

RELACIONES ENTRE ESCARABAJOS (COLEOPTERA: SCARABAEIDAE) Y NIDOS DE TUZA (RODENTIA: GEOMYIDAE): IMPLICACIONES BIOLÓGICAS Y BIOGEOGRÁFICAS

Jorge M. Lobo¹ y Gonzalo Halffter²

¹ Depto. de Biodiversidad. Museo Nacional de Ciencias Naturales
c/José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, ESPAÑA

² Instituto de Ecología, A.C. Apartado Postal 63
91000 Xalapa, Veracruz, MEXICO

RESUMEN

En este trabajo se confirman las relaciones entre *Onthophagus hippopotamus* Harold y los nidos de tuza (Rodentia: Geomyidae). La relación no puede considerarse como casual, ya que el escarabajo nidifica en base al excremento acumulado en las galerías del roedor. La misma relación había sido señalada para otra especie próxima de *Onthophagus* (*O. coproides* Horn). Es muy posible que esta asociación se presente también en otras especies del mismo complejo taxonómico de *Onthophagus*. Se confirma la existencia de un gremio de escarabajos que explota el excremento de roedores y tortugas dentro de sus galerías. En el trabajo se señala la captura junto con *O. hippopotamus* de dos especies de *Aphodius*, una de ellas más asociada con los *Onthophagus* al punto de que es cleptoparásita de sus nidos. Se discute la distribución de las tuzas del género *Cratogeomys* y su correlación con la de los *Onthophagus* del complejo hippopotamus.

Palabras Clave: Scarabaeinae, *Onthophagus*, asociación con nidos de roedores.

ABSTRACT

The relationship between *Onthophagus hippopotamus* Harold and gopher nests (Rodentia: Geomyidae) is confirmed. This relationship is not casual, since this beetle nests with the accumulated excrement of the rodent's burrows. The same relationship has been reported for another closely related species of *Onthophagus* (*O. coproides* Horn) and it is very likely that it also occurs in other species of the same complex. The existence of a guild of beetles which exploit rodent (and turtle) excrement in the burrows of the latter is also confirmed. Here, attention is drawn to the capture of two species of *Aphodius* along with *O. hippopotamus*, one of which is more associated with the *Onthophagus*, and even demonstrates cleptoparasitism on *Onthophagus* nests. The geographic distribution of *Cratogeomys* gophers is described, along with its overlap with the distribution of *Onthophagus* of the hippopotamus complex.

Key Words: Scarabaeinae, *Onthophagus*, association with rodents' nests.

INTRODUCCION

Desde hace algunos años se conoce la existencia de una fauna de escarabajos asociada a nidos de roedores (Halffter y Matthews, 1966). En Norteamérica, en montañas y zonas áridas, esta asociación tiene especial importancia por los muchos escarabajos involucrados y la frecuencia y constancia con que se presenta. Los escarabajos pertenecen a grupos de especies bien definidos de los géneros *Copris*, *Onthophagus* y *Aphodius* (Howden *et al.*, 1956; Halffter y Matthews, 1966; Zunino y Halffter, 1988; Anduaga y Halffter, 1991). Estas especies sólo se colectan en los nidos de los roedores, aunque ocasionalmente puede capturarse algún ejemplar en la superficie, debido a los desplazamientos de los escarabajos entre nido y nido. En algunos casos se ha comprobado la nidificación del escarabajo a base del excremento acumulado en las galerías del roedor (Anduaga y Halffter, 1991).

Hemos preparado esta nota con ocasión de unas capturas que amplían el área de distribución de la relación escarabajos-tuzas y confirman las relaciones biológicas dentro de esta asociación tanto entre los escarabajos y el nido de la tuza (tuza es el término con que el campesino designa en México a los roedores de la familia Geomyidae), como entre especies de escarabajos.

La biogeografía de las tuzas ha sido bien estudiada (Russell, 1968 *a* y *b*). Comparamos las hipótesis planteadas sobre evolución de su distribución en tiempo y espacio, con lo que podemos establecer de los *Onthophagus* asociados al nido de los roedores, encontrando marcadas coincidencias.

