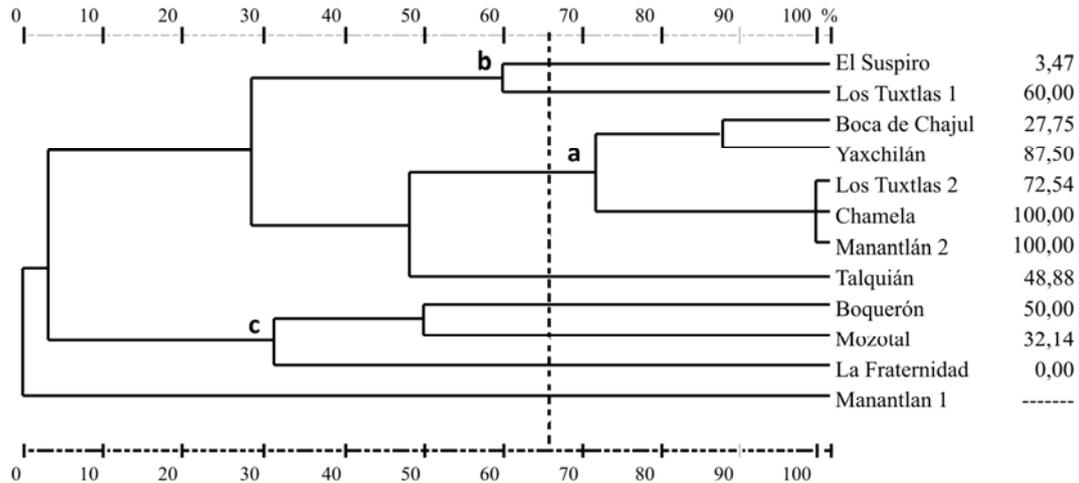


Fig. 2. Dendrograma obtenido a partir de la matriz de Simpson que compara el porcentaje de similitud de diferentes localidades, obtenido por el ligamiento del promedio no ponderado (UPGMA). (Grupos: a, bosques tropicales; b, bosques de transición; c, bosques mesófilos de montaña).

P. punctiger, *Spurius bicornis*, *Odontotaenius striatopunctatus* y *Verres hageni*) y escasa representación de especies montanas. En las localidades de Boquerón y Mozotal dominaron las especies montanas (Tabla I).

Talquián mostró cierta similitud con las localidades del grupo bosques tropicales situados por debajo de los 1000 msnm, mientras Boquerón y Mozotal mostraron similitud con localidades del grupo bosques mesófilos de montaña (Fig. 2 y Tabla III) que se encuentran entre 1200 y 3050 msnm.

Discusión

La riqueza genérica de la pasalidofauna del Sureste de Chiapas es significativa, posee más de la mitad de los géneros registrados para el país y el estado; en cuanto a la riqueza de especies es cercana a la quinta parte de la reconocida para México y a más de las dos quintas partes de la registrada para Chiapas.

El número de especies de Passalidae varía entre 10 y 17 en localidades mexicanas de bosque mesófilo de montaña situadas entre 1200 a 2200 msnm (Reyes-Castillo, 2000); en el bosque mesófilo del Sureste de Chiapas obtuvimos 19 especies, riqueza que está en razón directa de su mayor diversidad de géneros y especies más su extensa distribución altitudinal y su dilatado contacto con el bosque tropical perennifolio en Talquián (1750 msnm) y el bosque húmedo de pino en Mozotal (3050 msnm).

El análisis comparativo de la fauna de Passalidae del Sureste de Chiapas con ocho localidades de México y una de Guatemala (Tablas III y IV), mediante el índice de similitud de Simpson, obtuvo tres grupos: bosques tropicales, bosques de transición y bosques mesófilos (Fig. 2). De acuerdo con Sánchez y López (1988), las localidades que muestran similitud superior al 72,5% forman parte de una misma fauna.

En el grupo bosques tropicales, el subgrupo de cinco localidades situadas por debajo de los 1000 msnm contiene exclusivamente taxones euritópicos de amplia distribución continental (*sensu* Reyes-Castillo, 1985) y es el único que cumple con este requisito; la reducida similitud (48,88%) que exhibe Talquián con respecto a esas localidades, puede explicarse a que está situada a 1750 msnm y contiene especies quasi montanas de reducido poder de vuelo con muy restringida distribución como son *Undulifer nigidioides* y *Vindex* sp.

El grupo bosques mesófilos tampoco cumple el porcentaje de similaridad establecido por Sánchez y López (1988); y aunque el subgrupo Boquerón-Mozotal (localidades situadas entre 1750 y 3050 msnm) tiene una similitud de casi 50%, es reducida la similitud faunística de este subgrupo con La Fraternidad (32,14%) situada a 1800 msnm. Las localidades situadas en la Sierra Madre contienen especies estenotópicas montanas de distribución muy restringida (Reyes-Castillo, 1985) y poseen alta proporción de especies endémicas por lo que resulta improbable alta similaridad.

De acuerdo con su distribución general, el rango altitudinal y tipo de vegetación que exhiben en México, comprobamos que las especies de *Passalus*, *Oileus*, *Odontotaenius*, *Verres* y *Spurius* muestran el patrón de dispersión Neotropical típico y las especies de *Chondrocephalus*, *Undulifer*, *Vindex*, *Pseudacanthus* y *Proculus* el patrón de dispersión Mesoamericano de montaña (Halffter, 1978; Reyes-Castillo y Halffter, 1978; Reyes-Castillo, 1985). Las especies que presentan el patrón Neotropical típico son mayoría en Talquián, única localidad con las especies de *Undulifer* y *Vindex* que pertenecen al patrón Mesoamericano de montaña. Las localidades de Boquerón y Mozotal sólo muestran especies propias del patrón Mesoamericano de montaña.

Tabla III. Riqueza de especies, tipo de vegetación y altitud de 12 localidades tropicales con inventarios de coleópteros de la familia Passalidae.

Localidad	Altitud	Bosque	especies	Ref.
Talquián, Chiapas	1750	mesófilo de montaña	9	Pt
Boquerón, Chiapas	2100-2400	mesófilo de montaña	6	Pt
Mozotal, Chiapas	3050	mesófilo de montaña	7	Pt
Manantlán 1, Jalisco	1900	mesófilo de montaña	1	3
Manantlán 2, Jalisco	640-870	tropical caducifolio y subcaducifolio	4	3, 6
Chamela, Jalisco	200	tropical caducifolio	3	4
Yaxchilán, Chiapas	350	tropical perennifolio	8	5
Los Tuxtlas1, Veracruz	1200	mesófilo de montaña	10	7, 9
Los Tuxtlas2, Veracruz	300	tropical perennifolio	15	7, 9
Boca de Chajul, Chiapas	110	tropical perennifolio	13	1
El Suspiro, Chiapas	1350	tropical subcaducifolio	5	2
La Fraternidad, Guatemala	1800	mesófilo de montaña	8	8

Ref.- Referencia; Pt- Presente trabajo; 1. Morón *et al.* (1985); 2. Valenzuela-González (1986); 3. Castillo *et al.* (1988); 4. Reyes-Castillo (1988); 5. Palacios-Rios *et al.* (1990); 6. Castillo y Rivera-Cervantes (1992); 7. Castillo y Reyes-Castillo (1997); 8. Schuster *et al.* (2000); 9. Reyes-Castillo (2000).

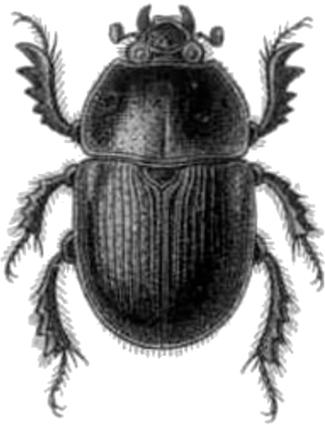
Tabla IV. Matriz de similitud faunística a partir de la riqueza de especies de Passalidae en nueve localidades tropicales.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L
Talquián (A)	9	1	0	0	2	1	4	2	5	5	1	2
Boquerón (B)	16,66	6	3	0	0	0	0	1	0	0	0	3
Mozotal (C)	0	50	7	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Manantlán1 (D)	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Manantlán2 (E)	50	0	0	0	4	3	3	0	4	3	1	0
Chamela (F)	33,33	0	0	0	100	3	2	0	3	2	1	0
Yaxchilán (G)	50	0	0	0	75	66,66	8	1	6	7	1	0
Los Tuxtlas1 (H)	22,22	16,66	0	0	0	0	12,5	10	5	3	3	1
Los Tuxtlas2 (I)	55,55	0	0	0	100	100	75	50	15	10	3	0
Boca de Chajul (J)	55,55	0	0	0	75	66,66	87,5	30	76,92	13	3	1
El Suspiro (K)	20	0	0	0	25	33,33	20	60	60	60	5	0
La Fraternidad (L)	25	50	14,28	0	0	0	0	12,5	0	12,5	0	8

Bibliografía

- Boucher, S. 2005. Évolution et phylogénie des Coléoptères Passalidae (Scarabaeoidea) Les taxons du groupe famille. La tribu des Proculini et son complexe Veturius. *Annales de la Société Entomologique de France (nouvelle serie)* 41 (3-4): 239-604.
- Castillo, C., L. E. Rivera-Cervantes y P. Reyes-Castillo. 1988. Estudio sobre los Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia) de la Sierra de Manantlán, Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 30: 1-20.
- Castillo, M. L. y L. E. Rivera-Cervantes 1992. *Passalus (Pertinax) punctatostriatus* Percheron (Coleoptera: Lamellicornia) in the Sierra de Manantlán Jalisco, México. *Pan-Pacific Entomologist* 68 (4): 281-282.
- Castillo, M. L. y P. Reyes-Castillo. 1997. *Passalidae*. 293-298 pp. En: E. González, R. Dirzo y R. C. Vogt (Eds.). Universidad Nacional Autónoma de México. Primera edición, México.
- Cordero M., C. y J. Llorente Bousquets. 2000. Los Arthropoda de México: algunas comparaciones. 95-101 pp. En: Llorente Bousquets, J. E., E. González S. y N. Papavero (Eds.), *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de los Artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, Vol. II*. Universidad Nacional Autónoma de México. Primera Edición. México.
- De la Maza, R. y J. de la Maza. 1993. *Mariposas de Chiapas*. Gobierno del Estado de Chiapas. México.
- Flores, V. O. y P. Gérez. 1994. *Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Universidad Nacional Autónoma de México. 2ª Edición. México.
- García, E. 1981. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen*. 3ª edición. México.

- Gómez, B. y E. R. Chamé Vázquez. 2003. Primeros registros de *Goniophileurus femoratus* y *Sisyphus mexicanus* para Chiapas, México (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Folia Entomológica Mexicana* 2 (1): 103-104.
- Halffter, G. 1978. Un nuevo patrón de dispersión en la Zona de Transición Mexicana: el mesoamericano de montaña. *Folia Entomológica Mexicana* 39-40: 219-222.
- Halffter, G. 2003. Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central. Pp 87-97. En: J. J. Morrone y J. Llorente B. (Eds.). *Una perspectiva latinoamericana de la Biogeografía*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Llorente Bousquets, J. E., E. González S., A. N. García Aldrete y C. Cordero. 1996. Breve panorama de la taxonomía de artrópodos en México. 3-14 pp. En: J. Llorente B., A. N. García A. y E. González S. (Eds.). *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de los Artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*. Universidad Nacional Autónoma de México. Primera Edición. México.
- Miranda, F. 1998. *La Vegetación de Chiapas*. Ediciones del Gobierno del Estado. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.
- Morón, M. A., J. Valenzuela y R. A. Terrón. 1988. La macro-coleopterofauna saproxilófila del Soconusco, Chiapas, México. *Folia Entomológica Mexicana* 74: 145-158.
- Morón, M. A., F. A. Villalobos y C. Deloya. 1985. Fauna de coleópteros lamellicornios de Boca del Chajul, Chiapas, México. *Folia Entomológica Mexicana* 66: 57-118.
- Palacios-Ríos, M., V. Rico-Gray y E. Fuentes. 1990. Inventario preliminar de los Coleoptera Lamellicornia de la zona de Yaxchilán, Chiapas, México. *Folia Entomológica Mexicana* 78: 49-60.
- Reyes-Castillo, P. 1970. Coleoptera, Passalidae: morfología y división en grandes grupos: géneros americanos. *Folia Entomológica Mexicana* 20-22: 1-240.
- Reyes-Castillo, P. 1985. *Análisis zoogeográfico de los Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia) en México*. Memoria de los Simposios Nacionales de Entomología Forestal II y III, Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, Publicación Especial 46: 292-303.
- Reyes-Castillo, P. 1988. Coleoptera Passalidae de la Estación de Biología Chamela, Jalisco, México. *Folia Entomológica Mexicana* 77: 517-518.
- Reyes-Castillo, P. 2000. Coleoptera Passalidae de México. En: F. Martín-Piera, J. J. Morrone y A. Melic (Eds.), *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PriBES-2000*. m3m Monografías Tercer Milenio 1: 171-182.
- Reyes-Castillo, P. 2002. Passalidae. 465-483 pp. En: Jorge Llorente Bousquets y J. J. Morrone (Eds.). *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos: Hacia una síntesis de su conocimiento. Volumen III*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Reyes-Castillo, P. 2003. Familia Passalidae. Pp. 135-168. En: M. A. Morón (Ed.), *Atlas de los escarabajos de México. Vol. II. Familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae*. Argania Editio. Barcelona, España.
- Reyes-Castillo, P. y G. Halffter. 1978. Análisis de la distribución geográfica de la tribu Proculini (Coleoptera: Passalidae). *Folia Entomológica Mexicana* 39-40: 222-226.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa. México.
- Sánchez, O. y G. López. 1988. A theoretical analysis of some indices of similarity as applied to Biogeography. *Folia Entomológica Mexicana* 75: 119-145.
- Schuster, J. C. 1992. Biotic areas and the distribution of Passalid beetles (Coleoptera) in Northern Central America: post-Pleistocene montane refuges. *Tulane Studies in Zoology and Botany, Supplementary Publication* no. 1: 285-291 pp.
- Schuster, J. C., E. B. Cano y C. Cardona. 2000. Un método sencillo para priorizar la conservación de los bosques nubosos de Guatemala, usando Passalidae (Coleoptera) como organismos indicadores. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 80: 197-209.
- Schuster, J. C., E. B. Cano y P. Reyes-Castillo. 2003. *Proculus*, giant Latin-American passalids: revision, phylogeny and biogeography. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 90: 281-306.
- Valenzuela-González, J. 1986. Life cycle of the sub-social beetle *Heliscus tropicus* (Coleoptera: Passalidae) in a tropical locality in Southern México. *Folia Entomológica Mexicana* 68: 41-51.



CAPÍTULO 8 :

Estado actual del conocimiento de los Aphodiinae mexicanos (Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodiidae)

Francisco José Cabrero-Sañudo
Departamento de Biodiversidad y Ecología Animal,
Instituto de Ecología A.C.,
Km 2,5 carretera antigua a Coatepec
#351, Congregación El Haya.
91070 Xalapa, Veracruz (México)
fcabrero@gmail.com

Marco Dellacasa
Università di Pisa.
Centro Interdipartimentale.
Museo di Storia Naturale e
del Territorio.
Via Roma 79.
56011 Calci, Pisa (Italia)
dellacasa@museo.unipi.it

Imelda Martínez M.
Departamento de Biodiversidad y Ecología Animal,
Instituto de Ecología A.C.,
Km 2,5 carretera antigua a Coatepec
#351, Congregación El Haya.
91070 Xalapa, Veracruz (México)
imelda.martinez@inecol.edu.mx.

& Giovanni Dellacasa
C.P. 921,
16121 Genova (Italia).

Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter

Editores:
Mario Zunino & Antonio Melic

Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)
Monografías 3er cer Milenio M3M, vol. 7 (2007)
I. S. B. N. 978-84-935872-1-5
30 Noviembre 2007
pp: 69 – 92.

Información sobre la publicación:
www.sea-entomologia.org

ESTADO ACTUAL DEL CONOCIMIENTO DE LOS APHODIINAE MEXICANOS (COLEOPTERA: SCARABAEOIDEA: APHODIIDAE)

**Francisco José Cabrero-Sañudo,
Marco Dellacasa, Imelda Martínez M.
& Giovanni Dellacasa**

Resumen: Se presenta una actualización sobre el conocimiento taxonómico, biogeográfico y biológico de la subfamilia Aphodiinae para México, así como una breve presentación histórica-bibliográfica de los taxones. Hasta el momento se han citado un total de 107 especies, incluidas en 43 géneros y tres tribus (Aphodiini, Didactyliini y Proctophanini). No obstante, se estima que únicamente se conoce el 70% de las especies en menos de la mitad de los estados del país. La riqueza de especies conocida para cada estado es muy heterogénea y no está relacionada con el área, pero sí positivamente con el número de citas, las cuales presentan un número menor en aquellos estados exclusivamente neotropicales o neárticos, y mayor en el Eje Neovolcánico y otras zonas montañosas. México presenta un alto porcentaje de especies endémicas de bajo rango de distribución, lo que indica que se carece de suficiente información biogeográfica y/o que existirían diversos enclaves que habrían actuado como refugios o centros de especiación para esta subfamilia. Por otra parte, existen más trabajos de biología de Aphodiinae en México que en otras regiones. Los sistemas reproductivos de Aphodiinae son bastante homogéneos; sólo el género *Cephalocyclus* presenta características anatómicas diferentes. La fenología y los ciclos reproductivos se conocen en algunas especies presentes en las comunidades de la parte oriental del Eje Neovolcánico, siendo la mayoría univoltinas. Continuar con el estudio de los Aphodiinae en México se enfrenta a una serie de problemas, destacando la escasez y disminución de taxónomos y recursos, la carencia de una buena colección de referencia y la progresiva destrucción de ecosistemas y especies.

Palabras clave: Aphodiinae, Aphodiidae, Scarabaeoidea, Coleoptera, México, riqueza de especies, distribución geográfica, biología, lista de especies

Present state of knowledge of Mexican Aphodiinae (Coleoptera Scarabaeoidea: Aphodiidae)

Abstract: We present here an update of the taxonomic, biogeographic, and ecologic knowledge about the Aphodiinae subfamily in Mexico, as well as a brief historic-bibliographic presentation of these taxa. A total of 107 species, included in 43 genera and three tribes (Aphodiini, Didactyliini, and Proctophanini) have been cited so far for Mexico. Nevertheless, it has been estimated that only a 70% of species are known for less than half the states. The known species richness for each state is very heterogeneous and not related to area, but to the number of quotations, which present lower numbers in those states exclusively Neotropical and Nearctic and higher ones at the Neovolcanic Axis and other mountainous areas. Mexico holds a high percentage of low range endemic species, what could point to a lack of enough biogeographic information and/or to the existence of several enclaves that would have acted as refuges or speciation centers for this subfamily. On the other hand, there are more biology studies for Aphodiinae in Mexico than in other regions. The reproductive systems are very similar among Aphodiinae; only *Cephalocyclus* genus shows different anatomical characteristics. Phenology and reproductive cycles are known for a few species at the Oriental Neovolcanic Axis, being most of them univoltine.

The study of Mexican Aphodiinae confronts several problems, emphasizing the shortage and decrease of taxonomists and resources, the lack of a good reference collection, and the progressive destruction of both ecosystems and species.

Key words: Aphodiinae, Aphodiidae, Scarabaeoidea, Coleoptera, Mexico, species richness, geographic distribution, biology, species list

L'état actuel de la connaissance des Aphodiinae mexicains (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae)

Résumé: Ce travail est une mise au point sur les connaissances acquises en taxonomie, biogéographie et biologie chez les représentants de la subfamilie Aphodiinae présents au Mexique; il donne une brève présentation historique de l'étude des genres et des espèces, ainsi que l'évolution chronologique des citations dans chaque Etat. A ce jour, 107 espèces appartenant à 43 genres et

trois tribus (Aphodiini, Didactyliini et Proctophanini) sont citées du Mexique. On estime que seulement dans moins de la moitié des Etats mexicains on connaît le 70% des espèces. La richesse spécifique apparaît très différente selon les Etats considérés. Le nombre des citations pour chaque état est hétérogène: il y a peu de citations pour les Etats exclusivement néotropicaux, nettement plus pour ceux situés dans la chaîne néovolcanique et les autres zones montagneuses. En revanche, il existe un pourcentage important d'espèces endémiques. D'autre côté, il existe plus de travaux sur la biologie des Aphodiinae du Mexique que sur ceux des autres régions. L'appareil reproducteur des Aphodiinae montre des caractères anatomiques très constants au sein de la tribu, sauf celui des représentants du genre *Cephalocyclus* qui présente des caractéristiques différentes. La phénologie et les cycles reproductifs ne sont connus que pour quelques espèces de l'aire orientale de la chaîne néovolcanique, la plupart de ces espèces étant univoltines. La poursuite de l'étude des Aphodiinae du Mexique se heurte à une série de problèmes, tels que l'insuffisance des spécialistes en taxonomie, la faiblesse des moyens, l'absence d'une collection de référence fiable et la destruction progressive des écosystèmes et des espèces.

Mots clés: Aphodiinae, Aphodiidae, Scarabaeoidea, Coleoptera, Mexico, richesse spécifique, distribution géographique, liste des espèces.

Introducción

Al igual que sucede con la mayoría de los grupos de insectos, los estudios dirigidos al orden Coleoptera son relativamente escasos en comparación con el número existente de especies. Dentro de Scarabaeoidea, el grupo conocido con el nombre de escarabajos coprófagos reúne a nivel mundial más de 8000 especies descritas de las familias Scarabaeidae y Geotrupidae (Dellacasa, 1991; Martín-Piera & López-Colón, 2000; Howden, 2003), de las que poco más de 300 se encuentran en la República Mexicana (Deloya, 2003; Howden, 2003; Morón *et al.*, 2003). Las especies de estas familias son importantes desde el punto de vista biológico, ecológico y económico debido a su relación con el estiércol para su alimentación, reproducción y desarrollo preimaginal (Halfpeter & Edmonds, 1982). Como consecuencia de su relación con el excremento de grandes vertebrados (Hanski, 1991a), la mayoría de estas especies presentan unas adaptaciones morfológicas, ecológicas y de comportamiento dirigidas a la explotación de este recurso.

El grupo popularmente más estudiado a nivel mundial ha sido el de la familia Scarabaeinae, seguida a continuación por Geotrupinae y Aphodiinae. La mayoría de los estudios efectuados se encuentran dirigidos a la alfa-taxonomía, aunque también es considerable el número de estudios ecológicos y biogeográficos existentes para los coleópteros coprófagos; por el contrario, sólo existen unos cuantos dedicados a la biología general de las especies de cada uno de estos grupos.

La subfamilia Aphodiinae tampoco ha recibido en México una atención similar a la dirigida hacia otros grupos de escarabajos coprófagos hasta hace relativamente unos pocos años. En este trabajo presentamos una actualización del conocimiento taxonómico, biogeográfico y biológico de las especies de la subfamilia para México.

¿Quiénes son los Aphodiinae?

La subfamilia Aphodiinae es el grupo más numeroso de especies dentro de la familia Aphodiidae (clasificación *sensu* Dellacasa, 1987). La mayoría de los Aphodiinae presentan una relación endocóprida o moradora con el excremento, puesto que comen y se reproducen en su interior, a diferencia de los Scarabaeinae y de los Geotrupinae, con costumbres telecó-

pridas y/o paracópridas (Halfpeter & Edmonds, 1982; Cambefort, 1991).

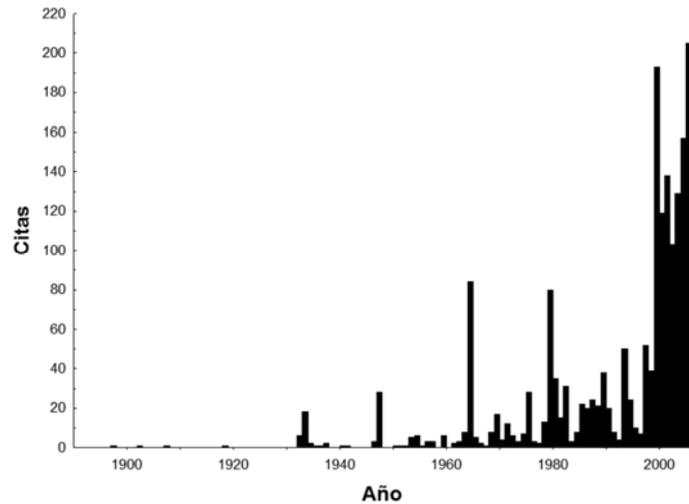
Los Aphodiinae muestran una distribución mundial (Dellacasa, 1987, 1988a, b, 1991, 1995) y su diversidad genérica y específica es una de las mayores dentro de Scarabaeoidea. Hasta recientemente, la mayor parte de los taxones supraespecíficos dentro de Aphodiinae eran considerados subgéneros dentro del género *Aphodius*, pero tras la revisión de Dellacasa *et al.* (2001a), se reconoció un número actual de géneros mundiales de alrededor de 200 (Bordat, 1999, 2003; Dellacasa & Dellacasa, 2000a, b, 2005; Stebnicka, 2000; Dellacasa *et al.*, 2001a, 2002a, b, 2004a, c; Ochi & Kawahara, 2001; Masumoto & Kiuchi, 2001; Ziani, 2002; Gordon & Skelley, 2007). Al mismo tiempo, el número de especies reconocidas supera las 2000 (Dellacasa, 1991).

Dentro de las comunidades de escarabajos del estiércol situadas en latitudes templado-frías del hemisferio norte, los Aphodiinae son el grupo de especies predominante (Hanski, 1991b), así como en las situadas en la región Neártica (Lobo, 2000). No obstante, para las regiones subtropicales y tropicales estas especies se encuentran menos estudiadas (Hanski, 1991a; Kohlmann, 1991).

Antecedentes históricos en México

Muchos de los géneros presentes en México publicados antes de 1913 se habían descrito mediante especies tipo no mexicanas; la mayor parte de estos géneros corresponden a grupos de amplia distribución que presentan también especies en el territorio mexicano, como *Oxyomus*, *Calamosternus* o *Agrilinus*. El primer género, inicialmente considerado como subgénero de *Aphodius*, descrito para México fue *Coelotrachelus* por A. Schmidt (1913), mediante la especie *C. kuntzeni* (A. Schmidt, 1913). A. Schmidt también publicó en el mismo año ocho subgéneros más de *Aphodius* (posteriormente considerados géneros), cuya distribución abarca México (como *Blackburneus*, *Drepanocanthoides*, *Gonaphodiellus* o *Pseudagolius*), pero con especies cuya localidad tipo no se encontraba en México, sino en Estados Unidos o en Centro y Suramérica. Posteriormente, Saylor (1937) describe otro género con especies distribuidas también en México (*Xeropsamobeus*) y Balthasar (1942, 1945, 1963) otros

Fig. 1. Progresión del número de citas realizadas por año (1897-2006) en el territorio mexicano (información obtenida de la base de datos AphoMex; F. J. Cabrero-Sañudo, datos inéditos).



tres subgéneros, elevados más tarde a géneros, también con presencia en el país (*Australaphodius*, *Trichonotuloides* y *Aidophus*).

Desde entonces y hasta finales del siglo XX y comienzos del XXI, no vuelven a describirse nuevos géneros para México. Así, Giovanni y Marco Dellacasa y Gordon describen *Cephalocychus* e *Imelda* a partir de especies presentes en el antiguo subgénero *Platyderides* Schmidt A., 1916 (Dellacasa *et al.*, 1998, 2002b), *Neotrichonotulus* a partir de especies presentes en el subgénero *Trichonotulus* (Dellacasa *et al.*, 2004a), y *Jalisco* y *Pseudogonaphodiellus* a partir de dos nuevas especies (Dellacasa *et al.*, 2004c, 2007c). Todos estos géneros son endémicos mexicanos, salvo *Cephalocychus*, que, aunque la mayoría de sus especies se encuentran en México, también se extiende hacia Estados Unidos, Guatemala y Costa Rica (Dellacasa *et al.*, 2007a). Por último, Gordon y Skelley (2007) han descrito hasta nueve nuevos géneros adicionales presentes en México a partir de la revisión de especies de la tribu Aphodiini realizada para toda Norteamérica.

Aunque a finales del siglo XVIII y comienzos del XIX ya se habían descrito algunas pocas especies de Aphodiinae con presencia en México, hasta 1835 no se describió la primera especie exclusivamente a partir de ejemplares capturados en este país, *Liothorax innexus* (Say, 1835), como *Aphodius innexus*. Esto ocurre casi un siglo antes de describir el primer género de Aphodiinae en México. Say también describió otras cinco especies cuya distribución abarca México (1823, 1825, 1835). Otros autores que también destacan durante el siglo XIX son Le Conte, describiendo otras diez especies norteamericanas que se han citado también para México (1850, 1857, 1858, 1878), Harold con trece especies (1859, 1862, 1863, 1871, 1874), Horn con cuatro (1870, 1887) y Bates con nueve (1887, 1889).

A. Schmidt (1907a, b, 1909, 1911a, b, 1913, 1916) y Fall (1907) publican a principios del siglo XX once y tres especies, respectivamente, de Aphodiinae presentes en México. La descripción de nuevas especies en México queda un poco estancada hasta finales del primer tercio y mediados del siglo XX, momento en el cual destacan Fall (1932), Hinton (1934), Robinson (1940), Cartwright (1944, 1957) e Islas (1945,

1955a, b) describiendo dieciséis especies adicionales, en total. Hasta los años 70s, Gordon y Howden no vuelven a describir otras seis especies, asociadas con nidos de tuzas (Gordon & Howden, 1973; Gordon, 1977a). Posteriormente, Deloya y colaboradores publican otras cuatro especies de Aphodiinae, también asociadas a nidos de roedores o de alta montaña (Deloya & McCarty, 1992; Deloya & Lobo, 1995; Deloya & Ibáñez-Bernal, 2000). Tres grupos de autores han destacado a comienzos de este siglo, con nuevas descripciones de especies: Galante, Stebnicka y Verdú (2003), con una especie descrita de Aphodiinae; G. y M. Dellacasa y Gordon (Dellacasa *et al.*, 2004c, 2007a, c), con hasta diez especies descritas, la mayoría del género *Cephalocychus*; y, Gordon y Skelley (2007), con tres nuevas especies norteamericanas presentes también en México.

Gracias a una extensiva búsqueda bibliográfica sobre la familia Aphodiidae en México junto a una revisión de ejemplares de diversas colecciones y nuevas capturas de material en el campo, se ha elaborado durante estos últimos años una base de datos con el nombre de AphoMex (Aphodiidae Mexicanos; Cabrero-Sañudo, datos inéditos), que pretende contener toda la información disponible de citas para la familia Aphodiidae en la República Mexicana. Actualmente sigue en progreso y reúne cerca de 3750 citas, de las que alrededor de 2500 pertenecen a la subfamilia Aphodiinae. En la Figura 1 se puede observar una progresión anual de las citas obtenidas para Aphodiinae desde 1897 (año del primer ejemplar citado para México del que se guarda la fecha) hasta el año 2006, extraída a partir de esta base de datos.

En general, la recolección de individuos de Aphodiinae es muy escasa hasta los años sesenta del siglo XX. Sólo se diferencian en este periodo dos momentos de aumento de capturas: 1932-34, gracias a los esfuerzos de H. E. Hinton y R. L. Usinger; y, 1947, por las capturas de los miembros de la Expedición D. Rockefeller, que se realizó dicho año en México. El pico de capturas observado a mediados de los años sesenta está relacionado principalmente con los muestreos llevados a cabo por J. E. H. Martin, W. C. McGuffin y, sobre todo, el especialista en Coleoptera H. F. Howden. La inmensa mayoría de capturas realizadas hasta este momento tienen como protagonistas

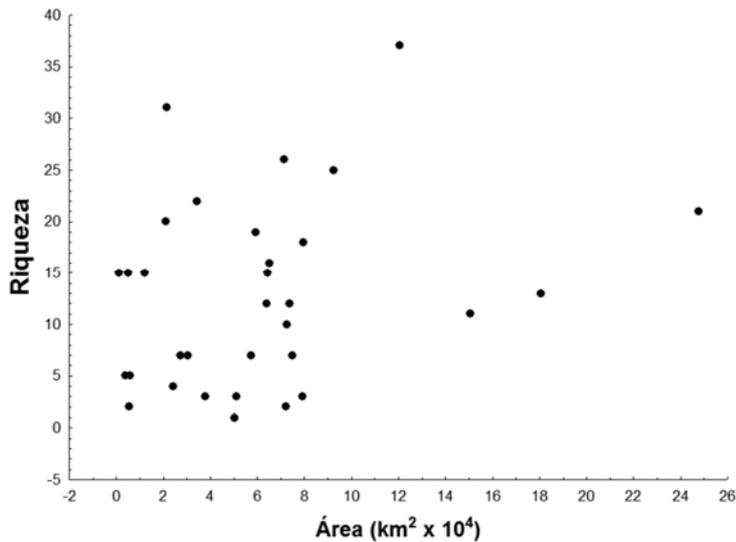


Fig. 2. Relación entre la riqueza de especies de Aphodiinae y el tamaño del área de los estados mexicanos.

a colectores no mexicanos, pero a continuación y hasta finales de los años setenta comienza a prestarse atención a los Aphodiinae dentro del país; así, muchos de los muestreos son realizados principalmente, además de por H. F. Howden, por los escarabeidólogos G. & V. Halffter, M. A. Morón y P. Reyes. Desde comienzos de los años ochenta a finales de los noventa hay un ligero aumento en el número de colectas de Aphodiinae, para las que destacan principalmente los investigadores S. Anduaga, C. Deloya, J. M. Lobo, M. A. Morón y, sobre todo, M. Zunino, al que se debe el pico más acentuado en este período. Desde finales de los años noventa hasta el presente, se ha dirigido un creciente interés al estudio de los Aphodiinae mexicanos, lo que ha desembocado en una duplicación o triplicación de los datos anuales obtenidos previamente. En estos últimos años la mayor parte de las citas corresponden a F. J. Cabrero-Sañudo, M. Cruz, C. Fresi, E. Montes de Oca, M. T. Suárez, N. Trotta-Moreu, y, especialmente a, I. Martínez M. y M. Dellacasa.

Diversidad conocida de Aphodiinae en México

En la República Mexicana se han citado hasta el momento 43 géneros de Aphodiinae: 41 de Aphodiini, uno de Didactyliini y uno de Proctophanini (Tabla I; ver también Apéndice 1). Este número representa alrededor de un 22% del total del número de géneros mundiales. En la última revisión de la subfamilia Aphodiinae para la República Mexicana, realizada por Deloya (2003), se contabilizaron un total de 49 especies. Nosotros hemos revisado toda la literatura relacionada con la subfamilia Aphodiinae para México y diversas colecciones disponibles (base de datos AphoMex, y ver Apéndice 1); según nuestros resultados, actualmente se encontrarían citadas para México un total de 107 especies (aunque nueve de ellas aún necesitan ser confirmadas).

Si observamos la riqueza de especies de Aphodiinae conocida para cada estado mexicano, podemos apreciar que ésta es muy heterogénea. Existen estados donde se ha encontrado una riqueza particu-

larmente baja (por ejemplo, sólo se han observado de una a tres especies de Aphodiinae en Aguascalientes, Baja California Sur, Campeche, Quintana Roo, Tamaulipas o Yucatán), mientras que existen estados en los que el número de especies es bastante elevado (por ejemplo, nos encontramos hasta 25 especies en Oaxaca, 26 en Veracruz, 31 en el Estado de México, ó 37 en Durango; Tabla II).

En general, se ha observado que para cualquier grupo biológico existiría una relación positiva entre la riqueza de especies y el tamaño del área, de modo que superficies mayores tendrían una riqueza superior de especies que superficies inferiores, hasta alcanzar una asíntota correspondiente a un tamaño de área suficientemente grande que incluyera todas las especies posibles. No ocurre lo mismo en México para Aphodiinae, pues cuando se intentó analizar cómo se relacionaban la riqueza estatal y el tamaño de superficie de los diferentes estados, no se pudo determinar ninguna relación aparente ($r_s = 0,27$; $p > 0,05$; Figura 2). De este modo, es razonable pensar que las riquezas observadas de Aphodiinae diferirían de las riquezas reales que esperaríamos encontrar, así como que las riquezas observadas de Aphodiinae podrían depender de otros factores diferentes al área.

Sin embargo, si examinamos la relación existente entre el número de citas realizadas para cada estado (obtenidas a partir de la base de datos AphoMex; Cabrero-Sañudo, datos inéditos) y la riqueza de Aphodiinae observada, comprobamos que se produce una correlación positiva significativa entre ambas ($r_s = 0,68$; $p < 0,05$; Figura 3). Por consiguiente, las riquezas observadas de Aphodiinae en la actualidad dependen sustancialmente del número de citas existentes; dicho de otra manera, en la medida que se aumente el conocimiento faunístico del grupo añadiendo nuevas citas, el número de especies observadas aumentará (y tenderá cada vez más hacia el número de especies real, momento en el que se podrá observar una relación clara entre especies y área).

El número de citas en cada estado mexicano es también heterogéneo; así, existen estados con un gran recuento de citas, como Durango o Veracruz, y estados

Tabla I. Distribución conocida de los géneros de Aphodiinae citados para México

#esp: número de especies conocidas totales (tot.) y mexicanas (mex.), según Dellacasa 1987, 1988a, b, 1991, 1995; Dellacasa & Dellacasa 2005; Dellacasa *et al.* 2002b, 2004c, 2007b, c, d; Gordon & Skelley 2007.

Distribución, según Dellacasa & Dellacasa 2005; Dellacasa *et al.* 2001a, 2002b, 2004c, 2007d; Gordon & Skelley 2007.

Regiones biogeográficas, basadas en Cox & Moore (1993).

AFR: Afrotropical; AUS: Australiana; ORI: Oriental; PAL: Paleártica; NEA: Neártica; NEO: Neotropical; ZTM: Zona de Transición Mexicana.

●: presencia del género. ○: presencia del género (endémico para México).

Género	# esp. tot.	# esp. mex.	Distribución						
			AFR	AUS	ORI	PAL	NEA	NEO	ZTM
Aphodiini									
1 <i>Agoliinus</i> Mulsant & Rey, 1870	27	2	–	–	–	●	●	–	–
2 <i>Agrilinus</i> Mulsant & Rey, 1870	46	3	–	–	●	●	●	●	●
3 <i>Aphodius</i> Illiger, 1798	12	1	–	●	●	●	●	–	●
4 <i>Blackburneus</i> A. Schmidt, 1913	37	5/6?	●	–	●	–	–	●	●
5 <i>Calamosternus</i> Motschulsky, 1859	22	2	●	●	●	●	●	●	●
6 <i>Cephalocycclus</i> M. Dellacasa, Gordon & G. Dellacasa, 1998	21	18	–	–	–	–	●	●	●
7 <i>Cinacanthus</i> A. Schmidt, 1913	14	2	–	–	–	–	●	–	●
8 <i>Coelotrachelus</i> A. Schmidt, 1913	5	5	–	–	–	–	●	–	●
9 <i>Cryptoscatomaseter</i> Gordon & Skelley, 2007	29	2	–	–	–	–	●	–	●
10 <i>Dellacasiellus</i> Gordon & Skelley, 2007	12	6	–	–	–	–	●	–	●
11 <i>Diapterna</i> Horn, 1887	6	1	–	–	–	–	●	–	●
12 <i>Drepanocanthoides</i> A. Schmidt, 1913	6	1	–	●	–	–	●	–	–
13 <i>Flaviellus</i> Gordon & Skelley, 2007	6	1/2?	–	–	–	–	●	–	●
14 <i>Geomyphilus</i> Gordon & Skelley, 2007	16	4	–	–	–	–	●	–	●
15 <i>Gonaphodiellus</i> A. Schmidt, 1913	14	3	–	–	–	–	●	●	●
16 <i>Haroldiellus</i> Gordon & Skelley, 2007	2	2	–	–	–	–	●	●	●
17 <i>Imelda</i> M. Dellacasa, Gordon & G. Dellacasa, 2002	1	1	–	–	–	–	–	–	○
18 <i>Jalisco</i> M. Dellacasa, Gordon & G. Dellacasa, 2003	1	1	–	–	–	–	–	–	○
19 <i>Labarrus</i> Mulsant & Rey, 1870	24	1/2?	●	●	●	●	●	●	●
20 <i>Liothorax</i> Motschulsky, 1859	10	2/3?	–	–	●	●	●	●	●
21 <i>Melinopterus</i> Mulsant, 1842	22	1	–	–	–	●	●	–	●
22 <i>Mendidius</i> Harold, 1868	40	1	●	–	●	●	●	–	●
23 <i>Neotrichonotulus</i> M. Dellacasa, Gordon & G. Dellacasa, 2004	3	3	–	–	–	–	–	–	○
24 <i>Nialaphodius</i> H. J. Kolbe, 1908	4	1	●	–	–	–	●	●	●
25 <i>Oscarinus</i> Gordon & Skelley, 2007	18	4	–	–	–	–	●	●	●
26 <i>Otophorus</i> Mulsant, 1842	1	1	–	–	–	●	●	–	●
27 <i>Oxyomus</i> Dejean, 1833	22	1	●	–	●	●	●	–	●
28 <i>Pardalosus</i> Gordon & Skelley, 2007	7	4	–	–	–	–	●	–	●
29 <i>Pharaphodius</i> Reitter, 1892	126	1	●	–	●	●	●	–	●
30 <i>Planolinellus</i> M. Dellacasa & G. Dellacasa, 2005	1	1	–	–	–	●	●	●	●
31 <i>Planolinoides</i> M. Dellacasa & G. Dellacasa, 2005	4	2?	–	–	–	●	●	–	●
32 <i>Planolinus</i> Mulsant & Rey, 1870	3	1	–	–	–	●	●	–	●
33 <i>Pseudagolius</i> A. Schmidt, 1913	4	4	–	–	–	–	●	–	●
34 <i>Pseudogonaphodiellus</i> M. Dellacasa, Gordon & G. Dellacasa, 2007	1	1	–	–	–	–	–	–	○
35 <i>Rugaphodius</i> Gordon & Skelley, 2007	1	1	–	–	–	–	●	–	–
36 <i>Schaefferellus</i> Gordon & Skelley, 2007	1	1	–	–	–	–	●	–	●
37 <i>Stenotothorax</i> A. Schmidt, 1913	23	1	–	–	●	–	●	–	●
38 <i>Tetraclipeoides</i> A. Schmidt, 1913	10	3	●	–	–	–	●	●	●
39 <i>Trichaphodiellus</i> A. Schmidt, 1913	1	1?	–	–	–	–	–	●	–
40 <i>Trichonotuloides</i> Balthasar, 1945	2	1	–	–	–	–	●	–	●
41 <i>Xeropsamobeus</i> Saylor, 1937	2	1	–	–	–	–	●	–	–
Didactyliini									
42 <i>Aidophus</i> Balthasar, 1963	11	1/2?	–	–	–	–	●	●	●
Proctophanini									
43 <i>Australaphodius</i> Baltasar, 1942	4	1?	●	●	–	–	●	●	●

Tabla II. Información taxonómica y biogeográfica conocida de Aphodiinae sobre los estados mexicanos. Número de citas obtenido mediante la base de datos AphoMex (F. J. Cabrero-Sañudo, datos inéditos). La estimación del porcentaje de riqueza de especies conocida por ACE y Chao2 sólo mostrada para aquellos estados que alcanzaran o tendieran hacia una asintota y que obtuvieran porcentajes conocidos de riqueza de especies de Aphodiinae superiores al 70%. Los análisis fueron realizados mediante el programa EstimateS (Colwell, 2005). Se encuentran en negrita aquellos estados para los que se estima que se conoce al menos un 95% de su riqueza de Aphodiinae. La información referida a las regiones biogeográficas comprendidas en cada estado se basa en Morrone (2006). Nea: Región Neártica; Neo: Región Neotropical; ZTM: Zona de Transición Mexicana.

Estados	Riqueza de especies	Citas	ACE (%)	Chao2 (%)	Regiones biogeográficas
Aguascalientes	2	4	–	–	Nea & ZTM
Baja California	10	10	–	–	Nea
Baja California Sur	2	3	–	–	Nea
Campeche	1	2	–	–	Neo
Chiapas	12	99	85,71	85,71	Neo & ZTM
Chihuahua	21	71	–	–	Nea & ZTM
Coahuila	11	26	–	–	Nea & ZTM
Colima	5	5	–	–	Neo & ZTM
Distrito Federal	15	37	–	–	ZTM
Durango	37	337	74,00	74,00	Nea & ZTM
Guanajuato	7	14	–	–	Nea & ZTM
Guerrero	15	45	78,95	88,24	Neo & ZTM
Hidalgo	20	80	74,07	80,00	Nea, Neo & ZTM
Jalisco	18	93	–	72,00	Nea, Neo & ZTM
México	31	158	83,78	86,11	Nea & ZTM
Michoacán de Ocampo	19	161	73,08	79,17	Neo & ZTM
Morelos	15	55	–	83,33	ZTM
Nayarit	7	14	–	–	Neo & ZTM
Nuevo León	16	45	–	84,21	Nea & ZTM
Oaxaca	25	190	92,59	96,15	Neo & ZTM
Puebla	22	80	91,77	91,77	Neo & ZTM
Querétaro	15	50	75,00	83,33	Nea & ZTM
Quintana Roo	3	4	–	–	Neo
San Luis Potosí	12	22	70,59	75,00	Nea, Neo & ZTM
Sinaloa	7	10	–	–	Nea, Neo & ZTM
Sonora	13	18	–	–	Nea & ZTM
Tabasco	4	9	–	–	Neo
Tamaulipas	3	5	–	–	Nea, Neo & ZTM
Tlaxcala	5	5	–	–	ZTM
Veracruz	26	685	92,86	–	Neo & ZTM
Yucatán	3	10	–	–	Neo
Zacatecas	7	21	100,00	100,00	Nea & ZTM

para los que existe un enorme desconocimiento, como Aguascalientes, Baja California Sur, Campeche, Quintana Roo, Tamaulipas o Yucatán (como consecuencia de la correlación entre la riqueza de especies y el número de citas, podemos observar que estos estados coinciden también con los que tienen una baja riqueza de especies). Merece destacarse el hecho de que aquellos estados exclusivamente neotropicales o neárticos se encuentran entre los que poseen un número menor de citas, posiblemente por la concentración superior de muestreos de Aphodiinae en zonas montañosas contenidas dentro de la Zona de Transición Mexicana, donde suelen ser más comunes.

No obstante, es posible estimar para algunos estados el porcentaje de la fauna que se conoce actualmente y así reconocer cuáles se encuentran bien muestreados. Para ello, podemos hacer uso de estimadores no paramétricos de la riqueza de especies, como Chao2 (un estimador basado en el número de especies

raras) y ACE (un estimador que tiene en cuenta la abundancia de las especies) (Chao, 1987; Chazdon *et al.*, 1998; Colwell & Coddington, 1994). Utilizando el número de citas y la riqueza de especies de cada estado, estos estimadores permitirían extrapolar el total de especies en cada estado (el valor de la asintota de la curva) en el supuesto de que el esfuerzo de muestreo realizado fuera máximo.

Hemos estimado el porcentaje de la riqueza de especies conocida para aquellos estados que contaban con más de 20 citas (considerando que estados con números muy bajos de citas no nos proporcionarían estimas fiables de riqueza); sólo 18 estados contaban con un número superior de citas. Según los estimadores empleados, de los 32 estados que tiene México, sólo Zacatecas y, tal vez Oaxaca, podrían ser los únicos para los que se conociera su número completo o aproximado de especies de Aphodiinae. Además, según los resultados obtenidos, únicamente se cono-

Fig. 3. Relación entre la riqueza de especies de Aphodiinae y el número de citas obtenidas en cada estado mexicano (información obtenida de la base de datos AphoMex; F. J. Cabrero-Sañudo, datos inéditos).

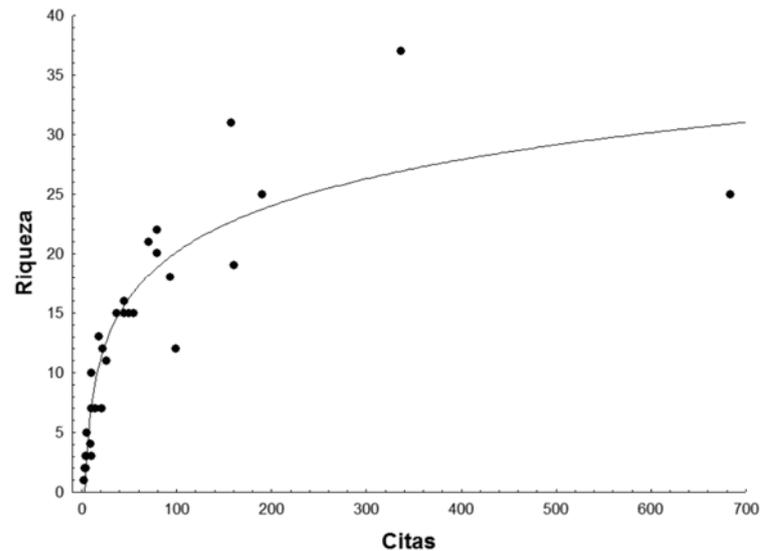
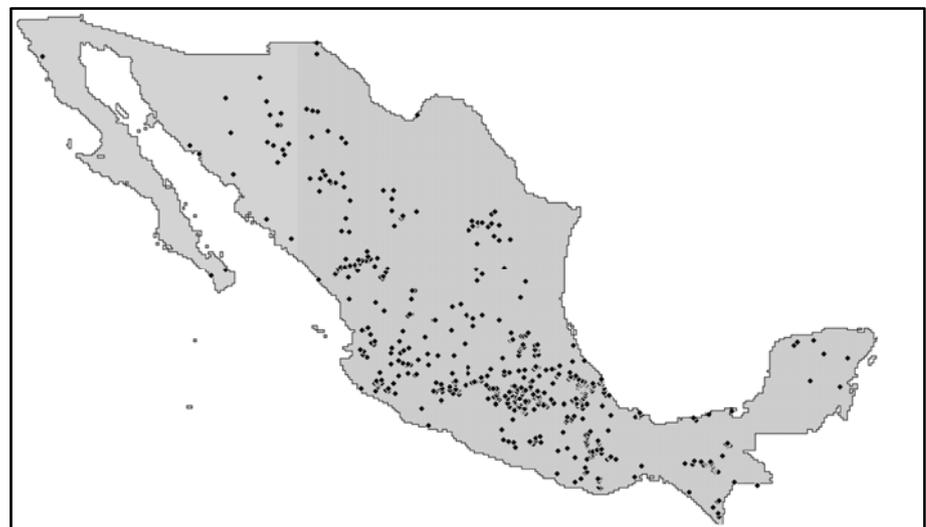


Fig. 4. Mapa de distribución de citas de Aphodiinae en el territorio mexicano (información obtenida de la base de datos AphoMex, a partir de las citas para las que se cuenta con su localización geográfica; F. J. Cabrero-Sañudo, datos inéditos). Las citas se representan mediante puntos negros.



cería como máximo un 70% de la riqueza de especies en apenas 15 estados mexicanos y un 95% en dos estados (Tabla II). Esto nos da una idea del gran vacío de información que se posee para los Aphodiinae en este país.

Si observamos de manera global cómo se reparten geográficamente las citas en el territorio mexicano, independientemente de los estados, se puede destacar el hecho de que existen regiones con una gran concentración de citas, como el Eje Neovolcánico y, principalmente, otras zonas montañosas de la República (Figura 4). Por el contrario, las regiones menos muestreadas de México y que precisarían en el futuro de una mayor prospección serían fundamentalmente la Península de Baja California y el vértice noroccidental del país, toda la frontera norte con los Estados Unidos, la zona del altiplano central, la vertiente del Pacífico guerrerense, la vertiente tamaulipeca del Golfo, el istmo de Tehuantepec y la Península de Yucatán. Todas estas regiones guardan en común un clima más cálido, árido o tropical en comparación con las zonas montañosas del centro. Posiblemente, algunas de estas regiones hayan podido ser algo muestreadas anteriormente, pero, a consecuencia de que pueda haber en ellas un menor número de especies de

Aphodiinae adaptadas a dichas condiciones, no han debido ser tradicionalmente demasiado populares para realizar muestreos de este grupo.

Distribución y origen de Aphodiinae en México

En la Tabla I se resume la distribución conocida de los géneros de Aphodiinae presentes en México.

La mayoría de los géneros Aphodiinae presentes en México se encuentran distribuidos en la región Neártica y en la Zona de Transición Mexicana, habiendo un menor número distribuidos por la región Neotropical. Muchos de los géneros presentes en México se encuentran distribuidos también en la región Paleártica y en menor medida en la Oriental, Afrotropical y Australiana (con esta última se comparten básicamente géneros de amplia distribución o introducidos). Una gran mayoría de géneros son multiespecíficos, aunque en México sólo se encuentran presentes un número limitado de especies pertenecientes a estos; ello da una idea de la importancia que ha podido tener la dispersión, sobre todo en el sentido norte-sur, en la configuración de la fauna de Aphodiinae mexicana. No obstante, también hay una pequeña

aportación de géneros con un posible origen gondwaniano, como *Blackburneus* o *Nialaphodius*.

Existen géneros de Aphodiinae presentes en México que son exclusivos de la región Neártica (como *Rugaphodius* o *Xeropsamobeus*), géneros exclusivos de la región Neártica y de la Zona de Transición Mexicana (como *Diapterna*, *Pseudagolius* y *Trichonotuloides*) y géneros exclusivos de la Zona de Transición Mexicana (como *Imelda*, *Jalisco*, *Neotrichonotulus* o *Pseudogonaphodiellus*). Sin embargo, no se han citado para México géneros exclusivamente neotropicales (salvo tal vez, si se llega a confirmar su presencia, *Trichaphodiellus*) ni de la región Neotropical y de la Zona de Transición Mexicana al mismo tiempo, pero sí se han observado géneros exclusivos conjuntamente de las regiones Neártica, Neotropical y de la Zona de Transición Mexicana (como *Cephalocyclus*, con una afinidad orófila, y *Gonaphodiellus*, *Haroldiellus* o *Aidophus*, con una afinidad esencialmente meridional).

La distribución conocida hasta la fecha para las especies de Aphodiinae presentes en México se encuentra en el Apéndice 1 y se resume en la Tabla III. Más de una tercera parte de las especies presentes en México (38%; 41 especies) son exclusivas de la Zona de Transición Mexicana, que, según Morrone (2006), incluiría la Sierra Madre Occidental, la Sierra Madre Oriental, el Sistema Transversal Volcánico, la Depresión del Balsas y la Sierra Madre del Sur. Si además consideramos las especies compartidas con otras regiones biogeográficas, el número de especies presentes en la Zona de Transición Mexicana asciende casi al 70% de la fauna conocida de México (73 especies). No es casualidad, por tanto, que la mayor parte de las citas, como hemos observado anteriormente (Figura 4) se hayan producido en los sistemas montañosos del territorio mexicano, puesto que la mayoría de las especies serían orófilas (en la Depresión del Balsas, la única provincia no montañosa de la Zona de Transición Mexicana, no hay un número destacable de citas contabilizadas para Aphodiinae).

Por otra parte, en México existen 27 especies de Aphodiinae exclusivas de la región Neártica (alrededor del 25% del total), todas ellas compartidas con latitudes más septentrionales; según Morrone (2006), la región Neártica en México comprendería las provincias biogeográficas de Sonora, el Altiplano Mexi-

cano y Tamaulipas. Si consideramos todas las especies presentes en esta región, se podría contabilizar alrededor de la mitad de los Aphodiinae mexicanos (47%; 50 especies).

En cuanto a la región Neotropical, que agrupa para México las provincias de la Costa Mexicana del Pacífico, Golfo Mexicano, Chiapas y Península de Yucatán (Morrone, 2006), nos encontramos en ella sólo con tres especies de Aphodiinae exclusivas de esta región (4% del total de especies). En este caso, alrededor de una cuarta parte de las especies Aphodiinae mexicanas se encontrarían en esta región biogeográfica (22%; 24 especies).

Considerando las regiones biogeográficas mundiales (Cox & Moore, 1993), sólo alrededor de un 10% de las especies Aphodiinae mexicanas se encuentran presentes en dos o más regiones (11 especies). La mitad de estas especies de amplia distribución (seis especies) presenta una afinidad con latitudes septentrionales, mientras que la otra mitad (cinco especies) parece tener un origen claramente meridional. De las once especies de amplia distribución, *Aphodius fimetarius*, *Calamosternus granarius*, *Labarrus lividus* (si se confirma sin lugar a dudas su presencia), *Otophorus haemorrhoidalis* y *Australaphodius frenchi* (si también se certifica definitivamente su presencia) son especies introducidas.

Si observamos cómo se distribuyen los rangos geográficos de todas las especies Aphodiinae mexicanas (Tabla III; Figura 5), llama la atención la bipolaridad de esta distribución. Así, se puede apreciar un alto porcentaje de especies endémicas mexicanas del primer rango y de los rangos 4-6. El hecho de que existan más especies del primer rango que de los rangos de endemidad intermedios 2-3 podría ser indicativo, por una parte, de un desconocimiento en cuanto a la distribución geográfica de las especies, puesto que éstas podrían tener en realidad mayores rangos que los conocidos actualmente. Pero, por otra parte, también podría apuntar a que México, y en particular la Zona de Transición Mexicana, presentaría un gran número de enclaves que habrían actuado como refugio y/o centros de especiación para esta tribu de coleópteros (comparando, por ejemplo, con los resultados obtenidos en el Paleártico Occidental; Lumaret & Lobo, 1996)

Tabla III. Distribución conocida de las especies de Aphodiinae citadas para México ►

Autoridades de las especies, año de descripción, y fuentes de referencia resumidas en el Apéndice 1.

●: presencia de la especie; ○: presencia de la especie (endémica para México).

Ags: Aguascalientes; BC: Baja California Norte; BCS: Baja California Sur; Camps: Campeche; Chis: Chiapas; Chih: Chihuahua; Coah: Coahuila; Col: Colima; DF: Distrito Federal; Dgo: Durango; Gto: Guanajuato; Gro: Guerrero; Hgo: Hidalgo; Jal: Jalisco; Mex: México; Mich: Michoacán de Ocampo; Mor: Morelos; Nay: Nayarit; NL: Nuevo León; Oax: Oaxaca; Pue: Puebla; Qro: Querétaro; Qroo: Quintana Roo; SLP: San Luis Potosí; Sin: Sinaloa; Son: Sonora; Tab: Tabasco; Tamps: Tamaulipas; Tlax: Tlaxcala; Ver: Veracruz; Yuc: Yucatán; Zac: Zacatecas.

Rangos de distribución geográfica de las especies basados en Morrone (2006), excepto para aquellas especies ampliamente distribuidas, basadas en Cox & Moore (1993). Afr: Afrotropical; Aus: Australiana; Nea: Neártica; Neo: Neotropical; Pal: Paleártico; Ori: Oriental; ZTM: Zona de Transición Mexicana.

Rango geográfico (RG) según Lumaret & Lobo (1996): rango 1 - hasta 12×10^3 km²; rango 2 - hasta 6×10^4 km⁴; rango 3 - hasta 12×10^4 km²; rango 4 - hasta 6×10^5 km²; rango 5 - hasta 12×10^5 km²; rango 6 - superior a 12×10^5 km².

Especies	Ags	BC	BCS	Camps	Chih	Chis	Coah	Col	DF	Dgo	Gto	Gro	Hgo	Jal	Mex	Mich	Mor	Nay	NL	Oax	Pue	Qro	Qroo	SLP	Sin	Son	Tab	Tamps	Tlax	Ver	Yuc	Zac	Regiones biogeográficas	RG
<i>Coelotrachelus venustus</i>																															ZTM	1		
<i>Cryptoscatomaseter durangoi</i>																															ZTM	2		
<i>Cryptoscatomaseter epulus</i>																															ZTM	1		
<i>Deilacasiellus claudius</i>																															Nea & ZTM	6		
<i>Deilacasiellus concavus</i>																															Nea & ZTM	6		
<i>Deilacasiellus fucosus</i>																															Nea & ZTM	6		
<i>Deilacasiellus kimi</i>																															Nea	6		
<i>Deilacasiellus pseudofucosus</i>																															Nea	4		
<i>Deilacasiellus ruficlarus</i>																															Nea	6		
<i>Diapterna dugesi</i>																															ZTM	5		
<i>Drepanocanthoides (sensu lato) larreae</i>																															Nea	6		
<i>Flavieilus perfimbriatus</i>																															Nea & ZTM	6		
<i>Flavieilus (sensu lato) subtruncatus</i>																															Nea	6		
<i>Geomyphilus (sensu lato) barrerae</i>																															ZTM	3		
<i>Geomyphilus (sensu lato) coronadoi</i>																															ZTM	1		
<i>Geomyphilus (sensu lato) macgregori</i>																															ZTM	1		
<i>Geomyphilus (sensu lato) pierai</i>																															ZTM	1		
<i>Gonaphodiellus bimaculosus</i>																															Neo & ZTM	5		
<i>Gonaphodiellus hoffmanni</i>																															Neo & ZTM	4		
<i>Gonaphodiellus opisthius</i>																															Neo & ZTM	6		
<i>Gonaphodiellus lansbergei</i>																															ZTM	4		
<i>Haroldiellus sallei</i>																															Nea, Neo & ZTM	6		
<i>Imelda constricticollis</i>																															ZTM	1		
<i>Jalisco plumipes</i>																															ZTM	1		
<i>Labarrus lividus</i>																															Afr, Nea, Neo & Pal	6		
<i>Labarrus pseudolividus</i>																															• Afr, Aus, Nea, Neo & ZTM	6		
<i>Liothorax alternatus</i>																															Nea	6		
<i>Liothorax innexus</i>																															ZTM	6		
<i>Liothorax levatus</i>																															Neo & ZTM	6		
<i>Melinopteris (sensu lato) consentaneus</i>																															Neo & ZTM	6		
<i>Mendidius (sensu lato) aculeatus</i>																															Nea & ZTM	5		
<i>Neotrichonotulus inurbanus</i>																															ZTM	1		
<i>Neotrichonotulus perotensis</i>																															ZTM	1		
<i>Neotrichonotulus urangai</i>																															ZTM	2		
<i>Nialaphodius nigrita</i>																															• Afr, Nea, Neo & ZTM	6		
<i>Oscarinus bottimeri</i>																															Nea	4		
<i>Oscarinus crassuloides</i>																															Nea & ZTM	6		

Especies	Ags	BC	BCS	Camps	Chih	Chis	Coah	Col	DF	Dgo	Gto	Gro	Hgo	Jal	Mex	Mich	Mor	Nay	NL	Oax	Pue	Qro	Qroo	SLP	Sin	Son	Tab	Tamps	Tlax	Ver	Yuc	Zac	Regiones biogeográficas	RG	
<i>Oscarinus indutilis</i>									●	●					●				●							●							Neo & ZTM	6	
<i>Oscarinus spinticypeus</i>									○						○																		ZTM	2	
<i>Otophorus haemorrhoidalis</i>																																	Nea, Pal & ZTM	6	
<i>Oxyomus setosopunctatus</i>																					○												ZTM	5	
<i>Pardalosus pardalis</i>																										●							Nea	6	
<i>Pardalosus pseudopardalis</i>																										●							Nea	4	
<i>Pardalosus (sensu lato) pumilio</i>																										●							Nea & ZTM	6	
<i>Pardalosus (sensu lato) serval</i>																																	Nea & ZTM	6	
<i>Pharaphodius (sensu lato) oleosus</i>																																	ZTM	6	
<i>Planolinellus vittatus</i>																										●							Nea, Neo, Pal & ZTM	6	
<i>Planolinoides duplex</i>																										●							Nea	6	
<i>Planolinoides neotomae</i>																																	Nea	6	
<i>Planolinus tenellus</i>																																	Nea	6	
<i>Pseudogolius (sensu lato) bicolor</i>											●																						Nea & ZTM	6	
<i>Pseudogolius caballeroi</i>																										●							Nea	5	
<i>Pseudogolius coloradensis</i>																																	ZTM	1	
<i>Pseudogolius coloradensis</i>																										●							Nea & ZTM	6	
<i>Pseudogolius warneri</i>																										●							Nea	4	
<i>Pseudogonophodius zdzislawae</i>																																	ZTM	4	
<i>Rugaphodius rugatus</i>																																	Nea	4	
<i>Schaefferellus arizonensis</i>																																	Nea	4	
<i>Stenotothorax sparsus</i>																																	Nea	5	
<i>Tetraclopeoides (sensu lato) aemulus</i>																																	Nea	4	
<i>Tetraclopeoides (sensu lato) dentiger</i>																																	Nea	4	
<i>Tetraclopeoides (sensu lato) giulianii</i>																																	Nea	5	
<i>Trichaphodius brasiliensis</i>																																	Nea	1	
<i>Trichonotuloides glyptus</i>																																	Neo	6	
<i>Trichonotuloides glyptus</i>																																	ZTM	5	
<i>Xeropsamobeus (?) asellus</i>																																	Nea	5	
<i>Xeropsamobeus desertus</i>																										●							Nea	4	
<i>Xeropsamobeus (sensu lato) scabriceps</i>																																	Nea	5	
Didactyliina																																			
<i>Aidophus flaveolus</i>																																		Neo	6
<i>Aidophus notatus</i>																																		Neo & ZTM	5
Proctophanini																																			
<i>Australaphodius frenchi</i>																																		Afr, Aus, Nea & Neo	6

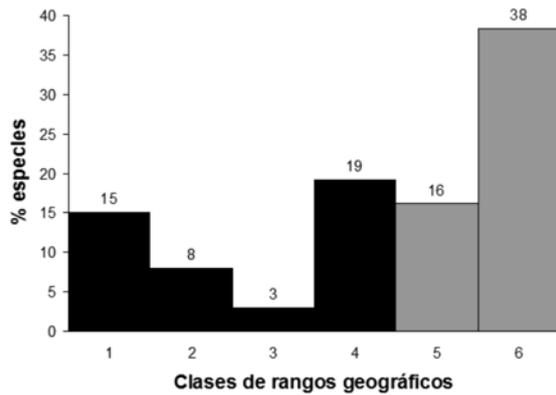


Fig. 5. Distribución de los seis rangos geográficos para las especies Aphodiinae mexicanas (rangos como en Lumaret & Lobo 1996). El número de especies en cada rango se encuentra sobre cada columna. En negro, aquellos rangos que se consideran endémicos; en gris, los de amplia distribución (según Lumaret & Lobo 1996).

En general, la mayor parte de las especies mexicanas de Aphodiinae pertenecen a géneros con distribución neártica y en la Zona de Transición Mexicana. Esto implica que la mayoría de estas especies tendría un origen primitivamente neártico y mostraría un patrón de dispersión neártico (*sensu* Halffter, 1987), como sucede, por ejemplo, con la tribu Onthophagini (Scarabaeidae) o la tribu Geotrupini (Geotrupidae). No obstante, también existe un pequeño número de especies que pertenecen a géneros con distribución neotropical, lo que implicaría un origen y un patrón de dispersión neotropical (*sensu* Halffter, 1987), como, por ejemplo, la tribu Phanaeini (Scarabaeidae) o la tribu Athyreini (Geotrupidae).

Biología de Aphodiinae en México

Pese al menor conocimiento de la fauna de Aphodiinae mexicana en cuanto a taxonomía o distribución con respecto a otras regiones mundiales (como el Paleártico Occidental), en México se han realizado comparativamente muchos más trabajos sobre la biología de estas especies. La mayoría de las especies que se conocen de la subfamilia Aphodiinae en México son coprófagas, tienen hábitos endocópridos y están asociadas a los pastizales ganaderos tropicales y, sobre todo, de alta montaña (Halffter & Edmonds, 1982).

El sistema reproductivo de hembras y machos se ha estudiado en algunas especies, considerando diferentes aspectos. Así, la anatomía del sistema reproductivo de los machos se comparó con el de otras especies de Scarabaeinae y Geotrupinae, encontrando que las diferencias y semejanzas confirmaban las afinidades estrechas entre Aphodiinae y Scarabaeinae, y no sugerían ningún parentesco entre estos dos grupos y Geotrupinae (Pluot-Sigwalt & Martínez M., 1998). En general, los sistemas reproductivos de am-

bos sexos dentro de Aphodiinae son bastante homogéneos entre las especies estudiadas, aunque existen diferencias específicas. No obstante, el género *Cephalocyclus* presenta características anatómicas diferentes con respecto al resto de los géneros estudiados (Martínez M. *et al.*, 2001).

En las hembras de Aphodiinae, se ha observado que los oocitos basales maduran simultáneamente, a diferencia de lo que sucede en Geotrupinae, lo cual está en relación con el comportamiento de puesta y la fecundidad de las especies. La fecundidad en este grupo es mayor que en Geotrupinae y, sobre todo, que en Scarabaeinae. En todas las hembras estudiadas existe una bursa copulatrix, salvo en las del género *Cephalocyclus*, que presentan una simple vagina en forma de saco (Martínez M. *et al.*, 2001).

En cuanto a los machos, en la mayoría de los Aphodiinae existen un par de testículos con siete folículos testiculares de diferente tamaño (salvo en las especies de *Cephalocyclus*, donde se han observado seis de tamaño diferente), mientras que en Scarabaeinae (excepto *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787), donde existen 12) y en Geotrupinae hay seis folículos de tamaños iguales en cada testículo (Pluot Sigwalt & Martínez M., 1998). Estos folículos no son septados ni en Aphodiinae ni en Scarabaeinae, pero sí en Geotrupinae. Los trabajos realizados con especies mexicanas han mostrado también la existencia de una glándula prepucial en Aphodiinae (Pluot-Sigwalt & Martínez M., 1998) y de una vesícula seminal en *Cephalocyclus* (Martínez M. *et al.*, 2001), aunque no se ha podido confirmar para otros grupos.

Por otra parte, los espermatozoides de Aphodiinae son enormes, miden de 500 a 2000 μm , mientras que en Scarabaeinae miden 90 a 600 μm y en Geotrupinae 116 a 166 μm (Martínez M. & Cruz, 1999). Se ha observado y descrito el espermátforo en varias especies del género *Cephalocyclus* (Aphodiinae); aparentemente, las otras especies estudiadas de la tribu no forman el espermátforo y los espermatozoides son transferidos simplemente en el líquido seminal hasta la espermateca de la hembra (Martínez M., 2003).

El comportamiento de oviposición se ha descrito únicamente en una especie mexicana de Aphodiinae, *Gonaphodiellus opisthius* (Martínez M. & Alvarado, 2001) y se conoce en *Planolinellus vittatus* (Martínez M. datos sin publicar). Las hembras de *G. opisthius* elaboran pequeñas cámaras en el suelo bajo el estiércol donde ovipositan entre 15 y 18 huevos, lo que se cree que es un comportamiento primitivo según Yoshida & Katakura (1992) y Vitner (1998). Otras especies colocan un solo huevo en la cámara de puesta elaborada en el estiércol o en el suelo bajo la boñiga (Martínez M. observaciones personales).

La fenología y los ciclos reproductivos sólo se conocen en unas pocas especies presentes en las comunidades de la parte oriental del Sistema Transversal Volcánico (*Agrilinus (sensu lato) ornatus*, *Cephalocyclus durangoensis*, *C. hogeii*, *Gonaphodiellus opisthius*, *Liothorax levatus* y *Planolinellus vittatus*). La mayoría son univoltinas, de manera que emergen,

se reproducen y después las nuevas generaciones entran en diapausa durante varios meses dependiendo de la especie (Cruz *et al.*, 2002; Martínez M., 2005; Martínez M. & Suárez, 2006; Cabrero-Sañudo *et al.*, en prensa), como correspondería a especies típicamente orófilas. Sólo se ha encontrado una especie multivoltina, *P. vittatus*, presente durante todo el año y produciendo varias generaciones, siempre que las condiciones sean adecuadas (Martínez M. & Suárez, 2006; Cabrero-Sañudo *et al.*, en prensa).

Perspectivas para el estudio de Aphodiinae en México

Para conocer el grupo de escarabajos Aphodiinae mexicanos es necesario en la actualidad continuar realizando y aumentando los estudios que ayuden a completar los vacíos que se perciben en cuanto a su taxonomía, su distribución y su biología, como se ha venido haciendo desde 1999 hasta la fecha, años en los que se ha destinado un mayor esfuerzo a este grupo (Figura 1).

La mayor parte de este aumento de información en los últimos siete años, que se puede observar en la Figura 1, está relacionado con muestreos de dos-tres semanas de duración, realizados en diversos estados de la República Mexicana por los presentes autores. Así pues, se puede observar que con simples contribuciones como éstas se puede incluso duplicar la información obtenida anualmente para estas especies. La acumulación de estos datos en el futuro puede ser importante para el desarrollo de estudios que requieran una mayor cantidad de información de partida, como, por ejemplo, biogeográficos, filogenéticos, biológicos o de conservación.

No obstante, percibimos diversos problemas que pueden no sólo afectar al conocimiento de los Aphodiinae mexicanos, sino al de otros grupos que se encuentren en este territorio. En primer lugar, en un grupo tan grande de especies como Aphodiinae, se destaca la escasez y la continua disminución de taxónomos y de recursos económicos, motivadas por el hecho de que la taxonomía básica y los trabajos descriptivos faunísticos se encuentren actualmente infravalorados, pese a ser la piedra angular del resto de estudios científicos (Noss, 1996; García-Valdecasas *et al.*, 2000; Krell, 2000).

En segundo lugar, la mayor parte del material de colecciones de Aphodiinae mexicanos se encuentra disperso en diversas colecciones por el mundo. En la República Mexicana, no existe una buena colección de referencia de Aphodiinae mexicanos y las pocas colecciones accesibles que existen se encuentran con material muchas veces no bien conservado, mal identificado o extraviado.

Por último, es un hecho que en los últimos años muchos territorios de México han sufrido cambios dramáticos irreversibles, que han precipitado la destrucción de ecosistemas y de especies. Pondremos un solo ejemplo, aunque lo grave es que éste es sólo una imagen de lo que se observa repetitivamente en todas las regiones ganaderas de México: en Xico (Veracruz), un municipio situado en la parte oriental del Sistema Transversal Volcánico, hay estudios que demuestran cómo en sus montañas se ha experimentado una degradación ambiental y una pérdida exponencial de hábitats a lo largo del siglo XX, motivadas por los cambios de usos del terreno y de cultivos, la tala de árboles y la deforestación ilegal, la fragmentación de grandes ranchos (Hoffman, 1992, 1993) y la aplicación incontrolada de químicos, como herbicidas y antiparasitarios (Martínez M. *et al.*, datos no publicados de una encuesta realizada a los ganaderos de Xico). Se ha observado que todas estas acciones afectan a los escarabajos del estiércol, que en condiciones naturales benefician a los pastizales (Martínez M. *et al.*, 2001; Martínez M. & Lumaret, 2006).

Como sucede en la mayor parte de los grupos biológicos, a pesar de los problemas expuestos, es necesario estudiar a los Aphodiinae no sólo por su valor natural intrínseco sino también por su papel ecológico en los diferentes entornos e incluso utilitario para el hombre. México es posiblemente un gran centro de diversidad y endemidad de especies para los Aphodiinae, por lo que se deberían volcar más esfuerzos en el estudio de este grupo.

Agradecimiento

Este manuscrito fue elaborado dentro del proyecto del CONACyT (II-52535) *Escarabajos del estiércol (Coleoptera Scarabaeoidea: Aphodiinae, Geotrupinae) de la Sierra Madre Oriental: datos biológicos y distribución de algunas especies*, con el apoyo del Departamento de Biodiversidad y Biología Animal del Instituto de Ecología, A.C. (Veracruz, México), del Museo di Storia Naturale e del Territorio de la Universidad de Pisa (Italia) y de una beca postdoctoral a F.J.C.S. del Ministerio de Educación y Ciencia (España). Agradecemos también el préstamo de material y de citas a Daniel Curoe, Gonzalo y Violeta Halffiter, Miguel Ángel Morón, Enrique Montes de Oca, César Vicente Rojas y Fernando Vaz-de-Mello. F.J.C.S. agradece a I.M., M.D. y G.D. su importante colaboración en el desarrollo de la base de datos AphoMex.

Los autores queremos dedicar este trabajo a Gonzalo Halffiter Salas, cuyo interés y entrega hacia los escarabajos coprófagos han sido en muchas ocasiones una referencia en nuestra investigación.

Referencias

- Baltasar, V. 1942. Neue Arten und Gattungen der coprophagen Scarabaeiden. *Scornik entomologického oddeleni Národního musea v Praze* 20: 188-206.
- Balthasar, V. 1945. Quatuor generis Aphodius Illig. subgenera nova. *Časopis Československé Společnosti Entomologické* 42: 40-44.
- Balthasar, V. 1963. Eine neue gattung, untergattung und neue arten der familia Aphodiidae. *Reichenbachia* 1: 277-290.
- Bates, H. W. 1887. *Biologia Centrali-Americana. Insecta. Coleoptera: Lamellicornia. (Copridae, Aphodiidae, Orphnidae, Hybosoridae, Geotrupidae, Trogidae, Aclopidae, Chasmatopteridae, Melolonthidae)*. 2: 25-160.
- Bates, H. W. 1889. *Biologia Centrali-Americana. Insecta. Coleoptera: Lamellicornia. (Suppl.)*. 2: 337-416.
- Bordat, P. 1999. *Ammoecioides*, nouveau genre et ses espèces (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae). *Nouvelle Review d'Entomologie* 16: 161-182.
- Bordat, P. 2003. *Haroldaphodius* et *Euhemicyclium* nouveaux genres d'Aphodiinae et leurs espèces (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Nouvelle Review d'Entomologie* 19: 235-248.
- Cabrero-Sañudo, F. J., N. Trotta-Moreu & I. Martínez M.. En prensa. Phenology, reproductive cycles, and species composition of a dung beetle community (Coleoptera: Scarabaeoidea) from a high mountain pasture system on the Oriental Neovolcanic Axis (Veracruz, Mexico). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*.
- Cambefort, Y. 1991. From saprophagy to coprophagy. *Dung beetle ecology* (editado por I. Hanski & Y. Cambefort), pp. 22-35. Princeton University Press, Princeton.
- Cartwright, O. L. 1944. New *Aphodius* from Texas Gopher Burrows. *Entomological News* 55: 129-135.
- Cartwright, O.L. 1957. Three new North American *Aphodius* with notes and a key to related species (Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin* 11: 55-61.
- Chao, A. 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics* 43: 783-791.
- Chazdon, R. L., R. K. Colwell, J. S. Denslow & M. R. Guariguata. 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests of north-eastern Costa Rica. *Forest Biodiversity Research, Monitoring and Modelling. Conceptual Background and Old World Case Studies* (editado por F. Dallmeir & J. A. Comiskey). Parthenon Publishing. Paris: 285-309.
- Colwell, R. K. 2005. *EstimateS 7.5*. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>.
- Colwell, R. K. & J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 345: 101-118.
- Cox, C. B. & P. D. Moore. 1993. *Biogeography; an Evolutionary and Ecological Approach*, 5th ed., Blackwell Science, Oxford.
- Cruz, M., I. Martínez M. & M. Alvarado. 2002. Population and reproductive features of *Aphodius (Trichaphodius) opisthius* Bates and *Cephalocyclus hogeii* Bates (Coleoptera, Aphodiidae: Aphodiinae). *The Coleopterists Bulletin* 56: 221-235.
- Delgado-Castillo, L. 1989. *Fauna de Coleópteros Lamellicornios de Acahuzotla, Guerrero, México*. Tesis Profesional no publicada. Fac. Ciencias, UNAM, México. 154 pp.
- Delgado-Castillo, L. & J. Márquez. 2006. Estado del conocimiento y conservación de los coleópteros Scarabaeoidea (Insecta) del estado de Hidalgo, México. *Acta Zoológica Mexicana* 22: 57-108.
- Dellacasa, G. & R. D. Gordon. 1994. North American genus-group taxa of Aphodiini and their type species (Coleoptera Aphodiidae) *Frustula entomologica* 17: 157-174.
- Dellacasa, G., P. Bordat & M. Dellacasa. 2001a. A revisional essay of world genus-group taxa of Aphodiinae. *Memorie della Società Entomologica Italiana* 79: 1-482.
- Dellacasa, M. 1987. Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae. *Memorie della Società Entomologica Italiana* 66: 1-456.
- Dellacasa, M. 1988a. Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae (Part II). *Memorie della Società Entomologica Italiana* 67: 1-231.
- Dellacasa, M. 1988b. Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae. Addenda et corrigenda. First note. *Memorie della Società Entomologica Italiana* 67: 291-316.
- Dellacasa, M. 1991. Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). Addenda et corrigenda (second note). *Memorie della Società Entomologica Italiana* 70: 3-57.
- Dellacasa, M. 1995. Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae (Coleoptera Scarabaeoidea). Addenda et Corrigenda (Third Note). *Memorie della Società Entomologica Italiana* 74: 159-232.
- Dellacasa, M. & G. Dellacasa. 2000a. Systematic revision of the genera *Euheptaulacus* G. Dellacasa, 1983 and *Heptaulacus* Mulsant, 1842 with description of the new genus *Pseudoheptaulacus* (Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodiidae). *Elytron* 14: 3-37.
- Dellacasa, M. & G. Dellacasa. 2000b. Systematic revision of the genus *Erytus* Mulsant and Rey, 1870, and description of the new genus *Sahlbergianus* (Coleoptera: Aphodiidae). *Frustula Entomologica* 23: 109-130.

- Dellacasa, M. & G. Dellacasa. 2005. Comments on some systematic and nomenclatural questions in Aphodiinae with descriptions of new genera and on Italian taxa (Coleoptera Aphodiidae). *Memorie della Società Entomologica Italiana* 84: 45-101.
- Dellacasa, M. & Z. Stebnicka. 2001. A new genus for *Oxyomus morosus* Harold, 1869 (Eupariini) and redefinition of *Oxyomus setosopunctatus* A. Schmidt, 1911 (Aphodiini) (Coleoptera Scarabaeidae: Aphodiinae). *Acta Zoologica Mexicana* 83: 29-34.
- Dellacasa, M., G. Dellacasa & P. Bordat. 2002a. Systematic redefinition of taxa belonging to the genera *Ahermodontus* Báguena, 1930 and *Amoecius* Mulsant, 1842, with description of the new genus *Vladimirellus* (Coleoptera: Aphodiidae). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 48: 269-316.
- Dellacasa, M., G. Dellacasa & R. D. Gordon. 2007a, en prensa. Systematic revision of the genus *Cephalocyclus* with description of eight new species from Mexico (Scarabaeoidea: Aphodiidae). *Acta Zoológica Mexicana* 23.
- Dellacasa, M., R. D. Gordon & G. Dellacasa. 1998. The types of *Aphodius* species described by Harold from Mexico with description of a new genus. *Acta Zoológica Mexicana* 74: 139-162.
- Dellacasa, M., R. D. Gordon & G. Dellacasa. 2002b. Aphodiinae described or recorded by Bates in Biología Centrali-Americana (Coleoptera Scarabaeoidea: Aphodiidae). *Acta Zoológica Mexicana* 86: 155-223.
- Dellacasa, M., R. D. Gordon & G. Dellacasa. 2004a. *Neotrichonotulus*, a new genus for three Mexican Aphodiini (Scarabaeoidea, Aphodiidae). *Acta Zoológica Mexicana* 20: 1-7.
- Dellacasa, M., R. D. Gordon & G. Dellacasa. 2004b. Systematic redefinition of *Calamosternus colimaensis* (Hinton, 1934) and its sibling species, *Calamosternus uniplagiatus* (Waterhouse, 1875) (Scarabaeoidea: Aphodiidae). *Folia Entomológica Mexicana* 43: 131-134.
- Dellacasa, M., R. D. Gordon & G. Dellacasa. 2004c. *Jalisco plumipes*, new genus and new species of Mexican Aphodiini. *Insecta Mundi* 17 [2003]: 69-71.
- Dellacasa, M., R. D. Gordon & G. Dellacasa. 2007b. Systematic review to the genus *Liothorax* (Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Zootaxa* 1407: 23-42.
- Dellacasa, M., R. D. Gordon & G. Dellacasa. 2007c, en prensa. *Pseudogonaphodiellus dzislawae*, new genus and new species of Mexican Aphodiini. *Acta zoologica cracoviensia* 50.
- Dellacasa, M., R. D. Gordon, P. J. Harpootlian, Z. Stebnicka. 2001b. Systematic redefinition of the New World Didactyliini (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae) with descriptions of two new species of *Aidophus* baltasar. *Insecta Mundi* 15: 193-216.
- Dellacasa, M., P. Skelley & G. Dellacasa. 2007d, en prensa. Checklist to the Aphodiini of Mexico, Central and South America. *Insecta Mundi*.
- Deloya, C. 1991. Una nueva especie mexicana de *Aphodius* (*Coelotrachelus*) Schmidt, 1913 asociada con *Thomomys umbrinus*. *Folia Entomológica Mexicana* 81: 199-207.
- Deloya, C. 2003. Aphodiinae. In: *Atlas de los escarabajos de México, Coleoptera Lamelli-cornia, Vol. II, Familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae* (editado por M. A. Mo-rón). Arganda editio, Barcelona, España, pp. 75-93.
- Deloya, C. & S. Ibáñez-Bernal. 2000. New species of Aphodiinae from Mexico and a key to species of *Cephalocyclus* Dellacasa, Gordon and Dellacasa. *The Coleopterists Bulletin* 54: 318-324.
- Deloya C. & J. M. Lobo. 1995. Descripción de dos nuevas especies mexicanas de *Aphodius* de los subgeneros *Platyderides* y *Trichonotulus* asociadas con *Pappogeomys merriami* (Rodentia: Geomyidae). *Folia Entomológica Mexicana* 94: 41-55.
- Deloya, C. & J. D. McCarty. 1992. Descripción de una especie nueva de *Aphodius* (*Coelotrachelus*) y de la hembra de *Parachrysina parapatria* (Rutelinae). *Acta Zoológica Mexicana* 53: 1-13.
- Deloya, C., A. Burgos, J. Blackaller & J.M. Lobo. 1993. Los Coleopteros Lamelicornios de Cuernavaca, Morelos, Mexico. *Boletín de la Sociedad Veracruzana de Zoología* 3: 15-55.
- Fall, H. C. 1907. American Coleoptera: Scarabaeidae. The Coleoptera of New Mexico (editado por H. C. Fall & T. D. A. Cockerell), pp. 241-249. *Transactions of the American Entomological Society*. 33.
- Fall, H. C. 1932. New North American Scarabaeidae with remarks on known species. *Journal of the New York entomological Society*. New York 40: 183-204.
- Galante, E., Z. Stebnicka & J. R. Verdú. 2003. The Aphodiinae and Rhyparinae in southern states of Mexico (Chiapas, Oaxaca, Puebla and Veracruz). *Acta Zoologica Cracoviensia* 46: 283-312.
- García-Real, E. 1995. *Abundancia, distribución y estructura de la comunidad de escarabajos coprófagos y necrófagos* (Coleoptera. Scarabaeidae) en un gradiente altitudinal de la sierra de Manantlán, Jalisco-Colima, México. Master Degree Thesis. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México. 129 pp.
- García-Valdecasas, A., S. Castroviejo & L. F. Marcus. 2000. Reliance on the citation index undermines the study on biodiversity. *Nature* 403: 698.
- Gordon, R.D. 1977a. A new species of *Aphodius* from sand dunes in Chihuahua, Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 90: 232-236.
- Gordon, R. D. 1977b. Studies on the genus *Aphodius* of the US and Canada VI. Two new sand associated species from Colorado and Utah. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 79: 275-280.
- Gordon, R. D. & H. F. Howden. 1973. Five new species of Mexican *Aphodius* associated with *Thomomys umbrinus* (Geomyidae). *Annals of the entomological Society of America* 66: 436-443.

