



**ACTA**

---

**ZOOLOGICA**

---

**MEXICANA**

*nueva serie*

The Effects of Understory Vegetation  
on the Survival of Overwintering  
Monarch Butterflies,  
(*Danaus Plexippus* L.) in Mexico

William H. Calvert

Martin B. Hyatt

Norma Mendoza Villaseñor

Situación del género *Canthidium* Erichson  
(Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae)

Antonio Martínez

Gonzalo Halffter

Número 18  
Diciembre 1986

**Instituto de Ecología**  
**México, D.F.**



CONACYT

**THE EFFECTS OF UNDERSTORY VEGETATION  
ON THE SURVIVAL OF OVERWINTERING  
MONARCH BUTTERFLIES,  
(*DANAUS PLEXIPPUS* L.) IN MEXICO**

William H. Calvert

Department of Zoology, University of Florida,  
Gainesville, Florida 32611

Martin B. Hyatt

Department of Biological Sciences,  
University of Pittsburgh,  
Pittsburgh, Pennsylvania 15260

Norma P. Mendoza Villaseñor

Secretaría de Desarrollo Urbano y Ecología,  
Morelia, Michoacán.

**RESUMEN**

Para determinar el efecto de la vegetación del sotobosque sobre la supervivencia de las mariposas monarca en el Eje Volcánico Transversal en México, se expusieron mariposas a pernoctar bajo condiciones ambientales con y sin la protección del sotobosque. Las mariposas privadas del sotobosque sufrieron significativamente más daño que las mariposas expuestas en parcelas con sotobosque. Las mariposas expuestas en parcelas desnudas también soportaron temperaturas mínimas más frías y acumularon más escarcha y rocío que las que estaban protegidas por el sotobosque. El análisis estadístico sugiere que la temperatura es el factor primario en la protección que brinda el sotobosque. La reducción en la acumulación de escarcha y rocío también puede haber contribuido a la supervivencia de las monarcas, pero esto requiere mayor investigación. Bajo las condiciones naturales del Eje Volcánico Transversal, se espera que la influencia del sotobosque sea especialmente importante después de períodos de tormenta y vientos fuertes cuando muchas mariposas son separadas de sus agrupaciones y se deslizan hacia el suelo en áreas clareadas o en pequeños claros. Además de proveer condiciones más cálidas y suelo más seco que en áreas desprovistas de vegetación, el sotobosque proporciona estructuras sobre las cuales las mariposas pueden trepar a posicio-

nes que ofrecen mayor seguridad contra la depredación por ratones y que son más secas que el suelo. Ya sea que las mariposas trepen a la vegetación o permanezcan en el suelo, la presencia del sotobosque aumenta la probabilidad de que las mariposas que sean separadas de sus agrupaciones sobrevivan hasta que el clima sea más cálido y puedan regresar a sus agrupaciones en lo alto de los árboles.

## ABSTRACT

To determine the effect of understory vegetation on the survival of Monarch butterflies in Mexico's Transvolcanic Belt, Monarchs were exposed overnight to ambient conditions with and without understory protection. Butterflies deprived of understory suffered significantly more injury than butterflies exposed in plots with understory. Butterflies exposed in bare plots also experienced significantly colder minimum temperatures and accumulated more frost and dew than those protected by the understory. Statistical analysis suggests that temperature was the primary factor in the protection afforded by the understory. The reduction of frost and dew accumulation also may have contributed to Monarch survival, but this requires further investigation. Under natural conditions occurring in Mexico's Transvolcanic Belt the influence of the understory is expected to be especially important after periods of stormy weather and high winds when many butterflies are dislodged from their clusters and glide down and land in thinned areas or small clearings. In addition to providing warmer and drier ground conditions than in areas devoid of vegetation, the understory provides structures upon which the butterflies may crawl to positions which are safer from mouse predation and are warmer and drier than those on the ground. Whether they crawl up onto vegetation or remain directly on the ground, the presence of understory increases the likelihood that dislodged butterflies will survive until warm weather returns when they can fly back to their clusters high in the trees.