NUEVAS CAPTURAS

Se realizaron en madrigueras de tuza (*Cratogeomys merriami* seguramente *perotensis* Merriam¹) en los alrededores de la localidad Los Pescados (Estado de Veracruz, México), cercana al pico del Cofre de Perote (19°28' latitud N, 97°10' W) en la parte oriental del Sistema Volcánico Transversal (ver mapa 1). Las colectas tuvieron lugar los días 11 y 12 de agosto 1993. Posteriormente (octubre 1993) se volvieron a colectar los escarabajos en nidos de la misma subespecie de tuza en una localidad (San José Aguazuelas) situada a unos 13 km del primer lugar.

En agosto se examinaron 12 madrigueras diferentes: cinco (A a E, cuadro 1) en un cultivo abandonado el año anterior, ubicado a 3100 m de altitud, y siete (F y G del cuadro 1, más cinco madrigueras sin escarabajos) en otro cultivo

¹ La nomenclatura de los géneros de tuza de México ha vuelto a cambiar. Actualmente se acepta que el subgénero *Cratogeomys sensu* Russell 1968, debe ser considerado como género (véase Honeycutt y Williams, 1982; Wilson y Reeder, 1993). Este es el criterio que seguimos en esta nota.

abandonado desde hacía cinco años, situado a 2900 m, en una zona más seca. El cultivo dominante en la zona es la papa, con algunas extensiones dedicadas al maíz. La vegetación natural dominante son los bosques de pinos (principalmente *Pinus patula* y *P. ayacahuite*, a partir de los 3000 m de altitud *P. hartwegii*) y abetos (*Abies hickelii* y *A. religiosa*), así como zacatonales (pastizales) de *Festuca toluencis* y *Muhlenbergia* spp. En estos zacatonales, y en lugares con vegetación secundaria (abandonados después del cultivo), o en cultivos, es donde se encuentra la mayor parte de las madrigueras de tuza.

En las dos áreas estudiadas, las madrigueras de tuza estaban cercanas entre sí, sobre una superficie aproximada de 1600 m². Las madrigueras se cavaron siguiendo las galerías hasta dar con la cámara de nidificación. Dicha cámara se encontró siempre en la confluencia entre dos galerías. La cámara tiene unos 30 cm de diámetro y en su base está el nido de la tuza, integrado por restos vegetales, entre los que están confundidos excrementos de tuza. Los escarabajos se encontraron entre la masa del nido y en la tierra por debajo.

Cuadro 1

Número de ejemplares de escarabajos capturados para cada una de las madrigueras de tuza examinadas en ambas zonas de colecta (En la zona a 2900 m cinco madrigueras no contuvieron escarabajos).

| MADRIGUERAS | ZONA a 3100 m | | | | | ZONA a 2900 m | |
|------------------------|---------------|----|----|----|---|---------------|---|
| | A | B | C | D | E | F | G |
| <i>Aphodius</i> sp 1 | 3 | 5 | 1 | 15 | 7 | 1 | 4 |
| <i>Aphodius</i> sp 2 | 0 | 54 | 9 | 27 | 0 | 0 | 0 |
| <i>O. hippopotamus</i> | 7 | 81 | 16 | 19 | 0 | 0 | 0 |

En total se colectaron tres especies de escarabajos, representadas por 249 individuos (cuadro 1). Dos especies de *Aphodius*, posiblemente no descritas, cercanas a *A. (Platyderides) barrerae* Islas (*Aphodius* sp. 1) y a *A. (Trichonotus) urangai* Islas (*Aphodius* sp. 2). Estas nuevas especies serán descritas en un próximo trabajo por Cuauhtémoc Deloya y J.M. Lobo. Las dos especies ya conocidas de *Aphodius*, (*A. urangai* y *A. barrerae*) se han encontrado en nidos de *Cratogeomys merriami*, asociadas con *Onthophagus hippopotamus* Harold, en la parte central del Sistema Volcánico Transversal (Islas, 1955; Howden *et al.*, 1956). La tercera especie de escarabajo encontrada en los nidos de tuza del Cofre de Perote es *Onthophagus hippopotamus*.