- Gordon R. D. & P. Skelley. 2007, en prensa. A monograph of the Aphodiini inhabiting the United States and Canada. *Memoirs of the American Entomological Institute*. 580 pp.
- Halffter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology* 32: 95-114.
- Halffter, G. & D. Edmonds. 1982. *The nesting behaviour of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz.
- Hanski, I. 1991a. The dung insect community. *Dung beetle ecology* (editado por I. Hanski & Y. Cambefort), pp. 5-21. Princeton University Press, Princeton.
- Hanski, I. 1991b. North temperate dung beetles. *Dung beetle ecology* (editado por I. Hanski & Y. Cambefort), pp. 75-96. Princeton University Press, Princeton.
- Harold, E. 1859. Beitrage zur Kenntniss einiger coprophagen Lamellicornien (Erstes Stuck). *Berliner Entomologische Zeitschrift* 3: 193-224.
- Harold, E. 1862. Beitrage zur Kenntniss einiger coprophagen Lamellicornien (Viertes Stuck). *Berliner Entomologische Zeitschrift* 6: 379-403.
- Harold, E. 1863. Beitrage zur Kenntniss einiger coprophagen Lamellicornien (Funftes Stuck). *Berliner Entomologische Zeitschrift* 7: 327-389.
- Harold, E. 1871. Beitrage zur Kenntniss einiger coprophagen Lamellicornien. (Siebentes Stuck). *Berliner Entomologische Zeitschrift* 15: 249-287.
- Harold, E. 1874 - Beitrage zur Kenntniss einiger coprophagen Lamellicornien. (Achstes Stuck). *Berliner Entomologische Zeitschrift* 18: 177-208.
- Hinton, H. E. 1934. New species of North American *Aphodius*. *Stylops* 3: 188-200.
- Hoffmann, O. 1992. *Tierras y territorios en Xico, Ver. Comisión Estatal Conmemorativa del V Centenario del Encuentro de Dos Mundos*. Gobierno del Estado de Veracruz, Xalapa, Veracruz. 288 pp.
- Hoffmann, O. 1993. *Geografía de un municipio de la Sierra de Veracruz*. Instituto de Ecología, A.C. and ORSTOM - L'Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération, Xalapa, Veracruz. 132 pp.
- Horn, G. H. 1870. Description of the species of *Aphodius* and *Dialytes* of the United States. *Transactions of the American Entomological Society* 3: 110-134.
- Horn, G. H. 1887. A monograph of the Aphodiini inhabiting the United States. *Transactions of the American Entomological Society* 14: 1-110.
- Howden, H. F. 2003. Geotrupinae. *Atlas de los escarabajos de México, Coleoptera Lamelli-cornia, Vol. II, Familias Scarabaeidae, Trogidae, Pasa-lidae y Lucanidae* (editado por M. A. Morón). Arganda Editio, Barcelona, pp. 95-106.
- Islas S.F. 1945. Un genero y tres especies nuevos de Aphodiinos mexicanos. *Anales del Instituto de Biología de México* 16: 451-457.
- Islas S.F. 1955a. Tres especies nuevas de Aphodinos mexicanos. *Anales del Instituto de Biología de México* 26: 493-499.
- Islas S. F. 1955b. Nuevas especies mexicanas del genero *Aphodius* Ill. *Anales del Instituto de Biología de México* 26: 223-227.
- Kohlmann, B. 1991. Dung beetles in subtropical North America. In: Hanski, I., & Y. Cambefort: *Dung beetle ecology*, pp. 116-132.
- Krell, F. T. 2000. Impact factors aren't relevant to taxonomy. *Nature* 405: 507-508.
- Lawrence, J. F. & A. F. Newton. 1995. Families and subfamilies of Coleoptera (with genera, notes, references and data on family-group names). *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson* (editado por J. Pakaluk & S. A. Ślipiński), pp. 779-1006. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warsaw.
- Le Conte, J. L. 1850. *General remarks upon the Coleoptera of Lake Superior IV. Lake Superior, its physical character, vegetation and animals* (editado por L. Agazzis), pp. 201-245. Boston.
- Le Conte, J. L. 1857. Reports of exploration and surveys to ascertain the most practicable and economic route for a railroad from the Mississippi River to the Pacific Ocean made under the direction of the Secretary of War in 1853-1855, according to the acts of Congress of Marc. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 12: 1-72.
- Le Conte, J. L. 1858. Descriptions of New species of Coleoptera, chiefly collected by the United States and Mexican Boundary Commission, under Major W.H.Emory, U.S.A. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 10: 59-89.
- Le Conte, J. L. 1878. The Coleoptera of the Alpine regions of the Rocky Mountains. *Bulletin of the United States geological Survey* 4: 447-480.
- Lobo, J. M. 2000. Species diversity and composition of dung beetle (Coleoptera: Scarabaeoidea) assemblages in North America. *The Canadian Entomologist* 132: 307-321.
- Lobo, J. M. & G. Halffter. 1994. Relaciones entre escarabajos (Coleoptera: Scarabaeidae) y nidos de tuza (Rodentia: Geomyidae): implicaciones biológicas y biogeográficas. *Acta Zoológica Mexicana* 62: 1-10.
- Lobo, J. M. & G. Halffter. 2000. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles: a comparative study. *Annals of the Entomological Society of America* 93: 115-126.
- Lumaret, J. P. & J. M. Lobo. 1996. Geographic distribution of endemic dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in the Western Palaearctic region. *Biodiversity Letters* 3: 192-199.
- Martín-Piera, F. & J. M. Lobo. 1993. Altitudinal distribution patterns of copro-necrophage Scarabaeoidea in Veracruz, Mexico. *The Coleopterists Bulletin* 47: 321-334.
- Martín-Piera, F. & J. I. López-Colón. 2000. *Coleoptera, Scarabaeoidea I*. Fauna Ibérica, vol. 14. (editado por M. A. Ramos et al.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid. 526 pp.

- Martínez M., I. 2003. Spermatophore in Aphodiinae (Coleoptera Scarabaeidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 105: 982-989.
- Martínez M., I. 2005. Abundancias poblacionales y ciclos reproductivos de tres especies de escarabajos estercoleros (Coleoptera: Aphodiinae: Aphodiini) del volcán Cofre de Perote, Veracruz, México. *Folia Entomológica Mexicana* 44: 27-36.
- Martínez M., I. & M. Alvarado. 2001. Comportamiento de oviposición en *Aphodius (Trichaphodius) opisthius* Bates 1887 (Coleoptera Scarabaeoidea: Aphodiidae). *Elytron* 15: 73-78.
- Martínez M., I. & M. Cruz, R. 1999. Comparative morphological analysis of testis follicles in dung beetles (Coleoptera Scarabaeidae: Scarabaeinae, Aphodiinae, Geotrupinae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 101: 804-815.
- Martínez M., I. & J. P. Lumaret. 2006. Las prácticas agropecuarias y sus consecuencias en la entomofauna y el entorno ambiental. *Folia Entomológica Mexicana* 45: 57-68.
- Martínez M., I. & T. Suárez. 2006. Phenology, trophic preferences, and reproductive activity in some dung-inhabiting beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) in El Llano de las Flores, Oaxaca, Mexico. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 108: 774-784.
- Martínez M., I., C. Deloya & M. Dellacasa. 2001. Anatomical and functional data on female and male reproductive systems of some dung beetle species of Aphodiinae and Eupariinae inhabiting México (Coleoptera Scarabaeoidea: Aphodiidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 103: 227-248.
- Martínez M., I., J. P. Lumaret & M. R. Cruz. 2001. Suspected side effects of a herbicide on dung beetle populations (Coleoptera: Scarabaeidae). *Comptes Rendus de la Academie des Sciences Paris, Sciences de la Vie* 324: 989-994.
- Masumoto, K. & M. Kiuchi. 2001. A new apterous Aphodiine (Coleoptera, Scarabaeidae) from Southwest China, with proposal of a new subgenus. *Elytra* 29: 119-123.
- Morón, M. A. 1994. Fauna de Coleoptera Lamellicornia en las montañas del Noreste de Hidalgo, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana* 63: 7-59.
- Morón, M. A. & C. Deloya. 1991. Los Coleopteros Lamellicornios de la Reserva de la Biosfera "La Michilía", Durango, Mexico. *Folia Entomológica Mexicana* 81: 209-283.
- Morón, M. A., G. Halffter, B. Kohlmann, W. D. Edmonds, and M. Zunino. 2003. Familia Scarabaeidae (sensu stricto). *Atlas de los escarabajos de México, Coleoptera Lamellicornia, Vol. II, Familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae* (editado por M.A. Morón). Arganda Editio, Barcelona, pp. 19-74.
- Morrone, J. A. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology* 51: 467-494.
- Navarrete-Heredia, J.L. 2001. Beetles associated with *Atta* and *Acromyrmex* ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini). *Transactions of the American Entomological Society* 127: 381-429.
- Navarrete-Heredia, J. L., L. Delgado-Castillo & H.E. Fierros-López. 2001. Coleoptera Scarabaeoidea de Jalisco, México. *Dugesiana* 8: 37-93.
- Navarrete-Heredia, J. L. & C. Deloya. 2005. Comentarios sobre algunas especies de Aphodiinae (Coleoptera: Scarabaeidae) de Jalisco, México. *Dugesiana* 12: 19-21.
- Navarrete-Heredia, J. L. 2006. Notes on three adventive species of Coleoptera (Hydrophilidae and Scarabaeidae) from Baja California, with additional data from other Mexican states. *Entomological News* 117: 211-218.
- Noss, R. F. 1996. The naturalists are dying off. *Conservation Biology* 10: 1-3.
- Ochi, T. & M. Kawahara. 2001. A new subgenus and species of the genus *Aphodius* Illiger from Central Japan (Coleoptera, Aphodiidae). *Kogane* 2: 59-63.
- Peraza, L. N. 2004. *Fauna de Scarabaeidae y Trogidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) de dos comunidades vegetales de Yucatán*. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico Agropecuario n° 2 "Ing. José Alberto Navarrete Ruiz". Conkal, Yucatán, México. 98 pp.
- Pluot-Sigwalt, D. & I. Martínez M. 1998. Anatomie morpho-fonctionnelle de l'appareil génital mâle des Coléoptères Scarabaeoidea coprophages: données comparatives. *Annales de la Société Entomologique de France* 34: 419-444.
- Robinson, M. 1940. Studies in the Scarabaeidae II. *Transactions of the American Entomological Society* 66: 141-160.
- Say, T. 1823. Descriptions of coleopterous insects collected in the late expedition to the Rocky Mountains; performed by order of Mr. Calhoun, Secretary of War, under the command of Major Long. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 3: 139-216.
- Say, T. 1825. Descriptions of new species of coleopterous insects inhabiting the United States. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 5: 160-204.
- Say, T. 1835. Descriptions of North American coleopterous insects and observations on some already described. *Boston Journal of Natural History* 1: 151-203.
- Saylor, L. W. 1937. New scarab genera from Lower and Southern California. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 36: 35-37.
- Schmidt, A. 1907a. Neue Aphodiinen des Naturhistorischen Museums zu Hamburg. *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 567-570.
- Schmidt, A. 1907b. Namensänderungen in der gattung *Aphodius* und eine Neubeschreibung. *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 201-202.
- Schmidt, A. 1909. Eine Serie neuer Aphodiinen und eine neue Gattung. (Fortsetzung III). *Societas Entomologica* 24: 19-21.

- Schmidt, A. 1911a. Funf neue Aphodiinen aus dem Museum zu London. *Societas Entomologica* 26: 14-16.
- Schmidt, A. 1911b. Eine serie neuer Aphodiinen. *Stettiner entomologische Zeitung. Stettin* 72: 1-51.
- Schmidt A. 1913. Erster Versuch einer Einteilung der exotischen Aphodien in Subgenera und als Anhang einige Neubeschreibungen. *Archiv für Naturgeschichte* 79: 117-178.
- Schmidt A. 1916. Namenänderungen und Beschreibung neuer Aphodiinen. *Archiv für Naturgeschichte* 82: 95-116.
- Stebnicka, Z. 2000. A new genus for Nearctic *Pleurophorus ventralis* Horn, 1887, with phylogenetic inferences (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae: Aphodiini). *Acta Zoologica Cracoviense* 43: 287-291.
- Thomas, D.B. 1993. Scarabaeidae (Coleoptera) of the Chiapanecan forest: a faunal survey and chorographic analysis. *The Coleopterists Bulletin* 47: 363-408.
- Vitner, J. 1998. Reproductive biology of the Central European *Aphodius* species with large scutellum (Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodiinae). *Acta Societas Zoologicae Bohemicae* 62: 227-253.
- Yoshida, N. & H. Katakura. 1992. Evolution of oviposition habits in *Aphodius* dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Pan-Pacific Entomologist* 68: 1-7.
- Ziani, S. 2002. A new genus and species of Aphodiini (Coleoptera: Aphodiidae) inhabiting burrows of small mammals in Lebanon's mountains. *Zoology in the Middle East* 27: 101-106.
- Zunino, M. & G. Dellacasa. 1989. Redescrpción de *Aphodius diminutus* Bates con notas sobre su distribución y ecología. *Bolletino della Società Entomologica Italiana* 121: 59-63.

APÉNDICE 1:

Actualización del conocimiento sistemático y geográfico para las especies Aphodiinae mexicanas.

Con la siguiente información queremos actualizar el conocimiento sistemático y geográfico de las especies de Aphodiinae presentes en México. Esta información se puede también encontrar también resumida para México en la Tabla III.

La información ha sido recopilada, en parte, de la bibliografía disponible sobre la distribución de Aphodiinae en México, principalmente de las siguientes referencias: Say 1835; Horn 1870; LeConte, 1878; Bates 1887, 1889; Schmidt 1907a, b; Hinton 1934; Islas 1945; 1955a, 1955b; Cartwright 1957; Gordon & Howden 1973; Gordon 1977a, 1977b; Delgado-Castillo 1989; Zunino & Dellacasa 1989; Deloya 1991, 2003; Kohlmann 1991; Morón & Deloya 1991; Deloya & McCarty 1992; Deloya *et al.* 1993; Martín-Piera & Lobo 1993; Thomas 1993; Dellacasa & Gordon 1994; Lobo & Halffter 1994, 2000; Morón 1994; Deloya & Lobo 1995; García-Real 1995; Deloya & Ibáñez-Bernal 2000; Dellacasa & Stebnicka 2001; Dellacasa *et al.* 2001a, 2002b, 2004a, b, c, d, 2007a, b, c, d; Navarrete-Heredia 2001, 2006; Navarrete-Heredia *et al.* 2001; Cruz *et al.* 2002; Galante *et al.* 2003; Peraza 2004; Dellacasa & Dellacasa 2005; Martínez M. 2005; Navarrete-Heredia & Deloya 2005; Delgado-Castillo & Márquez 2006; Martínez M. & Suárez 2006; Gordon & Skelley 2007. Regiones biogeográficas, basadas en Cox & Moore (1993). Las regiones biogeográficas consideradas, cuando han sido requeridas, se han basado en Cox & Moore (1993).

Por otra parte, también se incluye información presente en las siguientes colecciones: i) Colección Daniel Curoe, DF (México); ii) Colección Francisco José Cabrero-Sañudo, Xalapa, Veracruz (México); iii) Colección Giovanni & Marco Dellacasa, Génova (Italia); iv) Colección del Instituto de Ecología A.C., Xalapa, Veracruz; e) Colección Imelda Martínez Morales, Xalapa, Veracruz (México); v) Colección Miguel Ángel Morón, Xalapa, Veracruz (México); vi) Colección Enrique Montes de Oca, Xalapa, Veracruz (México); vii) Museo di Storia Naturale e del Territorio, Università di Pisa, Calci; viii) Colección Fernando Vaz de Mello (Brasil) (VMFB); ix) Colección R. Westcott (EEUU).

En la siguiente lista de taxones, los términos *sensu lato* entre paréntesis y después del nombre de un género indican que la atribución genérica de la especie se encuentra actualmente en duda y pendiente de una revisión más profunda.

* * * * *

Tribu Aphodiini

1. ***Agoliinus cruentatus* (LeConte, 1878)**
Distribución: EEUU (Arizona, Colorado, New Mexico, Utah), México (Durango, Sonora).
2. ***Agoliinus plutonicus* (Fall, 1907)**
Distribución: EEUU (Arizona, Colorado, New Mexico, Texas, Utah), México (Sonora), región Paleártica.
3. ***Agrilinus (sensu lato) azteca* (Harold, 1863)**
Distribución: Guatemala, México (Guerrero, Hidalgo, Edo. de México, Oaxaca, Puebla, Tabasco, Veracruz).
4. ***Agrilinus (sensu lato) chiapasensis* (Galante, Stebnicka & Verdú, 2003)**
Distribución: México (Chiapas).
5. ***Agrilinus (sensu lato) ornatus* (Schmidt, A., 1911)**
Distribución: México (Durango, Hidalgo, Edo. México, Michoacán, Puebla, Veracruz).
6. ***Aphodius fimetarius* (Linnaeus, 1758)**
Distribución: México (Baja California, Puebla), regiones Holártica, Oriental y Australiana.
7. ***Blackburneus charmionus* (Bates, 1887)**
Distribución: Costa Rica, El Salvador, México (Chihuahua, Jalisco, Veracruz).
8. ***Blackburneus aff. diminutus* (Bates, 1887)**
Distribución: El Salvador, Guatemala, México (Puebla, Veracruz).
9. ***Blackburneus aff. guatemalensis* (Bates, 1887)**
Distribución: Costa Rica, El Salvador, Guatemala, México (Chiapas, Colima, Distrito Federal, Durango, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Edo. de México, Michoacán, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Sinaloa, Veracruz, Zacatecas), Panamá.
10. ***Blackburneus (sensu lato) rubeolus* (Palisot de Beauvois, 1805)**
Distribución: EEUU (South Carolina, desde el sureste de Canadá hasta Florida, hacia el oeste hasta Nebraska y Texas), México (Nuevo León, Tamaulipas).

11. ***Blackburneus saylorea* (Robinson, 1940)**
Distribución: EEUU (Arizona), México (Chiapas?, Chihuahua?, Durango?, Guerrero?, Jalisco?, Edo. de México?, Michoacán?, Morelos?, Nayarit?, Nuevo León?, Oaxaca?, Querétaro?, Sinaloa?, Veracruz?, Zacatecas?).
12. ***Blackburneus (sensu lato) saylori* (Hinton, 1934)**
Distribución: México (Durango, Edo. de México, Puebla).
13. ***Calamosternus colimaensis* (Hinton, 1934)**
Distribución: México (Colima, Guerrero, Morelos).
14. ***Calamosternus granarius* (Linnaeus, 1767)**
Distribución: México (Baja California, Subcosmopolita).
15. ***Cephalocyclus bordati* Dellacasa, Dellacasa & Gordon, 2007**
Distribución: México (Chihuahua, Durango).
16. ***Cephalocyclus carmenae* Dellacasa, Dellacasa & Gordon, 2007**
Distribución: México (Coahuila, Nuevo León).
17. ***Cephalocyclus durangoensis* (Bates, 1887)**
Distribución: México (Coahuila, Durango, Michoacán, Nuevo León, Oaxaca, Querétaro).
18. ***Cephalocyclus fuliginosus* (Harold, 1863)**
Distribución: Guatemala, México (Chihuahua, Distrito Federal, Durango, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Edo. de México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Sinaloa, Tlaxcala, Zacatecas).
19. ***Cephalocyclus gravidus* (Harold, 1863)**
Distribución: México (Chihuahua, Distrito Federal, Durango, Hidalgo, Jalisco, Edo. de México, Michoacán).
20. ***Cephalocyclus halfferi* Dellacasa, Dellacasa & Gordon, 2007**
Distribución: México (Guerrero, Edo. de México).
21. ***Cephalocyclus hogei* (Bates, 1887)**
Distribución: EEUU (Arizona?), Guatemala, México (Coahuila, Distrito Federal, Durango, Hidalgo, Edo. de México, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Veracruz).
22. ***Cephalocyclus howdenorum* Dellacasa, Dellacasa & Gordon, 2007**
Distribución: México (Nuevo León).
23. ***Cephalocyclus lagoi* Dellacasa, Dellacasa & Gordon, 2007**
Distribución: México (Coahuila, Nuevo León, Querétaro, San Luis Potosí).
24. ***Cephalocyclus luridiventris* (Harold, 1862)**
Distribución: México (Distrito Federal, Edo. de México, Oaxaca, Puebla).
25. ***Cephalocyclus mexicanus* (Harold, 1862)**
Distribución: Guatemala, México (Distrito Federal, Durango, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Edo. de México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Sinaloa).
26. ***Cephalocyclus ordonezi* Dellacasa, Dellacasa & Gordon, 2007**
Distribución: México (Edo. de México, Puebla).
27. ***Cephalocyclus potosinus* Dellacasa, Dellacasa & Gordon, 2007**
Distribución: México (Coahuila, Nuevo León).
28. ***Cephalocyclus pullatus* (Schmidt A., 1913)**
Distribución: México (Durango, Sinaloa).
29. ***Cephalocyclus puncticeps* (Harold, 1862)**
Distribución: México (Jalisco, Edo. de México, Puebla).
30. ***Cephalocyclus rockefelleri* Dellacasa, Dellacasa & Gordon, 2007**
Distribución: México (Chihuahua).
31. ***Cephalocyclus stebnickae* Deloya & Ibáñez-Bernal, 2000**
Distribución: México (Chiapas).
32. ***Cephalocyclus villosipes* (Harold, 1862)**
Distribución: México (Hidalgo, Edo. de México, Oaxaca, Puebla, Veracruz).

33. *Cinacanthus crenicollis* (Fall, 1932)
Distribución: EEUU (California, Montana, Nevada, Oregon, Utah, Wyoming), México (Baja California).
34. *Cinacanthus militaris* (LeConte, 1858)
Distribución: EEUU (California, Nevada, Oregon, Washington), México (Baja California).
35. *Coelotrachelus burgosi* (Deloya & McCarty, 1992)
Distribución: México (Morelos).
36. *Coelotrachelus kuntzeni* (Schmidt, A., 1913)
Distribución: México (Durango, Edo. de México).
37. *Coelotrachelus rudis* (LeConte, 1878)
Distribución: EEUU (Arizona, Colorado, New Mexico), México (Chihuahua, Durango).
38. *Coelotrachelus symbius* (Gordon & Howden, 1973)
Distribución: México (Chihuahua, Durango).
39. *Coelotrachelus venustus* (A., Schmidt, 1911)
Distribución: México (Distrito Federal).
40. *Cryptoscatomaseter durangoi* (Gordon & Howden, 1973)
Distribución: México (Durango).
41. *Cryptoscatomaseter epulus* (Gordon & Howden, 1973)
Distribución: México (Durango).
42. *Dellacasiellus claudus* (Fall, 1932)
Distribución: EEUU (Arizona, New Mexico, Texas), México (Chihuahua, Durango, Oaxaca).
43. *Dellacasiellus concavus* (Say, 1823)
Distribución: EEUU (Colorado, Indiana, Iowa, Kansas, Minnesota, Nebraska, New Mexico, Oklahoma, South Dakota, Texas, Wisconsin, Wyoming), México (Durango, Morelos).
44. *Dellacasiellus fucosus* (Schmidt A., 1916)
Distribución: EEUU (Arizona, California), México (Baja California, San Luis Potosí).
45. *Dellacasiellus kirni* (Cartwright, 1944)
Distribución: EEUU (Colorado, Illinois, Indiana, Iowa, Kansas, Minnesota, Nebraska, New Mexico, North Dakota, Oklahoma, South Dakota, Texas, Wisconsin), México (Chihuahua).
46. *Dellacasiellus pseudofucosus* Gordon & Skelley, 2007
Distribución: EEUU (California), México (Baja California).
47. *Dellacasiellus ruficlarus* (Fall, 1932)
Distribución: EEUU (Arizona, California, Colorado, Nevada, Oregon, Utah), México (Baja California Sur, Sonora).
48. *Diapterna dugesi* (Bates, 1887)
Distribución: México (Guanajuato, Jalisco, Edo. de México, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla, Querétaro).
49. *Drepanocanthoides (sensu lato) larreae* (Horn, 1887)
Distribución: EEUU (Arizona, New Mexico, Texas), México (Chihuahua, Coahuila, Durango).
50. *Flaviellus perfimbriatus* (Gordon, 1977)
Distribución: EEUU (Colorado, Idaho, Nevada, Oregon, Wyoming), México (Chihuahua).
51. *Flaviellus (sensu lato) subtruncatus* (LeConte, 1878)
Distribución: EEUU (desde Arizona y New Mexico a North Dakota), México (indeterminado).
52. *Geomyphilus (sensu lato) barrerae* (Islas, 1956)
Distribución: México (Edo. de México, Veracruz).
53. *Geomyphilus (sensu lato) coronadoi* (Islas, 1956)
Distribución: México (Edo. de México, Morelos).
54. *Geomyphilus (sensu lato) macgregori* (Islas, 1955)
Distribución: México (Morelos).
55. *Geomyphilus (sensu lato) pierai* (Lobo & Deloya, 1995)
Distribución: México (Veracruz).

56. ***Gonaphodiellus bimaculosus* (Schmidt, A., 1909)**
Distribución: Guatemala, México (Chiapas, Hidalgo, Oaxaca, Veracruz).
57. ***Gonaphodiellus hoffmanni* (Islas, 1945)**
Distribución: México (Chiapas, Oaxaca).
58. ***Gonaphodiellus opisthius* (Bates, 1887)**
Distribución: Costa Rica, Guatemala, Honduras, México (Chiapas, Colima, Distrito Federal, Durango, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Edo. de México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Sinaloa, Tlaxcala, Veracruz), Nicaragua.
59. ***Haroldiellus lansbergei* (Harold, 1874)**
Distribución: México (Michoacán, Oaxaca, Querétaro, San Luis Potosí, Veracruz).
60. ***Haroldiellus sallei* (Harold, 1863)**
Distribución: Costa Rica, EEUU (costa sureste, desde South Carolina y Florida a Texas), Guatemala, México (Chiapas, Durango, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Edo. de México, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tamaulipas, Veracruz, Yucatán), Nicaragua, islas del Caribe.
61. ***Imelda constricticollis* (Bates, 1889)**
Distribución: México (Guerrero).
62. ***Jalisco plumipes* Dellacasa, Gordon & Dellacasa, 2004**
Distribución: México (Jalisco).
63. ***Labarrus lividus* (Olivier, 1789)**
Distribución: Cuba, EEUU (Texas), Guatemala, México?, Nicaragua, Panamá, Santo Domingo, regiones Afrotropical, Neártica, Neotropical y Paleártica.
64. ***Labarrus pseudolividus* (Balthasar, 1941)**
Distribución: México (Aguascalientes, Baja California, Baja California Sur, Chihuahua, Chiapas, Coahuila, Distrito Federal, Durango, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Edo. de México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tabasco, Tamaulipas, Tlaxcala, Veracruz, Yucatán, Zacatecas), regiones Afrotropical, Australiana, Neártica y Neotropical.
65. ***Liothorax alternatus* (Horn, 1870)**
Distribución: Canada (desde British Columbia a Manicouagan), EEUU (desde Washington hasta el sudeste de California, hacia el este hasta Michigan), México (Distrito Federal)?
66. ***Liothorax innexus* (Say, 1835)**
Distribución: México (Aguascalientes, Distrito Federal, Durango, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Edo. de México, Michoacán, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Veracruz).
67. ***Liothorax levatus* (Schmidt A., 1907)**
Distribución: México (Chiapas, Durango, Jalisco, Edo. de México, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Veracruz).
68. ***Melinopterus (sensu lato) consentaneus* (LeConte, 1850)**
Distribución: Canadá, EEUU (Kansas, New Mexico), México (Durango).
69. ***Mendidius (sensu lato) aculeatus* (Robinson, 1940)**
Distribución: EEUU (California, Nevada, Utah), México (Chihuahua).
70. ***Neotrichonotulus inurbanus* (Gordon & Howden, 1973)**
Distribución: México (Durango).
71. ***Neotrichonotulus perotensis* (Deloya & Lobo, 1995)**
Distribución: México (Veracruz).
72. ***Neotrichonotulus urangai* (Islas, 1955)**
Distribución: México (Edo. de México).
73. ***Nialaphodius nigrita* (Fabricius, 1801)**
Distribución: EEUU (desde South Carolina a Florida, hacia el oeste hasta Texas), México (Chiapas, Durango, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Oaxaca, Querétaro, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sonora, Veracruz, Yucatán), Islas del Caribe, regiones Afrotropical y Neotropical.
74. ***Oscarinus bottimeri* (Cartwright, 1957)**
Distribución: EEUU (Texas), México (Nuevo León).

75. *Oscarinus crassuloides* (Fall, 1907)
Distribución: EEUU (Georgia, de Virginia a Florida, Texas, New Mexico), México (Chihuahua, Hidalgo, Michoacán, Querétaro).
76. *Oscarinus indutilis* (Harold, 1874)
Distribución: Costa Rica, Guatemala, México (Chiapas, Distrito Federal, Durango, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Edo. de México, Michoacán, Nuevo León, Oaxaca, Querétaro, San Luis Potosí, Sonora, Veracruz, Zacatecas).
77. *Oscarinus spiniclypeus* (Hinton, 1934)
Distribución: México (Distrito Federal, Edo. de México).
78. *Otophorus haemorrhoidalis* (Linnaeus, 1758)
Distribución: México (Chihuahua, Coahuila, Durango, Nuevo León), región Holártica.
79. *Oxyomus setosopunctatus* Schmidt A., 1911
Distribución: México (Hidalgo, Edo. de México, Michoacán, Oaxaca, Puebla, Veracruz).
80. *Pardalosus pardalis* (LeConte, 1857)
Distribución: Canadá (British Columbia), EEUU (desde California hasta Washington, Nebraska), México (Sonora).
81. *Pardalosus pseudopardalis* Gordon & Skelley, 2007
Distribución: EEUU (California), México (Sonora).
82. *Pardalosus (sensu lato) pumilio* (A. Schmidt, 1907)
Distribución: EEUU (Sudoeste de EEUU, New Mexico), México (Coahuila, Durango, Nuevo León, San Luis Potosí, Veracruz, Zacatecas).
83. *Pardalosus (sensu lato) serval* (Say, 1835)
Distribución: EEUU (de Pennsylvania a South Carolina, oeste de Kansas y Texas), México (Nuevo León).
84. *Pharaphodius (sensu lato) oleosus* (Harold, 1871)
Distribución: México (Durango, Jalisco, Edo. de México, Michoacán, Morelos).
85. *Planolinellus vittatus* (Say, 1825)
Distribución: México (Chihuahua, Chiapas, Coahuila, Distrito Federal, Durango, Guerrero, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Edo. de México, Michoacán, Morelos, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Sonora, Tabasco, Tlaxcala, Veracruz, Zacatecas), región Holártica.
86. *Planolinoides duplex* (LeConte, 1878)
Distribución: Canadá, EEUU (Colorado), México (Durango).
87. *Planolinoides neotomae* (Fall, 1907)
Distribución: EEUU (California, Oregon), México (Veracruz).
88. *Planolinus tenellus* (Say, 1823)
Distribución: Canadá (Quebec), EEUU (territorios occidentales y noroccidentales, Alaska, North Carolina, South Carolina, New Mexico), México (Guerrero, Veracruz).
89. *Pseudagolius (sensu lato) bicolor* (Say, 1823)
Distribución: Canadá, EEUU (Texas), México (Sonora).
90. *Pseudagolius caballeroi* (Islas, 1945)
Distribución: México (Colima).
91. *Pseudagolius coloradensis* (Horn, 1870)
Distribución: Canadá (Alberta, Manitoba), EEUU (Arizona, Colorado, Iowa, Minnesota, Montana, Nebraska, New Mexico, North Dakota, Oklahoma, South Dakota, Wyoming), México (Chihuahua, Coahuila, Distrito Federal, Durango, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, Edo. de México, Michoacán, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tlaxcala, Veracruz, Zacatecas).
92. *Pseudagolius warneri* Gordon & Skelley, 2007
Distribución: EEUU (Arizona), México (Sinaloa, Sonora).
93. *Pseudogonaphodiellus zdzislawae* Dellacasa, Gordon & Dellacasa, 2007
Distribución: México (Guerrero, Oaxaca).

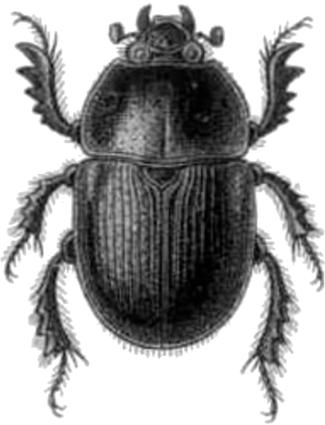
94. *Rugaphodius rugatus* (Schmidt A., 1907)
Distribución: EEUU (California), México (Baja California).
95. *Schaefferellus arizonensis* (Schaeffer, 1907)
Distribución: EEUU (Arizona), México (Durango).
96. *Stenothorax sparsus* (LeConte, 1878)
Distribución: EEUU (California, Oregon), México (Chihuahua).
97. *Tetraclipeoides (sensu lato) aemulus* (Horn, 1887)
Distribución: EEUU (Arizona), México (Chihuahua).
98. *Tetraclipeoides (sensu lato) dentiger* (LeConte, 1858)
Distribución: EEUU (Arizona, New Mexico, Texas), México (Chihuahua).
99. *Tetraclipeoides (sensu lato) giulianii* (Gordon, 1977)
Distribución: México (Chihuahua).
100. *Trichaphodiellus brasiliensis* (Laporte de Castelnau, 1840)
Distribución: México?, región Neotropical.
101. *Trichonotuloides glyptus* (Bates, 1887)
Distribución: México (Colima, Distrito Federal, Durango, Hidalgo, Edo. de México, Oaxaca, Puebla, Veracruz).
102. *Xeropsamobeus (?) asellus* (Schmidt, A., 1907)
Distribución: EEUU (Texas), México (Durango).
103. *Xeropsamobeus desertus* (Van Dyke, 1918)
Distribución: EEUU (California), México (Baja California, Sonora).
104. *Xeropsamobeus (sensu lato) scabriceps* (LeConte, 1878)
Distribución: EEUU (Colorado, Texas), México (Nuevo León).

Tribu Didactyliini

105. *Aidophus flaveolus* (Harold, 1867)
Distribución: México (Yucatán?), región Neotropical.
106. *Aidophus notatus* (Harold, 1859)
Distribución: México (Campeche, Edo. de México, Tabasco, Veracruz).

Tribu Proctophanini

107. *Australaphodius frenchi* (Blackburn, 1892)
Distribución: EEUU (California), México (Tamaulipas?), regiones Afrotropical, Australiana, Neártica y Neotropical.



CAPÍTULO 9:

**Catálogo preliminar de los
Onthophagini de América
(Coleoptera: Scarabaeine)**

Luz Astrid Pulido Herrera*
astrid.pulido@gmail.com

& Mario Zunino
mario.zunino@uniurb.it

Istituto di Ecologia e Biologia
Ambientale,
Università degli Studi di Urbino
"Carlo Bo"
via Maggetti, 22
61029 Urbino (PU)
Italia

* Trabajo realizado durante una estancia de la primera autora como Investigadora Invitada en el Istituto di Ecologia e Biologia Ambientale, Università di Urbino "Carlo Bo", parcialmente financiada por la Fondazione Cassa di Risparmio di Pesaro.

**Escarabajos, diversidad y
conservación biológica.
Ensayos en homenaje a
Gonzalo Halffter**

Editores:
Mario Zunino & Antonio Melic

**Sociedad Entomológica
Aragonesa (S.E.A.)
Monografías 3er Cer Milenio
M3M, vol. 7 (2007)**
I.S.B.N. 978-84-935872-1-5
30 Noviembre 2007
pp: 93 - 129.

Información sobre la publicación:
www.sea-entomologia.org

**CATÁLOGO PRELIMINAR DE
LOS ONTHOPHAGINI DE AMÉRICA
(COLEOPTERA: SCARABAEINE)**

**Luz Astrid Pulido Herrera
& Mario Zunino**

Resumen: Se sintetiza la información taxonómica y bibliográfica sobre los Onthophagini (Coleoptera: Scarabaeine) de América. Los trabajos anteriores al catálogo de Blackwelder (1944) y a la monografía de Howden & Cartwright (1963) se reseñan solamente cuando se consideren necesarios para la interpretación taxonómica, o por motivos históricos. En la actualidad, forman parte de la fauna americana al menos 158 especies autóctonas, todas pertenecientes al género *Onthophagus* Latreille y, al subgénero nominotípico, más siete especies de introducción antrópica. Se establece una nueva sinonimia: *Onthophagus durangoensis* Baltasar = *O. mextexus* H. & C., *nomen novum pro O. monticolus* H. & C. *O. compressus* Guérin-Ménéville, *O. hircus* Billberg, *O. jalapensis* Balthasar, *O. nudifrons* Balthasar, que se describieron en forma insuficiente y nunca se han vuelto a señalar, se consideran *nomina inquirenda*. Una selección de más de 200 trabajos son reseñados en la bibliografía.

Palabras clave: Coleoptera, Scarabaeidae, Onthophagini, América, Taxonomía, Bibliografía.

**Preliminary catalogue of American Onthophagini (Coleoptera:
Scarabaeine)**

Abstract: This essay gathers the taxonomical and bibliographical information about the American Onthophagini. The papers that were published before Blackwelder's list (1944) and Howden & Cartwright's monograph are only quoted in this catalogue if they are useful for taxonomic interpretation, or for historical reasons. At present, 158 autochthonous *Onthophagus* species belong to the American fauna, all of them representing the nominal subgenus of the genus *O.* Latr. The new synonymy *O. durangoensis* Baltasar = *O. mextexus* H. & C., *nomen novum pro O. monticolus* H. & C. is established. *O. compressus* Guérin-Ménéville, *O. hircus* Billberg, *O. jalapensis* Balthasar, and *O. nudifrons* Balthasar, which have all been roughly described, and have never been collected again after their original descriptions, are considered as *nomina inquirenda*. More than 200 selected papers are quoted in the References.

Key words: Coleoptera, Scarabaeidae, Onthophagini, America, Taxonomy, Bibliography.

**Catalogue préliminaire des Onthophagini (Coleoptera: Scarabaeidae)
américains**

Résumé: On présente une synthèse de l'information taxonomique et bibliographique sur les Onthophagini américains. Les travaux publiés avant le catalogue de Blackwelder (1944) et la monographie de Howden et Cartwright (1963) sont cités seulement lorsqu'on les considère nécessaires pour une interprétation taxonomique, ou pour de motifs historiques. Actuellement la faune américaine comprend au moins 158 espèces autochtones, toutes elles attribuées au sous-genre nominotypique. On établit la nouvelle synonymie *O. durangoensis* Balthasar = *O. mextexus* H. & C., *nomen novum pro O. monticolus* H. & C. *O. compressus* Guérin-Ménéville, *O. hircus* Billberg, *O. jalapensis* Balthasar, *O. nudifrons* Balthasar, décrits d'une façon insuffisante et jamais retrouvés après leur description, sont considérés *nomina inquirenda*. Une sélection de plus de 200 travaux est reportée en bibliographie.

Mots clé: Coleoptera, Scarabaeidae, Onthophagini, Amérique, Taxonomie, Bibliographie.

Introducción

El género *Onthophagus* Latreille, *sensu lato*, con distribución prácticamente cosmopolita, es uno de los grupos de coleópteros Scarabaeinae que presenta la mayor riqueza taxonómica, estando integrado por más de 2.100 especies (Krajcik, 2006). Es un grupo de éxito excepcional, no solamente en términos numéricos: cabe resaltar que el “modelo *Onthophagus*” ha resultado ser extremadamente exitoso, desde muchos puntos de vista. Si bien la mayoría de la especies, son coprófagas, sin preferencias especiales para uno u otro tipo de excremento de mamífero, en varias líneas filéticas aparecen especializaciones muy llamativas, hacia las deyecciones de los roedores o murciélagos en madrigueras o cuevas, la micofagia, el clepto-parasitismo o cuculismo, la necrofagia o la frugivoría. Encontramos *Onthophagus* desde el nivel del mar hasta alturas superiores a los 5.000 m en el Himalaya y, colonizando una diversidad de biomas que se extiende desde el desierto hasta los páramos y la selva tropical húmeda, tanto en el suelo, como en el dosel.

El registro de la fauna americana de *Onthophagus*, a mediados del siglo pasado (Blackwelder, 1944) incluía 75 especies, descritas por 18 autores, entre los cuales destacan Bates (28) y Harold (19). Unas pocas especies más fueron descritas aisladamente en la siguiente década. Entre 1952 y 1984 se describieron 21 especies; 24 entre 1985 y 1994; en los últimos 20 años el incremento del conocimiento

taxonómico de los *Onthophagus* americanos ha rebasado el 25%.

El presente catálogo incluye 158 especies autóctonas consideradas válidas (incluyendo cuatro *nomina inquirenda*), representando más del 7 % de los *Onthophagini* conocidos a nivel mundial. La mayoría de las nuevas especies descritas son de la Zona de Transición Mexicana y de Centroamérica. Sin embargo, el auge que están tomando los estudios ecológicos de campo, sobre todo en América Latina, provoca un gran flujo de material hacia las instituciones científicas, y sin duda alguna muchas especies quedan todavía por describir. Por otra parte, disponemos de pocos trabajos monográficos, tanto a nivel faunístico (Howden & Cartwright, 1966 para Estados Unidos y Canadá; Howden & Young, 1981 para Panamá, Kohlmann & Solís, 2001, para Costa Rica) como taxonómico (Zunino & Halffter, 1988 para el “grupo *chevrolati*”). La importancia de los *Onthophagini* en los estudios de biodiversidad, biogeografía y muchos más campos de investigación, hace que sea recomendable ya la elaboración de una obra de síntesis, taxonómica, corológica, filogenética, bionómica, que incluya también claves y toda otra herramienta de identificación. Este ensayo pretende representar el punto de partida para tal obra, y el estímulo para plantearla como un proyecto de amplia colaboración entre diferentes especialistas.

Catálogo de especies

Nombres válidos en negrita.

1. *Onthophagus aciculatulus* Blatchley

Blatchley W. S. 1919: 31 (sub *alutaceus*).

Descrito de: Estados Unidos: Florida: Dunedin.

Onthophagus alutaceus Blatchley 1919: 31 *nec* Wiedeman 1823.

Blatchley W.S. 1928: 128.

Onthophagus aciculatulus Leng & Mutchler 1933: 38.

Howden & Cartwright 1963: 79 – Woodruff 1973: 76 – Zunino & Halffter 1997: 162 – Smith 2003: 29 – Krajcik 2006: 87.

Distribución: Estados Unidos.

2. *Onthophagus acuminatus* Harold

Harold E. 1880: 30.

Descrito de: Nueva Granada: Fusagasugá, Ambalema, S. Carlos y Muzo; también de Colón.

Boucomont & Gillet 1927: 205 – Boucomont 1932: 307 – Paulian 1933: 205 – Paulian 1936: 506 – Blackwelder 1944: 211 – Pereira & Halffter 1961: 65 – Halffter & Matthews 1966: 73 – Vulcano & Pereira 1967: 564 – Howden & Young 1981: 104 – Gill 1991: 217, 226 – Hanski & Cambefort 1991– Emlen 1996: 1220 – Escobar & Medina 1996 – Delgado 1997: 40 – Emlen 1997: 335 – Hunt & Simmons 1997: 112 – Zunino & Halffter 1997: 161 – Nijhout & Emlen 1998: 3687 – Emlen & Nijhout 2000: 666 – Escobar 2000b: 209 – Moczek & Emlen 2000: 461 – Barbero 2001: 19 – Kohlmann & Solís 2001: 167 – Medina, Lopera-Toro, Vítolo & Gill 2001: 139 – Hernández, Maes, Harvey, Vilchez, Medina & Sánchez 2003: 96 – Sansom 2003: 501 – Zunino 2003: 71 – Escobar 2004 – Krajcik 2006: 87 – Kohlmann, Solís, Elle, Soto & Russo 2007: 31.

Distribución: México, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia, Ecuador.

3. *Onthophagus albicornis* Palisot de Beauvois

Copris albicornis Palisot de Beauvois A. M. 1805: 25.

Descrito de: Santo Domingo.

Onthophagus capitatus Laporte de Castelnau, 1840: 86 (Matthews, 1966).
 Boucomont 1932: 301 – Blackwelder 1944: 211 – Matthews 1966: 12 – Halffter & Matthews 1966: 80, 190 – Krajcik 2006: 88.
 Distribución: República Dominicana, Haití.

4. *Onthophagus alluvius* Howden & Cartwright

Howden H. F. & Cartwright O. L. 1963: 65.
 Descrito de: Estados Unidos: Texas: Betsen – Rio Grande Pk., near Mission.
Onthophagus anthracinus Harold 1873¹: 104 (*partim*: Howden & Cartwright 1963).
 Halffter & Matthews 1966: 128-129 – Edmonds & Halffter 1978: 316 – Delgado 1997: 40 – Zunino & Halffter 1997: 162 – Smith 2003: 29 – Zunino 2003: 72 – Krajcik 2006: 88.
 Distribución: Estados Unidos, México.

5. *Onthophagus altivagans* Howden & Génier

Howden H. F. & Génier F. 2004: 71.
 Descrito de: Estados Unidos: Arizona: Chiricahua Mts, Onion Saddle; México: Durango: 20 mi. E y 10 mi. W El Salto; Sonora: 2 mi. S Mesa Tres Rios.
 Krajcik 2006: 88.
 Distribución: Estados Unidos, México.

6. *Onthophagus andersoni* Howden & Gill

Howden H. F. & Gill B. D. 1987: 221.
 Descrito de: Costa Rica: Punta Arenas.
 Gill 1991: 217 – Delgado & Deloya 1990: 211 – Delgado 1995: 60 – Delgado & Pensado 1998: 75 – Kohlmann & Solís 2001: 169 – Krajcik 2006: 88 – Delgado, Peraza & Deloya 2006: 9 – Kohlmann *et al.* 2007: 31.
 Distribución: Costa Rica.

7. *Onthophagus anewtoni* Howden & Génier

Howden H. F. & Génier F. 2004: 55.
 Descrito de: Mexico: Guerrero: 8 mi. S y 4 mi. N Mezcala; Jalisco: 7 mi. S Autlan; Oaxaca: 5 mi. W Tequisistlan.
 Krajcik 2006: 89.
 Distribución: México.

8. ? *Onthophagus anthracinus* Harold

Harold 1873: 104 (*nec* Falderman 1835 *O. anthracinus* Dejean, *nomen nudum*: Howden & Cartwright 1963).
 Descrito de: Guatemala.
 Boucomont 1932: 312 – Blackwelder 1944: 211 – Halffter & Matthews 1966 – Deloya 1992: 22 – Zunino & Halffter, 1997: 162 – Kohlmann & Solís, 2001: 170 – Zunino 2003: 71-72 – (*O. anthracinus* ?) Krajcik 2006: 89 – Kohlmann *et al.* 2007: 31.
 Distribución: ¿México? Guatemala, Costa Rica, Panamá.
 Ver nota a *O. alluvius*.

8. *Onthophagus antillarum* Arrow

Arrow G. J. 1903: 510.
 Descrito de: Saint Vincent.
 Boucomont 1932: 307 – Blackwelder 1944: 211 – Fleutiaux, Legros, Lepesme & Paulian 1947: 35 – Howden & Cartwright 1963: 7 – Matthews 1966: 17 – Halffter & Matthews 1966: 18-80 – Cartwright & Chalumeau 1978: 5 – Chalumeau 1983: 52 – Zunino & Halffter 1997: 161 – Morón 2004: 154 – Krajcik 2006: 89.
 Distribución: República Dominicana, Martinica, Granada.

¹ *Onthophagus anthracinus* Har. fue descrito de Guatemala y posteriormente reseñado por Bates (1886) de México, Costa Rica, y Panamá. Schaeffer (1914) lo señala de Estados Unidos: Texas y Arizona; sin embargo, Boucomont (1932) nota que “cette citation pourrait se rapporter à *Knausi* (sic!) Brown”. Howden & Cartwright (1963) separan de *anthracinus* dos nuevas especies de Estados Unidos: *O. monticolus* (= *O. mextexus*) y *O. alluvius*. Varias especies más han sido separadas posteriormente, tanto de Estados Unidos, como de México y Centroamérica, estrictamente relacionadas con “*O. anthracinus*”. Este último ha sido redescrito por Kohlmann & Solís (2001), quienes revisaron el material típico (Muséum National d’Histoire Naturelle, París) y series de ejemplares de Costa Rica. Según los autores mencionados, la distribución de *O. anthracinus* abarcaría desde México hasta Panamá. Krajcik (2006: 89) reseña la especie como *anthracinus* ? Desde el punto de vista nomenclatural, queda todavía por resolver el problema de la prioridad de *Onthophagus anthracinus* Faldermann, 1835, descrito de Asia Oriental.

9. *Onthophagus arnetti* Howden & Cartwright

Howden H. F. & Cartwright O. L. 1963: 98.

Descrito de: Estados Unidos, Arizona, Pena Blanca Canyon (3800 ft.), Santa Cruz Co

Zunino & Halffter 1997: 162 – Smith 2003: 29 – Krajcik 2006: 90.

Distribución: Estados Unidos.

10. *Onthophagus asperodorsatus* Howden & Gill

Howden H. F. & Gill B. D. 1993: 1095.

Descrito de: México: Veracruz: 33 km NE Catemaco, Estación Biológica Los Tuxtlas; Santecomapan.

Navarrete & Galindo 1997: 3 – Zunino & Halffter 1997: 165 – Zunino 2003: 74 – Krajcik 2006: 90.

Distribución: México.

11. *Onthophagus atriglabrus* Howden & Gill

Howden H. F. & Gill B. D. 1987: 218.

Descrito de: Costa Rica, Punta Arenas: San Vito, Las Cruces.

Gill 1991: 217 – Delgado & Deloya 1990: 211 – Escobar & Medina 1996 – Delgado 1995: 57 – Zunino & Halffter 1997: 165 – Escobar 2000b: 209 – Kohlmann & Solís 2001: 172 – Medina, Lopera-Toro, Vítolo & Gill 2001: 139 – Neita, Pardo, Quinto & Cuesta 2003 – Krajcik 2006: 91 – Kohlmann *et al.* 2007: 31.

Distribución: Costa Rica, Panama, Colombia.

12. *Onthophagus atroseiceus* Boucomont

Boucomont A. 1932: 311.

Descrito de : Costa Rica : Turrialba.

Blackwelder 1944: 211 – Howden & Young 1981: 116 – Halffter, Favila & Halffter 1992 – Zunino & Halffter 1997: 162 – Kohlmann & Solís 2001: 174 – Krajcik 2006: 91 – Kohlmann *et al.* 2007: 31.

Distribución: México, Costa Rica, Panama.

13. *Onthophagus aureofuscus* Bates

Bates H. W. 1886: 81.

Descrito de: México: Parada.

Boucomont & Gillet 1927: 204 – Boucomont 1932: 316 – Blackwelder 1944: 211 – Zunino & Halffter 1988a: 161 – Deloya 1992: 22 – Martín Píera & Lobo 1993: 323 – Lobo & Halffter 2000: 122 – Zunino 2003: 68 – Krajcik 2006: 91.

Distribución: Mexico.

14. *Onthophagus aztecus* Zunino & Halffter

Zunino M. & Halffter G. 1988a: 157.

Descrito de: México: Morelos: 15 Km N Cuernavaca.

Zunino 2003: 68 – Krajcik 2006: 91.

Distribución: Mexico.

15. *Onthophagus barretti* Génier & Howden

Génier F. & Howden H. F. 1999: 137.

Descrito de: Panamá: Darién, Cana Station, Pirre trail, 1450 m.

(*O. barretti*) Krajcik 2006: 92.

Distribución: Panamá.

16. *Onthophagus bassariscus* Zunino & Halffter

Zunino M. & Halffter G. 1988a: 60.

Descrito de: México: Guerrero: Omiltemi.

Halffter & Matthews 1966: 48 (citado como nueva especie, sin describir) – Delgado 1999: 33 – Zunino 2003: 68 – (*O. bassariscus*) Krajcik 2006: 92.

Distribución: México.

17. *Onthophagus batesi* Howden & Cartwright

Howden H. F. & Cartwright O. L. 1963: 21.

Descrito de: El Salvador: La Unión.

Halffter & Matthews 1966: 18-69-70-71-74 – Matthews 1966: 21 – Morón 1979: 439 – Edmonds & Halffter 1978: 316 – Howden & Young 1981 : 99 – Chalumeau 1983: 53 – Morón 1985: 98 – Morón, Villalobo & Deloya 1985 – Morón 1987: 229 – Gill 1991: 223 – Deloya 1992: 22 – Halffter, Favila & Halffter 1992 – Montes de Oca & Halffter 1995: 167 – Delgado 1997: 40 –

Morón & Blackaller 1997: 236-242 – Zunino & Halffter 1997: 161 – Maes 1999: 654 – Martínez & Cruz 1999: 806 – Emlen & Nijhout 2000: 675 – Escobar 2000b: 209 – Barbero 2001: 19 – Halffter & Arellano 2002: 148-151 – Kohlmann & Solís 2001: 175 – Montes de Oca 2001: 117-118 – Navarrete – Heredia, Delgado & Fierros-López 2001: 56 – Medina, Lopera-Toro, Vítolo & Gill 2001: 139 – Estrada & Coates Estrada 2002: 1911 – Carrillo-Ruíz & Morón 2003: 105 – Hernandez, Maes, Harvey, Vilchez, Medina & Sánchez 2003: 96 – Martínez & Lumaret 2003: 16 – Smith 2003: 29 – Zunino 2003: 70, 71 – (*O. batesi* ?) Krajcik 2006: 92 – Kohlmann *et al.* 2007: 31.

Distribución: Estados Unidos (también Hawaii), México, Belize, Nicaragua, Costa Rica, Antillas, Panamá, Colombia.

18. *Onthophagus belorhinus* Bates

Bates H. W. 1886: 69.

Descrito de: Guatemala: el Reposo, Las Mercedes, San Isidro, Pantaleon, Zapote.

Boucomont & Gillet 1927: 204 – Boucomont 1932: 299 – Blackwelder 1944: 211 – Halffter & Matthews 1966: 39-73-74 – Pereira & Halffter 1961: 64 – Howden & Young 1981: 120 – Morón 1986: 96 – Morón 1987: 229 – Delgado & Deloya 1990: 211 – Gill 1991: 217 – Navarrete & Galindo 1997: 3 – Zunino & Halffter 1997: 165 – Delgado 1995: 60 – Delgado & Pensado 1998: 75 – Escobar 2000b: 209 – Medina, Lopera-Toro, Vítolo & Gill 2001: 139 – Maes 1999: 654 – Anduaga 2000: 129 – Carrillo-Ruíz & Morón 2003: 105 – Zunino 2003: 72-74 – Krajcik 2006: 92 – Delgado, Peraza & Deloya 2006: 9.

Distribución: México, Guatemala, Nicaragua, El Salvador, Panamá, Colombia, Ecuador.

Muy posiblemente bajo el nombre de *O. belorhinus* vienen incluidas varias especies. Dos de ellas han sido descritas de Costa Rica por Kohlmann & Solís 2001 (ver *O. genuinus*; *O. grataehelena*).

19. *Onthophagus bidentatus* Drapiez

Drapiez P. A. J. 1819: 134.

Descrito de: Cayenne.

Halffter & Matthews 1966: 31.

Onthophagus bicornis Laporte de Castelnau 1826: 177 (*vide* Blackwelder 1944).

Onthophagus femoralis Kirsch 1870: 72 (*vide* Blackwelder 1944).

Onthophagus flavofemoratus Sturm 1826: 177 (*vide* Blackwelder 1944).

Harold 1880: 33 – Lafone Quevedo 1911: 190 – Boucomont & Gillet 1927: 204 – Blackwelder 1944: 211 – Boucomont 1932: 304 – Martínez 1959: 109 – Vulcano & Pereira 1967: 564 – Blanco Casanova 1988: 47 – Zunino & Halffter 1997: 161 – Escobar 2000b: 209 – Vaz de Mello 2000: 194 – Medina, Lopera-Toro, Vítolo & Gill 2001: 139 – Krajcik 2006: 93.

Distribución: Guadalupe, Colombia, Venezuela, Guayana, Brasil, Perú, Argentina.

20. *Onthophagus brachypterus* Zunino & Halffter

(*O. n. sp.*) García Real 1995: 52.

Zunino M. & Halffter G. 1997: 169.

Descrito de: México: Colima: Sierra de Manatlan.

Delgado & Howden 2000: 35 – Zunino 2003: 72 – Krajcik 2006: 94.

Distribución: México.

21. *Onthophagus breviconus* Génier & Howden

Génier F. & Howden H. F. 1999: 139.

Descrito de: Guatemala: Zacapa, 3,5 Km S. E. La Unión.

Según Génier & Howden 1999, el material reseñado por Zunino 1981 de Guatemala: finca Seacté, Cobán bajo el nombre de *O. neomirabilis* Howden (ver) pertenecería en realidad a *O. breviconus*.

Krajcik 2006: 94.

Distribución: Guatemala, Honduras.

22. *Onthophagus brevifrons* Horn

Horn G. H. 1881: 76.

Descrito de: Estados Unidos: "Plains of Kansas".

Henshaw 1885: 87 – Schaeffer 1914: 300 – Leng 1920: 49 – Boucomont & Gillet 1927: 204 – Boucomont 1932: 315 – Howden & Cartwright 1963: 27 – Halffter & Matthews 1966: 47-50 – Zunino 1980: 11 – Paulian 1988: 546 – Zunino & Halffter 1988a: 67 – Zunino & Halffter 1988b: 18 – Anduaga & Halffter 1991: 194 – Cokendolpher & Polyak 1996: 184-190 – Delgado 1999: 33 – Smith 2003: 29 – Zunino 2003: 68 – Anduaga, Zunino & Halffter 2004: 32 – Morón 2004: 157 – Krajcik 2006: 94.

Distribución: Estados Unidos, México.

23. *Onthophagus browni* Howden & Cartwright

Howden H. F. & Cartwright O. L. 1963: 101.

Descrito de: Estados Unidos: Arizona, varias localidades cerca de Portal; Mt. Gram. , Chiricahua Mts; Texas: Chisos Basin, Big Bend Nat. Park. México: Chihuahua, 30 mi. NW Chihuahua.

Halffter & Matthews 1966: 48-128– Delgado 1999: 33 – Anduaga & Halffter 1991: 194 – Smith 2003: 29 – Zunino 2003: 70 – Krajcik 2006: 94.

Distribución: Estados Unidos, México.

24. *Onthophagus buculus* Mannerheim

Mannerheim C. G. 1829: 40.

Descrito de: Brasil, Minas Geraes: Tejuco.

Boucomont & Gillet 1927: 204 – Boucomont 1932: 304 – Blackwelder 1944: 211 – Martínez 1959: 109 – Zunino & Halffter 1997: 161 – Escobar 2000b: 209 – Vaz de Mello 2000: 194 – Medina, Lopera-Toro, Vítolo & Gill 2001: 139 – Krajcik 2006: 94.

Distribución: Colombia, Brasil, Paraguay, Argentina.

25. *Onthophagus canelasensis* Howden & Génier

Howden H. F. & Génier F. 2004: 73.

Descrito de: México: Durango: Canelas.

Krajcik 2006: 95.

Distribución: México.

26. *Onthophagus carpophilus* Pereira & Halffter

Pereira F. S. & Halffter G. 1961: 59.

Descrito de: México: Oaxaca: Finca San Carlos (Palomares).

Halffter & Matthews 1966: 39-73-89 – Paulian 1988: 546 – Delgado & Deloya 1990: 211 – Gill 1991: 217 – Delgado 1995: 57 – Zunino & Halffter 1997: 165 – Zunino 2003: 74 – Krajcik 2006: 95.

Distribución: Mexico.

27. *Onthophagus cartwrighti* Howden

Howden H. F. 1973: 329.

Señalado sin describir por Howden & Cartwright 1963 (107) al discutir el material típico de *O. velutinus*.

Descrito de: México: Baja California: Comondu, Triunfo, San Bartolo; Estados Unidos: California: San Diego, Scissors Crossing.

Anduaga & Halffter 1991: 195 – Smith 2003: 29 – Krajcik 2006: 95.

Distribución: Estados Unidos, México.

28. *Onthophagus catharinensis* Paulian

Paulian R. 1936: 507.

Onthophagus acuminatus Paulian 1933 *nec* Boucomont 1932 *nec* Harold 1880 (*vide* Paulian 1933)

Descrito de: Brasil: Sta. Catarina.

Paulian 1933: 205 (*sub O. acuminatus*).

Vaz de Mello 2000: 194 – Krajcik 2006: 95.

Distribución: Brasil.

29. *Onthophagus cavernicollis* Howden & Cartwright

Howden H. F. & Cartwright O. L. 1963: 32.

Descrito de: Estados Unidos: Arkansas: Waglers Cave, Harrison.

Halffter & Matthews 1966: 51 – Zunino & Halffter 1988a: 73 – Zunino & Halffter 1988b: 18 – Delgado 1999: 34 – Smith 2003: 29 – Krajcik 2006: 95.

Distribución: Estados Unidos, México.

30. *Onthophagus championi* Bates

Bates H. W. 1886: 74.

Descrito de: Guatemala: Paraiso, El Reposo, Zapote.

Boucomont & Gillet 1927: 205 – Boucomont 1932: 310 – Blackwelder 1944: 211 – Gill 1991: 223 – Deloya, 1992 (*O. sp. aff. championi*) – Deloya, Burgos, Blackaller & Lobo 1993: 42 – Zunino & Halffter 1997: 159 – Kohlmann & Solís 2001: 178 – Hernandez, Maes, Harvey, Vilchez, Medina & Sánchez 2003: 96 – Zunino 2003: 70 – Krajcik 2006: 96 – Kohlmann *et al.* 2007: 31.

Distribución: México, Nicaragua, Costa Rica.

31. *Onthophagus chevrolati chevrolati* Harold

O. chevrolati Harold E. 1869: 508.

Descrito de: "México, San Andres Chalchicomula" (Población conocida como Ciudad Serdán, en la ladera W del pico Orizaba, altitud 2600 m, en el Estado de Puebla).

Boucomont & Gillet 1927: 205 – Boucomont 1932: 317 – Blackwelder 1944: 211 – Halffter 1961: 12 – Halffter & Matthews 1966: 31-62-82-86-186 – Edmonds & Halffter 1978: 316 – Zunino 1980: 9 – Zunino & Halffter 1988a: 103 – Martín Piera & Lobo 1993: 323 – García Real 1995: 52 – Martínez & Cruz 1999: 806 – Lobo & Halffter 2000: 118-122 – Navarrete-Heredia, Delgado & Fierros-López 2001: 57 – Zunino 2003: 68 – Krajcik 2006: 96 – Escobar, Halffter & Arellano 2007: 205.

Onthophagus chevrolati longecarinatus Zunino & Halffter 1988a: 112

Descrito de: México, Nuevo León, alrededores de Montemorelos.

– (ssp. *longecarinatus* ?) Krajcik 2006: 96.

Onthophagus chevrolati omiltemius Zunino & Halffter 1988a: 111.

Onthophagus chevrolati var. *omiltemius* Bates H. W 1889: 390.

Descrito de: México, Guerrero, Omiltemi.

– (sin. *omiltemius*?) Krajcik 2006: 96.

Onthophagus chevrolati retusus Harold, 1869 – Zunino & Halffter 1988a: 108.

O. retusus Harold 1869: 509.

Descrito de: México: Oaxaca.

Zunino & Halffter 1988a: 108 – Deloya 1992: 22 – Martín Piera & Lobo 1993: 323 – Arellano & Halffter 2003: 74 – (*O. retusus*) Krajcik 2006: 129.

Distribución: México.

32. *Onthophagus chiapanecus* Zunino & Halffter

Zunino M. & Halffter G. 1988a: 126.

Descrito de: México: Chiapas, Alrededores de San Cristóbal de Las Casas.

Zunino 2003: 68 – Krajcik 2006: 96.

Distribución: México.

33. *Onthophagus chryses* Bates

Bates H. W. 1886: 76.

Descrito de: México: Cordova; Guatemala: Zapote; Panamá: Volcan de Chiriqui, Bugaba.

Boucomont & Gillet 1927: 205 – Boucomont 1932: 312 – Blackwelder 1944: 211 – Howden & Young 1981: 109 – Deloya 1992: 22 – Zunino & Halffter 1997: 162 – Kohlmann & Solís 2001: 182 – Zunino 2003: 72 – Krajcik 2006: 96 – Kohlmann *et al.* 2007: 31.

México, Guatemala, Costa Rica, Panamá.

34. *Onthophagus clypeatus* Blanchard

Blanchard C. E. 1843: 182.

Descrito de: Bolivia, Santa Cruz de la Sierra.

Guérin-Meneville 1855: 589 – Boucomont & Gillet 1927: 205 – Boucomont 1932: 298 – Blackwelder 1944: 211 – Vulcano & Pereira 1967: 565 – Howden & Gill 1987: 221 – Blanco Casanova 1988: 47 – Delgado & Deloya 1990: 211 – Zunino & Halffter 1997: 165 – Delgado 1995: 57, 60 – Delgado & Pensado 1998: 75 – Delgado & Howden 2000: 35 – Emlen 2000: 404 – Escobar 2000b: 209 – Medina, Lopera-Toro, Vítolo & Gill 2001: 139 – Escobar 2004 – Krajcik 2006: 96 – Delgado, Peraza & Deloya 2006: 9.

Distribución: Colombia, Venezuela, Guayana, Ecuador, Brasil, Bolivia.

35. *Onthophagus coahuilae* Zunino & Halffter

Zunino M. & Halffter G. 1988a: 94.

Descrito de: México: Coahuila, SE de Saltillo.

Zunino 2003: 68 – Krajcik 2006: 97.

México.

36. *Onthophagus cochisus* Brown

Brown W. J. 1927: 132.

Descrito de: Estados Unidos: Arizona, Pinery Canyon, Chiricaua Mts. , Cochise Co.

Boucomont 1932: 317 – Leng & Mutchler 1933: 38 – Howden & Cartwright 1963: 18 – Zunino & Halffter 1988a: 100 – Morón & Deloya 1991: 215 – Navarrete & Galindo 1997: 3 – Anduaga 2000: 123 – Smith 2003: 29 – Zunino 2003: 68 – Krajcik 2006: 97.

Distribución: Estados Unidos, México.

37. *Onthophagus columbianus* Boucomont

Boucomont A. 1932: 314.

Descrito de: Colombia: Cordillera: Pasto.

Blackwelder, 1944: 211 – Vulcano & Pereira 1967: 565 – Zunino & Halffter 1997: 162 – Medina, Lopera–Toro, Vítolo & Gill 2001: 139 – (*O. columbianus*) – Krajcik 2006: 97.

Distribución: Colombia.

No resulta que esta especie, descrita en base a dos ejemplares etiquetados como procedentes del suroeste de Colombia (posiblemente Pasto, capital del departamento de Nariño) haya vuelto a ser colectada. El propio Boucomont señala su semejanza con las especies africanas del grupo 16 de d'Orbigny, sobre todo con *O. brevipennis*. Faltando más información consideramos a *O. columbianus* como *nomen inquirendum*.

38. *Onthophagus compressus* Guérin–Méneville

Guérin–Méneville F. E. 1855: 588.

Descrito de: Amazonas.

Boucomont & Gillet 1927: 205 – Boucomont 1932: 314 – Blackwelder 1944: 211 – Vaz de Mello 2000: 194 – (*O. compressus*) Krajcik 2006: 97.

Distribución: Brasil.

En 1932 Boucomont declaró no conocer esta especie, “dont le type n’a pas été retrouvé au musée de Milan“. Gracias a la colaboración de personal científico del museo de Historia Natural de Milán hemos podido comprobar que este material, así como una gran parte de los demás insectos colectados por G. Osculati en Suramérica, fue destruido debido a eventos de la segunda guerra mundial. Por lo tanto, *O. compressus* queda como *nomen inquirendum*.

39. *Onthophagus concinnus* Laporte

Laporte de Castelnau F. L. 1840: 87.

Descrito de: “America Boreal”.

Onthophagus protensus Melsheimer 1846: 134 (Harold, 1869) *vide* Howden & Cartwright 1963.

Onthophagus concinnus Dejean, 1836: 157 (nomen nudum).

Onthophagus viridicollis Sturm 1843: 108 (nomen nudum).

Onthophagus subaeneus Horn 1875: 139 *nec* Palisot de Beavois (Howden & Cartwright 1963).

Lacordaire 1856: 109 – Gemminger & Harold 1869 : 1027 – Howden & Cartwright 1963: 108 – Halffter & Matthews 1966: 20-21-22 – Woodruff 1973: 67 – Anduaga 2000: 131 – Smith 2003: 30 – Morón 2004: 154 – Krajcik 2006: 97.

Distribución: Estados Unidos.

40. *Onthophagus coproides* Horn

Horn G. H. 1881: 79.

Descrito de: Estados Unidos: New Mexico: Santa Fe Canyon.

Henshaw 1885: 87 – Schaeffer 1914: 293 – Leng 1920: 248 – Dawson 1922: 178 – Boucomont & Gillet 1927: 205 – Boucomont 1932: 297 – Howden & Cartwright 1963: 14 – Halffter & Matthews 1966: 47–48 – Edmonds & Halffter 1978: 316 – Zunino 1980: 11 – Zunino & Halffter 1988a: 47 – Zunino & Halffter 1988b: 19 – Anduaga & Halffter 1991: 192 – Delgado 1999: 33 – Lobo & Halffter 1994: 4 – Smith 2003: 30 – Zunino 2003: 67-68 – Dellacasa, Gordon & Dellacasa 2004: 4 (*sub O. cuboidalis*) – Krajcik 2006: 98.

Distribución: Estados Unidos, México.

En 1932 Boucomont al tratar *O. coproides* escribió: « Au Mexique, on trouve *O. cuboidalis*, qui est probablement synonyme de cette espèce ». Howden & Cartwright 1963 aceptan definitivamente la sinonimia; sin embargo Zunino & Halffter 1988a revalidaron *O. cuboidalis* como especie propia.

41. *Onthophagus coriaceoumbrosus* Kohlmann & Solís

Kohlmann B. & Solís A. 2001: 186.

Descrito de: Costa Rica: Punta Arenas: Reserva Biológica Carara, Estación Quebrada Bonita.

Krajcik 2006: 98 – Delgado, Peraza & Deloya 2006: 9 – Kohlmann *et al.* 2007: 31.

Distribución: Costa Rica.

42. *Onthophagus corrosus* Bates

Bates H. W. 1886: 78.

Descrito de: México: Cordoba, Orizaba.

Boucomont & Gillet 1927: 205 – Boucomont 1932: 320 – Blackwelder 1944: 211 – Pereira & Halffter 1961: 65 – Edmonds & Halffter 1978: 316 – Deloya 1992: 22 – Martín Piera & Lobo 1993: 323 – Lobo & Halffter 2000: 122 – Arellano & Halffter 2003: 74 – Arellano, Favila & Huerta 2004: 5 – Krajcik 2006: 98.

Distribución: México.

43. *Onthophagus coscineus* Bates

Bates H. W. 1886: 79.

Descrito de: Panamá: Volcan de Chiriqui.

Boucomont & Gillet 1927: 205 – Boucomont 1932: 319 – Blackwelder 1944: 211 – Howden & Young 1981: 111 – Hanski & Cambefort 1991 – Delgado 1997: 41 – Escobar 2000b: 209 – Kohlmann & Solís 2001: 187 – Medina, Lopera-Toro, Vítolo & Gill 2001: 139 – Celi, Terneus, Torres, Ortega 2004: 45 – Krajcik 2006: 98.

Distribución: México, Panama, Costa Rica, Colombia, Ecuador.

44. *Onthophagus crinitus* Harold

Harold E. 1869: 510.

Descrito de: México: alrededores de Córdoba.

Boucomont & Gillet 1927: 205 – Boucomont 1932: 308 – Blackwelder 1944: 211 – Morón 1979: 437 – Howden & Young 1981: 100 – Morón 1985: 98 – Morón, Villalobo & Deloya 1985 – Morón 1987: 230 – Deloya 1992: 22 – Halffter, Favila & Halffter 1992 – Delgado 1997: 41 – Morón & Blackaller 1997: 236–242 – Zunino & Halffter 1997: 161 – Escobar 2000b: 209 – Barbero 2001: 20 – Kohlmann & Solís 2001: 190 – Medina, Lopera-Toro, Vítolo & Gill 2001: 139 – Estrada & Coates-Estrada 2002: 1911 – Zunino 2003: 71 – Morón 2004: 156 – Krajcik 2006: 97 – Kohlmann *et al.* 2007: 31.

Distribución: México, Belize, Guatemala, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia.

Onthophagus crinitus panamensis Bates 1886 (variedad), Howden & Young 1981: 100 (subespecie) (Panamá) – Gill 1991: 226 – Hanski & Cambefort 1991 – Krajcik 2006: 98.

Si en Norte- y Centroamérica se presenta la subespecie nominal y en Panamá la subespecie *O. c. panamensis* el estado taxonómico de las poblaciones colombianas de esta especie necesita de revisión.

45. *Onthophagus cryptodicranus* Kohlmann & Solís

Kohlmann B. & Solís A. 2001: 192.

Descrito de: Costa Rica: Limón: Reserva Biológica Hitoy Cerere, Río Cerere, Estación Hitoy Cerere
Krajcik 2006: 98 – Kohlmann *et al.* 2007: 31.

Distribución: Costa Rica.

46. *Onthophagus cuboidalis* Bates

Bates H. W. 1886: 79.

Descrito de: México: Oaxaca.

Blackwelder 1944: 211 – Zunino & Halffter 1988a: 57 – Zunino & Halffter 1988b: 19 – Delgado 1999: 33 – Zunino 2003: 68 – Krajcik 2006: 98.

Distribución: México.

47. *Onthophagus cuevensis* Howden

Howden H. F. 1973: 331.

Descrito de: México: San Luís Potosí: 22,5 km W El Naranjal, Cueva de los Avalu.

Zunino 1980: 11 – Zunino & Halffter, 1988a: 70 – Zunino & Halffter, 1988b: 19 – Delgado 1999: 33 – Smith 2003: 30 – Zunino 2003: 68 – Krajcik 2006: 99.

Distribución: México.

48. *Onthophagus curvicornis* Latreille

Latreille P. A. 1811: 220.

Descrito de: Ecuador : Quito.

Onthophagus minax Kirsch 1866: 215 *fide* Blackwelder 1944.

Harold 1880: 29 – Boucomont & Gillet 1927: 205 – Campos 1921: 57 – Boucomont 1932: 308 – Blackwelder 1944: 211 – Vulcano & Pereira 1967: 565 – Blanco Casanova 1988: 47 – Deloya 1992: 22 – Zunino & Halffter 1997: 161 – Escobar 2000b: 209 – Vaz de Mello 2000: 194 – Medina, Lopera-Toro, Vítolo & Gill 2001: 139 – Medina, Escobar & Kattan 2002 – Zunino 2003: 71 – Krajcik 2006: 99.

Distribución: México, Guatemala, Belize, Costa Rica, Panamá, Colombia, Ecuador, Brasil, Venezuela.

49. *Onthophagus cyanellus* Bates

Bates H. W. 1886: 81.

Descrito de: México: Parada, Jalapa; Guatemala: San Jerónimo, Cerro Zunil; Costa Rica: Río Sucio, Volcan de Irazu; Panamá: Bugaba, Volcan de Chiriqui.

Campo 1921: 57 – Boucomont 1932: 317 – Blackwelder 1944: 211 – Edmonds & Halffter 1978: 316 – Howden & Young 1981: 114 – Zunino & Halffter 1988a: 130 – Deloya 1992: 22 – Martín

Piera & Lobo 1993: 323 – Maes 1999: 654 – Martínez & Cruz 1999: 806 – Lobo & Halffter 2000: 118–122 – Kohlmann & Solís 2001: 196 – Zunino 2003: 69 – Arellano, Favila & Huerta 2004: 5 – Pineda, Moreno, Escobar & Halffter 2005: 404 – Krajcik 2006: 9 – Kohlmann *et al.* 2007: 31.
Distribución: México, Guatemala, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia, Ecuador.

50. *Onthophagus cyclographus* Bates

Bates H. W. 1886: 79.

Descrito de: Guatemala: San Joaquin, Balheu.

Boucomont & Gillet 1927: 205 – Boucomont 1932: 319 – Blackwelder 1944: 211 – Pereira & Halffter 1961: 65 – Delgado 1997: 41 – Krajcik 2006: 99.

Distribución: México, Guatemala.

51. *Onthophagus cynomysi* Brown

Brown W. J. 1927: 131.

Descrito de: Estados Unidos: Oklahoma: Noble Co. , 101 Ranch.

Boucomont 1932: 311 – Howden, Cartwright, Halffter 1956: 11– Howden & Cartwright 1963: 57 – Halffter & Matthews 1966: 46-48 – Paulian 1988: 545 – Delgado 1999: 34 – Smith 2003: 30 – Morón 2004: 157 – Krajcik 2006: 99.

Distribución: Estados Unidos.

52. *Onthophagus dicranius* Bates

Bates H. W. 1886: 72.

Descrito de: Panamá: Bugaba.

Boucomont & Gillet 1927: 205 – Boucomont 1932: 298 – Blackwelder 1944: 211 – Howden & Cartwright 1981: 112 – Gill 1991: 217 – Delgado & Deloya 1990: 211 – Hanski & Cambefort 1991 – Deloya 1992: 23 – Howden & Gill 1993: 1094 – Delgado 1995: 57, 60 – Zunino & Halffter 1997: 165 – Kohlmann & Solís 2001: 201 – Medina, Lopera-Toro, Vítolo & Gill 2001: 139 – Zunino 2003: 74 – Krajcik 2006: 100 – Kohlmann *et al.* 2007: 31.

Distribución: México, Belize, Panamá, Costa Rica, Colombia.

53. *Onthophagus dicranoides* Balthasar

Balthasar V. 1939: 43.

Descrito de: Ecuador: Bucal y Gauyaquil.

Martínez 1947: 112 – Delgado & Deloya 1990: 211 – Zunino & Halffter 1997: 165 – Delgado 1995: 60 – Delgado & Pensado 1998: 75 – Krajcik 2006: 99 – Delgado, Peraza & Deloya 2006: 9.

Distribución: Ecuador.

54. *Onthophagus digitifer* Boucomont

Boucomont A. 1932: 319, 324.

Descrito de: Perú: Puno, Chanchamayo, Vilcanota; Colombia: Huaso.

Blackwelder, 1944: 211 – Halffter & Matthews 1966: 37 – Zunino & Halffter 1997: 162 – sinónimo de *O. coscineus* según Krajcik 2006: 98.

Distribución: Colombia, Perú.

55. *Onthophagus dorsipilulus* Howden & Gill

Howden H. F. & Gill B. D. 1987: 217.

Descrito de: Panamá: Chiriqui: Fortuna Dam Area.

Howden & Gill 1993: 1094 – Zunino & Halffter 1997: 165 – Krajcik 2006: 101 – Kohlmann *et al.* 2007: 31.

Distribución: Costa Rica, Panamá.

56. *Onthophagus dubitabilis* Howden & Génier

Howden H. F. & Génier F. 2004: 60.

Descrito de : México: Jalisco, 10 mi. SW Autlan.

Krajcik 2006: 101.

Distribución: México.

57. *Onthophagus durangoensis* Balthasar

Balthasar V. 1939: 45.

Descrito de: México: Durango.

Martínez 1947: 112 – Krajcik 2006: 101.

Onthophagus mextexus Howden & Cartwright 1970 [*nomen novum pro O. monticolus* Howden & Cartwright 1963].

Onthophagus monticolus Howden & Cartwright.

Howden H. F. & Cartwright O. L. 1963: 61.

Descrito de: México, Nuevo Leon, cerca a Monterrey, Chipinque Mesa (5400 ft).

Onthophagus anthracinus Harold 1873: 911 (*partim*: ver *O. alluvius* y *O. anthracinus*).

Edmonds & Halffter 1978: 316 – Deloya 1992: 23 – García Real 1995: 52 – Lobo & Halffter 2000: 118, 122 – Carrillo – Ruíz & Morón 2003: 105 – Smith 2003: 30 – Pineda, Moreno, Escobar & Halffter 2005: 404.

Distribución: Estados Unidos, México.

Howden & Cartwright (1963) discutieron por primera vez el *status* de *O. anthracinus*, estableciendo que el material de Estados Unidos y parte de México que tradicionalmente había sido identificado como tal especie, realmente representa dos especies distintas, (*O. alluvius* y *O. monticolus*) de las cuales una podría ser el verdadero *O. anthracinus* (ver arriba). Los propios Howden y Cartwright propusieron el nuevo nombre *O. mextexus* para reemplazar *O. monticolus*, *nomen praeoccupatum* por *O. monticola* Paulian.Según Balthasar *Onthophagus durangoensis* pertenecería al grupo 8 establecido por Boucomont 1932. *O. durangoensis* se describió sobre un macho y una hembra de “Durango” y nunca se ha vuelto a coleccionar bajo este nombre. El estudio del material típico, que forma parte de la colección Balthasar (Museo Nacional de Praga), nos lleva a establecer la siguiente sinonimia: *O. mextexus* Howden & Cartwright 1970 (*nomen novum pro O. monticolus* Howden & Cartwright, 1963) = *O. durangoensis* Balth., 1939 *syn. nov.***58. *Onthophagus embrikianus* Paulian**

Paulian R. 1936: 507.

Descrito de: Colombia: Cartago, Palmvia, Cauca. Ecuador: Buçay, R. Dagua, Pichincha.

Onthophagus acuminatus Boucomont 1932 *nec* Harold 1880 (*fide* Paulian 1933).

Vulcano & Pereira 1967: 564 – Zunino & Halffter 1997: 161 – Medina, Lopera-Toro, Vítolo & Gill 2001: 139 – Krajcik 2006: 102.

Distribución: Colombia, Ecuador.

59. *Onthophagus eulophus* Bates

Bates H. W. 1886: 74.

Descrito de: México.

Boucomont & Gillet 1927: 205 – Boucomont 1932: 310 – Blackwelder 1944: 211 – Zunino 1981: 75 – Deloya 1992: 23 – Zunino 2003: 70 – Krajcik 2006: 102.

Distribución: México.

60. *Onthophagus fuscus fuscus* Boucomont*O. fuscus* Boucomont A. 1932: 316.

Descrito de: México: Durango: Durango, Ciudad.

Blackwelder 1944: 211 – Zunino & Halffter 1988a: 76 – Morón & Deloya 1991: 215 – Delgado 1997: 41 – Anduaga 2000: 123-130 – Lobo & Halffter 2000: 122 – Navarrete-Heredia, Delgado & Fierros-López 2001: 57 – Zunino 2003: 68 – Morón 2004: 157 – Krajcik 2006: 102.

Onthophagus fuscus canescens (Zunino & Halffter 1988a).

Descrito de México: Michoacán: Tuxpan.

Krajcik 2006: 106.

Onthophagus fuscus mycetorum (Zunino & Halffter 1988a).

Descrito de México: Edo. de México: Bosencheve.

Delgado 1997: 42 – Navarrete & Galindo 1997: 3 – Anduaga 2000: 130 – Krajcik 2006: 106.

Onthophagus fuscus parafuscus Zunino & Halffter 2005.*Onthophagus fuscus orientalis* Zunino & Halffter 1988a: 82.

Descrito de México: Hidalgo: Agua Blanca.

Zunino & Halffter (2005: 149) han propuesto el nuevo nombre *parafuscus* para esta subespecie, siendo *orientalis nomen praeoccupatum* (*O. orientalis* Har., 1868).(*O. fuscus orientalis*) Krajcik 2006: 106.

Distribución: México.

61. *Onthophagus gazellinus* Bates

Bates H. W. 1886: 78.

Descrito de: Nicaragua: Chontales.

Boucomont & Gillet 1927: 205 – Boucomont 1932: 318 – Blackwelder 1944: 211 – Maes 1999: 654 – Kohlmann & Solís 2001: 206 – Krajcik 2006: 106 – Kohlmann *et al.* 2007: 31.

Distribución: Nicaragua, Costa Rica.

62. *Onthophagus genuinus* Kohlmann & Solís

Kohlmann B. & Solís A. 2001: 207.

Descrito de: Costa Rica: Heredia: Parque Nacional Braulio Carrillo, El Ceibo; Alajuela: est. Eladios, Ref. Peñas Blancas, res. Biól. Monteverde; Res. Biól. Alberto Brenes, Río Sn. Lorencito; sector San Ramón de Dos Ríos, 1,5 km NO Hda. Nueva Zelandia; Limón: sector Cerro Cocorí.

O. belorhinus sensu Howden & Young 1981, Peck & Howden 1984, Gill 1991 (*vide* Kohlmann & Solís 2001).

Krajcik 2006: 106 – Kohlmann *et al.* 2007: 31.

Distribución: Costa Rica, Panamá.

63. *Onthophagus gibsoni* Howden & Génier

Howden H. F. & Génier F. 2004: 66.

Descrito de: México: Oaxaca: Nochixtlan; Puebla: 6 km S Chila.

Krajcik 2006: 107.

Distribución: México.

64. *Onthophagus gilli* Delgado & Howden

Delgado L. & H. F. Howden 2000: 35.

Descrito de: México: Guerrero: La Guitarra, Heliodoro Castillo.

Krajcik 2006: 107.

Distribución: México.

65. *Onthophagus grataehelena* Kohlmann & Solís

Kohlmann B. & Solís A. 2001: 204.

O. belorhinus sensu Howden & Young 1981, Peck & Howden 1984 (*vide* Kohlmann & Solís 2001).

Descrito de: Costa Rica: San José: Cerros Escazú, Salvaje.