## INTRODUCTION

Each autumn Monarch butterflies (*Danaus plexippus* L.) migrate from their breeding grounds in the eastern United States and Canada to a few locations in the Transvolcanic Belt of Mexico (Urquhart and Urquhart, 1976). On branches and trunks of trees of the mountainous forests of this zone they form densely packed colonies covering areas ranging from a few tenths of a hectare to over 5 hectares (Calvert and Brower, in press and Calvert, unpubl. obs.). Solar influx and nighttime radiational eflux are extreme during the butterflies' overwinter-

ing tenure due to the high elevation, low latitude, and seasonally low levels of airborne moisture (Calvert *et al.*, 1982). Within clearings in the forest, nighttime temperatures characteristically drop to freezing, and on clear or partly cloudy days temperatures may rise to 20-25 C (Calvert and Brower, in press). When temperatures fall 5 C below zero within the forests, as occasionally happens when cold air masses impact the area, many millions of Monarch butterflies perish (Calvert *et al.*, 1983). Many others may be killed because warm daytime temperatures cause them to metabolize limited lipid reserves before the spring when they can be replenished at local nectar sources (Calvert and Brower, in press). Local forests are extremely important to the survival of the butterflies because they impede the escape of heat at night and reflect some of the incident solar energy during the day, thereby diminishing temperature and humidity extremes within and under their canopies (Calvert and Brower, 1981; Calvert, *et al.*, 1982). When thinned by lumbering, forests lose some of their ability to hold heat at night and reflect it during the day. Their capacity to protect the butterflies is, therefore, diminished (Calvert *et al.*, 1982).

Currently steps are being taken to protect the overwintering populations of Monarch butterflies in Mexico by the establishment of parks or forest reserves in their overwintering areas. One proposal envisions a managed forest where some lumbering would be permitted. In addition to the removal of trees which disrupts the forest's relatively stable, moist warm habitat (Calvert, *et al.*, 1982), logging can have a pronounced effect on understory. Even selective logging can temporarily destroy large areas of understory where trees are felled and logs are transported to trucks. In the long term, logging may dramatically increase understory biomass by opening the canopy thus permitting more light to reach the ground. Increased tourism within butterfly colonies may also result in understory destruction by trampling of vegetation. In view of our present ignorance about the importance of understory to overwintering Monarch butterflies, we initiated this study to determine how forest understory alone affects Monarch survival.

### **Forest and understory**

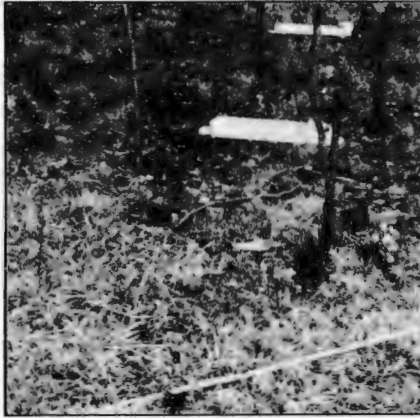
At 3000 m elevation the forests of Mexico's Transvolcanic Belt are mixed coniferous species dominated by the "oyamel" fir, *Abies religiosa* H.B.K. (Urquhart and Urquhart, 1976; Brower *et*

*al.*, 1977). The community also includes other species such as *Pinus pseudostrobus* Lindl., *Quercus* spp. and *Cupressus lindleyi* Krotzsch. Wet canyon bottoms within the *Abies* forests contain species in the genera *Buddleia*, *Prunus*, and *Alnus*. Occasional specimens of *Salix* are found scattered through the forest (Calvert and Brower, in press; Rzedowski, 1978).

