

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

por

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

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

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

ANTECEDENTES

Aunque existe un conocimiento relativamente importante acerca de los inventarios faunísticos de diversas comunidades de *Scarabaeoidea* centro y norteamericanas (WOODRUFF, 1973; HOWDEN & YOUNG, 1981; RATCLIFFE, 1991), apenas existen comparaciones (HOWDEN & SCHOLTZ,

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

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

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

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

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

Periodos		Distribución lognormal truncada			
		S	χ^2	P	S_T
	<i>Melolonthidae</i>				
1971-1978	Los Tuxtlas	60	5,23	0,50-0,10	64 spp.
1976-1979	La Michililfa	39	10,16	0,50-0,10	46 spp.
1984-1990	Los Tuxtlas	109	10,33	0,10-0,05	113 spp.
1986-1990	La Michililfa	33	9,78	0,50-0,10	40 spp.
	<i>Scarabaeidae</i>				
1971-1978	Los Tuxtlas	31	5,90	0,50	40 spp.
1976-1979	La Michililfa	17	1,84	0,90-0,50	17 spp.
1984-1990	Los Tuxtlas	45	11,36	0,10-0,05	54 spp.
1986-1990	La Michililfa	29	9,51	0,50	33 spp.

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

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

MATERIAL Y METODOS

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

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

4.560 mm y la temperatura media es de 23,7 °C, con máximas de 29 °C y mínimas de 17 °C (LORHELGUERAS, 1976). La región de Los Tuxtlas tiene un interés especial, porque representa el remanente más septentrional del bosque tropical perennifolio en América, en el siglo XX. Toda la zona ha sido sometida a una deforestación extensiva, más acentuada desde la década de los 70, por lo cual solo se conservan pequeños manchones del bosque primario poco perturbados, como lo son la estación de la UNAM, y el Parque de la Flora y Fauna Tropicales "Pipiapan", dependiente de la Universidad Veracruzana, rodeados por áreas muy amplias profundamente modificadas, desde donde se ejerce una presión continua sobre la vegetación original. Ello nos hace pensar que la estación actúa como un refugio limitado para toda la entomofauna estrictamente vinculada con el bosque primario.

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

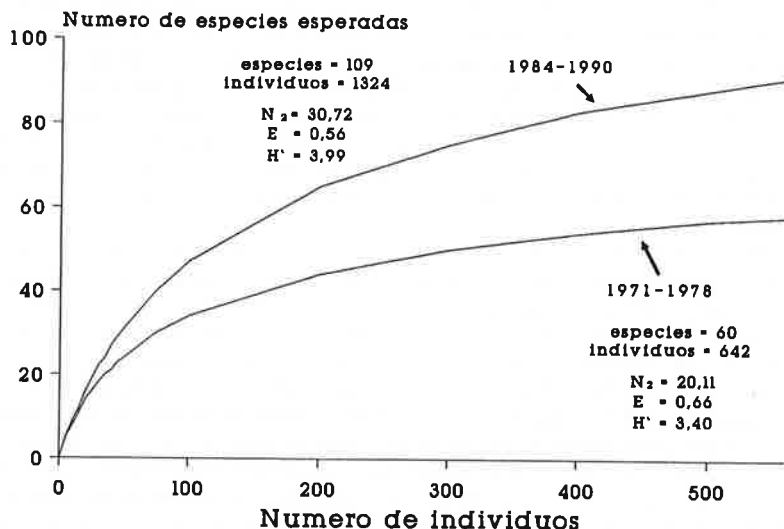
Métodos de muestreo - Como los propósitos originales de las colectas consistían en conocer cuantos taxa de *Scarabaeoidea* existían en las dos localidades, y que período de actividad anual tenían, no se diseñaron muestreos con base estadística. El 90% de los ejemplares se obtuvo por medio de trampas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

