

DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES DE APHODIINAE (COLEOPTERA, SCARABAEOIDEA, APHODIIDAE) EN MÉXICO

**Francisco José CABRERO-SAÑUDO¹, Marco DELLACASA²,
Imelda MARTÍNEZ M.³, Jorge M. LOBO⁴ y Giovanni DELLACASA⁵**

¹Universidad Complutense de Madrid, Departamento de Zoología y Antropología Física, Facultad de Ciencias Biológicas, José Antonio Novais 2, CP 28040, Madrid, ESPAÑA. fjcabrero@bio.ucm.es

²Università di Pisa, Museo di Storia Naturale e del Territorio, Via Roma 79, CP 56011 Calci, Pisa, ITALIA. dellacasa@museo.unipit.it

³Instituto de Ecología A.C., Red de Ecoetología, km 2,5 carretera antigua a Coatepec 351, El Haya, 91070 Xalapa, Veracruz, MÉXICO. imelda.martinez@inecol.edu.mx

⁴Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC, Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva, José Gutiérrez Abascal 2, CP 28006 Madrid, ESPAÑA. mcnj117@mncn.csic.es

⁵Via Talamone 31/19, 16121 Génova, ITALIA. dellacasag@alice.it

Cabrero-Sañudo, F. J., M. Dellacasa, I. Martínez M., J. M. Lobo & G. Dellacasa. 2010. Distribución de las especies de Aphodiinae (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae) en México. *Acta Zool. Mex. (n.s.)*, 26(2): 323-399.

RESUMEN. Se elaboró una base de datos (AphoMex) a partir de los registros disponibles sobre los Aphodiidae presentes en la República Mexicana, procedentes de la literatura, colecciones y colectas. A partir de ella y mediante una metodología dirigida a simular la distribución real de las especies, se obtuvieron mapas observados y predichos de los Aphodiinae mexicanos, así como un mapa que representa la riqueza de especies general de este grupo. Adicionalmente, se han examinado los posibles errores aportados por estas estimaciones. Teniendo en cuenta los patrones de distribución resultantes se discute cuáles son los factores que han determinado la distribución actual de los Aphodiinae en México.

Palabras clave: Aphodiini, Didactyliini, Modelos de distribución, Escarabajos del estiércol, Mapas de distribución, México, Proctophanini, Riqueza de especies.

Cabrero-Sañudo, F. J., M. Dellacasa, I. Martínez M., J. M. Lobo & G. Dellacasa. 2010. Distribution of Aphodiinae species (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae) in Mexico. *Acta Zool. Mex. (n.s.)*, 26(2): 323-399.

ABSTRACT. A database (AphoMex) with the available records of Aphodiidae from the Mexican Republic was compiled, including data from literature, collections and surveys. Observed and simulated maps representing the realized distribution of Mexican Aphodiinae species were produced based on the observed records as well as on a species distribution modeling technique. Also, a map showing the general species richness of this group was obtained. The errors from these estimations were additionally examined. Considering the obtained distribution patterns, the most relevant factors which have influenced the distribution of Aphodiinae in Mexico are discussed.

Key Words: Aphodiini, Didactyliini, Distribution maps, Distribution models, Dung beetles, Mexico, Proctophanini, Species richness.

INTRODUCCIÓN

La subfamilia Aphodiinae constituye el grupo de especies de escarabajos más diversificado dentro de los Scarabaeoidea (clasificación *sensu* Dellacasa *et al.* 2001a) y presenta una distribución mundial. Una gran parte de las especies de Aphodiinae posee hábitos asociados a los excrementos de vertebrados, mostrando un comportamiento habitualmente endocóprido, es decir, comiendo y reproduciéndose en el interior de éstos, a diferencia de los Scarabaeinae y de los Geotrupinae, con costumbres generalmente telecópridas y/o paracópridas (Halffter & Edmonds 1982, Cambefort 1991). Los Aphodiinae son el grupo predominante en las comunidades de escarabajos del estiércol de las zonas templado-frías de la región Paleártica (Hanski 1991) y, comúnmente, también en las de la región Neártica (Lobo 2000). En las regiones de influencia Neotropical, los Aphodiinae han sido escasamente estudiados, pero se ha observado que, aunque haya sólo una pequeña representación de estas especies en las comunidades, a veces pueden ser bastante abundantes (Andresen 2002).

En México, los Aphodiinae no han recibido una atención similar a la dirigida hacia otros grupos de coleópteros coprófagos (como Scarabaeinae o Geotrupinae) sino hasta la última década, en la que el interés por este grupo se ha incrementando notablemente (ver Cabrero-Sañudo *et al.* 2007b y referencias allí citadas). No obstante, el conocimiento acerca de la distribución geográfica de estas especies es bastante heterogéneo e incompleto, pues aún existe un buen número de regiones en México que requieren un mayor esfuerzo de prospección (Cabrero-Sañudo *et al.* 2007b).

Para determinar los patrones de distribución geográfica de los organismos, se han propuesto en los últimos años diferentes metodologías capaces de estimar las distribuciones potenciales y reales de las especies, a partir de los datos parciales georreferenciados y diversa información ambiental que actúa como predictora (Guisan & Zimmermann 2000). Los mapas así obtenidos constituyen hipótesis de distribución que, dependiendo del tipo de datos usados (presencia, presencia/ausencia), la complejidad de la técnica de parametrización y la capacidad que tengan los predictores usados para dar cuenta de los factores históricos o geográficos, se acercarán más a la distribución potencial (el conjunto de localidades que pueden ser habitadas en un territorio según las características de las áreas actualmente ocupadas) o a la distribución real (Soberón & Peterson 2005, Peterson 2006, Jiménez-Valverde *et al.* 2008).

Utilizando una metodología de este tipo, similar a la de otros análisis previos realizados en México (Ortega-Huerta & Peterson 2004, Domínguez-Domínguez *et*

al. 2006, García 2006, Pineda & Lobo 2009) e incluso utilizada anteriormente con otros grupos de escarabeidos coprófagos de México (Geotrupidae: Trotta-Moreu *et al.* 2008, Trotta-Moreu & Lobo 2010; Scarabaeidae: Verdú & Lobo 2008), el presente trabajo pretende ampliar el conocimiento biogeográfico sobre los Aphodiinae de México mediante: i) la creación de mapas que representen la distribución observada y predicha de todas aquellas especies con información georreferenciada disponible; ii) la obtención de un mapa general que muestre la posible distribución de la riqueza total de especies del grupo en la República Mexicana; y, iii) la estimación de la magnitud y localización de los errores de estas estimaciones. Finalmente, considerando los patrones así generados, se discutirán cuáles han podido ser los principales factores causales que han propiciado la actual distribución de la diversidad biológica de este grupo de insectos en México.

MATERIAL Y MÉTODOS

Origen de los datos biológicos y climáticos. Los datos utilizados en este trabajo proceden de una base de datos sobre los Aphodiidae mexicanos (AphoMex; Cabrero-Sañudo *et al.* 2007b) elaborada mediante la compilación de la información contenida en los ejemplares depositados en diversas colecciones (destacando las de F. J. Cabrero-Sañudo, G. & M. Dellacasa, G. & V. Halffter, I. Martínez M., E. Montes de Oca, M. A. Morón, F. Vaz de Mello, y la colección del Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, Veracruz, México), los datos procedentes de varias campañas de muestreo, así como aquéllos procedentes de una extensa búsqueda bibliográfica (ver Cuadro 1). Cada registro de la base de datos AphoMex contiene información contrastada de un total de 29 campos de información, relativos a las siguientes categorías: a) campos taxonómicos (subtribu, género, especie, autor, año de descripción); b) campos geográficos (localidad, estado, latitud, longitud, altitud); c) campos relacionados con la captura (número de ejemplares, día, mes y año de colecta, método de captura, colectores); d) campos eco-biológicos (sexo de los individuos, alimentación, hábitat, otras observaciones); y, e) otros campos relacionados con el manejo posterior de los ejemplares o de la información existente sobre éstos (persona que realizó la identificación, colección en la que se encuentra ingresado, bibliografía relacionada, otras anotaciones). AphoMex contiene en la actualidad alrededor de 4000 registros (11 de Septiembre de 2009), de los cuales 2588 corresponden a la subfamilia Aphodiinae (considerando las tribus Aphodiini, Didactyliini y Proctophanini). Esta base de datos está disponible bajo petición a los autores.

La taxonomía de esta subfamilia ha sufrido en los últimos años grandes modificaciones, especialmente en lo referente al cambio de estatus taxonómico de muchos subgéneros a géneros y a la reasignación de especies a diferentes géneros ya descritos o de nueva formación (Dellacasa *et al.* 1998, 2001a, 2002a, b, 2003, 2004a, b, 2007b, d, 2008, Bordat 1999, 2003, 2009, Dellacasa & Dellacasa 2000a, b, 2005,

Stebnicka 2000, Masumoto & Kiuchi 2001, Ochi & Kawahara 2001, Ziani 2002, Gordon & Skelley 2007). Estos cambios taxonómicos no han sido arbitrarios, sino que se han propuesto con base en el examen morfológico de las más de 3000 especies asignadas a la subfamilia Aphodiinae (Dellacasa *et al.* 2001a) y en ausencia de hipótesis filogenéticas que abarquen toda la diversidad genérica o que ofrezcan una resolución determinante sobre las relaciones evolutivas dentro de la subfamilia, pese algunos trabajos preliminares realizados con un subconjunto regional de Aphodiinae (Cabrero-Sañudo & Zardoya 2004; Cabrero-Sañudo 2007). Por tanto, se podría decir que los límites sistemáticos de cada género han sido subjetivamente establecidos por dichos autores (Dellacasa *et al.* 2001a), pero se encuentran basados en caracteres objetivos compartidos por las especies asignadas a cada género, y que los previos subgéneros han sido modificados en ausencia de criterios objetivos generales para establecer su inferioridad jerárquica frente a otros géneros que ya existían.

Muchos de estos cambios han afectado directamente a la taxonomía de Aphodiinae mexicanos, puesto que precisamente para este país se han descrito o sinonimizado últimamente diversos géneros y especies (Deloya & Lobo 1996, Dellacasa *et al.* 1998, 2002b, 2003, 2007a, d, 2008, 2009, Deloya & Ibáñez-Bernal 2000, Galante *et al.* 2003, Dellacasa & Dellacasa 2005, Gordon & Skelley 2007). Según las últimas actualizaciones de listados faunísticos (Cabrero-Sañudo *et al.* 2007b, Skelley *et al.* 2007) y los datos obtenidos en la elaboración de la base de datos AphoMex, México contaría actualmente con un total de 111 especies de Aphodiinae descritas y válidas (108 de Aphodiini, 2 de Didactyliini y 1 de Proctophanini), repartidas en un total de 43 géneros (41 de Aphodiini, 1 de Didactyliini y 1 de Proctophanini; Apéndice 1).

Para cada una de las especies mexicanas, se georreferenciaron (cuando fue posible) las localidades en las que se obtuvieron citas, teniendo en cuenta los datos del nomenclátor de localidades mexicanas ofrecido por el INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía; <http://www.inegi.org.mx/inegi/default.aspx>). Tanto los mapas de distribución observada como las predicciones de cada una de las especies modelizadas se realizaron a una resolución de 0.08° (100 km²; 25.080 celdas para el territorio mexicano), utilizando para ello el programa Idrisi Kilimanjaro (Clark Labs 2003) y considerando que ésta era la mayor resolución posible a la que se podían utilizar los datos georreferenciados de las localidades de colecta de cada una de las especies. Del total de 2588 registros que actualmente posee esta base de datos, fue posible georreferenciar el 94% a esta resolución, careciendo los 150 registros restantes de información geográfica precisa. De las 111 especies consideradas, el 37% (41 especies) poseían cinco o más registros georreferenciados, el 37% (41 especies) entre uno y cuatro registros, y el 26% (29 especies) carecía de información georreferenciada fiable.

Cuadro 1. Listado de artículos principales de los que se han obtenido registros relativos a la subfamilia Aphodiinae para la creación de la base de datos AphoMex.

Allende & Ramírez 2005	Dellacasa <i>et al.</i> 2007c	Lobo 2000
Alvarado 2001	Dellacasa <i>et al.</i> 2007d	Lobo & Halffter 1994
Anduaga & Halffter 1991	Dellacasa <i>et al.</i> 2008	Lobo & Halffter 2000
Anduaga & Halffter 2000	Dellacasa <i>et al.</i> 2009	Lobo & Morón 1993
Arellano 2002	Deloya 1987	Márquez & Asiain 2000
Arellano & Halffter 2003	Deloya 1988	Martínez M. 2003
Balthasar 1946	Deloya 1991	Martínez M. 2005
Barrera 1969	Deloya 1992a	Martínez M. & Alvarado 2001
Bates 1887	Deloya 1992b	Martínez M. & Cruz 2002
Blackwelder 1944	Deloya 1994	Martínez M. & Suárez 2006
Blackwelder 1973	Deloya 1995	Martínez M. <i>et al.</i> 2000
Cabrero-Sañudo <i>et al.</i> 2007a	Deloya 1996	Martínez M. <i>et al.</i> 2001
Cabrero-Sañudo <i>et al.</i> 2007b	Deloya 1998	Martín-Piera & Lobo 1993
Capistrán 1992	Deloya 1999	Morales 1998
Carrillo-Ruiz & Morón 2003	Deloya 2003a	Morales <i>et al.</i> 1998
Cartwright 1957	Deloya 2003b	Morón 1979
Chacón 2005	Deloya & Ibáñez-Bernal 2000	Morón 1994
Chapin 1940	Deloya & Lobo 1995	Morón & Deloya 1991
Cruz <i>et al.</i> 2002	Deloya & McCarty 1992	Morón & Zaragoza 1976
Dejean 1833	Deloya & Morón 1998	Morón <i>et al.</i> 1985
Delgado 1989	Deloya <i>et al.</i> 1993	Morón <i>et al.</i> 1988
Delgado & Márquez 2006	Deloya <i>et al.</i> 1995	Morón <i>et al.</i> 1998
Dellacasa 1986	Deloya <i>et al.</i> 2007	Morón <i>et al.</i> 2000
Dellacasa 1987a	Escoto 1984	Muñoz 2003
Dellacasa 1987b	Galante <i>et al.</i> 2003	Muñoz <i>et al.</i> 2008
Dellacasa 1988a	García-Real 1995	Navarrete-Heredia 2001
Dellacasa 1988b	Gordon 1976	Navarrete-Heredia 2006
Dellacasa 1991	Gordon 1977	Navarrete-Heredia & Cortés 2004
Dellacasa 1995	Gordon & Howden 1973	Navarrete-Heredia & Deloya 2005
Dellacasa & Dellacasa 2003	Gordon & Skelley 2007	Navarrete-Heredia & Quiroz-Rocha 2000
Dellacasa & Dellacasa 2005	Harold 1862	Navarrete-Heredia <i>et al.</i> 2001
Dellacasa & Gordon 1994	Hinton 1934a	Ordóñez 2005
Dellacasa & Stebnicka 2001	Hinton 1934b	Peraza 2004
Dellacasa <i>et al.</i> 1998	Hinton 1938	Percino-Figueroa 2002
Dellacasa <i>et al.</i> 2000	Hinton & Ancona 1934	Rojas 1989
Dellacasa <i>et al.</i> 2001a	Hinton & Ancona 1935	Ruiz-Colorado 2001
Dellacasa <i>et al.</i> 2001b	Horn 1887	Skelley <i>et al.</i> 2007
Dellacasa <i>et al.</i> 2002a	Islas 1945	Smith 2003
Dellacasa <i>et al.</i> 2002b	Islas 1955a	Terrón <i>et al.</i> 1991
Dellacasa <i>et al.</i> 2003	Islas 1955b	Thomas 1993
Dellacasa <i>et al.</i> 2004a	Islas 1958	Villalobos 1985
Dellacasa <i>et al.</i> 2004b	Koçak & Kemal 2008	Woodruff & Cartwright 1967
Dellacasa <i>et al.</i> 2004c	Kohlmann 1991	Zaragoza 1974
Dellacasa <i>et al.</i> 2007a	Lobo 1996	Zunino & Dellacasa 1989

Como predictores se utilizaron un total de 19 variables climáticas obtenidas de la base de datos ambiental WorldClim también a una resolución de (0.08°) (Hijmans *et al.* 2006; ver Trotta-Moreu *et al.* 2008 y <http://www.worldclim.org/>).

Modelos predictivos. Para realizar la estimación de la distribución de las especies de Aphodiinae mexicanas se utilizó el programa MaxEnt 3.2 (*Maximum Entropy*; Phillips & Dudik 2008), con los parámetros definidos por defecto en el programa, incluyendo características lineales y cuadráticas, así como un formato de salida acumulativo. La selección de este método, entre otras técnicas disponibles, se realizó como consecuencia de que sólo requiere los datos de presencia de las especies y porque ha sido recomendado en un análisis comparado entre las diversas técnicas de modelización de la distribución (Elith *et al.* 2006). MaxEnt utiliza un sistema de aprendizaje automático (*machine learning*) a través del cual se busca una distribución con una entropía máxima en la que todos los valores tienen la misma probabilidad de ocurrir, pero que se encuentra restringida según la información biológica de partida y las condiciones ambientales del área de estudio. El formato de salida es un mapa en el que cada celda del territorio posee un valor de favorabilidad entre 0 y 100.

MaxEnt únicamente fue utilizado en todas aquellas especies con datos de presencia en 5 ó más celdas de 0.08° (37%, 41 especies). Para aquellas especies con datos de presencia en 2, 3 y 4 celdas de 0.08° (19%, 21 especies) las predicciones se realizaron calculando los valores máximos y mínimos de diversas variables ambientales en las celdas con presencia conocidas, para después establecer el área de presencia probable como aquella compuesta por las celdas con valores climáticos dentro del rango de condiciones proporcionado por los datos de presencia conocidos (modelo de “cubierta bioclimática”). Este procedimiento simple es generalmente adecuado para realizar estimaciones de la distribución potencial de las especies (Jiménez-Valverde *et al.* 2008), de modo que asumimos que la representación geográfica así generada constituye una imagen provisional de la distribución en ausencia de limitantes de dispersión. Como los resultados de este procedimiento dependen del número de variables predictoras utilizadas (Beaumont *et al.* 2005), se eligió un conjunto mínimo de variables climáticas. Para ello se empleó el llamado método de Jolliffe (Rencher 2002) mediante el cual el conjunto completo de 19 variables climáticas predictoras se sometió a un Análisis de Componentes Principales, que proporcionó 4 componentes con valores propios (*eigenvalues*) mayores o próximos a la unidad (7.86, 4.83, 3.62 y 0.98, respectivamente), que, en conjunto, fueron capaces de explicar el 91% de la variabilidad total. Para cada componente se eligió aquella variable original con una mayor correlación, de modo que las variables finalmente seleccionadas fueron: temperatura mínima del mes más frío, precipitación del cuatrimestre más seco, temperatura media del cuatrimestre más

cálido y precipitación del mes más húmedo. Éstas serían, pues, las mejores variables con capacidad para representar las condiciones climáticas del territorio considerado.

Finalmente, para todas aquellas especies con datos de presencia en únicamente una celda de 0.08° (18%, 20 especies), la distribución potencial fue estimada ampliando un 30% los valores de las cuatro variables climáticas seleccionadas en la celda observada y considerando que todas las celdas con estas condiciones serían las más favorables para la presencia de cada especie (procedimiento también utilizado en Trotta-Moreu *et al.* 2008 y Trotta-Moreu & Lobo 2010).

Validación de los modelos. Como ocurre generalmente en los grupos y regiones con alta diversidad biológica, la información georreferenciada disponible es muy escasa y sesgada, impidiendo la realización de modelos de distribución fiables (Cayuela *et al.* 2009). En nuestro caso, el número de registros georreferenciados disponibles es también escaso (media por especie \pm DS: 22 ± 50) y reducido el porcentaje de especies con más de 5 registros georreferenciados (37%). Por ello, no es posible acudir a las técnicas de validación clásicas (Vaughan & Omerod 2005) eligiendo, como medida de fiabilidad, la comparación entre los valores de riqueza observados en cada uno de los estados mexicanos con inventarios fiables y los valores de riqueza resultantes de la superposición de todos los modelos individuales de distribución generados (ver Pineda & Lobo 2009 y Trotta-Moreu & Lobo 2010).

Para estimar, en primer lugar, qué estados mexicanos poseían inventarios fiables, se valoraron sus inventarios faunísticos mediante dos estimadores no paramétricos de la riqueza de especies (ACE y Chao2; Colwell & Coddington 1994, Chazdon *et al.* 1998), que aportan estimas del número total de especies en cada estado, asumiendo un esfuerzo de muestreo óptimo. Como medida del esfuerzo de muestreo se utilizó el número de registros de AphoMex para cada especie y para cada estado. Los análisis fueron realizados mediante el programa *EstimateS* (Colwell 2006). Aquellos estados para los que se estimó que la riqueza de especies observada era igual o superior al 70% de la predicha por cualquiera de estos dos estimadores se consideraron poseedores de inventarios fiables.

En las predicciones individuales realizadas con MaxEnt es necesario elegir un punto de corte adecuado en los valores de favorabilidad a fin de transformar éstos en binarios (presencia/ausencia). Para ello, se eligieron un total de 22 puntos de corte diferentes distribuidos a lo largo del intervalo de favorabilidad entre 0-100 (ver Pineda & Lobo 2009 y Trotta-Moreu & Lobo 2010): 100, 95, 90, 85, 80, 75, 70, 65, 60, 55, 50, 45, 40, 35, 30, 25, 20, 15, 10, 5 y 1. Además, se calculó para cada especie el punto óptimo de corte resultante de considerar, como área de presencia, al conjunto de todas aquellas celdas con favorabilidades iguales o superiores a la menor existente en una celda con presencia observada. Los valores de riqueza para cada estado, resultantes de la superposición de los modelos realizados con MaxEnt tras considerar

cada uno de los 22 puntos de corte anteriormente mencionados, fueron comparados con la riqueza de especies observada en aquellos estados considerados como bien inventariados. Para decidir el umbral más favorable, se estimó la correlación entre ambos valores de riqueza mediante el coeficiente de correlación de Pearson y también la correlación entre la matriz de composición faunística observada (presencia/ausencia) en cada estado y la predicha según los modelos (test de Mantel). En estos análisis únicamente se utilizaron los datos provenientes de las 41 especies con presencia en 5 ó más celdas (ver Pineda & Lobo 2009, para una descripción más detallada del procedimiento).

Una vez estimados los mapas de presencia/ausencia mediante MaxEnt y los modelos de “cubierta bioclimática”, se generó una representación de la distribución de la riqueza de especies de Aphodiinae en México, estimándose adicionalmente el número de especies erróneamente incluidos en cada estado y el número de especies omitidas de acuerdo a las predicciones y los inventarios de los estados con inventarios fiables (errores de comisión y omisión, respectivamente).

RESULTADOS

Selección de los estados con inventarios fiables. En el Cuadro 2 se resumen los 15 estados mexicanos cuyos inventarios fueron estimados fiables. Como se puede observar en la Figura 1, la mayor parte de los estados bien muestreados se encuentra distribuida a lo largo de la Sierra Madre Oriental, Sistema Volcánico Transversal, Sierra Madre del Sur y Sierra de Chiapas, mientras que, principalmente, los inventarios de los estados de la Península de Yucatán, del noroeste de México, Tamaulipas y algunos del centro de la República se encuentran insuficientemente muestreados.

Selección del umbral de favorabilidad. Las correlaciones entre la riqueza de especies observada en los estados con inventarios fiables y la predicha por la superposición de los modelos individuales sugieren que el mejor punto de corte es el que asigna como presencias las celdas con favorabilidades por encima de 80 (Figura 2) y que el punto de corte óptimo elegido individualmente para cada especie produce estimaciones poco fiables. Los valores del test de Mantel también sugieren un punto de corte similar (85). Por ello, a fin de obtener los mapas de presencia/ausencia predichos a partir de los modelos de MaxEnt, se eligió el punto de corte de 85 como el más apropiado para obtener los modelos de distribución de los Aphodiinae en México.

En las Figuras 3-16 se encuentran representados los mapas de distribución observados y predichos de las especies de Aphodiinae presentes en México. Estos mapas se encuentran también disponibles a una mejor resolución en la página <http://www.biogeografia.org/>.

Cuadro 2. Riqueza de especies observadas por estado (S_{OBS}) y riquezas predichas mediante los estimadores paramétricos ACE (S_{ACE}) y Chao2 (S_{CHAO2}) considerando los registros como medida de esfuerzo. Únicamente se incluyen los 15 estados en los que se observó que la riqueza de especies observada era, al menos, un 70% de la predicha por alguno de estos dos estimadores.

Estado	Observada	Predicha	
	S_{OBS}	S_{ACE}	S_{CHAO2}
Chiapas	13	16	14
Coahuila	11	15	16
Durango	38	51	51
Guerrero	17	19	20
Hidalgo	20	27	25
Jalisco	18	26	25
México	32	38	37
Michoacán	22	30	29
Nuevo León	17	26	21
Oaxaca	28	30	29
Puebla	22	25	25
Querétaro	15	20	17
San Luis Potosí	12	17	16
Veracruz	27	31	37
Zacatecas	7	7	7

Comparación entre datos observados y predichos. La superposición de todos los modelos de distribución realizados (tanto utilizando MaxEnt, como los modelos de “cubierta bioclimática”) produce valores de riqueza de especies claramente superiores a los observados (Cuadro 3). La sobrepredicción media es del 65%, oscilando entre el 0% de Coahuila y el 186% de Zacatecas. A pesar de ello, la correlación entre los valores predichos y observados es alta, positiva y significativa ($r = 0.843$, $n = 15$, $P < 0.001$). Como era de esperar, el porcentaje medio de los errores de comisión (94 ± 52 ; % medio \pm DS) es muy superior al de los errores de omisión (28 ± 16 ; % medio \pm DS), de modo que las técnicas de modelización empleadas tienden a incluir erróneamente un buen número de especies en cada estado, omitiendo además unas pocas de las observadas.

Cuadro 3. Numero de especies de Aphodiinae observadas (S_{OBS}) en cada uno de los estados mexicanos con inventarios fiables, numero de especies predichas por la superposición de los modelos individuales (S_{PRED}), errores de comisión (COM) y omisión (OMI) y su porcentaje sobre el total de especies observadas en cada estado (%COM y %OMI).

	S_{OBS}	S_{PRED}	COM	OMI	%COM	%OMI
Chiapas	13	23	15	5	115	38
Coahuila	12	12	4	4	33	33
Durango	32	48	23	7	72	22
Guerrero	17	26	12	3	71	18
Hidalgo	20	27	15	8	75	40
Jalisco	17	38	27	6	159	35
México	31	50	22	3	71	10
Michoacán	20	39	24	5	120	25
Nuevo León	13	14	6	5	46	38
Oaxaca	27	45	24	6	89	22
Puebla	23	56	33	0	143	0
Querétaro	15	20	13	8	87	53
San Luis Potosí	11	13	7	5	64	45
Veracruz	26	34	9	1	35	4
Zacatecas	7	20	16	3	229	43

Características generales de las especies mexicanas de Aphodiinae. En el Cuadro 4 se encuentran resumidas las principales características ambientales de las especies de Aphodiinae presentes en México, basadas en los valores de las celdas en las que se ha observado cada una de ellas. En general, las altitudes medias sobre el nivel del mar para las especies de Aphodiinae mexicanas oscilan entre los 250 a los 3200 metros, las temperaturas medias rondan desde los 9.7 hasta los 25.3° C y las precipitaciones medias de los 230 a los 2060 mm. Estos resultados muestran que los Aphodiinae se encuentran presentes a lo largo de una amplia diversidad de ambientes, pese a que la mayoría de las especies posee preferencias por zonas montañosas, con climas templado/fríos y húmedos.

Cuadro 4. Altitud, temperatura media anual (Tm) y precipitación anual (Pm) (\pm DS) de las celdas de 0.08° en las que se ha observado cada especie de Aphodiinae en México con datos georreferenciados y tamaño aproximado de su área de distribución predicha. Los datos de altitud provienen de un modelo digital del terreno a una resolución de 1 km² (*United States Geological Survey* 2006). Los datos climáticos provienen de *WorldClim* (Hijmans *et al.* 2006).