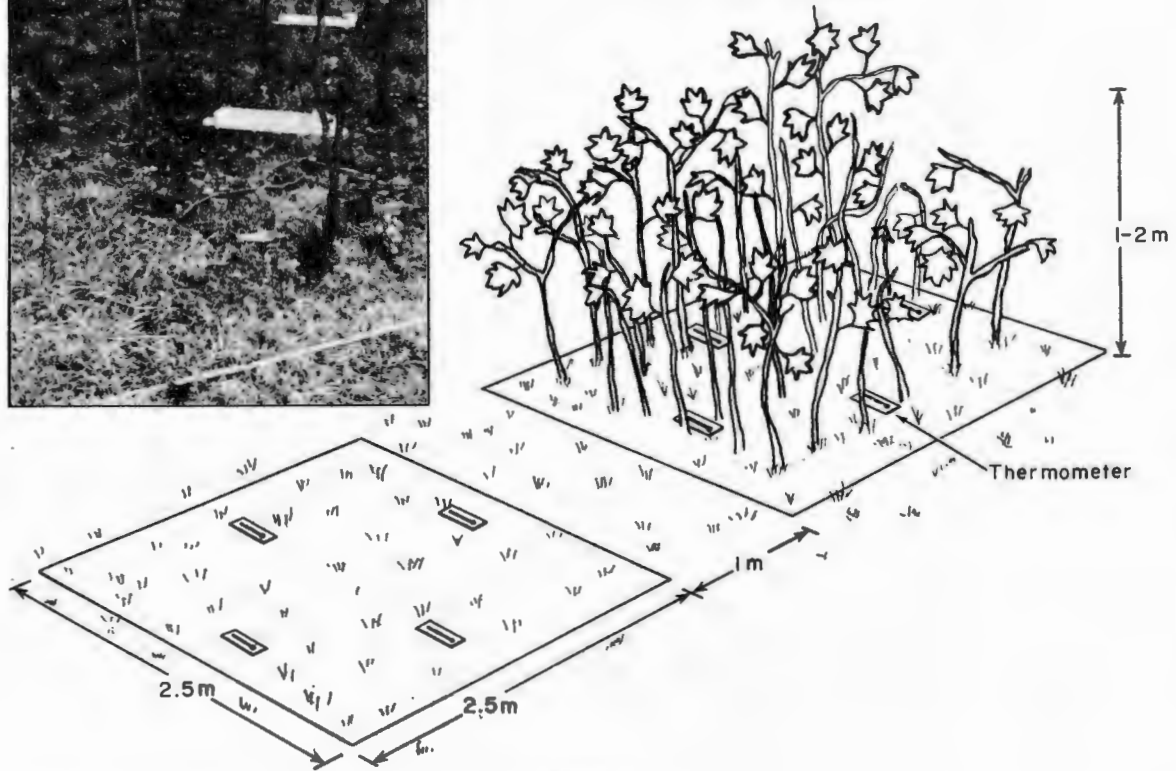
A well developed understory is usually present, especially in areas where the canopy has been thinned by recent logging or diminished by fires. The most conspicuous components are tall (up to 4 m) woody species including the composites, *Senecio angulifolius* D.C., *S. barba-Johannis* D.C., *Eupatorium mairetianum* D.C. and *E. patzcuarensis* H.B.K. Non-composites present are *Cestrum anagyris* Dun., *Salvia elegans* Vahl. and *S. cardinalis* H.B.K. Ground cover includes *Acaena elongata* L., *Alchemilla procumbens* Rose. and a lush carpet of mosses including species in the genera *Thuidium* and *Mnium* (Calvert and Brower, in press). In recently burned areas *Lupinus* spp. are especially abundant.

## METHODS

While winter temperatures in the forests of the Transvolcanic Belt seldom fall into the lethal range for the Monarch butterfly ( $< -2$  C), in nearby clearings nighttime minima often fall below  $-2$  C. (Calvert *et al.*, 1982). To obtain meteorological conditions in the lethal range, we exposed Monarch butterflies overnight in several large clearings located at approximately 3000 m in the Sierra Chincua overwintering area (originally designated Site Alpha, Calvert and Brower, in press) above Angangueo, Michoacán, during two periods at the end of January and February, 1984. Groups of 20 or 30 butterflies containing equal numbers of both sexes were placed in two 2.5 m x 2.5 m plots, one covered by understory vegetation and the other bare. Understory plots were constructed of fresh stems and leaves of *Senecio angulifolius* or *S. barba-Johannis* cut to 1-2 m lengths from nearby forests and placed 6 plants per row in 6 rows so that each plant was ca. 50 cm from its neighbor (Fig. 1). These plots approximated the composition and density of large understory species in many areas of forest where monarchs have formed overwintering colonies. The bare plots, located one meter from the understory plots, consisted of short (grazed) grass only. All experiments



5



**Figure 1.**

The experimental plots. The understory plot is constructed of fresh-cut stems of *Senecio angulifolius* or *S. barba-Johannis* placed in holes in the ground. The control plot is bare grass. Three to four thermometers are scattered in each plot.

were carried out in the centers of clearings to minimize the influence of the forest (see Geiger, 1965).

Each group of butterflies was divided into subgroups by sex, and each subgroup was weighed. The subgroups were recombined, and the individual butterflies were placed randomly on the ground in the plots between 8 and 10 PM when temperatures were too cold for them to fly. Early the following morning, while the plots were still in the shade, the butterflies from each plot were collected by sex, the subgroups were reweighed, and the length of the left forewing of each individual was measured. Butterflies were not included in the morning tally if they had been preyed upon or had crawled up off the ground into the understory. Later in the morning, after allowing a minimum of 30 minutes in sunlight to warm, the Monarchs were released one at a time to assess each individual's ability to fly. Butterflies were classified as "normal" if they flew off exhibiting the usual escape behavior, "flight impaired" if they flew but landed within 10 m, "moribund" if they dropped to the ground without any attempt to fly, and "dead" if they failed to move after we gently blew on them. For the purpose of analysis and discussion, some of these categories were combined. All butterflies that failed to fly off normally were considered to be "injured". The category "injured" includes those classified as "dead".