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

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

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

Los Tuxtías



La Michilia

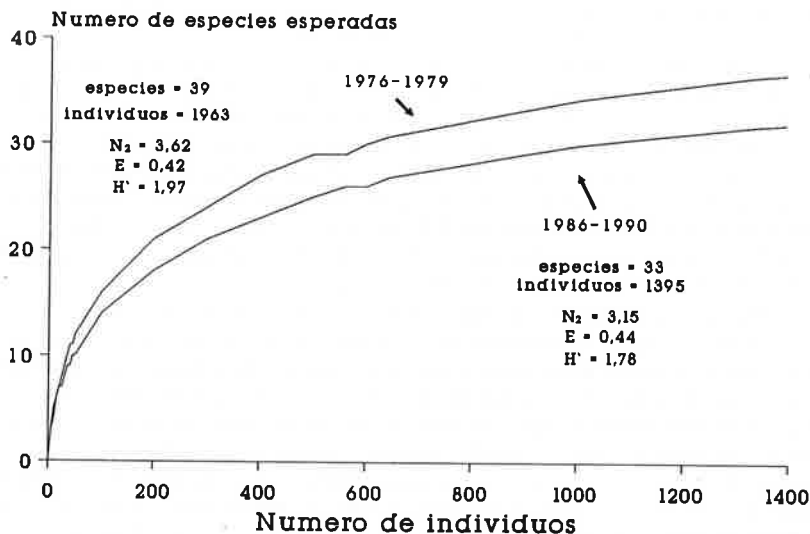


Figura 1. Curvas de rarefacción (HURLBERT, 1971) calculadas sobre los datos de la familia *Melolonthidae* de ambas zonas de estudio y ambos periodos de muestreo. En cada caso se indica el número de especies y de individuos recolectados, los valores de los índices de diversidad de Shannon (H') y Hill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

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

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

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

RESULTADOS

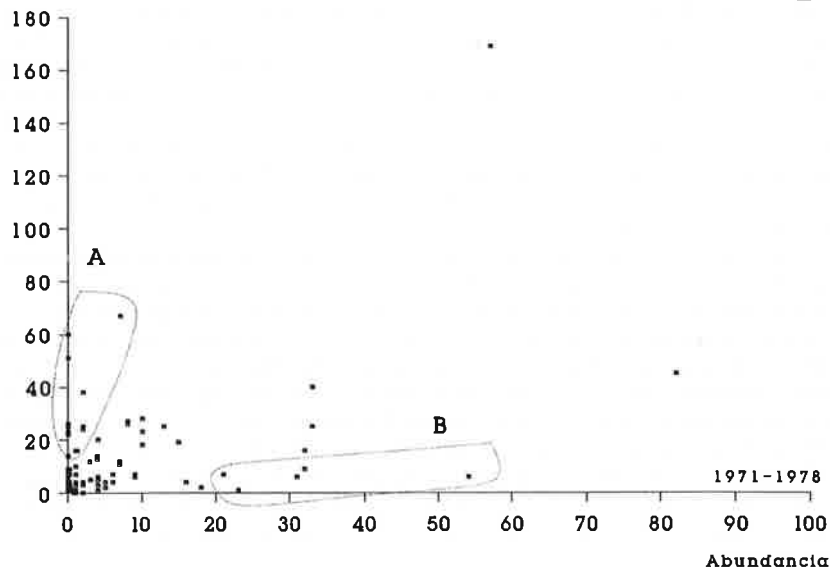
En los dos periodos de muestreo, la relación especies-abundancia para el conjunto de Melolóntidos procedente de Los Tuxtlas se ajusta bien a la distribución de frecuencias lognormal truncada (tabla 2), aunque el alto valor de la χ^2 con los datos del periodo 1984-1990 permite sospechar que los valores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

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

1984-1990

Abundancia

2



1984-1990

Abundancia

3

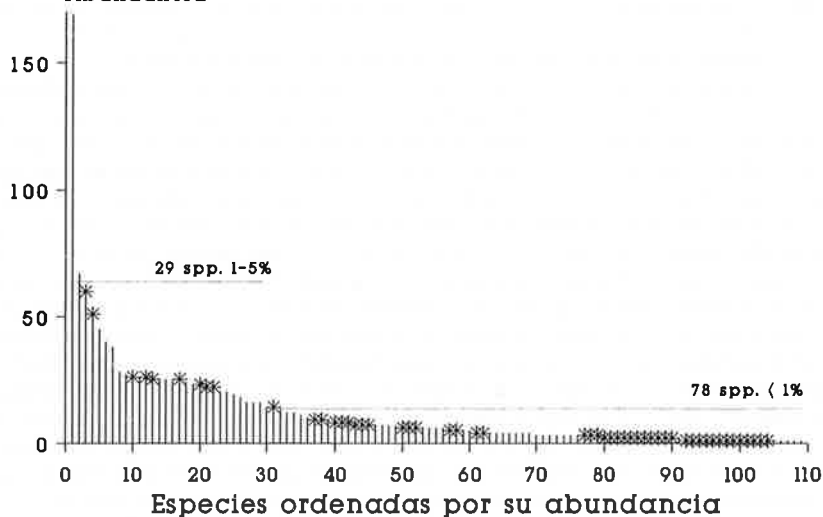


Figura 2. Relación entre el número de individuos de las distintas especies de Melolóntidos recolectados en ambos periodos de muestreo en la Estación Biológica de Los Tuxtlas. Figura 3. Ordenamiento decreciente según su abundancia de las distintas especies de Melolóntidos colectadas en la Estación Biológica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

