

DIVERSIDAD DE COLEÓPTEROS COPRO-NECRÓFAGOS EN EL “RANCHO CANALETAS”, PASO DEL MACHO VERACRUZ, MÉXICO

GONZALO YANES-GÓMEZ,* MARISOL PÉREZ-MÉNDEZ,* OSCAR IVÁN RAMÍREZ-GONZÁLEZ,* MIGUEL ÁNGEL MORÓN,** Hortensia CARRILLO-RUIZ* Y ÁNGEL ALONSO ROMERO-LÓPEZ*

*Laboratorio de Entomología, Escuela de Biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Ciudad Universitaria, Boulevard Valsequillo y Av. San Claudio, Edificio 119A, Col. Jardines de San Manuel, Puebla, México, CP 72570,

**Red de Biodiversidad y Sistemática, Instituto de Ecología, A.C. Apartado Postal 63. Xalapa, Veracruz. 91000, México. <gonzalo.yanes@correo.buap.mx> <marieuglena@hotmail.com> <plancton44@hotmail.com> <miguel.moron@inecol.edu.mx> <hortensia.carrillo@gmail.com> <alonso.romerolopez@correo.buap.mx>

Recibido: 21/01/2015; aceptado: 03/06/2015

Yanes-Gómez, G., Pérez-Méndez, M., Ramírez-González, O. I., Morón, M. A., Carrillo-Ruiz, H. & Romero-López, A. A. 2015. Diversidad de coleópteros copro-necrófagos en el “Rancho Canaletas”, Paso del Macho, Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 31(2): 283-290.

Yanes-Gómez, G., Pérez-Méndez, M., Ramírez-González, O. I., Morón, M. A., Carrillo-Ruiz, H. & Romero-López, A. A. 2015. Dung and carrion beetle diversity in “Rancho Canaletas”, Paso del Macho municipality, Veracruz state, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 31(2): 283-290.

RESUMEN. Se presenta un estudio de coleópteros Scarabaeidae (*sensu stricto*) encontrados en el “Rancho Canaletas”, de Paso del Macho, Veracruz. Los datos se obtuvieron de enero a diciembre de 2008 en una selva perennifolia (SP) y en un potrero (PT), situados a 500 m de altitud. Por medio de coprotrampas (CPT), necrotrampas permanentes (NTP) y colectas directas sobre estiércol de ganado vacuno, se obtuvo una muestra de 560 individuos representantes de tres familias, once géneros y 18 especies. Las especies *Canthidium centrale* (Boucomont), *Canthon euryscelis* (Bates), *Deltochilum pseudoparile* (Paulian), *Deltochilum scabriusculum* (Bates), *Eurysternus angustulus* (Harold) y *Sulcophanaeus chryseicollis* (Harold) son exclusivas de SP, mientras que *Coprophanaeus pluto* (Harold) y *Omorgus rubricans* (Robinson) son exclusivas de PT. Se aprecia mayor riqueza, diversidad y abundancia en SP que en PT; la coleopterofauna de esta localidad se agrupa con las de Pipiapan, Veracruz, Boca del Chajul, Chiapas y Los Tuxtlas, Veracruz.

Palabras clave: Scarabaeidae, diversidad, abundancia, México.

ABSTRACT. A comparative analysis of beetles of the family Scarabaeidae (*sensu stricto*) from “Rancho Canaletas”, Paso del Macho, in central Veracruz State, Mexico, is presented. Data were obtained from January to December in 2008 in an evergreen tropical forest (SP) and a cattle grazing plot (PT), at an altitude of 500 m above sea level. Copro-necrophagous beetles were captured with traps baited with human feces or squid, and by hand in cow dung, obtaining 560 individuals from 3 families, 11 genera and 18 species. The species *Canthidium centrale* (Boucomont), *Canthon euryscelis* (Bates), *Deltochilum pseudoparile* (Paulian), *Deltochilum scabriusculum* (Bates), *Eurysternus angustulus* (Harold) and *Sulcophanaeus chryseicollis* (Harold) are exclusive to SP, and *Coprophanaeus pluto* (Harold) and *Omorgus rubricans* (Robinson) are exclusive to PT. Species richness, diversity and abundance is higher in SP than PT; the beetle fauna in this locality can be associated with the fauna from Pipiapan, Boca del Chajul and Los Tuxtlas, from the states of Veracruz and Chiapas.

Key words: Scarabaeidae, taxonomy, diversity, endemism, Mexico.