A Pesola 50 g scale accurate to 0.1 g was used to weigh the butterfly groups. Three or four max-min thermometers were positioned on the ground in each plot to record nightly minimum temperatures. The experiment was repeated 7 nights, 3 in January and 4 in February. The butterflies were not weighed on the first of the seven nights.

The statistical tests employed are described in detail in Siegel (1956; Fisher's exact test) and in Sokal and Rohlf (1969; correlation regression and Wilcoxon's signed rank test). Finney (1952) described the use of probit transformations.

## RESULTS

Butterflies exposed overnight in plots with understory suffered much less injury than butterflies in bare control plots (Table 1). For all nights, an average of 9.6% of the butterflies from plots with understory were dead or moribund the following morning compared

**Table 1**  
**Mortality and injury to monarch butterflies after overnight exposure with and without understory.**

Date	Number & Sex*	With Understory			Without Understory			Prob. .
		Ave. min. temp.	Dead or moribund/ Flight impaired	Normal	Ave. min. temp.	Dead or moribund/ Flight impaired	Normal	
Jan 28/29		-1.8			-4.2			
	10 F		0/0	10		7/1	1	
	10 M		0/0	9		8/1	1	
Total			0	19		17	2	<.001
Jan 29/30		+0.5			+0.8			
	15 F		0/0	10		0/0	15	
	15 M		0/0	13		0/0	15	
Total			0	23		0	30	N.S.
Jan 30/31		-1.0			-2.5			
	15 F		0/0	12		3/4	7	
	15 M		0/1	9		5/5	5	
Total			1	21		17	12	<.001
Feb 23/24		-0.6			-2.1			
	15 F		0/0	15		0/2	13	
	15 M		0/1	14		0/5	10	
Total			1	29		7	23	<.025
Jan 24/25		-3.5			-5.2			
	15 F		9/3	3		15/0	0	
	15 M		8/0	7		12/2	0	
Total			20	10		29	0	<.001
Feb 25/26		+1.3			+0.2			
	15 F		0/0	13		0/0	14	
	15 M		0/0	10		0/1	14	
Total			0	23		1	28	N.S.
Feb 26/27		-1.6			-3.7			
	15 F		0/0	15		6/1	8	
	15 M		0/1	14		4/0	11	
Total			1	29		11	19	<.005
All dates		-0.96			-2.39			
	Females		9/3	78		31/8	58	
	Males		8/3	76		29/14	56	
Total			23	154		82	114	

\* Not all butterflies were found the following morning (see text).

+ Fisher's Exact Test.