Krajcik 2006: 108 – Delgado, Peraza & Deloya 2006: 9 – Kohlmann *et al.* 2007: 31.

Distribución: Costa Rica, Panamá.

66. *Onthophagus guatemalensis* Bates

Bates H. W. 1886: 73.

Descrito de: British Honduras [actualmente: Belize] R. Sartoon; Guatemala: Capetillo, San Joaquin.

Boucomont & Gillet 1927: 205 – Boucomont 1932: 310 – Blackwelder 1944: 211 – Howden &

Cartwright 1963: 8 – Zunino 2003: 70 – Krajcik 2006: 108.

Distribución: México, Guatemala, Belize.

67. *Onthophagus haematopus* Harold

Harold E. 1875: 215.

Descrito de: Brasil: Bahía y Pará.

Boucomont & Gillet 1927: 206 – Blackwelder 1944: 211 – Escobar 2000a: 121 – Escobar 2000b: 209

– Vaz de Mello 2000: 194 – Medina, Lopera–Toro, Vítolo & Gill 2001: 139 – Pulido, Riveros,

Gast & Hildedrand 2003: 54 – Spector & Ayzama 2003: 398 – Celi, Terneus, Torres & Ortega

2004: 45 – Krajcik 2006: 108.

Distribución: Colombia, Brasil, Bolivia.

O. haematopus fue reseñado por Boucomont 1932: 304, 330, como variedad de *O. rubrescens* Blanchard. Blackwelder (1944), lo reseña como especie aparte, mientras Vulcano y Pereira (1967) registran "*O. rubrescens haematopus*", atribuyéndole aparentemente el nivel de subespecie.

68. *Onthophagus halffteri* Zunino

Zunino M. 1981: 77.

Descrito de: México.

Zunino & Halffter 1988a: 55 – Zunino & Halffter 1988b: 19 – Delgado 1999: 33 – Zunino 2003: 68 –

(*O. halffteri* ?) Krajcik 2006: 108.

Distribución: México.

69. *Onthophagus hecate* (Panzer)

Scarabaeus hecate Panzer G. W. F. 1794: 5.

Descrito de: América del Norte.

Onthophagus furcicollis Dejean 1836: 157 (Harold, 1869).

Onthophagus lama Dejean 1836: 157 (Harold, 1869).

Onthophagus latebrosus Fabricius 1801: 34 (Harold, 1869).

Onthophagus obtectus Palisot de Beauvois 1805: 2 (Harold, 1869).

Onthophagus sayi Castelnau 1840: 87 (Harold, 1869).

Onthophagus scabricollis Kirby 1837: 126.

Onthophagus hecate hecate (Panzer): Brown 1929.

LeConte 1859: 41 – Boucomont & Gillet 1927: 205-206 – Boucomont 1932: 309 – Howden & Cartwright 1963: 115 – Goidanich & Malan 1964: 245 – Halffter & Matthews 1966: 41-128-223-225-226-234 – Salamanna 1972: 317 – Fincher 1975: 319 – Edmonds & Halffter 1978: 316 – Howden & Scholtz 1986: 314 – Jameson 1989: 30 – Anduaga & Halffter 1991a: 155 – Anduaga 2000: 130 – Emlen & Nijhout 2000: 675 – Emlen 2000: 404 – Smith 2003: 30 – (*Onthophagus hecate* ?) Krajcik 2006: 108.

Onthophagus hecate blatchelyi Brown 1929: 86.

Descrito de: Estados Unidos: Florida.

Smith 2003: 30 – Krajcik 2006: 108.

Distribución: Estados Unidos.

70. *Onthophagus hidalgus* Zunino & Halffter

Zunino M. & Halffter G. 1988a: 97.

Descrito de: México: Nuevo León: Cerro Potosí (Galeana).

Zunino 2003: 68 – Krajcik 2006: 109.

Distribución: México.

71. *Onthophagus hippopotamus* Harold

Harold E. 1869: 507.

Descrito de: México: San Antonio de Arriba.

Boucomont & Gillet 1927: 206 – Boucomont 1932: 315 – Blackwelder 1944: 211 – Howden, Cartwright & Halffter 1956: 12 – Halffter & Matthews 1966: 46-47-48-86 – Zunino 1980: 11 – Paulian 1988: 545 – Zunino & Halffter 1988a: 51 – Zunino & Halffter 1988b: 19 – Lobo & Halffter 1994: 1-3 – Delgado 1999: 33 – Martínez & Cruz 1999: 806 – Lobo & Halffter 2000: 122 – Zunino 2003: 68 – Anduaga, Zunino & Halffter 2004: 32 – Morón 2004: 157 – Krajcik 2006: 109.

Distribución: México.

72. *Onthophagus hirculus* Mannerheim

Mannerheim C. G. 1829: 39.

Descrito de: Brasil: Minas Geraes.

Onthophagus aeneus Blanchard C. E. 1843: 183 (Boucomont, 1932).

Onthophagus brasiliensis Harold E. 1859: 224 (Boucomont, 1932).

Gemminger & Harold 1869 : 1030 – Lafone Quevedo 1911: 190 – Boucomont & Gillet 1927: 206 – Boucomont 1932: 301 – Blackwelder 1944: 211 – Martínez 1959 : 109 – Halffter & Matthews 1966: 31-128-183-225 – Vulcano & Pereira 1967: 563 – Martínez 1987: 69 – Monteresino, Martínez & Zunino 1996: 110 – Morelli & Gonzalez-Vainer 1997: 197 – Zunino & Halffter 1997: 161 – Gonzalez-Vainer & Morelli 199: 303-307-308 – Martínez, Gonzalez-Vainer & Morelli 1999 : 127 – Escobar 2000b: 209 – Vaz de Mello 2000: 194 – Medina, Lopera-Toro, Vítolo & Gill 2001: 139 – Vaz de Mello, Reis & Louzada 2001: 31 – Marchiori, Caldas & Almeida 2003 – Marchiori 2003 : 378 – Martínez & Lumaret 2003 : 15 – Spector & Ayzamar 2003: 398 – Krajcik 2006: 109.

Distribución: Cuba, Colombia, Brasil, Bolivia Paraguay, Uruguay, Argentina.

73. *Onthophagus hircus* Billberg

Billberg G. J. 1815: 274.

Descrito de: Brasil: Rio de Janeiro.

Boucomont & Gillet 1927: 206 – Boucomont 1932: 326 – Blackwelder 1944: 211 – Vaz de Mello 2000: 194 – Krajcik 2006: 109.

Distribución: Brasil.

Según Boucomont (1932), *O. hircus*, descrito de Rio de Janeiro, podría corresponder a *O. bidentatus* Drap. El mismo autor señala que el material típico no ha sido encontrado en el Museo de Uppsala. Blackwelder lo enlista solamente con referencia a la descripción original; Vulcano & Pereira no reseñan *O. hircus*.

Sin disponer de mayor información, proponemos que se considere a *O. hircus* como ***nomen inquirendum***.

74. *Onthophagus hoepfneri* Harold

Harold E. 1869: 512 (*O. Höpfneri*; *O. parvulus* Dej. Cat. , 3 ed. p. 158: *nomen nudum* [nota nuestra]).

Descrito de: México: Veracruz.

Onthophagus arizonensis Schaeffer 1909: 382 (Robinson, 1948 – Howden & Cartwright 1963).

Onthophagus texanus.

Schaeffer 1914: 382 (Robinson, 1948).

Onthophagus landolti: (Robinson, 1948, nec Harold, 1880).

Boucomont & Gillet 1927: 206 – Boucomont 1932: 312–326 (*Hopfneri*) – Robinson 1948: 176 – Howden & Cartwright 1963: 95 – Gill 1991: 215 – Deloya 1992: 22 – Halffter, Favila & Halffter 1992 – Montes de Oca & Halffter 1995: 167 – Zunino & Halffter 1997: 162 – Deloya & Morón 1998: 21 – Maes 1999: 654 – Lobo & Halffter 2000: 122 – Halffter & Arellano 2002: 148-151 – Kohlmann & Solís 2001: 209 – Navarrete-Heredia, Delgado & Fierros-López 2001: 57 – Smith 2003: 30 – Zunino 2003: 72 – Pineda, Moreno, Escobar & Halffter 2005: 404 – Krajcik 2006: 109 – (*hopfneri*) Kohlmann *et al.* 2007: 31.

Distribución: Estados Unidos, México, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica.

De acuerdo al Código Internacional de Nomenclatura Zoológica que no permite utilizar símbolos tipográficos, el nombre correcto debe ser *O. hoepfneri*, tomando en cuenta la absoluta correspondencia, en alemán, entre las grafías “ö” y “oe”.

[*O. hoogstraali* Saylor 1943] reseñado por Krajcik 2006: 109. Zunino & Halffter (1997) han establecido la sinonimia *O. hoogstraali* = *Liatongus* (sub *Oniticellus*) *rhinocerulus* Bates 1890.

75. *Onthophagus howdenorum* Zunino & Halffter

Zunino M. & Halffter G. 1988a: 142.

Descrito de: México: Oaxaca: Zona de Ayoquezco de Aldama (Carretera Oaxaca–Puerto Escondido)

Zunino 2003: 68 – Krajcik 2006: 109.

Distribución: México.

76. *Onthophagus igualensis* Bates

Bates H. W. 1886: 77.

Descrito de: México: Guerrero: Iguala y Chilpancingo.

Boucomont & Gillet 1927: 206 – Boucomont 1932: 314 – Blackwelder 1944: 211 – Kohlmann & Sánchez 1984: 4 – Morón 1986: 96 – Deloya 1992: 4-5 – García Real 1995: 52 – Zunino & Halffter 1997: 162 – Anduaga 2000: 130 – Halffter & Arellano 2002: 151 – Navarrete – Heredia, Delgado & Fierros-López 2001: 57 – Zunino 2003: 72 – Krajcik 2006: 110.

Distribución: México.

77. *Onthophagus incensus* Say

Say T. 1835: 173.

Descrito de: México.

Onthophagus curvicornis Latreille var. *incensus* : Boucomont 1932: 308

Lacordaire 1856: 109 – Harold 1880: 30 – Blackwelder 1944: 211 – Howden & Cartwright 1963: 24 – Halffter & Matthews 1966: 128–183–232–233 – (*O. curvicornis incensus*) Vulcano & Pereira 1967 – Howden & Young 1981: 98 – Deloya 1992: 22 – Deloya, Burgos, Blackaller & Lobo 1993: 41 – Martín Piera & Lobo 1993: 323 – García Real 1995: 52 – Delgado 1997: 42 – Zunino & Halffter 1997: 161 – Martínez, Montes de Oca & Cruz 1998: 1 – Maes 1999: 655 – Martínez & Cruz 1999: 806 – Emlen & Nijhout 2000: 674 – Escobar 2000b: 209 – Lobo & Halffter 2000: 118-122 – Kohlmann & Solís 2001: 210 – Martínez & Lumaret 2003: 16 – Smith 2003: 30 – Zunino 2003: 71 – Arellano, Favila & Huerta 2004: 5 – Celi, Terneus, Torres & Ortega 2004: 45 – Pineda, Moreno, Escobar & Halffter 2005: 404 – Krajcik 2006: 110 – Escobar, Halffter & Arellano 2007: 205 – Kohlmann *et al.* 2007: 31.

Distribución: Estados Unidos, México, Guatemala, Honduras, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia, Venezuela, Ecuador.

78. *Onthophagus inediapterus* Kohlmann & Solís

Kohlmann B. & Solís A. 2001: 213.

Descrito de: Costa Rica: Punta Arenas: Estación Pittier, Cerro Frantzius, Río Claro, Cerro Gemelo

Krajcik 2006: 111 – Kohlmann *et al.* 2007: 31.

Distribución: Costa Rica, (Panamá).

Kohlmann y Solís (2001) indican como “ámbito” de esta especie Costa Rica y Panamá, aunque reseñan material exclusivamente costarricense. Kohlmann *et al.* (2007) la indican como endémica de Costa Rica.

79. *Onthophagus inflaticollis* Bates

Bates H. W. 1889: 390.

Descrito de: México: Guerrero: Omiltemi.

Boucomont & Gillet 1927: 206 – Boucomont 1932: 315 – Blackwelder 1944: 211 – Zunino 1980: 9 –

Zunino & Halffter 1988a: 167 – Delgado & Howden 2000: 35 – Kohlmann & Solís 2001: 214 –
Zunino 2003: 68 – Krajcik 2006: 111.

Distribución: México.

80. *Onthophagus iodiellus* Bates

Bates H. W. 1886: 73.

Descrito de: México : Parada Cerro de Plumas.

Boucomont & Gillet 1927: 206 – Boucomont 1932: 312 – Blackwelder 1944: 211 – Zunino &
Halffter 1997: 162 – Zunino 2003: 72 – Krajcik 2006: 111.

Distribución: México.

81. *Onthophagus janthinus* Harold

Harold E. 1875: 68.

Descrito de: Brasil: Rio de Janeiro.

Boucomont & Gillet 1927: 206 – Boucomont 1932: 306 – Blackwelder 1944: 211 – Zunino &
Halffter 1997: 161 – Vaz de Mello 2000: 194 – Krajcik 2006: 111.

Distribución: Brasil.

82. *Onthophagus knausi* Brown

Brown W. J. 1927: 130.

Descrito de: Estados Unidos: Kansas: Morris Co.

Onthophagus anthracinus Dawson R. W. 1924: 73 [*nec* Harold: ver discusión nuestra en *O. anthraci-*
nus].

Boucomont 1932: 312 – Howden & Cartwright 1963: 76 – Zunino & Halffter 1997: 162 – Smith
2003: 30 – Krajcik 2006: 112.

Distribución: Estados Unidos.

83. *Onthophagus knulli* Howden & Cartwright

Howden H. F. & Cartwright 1963: 69.

Descrito de: Estados Unidos: Arizona: [West of Portal (On the grounds of the Southwestern Research
Station of the American Museum)] Southwestern Research Station Portal, Base of Pinal Mts.,
Canelo, Chiricahua Mts., Globe, Huachuca Mts., Nogales, Mt. Washington, Oracle, Madera
Canyon Sta. Rita Mts., Palmerlee Miller Canyon, Patagonia, Payson, Pepper Sauce Canyon Sta.
Catalina Mts., Pinal Mts., Prescott, Ramsay Canyon Sierra Ancha Mts., Sycamore Canyon,
Yanks Spring, Pajaritos Mts.; New Mexico: Rodeo.

Delgado 1997: 42 – Zunino & Halffter 1997: 162 – Navarrete-Heredia, Delgado & Fierros-López
2001: 57 – Smith 2003: 30 – Krajcik 2006: 112.

Distribución: Estados Unidos, México.

84. *Onthophagus landolti* Harold 1880

Onthophagus landolti landolti Harold (Howden & Cartwright 1963).

Harold E. 1880: 34.

Descrito de: Colombia: Ocaña y Venezuela: la Guayra.

Onthophagus hoepfneri: (Robinson, 1948 *nec* Harold 1869).

Boucomont & Gillet 1927: 206 – Boucomont 1932: 314 – Blackwelder 1944: 211 – Edmonds &
Halffter 1978: 316 – Howden & Gill 1981: 112 – Gill 1991: 223 – Deloya 1992: 22 – Halffter,
Favila & Halffter 1992 – Escobar 1997 – Zunino & Halffter 1997: 162 – Maes 1999: 655 – Es-
cobar 2000b: 209 – Halffter & Arellano 2002 – Kohlmann & Solís 2001: 214 – Medina, Lopera-
Toro, Vítolo & Gill 2001: 139 – Navarrete-Heredia, Delgado & Fierros-López 2001: 57 – Es-
trada & Coates-Estrada 2002: 1911 – Bustos & Lopera: 2003: 61 – Hernandez, Maes, Harvey,
Vilchez, Medina & Sánchez 2003: 96 – Zunino 2003: 71-72 – Smith 2003: 30 – Krajcik 2006:
112 – Kohlmann *et al.* 2007: 31.

Onthophagus landolti texanus Schaeffer, 1914. (Howden & Cartwright 1963: 91).

Descrito de: Estados Unidos: Texas: Brownsville.

Halffter & Matthews 1966: 38-128-129 – Montes de Oca & Halffter 1995: 167 – Zunino & Halffter
1997: 162 – Smith 2003: 30 – Krajcik 2006: 112.

Distribución: Estados Unidos, Guatemala, Belize, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colom-
bia, Venezuela.

85. *Onthophagus lebasi* Boucomont

Boucomont A. 1932: 309.

Descrito de: Colombia: Cartagena.

Blackwelder 1944: 211 – Vulcano & Pereira 1967: 563 – Howden & Young 1981: 109 – Hanski &

Cambefort 1991 – Escobar 1997 – Zunino & Halffter 1997: 162 – Escobar 2000b: 209 – Medina, Lopera-Toro, Vítolo & Gill 2001: 139 – Maes 1999: 655 – Bustos & Lopera 2003: 61 – Krajcik 2006: 114.

Distribución: Nicaragua, Panamá, Colombia, Venezuela.

86. *Onthophagus lecontei* Harold

Harold E. 1871: 115.

Descrito de: Norte de México.

Boucomont & Gillet 1927: 206 – Boucomont 1932: 312 – Blackwelder 1944: 211 – Howden & Cartwright 1963: 8 – Deloya, Burgos, Blackaller & Lobo 1993: 42 – Delgado 1997: 43 – Zunino & Halffter 1997: 162 – Martínez, González & Morelli 1999: 127 – Anduaga 2000: 130 – Lobo & Halffter 2000: 122 – Morón, Aragón, Tapia-Rojas & Rojas-García 2000: 91 – Zunino 2003: 72 – Howden & Génier 2004: 64 – Krajcik 2006: 114.

Distribución: Estados Unidos, México.

87. *Onthophagus limonensis* Kohlmann & Solís

Kohlmann B. & Solís A. 2001: 217.

Descrito de: Costa Rica: Limón, Ruta Puerto Lindo, 3 km norte del puente del Río Suerte, Sector Cendrales de la Rita.

Krajcik 2006: 115 – Delgado, Peraza & Deloya 2006: 9 – Kohlmann *et al.* 2007: 31.

Distribución: Costa Rica.

88. *Onthophagus lojanus* Balthasar

Balthasar V. 1939: 44.

Descrito de: Ecuador: Loja in den Ostkordilleren, Sabanilla.

Martínez 1947: 112 – Delgado 1995: 60 – Delgado & Pensado 1998: 75 – Celi, Terneus, Torres & Ortega 2004: 45 – Krajcik 2006: 115.

Distribución: Ecuador.

89. *Onthophagus longimanus* Bates

Bates H. W. 1886: 76.

Descrito de: México : Córdoba.

Boucomont & Gillet 1927: 206 – Boucomont 1932: 313 – Blackwelder 1944: 211 – Deloya 1992: 22 – Zunino & Halffter 1997: 162 – Zunino 2003: 72 – Krajcik 2006: 115.

Distribución: México, Guatemala.

90. *Onthophagus luismargaritorum* Delgado

Delgado L. 1995: 57-61.

Descrito de: México: Veracruz: Córdoba, Guadalupe del Barreal.

Delgado & Pensado 1998: 75 – Krajcik 2006: 116 – Delgado, Peraza & Deloya 2006: 9.

Distribución: México.

91. *Onthophagus marginatus* Laporte

Laporte de Castelnau F. L. 1840: 87.

Descrito de: Cuba.

Boucomont & Gillet 1927: 206 – Boucomont 1932: 327 – Blackwelder 1944: 211 – Matthews 1966: 9 – Zunino 1990: 719 – Krajcik 2006: 117.

Distribución: Cuba.

92. *Onthophagus marginicollis* Harold

Harold E. 1880: 31.

Descrito de: Colombia: Ambalema.

Boucomont & Gillet 1927: 206 – Boucomont 1932: 303 – Blackwelder 1944: 211 – Pereira & Halffter 1961: 65 – Halffter & Matthews 1966: 73 – Vulcano & Pereira 1967: 563 – Howden & Young 1981: 107 – Blanco Casanova 1988: 47 – Gill 1991: 223 – Delgado 1997: 43 – Escobar 1997 – Zunino & Halffter 1997: 161 – Maes 1999: 655 – Emlen & Nijhout 2000: 676 – Escobar 2000b: 209 – Vaz de Mello 2000: 194 – Barbero 2001: 20 – Kohlmann & Solís 2001: 219 – Medina, Lopera-Toro, Vítolo & Gill 2001: 139 – Bustos & Lopera 2003: 61 – Hernandez, Maes, Harvey, Vilchez, Medina & Sánchez 2003: 96 – Zunino 2003: 71 – Krajcik 2006: 117 – Kohlmann *et al.* 2007: 31.

Distribución: México, Guatemala, Cuba, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia, Venezuela, Guayana, Perú, Brasil, Bolivia.

93. *Onthophagus mariozuninoi* Delgado, Navarrete & Blackaller

Delgado L. , Navarrete J. L. & Blackaller J. 1993: 122.

Descrito de: México: Morelos: Tlayacapan, San José de los Laureles.

Delgado 1997: 43 – Navarrete & Galindo 1997: 3 – Zunino & Halffter 1997: 162 – Anduaga 2000: 130 – Navarrete–Heredia, Delgado & Fierros–López 2001: 57 – Zunino 2003: 72 – Krajcik 2006: 117.

Distribución: México.

94. *Onthophagus maya* Zunino

Zunino M. 1981: 78.

Descrito de: México: Chiapas: Laguna Bélgica, Ocozautla.

Morón 1985: 98 – Morón, Villalobo & Deloya 1985 – Morón 1987: 290 – Morón 1993: 11 – Delgado & Deloya 1990: 211 – Delgado 1995: 60 – Zunino & Halffter 1997: 165 – Delgado & Pensado 1998: 75 – Zunino 2003: 74 – Krajcik 2006: 117 – Delgado, Peraza & Deloya 2006: 9.

Distribución: México, Belize.

95. *Onthophagus maclevei* Howden & Génier

Howden H. F. & Génier F. 2004: 54.

Descrito de: México: Sonora: 7,2 mi NW Yecora.

Krajcik 2006: 117.

Distribución: México.

96. *Onthophagus medorensis* Brown

Brown W. J. 1929: 204.

Descrito de: Estados Unidos: Oklahoma: Payne County.

Onthophagus guatemalensis Schaeffer 1914: 295 *nec* Bates (Boucomont, 1932).

Boucomont 1932: 309 – Leng & Mutchler 1933: 38 – Howden 1955: 65 – Howden & Cartwright 1963: 112 – Halffter & Matthews 1966: 38-66-128-167 – Howden & Scholtz 1986: 314 – Paulian 1988: 563 – García Real 1995: 52 – Smith 2003: 30 – Morón 2004: 152 – Krajcik 2006: 117.

Distribución: Estados Unidos.

García Real 1995: 52 registra *O. medorensis* para México: Jalisco: Sierra de Manantlán. Es posible que en realidad se trate de alguna especie del conjunto *O. velutinus* y especies afines.

97. *Onthophagus mesoamericanus* Zunino & Halffter

Zunino M. & Halffter G. 1988a: 123.

Descrito de: Costa Rica: Provincia de San José: Cedros.

Distribución: Costa Rica.

Según Kohlmann & Solís 2001, aceptado por Krajcik 2006 (99) *O. mesoamericanus* sería sinónimo de *O. cyanellus* Bates.

98. *Onthophagus mexicanus* Bates

Bates H. W. 1886: 72.

Descrito de: México: Alvarez Mountains.

Boucomont & Gillet 1927: 207 – Boucomont 1932: 310 – Blackwelder 1944: 211 – Halffter & Matthews 1966: 39-54-62 – Kohlmann & Sánchez 1984: 4 – Deloya, Burgos, Blackaller & Lobo 1993: 41 – Zunino & Halffter 1997: 159 – Vaz de Mello, Louzada & Schoereder 1998: 213 – Morón, Aragón, Tapia-Rojas & Rojas-García 2000: 91 – Navarrete-Heredia, Delgado & Fierros-López 2001: 57 – Estrada & Coates-Estrada 2002: 1911 – Zunino 2003: 70 – Krajcik 2006: 118.

Distribución: Mexico.

99. *Onthophagus micropterus* Zunino & Halffter

Zunino M. & Halffter G. 1981: 95.

Descrito de: Costa Rica: San José: 21 km NE San Isidro del General.

Delgado & Deloya 1990: 211 – Zunino & Halffter 1997: 165 – Delgado & Howden 2000: 35 – Kohlmann & Solís 2001: 221 – Krajcik 2006: 118 – Kohlmann *et al.* 2007: 31.

Distribución: Costa Rica.

100. *Onthophagus mirabilis* Bates

Bates H. W. 1886: 74.

Descrito de: Ecuador: Río Morona.

Onthophagus orphnoides Bates 1886: 75 (Howden & Young 1981).

Descrito de: Panama, Volcan de Chiriqui 2500 a 4000 feet (*Champion*).

Boucomont & Gillet 1927: 206 – Boucomont 1932: 310 – Blackwelder 1944: 211 – Howden & Young 1981: 116 – Delgado & Deloya 1990: 211 – Howden & Gill 1993: 1098 – Zunino & Halfpeter 1997: 165 – Delgado 1995: 57 – Génier & Howden 1999: 134 – Escobar 2000b: 209 – Medina, Lopera-Toro, Vítolo & Gill 2001: 140 – Génier & Medina 2004: 610-612 – Krajcik 2006: 118.

Distribución: Panamá, Colombia, Ecuador.

En 1981 Howden & Young establecieron la sinonimia *O. mirabilis* Bates = *O. orphnoides* Bates. En 1999 Génier & Howden revalidaron *Onthophagus orphnoides*, que según tales autores sería vicariante de *O. mirabilis* al sur del Istmo de Panamá.

101. *Onthophagus moroni* Zunino & Halfpeter

Zunino M. & Halfpeter G. 1988b: 19.

Descrito de: México: Puebla: Cuetzalan, interior de la cueva de Tasalolpan.

Delgado 1999: 33 – Zunino 2003: 68 – Krajcik 2006: 119.

Distribución: México.

102. *Onthophagus nabeleki* Balthasar

Balthasar V. 1939: 43.

Descrito de: Ecuador, “aus verschiedesten”.

Martínez, 1947: 112 – Zunino & Halfpeter 1997: 161 – Escobar 2000b: 209 – Medina, Lopera-Toro, Vítolo & Gill 2001: 140 – Krajcik 2006: 119.

Distribución: Colombia, Ecuador.

103. *Onthophagus nasicornis* Harold

Harold E. 1869: 511.

Descrito de: México: Tuxtla, Córdoba.

Boucomont & Gillet 1927: 206 – Boucomont 1932: 301 – Blackwelder 1944: 211 – Morón 1979: 439 – Morón 1985: 98 – Morón, Villalobo & Deloya 1985 – Morón 1986: 96 – Delgado & Deloya 1990: 211 – Deloya 1992: 22 – Delgado 1995: 57 – Zunino & Halfpeter 1997: 165 – Estrada & Coates-Estrada 2002: 1911 – Carrillo-Ruíz & Morón 2003: 105 – Zunino 2003: 73-74 – Morón 2004: 156 – Pineda, Moreno, Escobar & Halfpeter 2005: 404 – Krajcik 2006: 117.

Distribución: México.

104. *Onthophagus nasutus* Guérin-Ménéville

Guérin-Ménéville F. E. 1855: 589.

Descrito de: Amazonas.

Harold 1880: 35 – Boucomont & Gillet 1927: 206-207 – Boucomont 1932: 300 – Blackwelder 1944: 211 – Vulcano & Pereira 1967: 565 – Delgado & Deloya 1990: 211 – Delgado 1995: 57 – Zunino & Halfpeter 1997: 165 – Escobar 2000b: 209 – Vaz de Mello 2000: 194 – Medina, Lopera-Toro, Vítolo & Gill 2001: 140 – Krajcik 2006: 120.

Distribución: Colombia, Brasil.

105. *Onthophagus navarretorum* Delgado & Capistan

Delgado L. & Capistan F. 1996: 157-158.

Descrito de: México: Morelos: Tlacayapan, San José de los Laureles.

Anduaga 2000: 130 – Zunino 2003: 68 – Krajcik 2006: 117.

Distribución: México.

106. *Onthophagus nemorivagus* Kohlmann & Solís

Kohlmann B. & Solís A. 2001: 223.

Descrito de: Costa Rica : Guanacaste: Parque Nacional Guanacaste, 9 km sur de Santa Cecilia, Estación Pitilla.

Krajcik 2006: 117 – Delgado, Peraza & Deloya 2006: 9 – Kohlmann *et al.* 2007: 31.

Distribución: Costa Rica.

107. *Onthophagus neomirabilis* Howden

Howden H. F. 1973: 334.

Descrito de: México: Oaxaca: 15 millas al sur del Valle Nacional.

Zunino, 1981: 75 – Delgado & Deloya 1990: 211 – Howden & Gill 1993: 1099 – Delgado 1997: 44 – Zunino & Halfpeter 1997: 165 – Génier & Howden 1999: 138 – Zunino 2003: 74 – Krajcik 2006: 120.

Distribución: México, Guatemala.

Ver *O. brevicornis*.

108. *Onthophagus nitidior* Bates

Bates H. W. 1886: 67.

Descrito de: México: Juquila, Yautepec.

Boucomont & Gillet 1927: 207 – Boucomont 1932: 307 – Blackwelder 1944: 211 – Kohlmann & Sánchez 1984: 4 – Deloya, Burgos, Blackaller & Lobo 1993: 42 – Delgado 1997: 44 – Zunino & Halfpter 1997: 161 – Navarrete–Heredia, Delgado & Fierros-López 2001: 57 – Zunino 2003: 71 – Krajcik 2006: 120.

Distribución: México.

109. *Onthophagus notiodes* Solís & Kohlmann

Solís A. & B. Kohlmann 2003: 2.

Descrito de: Costa Rica : Cartago: Turrialba, Grano de Oro, Chirripó; Heredia: P. N. Braulio Carrillo Krajcik 2006: 121 – Delgado, Peraza & Deloya 2006: 9 – Kohlmann *et al.* 2007: 31.

Distribución: Costa Rica.

110. *Onthophagus nubilus* Kohlmann & Solís

Kohlmann B. & Solís A. 2001: 224.

Descrito de: Costa Rica San José: Estación Las Nubes de Santa Elena. Krajcik 2006: 121.

Distribución: Costa Rica.

111. *Onthophagus nudifrons* Balthasar

Balthasar V. 1939: 46.

Descrito de: Sur de México.

Martínez, 1947: 112 – Krajcik 2006: 121.

Distribución: México.

Esta especie, cuya descripción y datos de captura aparecen muy vagos, no ha vuelto a ser capturada. Faltando más información, se considera a *O. nudifrons* como *nomen inquirendum*.

112. *Onthophagus nyctopus* Bates

Bates H. W. 1886: 68.

Descrito de: Panamá: Bugaba, Volcan de Chiriqui.

Boucomont & Gillet 1927: 207 – Boucomont 1932: 305 – Blackwelder 1944: 211 – Howden & Young 1981 : 103 – Gill 1991: 215 – Zunino & Halfpter 1997: 161 – Escobar 2000b: 209 – Kohlmann & Solís 2001: 225 – Medina, Lopera-Toro, Vítolo & Gill 2001: 140 – Zunino 2003: 71 – Krajcik 2006: 121 – Kohlmann *et al.* 2007: 32.

Distribución: México, Costa Rica, Panamá, Colombia.

113. *Onthophagus oklahomensis* Brown

Brown W. J. 1927: 128.

Descrito de: Estados Unidos: Oklahoma: Payne Co.

Boucomont 1932: 319 – Howden & Cartwright 1963: 82 – Halfpter & Matthews 1966: 38-66-128 – Woodruff 1973: 69 – Fincher 1975: 319 – Edmonds & Halfpter 1978: 16 – Howden & Scholtz 1986: 314 – Anduaga 2000: 130 – Smith 2003: 30 – (*O. oklahomesis*) Krajcik 2006: 122.

Distribución: Estados Unidos.

114. *Onthophagus onorei* Zunino & Halfpter

Zunino M. & Halfpter G. 1997: 168.

Descrito de: Ecuador: Napo: La Joya de los Sachis.

Krajcik 2006: 122.

Distribución: Ecuador.

115. *Onthophagus onthochromus* Arrow 1913

Arrow G. J. 1913: 460.

Descrito de: Brasil: Matto Grosso, Madura, Mancore railroad.

Boucomont 1932: 318 – Blackwelder 1944: 211 – Vulcano & Pereira 1967: 562 – Spector & Ayzamar 2003: 398 – Krajcik 2006: 122.

Distribución: Brasil, Bolivia.

116. *Onthophagus ophion* Erichson

Erichson W. F. 1847: 105.

Descrito de: Perú.

Boucomont & Gillet 1927: 207 – Boucomont 1932: 305 – Blackwelder 1944: 211 – Halfpter & Mat-

thews 1966: 37 – Vulcano & Pereira 1967: 564 – Zunino & Halffter 1997: 161 – Krajcik 2006: 122.

Distribución: Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia.

117. *Onthophagus orpheus orpheus* (Panzer) (Howden & Cartwright, 1963)

Scarabaeus orpheus Panzer G. W. F. 1794: tab. 5.

Descrito de: América boreal.

Sturm 1843: 107 – Haldeman & LeConte 1853: 54 – Lacordaire 1856: 108 – LeConte 1859: 41 – Gemminger & Harold 1869: 1034 – Schaeffer 1914: 295 – Leng 1920: 249 – Boucomont & Gillet 1927: 207 – Boucomont 1932: 311 – Howden, Cartwright & Halffter 1956: 11 – Howden & Cartwright 1963: 47 – Halffter & Matthews 1966: 46- 47-48 – Woodruff 1973: 70 – Paulian 1988: 545 – Delgado 1999: 33 – Sikes 2003: 12 – Smith 2003: 30 – Krajcik 2006: 122.

Onthophagus orpheus canadensis (Fabricius) 1801: 34 (Howden & Cartwright, 1963).

Copris canadensis Fabricius, 1801.

Onthophagus canadensis (Fabricius) Sturm 1826.

Descrito de: Canada.

Halffter & Matthews 1966: 48 – Paulian 1988: 546 – Morón 2004: 157 – Smith 2003: 30 – no reseñado por Krajcik 2006, quien por otra parte enlista (p. 97) *O. concinnus* como especie propia

Onthophagus concinnus (Laporte) Boucomont & Gillet 1927 *vide* Howden & Cartwright 1963.

Onthophagus orpheus pseudorpeus Howden & Cartwright 1963: 53.

Descrito de: Canada: Manitoba: Onah, 30 mmi. East of Souris.

Halffter & Matthews 1966: 48 – Vulinec & Davis 1984 – Smith 2003: 30 – Krajcik 2006: 122

Distribución: Canada, Estados Unidos.

118. *Onthophagus orphnoides* Bates

Bates H. W. 1886.

Descrito de: Panamá: Volcan de Chiriqui.

Boucomont 1932: 297 – Blackwelder 1944: 212 – Génier & Howden 1999 – Kohlmann & Solís 2001: 227 – Krajcik 2006: 122 – Kohlmann *et al.* 2007: 32.

Distribución: Costa Rica, Panamá.

Ver *O. mirabilis*.

119. *Onthophagus osculatii* Guérin-Ménéville

Guérin-Ménéville F. E. 1855: 589.

Descrito de: Amazonas.

Harold 1880: 30 – Boucomont & Gillet 1927: 207 – Boucomont 1932: 305 – Blackwelder 1944: 212 – Vulcano & Pereira 1967: 564 – Martínez 1986: 69 – Zunino & Halffter 1997: 161 – Escobar 2000b: 209 – Vaz de Mello 2000: 194 – Medina, Lopera-Toro, Vítolo & Gill 2001: 140 – Krajcik 2006: 122.

Distribución: Colombia, Ecuador, Perú, Brasil.

120. *Onthophagus padrinoi* Delgado

Delgado L. 1999: 34.

Descrito de: México: Jalisco: San Sebastián del Oeste, Cerro de la Bufa.

Navarrete-Heredia, Delgado & Fierros-López 2001: 57 – Krajcik 2006: 123.

Distribución: México.

121. *Onthophagus pedester* Howden & Génier

Howden H. F. & Génier F. 2004: 58.

Descrito de: México: Oaxaca: 20 mi. S. Juchatengo.

Krajcik 2006: 123.

Distribución: México.

122. *Onthophagus pennsylvanicus* Harold

Harold E. 1871: 115.

Descrito de: Estados Unidos: Pennsylvania, Kentucky.

Onthophagus ovatus Melsheimer 1806: 4 (*nec* Linnaeus).

Onthophagus moeris Sturm 1826: 178.

Onthophagus falcipes Harold 1871: 115.

Horn 1875: 141 – Austin 1880: 25 – Henshaw 1885: 87 – Blatchley 1910: 920 – Schaeffer 1914: 297 – Leng 1920: 249 – Boucomont & Gillet 1927: 207 – Boucomont 1932: 318 – Howden & Cartwright 1963: 84 – Halffter & Matthews 1966: 38-40-66-128-225-226-234 – Woodruff

1973: 71 – Fincher 1975: 319 – Edmonds & Halffter 1978: 316 – Howden & Scholtz 1986: 314 – Jamenson 1989: 30 – Anduaga 2000: 130 – Smith 2003: 30 – Krajcik 2006: 124.

Distribución: Estados Unidos.

123. *Onthophagus petenensis* Howden & Gill

Howden H. F. & Gill B. D. 1993: 1096.

Descrito de: México: Chiapas: Bonampak Rd. , 100 km SE Palenque; Belize: Caves Branch.

Zunino & Halffter 1997: 165 – Krajcik 2006: 124.

Distribución: México, Belize.

124. *Onthophagus polyphemi polyphemi* Hubbard (Howden & Cartwright 1963)

O. polyphemi: Hubbard H. G. 1894: 70.

Descrito de: Estados Unidos: Florida: Crescent City.

Henshaw 1895: 22 – Schaeffer 1914: 293 – Leng 1920: 248 – Boucomont & Gillet 1927: 207 – Cartwright 1939: 285 – Howden, Cartwright & Halffter 1956: 35 – Howden & Cartwright 1963: 8 – Halffter & Matthews 1966: 46-47-49 – Woodruff 1973: 72 – Paulian 1988: 545-546 – Smith 2003: 30 – Morón 2004: 157 – Krajcik 2006: 126.

Onthophagus polyphemi sparsisetosus Howden & Cartwright 1963.

Descrito de: Estados Unidos: Alabama: 6 mi. southwest of Stapleton; Florida: near Clarksville; Mississippi: 6,5 mi. south of Lucedale.

Smith 2003: 30 – Krajcik 2006: 126.

Distribución: Estados Unidos.

125. *Onthophagus praecellens* Bates

Bates H. W. 1886: 70.

Descrito de: Costa Rica; Panama: Bugaba.

Boucomont & Gillet 1927: 207 – Boucomont 1932: 299 – Blackwelder 1944: 212 – Howden & Young 1981: 118 – Delgado & Deloya 1990: 211 – Gill 1991: 217 – Hanski & Cambefort 1991 – Zunino & Halffter 1997: 165 – Delgado 1995: 60 – Delgado & Pensado 1998: 75 – Emlen 2000: 404 – Escobar 2000b: 209 – Barbero 2001: 20 – Kohlmann & Solís 2001: 229 – Medina, Lopera-Toro, Vítolo & Gill 2001: 140 – Zunino 2003: 74 – Solís & Kohlmann 2003: 4 – Krajcik 2006: 126 – Delgado, Peraza & Deloya 2006: 9 – Kohlmann *et al.* 2007: 32.

Distribución: Guatemala, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia, Trinidad.

126. *Onthophagus propraecellens* Howden & Gill

Howden H. F. & Gill B. D. 1987: 219.

Descrito de: Costa Rica: Puntarenas: Monteverde.

– Delgado & Deloya 1990: 211 – Delgado 1995: 60 – Zunino & Halffter 1997: 165 – Kohlmann & Solís 2001: 231 – Delgado & Pensado 1998: 75 – Krajcik 2006: 126 – Delgado, Peraza & Deloya 2006: 9 – Kohlmann *et al.* 2007.

Distribución: Costa Rica, Panamá.

127. *Onthophagus pseudofuscus* Zunino & Halffter

Zunino M. & Halffter G. 1988a: 85.

Descrito de: México,; Sinaloa: Puerto Loberas.

Navarrete & Galindo 1997: 3 – Anduaga 2000: 130 – Navarrete-Heredia, Delgado & Fierros-López 2001: 57 – Zunino 2003: 68 – Krajcik 2006: 127.

Distribución: México.

128. *Onthophagus pseudoundulans pseudoundulans* Zunino & Halffter

Zunino M. & Halffter G. 1988a: 148.

Descrito de: México: Guerrero: Omiltemi.

Zunino 2003: 68 – Krajcik 2006: 127.

Onthophagus pseudoundulans howdeni Zunino & Halffter.

Zunino M. & Halffter G. 1988a: 151.

Descrito de: México: Oaxaca: Zona Ayoquezco de Aldama (carretera Oaxaca Puerto – Escondido) – Krajcik 2006: 127.

Distribución: México.

129. *Onthophagus ptox* Erichson

Erichson W. F. 1847: 10.

Descrito de: Perú.

Harold 1880: 32 – Boucomont & Gillet 1927 – Boucomont 1932: 302 – Blackwelder 1944: 212 –

Vulcano & Pereira 1967: 563 – Zunino & Halffter 1997: 161 – Vaz de Mello 2000: 194 – Krajcik 2006: 127.

Distribución: Colombia, Perú, Brasil, Bolivia.

130. *Onthophagus quetzalis* Howden & Gill

Howden H. F. & Gill B. D. 1993: 1101.

Descrito de: Costa Rica: Guanacaste: Estación Cacao; Alajuela: Zarcero. Panamá: Chiriqui: Finca Hartmann.

Zunino & Halffter 1997: 165 – Kohlmann & Solís 2001: 233 – Solís & Kohlmann 2003: 9 – Krajcik 2006: 128 – Kohlmann *et al.* 2007: 32.

Distribución: Costa Rica, Panamá.

Ver *Onthophagus xiphias* Solís & Kohlmann.

131. *Onthophagus ranunculus* Arrow

Arrow G. J. 1913: 461.

Descrito de: Brasil: Baturite Mts. (Prov. Ceara), Natal (Prov. R. Grande del Norte), Para.

Boucomont & Gillet 1927: 207 – Boucomont 1932: 302 – Blackwelder 1944: 212 – Zunino & Halffter 1997: 161 – Vaz de Mello 2000: 194 – Vaz de Mello, Reis & Louzada 2001: 3 – Machiori 2003: 378 – Marchiori, Caldas & Almedia 2003 – Krajcik 2006: 128.

Distribución: Brasil, Paraguay.

132. *Onthophagus reyesi* Zunino & Halffter

Zunino M. & Halffter G. 1988a: 146.

Descrito de: México: Michoacán: alrededores de Quiroga.

Delgado 1997: 44 – Zunino 2003: 68 – Krajcik 2006: 129.

Distribución: México.

133. *Onthophagus rhinolophus* Harold

Harold E. 1869: 510.

Descrito de: México: San Andres Tuxtla.

Boucomont & Gillet 1927: 207 – Boucomont 1932: 298 – Blackwelder 1944: 212 – Pereira & Halffter 1961: 64 – Halffter & Matthews 1966: 73 – Morón 1979: 439 – Morón 1985: 97 – Morón, Villalobo & Deloya 1985 – Morón 1987: 230 – Delgado & Deloya 1990: 211 – Deloya 1992: 22 – Halffter, Favila & Halffter 1992 – Morón & Blackaller 1997: 236-242 – Zunino & Halffter 1997: 165 – Delgado 1995: 60 – Delgado & Pensado 1998: 75 – Deloya & Morón 1998: 17-19 – Martínez & Cruz 1999: 806 – Estrada & Coates-Estrada 2002: 1911 – Carrillo-Ruiz & Morón 2003: 105 – Zunino 2003: 74 – Morón 2004: 155 – Pineda, Moreno, Escobar & Halffter 2005: 404 – Krajcik 2006: 128 – Delgado, Peraza & Deloya 2006: 9.

Distribución: México, Guatemala, Panamá, Venezuela.

134. *Onthophagus rhinophyllus* Harold

Harold E. 1868: 84.

Descrito de: Venezuela.

Harold 1880: 31 – Boucomont & Gillet 1927: 207 – Boucomont 1932: 299 – Blackwelder 1944: 212 – Delgado & Deloya 1990: 211 – Halffter, Favila & Halffter 1992 – Delgado 1995: 60 – Delgado & Pensado 1998: 75 – Medina, Lopera-Toro, Vítolo & Gill 2001: 140 – Krajcik 2006: 129 – Delgado, Peraza & Deloya 2006: 9.

Distribución: México, Guatemala, Colombia, Venezuela.

135. *Onthophagus rostratus* Harold

Harold E. 1869: 511.

Descrito de: México.

Boucomont & Gillet 1927: 208 – Boucomont 1932: 300 – Blackwelder 1944: 212 – Kohlmann & Sánchez 1984: 4 – Deloya 1988: 62 – Delgado & Deloya 1990: 211 – Zunino & Halffter 1997: 165 – García Real 1995: 52 – Delgado 1995: 57 – Vaz de Mello, Louzada & Schoereder 1998: 213 – Delgado 1999: 37 – Navarrete-Heredia, Delgado & Fierros-López 2001: 58 – Zunino 2003: 74.

Distribución: México.

136. *Onthophagus rubrescens* Blanchard

Blanchard C. É. 1843: 183.

Descrito de: Bolivia: Provincia de Yungas: Yanacuche, Chupe y Chulumi.

Guérin-Méneville 1855: 589 – Boucomont & Gillet 1927: 208 – Boucomont 1932: 304 – Blackwel-

der 1944: 212 – Vulcano & Pereira 1967: 564 – Zunino & Halffter 1997: 161 – Escobar 2000b: 209 – Vaz de Mello 2000: 194 – Medina, Lopera–Toro, Vítolo & Gill 2001: 140 – Bustos & Lopera 2003: 61 – Spector & Ayzama 2003: 398 – Krajcik 2006: 129.

Distribución: Colombia, Guayana, Perú, Bolivia, Brasil.

137. *Onthophagus rufescens*

Bates H. W. 1886: 78.

Descrito de: México: Guanajato, Guadalajara, Tapatario, Matamoros Izucar.

Boucomont & Gillet 1927: 208 – Boucomont 1932: 313 – Blackwelder 1944: 212 – Howden, Cartwright & Halffter 1956: 12 – Halffter & Matthews 1966: 53-54-55-149-183-204-219 – Edmonds & Halffter 1978: 316 – Zunino 1980: 11 – Deloya 1988: 82 – Paulian 1988: 524-546 – Deloya, Burgos, Blackaller & Lobo 1993: 42 – Zunino & Halffter 1997: 162 – Vaz de Mello, Louzada & Schoereder 1998: 213 – Morón, Aragón, Tapia-Rojas & Rojas-García 2000: 91 – Navarrete-Heredia, Delgado & Fierros-López 2001: 58 – Zunino 2003: 72 – Morón 2004: 156 – Krajcik 2006: 130.

Onthophagus jalapensis Balthasar.

Balthasar V. 1939: 46.

Descrito de: México: Jalapa, Durango, Tepe.

[No reseñado por Blackwelder, 1944] – Martínez, 1947: 112 – Krajcik 2006: 111.

Según Gill (comunicación personal), *Onthophagus jalapensis* Balthasar 1939 = *Onthophagus rufescens* Bates 1886. *Syn. nov.* Agradecemos a Bruce Gill el dato y la autorización para publicarlo.

Distribución: México.

138. *Onthophagus salvadorensis* Zunino & Halffter

Zunino M. & Halffter G. 1988a: 120.

Descrito de: El Salvador: NE de Matapán, Cerro Monte Cristo.

Indicado de México por Krajcik 2006: 130.

Distribución: El Salvador.

139. *Onthophagus schaefferi* Howden & Cartwright

Howden H. F. & Cartwright O. L. 1963: 88.

Descrito de: Estados Unidos: Texas: Brownsville.

Onthophagus landolti, Schaeffer 1905: 158 *nec* Harold (Howden & Cartwright 1963).

Schaeffer 1909: 382 – Schaeffer 1914: 299 – Leng 1920: 249 – Boucomont & Gillet 1927: 206 – Boucomont 1932: 314 – Robinson 1948: 176 – Halffter & Matthews 1966: 20 – Howden & Scholtz 1986: 314 – Deloya 1992: 23 – García Real 1995: 52 – Zunino & Halffter 1997: 162 – Halffter & Arellano 2002: 151 – Zunino 2003: 72 – Morón 2004: 154 – Krajcik 2006: 131.

Distribución: Estados Unidos, México.

140. *Onthophagus schunkei* Paulian

Paulian R. 1936: 508.

Descrito de: Perú: Chanchamayo.

Vulcano & Pereira 1967: 564 – Blackwelder 1944: 212 – Zunino & Halffter 1997: 161 – Krajcik 2006: 132.

Distribución: Perú.

141. *Onthophagus semiopacus* Harold

Harold E. 1869: 509.

Descrito de: México: Oaxaca: Juquila.

Boucomont & Gillet 1927: 208 – Boucomont 1932: 315 – Blackwelder 1944: 212 – Zunino & Halffter 1988a: 90 – Delgado 1997: 44 – Zunino 2003: 68 – Krajcik 2006: 132.

Distribución: México.

142. *Onthophagus sharpi* Harold

Harold E. 1875: 138.

Descrito sin localidad definida, sin embargo, la referencia a América tropical puede resultar del hecho de que el autor nota: “Affinis *O. nasicornis* Dej. ”. Citado por Bates (1886) de Nicaragua: Chontales y Panamá: Bugaba, Caldera in Chiriqui.

Boucomont & Gillet 1927: 208 – Boucomont 1932: 300 – Blackwelder 1944: 212 – Goidanich & Malan 1964: 247 – Halffter & Matthews 1966: 39 – Howden & Young 1981: 117 – Young 1981: 346 – Gill 1991: 217-226 – Delgado & Deloya 1990: 211 – Hanski & Cambefort 1991 – Delgado 1995: 57 – Zunino & Halffter 1997: 165 – Emlen 2000b: 404 – Escobar 2000b: 209 – Emlen 2001: 1534 – Kohlmann & Solís 2001: 234 – Medina, Lopera-Toro, Vítolo & Gill 2001:

140 – Maes 1999: 655 – Zunino 2003: 74 – Krajcik 2006: 132 – Kohlmann *et al.* 2007: 32.
Distribución: Guatemala, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia, Ecuador.

143. *Onthophagus singulariformis* Kohlmann & Solís

Kohlmann B. & Solís A. 2001: 235.

Descrito de: Costa Rica: Heredia: P. N. Braulio Carrillo, El Ceibo.

Krajcik 2006: 133 – Delgado, Peraza & Deloya 2006: 9 – Kohlmann *et al.* 2007: 32.

Distribución: Costa Rica.

144. *Onthophagus solisi* Howden & Gill

Howden H. F. & Gill B. D. 1993: 1100.

Descrito de: Costa Rica: Guanacaste: Estación Cacao.

Zunino & Halffter 1997: 165 – Génier & Howden 1999: 133 – Kohlmann & Solís 2001: 236 – Krajcik 2006: 133 – Kohlmann *et al.* 2007: 32.

Distribución: Costa Rica.

145. *Onthophagus steinheili* Harold

Harold E. 1880: 34.

Descrito de: Colombia: Fusagasugá.

Boucomont & Gillet 1927: 208 – Boucomont 1932: 305-306 – Vulcano & Pereira 1967: 563 – Zunino & Halffter 1997: 161 – Escobar 2000b: 209 – Medina, Lopera-Toro, Vítolo & Gill 2001: 140 – Krajcik 2006: 134.

Distribución: Colombia.

146. *Onthophagus stockwelli* Howden & Young

Howden H. F. & O. P. Young 1981: 101.

Descrito de: Panamá: Sta. Rita Ridge, 10 mi. SE Colón.

Gill 1991: 228 – Hanski & Cambefort 1991 – Kohlmann & Solís 2001: 237 – Krajcik 2006: 132 – Kohlmann *et al.* 2007: 32.

Distribución: Costa Rica, Panamá, Ecuador.

147. *Onthophagus striatulus* (Palisot de Beauvois)

Copris striatulus Palisot de Beauvois A. M. 1809: 92.

Onthophagus janus Panzer 1794: 5.

Onthophagus substriatus Schaeffer 1914: 292.

Onthophagus castaneus Melsheimer 1846: 134.

Onthophagus niger Melsheimer 1846: 134 (*nomen nudum*).

Onthophagus cervicornis Kirby 1825: 565.

Onthophagus cavicornis, Handelman & LeConte 1853: 54 – Howden & Cartwright 1963: 8.

Onthophagus viridicollis, Gemminger & Harold 1869: 1030 (*nomen nudum*).

Onthophagus scabricollis, Horn 1875: 139.

Onthophagus canadiensis, Horn 1875: 139.

Onthophagus subaeneus Horn, 1875: 139 *nec* Palisot de Beauvois.

Onthophagus concinnus, Horn 1875: 139 *nec* Laporte de Castelnau.

Onthophagus protensus, Horn 1875: 139.

Onthophagus orpheus, Horn 1875: 139 *nec* Panzer.

***Onthophagus striatulus striatulus* (Palisot de Beauvois) (Howden & Cartwright 1963).**

Descrito de: Estados Unidos: Carolina del Sur.

Halffter & Matthews 1966: 40-41-128 – Edmonds & Halffter 1978: 316 – Anduaga & Halffter 1991a: 155 – Zunino & Halffter 1997: 161 – Anduaga 2000: 130 – Emlen & Nijhout 2000: 676 – Smith 2003: 30 – (*O. striatulus* Krajcik 2006: 134).

***Onthophagus striatulus floridanus* Blatchley (Howden & Cartwright 1963).**

Onthophagus floridanus Blatchley 1928: 92.

Descrito de: Estados Unidos: Florida: Dunedin.

Smith 2003: 30 – Krajcik 2006: 134 – Krajcik 2006: 104.

Distribución: Estados Unidos.

148. *Onthophagus subaeneus* Palisot de Beauvois

Copris subaeneus Palisot de Beauvois A. M. 1811: 105.

Descrito de: Estados Unidos.

Onthophagus cribricollis Horn 1881: 76 (Howden & Cartwright, 1963).

Handelman & LeConte 1853: 54 – Lacoirdaire 1856: 109 – LeConte 1863: 36 – Boucomont & Gillet 1927: 208 – Howden & Cartwright: 1963: 72 – Woodruff 1973: 75 – Anduaga 2000: 130 –

Smith 2003: 30. Krajcik 2006 (134) no reseña la sinonimia, y enlista (98) *O. cribricollis* como especie propia.

Distribución: Estados Unidos.

149. *Onthophagus subcancer* Howden

Howden H. F. 1973: 335.

Descrito de: México: Oaxaca: 18 mi. S Valle Nacional.

Delgado & Deloya 1990: 211 – Zunino & Halffter 1997: 165 – Zunino 2003: 74 – Pineda, Moreno, Escobar & Halffter 2005: 404 – Krajcik 2006: 134.

Distribución: México.

150. *Onthophagus subopacus* Robinson

Robinson M. 1940: 142.

Descrito de: Estados Unidos : Arizona : Prescott, Yavapai Co.

Onthophagus lecontei Schaeffer 1914: 298, *nec* Harold (*vide* Howden & Cartwright 1963)

Howden & Cartwright 1963: 59 – Delgado 1997: 45 – Zunino & Halffter 1997: 162 – Navarrete-Heredia, Delgado & Fierros-López 2001: 58 – Smith 2003: 30 – Zunino 2003: 72 – Howden & Génier 2004: 69 – Krajcik 2006: 134.

Distribución: Estados Unidos, México.

151. *Onthophagus subtropicus* Howden & Cartwright

Howden H. F. & Cartwright O. L. 1963: 30.

Descrito de: Estados Unidos: Texas: Laguna Madre, 25 mi. southeast of Harlingen.

Halffter & Matthews 1966: 47-51 – Paulian 1988: 546 – Zunino & Halffter 1988a: 64 – Zunino & Halffter 1988b: 19 – Delgado 1999: 33 – Smith 2003: 30 – Morón 2004: 157 – Krajcik 2006: 134.

Distribución: Estados Unidos.

152. *Onthophagus tapirus* Sharp

Sharp D. 1877: 130.

Descrito de: Nicaragua: Chontales.

Boucomont & Gillet 1927: 208 – Boucomont 1932: 300 – Blackwelder 1944: 212 – Delgado & Deloya 1990: 211 – Delgado 1995: 57 – Zunino & Halffter 1997: 165 – Kohlmann & Solís 2001: 238 – Maes 1999 : 655 – Anduaga 2000: 130 – Krajcik 2006: 135 – Kohlmann *et al.* 2007: 32.

Distribución: Nicaragua, Costa Rica.

153. *Onthophagus tarascus tarascus* Zunino & Halffter

Zunino M. & Halffter G. 1988a: 153.

Descrito de: México: Michoacán: alrededores de Quiroga.

Zunino 2003: 68 – Krajcik 2006: 136.

Onthophagus tarascus jaliscensis Zunino & Halffter 1988a: 155.

Descrito de: México: Jalisco: alrededores de Atenquique.

García Real 1995: 52 – Navarrete-Heredia, Delgado & Fierros-López 2001: 58 – Krajcik 2006: 136.

Distribución: México.

154. *Onthophagus totonicapamus* Bates

Bates H. W. 1886: 80.

Descrito de: México: Chiapas Guatemala, Totonicapam.

Boucomont & Gillet 1927: 208 – Boucomont 1932: 316 (sub *tononicapanus*) – Blackwelder 1944: 212 – Zunino & Halffter 1988a: 165 – Zunino 2003: 68 – Krajcik 2006: 137.

Distribución: México, Guatemala.

155. *Onthophagus transisthmus* Howden & Young

Howden H. F. & Young O. P. 1981: 106.

Descrito de: Panamá: Zona Canal: Gamboa, Limbo Hunt Club.

Zunino & Halffter 1997: 161 – Escobar 2000b: 209 – Medina, Lopera-Toro, Vítolo & Gill 2001: 140 – Krajcik 2006: 137.

Distribución: Panamá, Colombia.

156. *Onthophagus tristis* Harold

Harold E. 1873: 104.

Descrito de: Brasil.

No reseñado por Bates 1886: 90 – Boucomont & Gillet 1927: 208 – Boucomont 1932: 303 – Blackwelder 1944: 212 – Zunino & Halffter 1997: 161 – Vaz –de-Mello 2000: 194 – Krajcik 2006: 138.

Distribución: Brasil.

157. *Onthophagus tuberculifrons* Harold

Harold E. 1871: 115.

Descrito de: Estados Unidos: Carolina.

Onthophagus tuberculatus (Zimmermann *in litt.*) *nomen nudum* en Gemminger & Harold 1869.

Harold 1871: 115 – Horn 1875: 140 – Austin 1880: 25 – Henshaw 1885: 87 – Schaeffer 1914: 298 – Leng 1920: 249 – Boucomont & Gillet 1927: 208 – Boucomont 1932: 319 – Howden & Cartwright 1963: 84 – Halffter & Matthews 1966: 40-49-128-129 – Woodruff 1973: 71 – Fincher 1975: 319 – Edmonds & Halffter 1978: 316 – Anduaga & Halffter 1991a: 155 – Zunino & Halffter 1997: 162 – Anduaga 2000: 130 – Smith 2003: 31 – Krajcik 2006: 138.

Distribución: Estados Unidos.

158. *Onthophagus undulans undulans* Bates: Zunino & Halffter 1988a: 136

O. undulans: Bates H. W. 1890: 390.

Descrito de: México: Guerrero: Omiltemi.

Boucomont & Gillet 1927: 208 – Boucomont 1932: 317 – Blackwelder 1944: 212 – Navarrete & Delgado 1997: 3 – Anduaga 2000: 130 – Zunino 2003: 68.

***Onthophagus undulans oaxacanus* Zunino & Halffter 1988a: 139.**

Descrito de: México: Oaxaca: Juchatengo.

– Krajcik 2006: 139.

Distribución: México.

159. *Onthophagus velutinus* Horn

Horn G. H. 1875: 140.

Descrito de: Estados Unidos: Arizona y California.

Austin 1880: 25 – Henshaw 1885: 87 – Schaeffer 1914: 294 – Leng 1920: 248 – Boucomont & Gillet 1927: 208 – Boucomont 1932: 306 – Howden 1960: 460 – Howden & Cartwright 1963: 8 – Halffter & Matthews 1966: 46-48 – Paulian 1988: 546 – Zunino & Halffter 1997: 159 – Delgado 1999: 33 – Smith 2003: 31 – Morón 2004: 157 – Krajcik 2006: 140.

Distribución: Estados Unidos.

Ver *O. cartwrighti*.

160. *Onthophagus veracruzensis* Delgado & Pensado

Delgado L. & Pensado M. 1998: 76.

Descrito de: México: Veracruz: Huatusco, Cocontla.

Krajcik 2006: 140 – Delgado, Peraza & Deloya 2006: 9.
México.

161. *Onthophagus vespertilio* Howden, Cartwright & Halffter

Howden H. F. , Cartwright O. L. & Halffter G. 1956: 2.

Descrito de: México: Guerrero: Cueva de Acuitlapán.

Halffter & Matthews 1966: 50-51-149-221 – Zunino 1980: 11 – Reddell 1981 – Paulian 1988: 434 – Zunino & Halffter 1988a: 44 – Zunino & Halffter 1988b: 19 – Zunino 2003: 68 – Morón 2004: 154 – Hoffmann *et al.* 2004 – Krajcik 2006: 140.

Distribución: México.

162. *Onthophagus villanuevai* Delgado & Deloya

Delgado L. & Deloya C. 1990: 212.

Descrito de: México: Guerrero: Mochitlán, Acahuizotla.

Morón 1993: 11 – Delgado 1995: 57 – Delgado 1997: 45 – Navarrete & Galindo 1997: 3 – Zunino & Halffter 1997: 165 – Anduaga 2000: 130 – Zunino 2003: 74 – Krajcik 2006: 141.

Distribución: México.

163. *Onthophagus violetae* Zunino & Halffter

Zunino M. & Halffter G. 1997: 174.

Descrito de: México: Veracruz: Catemaco (Pipiapan).

Zunino 2003: 73-74 – Krajcik 2006: 141.

Distribución: México.

164. *Onthophagus viridivinosus* Kohlmann & Solís

Kohlmann B. & Solís A. 2001: 239.

Descrito de: Costa Rica: Limón: Parque Nacional Tortuguero, 0–120m, Cerro Tortuguero.

Krajcik 2006: 141 – Delgado, Peraza & Deloya 2006: 9 – Kohlmann *et al.* 2007: 32.

Distribución: Costa Rica.

165. *Onthophagus xanthomerus* Bates

Bates H. W. 1886: 69.

Descrito de: Amazonas: Ega.

Onthophagus canellinus Bates H. W. 1886: 70 (Zunino 1981).

Boucomont & Gillet 1927: 208 – Blackwelder 1944: 212 – Zunino 1981: 79 – Delgado & Deloya

1990: 211 – Zunino & Halffter 1997: 165 – Delgado 1995: 60 – Delgado & Pensado 1998: 75 –

Escobar 2000b: 209 – Vaz de Mello 2000: 194 – Medina, Lopera-Toro, Vítolo & Gill 2001: 140

– Pulido, Riveros, Gast & Hildebrand 2003: 54 – Celi, Terneus, Torres & Ortega 2004: 45 –

Krajcik 2006: 141 – Delgado, Peraza & Deloya 2006: 9.

Krajcik 2006 (95) enlista *O. canellinus* como especie propia.

Distribución: Colombia, Ecuador, Perú, Brasi.

166. *Onthophagus xiphias* Solís & Kohlmann

Solís A. & Kohlmann B. 2003: 4.

Onthophagus quetzalis Howden & Gill (*in part*) Solís & Kohlmann.

Descrito de: Panamá: Chiriquí: Hornito, Finca La Suiza, finca Hartmann.

(*O. xiphias* ?) Krajcik 2006: 142.

Distribución: Panamá.

167. *Onthophagus yucatanus* Delgado, Peraza & Deloya

Delgado L., L. N. Peraza & C. Deloya, 2006: 6.

Descrito de: México: Yucatán: Tzucatab, Tigre Grande; Guatemala: Petén: Aldea Carmelita, Cam-

pamento Chuntuquí; *ibid.*, campamento El Naranjo; San Miguel la Palotada.

Distribución: México, Guatemala.

168. *Onthophagus zapotecus* Zunino & Halffter

Zunino M. & Halffter G. 1988c.

Descrito de: México: Oaxaca: 22 km y 17 km N Oaxaca.

Zunino & Halffter 1997: 162 – Delgado & Howden 2000: 35 – Zunino 2003: 72 – Krajcik 2006: 142.

Distribución: México.

Especies introducidas

Onthophagus (s. l.) bituberculatus Olivier

Olivier A. G 1789: 131.

Matthews 1966: 23 – Chalumeau 1983: 53.

Registros: Martinica.

Especie afrotropical muy abundante en el continente africano; su introducción en América es de origen parantropical y se debe posiblemente a los barcos negreros (Zunino & Halffter, 1988a).

Onthophagus (s. l.) depressus Harold

Harold E. 1871: 116.

Boucomont & Gillet 1927: 165 – Cartwright 1938: 114 – Blackwelder 1939: 50 – Howden & Cartwright 1963: 126 – Kohlmann 1991: 130 – Woodruff 1973: 68 – Smith 2003: 30.

Registros: Estados Unidos.

También *O. bituberculatus*, es una especie afrotropical muy común, cuya introducción en las Américas podría corresponder al mismo fenómeno que suponemos para *O. bituberculatus*.

Onthophagus (Palaeonthophagus) fracticornis (Preyssler)

Preyssler J. D. E. 1790: 99.

Boucomont 1932: 318-325 – Goidanich & Malan 1964: 225-330 – Paulian 1988: 533.

Registros: Estados Unidos, México.

Especie muy abundante en el Paleártico occidental, muy posiblemente introducida en los barcos que traían ganado a las Américas. Las mismas observaciones se aplican tanto a esta especie, como a otras especies europeas que reseñamos a continuación.

Onthophagus (Palaeonthophagus) nuchicornis (Linnaeus)

Linnaeus C. 1758: 547.

Onthophagus rhinoceros Melsheimer 1846: 134.

Curtis 1825: 52 – Henshaw 1885: 87 – Schaeffer 1914: 297 – Leng 1920: 249 – Boucomont & Gillet 1927: 207 – Burmeister 1930: 562 – Boucomont 1932: 318 – Brown 1940: 72 – Lengerken 1954: 207 – Landin 1956: 7 – Howden & Cartwright 1963: 123 – Halffter & Matthews 1966: 84-93-127-249 – Salamanna 1972: 317 – Edmonds & Halffter 1978: 316 – Emlen 2000: 404 – Smith 2003: 30.

Registros: Canada, Estados Unidos.

¿?[*Onthophagus (Palaeonthophagus) ovatus* (L.). Según Boucomont 1932: 329, « espèce européenne importée, citée des États-Unis par Leconte et par Leng » ; « Brésil : Rio-de-Janeiro (Fry) quatre exemplaires du British Museum ». Howden & Cartwright 1963 (9) afirman « not in U. S. See *pennsylvanicus* Har. » y reseñan (82) *ovatus* Melsheimer *nec* Linnaeus como sinónimo de *O. pennsylvanicus*. En cuanto a la presencia de *O. ovatus* en Brasil, no tenemos noticias posteriores a la señalación de Boucomont. Por otra parte, la sistemática del “grupo *ovatus*” ha sido enteramente renovada en la segunda mitad del siglo XX. Por ende, consideramos que al momento no hay datos fidedignos que comprueben la presencia de esta especie en América].

Onthophagus (s. str.) taurus (Schreber)

Schreber C. D. 1759: 349.

Goidanich & Malan 1964: 219-220-225-299 – Halffter & Matthews 1966: 65-128-225 – Salamanna 1972: 37 – Fincher & Woodruff 1975: 349 – Edmonds & Halffter 1978: 316 – Worren & Steinert 1980: 332 – Hanski & Cambefort 1991: 294-295 – Kohlmann 1991: 130 – Vulinec 1993: 129 – Hunt & Simmons 1997: 112 – Moczek 1999: 641, 642 – Moczek & Emlen 1999: 29 – Simmons, Tomkins & Hunt 1999: 148 – Emlen 2000: 404 – Emlen & Nijhout 2000: 666-676 – Moczek & Emlen 2000: 459 – Hunt & Simmons 2002: 1 – Hunt, Simmons & Kotiaho 2002: 58 – Moczek, Hunt, Emlen & Simmons 2002: 589 – Moczek 2002: 58 – 59 – House & Simmons 2003: 447-448 – Sikes 2003: 12 – Smith 2003: 31 – Navarrete-Heredia 2005.

Registros: Estados Unidos, México.

Digitonthophagus gazella (Fabricius)

Fabricius J. C. 1787.

Onthophagus gazella.

Blume & Aga 1978: 190 – Fincher, Stewart & Hunter III 1981: 2 – Downie 1983: 2 – Honer, Bianchin & Gomes 1987: 4 – Lago, Mac Donald & Cross 1989: 24 – Assumpção do Nascimento, Bianchin & Honer 1990: 1-2 – Hanski & Cambefort 1991: 294-295 – Rivero & Cervantes 1991: 370 – Barbero & López Guerrero 1992: 115 – Bianchin, Honer & Gomes 1992: 45 – De-

loya 1992: 23 – Huchet 1992: 297 – Zunino & Barbero 1993: 98 – Deloya 1994: 51 – Kohlmann 1994 – Montes de Oca & Halffter 1995: 167 – García Real 1995: 52 – Lobo 1996: 344 – Morón & Blackaller 1997: 237-242 – Maes 1999: 654 – Vaz de Mello 2000: 193 – Navarrete Heredia, Delgado & Fierros López 2001: 56 – Estrada & Coates-Estrada 2002: 1911 – Halffter & Arellano 2002: 151 – Noriega 2002: 213 – Arellano & Halffter 2003: 73 – Carrillo-Ruiz & Morón 2003: 105 – Martínez & Lumaret 2003: 16 – Smith 2003: 30 – Zunino 2003: 73 – Escobar, Halffter & Arellano 2007: 205.

Registros: Estados Unidos, México, Nicaragua, Antillas, Colombia, Brasil, Chile.

D. gazella ha sido introducido primeramente en Estados Unidos, en el marco de un programa de control de los efectos de la permanencia de las boñigas en los pastizales.

Especies reseñadas de las Américas, debido posiblemente a errores en la procedencia del material original ó en la atribución al género *Onthophagus*.

[*Onthophagus caucanus* Balthasar]

Balthasar V. 1939: 45.

Martínez, 1947: 112 – Medina, Lopera-Toro, Vítolo & Gill – (*O. pugionatus caucanus* ?) Krajcik 2006: 127.

Registros: Colombia.

De acuerdo a Génier, 2003 se trataría de la especie africana *Onthophagus rufaticollis* d'Orbigny, 1904. Siempre según el autor canadiense, quien ha revisado los tipos, las etiquetas "Cauca-Tal, Columbien" estarían equivocadas y *O. caucanus* debería ser borrado del listado de los *Onthophagus* americanos].

[*Onthophagus eximius* Kolbe]

Kolbe H. G. 1893: 201.

Boucomont & Gillet 1927: 205 – Según Boucomont, 1932: 325 se trataría de *Canthidium rufinum* Harold. Blackwelder 1944: 211(*O. eximius*) – Vaz-de-Mello –2000: 194 (*id.*). Reseñado sin comentarios por Krajcik 2006: 102.

Registros: Brasil.

[*Onthophagus flavicornis* Germar]

Germar E. F. 1824: 105.

Boucomont & Gillet 1927: 205 Según Boucomont 1932: 325 se trataría posiblemente de una especie de la región oriental, *O. aenescens* Wideman, redescrita de América en base a material con etiquetas equivocadas. Blackwelder 1944: 211. Reseñado sin comentarios por Krajcik 2006: 104.

Agradecimiento

A Lucrecia Arellano, Enrico Barbero, Svatopluk Bílý, Leonardo Delgado, François Génier, Bruce Gill, Miguel Angel Morón, Pedro Reyes-Castillo, Fernando Z. Vaz-de-Mello, quienes en varias formas nos brindaron su ayuda.

Dedicatoria

Los autores consideramos un privilegio dedicar este ensayo, con admiración y afecto, a Gonzalo Halffter en su 75 cumpleaños

Bibliografía

- Anduaga, S. 2000. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeoidea) asociados a hongos en la Sierra Madre Occidental, Durango, México con una compilación de las especies micetofagas. *Acta. Zool. Mex. (n. s.)* 80: 119-130.
- Anduaga, S & G. Halffter. 1991. Escarabajos asociados a madrigueras de roedores (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomol. Mex.* 81: 185-197.
- Anduaga S., G. Halffter & M. Zunino. 2004. L'evoluzione della foleofilia nel genere *Onthophagus* Latr. (Coleoptera: Scarabaeidae). 65° Congr. U. Z. I., Taormina-Giardini Naxos (ME), 21-25 settembre 2004: 32-33.
- Arellano, L., M. Favila & C. Huerta. 2004. Diversity of dung and carrion beetles in a disturbed Mexican tropical montane cloud forest and shade coffee plantations. *Biodiversity and Conservation* 14: 601-615.
- Arellano, L & G. Halffter. 2003. Gamma diversity: Derived from and a Determinant of Alpha Diversity and Beta Diversity. An analysis of three tropical landscapes. *Acta. Zool. Mex. (n. s)* 90: 27-76.
- Arrow, G. J. 1903. On the laparosticti Lamellicornia Coleoptera of Grenada and St. Vincent (W. Indies). *Trans. Ent. Soc. London* 1903: 509-520.
- Arrow, G. J. 1913. Some new species of lamellicorn beetles from Brazil. *Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 8*, 11: 456-466.
- Assumpção do Nascimento, Y., I. Bianchin & M. R. Honer. 1990. Instruções para a criação do besouro africano *Onthophagus gazella* em laboratório. Comunicado técnico. EMBRAPA Empresa brasileira de Pesquisa Agropecuária. No. 33, CNP GC, mar/90, p. 1-5.
- Austin, E. P. 1880. *Supplement to the check list of the Coleoptera of America, North of Mexico*. 67 pp. Boston
- Bacchus, M. E. 1978. A catalogue of the type-specimens of the Scarabaeinae (Scarabaeidae) and the smaller Lamellicorn families (Coleoptera) described by G. J. Arrow. *Bull. Brith. Mus.* 37 (3): 97-115.
- Balthasar, V. 1939. Neue Arten der palaearktischen und neotropischen coprophagen Scarabaeiden. *Fla. Ent. pp.* 41-47.
- Balthasar, V. 1946. Deux nouvelles espèces des Scarabaeidae Laparosticti. *Čas. Cesk. Spol. Ent. (Acta Soc. Ent. Cech.)* 43 : 23-26.
- Barbero, E. 2001. Scarabaeidae (Coleoptera) copro-necrófagos interesantes del Departamento de Río San Juan, Nicaragua. *Rev. Nica. Ent.* 55/58: 11-21.
- Barbero, E. & Y. Lopez-Guerrero. 1992. Some considerations on the dispersal power of *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) in the new world (Coleoptera, Scarabaeidae Scarabaeidae Scarabaeinae). *Trop. Zool.* 5: 115-120.
- Bates, H. W. 1886. Suppl. 1890. *Biologia Centrali-Americana, Insecta, Coleoptera, Copridae, Aphodiidae, Orphnidae, Hybosoridae, Geotrupidae, Trogidae, Aclopidae, Chasmatopteridae, Melolonthidae*. Vol. 2 pt. 2, pp. xii + 432, 24 pls.
- Bianchin, I., M. R. Honer & A. Gomes. 1992. Controle integrado da mosca-dos-chifres na Região Centro-Oeste. *A Hora Veterinária*. 11, No 65 43-46.
- Billberg, G. J. 1815 *Insecta ex ordine coleopterum descripta. Nov. Act. Soc. Sci. Ups.* 7: 271-281.
- Blackwelder, R. E. 1944. Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies and South America. Part 2. *Bull. U. S. Nat. Mus.* 185 : 189-341.
- Blanchard, C. É. 1843 *In Brullé Insectes de l'Amérique Méridionale recueillis par Alcide d'Orbigny*. Vol. 2: 105-222.
- Blanco Casanova, J. L. 1988. Catalogo de los Scarabaeidae (Coleoptera) coprófagos y necrófagos del estado del Táchira, Venezuela. *Rev. Cient. Unet.* 2. 1: 39-48.
- Blatchley, W. S. 1919. Some new or Coleoptera from western and southern Florida II. *Can. Ent.* 51 (2): 28-32
- Blatchley, W. S. 1928. Two new names in *Onthophagus*. *Can. Ent.* 60: 128.
- Blume, R. R. & A. Aga. 1978. *Onthophagus gazella* F. progress of experimental release. XII Cong. Nac. Ent. in South Texas: 190-191.
- Boucomont, A. 1932. Synopsis des *Onthophagus* d'Amérique du Sud (Col. Scarab). *Ann. Soc. Ent. France* 101: 293-332.
- Boucomont, A. & J. J. E Gillet. 1927. Scarabaeidae: Coprinae II, Terminotroginae. *Coleopterorum Catalogus* W. Junk, 90: 103-263.
- Brown, W. J. 1926. Notes on the Oklahoma species of *Onthophagus*. *Proc. Okl. Acad. Sci.* 5: 99- 101
- Brown, W. J. 1927. Two new North American genera of the tribe Eupariini. (Coleoptera). *Can. Ent.* 59: 228-290.
- Brown, W. J. 1929. Studies in the Scarabaeidae, II, III. *Can. Ent.* 61: 86-93; 204-214.
- Brown, W. J. 1940. Notes on the American distribution of some species of Coleoptera common to the European and North American continent. *Can. Ent.* 72: 65-78.
- Burmeister, F. 1930. Die Brutfusorge und das Bauprinzip der Gattung *Onthophagus* Latreille. *Zeits. Morph. Okol. Tiere, Berl.*, 16: 559-647.
- Bustos-Gómez, L. & A. Lopera-Toro. 2003. Preferencia por cebo de los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de un remanente de bosque seco tropical al norte del Tolima (Colombia). En *Escarabeidos de Latinoamérica: estado del conocimiento*. G. Onore, P. Reyes-Castillo & M. Zunino (comp.). m3m: Monografías Tercer Milenio vol. 3, SEA, Zaragoza: 59-65.
- Campos, R. F. 1921. Estudios sobre la fauna Entomológica del Ecuador, 3°. Coleopteros. *Revista del Colegio Nacional Vicente Roca-fuerte* 3: 24 -100.

- Carrillo-Ruíz, H. & M. A. Morón. 2003. Fauna de Coleóptera Scarabaeoidea de Cuetzalan del Progreso, Puebla, México. *Acta Zool. Mex. (n. s.)* 88: 87-121.
- Cartwright, O. L. 1938. A South African *Onthophagus* found in the United States. *Ent. New* 49: 114-115.
- Cartwright, O. L. 1939. Corrections and additions to the Clemson list of Scarabaeidae and other records from South Carolina. *Ent. New.* 50: 284-296.
- Cartwright, O. L. & F. Chalumeau. 1978. Bredin-Archbold-Smithsonian Biological Survey of Dominica: The superfamily Scarabaeoidea (Coleoptera). *Smithsonian Contributions to Zoology* 279: 1-32.
- Celi, J., E. Terneus., J. Torres. & M. Ortega. 2004. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) Diversity in an Altitudinal Gradient in the Cutucú Range, Morona Santiago, Ecuadorian Amazon. *Lyonia* 7(2): 37-52.
- Chalumeau, F. 1983. *Les coléoptères Scarabaeides des Petites Antilles (Guadeloupe à Martinique)*. Lechevalier. Paris.
- Cokendolpher, J. C. & V. J. Polyak. 1996. Biology of the caves at Sinkhole Flat, Eddy county, New Mexico. *Journal of cave and Karst Studies* 58(3): 181-192.
- Curtis, J. 1825. *British entomology; being illustrations and descriptions of the genera of insects found in Great Britain and Ireland: containing coloured figures from nature of the most rare and beautiful species, and in many instances of the plants upon which they are found*. London, printed for the author, Vol. 2, plates 51-98 with text, not paginated.
- Dawson, R. W. 1924. A synopsis of the Scarabaeidae of the Nebraska (Coleoptera). *Nebr. Univ. stud.* 22: 123-244.
- Dejean, P. F. 1836. *Catalogue des Coléoptères de la collection de M. le Comte Dejean*. III ed. Paris, Méquignon-Marvis.
- Delgado, L. 1995. *Onthophagus luismargaritorum*, nueva especie mexicana del grupo *clypeatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomol. Mex.* 94: 57-61.
- Delgado, L. 1997. Distribución estatal de la diversidad y nuevos registros de Scarabaeidae (Coleoptera) Mexicanos. *Folia Entomol. Mex.* 99: 37-56.
- Delgado, L. 1999. Una nueva especie de *Onthophagus* asociada a Madrigueras de mamíferos, con nuevos registros para otros Scarabaeinae mexicanos (Coleoptera: Scarabaeidae). *Dugesiana* 6(1): 33-39.
- Delgado, L. & F Capistan. 1996. A new Mexican species of *Onthophagus* (Coleoptera, Scarabaeidae) of the *chevrolati* group. *Rev. Br. Ent.* 40(2): 157-158.
- Delgado, L. & C. Deloya. 1990. Una nueva especie de *Onthophagus* Latreille, 1802, del grupo *clypeatus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Ann. Soc. Ent. France. (N. S.)* 26 (2): 211-126.
- Delgado, L. & H. F. Howden 2000. Una nueva especie de *Onthophagus* de México (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomol. Mex.* 109: 35-41.
- Delgado, L., J. L. Navarrete-Heredia & J. Blackaller. 1993. A new mexican species of *Onthophagus* with mycophagous habits (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Col. Bull.* 47 (2): 121-126.
- Delgado, L. & M. Pensado. 1998. Una nueva especie mexicana de *Onthophagus* del grupo *clypeatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomologica Mexicana* 103: 75-80.
- Delgado L., L. N. Peraza & C. Deloya. 2006. *Onthophagus yucatanus*, a new species of the *clypeatus* group from Mexico and Guatemala. *Florida Entomol.*, 89 (1): 6-9.
- Dellacasa, M., R. Gordon. & G. Dellacasa. 2004. Neotrichonotulus, a new genus for three mexican Aphodiini (Scarabaeoidea, Aphodiidae). *Acta. Zool. Mex. (n. s)* 20(2): 1-7.
- Deloya, C. 1988. Coleopteros lamellicornios asociados a depósitos de detritos de *Atta* mexicana (Smith) en el sur del estado de Morelos, México. *Folia Entomol. Mex.* 75: 77-121.
- Deloya, C. 1992. Necrophilous Scarabaeidae and Trogidae beetles of tropical deciduous forest in Tepexco, Puebla, México. *Acta. Zool. Mex. (n. s)* 52: 1-11.
- Deloya, C. 1992. Lista de las especies de Coleoptera Lamellicornia del estado de Veracruz, México (Passalidae, Trogidae, Lucanidae, Scarabaeidae y Melolonthidae). *Boletín Soc. Ver. Zool.* 2(2): 19-32.
- Deloya, C. 1994. Primer registro de *Digitonthophagus gazella* en Morelos, México (Coleoptera: Scarabaeidae). *Universidad Ciencia y Tecnología* 3(2): 51-52.
- Deloya, C., A. Burgos., J. Blackaller. & J. Lobo. 1993. Los coleópteros Lamellicornios de Cuernavaca, Morelos, México (Passalidae, Trogidae, Scarabaeidae y Melolonthidae). *Boletín Soc. Ver. Zool.* 3(1): 15-55.
- Deloya, C. & M. A. Morón. 1998. Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) Necrófagos de "Los Tuxtlas", Veracruz y Puerto Ángel, Oaxaca, México. *Dugesiana.* 5(2): 17-28.
- Downie, N. M. 1983. *Onthophagus gazella* F. new to Florida. *Col. Bull.* 38 (4): 304.
- Drapiez, P. A. J. 1819. Description de 8 espèces d'insectes nouveaux. *Ann. gén. Sc. Phys.*, 1: 130-138.
- Edmonds, W. D. & G Halffter. 1978. Taxonomic review of the subfamily Scarabaeidae. *Syst. Ent.* 3: 307-331.
- Emlen, D. 1996. Artificial selection on horn length-body size allometry in the horned beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Evolution* 50(3): 1210-1230.
- Emlen, D. 1997. Alternative reproductive tactics and male-dimorphism in the horned beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41: 335-341.