INTRODUCCIÓN

Es bien conocido que las especies coprófagas de Scarabaeidae son de importancia ecológica para potreros y pastizales, porque eliminan las masas de estiércol que impiden el crecimiento del pasto y pueden causar la pérdida anual de cientos o miles de hectáreas de terreno de pastura (Morón & Aragón 2003). Asimismo, la diversidad de los Scarabaeidae es menor en ambientes xerófilos (12 a 18 especies) y en bosques mesófilos de montaña (30 a 40 especies), que en los bosques tropicales perennifolios (90 a 120 especies) (Morón, com. pers. y Morón 2003). La riqueza de especies de cada familia es diferente para cada entidad federativa, ya que ésta depende de la variedad de ambientes que están representados en cada región geográfica y de la filiación de los taxa, pero los registros disponibles están influidos por la intensidad con la

que se ha explorado la fauna de Scarabaeoidea de cada localidad (Morón 2003). Para continuar con los estudios de los Scarabaeoidea que habitan en el centro del estado de Veracruz, en el presente estudio se propuso conocer la composición específica de los Scarabaeoidea copronecrófagos en un ambiente conservado (selva perennifolia) y uno perturbado (potrero) dentro del Rancho Canaletas, Paso del Macho. Se realizaron análisis para comparar la riqueza, abundancia y diversidad de especies entre los dos ecosistemas, así como determinar las relaciones faunísticas con otras localidades del país.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción del área de estudio. El municipio de Paso del Macho se encuentra ubicado en la región de las Gran-

des Montañas del estado de Veracruz (Fig. 1). El Rancho Canaletas se ubica a 8 kilómetros al oeste de la cabecera municipal, entre los 492 y 550 m de altitud, en terrenos originalmente cubiertos con bosque tropical subcaducifolio, que en parte ha sido modificado para introducir cultivos de caña de azúcar y cafeto. Dicho bosque se caracteriza por la presencia de especies arbóreas de *Enterolobium* von Martius, *Cedrela* Browne, *Dalbergia* Linnaeus, *Ficus* Linnaeus y *Roseodendron* Miranda-Gonzalez con 15 a 20 m de altura, de las cuales entre el 25 y 50% pierden las hojas durante la época seca (Rzedowski 1978). El clima de la región es semicálido húmedo con abundantes lluvias en verano (Aw2(w)i), con una temperatura promedio de 25.5 °C y precipitación media anual de 3200 mm (Enciclopedia de los Municipios de México 2005). Para realizar este trabajo se seleccionaron dos zonas dentro del Rancho Canaletas, una representativa de selva perennifolia (SP) a 18° 58' 37.71" N, 96° 47' 10.20" O y una zona agrícola y ganadera con potreros (PT) a 18° 58' 8.43" N, 96° 46' 36.89" O.

Métodos de muestreo. Se colocaron cuatro coprotrampas (CPT) (cebadas con 50 g de heces humanas frescas) y cuatro necrotrampas permanente (NTP) (cebadas con 50 g de calamar fresco), separadas al menos 50 m entre sí, en una zona de selva perennifolia (SP) y el mismo número en un potrero (PT), para un total de 16 trampas en ambos ambientes, los cuales a su vez están separados por 1000 m

entre sí. También se revisó manualmente el estiércol fresco del ganado vacuno en el PT para buscar escarabajos coprófagos y se hicieron colectas directas de coprófagos y necrófagos sobre el sustrato. Las CPT se activaban cada mes durante 24 horas; las NTP se reactivaban y revisaban cada mes (activas todo el mes), todo ello de febrero a diciembre del 2008. Todos los ejemplares reunidos fueron procesados mediante los métodos habituales y depositados en la colección entomológica de la Escuela de Biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (BUAP) y en la Colección M. A. Morón, Xalapa (MXAL).

Métodos para el análisis de datos. Se obtuvo la abundancia (N) por especie, por sitio y por mes y la riqueza (S) por sitio y por mes; se trazó la curva de rango-abundancia en cada zona de estudio con el paquete Excel v. 14.0.7106.5003. Se probó la normalidad en la distribución de estos datos por medio de la prueba W de Shapiro-Wilk, utilizando el paquete PAST v. 2.16 (Hammer, et al. 2001). En función de lo anterior, se aplicaron estimadores no paramétricos de la riqueza de especies Jackknife1 y Bootstrap por medio del paquete Estimate S v. 7.0 (Colwell 1994-2004), la cual se reporta con la desviación estándar. Se calculó el Índice de Diversidad de Shannon-Wiener (H') y la diversidad máxima (H'_{max}) según Moreno (2001), y la diversidad verdadera o número efectivo de especies ($expH'$) según Jost (2006) y Moreno