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

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

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

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

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

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

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

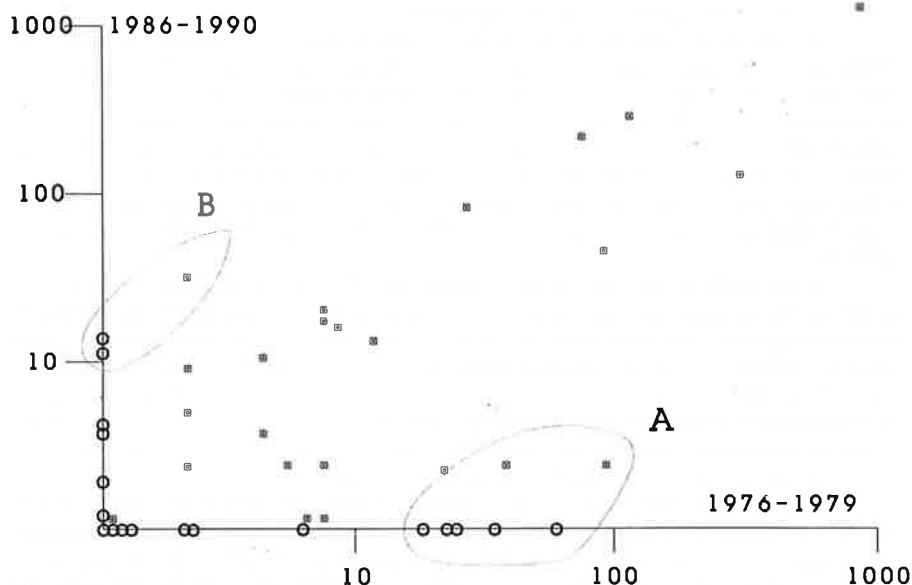


Figura 4. Relación entre el número de individuos de las distintas especies de Melolóntidos recolectados en ambos periodos de muestreo en la Reserva de la Biosfera de La Michililfa. Con círculos están simbolizadas aquellas especies exclusivas de alguno de los dos periodos de muestreo.

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

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

DISCUSIÓN

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

El caso de la Estación Biológica de Los Tuxtlas

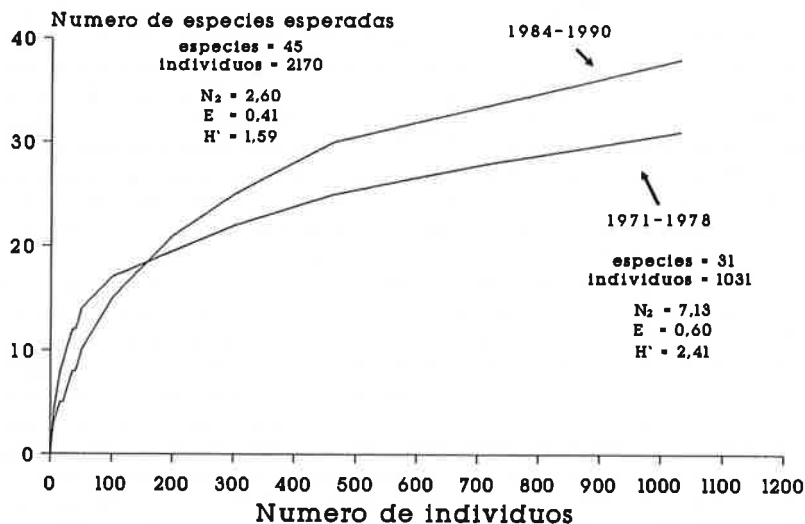
En la estación de Los Tuxtlas es mayor el número de especies de Melolóntidos recolectadas durante el periodo 1984-1990, pero sin embargo existe una mayor dominancia por parte de unas pocas especies. Probablemente esta es la razón por la que los datos obtenidos durante estos muestreos se ajustan peor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