Especies	Altitud (metros)	Tm (°C)	Pm (mm)	Área predicha (10³ km²)
<i>Agoliinus cruentatus</i>	2195	16.7	501	16.77
<i>Agrilinellus abbonai</i>	2423 \pm 111	14.4 \pm 1.8	1149 \pm 240	2.18
<i>Agrilinellus antonioireyi</i>	2666 \pm 497	13.4 \pm 2.2	1157 \pm 191	3.80
<i>Agrilinellus azteca</i>	2293 \pm 1024	14.4 \pm 5.9	1435 \pm 627	2.03
<i>Agrilinellus chiapasensis</i>	2758	15.9	1278	35.81
<i>Agrilinellus nuriae</i>	1927	12.8	625	1.48
<i>Agrilinellus oaxacaensis</i>	1064 \pm 1371	22.5 \pm 3.7	1486 \pm 1149	187.52
<i>Agrilinellus ornatus</i>	2746 \pm 645	11.6 \pm 3.0	1171 \pm 333	1.85
<i>Aphodius fimetarius</i>	1382	18.9	499	5.55
<i>Blackburneus charmionus</i>	1730 \pm 864	15.8 \pm 4.0	1410 \pm 454	2.02
<i>Blackburneus guatemalensis</i>	1792 \pm 568	17.4 \pm 3.1	1075 \pm 397	19.71
<i>Blackburneus saylorea</i>	1790 \pm 645	18.4 \pm 3.5	1261 \pm 618	8.79
<i>Blackburneus (s.l.) saylori</i>	2090 \pm 305	16.9 \pm 2.3	732 \pm 330	20.07
<i>Calamosternus colimaensis</i>	956 \pm 261	23.7 \pm 2.2	964 \pm 68	7.08
<i>Calamosternus granarius</i>	250	16.3	272	4.72
<i>Cephalocyclus bordati</i>	2188 \pm 39	13.6 \pm 2.1	542 \pm 8	2.72
<i>Cephalocyclus carmenae</i>	2202	11.1	641	0.16
<i>Cephalocyclus durangoensis</i>	2233 \pm 415	14.3 \pm 2.4	946 \pm 395	3.14
<i>Cephalocyclus fuliginosus</i>	2074 \pm 515	15.6 \pm 3.0	741 \pm 233	23.26
<i>Cephalocyclus gravidus</i>	2388 \pm 258	14.7 \pm 2.1	1040 \pm 232	5.89
<i>Cephalocyclus halffteri</i>	2800 \pm 659	11.0 \pm 5.9	1197 \pm 272	7.58
<i>Cephalocyclus hogei</i>	2516 \pm 547	13.2 \pm 2.9	1073 \pm 302	3.16
<i>Cephalocyclus howdenorum</i>	1826 \pm 977	14.6 \pm 4.8	726 \pm 144	2.67
<i>Cephalocyclus lagoi</i>	2230 \pm 419	14.6 \pm 2.6	631 \pm 358	3.92
<i>Cephalocyclus luridiventris</i>	2263 \pm 603	15.1 \pm 2.5	1114 \pm 552	138.59
<i>Cephalocyclus mexicanus</i>	2004 \pm 530	16.8 \pm 2.9	1093 \pm 296	21.26
<i>Cephalocyclus ordonezi</i>	3205 \pm 348	9.7 \pm 1.8	1025 \pm 60	0.57
<i>Cephalocyclus potosinus</i>	2307 \pm 441	12.5 \pm 1.3	577 \pm 97	1.24
<i>Cephalocyclus pullatus</i>	2015 \pm 760	14.8 \pm 3.6	1044 \pm 315	2.17
<i>Cephalocyclus puncticeps</i>	2159 \pm 1651	16.8 \pm 7.5	997 \pm 347	398.76
<i>Cephalocyclus rockefelleri</i>	1956 \pm 416	15.3 \pm 2.8	533 \pm 114	24.15
<i>Cephalocyclus stebnickae</i>	2217 \pm 168	14.3 \pm 0.7	1223 \pm 140	0.66
<i>Cephalocyclus villosipes</i>	2013 \pm 139	16.8 \pm 2.8	819 \pm 359	14.00
<i>Cesamexico constricticollis</i>	2300	18.5	1456	35.34
<i>Coelotrachelus burgosi</i>	1045	23.7	987	61.96
<i>Coelotrachelus ixtapalapaensis</i>	2323	16.0	679	30.49
<i>Coelotrachelus kuntzeni</i>	2362 \pm 442	14.8 \pm 2.5	940 \pm 306	6.42
<i>Coelotrachelus rudis</i>	1992 \pm 203	16.3 \pm 2.8	540 \pm 120	31.54

Especies	Altitud (metros)	Tm (°C)	Pm (mm)	Área predicha (10 ³ km ²)
<i>Coelotrachelus symbius</i>	1986 ± 587	15.0 ± 3.0	763 ± 264	11.20
<i>Coelotrachelus venustus</i>	2323	16.0	679	30.49
<i>Crypsoscatomaseter durangoi</i>	2573 ± 334	12.9 ± 3.3	992 ± 429	53.36
<i>Crypsoscatomaseter epulus</i>	2763 ± 93	11.0 ± 0.2	1237 ± 83	0.16
<i>Dellacasiellus concavus</i>	1820 ± 530	18.3 ± 2.3	752 ± 355	11.57
<i>Diapterna dugesi</i>	1673 ± 332	18.8 ± 1.4	832 ± 309	7.65
<i>Drepanocanthoides (s.l.) larreae</i>	1049 ± 224	20.4 ± 1.5	236 ± 32	9.21
<i>Flaviellus perfimbriatus</i>	2354	12.9	622	12.35
<i>Geomyphilus (s.l.) barrerae</i>	2336 ± 451	13.9 ± 4.2	1172 ± 259	57.18
<i>Geomyphilus (s.l.) coronadoi</i>	2365 ± 252	13.6 ± 0.9	1141 ± 318	1.46
<i>Geomyphilus (s.l.) macgregori</i>	2186	12.9	1366	4.29
<i>Geomyphilus (s.l.) pierai</i>	1973 ± 854	13.4 ± 5.0	1402 ± 369	13.02
<i>Gonaphodiellus bimaculosus</i>	2032 ± 938	16.1 ± 5.4	1711 ± 1066	1.30
<i>Gonaphodiellus hoffmanni</i>	1620 ± 1024	17.6 ± 4.6	2060 ± 1042	37.77
<i>Gonaphodiellus opisthius</i>	2025 ± 531	16.2 ± 3.0	1184 ± 364	14.91
<i>Haroldiellus lansbergei</i>	1268 ± 723	19.4 ± 3.1	1483 ± 482	4.84
<i>Haroldiellus sallei</i>	1019 ± 779	21.3 ± 3.7	1280 ± 646	21.04
<i>Jalisco plumipes</i>	2411	19.1	1195	58.05
<i>Labarrus pseudolividus</i>	1428 ± 792	19.2 ± 4.0	1071 ± 553	43.79
<i>Liothorax innexus</i>	2106 ± 446	15.7 ± 3.0	911 ± 353	13.26
<i>Liothorax levatus</i>	2215 ± 516	15.4 ± 3.9	1255 ± 146	1.30
<i>Melinopterus (s.l.) consentaneus</i>	2195	16.7	501	16.77
<i>Neotrichonotulus inurbanus</i>	2828	10.8	1296	0.54
<i>Neotrichonotulus perotensis</i>	2453 ± 275	10.6 ± 1.5	1227 ± 293	0.57
<i>Neotrichonotulus urangai</i>	2543	14.2	916	8.87
<i>Nialaphodius nigrita</i>	710 ± 707	22.4 ± 4.3	1497 ± 766	9.23
<i>Oscarinus crassuloides</i>	2272 ± 344	14.4 ± 2.9	824 ± 109	24.34
<i>Oscarinus indutilis</i>	1986 ± 484	16.3 ± 2.8	1017 ± 376	12.98
<i>Oscarinus spiniclypeus</i>	2485 ± 538	15.1 ± 3.6	1132 ± 294	42.05
<i>Otophorus haemorrhoidalis</i>	2114 ± 326	14.4 ± 2.9	650 ± 191	16.86
<i>Oxyomus setosopunctatus</i>	2662 ± 820	11.8 ± 4.2	1305 ± 553	1.78
<i>Pardalonus (s.l.) pumilio</i>	2201 ± 354	15.5 ± 2.2	598 ± 346	6.92
<i>Pardalonus (s.l.) serval</i>	1927	12.8	625	1.48
<i>Pharaphodius (s.l.) oleosus</i>	2078 ± 409	16.1 ± 2.8	992 ± 237	6.16
<i>Planolinellus vittatus</i>	2027 ± 617	15.6 ± 3.4	1033 ± 420	14.15
<i>Planolinus tenellus</i>	2161 ± 1076	15.7 ± 7.4	1119 ± 37	15.79
<i>Pseudagolius caballeroi</i>	724	25.3	922	61.33
<i>Pseudagolius coloradensis</i>	2090 ± 356	16.4 ± 2.1	661 ± 230	23.27
<i>Pseudagolius warneri</i>	283 ± 287	23.8 ± 2.3	558 ± 98	15.67
<i>Pseudogonaphodiellus zdzislawae</i>	2347 ± 307	17.1 ± 2.3	1353 ± 147	2.13
<i>Tetraclipeoides (s.l.) giulianii</i>	1331	17.2	228	18.35
<i>Trichonotuloides glyptus</i>	2599 ± 706	13.0 ± 4.2	1167 ± 498	2.82
<i>Xeropsamobeus (s.l.) asellus</i>	2195	16.7	501	16.77
<i>Aidophus notatus</i>	249 ± 766	24.4 ± 4.0	1433 ± 293	11.98

Autoecología y biogeografía de los Aphodiinae mexicanos. En los siguientes apartados se muestran los valores ambientales de las localidades de presencia conocidas para cada una de las especies de Aphodiinae mexicanas, así como las representaciones cartográficas obtenidas mediante los modelos predictivos de distribución realizados. La información relativa a la distribución de los géneros, el número de especies descritas o los detalles sobre la ecología de las especies han sido tomados, principalmente, de las siguientes referencias bibliográficas: Dellacasa 1987a, b, 1988a, b, 1991, 1995, Dellacasa *et al.* 2001a, 2002b, 2003, 2007c, d, 2009, Dellacasa & Dellacasa 2003, 2005, Cabrero-Sañudo *et al.* 2007b, Gordon & Skelley 2007, Skelley *et al.* 2007. Las regiones biogeográficas se basan en las definidas por Cox & Moore (1993).

Distribución de las especies de Aphodiinae en México. De las 111 especies observadas de Aphodiinae presentes en México, el grupo más numeroso es el de la tribu Aphodiini, con 108 especies. De la tribu Didactyliini se encuentran dos especies de un mismo género y de Proctophanini sólo hay una especie.

Aphodiini. Las 108 especies de esta tribu están comprendidas en 41 géneros diferentes.

Género *Agoliinus* Schmidt, 1913

El género *Agoliinus* se encuentra distribuido en la región Holártica y está representado por alrededor de 40 especies, de las cuales sólo dos han sido citadas en México: *A. cruentatus* y *A. plutonicus* (Figs. 3a-b). Ambas especies extienden su área por el noroeste de México y sur/suroeste de Estados Unidos.

En general, las especies de *Agoliinus* suelen habitar localidades de altitudes elevadas. Así, *Agoliinus cruentatus* se ha observado en México a una altitud media (Am) de 2195 metros, en una zona relativamente cálida (temperatura anual media; Tm 16.1°C) y seca (precipitación anual media; Pm 527 mm) (Cuadro 4). En cuanto a *A. plutonicus*, se desconocen sus afinidades topográficas y ambientales en México. Ambas especies han sido observadas en excrementos de caballo y humanos, entre los meses de junio y agosto; *A. cruentatus* también ha sido capturada a la luz (Morón & Deloya 1991, Gordon & Skelley 2007).

Sólo se ha podido realizar un modelo de distribución en el caso de *A. cruentatus*, puesto que se carecía de datos georreferenciados en México para *A. plutonicus*. El mapa de distribución predicho para *A. cruentatus* muestra que su área de distribución podría incluir algunas localizaciones de la Sierra Madre Occidental, especialmente de Durango y Zacatecas, así como algunos puntos en el estado de Sonora (Fig. 3a).

Género *Agrilinellus* M. Dellacasa,
G. Dellacasa & Gordon, 2008

Se trata de un género endémico casi exclusivo de México, para el que se han descrito un total de siete especies (Figs. 3c-h, 4a); sólo una de ellas (*A. chiapasensis*) se extiende hasta El Salvador. Las especies de *Agrilinellus* se encuentran distribuidas por las sierras mexicanas. Así, *A. abbonai* y *A. antonioreyi* han sido observadas en el Sistema Volcánico Transversal (Figs. 3c, 3d); *A. azteca*, en el Sistema Volcánico Transversal, la región meridional de la Sierra Madre Oriental y en la Sierra Madre del Sur (Fig. 3e); *A. chiapasensis*, en la Sierra de Chiapas (Fig. 3f); *A. nuriae*, en las estribaciones septentrionales de la Sierra Madre Oriental (Fig. 3g); *A. oaxacaensis*, en la Sierra Madre del Sur y la zona meridional de la Sierra Madre Oriental (Fig. 3h); y, *A. ornatus*, en el Sistema Volcánico Transversal, el sur de la Sierra Madre Oriental y la Sierra Madre Occidental (Fig. 4a).

Agrilinellus es un género con preferencia por altitudes medias hasta muy altas, cuyas especies están presentes habitualmente desde los 1000 hasta los 2800 metros (Cuadro 4). Suelen preferir desde temperaturas frescas a moderadas que oscilan entre 11.6°C y 15.9°C (exceptuando *A. oaxacaensis*, con una Tm observada más alta de 22.5°C, a consecuencia, probablemente, de las localizaciones colindantes) y lluvias moderadas de entre 625 a 1486 mm de precipitación anual (Cuadro 4). La mayoría de las especies de *Agrilinellus* han sido observadas durante los meses de julio a agosto, aunque *A. chiapasensis* ha sido capturada en mayo y *A. azteca* y *A. ornatus* pueden colectarse durante todo el año. Son especies coprófagas de amplio espectro, puesto que se han observado en estiércol vacuno, equino y ovino; únicamente, *A. nuriae* y *A. oaxacaensis* han sido citadas de vacuno y equino, respectivamente, lo que, no obstante, puede deberse a la ausencia de otro tipo de excremento (observaciones personales y Martín-Piera & Lobo 1993, Martínez 2005, Gordon & Skelley 2007, Dellacasa *et al.* 2008).

Las distribuciones predichas para estas especies amplían su actual rango a lo largo de las sierras mexicanas; así, se aumenta la distribución de *A. abbonai* hacia la Sierra Madre del Sur (Fig. 3c); la de *A. antonioreyi* hacia algunos puntos adicionales del Sistema Volcánico Transversal y de la Sierra Madre del Sur (Fig. 3d); la de *A. azteca* hacia algunas localizaciones adicionales del Sistema Volcánico Transversal y de la Sierra Madre del Sur (Fig. 3e); la de *A. chiapasensis* hacia la Sierra Madre del Sur, el Sistema Volcánico Transversal, la Sierra Madre Occidental y otras localidades de la Sierra de Chiapas (Fig. 3f); la de *A. nuriae* a otras localidades del norte de la Sierra Madre Occidental (Fig. 3g); la de *A. oaxacaensis* en la Sierra de Chiapas, la Sierra Madre del Sur, la Sierra Madre Occidental, la Sierra Madre Oriental, el Sistema Volcánico Transversal y algunas localizaciones presentes en el Golfo de México y la Península de Yucatán (Fig. 3h); y la de *A. ornatus* hasta algún punto más de la Sierra Madre Occidental y del Sistema Volcánico Transversal (Fig. 4a).

Género *Aphodius* Illiger, 1798

El género *Aphodius* presenta una distribución Holártica, así como Oriental y Australiana. Se encuentra representado por 13 especies, de las cuales una, *A. fimetarius*, ha sido introducida en México (Horn 1887). La especie ha sido citada en el estado de Puebla, al sur del Sistema Volcánico Transversal (Fig. 4b).

En México, *A. fimetarius* se encuentra a una Am de 1382 metros, con una Tm de 18.9°C y una precipitación de 499 mm (Cuadro 4). Ha sido citada del mes de agosto en México, pero en otras regiones se encuentra presente durante todo el año. Se trata de una especie eurífaga, que no es estrictamente coprófaga, sino que también se alimenta de material orgánico en descomposición, materia vegetal y micelios de hongos (Dellacasa & Dellacasa 2006).

Según el mapa de distribución predicho para esta especie, su actual rango de distribución podría ampliarse hasta la Sierra Madre del Sur, la Sierra Madre Occidental y algunas localizaciones del Altiplano (Fig. 4b).

Género *Blackburneus* (*sensu lato*) Schmidt, 1913

El género *Blackburneus* (*s.l.*) muestra una distribución Neártica, Neotropical, Oriental y Afrotropical. Se han descrito alrededor de 71 especies, de las cuales cinco se encuentran distribuidas en México (Figs. 4c-g). *Blackburneus charmionus* ha sido citada de Costa Rica, El Salvador y México; *B. guatemalensis* de Guatemala, Costa Rica, El Salvador, México y Panamá; *B. (s.l.) rubeolus* del sudeste de Canadá, México y este de Estados Unidos; *B. saylorea* del suroeste de Estados Unidos; y, *B. (s.l.) saylori* es la única especie aparentemente endémica de México. En México, las especies de *Blackburneus* (*s.l.*) suelen habitar zonas de montaña. Así, *B. charmionus* se ha capturado en el Sistema Volcánico Transversal, la Sierra Madre del Sur, la Sierra Madre Occidental y el sur de la Sierra Madre Oriental (Fig. 4c); *B. guatemalensis*, aparte de en las anteriores sierras, se extiende también por la Sierra de Chiapas (Fig. 4d); *B. saylorea* habita el Sistema Volcánico Transversal, el sur de la Sierra Madre Oriental y la Sierra Madre del Sur (Fig. 4f); y, *B. (s.l.) saylori*, el Sistema Volcánico Transversal y la Sierra Madre Occidental (Fig. 4g). *Blackburneus (s.l.) rubeolus* ha sido citada de Oaxaca y Tamaulipas, pero no se tienen referencias precisas de su localización (Fig. 4e).

Las especies de *Blackburneus* (*s.l.*) suelen encontrarse en México en altas elevaciones, de modo que han sido citadas de alturas entre los 1730 y los 2090 metros (Cuadro 4). Parecen preferir localidades con temperaturas medias relativamente elevadas (entre 15.8°C y 18.4°C) y precipitaciones moderadas que oscilan entre los 732 y los 1410 mm (Cuadro 4). *Blackburneus charmionus*, *B. guatemalensis* y *B. saylorea* están activas durante todo el año, mientras que *B. (s.l.) saylori* sólo se ha observado durante julio y agosto, y *B. (s.l.) rubeolus* entre los meses de abril y octubre. Todas muestran hábitos coprófagos y se han encontrado en excrementos de

caballo, vaca y oveja; *B. charmionus* y *B. (s.l.) rubeolus* son también atraídas por material orgánico en descomposición y *B. guatemalensis* y *B. (s.l.) rubeolus* han sido capturadas a la luz (observaciones personales y Ruiz-Colorado 2001, Galante *et al.* 2003, Gordon & Skelley 2007).

Según las distribuciones predichas, *B. charmionus* extendería su presencia por diversos puntos del este del Sistema Volcánico Transversal y el sur de la Sierra Madre Oriental (Fig. 4c); *B. guatemalensis* estaría presente en más localidades del Sistema Volcánico Transversal, la Sierra Madre Oriental, la Sierra Madre Occidental y la Sierra Madre del Sur (Fig. 4d); *B. saylorea* aumentaría su distribución hacia más puntos del Sistema Volcánico Transversal, la Sierra Madre del Sur, la Sierra de Chiapas y sur de la Sierra Madre Oriental (Fig. 4f); y, *B. (s.l.) saylora* hacia algún punto más de la Sierra Madre Occidental, muchos otros del Sistema Volcánico Transversal y el sur de la Sierra Madre Oriental, la Sierra Madre del Sur y la Sierra de Chiapas (Fig. 4g). No se ha podido estimar la distribución de *B. (s.l.) rubeolus* puesto que se carecía de información georreferenciada para México (Fig. 4e).

Género *Calamosternus* Motschulsky, 1859

Calamosternus es un género de distribución mundial compuesto actualmente por 25 especies, dos de las cuales se encuentran en México (Figs. 4h, 5a). *Calamosternus colimaensis* es la única especie de este género endémica de Norteamérica, en concreto de México, y se encuentra distribuida a lo largo del Sistema Volcánico Transversal (Fig. 4h); *C. granarius* es una especie subcosmopolita que ha sido introducida desde Europa y aparece en el noroeste de México, el resto de la región Neártica (Cánada y Estados Unidos) y también en la región Neotropical (Fig. 5a; Dellacasa 1988a, Dellacasa & Dellacasa 2006, Gordon & Skelley 2007).

Calamosternus colimaensis suele encontrarse a media altitud, alrededor de los 956 metros, mientras que *C. granarius* se ha observado en México a altitudes inferiores (< 250 metros, Cuadro 4). La Tm de los puntos en los que se ha encontrado *C. colimaensis* es moderada-alta (23.7°C), y la Pm moderada (964 mm); para *C. granarius*, la Tm donde se ha observado es menor, de 16.3°C, y la Pm escasa, de 272 mm (Cuadro 4). *Calamosternus colimaensis* ha sido colectada durante el mes de abril, mientras que *C. granarius* ha sido observada durante todo el año. No se tienen referencias sobre los hábitos alimenticios de *C. colimaensis*, pero de *C. granarius* se sabe que se trata de una especie eurífaga, capaz de alimentarse de todo tipo de excrementos, así como de material orgánico en descomposición y materia vegetal (Dellacasa & Dellacasa 2006).

La distribución predicha para *C. colimaensis* indica que esta especie puede encontrarse también por otros puntos del Sistema Volcánico Transversal, así como en la Sierra Madre del Sur y la Sierra de Chiapas (Fig. 4h). En el caso de *C. granarius*,

ésta podría encontrarse también en algunos otros puntos de la Sierra de Baja California y en la provincia biogeográfica Sonorense (Fig. 5a).

Género *Cephalocyclus* M. Dellacasa, Gordon & G. Dellacasa, 1998

El género *Cephalocyclus* es endémico de la zona meridional de la región Neártica y algunas de sus especies se adentran hacia las montañas de la región Neotropical en Centroamérica. Se trata del género con un mayor número de especies en México y con un mayor número de endemismos; así, de las 21 especies descritas en total para este género, 18 han sido citadas de México (Figs. 5b-h, 6a-h, 7a-c), 15 de las cuales presentan una distribución restringida a las sierras de México. En cuanto a las especies mexicanas, *Cephalocyclus bordati*, *C. pullatus* y *C. rockefelleri* han sido observadas en la Sierra Madre Occidental (Fig. 5b, 6g, 7a); *C. carmenae*, *C. howdenorum*, *C. lagoi* y *C. potosinus*, en la Sierra Madre Oriental (Fig. 5c, 6a-b, f); *C. durangoensis*, en la Sierra Madre Occidental, la Sierra Madre Oriental, el Sistema Volcánico Transversal y la Sierra Madre del Sur (Fig. 5d); *C. fuliginosus*, *C. hogei* y *C. mexicanus*, en la Sierra Madre Occidental, la Sierra Madre Oriental, el Sistema Volcánico Transversal, la Sierra Madre del Sur y la Sierra de Chiapas hacia Guatemala (Figs. 5e, h, 6d); *C. gravidus*, en la Sierra Madre Occidental, en el sur de la Sierra Madre Oriental y en el Sistema Volcánico Transversal (Fig. 5f); *C. halfferi*, *C. luridiventris* y *C. puncticeps*, en el Sistema Volcánico Transversal y la Sierra Madre del Sur (Figs. 5g, 6c, h); *C. ordonezi*, en el Sistema Volcánico Transversal (6e); *C. stebnickae*, en la Sierra de Chiapas (Fig. 7b); y, *C. villosipes*, en el sur de la Sierra Madre Oriental, el Sistema Volcánico Transversal y la Sierra Madre del Sur (Fig. 7c; existe otra especie similar, algunas de cuyas citas pueden haberse confundido con ésta; a la espera de dicha confirmación, las citas se han asignado a esta especie).

Las especies de *Cephalocyclus* son moradoras de cotas altas-muy altas, que van de 1826 a los 3205 metros (Cuadro 4). Por ello, suelen preferir unas temperaturas medias que oscilan entre frescas y moderadas (entre los 9.3°C y los 16.8°C) y unas precipitaciones bajas o moderadas que pueden rondar entre los 533 a los 1223 mm (Cuadro 4). Los imagos muestran una actividad restringida habitualmente a los meses entre mayo y agosto, especialmente en junio y julio, coincidiendo con la aparición de las primeras precipitaciones de la estación de lluvias. Los individuos de estas especies suelen encontrarse en excrementos equinos con una mayor frecuencia, así como en vacunos y ovinos, e incluso atraídos por la luz (observaciones personales y Morón & Deloya 1991, Galante *et al.* 2003, Martínez 2005, Dellacasa *et al.* 2007a).

Los modelos de distribución predichos para estas especies aumentan su distribución, en general, hacia diversos puntos situados en las cadenas montañosas donde éstas se encuentran o hacia otras sierras. De esta manera, *C. bordati*, *C. durangoensis* y *C. rockefelleri* podrían estar presentes en otros puntos de la Sierra

Madre Occidental (Figs. 5b, d, 7a); *C. carmenae*, *C. howdenorum* y *C. potosinus* tendrían una distribución un poco más amplia a lo largo de la Sierra Madre Oriental (Figs. 5c, 6a, f); *C. fuliginosus* podría encontrarse en otras localizaciones de la Sierra Madre Occidental, del Sistema Volcánico Transversal, de la Sierra Madre del Sur e incluso de la Sierra de Chiapas (Fig. 5e); *C. gravidus* podría extenderse más aún por la Sierra Madre Occidental, por el Sistema Volcánico Transversal y por la Sierra de Chiapas (Fig. 5f); *C. halffteri* se encontraría también en otros puntos de la Sierra Madre del Sur (Fig. 5g); *C. hoguei* muestra otras zonas favorables en el Sistema Volcánico Transversal y en la Sierra de Chiapas, hacia Guatemala (Fig. 5h); *C. lagoi* muestra puntos adicionales de presencia en la Sierra Madre Oriental, en el Sistema Volcánico Transversal y en la Sierra de Chiapas (Fig. 6b); *C. luridiventris* y *C. puncticeps* podrían extenderse por otros enclaves de la Sierra Madre del Sur, el Sistema Volcánico Transversal, la Sierra Madre Occidental, la Sierra Madre Oriental y la Sierra de Chiapas (Fig. 6c, h); *C. mexicanus* aumentaría su presencia en diversas localizaciones de la Sierra Madre Oriental, del Sistema Volcánico Transversal y de la Sierra Madre del Sur (Fig. 6d); *C. ordonezi* y *C. stebnickae* no modificarían mucho más su distribución, quedando restringidas aparentemente a los puntos en los que han sido observadas (Figs. 6e, 7b); *C. pullatus* tendría localidades favorables adicionales en la Sierra Madre Occidental, la Sierra de Chiapas e incluso en la Sierra de Baja California (Fig. 6g); y, *C. villosipes* podría extenderse también por algunos puntos al sur de la Sierra Madre Oriental, del Sistema Volcánico Transversal, de la Sierra Madre del Sur y de la Sierra de Chiapas (Fig. 7c).

Género *Cesamexico* Koçaz & Kemal, 2008
(= *Imelda* Dellacasa, Dellacasa & Gordon 2002)

Cesamexico es un género monoespecífico, cuya única especie es endémica de México, en concreto, de la Sierra Madre del Sur, en el estado de Guerrero (Fig. 7d).

Se encuentra a una Am de 2300 metros y muestra preferencia por precipitaciones moderadas (Pm de 1456 mm) y localidades con una Tm moderada-alta de 18.5°C (Cuadro 4). Aunque se ha capturado diversas veces durante el mes de julio, no han sido registrados sus hábitos alimentarios.

El mapa de distribución predicho muestra que *C. constricticollis* podría encontrarse presente en otros puntos de la Sierra Madre del Sur, el Sistema Volcánico Transversal, la vertiente occidental de la Sierra Madre Occidental y la Sierra de Chiapas (Fig. 7d).

Género *Cinacanthus* Schmidt, 1913

El género *Cinacanthus* es endémico de la región Neártica. Hasta el momento, se han asignado seis especies a este género, de las cuales sólo dos, *C. crenicollis* y *C. militaris*, han sido citadas para México, en el estado de Baja California (Figs. 7e-f).

Se distribuyen a lo largo de las sierras norteamericanas occidentales, ligadas a zonas desérticas y asociadas a las madrigueras de roedores.

Se desconocen las condiciones ambientales y la topografía de las localizaciones donde se han observado estas especies en México. En Estados Unidos, *C. crenicollis* y *C. militaris* han sido capturadas en zonas áridas de alta montaña, entre los 1500 y los 2750 metros de altitud; *C. crenicollis* se ha observado activa desde abril a junio, mientras que *C. militaris* ha sido colectada desde marzo a septiembre. Ambas especies muestran actividad nocturna y se alimentan del estiércol de diversos roedores, como tuzas (*Thomomys* Wied-Neuwied, 1839), ardillas de tierra (*Spermophilus* Cuvier, 1825) y perros de las praderas (*Cynomys* Rafinesque, 1817; Gordon & Skelley 2007).

No se obtuvieron mapas de distribución predicha para estas especies, puesto que se carecía de información georreferenciada para México.

Género *Coelotrachelus* Schmidt, 1913

Se trata de un género endémico de la región Neártica, para el que se han descrito un total de seis especies, presentes todas en México y cinco de ellas endémicas para el país (Figs. 7g-h, 8a-d). Son especies asociadas a madrigueras de roedores, que se localizan a lo largo de las cadenas montañosas, poseyendo su límite meridional de distribución en el Sistema Volcánico Transversal. Así, *C. burgosi* y *C. ixtapalapaensis* han sido colectadas en el Sistema Volcánico Transversal (Figs. 7g-h); *C. kuntzeni*, *C. symbius* y *C. venustus*, en la Sierra Madre Occidental y en el Sistema Volcánico Transversal (Figs. 8a, c-d); y, *C. rudis* en la Sierra Madre Occidental (Fig. 8b).

Sus localidades de presencia poseen altitudes medio-altas (entre los 1045 y los 2362 metros), con temperaturas moderadas-cálidas (entre 14.8°C y 23.7°C) y lluvias escasas o moderadas (entre los 679 y los 987 mm) (Cuadro 4). La actividad más destacada de estas especies ocurre durante los meses de junio y julio, coincidiendo con el comienzo de la época de lluvias, aunque también se ha citado *C. kuntzeni* durante los meses de febrero y abril, y *C. ixtapalapaensis* y *C. venustus* durante noviembre. Se alimentan de los excrementos de tuzas (por ejemplo, *Thomomys* sp. o *Cratogeomys* Merriam, 1895) con las que están asociadas, siendo comunes en los bosques de pinos y encinos. Son capturadas también a la luz (*C. burgosi* y *C. rudis*), probablemente debido a sus hábitos nocturnos (observaciones personales y Gordon & Skelley 2007, Dellacasa *et al.* 2009).

Según los mapas de distribución predicha, *C. burgosi* podría ampliar su distribución hacia otros puntos del Sistema Volcánico Transversal y estar presente también en la vertiente occidental de la Sierra Madre Occidental, en la Sierra Madre del Sur y en la Sierra de Chiapas (Fig. 7g); *C. ixtapalapaensis* y *C. venustus* podrían encontrarse en otros puntos del Sistema Volcánico Transversal, el sur de la Sierra

Madre Oriental, la Sierra Madre Occidental y la Sierra Madre del Sur (Fig. 7h, 8d); *C. kuntzeni* y *C. symbius* estarían presentes en un número mayor de localidades de la Sierra Madre Occidental y el Sistema Volcánico Transversal, así como en la Sierra de Chiapas y la Sierra de Baja California (Figs. 8a, c); y, *C. rudis* podría estar también presente en otros puntos de la Sierra Madre Occidental y del noroeste del Sistema Volcánico Transversal (Fig. 8b).

Género *Cryptoscatomaseter* (*sensu lato*) Gordon & Skelley, 2007

El género *Cryptoscatomaseter* (*s.l.*) reúne un total de 29 especies distribuidas por la región Neártica, de las cuales dos (*C. durangoi* y *C. epulus*) se encuentran en México y son endémicas (Figs. 8e-f). Son especies de alta montaña, que se encuentran asociadas a nidos de roedores; ambas especies han sido colectadas en la Sierra Madre Occidental, no más al sur del estado de Durango (Figs. 8e-f).

Las altitudes medias en las que están presentes oscilan entre los 2573 y los 2763 metros (Cuadro 4). Las temperaturas medias anuales de estas localidades son frescas (entre los 11.0°C y los 12.9°C), mientras que las precipitaciones son moderadas (entre los 992 y los 1237 mm; Cuadro 4). Los adultos han sido colectados durante los meses de junio y julio, en madrigueras de tuzas (*Thomomys* sp.) y muestran una actividad diurna (Gordon & Howden 1973, Gordon & Skelley 2007).

La distribución predicha para *C. durangoi* muestra que la especie podría estar presente en otros puntos de la Sierra Madre Occidental, así como en el Sistema Volcánico Transversal y en algunos puntos al sur de la Sierra Madre Oriental y el noreste de la Sierra Madre del Sur (Fig. 8e). En cuanto a *C. epulus*, su distribución predicha parece bastante restringida a las localidades donde ha sido capturada en la Sierra Madre Occidental (Fig. 8f).