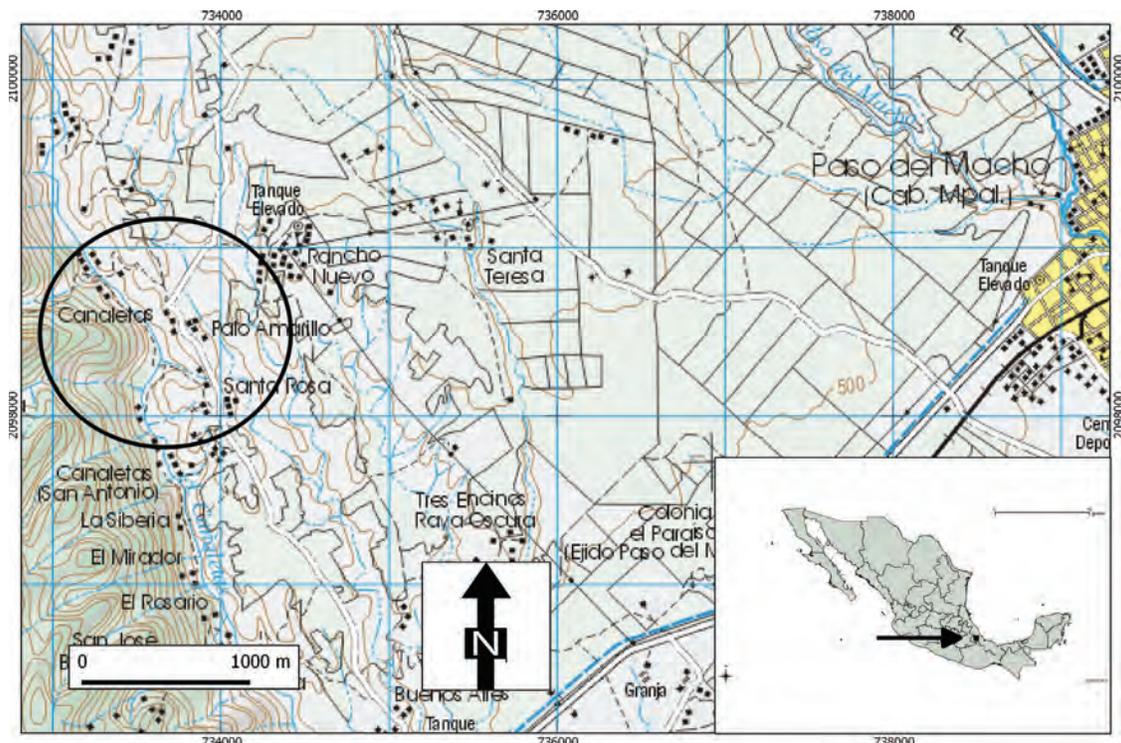


Figura 1. Zona de estudio en el municipio de Paso del Macho, Veracruz (Fuente: INEGI).

et al. (2011), usando PAST y Excel. Se hicieron pruebas de comparación de medias (ANOVA y U de Mann-Whitney) para detectar diferencias, usando PAST. También se obtuvo el Coeficiente de Similitud de Jaccard y Sørensen (con error estándar) utilizando el paquete Spade, v. 2009 ajustado según Chao *et al.* (2005) para tomar en cuenta las especies no vistas. Se realizó un análisis de parsimonia de endemismos (PAE, por sus siglas en inglés) para conocer la relación de la fauna presente en el área de estudio con otras faunas regionales de copronecrófagos del país. El cladograma obtenido por PAE refleja factores geocológicos como barreras y condiciones ecológicas determinadas, como tipo de vegetación, clima, etc., por lo tanto se espera que las localidades hermanas deben ser las más cercanas ecológicamente (Carrillo-Ruiz & Morón 2003). Para llevar a cabo el análisis de PAE se consultaron los listados de las especies de copronecrófagos de nueve localidades (207 especies), en donde las especies se codificaron como presentes o ausentes (1 o 0). De acuerdo con la metodología propuesta por Rosen (1988), se enraizó el cladograma a partir de un área ancestral codificada con ceros. El análisis se realizó con los programas Winclada (Nixon 2002) y NONA (Goloboff 1993). Así mismo, se determinó la robustez de la hipótesis con una prueba de Bootstrap usando 500 réplicas.