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

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

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

Los Tuxtlas



La Michilia

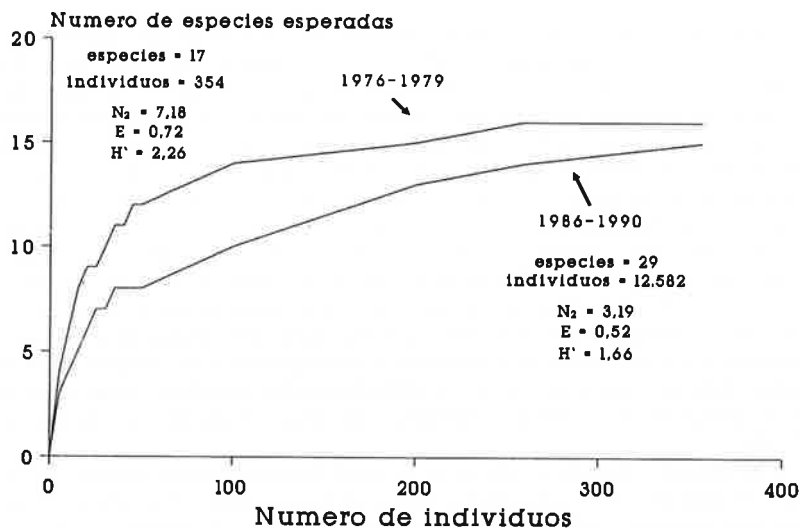


Figura 5. Curvas de rarefacción (HURLBERT, 1971) calculadas sobre los datos de la familia *Scarabaeidae* de ambas zonas de estudio y ambos periodos de muestreo. En cada caso se indica el número de especies y de individuos recolectados, los valores de los índices de diversidad de Shannon (H') y Hill (N_2)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