- Emlen, D. 2000. Integrating development with Evolution: A case study with beetle horns. *BioScience*. 50: 5.
- Emlen, D. 2001. Costs and the diversification of exaggerated animal structures. *Science* 291: 1534-1536.
- Emlen, D. & H. F. Nijhout. 2000. The Development and Evolution of exaggerated morphologies in insects. *Annu. Rev. Entomol.* 45: 661-708.
- Emlen, D. & H. F. Nijhout. 2001. Hormonal control of male horn length dimorphism in *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae): a second critical period of sensitivity to juvenile hormone. *Journal of Insect Physiology* 47: 1045-1054.
- Erichson, W. F. 1847. Conspectus insectorum coleopterorum quae in Republica Peruana observata sunt. *Arch. Naturg.* 13: 67-185.
- Escobar, F. & C. Medina. 1996. Coleópteros coprófagos (Scarabaeidae) de Colombia: Estado actual de su conocimiento. p. 93-115. En: *Insectos de Colombia, trabajos escogidos*. Amat, G., G. Andrade & Fernández, F. (eds.). Pontificia Universidad Javeriana, Santafé de Bogotá, D. C.
- Escobar, F. 1997. Estudio de la comunidad de Coleópteros Coprófagos (Scarabaeidae) en un remanente de bosque seco al Norte del Tolima, Colombia. *Caldasia* 19(3): 419-430.
- Escobar, F. 2000a. Diversidad de Coleopteros Coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un mosaico de hábitats en la Reserva Natural Nukak, Guaviare, Colombia. *Acta. Zool. Mex.* 79: 103-121.
- Escobar, F. 2000b. Diversidad y distribución de los escarabajos del estiércol (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia. En *Hacia un proyecto CYTED PARA EL Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica: PRIBES 2000*. Martín-Piera, F., J. J. Morrone & A. Melic (eds.). m3m-Monografías Tercer Milenio, 1. SEA, Zaragoza.
- Escobar, F. 2004. Diversity and composition of dung beetle (Scarabaeidae) assemblages in a heterogeneous Andean landscape. *Trop. Zool.* 17: 123-136.
- Escobar, F., G. Halfpeter & L. Arellano. 2007. From forest to pasture: an evaluation of the influence of environment and biogeography on the structure of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages along three altitudinal gradients in the Neotropical region. *Ecography* 30: 193-208.
- Estrada, A. & R. Coates-Estrada. 2002. Dung beetles in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 11: 1903-1918.
- Fabricius, J. C. 1787. *Mantissa insectorum*. Hafniae.
- Fabricius, J. C. 1801. *Systema Eleutheratorum*. Kiliae.
- Faldermann F. 1835. Coleopterorum ab ill. Bungio in China boreali, Mongolia et montibus Altaicus collectorum, nec non ab ill. Turczaninoffio et Stschukino e provincia Irkutsk missorum illustrationes. *Mém. Acad. Imp. Sci. St. Pétersbourg*, sér. 6 (2): 337-464.
- Fincher, G. T. 1975. Dung beetles of Blackbeard Island (Coleoptera: Scarabaeidae). *Col. Bull.* 29(4): 319-320
- Fincher, G. T., T. B. Stewart & J. S Hunter III. 1981. The 1981 distribution *Onthophagus gazella* F. from releases in Texas and *Onthophagus taurus* from unknown release in Florida (Coleoptera, Scarabaeidae). *Col. Bull.* 37(2): 159-163.
- Fincher, G. T. & R. E. Woodruff. 1975. A European dung beetles, *O. taurus* Schereber, new to the U. S. (Coleoptera, Scarabaeidae). *Col. Bull.* 29(4): 349-350.
- Fleutiaux, E., C. Legros., P. Lepesme & R. Paulian. 1947. Coleoptères des Antilles. *Off. Rech. Sc. Col. Ed. Ms.*
- García Real E. 1995. *Abundancia, distribución y estructura de la comunidad de escarabajos coprófagos y necrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un gradiente altitudinal de la Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima, México*. Tesis de Maestría, Colegio de Postgraduados, I. E. I. Cis. Agrícolas, Chapingo, México.
- Gemminger, M & E. Harold. 1869. *Catalogus coleopterum hucusque descriptorum synonymicus et systematicus*. Vol. 4. Monachii.
- Génier, F. 2003. Onthophagini présumés néotropicaux: provenances erronées et nouvelle synonymie (Coleoptera : Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Fabriques*, 28: 2.
- Génier, F. & H. F. Howden. 1999. Two new central American *Onthophagus* Latreille of the *mirabilis* species group (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Col. Bull.* 53(2): 130-144.
- Génier, F. & C. A. Medina. 2004. *Onthophagus mirabilis* Bates, Description of the Newly Discovered Female (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Col. Bull.* 58(4): 610-612.
- Germar, E. F. 1824. *Insectorum species novae aut minus cognitae, descriptionibus illustratae*. Halae.
- Gill, B. D. 1991. Dung Beetles In Tropical American Forest. In: I. Hanski and Y. Cambefort (Eds.). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton New Jersey. USA. pp. 211-229.
- Goidanich, A. & E. Malan. 1964. Sulla nidificazione pedotrofica di alcune specie di *Onthophagus* europei e sulla microflora aerobica dell'apparato digerente delle larve di *Onthophagus taurus* Schreber (Coleoptera Scarabaeidae). *Ann. Fac. Sc. Agr. Univesità Torino* 2: 213-378.
- Gonzalez-Vainer, P. & E. Morelli. 1999. Phenology and Biology of the dung beetle *Onthophagus hirculus* Mannerheim (Coleoptera: Scarabaeidae). *Col. Bull.* 53(4): 303-309.
- Guérin-Ménéville, F. E. 1855. Catalogue des insectes coléoptères recuillis par M. Gaetano Osculati pendant son exploration de la région équatoriale, sur les bords de Napo et de l'Amazone. *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien* 5: 573-612.
- Haldeman, S. S. & J. E. LeConte. 1853. *Catalogue of the described Coleoptera of the United States*, by Friedrich Ernst Melsheimer, M. D., revised. Smithsonian Institution. Washington.

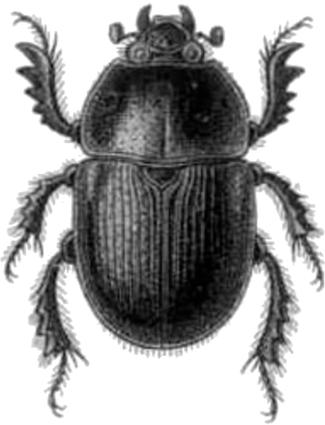
- Halffter, G. 1961. Explicación preliminar de la distribución geográfica de los Scarabaeinae mexicanos. *Acta. Zool. Mex.* 5: 1-17.
- Halffter, G. & L. Arellano. 2002. Response of dung beetle diversity to human-induced changes in a tropical landscape. *Biotropica*: 34 (1): 144-154.
- Halffter, G., M. E. Favila & V. Halffter. 1992. A comparative study of the structure of the scarab guild in Mexican tropical rain forests and derived ecosystems. *Folia Entomol. Mexicana* 84: 131-156.
- Halffter, G. & E. Matthews. 1966. The Natural History of Dung Beetles of the Subfamily Scarabaeinae. *Folia Entomol. Mex.* 12-14: 1-312.
- Hamilton, J. 1989. Catalogue of the Coleoptera common to North America, northern Asia and Europe, with distribution and bibliography. *Trans. Amer. Ent. Soc.* 16: 88-162.
- Hanski, I & Y. Cambefort. 1991. Spatial Processes. In: I. Hanski and Y. Cambefort (Eds.). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton New Jersey. USA. pp. 283-304.
- Hanski, I & Y. Cambefort (Eds.). 1991. *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 481 pp.
- Harold, E. 1868. Diagnosen neuer Coprophagen. *Col. Hefte* 4: 79-86.
- Harold, E. 1869 Note sur quelques Coprides du Mexique. *Ann. Soc. Ent. France. Sér. 4* : 439-512.
- Harold, E. 1871. Diagnosen neuer Coprophagen. *Col. Hefte*, 8: 114-116.
- Harold, E. 1871. Diagnosen neuer Coprophagen. *Berl. Ent. Zeitsch.* 17: 161-180.
- Harold, E. 1871. Diagnosen neuer Coprophagen. *Col. Hefte*. 11: 102-105.
- Harold, E. 1873. Diagnosen neuer Coprophagen. *Berl. Ent. Zeitsch.* 17: 161-180.
- Harold, E. 1875. Neue Coprophagen. *Deutsch. Ent. Zeitsch.* 19: 209-217.
- Harold, E. 1880. Verzeichniss der von E. Steinheil in Neu-Granada gesammelten Coprophagen Lamellicornien. *Stett. Ent. Zeitsch.* 41: 13-46.
- Henshaw, S. 1885. List of the Coleoptera of America, North of Mexico. *Amer. Ent. Soc.* Philadelphia: 1-161.
- Henshaw, S. 1895. Third supplement to the list of Coleoptera of American Coleoptera. *Amer. Ent. Soc.* Philadelphia pp. 1-62.
- Hernández, B., J. Maes., C. Harvey., S. Vilchez., A. Medina. & D. Sánchez. 2003. Abundancia y diversidad de escarabajos coprófagos y mariposas diurnas en un paisaje ganadero en el departamento de Rivas, Nicaragua. *Agroforesteria en las Américas* 10: 93-102.
- Hoffmann A., M. G. López-Campos & I. M. Vázquez-Rojas 2004. Los artrópodos de las cavernas de México. En: Llorente Bousquets J., J. J. Morrone, O. Yáñez Ordóñez, I. Vargas Fernández (Eds.), *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*: 229-326. U. N. A. M., México.
- Honer, M. R., I. Bianchin. & A. Gomes. 1987. *Desenvolvimento de um programa integrado de controle dos nematódeos e a mosca dos chifres na região dos cerrados: Fase I. Pesquisa em andamento*. Ministerio da Agricultura-MA. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária-EMBRAPA 36: 1-4.
- Horn, G. H. 1875. Synonymical notes and descriptions of new species of North American Coleoptera. *Trans. Amer. Ent. Soc.* 5: 126-156.
- Horn, G. H. 1881. Descriptions of new species of North American Coleoptera. *Trans. Kans. Acad. Sci.* 7: 74-77.
- House, C. & L. Simmons. 2003. Genital morphology and fertilization success in the dung beetle *Onthophagus taurus*: an example of sexually selected male genitalia. *Proc. R. Soc. Lond.* 270: 447-455.
- Howden, H. F. 1955. Cases of interspecific "parasitism" in Scarabaeidae. *Jour. Tenn. Acad. Sci.* 30(1): 64-66.
- Howden, H. F. 1955. Some new species and records of North American Scarabaeidae (Coleoptera). *Proc. Ent. Soc. Wash.* 57(6): 257-264.
- Howden, H. F. 1957. Investigations on sterility and deformities of *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae) induced by gamma radiation. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 50(1): 1-9.
- Howden, H. F. 1960. A New Species of Phyllophaga from the Big Bend region of Texas, And Coahuila, with notes on other Scarabaeidae of the area. *Can. Ent.* 42: 457-464.
- Howden, H. F. 1973. Four new species of *Onthophagus* from Mexico and the United States (Coleoptera, Scarabaeidae). *Proc. Ent. Soc. Wash.* 75(3): 329-337.
- Howden, H. F. & Cartwright O. L. 1963. Scarab beetles of genus *Onthophagus* Latreille North of Mexico (Coleoptera: Scarabaeidae). *Proc. Un. St. Nat. Mus.* 114 (3467): 1-133.
- Howden, H. F. & Cartwright O. L. 1970 A new name for *Onthophagus monticolus* Howden & Cartwright (Coleoptera: Scarabaeidae). *Proc. Ent. Soc. Wash.* 72 (1): 54.
- Howden, H. F., O. L. Cartwright. & G. Halffter. 1956. Descripción de una nueva especie mexicana de *Onthophagus* con anotaciones ecológicas sobre especies asociadas a nidos de animales y a cuevas. *Acta. Zool. Mex.* 1 (9): 1-16.
- Howden, H. F. & F. Génier F. 2004. Seven new species of *Onthophagus* Latreille from Mexico and the United States (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Fabrerias* 28(1): 53-76.
- Howden, H. F. & B. D. Gill. 1987. New species and new records of Panamanian and Costa Rican Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Col. Bull.* 41(3): 201-224.
- Howden, H. F. & B. D. Gill. 1993. Mesoamerican *Onthophagus* Latreille in the *dicranus* and *mirabilis* species groups (Coleoptera, Scarabaeidae). *Can. Ent.* 125: 1091: 1114.
- Howden, H. F. & C. H. Scholtz. 1986. Changes in Texas dung beetle community between 1975

- and 1985 (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Col. Bull.* 40 (4): 313-316.
- Howden, H. F. & O. P. Young. 1981. Panamanian Scarabaeinae: taxonomy, distribution and habits. *Contr. Amer. Ent. Inst.* 18(1): 1-204.
- Hubbard, H. G. 1894. The insects guest of the Florida land tortoise. *Insects life* 6 (4): 302-315.
- Huchet, J. B. 1992. Un Scarabée nouveau pour les Petites Antilles: *Digitonthophagus gazella* Fabricius (Coleoptera, Scarabaeidae, Coprinae, Onthophagini). *L'Entom.* 48(6): 297-303.
- Hunt, J. & L. Simmons. 1997. Patterns of fluctuating asymmetry in beetle horns: an experimental examination of the honest signaling hypothesis. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41: 109-114.
- Hunt, J. & L. Simmons. 2002. The genetics of maternal care: Direct and indirect genetic effects on phenotype in the dung beetle *Onthophagus taurus*. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.092676199.
- Hunt, J. & L. Simmons. & J. S. Kotiaho. 2002. A cost of maternal care in the dung beetle *Onthophagus taurus*. *J. Evol. Biol.* 15(2002): 57-64.
- Jameson, M. 1989. Diversity of Coprophagous Scarabaeidae (Coleoptera) in Grazed versus Ungrazed Sandhills Prairie in Western Nebraska. *Trans. Nebr. Acad. Sci.* 17: 29-35.
- Kirby, W. 1825. A descriptions of such genera and species of insects, alluded to in the Introduction to entomology, of Messrs. Kirby and Spence, as appear not to have been before sufficiently noticed or described. *Trans. Linn. Soc.* 14: 563-572.
- Kirby, W. 1837. Insecs. Coleoptera. In Richardson, Fauna Boreali-Americana; or the zoology of the northern parts of British America. (8). pp. 249. Norwich.
- Kolbe, H. J. 1893. Beiträge zur Kenntniss der Mistkäfer, Lamellicornia onthophila. *Stettiner Ent. Zeitung* 5: 205-213.
- Kohlmann, B. 1991. Dung Beetles in subtropical North America. In: I. Hanski & Y. Cambefort (Eds.). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton New Jersey. USA. pp. 211-229.
- Kohlmann, B. 1994. A preliminary study of the invasion and dispersal of *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) in Mexico (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Acta Zool. Mex.* 61: 35-42.
- Kohlmann, B. & S. Sánchez-Colón. 1984. Structure of a Scarabaeinae community: a numerical-behavioral study (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acta Zool. Mex.* 2: 1-27.
- Kohlmann, B. & A. Solís. 2001. El género *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica. *Giornale Italiano di Entomologia* 49: 159-261.
- Kohlmann, B., Solis, A., Ortwin, E., Soto, X., Russo, R. 2007. Biodiversity, conservation, and hotspot atlas of Costa Rica: a dung beetle perspective (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Zoo-taxa* 1457: 1- 34.
- Krajcik M. 2006. Checklist of Scarabaeoidea of the World. 1. Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Animma X, Suppl.* 3: 1-190.
- Lacordaire, J. T. 1856 *Historie naturelle des insects. Genera des coléopteres.* vol. 3. 594 pp. Paris.
- Lafone Quevedo, M. A. 1911. Catalogo sistemático de los coleópteros de la República de Argentina. *Rev. Mus. Plata* 12: 113-260.
- Lago, P. K., J. R. Macdonald. & W. H. Cross. 1985. Mexican records of *Onthophagus gazella* F. (Coleoptera, Scarabaeidae). *Tour. Ent. Sci.* 20 (1): 24-25.
- Landin, B. O. 1956. The Linnean species of Lamellicornia described in "Systema naturae". ed. 10 (1758). *Ent. Tidskr.* 77(1): 1-18.
- Laporte de Castelnau, F. L. 1840. Histoire naturelle, générale et particulière, des crustacés et des insectes. 3. Paris.
- Latreille, P. A. 1812. Insectes de l'Amérique équinoxiale recueillis pendant le voyage de M M. de Humboldt et Bonpland. In *Voyage de Humboldt et Bonpland*, deuxième partie. 1(2): 127-252. Paris.
- LeConte, J. L. 1859. The Coleoptera of Kansas and eastern New Mexico. *Smiths. Contr. Knowl.* 2 (6): 1-58.
- LeConte, J. L. 1863. List of Coleoptera of North America, Part I. Smith. Misc. Coll. 149: 1-77.
- Leng, C. W. 1920. Catalogue of the Coleoptera of America, north of Mexico. *Mount Vernon*, N. Y.
- Leng, C. W. & A. J. Mutchler. 1933. *Second and third supplements 1925 to 1932 (inclusive) to the catalogue of the Coleoptera of America, north of Mexico.* Mount Vernon N. Y.
- Lengerken, H. 1954. Die Brufursorge und Brutplegeinstinkte der Kafer 2nd ed. *Acad. Verl. Leipzig.*
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae.* Editio X. Holmiae.
- Linnaeus, C. 1767. *Systema Naturae.* Editio XII reformata. Holmiae.
- Lobo, J. 1996. Diversity, biogeographical considerations and spatial structure of a recently invaded dung beetle (Coleoptera: Scarabaeoidea) community in the Chihuahuan desert. *Global Ecology Biogeography Letters* 5, 342-352.
- Lobo, J. & G. Halffter. 1994. Relaciones entre escarabajos (Coleoptera: Scarabaeidae) y nidos de tuza (Rodentia: Geomyidae): implicaciones biológicas y biogeográficas. *Acta. Zool. Mex. (n. s.)* 62: 1-9.
- Lobo, J. & G. Halffter. 2000. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous Beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea): Comparative study. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 93(1): 115-126.
- Maes, J. M. 1999. *Insectos de Nicaragua.* Volumen II. Setab BOSAWAS, MARENA, Managua, Nicaragua
- Mannerheim, C. G. 1829. Description de quarante nouvelles espèces de scarabéides de Brésil avec figures. *Mem. Soc. Imp. Nat. Mosc.* 7: 29-80.
- Marchiori, C. H. 2003. Insects (Arthropoda: Insecta) Collected on bovine feces after different times of field exposure in Itumbiara, Goias, Brazil. *Arq. Inst. Biol., São Paulo* 70 (3): 377-380.

- Marchiori, C., E. R. Caldas. & K. Almedia. 2003. Succession of Scarabaeidae on bovine dung in Itumbiara, Goiás, Brazil. *Neotrop. Entomol.* 32(1).
- Martín-Piera, F. & J. M. Lobo. 1993. Altitudinal distribution patterns of copro-necrophagous Scarabaeidae (Coleoptera) in Veracruz, Mexico. *Col. Bull.* 47(4): 321-334.
- Martínez, A. 1944. Addenda y corrigenda al trabajo de Blackwelder checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America the West Indies, and South America. *U. S. Nat. Bull.* 185: 109-128.
- Martínez, A. 1947. Addenda y corrigenda al trabajo de Blackwelder Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies, and South America (Scarabaeidae, Coprinae). *Arthropoda* 1(1): 109-114.
- Martínez, A. 1959. Catalogo de los Scarabaeidae Argentinos. *B. A. Coni* 5 (1): 1-126.
- Martínez, A. 1987. La Entomofauna de Scarabaeinae de la Provincia de Salta. *Ann. Soc. Cient. Arg.* 216: 4-69.
- Martínez, I. & M. Cruz. 1999. Comparative morphological analysis of testis follicles in dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae, Aphodiinae, Geotrupinae). *Proc. Ent. Soc. Wash.* 101(4): 804-815.
- Martínez, I., P. González. & E. Morelli. 1999. Anormalidades en el aparato reproductor de una hembra de *Onthophagus hirculus* Mannh. (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Acta. Zool. Mex.* 76: 127-129.
- Martínez, I., E. Montes De Oca. & M. Cruz. 1998. Contribución al conocimiento del escarabajo coprófago *Onthophagus incensus* Say (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): datos ecológicos y reproductivos en relación a su fenología. *Folia Entomol. Mex.* 103: 1-13.
- Martínez, I., & J. P. Lumaret. 2003. Dimorfismo sexual en larvas de Scarabaeoidea (Coleoptera). En *Escarabeidos de Latinoamérica: estado del conocimiento*. G. Onore, P. Reyes-Castillo & M. Zunino (comps.). m3m: Monografías Tercer Milenio vol. 3, SEA, Zaragoza. pp: 15-18.
- Matthews, E. G. 1966. A taxonomic and zoogeographic survey of the Scarabaeinae of the Antilles. *Mem. Amer. Ent. Soc.* 21: 1-133.
- Medina, C., A. Lopera-Toro., A. Vítolo. & B. Gill. 2001. Escarabajos Coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia. *Biota Colombiana* 2 (2): 131-144.
- Medina, C., F. Escobar & G. Kattan. 2002. Diversity and habitat use of dung beetles in a restored Andean Landscape. *Biotropica* 34(1): 181-187.
- Melsheimer, F. E. 1846. Description of new species of Coleoptera the United States. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phil.* 2: 134-160.
- Melsheimer, F. V. 1806. *A catalogue of insects Pennsylvania*, 60 pp. Hanover, York County, Pennsylvania.
- Moczek, A. P. 1999. Facultative paternal investment in the polyphonic beetle *Onthophagus taurus*: the role of male morphology and social context. *Behavioral Ecology* 10 (6): 641-647.
- Moczek, A. P. 2002. Allometric plasticity in a polyphonic beetle. *Ecological Entomology*, 27: 58-67.
- Moczek, A. P. & D. J. Emlen. 1999. Proximate determination of male horn dimorphism in the beetle *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Evolutionary Biology* 12: 27-37.
- Moczek, A. P. & D. J. Emlen. 2000. Male horn dimorphism in the scarab beetle, *Onthophagus taurus*: do alternative reproductive tactics favour alternative phenotypes? *Animal Behaviour* 59: 459-466.
- Moczek, A. P., J. Hunt, E. M. Douglas & W. Leigh. 2002. Threshold evolution in exotic populations of a polyphonic beetle. *Evolutionary Ecology Research* 4: 587-601.
- Monteresino, E., A. Martínez. & M. Zunino. 1996. Los Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae) de la provincia de Córdoba, Argentina. En *Biodiversidad de la Provincia de Córdoba. Fauna I* (I. E. di Tada y E. H. Bucher, eds): 101-117.
- Montes de Oca, E. 2001. Escarabajos coprófagos de un escenario ganadero típico de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México: Importancia del paisaje en la composición de un gremio funcional. *Acta. Zool. Mex.* 82: 111-132.
- Montes de Oca, E. & G. Halfpeter. 1995. Daily and seasonal activities of a guild of the coprophagous, burrowing beetle (Coleoptera Scarabaeidae Scarabaeinae) in tropical grassland. *Trop. Zool.* 8: 159-180.
- Morelli, E. & P. Gonzalez-Vainer. 1997. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) inhabiting bovine and ovine droppings in Uruguayan prairies. *Col. Bull.* 51(2): 197.
- Morón, M. A. 1979. Fauna de Coleópteros Lamellicornios de la estación de biología tropical 'Los Tuxtlas', Veracruz, UNAM, México. *An. Inst. Biol. U. N. A. M. (ser. Zool)* 50: 375-454.
- Morón, M. A. 1985. Fauna de coleópteros Lamellicornios de Boca del Chajul, Chiapas, México. *Folia Entomol. Mex.* 66: 109-128.
- Morón, M. A. 1987. The necrophagous Scarabaeinae beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) from a coffee plantation in Chiapas, México. Habitats and phenology. *Col. Bull.* 41 (3): 225-232.
- Morón, M. A. 1993. *Catálogo de tipos depositados en la colección M. A. Morón, Xalapa, Veracruz, México (MXAL)(Insecta, Coleoptera: Lamellicornia)*. Publicación especial de la Sociedad Mexicana de Entomología, A. C. y la Sociedad Veracruzana de Zoología, A. C. Xalapa, México. 55 pp.
- Morón, M. A. 2004. *Escarabajos. 200 millones de años de evolución*. Instituto de Ecología. A. C. y Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza (Segunda edición).
- Morón, M. A., A. Aragón., A. Tapia-Rojas & R. Rojas-García. 2000. Coleoptera Lamellicornia de La Sierra del Tentzo, Puebla, México. *Acta. Zool. Mex.* 79: 77-102.

- Morón, M. A. & J. Blackaller. 1997. Melolonthidae y Scarabaeidae. En *Historia Natural de Los Tuxtlas*. E. González Soriano, R. Dirzo & R. Vogt (Eds). Universidad Autónoma de México. Primera edición. pp: 227-243.
- Morón, M. A., J. F. Canal & O. Canul. 1986. Análisis de la entomofauna necrófila del área norte de la reserva de la biosfera "Sian Ka'an", Quintana Roo, México. *Folia Entomol. Mex.* 69: 83-88.
- Morón, M. A. & C. Deloya. 1991. Los Coleópteros Lamellicornios de la reserva de la biosfera 'La Michilia', Durango, México. *Folia Entomol. Mex.* 81: 209-283.
- Morón, M. A., F. J. Villalobos & C. Deloya. 1985. Fauna de coleópteros lamellicornios de Boca de Chajul, Chiapas, México. *Folia Entomol. Mex.* 66: 57-118.
- Navarrete-Heredia, J. L. 2006. Notes on three adventive species of Coleoptera (Hydrophilidae and Scarabaeidae) from Baja California, with additional data from other Mexican States. *Ent. News* 117 (2): 211-218.
- Navarrete, J. L. & N. Galindo. 1997. Escarabajos asociados a Basidiomycetes en San José de los Laureles, Morelos, México (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomol. Mex.* 99: 1-16.
- Navarrete-Heredia, J. L., L. Delgado. & H. E. Fierros-López. 2001. Coleoptera Scarabaeoidea de Jalisco, México. *Dugesiana* 8(1): 37-93.
- Neita, J., L. Pardo., M. Quinto & N. Cuesta. 2003. Escarabajos Copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en la Parcela Permanente de Investigación en Biodiversidad. En: Salero. *Diversidad Biológica de un Bosque Pluvial Tropical* (bp-T). p. 79-90. Universidad Tecnológica del Chocó, Instituto de Investigaciones Ambientales del Pacífico, Comunidad de Salero. Quibdó.
- Nijhout H. F. & D. Emlen. 1998. Competition among body parts in the development and evolution of insect morphology. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 95: 3685-3689.
- Noriega, J. A. 2002. First report of the presence of the genus *Digitonthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae) in Colombia. *Caldasia* 24 (1): 213-215.
- Olivier, A. G. 1789. *Entomologie ou Histoire Naturelle des Insectes, avec leurs caractères génériques et spécifiques, leur description, leur synonymie, et leur figure enluminée. Coléoptères*. Vol. 1. Paris.
- Olivier, A. G. 1790. In *Encyclopédie Méthodique. Histoire naturelle. Insectes*. 5 (1). París.
- Olivier, A. G. 1791. In *Encyclopédie Méthodique. Histoire naturelle. Insectes*. 5(2): 362-793. París.
- D'Orbigny, A. 1837-1843. *Voyage dans l'Amérique meridionale*. VI (2) 155-194.
- Palisot de Beauvois, A. M. 1805-1821. *Insectes recueillis en Afrique et en Amérique*. Livr. 1-15. París. pp. 1-276.
- Panzer, G. W. F. 1794 *Faune insectorum americae borealis prodromus*. 8 pp., 1 pl. Nürnberg.
- Paulian, R. 1933. Coprophages américains nouveaux ou peu connus (Col). *Bull. Soc. Ent. Franc.* 38: 204-205.
- Paulian, R. 1936. Sur quelques *Onthophagus* américains nouveaux ou peu connus (Col. Lamellicornes). Festschrift für 60. Geburtstag von Professor Dr. Embrik Strand. Vol. 1: 506-509.
- Paulian, R. 1988. *Biologie des coléoptères*. Lechevalier, Paris.
- Peck, S. B. & H. F. Howden 1984. Response of a dung beetle guild to different sizes of dung bait in Panamanian rain forest. *Biotropica* 16: 235-238.
- Pereira, F. S. & G. Halffter. 1961. Nuevos datos sobre Lamellicornia mexicanos con algunas observaciones sobre saprofia. *Rev. Br. Ent.* 10: 54-66.
- Pineda, E., C. Moreno., F. Escobar & G. Halffter. 2005. Frog, Bat, and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz, Mexico. *Conservation Biology* 19 (2): 400-410.
- Pulido, L. A., R. Riveros., F. Gast. & P. Hildebrand. 2003. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) del Parque Nacional Natural "Serranía de Chiribiquete", Caquetá, Colombia (Parte I). En *Escarabeidos de Latinoamérica: estado del conocimiento*. G. Onore, P. Reyes-Castillo & M. Zunino (comps.). m3m: Monografías Tercer Milenio vol. 3, SEA, Zaragoza. pp: 51- 58.
- Reddell J. R., 1981. A review of the Cavernicole fauna of Mexico, Guatemala, and Belize. *Mem. Mus. Univ. Texas*, 27: 1-327.
- Rivera-Cervantes L. E. & E. Garcia-Real. 1991. New locality records for *Onthophagus gazella* Fabricius in Jalisco, México. *Col. Bull.* 45(4): 370.
- Robinson, M. 1940. Studies in the Scarabaeidae, II (Coleoptera). *Trans. Amer. Ent. Soc.* 66 : 141-159.
- Robinson, M. 1948 Remarks on a few Scarabaeidae (Coleoptera). *Ent. News*. 59: 175-177.
- Sansom, R. 2003. Constraining the adaptationism debate. *Biology and Philosophy* 18: 493-512.
- Salamanna, G. 1972 Aspetti della carilogia degli Scarabaeidae (Coleoptera). *Atti IX Congresso Nazionale Italiano di Entomologia*: 313-326.
- Say, T. 1837. Description of new North American coleopterous insects, and distribution on some already described. *Bost. Jour. Nat. Hist.* 1: 151-203.
- Schaeffer, C. F. 1905. Some additional new genera species of Coleoptera found within the limit of the United States. *Sci. Bull. Mus. Brookl. Inst. Arts Sci.* 1(7): 141-1491.
- Schaeffer, C. F. 1909. New Coleoptera chiefly from Arizona. *Sci. Bull. Mus. Brookl. Inst. Arts Sci.* 1(17): 375-386.
- Schaeffer, C. F. 1914. A short review of the North American species of *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae) *Jour. N. York Ent. Soc.* XXII: 290-300.
- Sharp, D. 1877. Description of some new species of beetles (Scarabaeidae) from Central America. *Jour. Linn. Soc. Zool.* 13: 129-138.

- Sikes, D. 2003. The beetle fauna of the state of Rhode Island, USA (Coleoptera): 656 new state records. *Zootaxa* 340: 1-38.
- Simmons, L. W., J. L. Tomkins & J. Hunt. 1999. Sperm competition games played by dimorphic male beetles. *Proc. R. Soc. Lond* 266: 145-150.
- Smith, A. 2003. *Checklist of the Scarabaeoidea of the Nearctic Realm. Including Canada, the continental United States, and the northern Mexican states of Baja California, Baja California Sur, Chihuahua, Coahuila de Zaragoza, Durango, Nuevo Leon, Sinaloa, Sonora, Tamaulipas, and Zacatecas*. Version 3-released 25 September 2003. <http://www-museum.unl.edu/research/entomology/Nearctic-scarabs3.pdf>
- Solís A. & B. Kohlmann. 2003. New species of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) from Costa Rica and Panama. *Zootaxa* 139: 1-14.
- Spector, S. & S. Ayzama. 2003. Rapid Turnover and Edge Effects in Dung Beetle Assemblages (Scarabaeidae) at a Bolivian Neotropical Forest-Savanna Ecotone. *Biotropica* 35 (3): 394-404.
- Sturm, J. 1826. *Catalog meiner Insecten-Sammlung. Erster Theil. Käfer*, pp. 1-207. Nürnberg.
- Sturm, J. 1843. *Catalog der Käfer-Sammlung von Jacob Sturm*. Pp. 1-386. Nürnberg.
- Vaz de Mello, F. 2000. Estado atual do conhecimento dos Scarabaeidae s. str. (Coleoptera: Scarabaeoidea) do Brasil. En *Hacia un proyecto CYTED PARA EL Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica: PRIBES 2000*. Martín-Piera, F., J. J. Morrone & A. Melic (eds.). m3m: Monografías Tercer Milenio Vol. 1. SEA, Zaragoza. pp. 183-195.
- Vaz de Mello, F., J. Louzada. & J. H. Schoederer. 1998. New data and comments on Scarabaeidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) associated with Attini (Hymenoptera: Formicidae). *Col. Bull.* 52 (3): 209-216.
- Vaz de Mello, F., S., Reis & J. Louzada. 2001. Levantamento preliminar das espécies de Scarabaeidae (Insecta: Coleoptera) fimícolas das pastagens da região de Lavras. X congresso da Pós-Graduação da UFLA-Anais. APG/UFLA ENT 008.
- Vulcano, M. A. & F. S. Pereira. 1967. Sinópsis dos Passalidae e Scarabaeidae s. str. da região amazônica (Insecta, Coleoptera). *Atas do Simposio sobre a Biota Amazônica* Vol 5 (Zoologia): 533-603.
- Vulinec, K. 1993. A southern range extension for the introduced dung beetle *Onthophagus taurus* Schreber (Coleoptera, Scarabaeidae). *Col. Bull.* 47(2): 129-130.
- Vulinec, K. & A. Davis. 1984. Coleoptera types in the Charles Drury Museum of Natural History. *Col. Bull.* 38(3): 232-239.
- Woodruff, R. E. 1973. *The scarab beetles of Florida*. Arth. Fl. 8: 1-122.
- Worren, E. & J. Steinert. 1980. Additional distribution records for *Onthophagus taurus* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Col. Bull.* 64 (3): 332.
- Young, O. 1981. The attraction of the neotropical Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) to reptile and amphibian fecal material. *Col. Bull.* 35(3): 345-348.
- Zunino, M. 1980. Note sul brachitterismo nel genere *Onthophagus* Latreille (Coleoptera, Scarabaeidae). *Boll. Mus. Zool. Univ. To.* 1980 (2): 9-12.
- Zunino, M. 1981. Note su alcuni *Onthophagus* americani e descrizione di nuove specie (Coleoptera, Scarabaeidae). *Boll. Mus. Zool. Univ. Torino* 1981 (6): 75-86.
- Zunino, M. 1990. Antillean Scarabaeidae (Coleoptera): some problems of phylogenetic and geographic affinities. International symposium on: Biogeographical aspects of insularity. Roma, *Accademia Nazionale dei Lincei* 85: 715-727.
- Zunino, M. 2003. Tribu Onthophagini. En: *Atlas de los Escarabajos de México. Coleóptera: Lamellicornia Vol. II. Familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae*. Ed. Morón M. A. Argania. Barcelona. pp. 66-74.
- Zunino, M. & E. Barbero. 1993. Escarabajos, Ganado, Pastizales: algunas consideraciones deontológicas. *Folia Entomol. Mex.* 87: 95-101.
- Zunino, M. & G. Halffter. 1981. Descrizione di *Onthophagus micropterus* n. sp. (Coleoptera, Scarabaeidae), note sulla sua distribuzione geografica e sulla riduzione alare nel genere. *Boll. Mus. Zool. Univ. To.* (8): 95-110.
- Zunino, M. & G. Halffter. 1988a. Análisis taxonómico, ecológico y biogeográfico de un grupo americano de *Onthophagus* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Mon. Mus. Reg. Sc. Nat. To.* IX: 1-211.
- Zunino, M. & G. Halffter. 1988b. Nueva especie de *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae) asociada a cuevas. *Folia Entomol. Mex.* No. 75: 17-32.
- Zunino, M. & G. Halffter. 1988c. Una nueva especie braquíptera de *Onthophagus* de México (Coleoptera: Scarabaeidae). *Elytron* 2: 137-142.
- Zunino, M. & G. Halffter. 1997 Sobre *Onthophagus* Latreille, 1802 americanos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Elytron* 11: 157-178.
- Zunino, M. & G. Halffter. 2005. *Onthophagus fuscus pseudofuscus* Zunino y Halffter, nuevo nombre para *Onthophagus fuscus orientalis* Zunino y Halffter, 1988. *Acta zool. Mex. (n. s.)* 21 (3): 149.



CAPÍTULO 10:

Análisis de las piezas bucales en *Canthon virens* Mannerheim (Coleoptera: Scarabaeinae: Canthonina) en relación con sus hábitos tróficos

Irma López-Guerrero

Instituto de Ecología, A.C.,
Departamento de Biodiversidad y
Ecología Animal,
Apdo. Postal 63,
91000, Xalapa, Veracruz, México.
irma.lopez@inecol.edu.mx

Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter

Editores:
Mario Zunino & Antonio Melic

**Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)
Monografías 3er cer Milenio M3M, vol. 7 (2007)**
I.S.B.N. 978-84-935872-1-5
30 Noviembre 2007
pp: 131 – 142.

Información sobre la publicación:
www.sea-entomologia.org

ANÁLISIS DE LAS PIEZAS BUCALES EN *CANTHON VIRENS* MANNERHEIM (COLEOPTERA: SCARABAEINAE: CANTHONINA) EN RELACIÓN CON SUS HÁBITOS TRÓFICOS

Irma López-Guerrero

Resumen: Se estudian las piezas bucales en *Canthon virens*, un escarabajo no coprófago que presenta una de las más extraordinarias especializaciones para la alimentación y sustrato para la nidificación –la depredación– la cual ocurre sobre hormigas cortadoras de hojas del género *Atta*. Los resultados muestran que no existen modificaciones estructurales sustanciales con las piezas bucales de los escarabajos coprófagos. Los datos se discuten en un contexto evolutivo.

Palabras clave: Scarabaeidae, *Canthon virens*, piezas bucales, régimen alimenticio, evolución.

Analysis of the mouthparts of *Canthon virens* Mannerheim (Coleoptera: Scarabaeinae: Canthonina), in relation to its trophic habits.

Abstract: We studied the mouthparts of *Canthon virens*, a non-coprophagous beetle which predares on leaf-cutter ants of the genus *Atta*, showing an extraordinary specialization for feeding and brooding. Results indicate no significant structural modifications when comparing to mouthparts of coprophagous species. The data are discussed in an evolutive context.

Key words: Scarabaeidae, *Canthon virens*, mouthparts, trophic habits, evolution.

Analyse des pièces bucales chez *Canthon virens* Mannerheim (Coleoptera: Scarabaeinae: Canthonina), par rapport à son régime alimentaire.

Résumé : On a étudié les pièces bucales de *Canthon virens*, un Scarabaeinae non-coprophage qui montre l'une des spécialisations trophiques et nidificatrices les plus extraordinaires, la prédation des fourmis parasol du genre *Atta*. Les résultats obtenus démontrent l'absence chez l'espèce étudiée de modifications substantielles par rapport à la structure des mêmes pièces chez les espèces coprophages. L'on discute ces données dans un cadre évolutif.

Mots clé: Scarabaeidae, *Canthon virens*, pièces bucales, régime trophique, évolution.

Introducción

La presente investigación pretende aportar una nueva contribución al estudio de aquellas variaciones en la anatomía de las piezas bucales y del tracto digestivo en los coleópteros Scarabaeinae, que supuestamente están relacionadas con el uso de recursos tróficos distintos al excremento fresco de los mamíferos.

Uno de los eventos más llamativos en la historia de la evolución de los coleópteros, fue sin duda la adquisición de la capacidad de utilizar las heces de los vertebrados como fuente alimenticia. Este evento, el cambio en los hábitos alimenticios de saprofagia a coprofagia, ocurrió más de una vez en forma independiente y, en líneas filéticas distintas, en el transcurso de la historia evolutiva de los coleópteros; sin embargo, es especialmente importante en la subfamilia Scarabaeinae, cuya subsiguiente evolución resultó en una excepcional radiación de adaptaciones morfológicas, ecológicas y comportamentales relacionadas con la eficiente explotación del excremento de grandes herbívoros terrestres como un recurso primario de su alimentación (Halffter y Matthews, 1966; Halffter y Edmonds, 1982; Hanski y Cambefort, 1991). La evolución del uso del hábitat y la dieta en Scarabaeoidea ha sido estudiado usando criterios de optimización en un análisis filogenético de la superfamilia (Scholtz y Chown, 1995).

Dentro de los escarabajos rodadores la tribu Canthonina (*sensu* Halffter y Edmonds, 1982) es una de las más grandes y más complejas. La mayoría de las especies de Canthonina son coprófagas, explotando generalmente las heces de grandes mamíferos. Unas pocas especies se alimentan de otras sustancias, tales como hojas, pequeños frutos, flores, detritus, carroña y hongos.

De hecho, la coprofagia es la condición casi general en los Scarabaeinae, sin embargo, hay algunas excepciones que merecen un análisis, en el marco de un enfoque evolutivo. En este trabajo hemos abordado el análisis morfológico comparativo de las piezas bucales y del desarrollo del tracto digestivo de un Canthonina no coprófago: *Canthon virens* Mannerheim.

Una de las más extraordinarias especializaciones desarrolladas para la alimentación y sustrato para la nidificación en un Scarabaeinae es la *depredación*. Esta interacción ha sido bien reportada en *Canthon dives* Harold y *Canthon virens* Mannerheim. Estos escarabajos se alimentan de machos y hembras no fecundadas de hormigas cortadoras de hojas del género *Atta* (Hymenoptera: Formicidae), y depositan sus huevos en el abdomen de hembras de hormigas grávidas. El proceso es el siguiente: al terminarse el vuelo nupcial de la hormiga con el aterrizaje de la pareja, el *Canthon* ataca a ambos, hembras y machos. Si hay pocas hormigas presentes, varios escarabajos se concentran en una sola de ellas. Si hay muchas, cada individuo ataca una hormiga. Si ésta es un macho o una hembra no fecundada el *Canthon* se alimenta directamente del contenido de su abdomen; si es una hembra fecundada, utiliza el contenido de su abdomen para la nidificación, formando dos o tres bolas nido (Borgmeier, 1937; Navajas, 1950; Halffter y Edmonds, 1966). En 1998 Hertel y Colli, reportan observaciones muy detalladas sobre el comportamiento de oviposición de *C. virens*, usando como sustrato la hormiga cortadora de hojas *Atta laevigata*. En 2006 Silveira *et al.*, reportan más información acerca de la depredación y nidificación de *Canthon virens* sobre la misma hormiga.

El estudio de las piezas bucales y de sus caracteres taxonómicos, es clásico en la coleopterología. En los Scarabaeoidea, destacan los trabajos de G. Dellacasa (1983) sobre la epifaringe en los Aphodiinae.

Existen algunos trabajos que describen las piezas bucales en Canthonini. Uno de los primeros y más detallados estudios es el realizado por Halffter (1961), quien describe ampliamente las partes bucales en su trabajo monográfico de las especies norteamericanas del género *Canthon*.

En 2003 Medina, Scholtz y Gill, estudian la variación de las estructuras de la cabeza en 65 especies de *Canthon* y describen con mucho detalle la epifaringe, concluyendo que la variación de esta estructura reveló caracteres que diferencian grupos a distintos niveles, y que la mayoría de las sinapomorfias en los grupos corresponden a los caracteres anatómicos, tales como la epifaringe y la genitalia femenina (para esta última, véanse también los trabajos pioneros de Zunino a partir de 1971 y 1978).

En cuanto al tracto digestivo existe una estrecha relación entre la morfología y la longitud relativa del tubo digestivo (Umeya, 1960), y las partes bucales por un lado, y los hábitos alimenticios por otro. El aparato digestivo del adulto está modificado en relación con la microfagia, el intestino medio grandemente alargado para permitir un rápido procesado de gran cantidad de alimento. El alimento alcanza el intestino en forma semi líquida, con muy finas partículas en suspensión (Edmonds, 1972).

Goidanich y Malan (1962, 1964) en sus estudios sobre la microflora presente en el excremento de mamíferos y en el intestino de la larva de *Onthophagus taurus* (Schreber) (Onthophagini), son de los primeros en realizar un estudio de las longitudes de las diferentes partes del tubo digestivo, anotando el conspicuo desarrollo en la longitud del intestino, sobretodo del mesenteron.

El tracto digestivo de los escarabajos coprófagos es relativamente mucho más largo que en los fitófagos. En *Copris pecuarius* Lewis y en *C. ochus* Motsch, la longitud del tracto digestivo es 8,2 a 11,3 veces la longitud del cuerpo; en *Phanaeus igneus* MacL. y *Canthon laevis* (Drury) la longitud del tracto es 8 a 10 veces; en *Coprophanaeus lancifer* (L.) la longitud del tracto es 8,0 a 8,5 veces; en *Onthophagus lenzii* Har., *O. bivertex* Hey., *O. atripennis* Wat., *O. ater* Wat. y *Caccobius jessoensis* Har., la longitud del tubo es 3,0 a 5,5 veces la longitud del cuerpo. Mientras que en *Melolontha japonica* Burm. la longitud del tracto es 3,3 a 3,8 veces la longitud del tracto; en *Phyllophaga*, *Diplotaxis* y *Popillia* es de 1,5 a 3 veces la longitud del cuerpo (Cooper, 1938; Umeya, 1960; Miller, 1961; Edmonds, 1974). En *Cephalodesmius armiger* West. (que se alimenta de hojas, pequeños frutos, flores, sometidos previamente a fermentación) la longitud del tracto digestivo es de seis a siete veces la longitud del cuerpo (López-Guerrero, 2002).

En otros grupos de coprófagos como *Aphodius rectus* Mots., *A. haroldianus* Balt., *Rhyphalus peninsularis* Arrow (Aphodiinae), la longitud del tracto es 1,8 a 1,9 veces la longitud del cuerpo. En *Geotrupes laevistriatus* Mots. y en *G. auratus* Mots. (Geotrupinae), la longitud del tracto es 3,6 a 3,8 veces la longitud del cuerpo (Umeya, 1960).

Material y métodos

El estudio fue realizado con ejemplares secos y ejemplares conservados en alcohol. El material proviene de las colecciones de los Drs. Gonzalo Halffter (Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz, México) y F. Vaz-de-Mello (Universidad Federal de Lavras, Lavras, Brasil).

Los ejemplares fueron reblandecidos en agua caliente por 10 minutos o más, dependiendo de su dureza. Las piezas bucales fueron removidas intactas, lavadas y pasadas por hidróxido de potasio al 5 % por cinco minutos; después lavadas y deshidratadas en alcoholes graduados y llevadas a punto crítico, antes de metalizarlas con oro.

Las microfotografías fueron tomadas utilizando un microscopio de barrido Jeol JMS-5600 LV.

La terminología básica usada fue la establecida por Halffter (1961), Edmonds (1972), Hata y Edmonds (1983), Medina *et al.* (2003); también utilizo la descrita en el trabajo de Deloya y López (1998), tomada de Dellacasa (1983).

Resultados

Epifaringe (Fig. 1 a 6)

La epifaringe (Fig. 1) de *Canthon virens* Mannerheim, como en todos los Scarabaeinae es una estructura compleja, membranacea, esta orientada horizontalmente y forma la parte más extensa de la pared dorsal de la cavidad preoral. Tiene forma más o menos cuadrangular, un poco más larga que ancha (longitud 1,05 y 1,03 mm de ancho), y no tiene una simetría bilateral absoluta; con los márgenes laterales convergentes a partir de cerca de la mitad de su longitud. Sutura transversa casi lineal, bien definida en vista dorsal. Sobre la línea media de la zona central se presenta una estructura alargada, esclerosada, que cruza la epifaringe longitudinalmente, el vástago claviforme (Halffter, 1952), labro (Edmonds, 1972) o proceso medio (Medina *et al.*, 2003); bien desarrollado; la porción apical del proceso medio lleva numerosas sedas lisas, no delgadas, de mediano tamaño, especialmente apiñadas en el ápice (corypha-zygum) (Dellacasa, 1983) (Fig. 2) y más esparcidas en el área membranosa que circunda el vástago; cada seda con una pequeña fovea en su base; estas sedas no sobrepasan el borde anterior de la epifaringe. El borde anterior de la epifaringe (acropariae) es casi recto, cubierto por un conjunto de sedas largas y delgadas, abundantes, estas sedas con pequeñas espinillas laterales alternas, con su ápice ligeramente dirigido hacia adelante. El proceso medio se continúa sobre la línea media hacia la parte posterior de la epifaringe, para terminar en una estructura de forma triangular (nesium) (Fig. 3), de tamaño pequeño, su base es semicircular y lleva en esta parte una serie de estructuras de forma ovoide (Fig. 4). La superficie interna de la estructura triangular lisa. El nesium con una cavidad o hueco pequeño a cada lado (área plegmática), más o menos circulares, apoyadas en una condensación esclerosada transversal de la que se desprenden tres estructuras triangulares, dos laterales y una central (tormae) cubiertas por abundante pilosidad (Fig. 5).

En las partes laterales de la epifaringe más o menos a la mitad, encontramos a cada lado un bien definido peine de sedas; las sedas son de mediano tamaño, con su base un poco gruesa, con una pequeña fovea, las sedas van disminuyendo su longitud hacia la base de la epifaringe (Fig. 2); estas sedas presentan pequeños repliegues o espinillas laterales alternas en todo su borde. La parte lateral más externa de la epifaringe y la parte cercana al vástago claviforme, presentan una gran cantidad de sedas, que ocupan una parte muy amplia; las sedas son unas largas, otras de mediano tamaño, lisas y delgadas (Fig. 2 y 3).

La parte trasera del borde anterior de la epifaringe está cubierta por una densa capa de pequeñas sedas, de forma triangular; además, una que otra seda alargada, delgada (Fig. 6).

Mandíbulas (Fig. 7 a 10)

Las mandíbulas como es característico en los Scarabaeidae están fuertemente esclerosadas, sus ápices se encuentran separados y las bases se oponen (para una descripción más amplia ver Halffter, 1961).

En las mandíbulas de *Canthon* podemos distinguir las siguientes partes: lóbulo incisivo, lóbulo molar, parte o pieza basal y el conjuntivo. La pieza basal está muy esclerotizada y lleva la articulación e inserción de la musculatura de las mandíbulas. Los lóbulos molares se extienden notablemente en dirección dorso ventral y son asimétricos; el izquierdo es cóncavo y el derecho convexo. La superficie molar está cubierta por finos cordoncillos transversales; anteriormente su superficie es plana (Fig. 7), con aspecto de ala (tape-tum) (Hata y Edmonds, 1983); se trata de una estructura suave y flexible, que representa casi la mitad de la superficie molar izquierda y un tercio de la derecha. El tapetum también lleva cordoncillos transversales, pero orientados perpendicularmente a los otros. El lóbulo incisivo está dorso ventralmente muy aplanado (Fig. 8). El margen interno lleva una doble fila de cortas pero no rígidas extensiones parecidas a sedas, que forman el peine del lóbulo incisivo. Extendiéndose oblicuamente hacia afuera, desde el final basal del peine atravesando la superficie dorsal del lóbulo incisivo hay una fila de sedas dirigidas oblicuamente, de longitud variable. En el ápice del lóbulo incisivo hay un grupo denso de delgadas prolongaciones a lo largo de su margen; estas prolongaciones son plumosas, dando la apariencia de largas sedas (Fig. 9). En la superficie ventral de cada mandíbula, entre el lóbulo incisivo y el lóbulo molar esta el conjuntivo, una estructura convexa, blanda, flexible, formada por una doble fila de sedas cortas, inclinadas hacia la mola; longitudinalmente esta cubierta por filas o hileras de cordoncillos, consistentes de gruesas sedas (a grandes aumentos se observan como pliegues corrugados) (Fig. 10).

Para más detalles sobre mandíbulas ver el trabajo de Hata y Edmonds (1983), quienes realizan un trabajo muy completo de las mandíbulas de *Canthon pilularius* (L.), usando microscopio electrónico de barrido.

Maxilas (Figs. 11 a 14)

Las maxilas son apéndices bien esclerotizados, que se articulan en un plano paralelo con el de las mandíbulas. Toda la pieza lleva sedas espiníferas, fuertes y largas, dispuestas en forma radial. Cada maxila (Fig. 11) esta formada por varias piezas, comenzando de su base hacia la parte cefálica tenemos en vista ventral: Cardio, muy esclerosado, de forma redondeada basalmente y lleva sedas espiníferas fuertes y de mediano tamaño (aproximadamente 15 sedas). Estipes. Los estipes constituyen el grueso del cuerpo de las maxilas. Podemos distinguir cuatro escleritos estipitales; tienen forma más o menos de triángulo isósceles, con la punta hacia el ápice de la maxila. En el cuerpo de los estipes observamos pequeños poros, poco abundantes. Podemos distinguir los estipes por su colocación: Esclerito estipital 1 o esclerito basal, se articula con el cardio; lleva varias sedas espiníferas, largas y

fuertes. Esclerito estipital 2, (subgalea, Halffter, 1961) grande, casi rectangular, con el eje mayor en sentido longitudinal, con esclerificación marcada sólo en la base; distalmente lleva la galea, lateralmente la lacinia; con pequeñas sedas escasas y dispersas. Esclerito estipital 3 o proxagalea, es una pieza alargada, estrecha, colocada en posición invertida, es decir con la punta hacia la base de la maxila, interpuesta entre los ápices de los escleritos 2 y 4; este esclerito esta menos esclerizado que los escleritos anteriores y desprovisto de sedas. Esclerito estipital 4 o palpiger, alargado y forma la porción lateral de la maxila; muy esclerosado y densamente cubierto de sedas espiníferas en disposición anterada y radial.

La lacinia es un lóbulo aplanado-truncado, apicalmente ancho (Fig. 12). Lleva dos tipos diferentes de sedas. Las sedas que están en la parte superior de la lacinia son delgadas y largas, abundantes, con su extremo apical dirigido hacia el frente; estas sedas se continúan por toda la superficie de la lacinia; en su unión con el cuerpo de la maxila encontramos sedas cortas, gruesas, abundantes, dispuestas como los brotes en una rama (Fig. 13).

La *galea* o galea distal, es un lóbulo membranoso dorso-ventralmente aplanado; esta articulado con los estipes por dos bandas transversas esclerotizadas, el esclerito articular de la galea, tiene forma más o menos de herradura, pero dispuesto de forma horizontal. Dorsalmente lleva un cojincillo cubierto por sedas muy abundantes, en posición centrifuga, altas, delgadas y con su ápice dirigido hacia el frente (Fig. 14).

Palpo maxilar. El palpo maxilar se articula en un largo alveolo en el ápice del esclerito estipital 4. Esta compuesto de cuatro segmentos o artejos cilíndricos; los tres primeros muy semejantes entre sí, de forma ligeramente rectangular; el cuarto artejo es de longitud aproximadamente del triple de los anteriores, con forma de ovalo muy alargado; en este último artejo se distribuyen pequeñas sedas, cortas, poco abundantes. Todos los artejos del palpo, especialmente los dos últimos muy esclerosados; excepto el ápice del cuarto artejo que está mucho menos esclerosado, dando la apariencia de presentar un orificio (Fig. 11).

Tracto digestivo

En este trabajo comprobamos que la longitud del tracto digestivo en *Canthon virens* es semejante a la observada en otros escarabajos coprófagos; el valor fue 8,0 a 8,5 veces la longitud del cuerpo y no hay diferencia en los componentes del tubo digestivo.

Comentarios y discusión

Las partes bucales en los escarabajos comedores de estiércol de vertebrados están especializadas para la eficiente ingestión y masticación de heces suaves. Los lóbulos de las maxilas se parecen a alas plumosas, la hipofaringe es grande y móvil. Las complejas mandíbulas poseen un lóbulo incisor flexible y setoso ("pestaña" pilosa) y un gran lóbulo molar el cual lleva una suave área masticadora (Miller, 1961; Halffter, 1961; Halffter y Matthews, 1966; Halffter y Edmonds, 1982).

En Scarabaeinae las piezas bucales varían muy poco a nivel de tribu, subtribu y género. A nivel de especie, diferencias en el arreglo de sedas y forma de las varias estructuras son aparentes (Nel y Scholtz, 1990; Medina *et al.*, 2003).

En el análisis de las piezas bucales de *Canthon virens virens*, *C. v. paraguayanus* y *C. v. chalybaeus* encontramos que no existen diferencias sustanciales con las piezas bucales de los escarabajos coprófagos.

En 2004, Verdú y Galante realizan un estudio de escarabajos asociados con pilas de heces de conejos, encontrando modificaciones particulares para la explotación de excrementos secos de vertebrados. En las mandíbulas denticulos fuertemente desarrollados, áreas molares también bien desarrolladas; en la epifaringe, en la parte superior del proceso medio (epizygom y zygom) sedas fuertemente desarrolladas, gruesas, de mediano tamaño; en el borde superior (acropariae) sedas bien desarrolladas, fuertemente curvadas en el ápice. Los autores concluyen que todas las modificaciones descritas pueden ser consideradas como caracteres derivados para la explotación de fibra y heces secas. Nosotros no encontramos modificaciones de este tipo, atribuyéndolo a que *C. virens* se alimenta del contenido abdominal, un material suave e hidratado.

Sin duda alguna, las mandíbulas guardan una relación muy estrecha con el régimen alimenticio; así, en las formas coprófagas, con gran frecuencia la mitad apical de la mandíbula es membranosa. Las mandíbulas de *Canthon virens* presentan las mismas características que los *Canthon* coprófagos (mandíbulas filtradoras suaves, con un lóbulo molar particular, y un lóbulo incisor que es un aparato filtrador modificado). Por otro lado, considerando que un cambio alimenticio bastante drástico suele conllevar en los Scarabaeinae a cambios en la morfología de las piezas bucales, de muy probable valor adaptativo, se esperaría haber encontrado mandíbulas peculiares, cortadoras, especialmente adaptadas para los hábitos depredadores de estos insectos, con dientes en el lóbulo incisor, lo cual no se presenta en el caso contrario. En las maxilas tampoco se presentan diferencias marcadas con los escarabajos comedores de estiércol. Sólo en la lacinia hay una zona interna con varias franjas de sedas: unas pequeñas, gruesas, de forma más o menos triangular, abundantes; otras sedas son alargadas y delgadas, sin embargo, resulta difícil interpretar esta estructura en términos adaptativos.

Vaz-de-Mello, Louzada y Schoereder, en 1998, reportan nuevos datos y comentarios de Scarabaeidae asociados con Attini. Concluyen que es sospechoso que especies raras o pobremente conocidas de Scarabaeidae puedan ser mirmecófilas, y que la interacción sea más frecuente que ocasional.

También en 1998, Hertel y Colli, dentro del cerrado (vegetación tipo sabana) del Jardín Botánico de Brasilia, Brasilia, observaron a *Canthon virens* utilizando a la hormiga *Atta laevigata* como sustrato para la oviposición; los autores señalan que la poca densidad de herbívoros en el cerrado es conocida, y sugieren que la disponibilidad de boñigas puede ser un factor limitante, por lo que suponen que *C. virens* puede ser depredador de hormigas cortadoras de hojas

obligado tanto más que facultativo. Señalan también que es necesario realizar un estudio de la biología de la reproducción antes de llegar a conclusiones definitivas.

En 1998 Young, estudiando la composición de artrópodos asociados con excremento y carroña de vertebrados en Barro Colorado, Panamá, encontró de particular interés las observaciones de depredación sobre los escarabajos *Canthon angustatus* Harold y *C. lamprimus* Bates, por *Gauropterus chalybaeus* (Mannerheim) y *G. rutilus* (Perty) (Staphylinidae). Nosotros señalamos que el comportamiento de depredación de *Canthon virens* sobre *Atta laevigata* es similar al comportamiento de los Staphylinidae sobre los *Canthon*.

Larsen, Lopera y Forsyth, en 2006, en su estudio de escarabajos con especialización de hábitat y extremo trófico, colectaron tres ejemplares de *Ontherus raptor* Génier (Dichotomiina) excavando en un nido de un Attini cortadora de hojas; los ejemplares fueron encontrados en el suelo, a una profundidad entre 10 a 30 cm. También encontraron pedazos de varios individuos en el montón de desechos apilados cerca de la entrada. Durante todo el tiempo que duró su muestreo (30 semanas entre 1999 y 2003) sólo capturaron otros cuatro individuos; dos ejemplares fueron colectados en trampas cebadas con estiércol, representando un individuo en 273 trampas en el hábitat que ellos ocupan. Los otros dos ejemplares fueron capturados en trampas de intercepción de vuelo.

Los autores concluyen que muchas de las especies que aparecen como raras en trampas o en ciertos hábitats son capturadas en cantidad mayor al utilizar como cebo un tipo diferente de alimento o al investigar un hábitat restringido o microhábitat. Por consiguiente, mucha de la aparente rareza probablemente es influenciada o debida a la metodología usada para el muestreo.

En 1998, Whiting y Godwin, en su estudio sobre el costo energético en el comportamiento reproductor del escarabajo *Canthon imitador* por la hormiga cultivadora-cosechadora *Pogonomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae), demostraron que la frecuencia con

la que los escarabajos pierden sus bolas de nidificación es alta. Si las hormigas encuentran escarabajos cerca de la entrada de la colonia son muy agresivas con ellos, produciéndose el abandono de las bolas. Por otro lado, en el área de estudio (Kleberg County, en el sur de Texas, U.S.A.), la densidad de montículos de las hormigas es alta; presumiblemente el impacto de las hormigas sobre los escarabajos es una función de la densidad de la hormiga, para un sitio específico. En una de sus trampas encontraron un ejemplar de hormiga y un escarabajo; al principio la hormiga ataca al escarabajo y él intenta liberarse; luego los colocaron en una bolsa de plástico y después de ocho horas la hormiga permanece inmóvil pegada al escarabajo (como sólo fue un caso no fue tomado en cuenta). Se puede pensar que este caso confirmaría lo que Hertel y Coli argumentan, que la disponibilidad de alimento hace más bien facultativa la depredación, y es un factor limitante para la reproducción. Estas observaciones concuerdan con los resultados del presente estudio, y en particular, con la falta de especiales modificaciones adaptativas en las piezas bucales de los *Canthon* depredadores de hormigas, así como con los resultados obtenidos por López Guerrero & Zunino (2007) en algunas especies del género *Onthophagus*, que también utilizan recursos tróficos especiales, pero siempre hidratados y de consistencia blanda.

Agradecimiento

Al Dr. Gonzalo Halffter por su inapreciable apoyo; al Dr. F. Vaz-de-Mello por permitirme la revisión y uso del material de su colección particular; al Dr. Mario Zunino por sus invaluable comentarios y sugerencias. También mi agradecimiento a Tiburcio Láez Aponte por sus consejos y toma de las fotografías al microscopio electrónico; a Rocío Rodríguez y María Eugenia Rivas por su ayuda en la impresión de las figuras. Este trabajo se desarrolló dentro del Proyecto Biodiversidad y Comportamiento Animal.

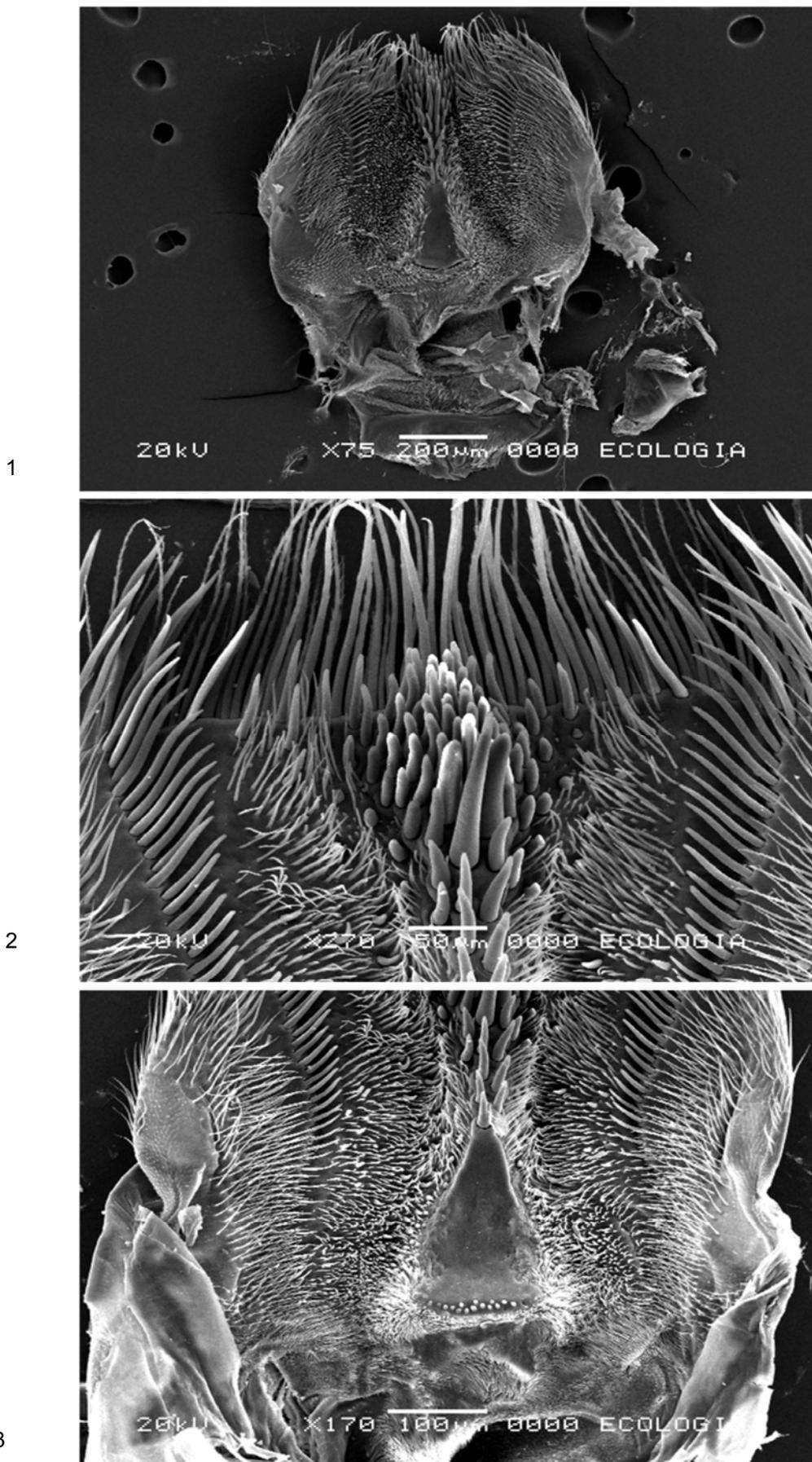


Fig. 1-3. *Canthon virens virens* Mannerheim. **1.** Epifaringe. **2.** Epifaringe. Detalle de la parte anterior del proceso medio. **3.** Epifaringe. Detalle de la parte posterior del proceso medio.
Fig. 1-3. *Canthon virens virens* Mannerheim. **1.** Epipharynx. **2.** Epipharynx. Detail of anterior area of the medial process. **3.** Epipharynx. Detail of posterior area of the medial process.

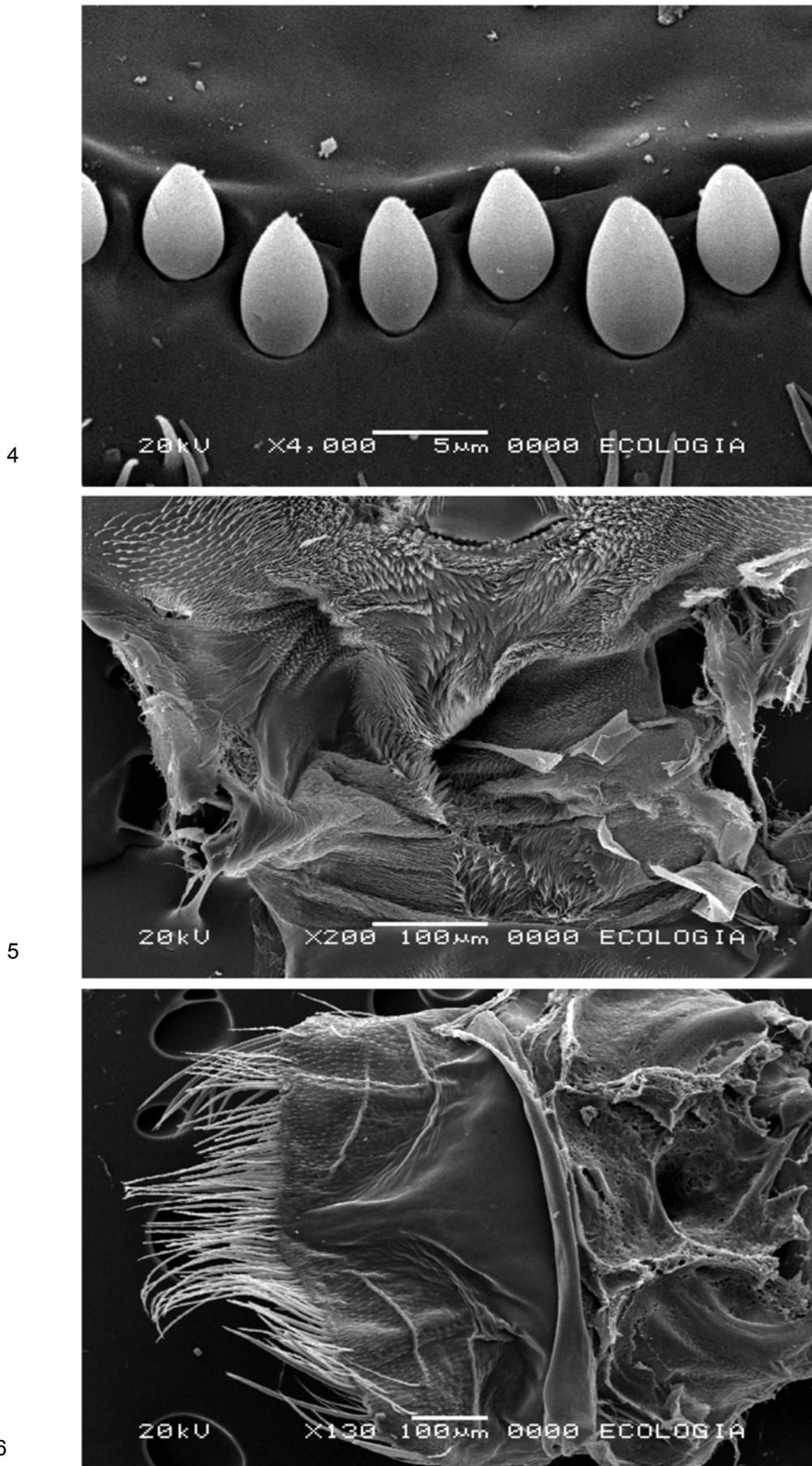


Fig. 4-6. *Canthon v. virens*. Epifaringe. **4.** Parte posterior del proceso medio. Nótese las estructuras ovoides y la ausencia de sedas en el nesium. **5.** Tormas. **6.** Detalle de las sedas en la cara dorsal.

Fig. 4-6. *Canthon v. virens*. Epipharynx. **4.** Posterior region of the medial process. Note the ovoid structures and the lacking of the setae in the nesium. **5.** Tormae. **6.** Detail of the setae on dorsal view.

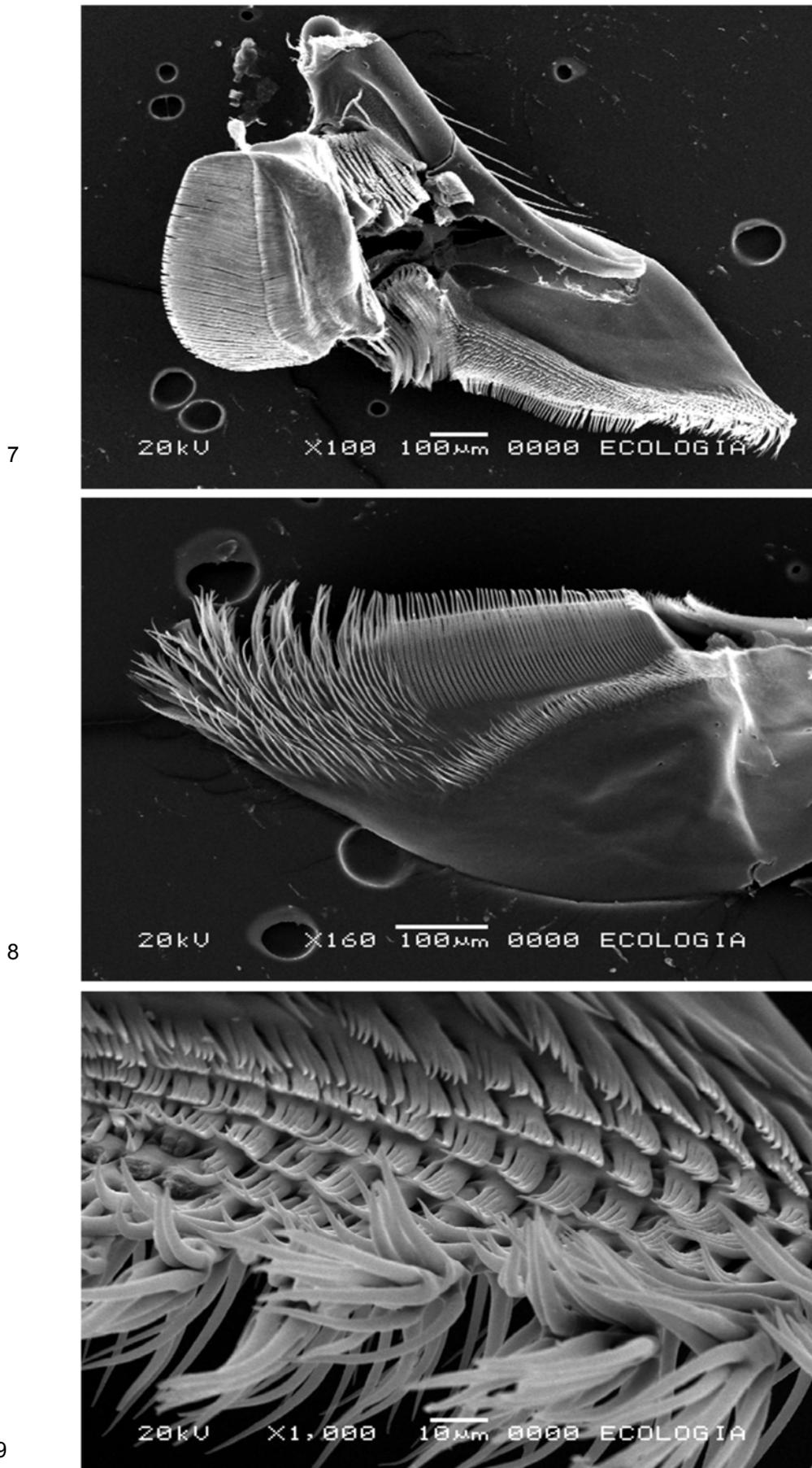


Fig. 7-9. *Canthon v. virens*. **7.** Vista ventral de la mandíbula derecha. **8.** Mandíbula derecha. Vista ventral del lóbulo incisor. **9.** Mandíbula izquierda. Sección del lóbulo incisor a grandes aumentos.

Fig. 7-9. *Canthon v. virens*. **7.** Ventral view of right mandible. **8.** Right mandible. Ventral view of incisor lobe. **9.** Right mandible. Portion of incisor lobe, area magnified.

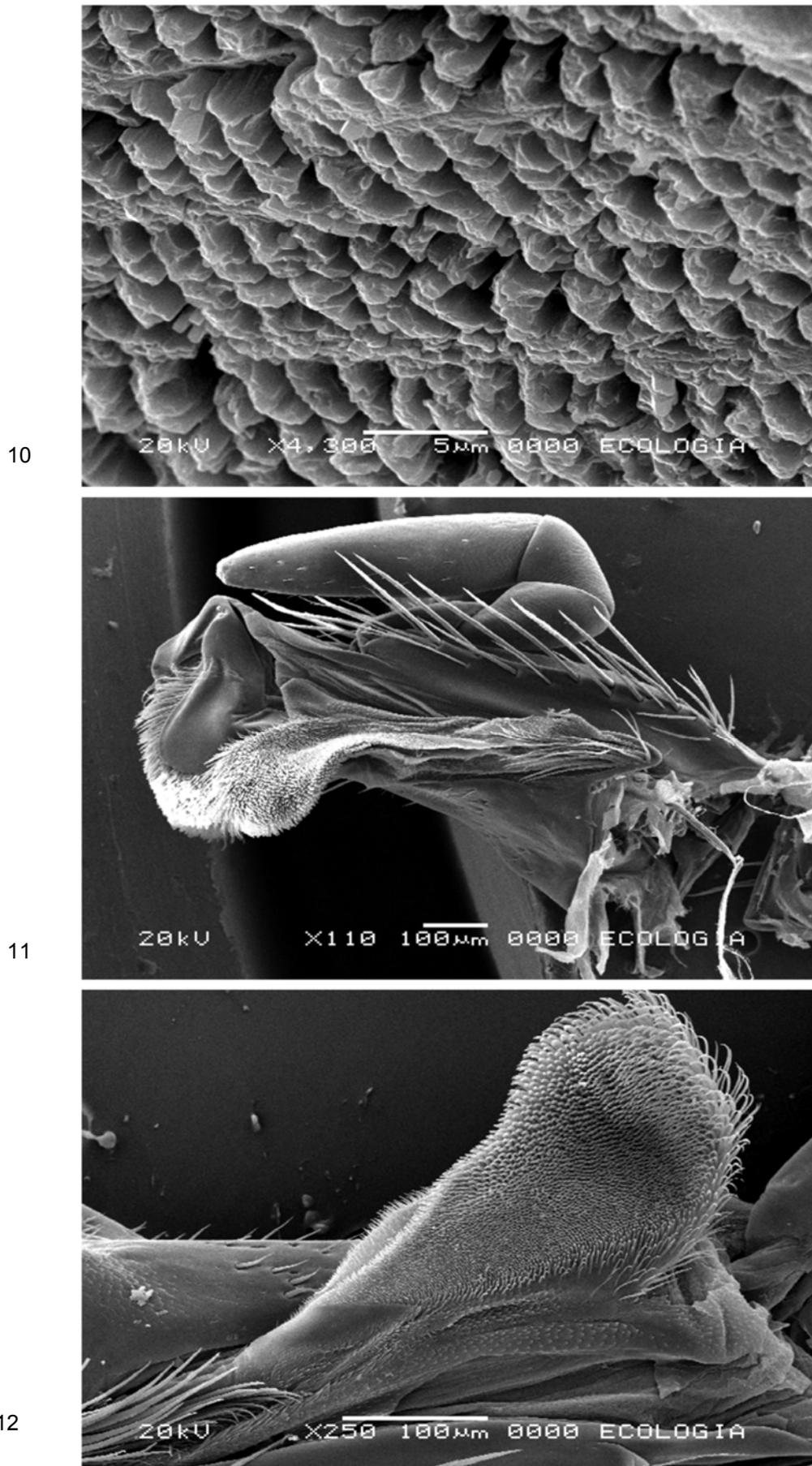


Fig. 10-11. *Canthon v. virens*. **10.** Mandíbula izquierda. Sección del lóbulo incisivo a grandes aumentos. **11.** Maxila izquierda, vista ventral. **Fig. 12.** *Canthon v. chalybreus*. Maxila izquierda, lacinia.
Fig. 10-11. *Canthon v. virens*. **10.** Left mandible. Portion of incisor lobe, area magnified. **11.** Ventral view of left maxilla. **Fig. 12.** *Canthon v. chalybreus*. Left maxilla, lacinia.

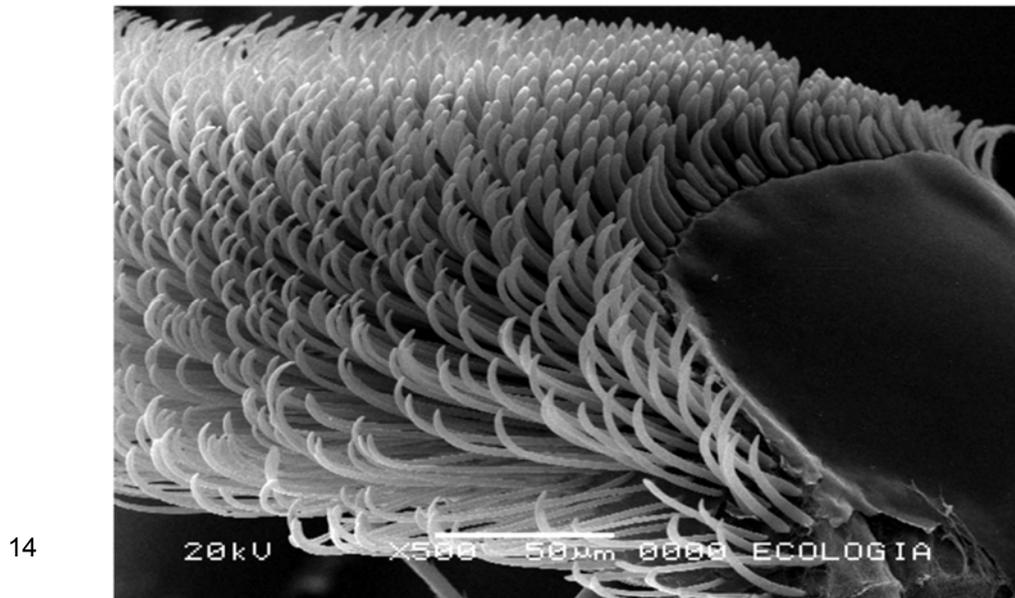
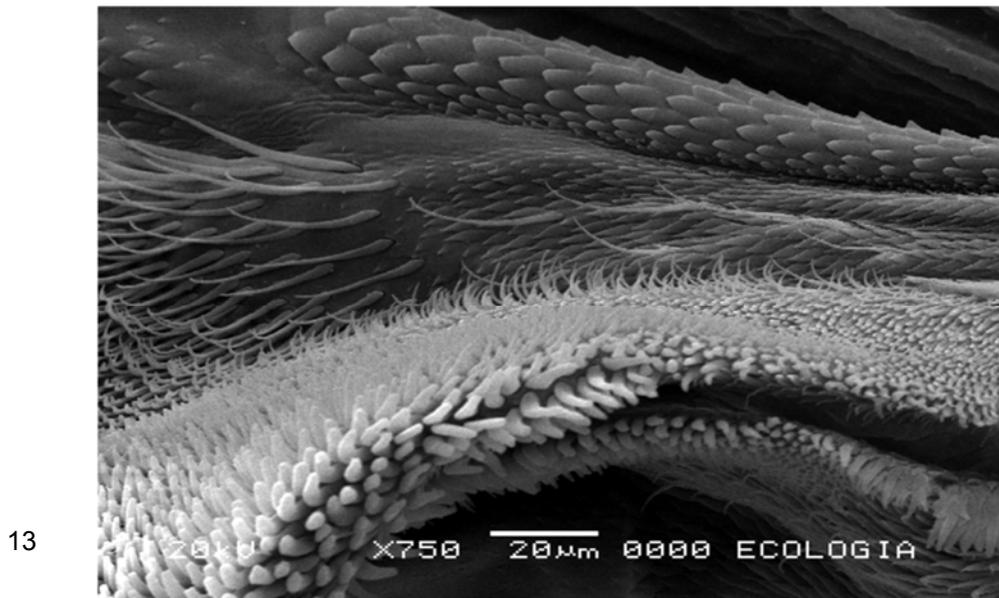
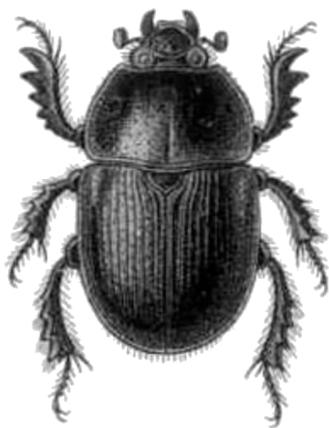


Fig. 13. *Canthon v. virens*. Maxila izquierda. Detalle de las sedas en la lacinia. **Fig. 14.** *Canthon v. chalybreus*. Maxila izquierda, galea.
Fig. 13. *Canthon v. virens*. Left maxilla. Detail of the setae in the lacinia. **Fig. 14.** *Canthon v. chalybreus*. Left maxilla, galea.

Bibliografía

- Borgmeier, T. 1937. *Canthon dives* Harold (Coleoptera, Copridae), predador das femeas de *Atta laevigata* Smith (Hymenoptera, Formicidae). *Revisita de Entomología* 7 (1): 117-118.
- Cooper, Robert. 1938. Notes on the internal anatomy of *Canthon laevis* Drury. *Iowa St. Coll. Jour. Sci.* 12: 461-466.
- Deloya, C. A. & Y. Lopez-Guerrero. 1998. The epipharynx of *Ataenius* Harold (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae). *The Coleopterists Bulletin*, 52 (3): 222-232.
- Dellacasa, G. 1983. *Sistematica e nomenclatura degli Aphodiini italiani (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae)*. Museo Regionali di Scienze Naturali, Torino, Italia. Monografie, 463 pp.
- Edmonds, W. D. 1972. Comparative skeletal morphology, systematics and evolution of the Phanaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *The University of Kansas Science Bulletin* 49: 731-874.
- Edmonds, W. D. 1974. Internal anatomy of *Coprophanæus lancifer* (L.) (Coleoptera: Scarabaeidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 3(2): 257-272.
- Goidanich, A. & C. E. Malan. 1962. Sulla fonte di alimentazione e sulla microflora aerobica del nido pedotrofico e dell'apparato digerente delle larve di Scarabei coprofagi (Coleoptera Scarabaeidae). *Atti Accad. Sci. Torino*, 96: 575-628, 19 figs.
- Goidanich, A. & C. E. Malan. 1964. Sulla nidificazione pedotrofica di alcune specie di *Onthophagus* Europei e sulla microflora aerobica dell'apparato digerente della larva di *Onthophagus taurus* Schreber (Coleoptera Scarabaeidae). *Annali della Facoltà di Scienze Agrarie della Università degli Studi di Torino*, vol II: 213-378.
- Halffter, G. 1952. Notas sobre el género *Phanaeus*. 1. *Phanaeus quadridens* Say (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ciencia (México), Revista Hispano-Americana de Ciencias Puras y Aplicadas*, 12 (3-4): 79-86.
- Halffter, G. 1961. Monografía de las especies norteamericanas del género *Canthon* Hoffsg. (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ciencia (México), Revista Hispano-Americana de Ciencias Puras y Aplicadas*, 20 (9-12): 225-320.
- Halffter, G. & E. Matthews. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana* 12-14: 312 pp.
- Halffter, G. & W. D. Edmonds. 1982. *The nesting behavior of the dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecología A. C., México, 177 pp.
- Hanski, I. & Y. Cambefort. 1991. *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton New Jersey. 481 pp.
- Hata, K. & W. D. Edmonds. 1983. Structure and function of the mandibles of adult dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Insect Morphology and Embryology*, 12 (1): 1-12.
- Hertel, F. & G. R. Colli. 1998. The use of leaf-cutter ants, *Atta laevigata* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae), as a substrate for oviposition by the dung beetle *Canthon virens* Mannerheim (Coleoptera: Scarabaeidae) in Central Brasil. *The Coleopterists Bulletin*, vol. 52 (2): 105-108.
- Larsen, T. H., A. Lopera & A. Forsyth. 2006. Extreme Trophic and Habitat Specialization by Peruvian Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 60 (4): 315-324.
- Lopez-Guerrero, Y. 2002. Anatomy and histology of the digestive system of *Cepholodesmius armiger* Westwood (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 56 (1): 97-106.
- Lopez-Guerrero, I. y M. Zunino, 2007. Consideraciones acerca de la evolución de las piezas bucales en los Onthophagini (Coleoptera: Scarabaeidae) en relación con diferentes regímenes alimenticios. *Interciencia* 32 (7): 482-489.
- Medina, C. A., C. H. Scholtz & B. D. Gill. 2003. Morphological variation and systematics of *Canthon* Hoffmannsegg 1817, and related genera of new world Canthonini dung beetles (Coleoptera, Scarabaeinae). *Mitt. Mus. Nat.kd. Berl. Dtsch. Entomol. Z.* 50 (1): 23-68.
- Miller, A. 1961. The mouth parts and digestive tract of adult dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) with reference to the ingestion of helminth eggs. *The Journal of Parasitology* 47: 735-744.
- Navajas, E. 1950. Manifestações de predatismo em Scarabaeidae do Brasil e alguns dados bionômicos de *Canthon virens* (Mannh.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ciencia e Cultura* 2 (4): 284-285.
- Nel, A. & C. H. Scholtz. 1990. Comparative morphology of the mouth parts of adult Scarabaeoidea (Coleoptera). *Entomology Memoir No. 80, Department of Agricultural Development, Republic of South Africa*, 84 pp.
- Scholtz, C. H. & S. L. Chown. 1995. The Evolution of Habitat Use and Diet in the Scarabaeoidea: A Phylogenetic Approach. In: *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera, Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson*. Eds. J. Pakaluk and S.A. Ślipiński. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa. Pags. 355-374.
- Silveira, F. A., J. C. Santos, L. R. Viana, S. A. Falqueto, F. Z. Vaz-de-Mello & G. W. Fernandes. 2006. Predation on *Atta laevigata* (Smith 1858) (Formicidae Attini) by *Canthon virens* (Manner. 1829) (Coleoptera Scarabaeidae). *Tropical Zoology* 19: 1-7.
- Umeya, K. 1960. A comparative morphology of the alimentary tract in the adults of Lamellicorn-Beetles (Coleoptera). *Memoirs of Faculty of Agricultural, Hokkaido University* 3: 60-113.