Género *Dellacasiellus* Gordon & Skelley, 2007

Dellacasiellus es un género endémico de la región Neártica, en el que se han incluido doce especies, seis de ellas distribuidas en México (Figs. 8g-h, 9a-d). Son especies de montaña, ligadas a nidos de roedores. En México, *D. claudus* y *D. concavus* han sido citadas de la Sierra Madre Occidental y del Sistema Volcánico Transversal (Figs. 8g-h); *D. fucosus* se ha observado en el Sistema Volcánico Transversal y en la Sierra de Baja California (Fig. 9a); *D. kirni*, en la Sierra Madre Occidental (Fig. 9b); *D. pseudofucosus*, en la Sierra de Baja California (Fig. 9c); y, *D. ruficlarus*, en la Sierra Madre Occidental y en la Sierra de Baja California (Fig. 9d).

Para México, no se tienen otros datos georreferenciados más que los de *D. concavus*. Según estos datos, la Am para esta especie es de alrededor de 1820 metros prefiriendo zonas cálidas (Tm de 18.3°C) y con precipitaciones escasas o moderadas (Pm de 752 mm) (Cuadro 4). Las especies del género *Dellacasiellus* se alimentan de estiércol de tuzas (*Thomomys* sp.), ardillas de tierra (*Spermophilus* sp.) y perros de

las praderas (*Cynomys* sp.; Gordon & Skelley 2007). Presentan actividad nocturna y pueden ser atraídas por las trampas de luz (Morón & Deloya 1991, Deloya *et al.* 1993). Se han observado activas durante los meses de junio a agosto, coincidiendo con el comienzo de la época de lluvias.

El mapa de distribución predicho para *D. concavus* muestra que la especie podría estar presente en otros muchos puntos de la Sierra Madre Occidental y del Sistema Volcánico Transversal, así como en la Sierra Madre del Sur (Fig. 8h).

Género *Diapterna* Horn, 1887

Se trata de un género de distribución Neártica, en el que se incluyen seis especies conocidas, una de las cuales, *D. dugesi*, se encuentra exclusivamente en México, distribuida por el Sistema Volcánico Transversal y por la Sierra Madre del Sur (Fig. 9e).

Diapterna dugesi se distribuye a una Am de 1673 metros, en enclaves cálidos (Tm de 18.8°C) con lluvia moderada (Pm de 832 mm) (Cuadro 4). Ha sido capturada entre los meses de junio y septiembre, al inicio y durante la época de lluvias. Las especies del género *Diapterna* son detritívoras; en concreto, *D. dugesi* ha sido observada en acumulaciones de desechos procedentes de nidos de hormigas cortadoras de hojas (*Atta* Fabricius, 1805; Galante *et al.* 2003, Gordon & Skelley 2007).

La distribución estimada para esta especie aumenta su rango hacia diversos puntos del Sistema Volcánico Transversal y de la Sierra Madre del Sur (Fig. 9e).

Género *Drepanocanthoides* (*sensu lato*) Schmidt, 1913

El género *Drepanocanthoides* (*s.l.*) posee una distribución Neártica y dos especies descritas, de las cuales una, *D. (s.l.) larreae*, extiende su distribución hacia México desde latitudes más septentrionales, apareciendo en el Altiplano del Norte (Fig. 9f).

Las citas para esta especie muestran que tiene afinidad por localidades de altitud moderada (Am de 1049 metros), temperatura elevada (Tm de 20.4°C) y escasas precipitaciones (Pm de 236 mm) (Cuadro 4). En México se han realizado capturas de *D. (s.l.) larreae* durante los meses de mayo y junio, coincidiendo con el comienzo de la época de lluvias. Se ha capturado en trampas de luz y se cree que es una especie detritívora, de carácter psammófilo (observaciones personales y Gordon & Skelley 2007).

El mapa de distribución predicho para esta especie, obtenido a partir de los datos georreferenciados mexicanos, indica que *D. (s.l.) larreae* estaría presente en otros puntos del Altiplano del Norte, así como al norte del Golfo de California, en zonas áridas de la provincia biogeográfica Sonorense (Fig. 9f).

Género *Flaviellus* (*sensu lato*) Gordon & Skelley, 2007

Seis especies Neárticas han sido incluidas dentro del género *Flaviellus* (*s.l.*), dos de las cuales han sido citadas para México, *F. perfimbriatus* y *F. (s.l.) subtruncatus*, aunque se desconoce si ésta última se encuentra realmente distribuida por el país

(Figs. 9g-h). *Flaviellus perfimbriatus* ha sido colectada en algún punto sin precisar de la Sierra Madre Occidental (Fig. 9g).

Las especies de *Flaviellus* suelen distribuirse en cotas altas; así, *F. perfimbriatus* se encuentra en México a una Am de 2354 metros (Cuadro 4). Presenta afinidad por temperaturas frescas (Tm de 12.9°C) y precipitaciones escasas (Pm de 622 mm) (Cuadro 4). Esta especie se ha capturado durante el mes de junio, al inicio de la temporada de lluvias. Se desconocen cuáles pueden ser los hábitos alimenticios de estas especies, aunque se ha especulado que podrían ser detritívoras, de carácter psammófilo (Gordon & Skelley 2007).

La distribución predicha para *F. perfimbriatus* amplía su rango hacia otras localidades de la Sierra Madre Occidental (Fig. 9g). No se estimó ningún mapa de distribución predicho para *F. (s.l.) subtruncatus*, puesto que se carecía de datos confirmados para México.

Género *Geomyphilus* (*sensu lato*) Gordon & Skelley, 2007

El género *Geomyphilus* (*s.l.*) es endémico de la región Neártica. Se han asignado 16 especies a este género, cuatro de las cuales están presentes en México y son endémicas de las cadenas montañosas, como el Sistema Volcánico Transversal o la Sierra Madre Oriental, asociándose a nidos de roedores (Figs. 10a-d). De esta manera, *G. (s.l.) barrerai* ha sido colectada en el Sistema Volcánico Transversal y al sur de la Sierra Madre Oriental (Fig. 10a); *G. (s.l.) coronadoi* y *G. (s.l.) macgregori*, en el Sistema Volcánico Transversal (Figs. 10b-c); y, *G. (s.l.) pierai*, al sur de la Sierra Madre Oriental (Fig. 10d).

En México, las especies de *Geomyphilus* (*s.l.*) parecen seleccionar enclaves situados en elevaciones altas, con una Am que oscila entre los 1973 y los 2365 metros (Cuadro 4). Así mismo, tienen afinidad por temperaturas y precipitaciones moderadas, con Tm que oscilan entre los 12.9°C y 13.9°C, y Pm que varían entre los 1141 y los 1402 mm (Cuadro 4). Se han colectado ejemplares de estas especies desde agosto hasta febrero, especialmente durante octubre y diciembre. Este género se alimenta de excrementos presentes en madrigueras de geomíidos, esencialmente tuzas (como *Cratogeomys* o *Pappogeomys* Merriam, 1895; Gordon & Skelley 2007).

Los mapas de distribución predichos muestran que *G. (s.l.) barrerai* y *G. (s.l.) pierai* se podrían encontrar también en puntos adicionales del Sistema Volcánico Transversal, así como en la Sierra Madre Occidental, en la Sierra Madre Oriental, en la Sierra Madre del Sur y en la Sierra de Chiapas (Figs. 10a, d); *G. (s.l.) coronadoi* ampliaría sólo ligeramente su distribución conocida hacia algunos puntos del Sistema Volcánico Transversal (Fig. 10b); y, *G. (s.l.) macgregori* podría estar también presente en algunos puntos del Sistema Volcánico Transversal, de la Sierra Madre Occidental y de la Sierra de Chiapas (Fig. 10c).

Género *Gonaphodiellus* (*sensu lato*) Schmidt, 1913

Gonaphodiellus (*s.l.*) es un género cuyas especies se distribuyen por la región Neotropical, incluyéndose en él un total de 17 especies, de las cuales tres se distribuyen en México, penetrando a través de las cadenas montañosas (Figs. 10e-g). Así, *G. bimaculosus* ha sido observada exclusivamente en la zona meridional de la Sierra Madre Oriental, en la zona oriental del Sistema Volcánico Transversal, en la Sierra Madre del Sur y en la Sierra de Chiapas (Fig. 10e); *G. hoffmanni*, otra especie autóctona de México, se distribuye por la Sierra Madre del Sur y la Sierra de Chiapas (Fig. 10f); y, *G. opisthius*, la de distribución más amplia, se localizaría en la Sierra Madre Occidental, la Sierra Madre Oriental, el Sistema Volcánico Transversal, la Sierra Madre del Sur y la Sierra de Chiapas (Fig. 10g).

Estas especies suelen encontrarse en cotas altas, presentando una Am que oscila entre los 1620 y los 2032 metros (Cuadro 4). Parecen preferir localidades con temperaturas y precipitaciones moderado-altas (Tm entre 16.1°C y 17.6°C y Pm entre los 1184 mm y los 2060 mm) (Cuadro 4). Los adultos presentan una fenología que oscila entre los meses de abril a noviembre en el caso de *G. bimaculosus*, de junio a agosto en *G. hoffmanni*, o todo el año, especialmente en junio y julio, para *G. opisthius*. *Gonaphodiellus bimaculosus* se ha capturado en excrementos de vacuno y a la luz, mientras que, aparte de éstos, *G. opisthius* ha sido también capturado en restos orgánicos en descomposición y excrementos equinos y ovinos; para *G. hoffmanni* no se tienen referencias sobre sus hábitos de alimentación (observaciones personales y Deloya *et al.* 1993, Morón 1994, Alvarado 2001, Ruiz-Colorado 2001, Cruz *et al.* 2002, Allende & Ramírez 2005, Delgado & Márquez 2006, Cabrero-Sañudo *et al.* 2007).

Según los modelos de distribución, *G. bimaculosus* se extendería por diversas localizaciones adicionales situadas en el sur de la Sierra Madre Oriental, en el Sistema Volcánico Transversal, en la Sierra Madre del Sur y en la Sierra de Chiapas en Guatemala (Fig. 10e); *G. hoffmanni* podría encontrarse presente en más puntos de la Sierra Madre del Sur y de la Sierra de Chiapas, así como en el Sistema Volcánico Transversal, la Sierra Madre Occidental y la Sierra Madre Oriental (Fig. 10f); *G. opisthius* ampliaría su distribución hacia algunas localidades del sur de la Sierra Madre Oriental, del Sistema Volcánico Transversal y de la Sierra Madre del Sur (Fig. 10g).

Género *Haroldiellus* Gordon & Skelley, 2007

El género *Haroldiellus* se encuentra integrado por dos especies, *H. lansbergei* y *H. sallei*, las cuales se encuentran distribuidas en México (Figs. 10h, 11a). La primera especie es endémica de México y se extiende a media altura por diversas localizaciones de la Sierra Madre Oriental, del Sistema Volcánico Transversal y de la Sierra Madre del Sur (Fig. 10h); *H. sallei*, por el contrario, es una especie euritópica que se distribuye

desde Centroamérica hasta Texas, ocupando en México enclaves montañosos de la Sierra Madre Oriental, de la Sierra Madre Occidental, del Altiplano, del Sistema Volcánico Transversal, de la Sierra Madre del Sur y de la Sierra de Chiapas, pero que también se encuentra en enclaves de menor altitud de las provincia Sonorense, la Depresión del Balsas, el Golfo de México, Yucatán y Petén (Fig. 11a).

La altitud media para ambas especies oscila entre los 1019 y los 1268 metros (Cuadro 4). Son especies que parecen requerir temperaturas moderado-altas (Tm de entre los 19.94°C y los 21.3°C) y precipitaciones moderadas (Pm entre los 1280 mm y los 1483 mm) (Cuadro 4). Tanto la distribución de estas especies como sus preferencias climáticas sugieren un origen Neotropical para este género. Los adultos de *H. lansbergei* han sido observados activos durante los meses de febrero a agosto, especialmente en julio, mientras que los adultos de *H. sallei* se encontrarían activos durante todo el año, especialmente en junio y julio. *Haroldiellus lansbergei* se ha capturado en excrementos de vaca y a la luz; *H. sallei* también ha sido colectada en otros excrementos (de caballo y de oveja) y en material orgánico en descomposición (observaciones personales y Delgado 1989, Lobo & Deloya 1993, Percino-Figueroa 2002, Galante et al. 2003).

El mapa de distribución predicho para *H. lansbergei* indica que esta especie podría ampliar su distribución hacia el sur de la Sierra Madre Oriental y el este del Sistema Volcánico Transversal (Fig. 10h); *H. sallei* tendría una mayor presencia en las zonas occidentales y orientales del Sistema Volcánico Transversal, el sur de la Sierra Madre Oriental, la Sierra Madre del Sur y la Sierra de Chiapas, así como en algunas localidades del sur del Golfo de México (Fig. 11a).

Género *Jalisco* M. Dellacasa, Gordon & G. Dellacasa, 2004

Se trata de un género monoespecífico, endémico de México, presente en el estado de Jalisco, en las estribaciones occidentales del Sistema Volcánico Transversal (Fig. 11b).

Jalisco plumipes es una especie de altura (Am de 2411 metros), que tiene afinidad por temperaturas medias-altas (Tm de 19.1°C) y precipitaciones moderadas (Pm de 1195 mm) (Cuadro 4). La única captura de adultos de la que se dispone se realizó durante el mes de julio. Fue realizada en bosque mesófilo y los individuos fueron colectados mediante una coprotrampa, por lo que posiblemente tiene hábitos coprófagos (Dellacasa et al. 2003).

Según su mapa de distribución predicho, *J. plumipes* podría extenderse hacia otros puntos del Sistema Volcánico Transversal, de la Sierra Madre Occidental, de la Sierra Madre del Sur y de la Sierra de Chiapas (Fig. 11b).

Género *Labarrus* Mulsant & Rey, 1870

Labarrus es un género de amplia distribución mundial, presente en todas las regiones biogeográficas. Consta de alrededor de 20 especies actualmente aceptadas como

válidas, aunque según algunos autores el género se puede tratar en realidad de un complejo de especies con un patrón polimórfico (Petrovitz 1961, Stebnicka & Howden 1995). En cualquier caso, Angus *et al.* (2004) confirmó que al menos *L. lividus* y *L. pseudolividus* serían especies diferenciadas, basándose en sus respectivos cariotipos y en la morfología de la genitalia masculina. En Norteamérica conviven ambas especies e, incluso, se pueden reconocer sin lugar a dudas, puesto que las diferencias observadas en las respectivas genitalias masculinas se correlacionan con la apariencia morfológica externa de las especies (Gordon & Skelley 2007). En México, se han citado estas dos especies, aunque es probable que sólo una de ellas se encuentre realmente distribuida por el país (Figs. 11c-d). Así, *L. pseudolividus*, que se extiende ampliamente por México por todas las regiones, podría ser propia de la región Neotropical (Fig. 11d); sin embargo, *L. lividus*, una especie originalmente Paleártica pero introducida en numerosas partes del mundo, tiene su presencia confirmada en otras localidades de Norteamérica y de Centroamérica, como Panamá, pero, por el momento, como se ha demostrado, todos los ejemplares mexicanos observados parecen pertenecer realmente a *L. pseudolividus* (Fig. 11c; Dellacasa *et al.* 2002b).

Como las demás especies del género *Labarrus*, *L. pseudolividus* es una especie euritópica que se puede encontrar en ambientes muy diversos, habitualmente de carácter Neotropical. Según los registros observados para esta especie, su altitud media se sitúa alrededor de los 1428 metros (Cuadro 4). Selecciona localidades con temperaturas moderado-cálidas (19.2°C) y precipitaciones moderadas (1071 mm) (Cuadro 4). Ha sido observada durante todo el año. Es una especie polífaga que se alimenta de diversos tipos de excrementos, preferentemente bovino, aunque también se ha colectado a la luz y en material orgánico en descomposición (observaciones personales y Kohlmann 1991, Deloya *et al.* 1995, Ruiz-Colorado 2001, Arellano & Halffter 2003, Galante *et al.* 2003, Peraza 2004, Allende & Ramírez 2005, Delgado & Márquez 2006, Gordon & Skelley 2007, Muñoz *et al.* 2008).

Según el mapa de distribución predicho, el rango de *L. pseudolividus* podría ser todavía mayor, entendiéndose por localidades elevadas del Sistema Volcánico Transversal, la Sierra Madre Oriental, la Sierra Madre del Sur y la Sierra de Chiapas (Fig. 11d).

Género *Liothorax* Motschulsky, 1859

Liothorax es un género de origen Holártico, que se distribuye también por las regiones Oriental y Neotropical, utilizando como corredores las cadenas montañosas. Se han incluido en este género un total de diez especies, de las cuales tres se encuentran en la región Neártica. Se han citado las tres especies para México, aunque aún estaría por confirmar una de ellas, *L. alternatus* (Figs. 11e-g). Esta especie habría sido colectada en el Distrito Federal, pero no se ha logrado confirmar su

identificación (Fig. 11e). *Liothorax innexus* se extiende por la Sierra Madre Occidental, la Sierra Madre Oriental, el Sistema Volcánico Transversal y la Sierra Madre del Sur (Fig. 11f); por otra parte, *L. levatus* es autóctona de la Sierra Madre Occidental, del Sistema Volcánico Transversal, del sur de la Sierra Madre Oriental, de la Sierra Madre del Sur y de la Sierra de Chiapas (Fig. 11g).

Son especies propias de altas elevaciones (Am entre los 2106 y los 2215 metros), que prefieren localidades con temperaturas medio-altas (Tm entre 15.4°C y 15.7°C) y precipitaciones moderadas (Pm entre los 911 mm y los 1255 mm) (Cuadro 4). Se muestran activas durante todo el año, principalmente durante los meses de junio a agosto, coincidiendo con el inicio de la temporada de lluvias. *Liothorax alternatus* ha sido colectada cerca de cuerpos de agua, no en excrementos, lo que puede indicar un carácter saprófago (Gordon & Skelley 2007); *L. innexus* y *L. levatus* son especies coprófagas, que se han encontrado en diversos tipos de estiércol; ésta última también ha sido colectada a la luz y en material orgánico en descomposición (observaciones personales y Ruiz-Colorado 2001, Allende & Ramírez 2005, Martínez 2005).

No se realizó ningún modelo de distribución para *L. alternatus*, puesto que se contaba únicamente con una cita sin confirmar para México. El mapa de distribución predicho para *L. innexus* muestra que esta especie podría estar presente en enclaves adicionales del Sistema Volcánico Transversal, el sur de la Sierra Madre Oriental, la Sierra Madre del Sur y la Sierra de Chiapas en Guatemala (Fig. 11f). El mapa de distribución predicho para *L. levatus* muestra una distribución similar a la anterior, pero mucho más restringida, que podría extenderse a otros puntos del Sistema Volcánico Transversal, el sur de la Sierra Madre Oriental y la Sierra Madre del Sur (Fig. 11g).

Género *Melinopterus* (*sensu lato*) Mulsant, 1842

Se trata de un género Holártico con alrededor de 20 especies descritas, tres de las cuales están presentes en la región Neártica, dos de ellas endémicas y una introducida. En México, se ha capturado una de las especies endémicas para Norteamérica, *M. consentaneus*, en la Sierra Madre Occidental, al sureste del estado de Durango (Fig. 11h).

Melinopterus (*s.l.*) *consentaneus* es una especie de cotas altas (2195 metros de Am), que busca enclaves templado-cálidos (16.7°C de Tm), con escasas precipitaciones (501 mm de Pm) (Cuadro 4). En México ha sido colectada durante el mes de junio, pero según se ha observado a latitudes mayores, podría estar presente entre los meses de junio a agosto. Aunque las observaciones en México indican que posee hábitos coprófagos, al haber sido colectada en excrementos de vaca (Morón & Deloya 1991), se presume que podría estar asociada a las madrigueras de tuzas (Geomyidae) y alimentarse de dicho estiércol (Gordon & Skelley 2007).

Aunque sólo ha sido capturada en una localidad de México, el mapa de distribución predicho sugiere que podría estar extendida por otros puntos de la Sierra Madre Occidental, así como en la provincia biogeográfica Sonorense (Fig. 11h).

Género *Mendidius* (*sensu lato*) Harold, 1868

El género *Mendidius* (*s.l.*) está integrado por alrededor de 40 especies distribuidas por las regiones Afrotropical, Paleártica, Oriental y Neártica. En esta última región, sólo se encuentra una especie, *M. (s.l.) aculeatus*, que ha sido también citada de México, probablemente de la Sierra Madre Occidental en Chihuahua (Fig. 12a).

No se posee información topográfica ni ambiental para esta especie en México, pero en Estados Unidos ha sido capturada en cotas altas, entre los 1500 y los 1850 metros, en enclaves áridos o semiáridos, durante los meses de julio y agosto. Se cree que podría tener hábitos psammófilos y ser detritívora; ha sido colectada siempre a la luz (Gordon & Skelley 2007).

Como no se dispone de información georreferenciada para *M. (s.l.) aculeatus* en México, no se ha elaborado un mapa de distribución predicho para esta especie.

Género *Neotrichonotulus* M. Dellacasa, Gordon & G. Dellacasa, 2004

Este género Neártico posee tres especies descritas, todas ellas presentes en México y dos de las cuales endémicas del país (Figs. 12b-d). Las tres especies están asociadas a nidos de roedores y se encuentran localizadas en diferentes cadenas montañosas, de modo que *N. inurbanus* se distribuye por la Sierra Madre Occidental, subiendo por ella hasta Arizona (Fig. 12b); *N. perotensis*, en la intersección entre la Sierra Madre Oriental y el Sistema Volcánico Transversal (Fig. 12c); y, *N. urangai*, en el Sistema Volcánico Transversal (Fig. 12d).

Por consiguiente, las tres son especies propias de elevaciones altas o muy altas, cuyas Am oscilan entre los 2453 y los 2828 metros (Cuadro 4). Muestran afinidad por localizaciones con temperaturas frescas (Tm entre los 10.6°C y los 14.2°C) y precipitaciones moderadas (Pm entre los 916 mm y los 1296 mm) (Cuadro 4). *Neotrichonotulus inurbanus* ha sido observada durante el mes de junio, mientras que *N. perotensis* se encuentra activa durante los meses de agosto a octubre y *N. urangai* en octubre. Han sido colectadas dentro de nidos de tuzas (Geomyidae), como cleptoparásitas de algunas especies de *Onthophagus* sp. (*O. cuboidalis* Bates, 1887 para *N. inurbanus* y *O. hippopotamus* Harold, 1869 para *N. perotensis*; Islas 1955, Gordon & Howden 1973, Deloya & Lobo 1995, Dellacasa *et al.* 2004b; Gordon & Skelley 2007).

El mapa de distribución predicho para *N. inurbanus* ofrece algunas localizaciones adicionales para esta especie a lo largo de la Sierra Madre Occidental (Fig. 12b). Para *N. perotensis*, se incrementaría su distribución en algún otro punto de la zona de unión entre la Sierra Madre Oriental y el Sistema Volcánico Transversal, así como

del Sistema Volcánico Transversal (Fig. 12c). Por último, *N. urangai* se encontraría presente en diversos puntos adicionales del Sistema Volcánico Transversal y de la Sierra Madre Occidental (Fig. 12d).

Género *Nialaphodius* Kolbe, 1908

El género *Nialaphodius* se compone de dos especies distribuidas por la región Afrotropical. Una de estas especies, *N. nigrita*, se distribuye en México a lo largo de las pendientes de las cadenas montañosas (Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Sistema Volcánico Transversal, Sierra Madre del Sur y Sierra de Chiapas), así como en zonas más bajas (Yucatán, Petén; Fig. 12e). Gordon & Skelley (2007) afirman que esta especie ha sido probablemente importada desde África a las regiones Neártica y Neotropical, donde se ha establecido con éxito.

La altura media observada para esta especie es de 710 metros, seleccionando hábitats con temperaturas moderado-cálidas (22.4°C de Tm) y precipitaciones moderadas (1497 mm de Pm) (Cuadro 4). *Nialaphodius nigrita* se encuentra activa todo el año, especialmente durante los meses de mayo a julio. Ha sido capturada frecuentemente en estiércol bovino y a la luz, pero también es atraída por otros tipos de excremento, como el ovino (observaciones personales y Morón *et al.* 1985, Morón & Deloya 1991, Lobo & Morón 1993, Morón 1994, Lobo 1996, Galante *et al.* 2003, Delgado & Márquez 2006).

Según el mapa de distribución predicho, *N. nigrita* podría aumentar su distribución hacia localidades adicionales situadas al sur de la Sierra Madre Oriental y este del Sistema Volcánico Transversal, así como hacia la Sierra Madre del Sur y algunos puntos del Golfo de México próximos a las citas que actualmente se poseen para esta especie (Fig. 12e).

Género *Oscarinus* Gordon & Skelley, 2007

Oscarinus es un género fundamentalmente Neártico, aunque alguna de sus especies puede localizarse también dentro de la región Neotropical. Se han asignado un total de 18 especies a este género, cuatro de las cuales se encuentran distribuidas por las sierras mexicanas (Figs. 12f-h, 13a). *Oscarinus bottimeri* ha sido citada de la Sierra Madre Oriental (Fig. 12f); *O. crassuloides*, también de la Sierra Madre Occidental y del Sistema Volcánico Transversal (Fig. 12g); *O. indutilis*, aparte de en dichas cadenas montañosas, también se distribuye por la Sierra Madre del Sur y por la Sierra de Chiapas (Fig. 12h); y, *O. spiniclypeus*, la única especie propiamente endémica de México, ha sido observada en el Sistema Volcánico Transversal y en la Sierra Madre del Sur (Fig. 13a).

Son especies que se encuentran presentes en elevaciones altas (Am entre los 1986 y los 2485 metros) y que se distribuyen en localidades con temperaturas moderado-cálidas y cálidas (Tm que oscila entre los 14.4°C y los 16.3°C) y precipitaciones

moderadas (Pm entre los 824 mm y los 1132 mm) (Cuadro 4). No se tiene referencia sobre la fenología de *O. bottimeri* en México, aunque en latitudes superiores se puede observar durante los meses de marzo a mayo; las demás especies han sido colectadas en México principalmente durante los meses de junio y julio, coincidiendo con el comienzo de la época de lluvias, aunque también se ha observado cierta actividad de *O. indutilis* durante los demás meses del año. Las especies de *Oscarinus* son coprófagas; así, *O. bottimeri* se alimenta de excrementos de ciervo, al igual que *O. crassuloides*, que también ha sido capturada a la luz y en estiércol de vaca y caballo; *O. indutilis* se ha colectado en diversos excrementos (vaca, caballo y ovino) y a la luz; y, *O. spiniclypeus*, en estiércol ovino (observaciones personales y Morón 1994, Gordon & Skelley 2007).

A falta de registros georreferenciados para *O. bottimeri*, no se ha podido modelizar su distribución. Los mapas de distribución predichos para *O. crassuloides* y *O. indutilis* muestran que estas especies podrían encontrarse en diversos puntos adicionales de la Sierra Madre Occidental, el sur de la Sierra Madre Oriental, el Sistema Volcánico Transversal, la Sierra Madre del Sur y la Sierra de Chiapas (Fig. 12g-h); *O. spiniclypeus* aumentaría su distribución hacia alguna localidad del sur de la Sierra Madre Oriental, otros puntos del Sistema Volcánico Transversal y de la Sierra Madre del Sur, así como hacia la Sierra Madre Occidental y la Sierra de Chiapas (Fig. 13a).

Género *Otophorus* Mulsant, 1842

Se trata de un género monoespecífico Paleártico que ha sido probablemente introducido en la región Neártica (Gordon & Skelley 2007). En México, *O. haemorrhoidalis* se distribuye por la Sierra Madre Occidental, el Altiplano y la Sierra Madre Oriental (Fig. 13b).

Otophorus haemorrhoidalis es una especie que habita cotas altas, a una Am de 2114 metros (Cuadro 4). Selecciona hábitats con temperaturas moderado-cálidas (22.4°C de Tm) y precipitaciones moderadas (1497 mm de Pm) (Cuadro 4). Ha sido observada en México durante los meses de junio a septiembre. Es una especie coprófaga de amplio espectro, observada habitualmente en excrementos de vaca o caballo (observaciones personales y Lobo 1996, Gordon & Skelley 2007).

El mapa de distribución predicho ofrece diversos puntos adicionales de aparición para esta especie en la Sierra Madre Occidental y en la Sierra Madre Oriental, aparte de que podría extenderse su distribución a la zona de intersección entre el sur de la Sierra Madre Oriental y el este del Sistema Volcánico Transversal (Fig. 13b).

Género *Oxyomus* Dejean, 1833

El género *Oxyomus* tiene una amplia distribución mundial, con 23 especies repartidas por las regiones Paleártica, Oriental, Afrotropical y Neártica. El único endemismo

Neártico es *O. setosopunctatus*, que solamente está presente en México (Fig. 13c). Se distribuye por zonas de montaña del Sistema Volcánico Transversal, el sur de la Sierra Madre Oriental y la Sierra Madre del Sur (Fig. 13c).

Esta especie suele encontrarse en alta montaña (2662 metros de Am), bajo temperaturas frescas (11.8°C de Tm) y precipitaciones moderadas (1305 mm de Pm) (Cuadro 4). Ha sido colectada durante todo el año, pero más frecuentemente durante los meses de junio y julio, coincidiendo con el inicio de la temporada de lluvias. Sus hábitos son coprófagos y se ha observado en excrementos de vaca, caballo y oveja (observaciones personales y Martínez 2005, Cabrero-Sañudo et al. 2007).

El modelo de distribución predicho para *O. setosopunctatus* no ofrece muchas más localidades adicionales de presencia aparte de las observadas, extendiendo su distribución hacia enclaves próximos conocidos de la especie (Fig. 13c).

Género *Pardalosus* (sensu lato) Gordon & Skelley, 2007

El género *Pardalosus* (s.l.) está integrado por siete especies de distribución Neártica, cuatro de las cuales penetran en México a través de las cadenas montañosas (Figs. 13d-g). *Pardalosus pardalis* y *P. pseudopardalis* han sido citadas en México en el norte de la Sierra Madre Occidental (Figs. 13d-e); *P. (s.l.) pumilio* es la que presenta una distribución más amplia en México, extendiéndose por la Sierra Madre Occidental, la Sierra Madre Oriental, el Altiplano y la intersección del Sistema Volcánico Transversal con la Sierra Madre Oriental (Fig. 13f). *P. (s.l.) serval* se ha colectado en la zona norte de la Sierra Madre Oriental (Fig. 13g).

No se poseen datos georreferenciados para México de *P. pardalis* ni de *P. pseudopardalis*, por lo que se desconocen sus preferencias climáticas y altitudinales. Probablemente, éstas son muy parecidas a las de *P. (s.l.) pumilio* y *P. (s.l.) serval*, que suelen encontrarse en localidades de altitudes elevadas (Am entre los 1927 y los 2201 metros), con temperaturas moderadas o moderado-cálidas (Tm entre los 12.8°C y los 15.5°C) y precipitaciones escasas o moderadas (Pm entre los 598 mm y los 625 mm) (Cuadro 4). *Pardalosus pardalis* y *P. pseudopardalis* han sido colectadas en latitudes más altas durante todo el año; *P. (s.l.) pumilio*, ha sido capturada en México durante los meses de junio y julio; y, *P. (s.l.) serval* se ha observado durante el mes de abril, aunque podría tener una distribución temporal más amplia, como la observada en Estados Unidos, desde octubre a junio. Se especula que estas especies puedan tener hábitos detritívoros, aunque *P. (s.l.) pumilio* ha sido observada también en excrementos equinos y en materia orgánica en descomposición (observaciones personales y Martín-Piera & Lobo 1993, Gordon & Skelley 2007).