Los *Aphodius* se encontraron en el suelo del nido de la tuza, entre los restos

vegetales y los excrementos, o en los primeros cm del suelo por debajo. Los *Onthophagus* fueron hallados enterrados en el suelo bajo la cámara de nidificación de la tuza. Doce ejemplares de *Aphodius* sp. 2 se colectaron dentro (cleptoparásitos) de tres masas-nido de *O. hippopotamus*. De hecho parece existir una asociación entre *Aphodius* sp. 2 y el *Onthophagus* (cuadro 1). La correlación entre la abundancia de estas dos especies es significativa ($r = 0.956$; $gl = 5$; $P < 0.01$), lo que no ocurre entre *O. hippopotamus* y *Aphodius* sp. 1 ($r = 0.112$), o entre *Aphodius* sp. 1 y *Aphodius* sp. 2 ($r = 0.368$).

En octubre 1993, en San José Aguazuelas, a 2900 m de altitud, en un nido de *Cratogeomys merriami* se volvieron a encontrar las tres especies de escarabajos. Se pudo constatar la presencia de larvas de *Aphodius* en el interior de nidos de *O. hippopotamus*, cohabitando incluso con las larvas de esta especie.

O. hippopotamus se conocía de las partes central y occidental del Sistema Volcánico Transversal (Zunino y Halffter, 1988). Ni esta, ni ninguna otra de las especies próximas, se había colectado en la parte oriental de México. Nuestras capturas constituyen una importante ampliación hacia el este del área de dispersión del complejo de especies (dentro del conjunto denominado *hippopotamus* por Zunino y Halffter, *loc. cit.*) asociado con los grandes sistemas orográficos mexicanos y con nidos de mamíferos (mayor discusión en Zunino y Halffter, 1988, y en "Comentarios biogeográficos").

LA RELACION ESCARABAJOS-TUZAS

Aparte de algún ejemplar ocasional en superficie, todas las capturas de *O. hippopotamus* se han realizado en nidos de tuza, concretamente en nidos de *Cratogeomys merriami*. Todas las especies del conjunto taxonómico al que pertenece *O. hippopotamus* han sido colectadas en madrigueras de mamíferos o en cuevas (véase Zunino y Halffter, 1988). Anduaga y Halffter (1991) revisan esta relación entre *Onthophagus* y madrigueras, señalando que en varios lugares a la presencia de una especie de *Onthophagus* se añade la de una especie de *Copris* y otra de *Aphodius*, integrando un gremio que maneja el excremento del vertebrado de distintas maneras. A los cuatro casos de gremios conocidos (Anduaga y Halffter, *loc. cit.*), hay que añadir el ahora encontrado en el Cofre de Perote.

Pero este descubrimiento proporciona además información biológica sobre la relación escarabajos-tuzas, confirmando la nidificación del *Onthophagus* con excremento de la tuza, a partir del nido del vertebrado.

Hasta el momento se conocían únicamente los nidos de *O. coproides* Horn (especie próxima a *O. hippopotamus*) hechos a partir del excremento acumulado en los nidos de la tuza *Thomomys umbrinus* (Halffter y Edmonds, 1982:77;

Anduaga y Halffter, 1991). En el Cofre de Perote se encontraron cuatro masas-nido de *Onthophagus hippopotamus*, cada una de ellas debajo de un nido distinto de la tuza *Cratogeomys merriami*. Como en el caso de *O. coproides*, los nidos del escarabajo consisten en una masa-nido cilíndrica situada al extremo de una galería vertical de unos 17 cm, por debajo del suelo de la cámara de nidificación de la tuza. En las masas-nido el excremento de la tuza estaba desmenuzado y empacado. El único huevo de cada masa-nido estaba en su tercio basal.