- Vaz-de-Mello, F. Z., J. N. Louzada & J. H. Schoereder. 1998. New data and comments on Scarabaeidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) associated with Attini (Hymenoptera: Formicidae). *The Coleopterists Bulletin* 52 (3): 209-216.
- Verdú, J. R. & E. Galante. 2004. Behavioural and morphological adaptations for a low-quality resource in semi-arid environments: dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) associated with the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.). *Journal of Natural History* 38: 705-715.
- Whiting, M. J. & W. Godwin. 1998. *Pogonomyrmex* Mayr harvester ants (Hymenoptera: Formicidae): An additional cost associated with dung beetle, *Canthon imitator* Brown (Coleoptera: Scarabaeidae), Reproduction? *The Coleopterists Bulletin* 52: 157-160.
- Young, O. P. 1998. Observations of Rove Beetle (Coleoptera: Staphylinidae) Predation on Dung Beetles (Scarabaeidae) in Panama. *The Coleopterists Bulletin* 52 (3): 217-221.
- Zunino, M. 1971. Importanza dell'apparato genitale femminile nella sistematica del genere *Onthopagus* Latr. (Coleoptera Scarabaeoidea). *Bollettino della Società Entomologica Italiana*, 103 (1-2): 26-31.
- Zunino, M. 1978. L'armatura genitale negli Onthopagini: tecniche di preparazione e criteri di studio. *Bollettino della Società Entomologica Italiana*, supplemento, 90: 21-26.



CAPÍTULO 11:

Factores del nido relacionados con el comportamiento maternal en *Coprís Müller* (Coleoptera: Scarabaeinae)

Carmen Huerta

Instituto de Ecología, A. C.
Departamento de Biodiversidad y Ecología Animal.
Apartado Postal 63,
91000, Xalapa, Veracruz, México
carmen.huerta@inecol.edu.mx

& Sofía Anduaga

Instituto de Ecología, A. C.
Centro Regional Durango,
Unidad Ecología y Recursos Naturales,
Apartado postal 632,
Km 5 Carretera Durango-Mazatlán esq.
Bd. Los Remedios,
34000, Durango, Durango, México

Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter

Editores:

Mario Zunino & Antonio Melic

Sociedad Entomológica

Aragonesa (S.E.A.)

Monografías 3er Cer Milenio

M3M, vol. 7 (2007)

I.S.B.N. 978-84-935872-1-5

30 Noviembre 2007

pp: 143 – 148.

Información sobre la publicación:

www.sea-entomologia.org

FACTORES DEL NIDO RELACIONADOS CON EL COMPORTAMIENTO MATERNAL EN *COPRIS MÜLLER* (COLEOPTERA: SCARABAEINAE)

Carmen Huerta & Sofía Anduaga

Resumen: Se estudia el comportamiento maternal desplegado por las hembras hacia bolas-nido sometidas a diferentes condiciones experimentales en dos especies de *Coprís Müller*. En ambas especies, las hembras detectaron la presencia de crías vivas o muertas dentro de las bolas. En *C. incertus* Say detectaron la presencia de bolas artificiales y la ausencia o presencia de crías tanto en bolas-nido verdaderas como en bolas-nido artificiales. El 80% de las hembras destruyeron las bolas vacías y el 20% las reutilizaron. Las hembras prefirieron de manera significativa cuidar las bolas nido que contenían larvas. En *C. klugi sierrensis* Matthews el 60% de las hembras destruyó las bolas-nido que contenían crías muertas y a partir de los restos de ellas, elaboraron nuevas bolas en donde volvieron a oviponer.

Palabras clave: *Coprís*, cuidado maternal, bolas - nido.

Nest factors related to maternal behaviour in *Coprís Müller* (Coleoptera: Scarabaeinae).

Abstract: We studied the maternal behaviour of two species of *Coprís Müller* in experimental conditions, as regards the females' performances when manipulating the brood-balls. In both *C. incertus* Say and *C. klugi sierrensis* Matthews the females were aware of the presence of living or dead offspring into the balls. In the first species the females perceived the presence of artificial brood-balls, as well as the absence/presence of larvae in both natural and artificial balls. 80% of the individuals destroyed the empty balls, and 20% re-built it. The females clearly preferred to take care of the brood balls containing larvae. In the second species 60% of the females destroyed the brood-balls containing dead larvae, then re-built new ones utilizing the same material, and finally laid eggs into these latter.

Key words: *Coprís*, maternal care, brood-balls.

Facteurs du nid et comportement maternel chez *Coprís Müller* (Coleoptera: Scarabaeinae).

Résumé : On a étudié le comportement maternel chez deux espèces, *C. incertus* Say et *C. klugi sierrensis* Matthews. Notamment, on a étudié en conditions expérimentales la manipulation des boules-nid. Chez les deux espèces, les femelles perçoivent la présence de larves vivantes ou mortes dans les boules. Chez la première les femelles reconnuent les boules artificielles, ainsi que l'absence/présence des larves, soit dans les boules naturelles, que dans les artificielles. Le 80% des femelles détruisent les boules vides et le 20 % les réutilisa. Les femelles dédièrent clairement plus de soins aux boules qui contenaient des larves. Chez la deuxième espèce le 60 % des femelles détruisent les boules contenant de larves mortes, avec le même matériel en formèrent de nouvelles, et enfin y pondirent.

Mots clé: *Coprís*, soins maternels, boules - nid

Introducción

La subsocialidad en los coleópteros se ha desarrollado en función de diferentes factores ambientales (Wilson, 1971; Halffter, 1982, 1997). En los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae), el comportamiento en la nidificación deriva de sus hábitos alimentarios (Halffter y Matthews, 1966; Halffter, 1977, 1997; Halffter y Edmonds, 1982; Hanski y Cambefort, 1991) y el comportamiento subsocial se presenta con diferentes grados de complejidad en 67 especies pertenecientes a 13 géneros (Halffter, 1997).

Copris es uno de los géneros cuyo comportamiento de cuidados al nido es el mejor conocido (Fabre, 1897; Rommel, 1961, 1967; Halffter & Matthews, 1966; Huerta *et al.*, 1981; Halffter & Edmonds, 1982; Klemperer, 1982a, b, 1986; Tyndale-Biscoe, 1983, 1984; Anduaga *et al.*, 1987; Halffter *et al.*, 1996; Huerta & Halffter, 2000).

Terminada la oviposición, las hembras cuidan las bolas-nido durante todo el desarrollo preimaginal. El comportamiento de cuidado por parte de la hembra está relacionado con una serie de mecanismos internos como son los cambios fisiológicos propios en su organismo (Huerta *et al.*, 1981; Anduaga y Huerta, 1983; Anduaga *et al.*, 1987; Martínez *et al.*, 1996; Martínez y Huerta, 1997) y externos como la falta de alimento para ella dentro del nido, la presencia de las bolas-nido mismas y aquéllos estímulos que provienen de los huevos o larvas contenidos en su interior que permiten el desencadenamiento de los despliegues de cuidado (Klemperer, 1982a, b, 1986).

En este trabajo se analiza el efecto de la presencia de bolas-nido vacías y de bolas-nido verdaderas o artificiales conteniendo propágulos vivos o muertos sobre el comportamiento maternal en *Copris incertus* Say, especie bivoltina y en *Copris klugi sierrensis* Matthews, especie univoltina.

Material y métodos

1. Colecta de ejemplares.

Los adultos de *C. incertus* se colectaron en un pastizal localizado en el km. 2,7 de la Antigua carretera Xalapa-Coatepec en el Estado de Veracruz, México, a una altura de 1.400 m s.n.m. durante varios años en los meses de mayo, junio y julio. *Copris klugi sierrensis* fue colectado en un pastizal ubicado en la zona de amortiguación de la Reserva de la biosfera "La Michilía", en la localidad denominada Minillas (Ejido San Juan de Michis, entre 23°25'929" N y 104°09'082"W), Estado de Durango, a una altitud de 2.300 m s.n.m. durante los meses de agosto y septiembre.

La colecta de ambas especies se hizo en forma directa bajo las boñigas de estiércol, cavando por debajo de éstas a una profundidad aproximada de 30 cm y abarcando el ancho de toda la boñiga.

2. Trabajo en Laboratorio

En ambas especies los adultos fueron sexados y se formaron parejas bisexuales seleccionando los individuos al azar. En el caso de *C. incertus* se trabajó con adultos emergidos en el laboratorio y en el caso de *C. klugi sierrensis*, con adultos provenientes del campo. En ambas especies se utilizó para los experimentos el mismo tipo de terrarios, consistentes en botes de plástico de 15 cm de diámetro por 18 cm de profundidad, cortados por la mitad de arriba a abajo y unidos con cinta adhesiva, para facilitar su apertura en las subsecuentes revisiones. Cada terrario se llenó con tierra proveniente de cada lugar de colecta hasta una altura de 15 cm. La tierra fue esterilizada con el fin de evitar cualquier perturbación a las bolas-nido por

organismos consumidores de estiércol. En cada terrario se colocó una pareja.

Las parejas de *C. incertus* fueron mantenidas en un insectario con condiciones controladas (temperatura media anual de 19°C; 70% de humedad relativa y fotoperiodo de 12 a 13 horas en verano y 10 a 11 horas en invierno) en la ciudad de Xalapa.

Las parejas de *C. klugi sierrensis* se mantuvieron en un insectario en la Ciudad de Durango, en condiciones naturales sujetas a las fluctuaciones medioambientales externas (temperatura de 20°C con una fluctuación de $6 \pm 8^\circ\text{C}$, 40% de humedad relativa y un fotoperiodo de 13 a 14 h). Como alimento, a ambas especies se les proporcionó excremento vacuno. La cantidad de estiércol para cada pareja fue de 100 gramos para la primera especie y 150 gramos para la segunda. Se colocó alimento fresco después de cada revisión que se realizó cada 10 - 15 días hasta el momento de iniciada la nidificación.

En *C. incertus* se estableció una serie testigo en la cual las revisiones se hicieron cada 10 días para registrar el comportamiento de la pareja. Una vez establecido el nido, se hizo la revisión de los nidos para contar el número de bolas elaboradas en cada uno de ellos y abrieron todas las bolas-nido conteniendo huevo, se volvieron a cerrar inmediatamente y se colocaron nuevamente en la cámara-nido junto con la hembra (n = 10). En *C. klugi sierrensis* la serie testigo fue establecida con el objeto de registrar la presencia de la hembra en la cámara nido y su comportamiento a lo largo de toda la etapa de cuidados (n = 15).

3. Series Experimentales

Copris incertus: Se realizaron cinco series experimentales para observar si la hembra continuaba el comportamiento de cuidado, destruía ó abandonaba el nido.

a) Efecto de las bolas-nido vacías.

Se extrajeron huevo y/o larva de 1er. estadio dejando todas las bolas-nido vacías en la cámara-nido junto con la hembra (n = 10 nidos).

b) Efecto de las bolas-nido artificiales con propágulos vivos ó muertos.

Para la elaboración de las bolas-nido artificiales, el estiércol se dejó en refrigeración una semana para evitar la proliferación de hongos y se esperó hasta que alcanzara una consistencia más sólida y un punto de fermentación semejante al de las bolas originales, lo que permitió que fuera más manipulable. Tomando como base el peso promedio y el tamaño de las bolas-nido originales, se hicieron ovoides muy parecidos a los elaborados por la hembra.

b1. Los huevos y/o L₁ se extrajeron de sus bolas-nido originales y se colocaron en bolas-nido artificiales las cuales se colocaron nuevamente en la cámara-nido junto con la hembra (n=10).

b2. Los huevos y/o L₁ se extrajeron de sus bolas-nido originales y se sacrificaron mediante congelación. Posteriormente se colocaron en bolas-nido artificiales dentro de la cámara nido junto con la hembra (n=10).

Fig. 1. Porcentaje de nidos en donde las bolas verdaderas vacías fueron destruidas (BD) o re-usadas (BReu) por las hembras de *C. incertus* Say. Vsh, bolas verdaderas sin huevo; Vsl, bolas verdaderas sin larvas de primer estadio.

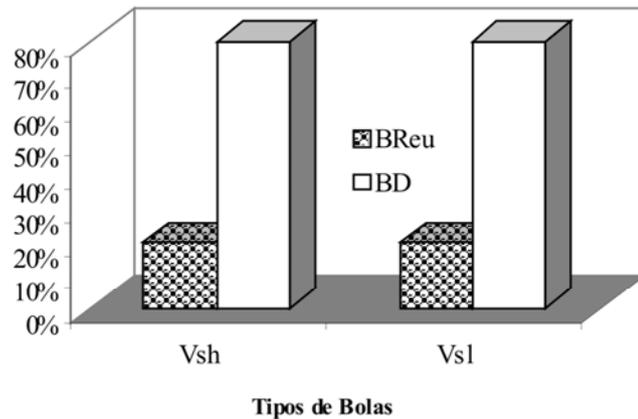
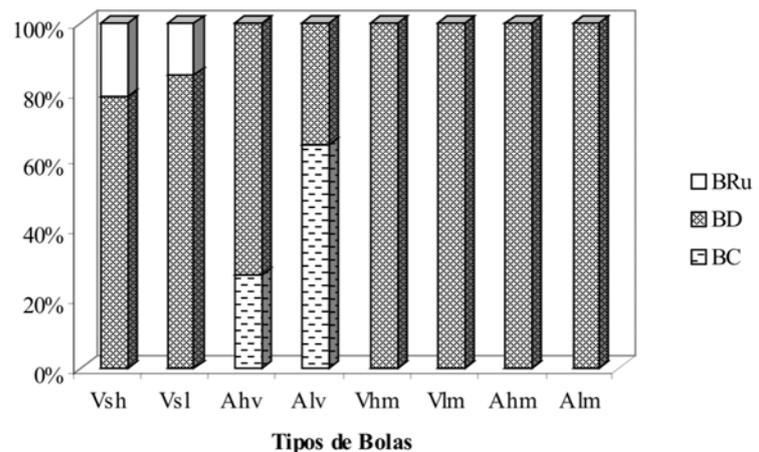


Fig. 2. Porcentaje de bolas-nido destruidas (BD), cuidadas (BC) y re-usadas-cuidadas (BRu) por las hembras de *C. incertus* según el tipo de bolas-nido experimentales. Vsh, verdaderas sin huevo; Vsl, verdaderas sin L1; Ahv, artificiales con huevo vivo; Alv, artificiales con L1 viva; Vhm, verdaderas con huevo muerto; Vlm, verdaderas con L1 muerta; Ahm, artificiales con huevo muerto y Alm, artificiales con L1 muerta. N= 10 nidos de cada serie experimental.



c) Efecto de las bolas-nido originales con propágulos muertos.

Huevos y/o L₁ se extrajeron de sus bolas-nido originales, se sacrificaron por congelación y se colocaron nuevamente en sus bolas-nido originales dentro de la cámara-nido junto con la hembra (n=10).

Copris klugi sierrensis: se realizaron cinco series experimentales en donde se congelaron durante 24 horas todas las bolas-nido contenidas en las cámaras-nido a lo largo del desarrollo preimaginal (huevo a pupa). Antes de volver a colocar las bolas nido en su respectiva cámara-nido y terrario correspondiente, se dejaron descongelar a la temperatura ambiente alrededor de 3 a 4 horas. El total de terrarios fue de 30.

Serie 1: Se congelaron las bolas-nido conteniendo huevo y larva de 1er. estadio (n= 5).

Serie 2: Se congelaron las bolas-nido conteniendo larva de 2o. estadio (n= 7).

Serie 3: Se congelaron las bolas-nido conteniendo larva de 3er. estadio (n= 6).

Serie 4: Se congelaron las bolas-nido conteniendo prepupas (n= 7).

Serie 5: Se congelaron las bolas-nido conteniendo pupas (n= 5).

4. Análisis estadísticos

Los resultados obtenidos en cada serie se contrastaron con la serie testigo mediante la prueba de χ^2 para saber si había diferencia significativa entre las series. La prueba de probabilidad exacta de Fisher se utilizó para saber si había diferencia significativa entre la

proporción de bolas cuidadas, destruidas y re-usadas que contenían diferentes estadios larvario en las diferentes series (Zar, 1996).

Resultados

Copris incertus

En cuanto a la presencia y contacto con las bolas-nido con o sin huevos y/o larvas de primer estadio, los resultados mostraron que cuando se extrajeron los propágulos de las bolas-nido y éstas quedaron vacías, en el 80% de los casos (8/10) las hembras destruyeron todas las bolas que se encontraban dentro del nido y lo abandonaron y en el 20% restante (2/10) la mayoría de las bolas fueron reutilizadas por las hembras y se presentó una nueva puesta (Fig. 1). La destrucción de las bolas se efectuó al tercer día de haberse dejado vacías.

Comparando los resultados en este experimento con los de la serie testigo, donde los nidos contenían bolas con propágulos vivos, se observó una clara diferencia significativa en cuanto a la destrucción de bolas ($\chi^2 = 55,60$, gl 1, $P < 0,05$), ya que en esta serie las hembras no destruyeron ninguna bola nido.

Cuando los huevos fueron cambiados a bolas artificiales, en 60% de los casos (6 de 10) se observó que las hembras destruyeron todas las bolas que se encontraban en los nidos y en el 40% restante (4 de 10) cuidaron algunas o todas las bolas-nido. Los resultados se invirtieron cuando en lugar de huevos se colocaron larvas de primer estadio en las bolas artifi-

ciales, de tal manera que en 60% de los casos todas las bolas que se encontraban en los nidos fueron cuidadas y en el 40% fueron destruidas (Tabla I).

Tabla I. Porcentaje de nidos en los que todas las bolas fueron cuidadas ó destruidas por las hembras de *C. incertus* según el tipo de bolas-nido experimentales en cada uno de ellos. Se analizaron un total de 10 nidos de cada serie experimental.

Tipo de bolas	Nidos	
	Cuidados	Destruídos
Artificiales con huevos vivos	40%	60%
Artificiales con L ₁ vivas	60%	40%
Verdaderas con huevos muertos	0%	100%
Verdaderas con L ₁ muertas	0%	100%
Artificiales con huevos muertos	0%	100%
Artificiales con L ₁ muertas	0%	100%

En términos de cuidado, se encontró que las bolas artificiales que contenían huevos fueron más susceptibles de ser destruidas que las bolas artificiales con larvas de primer estadio (Prueba exacta de Fisher, $P < 0,05$).

Cuando los propágulos muertos se colocaron en bolas artificiales y/o bolas verdaderas, se obtuvo el 100% de destrucción por parte de la hembra de todas las bolas que se encontraban dentro de los nidos (Tabla I).

Algunas de las bolas verdaderas de donde se extrajeron los propágulos (huevos o L1) fueron reusadas es decir las hembras volvieron a oviponer y permanecieron cuidadas durante todo el desarrollo larval (Fig. 2).

Tanto los huevos como las larvas de primer estadio colocados en bolas-nido artificiales que fueron cuidadas, alcanzaron el segundo estadio larval, pero la supervivencia de pupa a adultos disminuyó ligeramente (Fig. 3).

Copris klugi sierrensis

Cuando las bolas-nido contenían huevos y larvas de primer estadio muertos por congelación, el 60% de las hembras destruyó las bolas-nido y a partir de los restos de ellas, elaboraron nuevas bolas en donde volvieron a oviponer. En el 40% restante, las hembras abandonaron los nidos, 20% de estas hembras destruyeron las bolas nido y posteriormente abandonaron la cámara-nido (Fig. 4).

En la serie en donde las bolas-nido congeladas contenían larvas de segundo estadio, en el 57% de los casos las hembras destruyeron las bolas-nido y con los restos de ella volvieron a elaborar nuevas bolas-nido en donde volvieron a ovipositar. En el 28% destruyeron y abandonaron el nido y el 15% restante, las hembras abandonaron los nidos sin destruirlos (Fig. 4).

En 50% de los nidos cuyas bolas-nido fueron congeladas cuando contenían larvas de tercer estadio, las hembras destruyeron las bolas ocupando de nuevo el estiércol para hacer nuevas bolas-nido y volver a oviponer; en el otro 50% las bolas fueron destruidas y los nidos abandonados (Fig. 4).

En los casos en donde las bolas-nido congeladas contenían prepupas o pupas, la destrucción de las bolas y el re-uso disminuyó significativamente respecto a lo sucedido cuando las bolas contenían huevos o larvas ($\chi^2 = 34,2$, gl 1, $P < 0,005$). La mayoría de las hembras abandonaron el nido sin destruir las bolas y las que permanecieron en la cámara no destruyeron las bolas, pero tampoco las cuidaron (Fig. 4).

Discusión

De acuerdo con los resultados obtenidos en *C. incertus*, la presencia de las bolas-nido *per se* dentro de la cámara-nido, no desencadena despliegues de cuidado por parte de la hembra. Tanto en *C. incertus* como en *C. klugi sierrensis* las hembras desplegaron comportamientos antagónicos tanto hacia las bolas vacías (en la primera especie) como hacia las que contenían propágulos muertos (ambas especies) y tendieron en la mayoría de los casos a destruir y abandonar el nido, aunque también algunas de las hembras aprovecharon las bolas vacías o bien los restos de estiércol que quedaron en la cámara después de la destrucción para rehacer nuevas bolas y volver a oviponer, sobre todo durante las primeras etapas de proceso de nidificación. Las nuevas bolas, una vez conteniendo huevos, fueron cuidadas durante todo el desarrollo preimaginal.

En *C. incertus* la presencia de huevos vivos en las bolas artificiales contribuyó de alguna manera para estimular los despliegues comportamentales de cuidado por parte de las hembras, aunque más bien fue la presencia de las larvas vivas la que preferentemente estimuló el comportamiento maternal, independientemente de que éstas se encontraran en bolas-nidos elaboradas por la hembra o en bolas artificiales. Por lo que respecta a *C. klugi sierrensis*, las hembras percibieron claramente que las crías estaban muertas, independientemente de la etapa de desarrollo en que se encontraban en el momento de ser congeladas las bolas-nido. La destrucción de las bolas y el re-uso del estiércol fueron los comportamientos más frecuentes en los casos en que las bolas-nido contenían huevos o larvas. Aunque algunas de las hembras permanecieron en el nido cuando las bolas contenían prepupas y pupas, no podemos decir que las hembras las hayan cuidado, pues mostraban signos de abandono.

Agradecimiento

Las autoras del presente trabajo deseamos agradecer al Dr. Gonzalo Halffter Salas en este su 75 Aniversario de vida, todas sus enseñanzas a lo largo de más de veinticinco años que colaboramos con él, primero como sus alumnas y luego como sus colaboradoras directas. A la M. en C. María del Rosario López Hernández por su ayuda en el trabajo de campo y laboratorio en Xalapa y al Sr. José Medina por su valioso apoyo en el trabajo de campo en la Reserva de la Biosfera "La Michilía"

Fig. 3. Porcentaje de supervivencia de L₂ y adultos de *C. incertus* según el tipo de bolas-nido experimentales. (n), número de bolas-nido.

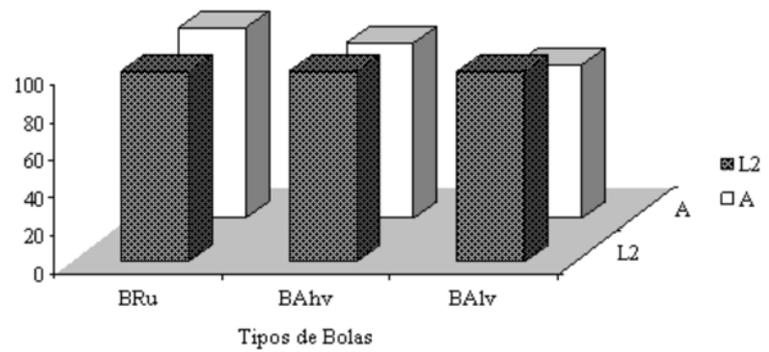
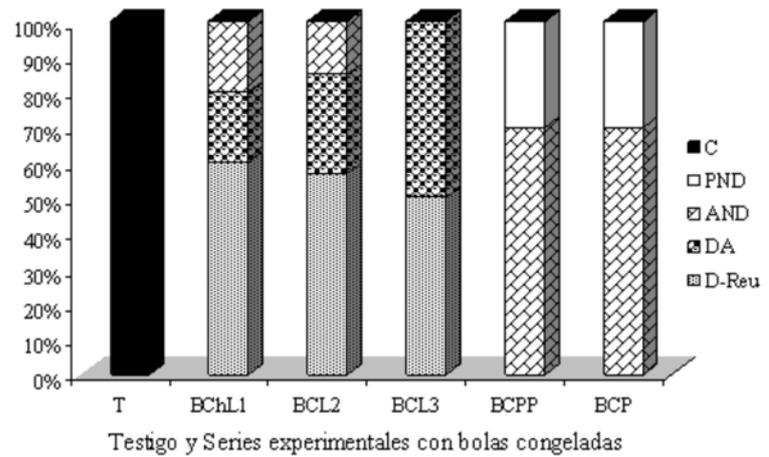
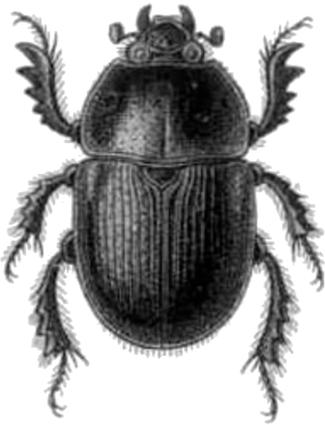


Fig. 4. Porcentaje de nidos de *Copris klugi sierrensis* en donde la hembra permaneció sin cuidar las bolas (PND); en donde las bolas-nido fueron cuidadas (C); destruidas y abandonadas (DA); abandonadas sin destruir (AND) y destruidas y el estiércol reusado (D-Reu).



Referencias bibliográficas

- Anduaga, S., G. Halffter & C. Huerta. 1987. Adaptaciones ecológicas de la reproducción en *Copris* (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Boll. Mus. Reg. Sci. nat. Torino*. 5(1): 45-65.
- Anduaga, S. & C. Huerta. 1983. Factores que inducen la reabsorción ovárica en *Copris armatus* Harold (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Folia Entomol. Mex.* 56: 53-73.
- Fabre, J. H. 1897. *Souvenirs entomologiques* V. París, Delagrave. 103-150 pp.
- Halffter, G. 1982. Evolved relation between reproductive and subsocial behaviors in Coleoptera. En: *The Biology of Social Insects*. pp 164-169. Westview Press, Boulder, Colorado.
- Halffter, G. 1977. Subsocial behavior in Scarabaeinae beetles. En: *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*. J. Choe & B. Crespi (eds), Princeton University Press. 541 pp.
- Halffter, G. & D. W. Edmonds. 1982. *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach* México: Instituto de Ecología. 176 pp.
- Halffter, G. & E. G. Matthews. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomol. Mex.* 12-14: 1-312.
- Halffter, G., C. Huerta & J. López Portillo. 1996. Parental care and offspring survival in *Copris incertus* Say, a subsocial beetle (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Anim. Behav.* 52: 133-139.
- Hanski, I. & Y. Cambefort. 1991. *Dung Beetles Ecology*. Princeton University Press. 481 pp.
- Huerta, C., S. Anduaga & G. Halffter. 1981. Relaciones entre nidificación y ovario en *Copris* (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Folia Entomol. Mex.* 47: 139-170.
- Huerta, C. & G. Halffter. 2000. Factores involucrados en el comportamiento subsocial de *Copris* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomol. Mex.* 108: 95-120
- Klemperer, H. G. 1982a. Normal and atypical nesting behaviour of *Copris lunaris* (L.): comparison with related species (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*. 7: 69-83.
- Klemperer, H. G. 1982b. Parental behaviour in *Copris lunaris* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae): effect of brood on parental care and oviposition. *Physiological Entomology*. 8: 393-402.
- Klemperer, H. G. 1986. Life history and parental behaviour of a dung beetle from neotropical rainforest, *Copris laeviceps* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Journal of Zoology, London*. (A). 209: 319-326.
- Martínez, I., C. Huerta & M. Cruz R. 1996. Comportamiento reproductor en hembras de *Copris incertus* Say (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bull. Soc. ent. Fr.* 101 (2): 121-130.
- Martínez, I. & C. Huerta. 1997. Coordinated activity of the ovary, *pars intercerebralis* and *corpus allatum* during the prenesting and nesting cycles of *Copris incertus* Say (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin* 51 (4): 351-363.
- Rommel, E. 1961. Ernährungsbiologie und Brutpflegeverhalten des spanischen Mondhorkäfers *Copris hispanus* (L.) (Coleopt. Scarab.). *Biologisches Zentralblatt* 80 (3): 327-346.
- Rommel, E. 1967. Ernährungsbiologie und Brutpflegeverhalten des kleinen Mondhorkäfers *Copris hispanus* (L.). *Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen*. 16: 8-28.
- Tyndale-Biscoe, M. 1983. Effects of ovarian condition on nesting behaviour in a brood-caring dung beetle, *Copris diversus* Waterhouse (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bulletin of entomological Research*. 73:45-52.
- Tyndale-Biscoe, M. 1984. Adaptive significance of brood care of *Copris diversus* Waterhouse (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bulletin of entomological Research*. 74: 453-461.
- Wilson, E. O. 1971. *The Insects Societies*. Belknap Press of Harvard University Press of Harvard University Press, Cambridge. Massachusetts. 649 pp.
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Third Edition. Prentice Hall, New Jersey. 718 pp.



CAPÍTULO 12:

Aspects biogéographiques et écologiques de la distribution des scarabéides (Coleoptera: Scarabaeoidea) au Maroc et dans la Péninsule Ibérique

Jean-Pierre Lumaret

Laboratoire de Zoogéographie
UMR 5175 CEFE,
Université Montpellier III.
Route de Mende
34199 Montpellier cedex 5. France
jean-pierre.lumaret@univ-montp3.fr

Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter

Editores:
Mario Zunino & Antonio Melic

**Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)
Monografías 3er Cer Milenio
M3M, vol. 7 (2007)**
I.S.B.N. 978-84-935872-1-5
30 Noviembre 2007
pp: 149 – 158.

Información sobre la publicación:
www.sea-entomologia.org

ASPECTS BIOGEOGRAPHIQUES ET ECOLOGIQUES DE LA DISTRIBUTION DES SCARABÉIDES (COLEOPTERA: SCARABAEOIDEA) AU MAROC ET DANS LA PÉNINSULE IBERIQUE

Jean-Pierre Lumaret

Résumé: A partir de l'analyse des relations géographiques et écologiques des Coléoptères Scarabaeoidea Laparosticti (Scarabaeidae, Geotrupidae, Aphodiidae) et de l'extension des aires de distribution des espèces étudiées, on souligne le rôle de l'Ouest paléarctique dans le complexe processus de mise en place des faunes de la Méditerranée et de l'évolution de ses éléments endémiques.

Mots clé: Coléoptères Scarabéides, Aires de distribution, Méditerranée Ouest, Endémisme, Processus biogéographiques.

Aspectos biogeográficos y ecológicos de la distribución de los Escarabajos (Coleoptera: Scarabaeoidea) de Marruecos y de la Península Ibérica.

Resumen: Haciendo hincapié en el análisis tanto de las relaciones geográficas y ecológicas de los Coleópteros Scarabaeoidea Laparosticti (Scarabaeidae, Geotrupidae, Aphodiidae), como en la amplitud de las áreas de distribución de las especies involucradas, se subraya el papel del Oeste Paleártico en el complejo proceso de formación de la fauna Mediterránea y de sus elementos endémicos.

Palabras clave: Coleópteros Escarabajos, Áreas de distribución, Oeste Mediterráneo, Endemismo, Procesos biogeográficos.

Biogeographical and ecological relationships of Scarab Beetles' distribution (Coleoptera: Scarabaeoidea) in Morocco and the Iberian Peninsula.

Abstract: The geographic and ecologic relationships of Iberian and Moroccan Laparostict Scarabaeoidea (Scarabaeidae, Geotrupidae, and Aphodiidae) are analysed, as well as the amplitude of geographic range of each species. The role played by W Palaearctic in the complicate assessment process of Mediterranean fauna, and the evolution of its endemic elements is stressed.

Key words: Scarab Beetles, Distribution Areas, W Mediterranean, Endemism, Biogeographical processes.

Introduction

Dans la région ouest-paléarctique, les coléoptères Scarabaeoidea Laparosticti sont pour la plupart coprophages, bien que certains puissent être sapro-coprophages, myco-coprophages, voire floricoles mais d'une manière tout à fait exceptionnelle (Baraud, 1985). Au cours de ces dernières années, leur biologie et leur distribution ont fait l'objet de nombreux travaux en Europe du sud et au Maghreb, tant ponctuels (Lumaret & Lobo, 1996; Ruiz, 1998; Janati-Idrissi *et al.*, 1999; Lobo *et al.*, 2001; Errouissi *et al.*, 2004) que de synthèse (Paulian & Baraud, 1982; Dellacasa, 1983; Dellacasa & Dellacasa, 2006; Lumaret, 1990; Hollande & Théron, 1998; Lumaret & Lobo, 1996; Lumaret *et al.* 1996; Lobo *et al.*, 2004).

Cette coprophagie concerne essentiellement les Scarabaeidae (Scarabaeinae et Coprinae), les Geotrupidae et Aphodiidae (Baraud, 1992). Les Scarabaeidae, bien adaptés en général aux températures élevées et à des périodes plus ou moins longues de sécheresse, sont largement distribués sur le pourtour méditerranéen tandis que les représentants des autres familles sont plutôt adaptés à des conditions

plus tempérées et de la sorte ils sont mieux distribués à travers toute l'Europe occidentale, avec des nuances toutefois dans le cas des *Thorectes* (Hanski, 1986, 1991; Lumaret & Kirk, 1987, 1991; Lobo *et al.*, 2002; Hanski & Cambefort, 1991). Les Geotrupidae et la plupart des Scarabaeidae (sauf les Scarabaeini) sont des fouisseurs qui creusent directement leur terrier à l'aplomb des déjections, quoique quelques Geotrupidae approvisionnent aussi leur terrier à partir de ressources dispersées (*Typhaeus*, *Thorectes...*) (Zunino, 1991; Zunino & Palestrini, 1986). Les Scarabaeini sont des rouleurs qui modèlent en boules les déjections avant de les enfouir à distance, hors de portée de la plupart des autres coprophages. Quant aux Aphodiidae qui constituent la guilda des résidents, ils sont souvent de petite taille et se nourrissent directement à partir des déjections en place, pondant leurs œufs, au sein de la masse stercorale et sous la croûte (Lumaret, 1975), mais aussi à l'interface sol-déjection. Quelques rares espèces cependant creusent un nid primitif sous la déjection (cas des *Otophorus* et des *Colobopterus*; Rojewski, 1983).

Lumaret & Lobo (1996) ont analysé la distribution de l'ensemble des Scarabaeoidea coprophages de la sous-région ouest-paléarctique (333 espèces). Cette région couvre un ensemble allant de l'Afrique du Nord, du Maroc au Sinaï, et l'Europe depuis l'Océan Atlantique jusqu'à l'Oural (60°E), en incluant dans sa partie méridionale les bords de la mer Caspienne et la partie ouest du Kazakhstan, soit une surface totale estimée à 12.10^6 km². La surface couverte par l'aire de distribution de chaque espèce est très variable. Certaines sont totalement cosmopolites, souvent disséminées par l'homme, d'autres présentent une vaste aire de distribution s'étendant de l'Europe à l'Asie; d'autres enfin sont des endémiques à distribution restreinte ou très restreinte. Six classes de surface (I-VI) ont été ainsi définies par Lumaret & Lobo (1996), chaque classe correspondant à une subdivision de la surface totale de l'aire de référence. Chacune des 333 espèces répertoriées par ces auteurs a été rattachée à l'une de ces 6 classes, en fonction de la surface couverte par son aire de distribution. Le schéma suivant a été retenu: (I): espèces dont l'aire de distribution couvre moins ou au mieux 0,1% de la surface totale de la région ouest-paléarctique, soit au maximum 12.10^3 km²; (II): espèces dont l'aire de distribution est comprise entre 0,1% et 0,5% de la surface totale de la région ouest-paléarctique, soit au maximum 6.10^4 km²; (III): espèces dont l'aire de distribution est comprise entre 0,5% et 1% de la surface totale de la région ouest-paléarctique, soit au maximum 12.10^4 km²; (IV): espèces dont l'aire de distribution est comprise entre 1% et 5% de la surface totale de la région ouest-paléarctique, soit au maximum 6.10^5 km²; (V): espèces dont l'aire de distribution est comprise entre 5% et 10% de la surface totale de la région ouest-paléarctique, soit au maximum 12.10^5 km²; (VI): espèces dont l'aire de distribution est supérieure à 10% de la surface totale de la région ouest-paléarctique. Les espèces des classes I à IV ont été considérées comme des espèces à distribution réduite

(moins de 6.10^5 km²). Il s'agit beaucoup de cas d'espèces endémiques. Le niveau d'échelle IV équivaut à la surface de la Péninsule ibérique ($5.8.10^5$ km²), du Maghreb ($6.3.10^5$ km²), de la région caucaso-anatolienne (7.10^5 km²), ou encore du complexe Italie-Grèce-Balkans ($6.1.10^5$ km²), soit des sous-unités biogéographiques bien identifiables. Lumaret & Lobo (1996) ont montré que très souvent les espèces de Scarabaeidae avaient une large répartition, 80,6% d'entre elles (sur 134 au total) se retrouvant rassemblées dans les classes V et VI (espèces à large distribution). A l'inverse, les Geotrupidae ont souvent une aire de distribution restreinte, 48% seulement des 63 espèces inventoriées étant distribuées dans les classes V et VI. Les 350 espèces d'Aphodiidae se positionnent de façon intermédiaire, avec 56% des espèces dans les classes V et VI. Le type chorologique des espèces diffère significativement selon les familles considérées. Chez les Scarabaeidae, la plupart des espèces à répartition réduite (classes I-IV) ont une distribution de type ibéro-maghrébin (57,7%) et balkanique (31,2%). Par contre, pour les Aphodiidae, 31,2% des espèces à distribution réduite (classes I-IV) sont localisées au Maghreb, 17,5% dans la région caucaso-anatolienne, 11% dans la Péninsule ibérique et 9,7% dans l'arc alpin. Quant aux Geotrupidae, les espèces des classes I-IV sont essentiellement localisées dans la Péninsule ibérique (39,4%), le Maghreb (30,3%) et la région corso-sarde (9,1%) (Lumaret & Lobo, 1996).

Le nombre d'espèces, en particulier celui des endémiques, est couramment accepté comme un important critère pour définir les *hotspots de biodiversité*. Le terme *hotspot* qualifiait à l'origine une aire qui se distingue par sa richesse spécifique particulièrement élevée, le niveau d'endémisme des espèces, le nombre d'espèces rares ou en danger. Actuellement et par extension, ce terme « hotspot de biodiversité » désigne communément une région à richesse spécifique élevée (Reid, 1998). On ne rencontre pratiquement aucune espèce endémique ou à distribution restreinte dont le barycentre de l'aire de distribution soit situé au-delà du 47° degré de latitude nord. Durant la dernière période glaciaire (Würm-Weichsel, 115000-130 000 BP), les arbres étaient très rares au-delà de la latitude 45°N, avec une végétation polaire qui commençait approximativement aux alentours du 52°N (Huntley & Bicks, 1983; Huntley, 1990). De ce fait, la faune coprophage actuelle que l'on rencontre au-delà de telles latitudes est fort probablement originaire de zones plus méridionales et il n'est donc pas surprenant que la plupart des espèces que l'on rencontre au nord de l'Europe soient des espèces généralistes et à large distribution.

Les Scarabaeidae comptent la plus grande proportion d'espèces à large distribution et une proportion notable d'espèces méditerranéennes sont communes à l'Afrique du Nord et l'ouest de l'Europe, avec cependant un nombre restreint d'endémiques ibéro-maghrébins (Lumaret & Lobo 1996). Les relations entre les faunes du nord de l'Afrique (Maroc, Algérie et Tunisie) et de l'Europe ont été largement

influencées par l'ouverture et la fermeture du détroit de Gibraltar qui a agi comme une barrière pour beaucoup d'organismes (Beerli *et al.*, 1996; De Jong, 1998; Gantenbein & Largiadèr, 2003). Au cours de la crise messinienne, au Miocène tardif (5–6 Ma), le Bassin méditerranéen s'est largement asséché lors de la fermeture du détroit de Gibraltar (Hsü *et al.*, 1977; Krijgsman, 2002). Il en est résulté des corridors émergés qui peuvent avoir favorisé des échanges entre le Sud de l'Europe et le Maghreb. La réouverture du détroit au début du Pliocène, il y a environ 5 Ma, s'est traduit à nouveau par un remplissage de la Méditerranée et la disparition des ponts terrestres. Cet événement a probablement favorisé la vicariance observée dans de nombreuses lignées d'organismes terrestres, aussi bien chez les vertébrés (Cheylan, 1990; Cosson *et al.*, 2005) que les insectes, comme par exemple les *Thorectes* (Col. Geotrupidae) ou encore les *Misolampus* et *Tentyria* (Col. Tenebrionidae) (Palmer & Cambefort, 1997, 2000). Plus tard, et particulièrement depuis 2,4 Ma, les fluctuations climatiques ont profondément affecté la structure phylogéographique des biomes méditerranéens (Hewitt, 1996, 1999). Les aires de distribution de la plupart des espèces européennes ont été alors soumises à plusieurs cycles d'expansions et de contractions, avec des extinctions des populations les plus au nord pendant les périodes glaciaires suivies, lors des phases interglaciaires, d'expansions en retour à partir des péninsules méditerranéennes situées les plus au sud. L'isolement des populations dans des régions de l'Europe méditerranéenne, séparées les unes des autres, a conduit à une différenciation allopatrique et à un fort remaniement phylogéographique (Hewitt, 2001). Durant ce même temps, l'Afrique du Nord a été soumise à une alternance de phases humides et hyperarides, depuis le milieu du Pliocène jusqu'au Pléistocène (Street & Gasse, 1981; Quezel & Barbero, 1993).

Comment dans ces conditions s'est mise en place la faune actuelle des Scarabéides d'Afrique du Nord, et plus particulièrement celle du Maroc ? Quels sont ses relations avec la faune ibérique ? D'après Baraud (1985), la faune des Scarabaeoidea du Nord de l'Afrique serait la résultante de plusieurs courants de peuplement. Des éléments de la faune de l'Europe occidentale et même septentrionale auraient colonisé le nord de l'Afrique par l'extrémité ouest du Bassin méditerranéen. C'est le cas de plusieurs espèces d'*Aphodius*, comme *A. luridus* (F.), *A. subterraneus* (L.), *A. erraticus* (L.) et *A. scrofa* (F.), de Scarabaeidae comme *Sisyphus schaefferi* (L.) et *Onthophagus taurus* (Schreb.) et de Geotrupidae comme *Typhaeus Typhaeus* (L.) et *Sericotrupes niger* Marsh., certaines de ces espèces n'ayant ensuite que peu diffusé au-delà du Maroc. Toujours selon Baraud (1985), on peut identifier en Afrique du Nord une faune méditerranéenne, d'ailleurs plus caractérisée au niveau générique que spécifique. Ces genres sont souvent représentés en Afrique du Nord par des espèces ou sous-espèces endémiques, comme dans le cas des représentants du genre *Thorectes* Mulsant (Palmer & Cambefort, 1997). A l'inverse, certains genres typiquement éthio-

piens, comme *Scarabaeus* L., *Gymnopleurus* Ill., *Onitis* F., ont colonisé tout le Nord de l'Afrique en atteignant même le sud de l'Europe. De la sorte des espèces ont une répartition ibérico-maghrébine (Lumaret & Lobo, 1996) et certaines même ont pu atteindre la Sicile (distribution siculo-maghrébine). D'autres enfin sont restées circum-méditerranéennes, comme les *Bubas* Mulsant ou encore les *Thorectes* Mulsant (Baraud, 1992).

Le contact Espagne-Maroc apparaît de la sorte particulièrement intéressant à étudier quant à l'origine biogéographique des espèces de Scarabéides Laparosticti, dans la mesure où cette partie occidentale de la Méditerranée a subi plusieurs événements géographiques dont des transgressions et régressions marines répétées, avec mise en contact des plaques européenne et africaine. La crise messinienne, qui a entraîné une fermeture du détroit de Gibraltar et un assèchement au moins partiel de la Méditerranée (Jaume & Garcia, 1992; Maldonado & Uriz, 1995; Ruggieri, 1967; Palmer & Cambefort, 1997, 2000), a pu permettre le passage d'espèces dans les deux sens.

A partir de ce constat, nous avons comparé la composition de la faune du Maroc à celle de la Péninsule ibérique, en nous attachant essentiellement à la catégorie chorologique (au sens de La Greca, 1964) des espèces présentes.

Matériels et méthodes

Seuls les genres strictement coprophages ou très majoritairement coprophages appartenant aux trois principales familles de Scarabaeoidea (Geotrupidae, Scarabaeidae et Aphodiidae) ont été retenus. Parmi les Aphodiidae, ont été exclus les genres détritivores suivants: *Rhyssemus* Mulsant, *Psammodyus* Fallen, *Diastictus* Mulsant et *Rhyssemodes* Mulsant. Dans cette famille, l'étude portera de la sorte uniquement sur les genres *Aphodius* Illiger, *Heptaulacus* Mulsant, *Sugrames* Reitter (= *Sitiphus* Fairmaire) et *Pleurophorus* Mulsant.

Les limites taxonomiques de notre étude sont donc les suivantes:

- * Famille des *Geotrupidae*, avec deux sous-familles: Bolboceratinae et Geotrupinae (avec les Chromogeotrupini et Geotrupini).
- * Famille des *Aphodiidae*, avec deux sous-familles: Aphodiinae et Psammodiinae (dans lequel on n'a retenu que le genre *Pleurophorus*).
- * Famille des Scarabaeidae, avec deux sous-familles: Scarabaeinae (Gymnopleurini, Scarabaeini et Sisyphini) et Coprinae (Coprini, Onitellini, Onitini et Onthophagini).

Pour chaque espèce, nous avons défini son aire globale de distribution, en nous basant sur les modèles établis par La Greca (1964) lors de son étude de la faune italienne, repris par Vigna Taglianti *et al.* (1992). Les limites de répartition des espèces du Maroc et d'Espagne ont été établies à partir des données de Balthasar (1963, 1964) pour l'ensemble de la faune des régions paléarctique et orientale et en dépouillant les faunes du Maroc (Baraud, 1985), d'Espagne (Ba-

guena Corella, 1967; Martin Pierra, 1982), de France (Paulian & Baraud, 1982), d'Europe occidentale (Baraud, 1977), de Belgique (Janssens, 1960), d'Italie (Dellacasa, 1983), de Pologne (Stebnicka, 1976), d'Arabie Saoudite (Paulian, 1980; Pittino, 1984), d'Arménie (Iablokoff-Khznorian, 1967), du Kazakhstan (Nicolajev, 1987), de Mongolie (Nicolajev & Puntsagdulam, 1980; Grebenscokov, 1985), d'Indochine (Paulian, 1945), de Corée (Stebnicka, 1980; Kim, 1984, 1985) et du Japon (Masumoto, 1985).

Résultats

40 espèces et 27 genres ont été décomptés au total 37 Geotrupidae (11 espèces marocaines, 22 espagnoles, 4 en commun), 137 Aphodiidae (39 espèces marocaines, 53 espagnoles, 45 en commun) et 68 Scarabaeidae (13 espèces marocaines, 23 espagnoles, 32 en commun) (Tableau I).

La richesse spécifique de la Péninsule ibérique (179 espèces) est supérieure à celle du Maroc (144 espèces), avec proportionnellement plus de Geotrupidae et moins d'Aphodiidae dans la Péninsule ibérique (Tableau II). Il faut noter par contre qu'aussi bien au Maroc (31,7%) que dans la Péninsule ibérique (30,7%) la proportion des Scarabaeidae paraît significativement plus importante comparé à l'ensemble de la région ouest-paléarctique (24,5%), mais cette impression est à nuancer car dans leur travail Lumaret & Lobo (1996) ont pris en compte la faune totale des Laparosticti, en particulier les genres d'Aphodiidae non coprophages (*Psammodyus*, *Rhyssmodes*...) qui sont exclus de la présente analyse.

Si l'on considère chacune des familles individuellement, on constate des disparités entre la répartition globale des espèces dans l'ensemble de la région ouest-paléarctique et leur équivalent au Maroc et dans la Péninsule ibérique. Dans le cas des Geotrupidae (Tableau III), les espèces à répartition typiquement maghrébine représentent 16,2% de l'ensemble des Geotrupidae, tandis que les endémiques (Maroc + Espagne) représentent ensemble 43% du total des espèces. Au niveau de la faune de chacun des deux pays, le taux d'endémisme atteint 20% pour le Maroc (3 *Thorectes*) et 50% pour la Péninsule ibérique (10 *Thorectes* sur un total de 13 endémiques), tandis que les Geotrupidae à répartition typiquement maghrébine atteignent 40% de la faune marocaine (dont 4 *Thorectes* sur un total de 6 espèces). La faune espagnole est surtout caractérisée par une faune euro-turannique (11,5% du total des espèces dans chaque cas). Sur l'ensemble des espèces répertoriées, les *Thorectes* représentent à eux seuls 19 espèces sur un total de 37 espèces, soit 51,4%.

Les types chorologiques des Aphodiidae sont extrêmement divers (Tableau IV). Les Aphodiidae propres au Maroc et propres à la Péninsule ibérique constituent ensemble 23,85% des représentants de cette famille, tandis que ces espèces à répartition euro-méditerranéo-turannique atteignent 9,2% du total des espèces, ces deux groupes représentent respectivement 21,9% et 15,8% des Aphodiidae du Maroc et 15,9% et 12,8% des Aphodiidae d'Espagne. Le

Tableau I. Liste des 27 genres répertoriés au Maroc et dans la Péninsule ibérique (244 espèces recensées).

Famille des Geotrupidae (37 espèces):

Bolbelasmus Boucomont, 1910 (2 espèces)
Ceratophyus Fischer, 1823 (2 espèces)
Typhaeus Leach, 1815 (3 espèces)
Geotrupes Latreille, 1796 (4 espèces)
Stereopyge Costa, 1847 (1 espèce)
Allotrupes François, 1904 (1 espèce)
Thorectes Mulsant, 1842 (19 espèces)
Anoplotrupes Jekel (1 espèce)
Trypocopris Motschoulsky (2 espèces)
Odontaeus Samouelle, 1819 (1 espèce)
Sericotrupes Zunino, 1984 (1 espèce)

Famille des Aphodiidae (139 espèces):

Aphodius Illiger, 1798 (127 espèces)
Sugrames Reitter, 1894 (1 espèce)
Heptaulacus Mulsant, 1842 (6 espèces)
Oxyomus Stephens (1 espèce)
Pleurophorus Mulsant 1842 (4 espèces)

Famille des Scarabaeidae (68 espèces):

Scarabaeus Linné, 1758 (10 espèces)
Gymnopleurus Illiger, 1803 (4 espèces)
Sisyphus Latreille, 1807 (1 espèce)
Copris Muller, 1764 (2 espèces)
Cheironitis Lansberge, 1875 (3 espèces)
Bubas Mulsant, 1842 (3 espèces)
Onitis Fabricius, 1798 (4 espèces)
Euoniticellus Janssens, 1953 (3 espèces)
Caccobius Thomson, 1863 (1 espèce)
Onthophagus Latreille, 1802 (32 espèces)
Euonthophagus Balthasar, 1959 (5 espèces)

Maroc compte en outre 14,5% d'Aphodiidae à répartition maghrébine (8,5% de l'ensemble des Aphodiidae), tandis que 13,8% des Aphodiidae d'Espagne ont une répartition euro-turannique.

Plus de 55% de l'ensemble des Scarabaeidae des deux pays se répartissent entre les grands types de distribution suivants: euro-turannique (20,6%), euro-méditerranéo-turannique (16,2%), nord-africaine (8,8%), ibéro-maghrébine (10,3%) (Tableau V). Dans le détail, la part prise par les espèces nord-africaines dans la faune des Scarabaeidae du Maroc atteint 13,3%. De la même manière, les proportions des espèces ibéro-maghrébines et euro-méditerranéo-turaniques sont sensiblement supérieures (respectivement 15,6% et 24,4%) au Maroc par rapport à la faune totale étudiée. A l'inverse, la proportion des espèces euro-turaniques atteint 25,5% en Espagne. Dans les deux cas le taux d'endémisme est très faible: 4,4% des Scarabaeidae du Maroc; 5,5% des Scarabaeidae d'Espagne.

Tableau II. Comparaison des faunes coprophages du Maroc et de la Péninsule ibérique par rapport à l'ensemble de la région Ouest-paléarctique.

	Maroc		Péninsule ibérique		Région ouest-paléarctique (*)	
	Nombre espèces	%	Nombre espèces	%	Nombre espèces	%
Geotrupidae	15	10,0	26	14,5	63	11,5
Aphodiidae	90	60,0	99	54,7	350	64,0
Scarabaeidae	45	30,0	55	30,7	134	24,5
TOTAL	150		179		547	

(*): d'après Lumaret & Lobo (1996). A noter que dans ce travail les espèces non coprophages ont été également considérées, en particulier parmi les Aphodiidae.

Tableau III. Distribution des Geotrupidae du Maroc et de la Péninsule ibérique (37 espèces au total)

Fréquence du type de distribution pour les deux entités géographiques (%) = FTD

Fréquence au Maroc (total 15 espèces) (%) = FMA

Fréquence dans la Péninsule ibérique (total 26 espèces)(%)= FPI

CHOROTYPES	<i>Allotrupes</i>	<i>Anoplotrupes</i>	<i>Bolbelasmus</i>	<i>Ceratophyus</i>	<i>Geotrupes</i>	<i>Odontaeus</i>	<i>Sericotrupes</i>	<i>Stereopyge</i>	<i>Thorectes</i>	<i>Trypocopris</i>	<i>Typhaeus</i>	Total espèces	FTD %	FMA %	FPI %
Espèces marocaines:															
Endémique Maroc	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	3	8,0	20,0	-
Siculo-maghrébin	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	2	5,0	13,3	-
Maghrébin	1	-	-	-	-	-	-	-	4	-	1	6	16,2	40,0	-
TOTAL MAROC	1	-	-	-	-	-	-	1	8	-	1	11	-	-	-
Espèces ibériques:															
Endémique ibérique	-	-	-	1	1	-	-	-	10	-	1	13	35,0	-	50,0
Européen	-	1	-	-	1	1	-	-	-	-	-	3	8,0	-	11,5
Ouest-européo-méridional	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	2	5,0	-	7,7
Euro-turanique	-	-	-	-	2	-	-	-	-	1	-	3	8,0	-	11,5
Ouest-européen	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	2,7	-	3,8
TOTAL PENINSULE	-	1	1	1	4	1	-	-	11	2	1	22	-	-	-
Espèces en commun:															
Ibérico-maghrébin	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	2	5,0	13,3	7,7
Ouest-méditerranéen	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	2,7	6,7	3,8
Ouest-euro-maghrébin	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	2,7	6,7	3,8
TOTAL ESPECES EN COMMUN	-	-	1	1	-	-	1	-	-	-	1	4	-	-	-

Discussion et conclusion

D'une manière générale, les espèces dont la répartition est très large sont rares (Gaston, 1996). C'est le cas ici, mais de manière modulée car des différences existent entre les familles, les taxons ne représentent pas les mêmes amplitudes de répartition. A l'échelle de la région ouest-paléarctique, les Geotrupidae participent pour 11,5% de la faune totale, les Aphodiidae 64% et les Scarabaeidae pour 24,5 % (Tableau II). Lumaret et Lobo (1996) ont montré que 52,4% des Geotrupidae avaient une distribution réduite, inférieure à 5 % de la surface de la région ouest-paléarctique, ce qui correspond par exemple à la surface de la Péninsule ibérique. Cette famille est très bien représentée dans la Péninsule ibérique (14,9%), surtout du fait de la très grande diversité du genre *Thorectes* (Palmer & Cambefort, 1997, 2000).

Dans le même temps, 44 % des Aphodiidae présentent une même distribution restreinte, contre

seulement 19,4% des Scarabaeidae. Au Maroc et dans la Péninsule ibérique, les Scarabaeidae sont proportionnellement mieux représentés (respectivement 33,1% et 31,4% de la faune totale) que par exemple que les Aphodiidae (respectivement 55,9% et 53,7% du total). Cette sous-représentation relative des Aphodiidae tient sans doute à leurs exigences écologiques particulières, liées à un climat tempéré ou froid et à la nécessité souvent pour beaucoup d'espèces de disposer d'excréments riches en eau (Lumaret, 1995). Ainsi en Pologne et en Belgique, les Aphodiidae représentent respectivement 73,5 % et 72 % de la faune des coprophages (Lumaret, 1995). De même en France tempérée et en montagne les Aphodiidae constituent 71,5% et 79% de la faune des Scarabéides coprophages (Lumaret & Stienet, 1992) alors qu'en région méditerranéenne leur proportion avoisine 52%.

Tableau IV. Distribution des Aphodiidae du Maroc et de la Péninsule ibérique (139 espèces)

Fréquence du type de distribution pour les deux entités géographiques (%) = FTD

Fréquence au Maroc (total 90 espèces) (%) = FMA

Fréquence dans la Péninsule ibérique (total 98 espèces)(%)= FPI

CHOROTYPES	<i>Aphodius</i>	<i>Pleurophorus</i>	<i>Heptaulacus</i>	<i>Oxyomus</i>	<i>Sugrames</i>	Total espèces	FTP %	FMA %	FPI %
Espèces marocaines:									
Endémique	16	–	2	–	–	18	12,9	20,0	–
Maghrébin	11	–	–	–	1	12	8,6	13,3	–
Nord-africain	5	1	–	–	–	6	4,3	6,7	–
Siculo-maghrébin	1	–	–	–	–	1	0,7	1,1	–
Saharo-sindien	1	–	–	–	–	1	0,7	1,1	–
Turanico-maghrébin	1	1	–	–	–	2	1,4	2,2	–
TOTAL MAROC	35	2	2	–	1	40	–	–	–
Espèces ibériques:									
Endémique	12	–	3	–	–	15	10,8	–	15,3
Pyrénéen	2	–	–	–	–	2	1,4	–	2,0
Européen	7	–	1	1	–	9	6,5	–	9,2
Euro-turanique	13	–	–	–	–	13	9,3	–	13,3
Sud-européen	3	–	–	–	–	3	2,2	–	3,1
Ouest-européen	1	–	–	–	–	1	0,7	–	1,0
Ponto-européen	1	–	–	–	–	1	0,7	–	1,0
Euro-sibérien	2	–	–	–	–	2	1,4	–	2,0
Euro-centro-asiatique	1	–	–	–	–	1	0,7	–	1,0
Asiatico-européen	2	–	–	–	–	2	1,4	–	2,0
TOTAL PENINSULE	44	–	4	1	–	49	–	–	–
Espèces en commun:									
Ibérico-maghrébin	11	–	–	–	–	11	7,9	12,2	11,2
Ibérico-turanico-maghrébin	1	–	–	–	–	1	0,7	1,1	1,0
Ibérico-nord-africain	3	–	–	–	–	3	2,2	3,3	3,1
Euro-maghrébin	1	–	–	–	–	1	0,7	1,1	1,0
Euro-méditerranéo-turanique	12	–	–	–	–	12	8,6	13,3	12,2
Centro-asiatico-européo-méditerranéen	2	–	–	–	–	2	1,4	2,2	1,0
Ouest-méditerranéen	7	1	–	–	–	8	5,8	8,9	8,2
Méditerranéen	1	–	–	–	–	1	0,7	1,1	1,0
Méditerranéo-soudanien	2	–	–	–	–	2	1,4	2,2	2,0
Paléarctique	6	–	–	–	–	6	4,3	6,7	6,1
Cosmopolite	2	1	–	–	–	3	2,2	3,3	3,0
TOTAL ESPECES EN COMMUN	48	2	–	–	–	50	–	–	–

La distribution des espèces endémiques dans la région ouest-paléarctique montre un modèle de différenciation en deux pôles opposés, chacun situé à l'une des extrémités du Bassin méditerranéen. Ces pôles rassemblent à eux seuls la majorité des endémiques (67,7%) (Lumaret & Lobo, 1996), la région occidentale du Bassin méditerranéen (principalement Maghreb et Péninsule ibérique) constituant le pôle majeur, avec 51,7% de l'ensemble des endémiques. Un tel type de distribution amphiméditerranéenne avait déjà été reconnu par Jeannel (1942). On sait, à partir de travaux menés sur d'autres groupes, que les éléments les plus anciens de la faune sont cantonnés dans la

partie occidentale de la région méditerranéenne, qui était déjà une partie de l'Eurasie avant le Miocène (Oosterbroek & Arntzen, 1992), tandis qu'au contraire la région orientale est une partie plus récente de l'Eurasie. La dernière vicariance mettant en jeu des éléments faunistiques de lignées ouest et est méditerranéenne date au moins de 10 MA, ce qui coïncide avec la mise en place finale des Alpes et des Pyrénées (Oosterbroek & Arntzen, 1992). De ce fait, la distribution actuelle amphiméditerranéenne des centres d'endémisme serait le résultat d'une évolution et d'une cladogénèse dans ces deux zones privilégiées pendant une longue période. Pour ces raisons, les par-

Tableau V. Distribution des Scarabaeidae du Maroc et de la Péninsule ibérique (68 espèces au total)

Fréquence du type de distribution pour les deux entités géographiques (%) = FTD

Fréquence au Maroc (total 45 espèces) (%) = FMA

Fréquence dans la Péninsule ibérique (total 55 espèces)(%)= FPI

CHOROTYPES	Scarabaeus	Sisyphus	Bubas	Caccobius	Cheironitis	Copris	Euoniticellus	Euonthophagus	Gymnopleurus	Onitis	Onthophagus	Total espèces	FTP %	FMA %	FPI %
Espèces marocaines:															
Endémique Maroc	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	2	2,9	4,4	-
Saharo-sindien	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2,9	4,4	-
Nord-africain est-méditerranéen	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	2	2,9	2,2	-
Nord-africain	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	3	5	7,4	11,1	-
Turanico-maghrébin	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1,5	2,2	-
Maghrébin	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1,5	2,2	-
TOTAL MAROC	3	-	1	-	-	-	-	2	-	1	6	13	-	-	-
Espèces ibériques:															
Endémique ibérique	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	3	4,4	-	5,5
Euro-turannique	1	-	-	-	-	1	-	1	1	-	10	14	20,6	-	25,5
Centro-asiatico-méditerranéen	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1,5	-	1,8
Ouest-euro-méditerranéen	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1,5	-	1,8
Sud-européen	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	1,5	-	1,8
Euro-centro-asiatique	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	1,5	-	1,8
Ouest-européen	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1,5	-	1,8
Euro-méditerranéo-turannique	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1,5	-	1,8
TOTAL PENINSULE	2	-	1	-	1	1	-	2	1	-	15	23	-	-	-
Espèces en commun:															
Ibéro-maghrébin	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	5	7	10,3	15,6	12,7
Ibérico-nord-africain	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1,5	2,2	1,8
Ouest-méditerranéen	2	-	1	-	1	1	-	-	-	2	2	9	13,2	20,0	16,4
Euro-méditerranéo-turannique	1	-	-	1	-	-	2	-	3	-	4	11	16,2	24,4	20,0
Centro-asiatico-méditerranéen	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1,5	2,2	1,8
Méditerranéen	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	-	2	2,9	4,4	3,6
Indiano-méditerranéen	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	1,5	2,2	1,8
TOTAL ESPECES EN COMMUN	5	1	1	1	2	1	3	1	3	3	11	32	-	-	-

ties les plus anciennement isolées de la région ouest-méditerranéenne (en particulier la Péninsule ibérique et des fragments adhérents du nord de l'Afrique) devraient faire preuve d'un haut degré d'endémisme (Lumaret & Lobo, 1996). Il apparaît évident que la Péninsule ibérique et le Maghreb sont des centres d'endémisme extrêmement actifs pour les Scarabéides, abritant respectivement 16,4% et 30,1% des espèces ouest-paléarctiques présentant une distribution restreinte à très restreinte. Cette région occidentale du Bassin méditerranéen constitue pratiquement le seul centre d'endémisme des Geotrupidae. Krikken (1981) et Zunino (1984), en utilisant des reconstructions phylogénétiques et biogéographiques, ont éga-

lement considéré que la Tethys occidentale était le principal centre d'origine des Geotrupidae. Un tel modèle de distribution peut être considéré comme un isolement ancien à partir de lignées de la région occidentale du Bassin méditerranéen, comme Oosterbroek & Arntzen (1992) l'ont proposé pour d'autres groupes faunistiques.

Remerciements

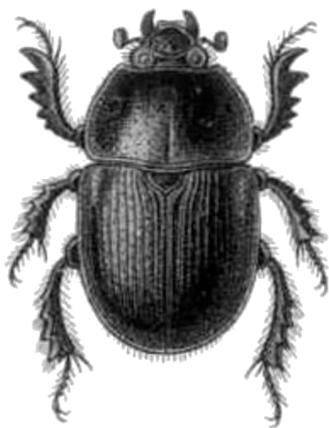
Je tiens à remercier le Dr. N. Kadiri pour son aide dans l'élaboration de données. Cet essai est dédié à M. Gonzalo Halffter, en l'occasion de son 75^e anniversaire.

Littérature citée

- Baguena Corella, L. 1967. *Scarabaeoidea de la fauna iberobaleare y Pirenaica*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Instituto Español de Entomología, Madrid. 576 pp.
- Balthasar, V. 1963-1964. *Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der paleark-tischen und orientalischen Region. Coleoptera: Lamellicornia*. 1. Scarabaeinae und Coprinae; 2. Coprinae; 3. Aphodiidae. Verlag Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften, Prag. 391 pp.; 691 pp. & 652 pp.
- Baraud, J. 1977. *Coléoptères Scarabaeoidea. Faune de l'Europe Occidentale: Belgique, France, Grande-Bretagne, Italie, Péninsule Ibérique*. Supplément de la Nouvelle Revue d'Entomologie 7(3): 1-352.
- Baraud, J. 1985. *Coléoptères Scarabaeoidea. Faune du Nord de l'Afrique du Maroc au Sinaï*. Lechevalier édit., Paris. 651 pp.
- Baraud, J., 1992. *Coléoptères Scarabaeoidea d'Europe. Faune de France. France et régions limitrophes*, 78. Fédération française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris, & Société linnéenne de Lyon, Lyon (édits). 856 pp. + 11pl. h. t.
- Beerli, P., H. Hotz & H. Uzzell, 1996. Geologically dated sea barriers calibrate a protein clock for the Aegean water frogs. *Evolution* 50: 1676-1687.
- Cheylan, G. 1990. Patterns of Pleistocene turnover, current distribution and speciation among Mediterranean mammals. pp. 227-262. In: *Biogeography of Mediterranean Invasions* (eds Groves, R. H. & F. Di Castri). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Cosson, J. F., R. Hutterer, R. Libois, M. Sará, P. Taberlet & P. Vogel, 2005. Phylogeographical footprints of the Strait of Gibraltar and Quaternary climatic fluctuations in the western Mediterranean: a case study with the greater white-toothed shrew, *Crocidura russula* (Mammalia: Soricidae). *Molecular Ecology* 14: 1151-1162.
- De Jong, H. 1998. In search of historical biogeographic patterns in the western Mediterranean terrestrial fauna. *Biological Journal of the Linnean Society* 65: 99-164.
- Dellacasa, G. 1983. *Sistematica e nomenclatura degli Aphodiini italiani (Coleoptera Scarabaeidae: Aphodiinae)*. Monografie Museo regionale di scienze naturali Torino, I. 463 pp.
- Dellacasa, G. & M. Dellacasa, 2006. *Fauna d'Italia, Vol. XLI. Coleoptera Aphodiidae Aphodiinae*. Edizioni Calderini de Il Sole 24 ORE, 485p.
- Errouissi, F., P. Jay-Robert, J.-P. Lumaret & O. Piau, 2004. Composition and structure of dung beetle (Coleoptera: Aphodiidae, Geotrupidae, Scarabaeidae) assemblages in mountain grasslands of the Southern Alps. *Annals of the Entomological Society of America* 97(4): 701-709
- Gantenbein, B. & C.R. Largiadèr, 2003. The phylogeographic importance of the Strait of Gibraltar as a gene flow barrier in terrestrial arthropods: a case study with the scorpion *Buthus occitanus* as a model organism. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28: 119-130.
- Gaston, K. J. 1996. Species-range-size distributions: patterns, mechanisms and implications. *Trends in Ecology & Evolution* 11(5): 197-201.
- Grebenscikov, I. 1985. Bemerkungen zu Verbreitung und Systematik der aus der Mongolischen Volksrepublik bekannten laparosticten Scarabaeoidea (Coleoptera). Ergebnisse der Mongolisch-Deutschen Biologischen Expeditionen seit 1962, no. 139. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin* 61(1): 105-136.
- Hanski, I. 1986. Individual behaviour, population dynamics and community structure of Aphodius (Scarabaeidae) in Europe. *Acta Oecologica, Oecologia Generalis* 7: 171-187.
- Hanski, I. 1991. North temperate dung beetles, pp. 75-96. In: Hanski, I. & Y. Cambefort (eds.), *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Hanski, I. & Y. Cambefort 1991. *Dung Beetle Ecology*, Princeton University Press, Princeton,
- Hewitt, G.M. 1996. Some genetic consequences of ice ages and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58: 247-276.
- Hewitt, G.M. 1999. Post-glacial recolonisation of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 87-112.
- Hewitt, G.M. 2001. Speciation, hybrid zones and phylogeography - or seen genes in space and time. *Molecular Ecology* 10: 537-549.
- Hollande, A. & J. Théron 1998. *Aphodiidae du Nord de l'Afrique (Coleoptera Scarabaeoidea)*. Monographie XXI. Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino (données rassemblées par G. Dellacasa).
- Horton, D.R. 1973. Endemism and zoogeography. *Systematic Zoology* 22: 84-86.
- Hsü, K.J., L. Montader, D. Bernouilli 1977. History of the Mediterranean salinity crisis. *Nature* 267: 399-403.
- Huntley, B. 1990. European vegetation history: Palaeovegetation maps from pollen data - 13 000 yr BP to present. *Journal of Quaternary Science* 5(2): 103-122.
- Huntley, B. & H. J. B. Birks 1983. *An Atlas of past and present pollen maps for Europe: 0-13,000 years ago*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Iablokoff-Khnzorian, S. M. 1967. *Faune de l'Arménie. Coleoptera, Scarabaeoidea*. Tome.VI. (en arménien).
- Janati-Idrissi, A., N. Kadiri & J.-P., Lumaret 1999. Le partage du temps et de l'espace entre les guildes de Coléoptères coprophages dans le Moyen-Atlas (Maroc). *Annales de la Société Entomologique de France* 35: 213-221.
- Janssens, A. 1960. *Faune de Belgique. Insectes coléoptères Lamellicornes*. Patrimoine Institut royal des Sciences naturelles de Belgique édit., Brussels.

- Jaume, D. & L. Garcia 1992. A new Psammogammarus (Amphipoda: Melitidae) from Cabrera (Balearic Islands). *Stylogologia* 7: 107-115.
- Jeannel, R. 1942. *La Genèse des Faunes Terrestres*. Presses Universitaires de France, Paris. 513 pp.
- Kim, J.I. 1984. Taxonomic study on the Korean Laparosticti (Scarabaeoidea, Insecta). I. Scarabaeidae (1). *Korean Journal of Entomology* 14 (1): 51-61.
- Kim, J.I. 1985. Taxonomic study on the Korean Laparosticti (Scarabaeoidea) IV. Aphodiidae (Aphodiini I). *Korean Journal of Systematic Zoology* 1(1-2): 79-86.
- Krijgsman, W. 2002. The Mediterranean: Mare Nostrum of Earth sciences. *Earth and Planetary Science Letters* 205: 1-12.
- Krikken, J. 1981. Geotrupidae from the Nepal Himalayas. New flightless species of Geotrupes Latreille, with a biogeographical discussion. *Senckenbergiana Biologica* 61: 369-381.
- La Greca, M. 1964. Le categorie corologiche degli elementi faunistici italiani. *Atti Accademia Nazionale Italiana di Entomologia, Rendiconti*, 11: 231-253.
- Lobo, J. M., P. Jay-Robert & J.-P. Lumaret 2004. Modelling the species richness distribution for French Aphodiidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Ecography* 27: 145-156.
- Lobo, J. M., J.-P. Lumaret & P. Jay-Robert 2001. Diversity, distinctiveness and conservation status of the Mediterranean coastal dung beetle assemblages in the Regional Natural Park of the Camargue (France). *Diversity and Distribution* 7: 257-270.
- Lobo, J. M., J.-P. Lumaret & P. Jay-Robert 2002. Modelling the species richness distribution of French dung beetles and delimiting the predictive capacity of different groups of explanatory variables (Coleoptera: Scarabaeidae). *Global Ecology and Biogeography Letters* 11: 265-277.
- Lumaret, J.-P. 1975. Etude des conditions de ponte et de développement larvaire d'Aphodius (Agrilinus) constans Duft. dans la nature et au laboratoire. *Vie Milieu, Série C* 25(2): 267-282.
- Lumaret, J.-P. 1983. Structure des peuplements de coprophages Scarabaeidae en région méditerranéenne française: relations entre les conditions écologiques et quelques paramètres biologiques des espèces. *Bulletin de la Société entomologique de France* 88(7-8): 481-495.
- Lumaret, J.-P. 1990. *Atlas des Coléoptères Scarabéides Laparosticti de France*. Ministère de l'Environnement, Secrétariat de la Faune et de la Flore (édit.), Paris. 420 pp.
- Lumaret, J.-P. 1995. Desiccation rate of excrement: a selective pressure on dung beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea). pp. 105-118. in: Roy, J., J. Aronson & F. di Castri (eds), *Time Scales of Biological responses to water Constraints*. SPB Academic publishing bv, Amsterdam, The Netherlands.
- Lumaret, J.-P. & A. A. Kirk 1987. Ecology of dung beetles in the French Mediterranean region (Coleoptera: Scarabaeinae). *Acta Zoologica Mexicana* (n.s.) 24: 1-55.
- Lumaret, J.-P. & A. A. Kirk 1991. South temperate dung beetles, pp. 97-115. In: Hanski, I. & Y. Cambefort (eds.), *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Lumaret, J.-P. & J. M. Lobo 1996. Geographic distribution of endemic dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in the Western Palaearctic region. *Biodiversity Letters* 3: 192-199.
- Lumaret, J.-P. & N. Stiernet 1992. Biogeography of dung beetle communities in the western and central Alps (Coleoptera, Scarabaeoidea). pp. 425-436. In: Baccetti (ed.), *Il Popolamento delle Alpi occidentali*. Biogeographia (n.s.) XVI.
- Lumaret, J.-P., J. M. Lobo & P. Jay-Robert 1996. *Catalogue et Atlas des Scarabéides Laparosticti endémiques de France*. Service du Patrimoine Naturel, Institut d'Ecologie et de gestion de la biodiversité, Collection Patrimoines Naturels, Série Patrimoine Génétique. Muséum National d'Histoire Naturelle, Office Pour l'Information Eco-Entomologique (publs). Volume 26, Paris.
- Maldonado, M. & M. J. Uriz 1995. Biotic affinities in a transitional zone between the Atlantic and the Mediterranean: a biogeographical approach based on sponges. *Journal of Biogeography* 22: 89-110.
- Martin Pierra, F. A. 1982. *Los Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeoidea) de la península ibérica e islas Baleares*. Universidad Autónoma de Madrid, Fac. Cienc. Biol., Tesis doctoral. 1: 1-490.
- Masumoto, K. 1985. *The Coleoptera of Japan in color II*. Hoikusha publ., Japan: 328-419.
- Nikolajev, J. V 1987. *Fauna of Kazakhstan. Coleoptera Scarabaeoidea*. Alma-Ata, 232 pp. (in Russian).
- Nikolajev, J. V. & Z. Puntsagdulan 1984. Lamellicorns (Coleoptera, Scarabaeoidea) of the Mongolian people's Republic. *Nasekomie Mongolii* 9: 90-294.
- Oosterbroeck, P. & J. W. Arntzen 1992. Area-cladograms of Circum-Mediterranean taxa in relation to Mediterranean palaeogeography. *Journal of Biogeography* 19: 3-20.
- Palmer, M & Y. Cambefort 1997. Aptérisme et diversité dans le genre *Thorectes* Mulsant, 1842 (Coleoptera: Geotrupidae). Une étude phylogénétique et biogéographique des espèces méditerranéennes. *Annales de la Société entomologique de France* 33(1): 3-18.
- Palmer, M & Y. Cambefort 2000. Evidence for reticulate palaeogeography: beetle diversity linked to connection-disjunction cycles of the Gibraltar Strait. *Journal of Biogeography* 27: 403-416.
- Paulian, R. 1945. *Coléoptères Scarabéides de l'Indochine*. Faune de l'Empire français. Larose édit. Paris. 227 pp.
- Paulian, R. 1980. Insects of Saudi Arabia (Coleoptera, Scarabaeoidea) (Première contribution). *Fauna of Saudi Arabia*. 2: 141-154.
- Paulian, R. & J. Baraud 1982. *Faune des Coléoptères de France*. Lechevalier édit., Paris. 477 pp.

- Pittino, R., 1984. Insects of Saudi Arabia. Coleoptera Scarabaeoidea: a revision of the family Aphodiidae. *Fauna of Saudi Arabia*. 6: 276-360.
- Quezel, P. & M. Barbero 1993. Variations climatiques au Sahara et en Afrique sèche depuis le Pliocène: enseignements de la flore et de la végétation actuelles. *Revue d'Ecologie Terre et Vie* 24: 191-202.
- Reid, W. V. 1998. Biodiversity hotspots. *Trends in Ecology & Evolution* 13: 275-280.
- Rojewski, C. 1983. Observations on the nesting behaviour of *Aphodius erraticus* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Polski Pismo Entomologiczne Wroclaw* 53: 271-279.
- Ruggieri, G. 1967. The Miocene and later evolution of the Mediterranean sea. pp. 283-290. In: Adams, C.G. & D.V Arger (eds). *Aspects of Tethyan biogeography*. Systematic Association Publications, Oxford.
- Ruiz, J. L. 1998. *Aphodius* (Nimbus) anyerae n. sp. de Aphodiini del norte de Marruecos (Coleoptera, Aphodiidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie* (N.S.) 15(4): 307-315.
- Stebnicka, Z. 1976. *Klucze do oznaczania owadów polski. XIX. Coleoptera, 28a: Scarabaeidae Larosticti*. Polskie Towarzystwo Entomologiczne (publ.), Warszawa. 140 pp.
- Stebnicka, Z. 1980. Scarabaeoidea (Coleoptera) of the Democratic people's republic of Korea. *Acta Zoologica Cracoviensia*, Warszawa 24(5-7): 191-298.
- Street, A. & F. Gasse 1981. Recent developments in research into the Quaternary climatic history of the Sahara. pp. 7-28. In: *Sahara: Ecological Change and Early Economic History* (ed. Allen, J.A.). MENAS Press, London.
- Vigna Taglianti, A. P. A. Audisio, C. Belfiore, M. Biondi, M. A. Bologna, G. M. Carpaneto, A. de Biase, S. de Felici, E. Piatella, T. Racheli, M. Zapparoli & S. Zoia 1992. Riflessioni di gruppo sui corotipi fondamentali della fauna W-palearctica ed in particolare italiana. pp. 159-179 In: Baccetti (ed.), *Il Popolamento delle Alpi occidentali*. Biogeographia (n.s.) XVI.
- Zunino, M. 1984. Sistematica generica dei Geotrupinae (Coleoptera, Scarabaeoidea: Geotrupidae), filogenesi della sottofamiglia e considerazioni biogeografiche. *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino*, 2: 9-162.
- Zunino, M. 1991. Food relocation behaviour: a multivalent strategy of Coleoptera. pp. 297-314. In: M. Zunino, X. Bellés & M. Blas (eds.), *Advances in Coleopterology*. AEC, Barcelona.
- Zunino, M. & C. Palestrini 1986. El comportamiento telefágico de *Trypocopris pyrenaicus* (Charp.) adulto. *Graellsia* 42: 205-216.



CAPÍTULO 13 :

Los “Patrones de Dispersión” de la fauna Ibérica de Scarabaeinae (Coleoptera)

Jorge M. Lobo

Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva,
Museo Nacional de Ciencias Naturales,
c/ José Gutiérrez Abascal, 2,
28006 Madrid, España.
mcnj117@mncn.csic.es.

Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter

Editores:
Mario Zunino & Antonio Melic

**Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)
Monografías 3er Cer Milenio M3M, vol. 7 (2007)**
I.S.S.N. 978-84-935872-1-5
30 Noviembre 2007
pp: 159–177.

Información sobre la publicación:
www.sea-entomologia.org

LOS “PATRONES DE DISPERSIÓN” DE LA FAUNA IBÉRICA DE SCARABAEINAE (COLEOPTERA)

Jorge M. Lobo

Resumen: Tras revisar las principales propuestas sobre el papel ejercido por la inercia filogenética y las adaptaciones ecogeográficas de las especies según la zona de origen del linaje al que pertenecen, se comenta el concepto de “Patrón de Dispersión” propuesto por Gonzalo Halffter, resaltando el punto de vista común de estos acercamientos: el uso de información biogeográfica y ecológica actual a fin de discernir los procesos históricos que han originado los patrones de distribución de la biodiversidad. Posteriormente, se usa información taxonómica, ecológica y biogeográfica sobre los coleópteros Scarabaeinae para diferenciar los grupos de especies que probablemente poseen una historia de colonización compartida en la Península Ibérica. Por último, se revisa tanto la información biogeográfica de este grupo como la historia de las masas continentales, a fin de proponer una explicación narrativa coherente sobre el origen de los patrones de dispersión detectados.

Palabras clave: Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae, escarabajos coprófagos, distribución geográfica, Patrones de Dispersión, Iberia.

The “Dispersion Patterns” of the Iberian Scarabaeinae fauna (Coleoptera)

Abstract: After revising the main suggestions about the role played by phylogenetic inertia and the ecogeographical adaptations of species in connection with the place of origin of the lineage to which they belong, the “Dispersion Pattern” concept proposed by Gonzalo Halffter is commented upon, highlighting the common point of view of these approaches, i.e. the use of present-day biogeographic and ecological data to discern the historical processes underlying current biodiversity patterns. Subsequently, taxonomic, ecological and biogeographical information on scarabaeine dung beetles is used to discriminate groups of species that probably share a common history of colonization for the Iberian Peninsula. Lastly, both the biogeographic history of these dung beetles and the history of land masses are revised to propose a coherent narrative explanation for the origin of the detected dispersion patterns.

Key words: Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae, dung beetles, geographical distribution, Dispersion Patterns, Iberian Peninsula.

Les “Patrons de Dispersion” de la faune ibérique de Scarabaeinae (Coleoptera)

Résumé: A la suite d'une révision des principales propositions sur le rôle joué par l'inertie phylogénétique et les adaptations écogéographiques des espèces en rapport avec l'aire d'origine des lignées auxquelles elles appartiennent, on fait des commentaires sur le concept de “Patron de Dispersion”, proposé par Gonzalo Halffter, en soulignant le point de vue commun à ces approches: l'utilisation de données biogéographiques et écologiques actuelles pour discerner les processus historiques qui sont à l'origine des patrons de biodiversité actuels. Par la suite on utilise des données taxonomiques, écologiques et biogéographiques sur les bousiers Scarabaeinae pour séparer des groupes d'espèces qui probablement partagent une histoire commune de colonisation dans le cas de la Péninsule Ibérique. Finalement, on révisé l'histoire biogéographique de ces bousiers et celle des masses continentales afin de proposer une explication narrative cohérente pour l'origine des patrons de dispersion détectés.

Mots-clés: Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae, bousiers, distribution géographique, Patrons de Dispersion, Péninsule Ibérique.

Introducción

¿Dónde y cuándo se originaron las especies que habitan actualmente una región? ¿Cuándo y cómo llegaron a ocupar el área que hoy habitan? Los datos paleontológicos y las reconstrucciones filogenéticas pueden ayudarnos a estimar el área de origen de un taxon, su era de aparición, las grandes condiciones mesoclimáticas y ecológicas que experimentó dicho taxon en su origen y el curso evolutivo que siguieron los descendientes de esta línea evolutiva en su proceso de colonización de nuevos territorios y ambientes. Sin embargo, dichos datos

no están siempre asequibles e incluso, cuando lo están, no constituyen pruebas irrefutables sino hipótesis cuya certidumbre crece con la adición de nuevas evidencias. En el caso de los insectos, son pocos y sesgados los datos paleontológicos disponibles (Lavandería & Eble, en prensa) e incompletas las hipótesis filogenéticas capaces de ayudar a interpretar la historia evolutiva de un taxon de alto rango (ver Caterino *et al.*, 2000 o Whiting, 2002; Kjer *et al.*, 2006 y referencias allí citadas). Sin embargo, estas carencias no han impedido que, a lo largo de la historia de la biología, se hayan realizado múltiples intentos de contestar estas preguntas utilizando para ello dos tipos de información básica: el conocimiento a menudo incompleto sobre el rango geográfico de las especies y las relaciones de similitud/parentesco establecidas mediante el uso de información morfológica y anatómica. Estas dos fuentes de información han permitido localizar la ubicación actual del área con mayor diversidad y describir la probable trayectoria geográfica experimentada por una línea filética a lo largo de su proceso evolutivo ¿Dónde se encuentran los taxones derivados? ¿Dónde los primitivos?, son preguntas cuya respuesta puede ayudar a entender mejor la actual distribución de la diversidad biológica apelando a un proceso de extinción y especiación diferenciales (ver Ricklefs, 2004 o Hawkins *et al.*, 2006).