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

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

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

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

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

El caso de la Reserva de la Biosfera de La Michilía

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

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

Taxa	Periodo 71-78	Periodo 84-90	Taxa	Periodo 71-78	Periodo 84-90
<i>Ceraspis pilatei</i> Harold	32	16	<i>Phalangogonia lacordairei</i> B.	0	2
<i>Macroductylus fulvescens</i> B.	0	26	<i>Hoplia squamifera</i> Burmeister	0	2
<i>Phyllophaga (Chl.) aegrota</i>	0	1	<i>H. teapensis</i> Bates	0	2
<i>P. (Chl.) latipes</i> (Bates)	3	12	<i>Aspidolea fuliginea</i> Burm.	2	4
<i>P. (Phyl.) cinnamomea</i> (B.)	2	3	<i>Stenocrates cultor</i> Burmeister	5	2
<i>P. (P.) misteca</i> (Bates)	4	5	<i>Dyscinetus dubius</i> Olivier	5	4
<i>P. (P.) strumi</i> (Bates)	10	23	<i>Cyclocephala amazonica</i> (L.)	2	38
<i>P. (P.) tenuipilis</i> (Bates)	10	18	<i>C. complanata</i> Burmeister	6	7
<i>P. (P.) testaceipennis</i> (Blan.)	4	14	<i>C. guttata</i> Bates	1	16
<i>P. (P.) schizorhina</i> (Bates)	0	4	<i>C. sparsa</i> Arrow	1	16
<i>P. (P.) dasypoda</i> (Bates)	0	8	<i>C. lunulata</i> Burmeister	57	169
<i>P. (P.) lenis</i> (Horn)	0	1	<i>C. aff. sororia</i> Bates	9	6
<i>P. (P.) aff. crinalis</i> (Bates)	1	1	<i>C. maffafa</i> Burmeister	2	24
<i>P. (P.) aff. rugulosa</i> (Blan.)	0	2	<i>C. sanguinicollis</i> Burmeister	33	40
<i>P. (P.) aff. parvisetis</i> (Bates)	0	1	<i>C. sexpunctata</i> Laporte	2	25
<i>P. (P.) sp.</i>	0	1	<i>C. stictica</i> Burmeister	7	67
<i>Diplotaxis hirsuta</i> Vauric	13	25	<i>C. fasciolata</i> Bates	0	26
<i>D. simplex</i> Blanchard	4	1	<i>C. gravis</i> Bates	0	23
<i>D. sp.</i>	0	2	<i>C. maculiventris</i> Hohné	0	9
<i>Anomala marginicollis</i> Bates	7	12	<i>C. aequatoria</i> Endrodi	0	2
<i>A. plurisulcata</i> Bates	10	28	<i>C. melanocephala</i> (Fab.)	8	27
<i>A. undulata</i> Melsheimer	4	20	<i>Ligyris ebenus</i> DeGeer	2	0
<i>A. valida</i> Burmeister	0	1	<i>L. sallei</i> Bates	1	3
<i>A. foraminosa</i> Bates	0	5	<i>L. bituberculatus</i> Beauv.	18	2
<i>A. discoidalis</i> Bates	0	22	<i>Coelosis biloba</i> (L.)	4	6
<i>A. micans</i> Burmeister	0	6	<i>Strategus aloeus</i> (L.)	54	6
<i>A. aff. forreri</i> Bates	0	1	<i>S. longichomperus</i> Ratcliffe	6	4
<i>A. granulipyga</i> Bates	0	4	<i>Enema endymion</i> Chevrolat	23	1
<i>A. semicincla</i> Bates	0	8	<i>E. pan</i> Fabricius	4	1
<i>A. cincta</i> Say	0	51	<i>Heterogomphus chevrolati</i> B.	1	0
<i>A. cupricollis</i> Chevrolat	0	3	<i>Podischnus agenor</i> (Olivier)	1	4
<i>A. sp. 1</i>	0	14	<i>Megasoma elephas</i> (Fab.)	31	6
<i>A. sp. 2</i>	0	7	<i>Golofa tersander</i> Burmeister	21	7
<i>A. sp. 3</i>	0	1	<i>Phileurus valgus</i> (L.)	4	3
<i>Strigoderma casor</i> Newmann	4	13	<i>Ph. didymus</i> (L.)	3	5
<i>S. teapensis</i> Bates	4	3	<i>Ph. truncatus</i> Beauvois	0	3
<i>S. mexicana</i> Blanchard	1	3	<i>Homophileurus tricuspis</i> Prell	0	1
<i>S. sulcipennis</i> Burmeister	0	25	<i>Hemiphileurus dejeani</i> Bates	0	5
<i>S. orbicularis</i> Burmeister	0	9	<i>Hemiphileurus</i> sp.	2	4
<i>S. aff. intermedia</i> Bates	0	22	<i>Spodistes mniszzechi</i> (Thom.)	15	19
<i>Cnemida aterrima</i> Bates	1	4	<i>Inca clathrata sommeri</i> West.	2	3
<i>Rutela specularis</i> Bates	0	3	<i>Genuchinus v-notatus</i> West.	1	0
<i>Heterosternus buprestoides</i> D.	0	1	<i>Cotinis subviolacea</i> (G. & P.)	1	7
<i>Macropoides crassipes</i> (Horn)	82	45	<i>Amithao cavifrons</i> Burm.	7	11
<i>Macropoidelimus mniszzechi</i>	4	20	<i>A. erythropus</i> Burm.	0	1
<i>Macraspis lucida</i> (Olivier)	2	3	<i>Paragygnethis hebraica</i> diff.	0	6
<i>Chlorota limbaticollis</i> Blan.	0	7	<i>P. flavomarginata</i> sallei Sch.	0	25
<i>Chasmodia collaris</i> Blan.	0	7	<i>Hoplopyga liturata</i> (Olivier)	0	2
<i>Pelidnota notata</i> Blanchard	8	26	<i>Gymnethis bajula</i> Olivier	0	2
<i>P. strigosa</i> Laporte	16	4	<i>G. stellata</i> (Latreille)	0	1
<i>P. punctulata</i> Bates	32	9	<i>Maculinetis maculosa</i> (Oliv.)	0	8
<i>P. frommeri</i> Hardy	9	7	<i>Argyripa porioni</i> Arnaud	0	2
<i>Plusiotis diversa</i> Ohaus	33	25	<i>Euphoria pulchella</i> G. & P.	1	10
<i>P. chloreis</i> Bates	0	1	<i>E. westermanni</i> G. & P.	0	60
<i>P. alphabarrerae</i> Morón	0	2	<i>E. aff. leucographa</i> G. & P.	0	6