COMENTARIOS BIOGEOGRAFICOS

La distribución de *O. hippopotamus* coincide con la de *Cratogeomys merriami*, excepto algunas capturas realizadas en la parte occidental del área de distribución conocida para el escarabajo (Michoacán - Zunino y Halffter, 1988) que corresponderían a otra especie de tuza: *Cratogeomys tylosinus*. Tomando en cuenta la estrecha, aparentemente obligada, relación que existe entre *O. hippopotamus* (y seguramente otras especies del conjunto) y las madrigueras de tuza, resulta interesante comparar los conocimientos filogenéticos y biogeográficos existentes sobre los Geomyinae (Russell, 1968 *a* y *b*), con las hipótesis planteadas por Zunino y Halffter (1988) para el conjunto de especies a que pertenece *O. hippopotamus*.

Los Geomyidae constituyen una familia de roedores exclusiva del Continente Americano, con adaptaciones muy especializadas hacia la actividad fosorial, ya que pasan gran parte de su vida bajo tierra. Los fósiles más antiguos (subfamilia Entoptychiniinae extinta) han sido encontrados en el suroeste norteamericano y proceden de finales del Oligoceno y principios del Mioceno (Russel, 1968 *b*).

A partir del Mioceno el paulatino descenso de las temperaturas y la elevación de los sistemas montañosos longitudinales del oeste americano, tuvo como consecuencia el surgimiento de un clima árido hasta entonces desconocido en Norte América. Es cada vez más evidente que la flora xerófila que colonizó el oeste americano a partir del Mioceno, pero sobre todo durante el Plioceno, provino de elementos terciarios que se encontraban en el Altiplano Central Mexicano (Axelrod, 1958; Axelrod, 1979; Rzedowski, 1993). Algo similar ocurrió con los Geomyinae, la segunda subfamilia de Geomyidae. El Altiplano Central Mexicano sería el centro de diversificación de esta subfamilia, ya muy adaptada hacia la actividad fosorial y posiblemente derivada de la subfamilia extinta. Desde el Altiplano se expandió en Norteamérica durante el Plioceno temprano (Russell, 1968*b*). Durante el Plioceno tardío se produciría el aislamiento y la diferenciación de los géneros actuales de Geomyinae, actuando el Sistema Volcánico Transversal como el centro de diversificación primario y principal de las especies del género *Cratogeomys* durante el Pleistoceno (Russell, 1968*a*).