Procesos históricos y distribución

La distribución actual de cualquier especie es el resultado espacial de la interacción entre las adaptaciones ecofisiológicas que estas poseen, las características ambientales y topográficas del territorio que habitan y las historias únicas e irrepetibles, tanto del taxon como de las tierras. Comprender le génesis de esta distribución requiere conocer cómo interactúan y han interactuado en el pasado estas tres fuentes de variabilidad.

Por lo respecta a los atributos biológicos, se conoce que las particularidades del linaje al que pertenece una especie no son fáciles de cambiar, pues a menudo constituyen diseños evolutivos exitosos que implican un alto grado de interdependencia entre las características morfológicas y fisiológicas que sólo se alteran mínimamente para generar múltiples “variaciones sobre el mismo tema”. Estudios recientes demuestran que los genes que controlan la variabilidad fenotípica en los primeros estadios de desarrollo (los que controlan el diseño general de un clado), poseen una tasa de mutación menor que los que controlan las últimas fases (Nei, 2007), de modo que la variabilidad sobre la puede actuar la selección natural difiere según el tiempo evolutivo que poseen las distintas adaptaciones. Esta tendencia a conservar las adaptaciones básicas a lo largo del proceso de evolución de un grupo ha sido denominada de diversas formas (inercia filogenética, lastre filogenético o conservación de nicho; ver Williams, 1964; Mayr, 1982; Wiens & Graham, 2005 y Diniz-Filho & Bini, 2007), habiéndose propuesto en repetidas ocasiones que la distribución de una especie está fuertemente condicionada por las características del clado de alto rango

al que pertenece (Martínez-Meyer *et al.*, 2004; Alcaraz *et al.*, 2005; Peterson *et al.*, 1999; Huntley *et al.*, 1995) y que las adaptaciones que observamos actualmente en una especie se han generado en tiempos y lugares muy alejados de los actuales (Farrel *et al.*, 1992; Latham & Ricklefs, 1993; Farrel & Mitter, 1994; Beerling & Woodward, 1996; Webb *et al.*, 2002; Cavender-Bares & Wilczek, 2003; Reich *et al.*, 2003). Ello significa que la respuesta principal de una especie ante la modificación de las condiciones ambientales sería la dispersión y no la modificación de sus adaptaciones (ver los conceptos de adaptación espacial en Hengeveld, 1997 y vicariancia dinámica en Zunino & Zullini, 2003). Es decir, la búsqueda de esas mismas condiciones en otros lugares según la tasa intrínseca de dispersión de cada organismo y la “penetrabilidad” del territorio (ver Coope, 1979; Elias, 1994; Huntley & Birks, 1993; Webb *et al.*, 1993).

Adaptación espacial e inercia filogenética son conceptos que expresan un mismo proceso evolutivo: las especies acoplan espacialmente sus requerimientos porque generalmente son incapaces de modificar sus adaptaciones con rapidez ante las modificaciones ambientales. Esta incapacidad promovería la diversidad biológica al impedir la hibridación entre especies próximas cuando las condiciones ambientales cambian (Wiens, 2004) pero, a la vez, facilitaría la recolonización de regiones con ambientes idóneos cuando las condiciones climáticas generales cambian como ha ocurrido durante el Plio-Pleistoceno (Svenning & Skov, 2007). Si las adaptaciones ecofisiológicas que actualmente condicionan la distribución de los organismos se generaron en el tiempo y lugar de los ancestros, según la fuerza de inercia filogenética del grupo al que pertenecen esas especies, entonces las condiciones del área y tiempo en las que se originó una especie o clado serían fundamentales para explicar la distribución actual (Darlington, 1957). De este modo, antiguas decisiones evolutivas realizadas por los ancestros de los actuales taxones serían relevantes para explicar la distribución actual de estas especies (*zonas de origen ecológicas*; Farrell *et al.*, 1992, Latham & Ricklefs, 1993; Wiens & Donoghue, 2004) o *memoria biogeográfica*; Lobo, 1999). Ante las variaciones ambientales, las especies se dispersarían buscando las adaptaciones adquiridas por su ancestros y la posición espacial sería únicamente relevante si en ella se encuentran las condiciones ambientales adecuadas o si impide o facilita la accesibilidad al área (limitantes de dispersión; Freestone & Intuye, 2006)

La clásica consideración de espacio y forma (Hennig, 1950; ver alternativamente Croizat, 1962) ha defendido que las relaciones genealógicas de los taxa integrantes de un grupo monofilético y la historia geológica de las áreas que ocupan permiten conocer los procesos que han dado lugar a la actual distribución (Morrone & Crisci, 1995). Ello significa asumir que las especies actualmente exclusivas de un área se han encontrado en ella desde su génesis. El concepto de adaptación espacial limita la amplia validez de estos argumentos, ya que la actual distribución de un

organismo no tiene por qué representar su área de origen: sería simplemente un área que posee condiciones ambientales similares a las del tiempo y lugar de origen del grupo filogenético al que pertenece. Sin embargo, la localización espacial actual del centro de origen de un grupo podría coincidir con la localización ambiental si dicha área se hubiese mantenido relativamente estable en sus condiciones ambientales. Si las adaptaciones ecofisiológicas y la inercia filogenética impidiesen franquear determinadas condiciones ambientales, las áreas con condiciones estables durante grandes periodos evolutivos albergarían una mayor diversidad, una mayor cantidad de taxa primitivos y una mayor probabilidad de albergar los centros de origen de esos taxones. Este es el proceso aducido para explicar el actual gradiente de riqueza en muchos grupos y la distribución tropical de los clados basales (Terborgh, 1973; Ricklefs & Renner, 1994; Hawkins *et al.*, 2006; Ricklefs, 2006). De este modo, si determinados limitantes fisiológicos evolutivamente difíciles de superar impiden colonizar algunos territorios, podría observarse una estricta correspondencia entre filogenia y condiciones ambientales del área de distribución; un grupo de especies hermanas colonizaría un tipo de ambiente y apenas existirían clados diferentes habitando esas condiciones ambientales (Schwarzbach & Ricklefs, 2000; Tofts & Silvertown, 2000; Webb, 2000; Helmus *et al.*, 2007). En este caso existiría una buena correspondencia entre las condiciones ambientales del área de distribución y la genealogía de las especies que la habitan pudiendo incluso aventurarse la ubicación geográfica del centro de origen del clado, si existe una región en la cual se hayan mantenido relativamente constantes las condiciones ambientales a las que este clado se encuentra adaptado. Por el contrario, si esa barrera fisiológica y ambiental es fácilmente superable, sería de esperar que unas mismas condiciones ambientales fuesen habitadas por clados de distinto origen y procedencia (Cavender-Bares *et al.*, 2004; Ackerly, 2004). En este caso, sería de esperar que el gradiente de diversidad con la variación en las condiciones ambientales se atenuase y la correspondencia entre filogenia y condiciones ambientales dejase de percibirse. Entre ambos esquemas extremos se darían respuestas variadas, aunque la probable dominancia de especies ancestrales en las zonas tropicales podría indicar que la incapacidad para superar los límites fisiológicos sería el patrón dominante.

Patrones de Dispersión

Uno de los conceptos por los que es y será reconocida la obra de Gonzalo Halffter es el de Patrón Dispersión. A lo largo de varios trabajos (Halffter, 1962, 1964, 1965, 1974, 1976, 1978, 1987, 1991 y 2003) este autor ha tratado de sintetizar las principales características de los grupos de especies que, originándose u asociándose en una región con características fisiográficas y climáticas determinadas, han estado sometidos a similares presiones macroecológicas durante un amplio periodo temporal. La definición de

los Patrones de Dispersión utiliza información sobre la distribución actual de las especies, sus posibles relaciones de parentesco y su probable procedencia para explicar la actual composición de un territorio. El concepto de Patrón de Dispersión tienen su precedente en el concepto de *cenocrón* formulado por Osvaldo Reig (1962) (y de *cenogénesis*, ver Sukachev, 1958): asociaciones de especies que se han desarrollado a través del tiempo aunque tengan distinto origen o abolengo (Ringuet, 1957). De acuerdo a estas concepciones, las biotas pueden estar constituidas por elementos de distinto origen geográfico y distintas edades evolutivas que se yuxtaponen e integran en la actualidad aunque hayan seguido trayectorias evolutivas individuales y separadas (ver Coope, 1979; Webb, 1981; Graham, 1986; Graham & Grim, 1990; Valentine & Jablonski, 1993).

Las especies de un mismo Patrón de Dispersión habrían sufrido una historia reciente de colonización similar y poseerían parecidas adaptaciones mesoclimáticas, aunque se hayan originado en tiempos y espacios diferentes. Como interesa definir la última trayectoria de colonización seguida por un taxon para acceder a la zona en cuestión, la definición de los Patrones de Dispersión está íntimamente ligada a la comprensión de la conformación de las biotas en las denominadas Zonas de Transición. Estos serían territorios que, como la denominada Zona de Transición Mexicana ubicada entre las regiones Neártica y Neotropical (desde el suroeste de los Estados Unidos hasta las tierras bajas de Nicaragua), estarían situados en la frontera entre regiones biogeográficas. La superposición durante diversos periodos de elementos con distinta antigüedad, procedencia y adaptaciones, junto al aislamiento y la especiación generados por la heterogeneidad y fragmentación ambiental que poseen estas áreas, habrían promovido la existencia de un alto grado de endemismo en las mismas. Estas Zonas de Transición serían áreas que albergarían una mezcla de taxones mayoritariamente capaces de superar, en mayor o menor medida, los límites y tolerancias ambientales impuestos por su ascendencia genealógica. Así, la definición de los Patrones de Dispersión en una Zona de Transición buscaría determinar los conjuntos de especies que, perteneciendo a linajes con distinta historia evolutiva, han sido capaces de colonizar y diversificarse en un área que posee condiciones ambientales situadas en el extremo del gradiente ambiental para el que están adaptadas las grandes líneas filogenéticas a las que pertenecen.

En ausencia de información filogenética pero asumiendo que la adscripción taxonómica es capaz de reflejar adecuadamente las relaciones genealógicas, Gonzalo Halffter demostró que es posible elaborar hipótesis coherentes utilizando información ecológica, biogeográfica y geológica; hipótesis que pueden confirmarse en un futuro mediante la aportación de nuevas evidencias. Indudablemente, la denominación elegida (Patrón de Dispersión) resulta equívoca, por cuanto mezcla la palabra *patrón* (modelo que sirve de muestra), corrientemente utilizada para designar un tipo de distribución, con la palabra *dispersión* que designa un

proceso. Sin embargo, este equívoco aparente refleja, en mi opinión, el propósito que se pretende: utilizar información biogeográfica y taxonómica actual para derivar hipótesis históricas. Se trata, sin duda, de un ejercicio arriesgado pero valiente que, implícitamente, reconoce que la historia de los taxones y las tierras deja una señal en el presente; señal que busca ser desentrañada para tratar de comprender el proceso histórico que ha conformado la biota de un territorio. Siguiendo sus pasos, este trabajo pretende homenajear el atrevimiento que tuvo en su día el Dr. Halffter, emulando el proceso de construcción narrativa seguido en sus trabajos sobre los Patrones de Dispersión en la Zona de Transición Mexicana, pero esta vez acudiendo a técnicas y criterios objetivos para el caso de la fauna de coleópteros de la subfamilia Scarabaeinae que habita la Península Ibérica (un territorio incluido en la que podríamos denominar Zona de Transición Euromediterránea; ver Zunino, 1985a).

Ciertas asunciones son necesarias en un trabajo de este tipo. En primer lugar debe admitirse, como hipótesis de trabajo, un actualismo ecológico: que las aptitudes ambientales y ecológicas de las especies hayan permanecido constantes a lo largo de un cierto lapso de tiempo. También debe asumirse que los caracteres ecológicos o las adaptaciones ambientales pueden ser tan heredables como las características morfológicas y, por tanto, que los organismos con un antepasado común, es más probable que hereden una forma de vida común. Esto significaría que las condiciones ambientales de los territorios que actuaron como área de diversificación primaria de un taxon de alto rango, suelen manifestarse todavía en las adaptaciones de sus descendientes. Esta *memoria ecogeográfica* implicaría que parte de las adaptaciones ambientales de una especie no son una respuesta a las condiciones que imperan en su área de distribución actual, sino que se enmarcan dentro del espectro, más extenso o más restringido, de sus características heredadas. Hemos visto, en el apartado anterior, que existen suficientes evidencias como para que podamos mantener estos supuestos. En este trabajo se asume, además, que los taxones (géneros o subgéneros) que poseen pocas especies actualmente, pero que están presentes en la Península Ibérica y tienen distribuciones restringidas, proceden de ancestros mucho más antiguos en la región, que aquellos otros taxa diversificados mundialmente pero con pocos elementos ibéricos. La presencia de una especie exclusiva en un área dada puede permitir definirla como endémica. Sin embargo, si ese tamaño de distribución restringido se debe al efecto refugio que ha experimentado la especie como consecuencia, por ejemplo, de la existencia de condiciones ambientales exclusivas, la especie en cuestión podría considerarse relictiva. Así, si dentro de un grupo natural de especies, las especies presentan un área reducida y el grupo de alto rango se encuentra, además, poco diversificado, asumiremos que las posibilidades de que dicha especie sea relictiva son mayores.

La reconstrucción del proceso de colonización y por tanto, la explicación sobre por qué, cuándo y dónde se generaron los taxa que actualmente habitan

una región necesita de información filogenética, paleontológica, paleoclimática y paleogeográfica, pero también requiere conocer las principales adaptaciones ambientales de las distintas especies así como las características de su actual distribución. En este trabajo se utilizan diversas fuentes de información para agrupar las especies de Scarabaeinae ibéricos en grupos que se pretende tengan sentido biogeográfico y evolutivo, combinando para ello informaciones sobre: i) las características de las áreas de distribución actuales de las especies, ii) sus aptitudes ecológicas y macroambientales, iii) la adscripción taxonómica de cada especie y género, y iv) la biogeografía y diversificación de los taxones de alto rango a los que pertenece cada especie. Se espera que estos diferentes conjuntos de información sean capaces de agrupar a las distintas especies según sus principales requerimientos ambientales, pero también según su procedencia, ya que se supone que las condiciones ambientales promedio de las áreas que albergan los taxones de alto rango debería ofrecer una señal histórica profunda capaz de proporcionar hipótesis sobre el proceso de conformación de la actual fauna ibérica. Tras realizar una serie de análisis de ordenación con estos conjuntos heterogéneos de información, se describirán a continuación los Patrones de Dispersión obtenidos.

Material y Métodos

Información utilizada

Para cada una de las 54 especies de Scarabaeinae Ibéricas (Martín-Piera, 2000) se calcularon los valores de 28 variables. No se incluyó a *Onthophagus opacicollis* Reitter porque las opiniones y evidencias ofrecidas por Palestini (1981), Rahola Fabra (1985), y Martín-Piera & Boto (1999) han promovido la no consideración de esta especie en muchos estudios ibéricos y la adscripción de sus ejemplares a *O. similis*. El tamaño corporal medio de las especies se extrajo de Lumaret & Kirk (1987), Lobo (1993) y Baraud (1992). Los datos de abundancia fueron obtenidos de una serie de 20 estudios publicados y no publicados realizados en la Península Ibérica bajo diferentes condiciones ambientales y que, demostradamente, poseen inventarios exhaustivos (ver Lobo & Davis, 1999 y Lobo & Martín-Piera, 1999). Estos estudios han servido para calcular un valor de abundancia y biomasa. El primero consistió en la suma, para cada una de las especies, de los valores de abundancia relativa calculados en cada estudio. El segundo se estimó como el producto del tamaño corporal por la suma de frecuencias relativas de cada especie. Estas medidas pueden considerarse estimas de la "importancia energética" de cada una de las especies en las comunidades coprófagas ibéricas. La presencia de cada una de las especies en los anteriormente mencionados inventarios locales y la presencia de estas mismas especies en las 255 cuadrículas de 50 x 50 km ibéricas con más del 15% de superficie terrestre (ver Lobo & Martín-Piera, 2002) se incluyeron también como variables, al objeto de representar la amplitud de distribución y ubicación de cada de estas especies en la Península Ibérica.

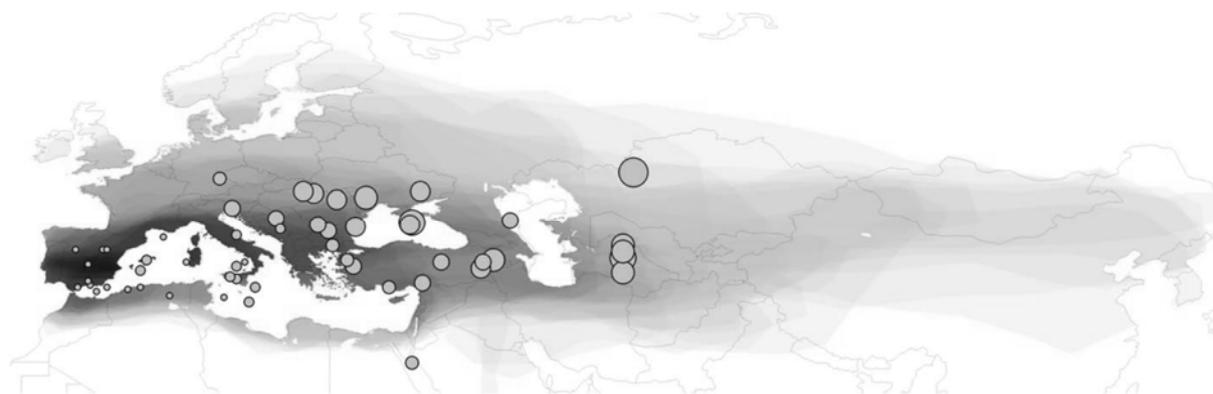


Fig. 1. Variación geográfica en el número de especies de Scarabaeinae presentes en la Península Ibérica. El gradiente representado oscila entre 1 (tonos claros) y 55 (tonos oscuros). Los círculos grises representan el baricentro o punto central de distribución de cada una de las 54 especies ibéricas, mientras que su diámetro está relacionado con el tamaño del área de distribución. Este mapa no debe considerarse un mapa de riqueza de especies, sino una representación espacial de la afinidad de la fauna ibérica de Scarabaeinae. Puede observarse que las especies que tienen una distribución más amplia tienden a tener baricentros orientales, como consecuencia de la presencia en la Península de especies con distribución Mediterráneo occidental y la distribución Paleártica de otras muchas especies.

Fig. 1. Geographic variation in the number of Iberian Scarabaeinae species. The gradient oscillates between 1 (light tone) and 55 (dark tone). Grey circles represent the baricentre or central point of distribution for each one of the 54 Iberian species, while its diameter is related with the range size of the distributional area. This map should not be considered a species richness map, but a spatial representation of the resemblance of the Iberian Scarabaeinae fauna. It can be observed that species with a wider distribution generally have oriental baricentres, because the Iberian fauna harbour many species with Western Mediterranean or Palaearctic distributions.

Teniendo en cuenta la información corológica básica proporcionada por Baraud (1985 y 1992), Schoolmeesters (2005) y Löbl & Smetana (2006), se digitalizó la distribución completa aproximada de todas las especies estimando la latitud y longitud máximas y mínimas de cada una de las especies, así como el tamaño del área de distribución (en miles de km²). Esta estimación del tamaño y posición del área de distribución posee evidentes ventajas sobre anteriores estimaciones (ver Lumaret & Lobo, 1996), permitiendo representar los patrones de riqueza, endemiciadad y composición a escalas amplias (ver Fig. 1). Utilizando los datos provenientes de Cambefort (1991), Hanski & Cambefort (1991) y Schoolmeesters (2005) se calculó también el número mundial de especies de cada género y tribu, así como el porcentaje de especies de cada género y el porcentaje de géneros de cada tribu presentes en cada una de las clásicas regiones biogeográficas mundiales. Finalmente, se incluyeron cuatro variables binarias (0/1) que, conforme a los conocimientos ecológicos existentes sobre la fauna de Scarabaeinae ibérica (Martín-Piera, 2000) clasifica a las distintas especies según su presencia en montañas o valles (por encima o por debajo de lo 1500 m) o su presencia en biomas forestales o desprovistos de cubierta forestal.

Análisis de los datos

La matriz cuadrada con la información de las 28 variables seleccionadas (24 continuas y cuatro binarias) para cada una de las especies (ver Tabla I) fue sometida a una serie de análisis a fin de establecer, tanto las

agrupaciones de especies como los principales síndromes o conjuntos de características ecológicas, biogeográficas y evolutivas con cierto significado e identidad que caracterizan estas agrupaciones. En primer lugar, los valores de cada una de las variables cuantitativas fueron transformados para disminuir el peso de los valores extremos y, posteriormente, estandarizados a media cero y desviación estándar 1 a fin de que las distintas variables ejerciesen una influencia similar sobre los resultados obtenidos. Posteriormente, la matriz cuadrada fue convertida en una matriz triangular de similitud mediante aplicación del coeficiente de Bray-Curtis, probablemente el índice de similitud más usado y con mejores prestaciones (ver Faith *et al.*, 1987 y Clarke *et al.*, 2006). Dicha matriz de similitud fue sometida a un análisis de ordenación indirecto conocido como escalamiento multidimensional (NMDS), que permitió establecer una configuración o representación de las especies en el espacio definido por una serie de dimensiones, creadas a fin de mantener el orden o rango de las similitudes de la matriz de triangular original. Entre las distintas técnicas de ordenación existentes, el escalamiento multidimensional es una de las más fiables y recomendadas (Legendre & Legendre, 1998), estimándose la adecuación de las dimensiones por medio del valor de *stress*, el cual mide las diferencias entre el orden de los valores de similitud en la matriz original y la distancia que produce la nueva configuración. Los valores de las dos primeras dimensiones se utilizaron para visualizar la relación entre las distintas especies, superponiendo sobre el “mapa” de relaciones aquellas

Tabla I. Datos ecológicos, biogeográficos de cada una de las especies de Scarabaeinae ibéricas e información sobre la tasa de diversificación de los taxones de alto rango a los que pertenecen (ver Métodos).

Table I. Ecological and biogeographical data for each one of the Iberian Scarabaeinae species, and information on the rate of diversification of the high level taxonomic categories to which these species belong (see methods).

Acronimo	Especies	Patrón de Dispersión	Tamaño corporal	Abundancia	Biomasa	Presencia en cuadrículas	Presencia en localidades	longitud central	latitud central	bosque	pastizal	valle	montaña	tamaño distribución	% spp en Afrotropical	% spp en Paleártica	% spp en Oriental	% gen en Afrotropical	% gen en Paleártica	% gen en Oriental	nº Mundial spp genero/subgenero
Sc	<i>Scarabaeus cicatricosus</i> (Lucas, 1849)	C ₃	20,0	8	160	16	1	-3,5	36,8	0	1	1	0	479	52	14	4	91	27	18	142
SI	<i>S. laicollis</i> L., 1767	C ₃	19,4	137	2651	96	7	3,3	39,8	0	1	1	0	1387	52	14	4	91	27	18	142
Spi	<i>S. pius</i> (Illiger, 1893)	C ₃	24,0	1	24	5	0	27,3	39,8	0	1	1	0	4829	52	14	4	91	27	18	142
Spu	<i>S. puncticollis</i> (Latreille, 1819)	C ₃	17,6	20	351	32	3	15,5	34,8	0	1	1	0	1456	52	14	4	91	27	18	142
Ssa	<i>S. sacer</i> L., 1758	C ₃	30,2	67	2023	76	8	36,3	37,0	0	1	1	0	7563	52	14	4	91	27	18	142
Sse	<i>S. semipunctatus</i> Fabricius, 1792	C ₃	22,5	1	23	21	0	13,3	37,8	0	1	1	0	2226	52	14	4	91	27	18	142
St	<i>S. lyphon</i> Fischer-Waldheim, 1823	C ₃	20,0	5	100	20	3	60,3	40,0	0	1	1	0	12766	52	14	4	91	27	18	142
Sis	<i>Sisyphus schaefferi</i> (L., 1758)	C ₂	9,0	122	1098	61	4	60,3	41,5	0	1	1	0	11713	46	3	23	100	33	67	39
Gf	<i>Gymnopleurus flagellatus</i> (Fabricius, 1787)	A ₆	13,5	343	4637	104	11	43,5	39,5	0	1	1	0	6964	58	10	16	75	25	100	62
Gm	<i>G. mopsus</i> (Pallas, 1781)	A ₆	10,5	11	116	39	4	60,3	40,8	0	1	1	0	10794	58	10	16	75	25	100	62
Gs	<i>G. sturmi</i> Mac Leay, 1821	A ₆	11,5	25	288	71	6	14,0	37,5	0	1	1	0	2812	58	10	16	75	25	100	62
Ch	<i>Copris hispanus</i> (L., 1764)	A ₃	19,0	688	13072	108	10	32,3	36,5	0	1	1	0	5518	36	2	27	70	20	30	263
Cl	<i>C. lunaris</i> (L., 1758)	A ₃	19,5	1217	23695	88	9	36,0	48,0	0	1	1	0	9833	36	2	27	70	20	30	263
Chf	<i>Cheironitis furcifer</i> (Rossi, 1792)	D ₂	15,5	1	16	2	0	16,3	36,5	0	1	1	0	1840	40	52	4	89	17	11	25
Chh	<i>C. hungaricus</i> (Herbst, 1789)	D ₂	16,0	298	4768	38	9	14,0	42,8	0	1	1	0	1929	40	52	4	89	17	11	25
Chi	<i>C. irroratus</i> (Rossi, 1790)	D ₂	16,5	1	17	5	0	12,5	35,3	0	1	1	0	1312	40	52	4	89	17	11	25
Ob	<i>Onitis bellai</i> Fabricius, 1798	C ₃	24,6	422	10385	72	10	14,0	39,0	0	1	1	0	1541	76	3	15	89	17	11	163
Oio	<i>O. ion</i> (Olivier, 1789)	C ₃	12,5	590	7375	57	7	15,0	39,5	0	1	1	0	1043	76	3	15	89	17	11	163
Bbi	<i>Bubas bison</i> (L., 1767)	D ₁	17,0	1164	19788	82	8	8,0	39,5	0	1	1	0	1212	0	100	0	89	17	11	3
Bbu	<i>B. bubalus</i> Olivier, 1811	D ₁	18,2	2029	36908	99	14	-2,0	41,0	0	1	1	0	550	0	100	0	89	17	11	3
Ef	<i>Euoniticellus fulvus</i> (Goeze, 1777)	C ₂	9,4	4066	38017	115	13	44,8	39,8	0	1	1	0	10770	74	16	11	79	21	43	19
Epa	<i>E. pallens</i> (Olivier, 1789)	C ₂	7,5	2	15	4	1	35,0	27,5	0	1	1	0	4231	74	16	11	79	21	43	19
Epl	<i>E. pallipes</i> (Fabricius, 1781)	C ₂	9,9	271	2677	49	8	43,3	38,8	0	1	1	0	8413	74	16	11	79	21	43	19
Cas	<i>Caccobius schreberi</i> (L., 1767)	A ₄	5,6	1459	8170	110	13	28,3	43,8	0	1	1	0	9699	41	20	19	88	9	29	108
Ea	<i>Euonithophagus amyntas</i> (Olivier, 1789)	A ₅	10,5	846	8875	108	10	34,8	44,0	0	1	1	0	7963	48	52	0	88	9	29	33
Ec	<i>E. crocatus</i> (Mulsant & Godart, 1870)	A ₅	9,0	1	9	1	0	6,0	35,5	0	1	1	0	668	48	52	0	88	9	29	33
Eg	<i>E. gibbosus</i> (L., 1790)	A ₅	10,5	158	1659	34	7	38,5	39,5	0	1	1	0	6446	48	52	0	88	9	29	33
Ome	<i>Onthophagus mellitaeus</i> (Fabricius, 1798)	B ₂	5,0	355	1775	15	2	-2,8	36,0	0	1	1	0	648	36	10	16	88	9	29	2200

Tabla I. Datos ecológicos, biogeográficos de cada una de las especies de Scarabaeinae ibéricas e información sobre la tasa de diversificación de los taxones de alto rango a los que pertenecen (ver Métodos).
Table I. Ecological and biogeographical data for each one of the Iberian Scarabaeinae species, and information on the rate of diversification of the high level taxonomic categories to which these species belong (see methods).

Acronimo	Especies	Patrón de Dispersión	Tamaño corporal	Abundancia	Biomasa	Presencia en cuadrículas	Presencia en localidades	longitud central	latitud central	bosque	pastizal	valle	montaña	tamaño distribución	% spp en Afrotropical	% spp en Paleártica	% spp en Oriental	% gen en Afrotropical	% gen en Paleártica	% gen en Oriental	n° Mundial spp genero/subgenero
Olu	<i>O. furcatus</i> (Fabricius, 1781)	C ₁	4,8	3355	16003	128	16	28,0	39,0	0	1	1	0	7056	36	10	16	88	9	29	2200
Oil	<i>O. illyricus</i> (Scopoli, 1763)	A ₂	8,5	27	230	31	2	29,5	47,3	1	1	1	0	11271	36	10	16	88	9	29	2200
Ola	<i>O. taurus</i> (Schreber, 1759)	A ₂	8,7	5243	45614	167	20	35,0	44,3	0	1	1	0	12296	36	10	16	88	9	29	2200
Oal	<i>O. albarracinus</i> Baraud, 1979	E	10,0	1	10	1	0	-1,5	41,0	0	1	0	1	258	36	10	16	88	9	29	2200
Oco	<i>O. coenobita</i> (Herbst, 1783)	A ₁	7,1	12	85	22	3	18,8	44,8	1	0	1	0	5714	36	10	16	88	9	29	2200
Ofr	<i>O. fracticornis</i> (Preissler, 1790)	A ₁	8,7	489	4230	77	9	22,0	48,0	0	1	0	1	8740	36	10	16	88	9	29	2200
Ogr	<i>O. grossepunctatus</i> (Reitter, 1905)	A ₁	4,8	87	414	51	3	19,3	43,5	0	1	1	0	2832	36	10	16	88	9	29	2200
Ojo	<i>O. joannae</i> Gofjan, 1953	A ₁	4,7	153	721	45	1	12,0	49,5	0	1	1	0	3794	36	10	16	88	9	29	2200
Ola	<i>O. laetigena</i> Dorbigny, 1897	B ₁	4,5	366	1647	24	3	-5,0	36,5	0	1	1	0	367	36	10	16	88	9	29	2200
Ole	<i>O. lemuri</i> (Fabricius, 1781)	A ₁	7,5	1304	9715	86	12	23,8	44,0	0	1	1	0	5702	36	10	16	88	9	29	2200
Oma	<i>O. marginalis</i> Gebler, 1817	A ₁	9,0	11	99	21	3	60,3	38,3	0	1	1	0	11089	36	10	16	88	9	29	2200
Omer	<i>O. meridarius</i> Chevrolat	B ₁	6,5	1711	11122	20	5	-3,8	39,3	0	1	1	0	262	36	10	16	88	9	29	2200
Onu	<i>O. nuchicornis</i> (L., 1758)	A ₁	7,5	1	8	8	0	61,5	50,3	0	1	1	0	15327	36	10	16	88	9	29	2200
Oov	<i>O. ovatus</i> (L., 1767)	A ₁	5,0	1	5	42	0	26,0	47,0	0	1	1	0	7958	36	10	16	88	9	29	2200
Oru	<i>O. ruficapillus</i> Brulle, 1832	A ₁	4,5	1312	5904	77	8	25,5	41,5	0	1	1	0	5060	36	10	16	88	9	29	2200
Ose	<i>O. semicornis</i> (Panzer, 1798)	A ₁	5,8	1	6	6	0	46,8	44,5	0	1	1	0	7202	36	10	16	88	9	29	2200
Osi	<i>O. similis</i> (Scriba, 1790)	A ₁	6,2	9943	61149	126	18	13,5	46,0	0	1	1	1	5768	36	10	16	88	9	29	2200
Ost	<i>O. stylocerus</i> (Graells, 1851)	E	10,5	511	5366	25	4	-5,3	41,0	0	1	0	1	266	36	10	16	88	9	29	2200
Oir	<i>O. irigibber</i> Reitter, 1893	B ₁	4,8	1	5	3	0	2,5	36,5	0	1	1	0	614	36	10	16	88	9	29	2200
Ova	<i>O. vacca</i> (L., 1767)	A ₁	10,3	2557	26209	138	16	23,3	47,8	0	1	1	0	8968	36	10	16	88	9	29	2200
Ove	<i>O. verticornis</i> (Laicharling, 1781)	A ₁	9,0	28	252	30	2	25,0	43,3	1	1	1	0	6091	36	10	16	88	9	29	2200
Oem	<i>O. emarginatus</i> Mulsant, 1842	B ₂	5,5	277	1524	24	6	5,3	42,5	0	1	1	0	664	36	10	16	88	9	29	2200
Oni	<i>O. nigellus</i> (Illiger, 1803)	B ₂	5,3	9	47	10	2	1,0	36,3	0	1	1	0	963	36	10	16	88	9	29	2200
Opu	<i>O. punctatus</i> (Illiger, 1803)	B ₂	5,5	84	462	82	9	-3,8	37,3	0	1	1	0	405	36	10	16	88	9	29	2200
Ohi	<i>O. hirtus</i> (Illiger, 1803)	C ₁	7,0	60	420	14	2	-1,5	36,5	0	1	1	0	651	36	10	16	88	9	29	2200
Omak	<i>O. maki</i> (Illiger, 1803)	C ₁	6,7	248	1649	65	11	2,5	38,5	0	1	1	0	1721	36	10	16	88	9	29	2200

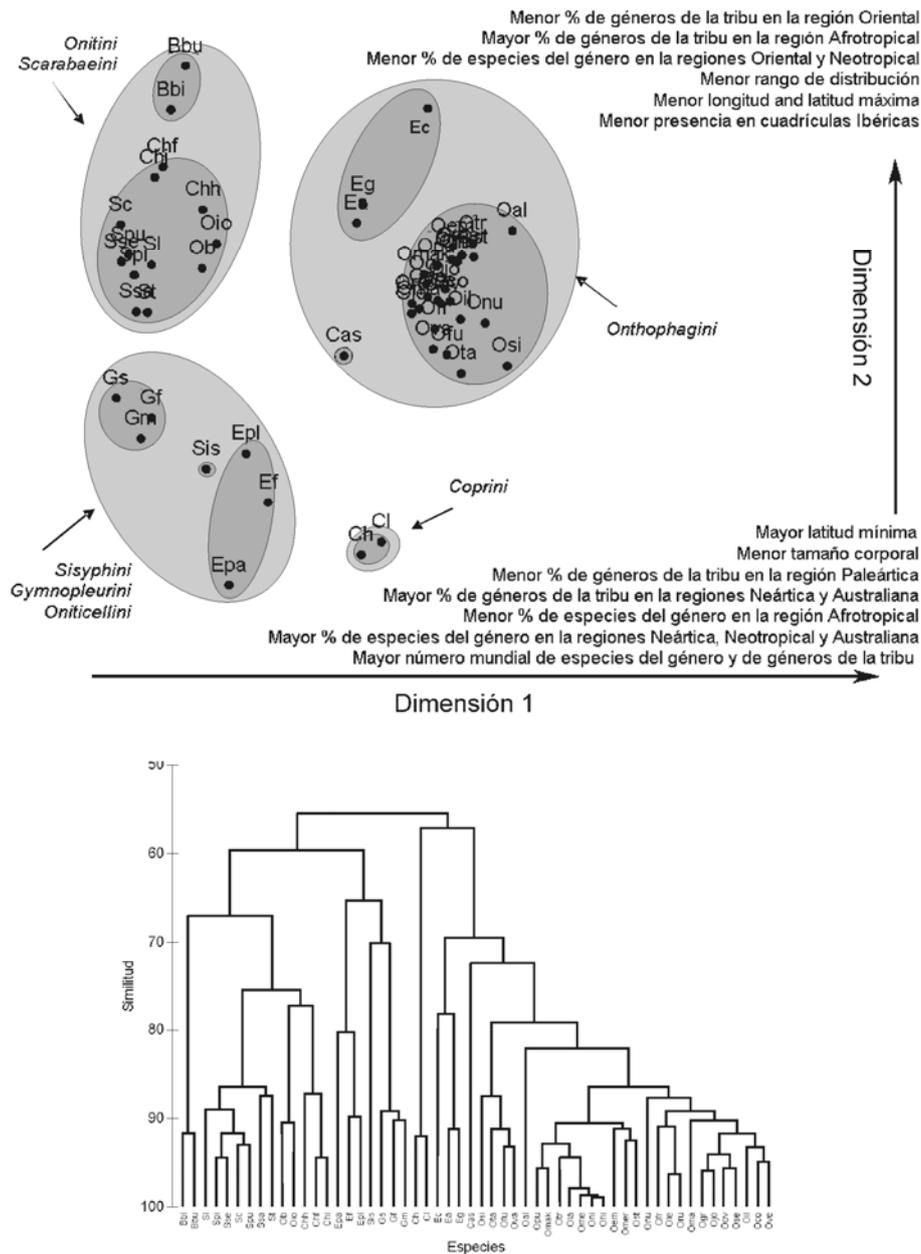


Fig. 2. Ordenación de las especies de Scarabaeinae ibéricas según las dos primeras dimensiones del análisis de escalamiento multidimensional realizado utilizando el conjunto de variables consideradas (Tabla I). Se muestran las principales variables correlacionadas con estas dimensiones (Tabla II) así como los grupos obtenidos por el Análisis de Agrupamiento a similitudes de 60 y 75 (parte inferior).

Fig. 2. Ordination of the Iberian Scarabaeinae species according to the two first dimensions of a non-metric multidimensional scaling analysis accomplished by using all the considered variables (Table I). The main variables correlated with each one of the dimensions are shown (Table II) as well as the obtained groups by a Cluster Analysis at similarity levels of 60 and 75 (lower part).

agrupaciones obtenidas mediante un clásico Análisis de Agrupamiento (UPGMA, ver Legendre & Legendre, 1998). Los valores de las dos primeras dimensiones así obtenidas se han correlacionado con las distintas variables ambientales para conocer las características ecológicas, biogeográficas y evolutivas relacionadas con los distintos grupos de especies. A fin conocer si la similitud entre las distintas especies que pertenecen a una misma categoría taxonómica, es significati-

vamente mayor que la existente entre especies de distintas categorías, se realizó un Análisis de Similitud (ANOSIM; ver Clarke & Warwick, 2001). Dicha significación se calcula mediante el cómputo de un estadístico (*Global-R*) que, variando entre cero y uno, compara la variación intra y entre grupos observada con la que aparece permutando la matriz original (Clarke & Warwick, 2001).

Tabla II. Coeficientes de correlación de Spearman entre las dos primeras dimensiones del análisis de escalamiento multidimensional que ordena las especies de Scarabaeinae ibéricos (Fig 2) y las 28 variables consideradas.**Table II.** Spearman rank correlation coefficients between the two first dimensions of a non-metric multidimensional scaling analysis that ordinate the Iberian Scarabaeinae species (Fig 2) and the 28 considered variables.

Información eco-geográfica Ibérica		Dim1	Dim2
Tamaño corporal		-0,732	
Abundancia total en la Península Ibérica			
Biomasa total en la Península Ibérica			
Presencia en las cuadrículas ibéricas de 2500 km ² (n=252)			
Presencia en inventarios ibéricos exhaustivos (n=20)			
Presencia en bosques			
Presencia en pastizales			
Presencia en valles			
Presencia en montañas			
Información biogeográfica			
Longitud mínima			
Longitud máxima			-0,665
Latitud mínima		0,443	
Latitud máxima			-0,570
Tamaño del área de distribución			-0,716
Información histórica			
% especies del género en la región Paleártica		-0,627	
% especies del género en la región Afrotropical			
% especies del género en la región Oriental			-0,597
% especies del género en la región Neártica		0,790	
% especies del género en la región Neotropical		0,599	-0,526
% de especies del género en la región Australiana		0,853	
% géneros de la tribu en la región Paleártica		-0,852	
% géneros de la tribu en la región Afrotropical			0,529
% géneros de la tribu en la región Oriental			-0,691
% géneros de la tribu en la región Neártica		0,666	
% géneros de la tribu en la región en Neotropical			
% géneros de la tribu en la región Australiana		0,785	
Número mundial de especies del género		0,802	
Número mundial de géneros de la tribu		0,825	

Resultados

La utilización conjunta de las 28 variables seleccionadas produjo una configuración en dos dimensiones razonable, con un valor de *stress* de 0,13. La adición de una dimensión permite permitía disminuir el valor de *stress* hasta 0,08. La superposición de los grupos obtenidos por el Análisis de Agrupamiento a similitudes de 60 y 75 permite comprobar la existencia de cuatro grandes conjuntos de especies claramente delimitados según su adscripción taxonómica (Fig. 2): un conjunto que agrupa las especies de *Onthophagini*, otro con las dos especies de *Copris*, un tercero que agrupa las especies de *Onitini* y *Scarabeini*, y un último con las especies de *Gymnopleurini*, *Oniticellini* y *Sisyphus schaefferi*. La primera dimensión esta correlacionada con el tamaño corporal, la latitud máxima, la diversificación que poseen los géneros y las tribus a las que pertenecen las especies, el porcentaje de especies que poseen los géneros y el de géneros que poseen las tribus en la regiones Afrotropical, Paleártica, Neártica, Neotropical y Australina (Tabla II). De este modo, ser *Onthophagini*, poseer un pequeño tamaño, no alcanzar latitudes meridionales, pertenecer a líneas muy diversificadas capaces de haber colonizado casi todas las regiones biogeográficas pero que poseen, comparativamente, un menor número de especies en la región Afrotropical y pocos géneros en la región Paleártica son características asociadas. Por otra parte, la segunda dimensión está correlacionada con la presencia en las cuadrículas de 50 x 50 km ibéricas, la longitud y latitud máximas de

las distribuciones, el tamaño del área de distribución; el porcentaje de géneros en las regiones Oriental y Afrotropical y el porcentaje de especies en las regiones Oriental y Neotropical (Tabla III); de modo que estar presente en pocas localidades Ibéricas, poseer un área de distribución reducida respecto al total Paleártico, no alcanzar latitudes septentrionales y longitudes orientales, pertenecer a líneas con muchos géneros en la región Afrotropical pero pocos géneros y especies en la región Oriental parecen ser características asociadas.

La realización de un análisis similar únicamente para los *Onthophagini* permite generar una configuración bidimensional que representa relativamente bien la matriz de similitud (*stress* =0,14) original y en la que aparecen seis conjuntos (Fig. 3): uno monoespecífico para *Euonthopagus crocatus*, otro que agrupa a las otras dos especies de *Euonthopagus*, un tercero que incluye a *Caccobius schreberi* y a las tres especies de *Onthopagus* mas abundantes y presentes en las localidades ibéricas (*O. vacca*, *O. taurus* y *O. similis*), un cuarto grupo formado por *O. stylocerus* y *O. albarracinus* y, por último, dos grupos que incluyen las restantes especies de *Onthopagus*. Un análisis de ANOSIM muestra que las similitudes eco-geográficas entre las especies del mismo género/subgénero son, en promedio, superiores a las similitudes generales entre las especies de distintos géneros/subgéneros (*Global-R* = 0,469; ninguna de las permutaciones realizadas sobre la matriz original

Tabla III. Principales características de las especies pertenecientes a los cinco Patrones de Dispersión previamente definidos. Para las variables continuas se ofrecen los valores medios (\pm SD), mientras que para las otras variables se muestra el porcentaje de especies. En el caso de la información biogeográfica se presentan los porcentajes promedios de especies de cada uno de los géneros con representación en el patrón, o los porcentajes promedios de géneros de cada tribu. El número mundial de especies es el total de especies de todos los géneros con representación en cada patrón.

Table III. Main characteristics of species belonging to the five Dispersion Patterns previously defined. For continuous variables mean values (\pm SD) are shown, while in the other variables we show the percentage of species. In the case of the biogeographic information the mean percentages of species of each genera represented in the Dispersion Pattern is showed, as well as the mean percentage of genera in each tribe. The world number of species is the total number of species for all the genera with species within a Dispersal Pattern.

	Patrón de Dispersión				
	A	B	C	D	E
Número de especies	24	7	16	5	2
Tamaño corporal	9,0 \pm 3,9	5,3 \pm 0,6	15,3 \pm 6,6	16,6 \pm 1,0	10,3 \pm 0,4
Abundancia	1080 \pm 2222	400 \pm 598	586 \pm 1780	699 \pm 883	256 \pm 361
Biomasa	8965 \pm 15642	2369 \pm 3933	5186 \pm 12583	12299 \pm 15969	2688 \pm 3787
Presencia en cuadrículas	66 \pm 45	25 \pm 26	52 \pm 43	45 \pm 44	13 \pm 17
Presencia en localidades	7 \pm 6	4 \pm 3	6 \pm 5	6 \pm 6	2 \pm 3
Longitud central	30,6 \pm 15,2	-0,9 \pm 3,9	24,6 \pm 20,1	9,7 \pm 7,2	-3,4 \pm 2,6
Latitud central	43,5 \pm 4,2	37,7 \pm 2,4	37,8 \pm 8,7	39,0 \pm 3,1	41,0 \pm 0,0
% bosque	13	0	0	0	0
% pastizal	96	100	100	100	100
% valle	96	100	100	100	0
% montaña	8	0	0	0	100
Tamaño distribución	7438 \pm 3385	560 \pm 236	4865 \pm 4326	1369 \pm 555	262 \pm 6
% spp en Afrotropical	44	36	57	20	36
% spp en Paleártica	19	10	9	76	10
% spp en Oriental	16	16	14	2	16
% gen en Afrotropical	82	88	89	89	88
% gen en Paleártica	14	9	21	17	9
% gen en Oriental	44	29	34	11	29
nº Mundial de especies	2666	2200	2563	28	2200

posee un valor de R superior). La posición diferencial en este gradiente eco-geográfico de las especies de *Palaeonthophagus*, *Euonthophagus* y *Caccobius*, junto a la ubicación de los otros subgéneros de *Onthophagus* (Fig. 3) genera este patrón.

Las especies ibéricas que no pertenecen a la tribu *Onthophagini* se encuentran siempre en localidades de baja o media altitud y prefieren los biomas herbáceos. La configuración bidimensional de estas especies, cuando se analizan de forma separada, representa también la matriz de similitud original correctamente ($stress = 0,12$), apareciendo cinco conjuntos de especies básicos (Fig. 4): uno formado por las dos especies de *Bubas*, otro constituido por las especies de *Copris*, uno tercero monoespecífico con *Euoniticellus pallens*, un cuarto integrado por las restantes especies de *Euoniticellus*, *Gymnopleurus* y *Sisyphus schaefferi*, y un último compuesto por las especies de *Scarabaeus*, *Onitis*, y *Cheironitis*. En este caso, las similitudes entre las especies del mismo género son claramente superiores a las similitudes generales entre las especies de distintos géneros ($Global-R = 0,928$).

Patrones de dispersión (Tabla III)

Paleo-Paleárticooriental- estepario (A)

Este patrón incluiría a aquellas especies que, procediendo ancestralmente de linajes Afrotropicales u Orientales, han tenido en la región Paleártica un centro de diversificación importante y antiguo, siendo actualmente capaces de habitar enclaves templado fríos. Pertenecen a este patrón la mayoría de las especies del subgénero *Palaeonthophagus* (grupo A₁) y las dos del subgénero *Onthophagus* (grupo A₂), las espe-

cies de géneros notablemente diversificados en las regiones Afrotropical y Oriental como *Copris* (grupo A₃), en las regiones Afrotropical, Paleártica y Oriental como *Caccobius* (grupo A₄), o en las regiones Afrotropical y Paleártica como *Euonthophagus* (grupo A₅). Estos géneros pertenecen a tribus presentes en todas las regiones biogeográficas, pero cuyo centro de diversificación primario se encontraría en la región Afrotropical. También se incluirían en este patrón las especies de tribus diversificadas en la región Oriental (también presentes en las regiones Afrotropical y Paleártica; *Gymnopleurus*, grupo A₆)

Dentro del grupo A₁ se encuentran las especies que poseen una mayor presencia y abundancia en los ensambles de coleópteros coprófagos ibéricos. De amplia distribución (Europeas, Eurosiberianas, Paleárticas o Euroturánicas) han sido capaces de colonizar los enclaves mas septentrionales pudiendo habitar tanto en zonas de montaña como en los valles (*O. illyricus*, *O. taurus*, *O. coenobita*, *O. marginales*, *O. nuchicornis*, *O. fracticornis*, *O. similis*, *O. joannae*, *O. ovatus*, *O. ruficapillus*, *O. grossepunctatus*, *O. vacca*, *O. verticicornis* y *O. lemur*). Buena parte de estas especies pertenecen al subgénero *Palaeonthophagus* el cual es, sin duda, una de las líneas de Scarabaeinae más diversificada en todo el Paleártico y del que no se conocen representantes en otras regiones. Zunino (1979) sugiere un origen Angárico o Siberiano-Oriental para este subgénero, con un centro de dispersión secundario en el área Turánica (región Uralo-Altaica; ver Zunino, 1981). Dentro del subgénero se han distinguido dos grupos de especies: el denominado "grupo *ovatus*" (Martín-Piera & Zunino, 1983, 1985 y 1986) y el "grupo *latigena*" (Martín-



Fig. 3. Ordenación de las especies de *Onthophagini* según las dos primeras dimensiones de un análisis de escalamiento multidimensional realizado únicamente usando los datos de estas especies. Se incluyen los grupos mencionados en el texto, así como las principales variables correlacionadas con estas dimensiones.

Fig. 3. Ordination of the Iberian *Onthophagini* species according to the two first dimensions of a non-metric multidimensional scaling analysis accomplished by using only the data of these species. The groups mentioned in the text have been included as well as the main variables correlated with these dimensions.

Fig. 4. Ordenación de las especies del resto de especies de Scarabaeinae (no *Onthophagini*) según las dos primeras dimensiones de un análisis de escalamiento multidimensional realizado únicamente usando los datos de estas especies. Se incluyen los grupos mencionados en el texto, así como las principales variables correlacionadas con estas dimensiones.

Fig. 4. Ordination of the remaining Scarabaeinae species (non *Onthophagini* species) according to the two first dimensions of a non-metric multidimensional scaling analysis accomplished by using only the data of these species. The groups mentioned in the text have been included as well as the main variables correlated with these dimensions.

Piera, 1983; Martín-Piera & Zunino, 1985). Según Martín-Piera (1983 y 1984), ambos grupos se corresponderían con las primeras oleadas de *Palaeonthophagus*, estando actualmente ecológica y geográficamente relegados a causa, presumiblemente, de las posteriores invasiones de especies del subgénero. Sin embargo, los recientes datos moleculares no avalan el origen primitivo de estas líneas (Villalba *et al.*, 2002). El “grupo *ovatus*” tiene una distribución Euro-Normediterránea, mientras que el “grupo *latigena*” es Anfimediterráneo, un patrón que se repite en otros subgéneros de *Onthophagus* como *Parentius*. Las especies del “grupo *ovatus*” junto al resto de los *Palaeonthophagus* con distribuciones Euroturánicas o Eurocentroasiáticas han sido incluidas en este patrón de dispersión, mientras que las especies del “grupo *latigena*” se han incluido en el siguiente patrón (Paleo-Paleártico-Cálido).

Las dos especies ibéricas del subgénero *Onthophagus* (*O. taurus* y *O. illyricus*, grupo A₂) pueden incluirse también en este patrón de dispersión a pesar de su más que probable origen Oriental. Un buen contingente de las especies de este género presentes en las regiones Australiana y Neártica pertenecerían a este subgénero (Palestrini, 1985; Zunino & Halffter, 1988), pero en todo caso se trataría de emisarios provenientes de una línea claramente extra-Paleártica. Algo similar ocurre con las dos especies del género *Copris* (grupo A₃) y la única especie de *Caccobius* (grupo A₄). Aunque el género *Copris* posee un gran número de especies en las regiones Afrotropical y Oriental, y el género *Caccobius* esta muy diversificado en las regiones Afrotropical y Oriental, solo tres especies del primer género y una especie del segundo, todas ampliamente distribuidas, han sido capaces de colonizar el extremo occidental de la región Paleártica.

El género *Euonthophagus* (grupo A₅) engloba tanto especies Paleárticas como Afrotropicales.). Las especies Paleárticas podrían constituir una unidad monofilética (ver Zunino, 1972) actuando el centro de Asia como centro secundario de diversificación (Martín-Piera, 1983) desde el cual algunas especies habrían penetrado en occidente. En una situación similar se encontraría el género *Gymnopleurus* (grupo A₆). Aunque levemente diferenciadas en los análisis anteriores (véase Figuras 1 y 2), las tres especies de rodadores de mediano tamaño del género *Gymnopleurus* (*G. flagellatus*, *G. mopsus*, *G. sturmi*) también pueden adscribirse a este patrón de dispersión debido a su amplia distribución y pertenencia a linajes mayormente diversificados en las regiones Afrotropical y Oriental.

Podría asumirse que la importancia de las especies de este patrón en los biomas mediterráneos y templados se debe a su plasticidad ecológica y su capacidad de habitar condiciones templado-frías. Efectivamente, buena parte de estas especies son frecuentes y abundantes en las comunidades coprófagas Ibéricas y poseen amplias distribuciones que podríamos denominar Paleártico-Meridionales o Mediterráneas. Además, la ausencia de endemismos ibéricos en estas líneas permite definir a estas especies

como emisarios de líneas filogenéticas con un éxito evolutivo importante en el Paleártico oriental.

PD Paleo-Paleártico-cálido (B)

Este patrón incluiría a aquellas especies que, aunque podrían proceder también de linajes ancestrales Afrotropicales, se han diversificado desde antiguo en la región Paleártica habitando actualmente enclaves templado-cálidos, en biomas desprovistos de cubierta forestal localizados en áreas de baja o, a lo sumo, media altitud. A este patrón pertenecerían algunas especies raras de *Palaeonthophagus* con un origen secundario pero antiguo en la región Paleártica, que habitan la mitad meridional peninsular y que poseen actualmente una distribución Ibérica o Ibero-Magrebí (*O. merdarius*, *O. triggiber* y *O. latigena*; grupo B₁). También pueden incluirse en este patrón las especies de los subgéneros *Parentius* (*O. nigellus*, *O. punctatus* y *O. emarginatus*) y *Amphionthophagus* (*O. melitaeus*) que procediendo de líneas Paleárticas, habitan actualmente enclaves cálidos de la región Mediterránea (grupo B₂). Ambos subgéneros podrían ser linajes de presencia antigua en el Paleártico pero con ancestros Afrotropicales (Martín-Piera, 1983 y 1986) y vías de penetración norteafricanas (Martín-Piera & Zunino, 1983).

Cálido-Africano Miocénico (C)

Constituido por especies del género *Onthophagus* pertenecientes a líneas con escasa representación en el Paleártico (subgéneros *Furconthophagus* y *Trichonthophagus*) pero bien diversificadas en la región Afrotropical que, generalmente, habitan áreas de escasa altitud, climas templado-cálidos y poseen distribuciones relativamente amplias (Euroturánicas como *O. furcatus* o Mediterráneas como *O. maki*). *Furconthophagus* es un subgénero Indo-Africano (Zunino, 1981), mientras que *Trichonthophagus* es un linaje de distribución Afrotropical y Oriental (Palestrini, 1985) cuyas especies ibéricas podrían ser remanente de la antigua fauna tropical del Terciario (grupo C₁).

Otras especies pueden adscribirse a este patrón. Se trataría de aquellas especies que, o bien pertenecen a tribus diversificadas y distribuidas por todas regiones biogeográficas excepto la Australiana, o bien a tribus con géneros presentes en las regiones Afrotropical, Paleártica y Oriental, pero que siempre tienen en la región Afrotropical el centro de diversificación primario de la tribu y del género, aunque posean especies distribuidas por las otras regiones. Se trata de las especies de los géneros *Euoniticellus* y *Sisyphus* (grupo C₂), y de aquellas de los géneros *Scarabaeus* y *Onitis* (grupo C₃).

Las especies del grupo C₂ poseen, generalmente, grandes áreas de distribución que pueden alcanzar Europa central y Mongolia. *Sisyphus schaefferi* es la única especie Paleártica del único género de *Sisyphini* presente en esta región y, aunque no coloniza los ambientes más montañosos, puede considerarse una especie eurícora. Las tres especies de *Euoniticellus* presentes en la Península Ibérica poseen adaptaciones ambientales que, claramente, siguen un gradiente

ambiental que oscila desde la euricoría (*E. fulvus*) hasta la preferencia por medios áridos (*E. pallens*, de ahí su posición separada en la Figura 2). Aunque improbable, los ancestros de estos taxa podrían haber poseído una distribución Euroamericana (ver Noonan, 1988) ya que estos géneros poseen especies distribuidas al otro lado del Atlántico (ver Zunino, 1990; Barbero *et al.*, 1991). Sin embargo, parece mucho más probable que los ancestros de estas líneas fuesen Asiamericanos a comienzos del Terciario, antes de que se iniciara la conexión entre Asia y Europa. Las especies del grupo C₃ poseen distribuciones mediterráneas más o menos amplias que, en ocasiones, llegan hasta el Asia Central y el extremo occidental de la región Paleártica (casos de *S. sacer*, *S. typhon*). Las especies de estas líneas pueden considerarse emisarios de líneas filogenéticas con un éxito evolutivo importante en la región Afrotropical y que tienen en la parte meridional de la región Paleártica su límite de distribución septentrional. Aunque las especies de *Onitis* se ajusten bien a este patrón, las especies de *Scarabeus* podrían haber sido asignadas al patrón Paleopaleártico-Oriental-estepario, debido a su relativamente importante diversificación en la región Paleártica. Su posición ecogeográfica cercana al género *Onitis* (Figs 1 y 2) y la presencia de abrumadora de géneros hermanos en la región Afrotropical ha contribuido a esta asignación.

Arquimediterráneo (D)

Patrón compuesto por las especies del género *Bubas* (grupo D₁) que, aunque pertenecen a una tribu muy diversificada en la región Afrotropical y, secundariamente, en las regiones Paleártica y Oriental, sólo esta representado por tres especies, todas ellas endémicas del Mediterráneo Occidental. Se trata de especies de gran talla, frecuentes en los biomas herbáceos de las zonas de baja y media altitud que, además, poseen una gran relevancia en la abundancia y biomasa total de las comunidades Ibéricas.

También podría incluirse en este patrón a las especies del género *Cheironitis* (grupo D₂; ver Martín-Piera, 2000). Según Zunino (1985b) los *Onitini* tiene un origen Gondwánico, procediendo los géneros Paleárticos de una línea que habría alcanzado la actual región Afrotropical desde la Neotropical, para después colonizar el margen septentrional del Tethys. Desde esta ubicación, que coincidiría básicamente con el centro de Asia, se conquistaría la actual región Mediterránea (Cambefort, 1995). De este modo, las especies del género *Cheironitis* habrían penetrado en Europa desde Asia tras la conexión de estos dos continentes a finales del Eoceno (Noonan, 1988). Considerando que el clima de gran parte de Asia y Europa durante este periodo era subtropical (Zachos *et al.*, 2001), hemos de pensar que buena parte de los representantes de esta línea (y probablemente de *Bubas*) que entraron en Europa durante ese periodo han desaparecido siendo su presencia borrada por la aridificación Miocénica y las glaciaciones Pleistocénicas. Estos procesos dispersivos este-oeste pueden haber sido, en ocasiones, relativamente recientes ya que las diferencias morfológicas entre algunas especies de

Cheironitis pueden considerarse variaciones fenotípicas de una única especie politípica (Martín-Piera, 1987). Como la propia flora mediterránea, originada a partir de los elementos distribuidos por la franja septentrional del Tethys durante el Cretácico y el Terciario temprano (Axelrod, 1973), este género podría muy bien ser un remanente, tal vez preadaptado a la aridez, del amplio conjunto de especies que debió habitar el Terciario subtropical.

De Montaña Plio-Pleistocénico (E)

Constituido por dos especies (*Onthophagus stylocerus* y *O. albarracinus*) cuya distribución actual esta restringida a los macizos montañosos de la mitad septentrional peninsular, pero que pertenecen a una línea filética ampliamente diversificada en la región Paleártica (Zunino, 1981; Martín-Piera, 1983) que, muy probablemente, tuvo su origen en sus confines orientales. A este patrón pertenecerían otras muchas especies de coleópteros Ibéricos que, como en este caso, se habrían refugiado y aislado en los macizos montañosos Ibéricos tras el último periodo glacial.

En realidad, todas las especies ibéricas debieron modificar profundamente su distribución geográfica como consecuencia de las alteraciones climáticas Plio-Pleistocénicas, como el registro fósil atestigua en algunos casos (Coope, 1970, 1974 y 1979; Coope & Angus, 1975). Estas especies de *Palaeonthophagus* y algunas otras que no se encuentran actualmente en el África Paleártica, podrían haber colonizado la Península durante estos periodos, habiendo permanecido aisladas o refugiadas en zonas montañosas del centro y norte peninsular.

Consideraciones finales

El origen de la fauna mediterránea e ibérica es complejo y difícil de desenmarañar debido, muy probablemente, a la relativamente reciente historia de conexiones que han experimentado las masas continentales del hemisferio norte si se las compara con las del hemisferio sur (Milne, 2006). A fines del Mesozoico y comienzos del Terciario, Europa era una masa terrestre con clima tropical separada de Asia durante un gran periodo temporal, pero conectada con el este de Norte América (Noonan, 1988). En esa época, Asia y el oeste de Norte América constituían una masa continental conectada (Asiamérica). Los datos filogenéticos disponibles indican que el antiguo continente Asiamericano parece haber jugado un papel relevante como centro de diversificación primario para la fauna Euromediterránea (ver Martín-Piera & Sanmartín, 1999; Sanmartín *et al.*, 2001). Ello se debió a que, durante el Oligoceno, se produjo la conexión entre Europa y Asia y la desconexión Euroamericana y muchos grupos de organismos diversificados en Asia colonizan tanto Europa como África (Hedges, 2001; Bossuyt *et al.*, 2006). También en ese periodo, linajes africanos colonizan Europa y Asia (el caso de los propios homínidos). La colonización oriental de Europa durante este periodo coincide con un enfriamiento y aridificación del clima europeo y norteafricano, la aparición de las sabanas, estepas y pastizales (Wood-

ward *et al.*, 2004), y el inicio de la formación de los desiertos asiáticos y africanos (Cox, 2000; Hedges, 2001). Iberia, una placa esporádicamente conectada con Europa hasta entonces, se une definitivamente a este continente también durante el Oligoceno (López Martínez, 1989). A este intercambio faunístico entre África y Eurasia le siguió un proceso de diversificación durante mediados del Mioceno en Asia, proceso que en la mayoría de los casos supuso una “recolonización” posterior de África, Europa y Norte América durante mediados del Mioceno tras la colisión de Arabia y Turquía (ver Folinsbee & Brooks, 2007 y referencias allí citadas). Posteriormente, a finales del Mioceno se produce una nueva conexión de las biotas africanas y euroasiáticas, esta vez asociada a los procesos de desecación de la Cuenca Mediterránea que finalizó con la apertura completa del estrecho de Gibraltar durante el Plioceno, el nacimiento del clima Mediterráneo a finales del Plioceno principios del Pleistoceno (Suc, 1984), y la formación del actual desierto del Sahara que aísla definitivamente el Norte de África y Europa del resto del continente africano.

La monofilia de los Scarabaeinae está parcialmente confirmada (Browne & Scholtz, 1998; Smith *et al.*, 2006) y existen evidencias fósiles relativamente fiables acerca de la presencia de especies de Scarabaeinae desde finales del Jurásico comienzos del Cretácico procedentes de Asia (Krell, 2000), por lo que parece evidente que, como en otros grupos (Hallam, 1981), los Scarabaeinae podrían haber estado presentes tanto en Laurasia como en Gondwana durante el Mesozoico, aunque las evidencias filogenéticas más recientes sugieren que los taxa más primitivos habitan actualmente antiguas masas continentales de origen Gondwánico (Philips *et al.*, 2004). La fragmentación de Gondwana explica buena parte de las vicariancias entre los taxa de alto rango que actualmente habitan exclusivamente el hemisferio sur (Davis *et al.*, 2002). Sin embargo, los taxa que habitan el hemisferio norte se caracterizan por su mayor amplitud de distribución y su presencia en África, una posible indicación de que estas líneas han sufrido procesos de vicariancia relativamente más tardías y, tal vez, dispersiones más recientes debido a la propia historia de las relaciones de las masas continentales septentrionales (Milne, 2006). La preferencia de las tribus Gondwánicas por los biomas forestales y las heces de pequeño tamaño (Davis & Scholtz, 2001), junto a la gran cantidad de especies pertenecientes a taxa Neárticos que muestran preferencia por los biomas herbáceos y los grandes excrementos, podría indicar que la diversificación de buena parte de las líneas que actualmente habitan el hemisferio septentrional estaría ligada al surgimiento de este tipo de paisaje durante el Oligoceno, así como a la radiación y expansión de los grandes herbívoros (Davis & Scholtz, 2001; Davis *et al.*, 2002).

La Península Ibérica, como parte importante de la Zona de Transición Euromediterránea, alberga muy probablemente representantes de líneas filéticas que han ido yuxtaponiéndose conforme discurrían los

eventos geológicos y ambientales anteriormente reseñados. Esta yuxtaposición puede observarse actualmente a lo largo de diferentes gradientes ambientales (Lobo, 2000; Lobo & Halffter, 2000) que demuestran la segregación macroclimática de los taxones de alto rango según su origen más probable y sus requerimientos. Los diferentes procesos de intercambio faunístico durante el Terciario debieron influir profundamente en la actual fauna de Scarabaeinae ibérica, de modo que buena parte de los taxa pertenecientes al patrón Paleo-Paleártico-oriental-estepario y Cálido-Africano Miocénico podrían ser producto de sucesivas oleadas de colonización asiáticas o africanas ocurridas durante este periodo (principalmente durante el Mioceno en el segundo caso). Los patrones Paleo-Paleártico-cálido y, sobre todo, el Arquimediterráneo podrían muy bien ser la consecuencia de colonizaciones más antiguas, pero también los remanentes de líneas ancestrales típicamente europeas (caso de *Bubas*). Algunos estudios han puesto de relieve que el occidente Mediterráneo (y por tanto la Península Ibérica) albergaría linajes antiguos y endémicos de la actual fauna Mediterránea (Oosterbroeck & Arntzen, 1992; Palmer & Cambefort, 1997). Sin embargo, el papel como “área basal” de Iberia es contestado por otros análisis (de Jong, 1998; Martín-Piera & Sanmartín, 1999).

En este trabajo se asume que los episodios pasados de especiación, extinción y dispersión dejan huella en la distribución actual (ver Ricklefs, 2004) y que la información sobre la distribución actual de las especies, la de los taxones de alto rango a los que pertenecen y las actuales tasas de diversificación diferencial de estos taxones de alto rango entre las distintas regiones biogeográficas, pueden permitir elaborar hipótesis históricas verificables. Superando la fase narrativa, recientemente (Goldberg *et al.*, 2005) se ha elaborado un modelo que conecta los patrones que pueden detectarse en la actualidad (tamaño de distribución, diversificación y edad de los taxones) con los procesos de históricos de especiación, extinción y dispersión (cambios en la distribución como respuesta a modificaciones climáticas; Roy *et al.*, 2001; Wiens & Donoghue, 2004). Goldberg y colaboradores muestran que en aquellas regiones en las que la diversidad existente es consecuencia, mayoritariamente, de la existencia de altas tasas de especiación (*regiones fuente*), poseer una mayor diversificación no tiene por qué estar asociado con tener mayores tasas de endemismo pero que, sin embargo, es más probable encontrar en ellas taxones derivados. Por el contrario, en las “*regiones destino*” abundarían los taxa de edad intermedia, sin ser necesario esperar bajas tasas de endemismo y/o diversificación. Nuevas hipótesis filogenéticas y un examen de la antigüedad de los taxa que habitan actualmente cada una en cada una de las regiones biogeográficas podrán mejorar, en un futuro, nuestro conocimiento sobre los procesos que han conformado la actual fauna Ibérica y Mediterránea.

Bibliografía

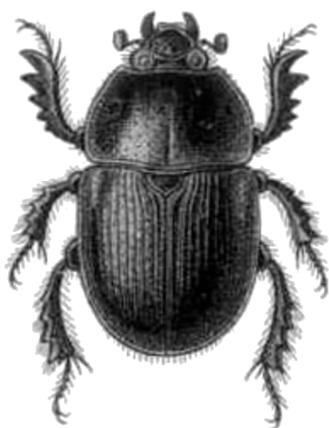
- Ackerly, D. D. 2004. Adaptation, niche conservatism, and convergence: comparative studies of leaf evolution in the California chaparral. *The American Naturalist*, 163: 654-671.
- Alcaraz, C., A. Vila-Gispert. & E. García-Berthou. 2005. Profiling invasive fish species: the importance of phylogeny and human use. *Diversity and Distributions*, 11: 289-298.
- Axelrod, D. I. 1973. History of the mediterranean ecosystems in California, En: di Castri F., Money H. A. (Eds.), *Mediterranean Type Ecosystems, Origin and Structure*, Springer-Verlag, Berlin, pp. 225-277.
- Baraud, J. 1985. *Coléoptères Scarabaeoidea. Faune du Nord de l'Afrique, du Maroc au Sinaï*. Lechevalier. Paris. 651 pp.
- Baraud, J. 1992. *Coléoptères Scarabaeoidea d'Europe*. Faune de France, vol. 78. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles. Lyon. 856 pp.
- Barbero, E., C. Palestini & M. Zunino. 1991. Filogenesi, biogeografia e sistematica generica dei Sisyphini (Coleoptera: Scarabaeidae). *Atti XVI. Congr. Naz. Ital. Entomol.*, Bari - Martina Franca 23- 28. IX. 1991: 837-844.
- Beerling, D. J. & F. I. Woodward. 1996. Palaeo-ecophysiological perspectives on plant responses to global change. *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 20-23.
- Bossuyt, F., R. M. Brown, D. H. Hillis, D. C. Cannatella & M. C. Milinkovitch. 2006. Phylogeny and biogeography of a cosmopolitan frog radiation: Late Cretaceous diversification resulted in continent-scale endemism in the family Ranidae. *Systematic Biology*, 55: 579-594.
- Browne, D. J. & C. H. Scholtz. 1998. Evolution of the scarab hindwing articulation and wing base: A contribution toward the phylogeny of the Scarabaeidae (Scarabaeoidea: Coleoptera). *Systematic Entomology*, 23: 307-326.
- Cambefort, Y. 1991. Biogeography y evolution, En: I. Hanski & Y. Cambefort (Eds.), *Dung Beetle Ecology*, Princeton University Press, New Jersey, 1991, pp. 51-67.
- Cambefort, Y. 1995. Deux nouvelles espèces du genre *Neonitis* Péringuey, 1901, et note sur la phylogénie et la biogéographie des Onitini (Coloeptera, Scarabaeidae). *Revue française d'Entomologie*, 17: 41-48.
- Caterino, M. S., S. Cho & F. A. H. Sperling. 2000. The current state of insect molecular systematics: A thriving toser of babel. *Annual Review of Entomology*, 45: 1-54
- Cavender-Bares, J. & A. Wilczek. 2003. Integrating micro- and macroevolutionary processes in community ecology. *Ecology*, 84: 592-597.
- Cavender-Bares, J., D. D. Ackerly, D. A. Baum & F. A. Bazzaz. 2004. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *The American Naturalist*, 163: 823-843.
- Clarke, K. R. & R. M. Warwick. 2001. *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. 2ª edición, PRIMER-E, Plymouth, United Kingdom, 172 pp.
- Clarke, K. R., P. J. Somerfield & M. G. Chapman. 2006. On resemblance measures for ecological studies, including taxonomic dissimilarities and a zero-adjusted Bray-Curtis coefficient for denuded assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 330: 55-80.
- Coope, G. R. 1970. Interpretations of Quaternary insect fossils. *Annual Review of Entomology*, 15: 97-120.
- Coope, G. R. 1974. Interglacial coleopteran from Bbbitshole, Ipswich, Suffolk. *Journal of the Geological Society*, 130: 333-340.
- Coope, G. R. 1979. Late Cenozoic fossil Coleoptera: Evolution, biogeography and ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10: 247-267.
- Coope, G. R. & R. B. Angus. 1975. An ecological study of a temperate interlude in the middle of last glaciation based on fossil Coleoptera from Islewort, Middlesex. *Journal of Animal Ecology*, 44: 365-392.
- Cox, C. B. 2000. Plate tectonics, seaways and climate in the historical biogeography of mammals. *Memorias del Instituto Oswaldo Cruz*, 95: 509-516.
- Croizat, L. 1962. *Space, Time, Form: The Biological Synthesis*, Caracas.
- Darlington, P. J., Jr. 1957. *Zoogeography. The geographical distribution of animals*. Wiley, New York, New York, USA.
- Davis, A. L. V. & C. H. Scholtz. 2001. Historical versus ecological factors influencing global patterns of scarabaeine. Dung beetle diversity. *Diversity & Distributions*, 7: 161-174.
- Davis, A. L. V., C. H. Scholtz & T. K. Philips. 2002. Historical biogeography of scarabaeine dung beetles. *Journal of Biogeography*, 29: 1217-1256.
- De Jong, H. 1998. In search of historical biogeographic patterns in the western Mediterranean terrestrial fauna. *Biological Journal of Linnean Society*, 65: 991-64.
- Diniz-Filho, J. A. F. & L. M. Bini. 2007. Macroecology, global change and the shadow of forgotten ancestors. *Global Ecology and Biogeography* (en prensa).
- Elias, S. A. 1994. *Quaternary Insects and their Environments*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Faith, D. P., P. R. Minchin & L. Belbin. 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio*, 69: 57-68.
- Farrell, B., C. Mitter & D. J. Futuyma. 1992. Diversification at the insect-plant interface. *BioScience*, 42: 34-42.
- Farrell, B. & C. Mitter. 1994. Adaptive radiation in insects and plants: time and opportunity. *American Zoology*, 34: 57-69.

- Folinsbee, K. E. & D. R. Brooks. 2007. Miocene hominoid biogeography: pulses of dispersal and differentiation. *Journal of Biogeography*, 34: 383-397.
- Freestone, A. L. & B. D. Inouye. 2006. Dispersal limitation and environmental heterogeneity shape scale-dependent diversity patterns in plant communities. *Ecology*, 87: 2415-2432.
- Graham, R. W. 1986. Response of mammalian communities to environmental changes during the late Quaternary. En: *Community Ecology*, Diamond, J. D. & T. J. Case (Eds.), Harper and Row, New York, pp. 300-313.
- Graham, R. W. & E. C. Grim. 1990. Effects of global climate change on the patterns of terrestrial biological communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 5: 289-292.
- Halffter, G. 1962. Explicación preliminar de la distribución geográfica de los Scarabaeidae mexicanos. *Acta Zoológica Mexicana*, 5: 1-17.
- Halffter, G. 1964. La Entomofauna Americana: Ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entomológica Mexicana*, 6: 1-108.
- Halffter, G. 1965. Algunas ideas acerca de la Zoogeografía de América. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 26: 1-16.
- Halffter, G. 1974. Eléments anciens de l'entomofaune Neotropicale: ses implications biogéographiques. *Quaestiones Entomologicae*, 13: 231-253.
- Halffter, G. 1976. Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana: Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomológica Mexicana*, 35: 1-64.
- Halffter, G. 1978. Un nuevo patrón de dispersión en la Zona de Transición Mexicana: El mesoamericano de montaña. *Folia Entomológica Mexicana*, 39-40: 219-222.
- Halffter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology*, 32: 95-114.
- Halffter, G. 1991. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 82: 195-238.
- Halffter, G. 2003. Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central. En: J. J. Morrone & J. Llorente Bousquets (Eds.), *Una Perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*, Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F., pp. 87-97.
- Hallam, A. 1981. Biogeographic relations between the northern and southern continents during the Mesozoic and Cenozoic. *Geologische Rundschau*, 70: 583
- Hanski, I. & Y. Cambefort. 1991. *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 481 pp.
- Hawkins, B.A., J. A. Felizola Diniz-Filho, C. A. Jaramillo & S. A. Soeller. 2006. Post-Eocene climate change and the latitudinal diversity gradient of New World birds. *Journal of Biogeography*, 33: 770-780.
- Hedges, S. B. 2001. Afrotheria: Plate tectonics meets genomics. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 98:1-2.
- Helmus M. R., K. Savage, M. W. Diebel, J. T. Maxted & A. R. Ives. 2007. Separating the determinants of phylogenetic community structure. *Ecology Letters*, 10: 917-925.
- Hengeveld, R. 1997. Impact of Biogeography on a population-biological paradigm shift. *Journal of Biogeography*, 24: 541-547.
- Hennig, W. 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- Huntley, B. & H. J. B. Birks. 1993. *An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0-13,000 years ago*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Huntley, B., P. M. Berry, W. Cramer & A. P. McDonald. 1995. Modelling present and potential future ranges of some European higher plants using climate response surfaces. *Journal of Biogeography*, 22: 967-1001.
- Kjer, K. M., F. L. Carle, J. Litman & J. Ware. 2006. A molecular phylogeny of Hexapoda. *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 64: 35-44.
- Krell, F. T. 2000. The fossil record of Mesozoic and Tertiary Scarabaeoidea (Coleoptera: Polyphaga). *Invertebrate Taxonomy*, 14: 871-905.
- Labandeira, C. C. & G. J. Eble. en prensa. "The fossil record of insect diversity and disparity, En: J. Anderson, F. Thackeray, B. Van Wyk & M. De Wit, *Gondwana Alive: Biodiversity and the Evolving Biosphere*, Johannesburg: Witwatersrand University Press (accesible en <http://www.santafe.edu/research/publications/workingpapers/00-08-044.pdf>)
- Latham, R. E. & R. E. Ricklefs. 1993. Global patterns of tree species richness in moist forests: energy-diversity theory does not account for variation in species richness. *Oikos*, 67: 325-333.
- Legendre, P. & L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology*, 2nd edn. Elsevier, Amsterdam.
- Löbl, I. & A. Smetana. 2006. *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*, Vol. 3: Scarabaeoidea, Scirtoidea, Dascilloidea, Buprestoidea, Byrrhoidea. Appollo Books, Stenstrup, Denmark. 690 pp.
- Lobo, J. M. 1993. Estimation of dung beetle biomass (Coleoptera, Scarabaeoidea). *European Journal of Entomology*, 90: 235-238.
- Lobo, J. M. 1999. Individualismo y adaptación espacial: un nuevo enfoque para explicar la distribución geográfica de las especies. *Boletín de la Sociedad de Entomología Aragonesa*, 26: 561-572.
- Lobo, J. M. 2000. Species diversity and composition of dung beetle (Coleoptera: Scarabaeoidea) assemblages in North America. *The Canadian Entomologist*, 132: 307-321.
- Lobo, J. M. & A. L. V. Davis. 1999. An intercontinental comparison of dung beetle diversity between two mediterranean-climate regions: local versus regional and historical influences. *Diversity and Distributions*, 5: 91-103.

- Lobo, J. M. & G. Halffter. 2000. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea): a comparative study. *Annals of the Entomological Society of America*, 93: 115-126.
- Lobo, J. M. & F. Martín-Piera. 1999. Between-group differences in the Iberian dung beetle species-area relationship (Coleoptera, Scarabaeidae). *Acta Oecologica*, 20: 587-597.
- Lobo, J.M. & F. Martín-Piera. 2002. Searching for a predictive model for Iberian dung beetle species richness (Col., Scarabaeinae) using spatial and environmental variables. *Conservation Biology*, 16: 158-173.
- López Martínez, M. 1989. Tendencias en Paleobiogeografía. El futuro de la biogeografía del pasado. En: Aguirre, E. (Ed.), *Paleontología, Nuevas Tendencias*. C.S.I.C., Madrid. pp. 271-296
- Lumaret, J.P. & A.A. Kirk. 1987. Ecology of dung beetles in the French Mediterranean region (Coleoptera, Scarabaeidae). *Acta Zoologica Mexicana (N.S.)*, 24: 1-60.
- Lumaret, J. P. & J. M. Lobo. 1996. Geographic distribution of endemic dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in the Western Palaearctic region. *Biodiversity Letters*, 3: 192-199.
- Martínez-Meyer, E., A. T. Peterson & W. W. Hargrove. 2004. Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 305-314.
- Martín-Piera, F. 1983. Composición sistemática y Origen Biogeográfico de la fauna Ibérica de Onthophagini (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino*, 1: 165-200.
- Martín-Piera, F. 1984. Los Onthophagini ibero-baleares (Col., Scarabaeoidea); II Corología y Autoecología. *Eos*, 60: 101-173.
- Martín-Piera, F. 1986. The palearctic species of the subgenus *Parentius* Zunino, 1979, (Coleoptera, Scarabaeoidea, Onthophagini). *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino*, 4: 77-122.
- Martín-Piera, F. 1987. Review of the genus *Chironitis* Lansberge, 1875, I: Taxonomy, Phylogeny and Zoogeography of the palearctic species. *Ent. Arb. Mus. Frey*, 35/36: 203-245.
- Martín-Piera, F. 2000. Familia Scarabaeidae, En: M.A. Ramos *et al.* (Eds.), *Coleoptera, Scarabaeoidea*, Fauna Ibérica, vol. 14. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid.
- Martín-Piera, F. & L. Boto. 1999. A reappraisal of the "*fracticornis-opacicollis*" taxonomic complex of the genus *Onthophagus* using allozymes (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Journal of the Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 37: 75-84.
- Martín-Piera, F. & I. Sanmartín. 1999. Biogeografía de áreas y biogeografía de artrópodos holárticos y mediterráneos. *Boletín de la Sociedad de Entomología Aragonesa*, 26: 535-560.
- Martín-Piera, F. & M. Zunino. 1983. *Amphionthophagus*, nuovo sottogenere di *Onthophagus* Latr. *Bolletino Museo Regionale di Scienze Naturali Torino*, 1:59-76.
- Martín-Piera, F. & M. Zunino. 1985. Taxonomie et biogéographie des *Onthophagus* du "groupe de l'*O. ovatus*". I. *Nouvelle Revue d'Entomologie (N.S.)*, 2: 241-250.
- Martín-Piera, F. & M. Zunino. 1986. Analisi sistematica, filogenetica e biogeografica di un gruppo di specie del sottogenere *Palaeonthophagus* Zunino, 1979: il gruppo *ovatus*. *Bolletino Museo Regionale di Scienze Naturali Torino*, 4: 413-467.
- Mayr, E. 1982. *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance*. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts, U.S.A
- Milne, R. I. 2006. Northern hemisphere plant disjunctions: A window on Tertiary land bridges and climate change? *Annals of Botany*, 98: 465-472.
- Morrone, J. J. & J. V. Crisci. 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26: 373-401.
- Nei, M. 2007. The new mutation theory of phenotypic evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 104: 12235-12242.
- Noonan, G. R. 1988. Faunal relationships between eastern North America and Europe as shown by insects. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 144: 39-53.
- Oosterbroeck, P. & J. W. Arntzen. 1992. Area-Cladograms of circummediterranean taxa in relation to Mediterranean paleogeography. *Journal of Biogeography*, 19: 3-20
- Palestrini, C. 1981. *Onthophagus fracticornis* (Preyssler) e *O. similis* (Scriba): status tassonomico e considerazioni zoogeografiche. *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino*, 2: 13-24.
- Palestrini, C. 1985. Note sistematiche e zoogeografiche su un sottogenere indoafricano di *Onthophagus* (Coleoptera, Scarabaeoidea, Onthophagini). *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino*, 3: 29-52.
- Palmer, M. & Y. Cambefort. 1997. Aptérisme et diversité dans le genre *Thorectes* Mulsant, 1842 (Coleoptera: Geotrupidae): Une étude phylogénétique et biogéographique des espèces méditerranéennes. *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*, 33: 318.
- Peterson, A. T., J. Soberon. & V. Sánchez-Cordero. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, 285: 1265-1267.
- Philips, T. K., E. Pretorius & C. H. Scholtz. 2004. A phylogenetic analysis of dung beetles (Scarabaeinae: Scarabaeidae): unrolling and evolutionary history. *Invertebrate Systematics*, 18: 53-88.
- Rahola Fabra, P. 1985. Diferenciación entre *Onthophagus similis* Scriba y *Onthophagus opacicollis* Reitter (Col., Scarabaeidae). *Graellsia*, 41: 31-42.