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

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

Taxa	Periodo 76-79	Periodo 86-90	Taxa	Periodo 76-79	Periodo 86-90
<i>Phyllophaga ravida</i> (Blan.)	32	0	<i>Anomala castaniceps</i> Bates	7	1
<i>P. dentex</i> (Bates)	5	2	<i>A. hoepfneri</i> Bates	2	4
<i>P. blanchardi</i> (Arrow)	960	742	<i>Anomala</i> sp.	4	3
<i>P. beckeri</i> (Moser)	2	7	<i>Anomalacra clypealis</i> Casey	2	23
<i>P. vetula</i> (Horn)	93	2	<i>Rutelisca durangoana</i> Ohaus	4	8
<i>P. molopia</i> (Bates)	22	0	<i>Parabyrsopolis chihuahuae</i>	0	4
<i>Phyllophaga</i> sp. 1	1	0	<i>Chrysinia erubescens</i> Bates	8	12
<i>Phyllophaga</i> sp. 2	4	8	<i>Plusiotis adelaida</i> (Hope)	2	2
<i>P. pentaphylla</i> (Bates)	7	2	<i>P. lecontei</i> Horn	7	15
<i>P. ciudadensis</i> (Bates)	37	2	<i>Cyclocephala barrerai</i> Mart.	0	11
<i>P. cavata</i> (Bates)	91	32	<i>Ancognatha manca</i> LeC.	116	183
<i>P. parilis</i> (Bates)	22	0	<i>Coscinocephalus cribrifrons</i>	2	2
<i>P. disparilis</i> (Horn)	2	0	<i>Orizabus rubricollis</i> Prell	1	0
<i>Diploptaxis brevicollis</i> Bates	6	1	<i>O. brevicollis</i> Prell	2	2
<i>D. denticeps</i> Bates	26	56	<i>O. clunalis</i> LeC.	1	1
<i>D. saltensis</i> Vaurie	75	141	<i>O. isodonoides</i> Fairm.	19	0
<i>D. glabrimargo</i> Vaurie	0	4	<i>Strategus cessus</i> Casey	7	1
<i>D. rosae</i> Vaurie	0	13	<i>Xyloryctes ensifer</i> Burm.	11	10
<i>D. hebes</i> Bates	7	13	<i>X. thestalus</i> Bates	48	0
<i>D. tarsalis</i> Schaffner	319	85	<i>Gymnetina cretacea</i> LeC.	0	1
<i>Macrodactylus impressus</i> B.	2	0	<i>Cotinis mutabilis</i> G. & P.	5	0
<i>M. rufescens</i> Bates	0	2	<i>Euphoria quadricollis</i> Bates	1	0
<i>Isonychus arizonensis</i> How.	1	0			
Totales (individuos)	1.963	1.395	Totales (especies)	39	33

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

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

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

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

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

Taxa	Periodo 71-78	Periodo 84-90	Taxa	Periodo 71-78	Periodo 84-90
<i>Sulcophanaeus chryseicollis</i>	25	2	<i>E. angustulus</i> Harold	5	2
<i>Phanaeus endymion</i> Harold	11	27	<i>E. velutinus</i> Bates	0	1
<i>Ph. sallei</i> Harold	1	0	<i>Onthophagus rhinolphus</i> H.	92	51
<i>Coprophanaeus telamon cor.</i>	49	521	<i>O. batesi</i> Howden & Cartw.	8	30
<i>C. aff. pluto</i> Harold	0	20	<i>O. nasicornis</i> Harold	5	2
<i>Copris lugubris</i> Boheman	13	26	<i>O. crinitus</i> Harold	2	0
<i>C. laeviceps</i> Harold	72	14	<i>Digitonthophagus gazella</i> (F.)	0	10
<i>Dichotomius carolinus col.</i>	34	3	<i>Ataenius capitosus</i> Harold	0	10
<i>D. satanas</i> Harold	70	19	<i>A. rickardasi</i> Hinton	0	2
<i>Ontherus mexicanus</i> Harold	1	0	<i>A. cribrithorax</i> Bates	1	7
<i>Ateuchus illaesum</i> Harold	1	5	<i>A. aff. euglyptus</i> Bates	0	2
<i>Canthidium aff. ardens</i> Bates	0	3	<i>Ataenius</i> sp.	0	4
<i>Canthidium</i> sp.	71	30	<i>Termitodius peregrinus</i> Hin.	0	1
<i>Uroxys boneti</i> Per. & Halff.	4	1	<i>Aphodius lividus</i> Olivier	0	2
<i>Bdelyroopsis newtoni</i> Howden	0	3	<i>A. sallei</i> Harold	0	1
<i>Canthon (Canthon) c. cyan.</i>	24	32	<i>Aphodius</i> sp. 1	0	3
<i>C. (C.) aff. morsei</i> Howden	1	5	<i>Aphodius</i> sp. 2	0	9
<i>C. (C.) indigaceus chiapas</i>	0	3	<i>Anaides laticollis</i> Harold	4	2
<i>C. (Glaph.) subhyalinus</i> Har.	1	2	<i>Chaetodus aff. lacandonicus</i>	0	3
<i>C. (Glaph.) f. femoralis</i> Ch.	141	8	<i>Neoathyreus interruptus</i> How.	0	9
<i>C. (Glaph.) gpo. coprocant.</i>	1	1	<i>Ceratocanthus vicarius</i> Bates	2	13
<i>Deltochilum gibb. sublaeve</i>	31	18	<i>C. relucens</i> Bates	1	0
<i>D. pseudoparile</i> Paulian	314	1,238	<i>Germarostes globosus</i> (Say)	1	0
<i>Eurysternus caribaeus</i> (Her.)	42	8	<i>Ochodaeus</i> sp.	0	1
<i>E. mexicanus</i> Harold	3	15	<i>Aegidium cribratum</i> Bates	0	1
Totales (individuos)	1.031	2.170	Totales (especies)	31	45