RESULTADOS

En los dos sitios elegidos en el Rancho Canaletas se obtuvieron en total 560 ejemplares, que representan a dieciocho especies de once géneros y tres familias. (Apéndice I). Cabe aclarar que dos especies obtenidas por colecta directa (*Euryaternus mexicanus* y *Canthon indigaceus*) no se incluyeron en el análisis estadístico, ya que este muestreo no fue sistemático. En el Apéndice I se indica el método de colecta para cada especie. A continuación se muestra la composición específica para cada género:

Hybosoridae, Hybosorinae

Anaides (Westwood, 1841). En PT se colectó un ejemplar de *Anaides laticollis* (Harold) en el mes de agosto, mientras que en la SP se obtuvieron 81 ejemplares entre mayo y agosto. A los integrantes de esta especie se les encuentra en bosques tropicales y subtropicales perennifolios y caducifolios, así como en comunidades derivadas de éstos (Morón 2003).

Scarabaeidae, Scarabaeinae, Coprini

Canthidium (Erichson, 1847). En mayo se colectaron tres ejemplares de la especie *Canthidium centrale* (Boucomont) en SP, en coprotrampa y sobre el suelo. Esta especie tiene amplia distribución en los bosques tropicales húmedos situados por debajo de los 1200 m de altitud (Morón 2003).

Dichotomius (Hope, 1838). Se colectaron 3 individuos de *Dichotomius ampliocollis* (Harold), entre mayo y junio en PT y 32 en SP, entre marzo y octubre. Se cuenta con registros de esta especie en catorce estados de México (Kohlmann 2003).

Scarabaeidae, Scarabaeinae, Scarabaeini

Canthon (Hoffmannsegg, 1817). En el caso de *Canthon cyanellus* (LeConte), distribuida en diecisiete estados de México (Halffter 2003), se obtuvieron 14 ejemplares en PT (entre mayo y diciembre) y 65 ejemplares en SP, en el mismo período del año. Con respecto a *Canthon euryscelis* (Bates), se colectaron 11 ejemplares en el mes de marzo, en SP. Además de encontrarse en la zona de estudio, esta especie se distribuye por las selvas siempreverdes del sureste de México, en los estados de Campeche, Chiapas, Quintana Roo, Oaxaca y Tabasco (Morón 2003).

Deltochilum (Eschscholtz, 1822). Para este género, se encontraron representantes de tres especies: *Deltochilum gibbosum sublaeve* (Bates), *Deltochilum pseudoparile* (Paulian) y *Deltochilum scabriusculum* (Bates). Cinco escarabajos de *D. gibbosum sublaeve*, la cual presenta una amplia distribución en México tropical y subtropical (Morón 2003), fueron obtenidos en PT entre junio y octubre, así como 46 en PS (febrero-septiembre). En el caso de *D. pseudoparile*, la cual se distribuye sobre todo en el sureste de México (Morón 2003), se obtuvieron especímenes en SP en los meses de mayo, julio y agosto. Para *D. scabriusculum* se colectaron 5 adultos entre mayo y junio, en SP. Esta especie se distribuye en regiones de bosque mesófilo con vegetación secundaria, bosque mesófilo de montaña perturbado y acahual (Morón 2003; Quiroz-Rocha *et al.* 2008).

Scarabaeidae, Scarabaeinae, Eurysternini

Eurysternus (Dalman, 1824). Los tres individuos de *Eurysternus angustulus* (Harold) fueron encontrados en SP entre junio y julio. Esta especie se distribuye generalmente en tres entidades del territorio mexicano (Morón 2003). En el caso de *Eurysternus caribaeus* (Herbst), la cual se ha observado principalmente en Chiapas, México (Huerta *et al.*, 2003), se colectó un ejemplar en PT en diciembre, mientras que en SP, 5 en total en abril, en mayo y junio.

Scarabaeidae, Scarabaeinae, Phanaeini

Coprophanaeus (Olsoufieff, 1924). Se colectaron ejemplares de dos especies, *Coprophanaeus telamon corythus* (Harold) y *Coprophanaeus pluto* (Harold). De la primera, distribuida en cinco entidades mexicanas (Edmonds 2003), se obtuvieron 63 individuos en el PT en el periodo mayo-diciembre y 34 de marzo a noviembre en la misma zona. En el caso de *C. pluto*, especie encontrada en bosques mesófilos de montaña mexicanos a 1120 m (Morón & Terrón 1984) y bosques tropicales caducifolios, mato-

rrales espinosos y comunidades derivadas a 2,000 m de altitud (Morón 2003), se colectó un adulto en la zona de estudio en el mes de noviembre.