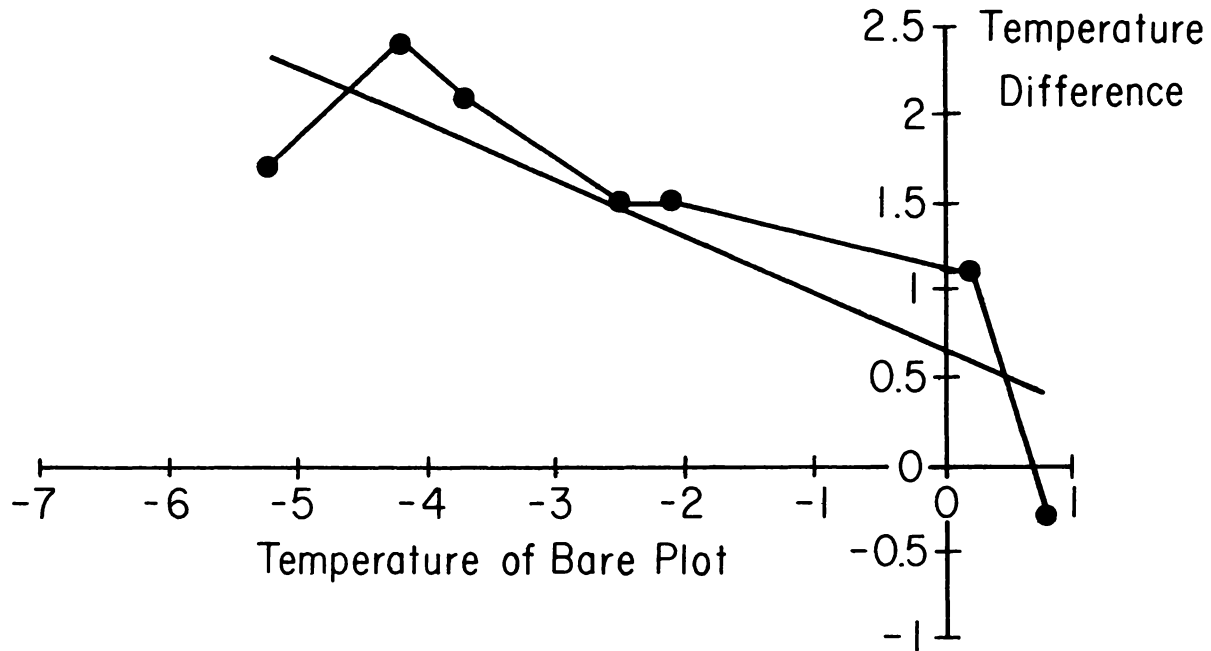


to 30.6% of those from bare plots. An average of 87.0% of butterflies from the understory plots flew off normally the following morning while only 58.2% of those from the bare plots did so. Males and females did not differ significantly with regard to injury within any plot, during any night, for either treatment or for all nights combined (injured/normal: all males 54/132, all females 51/136;  $p > 0.05$ , Fisher's exact test, Table 1), so data for both sexes were combined for the analysis below. The most dramatic difference occurred on the night of Jan. 28/29 when all 19 of the butterflies in the understory plot flew off normally, compared to only 2 of 19 butterflies in the bare plot (injured/normal: understory 0/19, no understory 17/2;  $p < 0.001$ , Fisher's exact test, Table 1). On the two nights, when temperatures did not drop below freezing, no mortality occurred and only one butterfly (from the bare plot on Feb. 25/26) failed to fly off normally in the morning.

On all mornings following exposure, some butterflies which had been placed in the plots the night before could not be found. For all nights combined, only 4 butterflies were missing from bare plots, but 23 were missing from the understory plots (see Table 1). The greater loss of butterflies from understory plots was most likely due to butterflies crawling up onto understory as only a few butterfly remains due to predation were found near the plots and the greatest losses occurred on the warmest nights when butterflies were best able to crawl.

Butterflies exposed overnight in plots with understory experienced minimum temperatures that averaged 1.43 C warmer than the minimum temperatures experienced by butterflies exposed in plots without understory ( $n = 7$  nights,  $p < 0.01$ , Wilcoxon's signed rank test; Table 1). The largest differences between plots occurred on the coldest nights. On the three coldest nights, the minimum temperatures in the plot with understory averaged 2.07 C warmer than the plot without understory. For all nights, the temperature difference between the plots (ave. min. temperature with understory - ave. min. temperature without understory) was negatively correlated with the (ave. min.) temperature of the bare, control plot ( $n = 7$  nights,  $r = -0.83$ ,  $p < 0.05$ ; Fig. 2).

During most nights copious frost occurred in all areas exposed to the night sky. Frost always ceased at the edge of the forest and usually ceased at the edge of the understory plot (Fig. 1, inset). Butterflies exposed in both plots tended to gain weight overnight due to accumulation of frost or dew (Table 2). Weights were recorded for six of seven nights and are reported below as weight gained per butterfly. Dif-



**Figure 2.**

Temperature difference between the understory and control plots vs. temperature of bare control plot. The differences between plots are greatest at the coldest temperatures.

**Table 2**  
**Differences in overnight weight gain (g) of monarch butterflies exposed with and without**  
**understory vegetation. Weight gains are due to accumulations of water of dew or frost.**