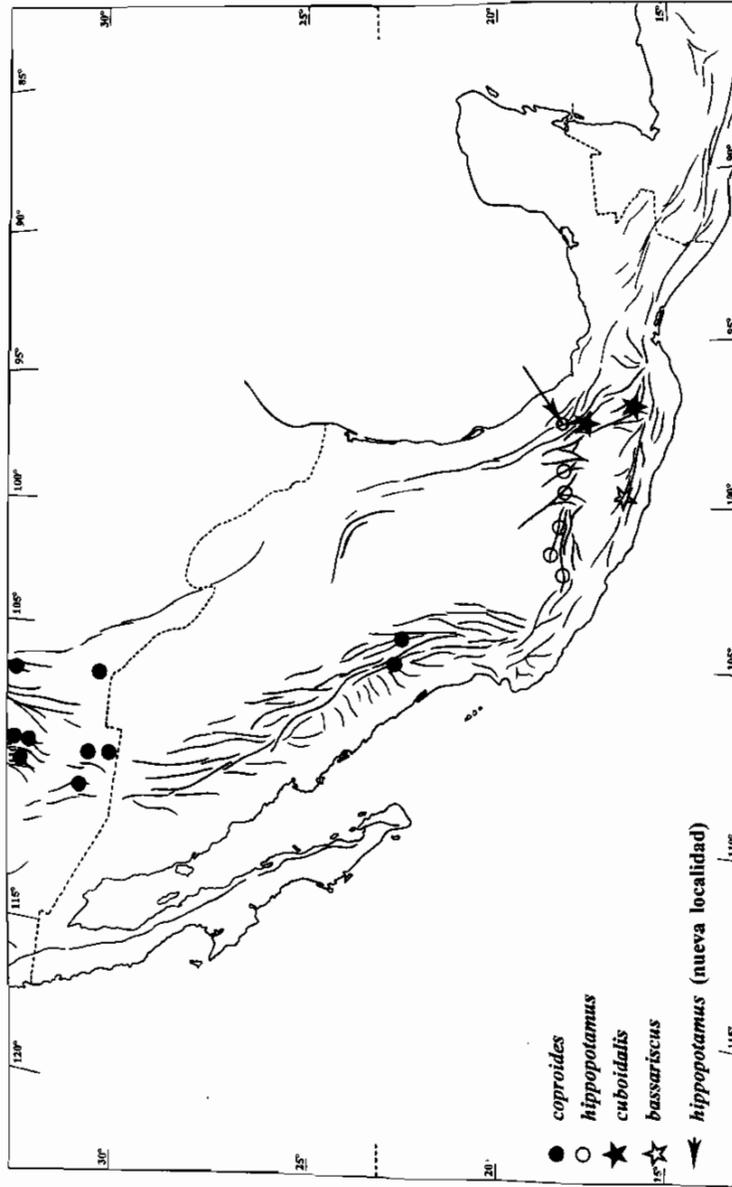


Figura 1
Distribución del complejo de especies próximas a *O. hippopotamus* Harold. Según Zunino y Halffter, 1988, ampliado.

Para los *Onthophagus* del conjunto hippopotamus el Sistema Volcánico Transversal tiene especial importancia en el proceso de especiación. Tanto en *Cratogeomys* como en el conjunto hippopotamus existe una línea de especies que ocupa el Noreste de México, extendiéndose a los Estados Unidos: en los roedores el complejo *castanops*, Russell, 1968a; en los escarabajos el complejo *brevifrons* dentro del conjunto *hippopotamus*. Para Russell (1968a) el complejo *castanops* constituye un grupo apomórfico que sufrió una diferenciación secundaria a finales del Pleistoceno. Zunino y Halffter (1988) consideran que los complejos *brevifrons* e *hippopotamus* representan dos ramas de un tronco común. Aunque Zunino y Halffter no establecen ninguna conclusión sobre cual es la rama más antigua, es evidente que el conjunto como tal evoluciona en las montañas de la Zona de Transición Mexicana y que la diversificación alcanza su máximo en el Sistema Volcánico Transversal.

En resumen, para las tuzas, el área de evolución más importante es el Sistema Volcánico Transversal. Mucho del desarrollo filogenético de *Cratogeomys* ha ocurrido en estas montañas. La región Mesa del Norte-Sierra Madre Occidental del norte de México es la segunda área de evolución, de menos importancia, que con las adyacentes zonas áridas del SW de los Estados Unidos integra un área de activa subespeciación del complejo *castanops*.

El mismo esquema se repite en los *Onthophagus*. El Sistema Volcánico Transversal y las grandes cordilleras situadas al NW y sur de este Sistema, son el área de diversificación del complejo *hippopotamus*. En la Sierra Madre Oriental, norte de México y SW de los Estados Unidos evoluciona el complejo *brevifrons*. Así, la estrecha -aparentemente obligada- relación entre *Onthophagus* del complejo *hippopotamus* y nidos de tuza (que para nidos de roedores y cuevas se mantiene para todo el conjunto *hippopotamus*) corresponde a historias biogeográfico-filogenéticas similares.

El Sistema Volcánico Transversal, la zona principal de distribución y diversificación del género *Cratogeomys* y de los *Onthophagus* próximos a *O. hippopotamus* (Zunino y Halffter, 1988), es una zona montañosa joven que surge en el Terciario, con periodos de intenso vulcanismo durante finales del Mioceno, Plioceno y Pleistoceno (Thorpe, 1977; Demant, 1978; Nixon, 1982). Esta área ha poseído una gran heterogeneidad climática y de hábitats desde hace al menos cuatro millones de años. Como consecuencia, cuando las condiciones climáticas comenzaron a enfriarse a mediados del Mioceno, muchos elementos templados pudieron migrar a esta área y subsistir en ella. Aunque algunas especies vegetales se introdujeran durante el Pleistoceno, muchas otras estaban ya presentes al menos desde el Plioceno y, probablemente, desde mediados del Mioceno e incluso Oligoceno (Graham, 1993; Rzedowski, 1993). Los registros de flora fósil cercanos a Paraje Solo (Veracruz), que datan de mediados de Plioceno, indican que durante