Phanaeus (McLeay, 1819). *Phanaeus endymion* (Harold), con distribución registrada principalmente en Chiapas, México (Morón *et al.* 1985), Jalisco, Michoacán, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco, Veracruz y Yucatán (Navarrete-Heredia *et al.* 2001; Edmonds 2003), fue la única especie del género colectada en el presente estudio. De mayo a diciembre se obtuvieron 31 adultos en PT y en SP se colectaron 10 ejemplares en los meses de mayo, septiembre, noviembre y diciembre.

Sulcophanaeus (Olsoufieff, 1924). Se colectaron 3 adultos de *Sulcophanaeus chryseicollis* (Harold) en SP, en el mes de junio. Previamente ya se había registrado la presencia de esta especie en el estado de Veracruz, México (Estrada & Coates-Estrada 2002).

Scarabaeidae, Scarabaeinae, Onthophagini

Onthophagus (Latreille, 1802). Se colectaron 2 especímenes de *Onthophagus carpophilus* (Pereira & Halffter), en PT en julio y agosto, mientras que en SP se colectaron 30 individuos, entre mayo y septiembre. *Onthophagus*

carpophilus ha sido descrito para México, en particular en el estado de Oaxaca (Pereyra & Halffter 1961).

Trogidae, Troginae

Omorgus (Erichson, 1847). Sólo una especie se encontró, *Omorgus rubricans* (Robinson), colectándose 2 representantes en mayo y junio, en PT. A esta especie se le atribuye una distribución en México en varios estados (citado en Deloya 2000), recientemente incluido Veracruz (Pensado & Delgado 1998).

Abundancia y riqueza. En la curva de rango- abundancia (Fig. 2) se aprecia la riqueza (eje de abscisas) y la abundancia por especie de ambos sitios. Las especies *C. centrale*, *C. euryscelis*, *D. pseudoparile*, *D. scabriusculum*, *E. angustulus* y *S. chryseicollis* son exclusivas de SP, mientras que *C. pluto*, y *O. rubricans* son exclusivas de PT. El modelo Jackknife1 de acumulación de especies arroja 19.64 ± 1.52 especies esperadas y el modelo Bootstrap arroja 17.78 ± 0 , equivalentes al 81.47% y el 89.99% de eficiencia del muestreo, respectivamente. Los autores de las especies y el método de colecta correspondiente se muestran en el Apéndice I.

En el Cuadro 2, se aprecia que la diversidad alfa, en

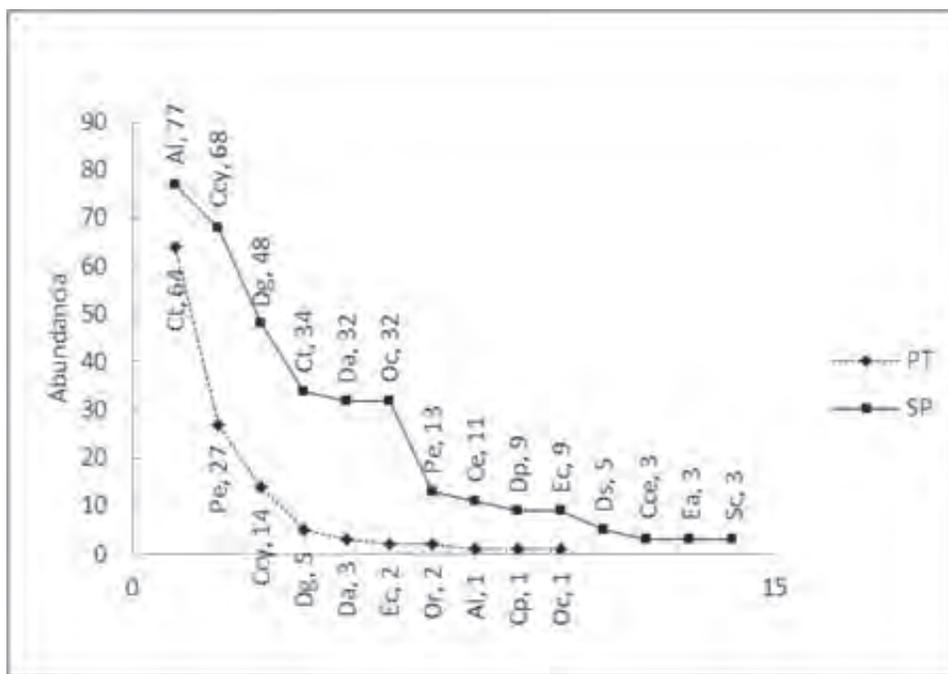


Figura 2. Curvas de rango abundancia para cada zona de estudio.

Cuadro 2. Parámetros ecológicos de las comunidades de las zonas de estudio.