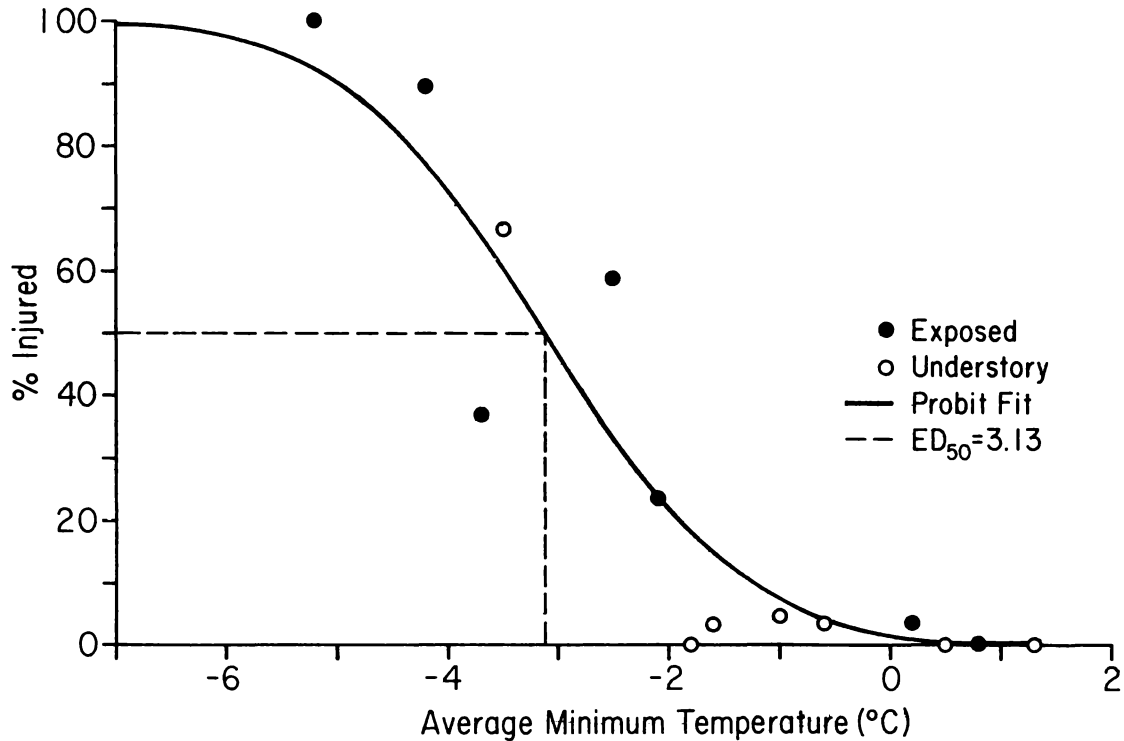
Date	Sex	Weather	With Understory				Without Understory				
			Evening wt.	Morning wt.	Wt. gain	% gain	Evening wt.	Morning wt.	Wt. gain	% gain	
					1984						
Jan 29/30	F	Cloudy	0.54	0.80	0.26	48	0.54	0.79	0.25	46	
	M		0.56	0.75	0.19	34	0.53	0.71	0.18	34	
Jan 30/31	F	Clear	0.55	0.67	0.12	22	0.52	0.77	0.25	48	
	M		0.56	0.72	0.16	29	0.57	0.76	0.19	33	
Feb 23/24	F	Clear & windy	0.46	0.48	0.02	4	0.48	0.55	0.07	15	
	M		0.49	0.52	0.03	6	0.50	0.61	0.11	22	
Feb 24/25	F	Clear & windy	0.48	0.51	0.03	6	0.49	0.63	0.14	29	
	M		0.52	0.55	0.03	6	0.47	0.63	0.16	34	
Feb 25/26	F	Clear & very windy	0.50	0.49	-0.01	-2	0.46	0.50	0.04	7	
	M		0.50	0.54	0.04	8	0.52	0.52	0.00	0	
Feb 26/27	F	Clear & calm	0.49	0.49	0.00	0	0.51	0.51	0.00	0	
	M		0.51	0.50	-0.01	-2	0.54	0.53	-0.01	-2	
Average	F		0.503	0.573	0.070	13.9	0.520	0.625	0.125	25.0	
	M		0.523	0.597	0.074	14.1	0.522	0.627	0.105	20.1	

ferences or lack of differences in weight gained between groups cannot be attributed to size differences since no differences in forewing lengths were found between any groups of butterflies (Wilcoxon's signed rank tests). No significant difference in weight-gain between sexes was observed ( $n = 12$  plots or  $n = 6$  nights, Wilcoxon's signed rank test), so the data for males and females for each night's plots were combined for analysis. Butterflies in the plots without understory gained 58% more weight overnight than the butterflies from the plots with understory (with understory  $\bar{x} = 115$  mg, without understory  $\bar{x} = 72$  mg) and this difference was significant ( $n = 6$  nights, Wilcoxon's signed rank test,  $p < 0.05$ ). Average weight gain was not correlated significantly with average minimum temperature ( $n = 12$  plots,  $r = 0.09$ ), but differences in weight gain between plots with and without understory were negatively correlated with average minimum temperature in the bare plot ( $n = 6$  nights,  $r = -0.73$ ,  $p < 0.05$ ).

Figure 3 shows the percentage of injured butterflies plotted as a function of average minimum temperature. Since the usual regression techniques cannot be applied to percentages, we applied a Spearman rank correlation test and found that butterfly injury was significantly negatively correlated with average minimum temperature ( $n = 14$  plots,  $r_s = -0.93$ ,  $p < 0.001$ ). In order to analyse this relationship further, the percentages of injured butterflies were transformed into probits. The fitted line resulting from the probit analysis shown as the curve in Fig. 3. The temperature at which 50% of the butterflies are expected to be injured (effective dose 50 = ED 50) is  $-3.1$  C. Including average weight gain as a variable in the analysis had a negligible effect and average weight gain alone was not correlated with the percentage of injury ( $n = 12$  plots,  $r_s = 0.04$ ,  $p < 0.05$ ).