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

Taxa	Periodo 76-79	Periodo 86-90	Taxa	Periodo 76-79	Periodo 86-90
<i>Phanaeus quadridens</i> Say	27	20	<i>A. fuliginosus</i> Harold	94	1,940
<i>Copris klugi</i> Harold	21	85	<i>A. aff. fuliginosus</i> Har.	0	684
<i>C. megasoma</i> M. & H.	3	2	<i>A. hoguei</i> Bates	0	6,550
<i>Oniticeilus rhinocerulus</i> Bat.	10	89	<i>A. aff. Hoguei</i> Bates	0	2
<i>Sisyphus submonticolus</i> How.	1	12	<i>A. aff. concavus</i> Say	10	400
<i>Onthophagus cochisus</i> Brown	40	1,112	<i>Aphodius</i> sp. 1	0	1
<i>O. fuscus</i> Brown	14	997	<i>Aphodius</i> sp. 2	0	8
<i>O. coproides</i> Horn	5	4	<i>Aphodius</i> sp. A	0	5
<i>Aphodius duplex</i> LeC.	2	0	<i>Aphodius</i> sp. B	0	3
<i>A. aff. consentaneus</i> LeC.	0	3	<i>Aphodius</i> sp. C	0	42
<i>A. aff. nigrita</i> (Fab.)	1	0	<i>Aphodius</i> sp. D	0	1
<i>A. cruentatus</i> LeC.	0	8	<i>Ataenius aff. texanus</i> Har.	0	14
<i>A. aff. coloradensis</i> Horn	10	9	<i>Ataenius</i> sp.	0	39
<i>A. opisthius</i> Bates	23	110	<i>Megatrupes cavicollis</i> Bates	67	116
<i>A. michiliensis</i> Deloya	0	7	<i>Ceratotrupes bolivari</i> M. & H.	4	312
<i>A. asellus</i> Schmidt	0	7	<i>Ochodaeus</i> sp.	22	0
Totales (individuos)	354	12,582	Totales (especies)	17	29

fuscus, *Aphodius opisthius*, *A. fuliginosus*, *A. sp. aff. concavus* y *Ceratotrupes bolivari*, constituyen el conjunto característico de los muestreos de 1984-1990. En total un 40% de las especies recolectadas durante el periodo 1986-1990 han variado mucho sus abundancias o aparecen por primera vez. El aumento en el número de especies capturadas se debe, sobre todo, a los *Aphodii-*

nae, los cuales se colectaron durante el segundo periodo debido a la mayor intensidad de las colectas directas (tabla 1). Aparte de éstas especies, el mayor esfuerzo de colecta del periodo 1986-1990 sólo ha permitido incrementar notablemente la abundancia del resto de las especies y, por tanto, se puede decir que no hay diferencias ostensibles en la composición cualitativa de las comunidades de Escarabeidos copro-necrófagos de ambos periodos.

CONCLUSIONES

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

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

AGRADECIMIENTOS

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

BIBLIOGRAFIA

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

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