Por carencia de datos precisos de localización para México no se han obtenido mapas de distribución predichos para *P. pardalis* ni para *P. pseudopardalis*. El modelo de distribución obtenido para *P. (s.l.) pumilio* muestra una probable ampliación de rango de distribución de esta especie hacia

puntos adicionales del norte de la Sierra Madre Oriental, la intersección de ésta con el Sistema Volcánico Transversal y el Altiplano (Fig. 13f); *P. (s.l.) serval* aumentaría su extensión ligeramente hacia otros puntos situados al norte de la Sierra Madre Oriental (Fig. 13g).

Género *Pharaphodius* (*sensu lato*) Reitter, 1892

Pharaphodius (*s.l.*) es un género compuesto por más de cien especies con una distribución Paleártica, Afrotropical, Oriental y Neártica. Aunque es posible que no pertenezca a este género, la única especie presente en el Neártico, endémica además de México, es *Pharaphodius* (*s.l.*) *oleosus*, que se extiende por la Sierra Madre Occidental y el Sistema Volcánico Transversal (Fig. 13h).

Se trata de una especie de montaña, que se suele encontrar a una Am de 2078 metros (Cuadro 4). Selecciona enclaves con una temperatura moderado-cálida (Tm de 16.1°C) y precipitaciones moderadas (Pm de 992 mm) (Cuadro 4). Tiene una fenología de mayo a octubre, especialmente activa durante los meses de junio y julio. Tiene hábitos coprófagos y ha sido colectada en excremento equino (observaciones personales).

El mapa de distribución predicho para esta especie sugiere localidades adicionales de presencia localizados en la Sierra Madre Occidental y el Sistema Volcánico Transversal (Fig. 13h).

Género *Planolinellus* M. Dellacasa & G. Dellacasa, 2005

El género *Planolinellus* contiene únicamente a una especie, *P. vittatus*, presente en la región Holártica, salvo en el Paleártico Occidental, aunque se extiende solamente hasta Rodas. Ésta es una distribución inusual por lo que se piensa que podría ser una especie nativa norteamericana que hubiera sido introducida en el Paleártico (Dellacasa & Dellacasa 2005, Gordon & Skelley 2007). En México, se extiende por zonas elevadas de la Sierra Madre Occidental, Altiplano, Sierra Madre Oriental, Sistema Volcánico Transversal, Sierra Madre del Sur y Sierra de Chiapas, aunque también se ha observado en algunas localidades del Golfo de México (Fig. 14a).

Suele estar presente en elevaciones altas (2027 metros de Am; Cuadro 4), prefiriendo temperaturas moderado-cálidas (15.6°C de Tm) y precipitaciones moderadas (1033 mm de Pm) (Cuadro 4). Los adultos están activos durante todo el año y presentan varias generaciones anuales. Tiene hábitos coprófagos de amplio espectro, puesto que se ha encontrado en excrementos diversos (vaca, caballo, oveja, roedores) y es atraída a la luz y por materia orgánica en descomposición (observaciones personales y Morón 1994, Ruiz-Colorado 2001, Arellano 2002, Delgado & Márquez 2006, Martínez & Suárez 2006, Cabrero-Sañudo *et al.* 2007).

El mapa de distribución predicho para *P. vittatus* muestra que la especie podría estar presente en enclaves adicionales del Sistema Volcánico Transversal, de la Sierra

Madre Oriental, de la Sierra Madre del Sur y de la Sierra de Chiapas, incluso en algún punto de Guatemala, donde aún no ha sido colectada (Fig. 14a).

Género *Planolinoides* M. Dellacasa & G. Dellacasa, 2005

Planolinoides es un género de distribución Holártica, al cual se han asignado cinco especies, todas ellas presentes en el Neártico. En México han sido citadas dos especies, *P. duplex* y *P. neotomae*, presentes en cadenas montañosas y asociadas a madrigueras de roedores. *Planolinoides duplex* ha sido citada del estado de Durango, mientras que *P. neotomae* ha sido citada del estado de Veracruz (Figs. 14b-c).

No se posee información precisa de localización para estas especies en México, pero se ha observado que en latitudes mayores suele encontrarse en localidades de altitud elevada. *Planolinoides duplex* se ha colectado durante los meses de abril a julio, mientras que *P. neotomae* se ha colectado entre febrero y mayo. Dentro del género *Planolinoides*, estas dos especies son las únicas que se alimentan de excrementos de roedores; las demás suelen estar asociadas a excrementos de rumiantes forestales, como ciervo o alce. Así, *P. duplex* se ha colectado en nidos de ardillas de tierra (*Spermophilus* sp.) y *P. neotomae* en los de ratas selváticas (*Neotoma* Say & Ord, 1825; Gordon & Skelley 2007).

A falta de información georreferenciada, no se han elaborado modelos de distribución para estas especies.

Género *Planolinus* Mulsant & Rey, 1870

Cuatro especies han sido incluidas dentro del género Holártico *Planolinus*, sólo una de las cuales, *P. tenellus*, se extiende por la región Neártica. Esta especie de amplia distribución en Canadá y Estados Unidos ha sido citada para México de la Sierra Madre del Sur y del sur de la Sierra Madre Oriental (Fig. 14d).

La especie se localiza en montañas, a una Am de 2161 metros, seleccionando ambientes moderado-cálidos (15.7°C de Tm) con precipitaciones moderadas (1119 mm de Pm) (Cuadro 4). En México ha sido capturada durante el mes de mayo, pero podría extender su fenología durante los meses de abril a octubre. Sus hábitos alimenticios incluyen excrementos de caballo, oveja y ciervo (Lobo & Halffter 2000, Gordon & Skelley 2007).

Según el mapa de distribución predicho, *P. tenellus* podría ampliar su distribución hacia otras localizaciones del Sistema Volcánico Transversal y del sur de la Sierra Madre Oriental, así como por la Sierra Madre Occidental, la Sierra Madre del Sur y la Sierra de Chiapas (Fig. 14d).

Género *Pseudagolius* (*sensu lato*) Schmidt, 1913

Pseudagolius (*s.l.*) es un género Neártico compuesto por cuatro especies, todas ellas presentes en México (Figs. 14e-h). Una de ellas es endémica, *P. caballeroi*, presente

en las pendientes occidentales del Sistema Volcánico Transversal (Fig. 14f); *P. (s.l.) bicolor* ha sido citada de Sonora, sin mayor información sobre la localidad, aunque probablemente pueda encontrarse en las estribaciones septentrionales de la Sierra Madre Occidental (Fig. 14e); *P. coloradensis* se extiende por la Sierra Madre Occidental, el Altiplano, la Sierra Madre Oriental, el Sistema Volcánico Transversal y la Sierra Madre del Sur (Fig. 14g); y, *P. warneri* ha sido colectada en la llanura costera del Pacífico y en la zona norte de la Sierra Madre Occidental (Fig. 14h).

Así pues, tres especies de este género se encontrarían a baja-media altura (*P. (s.l.) bicolor*, *P. caballeroi* y *P. warneri*), mientras que una de ellas habría colonizado alturas mayores (*P. coloradensis*). No se poseen datos georreferenciados de las localizaciones de *P. (s.l.) bicolor* en México, pero *P. caballeroi* y *P. warneri* se sitúan a Am que oscilan entre los 283 y los 724 metros, en enclaves con temperaturas moderado-cálidas o cálidas (Tm entre los 23.8°C y los 25.3°C) y precipitaciones escasas o moderadas que oscilan entre los 558 y los 922 mm de Pm (Cuadro 4). A diferencia de estas especies, *P. coloradensis* se encuentra a una Am de 2090 metros, en zonas de temperatura moderado-cálida (16.4°C de Tm) y precipitaciones escasas (661 mm de Pm) (Cuadro 4). Todas las especies se han observado entre los meses de mayo y octubre. Se desconocen los hábitos alimentarios de *P. caballeroi*; las otras tres especies son coprófagas, mostrando *P. (s.l.) bicolor* una preferencia por excrementos más pequeños y secos (ciervo, ardilla) y las otras dos una mayor preferencia por excrementos de vaca, caballo u oveja, siendo capturadas también a la luz (observaciones personales y Morón & Deloya 1991, Lobo & Morón 1993, Gordon & Skelley 2007).

No se desarrolló un modelo de distribución para *P. (s.l.) bicolor*, por falta de datos precisos de localización para México. El mapa para *P. caballeroi* indica que la especie podría tener un área de distribución extendida hacia zonas litorales o bajas de las regiones Sonorense y de la Costa del Pacífico, así como en la Depresión del Balsas (Fig. 14f); *P. coloradensis* ampliaría su área hacia la Sierra Madre Occidental, así como hacia el Sistema Volcánico Transversal, algún punto al sur de la Sierra Madre Oriental y la Sierra Madre del Sur (Fig. 14g); *P. warneri* se encontraría más extendida por la región Sonorense y las vertientes occidentales de la Sierra Madre Occidental (Fig. 14h).

Género *Pseudogonaphodiellus*

M. Dellacasa, Gordon & G. Dellacasa, 2007

Se trata de un género integrado por una sola especie, *P. zdzislawae*, autóctona de la Sierra Madre del Sur, en México (Fig. 15a).

Se distribuye por zonas altas (2347 metros de Am), con temperaturas moderado-cálidas (17.1°C de Tm) y precipitaciones moderadas (1353 mm de Pm) (Cuadro 4). Se han capturado individuos adultos en actividad durante los meses de junio a

septiembre, siendo más frecuentes al comienzo de la época de lluvias. Es una especie coprófaga y saprófaga, puesto que se ha encontrado tanto en excrementos de vaca o caballo, como en material vegetal y fúngico en descomposición (Dellacasa *et al.* 2007d).

El mapa de distribución predicho muestra que la especie sería más común en la Sierra Madre del Sur, en localidades próximas a los lugares donde ha sido recolectada anteriormente de Guerrero y Oaxaca, así como en la Sierra de Chiapas, en Guatemala (Fig. 15a).

Género *Rugaphodius* Gordon & Skelley, 2007

El género *Rugaphodius* se compone sólo de una especie, *R. rugatus*, distribuida por el sudoeste de Estados Unidos. Ha sido citada también de Baja California, aunque no se ha precisado mucho más este dato (Fig. 15b).

No se tienen datos georreferenciados para *R. rugatus*, pero se ha observado que selecciona hábitats costeros, durante los meses de septiembre a mayo. Aunque se ha encontrado en excrementos equinos, es posible que se trate de una especie detritívora, puesto que es común en suelos ricos en materia orgánica y también se ha encontrado a la entrada de madrigueras de roedores (Gordon & Skelley 2007).

A falta de datos localizados para México, no se elaboró ningún mapa de distribución predicho para esta especie.

Género *Schaefferellus* Gordon & Skelley, 2007

Se trata de un género monoespecífico distribuido por la zona sur de las Montañas Rocosas. En México, *Schaefferellus arizonensis* se ha citado del estado de Durango, probablemente de la Sierra Madre Occidental (Fig. 15c).

No se poseen más datos sobre la localización de esta especie en México, pero en latitudes superiores suele encontrarse alrededor de los 1500 metros de altitud, en el ecotono entre sabinares y bosques de pino. Su actividad fenológica abarcaría los meses entre junio y agosto, al comienzo del período de lluvias. Se cree que puede estar asociada a excrementos de roedores, pero no se tienen datos fidedignos que lo corroboren; también ha sido colectada a la luz (Gordon & Skelley 2007).

No se elaboró ningún mapa de distribución predicho para esta especie, puesto que se carecía de datos georreferenciados.

Género *Stenothorax* Schmidt, 1913

Stenothorax es un género ampliamente distribuido por la región Neártica y con presencia en el Paleártico Oriental. Está compuesto por 24 especies, de las cuales una, *S. sparsus*, penetra en México (Fig. 15d).

No se tienen datos georreferenciados para esta especie en México, salvo por la mención de su presencia en el estado de Chihuahua. En el resto de Norteamérica

suele establecerse cerca de las costas y con afinidades por un clima mediterráneo; por tanto, es posible que en Chihuahua pueda localizarse en las zonas bajas de la Sierra Madre Occidental, actuando ésta como barrera para que la especie se extienda hacia el este. Se ha observado que los adultos se encuentran activos durante todo el año. *Stenotothorax sparsus* se encuentra asociada a nidos de ratas selváticas (*Neotomae*), alimentándose de sus excrementos; también es atraída hacia la luz (Gordon & Skelley 2007).

No se ha elaborado ningún mapa de distribución predicho para esta especie, pues no se disponía de datos georreferenciados.

Género *Tetraclipeoides* (*sensu lato*) Schmidt, 1913

El género *Tetraclipeoides* (*s.l.*) está formado por 16 especies, con una distribución Neártica y Afrotropical. En la región Neártica están presentes 14 especies y tres de ellas se extienden por el norte de México, en Chihuahua (Figs. 15e-g). No se poseen referencias geográficas precisas para *T. (s.l.) aemulus* ni para *T. dentiger*, pero sí para *T. (s.l.) giulianii*, localizada al norte de la Sierra Madre Occidental (Fig. 15g).

Tetraclipeoides (s.l.) giulianii ocupa zonas de dunas arenosas a media altitud (1331 metros de Am), áridas o semiáridas (17.2° de Tm C y 228 mm de Pm) (Cuadro 4). Esta especie ha sido colectada durante el mes de abril; en México, no se poseen datos fenológicos para *T. (s.l.) aemulus* ni para *T. dentiger*, pero en Estados Unidos suelen aparecer durante los meses de abril a agosto o entre abril y noviembre, respectivamente. *Tetraclipeoides (s.l.) giulianii* es atraída hacia la luz, pero se desconocen sus hábitos alimentarios; es muy probable que éstos sean similares a los de *T. (s.l.) aemulus* y *T. dentiger*, que también son atraídas a la luz y suelen asociarse a nidos de ratas selváticas (*Neotoma* sp.; Gordon 1977, Gordon & Skelley 2007).

Aunque no se obtuvieron mapas de distribución predichos para *T. (s.l.) aemulus* y *T. dentiger*, por falta de datos georreferenciados para México, sí se obtuvo uno para *T. (s.l.) giulianii*, según el cual esta especie aumentaría su rango de distribución hacia otras zonas bajas presentes al norte de la Sierra Madre Occidental y hacia otras localidades de las Montañas Rocosas en Estados Unidos (Fig. 15g).

Género *Trichaphodiellus* Schmidt, 1913

Se trata de un género monoespecífico Neotropical que se encuentra bien distribuido por toda Sudamérica. Su especie, *T. brasiliensis*, ha sido citada como una posible especie introducida en México, pero su presencia está aún pendiente de confirmación, de modo que no se elaboró ningún mapa de distribución predicho para esta especie (Fig. 15h).

En Sudamérica es una especie eurítica, colectada en pastizales a diferentes alturas. En general, selecciona enclaves con temperaturas moderado-cálidas y precipitaciones que oscilan entre moderadas y abundantes. En el hemisferio sur,

suele estar activa entre los meses de enero a junio, mostrando una afinidad por excrementos de vaca y, sobre todo, equinos (Verdú & Galante 1997).

Género *Trichonotuloides* Balthasar, 1945

Trichonotuloides es un género presente en Centro y Norteamérica, con dos especies repartidas por México y Guatemala. En México, se encuentra la especie endémica *T. glyptus*, distribuida por las montañas de la Sierra Madre Occidental, el Sistema Volcánico Transversal, el sur de la Sierra Madre Oriental y la Sierra Madre del Sur (Fig. 16a).

La especie se encuentra distribuida a gran altitud, a una Am de 2599 metros (Cuadro 4). Está presente en enclaves frescos (13.0°C de Tm) con precipitaciones moderadas (1167 mm de Pm) (Cuadro 4). Ha sido colectada entre los meses de abril a diciembre, con una mayor frecuencia durante junio y julio, coincidiendo con el inicio de la temporada de lluvias. La especie presenta hábitos coprófagos de amplio espectro, habiendo sido encontrada en excrementos de diversos tipos (vaca, caballo, oveja, ciervo), e incluso en materia orgánica en descomposición (observaciones personales y Martín-Piera & Lobo 1993).

El mapa de distribución predicho para *T. glyptus* indica algunos puntos adicionales de presencia en la Sierra Madre Occidental, el Sistema Volcánico Transversal, el sur de la Sierra Madre Oriental y la Sierra Madre del Sur (Fig. 16a).

Género *Xeropsamobeus* (*sensu lato*) Saylor, 1937

El género *Xeropsamobeus* (*s.l.*) presenta una distribución Neártica. Diez especies han sido asignadas a este género, de las cuales tres se extienden también por el norte de México. Así, *X. (s.l.) asellus* ha sido observada en la Sierra Madre Occidental, en el estado de Durango, mientras que *X. desertus* y *X. (s.l.) scabriceps* se han colectado en Sonora y Nuevo León, respectivamente (Figs. 16b-d).

No se dispone de datos ambientales ni topográficos sobre las citas de *X. dentatus* y *X. (s.l.) scabriceps* en México, pero las referencias para *X. (s.l.) asellus* indican que se trata de una especie propia de altitudes elevadas (2195 metros de Am), que selecciona temperaturas moderado-cálidas (16.7°C de Tm) y precipitaciones bajas (501 mm de Pm) (Cuadro 4). Se ha colectado esta especie sólo durante el mes de junio, pese a que citas más septentrionales muestran que estaría presente desde diciembre a julio; las otras dos especies, *X. dentatus* y *X. (s.l.) scabriceps*, estarían activas de diciembre a abril y de abril a julio, respectivamente. Las tres especies son atraídas por la luz, siendo arenícolas y considerándose psammófilo-detritívoras, aunque también se ha encontrado a *X. (s.l.) scabriceps* en madrigueras de perros de las praderas (*Cynomys* sp.), asociada a sus desechos (morón & Deloya 1991, Gordon & Skelley 2007).

El mapa de distribución predicho para *X. (s.l.) asellus* muestra que, aparte de las zonas de la Sierra Madre Occidental en las que está presente, se podría encontrar en otros enclaves de estas montañas, en el Altiplano y en la región Sonorense (Fig. 16b).

Didactyliini

Dos especies de esta tribu han sido citadas para México, ambas incluidas dentro del género *Aidophus*.

Género *Aidophus* Balthasar, 1963

El género *Aidophus* se compone de diez especies repartidas ampliamente por la región Neotropical y con otras dos especies distribuidas en la región Neártica, al norte de México, *A. flaveolus* y *A. notatus*, la primera de las cuales precisa aún confirmación. *Aidophus flaveolus* es una especie extendida por Argentina y Chile, con referencias en Yucatán pendientes de ser corroboradas (Fig. 16e); *A. notatus* se distribuye por las zonas costeras del Golfo de México, siendo también colectada en el estado de México (Fig. 16f).

Sólo se poseen datos georreferenciados para *A. notatus*, los cuales muestran que se trata de una especie distribuida por las zonas arenosas de baja altitud (249 metros de Am), con temperaturas cálidas (24.4°C de Tm) y precipitaciones moderadas (1433 mm de Pm) (Cuadro 4). Los ejemplares de esta especie han sido colectados durante los meses de mayo a julio; por otra parte, *A. flaveolus* ha sido observada en actividad entre los meses de noviembre y marzo en Sudamérica, lo que podría, estacionalmente, coincidir con un periodo estival de lluvias para México. Son especies habitualmente atraídas por la luz, que se alimentan probablemente de materia orgánica en descomposición (Dellacasa *et al.* 2001b).

A falta de datos confirmados para México de *A. flaveolus* no se elaboró ningún mapa de distribución predicho. El modelo de distribución para *A. notatus* muestra que la especie podría estar presente en otras zonas adicionales del Golfo de México y en la Llanura Costera del Pacífico, pero también en Yucatán y diversos puntos de Belice y Guatemala situados en la Península de Yucatán (Fig. 16f).

Proctophanini

El único género citado de Proctophanini para las regiones Neártica y Neotropical es *Australaphodius*, con una especie no autóctona que ha sido introducida.

Género *Australaphodius* Balthasar, 1942

Se trata de un género compuesto por cuatro especies, tres de las cuales son Afrotropicales y otra, *A. frenchi*, distribuida por las regiones Afrotropical, Australiana, Neotropical y Neártica. Esta última especie ha sido citada de México, de la región del Golfo de México en Tamaulipas, lo cual aún habría que confirmar (Fig. 16g). Se especula que habría sido introducida en California y, quizás en México, desde la región Australiana (Dellacasa *et al.* 2001b).

Se desconocen las preferencias de esta especie en México, pero en otros lugares suele seleccionar enclaves cálidos a baja altura. En California ha sido observada

durante los meses de febrero y marzo. Aunque ha sido colectada en excrementos secos de caballo, se cree que puede ser una especie generalista (Dellacasa *et al.* 2001b).

No se ha obtenido un mapa de distribución predicho para esta especie, puesto que se carecía de datos georreferenciados y confirmados.

Distribución predicha de la riqueza y de la endemividad de Aphodiinae en México. Según el mapa de riqueza obtenido (Figura 17), alrededor del 62% del territorio mexicano no poseería ninguna especie de Aphodiinae, el 38% (unos 750.000 km²) contendría al menos una especie y el 4.4% (alrededor de 86.000 km²) cinco o más especies. Los puntos de mayor riqueza de especies coincidirían, en general, con los enclaves de mayor altitud del país, presentes a lo largo del Sistema Volcánico Transversal y el sur de la Sierra Madre Oriental, en los estados de Veracruz, Puebla, México, Distrito Federal y Michoacán (Fig. 17). También se muestra una alta riqueza de especies en algunos puntos de la Sierra Madre del Sur (en los estados de Guerrero y Oaxaca). Destacan, así mismo, aunque con menor riqueza, algunas localizaciones de la Sierra Madre Occidental (en los estados de Durango, Jalisco y Zacatecas) y de la Sierra Madre Oriental (en los estados de Nuevo León y Coahuila; Fig. 17). Por el contrario, los lugares con una menor o nula riqueza de Aphodiinae se encontrarían en las Penínsulas de Baja California y de Yucatán, noroeste de México y Llanura Costera del Pacífico, Altiplano mexicano, noreste de México y Golfo de México (Fig. 17).

Considerando únicamente aquellas especies con distribuciones limitadas al territorio mexicano, se obtuvo un mapa de la endemividad de Aphodiinae en México (Figura 18). Según este mapa, los mayores núcleos de endemividad se encontrarían en enclaves situados en altitudes superiores, observándose, por tanto, una relación coincidente con los puntos de mayor riqueza de Aphodiinae ($r = 0.794$, $P < 0.001$). Así pues, los lugares con una mayor endemividad se distribuirían principalmente por el Sistema Volcánico Transversal, Sierra Madre Occidental, Sierra Madre del Sur y, en menor grado, por la Sierra de Chiapas, zonas norte y sur de la Sierra Madre Oriental y norte de la Sierra de California (Fig. 18).

DISCUSIÓN

Los mapas que aquí se presentan son la primera aproximación que pretende describir la distribución de las especies y la variación geográfica de la riqueza de Aphodiinae en México, así como la tercera ocasión en que se predice la distribución de un grupo de coleópteros coprófagos en México, habiéndose realizado también anteriormente para todos los Geotrupidae y para algunos Scarabaeidae (Coleoptera, Scarabaeoidea; Trotta-Moreu *et al.* 2008, Verdú & Lobo 2008, Trotta-Moreu & Lobo 2010). La cartografía proporcionada en este trabajo debe considerarse una representación provisional del área de distribución de las especies de Aphodiinae mexicanas, que

podrá mejorarse y validarse ulteriormente, a medida que se obtengan nuevas citas faunísticas de las especies actualmente reconocidas e incluso de otras afines filogenéticamente, que podrían estar ocupando las áreas predichas.

Para la realización de este tipo de modelos suele utilizarse información biológica procedente de grupos y regiones no tan insuficientemente prospectados como en nuestro caso, pero es indudable que los resultados de estas técnicas, aunque deben siempre considerarse con precaución (Jiménez-Valverde *et al.* 2008), adquieren un interés especial cuando son capaces de realizar predicciones bajo las condiciones de carencia de información que generalmente abundan en los grupos y en las regiones más diversificadas (Soberón & Peterson 2004, Whittaker *et al.* 2005, Cayuela *et al.* 2009). El procedimiento metodológico seguido en este trabajo permite corregir la frecuente sobrepredicción de este tipo de modelizaciones (Fielding & Haworth 1995, Araújo & Williams 2000, Stockwell & Peterson 2002, Brotons *et al.* 2004, Segurado & Araújo 2004, Stockman *et al.* 2006), especialmente cuando los valores de riqueza se obtienen a través del sumatorio de mapas estimados individuales (Hortal & Lobo 2006), y también validar las predicciones de riqueza obtenidas utilizando los resultados de diversos estimadores no-paramétricos. Pese a ello, puede decirse que la aproximación seguida en éste y en otros trabajos (Trotta-Moreu *et al.* 2008, Verdú & Lobo 2008, Pineda & Lobo 2009, Trotta-Moreu & Lobo 2010) es atrevida y de dudosa eficiencia ya que, como nosotros mismos estimamos, proporciona un error de comisión promedio del 94% y un error de omisión medio del 28% (71% y 18%, respectivamente, en Geotrupidae; Trotta-Moreu & Lobo 2010). Ello implica que, en los estados mexicanos con un inventario *a priori* fiable, el número de especies observadas prácticamente se duplica y, además, que una de cada cuatro especies verdaderamente observada es omitida. Aunque el número de especies observado en cada estado esté subestimado y buena parte de estas especies erróneamente incluidas o excluidas posean áreas de distribución predichas reducidas (ver Pineda & Lobo 2009), no cabe duda que estos resultados no permiten confiar en la composición faunística predicha para cada estado y localidad. Siendo conscientes que éstos y otros resultados ponen en duda la utilidad de este tipo de modelizaciones cuando la información de partida es escasa y sesgada, consideramos, no obstante, que la fuerte correlación existente entre los valores de riqueza observados y predichos sugiere que la sobrepredicción de los modelos no altera sustancialmente el patrón de variación espacial en la riqueza observado. Así, aunque no podamos confiar en la identidad de las especies existentes en cada localidad, sí podemos suponer que hemos capturado el patrón de variación en la riqueza para este grupo. Será necesario poseer información sobre la presencia de cada una de las especies que, aunque escasa, esté bien repartida a lo largo del espectro de condiciones ambientales y geográficas del territorio mexicano (ver Hortal *et al.* 2007), e información fiable sobre las localidades en las que cada una de las especies esté ausente (Jiménez-Valverde *et al.*

2008), para obtener modelos de distribución más fiables capaces de considerar los factores que limitan la presencia de una especie bajo condiciones climáticas favorables (Pulliam 2000).

Estos factores de naturaleza histórico-geográfica son, a nuestro juicio, vitales a la hora de explicar la composición de la fauna mexicana de Aphodiinae que, básicamente, seguiría un modelo de “colonización horizontal” tal y como han propuesto Lobo y Halffter (2000). La mayor parte de los Aphodiinae pertenecen a patrones de dispersión Paleoamericanos o Neárticos (Halffter 1987) y formarían parte de líneas filogenéticas de origen Holártico o Neártico que se habrían diversificado en la Zona de Transición Mexicana. Así, algunas de estas especies procederían originalmente de grupos Laurásicos compartidos entre Eurasia y Norteamérica (Cabrero-Sañudo & Lobo 2009), tierras conectadas intermitentemente desde finales del Cretácico hasta el Eoceno (hace 66-38 millones de años; Scotese 2003). De este período podrían proceder varias líneas de Aphodiinae con carácter orófilo, que habrían comenzado a coevolucionar con diversas especies de roedores, a falta de otros excrementos de los que nutrirse; luego, a partir del Mioceno, el surgimiento de un clima árido-semiárido podría haber sido el factor desencadenante para la diversificación de muchos roedores y, por tanto, de especies de Aphodiinae asociadas a éstos en regiones montañosas y altiplanicies del Neártico y de la Zona de Transición Mexicana (Lobo & Halffter 1994). El contacto entre continentes volvería a reanudarse desde el Mioceno y durante el Plioceno y Pleistoceno; la presencia de puentes de tierra en el estrecho de Bering habría permitido el paso de bóvidos y de otros grandes mamíferos desde Eurasia hacia Norteamérica (Potts & Behrensmeyer 1993) y, con ellos, la introducción de líneas de Aphodiinae adaptadas a sus excrementos, que también divergirían en Norteamérica dando lugar a nuevas líneas Neárticas, algunas de las cuales habrían alcanzado la Zona de Transición Mexicana.

La colonización del territorio mexicano por especies Neotropicales de Aphodiinae habría sido más reciente (Cabrero-Sañudo & Lobo 2009). La introducción de estas líneas se podría haber producido a partir de finales del Mioceno y durante el Plioceno, con el cierre del estrecho de Panamá (hace 13-7 millones de años; Coates *et al.* 2004). Este evento provocó el Gran Intercambio Americano de fauna y flora (Webb 1985), que también favoreció la expansión de especies de Scarabaeinae (Davis & Scholtz 2001). Gradualmente, numerosas especies de Aphodiinae Neotropicales habrían colonizado tierras más septentrionales hasta llegar a ambientes cálidos de Norteamérica e, incluso, derivando hacia nuevas líneas de Aphodiinae, como posiblemente ocurrió con el género *Haroldiellus*. Las especies presentes en México de Proctophanini y Didactyliini podrían ser el resultado de colonizaciones recientes propiciadas por el hombre desde la región Neotropical, salvo acaso *Aidophus notatus*, que habría penetrado en México de igual manera que las otras especies de Aphodiini Neotropicales.

Al igual que los Geotrupidae, y más concretamente dentro de ellos los Geotrupinae, los Aphodiinae presentan sus valores máximos de riqueza en las áreas más elevadas del Sistema Volcánico Transversal y de la Sierra Madre del Sur (Trotta-Moreu & Lobo 2010; Figura 17). En nuestra opinión, ello se debe a que la inmensa mayoría de los grupos de Aphodiinae presentes en México proceden de la región Neártica, siendo la Zona de Transición Mexicana el punto principal de diversificación de esta subfamilia en México (Cabrero-Sañudo *et al.* 2007b). La preferencia general de los Aphodiinae mexicanos por los enclaves montañosos y templado-fríos se corrobora al observar que los principales centros de endemidad coinciden significativa y positivamente con los puntos de mayor riqueza de especies (Fig. 18). Además, esta tendencia también se observa al ubicar los datos de preferencia climática conocidos de estas especies (presentes en el Cuadro 4) en una representación climática del territorio mexicano, creada simplemente a partir de los datos de temperatura media anual y de precipitación anual para cada una de las celdas del territorio, a una resolución de 0.08° (Figura 19). En esta representación se aprecia que la mayoría de especies de Aphodiinae gravitarían hacia puntos de temperaturas menores y precipitaciones superiores a la media de los puntos del territorio mexicano, es decir tenderían a seleccionar localizaciones con un cierto carácter orófilo.