## DISCUSSION

In a fully mature forest stand, the lowest temperatures and, hence, the maximum deposition of dew occur in the zone of greatest nighttime radiation exchange, i.e., at the level of the canopy (Geiger, 1965). Temperatures are warmer and the amount of dew deposited falls sharply at heights below the canopy compared to those at its surface or above. At night in clearings, the lowest temperature and greatest dewfall are expected to be on or near ground level for the same



**Figure 3.**

The percentage of butterflies injured as a function of average minimum temperature in both understory and control plots. The temperature at which 50% of the butterflies are expected to be injured (includes those killed) is  $-3.1$  C.

reason. The greatest dewfall and lowest temperatures in a stand of low shrubs exposed to open sky are expected to be at the level of its canopy where the greatest nighttime radiation exchange takes place. This pattern is modified when the low shrubs are understory inside a forest because temperature and humidity regimes within the understory are influenced by the forest canopy. Below the understory temperatures are warmer than in corresponding locations above open ground in nearby clearings because of the shielding effect of both the understory and the overstory canopy. Within the forest the effect of the understory on temperature and humidity is most profound in thinned areas where the effect of the overstory canopy is diminished and meteorological conditions approach those over open ground. In all cases the influence of forest and understory are superimposed on the temperature and humidity of air masses dominant in the area at the time.

Normally, overwintering monarchs are found clustered high in trees in moderate dense forests of 300-500 trees/ha (Calvert, unpubl. obs.). Butterflies are dislodged from these clusters by the physical actions of winds, the breaking of snow –and butterfly– laden branches, and the wetting effect of precipitation. Dislodged butterflies fall or glide down, catch and cling to understory vegetation, or land on the ground (Calvert and Brower, 1981). When temperatures are too cold for them to fly (below 12.7-16 C; Masters, 1965), they are trapped on the ground or on understory vegetation until they can warm themselves in the sun. When temperatures are below flight threshold but are above ca. 4 C, they may improve their situation somewhat by crawling up on understory vegetation into warmer air (Calvert and Cohen, 1983) or by shivering until their flight muscles are warm enough to fly back to their roosts (Kammer, 1970). Meanwhile they are exposed to colder and wetter conditions on or near the ground (Calvert and Brower, 1981; Calvert and Cohen, 1983).

Our experiments provide strong evidence that natural understory in the Mexico's Transvolcanic Belt aids the survival of overwintering monarchs temporarily grounded by storms and cold weather. As with the overstory, the understory protects grounded monarchs by shielding them from radiation loss to the open sky thus providing a warmer environment than that above more exposed ground. The greatest differences in temperature between plots occurred on the coldest nights suggesting that the understory protects the butterflies best when they need it the most, i.e. when it is the coldest (Fig. 2).

In natural circumstances where understory plants are generally available monarchs do not remain on the ground. Crawling up onto understory foliage affords them even more protection than that noted in these experiments where they were forced to remain on the ground. A position off the ground under an umbrella of foliage is warmer and safer than the one they left for the following reasons. At night a butterfly positioned on an understory plant will lose radiation in proportion to its temperature, but, unlike butterflies with open space above, it will recover a large portion of lost heat energy because it is in near radiation equilibrium with understory plant parts (or other butterflies) nearby which also are radiating to it. In a closed dense understory a butterfly will lose much less heat than it would if it were positioned in a more open area where there are fewer plant parts around it and more open sky above (Geiger, 1965; Calvert and Brower, 1981; Calvert and Cohen, 1983). Therefore, the understory protects the butterflies the most when they glide into thinned areas or clearings in the forest. A position on understory foliage is also likely to be safer from several species of mice which prey upon large numbers of monarchs in the overwintering colonies (J. Glendinning, unpubl. obs.).

In addition to helping retain heat at night, the understory acts to conserve moisture during the day—a factor of critical importance to the maintenance of Monarch water balance (Calvert and Brower, in press). Although not as effective as the overstory canopy, the understory acts in the same manner by reflecting incident radiation away from the forest floor thereby allaying soil desiccation.

Because insects with frozen moisture on their exoskeletons are more susceptible to internal freezing than those without moisture (Salt, 1969; Bevan and Carter, 1980), and because the amount of dew (and frost) formed depends in part on the temperature at the particular site (Geiger, 1965) factors which affect temperature will be crucial to Monarch survival. The additional shielding of the understory foliage is expected to reduce the dangers of dew and frost forming on butterflies especially in thinned areas where the shielding of the overstory is less. Although butterflies exposed in open areas were significantly heavier than those under the understory (Table 2), temperature was more closely related to injury than was surface moisture under the conditions of these experiments. The formation of dew is a complicated phenomenon and includes factors other than temperature, eg. wind speeds within a critical

range (Oke, 1978). More work is planned to elucidate the relationship between water accumulation and butterfly injury (Calvert and Hyatt, in prep.).