ese periodo ya existían en la zona bosques de *Quercus*, *Ilex*, *Pinus* y *Abies* (Graham, 1993). El Sistema Volcánico Transversal es, por tanto, no sólo un lugar muy antiguo de refugio de elementos templados, sino un centro de evolución *in situ* desde mediados del Terciario, del cual han irradiado elementos tanto hacia Centro y Sur América como hacia América del Norte (Rzedowski, 1993). *Cratogeomys* y los *Onthophagus* del conjunto *hippopotamus* proporcionan nuevos elementos para reforzar esta hipótesis.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se realizó durante una estancia posdoctoral de Jorge M. Lobo en el Instituto de Ecología, Xalapa, México, dentro de los proyectos CONACyT (0239-N9107) y CONABIO (P168). Damos las gracias al Dr. Fermín Martín Piera (Museo Nacional de Historia Natural-Madrid) y al Biól. Enrique Montes de Oca (Instituto de Ecología) por la colaboración prestada.

LITERATURA CITADA

- Anduaga, S. y G. Halffter, 1991. Escarabajos asociados a madrigueras de roedores (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Folia Entomol. Mex.* 81: 185-197.
- Axelrod, D.L. 1958. Evolution of the Madro-tertiary geoflora. *Bot. Rev.* 24: 433-509.
- Axelrod, D.L. 1979. Age and origin of Sonora desert vegetation. *Occas. Papers Calif. Acad. Sci.* 132: 1-74.
- Demant, A. 1978. Características del Eje Neovolcánico Transmexicano y sus problemas de interpretación. *UNAM. Inst. Geol. Rev.* 2(2): 172-187.
- Graham, A. 1993. Historical factors and biological diversity in Mexico. In T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, y J. Fa (Eds.). *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. pp. 109-127. Oxford University Press.
- Halffter, G. y W.D. Edmonds, 1982. *The Nesting Behavior of Dung Beetles (Scarabaeinae): An Ecological and Evolutive Approach*. Publicación 10, Instituto de Ecología, México, 176 pp.
- Halffter, G. y E.G. Matthews, 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomol. Mex.* 12-14: 1-312.
- Honeycutt, R.L. y S.L. Williams, 1982. Genic differentiation in pocket gophers of the genus *Pappogeomys*, with comments on intergeneric relationships in the subfamily Geomyinae. *Jour. Mammalogy* 63: 208-217.
- Howden, H.F., O.L. Cartwright y G. Halffter, 1956. Descripción de una nueva especie mexicana de *Onthophagus* con anotaciones ecológicas sobre especies asociadas a nidos de animales y a cuevas. *Acta Zool. Mex.* 1(9): 1-16.
- Islas, F. 1955. Nuevas especies mexicanas del género *Aphodius* Ill. (Insecta, Coleoptera, Scarabaeidae). *An. Inst. Biol. UNAM.* 26 (1): 223-227.
- Nixon, G.T. 1982. The relationship between Quaternary volcanism in Central Mexico and the seismicity and structure of subducted ocean lithosphere. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 93:

514-523.

- Russell, R.J.** 1968a. Evolution and classification of the pocket gophers of the subfamily Geomyinae. *Univ. Kansas Publs. Museum Nat. Hist.* 16(6): 473-579.
- Russell, R.J.** 1968b. Revision of pocket gophers of the genus *Pappogeomys*. *Univ. Kansas Publs. Museum Nat. Hist.* 16(7): 581-776.
- Rzedowski, J.** 1993. Diversity and origins of the Phanerogamic Flora of Mexico. In T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (Eds.). *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. pp. 129-144. Oxford University Press.
- Thorpe, R.S.** 1977. Tectonic significance of alkaline volcanism in eastern Mexico. *Tectonophysics* 40: 19-26.
- Wilson, D.E. y D.A. Reeder (Eds.)** 1993. *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*. 2ª. ed. 1206 pp. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Zunino, M. y G. Halffter**, 1988. Análisis Taxonómico, Ecológico y Biogeográfico de un Grupo Americano de *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Monografía IX*, 213 pp. Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, Italia.

Aceptado: 23 noviembre 1994