- Reich, P. B., I. J. Wright, J. Cavender-Bares, J. M. Craine, J. Oleksyn, M. Westoby & M. B. Walters. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164: 143-164.
- Reig, O. A. 1962. Las integraciones cenogenéticas en el desarrollo de la fauna de vertebrados tetrápodos de América del Sur. *Ameghiniana*, 2: 131-140.
- Ricklefs, R. E. & S. S. Renner. 1994. Species richness within families of flowering plants. *Evolution*, 48: 1619-1636.
- Ricklefs, R.E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, 7: 1-15.
- Ricklefs, R.E. 2006. Evolutionary diversification and the origin of the diversity-environment relationship. *Ecology*, 87: 3-13.
- Ringuelet, R. A. 1957. Biogeografía de los arácnidos argentinos del orden Opiliones. *Contribuciones Científicas de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, serie Zoología*, 1: 1-33.
- Roy, K., D. J. Jablonski & J. W. Valentine. 2001. Climate change, species range limits and body size in marine bivalves. *Ecology Letters*, 4: 366-370.
- Sanmartín, I., H. Enghoff & F. Ronquist. 2001. Patterns of animal dispersal, vicariance and diversification in the Holarctic. *Biological Journal of the Linnean Society*, 73: 345-390.
- Schoolmeesters, P. 2005. World Scarabaeidae database. En: F. A. Bisby, M. A. Ruggiero, Y. R. Roskov, M. Cachuela-Palacio, S. W. Kimani, P. M. Kirk, A. Soulier-Perkins, J. van Hertum (Eds.), *Species 2000 & ITIS Catalogue of Life: 2006 Annual Checklist, CD-Rom*, Species 2000: Reading, United Kingdom.
- Schwarzbach, A. E. & R. E. Ricklefs. 2000. Systematic affinities of Rhizophoraceae and Anisophyllaceae, and intergeneric relationships with the Rhizophoraceae, based on chloroplast DNA, nuclear ribosomal DNA, and morphology. *American Journal of Botany*, 87: 547-564.
- Smith, A. B. T., D. C. Hawks & J. M. Heraty. 2006. An overview of the classification and evolution of the major scarab beetle clades (Coleoptera: Scarabaeoidea) based on preliminary molecular analysis. *Coleopterists Society Monographs*, 5: 35-46.
- Suc, J. P. 1984. Origin and Evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe. *Nature*, 307: 429-432.
- Sukachev, V. N. 1958. On the principles of genetic classification in biocenology. *Ecology*, 39: 364-367.
- Svenning, J. C & F. Skov. 2007. Could the tree diversity pattern in Europe be generated by post-glacial dispersal limitation? *Ecology Letters*, 10: 453-460.
- Terborgh, J. 1973. On the notion of favorableness in plant ecology. *The American Naturalist*, 107: 481-501.
- Tofts, R. & J. Silvertown. 2000. A phylogenetic approach to community assembly from a local species pool. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences Series B*, 267: 363-369.
- Valentine, J. W. & D. Jablonski. 1993. Fossil communities: Compositional variation at many time scales. En: R.E. Ricklefs, D. Sshluter (Eds.), *Species Diversity in Ecological Communities*, University of Chicago Press, Chicago. pp. 341-349.
- Villalba, S., J. M. Lobo, F. Martin-Piera & R. Zardoya. 2002. Phylogenetic relationships of Iberian dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae): Insights on the evolution of nesting behaviour. *Journal of Molecular Evolution*, 55: 116-126.
- Webb, C. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*, 156: 145-155.
- Webb, C.O., D. D. Ackerly, M. A. Mcpeek & M. J. Donoghue. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 475-505.
- Webb, T. 1981. The past 11,000 years of vegetational change in eastern north America. *BioScience*, 31: 501-506.
- Webb, T., P.J. Bartlein, S. P. Harrison & K. H. Anderson. 1993. Vegetation, lake levels, and climate in eastern North America for the past 18,000 years, in *Global Climates since the Last Glacial Maximum*. En: Wright, H. E. et al. (Eds.), *Vegetation, lake levels, and climate in Eastern North America for the past 18,000 Years*, University of Minnesota Press, Minneapolis, pp. 415-467.
- Whiting, M. F. 2002. Phylogeny of the holo-metabolous insect orders: Molecular evidence. *Zoological Scripta*, 31: 3-15.
- Wiens, J. J. & M. J. Donoghue. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 639-644.
- Wiens, J. J. & C. Graham 2005. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 36: 519-539.
- Wiens, J. J. 2004. Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution*, 58: 193-197.
- Williams, C. B. 1964. *Patterns in the Balance of Nature*. Academic Press, London and New York. 324 pp.
- Woodward, F. I., M. R. Lomas & C. K. Kelly. 2004. Global climate and the distribution of plant biomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, 359: 465-476.
- Zunino, M. 1972. Revisione delle specie paleartiche del sottogenere *Euonthophagus* Balth. *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino*, 1: 1-28.
- Zunino, M. 1979. Gruppi artificiali e gruppi naturali negli *Onthophagus*. *Bolletino del Museo di Zoologia dell'Università di Torino*, 1: 1-18.

- Zunino, M. 1981. Insects of Saudi Arabia. Coleoptera, Fam. Scarabaeidae, Tribus Onthophagini. *Fauna of Saudi Arabia, Basel*, 3: 408-416.
- Zunino, M. 1985b. Gli Scarabaeoidea coprofagi dell'area euromediterranea: relazioni filetiche e biogeografiche. *Atti XIV Congr. Naz. Ital. Ent.* Palermo. 321-325.
- Zunino, M. 1985b. Las relaciones taxonómicas de los *Phanaeina* y sus implicaciones biogeográficas. *Folia Entomológica Mexicana*, 64: 101-115.
- Zunino, M. 1990. Antillean Scarabaeidae: some problems of phylogenetic and geographic affinities. *Atti Convegni Lincei*, 85 (Biogeographical Aspects of Insularity): 715-727.
- Zunino, M. & G. Halffter 1988. Analisis taxonómico, ecológico y biogeográfico de un grupo americano de *Onthophagus*. *Monografie Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino*, IX: 1-212.
- Zunino, M. & A. Zullini. 2003. *Biogeografía. La dimensión espacial de la evolución*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Zachos, J., M. Pagani, L. Sloan, E. Thomas & K. Billups. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 292: 686-693.



CAPÍTULO 14:

Elementos ecológicos e históricos como determinantes de la diversidad de especies en comunidades

Claudia E. Moreno

Centro de Investigaciones Biológicas,
Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo,

Apartado Postal 69 plaza Juárez,
42001 Pachuca, Hidalgo, México
cmoreno@uaeh.edu.mx

José R. Verdú

Centro Iberoamericano de la Biodiversidad,
Universidad de Alicante,
San Vicente del Raspeig s/n,
03080 Alicante, España.
jr.verdu@ua.es

& Héctor T. Arita

Instituto de Ecología, A.C.
Universidad Nacional Autónoma de México,
Apartado Postal 70-275,
CP 04510 México, D.F., México.
arita@ecologia.unam.mx

Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter

Editores:

Mario Zunino & Antonio Melic

Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)

Monografías 3er Cer Milenio M3M, vol. 7 (2007)

I.S.B.N. 978-84-935872-1-5
30 Noviembre 2007
pp: 179-192.

Información sobre la publicación:
www.sea-entomologia.org

**ELEMENTOS ECOLÓGICOS E HISTÓRICOS
COMO DETERMINANTES DE LA DIVERSIDAD
DE ESPECIES EN COMUNIDADES***

**Claudia E. Moreno, José R. Verdú
& Héctor T. Arita**

* Ensayo dedicado a Gonzalo Halffter en su 75 cumpleaños

"Ecologists do not easily accept the language of biogeographers, nor are biogeographers familiar with the contributions and methods of ecologists. Knowing that I am stepping onto difficult territory, I will try to act as an ecotone animal, moving between two worlds..."
Gonzalo Halffter, 1991.

Resumen: En este trabajo presentamos una serie de reflexiones relacionadas con el estudio de la diversidad biológica en el nivel de organización de las comunidades, partiendo de que el estudio de la biodiversidad necesita de una visión integradora de conceptos y técnicas aportados por distintas disciplinas. Revisamos varios términos afines al concepto de "comunidad" –tales como gremio, taxón, biota, ensamblaje, taxocenosis y ensamble–, con el fin de aclarar su uso en este nivel de organización. Examinamos los mecanismos y procesos de índole histórica y ecológica que influyen en la biodiversidad a distintos niveles de las escalas de espacio y tiempo. En el nivel local los procesos que determinan en mayor medida la diversidad de especies en las comunidades, son de índole ecológica, como la selección del hábitat y las interacciones interespecíficas (competencia y depredación). Por otro lado, en el nivel regional la biodiversidad está determinada por eventos históricos únicos y por procesos de tipo evolutivo y biogeográfico, tales como el intercambio de biotas, la especiación, la extinción regional. A la luz de esta revisión, presentamos un análisis para detectar la existencia de una relación entre la diversidad de linajes y el papel funcional de los ensambles de escarabajos coprófagos, utilizando medidas de diferenciación taxonómica. En dicho análisis comparamos la respuesta de los escarabajos de la provincia de Alicante, en el sur de la Península Ibérica, y de la Barranca de Metztlán, en el centro de México, para evaluar la influencia de los elementos históricos y ecológicos en la estructura de los ensambles. Para las dos regiones es claro que una reducción en la diversidad funcional de los escarabajos está ligada a una reducción en la diferenciación taxonómica promedio de los ensambles locales, independientemente de la riqueza de especies en dichos ensambles. Finalmente, reconocemos algunos temas específicos que vinculan los términos y conceptos revisados en este trabajo tomando en cuenta los requerimientos de información importantes en biología de la conservación, dando un especial énfasis en el estudio de la relación entre biodiversidad y funcionamiento de los ecosistemas (BD-EF).

Palabras clave: ecología, biogeografía, comunidad, interacciones, Scarabaeoidea, Aphodiidae, Geotrupidae, Scarabaeidae, Península Ibérica, Alicante, México, Metztlán.

Ecological and historical elements as drivers of species diversity in communities.

Abstract: In this essay we discuss some ideas related to the study of biological diversity at the organizational level of communities, assuming that for appraise biodiversity we need an integrative approach than joins concepts and techniques from different disciplines. We review some terms related to the concept of "community" –such as guild, taxon, biota, assemblage, taxocenosis and ensemble–, in order to clarify their use at this level of organization.

We examine the historical and ecological mechanisms and processes that affect biodiversity at different spatial and temporal scales. At the local level, ecological processes such as habitat selection and interspecific interactions (competence and predation) are the main drivers of species diversity. Conversely, at a regional level unique historical processes, of evolutionary and biogeographic nature, are the main factors influencing species diversity, such as biotic interchange, speciation and regional extinctions. Following this revision, we analyze the existence of a relationship between the diversity of lineages and the functional role

of dung beetle ensembles, using taxonomic distinctness measures. For this analysis we compare the response of dung beetles from the Alicante Province, southern Spain, and from the Barranca de Metztlán, in central Mexico, to assess the influence of historical and ecological elements on the structure of ensembles. For both regions it is clear that a reduction of dung beetle functional diversity is related to a reduction of the mean taxonomic distinctness of their local ensembles, independently of species richness. Finally, we recognize some specific issues that link the terms and concepts reviewed here to the main needs of information in biological conservation, giving a special emphasis on the study of the relationship between biodiversity and ecosystem functioning (BD-EF).

Key words: ecology, biogeography, community, interactions, Scarabaeoidea, Aphodiidae, Geotrupidae, Scarabaeidae, Iberian peninsula, Alicante, Mexico, Metztlán.

Eléments écologiques et historiques comme facteurs déterminant la diversité d'espèces au sein des communautés.

Résumé: Dans ce travail nous présentons quelques réflexions relatives à l'étude de la diversité biologique au niveau de l'organisation des communautés, sur la base de l'idée que l'étude de la biodiversité doit s'appuyer sur une vision qui intègre concepts et techniques empruntés de disciplines différentes. Nous révisons les affinités de quelques termes relatifs au concept de « communauté », tels que guildes, taxon, biota, assemblage, taxocénose, ensemble, dans le but d'éclaircir leur usage dans le contexte de ce niveau d'organisation. Nous examinons les mécanismes et les processus de type historique et écologique qui agissent sur la biodiversité à de différents niveaux des échelles de l'espace et du temps. Au niveau local les processus qui jouent le rôle le plus important dans la formation de la diversité spécifique, sont de nature écologique, tels que la sélection d'habitat et les interactions interspécifiques (compétition et prédation). Par contre, au niveau régional la biodiversité est déterminée par d'événements historiques uniques y de processus de type évolutif et biogéographique, comme l'échange d'éléments entre biotas, la spéciation, l'extinction régionale. En nous appuyant sur cette révision, notre analyse se propose de montrer qu'il existe une relation entre la diversité des lignées et le rôle fonctionnel des ensembles de scarabéidés coprophages, en utilisant de mesures de différenciation taxonomique. Dans cette analyse, nous comparons de la richesse des scarabéidés de la province d'Alicante, dans le Sud de la Péninsule Ibérique, et celle de la Barranca de Metztlán, dans le Mexique central, pour évaluer l'influence des facteurs historiques et écologiques sur la structure des ensembles. Pour les deux régions, il est clair que la réduction de la diversité fonctionnelle des scarabéidés se doit à une réduction de la diversité taxonomique moyenne des ensembles locaux, indépendamment de la richesse spécifique des ensembles eux-mêmes. Finalement, nous indiquons quelques thèmes spécifiques qui délimitent les termes et les concepts révisés au cours de cet essai, en considérant les exigences d'information, qui sont importantes au sein de la biologie de la conservation, en soulignant spécialement l'étude des rapports entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes (BD-EF).

Mots clé: Ecologie. Biogéographie. Communauté. Interactions. Scarabaeoidea. Aphodiidae, Geotrupidae, Scarabaeidae. Péninsule Ibérique, Alicante. Mexique, Metztlán.

Introducción

El estudio moderno de la biodiversidad tiene una visión integradora de conceptos y técnicas aportados por distintas disciplinas, antes irreconciliables, que aportan elementos complementarios para entender el mundo orgánico, tanto en su estructura como en su función, en sus patrones y sus procesos. Se trata de reconocer un binomio que Margalef (1997) identificó formado por un patrimonio histórico (biodiversidad en sentido sistemático, evolutivo y biogeográfico), y los procesos funcionales que constituyen la diversidad biológica en sentido ecológico. Bajo una metáfora literaria Margalef trasladó el sentido recto de estos conceptos a un sentido figurado donde el patrimonio histórico equivale a un diccionario, el "diccionario de la vida", mientras que los procesos ecológicos toman el papel de las voces que se conjugan con tal diccionario en "lenguajes", cuyas variantes son experimentos de evolución que a su vez van enriqueciendo la biodiversidad misma.

Sin embargo, aún bajo este panorama integrador resulta demasiado sencillo perderse entre la atracción hacia métodos accesibles y llamativos, y la presión por dar respuestas oportunas a problemas concretos de conservación. La biodiversidad es uno de los temas cruciales de la biología de la conservación, y por tanto su acelerado desarrollo reciente no se debe tanto al interés intrínseco que los científicos han reconocido en una propiedad por definición compleja, sino al interés impuesto por la crisis ambiental de las últimas décadas del siglo XX. La respuesta de la comunidad

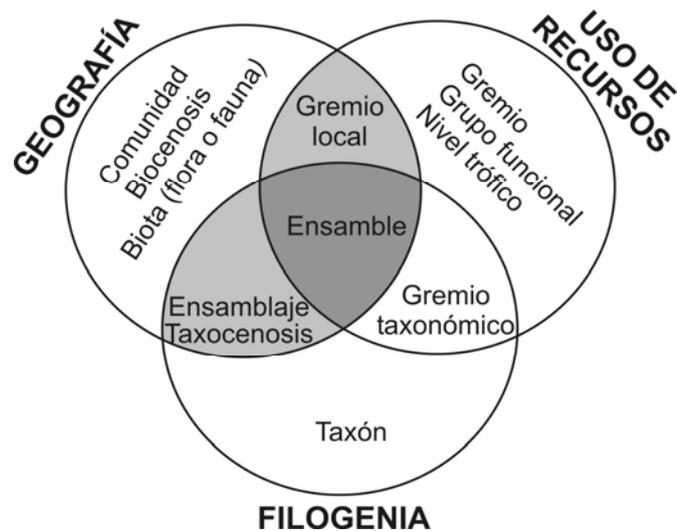
científica a esta apremiante problemática ha sido y debe ser prioritaria (Srivastava, 2002).

Partiendo de que aún en la premura debe mantenerse claridad, en este ensayo presentamos una serie de ideas en torno a la diversidad de especies en las comunidades ecológicas. El objetivo es dilucidar una serie de conceptos relacionados con el término "comunidad", revisando los elementos históricos y ecológicos que influyen en su diversidad a distintos niveles de las escalas de espacio y tiempo. A la luz de esta revisión, analizaremos la influencia de los elementos históricos y ecológicos en la estructura de los ensambles de escarabajos coprófagos de la provincia de Alicante, en el sur de la Península Ibérica, y de la Barranca de Metztlán, en el centro de México. Finalmente, presentamos una serie de ideas relacionadas con biología de la conservación. Cabe aclarar que en este trabajo usamos el término "diversidad" para referirnos al número de especies o riqueza específica de una comunidad, sin hacer una diferencia semántica entre diversidad y riqueza, *i.e.* no incluimos conceptualmente en el término diversidad a los patrones de estructura de la comunidad dados por la importancia relativa de cada especie (Rosenzweig, 1995).

La diversidad de especies: un enfoque en el nivel de comunidades

El concepto de biodiversidad que más ha calado en el ámbito socio-político hasta ser ya de dominio público

Fig. 1. Modelo en el que se asignan distintos términos relacionados con el nivel de organización de las comunidades ecológicas, de acuerdo a su limitación por tres ejes: la filogenia, el uso de recursos y la taxonomía. Modificado de Fauth *et al.* (1994).



es el que reúne tres niveles de organización biológica: la variabilidad de genes, especies y ecosistemas (Solbrig, 1991; UNEP, 1992; Heywood, 1995; Harper & Hawksworth, 1995; di Castri & Younès, 1996). Al referirnos a la diversidad de especies estamos acotándonos a una propiedad del nivel de organización de las comunidades. Un nivel de organización es el rango jerárquico de las entidades que caracterizan a los sistemas biológicos. En ecología, los niveles de organización van desde los individuos y las poblaciones hasta las comunidades y los ecosistemas (Begon *et al.*, 2006). Por tanto, la diversidad de especies es una propiedad emergente de las comunidades, entendidas de manera general como conjuntos de especies.

Las propiedades y los procesos relacionados con cada uno de los niveles de organización biológica pueden, a su vez, estudiarse a distintos niveles de las escalas de espacio y de tiempo. La escala será entonces la dimensión a la que se observa cierto nivel de organización ecológica, sus entidades, sus características y los procesos que la rigen. La diversidad de especies tiene distintos patrones y está influida por distintos procesos según el nivel de la escala espacio-temporal desde el cual se enfoque.

Una de las tareas básicas de las ciencias consiste en proporcionar definiciones precisas. Con las definiciones se evitan las confusiones, pues se sabe de qué se está hablando. Sin embargo, en las ciencias naturales hay definiciones que rehúyen el consenso, entre las cuales está la definición del concepto de “comunidad”. El origen de la discrepancia está enraizado en dos visiones que marcan los extremos del concepto de comunidad: el determinismo de Clements (1916) y el individualismo de Gleason (1926). En su monografía sobre la sucesión de las plantas, Clements considera a las comunidades ecológicas como “superorganismos cuyas especies están estrechamente vinculadas en la actualidad y a lo largo de su historia evolutiva”. A través de un prisma muy distinto Gleason observó que “las especies conviven como resultado de sus requerimientos y tolerancias, acoplándose entre sí y adaptándose al hábitat”.

La falta de claridad en el concepto de comunidad es aún más notoria en castellano. Por lo tanto, revisaremos las relaciones entre términos cuyas definiciones están ligadas con conjuntos de especies, es decir, con el nivel de organización de las comunidades. Tomamos como punto de partida la propuesta de Fauth *et al.* (1996) sobre los conceptos de comunidad, taxón, gremio, ensamblaje y ensamble, definidos a partir de la forma en que los investigadores delimitan el grupo de organismos que estudian. Esta propuesta considera tres ejes básicos: la geografía, la filogenia o el uso de los recursos (fig. 1).

El eje “geografía” se refiere a la coexistencia de las especies en un mismo espacio o lugar, sin que se especifique la amplitud de este espacio. Por tanto, bajo este eje se define el concepto de **comunidad** como un conjunto de especies que coexisten en un mismo lugar, y puede estudiarse desde el nivel local hasta un nivel regional o incluso global. En el nivel local se utiliza también el término **biocenosis** para describir un conjunto de especies que coexisten en un mismo sitio, al cual bajo este enfoque se le llama biotopo. A una escala espacial más amplia, propia de los estudios de sistemática y biogeografía, se aplica el término **biota** al conjunto de especies que se encuentran en una región (o más acotado aún como **flora** o **fauna**). Cuando a una biota se le relaciona con el ambiente regional, incluyendo sus elementos abióticos, entonces se pasa al siguiente nivel de organización (ecosistemas) y se utiliza el término **bioma** para describirlo (*e.g.* la tundra, los bosques tropicales).

El eje “filogenia” agrupa a las especies con base en sus relaciones de ancestro-descendencia. Siguiendo este eje, el término **taxón** se refiere a una agrupación de especies o unidades taxonómicas de una clasificación biológica. Este término tiene sentido bajo el nivel de organización de comunidades sólo por el hecho de tratarse de un conjunto de especies, pero es muy limitado por no considerar la coexistencia de dichas especies. Por tanto, en el estudio de las comunidades adquiere mucho mayor peso la intersección de los ejes de la geografía y la filogenia, donde se define el **en-**

samblaje, **taxocenosis** o **taxoceno** (*sensu* Hutchinson, 1978) como una agrupación de especies filogenéticamente relacionadas que coexisten en un sitio.

Por otra parte, el eje “uso de recursos” limita a los conjuntos de especies desde un punto de vista funcional en el sistema ecológico. Bajo esta premisa se define un **gremio** (Root, 1967) o **grupo funcional** como la agrupación de especies que para adquirir la energía necesaria explotan recursos similares, de manera similar. La definición del gremio suele ser independiente de la posición taxonómica o relaciones filogenéticas de sus miembros, pero sí suele utilizarse de manera acotada a un sitio o región. Cuando el recurso es el alimento, el conjunto de especies que adquieren energía de forma similar para su metabolismo se llama **nivel trófico** (*e.g.* productores primarios, herbívoros, descomponedores) y constituye un eslabón en el flujo de energía o materia de una cadena trófica.

Finalmente, en la intersección de los tres ejes quedaría ubicado el término **ensamble**, definido como el conjunto de especies del mismo grupo taxonómico que coexisten en un sitio y utilizan un mismo recurso ecológico. Siguiendo esta aproximación, podemos ubicar los estudios en el nivel de comunidades con escarabajos coprófagos bajo esta categoría de “ensambles” puesto que suelen estar definidos tanto por filogenia (individuos del Orden Coleoptera, superfamilia Scarabaeoidea), uso de recursos (se alimentan del excremento de mamíferos herbívoros y nidifican en él) y geografía (se definen las localidades o regiones específicas de estudio).

Es importante resaltar que para mayor precisión en las definiciones de estos conjuntos de especies, el esquema debería quedar incluido completamente en un eje temporal, dado que el tiempo es uno de los factores que delimitan las comunidades, acotando la coexistencia real de las especies. También conviene tener presente que la coexistencia de las especies en una agrupación (su **membresía** a un conjunto determinado) no implica que tales especies en realidad se relacionen entre sí. Es decir, aún cuando se definan claramente conjuntos de especies a través de los tres ejes mencionados (geografía, filogenia, uso de recursos) y en un mismo tiempo, su coexistencia no es garantía de la ocurrencia de interacciones que efectivamente afecten la abundancia o incluso determinen la presencia de otras especies. Sin embargo, si tales interacciones se detectan, es posible también definir una comunidad ecológica como una **asociación** de poblaciones relacionadas por sus interacciones (Ricklefs & Miller, 2000).

Todos estos términos, con sus diferencias semánticas, están por definición ligados al nivel de organización de las comunidades y en este nivel surgen propiedades intrínsecas, que no emergen en niveles inferiores de la organización jerárquica (como individuos o poblaciones). Entre tales propiedades emergentes de las comunidades está la riqueza o diversidad de especies, que está influida a su vez por distintos procesos según el nivel de la escala espacio-temporal desde el cual se enfoque.

El estudio de la biodiversidad y las escalas espacio-temporales

La diversidad de especies en las comunidades ecológicas durante mucho tiempo se estudió únicamente en un ámbito local, dentro de un mismo tipo de ecosistema (Wiens, 1989). Desde la década de 1950 se postulaba que las comunidades ecológicas están influenciadas por las interacciones interespecíficas, particularmente la competencia y la depredación. Esta tendencia en ecología se originó con Hutchinson y más tarde se estableció con MacArthur y sus colaboradores (ver Arita & Rodríguez, 2001), y está ampliamente revisada en los trabajos de Cody & Diamond (1975), Emlen (1977) y Roughgarden (1989), quienes resaltan la baja resolución espacial y temporal de los trabajos en ecología de comunidades. En contraparte, a escala espacial más amplia han surgido propuestas importantes para estudiar a las comunidades ecológicas, como la de Robert MacArthur quien en su libro *Ecología Geográfica* (MacArthur, 1972) introdujo el estudio de los patrones de distribución de las especies en las regiones geográficas. También corresponde a esta visión amplia la propuesta de Gonzalo Halffter de estudiar biogeografía de comunidades más allá del ámbito descriptivo, particularizando esta perspectiva con las comunidades de escarabajos copro-necrófagos (Halffter, 1991). Más formalmente James Brown propuso la Macroecología como un enfoque para estudiar la repartición del alimento y el espacio entre las especies a grandes escalas espaciales (Brown & Maurer, 1989; Brown, 1995). Uno de los pilares para el desarrollo de la macroecología ha sido el uso de los modelos nulos, introducidos por Simberloff (Gotelli & Graves, 1996; Arita & Rodríguez, 2001), que se utilizan como modelos de comparación para poner a prueba estadísticamente los patrones que observamos en la naturaleza, tales como los patrones de co-ocurrencia de las especies en comunidades (Gotelli & Graves, 1996). Recientemente se han propuesto modelos neutrales con carácter predictivo, para probar por ejemplo si las comunidades que observamos realmente surgieron a través de procesos estocásticos (Hubbell, 2001; Bell, 2001; Gotelli & McGill, 2006). En general, algunas revisiones sobre la aproximación a la diversidad de especies desde una perspectiva regional son la de Ricklefs (1987), la tercera y cuarta parte del libro de Ricklefs & Schluter (1993), el libro de Rosenzweig (1995) y de manera sintética el trabajo de Arita & Rodríguez (2001).

Actualmente, la investigación dirigida a deslindar las causas actuales y remotas que determinan la diversidad de especies se hace desde distintos niveles de la escala espacio-temporal, incluyendo no sólo los procesos ecológicos sino también la influencia de los procesos históricos (Endler, 1982; Ricklefs, 1987; Brooks & McLennan, 1991; Halffter, 1991; Cornell & Lawton, 1992; Ricklefs & Schluter, 1993; Arita, 1997; Caley & Schluter, 1997; Lobo, 1997; Srivastava, 1999; Martín-Piera & Sanmartín, 1999; Lawton, 1999; Gaston, 2000; Whittaker *et al.*, 2001; Gering & Crist, 2002; Arita & Rodríguez, 2002; Ricklefs, 2004; Wiens & Donoghue, 2004). Por ejemplo, Wiens &

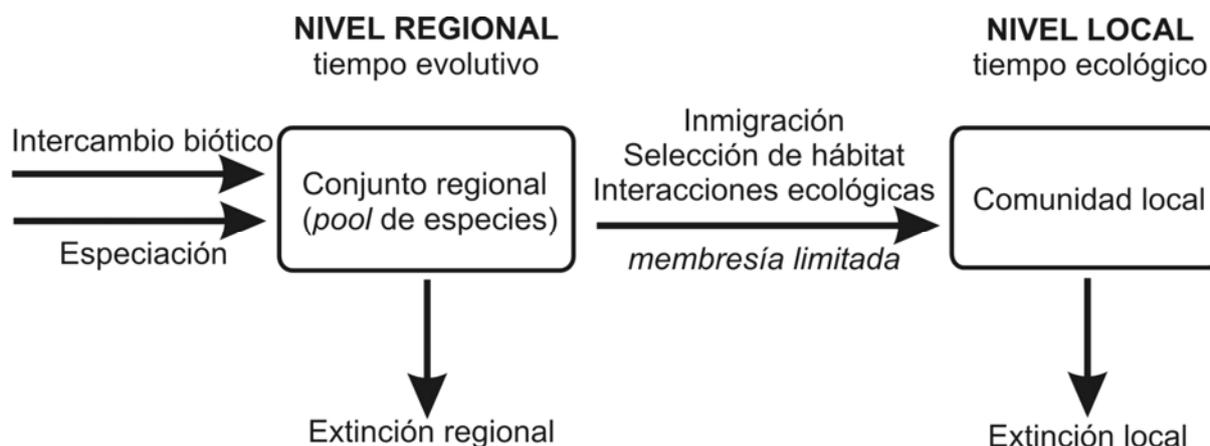


Fig. 2. Procesos que intervienen con mayor intensidad en la diversidad de especies en distintos niveles de la escala espacio-temporal. Modificado de Ricklefs & Schluter (1993).

Donoghue (2004) incorporan aspectos ecológicos y de biogeografía histórica en una aproximación integral para explicar el gradiente latitudinal de la riqueza de especies a través del conservadurismo de nicho y el tiempo hasta la especiación.

Generalmente se reconocen dos niveles que representan extremos en la escala espacio-temporal: el nivel regional y el nivel local (fig. 2), entre los cuales por supuesto hay categorías intermedias (e.g. nivel de mesoescala *sensu* Ricklefs & Schluter, 1993). La resolución y la extensión de cada nivel dependen del grupo biológico y de su historia natural, pero podemos decir que en un nivel regional los conjuntos de especies están determinados por procesos que ocurren a un nivel de “tiempo evolutivo” y en espacios biogeográficos. Las unidades de observación temporales suelen ser desde décadas hasta cientos y millones de años, mientras que las unidades espaciales suelen tener una extensión de cientos de kilómetros cuadrados. Por otro lado, en un nivel local la comunidad se rige principalmente por procesos que ocurren en corto tiempo y en un espacio restringido. Las unidades de observación suelen ser horas, días o años, mientras que en la escala espacial pueden ser desde metros cuadrados, hectáreas o kilómetros cuadrados.

Procesos ecológicos

En el nivel local los procesos ecológicos que determinan en mayor medida la diversidad de especies en las comunidades son la selección del hábitat y las interacciones ecológicas (competencia y depredación), además de procesos de extinción local debidos a eventos estocásticos (Ricklefs & Schluter, 1993, fig. 2). La presencia e intensidad de estos procesos da lugar a distintos tipos de comunidades. En un extremo están conjuntos aleatorios en los que pueden coexistir todas o casi todas las especies que integran el conjunto regional (siguiendo el modelo individualista). En estos conjuntos aleatorios prácticamente no hay un proceso de selección del hábitat, ya sea porque el hábitat es homogéneo en toda la región, o porque las

especies no muestran preferencias por condiciones particulares de los parámetros ambientales. En este tipo de comunidades tampoco hay interacciones ecológicas fuertes que limiten la coexistencia de las especies en el nivel local. Este escenario podría observarse en algunas comunidades de escarabeidos coprófagos del norte de la región Paleártica, las cuales al estar formadas principalmente por especies de endocópridos (*Aphodius*) y unos pocos paracópridos (*Geotrupes*), no presentan interacciones interespecíficas relevantes y además viven en medios muy homogéneos espacialmente (Hanski, 1991).

En el extremo opuesto se encuentran comunidades que se estructuran bajo un modelo de **membresía limitada** (Elton, 1933), en las que sí se observa saturación en el número de especies que las integran. En dichas comunidades estructuradas, sólo coexiste una fracción de todas las especies del conjunto regional que potencialmente pueden estar presentes. Este patrón de membresía limitada implica que existen mecanismos que determinan cuáles de las especies presentes en una región (el conjunto o *pool* regional) forman parte de un conjunto local (comunidad ecológica). El mecanismo que filtra las especies es la selección del hábitat, y sobre las especies filtradas intervienen mecanismos de exclusión debido las interacciones ecológicas (principalmente competencia) que reducen el número de especies capaces de coexistir localmente.

El principio de **exclusión competitiva** establece que dos especies que compiten en un ambiente estable son capaces de coexistir debido a la diferenciación de sus nichos (Begon *et al.*, 2006). El concepto de **nicho** es de gran importancia en ecología, y se ha enfocado desde dos perspectivas distintas. La primera, desarrollada por Grinnell (1917) y Hutchinson (1959), se centra en los requerimientos de los individuos o las especies para su sobrevivencia en un ambiente determinado, reconociendo al nicho como una propiedad del ambiente y no de sus ocupantes. Hutchinson distinguió el nicho fundamental que describe las potencialidades amplias de una especie, y el nicho realizado

que describe un espectro más limitado de condiciones y recursos que permiten a la especie sobrevivir, aún con la presencia de competidores y depredadores. Según el principio de exclusión competitiva, si no hay una diferenciación en nichos de dos especies competidoras, entonces una de las especies eliminará o excluirá a la otra. Esta exclusión ocurre cuando el nicho realizado del competidor superior se sobrepone completamente en el espacio del nicho fundamental del competidor inferior. El nicho fundamental es todo el conjunto de condiciones y recursos que permiten a una especie mantener una población viable, y en ausencia de competidores, la especie ocupará este nicho fundamental. En presencia de competidores, sin embargo, la especie puede restringirse a un nicho realizado cuya naturaleza exacta está determinada por las especies presentes. Por tanto, los mecanismos de exclusión competitiva dan lugar a nichos diferenciados entre las especies coexistentes (Begon *et al.*, 2006).

La segunda perspectiva sobre el concepto de nicho, desarrollada por Elton (1933) y MacArthur & Levins (1967), se centra en el papel funcional de las especies o el impacto de las especies en su ambiente, por lo que reconoce al nicho como una propiedad de las especies: “el nicho de un organismo es su modo de vida, en el sentido en que hablaríamos de los trabajos o las profesiones en una comunidad humana” (Elton, 1933). Chase & Leibold (2003) complementan las perspectivas anteriores al definir al nicho como “las condiciones ambientales que le permiten a una especie satisfacer sus mínimos requerimientos a fin de que la tasa de crecimiento de una población local sea igual o mayor que su tasa de mortalidad, además del conjunto de impactos *per capita* de la especie sobre esas condiciones ambientales”. Las diferencias entre los nichos de las especies (en sus requerimientos, sus impactos o ambas) son importantes determinando los resultados en las interacciones de las especies, lo que debería ser revelado en sus distribuciones y/o abundancias, así como en la biodiversidad y sus funciones ecológicas en los ecosistemas (Chase & Leibold, 2003).

Entre las especies de escarabajos coprófagos es clara una diferenciación de nichos, principalmente en las dimensiones de espacio, tiempo y alimento (Halfpeter & Edmonds 1982, Halfpeter, 1991). En relación al espacio, una forma de dividir el nicho entre las especies es a través de la remoción horizontal o vertical del alimento, desde su sitio original hacia un sitio protegido (Halfpeter, 1991). La remoción vertical consiste en introducir una porción del alimento en una galería subterránea excavada previamente bajo la fuente de excremento. La remoción horizontal requiere que el escarabajo forme una bola de alimento y la rueda a cierta distancia de la fuente de alimento para posteriormente enterrarla (Halfpeter, 1991). Esta divergencia de comportamientos entre especies excavadoras y rodadoras probablemente surgió de una fuerte ventaja selectiva para reducir la competencia por la fuente de alimento, y como una extensión a este comportamiento de remoción se desarrolló posteriormente el comportamiento nidificante (Halfpeter & Edmonds,

1982). Asimismo, a esta misma escala existe una delimitación fundada en las características ecofisiológicas de las especies, especialmente en lo que May (1985) definió como nicho térmico y que en el caso de algunas comunidades de escarabeidos podemos observar claramente una segregación de nicho según sus particularidades fisiológicas desde el punto de vista de los distintos patrones de termorregulación de las especies (Verdú *et al.*, 2007).

Procesos históricos

En el nivel regional la biodiversidad está determinada por eventos históricos únicos y por procesos de tipo evolutivo y biogeográfico, tales como el intercambio de biotas, la especiación, la extinción regional o global (Ricklefs & Schluter, 1993, fig. 2). Así, los patrones de coexistencia de las especies en las comunidades son producto de distintos mecanismos históricos. Primero, dos o más especies pueden coexistir actualmente porque al menos una de ellas se originó en otro sitio y posteriormente colonizó el área que actualmente ocupa. Así, la coexistencia actual se debe a la colonización. Segundo, dos o más especies pueden coexistir en la actualidad porque sus ancestros coexistían en el pasado, por tanto, las relaciones biogeográficas contemporáneas son un componente ancestral persistente de la estructura biótica en la cual residen las especies (Brooks & McLennan, 1991). En este caso, la coexistencia actual se debe a la descendencia, porque cada especie ha heredado su asociación con otras especies, y pueden compartir un mismo nicho sin tener necesariamente afinidad desde el punto de vista filogenético. En general, las comunidades contienen tanto elementos vicariantes como elementos dispersionistas que determinan la manera en la cual se ha generado el área de las especies. Más aún, es posible solucionar algunas contradicciones entre hipótesis de dispersión e hipótesis de vicarianza, por ejemplo mediante el planteamiento de un modelo de vicarianza que no implique necesariamente una relación estable entre áreas geográfica y áreas de distribución de las especies (Zunino & Zullini, 2003). Esto lo podemos observar en algunos grupos de especies de escarabajos coprófagos como es el caso del género *Jekelius* en la Península Ibérica (Lobo *et al.*, 2006).

Para los escarabeidos se han propuesto distintos procesos históricos relacionados con la biodiversidad regional. Por ejemplo, el origen de las especies que coexisten en zonas montañosas se ha relacionado con dos procesos dispersionistas: la colonización horizontal por elementos que se originaron de linajes propios de latitudes mayores; y la colonización vertical por linajes de la misma latitud pero originales de menores altitudes (Lobo & Halfpeter, 2000). El proceso de colonización horizontal ha sido detectado en las montañas de la Zona de Transición Mexicana, donde los ensamblajes de alta montaña están dominados por especies Paleo-Americanas y Neárticas que pertenecen a géneros que diversificaron en la región Holártica, mientras que los ensamblajes de las zonas bajas están dominados por elementos Neotropicales (Halfpeter, 1976; Halfpeter *et al.*, 1995; Lobo & Halfpeter, 2000). En esta zona la

orientación de las montañas facilita la llegada de elementos de latitud norte (Halffter, 1987; Lobo & Halffter, 2000). Sin embargo, en el norte de Los Andes no se ha detectado la influencia de un proceso de colonización horizontal, probablemente como resultado del aislamiento y origen reciente de estas montañas, en comparación con cadenas montañosas de otras latitudes (Escobar *et al.*, 2006).

Elementos ecológicos e históricos en los ensamblajes de escarabajos coprófagos de dos regiones

A continuación exploramos una relación entre la diversidad taxonómica (como un reflejo de la historia evolutiva) y la diversidad funcional (reflejo de los procesos ecológicos) de los ensamblajes de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeoidea). Comparamos la respuesta de conjuntos de especies de dos regiones biogeográficas distintas, con historias independientes, pero que coinciden en sus condiciones ambientales de calidez y aridez. En ambas regiones se presentan altas temperaturas y escasas precipitaciones que dan lugar a climas semiáridos, en los cuales se desarrolla una vegetación principalmente de matorrales.

La primera región es la provincia de Alicante, España, al sur de la Península Ibérica. Es una región caracterizada por una gran variabilidad topográfica pues incluye tanto comarcas montañosas al norte como comarcas llanas al sur, y marcadas diferencias entre las zonas de interior y las litorales. El 37% del área de la provincia se ubica a una altitud menor a 200 m, el 40% tiene altitudes que van de 200 a 600 m, y el 23% restante se ubica a más de 600 m s.n.m., hasta un máximo de 1558 m. en la Sierra de Aitana. En general, en la región predomina un clima típico mediterráneo. En la zona costera la temperatura media anual va de 17 a 19°, mientras que en las serranías y altos llanos interiores la media va de 14 a 16°. La precipitación varía de igual manera con la altitud y la distancia a la costa, desde 900 mm de precipitación anual en zonas altas hasta menos de 300 mm al año en zonas costeras. En esta región el 58% de las especies de escarabajos coprófagos son endémicas de la Cuenca Mediterránea, y el 12% son especies endémicas de la Península Ibérica (Verdú, 1998). Es de destacarse que gran parte de las especies presentan algún tipo de adaptación a la explotación de los excrementos de conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*) por tratarse de un mamífero cuyo centro de dispersión se localiza en la Península Ibérica (Verdú & Galante, 2004).

La segunda región es la Barranca de Metztlán, ubicada en el estado de Hidalgo, México, en la intersección de tres provincias biogeográficas: el Eje Volcánico Transmexicano, la Sierra Madre Oriental y el Altiplano Mexicano, de las cuales las dos primeras pertenecen a la región Neotropical y la última a la región Neártica (Morrone, 2001). Por lo tanto, la barranca se caracteriza por una extrema variabilidad ambiental y una alta diversidad de flora y fauna. El clima es seco semicálido con lluvias en verano (García, 1973). La temperatura promedio anual oscila entre

los 18 y los 22 °C, y la precipitación total anual es menor de 600 mm (CONANP, 2003). En esta región los datos de escarabeidos proceden de localidades con matorral submontano y matorral crassicaule con distinto grado de perturbación (Moreno *et al.*, 2007). En términos biogeográficos, el ensamble de escarabajos coprófagos de la Barranca de Metztlán tienen elementos Neotropicales pero también una fuerte afinidad con las faunas del Altiplano Central Mexicano y de la región Neártica en general.

Con los datos de composición de especies de ambas regiones seguimos una aproximación basada en las relaciones entre los taxones que forman parte de una comunidad. Utilizamos la clasificación taxonómica asumiendo que la taxonomía refleja el grado de parentesco entre las distintas especies. Para ambas regiones utilizamos cuatro niveles jerárquicos (familia, subfamilia, género y especie) para clasificar las especies de la superfamilia Scarabaeoidea. Además, cada especie fue identificada como perteneciente a uno de los tres grupos funcionales descritos para los escarabeidos de acuerdo con la ubicación del sitio de nidificación con respecto a la fuente de alimento: paracópridos, endocópridos o telecópridos (Borne-missza, 1976; Halffter & Edmonds, 1982). Las especies paracópridas construyen sus nidos debajo de la fuente de alimento, manteniendo comunicación con el excremento a través de un sistema de galerías subterráneas. Las especies endocópridas anidan dentro de la misma fuente de alimento, o en una cavidad justo debajo de la masa de excremento y en contacto con él. Finalmente, las especies telecópridas construyen sus nidos a cierta distancia de la fuente de alimentación por lo que requieren transportar el alimento sobre el suelo, para lo cual forman una bola con un fragmento del excremento y la hacen rodar empujándola. En todos los casos, el anidamiento de los escarabeidos involucra la acumulación de una cantidad de alimento suficiente para asegurar el desarrollo de los estadios inmaduros, en un lugar que funciona como sitio para la oviposición y el desarrollo posembriionario, y, en algunos casos, también como sitio de residencia para los adultos (Halffter & Edmonds, 1982).

Para cada uno de los tres grupos funcionales de cada región, medimos la diversidad taxonómica asumiendo que la comunidad más diversa será aquella que tenga mayores distancias evolutivas entre sus especies, *i.e.* mayores ramificaciones en los niveles taxonómicos superiores. Para ello, calculamos como medida de diversidad la diferenciación taxonómica promedio ($\Delta+$):

$$\Delta+ = \left[\sum \sum_{i < j} \omega_{ij} \right] / [S(S-1)/2]$$

donde S es la riqueza de especies y ω es la distancia taxonómica que une a las especies en la clasificación jerárquica de la comunidad (Clarke & Warwick, 1998, 2001; Warwick & Clarke, 1995, 1998). Las distancias entre las especies son los niveles que hay que subir en la jerarquía taxonómica para conectar dos especies, y la sumatoria es desde uno hasta el total de especies.

Además, calculamos también la variación de la diferenciación taxonómica (Λ^+), que mide la estructura taxonómica como la equitatividad en la distribución de los taxones a través de la clasificación jerárquica (Clarke & Warwick, 2001):

$$\Lambda^+ = \frac{\sum \sum_{i \neq j} (\omega_{ij} - \bar{\omega})^2}{S(S-1)/2}$$

Tanto la medida de diferenciación taxonómica promedio como la medida de variación taxonómica son independientes del esfuerzo de muestreo y de la riqueza de especies de cada sitio (Clarke & Warwick, 1998). Además, ambas medidas son independientes entre sí (Clarke & Warwick, 2001), por lo que reflejan distintos aspectos de la estructura de un árbol de clasificación, y en conjunto encapsulan una visión más completa de las relaciones entre especies dentro de una jerarquía taxonómica.

Los valores de diferenciación taxonómica promedio y variación taxonómica de cada grupo funcional de escarabeidos fueron comparados con los valores esperados de un modelo nulo. Dicho modelo fue construido para probar si los valores reales de cada grupo funcional con m especies son estadísticamente diferentes de la diferenciación y la variación taxonómica que se obtendría de grupos de m especies obtenidas al azar a partir del cada conjunto regional de especies (Clarke & Warwick, 1998). La hipótesis nula asume que si cada grupo funcional estuviera integrado por especies seleccionadas aleatoriamente del conjunto regional (*pool* de especies), entonces su valor de diversidad taxonómica debe estar incluido dentro de los intervalos de confianza (95%) de la media teórica. Dado que los valores de la media esperada se mantienen constantes mientras la varianza disminuye al aumentar el número de especies (m), los intervalos de confianza toman la forma de un embudo (Clarke & Warwick, 1998). Los valores reales de diversidad taxonómica de cada grupo funcional determinan su posición relativa en dicho embudo y con él es posible calcular la probabilidad con la cual tales valores se ubican por arriba o por debajo del valor esperado para un grupo con el mismo número de especies. Las medidas de diversidad taxonómica y los modelos nulos fueron calculados con el programa PRIMER ver. 5.2.8 (Clarke & Gorley, 2001).

En el nivel regional en la provincia de Alicante se distribuyen 50 especies de escarabajos coprófagos (Verdú, 1998; Tabla I), y en el nivel puntual la riqueza específica de distintas localidades varía 3 a 17 especies de escarabeidos. De las 50 especies, 23 son escarabajos paracópidos, 23 son endocópidos y 4 son telefágicos. Para la Barranca de Metztitlán el conjunto regional está formado por 20 especies de escarabajos coprófagos (Moreno *et al.*, 2007), y puntualmente la riqueza varía de 4 a 14 especies. De este conjunto regional 11 son especies de escarabajos paracópidos, seis son endocópidos y tres son telefágicos (Tabla I).

Tanto para los escarabajos coprófagos de Alicante (Fig. 3a) como para los de Metztitlán (Fig. 3b),

nuestros resultados muestran que el subconjunto de especies paracópidas tiene mayor diferenciación taxonómica promedio (Λ^+) que las especies endocópidas. Esto significa que dentro del mismo árbol de clasificación taxonómica de una región, la distancia que separa a dos especies paracópidas seleccionadas al azar es mayor que la distancia que separa a dos especies endocópidas. Es decir, las especies paracópidas están en promedio más lejanamente relacionadas en la clasificación Linneana que las especies endocópidas. En Alicante esto es evidente puesto que apenas el 48% de las especies paracópidas (11 de 23 especies) pertenecen a un mismo género (*Onthophagus*), mientras que el 87% de las especies endocópidas (20 de 23 especies) son de un mismo género (*Aphodius*, Tabla I). Tales relaciones cercanas (distancias cortas) entre especies hacen que el valor de diferenciación taxonómica promedio de las especies endocópidas sea mucho menor que el valor para el grupo de especies paracópidas (Fig. 3a). Para las especies telécropidas no es posible obtener una conclusión clara dado que este grupo está integrado por sólo tres especies en Metztitlán y cuatro especies en Alicante.

También es consistente en ambas regiones que la diferenciación taxonómica promedio de los grupos funcionales es menor que los valores esperados para grupos con el mismo número de especies seleccionadas al azar de cada conjunto regional (sin considerar su papel funcional). Es decir, los grupos funcionales de escarabajos (especialmente los endocópidos y paracópidos) tienen una diferenciación taxonómica menor a la que se esperaría que tuvieran subconjuntos aleatorios del *pool* regional (Fig. 3a y b).

Sin embargo, en términos de la variación en la diferenciación taxonómica (Λ) los grupos funcionales de Alicante y de Metztitlán se comportan de una manera distinta. En Alicante el grupo funcional de especies paracópidas tiene un valor de Λ mayor que el del grupo de especies endocópidas (Fig. 3c). Es decir, el árbol taxonómico del grupo funcional de paracópidos tiene una estructura menos equilibrada (irregular) que el árbol de los endocópidos, debido a que las especies endocópidas estarían distribuidas con mayor equidad a través de la jerarquía taxonómica. No obstante, el valor alto de variación en la diferenciación taxonómica de los paracópidos es cercano a la variación promedio de todo el conjunto regional de especies, por lo que no se diferencia de lo esperado por azar (Fig. 3c). Por otro lado, el valor de variación en la diferenciación taxonómica de los endocópidos sí es estadísticamente menor a la variación esperada para todo el conjunto regional de especies de acuerdo al modelo nulo.

Para la región de Metztitlán ambos grupos funcionales (endocópidos y paracópidos) tienen valores bajos, muy similares, de variación en la diferenciación taxonómica (Fig. 3d), *i.e.* los taxones se distribuyen de forma equitativa a través del árbol de taxonomía jerárquico, dando lugar a una estructura taxonómica uniforme. Sin embargo, a pesar de la similitud de valores de Λ , el grupo funcional de endocópidos se comporta dentro de lo esperado para un subgrupo del

Tabla I. Clasificación taxonómica de las especies de escarabajos coprófagos (Scarabaeoidea) de Alicante, España, y de la Barranca de Metztitlán, México.

Familia	Subfamilia	Genero	Especie	Grupo funcional
Alicante				
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. elevatus</i> (Olivier, 1789)	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. lusitanicus</i> Ericsson, 1848	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. arenarius</i> (Olivier, 1789)	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. ibericus</i> Harold, 1874	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. contaminatus</i> (Herbst, 1783)	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. cervorum</i> Fairmaire, 1871	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. distinctus</i> (Müller, 1776)	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. foetidus</i> (Herbst, 1783)	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. fimetarius</i> (Linnaeus, 1758)	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. hyxos</i> Petrovitz, 1962	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. granarius</i> (Linnaeus, 1767)	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. luridus</i> (Fabricius, 1775)	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. lividus</i> (Olivier, 1789)	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. baeticus</i> Mulsant & Rey, 1869	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. longispina</i> Küster, 1854	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. pusillus</i> (Herbst, 1789)	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. tersus</i> Ericsson, 1848	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. ghardimaouensis</i> Baltasar, 1929	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. tingens</i> Reitter, 1892	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. nanus</i> Fairmaire, 1860	E
Aphodiidae	Psammodiinae	<i>Brindalus</i>	<i>B. porcicollis</i> (Illiger, 1803)	E
Aphodiidae	Psammodiinae	<i>Platytomus</i>	<i>P. tibialis</i> (Fabricius, 1798)	E
Aphodiidae	Psammodiinae	<i>Pleurophorus</i>	<i>P. caesus</i> (Creutzer, 1796)	E
Geotrupidae	Geotrupinae	<i>Jekelius</i>	<i>J. intermedius</i> (Costa, 1827)	P
Geotrupidae	Geotrupinae	<i>Jekelius</i>	<i>J. punctatolineatus</i> (François, 1904)	P
Geotrupidae	Geotrupinae	<i>Thorectes</i>	<i>T. valencianus</i> (Baraud, 1966)	P
Geotrupidae	Geotrupinae	<i>Typhaeus</i>	<i>T. typhoeus</i> (Linnaeus, 1758)	P
Geotrupidae	Geotrupinae	<i>Sericotrupes</i>	<i>S. niger</i> (Marcham, 1802)	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Bubas</i>	<i>B. bubalus</i> (Olivier, 1811)	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Eouniticellus</i>	<i>E. pallipes</i> (Fabricius, 1781)	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Eouniticellus</i>	<i>E. fulvus</i> (Goeze, 1777)	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onitis</i>	<i>O. ion</i> (Olivier, 1789)	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. emarginatus</i> Mulsant, 1842	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. taurus</i> (Schreber, 1759)	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. opacicollis</i> D'Orbigny 1897	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. similis</i> (Scriba, 1790)	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. lemur</i> (Fabricius, 1781)	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. furcatus</i> (Fabricius, 1781)	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. makii</i> (Illiger, 1803)	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. merdarius</i> Chevrolat, 1865	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. marginalis andalusicus</i> Waltl, 1835	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. ruficapillus</i> Brullé, 1832	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. vacca</i> (Linnaeus, 1767)	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Scarabaeus</i>	<i>S. semipunctatus</i> Fabricius, 1792	T
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Scarabaeus</i>	<i>S. laticollis</i> Linnaeus, 1767	T
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Scarabaeus</i>	<i>S. sacer</i> Linnaeus, 1767	T
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Gymnopleurus</i>	<i>G. sturmi</i> Mac Leay, 1821	T
Scarabaeidae	Coprinae	<i>Copris</i>	<i>C. hispanus</i> (Linnaeus, 1764)	P
Trogidae	Troginae	<i>Trox</i>	<i>T. perlatus hispanicus</i> Harold, 1872	P
Trogidae	Troginae	<i>Trox</i>	<i>T. hispidus</i> (Pontoppidan, 1763)	P
Metztitlán				
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. caballeroi</i> Islas, 1945	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. guatemalensis</i> Bates, 1887	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. lansbergei</i> Harold, 1874	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. lividus</i> (Olivier, 1789)	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. sallei</i> Harold, 1863	E
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Canthon</i>	<i>C. humectus hidalgoensis</i> Bates, 1887	T
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Canthon</i>	<i>C. humectus humectus</i> (Say, 1832)	T
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Canthon</i>	<i>C. imitator</i> Brown, 1946	T
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Cephalocyclus</i>	<i>C. fuliginosus</i> (Harold, 1863)	E
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Dichotomius</i>	<i>D. colonicus</i> (Say, 1835)	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Digitonthophagus</i>	<i>D. gazella</i> (Fabricius, 1787)	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Euoniticellus</i>	<i>E. intermedius</i> (Reiche, 1849)	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Glaphyrocantion</i>	<i>G. viridis</i> (P. de Beauvois, 1805)	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. igualensis</i> Bates, 1887	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. landolti</i> Harold, 1880 aff. 1	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. landolti</i> Harold, 1880 aff. 2	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. lecontei</i> Harold, 1871	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. mexicanus</i> Bates, 1887	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. semiopacus</i> Harold, 1869	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Phanaeus</i>	<i>P. adonis</i> Harold, 1863	P

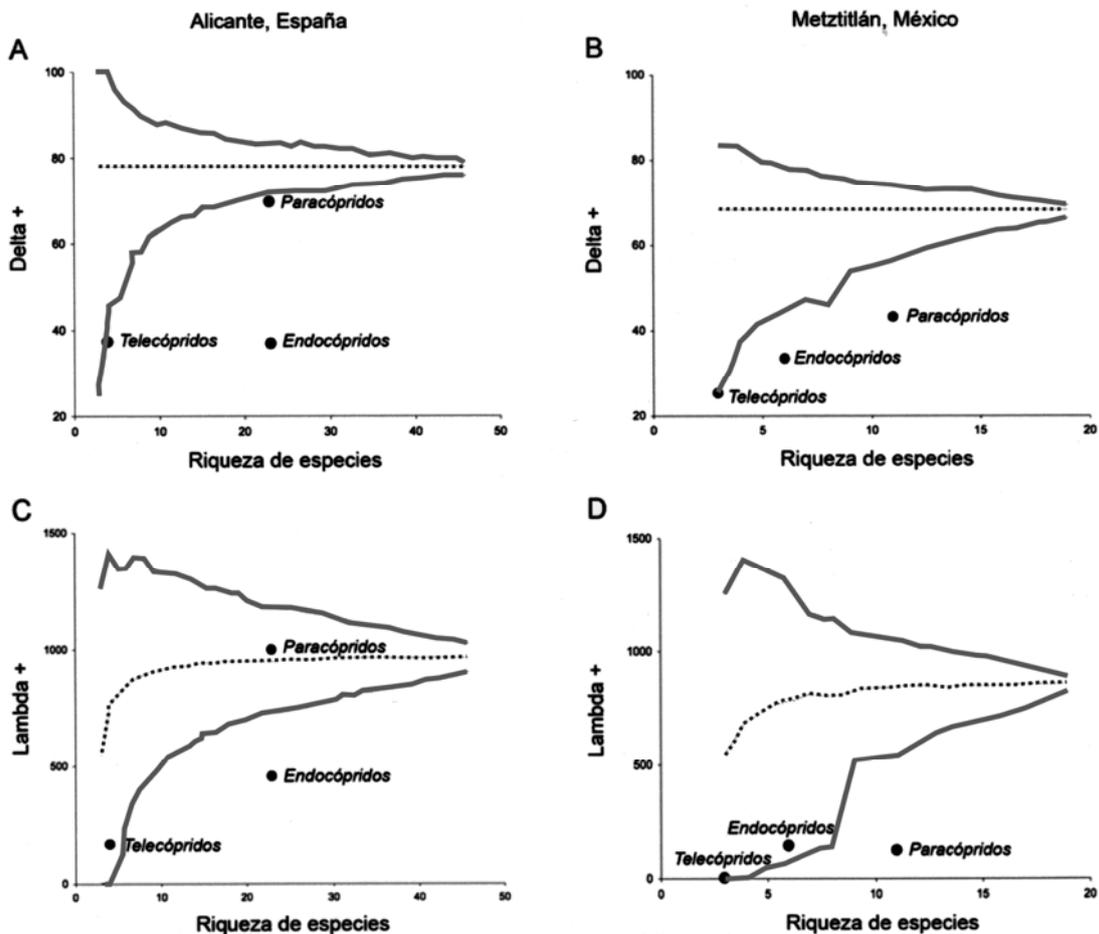


Fig. 3. Valores de diferenciación taxonómica promedio (Delta +) y variación de la diferenciación taxonómica (Lambda +), en relación al número de especies, para los tres grupos funcionales de escarabajos coprófagos de la provincia de Alicante, España, y la Barranca de Metztlitlán, México. Las líneas discontinuas corresponden al valor promedio y las líneas continuas señalan el embudo de los intervalos de confianza al 95%, calculados a partir de la selección aleatoria de especies del inventario total de cada región.

mismo número de especies (6) tomadas aleatoriamente del conjunto regional, mientras que el grupo de especies paracópridos se comporta distinto a lo esperado por azar de acuerdo al modelo nulo (Fig. 3d).

Si bien estos análisis no ponen a prueba directamente la relación entre la diversidad taxonómica y la diversidad funcional de los ensamblajes de escarabajos coprófagos, sí demuestran que un ensamblaje donde las especies se apropien de recursos de una sola manera tiene menor diversidad de líneas evolutivas que un conjunto de especies con mayor variabilidad en la forma de apropiación de los recursos. Warwick & Clarke (1998) han postulado que la medida de diferenciación taxonómica refleja los efectos de mecanismos ecológicos y evolutivos que intervienen en la composición taxonómica. Aunque las medidas utilizadas de diversidad taxonómica se basan en información básica de taxonomía Linneana, constituyen una aproximación a las relaciones filogenéticas entre las especies, por lo que reflejan la influencia de procesos evolutivos y biogeográficos.

Para las dos regiones que hemos analizado, es claro que una reducción en la diversidad funcional de los escarabajos puede estar ligada a una reducción en

la diferenciación taxonómica promedio de los ensamblajes locales, independientemente de la riqueza de especies en dichos ensamblajes. Esta perspectiva de la relación Biodiversidad–Funcionamiento del Ecosistema (BD-FE) es distinta a la aproximación más general que enfoca dicha relación midiendo la biodiversidad sólo como número de especies, sin considerar la variabilidad de linajes evolutivos. La BD-FE propone que una reducción en la diversidad de especies conllevará a una reducción en el funcionamiento de los ecosistemas, y constituye uno de los argumentos clásicos en biología de la conservación (di Castri & Younès, 1990; Ehrlich & Wilson, 1991; Schulze & Mooney, 1993; Srivastava, 2002). Por tanto, este tipo de análisis donde se une la influencia de procesos históricos y ecológicos en la biodiversidad de un grupo es crucial para la toma de decisiones en el marco de la conservación.

Perspectivas

Es fácil percibir que en las últimas décadas el estudio de la biodiversidad ha surgido como una nueva disciplina conciliadora de perspectivas históricas y ecoló-

gicas, que sigue de forma independiente su propia agenda científica, en conjunción con los avances de las disciplinas científicas de las que se nutre (ecología, fisiología, sistemática, biogeografía, fisiología, entre otras). Por ejemplo, los patrones de riqueza de especies se pueden analizar a la luz de la teoría metabólica (Brown *et al.*, 2004), que relaciona la tasa metabólica (la tasa con la cual los organismos toman, transforman y gastan energía y materiales) con el tamaño corporal y la temperatura. Esta teoría predice la forma en que la tasa metabólica, al determinar la proporción en que se toman recursos del medio y se adjudican a la sobrevivencia, crecimiento y reproducción, controla otros procesos ecológicos en los distintos niveles de organización. En el nivel de comunidades el hecho de que la diversidad de especies varíe inversamente con el tamaño corporal sugiere que el metabolismo juega un papel central (Brown *et al.*, 2004). En escarabeidos endotérmicos la temperatura corporal se relaciona con el tamaño corporal y la temperatura ambiente durante el vuelo (Verdú *et al.*, 2006), y los patrones de termorregulación entre especies simpátricas de escarabeidos muestran que hay una clara diferenciación en sus nichos térmicos que favorece la coexistencia de las especies (Verdú *et al.*, 2007).

De manera similar, los patrones de diversidad pueden analizarse también considerando la estequiometría biológica: el estudio del balance de energía y múltiples elementos químicos en los sistemas vivos, y particularmente en las interacciones ecológicas (Elser *et al.*, 2000). Esta teoría propone que en el nivel de comunidades los patrones de estructura de la comunidad, interacciones tróficas y ciclos biogeoquímicos en redes alimenticias son generados por variaciones genéticas específicas entre la biota que interactúa y coevoluciona (Elser *et al.*, 2000).

Para los fines de la biología de la conservación, se perfila cada vez más necesario complementar la mayor información posible de las diferentes vertientes que influyen en la biodiversidad. Si bien gran parte de las acciones de conservación en el nivel de comunidades se basan únicamente en los patrones espaciales de la riqueza de especies, los estudios sobre mecanismos que intervienen en dicha riqueza señalan la conveniencia de considerar los procesos ecológicos y evolutivos que la determinan, así como las escalas espacio-temporales en que se manifiestan. La información filogenética se ha empleado en dos temas con claro enfoque de conservación: la selección de áreas prioritarias a conservar y las evaluaciones de impacto ambiental. Para la selección de áreas prioritarias primero se calcula la singularidad taxonómica de cada área a partir del árbol filogenético del grupo biológico que se evalúa, midiendo el porcentaje de contribución de cada taxón terminal a la diversidad total (May, 1990; Vane-Wright *et al.*, 1991). Más aún, las recomendaciones de áreas prioritarias pueden fortalecerse al combinar esta información de singularidad taxonómica con los patrones espaciales de la riqueza de especies y de endemidad (Posadas *et al.*, 2001). Por otro

lado, las medidas de diversidad taxonómica tienen también gran potencial para la evaluación ambiental (Warwick & Clarke 1998). Por ejemplo, se han utilizado para evaluar distintos escenarios de perturbación en sistemas fluviales de la India (Bhat & Magurran, 2006) y en sistemas acuáticos de la Península Ibérica (Abellán *et al.*, 2006; Salas *et al.*, 2006).

En este trabajo hemos aplicado las medidas de diversidad taxonómica con otro enfoque para evaluar la existencia de una relación entre la biodiversidad y el funcionamiento (BD-FE), de tal forma que el primer componente de esta relación (la biodiversidad) se cuantifica no sólo como número de especies sino como diferenciación taxonómica, sintetizando el patrón de relaciones filogenéticas de las comunidades. Para refinar esta idea es necesario lograr relacionar directamente medidas de diversidad evolutiva con medidas de diversidad funcional. Más aún, la hipótesis BD-EF, debe analizarse evaluando los componentes clave del funcionamiento de los ecosistemas: magnitud, resiliencia y resistencia a las perturbaciones, constancia en espacio y tiempo, y resistencia a la invasión de especies exóticas.

La relación BD-FE como pilar en biología de la conservación puede enfocarse también siguiendo otra de las aproximaciones que ha tenido auge en los análisis modernos de la biodiversidad: la relación entre la diversidad local y la diversidad regional (Cornell & Lawton, 1992, Ricklefs & Schluter 1993, Caley & Schluter 1997, Lawton 1999, Srivastava 1999; Hillebrand, 2005; Fox & Srivastava, 2006). Siguiendo este enfoque se ha propuesto que cuando la riqueza local es independiente de la riqueza regional, la riqueza local no está relacionada con el funcionamiento del ecosistema por la influencia de una fuerte competencia interespecífica (Srivastava, 2002). Por lo contrario, en comunidades donde la riqueza del conjunto regional tiene un papel crucial en la riqueza local, se relaciona también con el funcionamiento de los ecosistemas. Es claro que estas ideas deberán probarse a escalas apropiadas que permitan efectivamente evaluar el papel de los procesos ecológicos e históricos en la diversidad y funcionamiento de las comunidades.

Todas estas líneas de investigación ejemplifican posibles aplicaciones de la biología teórica en el marco de la conservación. Dado que muchos de los problemas en biología de la conservación (como el impacto y posible mitigación de los cambios ambientales globales) son fundamentalmente en el nivel de comunidades, no podemos resolverlos sin una búsqueda continua y avances en varias escalas, incluyendo la de las comunidades (Simberloff, 2004). Las relaciones sobre biodiversidad que hemos expuesto refuerzan la idea de que para lograr casos exitosos en la conservación de la diversidad biológica es necesario tomar en cuenta un abanico amplio de información, que abarque desde el concepto mismo de lo que es una comunidad en ecología, hasta la importancia que tiene o puede llegar a tener dicha biodiversidad para el hombre, desde el punto de vista socio-cultural y económico (Halfiter, 2005).

Agradecimiento

Agradecemos a Alvaro Soutullo su asesoría en el cálculo de las medidas de diferenciación taxonómica. El inventario de especies de Mezquitlán fue posible gracias a la colaboración de varios colegas de la UAEH, del CIBIO y de la CONANP en el campo y en el laboratorio, a la consulta de la Colección Entomológica de la UAEH facilitada por J. Márquez y J. Asiaín, y a la determinación de las especies de Aphodinae y Onthophagini realizada por Z. Stebnicka y M.

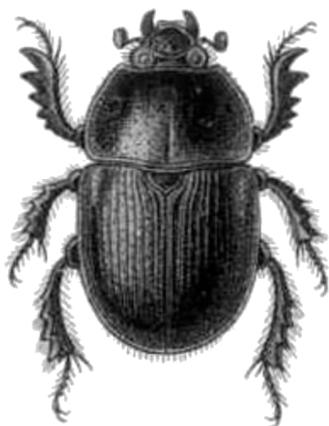
Zunino, respectivamente. Este trabajo ha sido financiado por los proyectos A/1870/04 y A/3415/05 de la AECEI, y al Fondo Mixto CONACYT-HIDALGO (FOMIX 2006-C01-43761). C.E.M. agradece al Ministerio de Educación y Ciencia de España por la ayuda recibida (SB2005-0129) para una estancia posdoctoral, así como los apoyos de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México y de la Universidad de Alicante, España.

Bibliografía

- Abellán, P., D. T. Bilton, A. Millán, D. Sánchez-Fernández & P. M. Ramsay. 2006. Can taxonomic distinctness assess anthropogenic impacts in inland waters? A case study from a Mediterranean river basin. *Freshwater Biology*, 51: 1744-1756.
- Arita, H. T. 1997. Species composition and morphological structure of the bat fauna of Yucatán, Mexico. *Journal of Animal Ecology*, 66: 83-97.
- Arita, H.T. & P. Rodríguez. 2001. Ecología geográfica y macroecología. En: J. Llorente-Bousquets & J.J. Morrone (eds.), *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F. Pp. 63-80.
- Arita, H. T. & P. Rodríguez. 2002. Geographic range, turnover rate and scaling of species diversity. *Ecography*, 25: 541-550.
- Begon, M., C. R. Townsend & J. L. Harper. 2006. *Ecology: from Individuals to Ecosystems*. 4th ed., Blackwell Publishing, Oxford.
- Bell, G. 2001. Neutral macroecology. *Science*, 293: 2413-2418.
- Bhat, A. & A. E. Magurran. 2006. Taxonomic distinctness in a linear system: a test using a tropical freshwater fish assemblage. *Ecography*, 29: 104-110.
- Bornemissza, G. F. 1976. The Australian dung beetle project 1965-1975. *Australian Meat Research Committee Review*, 30: 1-32.
- Brooks, D. L. & D. A. McLennan. 1991. *Phylogeny, ecology, and behavior: a research program in comparative biology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Brown, J. H. 1995. *Macroecology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Brown, J. H., J. F. Gillooly, A. P. Allen, V. M. Savage & G. B. West. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85: 1771-1789.
- Brown, J. H. & B. A. Maurer. 1989. Macroecology: The division of food and space among species on continents. *Science*, 243: 1145-1150.
- Caley, M. J. & D. Schluter. 1997. The relationship between local and regional diversity. *Ecology*, 78: 70-80.
- Chase, J. M. y M. A. Leibold. 2003. *Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches*. The University of Chicago, Chicago.
- Clarke, K. R. & R. N. Gorley. 2001. *PRIMER v5: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth.
- Clarke, K. R. & R. M. Warwick. 1998. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology*, 35: 523-531.
- Clarke, K. R. & R. M. Warwick. 2001. *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. 2nd ed., PRIMER-E, Plymouth.
- Clements, F. E. 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. *Carnegie Institution of Washington Publication*, 242: 1-512.
- Cody, M. L. & J. M. Diamond. 1975. Towards a theory of continental species diversities: bird distributions over Mediterranean habitat gradients. En: M.L. Cody & J.M. Diamond (eds.), *Ecology and Evolution of Communities*. The Belknap Press, Harvard University Press, Cambridge. Pp. 214-257.
- CONANP. 2003. *Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metzquitlán*. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. México, D. F.
- Cornell, H. V. & J. H. Lawton. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology*, 61: 1-12.
- di Castri & T. Younès. 1990. Ecosystem function of biological diversity. *Biology International*, Special Issue Number 22.
- di Castri & T. Younès. 1996. Introduction: biodiversity, the emergence of a new scientific field – its perspectives and constraints. En: F. di Castri & T. Younès (eds.), *Biodiversity, Science and Development: Towards a New Partnership*. CAB International & IUBS, Cambridge. Pp. 1-11.
- Ehrlich, P. R. & E. O. Wilson. 1991. Biodiversity studies: science and policy. *Science*, 253: 758-761.
- Elser, J. J., R. W. Sterner, E. Gorokhova, W. F. Fagan, T. A. Markow, J. B. Cotner, J. F. Harrison, S. E. Hobbie, G. M. Odell & L. J. Weider. 2000. Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 3: 540-550.

- Elton, C. 1933. *The Ecology of Animals*. Methuen, Londres.
- Emlen, J. M. 1977. *Ecology: an Evolutionary Approach*. Addison-Wesley Publishing Co.
- Endler, J. A. 1982. Problems in distinguishing historical from ecological factors in biogeography. *American Zoologist*, 22: 441-452.
- Escobar, F., J. M. Lobo & G. Halffter. 2006. Assessing the origin of Neotropical mountain dung beetle assemblages (Scarabaeidae: Scarabaeinae): the comparative influence of vertical and horizontal colonization. *Journal of Biogeography*, 33: 1793-1803.
- Fauth, J. E., J. Bernardo, M. Camara, W. J. Resetarits, J. Van Buskirk, & S. A. McCollum. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *The American Naturalist*, 147: 282-286.
- Fox, J. W. & D. Srivastava. 2006. Predicting local-regional richness relationships using island biogeography models. *Oikos*, 113: 376-382.
- García, E. 1973. *Modificaciones al Sistema Climático de Köppen*. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. Mexico, D.F.
- Gaston, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405: 220-227.
- Gering, J. C. & T. O. Crist 2002. The alpha-beta-regional relationship: providing new insights into local-regional patterns of species richness and scale dependence of diversity components. *Ecology Letters*, 5: 433-444.
- Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Torrey Botanical Club Bulletin*, 53: 7-26.
- Gotelli, N. J. & G. R. Graves. 1996. *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Gotelli, N. & B. J. McGill. 2006. Null versus neutral models: what's the difference? *Ecography*, 29: 793-900.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California thrasher. *Auk*, 34: 427-433.
- Halffter, G. 1976. Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana. Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomológica Mexicana*, 35: 1-64.
- Halffter, G. 1987. Biogeography of montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology*, 32: 95-114.
- Halffter, G. 1991. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 82: 195-238.
- Halffter, G. 2005. Towards a culture of biodiversity conservation. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 21: 133-153.
- Halffter, G. & W. D. Edmonds. 1982. *The Nesting Behavior of Dung Beetles (Scarabaeinae): an Ecological and Evolutionary Approach*. Instituto de Ecología. México, D. F.
- Halffter, G., M. E. Favila & L. Arellano. 1995. Spatial distribution of three groups of Coleoptera along and altitudinal transect in the Mexican Transition Zone and its biogeographical implications. *Elytron*, 9: 151-185.
- Hanski, I. 1991. North temperate dung beetles. En: I. Hanski & Y. Cambefort (eds.), *Dung beetle Ecology*. Princeton University Press. New Jersey. Pp. 75-96.
- Harper, J. L. & D. L. Hawksworth. 1995. Biodiversity: measurement and estimation, preface. En: D.L. Hawksworth (ed.), *Biodiversity: Measurement and Estimation*. Chapman & Hall, The Royal Society, Londres. Pp. 5-12.
- Heywood, V. H. 1995. *Global Biodiversity Assessment*. Cambridge University Press - UNEP, Cambridge.
- Hillebrand, H. 2005. Regressions of local on regional diversity do not reflect the importance of local interactions or saturation of local diversity. *Oikos*, 110: 195-198.
- Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, 93: 145-159.
- Hutchinson, G. E. 1978. *An Introduction to Population Ecology*. Yale University Press, New Haven.
- Lawton, J. H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos*, 84: 177-192.
- Lobo, J. M. 1997. Influencias geográficas, históricas y filogenéticas sobre la diversidad de las comunidades locales: una revisión y algunos ejemplos utilizando Scarabaeoidea coprófagos (Coleoptera, Laparosticti). *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 21: 15-31.
- Lobo, J. M. & G. Halffter. 2000. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea): a comparative study. *Annals of the Entomological Society of America*, 93: 115-126.
- Lobo, J. M., J. R. Verdú & C. Numa. 2006. Environmental and geographical factors affecting the Iberian distribution of flightless *Jekelius* species (Coleoptera: Geotrupidae). *Diversity and Distributions*, 12: 179-188.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Harper and Row, Nueva York.
- MacArthur, R. H. & R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101: 377-385.
- Margalef, R. 1997. *Our Biosphere*. Excellence in Ecology Series. Ecology Institute, Oldendorf.
- Martín-Piera, F. & I. Sanmartín. 1999. Biogeografía de áreas y biogeografía de artrópodos Holárticos y Mediterráneos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 26: 535-560.

- May, M. L. 1985. Thermoregulation. En: G. A. Kerut & L. I. Gilbert (eds.), *Comprehensive Insect Physiology Biochemistry and Pharmacology*. Pergamon Press, Oxford. Pp. 507-552.
- May, R. M. 1990. Taxonomy as destiny. *Nature*, 347: 129-130.
- Moreno, C. E., G. Sánchez-Rojas, J. R. Verdú, C. Numa, M. A. Marcos-García, A. P. Martínez-Falcón, E. Galante & G. Halffter. 2007. Biodiversidad en ambientes agropecuarios áridos en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, México. En: S. Guevara, G. Halffter & A. Melic (eds.), *La Cultura de la Diversidad Biológica*. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. En prensa.
- Morrone, J. J. 2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. M&T – Manuales & Tesis vol. 3. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.
- Posadas P., D. R. Miranda-Esquível y J. V. Crisci. 2001. Using phylogenetic diversity measures to set priorities in conservation: an example from Southern South America. *Conservation Biology*, 15: 1325-1334.
- Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235: 167-171.
- Ricklefs, R. E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, 7: 1-15.
- Ricklefs, R. E. & G. L. Miller. 2000. *Ecology*. 4th. Ed. W. H. Freeman. Nueva York.
- Ricklefs, R. E. & D. Schluter. 1993. *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Root, R. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. *Ecological Monographs*, 37: 317-350.
- Rosenzweig, M. L. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Roughgarden, J. 1989. The structure and assembly of communities. En: *Perspectives in Ecological Theory*. J. Roughgarden, R. M. May & S. A. Levin (eds.), Princeton University Press. Pp. 203-226.
- Salas, F., J. Patrício, C. Marcos, M. A. Pardal, A. Pérez-Ruzafa & J. C. Marques. 2006. Are taxonomic distinctness measures compliant to other ecological indicators in assessing ecological status? *Marine Pollution Bulletin*, 52: 817-829.
- Schulze, E. D. & H. A. Mooney. 1993. *Biodiversity and ecosystem function*. Springer-Verlag, Berlin.
- Simberloff, D. 2004. Community ecology: is it time to move on? *The American Naturalist*, 163: 787-799.
- Solbrig, O. T. 1991. The origin and function of biodiversity. *Environment*, 33: 16-38.
- Srivastava, D. S. 1999. Using local-regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potentials. *Journal of Animal Ecology*, 68: 1-16.
- Srivastava, D. S. 2002. The role of conservation in expanding biodiversity research. *Oikos*, 98: 351-360.
- UNEP, 1992. *Convention on biological diversity*. United Nations Environmental Program – Environmental Law and Institutions Program Activity Centre, Nairobi.
- Vane-Wright, R. I., C. J. Humphries & P. H. Williams. 1991. What to protect?—Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation*, 55: 235-254.
- Verdú, J. R. 1998. *Biología de los escarabeidos coprófagos en ecosistemas iberolevanticos*. *Ecología y análisis biogeográfico (Coleoptera, Scarabaeoidea)*. Tesis de Doctorado. Departamento de Ciencias Ambientales y Recursos Naturales, Universidad de Alicante, Alicante. 393 pp.
- Verdú, J. R. & E. Galante. 2004. Behavioural and morphological adaptations for a low-quality resource in semi-arid environments: dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) associated with the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.). *Journal of Natural History*, 38: 705-715.
- Verdú, J. R., L. Arellano & C. Numa. 2006. Thermoregulation in endothermic dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): Effect of body size and eco-physiological constraints in flight. *Journal of Insect Physiology*, 52: 854-860.
- Verdú, J. R., L. Arellano, C. Numa & E. Micó. 2007. Roles of endothermy in niche differentiation for ball-rolling dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) along an altitudinal gradient. *Ecological Entomology*, en prensa.
- Warwick, R. M. & K. R. Clarke. 1995. New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Marine Ecology Progress Series*, 129: 301-305.
- Warwick, R. M. & K. R. Clarke. 1998. Taxonomic distinctness and environmental assessment. *Journal of Applied Ecology*, 35: 532-543.
- Whittaker, R. J., K. J. Willis & R. Field. 2001. Scale and species richness: toward a general hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28: 453-470.
- Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 3: 385-397.
- Wiens, J. J. & M. J. Donoghue. 2004. Historical biogeography, ecology, and species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 639-644.
- Zunino, M. & A. Zullini. 2003. *Biogeografía: la Dimensión Espacial de la Evolución*. Fondo de Cultura Económica. México D. F.



CAPÍTULO 15:

Modelo de evaluación de hábitat para el venado cola blanca en un bosque tropical caducifolio en México

Christian Alejandro Delfín-Alfonso
Departamento de Ecología Aplicada
Instituto de Ecología, A.C.,
Km 2.5 Carretera Antigua a Coatepec
No. 351 Congregación "El Haya",
Xalapa, 91070, Veracruz, México
christian.alejandro@inecol.edu.mx

& Sonia A. Gallina Tessaro
Departamento de Biodiversidad
y Ecología Animal.
Instituto de Ecología, A.C.,
Km 2.5 Carretera Antigua a Coatepec
No. 351 Congregación "El Haya",
Xalapa, 91070, Veracruz, México
sonia.gallina@inecol.edu.mx

Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter

Editores:
Mario Zunino & Antonio Melic

Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)
Monografías 3er Cer Milenio M3M, vol. 7 (2007)
I.S.B.N. 978-84-935872-1-5
30 Noviembre 2007
pp: 193–202.

Información sobre la publicación:
www.sea-entomologia.org

MODELO DE EVALUACIÓN DE HÁBITAT PARA EL VENADO COLA BLANCA EN UN BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO EN MÉXICO*

Christian Alejandro Delfín-Alfonso & Sonia A. Gallina Tessaro

* **Dedicamos este trabajo a Gonzalo Halffter en ocasión de su 75 cumpleaños.**

Resumen: El establecimiento de UMAS (Unidades para la conservación, manejo y aprovechamiento sustentable de la vida silvestre) en el caso particular de venado cola blanca, debe estar supeditada a la evaluación del hábitat, como la etapa preliminar más importante para presentar elementos de juicio en la toma de decisiones en la conservación y aprovechamiento de la especie. Por tal motivo, se evaluó y clasificó el hábitat para el venado cola blanca en un bosque tropical caducifolio en la Mixteca Poblana del municipio de Teotlalco, Puebla, México; para esto, se aplicó un Modelo de Unidad de Hábitat Óptimo para el Venado (MUHOV) que aquí se propone basado en los resultados de estudios sobre venados realizados en un área protegida: la Reserva Chamela-Cuixmala, en Jalisco, donde se concentran los atributos mínimos más importantes para la reproducción y supervivencia de los venados, así como una metodología rápida y eficiente para medir y evaluar cada uno de los atributos del hábitat. El hábitat se dividió en Unidades de Hábitat (UH) definidas como Unidades de Vegetación (UV) que contienen en su interior un arreglo espacio temporal adecuado de los atributos bióticos y abióticos considerados de relevancia: agua libre, área mínima disponible, temperatura, pendiente, orientación de las laderas, cobertura de protección y alimento. A cada atributo se le asignó un valor de importancia (VIC) que oscila de uno a tres y se calculó un índice de importancia del atributo con el VIC (IIA); con los índices de importancia, se generó un mapa para cada atributo. Posteriormente se obtuvo el índice de calidad del hábitat (HIQ) de cada UH y con ello un mapa de calidad del hábitat. Como último paso, se adecuó el MUHOV con los valores obtenidos, para posteriores evaluaciones en otras zonas. Finalmente se dictan recomendaciones para el establecimiento y operación de la UMA con fines de aprovechamiento de venado cola blanca mexicano (*Odocoileus virginianus mexicanus* (Gmelin, 1788)) en la Mixteca Poblana.

Palabras clave: Venado cola blanca, hábitat, evaluación, calidad, índice, modelo, vegetación.

A habitat assessment model for the white-tailed deer in a Mexican deciduous tropical forest

Abstract: A habitat evaluation model to white-tailed deer in tropical deciduous forest in México. The establishment of UMA's (Units for conservation, management and sustainable use of the wildlife), in México, particularly in the case of white-tailed deer should be based in the habitat evaluation as the most important preliminary element for decision making in conservation and use of species. For such a reason, the habitat for the white-tailed deer was evaluated and classified in a tropical dry forest of the Mixteca Poblana in the municipality of Teotlalco, Puebla, Mexico. The proposed Model of Optimal Habitat Unit for Deer (MOHUD) was applied, where the most important attributes for the deer's reproduction and survival are applied, as well as a quick and efficient methodology to measure and evaluate each one of the habitat attributes. The habitat was divided in Habitat Units (HU) defined as Vegetation Units (VU) which contains a time-space arrangement of the appropriate physical and biotic attributes considered relevant: free water (available water), available minimum area, temperature, slope, aspect, cover and food. A Value of Importance (VIC) for each attribute was assigned, which varies from 1 to 3 and an Index of Importance for each attribute was also obtained (IIA); the indexes of importance were used to generate a map for each attribute. The Index of Habitat Quality was obtained (IHQ) for each HU to generate a map of the habitat's quality. The MOHUD was adapted with these values for later evaluations in other areas. Finally recommendations to establish and operate the UMA for Mexican white tailed-deer (*Odocoileus virginianus mexicanus* (Gmelin, 1788)) in the Mixteca Poblana were made.

Key words: white-tailed deer, habitat, evaluation, quality, index, model, vegetation.

Modèle d'évaluation d'habitat pour le cerf à queue blanche dans une forêt tropicale décidue mexicaine

Résumé: Un modèle d'évaluation de l'habitat pour le cerf à queue blanche dans une forêt tropicale à feuilles caduques au Mexique. L'établissement d'UMAS (Unités pour la conservation, gestion et exploitation soutenable de la vie silvestre), dans ce cas, du cerf à queue blanche, doit être fondé sur une évaluation de l'habitat, en tant qu'étape préliminaire fondamentale pour obtenir des éléments de choix au moment de décider au sujet de la conservation et de l'exploitation de cette espèce. Sur cette prémisse, on a évalué et classifié l'habitat pour le cerf à queue blanche dans un bois tropical à feuilles caduques de la Mixteca Poblana, dans le territoire de la commune de Teotlalco (Mexique, Etat de Puebla). On a appliqué un Modèle de l'Habitat Meilleur pour le Cerf (acronyme espagnol MUHOV), que l'on propose dans ce travail et qui se base sur les résultats des études sur les cerfs qui avaient été conduits dans une aire protégée, la Réserve Chamela – Cuixmala, Jalisco, où l'on retrouve les conditions minimales les plus importantes pour la reproduction et la survie des cerfs, en adoptant une méthodologie et efficace pour mesurer et évaluer chacune des caractéristiques de l'habitat. Ce dernier a été subdivisé en Unités d'Habitat (UH), définies comme Unités de Végétation (UV) qui présentent un arrangement spatio-temporel convenable des caractéristiques considérées d'importance : eau disponible, aire minimale disponible, température, pente, orientation des versants, couverture de protection et ressources alimentaires. On attribua à chaque caractéristique une valeur d'importance (VIC) qui varie entre 1 et 3, et on calcula aussi un index d'importance pour chacune (IIA). Sur la base des index d'importance on obtint une carte de la qualité de l'habitat pour chaque caractéristique. Ensuite on calcula l'index de qualité de l'habitat (HIQ) pour chaque UH et de là une carte générale de qualité de l'habitat. Comme dernière étape, on adapta le MUHOV avec les valeurs obtenues, pour l'appliquer à de futures recherches et à de différents territoires. On conclut par de recommandations pour l'établissement et la mise en fonction de l'UMA finalisée à l'exploitation du cerf à queue blanche mexicain (*Odocoileus virginianus mexicanus* (Gmelin, 1788)) dans la Mixteca Poblana

Mots clé: Cerf à queue blanche, habitat, évaluation, qualité, index, modèle, végétation

1. Introducción

La operación de Unidades para la conservación, manejo y aprovechamiento sustentable de la vida silvestre (UMA's) provee alternativas viables que permiten la propagación de especies y la elaboración de productos y subproductos derivados de la vida silvestre que puedan ser incorporados al mercado legal. Este esquema alternativo de producción, propone por un lado, el cuidado y mantenimiento a largo plazo del medio ambiente, y por el otro, la planificación del aprovechamiento racional de los recursos (SEMARNAP, 1997). Basado en este marco, la evaluación cualitativa y cuantitativa de los atributos del hábitat, es la herramienta más importante con fines de planificación y gestión del manejo de la fauna silvestre en las UMA's; esta evaluación, sirve para establecer relaciones y comprender las formas de respuesta a los factores ambientales de las especies (Matteucci y Colma, 1982) y explica los procesos que se desarrollan dentro de su ambiente que influyen los procesos que contribuyeron a la historia evolutiva y adaptación de las especies (Block y Brennan, 1993).