Comunidad	H'	expH'	p (ANOVA)	S	p (Mann-Whitney)	N	p (Mann-Whitney)	lnS	%Hmax
PT	1.40	4.06	<0.05	10	>0.05	120	<0.01	2.30	60.80
SP	2.20	9.03	14	347	2.64	83.36			

PT= potrero; SP= selva perennifolia; H' = Índice de Diversidad de Shannon- Wiener; S= riqueza de especies; N= abundancia.

términos del número efectivo de especies, es 2.22 veces mayor en SP que en PT; además, hay diferencia significativa entre estos valores. Asimismo, H' representa el 88.26% y el 60.87% de la diversidad máxima respectivamente. En este mismo Cuadro se muestra que no hay diferencia entre los valores de riqueza, pero sí la hay entre los valores de abundancia. Los Índices de Similitud de Jaccard y Sorensen ajustados son 0.98 ± 0.15 y 0.99 ± 0.1 (\pm e.s.), respectivamente.

Relaciones faunísticas. Del PAE se obtuvo un cladograma de 182 pasos (Fig. 3), con un índice de consistencia de 0.69 y un índice de retención de 0.59. El cladograma muestra dos clados principales (nodos 1 y 2). El nodo (1) agrupa las localidades donde predomina el bosque tropical caducifolio, se encuentra soportado por un valor de Bootstrap del 100% y un total de 17 especies (Cuadro 3). El nodo (2) agrupa las localidades con sitios en donde predominan el bosque tropical perennifolio o subcaducifolio y bosque mesófilo de montaña, éstas comparten dos especies *Copris laeviceps* (Harold) y *Coprophanaeus corythus* (Harold). Dentro del nodo (2), las faunas de las localidades de Cuetzalan e Hidalgo (nodo 3) se encuentran relacionadas por compartir 11 especies (Cuadro XX) y soportadas por un valor de Bootstrap del 93%. La localidad del Rancho Canaletas (Paso del Macho), se agrupa con Pipiapan, Boca del Chajul y Los Tuxtlas (nodo 6), estas localidades se encuentran en la provincia biogeográfica del Golfo de México, donde los climas característicos

son el (Aw2(w)i) semicálido húmedo con abundantes lluvias en verano y el A (f) y A (C)(w)(w) cálido húmedo con lluvias todo el año y lluvias intensas en verano. Estas cuatro localidades comparten las especies *Ca. centrale*, *E. angustulus*, *E. caribaeus* y *A. laticollis*. En el Rancho Canaletas se encontraron dos especies que no se registraron en las otras ocho localidades empleadas en éste análisis: *O. carpophilus* y *Om. Rubricans*. Dichos taxa pueden ser considerados como los elementos característicos de la fauna del Rancho Canaletas, de acuerdo a los resultados obtenidos con este análisis faunístico.



Figura 3. Cladograma que muestra la relación entre nueve tipos de fauna regional de copro-necrófagos, incluyendo el Rancho Canaletas, Paso del Macho, Veracruz. Los números indican los nodos y el porcentaje corresponde al valor de Bootstrap para 500 réplicas.

Cuadro 3. Especies que soportan las relaciones entre la fauna analizada.

Nodo	Localidades	Especies exclusivas del nodo	Especies compartidas con otros nodos
1	Jojutla y Santo Domingo Huhuétlán	<i>Ataechus rodriguezi</i> , <i>Canthidium laetum</i> , <i>Canthon corporaali</i> , <i>Copris rebouchei</i> , <i>Onthophagus hoepfneri</i> , <i>Onthophagus rostratus</i> , <i>Onthophagus rufescens</i> , <i>Parochodaeus howdeni</i> , <i>Phanaeus daphnis</i> , <i>Platytomus micros</i> , <i>Pseudocanthon perplexus</i> , <i>Omorgus suberosus</i> , <i>Omorgus tesselatus</i>	<i>Coprophanaeus pluto</i> , <i>Dichotomius colonicus</i> , <i>Labarrus pseudolividus</i> ,
2	Cuetzalan, Hidalgo, Córdoba, Paso del macho, Pipiapan, Boca del Chajul, Los Tuxtlas	<i>Copris laeviceps</i> , <i>Coprophanaeus corythus</i>	
3	Cuetzalan e Hidalgo	<i>Ataenius castaniellus</i> , <i>Ataenius cognathus</i> , <i>Ataenius puncticollis</i> , <i>Onthophagus belorhinus</i> , <i>Onthophagus mextexus</i>	<i>Dichotomius satanas</i> , <i>Onthophagus nasicornis</i>
4	Córdoba, Paso del macho, Pipiapan, Boca del Chajul y Los Tuxtlas	<i>Deltochilum pseudoparile</i> , <i>Eurysternus mexicanus</i> , <i>Phanaeus endymion</i>	<i>Canthon cyanellus</i>
5	Paso del macho, Pipiapan, Boca del Chajul y Los Tuxtlas	<i>Canthidium centrale</i> , <i>Eurysternus angustulus</i> , <i>Eurysternus caribaeus</i>	<i>Anaides laticollis</i>
6	Pipiapan, Boca del Chajul y Los Tuxtlas	Ninguna	<i>Copris lugubris</i> , <i>Dichotomius satanas</i> , <i>Onthophagus batesi</i> , <i>Onthophagus rhinolophus</i>
7	Boca del Chajul y Los Tuxtlas	<i>Canthon femoralis</i> , <i>Canthon subhyalinus</i> , <i>Onthophagus crinitus</i> , <i>Phanaeus sallei</i>	<i>Canthon indigaceus</i> , <i>Germanos tesglobosus</i>