Así, una gran parte de las especies presentes en México serían representantes de grupos con una distribución más amplia que abarcaría latitudes más septentrionales, como *Agoliinus*, *Cinacanthus*, *Cryptoscatomaseter* (s.l.), *Dellacasiellus*, *Diapterna*, *Drepanocanthoides* (s.l.), *Flaviellus* (s.l.), *Geomyphilus* (s.l.), *Oscarinus*, *Pardalopus* (s.l.), *Pseudagolius* (s.l.), *Rugaphodius*, *Schaefferellus*, *Stenotothorax*, *Tetraclipeoides* (s.l.) o *Xeropsammobeus*; mientras que otra serie de especies pertenecen a grupos endémicos o primordialmente endémicos de la Zona de Transición Mexicana, guardando aún afinidades Neárticas, como *Agrilinellus*, *Cephalocyclus*, *Cesamexico*, *Coelotrachelus*, *Jalisco*, *Neotrichonotulus*, *Pseudogonaphodiellus* o *Trichonotuloides*. Con afinidades ambientales análogas, también son comunes en México aquellas especies ampliamente extendidas por la región Holártica, pertenecientes a grupos de origen típicamente Paleártico o compartidas con el conjunto Paleártico-Afrotropical-Oriental (Cabrero-Sañudo & Lobo, 2009), como sería el caso de los géneros *Liothorax*, *Melinopterus* (s.l.), *Mendidius* (s.l.), *Otophorus*, *Oxyomus*, *Pharaphodius* (s.l.), *Planolinellus*, *Planolinoides* o *Planolinus*. Existen, además, especies pertenecientes a géneros de amplia distribución, como *Aphodius* o *Calamosternus*, suficientemente generalistas, pero con afinidades también Laurásicas.

Por otra parte, se pueden observar algunas especies que requerirían, en general, mayores temperaturas o incluso menores precipitaciones que aquellas otras que muestran afinidades Neárticas, como consecuencia de tener un origen posiblemente

Neotropical (Fig. 19). De esta manera, los géneros Neotropicales de Aphodiinae con especies en México serían *Gonaphodiellus* (s.l.), *Trichaphodiellus* (si se confirma su presencia) y *Aidophus* (una de sus especies introducida desde Sudamérica). Un género, *Haroldiellus*, aunque autóctono de la Zona de Transición Mexicana y Centroamérica, muestra también afinidades Neotropicales. Similares a los anteriores, también se encontrarían algunos géneros extendidos por la región Afrotropical o, en general, con afinidades Gondwánicas, como *Blackburneus* (s.l.), *Nialaphodius* o *Australaphodius* (los dos últimos, introducidos en México). También existen especies (una de ellas por confirmar) pertenecientes al género *Labarrus*, de amplia distribución mundial, pero con afinidades Gondwánicas.

Otro de los factores que puede haber influido en la distribución de las especies de Aphodiinae mexicanas, aparte de los ambientales, son las interacciones bióticas de éstas con otros organismos. Hasta cierto punto, la distribución de las especies de Aphodiinae se encuentra parcialmente condicionada por la presencia de vertebrados rumiantes domesticados (vaca, caballo, oveja y cabra) o, a veces, salvajes (ciervo), que suelen encontrarse en zonas de pastizales o bosques, habitualmente en montaña. Sin embargo, si la preferencia por las condiciones ambientales templado-frías de las cadenas montañosas puede considerarse la característica más sobresaliente de la fauna de Aphodiinae mexicana, no lo es menos la existencia de un buen número de especies adaptadas hacia el consumo especializado de heces de roedores y detritos vegetales, una característica que distingue las comunidades de Scarabaeoidea coprófagas de las regiones Neártica y Paleártica (Martín-Piera & Lobo 1996). En México, el porcentaje de especies de Aphodiinae con hábitos psammófilo-detritívoros es importante (superior al 25%, considerando las especies con hábitos psammófilos obligados y facultativos), algunas de ellas incluso asociadas a nidos de hormigas *Atta* sp. (por ejemplo, especies de los géneros *Diapterna*, *Drepanocanthoides* (s.l.), *Flaviellus* (s.l.), *Planolinoides*, *Xeropsamobeus* (s.l.) y posiblemente *Mendidius* (s.l.) y *Pardalosus* (s.l.); Gordon & Skelley 2007). No obstante, la característica más significativa, en cuanto a interacciones bióticas, de los Aphodiinae Neárticos es la asociación obligada de muchas especies con madrigueras de roedores, donde se alimentan directamente de sus excrementos, de la materia orgánica en descomposición presente en ellos o incluso cleptoparasitando a otras especies de coleópteros coprófagos Scarabaeinae también presentes en las madrigueras, como *Onthophagus* sp. Alrededor de un tercio de las especies de Aphodiinae presentes en México se encuentran adaptadas a la explotación de los nidos de tuzas (Geomyidae), ratas selváticas (Neotomae), ardillas de tierra (*Spermophilus* sp.) o perros de las praderas (*Cynomys* sp.; ver, por ejemplo, Gordon & Skelley 2007), aunque se desconoce el grado de especificidad de cada especie de Aphodiinae a especies concretas de roedores. Así, se han observado preferencias hacia estos nidos de roedores en especies de Aphodiinae pertenecientes a los géneros *Cinacanthus*, *Coelotrachelus*, *Cryptoscatomaseter* (s.l.), *Dellacasiellus*, *Geomyphilus*

(s.l.), *Neotrichonotulus*, *Stenotothorax*, *Tetraclipeoides* (s.l.), *Xeropsamobeus* (s.l.) y posiblemente también en *Melinopterus* (s.l.) *consentaneus* y *Schaefferellus arizonensis*.

Otra particularidad de la fauna mexicana de Aphodiinae es el importante porcentaje de especies invasoras que puede encontrarse en algunos ensambles (ver Lobo 1996), un patrón común en las especies de esta subtribu presentes en la región Neártica (Lobo 2000). Especies como *Aphodius fimetarius*, *Calamosternus granarius*, *Labarrus lividus* y posiblemente *Nialaphodius nigrita*, *Otophorus haemorrhoidalis*, *Trichaphodiellus brasiliensis*, *Aidophus flaveolus* y *Australaphodius frenchi* se encuentran distribuidas en México como consecuencia de introducciones accidentales propiciadas por el hombre desde otras regiones biogeográficas. Estas especies no deberían hallarse en México, pero han encontrado en su territorio condiciones adecuadas para su establecimiento y para el mantenimiento de sus poblaciones.

La predicción de la distribución espacial de las especies es una herramienta útil en biogeografía y en conservación. Aunque provisionales, los resultados de estos modelos pueden permitir mejorar nuestro conocimiento sobre la distribución probable de las especies, pero también ayudar a inferir los principales procesos implicados en su conformación, así como ayudar a diseñar nuevas estrategias de colecta más eficientes. Su utilización y descripción, tal y como hemos realizado en este estudio, constituye en esencia una continuación de los imprescindibles trabajos faunísticos clásicos que, con la ayuda de nuevas técnicas, han pretendido y pretenden describir la variación geográfica y ambiental de la biota.

AGRADECIMIENTOS. Agradecemos a Gonzalo y Violeta Halfiter, Carmen Huerta, Enrique Montes de Oca, Miguel Ángel Morón, César Vicente Rojas (Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, México), Fernando Vaz de Mello (Universidade Federal de Mato Grosso, UFMT, Brasil) y Daniel Curoe por permitirnos examinar sus colecciones y/o por el material brindado. A Teresa Suárez del equipo de Imelda Martínez M. y, en general, a la Red de Ecoetología del Instituto de Ecología A.C. (Xalapa, Veracruz, México) por el apoyo ofrecido durante las diversas estancias realizadas. A dos revisores anónimos que nos ayudaron a enriquecer la presentación de este trabajo.

LITERATURA CITADA

- Allende, J. & A. Ramírez.** 2005. *Fauna de Coleópteros Lamelicornios de Santiago Xiacui, Sierra Norte, Oaxaca, México*. Tesis de Licenciatura. Dirección General de Educación Tecnológica Agropecuaria. México D.F., México.
- Alvarado, M.** 2001. *Datos sobre la biología y la reproducción de Aphodius (Trichaphodius) opisthius Bates, 1887 (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae)*. Tesis de Licenciatura. Universidad Veracruzana, Facultad de Biología. Xalapa, Veracruz, México.
- Andresen, E.** 2002. Dung beetles in a Central Amazonian rainforest and their ecological role as secondary seed dispersers. *Ecological Entomology*, 27: 257–270.

- Anduaga, S. & G. Halffter.** 1991. Micofagia en Scarabaeidae. Pp. 151-169. In: J.L. Navarrete-Heredia and G. A. Quiroz-Rocha (Eds.). *Memorias del I Simposio Nacional sobre la Interacción Insecto-Hongo*, S. M. E., Facultad de Ciencias, IGU, Veracruz, México.
- Anduaga, S. & G. Halffter.** 2000. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeoidea) asociados a hongos en la Sierra Madre Occidental, Durango, México: con una compilación de las especies mico-tófagas. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 80: 119-130.
- Angus, R. B., C. J. Wilson & D. J. Mann.** 2004. Chromosomal and aedeagal distinction between *Aphodius* (*Labarrus*) *lividus* Olivier, 1789 and *A. (L.) pseudolividus* Balthasar, 1941 (Col., Scarabaeidae, Aphodiinae). *Entomologist's Monthly Magazine*, 140: 255-261.
- Araújo, M. B. & P. H. Williams.** 2000. Selecting areas for species persistence using occurrence data. *Biological Conservation*, 96: 331-345.
- Arellano, L.** 2002. *Evaluación de la diversidad alfa, beta y gamma de Scarabaeoidea y Silphidae (Insecta: Coleoptera) en la región Cofre de Perote, Veracruz, México.* Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., México.
- 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 Zoológica Mexicana* (n.s.), 90: 27-76.
- Balthasar, V.** 1946. De novis generis *Aphodius* speciebus. *Acta Entomologica Musei Pragae*, 24: 53-68.
- Barrera, A.** 1969. Coleoptera Lamellicornia en la Colección Nacional. *Acta Zoológica Mexicana*, 6: 1-94.
- Bates, H. W.** 1887. Fam. Copridae, Aphodiidae, Orphnidae, Hybosoridae, Geotrupidae, Trogidae, Aclopididae, Chasmatopteridae, Melolonthidae. Pp. 25-160. In: F.D. Godman and O. Salvin (Eds.). *Biologia Centrali-Americana. Insecta, Coleoptera. Vol. II, Part 2, Pectinicornia and Lamellicornia.* Porter, London.
- Beaumont, L., L. Hughes & M. Poulsen.** 2005. Predicting species distributions: use of climatic parameters in BIOCLIM and its impact on predictions of species' current and future distributions. *Ecological Modelling*, 186: 250-269.
- Blackwelder, R. E.** 1944. Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies, and South America. *Bulletin of the United States Natural Museum*, 185: 189-341.
- Blackwelder, R. E.** 1973. *Checklist of the Scarabaeidae of Canada, United States, Mexico, Central America and the West Indies.* Biological Research Institute of America Inc., Latham, New York, USA.
- Bordat, P.** 1999. *Ammoecioides*, nouveau genre et ses espèces (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie*, 16: 161-182.
- Bordat, P.** 2003. *Haroldaphodius* et *Euhemicyclium* nouveaux genres d'Aphodiinae et leurs espèces (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Nouvelle Revue d'Entomologie*, 19: 235-248.
- Bordat, P.** 2009. Nouveaux taxons afrotropicaux dans la famille Aphodiidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Nouvelle Revue d'Entomologie*, 25: 123-144.
- Brotons, L., W. Thuiller, M. B. Araújo & A. H. Hirzel.** 2004. Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. *Ecography*, 27: 437-448.
- Cabrero-Sañudo, F. J.** 2007. The phylogeny of Iberian Aphodiini species (Coleoptera, Scarabaeoidea, Scarabaeidae, Aphodiinae) based on morphology. *Systematic Entomology*, 32: 156-175.
- Cabrero-Sañudo, F. J. & J. Lobo.** 2009. Biogeography of Aphodiinae dung beetles based on the regional composition and distribution patterns of genera. *Journal of Biogeography*, 36: 1474-1492.
- Cabrero-Sañudo, F. J. & R. Zardoya.** 2004. Phylogenetic relationships of Iberian Aphodiini (Coleoptera: Scarabaeidae) based on morphological and molecular data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31: 1084-1100.
- Cabrero-Sañudo F. J., I. Martínez M. & N. Trotta-Moreu.** 2007a. Phenology, reproductive cycles, and species composition of a dung beetle community (Coleoptera: Scarabaeoidea) from a high

- mountain pasture system on the Sierra Madre Oriental (Veracruz, Mexico). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 109: 813-828.
- Cabrero-Sañudo, F. J., M. Dellacasa, I. Martínez M. & G. Dellacasa.** 2007b. Estado actual del conocimiento de los Aphodiinae mexicanos (Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodiidae). Pp. 69-92. In: M. Zunino and A. Melic (Eds.). *Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter*. Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.), Monografías Tercer Milenio, Vol. 7. Zaragoza, España.
- Cambefort, Y.** 1991. From saprophagy to coprophagy [22-35]. In: I. Hanski and Y. Cambefort (Eds.). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- Capistrán, F.** 1992. *Los coleópteros Lamellicornios del Parque de la Flora y Fauna Silvestre Tropical "Pipiapan", Catemaco, Veracruz, México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Veracruzana, Facultad de Biología. Xalapa, Veracruz, México.
- Carrillo-Ruiz, H. & M. A. Morón.** 2003. Fauna de Coleoptera Scarabaeoidea de Cuetzalan del Progreso, Puebla, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 88: 87-121.
- Cartwright, O. L.** 1957. Three new American *Aphodius* with notes and a key to related species (Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, 11: 55-61.
- Cayuela, L., D. J. Golicher, A. Newton, M. Kolb, F. S. de Alburquerque, E. J. M. M. Arets, R. M. Alkemade & A. M. Pérez.** 2009. Species distribution modelling in the tropics: Problems, potentialities, and the role of biological data for species conservation. *Tropical Conservation Science* 2: 319-352.
- Chacón, A. L. 2005. *Fauna de Coleoptera Lamellicornia del municipio de San Felipe Teotlalcingo, Puebla, México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Puebla, Puebla, México.
- Chapin, E. A.** 1940. A revision of the West Indian beetles of the scarabaeid subfamily Aphodiinae. *Proceedings of the United States National Museum*, 89: 1-41.
- 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 modeling. Pp. 285-309. In: F. Dallmeir and J. A. Comiskey (Eds.). *Conceptual background and old world case studies*. Parthenon Publishing. Paris, Francia.
- Clark Labs.** 2003. *Idrisi Kilimanjaro. Gis software package*. Clark Labs, Worcester, Massachusetts, USA.
- Coates, A. G., L. S. Collins, M. P. Aubry & W. A. Berggren.** 2004. The geology of the Darien, Panama, and the late Miocene-Pliocene collision of the Panama arc with northwestern South America. *Geological Society of America Bulletin*, 116: 1327-1344.
- Colwell, R. K.** 2006. *EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8*. Publicado por el autor en: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Colwell, R. K. & J. A. Coddington.** 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, 345: 101-118.
- Cox, C. B. & P. D. Moore.** 1993. *Biogeography; an evolutionary and approach, 5th ed.* Blackwell Science, Oxford, Reino Unido.
- Cruz, M., I. Martínez M. & M. Alvarado.** 2002. Population and reproductive features of *Aphodius* (*Trichaphodius*) *opisthius* Bates and *Cephalocyclus hogei* Bates (Coleoptera, Aphodiidae: Aphodiinae). *The Coleopterists Bulletin*, 56: 221-235.
- Davis, A. L. V. & C. H. Scholtz.** 2001. Historical vs. ecological factors influencing global patterns of scarabaeine dung beetle diversity. *Diversity and Distributions*, 7: 161-174.
- Dejean, P. F. M. A.** 1833. *Catalogue des Coleopteres de la collection de M. le Comte Dejean (2me Ed.)*. Mequignon-Marvis p. & f., Paris, Francia.

- Delgado, L. L.** 1989. *Fauna de Coleópteros Lamellicornios de Acahuizotla, Guerrero, México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., México.
- Delgado, L. & J. Márquez.** 2006. Estado del conocimiento y conservación de los coleópteros Scarabaeoidea (Insecta) del estado de Hidalgo, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 22: 57-108.
- Dellacasa, G.** 1986. A world-wide revision of *Aphodius* sharing a large scutellum (Coleoptera Scarabaeidae Aphodiinae). *Frustula Entomologica*, 7-8: 173-282.
- Dellacasa, G. & M. Dellacasa.** 2006. *Coleoptera, Aphodiidae, Aphodiinae. Fauna d'Italia XLI*. Edizioni Calderini, Bologna, Italia.
- 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 (Coleoptera Aphodiidae). *Memorie della Società Entomologica Italiana*, 79: 1-482.
- Dellacasa, M.** 1987a. Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae. *Memorie della Società Entomologica Italiana*, 66: 1-456.
- Dellacasa, M.** 1987b. Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae. *Supplemento Memorie della Società Entomologica Italiana*, 67: 1-231.
- Dellacasa, M.** 1988a. Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae (Part II). *Memorie della Società Entomologica Italiana*, 67: 1-237.
- 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. 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. 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 & Rey, 1870, and description of the new genus *Sahlbergianus* (Coleoptera: Aphodiidae). *Frustula Entomologica*, 23: 109-130.
- Dellacasa, M. & G. Dellacasa.** 2003. Review of the genus *Aphodius* (Coleoptera: Aphodiidae). *Folia Heyrovskyana*, 11: 173-202.
- 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 Zoológica Mexicana* (n.s.), 83: 29-34.
- Dellacasa, M., G. Dellacasa & P. Bordat.** 2002a. Systematic redefinition of taxa belonging to the genera *Ahermodontus* Báguena, 1930 and *Ammoecius* 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. Systematic revision of the genus *Cephalocyclus* with description of eight new species from Mexico. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 23: 89-128.

- Dellacasa, M., G. Dellacasa & R. D. Gordon.** 2007b. *Ferrerianus*, new genus for *Aphodius biimpressus* Schmidt A., 1909 (Scarabaeoidea: Aphodiidae). *Insecta Mundi*, 11: 1-4.
- Dellacasa, M., G. Dellacasa & R. D. Gordon.** 2008. *Agrilinellus*, new genus and four new species of Mexican Aphodiini (Scarabaeoidea: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Insecta Mundi*, 53: 1-16.
- Dellacasa, M., G. Dellacasa & R. D. Gordon.** 2009. Systematic revisión of the genus *Coelotrachelus* Schmidt, 1913 (Scarabaeoidea: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Insecta Mundi*, 86: 1-13.
- Dellacasa, M., R. D. Gordon & G. Dellacasa.** 1998. The types of *Aphodius* species described by Harold from Mexico with description of a new genus (Coleoptera Scarabaeoidea: Aphodiidae). *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 74: 139-162.
- Dellacasa, M., R. D. Gordon & G. Dellacasa.** 2000. *Aphodius* (*Platyderides*) *pullatus* A. Schmidt, 1913, another Mexican taxon to be moved into the genus *Cephalocyclus* and remarks on *Cephalocyclus mexicanus* (Harold, 1862) and *Aphodius freyi* Balthasar, 1941 (Coleoptera Scarabaeoidea: Aphodiidae). *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 79: 11-15.
- Dellacasa, M., R. D. Gordon & G. Dellacasa.** 2002b. Aphodiinae described or recorded by Bates in Biología Centrali-Americana (Coleoptera Scarabaeoidea: Aphodiidae). *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 86: 155-223.
- Dellacasa, M., R. D. Gordon & G. Dellacasa.** 2003. *Jalisco plumipes*, new genus and new species of Mexican Aphodiini (Scarabaeoidea: Aphodiidae). *Insecta Mundi*, 17: 69-71.
- Dellacasa, M., R. D. Gordon & G. Dellacasa.** 2004a. Systematic redefinition of *Calamosternus colimaensis* (Hinton, 2934) and its sibling species, *Calamosternus uniplagiatus* (Waterhouse, 1875) (Scarabaeoidea: Aphodiidae). *Folia Entomológica Mexicana*, 43: 131-134.
- Dellacasa, M., R. D. Gordon & G. Dellacasa.** 2004b. *Neotrichonotulus*, a new genus for three Mexican Aphodiini (Scarabaeoidea, Aphodiidae). *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 20: 1-7.
- Dellacasa, M., R. D. Gordon & G. Dellacasa.** 2004c. Systematic redefinition of *Planolinus pratensis* and *Planolinus tenellus*, and remarks on their sibling species *Planolinus uliginosus* (Coleoptera Aphodiidae). *Bolletino della Società entomologica italiana*, 136: 37-45.
- Dellacasa, M., R. D. Gordon & G. Dellacasa.** 2007c. Systematic review to the genus *Liothorax* (Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Zootaxa*, 1407: 23-42.
- Dellacasa, M., R. D. Gordon & G. Dellacasa.** 2007d. *Pseudogonaphodiellus zdzislawae*, new genus and new species of Mexican Aphodiini (Scarabaeoidea: Aphodiidae). *Acta Zoologica Cracoviensia*, 50: 139-142.
- Dellacasa, M., R. D. Gordon, P. J. Harpootlian, Z. Stebnicka & G. Dellacasa.** 2001b. Systematic redefinition of the New World Didactyliini (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae) with descriptions of two new species of *Aidophus* Balthasar. *Insecta Mundi*, 15: 193-216.
- Deloya, C.** 1987. *Fauna de Coleópteros Lamellicornios del Sur de Morelos, México* Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F., México.
- Deloya, C.** 1988. Coleópteros Lamellicornios asociados a depósitos de detritos de *Atta mexicana* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae) en el sur del estado de Morelos, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 75: 77-91.
- Deloya, C.** 1991. Una nueva especie mexicana de *Aphodius* (*Coelotrachelus*) Schmidt 1913 (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae) asociada con *Thomomys umbrinus* (Rodentia: Geomyidae). *Folia Entomológica Mexicana*, 81: 199-207.
- Deloya, C.** 1992a. Lista de las especies de Coleoptera Lamellicornia del estado de Veracruz, México (Passalidae, Trogidae, Lucanidae, Scarabaeidae y Melolonthidae). *Boletín de la Sociedad Veracruzana de Zoología*, 2: 19-32.
- Deloya, C.** 1992b. Necrophilous Scarabaeidae and Trogidae beetles of tropical deciduous forest in Tepexco, Puebla, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 52: 1-13.

- Deloya, C.** 1994 Distribución del género *Ataenius* Harold, 1867 en México (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae, Eupariini). *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 61: 43-56.
- Deloya, C.** 1995. Los Coleópteros Scarabaeidae y Trogidae necrófilos de la parte alta de la cuenca de Las Balsas (México). *Memorias de la II Reunión Latinoamericana de Scarabaeoidología*. Santafé de Bogotá, Colombia.
- Deloya, C.** 1996. Los macro-coleópteros necrófilos de Tepoztlán, Morelos, México (Scarabaeidae, Trogidae, Silphidae). *Folia Entomológica Mexicana*, 97: 39-54.
- Deloya, C.** 1998. Primer registro de *Cephalocyclus mexicanus* (Harold, 1862) para el estado de Morelos, México (Coleoptera: Scarabaeidae, Aphodiinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 103: 101-102.
- Deloya, C.** 1999. Notas sobre algunos Aphodiinae de Veracruz, México (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 78: 171-172.
- Deloya, C.** 2003a. Subfamilia Aphodiinae. Pp. 75-93. In: M.A. Morón (Ed.). *Atlas de los escarabajos de México. Coleóptera: Lamellicornia. Vol. II Familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae*. Argania Editio, Barcelona, España.
- Deloya, C.** 2003b. Coleoptera Scarabaeidae y Trogidae necrófilos de Valle de Vázquez ("Los Hornos"), Morelos, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 42: 265-272.
- Deloya, C. & S. Ibáñez-Bernal.** 2000. New species of Aphodiinae from Mexico and a key to species of *Cephalocyclus* Dellacasa, Gordon and Dellacasa (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, 54: 318-324.
- Deloya, C. & J. M. Lobo.** 1995. Descripción de dos nuevas especies mexicanas de *Aphodius* de los subgéneros *Platyderides* y *Trichonotulus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae) 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*) (Aphodiinae) y de la hembra de *Parachrysinia parapatricae* (Rutelinae) (Coleoptera: Lamellicornia). *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 53: 1-13.
- Deloya, C. & M. A. Morón.** 1998. Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) necrófagos de "Los Tuxtlas", Veracruz y Puerto Ángel, Oaxaca, México. *Dugesiana*, 5: 17-28.
- Deloya, C., M. A. Morón & J. M. Lobo.** 1995. Coleoptera Lamellicornia (MacLeay, 1819) del sur del estado de Morelos, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 65: 1-42.
- Deloya, C., V. Parra-Tabla & H. Delfín-González.** 2007. Fauna de coleópteros Scarabaeoidea Laparoticti y Trogidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) asociados al bosque mesófilo de montaña, cafetales bajo sombra y comunidades derivadas en el centro de Veracruz, México. *Neotropical Entomology*, 36: 5-21.
- Deloya, C., A. Burgos, J. Blackaller & J. M. Lobo.** 1993. Los Coleópteros Lamellicornios de Cuernavaca, Morelos, México (Passalidae, Trogidae, Scarabaeidae y Melolonthidae). *Boletín de la Sociedad Veracruzana de Zoología*, 3: 15-55.
- Domínguez-Domínguez, O., E. Martínez-Meyer, L. Zambrano & G. Pérez-Ponce de León.** 2006. Using ecological-niche modeling as a conservation tool for freshwater species: live-bearing fishes in central Mexico. *Conservation Biology*, 30: 1730-1739.
- Elith, J., C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan, R. J. Hijmans, F. Huettmann, J. R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, L. G. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. M. Overton, A. T. Peterson, S. J. Phillips, K. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. E. Schapire, J. Soberón, S. Williams, M. S. Wisz & N. E. Zimmermann.** 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29: 129-151.

- Escoto, J.** 1984. *Análisis de la fauna de Coleópteros Scarabaeidae y Melolonthidae de Calvillo, Estado de Aguascalientes*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Aguascalientes. Aguascalientes, México.
- Fielding, A. H. & P. F. Haworth.** 1995. Testing the generality of bird-habitat models. *Conservation Biology*, 9: 1466-1481.
- Galante, E., Z. Stebnicka & J. R. Verdú.** 2003. The Aphodiinae and Rhyparinae (Coleoptera: Scarabaeidae) in southern states of Mexico (Chiapas, Oaxaca, Puebla and Veracruz). *Acta Zoologica Cracoviensia*, 46: 283-312.
- García, A.** 2006. Using ecological niche modelling to identify diversity hotspots for the herpetofauna of Pacific lowlands and adjacent interior valleys of Mexico. *Biological Conservation*, 130: 25-46.
- 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*. Master Degree Thesis. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Estado de México, México.
- Gordon, R. D.** 1976. Studies on the genus *Aphodius* of the US and Canada IV. A taxonomic revision of Horn's group A. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 78: 458-478.
- Gordon, R. D.** 1977. A new species of *Aphodius* (Coleoptera: Scarabaeidae) from sand dunes in Chihuahua, Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 90: 232-236.
- Gordon, R. D. & H. F. Howden.** 1973. Five new species of Mexican *Aphodius* (Coleoptera: Scarabaeidae) associated with *Thomomys umbrinus* (Geomyidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 66: 436-443.
- Gordon, R. D. & P. E. Skelley.** 2007. A monograph of the Aphodiini inhabiting the United States and Canada (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Memoirs of the American Entomological Institute*, 79: 1-580.
- Guisan, A. & N. E. Zimmermann.** 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135: 147-186.
- Halfpeter, G.** 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology*, 32: 95-114.
- Halfpeter, G. & D. Edmonds.** 1982. *The nesting behaviour of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, México.
- Hanski, I.** 1991. North temperate dung beetles [75-96]. In: I. Hanski and Y. Cambefort (Eds.). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- Harold, E. von.** 1862. Beitrage zur Kenntniss einiger coprophagen Lamellicornien. (Viertes Stuck). *Berliner Entomologische Zeitschrift*, 6: 379-403.
- Hijmans, R. J., S. Cameron, J. Parra, P. Jones, A. Jarvis & K. Richardson.** 2006. *World-Clim versión 1.4*. Museum of Vertebrate Zoology of the University of California, CIAT, and Rainforest CRC. <http://www.worldclim.org>
- Hinton, H. E.** 1934a. Two genera of Aphodiinae new to Mexico. *Pan-Pacific Entomologist*, 10: 27-30.
- Hinton, H. E.** 1934b. New species of North American *Aphodius* (Col., Scarabaeidae). *Stylops*, 3: 188-200.
- Hinton, H. E.** 1938. New species of Neotropical Aphodiinae (Col. Scarabaeidae). *Revista de Entomología, Río de Janeiro*, 8: 122-129.
- Hinton, H. E. & L. Ancona.** 1934. Fauna de Coleópteros en nidos de hormigas (*Atta*), en México y Centro América. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México*, 5: 243-248.

- Hinton, H. E. & L. Ancona.** 1935. Fauna de Coleópteros en nidos de hormigas (*Atta*), en México y Centro América II. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México*, 3-4: 307-316.
- Horn, G. H.** 1887. A monograph of the Aphodiini inhabiting the United States. *Transactions of the American Entomological Society*, 14: 1-111.
- Hortal, J. & J. M. Lobo.** 2006. Towards a synecological framework for systematic conservation planning. *Biodiversity Informatics*, 3: 16-45.
- Hortal, J., J. M. Lobo & A. Jiménez-Valverde.** 2007. Limitations of biodiversity databases: case study on seed-plant diversity in Tenerife, Canary Islands. *Conservation Biology*, 21: 853-863.
- Islas, F.** 1945. Un género y tres especies nuevos de Aphodiinos mexicanos. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México*, 16: 451-457.
- Islas, F.** 1955a. Tres especies nuevas de Aphodinos mexicanos (Ins. Col. Scarabaeidae) *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México*, 26: 493-499.
- Islas, F.** 1955b. Nuevas especies mexicanas del género *Aphodius* Ill. (Ins. Col. Scarabaeidae). *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México*, 26: 223-227.
- Islas, F.** 1958. Un género y especie nuevos de la subfamilia Aphodiinae en México, (Col. Scarabaeidae). *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México*, 26: 343-348.
- Jiménez-Valverde, A., J. M. Lobo & J. Hortal.** 2008. Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. *Diversity and Distributions*, 14: 885-890.
- Koçak, A. Ö. & M. Kemal.** 2008. Nomenclatural notes on the genus-group names in the order Coleoptera. *Miscellaneous Papers, Centre for Entomological Studies Ankara*, 144: 5.
- Kohlmann, B.** 1991. Dung beetles in subtropical North America. Pp. 116-132. In: Hanski, I. and Y. Cambefort (Eds.). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Lobo, J. M.** 1996. Diversity, biogeographical considerations and spatial structure of a recently invaded dung beetle (Coleoptera: Scarabaeoidea) community in the Chihuahuan desert. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 5: 342-352.
- 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. & G. Halfpeter.** 1994. Relaciones entre escarabajos (Coleoptera: Scarabaeidae) y nidos de tuza (Rodentia: Geomyidae): implicaciones biológicas y biogeográficas. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 62: 1-9.
- Lobo, J. M. & G. Halfpeter.** 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. & M. A. Morón.** 1993. La modificación de las comunidades de coleópteros Melolonthidae y Scarabaeidae en dos áreas protegidas mexicanas tras dos décadas de estudios faunísticos. *Giornale italiano d'Entomologia*, 6: 391-406.
- Márquez, J. & J. Asiain.** 2000. La colección de Coleoptera (Insecta) del Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Facultad de Ciencias, UNAM, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 79: 241-255.
- Martínez M., I.** 2003. Spermatophore in Aphodiinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 105: 982-989.
- Martínez M., I.** 2005. Abundancias poblaciones 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 opisthius* Bates, 1887 (Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodiidae). *Elytron*, 15: 73-78.