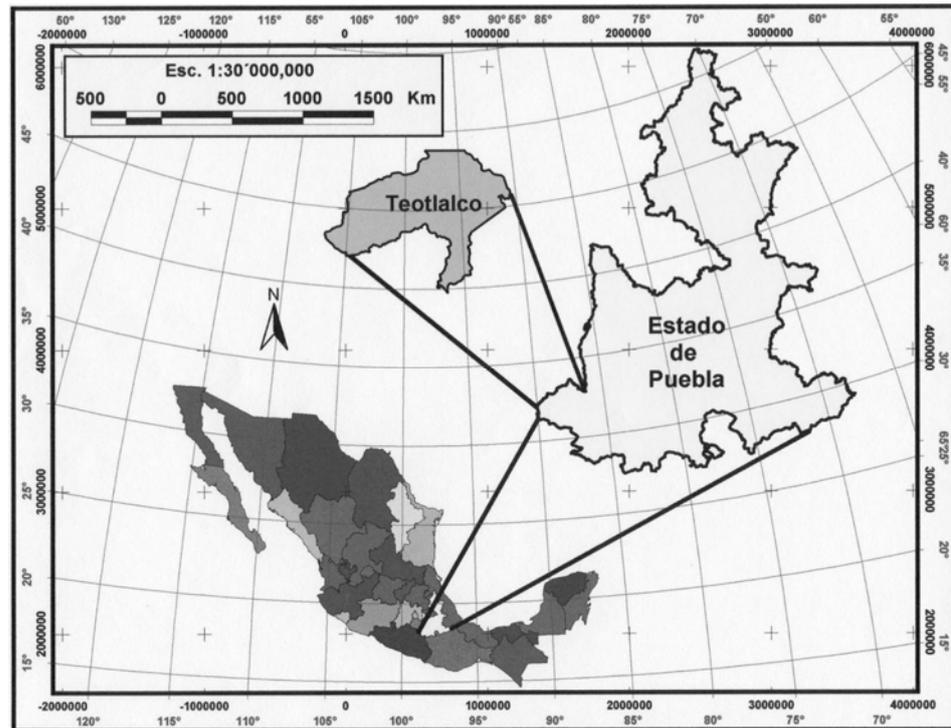
El hábitat es la suma total de los factores del medio ambiente que una especie animal requiere para realizar sus funciones de supervivencia y reproducción en un área dada (Trefethen, 1964; Hail *et al.*, 1997). Hail *et al.* (1997) reconocen que la "calidad del hábitat" se refiere a la habilidad del ambiente para proporcionar las condiciones apropiadas para la persistencia del individuo y de la población, y debe ser considerado una variable continua basada en los recursos disponibles para la supervivencia, reproducción y la persistencia de la población respectivamente.

Para el caso del venado cola blanca, el estudio de su hábitat es prioritario para la toma de decisiones y debe incluir la evaluación de los requerimientos básicos para cubrir sus necesidades, tales como disponibilidad de alimento, agua y cobertura de protección (Gallina, 1994; Álvarez, 1995). Los venados necesitan de varios tipos de vegetación para cubrir los requisitos de vida (Felix *et al.*, 2002), estos tipos de

vegetación se arreglan en unidades de paisajes, donde se integran todos los elementos básicos a través de una escala geográfica extensa, en donde se tienen las múltiples combinaciones de factores bióticos y abióticos en el tiempo (Morrison *et al.*, 1992). La combinación de estos factores dentro de una unidad de vegetación o unidad de hábitat tiene gran influencia en el ciclo de vida de los animales. La clasificación y evaluación de los dos tipos de factores, son una medida muy precisa para conocer la potencialidad de cada unidad de hábitat para el mantenimiento de la especie a largo plazo y nos proporciona un panorama claro para el establecimiento de áreas que puedan ser potencialmente aprovechadas de manera sustentable (McCoy y Bell, 1991; Boroski *et al.*, 1996; Van Deelen *et al.*, 1997; Felix *et al.*, 2002). En este sentido, el "hábitat óptimo" (*habitat suitability*) o "unidad de vegetación óptima" para el venado cola blanca, es aquella que le proporciona un arreglo espacio-temporal de los elementos ambientales que sea más propicio para su supervivencia y reproducción, el cual varía espacio-temporalmente en los ciclos de vida de los animales. Según Morrison *et al.* (1992) y Hansen (1980), elementos como la cobertura de protección ante la depredación, cobertura de protección térmica, agua, alimento y espacio físico, son imprescindibles para el desarrollo de sus funciones.

Los modelos y sus métodos de evaluación de hábitat para el venado cola blanca, han sido ampliamente propuestos y aplicados en diferentes áreas, como el de Short (1986) que incorpora principalmente atributos del hábitat relacionados con la fisiología de la especie y la capacidad de carga del sistema. Milne *et al.* (1989) en su modelo Bayesiano reconocen que la cobertura es uno de los elementos más importantes en la distribución de los venados. De igual forma, Mandujano (1994) propone una serie de variables bióticas del sistema como cobertura foliar, heterogeneidad, entre otras, sin embargo, al igual que Short (1986), no incluye atributos abióticos-físicos pero si

Fig. 1. Localización geográfica del municipio de Teotlalco en la Mixteca Poblana.



incluye el factor de presión antropogénica. Caso similar es el del modelo propuesto por Segura (1998), que ya incluye en su modelo de evaluación de hábitat, el atributo pendiente y el factor antropogénico.

La presencia y ausencia de alguno de los atributos antes mencionados, definen la probabilidad de la presencia de la especie, en este sentido, el bosque tropical caducifolio presenta atributos muy particulares para el venado cola blanca, sin embargo, para este tipo de vegetación pocos estudios han realizado evaluaciones con respecto a los requerimientos del venado. Para el bosque tropical caducifolio, se propone un modelo de hábitat, resultado de seis años de estudio en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, en el Estado de Jalisco, México (Mandujano *et al.*, 1994; Mandujano y Gallina, 1995; Sánchez-Rojas *et al.*, 1997; Arceo 1999).

El objetivo del presente trabajo, es proponer una herramienta metodológica para poder evaluar y clasificar el hábitat del venado cola blanca de manera rápida y con suficientes argumentos, en el bosque tropical caducifolio en el centro de México, proponiendo un modelo de evaluación con fines de manejo para el aprovechamiento y conservación de la especie.

2. Material y métodos

2.1. Área de estudio

El área se encuentra situada en la región Mixteca del Estado de Puebla; municipio de Teotlalco -Bienes Comunales de Teotlalco, en el centro de México (18° 11' 48" y 18° 31' 30" LN, 98° 46' 48" y 98° 55' 06" LO, Figura 1). Tiene una superficie de 132,54 km². La topografía es muy accidentada con cerriles y escarpados que presentan pendientes del 20 a más del 60%

(9° a 27°). El clima es subtropical (cálido y semi-cálido subhúmedo) con lluvias en verano, la temperatura media anual es de 24°C con los meses más calientes entre mayo y octubre, el mes más frío es enero. La precipitación varía entre 600 y 1000 mm anuales (García, 1973; COTECOCA, 1978). Cuenta con numerosas corrientes de agua temporales distribuidos en las sierras de suroeste a noreste que alimentan cuenca abajo a los ríos Tepalcingo y al Nexapa (INEGI, 1988), estas corrientes lavan las dos unidades de suelo que dominan la superficie del municipio, Feozem y Regosol; siendo el Feozem la unidad de suelo más productiva para la agricultura. La población del municipio se compone de un entramado mestizo-mixteco, donde solo el 2% habla su lengua indígena materna, las actividades productivas están basadas en la agricultura de temporal de granos de consumo primario como frijol, maíz y sorgo; la ganadería extensiva es una actividad dominante aunque precaria en su rendimiento. La vegetación es la característica de la Provincia Fisiográfica Meseta Neovolcánica (COTECOCA, 1978; Rzedowski, 1978; INEGI, 1984) donde domina el bosque tropical caducifolio asociado a vegetación secundaria arbustiva (*Bursera copallifera* – *Acacia cymbispina* – *Lippia verlandieri*) y arbórea (*Bursera morelensis* – *Ceiba parvifolia* – *Plumeria rubra* – *Spondia* sp. – *Pithecellobium dulce*), en menor grado se encuentra el bosque de encino (*Quercus glaucooides* – *Pseudosmodium perniciosum* – *Q. magnifolia* – *Q. obtusata*) con una buena cubierta de gramíneas (*Aristida* sp. – *Heteropogon contortus* – *Andropogon* sp. – *Cenchrus* sp. – *Muhlenbergia* sp.) asociado a altitudes de entre 1400 y 1800 msnm (COTECOCA, 1978; Rzedowski, 1978; INEGI, 1984; Villarreal-Espino Barros, 1999).

Tabla I. Descripción de los atributos del hábitat mínimos indispensables para el modelo

Atributo	Descripción	Fuente
Pendientes	a). Las pendientes presentes en el área que son utilizadas con mayor frecuencia por los venados se encuentran entre 2° (4%) y 13,5° (30%) de inclinación.	Sánchez-Rojas <i>et al.</i> (1997); Segura, (1998).
Orientación de laderas	b). La orientación de las laderas que son utilizadas con mayor frecuencia por las condiciones microclimáticas, se encuentran orientadas hacia el Norte, Noroeste y Noreste, siendo las de mayor importancia las laderas con orientación Norte.	Sánchez-Rojas <i>et al.</i> (1997)
Área mínima	c). El Área mínima de la unidad debe ser de 33 ha, derivadas del promedio de los ámbitos hogareños mínimos registrados en selva baja caducifolia y en la planicie costera del Golfo de México.	Sánchez-Rojas <i>et al.</i> (1997); Short (1986)
Cobertura de protección	d). El 20 % del terreno debe tener cobertura arbórea utilizada como protección contra la radiación solar, es uno de los atributos más importantes.	Short (1986), Mysterud & Ostbye (1999)
Temperatura	e). La Temperatura debe ser < de 30° para evitar la pérdida de agua por evapotranspiración.	Kellogg (1956); Ockenfels & Bissonette, (1984).
Agua disponible	f). Agua libre (< de 1600 m de distancia a la fuente más cercana de la unidad de hábitat).	Short (1986)
Alimento disponible	g). Alimento disponible (No. Máximo de especies potencialmente comestibles en el sitio a evaluar).	Este estudio
Caminos, veredas, asentamientos humanos	h). Distancia a las fuentes de presión antropogénica (caminos, veredas, asentamientos humanos) como amenazas, calculadas a una distancia mínima de la UV de 500 m.	Segura (1998), este estudio

2.2. Descripción del Modelo de Unidad de Hábitat Óptimo para el Venado Cola Blanca Mexicano (MUHOV) propuesto.

El MUHOV, está basado en el Procedimiento de Evaluación del Hábitat para fauna (HEP por sus siglas en inglés) desarrollado por el U. S. Fish & Wildlife Service (1991) y siguiendo la metodología usada por Cole & Smith (1983); el modelo siete atributos y una fuente de presión antropogénica como amenaza (Tabla I). De estos atributos, cuatro se encuentran documentados como los mínimos necesarios para el venado en su ciclo de vida, los tres restantes y la amenaza, no se encuentran documentados en México como de importancia para los venados.

El modelo asume que el valor de las áreas potenciales para uso por los venados, es estimado como un “Índice de Calidad” (IQ) en una escala del 0 a 1. Este valor se calcula por medio de un Índice de Importancia del Atributo (IIA). El primer paso es asignarle subjetivamente un “Valor de Importancia” (VIC) a cada clase de acuerdo con la relevancia que representa cada atributo para la especie, donde el mayor valor asignado significa el de mayor importancia. Posteriormente, se calcula el IIA, dividiendo el VIC asignado entre “n” clases del atributo en cuestión (Ecuación 1) y normalizado a 1 con el valor más alto que resulte. Los valores deben estar en la escala del 0 a 1, donde 1 significa el índice más alto de importancia, clasificándolo como un atributo de “Alta Calidad” y el valor más bajo como de “Baja Calidad” o “Inapropiado” (Tabla II).

$$\text{Ecuación 1} \quad IIA = \frac{VIC}{n}$$

A cada carta temática generada para cada atributo, se le asignan los valores de los atributos correspondientes del VIC, IIA e incluye la distribución espacial de cada clase por atributo. Se realizan inter-

secciones pareadas con la herramienta Intersect features para Arc View 3.2 para obtener el mayor número de atributos para cada unidad de vegetación. Finalmente se calcula, el HIQ (Índice de Calidad de cada UH) para cada Unidad de Vegetación, generado a partir la función matemática del U.S. Fish & Wildlife Service (1991):

Ecuación 2

$$HIQ = \frac{\{v_1 + v_2 + v_3 + v_4 + \dots v_n\}}{n_v}$$

donde $v_1 + v_2 + v_3 + v_4 + \dots v_n$ son las variables a sumar dentro de una unidad de hábitat y n_v es el número de variables. Para efectos del modelo, la Ecuación 3 incluye un “Valor de Presión” (Vp) ejercido por las actividades antropogénicas (efectos por presencia de caminos, brechas y veredas y los asentamientos humanos). El Vp , es un valor cualitativo que va de 0 a 0,25, donde 0 significa una presión alta y 0,25 una presión baja, por lo tanto, la expresión matemática final del modelo se muestra en la Ecuación 3.

$$HIQ = \frac{\{(a_1 + a_2 + a_3 + a_4 + 2a_5 + 2a_6 + 2a_7) + Vp\}}{\sum a_n + Vp}$$

donde las variables son subtituladas por el término “atributo”, se refieren al IIA obtenido para cada una (a_n) son: a_1 : orientación, a_2 : pendientes, a_3 : temperatura, a_4 : área mínima, a_5 : cobertura, a_6 : alimento, a_7 : distancia a la fuente de agua. Los atributos $2a_5$, $2a_6$ y $2a_7$, son ponderados al mutiplicarlos, debido a que éstos son considerados como de suma importancia para los venados, por encima de los demás. Finalmente, basado en la distribución espacial de los diferentes valores de las UH, se obtiene un mapa final de calidad de hábitat para el venado, donde se muestra el HIQ de cada UH y la superficie que ocupa cada una.

Tabla II. Asignación del VIC para cada atributo

Atributo	Intervalos	VIC	Clases del atributo	IIA	Calidad
Temperatura (°C)	10 a 21	3	3	1,000	Alta
	21 a 30	2		0,667	Media
	> 30	1		0,333	Baja
Pendiente (%)	0-9 ° (0-20%)	3	3	1,000	Alta
	9-13,5 ° (20 a 30%)	2		0,667	Media
	13,5-45 ° (30 a 100%)	1		0,333	Baja
Orientación de la ladera	N	4	4	1,000	Alta
	NW, NE	3		0,750	Media-Alta
	P	2		0,500	Media
	S, SW, SE	1		0,250	Baja
Cobertura arbórea (altura del dosel en m)	7,5	4	4	1,000	Alta
	7	3		0,750	Alta
	5,5	2		0,500	Media
	3,5	1		0,250	Media
Cobertura arbustiva (altura del dosel en m)	2	3	3	1,000	Media
	1,8	2		0,667	Media-baja
	1,5	1		0,333	Baja
Área mínima (ha)	5-33 ha	1	4	0,250	Inapropiada
	33-100 ha	2		0,500	Baja
	100-200 ha	3		0,750	Media
	> 200 ha	4		1,000	Alta
Alimento (no. spp.)	>15 spp.	4	4	1,000	Alta
	15 a 10 spp.	3		0,750	Media
	10 a 5 spp.	2		0,500	Baja
	< 5 spp.	1		0,250	Inapropiada
Distancia a las fuentes de agua (m)	0 a 500	4	4	1,000	Alta
	500 a 1000	3		0,750	Media
	1000 a 1500	2		0,500	Baja
	> 1500	1		0,250	Inapropiada
Distancia de la fuente de presión (m)	S/presión	0	3	0,000	Alta
	> 500 m	1		0,250	Media
	< 500 m	2		0,500	Baja

Tabla III. Asociaciones vegetales (UV) determinadas en el área de estudio, número de especies potencialmente comestibles por venados, VIC e IIA y cantidad de UH por UV

Tipo de asociación	Clave	Uso de suelo y vegetación (UV)	No. sp.	VIC	IIA	UH	Área (ha)	Perímetro (km)
Tropical	BCA	Selva Baja Caducifolia/ Vegetación Secundaria Arbórea	15	3	1	2	263,31	23,47
	BCAr	Selva Baja Caducifolia / Vegetación Secundaria Arbustiva	14	3	1	7	6.569,12	300,56
	BC	Selva Baja Caducifolia	15	3	1	12	1.301,69	102,42
Templada	Q	Bosque de <i>Quercus</i> sp.	9	2	0,7	2	347,01	30,61
	Qp	Bosque de <i>Quercus</i> sp. Perturbado	7	2	0,7	2	95,86	7,22
	I	Pastizal Inducido	1	0	0	23	1.393,14	134,87
Antropizada	RA	Agricultura de Riego / Cultivos anuales (erosión)	4	1	0,3	1	65,83	7,37
	Ta	Agricultura Temporal / Cultivos anuales (erosión)	6	1	0,3	6	2.906,10	111,51
	U	Afectación Urbana y Suburbana	0	0	0	4	312,25	16,52
Total			71	15	5	59	13.254,31	734,55

3. Resultados

3.1 Clasificación de las Unidades de Vegetación

Se identificaron nueve asociaciones vegetales a partir del análisis efectuado, tres de ellas pertenecen a asociaciones tropicales de Selva Baja Caducifolia, dos asociaciones templadas de Bosque de *Quercus* o Encinares y tres asociaciones que han sido modificadas por diversas acciones antropogénicas que se denominan como Asociaciones Antropizadas. Fue obtenido un total de 59 polígonos o "Unidades de Hábitat" (UH) que forman un mosaico heterogéneo en el municipio (Tabla III, Figura 2).

Hacia el interior de ésta asociaciones, fue posible registrar a partir de varias fuentes de información, diversas especies que han sido reportadas como potencialmente comestibles por los venados y que representan un fuerte indicio de la calidad del hábitat. El número máximo de especies comestibles que se registró fue de 15 compartido en dos asociaciones (Tabla III), mismas que obtuvieron el VIC más alto y por ende un IIA de 1. La gama de valores de IIA va de 0,33 a 1 siendo este último el de mayor relevancia para los animales y está representado por

Tabla IV. Valores del HIQ obtenidos con la aplicación del modelo.

HIQ	% de Uso	UH	UV	Área (ha)	Total (ha) /%	Calidad de UV
0,8-0,9	80-100	2	BCAr	5.116,5	5.996,8 45,2%	Alta
		5	BC	677		
		1	Q	151,6		
		1	Qp	51,6		
0,6-0,8	60-80	4	BCAr	1.443	2.570,6 19,4%	Media
		2	BCA	263,3		
		7	BC	624,7		
		1	Q	195,4		
0,4-0,6	40-60	1	BCAr	9,6	925,0 7,0%	Baja
		8	I	915,4		
< 0,40	< 40	15	I	477,8	3.762,0 28,4%	Inapropiada
		6	TAe	2.906,1		
		1	RA	65,8		
		4	U	312,3		
Total		59		13.254,3	13.254,3	

especies tanto arbóreas como arbustivas de estratos que van desde 1,5 hasta los 7,5 m de altura y serán descritas más adelante. Las asociaciones que se obtuvieron se muestran en la Tabla III.

La UV que más UH o polígonos presentó fue la descrita como Pastizal Inducido con 23, pero solo representa 10,5 % del total del municipio. Por el contrario la UV que mayor superficie ocupa (49,6 %) es la denominada “Selva Baja Caducifolia y Vegetación secundaria Arbustiva”.

3.2 Evaluación de las UH (HIQ)

Fueron obtenidos en total 31 valores diferentes de HIQ de las 59 UH evaluadas, distribuidos en 4 categorías de calidad, las categorías de agrupación de los HIQ fueron: 0-0,4 “Calidad Inapropiada”, 0,4-0,6 “Calidad Baja”, 0,6-0,8 “Calidad Media” y de 0,8 a 0,9 denominada “Calidad Alta” (Tabla IV). De acuerdo con el modelo, ninguna UV obtuvo un HIQ igual a 1, es decir que al menos la ausencia de un atributo es limitante para los venados. El HIQ más alto obtenido es el del bosque tropical caducifolio (0,9) y el de menor valor fueron las áreas de pastizales y de cultivos de cualquier tipo. Aproximadamente 45 % de la superficie del municipio, presenta valores de calidad entre 0,8 y 0,9 (Figura 2) lo que significa que la mayoría del área de estudio es potencialmente favorable para ser aprovechada por los venados. El 19 % restante (2.570,6 ha) es de calidad media y por tanto marginalmente útil.

Las UV más representativas de esta última condición son la BCAr y la BC con al menos 2.000 ha con un HIQ de entre 0,6 y 0,8. El 35 % (4.686,9 ha) presenta condiciones de hábitat poco propicias para los venados. Esta superficie está en su mayoría dominada por pastizales inducidos y zonas de cultivos (Tabla IV, Figura 3), que suelen ser de uso muy restringido para los venados, ya que no tiene la cobertura necesaria, por lo tanto son consideradas unidades pobres.

Al menos 12 UH de 4 UV (dos de asociaciones tropicales y dos más de templadas) fueron identificadas como de alta calidad, esto sugiere que al menos 20 % de las UH presentan condiciones favorables para

los venados. En consecuencia, se podría esperar que la concentración de venados en esta zona sea más elevada que las consideradas de baja calidad ya que permiten tener sitios de refugio contra condiciones climáticas adversas y contra depredación, así como disponibilidad de alimento y zonas de apareamiento y crianza.

3.3 Comprobación del modelo

Aunque no fue posible realizar muestreos sistemáticos para estimar la densidad poblacional de los venados en el municipio, se hizo un primer acercamiento en la validación del modelo con los resultados obtenidos en otro estudio en el mismo municipio por realizado por Villarreal-Espino Barros (1999). Los resultados de densidad de venados estimada en la época seca del año de 1999, fue de 1 ind/25,8 ha (3,87 ind/km² ó 0,0387 ind/ha). Esta densidad es mucho más baja que la obtenida en otros estudios (11 ind/km² ó 0,11 ind/ha) en zonas de selva baja caducifolia (Mandujano y Gallina, 1995), sin embargo, es un buen indicador de la abundancia relativa ($X=0,045$) de la especie en el municipio, por lo que podríamos esperar que la abundancia absoluta de animales en UV naturales fuera aproximadamente de 332 animales. Al momento de georeferir las parcelas de muestreo, se corroboró que a pesar de existir una densidad poblacional relativamente baja, los rastros de los animales se encontraron en zonas de alta calidad (Tabla V).

Por otra parte, en el mismo estudio (Villarreal-Espino Barros, 1999) los rastros se distribuyeron de forma agregada hacia la zona suroeste y noroeste del municipio, cerca de Teotlalco Viejo y El Paredón. Estos sitios que se encuentran alejados de la presión antropogénica, presentan una temperatura inferior a los 30 ° C y la vegetación presentó IIA altos al igual que el HIQ. Las unidades de vegetación como el Bosque de *Quercus* y la Selva Baja Caducifolia de las UH determinadas como de alta calidad (Tabla IV, Figura 3) se encuentran precisamente en estos puntos cardinales y por ende, son sitios con menor presión en cuanto a la introducción del ganado y presencia de cultivos; aunque están sujetas a presiones de tala para extracción de leña.

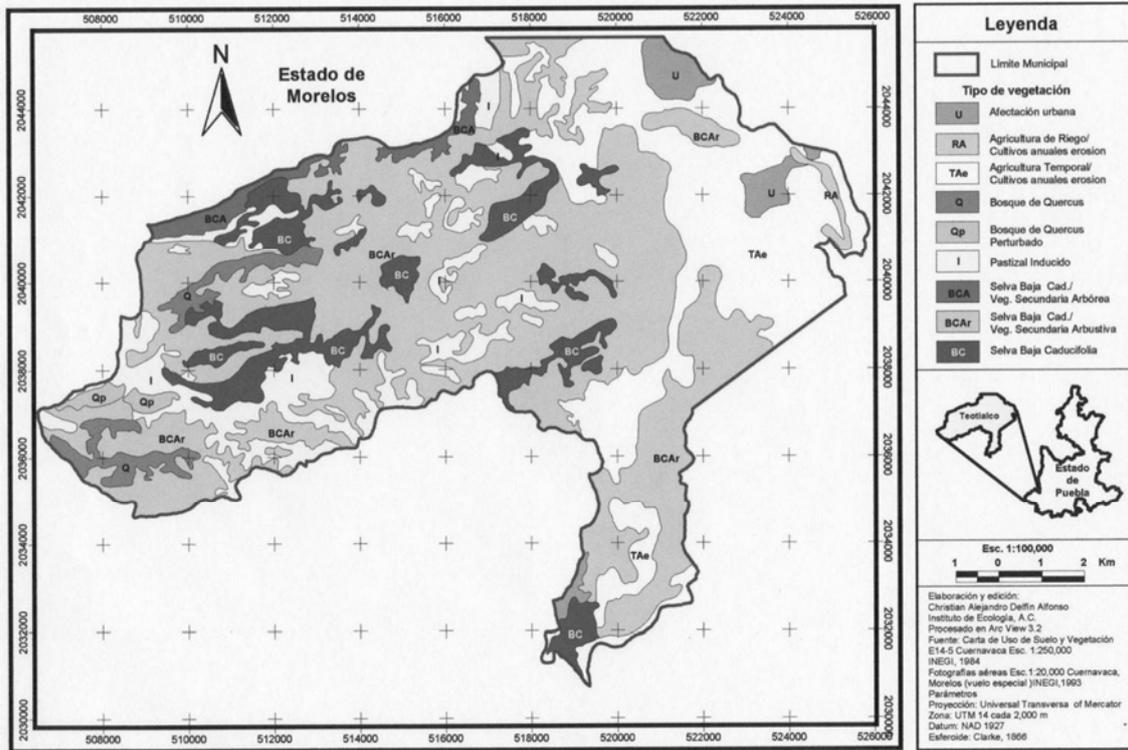


Fig. 2. Vegetación y uso del suelo (UV) en el municipio de Teotlalco, Puebla, México

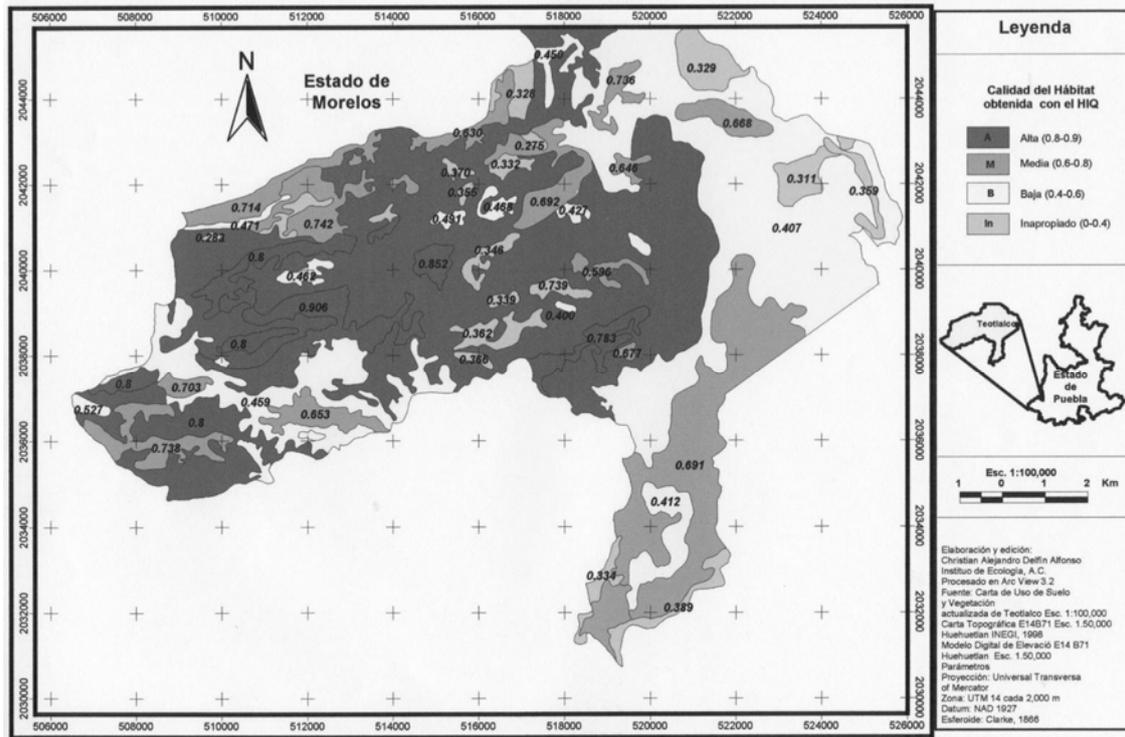


Fig. 3. Valores obtenidos del HIQ con la aplicación del modelo.

4. Discusión

El Modelo de Unidad de Hábitat Óptimo para el Venado Cola Blanca (MUHOV), fue diseñado principalmente para realizar comparaciones entre diferentes áreas en un tiempo dado o en diferentes períodos de tiempo en una misma área, así como para documentar

de forma rápida y con un mínimo de datos, la calidad y cantidad de hábitat potencial disponible para los venados.

Este modelo trata de incorporar el mayor número de atributos bióticos y abióticos que han sido

Tabla V. Datos del muestreo realizado por Villarreal-Espino Barros (1999) y la UV donde se establecieron las parcelas. Nota: Calidad A = Alta, M = Media, B = Baja e In = Inapropiada

Nombre del Paraje	Grupos fecales	Clave UV	HIQ	Calidad
El Paredón	3	BCAr, Q	0,8, 0,8	A
La Encinera	1	BC, Q	0,9, 0,8	A
Texcal Blanco	5	BC	0,74	M
Barranca Zapote	1	BCAr, I	0,8, 0,47	A, B
Cerro La Pala	2	BCAr, BC	0,8, 0,69	A, M
Cuahulote	1	BCAr, BC	0,8, 0,60	A, M
Tianguicingo	1	BCAr, I	0,8, 0,33	A, In
Barranca Pasantla	6	BCAr, BC	0,8, 0,9	A

propuestos por diferentes autores (Mandujano *et al.*, 1994; Mandujano y Gallin, 1995; Sánchez-Rojas *et al.*, 1997; Arceo, 1999; Short, 1986; Segura, 1998) y que se documentan ampliamente en la bibliografía. Además es de aplicación rápida para la toma de decisiones, así como para identificar zonas prioritarias para futuros trabajos de campo que permitan corroborar los atributos en relación con la presencia/ausencia de los venados. Se encontró que los atributos del hábitat (orientación, pendientes y temperatura) suelen ser limitantes para el cálculo de la disponibilidad de hábitat potencial que pueda ser explotado por los animales, por lo que se consideró adecuado incluirlos en el desarrollo del modelo.

Cabe mencionar que a pesar de no haber podido realizar un muestreo sistematizado de la densidad poblacional para su comprobación como Segura (1998) o de la capacidad de carga del sistema como Short (1986), los valores de los atributos incluidos en la evaluación que reflejan HIQ cercanos a 1, pueden ser un buen indicador de la capacidad de carga y por ende del hábitat potencial del venado, y debe tomarse como un modelo de evaluación cualitativa que constantemente puede estar cambiando sus atributos, conforme cambian las condiciones del hábitat como latitud, tipo de vegetación, clima, entre otras.

El atributo que más afecta el cálculo del HIQ con este modelo, es la temperatura, ya que al menos 48,37 % del municipio presenta una temperatura superior a los 30 °C. Cabe mencionar que la superficie con este valor de temperatura está estrechamente relacionada con el Vp. El valor de presión va de alto a moderado y es donde se localizan las zonas con cultivos, pastizales y ganadería y en consecuencia, los asentamientos humanos con el mayor número de pobladores (Tlaucingo, Teotlalco, Santa Cruz y Tlayehualco). El atributo "temperatura", a pesar de estar restringiendo potencialmente la explotación de los hábitats por parte de los venados, son los sitios preferidos para efectuar actividades como agricultura y ganadería, es decir, que están sujetos a fuertes presiones antropogénicas. Estos resultados concuerdan con lo encontrado por Segura (1998), donde las zonas sujetas a mayor presión antropogénicas no son utilizadas por los animales.

Otro atributo no menos importante es la orientación de las laderas, un total del 1.736,21 ha con

asociaciones tropicales y templadas presentan un IIA de 0,33, considerado como de baja calidad de 6.256,2 ha con esta clase de orientación. Este atributo puede ser de suma importancia para la distribución de los animales, ya que implica consecuencias de alto riesgo como la exposición a la radiación solar que influye directamente en problemas como deshidratación por pérdida de agua. Sánchez-Rojas *et al.* (1997) encontraron en selvas bajas caducifolias que la preferencia de los venados por las laderas con exposición Norte es alta y de acuerdo con esto, en este trabajo, la primera aproximación de la comprobación del modelo con los censos realizados por Villarreal-Espino Barros (1999) indican su presencia en sitios que presentan esta orientación, además de que los sitios encontrados con un HIQ alto presentan estratos de cobertura de protección termal adecuados para los animales.

El atributo agua parece no afectar a las asociaciones determinadas en este estudio, ya que sólo 198,7 ha no tienen presencia de agua libre en un radio de 1.600 m, distancia que ha sido considerada como la mínima entre una fuente de agua y los venados (Jageman, 1984; Short, 1986) y esta superficie se encuentra ocupada por pastizales y tierras de cultivos temporales en 96 %. Por tales motivos, no tiene una repercusión directa en la distribución y explotación de los hábitats por parte de los venados. Sin embargo, es un atributo que debe ser considerado en la evaluación del hábitat en otras zonas, ya que los resultados encontrados en este trabajo, no le deben restar su importancia. Por tal motivo, y de acuerdo con los modelos documentados (Mandujano, 1994; Segura, 1998; Jageman, 1984; Short, 1986; Bello, 2001) el atributo agua es de suma importancia en la evaluación del hábitat en cualquier latitud de distribución de los venados.

En cuanto al atributo alimento, no fue posible conocer con exactitud el número de especies óptimo que deben tener las unidades de vegetación para que sean potencialmente utilizadas por los animales. Este atributo, necesita ser evaluado en campo, sin embargo, fue posible obtener información en la literatura (COTECOCA, 1978; Rzedowski, 1978; INEGI, 1984). El número máximo de especies que fue registrada en una UV (15), no representa ninguna relación directa del número de plantas comestibles que necesitan los venados. Este atributo puede ser el más variable en cuanto a su disponibilidad, debido a las condiciones

climáticas de la zona y a las asociaciones vegetales presentes, sin embargo, la flexibilidad del modelo, asume que puede ser aplicado en diversas épocas del año para poder obtener un HIQ más aproximado a lo que sucede en la realidad.

5. Conclusiones

La aplicación del modelo propuesto, se encuentra principalmente restringida por la falta de datos en campo sobre los atributos bióticos como alimento, cobertura y agua, que deberán ser considerados para la aplicación del modelo en otras latitudes con condiciones similares. Es de suma importancia, que se considere que esta evaluación fue hecha sin el efecto temporal, es decir, no fue aplicado el modelo para las diferentes épocas del año como la sequía y la época de lluvias. Para efectos de una mejor aplicación, el modelo debe ser validado en estas dos épocas, con el fin de tener la mayor representatividad de los atributos a evaluar.

Las Unidades de Vegetación que resultaron con los más altos HIQ son las establecidas en la zona Oeste del municipio, representadas principalmente por las asociaciones tropicales como la selva baja caducifolia, la selva baja caducifolia con vegetación secundaria arbustiva de *Bursera copallifera* – *Acacia cymbispina* – *Lippia berlandieri*, sin embargo, el Bosque de *Quercus* sp. Asociado a vegetación secundaria arbustiva de *Pseudosmodium perniciosum* también representa un hábitat de calidad alta. Estas unidades de vegetación deben ser sujetas a acciones de conservación para poder asegurar la permanencia de la fauna en general de la región.

La agricultura de temporal extensiva desarrollada en Teotlalco, podría afectar en un futuro si se pretende seguir ampliando su frontera dentro de las áreas determinadas como hábitats de buena calidad para los venados, ocasionando esto un conflicto directo con los tenedores de la tierra por la intromisión de los animales a sus cultivos. Los cultivos temporales establecidos en las mesetas utilizadas por

los pobladores como terrazas, pueden ser un fuerte impedimento en la distribución potencial de los animales, ya que presentan pendientes menores a 20 % que son las óptimas para los venados.

Los fenómenos climáticos de relevancia son las sequías y el carácter torrencial de las lluvias que llegan a afectar la producción agropecuaria, sin embargo, un hecho favorable, es que no se presentan heladas. La zona presenta una temporada de sequía muy marcada que va del mes de noviembre al mes de mayo con temperaturas que llegan a rebasar el límite termoneutral de los venados (> 30 °C) (Kellogg, 1956). Los meses más lluviosos que se presentan en la temporada de lluvias son julio, agosto y septiembre con un promedio mensual de 123 mm en tan solo 3 meses y representa 12 % de la precipitación promedio anual; no obstante, la disponibilidad de agua libre en la zona se ve seriamente afectada por la evaporación que excede la precipitación media anual (171,1 mm evaporados vs. 49,2 mm PP). Por tanto, la distribución espaciotemporal del agua en el municipio es relativamente homogénea; sin embargo, su temporalidad puede ser un factor limitante en la explotación de unidades con valores altos de IIA de alimento y cobertura.

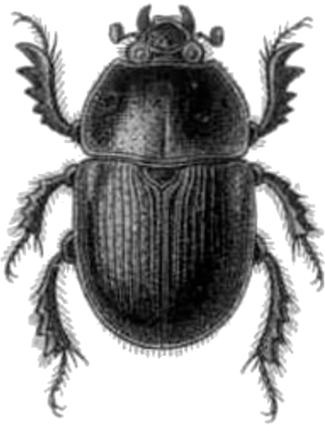
La construcción de caminos ha sido en gran medida limitado por la topografía de su terreno, sin embargo ha sido evidente la colonización de las zonas más alejadas del municipio en un corto tiempo. Esta tendencia natural se ve disparada por la necesidad de expandir la frontera agrícola (cultivos de cacahuate y jamaica) y la extracción de productos silvestres como el copal utilizado como incienso, que en conjunto, ejercen una presión sobre el hábitat del venado, restando así, una superficie importante de vegetación que puede ser utilizada por la fauna silvestre.

Es posible reconocer que al menos 50 % de la superficie del municipio presenta HIQ con valores de calidad Media a Alta, por ende, la superficie de explotación obtenida con la aplicación del MUHOV puede ser de gran relevancia para el establecimiento y operación de la UMA.

Bibliografía

- Álvarez, S. 1995. *Estudio poblacional y hábitat del venado bura (Odocoileus hemionus peninsulae) en la Sierra de la Laguna*, B. C. S. Tesis de Maestría. Fac. de Ciencias, UNAM, México. D. F., 99 pp. más apéndices (4).
- Arceo, G. 1999. *Hábitos alimentarios del venado cola blanca en un bosque tropical caducifolio de México*. Tesis de Maestría, Fac. de Ciencias, UNAM, México, D. F.
- Bello, J. 2001. *Comportamiento del venado cola blanca texano en dos sitios con distinto manejo de agua en el Noreste de México*. Tesis Doctoral. Instituto de Ecología, A.C. (INECOL), Xalapa, Ver., México, 145 pp.
- Block, W. M & L. A. Brennan. 1993. The habitat concept in ornithology: Theory and applications. Pages 35-91 in D. M. Power, ed. *Current ornithology*. Vol. 11. Plenum press, New York, N.Y.
- Borosky, B. B., R. H. Barret, I. C. Timossi & J. G. Kie. 1996. Modelling habitat suitability for black-tailed deer (*Odocoileus hemionus columbianus*) in heterogeneous landscape. *Forest Ecology and Management*, 88: 157-165.
- Cole, C. & R. Smith. 1983. *Habitat suitability indices for monitoring wildlife populations-an evaluation*. Transaction of the North American Wildlife and Natural Resources Conference 48: 367-375.
- COTECOCA. 1978. *Puebla y Tlaxcala*. Pp. 35-96. In: Comisión Técnico Consultiva para la determinación Regional de los Coeficientes de Agostadero. SARH, Subsec. de Ganadería, México.

- Felix, A. B., H. Campa, K. F. Millenbah, S. L. Panken, S. R. Winterstein & W. E. Moritz. 2002. Applications of using a landscape-scale model to quantify white-tailed deer habitat potential in Michigan, U.S.A. *Z. Jadwiss. Supplement* 48: 107-114.
- Gallina, S. 1994. Uso del hábitat por el venado cola blanca en la Reserva de la Biosfera La Michilía, México. Pp 229-314. In: *Ecología y manejo del venado cola blanca en México y Costa Rica*. C. Vaughan & M. Rodríguez (eds.) Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.
- García, E. 1973. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen*. Instituto de Geografía, UNAM. México, D. F. 246 pp.
- Hail, L. S., P. R. Krausman & M. L. Morrison. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildl. Soc. Bull.* 25(1): 173-182.
- Hansen, C. G. 1980. Habitat Evaluation. Pp. 320-335. In: *The Desert Bighorn: its life history, ecology and management*. Monson, G & L. Summer (eds.) The University of Arizona Press.
- INEGI, 1984. *Carta de Uso de Suelo y Vegetación*, Esc. 1:250,000 Cuernavaca E14-5
- INEGI, 1988. *Carta Topográfica* Esc. 1:50,000 Huehuetlan E14B71, Morelos, Guerrero y Puebla.
- Jageman, H. 1984. White-tailed deer habitat management guidelines. College of Forestry, *Wildlife and Range Sciences Bull. No 37*, University of Idaho, Moscow, Idaho. 14 pp.
- Kellogg, R. 1956. What and Where are the white-tails?. Pp. 31-651 In *The deer of North America*. W. Taylor (ed.). The Stackpole Company. Harrisburg, PA. 651 pp.
- Mandujano, S., 1994. Método para evaluar el hábitat del venado cola blanca en un bosque de coníferas. Pp. 283-298. In *Ecología y Manejo de Venado cola blanca en México y Costa Rica*. Christopher Vaughan y Miguel A. Rodríguez (eds.), Edit. Universidad Nacional. Heredia, Costa Rica 463 p.
- Mandujano, S., S. Gallina & S. Bullock. 1994. Frugivory and dispersal of *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) in a tropical deciduous forest of Mexico. *Rev. de Biología Tropical* 42: 107-114.
- Mandujano, S. & S. Gallina. 1995. Comparison of deer censusing methods in tropical dry forest. *Wildl. Soc. Bull.* 23 (2): 180-186.
- Matteuci, S. D. & A. Colma. 1982. *Metodología para el estudio de la vegetación*. Monografía Biología, OEA. Prog. Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Washington, D.C. 168 pp.
- McCoy, E. D. & S. S. Bell. 1991. Habitat structure: the evolution and diversification of a complex topic. Pp. 3-27. In: *Habitat structures: The physical arrangement of objects in space*. Bell, S. S., McCoy, E. D. & H. R. Mushinsky (eds.) Chapman & Hall, N. Y.
- Minle, B. T., K. M. Jonston & R. T. T. Forman. 1989. Sale-dependent proximity of wildlife habitat in a spatially-neutral Bayesian model. *Landscape Ecology* 2: 101-110.
- Morrison, M. L., B. G. Marcot & R. W. Mannan. 1992. *Wildlife-habitat relationships*. The University of Wisconsin Press. 547 pp.
- Mysterud, A. & E. Ostbye. 1999. Cover as a habitat element for temperate ungulates: effects on habitat selection and demography. *Wildl. Soc. Bull* 27(2): 385-394.
- Ockenfels, R. A. & J. A. Bissonette. 1984. Temperature-related responses in North Central Oklahoma white-tailed deer. Pp 64-67 In *Deer in the Southwest: a Workshop*. P. R. Krausman and N. S. Smith (eds.), University of Arizona, Tucson, 13 pp.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*, Edit. LIMUSA, México, D.F. 432 pp.
- Sánchez-Rojas, G., S. Gallina & S. Mandujano. 1997. Área de actividad y uso de hábitat de dos venados cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en un bosque tropical de la costa de Jalisco, México. *Acta Zool. Mex. (N. S.)* 72: 39-54.
- Segura, W. 1998. Application of the HEP methodologies and Use of GIS to identify Priority Sites for management of white-tailed deer. Pp. 127-137 In *GIS Methodologies for developing Conservation Strategies: Tropical Forest Recovery and Wildlife Management in Costa Rica*. B. Savitsky and T. Lacher (eds.). Columbia University Press, New York, 242 pp.
- SEMARNAP. 1997. Programa de Conservación de la Vida Silvestre y Diversificación Productiva del Sector Rural: 1997-2000 México. Instituto Nacional de Ecología, México, D. F. 207 pp.
- Short, H. 1986. *Habitat Suitability Index Models: White-tailed deer in the Gulf of Mexico and South Atlantic Coastal Plains*. Biol. Report 85(10.23) U.S. Fish & Wildlife Service, Department of the Interior, Washington, D.C. 36 pp.
- Trefethen, J.B. 1964. *Wildlife management and conservation*. D.C. Heath and Co., Boston, 120 pp.
- U. S. Fish & Wildlife Service. 1991. *Habitat Evaluation Procedure (HEP)*. Division of Ecological Services, Department of the Interior, Washington, D.C.
- Van Deelen, T. R., L. B. McKinney, M. G. Joselyn & J. E. Buhnerkempe. 1997. Can we restore elk to southern Illinois?. The use of existing digital land-cover data to evaluate potential habitat. *Wildl. Soc. Bull.* 25 (4): 888-894.
- Villarreal-Espino-Barros, O. 1999. *Estudio de Preinversión, para determinar la factibilidad Técnica, Económica, Financiera y Social, para el establecimiento de una Unidad de Conservación, Manejo y Aprovechamiento Sustentable de venado Cola Blanca Mexicano (Odocoileus virginianus mexicanus) en los Bienes Comunes de Teotlalco, Mpio. de Teotlalco*. Informe técnico, SEMARNAP, Puebla, Pue. 30 pp + anexos. Inédita



CAPÍTULO 16 :

Acerca del origen de las malezas

Eduardo H. Rapoport

Laboratorio Ecotono,
Universidad Nacional del Comahue
CRUB,
Bariloche, Argentina.
rapoporteduardo@speedy.com.ar

& J. H. Gowda

Laboratorio Ecotono,
Universidad Nacional del Comahue
CRUB,
Bariloche, Argentina.

Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter

Editores:

Mario Zunino & Antonio Melic

Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)

Monografías 3er Milenio M3M, vol. 7 (2007)

I.S.B.N. 978-84-935872-1-5
30 Noviembre 2007
pp: 203–208.

Información sobre la publicación:
www.sea-entomologia.org

ACERCA DEL ORIGEN DE LAS MALEZAS*

Eduardo H. Rapoport & J. H. Gowda

* Ensayo dedicado a Gonzalo Halffter en su 75 cumpleaños

Resumen: La agricultura y el comercio mundial de plantas comestibles se basa en unas cien especies. Sin embargo, gracias a la recopilación de Kunkel (1984), que hemos venido actualizando, contamos con una base de datos que supera las 17.000 especies. Esta información nos ha permitido estimar que alrededor del 25 % de las floras de cualquier región consistiría en especies comestibles para el ser humano. Las malezas y especies sucesionales tempranas, sin embargo, muestran proporciones mayores. Las malezas poco agresivas contienen, aproximadamente un 34 % de comestibles. Las malezas muy serias suben al 58 %. Y de las 18 peores malezas del mundo, 16 son comestibles (89 %). Más aún, cuánto más agresivas son estas plantas, no sólo tienden a ser más apetecibles sino, también, a ocupar áreas geográficas más extensas. La hipótesis que aquí proponemos es que algunas de las malezas más importantes y cosmopolitas podrían haber sido la base alimentaria de los cazadores-recolectores del Paleolítico y que éstos, en su deambular como nómadas, las hayan dispersado por casi todo el mundo. Entre las antropócoras sospechadas podrían figurar dos de las peores malezas conocidas: *Cyperus rotundus* y *C. esculentus* de las cuales incluso no se descarta que hayan podido salir de África o del Mediterráneo junto con el hombre.

Palabras clave: malezas, alimentación humana, dispersión, biogeografía.

On the origin of weeds.

Abstract: The agriculture and international commerce of food plants is based in about one hundred species. However, thanks to a checklist by Kunkel and our addenda, we have a data base of more than 17,000 species. With this information we estimate that about 25 % of different floras may consist of edible species for humans. Weeds and early successional species, however, show higher proportions. The less aggressive weeds contain ca. 34 % of food species whilst the highly aggressive weeds are 58 % edible. And 16 of the 18 worst world weeds (89 %) are edible. The more aggressive they are, weeds seem to be more palatable for humans and, in addition, they show larger geographic ranges. The hypothesis here proposed is that some of the most important and cosmopolitan weeds may have originated as food plants by the Paleolithic hunter-gatherers. These nomadic people contributed to the world dispersal of these plants. *Cyperus rotundus* and *C. esculentus*, two of the world worst weeds, may possibly be considered as examples of the suspected old anthropochores. And we do not disregard the possibility that these plants started their dispersal in Africa or the Mediterranean.

Key words: weeds, human alimentation, dispersion, biogeography.

L'origine des mauvaises herbes.

Résumé: L'agriculture et le commerce mondial se basent sur une centaine d'espèces des plantes comestibles. Par contre, grâce à l'œuvre de Kunkel (1984) et à sa mise à jour par nous-mêmes, l'on dispose aujourd'hui d'une base de données qui dépasse les 17.000 espèces. Avec cette information, nous avons estimé que près du 25 % des flores de n'importe quelle région serait formé par d'espèces comestibles pour l'homme. Parmi les mauvaises herbes peu agressives, près d'un 34% sont comestibles. Entre celles qui provoquent de plus sérieux problèmes, le pourcentage augmente au 58%. Enfin, parmi les 18 mauvaises herbes plus dangereuses du monde, 16 (89 %) sont comestibles. Encore, il semble y avoir une relation directe entre agressivité, appétibilité et tendance à occuper d'aires géographiques de plus en plus étendues. Dans ce travail on avance l'hypothèse que quelques unes des mauvaises herbes plus importantes et plus répandues aient été la base alimentaire des chasseurs – cueilleurs du Paléolithique ; le nomadisme de ces derniers expliquerait ainsi leur diffusion dans presque le monde entier. Parmi les espèces supposées anthropochoriques l'on retrouve deux des pires mauvaises herbes connues, *Cyperus rotundus* et *C. esculentus*, dont on ne peut pas exclure une sortie d'Afrique ou de la Méditerranée associée à l'homme.

Mots clé: mauvaises herbes, alimentation humaine, dispersion, biogéographie.

Introducción

En realidad, la definición más apropiada de maleza es la de una planta que, a juicio de alguien, está creciendo en un lugar equivocado. Se trata de un concepto puramente antropocéntrico.

Las malezas no son ni más feas, ni más tóxicas, ni más repulsivas que las plantas comunes. Por el contrario, hay malezas útiles, como las medicinales, las industriales, las ornamentales o las comestibles. Y hay plantas cultivadas que se escapan de sus sembradíos, huertas o jardines y se transforman en malas hierbas, en invasoras. Es toda una gama de pros y contras que se pueden esgrimir contra las malezas que, en definitiva, no son más que plantas colonizadoras, "cicatrizadoras" de áreas disturbadas o denudadas, generalmente de ciclo vital corto y con buenas capacidades de dispersión. Todos los ecosistemas, las comunidades y hasta los biomas contienen aproximadamente un 10 % de especies colonizadoras, que son las pioneras en etapas sucesionales que se originan después de un disturbio natural o antrópico. Si el hecho ocurre en un área frecuentada por el hombre, especialmente si se trata de un cultivo, las especies colonizadoras que puedan competir con las cultivadas se tornan indeaseables.

Las malezas, en buena parte, son creadas por el propio hombre. Se trata de plantas que, por selección, se han adaptado a convivir con el ser humano y a sortear y aprovechar sus múltiples formas de disturbio ambiental. Hay acuerdo, en general, de que las malezas comenzaron a prosperar desde que se inventó la agricultura, esto es, desde el Neolítico (Salisbury, 1961). O sea: hace unos 5.000 años en Gran Bretaña y Francia, hace unos 7.500 en Grecia y unos 9.000 años en Siria, Iraq e Irán, donde se inició el proceso.

La invención de la agricultura, primero en Cercano Oriente, después en China y Centro y Sudamérica, provocó una cascada de cambios en los pueblos originales que condujeron a la creación de las civilizaciones. Hubo cambios positivos, como el acopio de alimentos, la sedentarización, la división del trabajo, profesionalización y el desarrollo de la tecnología, y el crecimiento poblacional humano. Y hubo cambios negativos como la estratificación social en ricos y pobres, nobles y plebeyos, perversiones magistralmente descritas por Jared Diamond en 1999. A todo esto debe sumarse la pérdida de gran parte del conocimiento de la naturaleza que tenían los pueblos originales, los cazadores-recolectores. El hombre concentró su interés en las plantas utilitarias más redituables y fue olvidándose de las menos interesantes.

¿Cuántas especies de plantas comemos y cuántas existen?

Es común leer que son dos o tres docenas las plantas que nutren a la humanidad. Por su parte la Oficina de Naciones Unidas para la Alimentación (FAO) edita anuarios sobre la producción y exportación mundial de alimentos vegetales donde figuran entre 100 y 110 especies. Son las que mueven el comercio mundial. Si tomamos en cuenta enciclopedias o recopilaciones

como *The Oxford Book of Food Plants* (Masefield *et al.*, 1969) el número de especies sube a unas 400, número parecido al que abarca la *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería* (Dimitri & Parodi, 1972). Los comercios, sean fruterías, verdulerías, mercados populares o hipermercados jamás llegan ni a la mitad de esa variedad de alimentos. Sin embargo, para perplejidad de muchos, la recopilación de Kunkel (1984) incluye 12.650 especies de plantas comestibles en 3100 géneros y 400 familias. En estos últimos veinte años, con varios colaboradores, hemos aumentado la lista de Kunkel hasta superar las 17.000 especies.

Con esta base de datos (no publicada aún) hemos podido cruzar la información con una obra sobre la flora británica como la de Martin (1976), descartando las especies exóticas, híbridos y taxones subespecíficos. De un total de 1503 nativas, 350 son comestibles, o sea el 23 % (Rapoport & Drausal, 2001). De manera similar lo hemos hecho con la flora de las tierras altas de Nueva Guinea, sobre la base del estudio hecho por Isely (1997). Sobre un total de 1082 especies vasculares, el autor menciona 198 especies comestibles utilizadas por los nativos.

Nuestra base de datos, sin embargo, agrega otras 80 especies nativas que no usan los habitantes de la región pero que es ingerida por otros pueblos del sudeste asiático. Con ello se totalizan 278 especies, o sea el 26 % de la flora.

De manera similar, O'Brien & Peters (1998) hicieron un estudio sobre la distribución geográfica de árboles y arbustos de Namibia, Botswana, Zimbabwe, sur de Mozambique y República de Sudáfrica. Consideraron 1372 especies, de las cuales 383 son comestibles para el ser humano, vale decir, el 28 %.

Tenemos, entonces, tres muestras en distintas regiones biogeográficas y con climas distintos que comprenden $1503 + 1082 + 1372 = 3957$ especies (no se consideraron repeticiones), de las cuales $350 + 278 + 383 = 1011$ son comestibles. Esto nos da un 25,5%. Si la cuarta parte de la flora terrestre fuera comestible la cifra total subiría a 67.000 especies. Por un lado, hay que considerar que un número respetable de especies está compartido entre dos o más regiones biogeográficas, vale decir, habría que reducir, por las repeticiones, la estimativa anterior. Pero, por el otro lado, si atendemos a las evaluaciones de numerosos taxónomos acerca de la diversidad que tenemos catalogada y la que nos falta por catalogar, la cifra total de las especies comestibles podría acercarse a las mencionadas 67.000.

Esta relación del 25 % de comestibles es válida para listas completas de las floras nativas, pero no para comunidades sucesionales que se dan después de disturbios naturales o antrópicos. Cates & Orians (1975) hicieron un estudio sobre la palatabilidad de las plantas sucesionales y hallaron que las tempranas son más susceptibles al ataque de animales fitófagos que las especies sucesionales tardías. Si comparamos los datos de Cates y Orians con nuestra base de datos sobre comestibilidad para seres humanos, comproba-

mos que las especies sucesionales tempranas son un 57 % comestibles mientras que las sucesionales tardías sólo alcanzan el 24 %. Nótese que este último valor es similar al que hallamos para las comunidades naturales, de especies “climáticas”.

Refuerza esta observación el hecho que el 53 % de las plantas vasculares silvestres que crecen en la ciudad de Xalapa, en el estado mexicano de Veracruz (n = 304 especies) citadas por Domínguez-Barradas (1995) son comestibles. De las 611 malezas del Cono Sur mencionadas, por Marzocca (1994), el 42 % son comestibles. Las malezas e invasoras parecen ser proporcionalmente más comestibles que las no malezas.

La relación entre agresividad, dispersión geográfica y comestibilidad

En su libro sobre las malezas de Chile, Matthei (1995) considera 570 especies a las que clasificó en cinco grados de agresividad. Las malezas grado 1 (ocasionales) son meras curiosidades, casi no molestan a los agricultores. Las malezas grado 2 (comunes) comienzan a ser molestas y, así sucesivamente hasta las de grado 5 (serias), las más importantes, ya que si no se las controla las cosechas se pierden. Las menos agresivas (categorías 1 a 3, n = 428 especies) contienen 34 % de especies comestibles. Las más agresivas (categorías 4 y 5, n = 142 spp) contienen un 58 % de comestibles. Para una prueba del chi cuadrado las diferencias son altamente significativas ($p < 0,001$).

Otra prueba la hicimos a partir del Atlas de la Flora Británica de Perring & Walters (1962). De esta obra tomamos 60 géneros de plantas y comparamos los mapas de distribución de la primera especie comestible y la primera no comestible de cada género, por orden de aparición. Se trata de mapas de Gran Bretaña sobre una cuadrícula de 10 x 10 km. La dispersión geográfica de cada especie se puede apreciar por los cuadros oscuros (habitados) y claros (deshabitados). De los 60 géneros en 50 casos la especie con mayor número de cuadros habitados resultó ser comestible y en 10 casos ocurrió a la inversa.

Una muestra más cosmopolita la hemos podido obtener del atlas mundial de malezas de Holm et al. (1979), actualizado con el de Randall (2002) y nuestra propia base de datos. Holm y colaboradores han hecho un registro de países en donde se halla cada especie, indicando en cada caso el grado de agresividad (*weediness*) de 1 a 4, en orden creciente. Tomamos en consideración 50 especies comestibles y 50 especies no comestibles de malezas grados 1, 2, 3 y 4 de importancia (valores de agresividad reconocidos por los autores*) y anotamos, en cada especie, el número de países donde fue registrada su presencia. En total fueron 400 especies de malezas que mostraron valores crecientes en el número de países. De una manera muy tentativa, ya que debimos hacer medias pesadas, resumimos en la siguiente tabla I los valores obtenidos.

Tabla I. Índice de agresividad
(C = Comestible; NC = No comestible)

	1		2		3		4	
	C	NC	C	NC	C	NC	C	NC
Promedio	1,7	1,3	4,0	3,2	7,8	3,7	29,5	10,5
Desviación estandar	0,8	0,8	2,9	3,0	9,0	3,9	17,0	10,4

En todos los casos las malezas comestibles mostraron estar dispersas en mayor número de países. Obsérvese que entre las malezas con agresividad 4 las no comestibles están citadas para un promedio de 10,5 países mientras que las comestibles ocupan 29,5 países, casi tres veces más dispersas que las primeras. Y bajo la suposición de que el número de países, a pesar de las enormes diferencias de extensión entre ellos, es indicador de la dispersión geográfica mundial de las especies, la tabla anterior parece indicar que a mayor agresividad la extensión geográfica aumenta.

Una última prueba la hicimos a nivel genérico. Para ello tomamos en consideración cinco géneros ricos en especies.

- *Amaranthus* cuenta con 36 malezas, 28 de ellas comestibles
- *Chenopodium* cuenta con 38 malezas, 16 de ellas comestibles
- *Ipomoea* cuenta con 57 malezas, 19 de ellas comestibles
- *Oxalis* cuenta con 33 malezas, 14 de ellas comestibles
- *Polygonum* cuenta con 61 malezas, 18 de ellas comestibles

Comparamos en cada género el número medio de países y la “importancia” o agresividad en malezas comestibles y no comestibles. En todos los casos ambas variables mostraron valores más altos para las malezas comestibles que para las no comestibles. Por ejemplo en *Amaranthus* la agresividad media (de grados 1 a 4) fue de $3,2 \pm 0,9$ en las especies comestibles contra $2,2 \pm 0,4$ en las no comestibles. Y el número medio de países habitados fue de $18,9 \pm 20,8$ contra $2,5 \pm 1,9$, respectivamente.

Una muestra de Wilcoxon apareada enseña que las diferencias son estadísticamente significativas.

En pocas palabras, las malezas comestibles mostraron ser más agresivas (más importantes) y tener mayor dispersión geográfica que las no comestibles. Obviamente, nos preguntamos por qué.

¿Malezas paleolíticas?

Comparando con el impacto ambiental producido por la actividad de los pueblos agrícola-ganaderos, el impacto de los cazadores-recolectores es y fue ínfimo, pero no nulo. Una práctica común a la mayoría de los pueblos ha sido la de provocar incendios de la vegetación. Con ello se facilitaba el crecimiento de plantas tiernas y atractivas para los animales de caza. El comportamiento de los cazadores-recolectores ha sido, y lo es en los pocos pueblos que aún lo practican, buscar un sitio con signos que evidencien la presencia de animales de caza y que provean condiciones adecuadas para la instalación de chozas, toldos o refugios

* En realidad corresponden a los números 1, 2, 4 y 5 de los autores. El número 3 lo incluyeron para países en donde faltaba información sobre agresividad.

habitacionales. Los hombres jóvenes salen a cazar, mientras que las mujeres, viejos y niños se dedican a recolectar.

Recolectan, principalmente, plantas comestibles (las más rendidoras, apetitosas, accesibles y fáciles de preparar) que transportan a la aldea para procesar y cocinar en los fogones. El tiempo que dedican a procesar o preparar los alimentos, seleccionar las partes comestibles, separar los frutos o semillas de sus envolturas o seleccionar las partes tiernas y en buen estado les lleva en general, más tiempo que el necesario para ir a recolectarlos (Hawkes *et al.*, 1997). Durante el proceso (y en especial cuando se reparten porciones equitativas entre los distintos fogones como lo describe Lee 1972) siempre caen al suelo semillas y otras partes —como raíces— que pueden germinar y comportarse como propágulas cuando el campamento es abandonado. Los campamentos y sus alrededores muestran tener suelos altamente disturbados por el pisoteo y muy enriquecidos por las cenizas, aporte de materias orgánicas, basuras, orina y defecaciones.

Según Lee (1972), los “bosquimanos” (¡Kung Bushmen), durante la primera semana de haber sentado campamento, prácticamente recolectan todas las semillas o nueces existentes en un radio de 1,5 km, en la segunda semana 3 km y así sucesivamente por unas pocas semanas o meses hasta que deciden cambiar de lugar.

Los campamentos abandonados por los Nukak en el Amazonas colombiano son rápidamente colonizados por plantas mayormente comestibles. La oferta alimentaria es, a veces, tan atractiva que los indígenas vuelven al tiempo para aprovecharla. En general no construyen nuevos campamentos donde hubo otro, previo, aunque implique un costo mayor, ya que tienen que talar y abrir nuevamente un claro en la selva. Así preservan esas fuentes de alimentos (Politis, 1996). Ese mismo hecho se ha verificado en África, no sólo en los alrededores de viejos campamentos sino, también, a lo largo de las sendas (Bailey & Headland, 1991), en otro contexto es un fenómeno que se repite en la actualidad en calles urbanas y rutas, donde proliferan especies invasoras. Incluso se da en áreas casi prístinas, en parques nacionales patagónicos, a los costados de sendas turísticas de escaladores de montaña (Rapoport, 1993). En casos como éstos el transporte y dispersión de semillas ha sido involuntario: semillas que viajaron escondidas en las ropas, mochilas o bolsos. Si los cazadores-recolectores prehistóricos llevaban en sus pertenencias frutos, semillas, bulbos o tubérculos comestibles cuando realizaban algunos de sus viajes de mudanza, no es difícil suponer que algunos habrían podido perderse en el camino.

El proceso ha podido verificarse actualmente en los Andes peruanos, donde Kuznar (1993) presenta datos sobre lo que considera un mutualismo entre especies de *Chenopodium* (*C. petiolare*, *C. quinoa*, *C. spp.*) y animales de corral como la llama, cabra y oveja. Estas plantas y otras más, secundarias, son forrajeadas y llevadas involuntariamente por pastores de corral en corral por tierras altas andinas, siguiendo el modelo nominado “*camp follower hypothesis*”. Los

mecanismos de la dispersión entran por doble camino: endozoocoria y antropocoria.

Hechos a tener en cuenta

Como han señalado Cates y Orians (1975), las plantas sucesionales tempranas sufren mayor herbivoría que las tardías, una indicación de que poseen una carga menor de defensas químicas.

Desde un punto de vista fitosociológico, hay asociaciones interespecíficas que pueden perdurar por largo tiempo. Tal es el caso de las plantaciones de maíz, en México, que mantienen una combinación de malezas hortícolas nativas de antiguo origen y que difieren de los de otros cultivos modernos invadidos por mayor número de malezas exóticas (Rzedowski, 1978). Algo parecido ocurre en Europa Central, donde las arqueófitas (plantas exóticas que llegaron antes de 1500 d.C.) abundan en viejos cultivos neolíticos, mientras que las neófitas (llegadas después del 1500) son más comunes en cultivos modernos, como el de maíz (Pyšek *et al.*, 2005). Signos de antiguas plantaciones abandonadas pueden perdurar por siglos, como evidenciaron Gómez-Pompa *et al.* (1978) en Yucatán y Sobey (1978) en Ghana.

Ejemplos como los arriba citados, entre otros, dan idea de que la presencia de algunas especies, en comunidades naturales, podrían evidenciar antiguas a muy antiguas acciones antrópicas. Surge, entonces, el interrogante de si el hombre paleolítico pudo haber dispersado plantas y que hoy podamos evidenciar esa acción. Si el hombre primitivo, el nómada, lo hizo es de suponer que debió ser con las plantas que más apreciaba: las comestibles.

Como hemos visto anteriormente, alrededor del 25 % de cualquier flora contiene especies con alguna parte comestible para el ser humano. Las malezas poco agresivas contienen aproximadamente un 34 % y las malezas muy agresivas llegan al 58 % de comestibles. En 1977 Holm *et al.* publicaron los resultados de una encuesta internacional para establecer cuáles son las 18 peores malezas del mundo. La lista final resultó ser la recogida en la Tabla II.

Es decir, el 89 % de las especies son comestibles. Y no solamente más comestibles sino, también, están dispersas por un número mayor de países que los registrados en la Tabla I para las malezas con agresividad 4.

La primera especie, *Cyperus rotundus*, la más agresiva, pernicioso y difícil de controlar del planeta es cosmopolita. Abunda por más de 90 países y hay acuerdo entre distintos autores de que es originaria del Mediterráneo y oeste asiático. Algo similar es *Cyperus esculentus*, maleza número 16 en la lista mencionada, también con tubérculos comestibles, como la especie anterior pero de sabor más atractivo, al punto que es cultivada para fabricar una bebida refrescante, la horchata. Los tubérculos se comen crudos o cocidos de diversas formas, tostados para hacer “café”, caramelizados, en sopas, budines o helados. También puede obtenerse de ellos un buen aceite, comparable con el de oliva. El sabor de los tubérculos de *C. rotundus* es menos atractivo ya que si se les come crudos

Tabla II. 18 peores malezas del mundo (Holm *et al.*, 1977) y partes comestibles.

Maleza	Se comen
1. <i>Cyperus rotundus</i> (chufa roja, tamascal)	tubérculos
2. <i>Cynodon dactylon</i> (chepica, pata de gallina, grama Bermuda)	brotos, rizomas
3. <i>Echinochloa cruz-galli</i> (capín arroz, hualcacho)	granos, brotes
4. <i>Echinochloa colona</i> (pasto colorado, arroz de monte zacate liso)	granos
5. <i>Eleusine indica</i> (pata de gallina/ de gallo)	granos, brotes, raíces
6. <i>Sorghum halepense</i> (sorgo de Alepo)	granos
7. <i>Imperata cylindrica</i> (no hay en Sudamérica)	rizomas, inflorescencias, tallos
8. <i>Eichhornia crassipes</i> (aguapé, jacinto de agua, camalote)	brotos florales, hojas tiernas
9. <i>Portulaca oleracea</i> (verdolaga)	hojas, tallos, semillas
10. <i>Chenopodium album</i> (quinoa blanca, quelite cenizo)	hojas, tallos tiernos, semillas
11. <i>Digitaria sanguinalis</i> (pasto cuaresma, gramilla)	granos
12. <i>Convolvulus arvensis</i> (correhuela, campanilla blanca)	NO COMESTIBLE
13. <i>Avena fatua</i> (avena negra/mora/loca)	granos
14. <i>Amaranthus hybridus</i> (bledo, ataco, moco de pavo)	hojas, semillas
15. <i>Amaranthus spinosus</i> (ataco espinudo)	hojas, tallos tiernos, inflorescencias
16. <i>Cyperus esculentus</i> (chufa, coquillo)	tubérculos (se prepara horchata)
17. <i>Paspalum conjugatum</i> (capim gordo)	NO COMESTIBLE
18. <i>Rottboelia cochinchinensis</i> (caminadora)	granos

tienen un dejo a trementina, que se pierde al secarse o tostarse. Sin embargo, cuando se comparan los mapas de distribución de ambas especies preparados por Peters (1994) a partir de ejemplares herborizados en el Instituto de Botánica de Kew, Inglaterra, se observa que África está más densamente poblada y mejor distribuida que el sur de Europa. A tal punto se evidencia este hecho que Peters concluye en el caso de *C. esculentus* que “it is also a native African plant”. La mayor densidad de localidades registradas en África puede tener dos interpretaciones: que África no ha controlado la plaga tan intensamente como Europa, o que África es el continente donde la especie se originó o, al menos, donde se dan las condiciones óptimas para su desarrollo.

Como comenta Negbi (1992), las chufas no fueron citadas como malezas por Teofrasto, Plinio y Columella porque “en esos días esas especies no causaban un serio problema en el sur de Europa y Asia Menor”. De todos modos, *C. esculentus* ya se conocía y aprovechaba en Asiria, aunque se cultivaba en el cuarto milenio antes de Cristo en Egipto. Pero de *C. rotundus* se tienen más antiguas referencias sobre su aprovechamiento ya que se consumía en el Paleolítico tardío (16.000-15.000 a. C.) en el Alto Egipto.

A partir de información sobre las dietas del ser humano (recolector), chimpancé y babuino en el este y sur de África, Peters y O'Brien (1981) hicieron una estimativa sobre la posible dieta de los antecesores del Plio/Pleistoceno. En ese primer ensayo lo hicieron a nivel genérico: 461 géneros de plantas alimentarias, de las cuales el 36 % las consume el hombre únicamente (H), 17 % el chimpancé (C), 17 % el babuino (B), 12 % H-C, 10 % HB, 2 % C-B y 6 % H-C-B. En orden decreciente, el consumo exclusivamente por humanos fue hojas-brotos, frutos, órganos subterráneos, semillas-legumbres, flores-inflorescencias, tallos. No hubo casos de cortezas-cambium comidos exclusivamente por el hombre. Los que aprovecha los comparte con el chimpancé y el babuino.

Los antecesores humanos, según Toshisada Nishida, probablemente estaban adaptados tanto al bosque como a la sabana y se comportaban como omni-

voros “deep-root feeders”, seguramente con la ayuda de palos o varas para cavar, a diferencia de los babuinos, también omnívoros pero “shallow-root feeders”. Los chimpancés, a pesar de ser omnívoros, no muestran interés por los rizomas, tubérculos y bulbos. Por tal razón considera que en este renglón alimentario no debió haber sido importante la competencia entre las tres especies (Peters y O'Brien, 1981). Adriaan Kortlandt, en un comentario al artículo de Peters y O'Brien (1981) menciona que en Guinea tanto el chimpancé como el hombre juegan un papel importante en la diseminación de árboles frutales. A conclusión parecida llegan O'Brien y Peters (1998) cuando comparan en el sur de África la dispersión geográfica de arbustos y árboles frutales comidos por el hombre y otros mamíferos con las especies de frutos no comidos por el hombre. Las primeras ocupan áreas más extensas. Por otro lado hay que tener en cuenta que el hombre puede dispersar semillas via tracto digestivo, o sea, por endozoocoria (Müller, 1934; Hladik & Hladik, 1967). Vale decir, no es novedad que el ser humano haya sido dispersor. Tampoco es novedad que el cazador-recolector transporte alimentos en su deambular como nómada.

Volviendo a los *Cyperus* arriba mencionados, es sospechoso que estén tan ampliamente dispersados. El hombre se originó en África y de allí pasó a Eurasia y el resto del mundo. No es descartable que haya dispersado sus tubérculos desde su sitio de origen, sea éste la región Etiópica (al sur del Sahara) o la región Mediterránea.

Hemos visto que las plantas más agresivas muestran tener áreas geográficas más extensas y, proporcionalmente, mayor comestibilidad. Esa relación parece ser muy antigua, anterior a la invención de la agricultura. Otras especies cosmopolitas y comestibles sospechosas de haber tenido una historia semejante podrían ser el carrizo (*Phragmites australis*), las totoras o espadañas (*Typha* spp.), la verdolaga (*Portulaca oleracea*) y otras. Queda en manos de los arqueólogos la tarea de verificar la verosimilitud de esta hipótesis.

Bibliografía

- Diamond, J. 1999. *Guns, Germs and Steel. The Fates of Human Societies*. W.W. Norton & Co., New York.
- Dimitri, M. J. & L. R. Parodi. 1972. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. Edit. ACME, Bs. Aires.
- Domínguez-Barradas, B.A. . 1995. *La vegetación vascular espontánea en calles y banquetas de la ciudad de Xalapa, Veracruz*. Tesis Lic. Biol., Univ. Veracruzana.
- Gómez-Pompa, A., J. S. Flores & V. Sosa. 1978. The "Pet Kot": A man-made tropical forest of the Maya. *Interciencia* 12: 10-15.
- Hawkes, K., J. F. O'Connell & L. Rogers. 1997. The behavioral ecology of modern hunter-gatherers, and human evolution. *TREE* 12 (1): 29-32.
- Hladik, C. M. & A. Hladik. 1967. Observations sur le rôle des Primates dans la dissémination des végétaux de la forêt gabonaise. *Biologia Gabonaise* 3: 43-58.
- Holm, L., J. V. Pancho, J. P. Herberger & D. L. Plucknett. 1979. *A Geographical Atlas of World Weeds*. J. Wiley & Sons, New Cork.
- Holm, L. G., D. L. Plucknett, J. V. Pancho & J. P. Herberger. 1977. *The World's Worst Weeds*. Univ. of Hawaii Press, Honolulu.
- Kuznar, L. A. 1993. Mutualism between *Chenopodium*, herd animals, and herders in the south central Andes. *Mountain Research and Development* 13 (3): 257-265.
- Lee, R. B. 1972. ¡Kung Bushman subsistence: an input-output analysis. In: R.L. Smith (ed.) *The Ecology of Man: an Ecosystem Approach*. Harper and Row, Publ., New York.
- Martin, W. K. 1976. *The Concise British Flora in Colour*. Ebury Press & Michael Joseph, London.
- Marzocca, A. 1994. *Guía Descriptiva de Malezas del Cono Sur*. INTA, Buenos Aires.
- Matthei, O. 1995. *Manual de las Malezas que crecen en Chile*. Alfabetá Impresores, Santiago, Chile.
- Müller, P. 1934. Beitrag zur Keimverbreitungsbiologie der Endozoochoren. *Berichte der schweizerischen Botanischen Gesellschaft* 43: 241-252.
- Negbi, H. 1992. A sweetmeat plant, a perfume plant and their weedy relatives: A chapter in the history of *Cyperus esculentus* L. and *C. rotundus* L. *Economic Botany* 46: 267-278.
- O'Brien, E. M. & C. R. Peters. 1998. Wild fruit trees and shrubs of Southern Africa: Geographic distribution of species richness. *Economic Botany* 52 (3): 267-278.
- O'Brien, E. M. 1988. Climatic correlates of species richness of woody "edible" plants across Southern Africa. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 25: 385-401.
- Perring, F. H. & S. M. Walters. 1976. *Atlas of the British Flora. Botanical Society of the British Isles*, London.
- Peters, C. R. & E. M. O'Brien. 1981. The early hominid plant-food niche: Insights from an analysis of plant exploitation by *Homo*, *Pan*, and *Papio* in Eastern and Southern Africa. *Current Anthropology* 22 (2): 127-140.
- Peters, C. R. 1994. African wild plants with rootstocks reported to be eaten raw: the Monocotyledons, part II, en J.H. Sellan & A.C. Chikuni (eds.). *Proc. XIII Plenary Meeting AETFAT, Malawi*, 1: 25-38.
- Politis, G. G. 1996. *Nukak*. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas, SINCHI, Bogotá.
- Pyšek *et al.* 2005. Alien plants in temperate weed communities: Prehistoric and recent invaders occupy different habitats. *Ecology* 86 (3): 772-785.
- Randall, R. P. 2002. *A Global Compendium of Weeds*. R. G. & F. J. Richardson, Melbourne, Australia
- Rapoport, E. H. 1993. The process of plant colonization in small settlements and large cities. In: M.J. McDonnell & S.T.A. Pickett (eds.) *Humans as Components of Ecosystems*. Springer-Verlag: 190-207.
- Rapoport, E. H. & B. S. Drausal. 2001. Edible plants. En Simon Levin (ed.) *Enciclopedia of Biodiversity*, Academia Press, Vol. II: 375-382.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa, S.A., México D.F.
- Salisbury, E. 1961. *Weeds & Aliens*. Collins, London.
- Sobey, R. 1978. *Anogeissus* groves on abandoned village sites in the Mole National Park, Ghana. *Biotropica* 10 (2): 87-99.
- Sterly, J. 1997. *Simbu Plant Lore. Plants Used by the People in the Central Highlands of New Guinea*. Dietrich Reimer-Verlag Berlin. Vols. I-III.

Directorio de autores



Sofía Anduaga

Instituto de Ecología, A. C.
Centro Regional Durango,
Unidad Ecología y Recursos Naturales,
Apartado postal 632,
Km 5 Carretera Durango-Mazatlán
esq. Bd. Los Remedios,
34000, Durango, Durango, México.

Héctor T. Arita

Instituto de Ecología, A.C.
Universidad Nacional Autónoma de México,
Apartado Postal 70-275,
CP 04510 México, D.F., México.
arita@ecologia.unam.mx

Francisco José Cabrero-Sañudo

Departamento de Biodiversidad y
Ecología Animal,
Instituto de Ecología A.C.,
Km 2,5 carretera antigua a Coatepec #351,
Congregación El Haya.
91070 Xalapa, Veracruz, México.
fcabrero@gmail.com

Eduardo R. Chamé Vázquez

El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR),
Carretera antiguo aeropuerto km 2.5,
30700 Tapachula, Chiapas, México.
e_chame@yahoo.com

Christian Alejandro Delfín-Alfonso

Departamento de Ecología Aplicada
Instituto de Ecología, A.C.,
Km 2.5 Carretera Antigua a Coatepec
No. 351 Congregación "El Haya",
91070 Xalapa, Veracruz, México.
christian.alejandros@inecol.edu.mx

Giovanni Dellacasa

C.P. 921,
16121 Genova, Italia.

Marco Dellacasa

Università di Pisa.
Centro Interdipartimentale.
Museo di Storia Naturale e
del Territorio.
Via Roma 79.
56011 Calci, Pisa, Italia.
dellacasa@museo.unipi.it

Sonia Gallina Tessaro

Departamento de Biodiversidad y Ecología Animal.
Instituto de Ecología, A.C.
km 2,5 Carretera Antigua a Coatepec No. 351,
Congregación El Haya,
91070 Xalapa, Veracruz, México.
sonia.gallina@inecol.edu.mx

Benigno Gómez

El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR),
Carretera antiguo aeropuerto km 2.5,
30700 Tapachula, Chiapas, México.
bgomez@ecosur.mx

J. H. Gowda

Laboratorio Ecotono,
Universidad Nacional del Comahue
CRUB,
Bariloche, Argentina.

Carmen Huerta

Instituto de Ecología, A. C.
Departamento de Biodiversidad y
Ecología Animal.
Apartado Postal 63,
91000 Xalapa, Veracruz, México
carmen.huerta@inecol.edu.mx

Jorge M. Lobo

Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva,
Museo Nacional de Ciencias Naturales,
c/ José Gutiérrez Abascal, 2,
28006 Madrid, España.
mcnj117@mncn.csic.es

Irma López-Guerrero

Instituto de Ecología, A.C.,
Departamento de Biodiversidad y Ecología Animal,
Apdo. Postal 63,
91000 Xalapa, Veracruz, México.
irma.lopez@inecol.edu.mx

Jean-Pierre Lumaret

Laboratoire de Zoogéographie
UMR 5175 CEFE,
Université Montpellier III.
Route de Mende
34199 Montpellier cedex 5. France
jean-pierre.lumaret@univ-montp3.fr

Imelda Martínez M.

Departamento de Biodiversidad y
Ecología Animal,
Instituto de Ecología A.C.,
Km 2,5 carretera antigua a Coatepec #351,
Congregación El Haya.
91070 Xalapa, Veracruz, México.
imelda.martinez@inecol.edu.mx

Antonio Melic

Presidente S.E.A.
Avda. Radio Juventud, 37
50012 Zaragoza, España.
amelic@telefonica.net

Claudia E. Moreno

Centro de Investigaciones Biológicas,
Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo,
Apartado Postal 69 plaza Juárez,
42001 Pachuca, Hidalgo, México.
cmoreno@uaeh.edu.mx

Miguel Angel Morón

Instituto de Ecología, A.C.,
Departamento de Biología de Suelos,
Apartado Postal 63,
91000 Xalapa, Veracruz, México.
miguel.moron@inecol.edu.mx

Guillermo Nogueira

Universidad Autónoma de Guadalajara,
Escuela de Biología.
Avenida Patria 1201,
Zapopan, Jalisco 45110, México.

Luz Astrid Pulido Herrera

astrid.pulido@gmail.com
Istituto di Ecologia e Biologia Ambientale,
Università degli Studi di Urbino "Carlo Bo"
via Maggetti, 22
61029 Urbino (PU), Italia.

Eduardo H. Rapoport

Laboratorio Ecotono,
Universidad Nacional del Comahue
CRUB,
Bariloche, Argentina.
rapoporteduardo@speedy.com.ar

Pedro Reyes-Castillo

Instituto de Ecología, A. C.,
Departamento Biología de Suelos,
Km 2,5 Carretera antigua a Coatepec No. 351,
Congregación El Haya,
91070 Xalapa, Veracruz, México.
pedro.reyes@inecol.edu.mx

José R. Verdú

Centro Iberoamericano de la Biodiversidad,
Universidad de Alicante,
San Vicente del Raspeig s/n,
03080 Alicante, España.
jr.verdu@ua.es

Mario Zunino

Istituto di Ecologia e Biologia
Ambientale,
Università degli Studi di Urbino "Carlo Bo".
Via Maggetti, 22 ,
51029 Urbino (PU), Italia.
mario.zunino@uniurb.it

**Monografías Tercer Milenio
S.E.A.
Sociedad Entomológica Aragonesa**

**PrIBES
2000**

Monografías Tercer Milenio, vol. 1, 2000.
Hacia un proyecto CYTED para el Inventario y Estimación de la Diversidad entomológica en Iberoamérica: PrIBES 2000
F. Martín Piera, J.J. Morrone & A. Melic (eds.)
SEA & Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo (CYTED).
ISBN: 84-922495-1-X. 326 pp.
Disponible gratuitamente on line: <http://www.sea-entomologia.org>

**PrIBES
2002**

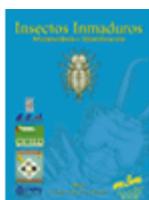
Monografías Tercer Milenio, vol. 2, 2002.
Proyecto de Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática: PrIBES 2002.
C. Costa, S. A. Vanin, J. M. Lobo & A. Melic (eds.)
SEA & Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo (CYTED).
ISBN: 84-922495-8-7. 329 pp.
Disponible gratuitamente on line: <http://www.sea-entomologia.org>



Monografías Tercer Milenio, vol. 3, 2003.
Escarabeidos de Latinoamérica: Estado del conocimiento
Giovanni Onore, Pedro Reyes-Castillo & Mario Zunino (compiladores)
Editor del volumen: SEA, con la colaboración de Instituto de Ecología y Biología Ambiental (IEBA), Università degli Studi di Urbino, Italia.
ISBN: 84-932807-4-7. 86 pp.
Disponible gratuitamente on line: <http://www.sea-entomologia.org>



Monografías Tercer Milenio, vol. 4, 2005.
Sobre Diversidad Biológica: el significado de las diversidades Alfa, Beta y Gamma
Gonzalo Halffter, Jorge Soberón, Patricia Koleff & Antonio Melic (eds.)
ISBN: 84-932807-7-1. X + 242 pp.
Primera edición: Zaragoza (España), 30 Noviembre 2005.
Primera reimpresión: México, 31 Enero 2007.
Adquisiciones en Iberoamérica:
Escribir a Ana Morales ana.morales@inecol.edu.mx Precio de 40.00 USD ó 30.00 EUR, incluyendo gastos de envío (correo aéreo).
Adquisiciones en España / Europa: SEA. <http://www.sea-entomologia.org>
Índice, resúmenes, abstracts, etc:
<http://www.sea-entomologia.org/Publicaciones/M3M/m3m.htm>



Monografías Tercer Milenio, vol. 5, 2006.
Insectos Inmaduros, Metamorfosis e Identificación
Cleide Costa, Sergio Ide & Carlos Estevão Simonka (eds. científicos)
SEA, CYTED & RIBES
Traducción de Insetos Imaturos. Metamorfose e Identificação. Brasil
Edición técnica: Antonio Melic. Traducción: Tereza de Jesus Carrera Jardim.
Revisión: Jorge Llorente & Antonio Melic
ISBN: 84-932807-8-X. 233 pp.
Índice, resúmenes, abstracts, etc:
<http://www.sea-entomologia.org/Publicaciones/M3M/m3m.htm>



Monografías Tercer Milenio, vol. 6, 2007.
Hacia una cultura de conservación de la diversidad biológica. Halffter, G., S. Guevara & A. Melic (eds.)
SEA, CONABIO, CONANP, CONACYT, INECOL, UNESCO-MAB & Ministerio de Medio Ambiente-Gobierno de España.
ISBN: 978-84-935872-0-8. 360 pp.
Índice, resúmenes, abstracts, etc:
<http://www.sea-entomologia.org/Publicaciones/M3M/m3m.htm>

Información y solicitudes: <http://www.sea-entomologia.org>