DISCUSIÓN

En cuanto a los modelos de acumulación de especies, los valores de eficiencia del muestreo son altos en la medida en que se trata de un grupo muy diverso para el cual es difícil obtener el inventario completo de especies. Generalmente, se considera que un inventario está razonablemente completo cuando el porcentaje de las especies observadas es mayor que 80% de la riqueza estimada (Pineda-López & Verdú-Faraco 2013). El gráfico de rango-abundancia permite hacer un análisis comparativo de la riqueza, de la abundancia y de la composición de especies en ambos sitios; se aprecia mayor dominancia en PT y mayor equitatividad, riqueza y abundancia en SP. Asimismo, las especies más abundantes en SP son *A. laticollis* (22.2%) y *C. cyanellus* (19.6%), mientras que en PT son *Co. telamon* (53.3%) y *P. endymion* (22.5%). La diversidad alfa, en función del número efectivo de especies, es más del doble en SP que en PT; además, es significativamente diferente entre ambos sitios. Asimismo, puede decirse que H' en PT representa un valor medio de diversidad y H' en SP representa un valor alto de diversidad, en función de H'_{max} , si asumimos arbitrariamente que un 33% a 66% de la diversidad máxima representa una diversidad media, y valores de diversidad mayores a 66% representan una diversidad alta. La similitud entre las comunidades es alta tomando en cuenta especies no vistas, en el sentido de Chao *et al.* (2005). Estos resultados son consistentes con la hipótesis de que la diversidad es mayor en ambientes conservados que en ambientes perturbados.

AGRADECIMIENTOS. A la familia Rivera- Gasperín por su hospitalidad y generosidad.