- Martínez M., I. & M. Cruz.** 2002. Fenología y ciclos reproductivos en *Ataenius apicalis* Hinton y *A. sculptor* Harold (Coleoptera, Aphodiidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 107: 177-186.
- Martínez M., I. & M. 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., M. Cruz & J. P. Lumaret.** 2000. Efecto del diferente manejo de los pastizales y del ganado sobre los escarabajos coprófagos *Ataenius apicalis* Hinton y *Ataenius sculptor* Harold (Scarabaeidae: Aphodiinae: Eupariini). *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 80: 185-196.
- 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 of Mexico (Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodiidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 103: 227-248.
- Martín-Piera, F. & J. M. Lobo.** 1993. Altitudinal distribution patterns of copro-necrophage Scarabaeoidea (Coleoptera) in Veracruz, México. *The Coleopterists Bulletin*, 47: 321-334.
- Martín-Piera, F. & J. M. Lobo.** 1996. A comparative discussion of trophic preferences in dung beetle communities. *Miscellanea Zoologica*, 19: 13-31.
- Masumoto, K. & M. Kiuchi.** 2001. A new apterous Aphodiine (Coleoptera, Scarabaeidae) from South-west China, with proposal of a new subgenus. *Elytra*, 29: 119-123.
- Morales, A.** 1998. *Análisis de la Coleopterofauna necrófila de "Las Escolleras", Alvarado, Veracruz, México.* Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F., México.
- Morales, A., S. Chazaro & J. R. Padilla.** 1998. Análisis de la comunidad de Coleoptera Necrófilos de "Las Escolleras", Alvarado, Veracruz, México. *Dugesiana*, 5: 23-40.
- Morón, M. A.** 1979. Fauna de Coleópteros Lamellicornios de la Estación de Biología Tropical, "Los Tuxtles", Veracruz, UNAM. México. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México*, 50: 375-454.
- Morón, M. A.** 1994. Fauna de Coleoptera Lamellicornia en las montañas del noreste de Hidalgo, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 63: 7-59.
- Morón, M. A. & C. Deloya.** 1991. Los coleópteros lamellicornios de la Reserva de la Biosfera "La Michilia", Durango, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 81: 209-283.
- Morón, M. A. & S. Zaragoza.** 1976. Coleópteros Melolonthidae y Scarabaeidae de Villa de Allende, Estado de México. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México*, 47: 83-118.
- Morón, M. A., C. Deloya & L. Delgado-Castillo.** 1988. Fauna de Coleópteros Melolonthidae, Scarabaeidae y Trogidae de la región de Chamela, Jalisco, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 77: 313-378.
- Morón, M. A., F. J. Villalobos & C. Deloya.** 1985. Fauna de coleópteros lamellicornios de Boca del Chajul, Chiapas, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 66: 57-118.
- Morón, M. A., A. Aragón, A. M. Tapia-Rojas & R. Rojas-García.** 2000. Coleoptera Lamellicornia de la Sierra del Tentzo, Puebla, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 79: 77-102.
- Morón, M. A., C. Deloya, A. Ramírez-Campos & S. Hernández-Rodríguez.** 1998. Fauna de Coleoptera Lamellicornia de la región de Tepic, Nayarit, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 75: 73-116.
- Muñoz, A.** 2003. *Estudio de los Coleópteros Lamellicornia o Scarabaeoidea del municipio de Teziutlán, Puebla, México.* Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Puebla. Puebla, México.
- Muñoz, A., M. A. Morón & A. Aragón.** 2008. Coleoptera Scarabaeoidea de la región de Teziutlán, Puebla, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 24: 55-78.

- 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.** 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.
- Navarrete-Heredia, J. L. & J. Cortés.** 2004. Beetles (Coleoptera) associated with the external debris of *Atta mexicana* (F. Smith) (Hymenoptera: Formicidae) from Ojuelos, Jalisco, México. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 106: 481-482.
- 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. & G. A. Quiroz-Rocha.** 2000. Macro-coleópteros necrófilos de San José de los Laureles, Morelos, México (Coleoptera: Scarabaeidae y Silphidae). *Folia Entomológica Mexicana*, 110: 1-13.
- Navarrete-Heredia, J. L., L. Delgado & H. E. Fierros-López.** 2001. Coleoptera Scarabaeoidea de Jalisco, México. *Dugesiana*, 8: 37-93.
- Ochi, T. & M. Kawahara.** 2001. A new subgenus and species of the genus *Aphodius* Illiger from Central Japan (Coleoptera, Aphodiidae). *Kogane*, 2: 59-63.
- Ordóñez, M. M.** 2005. Colección de Coleoptera (Insecta) de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 21: 95-106.
- Ortega-Huerta, M. A. & A. T. Peterson.** 2004. Modelling spatial patterns of biodiversity for conservation prioritization in north-eastern Mexico. *Diversity and Distributions*, 10: 39-54.
- Peraza, L. N.** 2004. *Fauna de Scarabaeidae y Trogidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) de dos comunidades vegetales de Yucatán*. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico Agropecuario nº 2 "Ing. José Alberto Navarrete Ruiz". Conkal, Yucatán, México.
- Percino-Figueroa, S. M.** 2002. *Fauna de Coleóptera: Lamellicornia del municipio de Zacatlán, Puebla, Mex.* Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Puebla. Puebla, México.
- Peterson, A. T.** 2006. Uses and requirements of ecological niche models and related distributional models. *Biodiversity Informatics*, 3: 59-72.
- Petrovitz, R.** 1961. Neue und verkannte Aphodiinae aus allen Erdteilen (Col. Scarab.) *Entomologische Arbeiten aus dem Museum Georg Frey*, 12: 99-135.
- Phillips, S. J. & M. Dudik.** 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31: 161-175.
- Pineda, E. & J. M. Lobo.** 2009. Assessing the accuracy of species distribution models to predict amphibian species richness patterns. *Journal of Animal Ecology*, 78: 182-190.
- Potts, R. & A. K. Behrensmeyer.** 1993. Late Cenozoic terrestrial ecosystems. Pp. 419-541. In: A.K. Behrensmeyer, J. D. Damuth, W. A. DiMichele, R. Potts, H. D. Sues and S. L. Wing (Eds.). *Terrestrial ecosystems through time*. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Pulliam, H. R.** 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3: 349-361.
- Rencher, A. C.** 2002. *Methods of Multivariate Analysis*. Second edition. John Wiley & Sons, New York, USA.
- Rojas, P.** 1989. Entomofauna asociada a los detritos de *Atta mexicana* (F. Smith) (Hymenoptera: Formicidae) en una zona árida del centro de México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 33: 1-51.
- Ruiz-Colorado, N. I.** 2001. *Los Coleópteros Scarabaeoidea (Insecta) de la Reserva Ecológica "Río Pancho Poza", Altotonga, Veracruz, México*. Tesis de Licenciatura. Universidad Veracruzana, Facultad de Biología. Xalapa, Veracruz, México.
- Scotese, C. R.** 2003. *Paleomap project home page*. <http://www.scotese.com>.

- Segurado, P. & M. B. Araújo.** 2004. An evaluation of methods for modelling species distributions. *Journal of Biogeography* 31: 1555-1569.
- Skelley, P. E., M. Dellacasa, G. Dellacasa & R. D. Gordon.** 2007. Checklist of the Aphodiini of Mexico, Central and South America (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Insecta Mundi*, 14: 1-14.
- Smith, A. B. T.** 2003. *Checklist of the Scarabaeoidea of the Nearctic Realm*. Publicado en Internet como *Papers in Entomology*, por el Museum de la University of Nebraska State, Lincoln, Nebraska, USA: <http://digitalcommons.unl.edu/cgi/viewcontent.cgi?article=1002&context=entomologypapers>.
- Smith, A. B. T.** 2006. A review of the family-group names for the superfamily Scarabaeoidea (Coleoptera) with corrections to nomenclature and a current classification. *Coleopterists Society Monograph*, 5: 144-204.
- Soberón, J. & A. T. Peterson.** 2004. Biodiversity informatics: managing and applying primary biodiversity data. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London series B*, 359: 689-698.
- Soberón, J. & A. T. Peterson.** 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2: 1-10.
- Sokal, R. R.** 1979. Testing statistical significance of geographic variation patterns. *Systematic Zoology*, 28: 627-632.
- Stebnicka, Z.** 2000. A new genus for Nearctic *Pleurophorus ventralis* Horn, 1887, with phylogenetic inferences (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae: Aphodiini). *Acta Zoologica Cracoviensia*, 43: 287-291.
- Stebnicka, Z. & H. F. Howden.** 1995. Revision of Australian genera in the tribes Aphodiini, Aegialiini and Proctophanini (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiidae). *Invertebrate Taxonomy*, 9: 709-766.
- Stockman, A. K., D. A. Beamer & J. E. Bond.** 2006. An evaluation of a GARP model as an approach to predicting the spatial distribution of non-vagile invertebrate species. *Diversity and Distributions*, 12: 81-89.
- Stockwell, D. R. B. & A. T. Peterson.** 2002. Effects of sample size on accuracy of species distribution models. *Ecological Modelling*, 148: 1-13.
- Terrón, R. A., S. Anduaga & M. A. Morón.** 1991. Análisis de la coleopterofauna necrófila de la Reserva de la Biosfera "La Michilía", Durango, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 81: 315-324.
- Thomas, D. B.** 1993. Scarabaeidae (Coleoptera) of the Chiapanecan forests: a faunal survey and chorographic analysis. *The Coleopterists Bulletin*, 47: 363-408.
- Trotta-Moreu, N., J. M. Lobo & F. J. Cabrero-Sañudo.** 2008. Distribución conocida y potencial de las especies de Geotrupidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) en México. *Acta Zoologica Mexicana* (n.s.), 24: 39-65.
- Trotta-Moreu, N. & J. M. Lobo.** 2010. Deriving a species richness distribution from the overlap of individual model predictions: The distribution of Geotrupinae (Coleoptera: Scarabaeoidea) species in Mexico. *Environmental Entomology*, 39: 42-49.
- Vaughan, I. P. & S. J. Ormerod.** 2005. The continuing challenges of testing species distribution models. *Journal of Applied Ecology*, 42: 720-730.
- Verdú, J.R. & E. Galante.** 1997. *Aphodius brasiliensis* Castelnau (Coleoptera: Aphodiidae): larval morphology and notes on biology. *Coleopterists Bulletin*, 51: 378-383.
- Verdú, J.R. & J. M. Lobo.** 2008. Ecophysiology of thermoregulation in endothermic dung beetles: ecological and geographical implications. Pp. 1-28. In: S. Fattorini (Ed.). *Insect Ecology and Conservation*. Research Signpost, Kerala, India.

- Villalobos, F. J.** 1985. *Análisis de una comunidad de Coleópteros edafícolas de un pastizal de Laguna Verde, Veracruz*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F., México.
- Webb, S. D.** 1985. Late Cretaceous mammal dispersals between the Americas. Pp. 357-386. In: F.G. Stehli and S. D. Webb (Eds.). *The great American biotic interchange*. Plenum Press, New York.
- Whittaker, R. J., M. B. Araújo, P. Jepson, R. J. Ladle, J. E. M. Watson & K. J. Willis.** 2005. Conservation biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions*, 11: 3–23.
- Woodruff, R. E. & O. L. Cartwright.** 1967. A review of the genus *Euparixia* with description of a new species from nests of leaf-cutting ants in Louisiana (Coleoptera: Scarabaeidae). *Proceedings of the United States National Museum*, 123: 1-21.
- Zaragoza, S.** 1974. Coleópteros de algunas bromelias epífitas y doce nuevos registros de especies para la fauna mexicana. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México*, 29: 111-118.
- 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.

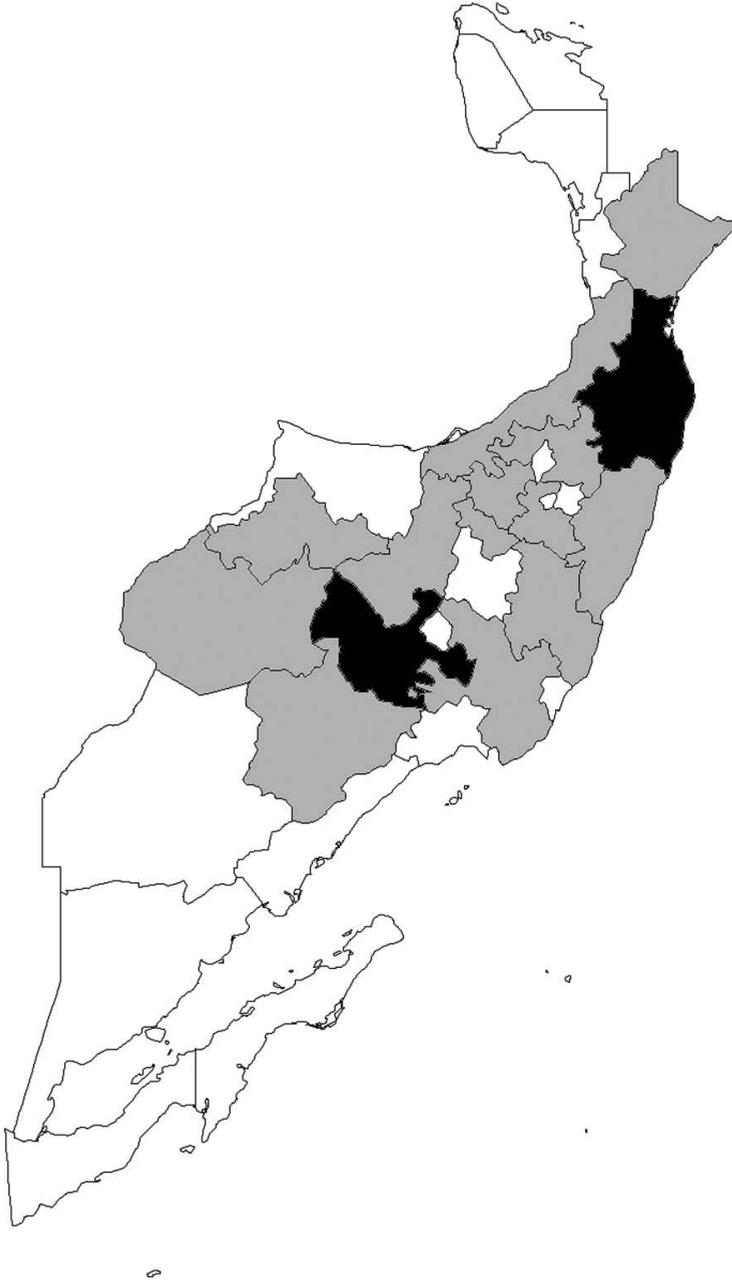


Figura 1. Mapa del territorio mexicano en el que se representan cada uno de los estados según el porcentaje de riqueza observada con respecto a la predicha por los estimadores no paramétricos (ACE y Chao2). Los estados en los que las especies observadas suponen, al menos, el 95% de las estimadas aparecen en negro; aquellos con porcentajes comprendidos entre el 70% y el 94%, en gris; y, en blanco, los estados en los que las especies observadas suponen menos del 70% de la riqueza de especies estimada.

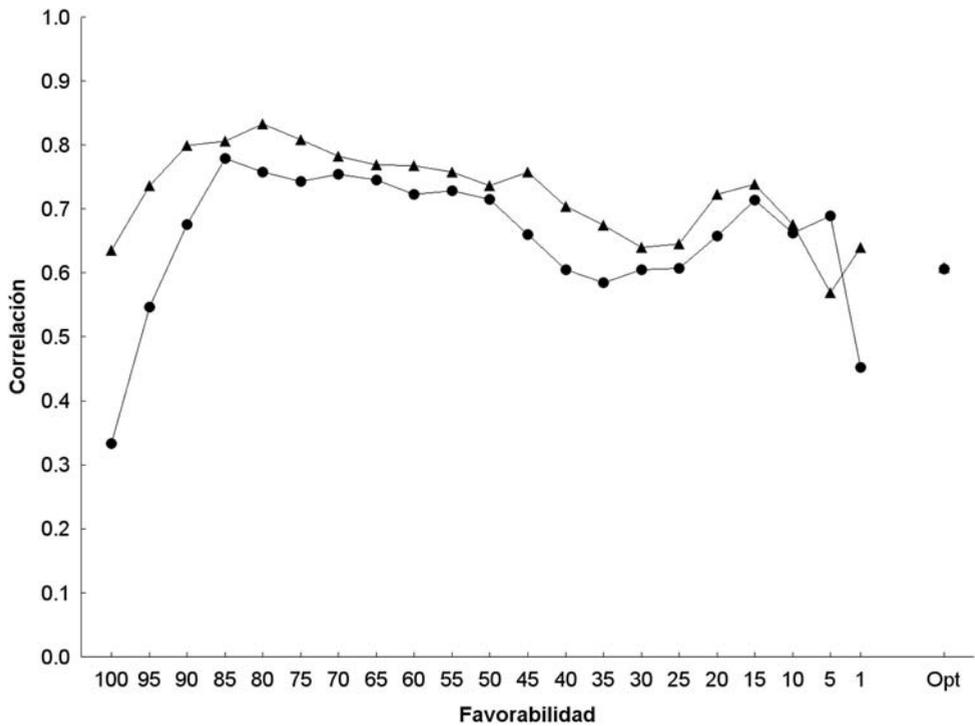


Figura 2. Valores del índice de correlación de Pearson (triángulos) entre la riqueza observada en cada estado con inventarios fiables y la riqueza predicha por la superposición de los modelos de MaxEnt, así como valores del test de Mantel (círculos) entre las composiciones faunísticas de ambos inventarios según los distintos umbrales de favorabilidad considerados para transformar los valores continuos en binarios. El punto óptimo de corte (Opt) es aquel en el que se considera, como área de presencia, al conjunto de todas aquellas celdas con favorabilidades iguales o superiores a la menor existente en una celda con presencia observada.

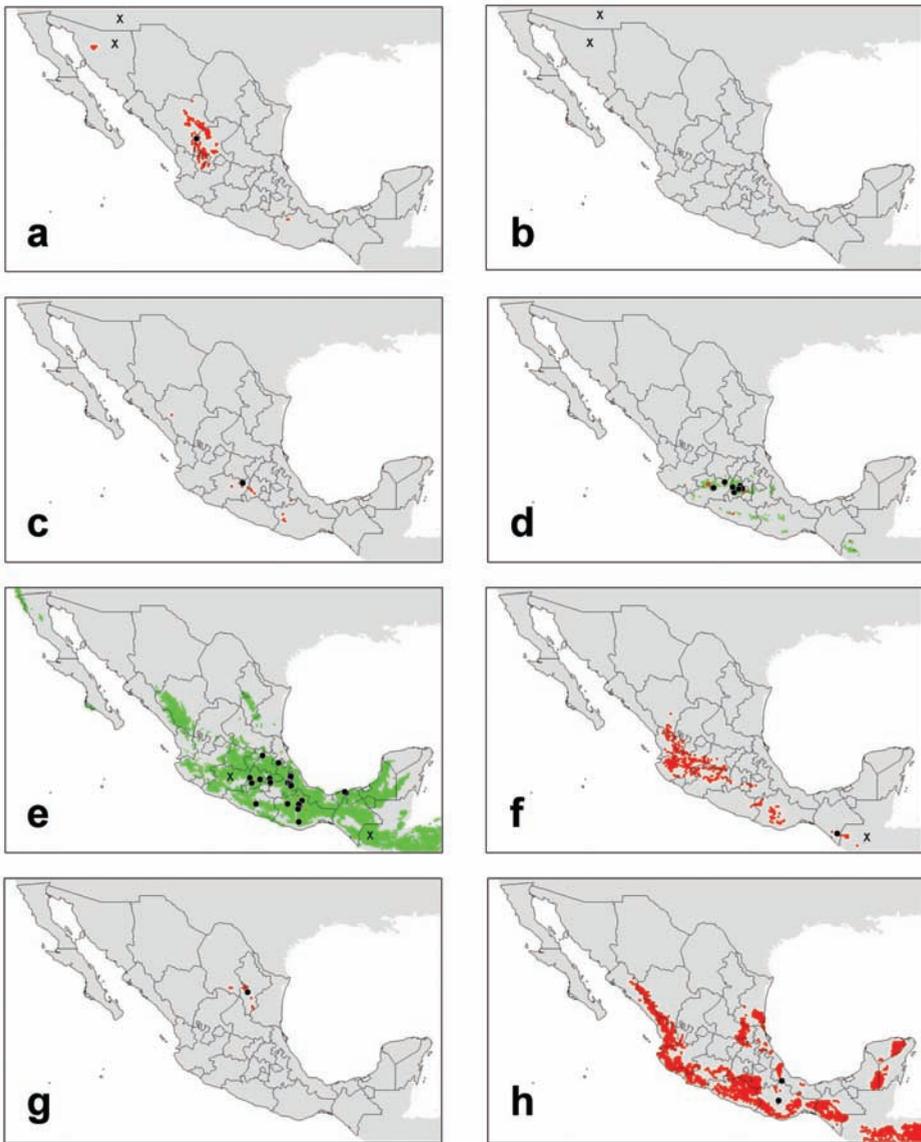


Figura 3. Mapas de distribución de Aphodiinae mexicanos. Puntos en negro: distribución observada; X: localizaciones (estados o países) en los que se han citado la especie, sin precisión; áreas en verde y rojo: si se utilizó MaxEnt, correspondientes al punto de corte óptimo para la especie y a una favorabilidad igual al umbral 85, respectivamente; áreas con un tono único de rojo: si se utilizó un modelo de “cobertura bioclimática”, correspondientes al área predicha por éste. a) *Agoliinus cruentatus*; b) *Ago. plutonicus*; c) *Agrilinellus abbonai*; d) *Agr. antonioreyi*; e) *Agr. azteca*; f) *Agr. chiapasensis*; g) *Agr. nuriae*; h) *Agr. oaxacaensis*.

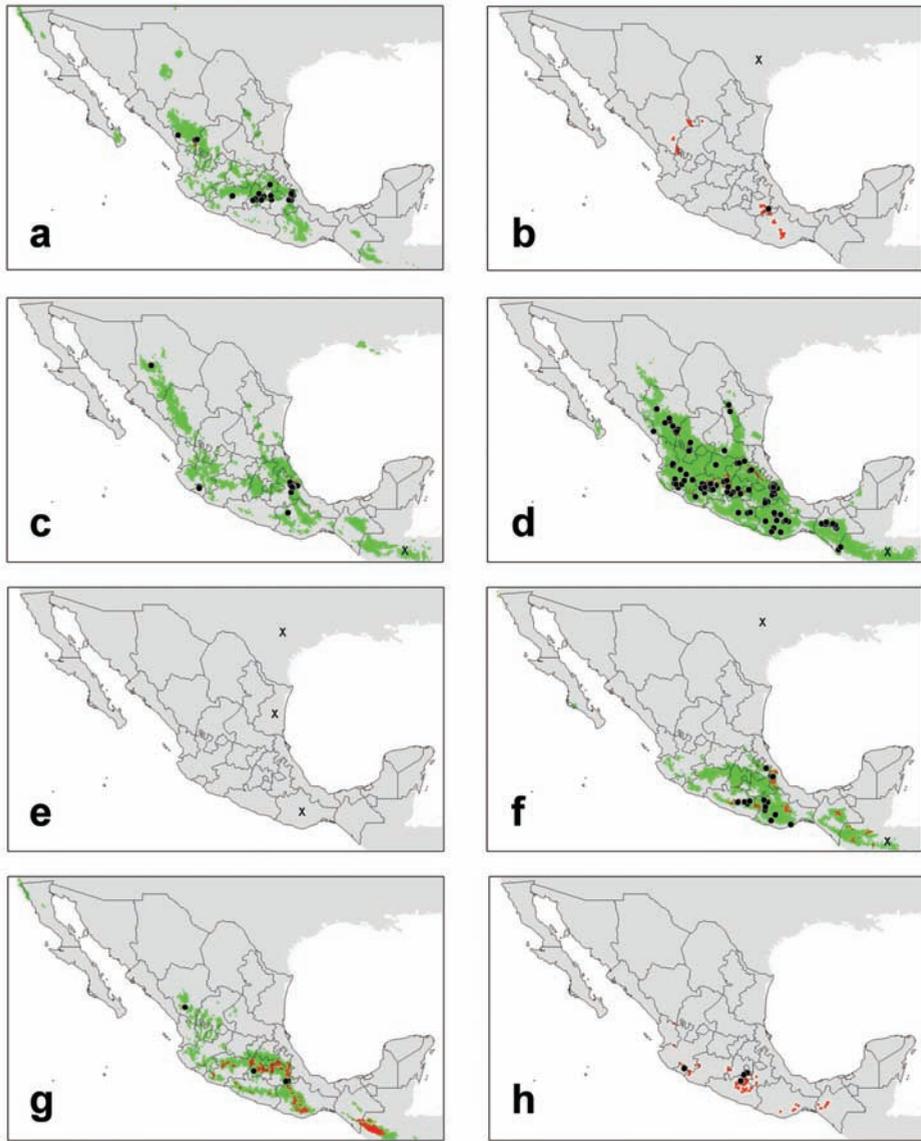


Figura 4. Mapas de distribución de Aphodiinae mexicanos. Puntos en negro: distribución observada; X: localizaciones (estados o países) en los que se han citado la especie, sin precisión; áreas en verde y rojo: si se utilizó MaxEnt, correspondientes al punto de corte óptimo para la especie y a una favorabilidad igual al umbral 85, respectivamente; áreas con un tono único de rojo: si se utilizó un modelo de “cobertura bioclimática”, correspondientes al área predicha por éste. a) *Agrilinellus ornatus*; b) *Aphodius fimetarius*; c) *Blackburneus charmionus*; d) *B. guatemalensis*; e) *B. (s.l.) rubeolus*; f) *B. saylorea*; g) *B. (s.l.) saylori*; h) *Calamosternus colimaensis*.

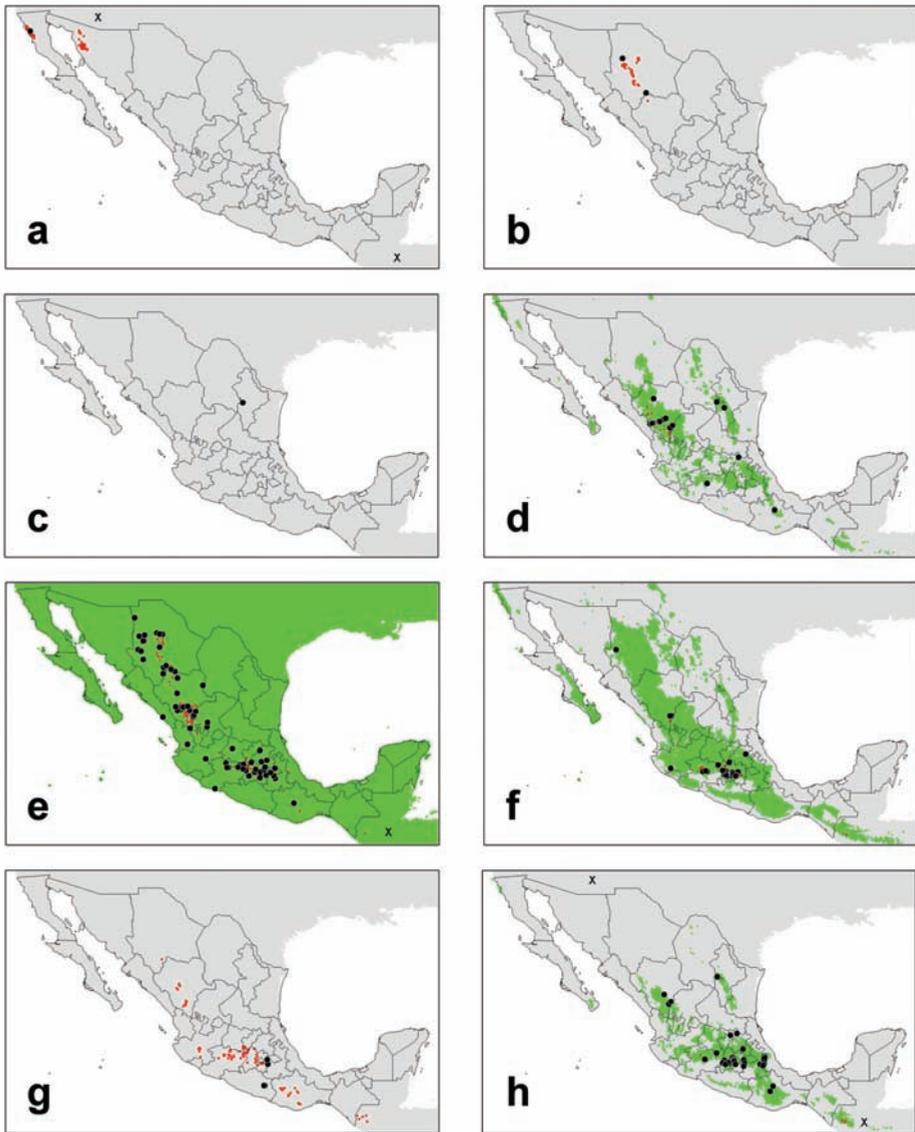


Figura 5. Mapas de distribución de Aphodiinae mexicanos. Puntos en negro: distribución observada; X: localizaciones (estados o países) en los que se han citado la especie, sin precisión; áreas en verde y rojo: si se utilizó MaxEnt, correspondientes al punto de corte óptimo para la especie y a una favorabilidad igual al umbral 85, respectivamente; áreas con un tono único de rojo: si se utilizó un modelo de “cobertura bioclimática”, correspondientes al área predicha por éste. a) *Calamosternus granarius*; b) *Cephalocyclus bordati*; c) *C. carmenae*; d) *C. durangoensis*; e) *C. fuliginosus*; f) *C. gravidus*; g) *C. halffteri*; h) *C. hogei*.

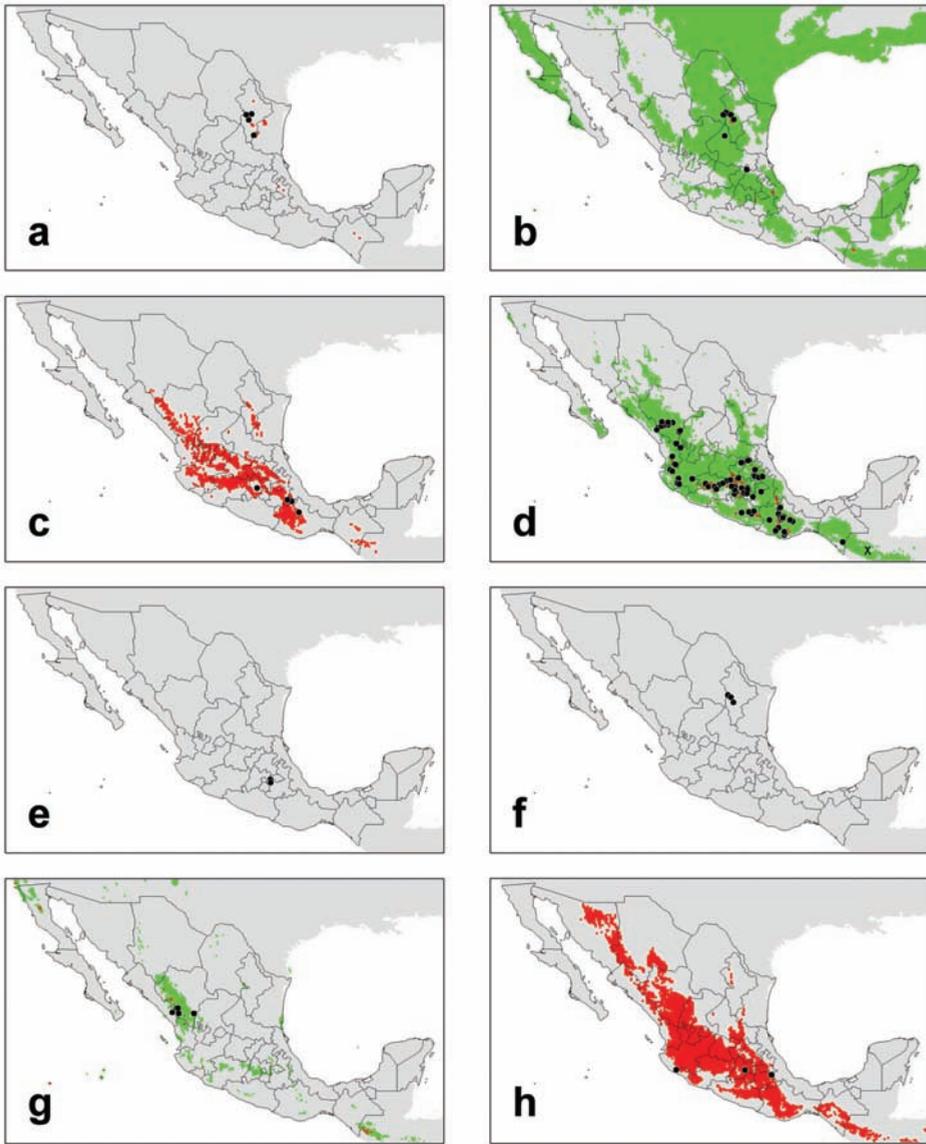


Figura 6. Mapas de distribución de Aphodiinae mexicanos. Puntos en negro: distribución observada; X: localizaciones (estados o países) en los que se han citado la especie, sin precisión; áreas en verde y rojo: si se utilizó MaxEnt, correspondientes al punto de corte óptimo para la especie y a una favorabilidad igual al umbral 85, respectivamente; áreas con un tono único de rojo: si se utilizó un modelo de “cobertura bioclimática”, correspondientes al área predicha por éste. a) *Cephalocyclus howdenorum*; b) *C. lagoi*; c) *C. luridiventris*; d) *C. mexicanus*; e) *C. ordonezi*; f) *C. potosinus*; g) *C. pullatus*; h) *C. puncticeps*.

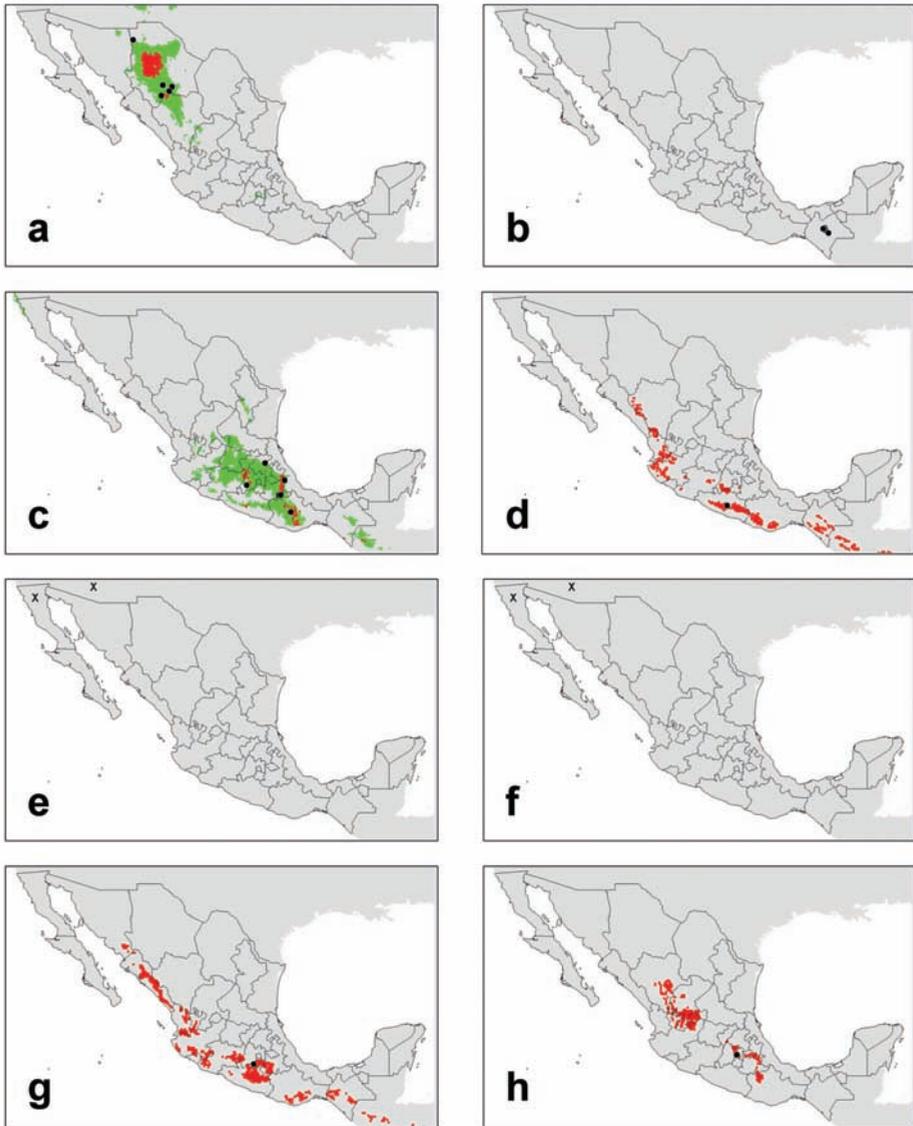


Figura 7. Mapas de distribución de Aphodiinae mexicanos. Puntos en negro: distribución observada; X: localizaciones (estados o países) en los que se han citado la especie, sin precisión; áreas en verde y rojo: si se utilizó MaxEnt, correspondientes al punto de corte óptimo para la especie y a una favorabilidad igual al umbral 85, respectivamente; áreas con un tono único de rojo: si se utilizó un modelo de “cobertura bioclimática”, correspondientes al área predicha por éste. a) *Cephalocyclus rockefelleri*; b) *Cep. stebnickae*; c) *Cep. villosipes*; d) *Cesamexico constricticollis*; e) *Cinacanthus crenicollis*; f) *Cin. militaris*; g) *Coelotrachelus burgosi*; h) *Coe. ixtapalapaensis*.

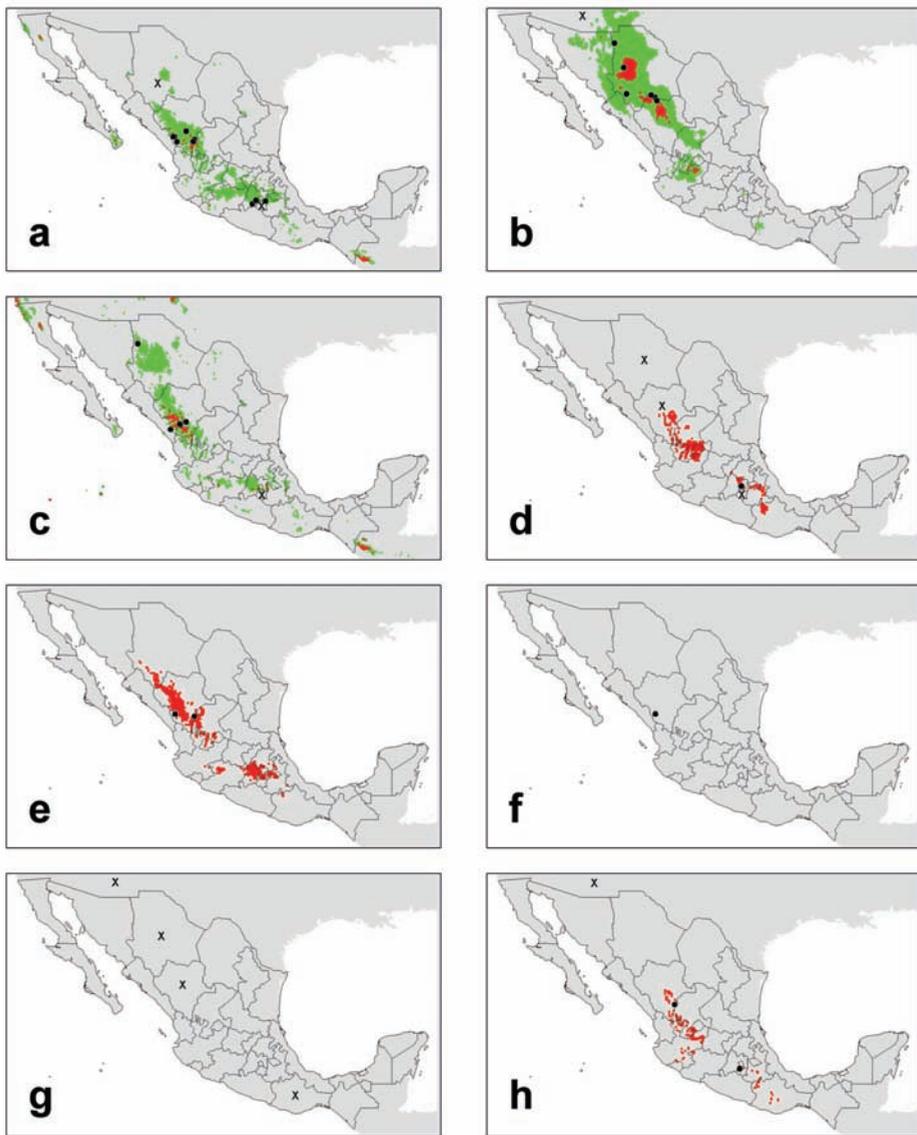


Figura 8. Mapas de distribución de Aphodiinae mexicanos. Puntos en negro: distribución observada; X: localizaciones (estados o países) en los que se han citado la especie, sin precisión; áreas en verde y rojo: si se utilizó MaxEnt, correspondientes al punto de corte óptimo para la especie y a una favorabilidad igual al umbral 85, respectivamente; áreas con un tono único de rojo: si se utilizó un modelo de “cobertura bioclimática”, correspondientes al área predicha por éste. a) *Coelotrachelus kuntzeni*; b) *Coe. rudis*; c) *Coe. symbius*; d) *Coe. venustus*; e) *Cryptoscatomaseter durangoi*; f) *Cry. epulus*; g) *Dellacasiellus claudus*; h) *D. concavus*.

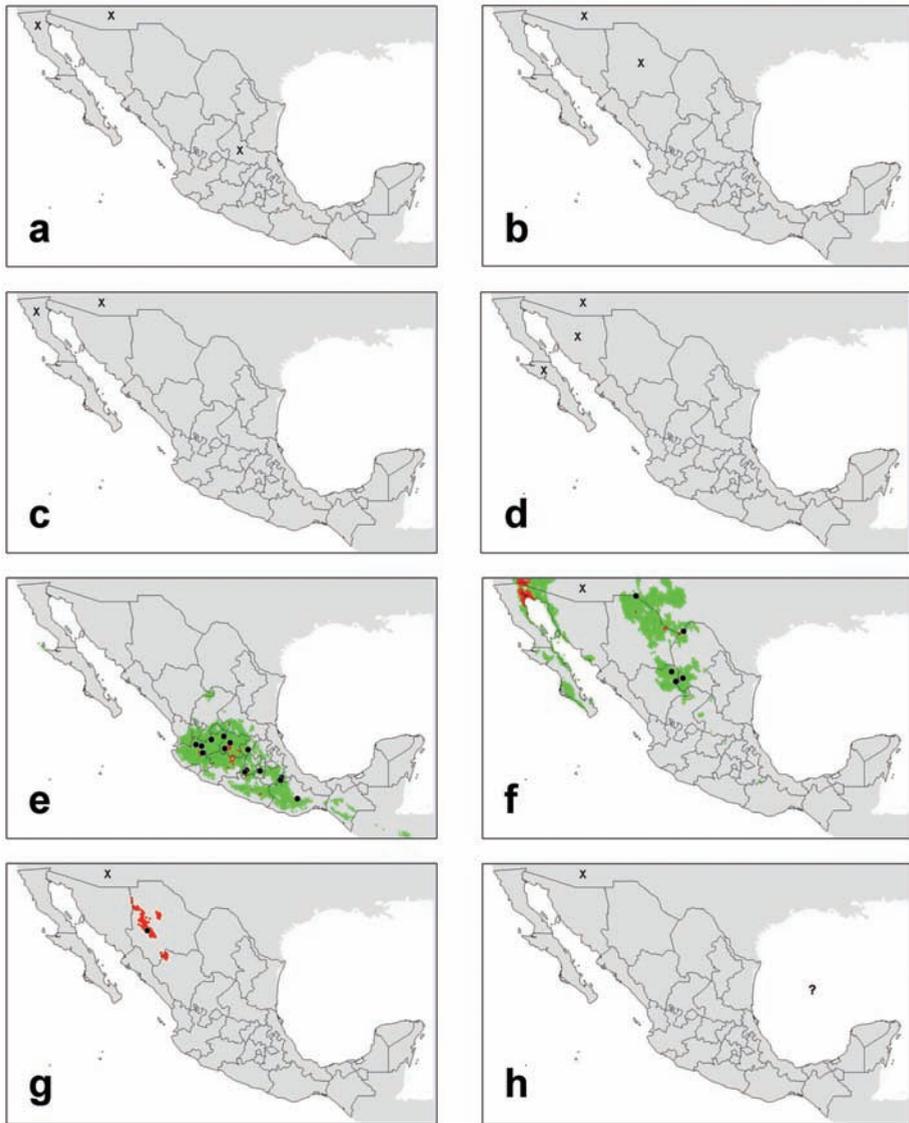


Figura 9. Mapas de distribución de Aphodiinae mexicanos. Puntos en negro: distribución observada; X: localizaciones (estados o países) en los que se han citado la especie, sin precisión; áreas en verde y rojo: si se utilizó MaxEnt, correspondientes al punto de corte óptimo para la especie y a una favorabilidad igual al umbral 85, respectivamente; áreas con un tono único de rojo: si se utilizó un modelo de “cobertura bioclimática”, correspondientes al área predicha por éste. a) *Dellacasiellus fucus*; b) *Del. kirni*; c) *Del. pseudofucus*. d) *Del. ruficlarus*; e) *Diapterna dugesi*; f) *Drepanocanthoides (s.l.) larreae*; g) *Flaviellus perfimbriatus*; h) *F. (s.l.) subtruncatus*.

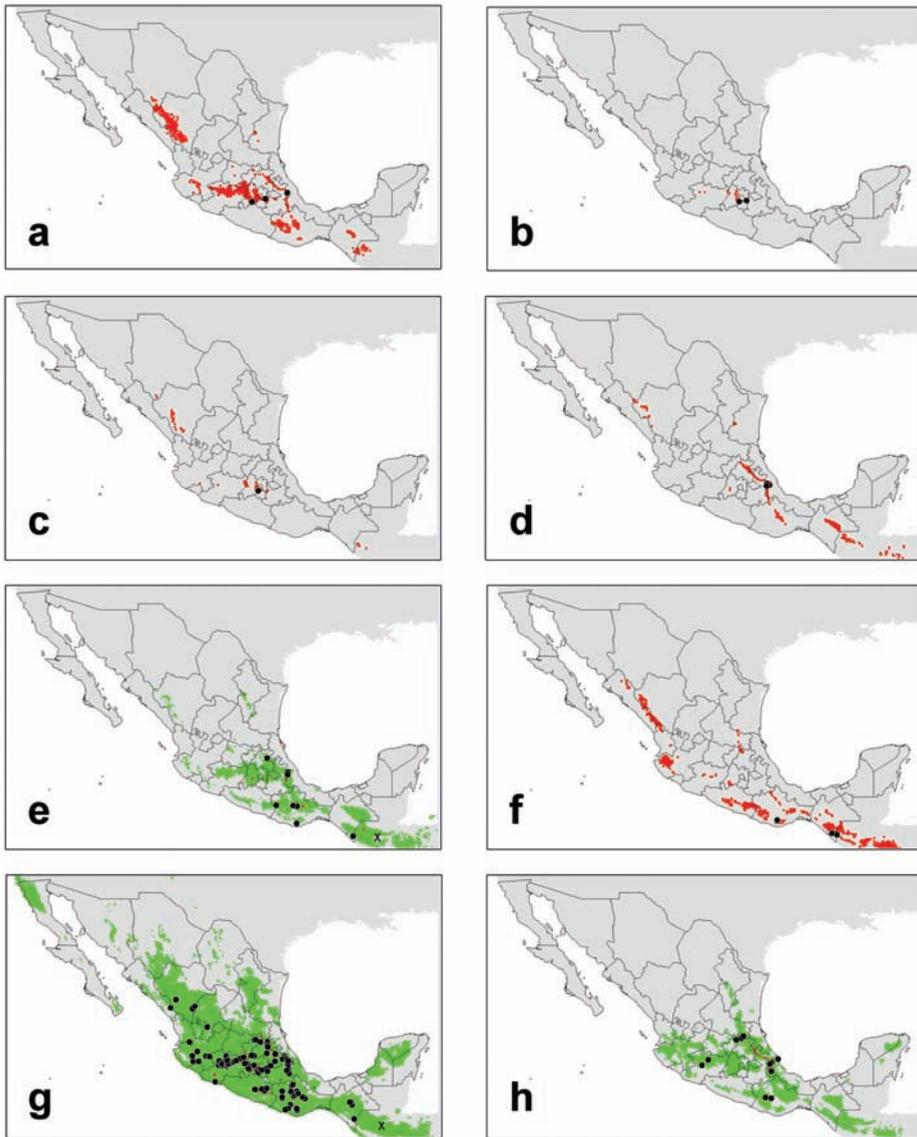


Figura 10. Mapas de distribución de Aphodiinae mexicanos. Puntos en negro: distribución observada; X: localizaciones (estados o países) en los que se han citado la especie, sin precisión; áreas en verde y rojo: si se utilizó MaxEnt, correspondientes al punto de corte óptimo para la especie y a una favorabilidad igual al umbral 85, respectivamente; áreas con un tono único de rojo: si se utilizó un modelo de “cobertura bioclimática”, correspondientes al área predicha por éste. a) *Geomyphilus (s.l.) barrerae*; b) *Geo. (s.l.) coronadoi*; c) *Geo. (s.l.) macgregori*; d) *Geo. (s.l.) pierai*; e) *Gonaphodiellus bimaculosus*; f) *Gon. hoffmanni*; g) *Gon. opisthius*; h) *Haroldiellus lansbergei*.

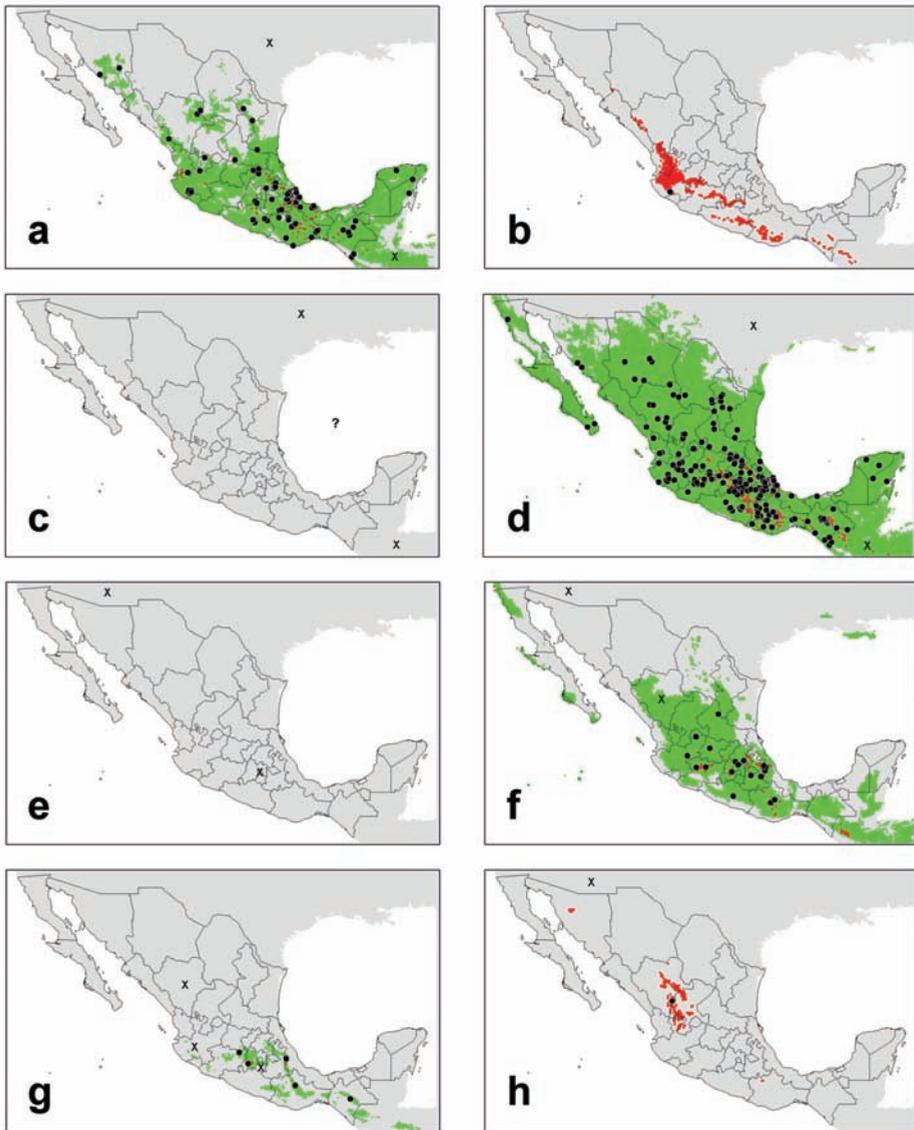


Figura 11. Mapas de distribución de Aphodiinae mexicanos. Puntos en negro: distribución observada; X: localizaciones (estados o países) en los que se han citado la especie, sin precisión; áreas en verde y rojo: si se utilizó MaxEnt, correspondientes al punto de corte óptimo para la especie y a una favorabilidad igual al umbral 85, respectivamente; áreas con un tono único de rojo: si se utilizó un modelo de “cobertura bioclimática”, correspondientes al área predicha por éste. a) *Haroldiellus sallei*; b) *Jalisco plumipes*; c) *Labarrus lividus*; d) *Lab. pseudolividus*; e) *Liothorax alternatus*; f) *Lio. immexus*; g) *Lio. levatus*; h) *Melinopterus (s.l.) consentaneus*.

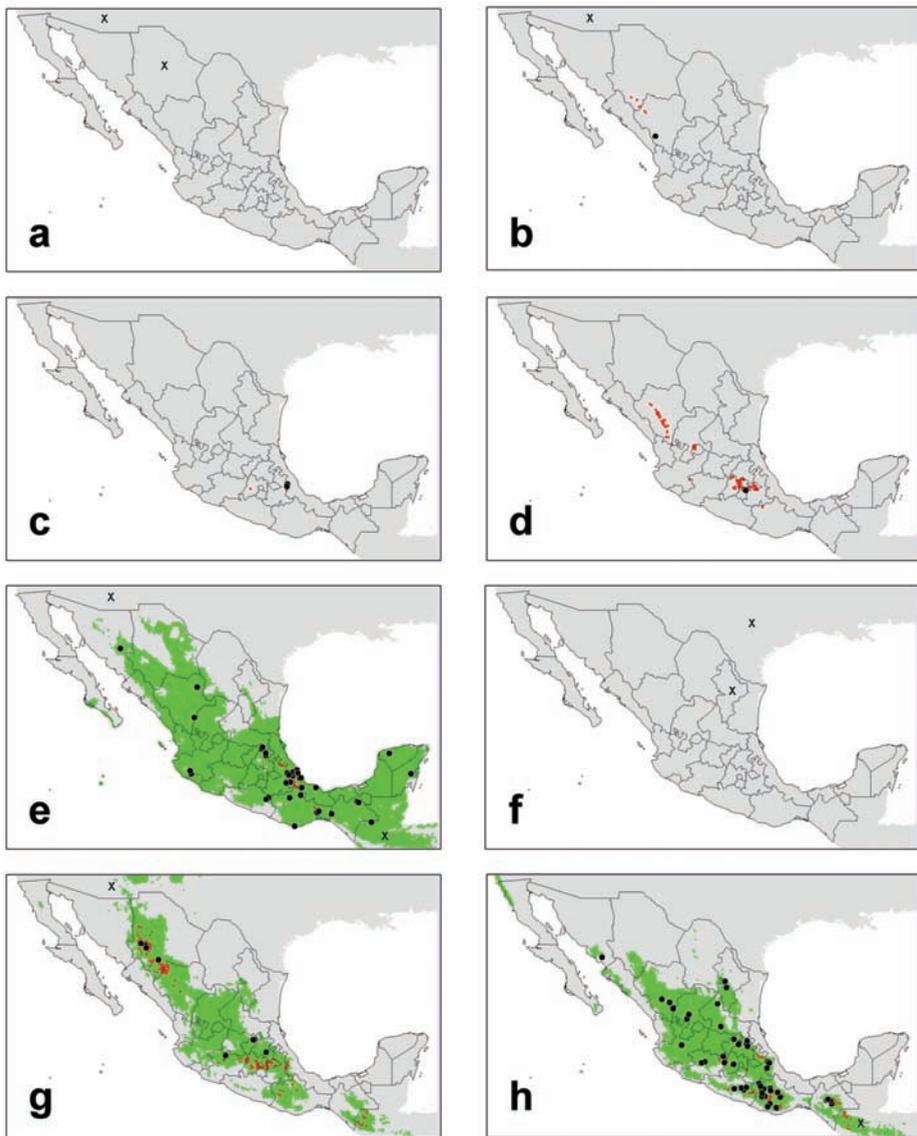


Figura 12. Mapas de distribución de Aphodiinae mexicanos. Puntos en negro: distribución observada; X: localizaciones (estados o países) en los que se han citado la especie, sin precisión; áreas en verde y rojo: si se utilizó MaxEnt, correspondientes al punto de corte óptimo para la especie y a una favorabilidad igual al umbral 85, respectivamente; áreas con un tono único de rojo: si se utilizó un modelo de “cobertura bioclimática”, correspondientes al área predicha por éste. a) *Mendidius (s.l.) aculeatus*; b) *Neotrichonotulus inurbanus*; c) *Neo. perotensis*; d) *Neo. urangai*; e) *Nialaphodius nigrita*; f) *Oscarinus bottimeri*; g) *O. crassuloides*; h) *O. inutilis*.

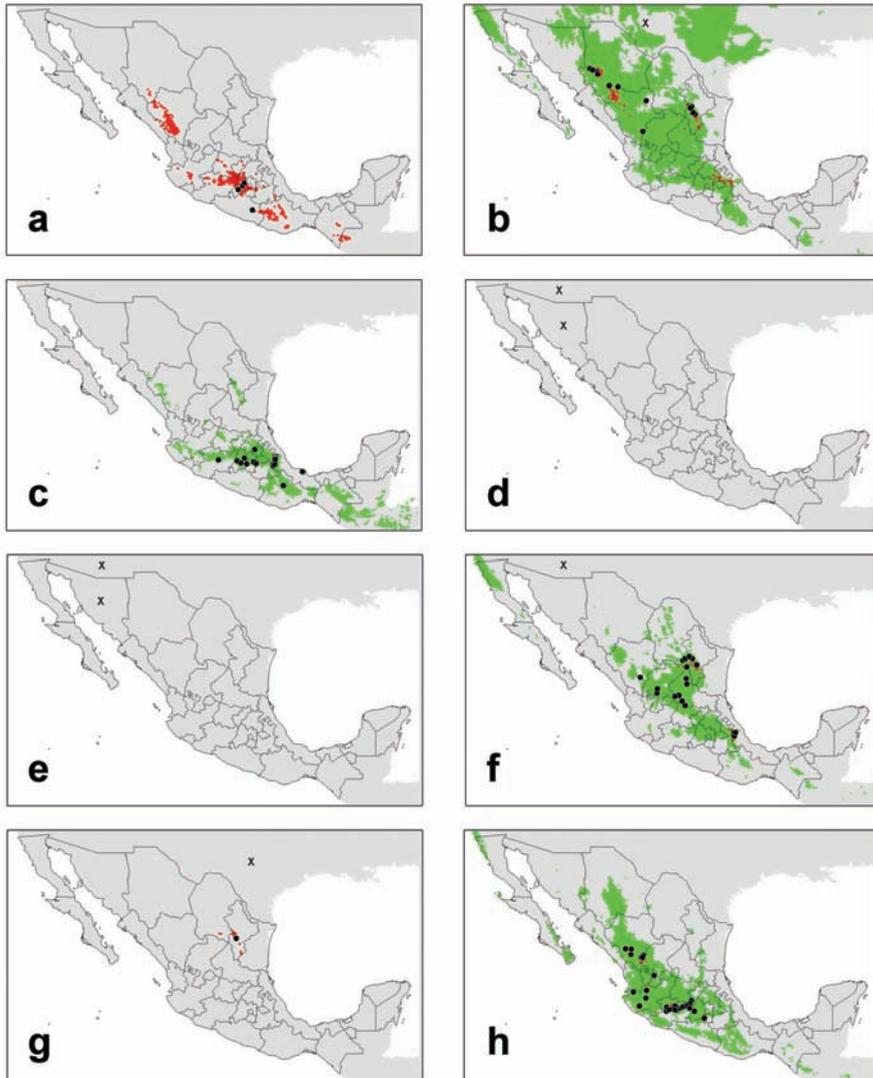


Figura 13. Mapas de distribución de Aphodiinae mexicanos. Puntos en negro: distribución observada; X: localizaciones (estados o países) en los que se han citado la especie, sin precisión; áreas en verde y rojo: si se utilizó MaxEnt, correspondientes al punto de corte óptimo para la especie y a una favorabilidad igual al umbral 85, respectivamente; áreas con un tono único de rojo: si se utilizó un modelo de “cobertura bioclimática”, correspondientes al área predicha por éste. a) *Oscarinus spiniclypeus*; b) *Otophorus haemorrhoidalis*; c) *Oxyomus setosopunctatus*; d) *Pardalosus pardalis*; e) *Par. pseudopardalis*; f) *Par. (s.l.) pumilio*; g) *Par. (s.l.) serval*; h) *Pharaphodius (s.l.) oleosus*.