LITERATURA CITADA

- Chao, A., Chazdon, R. L., Colwell, R. K. & Shen, T. J. 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters*, 8: 148-159.
- Colwell, R. K. 1994-2004. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.0. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>.
- Carrillo- Ruiz, H. & Morón, M. A. 2003. Fauna de Coleoptera Scarabaeoidea de Cuetzalan del Progreso, Puebla, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 88: 87-121.
- Deloya, C. 2000. Distribución de la familia Trogidae en Mexico (Coleoptera: Lamellicornia). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 81: 63-76.
- Edmonds, W. D. 2003. Tribu Phanaeini, pp. 58-65. In: M.A. Morón (Ed.), *Atlas de los escarabajos de México, Coleoptera: Lamellicornia, Vol. II, Familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae*. Barcelona, Argania editio
- Enciclopedia de los municipios de México.** 2005. *Estado de Veracruz de Ignacio de la Llave, Paso del Macho*. Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal, Gobierno del Estado de Veracruz, México.
- Estrada, A. & Coates-Estrada, R. 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.
- Goloboff, P. A. 1993. NONA Ver. 2.0.
- Halffter, G. 2003. Tribu Scarabaeini, pp. 21-43. In: Morón, M.A. (Ed). *Atlas de los escarabajos de México, Coleoptera Lamellicornia, vol II. Familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae*. Argania Editio, Barcelona.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. & Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. <http://folk.uio.no/ohammer/past>
- Huerta, C., Halffter, G., Halffter, V. & López, R. 2003. Comparative analysis of reproductive and nesting behavior in several species of *Eurysternus* Dalman (Coleoptera: Scarabaeinae: Eurysternini). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 88: 1-41.
- INEGI. 2008. Imagen digital carta topográfica escala 1:50000. E14b57 Córdoba.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos*, 113: 363- 375.
- Kohlmann, B. 2003. Tribu Coprini, pp. 45-58. In: Morón, M.A. (Ed). *Atlas de los escarabajos de México, Coleoptera Lamellicornia, vol II. Familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae*. Argania Editio, Barcelona.
- Moreno, C. E. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. Manuales y tesis SEA, Vol.1., Zaragoza, España. 84 pp.
- Moreno, C. E., Barragán, F., Pineda, E. & Pavón, N. P. 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82: 1249-1201.
- Morón, M. A. 2003. Antecedentes, pp. 11-18. In: Morón, M.A. (Ed). *Atlas de los Escarabajos de México (Coleoptera: Lamellicornia). Vol. 2 Familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae*. Argania Editio. Barcelona.
- Morón, M. A. & Terrón, R. 1984. Distribución altitudinal y estacional de los insectos necrófilos de la Sierra Norte de Hidalgo, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 3: 1-47.
- Morón, M. A. & Aragón, A. 2003. Importancia ecológica de las especies americanas de Coleoptera Scarabaeoidea. *Dugesiana*, 10(1): 13-29.
- Morón, M. A., Villalobos, F. J. & Deloya, C. 1985. Fauna de coleópteros lamellicornios de Boca del Chajul, Chiapas, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 66: 57-118.
- Navarrete-Heredia, J. L., Delgado, L. & Fierros-López, H. 2001. Coleoptera Scarabaeoidea de Jalisco. México. *Dugesiana*, 8(1): 37-93.
- Nixon, K. C. 2002. WinClada, Ver. 1.00.08. University of Ithaca, New York.
- Pensado, M. & Delgado, L. 1998. Primer registro de *Omorgus (Omorgus) rubricans* (Robinson) (Coleoptera: Trogidae) para el estado de Veracruz, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 102: 81.
- Pereira, F. S. & Halffter, G. 1961. Nuevos datos sobre Lamellicornia mexicanos con algunas observaciones sobre saprofagia. *Revista Brasileira de Entomologia*, 10: 54-66.
- Pineda-López, R & Verdú-Faraco, J. R. 2013. *Cuaderno de Prácticas. Medición de la biodiversidad: diversidades alfa, beta y gamma*. Universidad Autónoma de Querétaro y Universidad de Alicante. Editorial Universitaria, Colección Academia, Serie Nodos. 114 pp.
- Quiroz-Rocha, G. A., Navarrete-Heredia, J. L. & Martínez-Rodríguez, P. A. 2008. Especies de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) y Silphidae (Coleoptera) necrófilas de Bosque de

Pino-Encino y Bosque Mesófilo de Montaña en el Municipio de Mascota, Jalisco, México. *Dugesiana*, 15: 27-37.

Rosen, B. R. 1988. From fossils to earth history: applied historical biogeography. In: A. A. Myers & P. Giller (Eds.). *Analytical Bio-*

geography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions. Chapman and Hall, London. pp. 437-481.

Rzedowski, J. 1978. La Vegetación de México. Ed. Limusa. México. 432 p.

APÉNDICE I

Hybosoridae

Anaides laticollis (Harold, 1863)^{1,2,3} (Al)

Scarabaeidae

Scarabaeinae

Coprini

Canthidium centrale (Boucomont, 1928)^{1,3} (Cce)

Dichotomius amplicollis (Harold 1869)^{1,3} (Da)

Eurysternini

Eurysternus angustulus (Harold, 1869)² (Ea)

Eurysternus caribaeus (Herbst 1928)^{1,3} (Ec)

Eurysternus mexicanus (Howden, 1964)³ (Em)

Onthophagini

Onthophagus carpophilus Pereira y Halffter, 1961² (Oc)

Phanaeini

Coprophanaeus telamon corythus (Harold 1863)^{1,2} (Ct)

Sulcophanaeus chryseicollis (Harold 1863)¹ (Sc)

Coprophanaeus pluto (Harold, 1863)² (Cp)

Phanaeus endymion (Harold, 1863)² (Pe)

Scarabaeini

Canthon euryscelis (Bates 1887)^{1,3} (Ce)

Canthon cyanellus (Le Conte 1859)^{1,2} (Ccy)

Canthon indagaceus chevrolati (Harold 1868)³

Deltochilum gibbosum sublaeve (Bates) 1887^{1,2} (Dg)

Deltochilum pseudoparile (Paulian 1838)^{1,2} (Dp)

Deltochilum scabriusculum scabriusculum (Bates 1887)¹

(Ds)

Trogidae

Omorgus rubricans (Robinson, 1946)²

¹Coprotrampa, ²necrotrampa y ³colecta directa