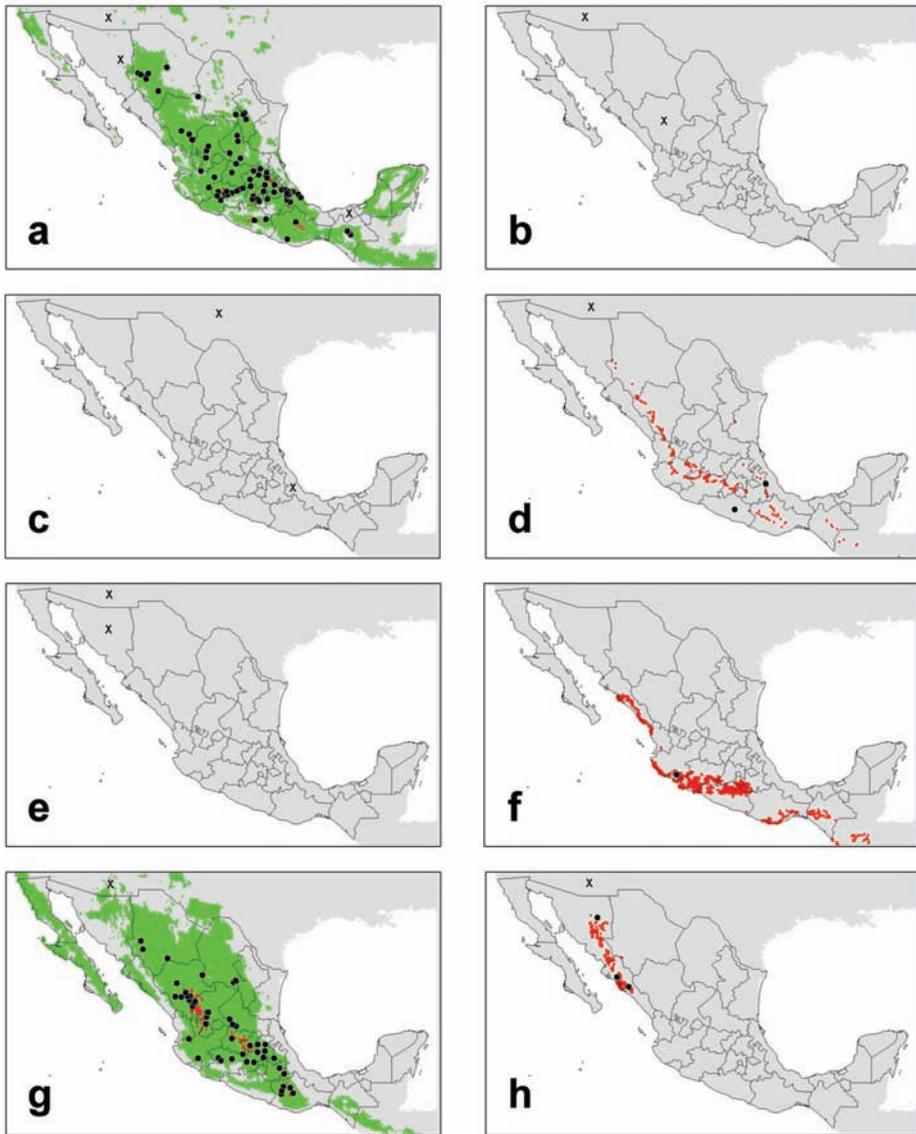


Figura 14. Mapas de distribución de Aphodiinae mexicanos. Puntos en negro: distribución observada; X: localizaciones (estados o países) en los que se han citado la especie, sin precisión; áreas en verde y rojo: si se utilizó MaxEnt, correspondientes al punto de corte óptimo para la especie y a una favorabilidad igual al umbral 85, respectivamente; áreas con un tono único de rojo: si se utilizó un modelo de “cobertura bioclimática”, correspondientes al área predicha por éste. a) *Planolinellus vittatus*; b) *Planolinoides duplex*; c) *Planolinoides neotomae*; d) *Planolinus tenellus*; e) *Pseudagolius (s.l.) bicolor*; f) *Pse. caballeroi*; g) *Pse. coloradensis*; h) *Pse. warneri*.

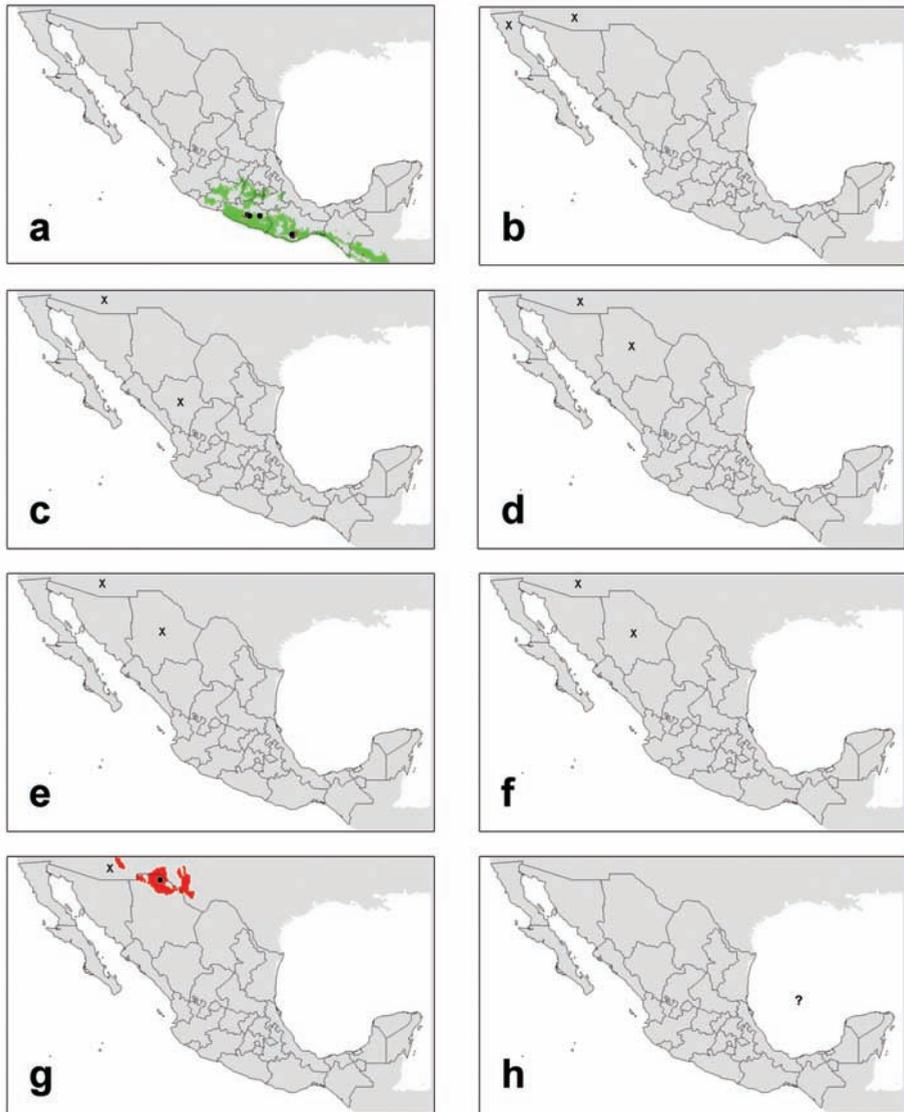


Figura 15. Mapas de distribución de Aphodiinae mexicanos. Puntos en negro: distribución observada; X: localizaciones (estados o países) en los que se han citado la especie, sin precisión; áreas en verde y rojo: si se utilizó MaxEnt, correspondientes al punto de corte óptimo para la especie y a una favorabilidad igual al umbral 85, respectivamente; áreas con un tono único de rojo: si se utilizó un modelo de “cobertura bioclimática”, correspondientes al área predicha por éste.

- a) *Pseudogonaphodiellus zdzislawae*; b) *Rugaphodius rugatus*; c) *Schaefferellus arizonensis*;
 d) *Stenotothorax sparsus*; e) *Tetraclypeoides (s.l.) aemulus*; f) *Tet. dentiger*; g) *Tet. (s.l.) giulianii*;
 h) *Trichaphodiellus brasiliensis*.

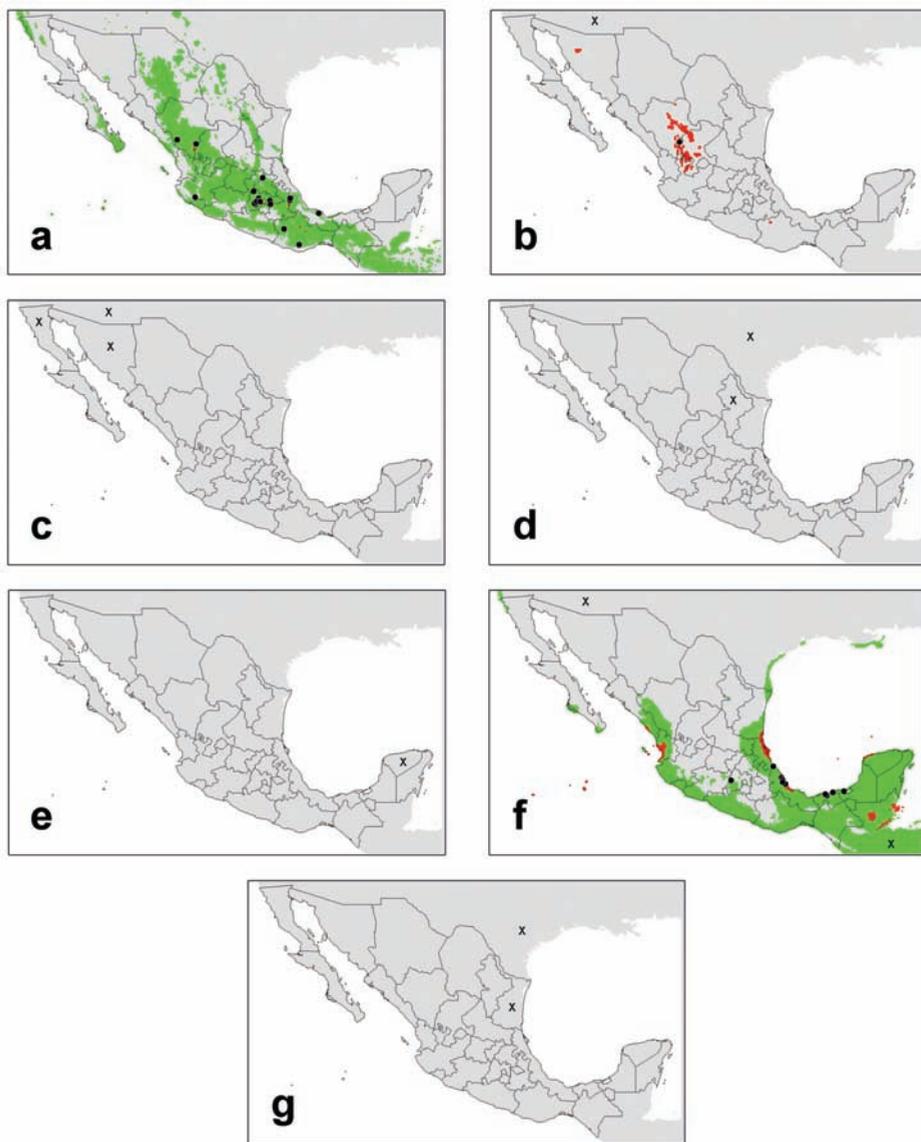


Figura 16. Mapas de distribución de Aphodiinae mexicanos. Puntos en negro: distribución observada; X: localizaciones (estados o países) en los que se han citado la especie, sin precisión; áreas en verde y rojo: si se utilizó MaxEnt, correspondientes al punto de corte óptimo para la especie y a una favorabilidad igual al umbral 85, respectivamente; áreas con un tono único de rojo: si se utilizó un modelo de “cobertura bioclimática”, correspondientes al área predicha por éste. a) *Trichonotuloides glyptus*; b) *Xeropsamobeus (s.l.) asellus*; c) *X. desertus*; d) *X. (s.l.) scabriceps*; e) *Aidophus flaveolus*; f) *Aid. notatus*; g) *Australaphodius frenchi*.

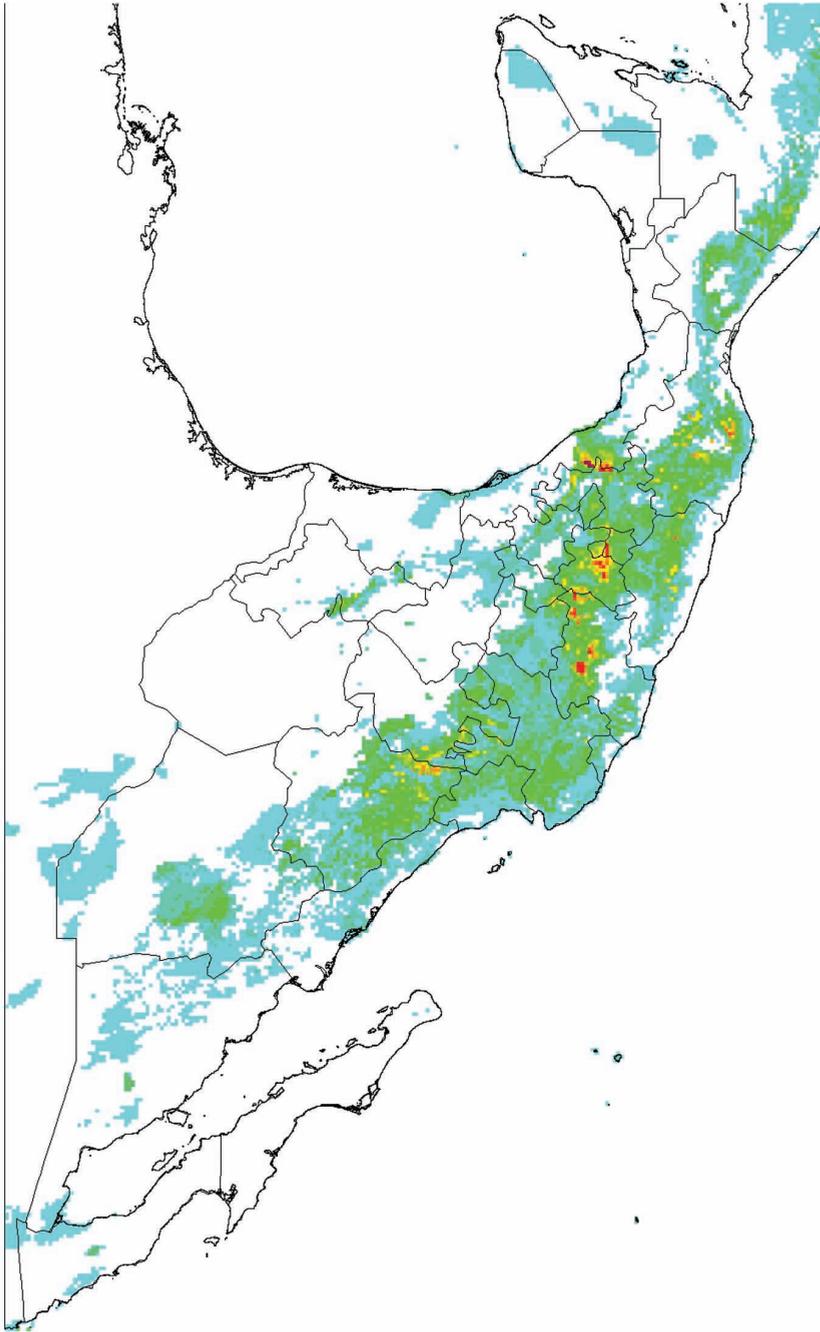


Figura 17. Distribución de la riqueza de especies de Aphodiinae mexicanas a una resolución de 0,08°, obtenida mediante la superposición de todos los modelos predichos individuales de especies.

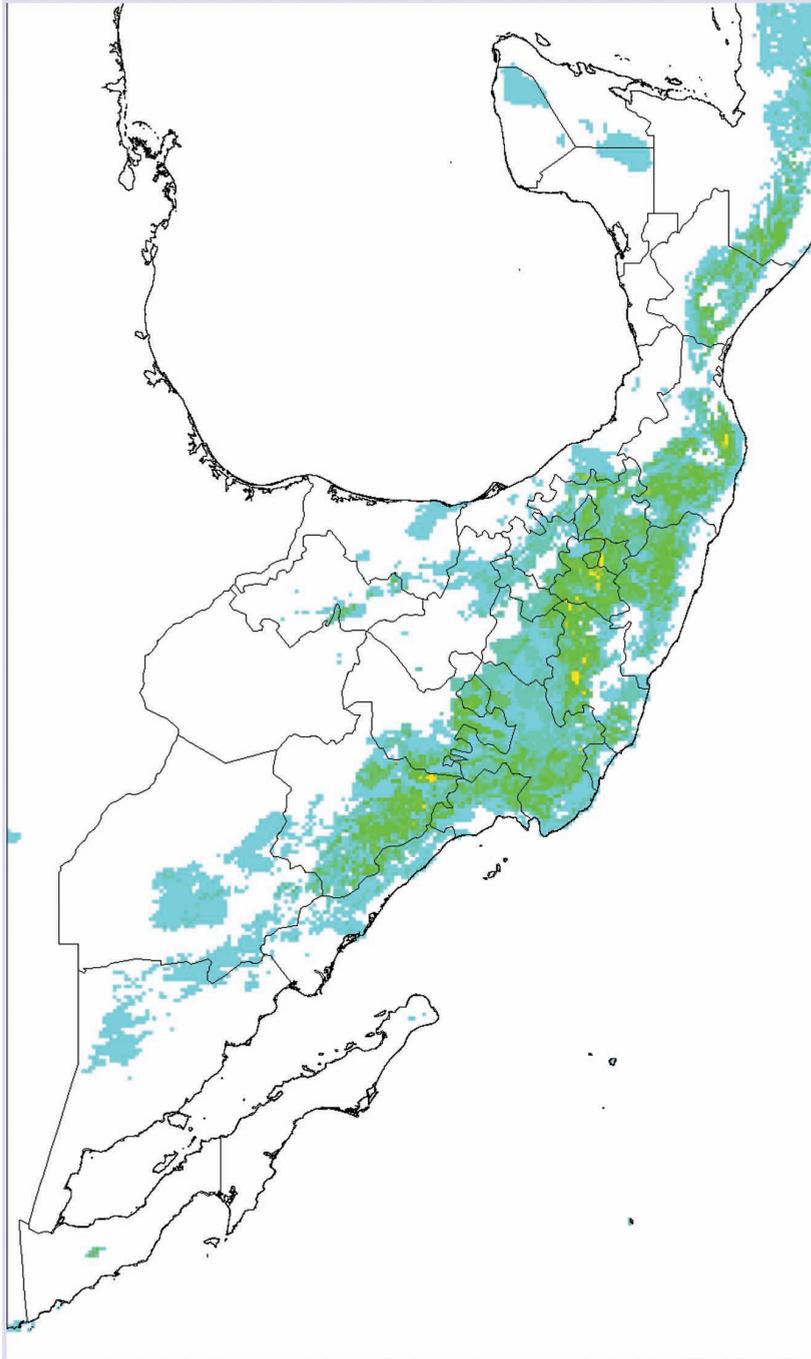


Figura 18. Distribución de la endemidad de especies de Aphodiinae mexicanas a una resolución de 0.08°, obtenida mediante la superposición de todos los modelos predichos individuales de especies endémicas.

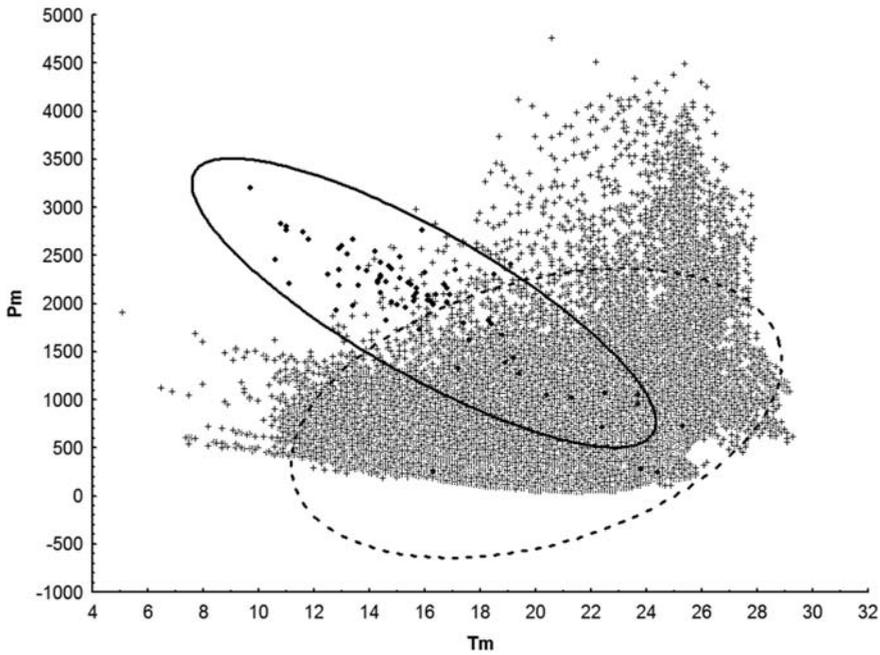


Figura 19. Extensión climática del territorio mexicano, representada por la temperatura media anual (Tm) y la precipitación anual (Pm). Las cruces indican cada una de las celdas del territorio (resolución de 0.08°) y los puntos corresponden a cada una de las especies de Aphodiinae mexicanas, de acuerdo a las características medias observadas (Tabla 4). Las elipses contienen el 95% de los casos: i) línea discontinua: celdas del territorio mexicano; ii) línea continua: especies de Aphodiinae mexicanas.

Apéndice 1. Listado actualizado (agosto 2009)
de las especies de Aphodiinae mexicanas.

Subfamilia Aphodiinae
Tribu Aphodiini

Agoliinus Schmidt, 1913

Agoliinus cruentatus (LeConte, 1878)

Agoliinus plutonicus (Fall, 1907)

Agrilinellus M. Dellacasa, G. Dellacasa & Gordon, 2008

Agrilinellus abbonai M. Dellacasa, G. Dellacasa & Gordon, 2008

Agrilinellus antonioreyi M. Dellacasa, G. Dellacasa & Gordon, 2008

Agrilinellus azteca (Harold, 1863)

Agrilinellus chiapasensis (Galante, Stebnicka & Verdú, 2003)

Agrilinellus nuriae M. Dellacasa, G. Dellacasa & Gordon, 2008

Agrilinellus oaxacaensis M. Dellacasa, G. Dellacasa & Gordon, 2008

Agrilinellus ornatus (Schmidt, A., 1911)

Aphodius Illiger, 1798

Aphodius fimetarius (Linnaeus, 1758)

Blackburneus (s.l.) Schmidt, 1913

Blackburneus charmionus (Bates, 1887)

Blackburneus guatemalensis (Bates, 1887)

Blackburneus (s.l.) *rubeolus* (Palisot de Beauvois, 1805)

Blackburneus saylorea (Robinson, 1940)

Blackburneus (s.l.) *saylori* Hinton, 1934

Calamosternus Motschulsky, 1859

Calamosternus colimaensis (Hinton, 1934)

Calamosternus granarius (Linnaeus, 1767)

Cephalocyclus M. Dellacasa, Gordon & G. Dellacasa, 1998

Cephalocyclus bordati M. Dellacasa, G. Dellacasa & Gordon, 2007

Cephalocyclus carmenae M. Dellacasa, G. Dellacasa & Gordon, 2007

Cephalocyclus durangoensis (Bates, 1887)

Cephalocyclus fuliginosus (Harold, 1863)

Cephalocyclus gravidus (Harold, 1863)

Cephalocyclus halffteri M. Dellacasa, G. Dellacasa & Gordon, 2007

Cephalocyclus hogei (Bates, 1887)

Cephalocyclus howdenorum M. Dellacasa, G. Dellacasa & Gordon, 2007

Cephalocyclus lagoi M. Dellacasa, G. Dellacasa & Gordon, 2007

Cephalocyclus luridiventris (Harold, 1862)

Cephalocyclus mexicanus (Harold, 1862)

Cephalocyclus ordonezi M. Dellacasa, G. Dellacasa & Gordon, 2007

Cephalocyclus potosinus M. Dellacasa, G. Dellacasa & Gordon, 2007

Cephalocyclus pullatus (Schmidt A., 1913)

Cephalocyclus puncticeps (Harold, 1862)

- Cephalocyclus rockefelleri* M. Dellacasa, G. Dellacasa & Gordon, 2007
Cephalocyclus stebnickae Deloya & Ibáñez-Bernal, 2000
Cephalocyclus villosipes (Harold, 1862)
Cesamexico Koçaz & Kemal, 2008
Cesamexico constricticollis (Bates, 1889)
Cinacanthus Schmidt, 1913
Cinacanthus crenicollis (Fall, 1932)
Cinacanthus militaris (LeConte, 1858)
Coelotrachelus Schmidt, 1913
Coelotrachelus burgosi (Deloya & McCarty, 1992)
Coelotrachelus ixtapalapaensis Dellacasa, Dellacasa & Gordon, 2009
Coelotrachelus kuntzeni (Schmidt, A., 1913)
Coelotrachelus rudis (LeConte, 1878)
Coelotrachelus symbius (Gordon & Howden, 1972)
Coelotrachelus venustus (Schmidt, A., 1911)
Cryptoscatomaseter (s.l.) Gordon & Skelley, 2007
Crypstoscatomaseter durangoi (Gordon & Howden, 1972)
Crypstoscatomaseter epulus (Gordon & Howden, 1972)
Dellacasiellus Gordon & Skelley, 2007
Dellacasiellus claudus (Fall, 1932)
Dellacasiellus concavus (Say, 1823)
Dellacasiellus fucosus (Schmidt A., 1916)
Dellacasiellus kirni (Cartwright, 1944)
Dellacasiellus pseudofucosus Gordon & Skelley, 2007
Dellacasiellus ruficlarus (Fall, 1932)
Diapterna Horn, 1887
Diapterna dugesi (Bates, 1887)
Drepanocanthoides (s.l.) Schmidt, 1913
Drepanocanthoides (s.l.) larreae (Horn, 1887)
Flaviellus (s.l.) Gordon & Skelley, 2007
Flaviellus perfimbriatus Gordon, 1977
Flaviellus (s.l.) subtruncatus (LeConte, 1878)
Geomyphilus (s.l.) Gordon & Skelley, 2007
Geomyphilus (s.l.) barrerae (Islas, 1955)
Geomyphilus (s.l.) coronadoi (Islas, 1955)
Geomyphilus (s.l.) macgregori (Islas, 1955)
Geomyphilus (s.l.) pierai (Lobo & Deloya, 1995)
Gonaphodiellus (s.l.) Schmidt, 1913
Gonaphodiellus bimaculosus (Schmidt, A., 1909)
Gonaphodiellus hoffmanni (Islas, 1945)
Gonaphodiellus opisthius (Bates, 1887)
Haroldiellus Gordon & Skelley, 2007
Haroldiellus lansbergei (Harold, 1874)

- Haroldiellus sallei* (Harold, 1863)
Jalisco M. Dellacasa, Gordon & G. Dellacasa, 2004
Jalisco plumipes M. Dellacasa, Gordon & G. Dellacasa, 2004
Labarrus Mulsant & Rey, 1870
Labarrus lividus (Olivier, 1789)
Labarrus pseudolividus (Balthasar, 1941)
Liothorax Motschulsky, 1859
Liothorax alternatus (Horn, 1870)
Liothorax innexus (Say, 1835)
Liothorax levatus (Schmidt A., 1907)
Melinopterus (s.l.) Mulsant, 1842
Melinopterus (s.l.) *consentaneus* (LeConte, 1850)
Mendidius (s.l.) Harold, 1868
Mendidius (s.l.) *aculeatus* (Robinson, 1940)
Neotrichonotulus M. Dellacasa, Gordon & G. Dellacasa, 2004
Neotrichonotulus inurbanus (Gordon & Howden, 1972)
Neotrichonotulus perotensis (Deloya & Lobo, 1996)
Neotrichonotulus urangai (Islas, 1955)
Nialaphodius Kolbe, 1908
Nialaphodius nigrita (Fabricius, 1801)
Oscarinus Gordon & Skelley, 2007
Oscarinus bottimeri (Cartwright, 1957)
Oscarinus crassuloides (Fall, 1907)
Oscarinus indutilis (Harold, 1874)
Oscarinus spiniclypeus (Hinton, 1934)
Otophorus Mulsant, 1842
Otophorus haemorrhoidalis (Linnaeus, 1758)
Oxyomus Dejean, 1833
Oxyomus setosopunctatus Schmidt A., 1911
Pardalosus (s.l.) Gordon & Skelley, 2007
Pardalosus pardalis (LeConte, 1857)
Pardalosus pseudopardalis Gordon & Skelley, 2007
Pardalosus (s.l.) *pumilio* (A. Schmidt, 1907)
Pardalosus (s.l.) *serval* Say, 1835
Pharaphodius (s.l.) Reitter, 1892
Pharaphodius (s.l.) *oleosus* (Harold, 1871)
Planolinellus M. Dellacasa & G. Dellacasa, 2005
Planolinellus vittatus (Say, 1825)
Planolinoides M. Dellacasa & G. Dellacasa, 2005
Planolinoides duplex (LeConte, 1878)
Planolinoides neotomae (Fall, 1907)
Planolinus Mulsant & Rey, 1870
Planolinus tenellus (Say, 1823)

- Pseudagolius (s.l.)* Schmidt, 1913
Pseudagolius (s.l.) bicolor (Say, 1823)
Pseudagolius caballeroi (Islas, 1945)
Pseudagolius coloradensis (Horn, 1870)
Pseudagolius warneri Gordon & Skeley, 2007
Pseudogonaphodiellus M. Dellacasa, Gordon & G. Dellacasa, 2007
Pseudogonaphodiellus zdzislawae M. Dellacasa, Gordon & G. Dellacasa, 2007
Rugaphodius Gordon & Skelley, 2007
Rugaphodius rugatus (Schmidt, 1907)
Schaefferellus Gordon & Skelley, 2007
Schaefferellus arizonensis (Schaeffer, 1907)
Stenotothorax Schmidt, 1913
Stenotothorax sparsus (LeConte, 1878)
Tetraclipeoides (s.l.) Schmidt, 1913
Tetraclipeoides (s.l.) aemulus (Horn, 1887)
Tetraclipeoides dentiger (LeConte, 1858)
Tetraclipeoides (s.l.) giulianii (Gordon, 1977)
Trichaphodiellus Schmidt, 1913
Trichaphodiellus brasiliensis (Laporte de Castelnau, 1840)
Trichonotuloides Balthasar, 1945
Trichonotuloides glyptus (Bates, 1887)
Xeropsamobeus (s.l.) Saylor, 1937
Xeropsamobeus (s.l.) asellus (Schmidt, A., 1907)
Xeropsamobeus desertus (Van Dyke, 1918)
Xeropsamobeus (s.l.) scabriceps (LeConte, 1878)

Tribu Didactyliini

- Aidophus* Balthasar, 1963
Aidophus flaveolus (Harold, 1867)
Aidophus notatus (Harold, 1859)

Tribu Proctophanini

- Australaphodius* Balthasar, 1942
Australaphodius frenchi (Blackburn, 1892)