Although butterflies positioned beneath understory foliage are generally safer from cold temperatures than those in more exposed positions, protection is not as great as in roosting clusters higher in the canopy. Nighttime cold air drainage through the forest generally results in colder temperatures near the ground (Geiger, 1965; Calvert and Lawton, unpubl. obs.). The air in the forest canopy where butterflies normally roost is expected to be warmer than air in the understory or on the ground.

To minimize large scale mortality when cold advective air masses move into the overwintering area, Monarch butterflies need dense forest and understory to protect them from temperature extremes. The forests where they overwinter should be managed to provide as closed an overstory as is possible and a fully developed natural understory. Means to accomplish this would include prohibiting lumbering activities within areas set aside as parks or reserves and channeling tourists into established access paths so that the understory is not trampled.

## **ACKNOWLEDGEMENTS**

We thank the following members of Earthwatch Research Teams and Staff for their assistance in carrying out this research: Linda Lacy, Richard Simpson, James Zuckerman, Donna and Jim Clark, Caroline Hagen, Jane Flaherty and Elizabeth O'Berry. Juan Sánchez Cruz, Elizabeth Verduzco Gaona and Scott McLane helped in the later stages of the research. We also thank Wilfrido Contreras, Ramón Pérez Gil and José María Reyes of the Departamento de Flora y Fauna, S.E.D.U.E.; Julio Trasviña and Antonio Guzmán of S.E.D.U.E. in Michoacán; and Melchor Medina G. of the Comisión Forestal, Michoacán for their help in making this study possible. We are especially indebted to Rodolfo Ogarrio, Fernando Ortiz-Monesterio and other members of Monarca, A.C. for their assistance and encouragement throughout the project. Evodio de Jesús assisted in camp maintenance. The comments of Lincoln Brower, Elizabeth O'Berry and Jim Anderson helped improved the manuscript.



This research was sponsored by a grant from Earthwatch and the Center for Field Research and by Monarca, A.C., a Mexican conservation organization devoted to the protection of the Monarch butterfly, and the World Wildlife Fund, U.S.

## LITERATURE CITED

- Bevan, D.** and **C.I. Carter.** 1980. Frost proofed aphids. *Antenna (Bull. Royal Entomol. Soc. London)* 4(1):6-8.
- Brower, L.P., W.H. Calvert, L.E. Hedrick** and **J. Christian.** 1977. Biological observations on an overwintering colony of Monarch butterflies (*Danaus plexippus* L.) in Mexico. *J. Lepid. Soc.* 31:232-242.
- Calvert, W.H.** and **L.P. Brower.** 1981. The importance of forest cover for the survival of overwintering Monarch butterflies (*Danaus plexippus*, Danaidae) in Mexico. *J. Lepid. Soc.* 31:232-242.
- Calvert, W.H.** and **L.P. Brower.** In press. The location of Monarch butterfly overwintering colonies in Mexico in relation to topography and climate. *J. Lepid. Soc.*
- Calvert, W.H.** and **J.A. Cohen.** 1983. The adaptive significance of crawling up onto foliage for the survival of grounded overwintering Monarch butterflies (*Danaus plexippus*) in Mexico. *Ecol. Entomol.* 8:471-474.
- Calvert, W.H., W. Zuchewski** and **L.P. Brower.** 1982. The impact of forest thinning on microclimate in Monarch butterfly (*Danaus plexippus* L.) overwintering areas of Mexico. *Boletín de la Sociedad de México* 42:11-18.
- Calvert, W.H., W. Zuchowski** and **L.P. Brower.** 1983. The effect of rain, snow and freezing temperatures on overwintering Monarch butterflies (*Danaus plexippus* L.) in Mexico. *Biotropica* 15:42-47.
- Finney, D.J.** 1952. *Probit Analysis*. Rev. ed. Cambridge University Press, London.
- Geiger, R.** 1965. *The Climate Near the Ground*. Harvard University Press. Cambridge.
- Kammer, A.E.** 1970. Thoracic temperature, shivering, and flight in the Monarch butterfly, *Danaus plexippus* (L.). *Z. vergl. Physiologie* 68:334-344.

- Masters, A.R.** 1985. The influence of temperature on the overwintering biology of the Monarch butterfly (*Danaus plexippus* L.) MS Tesis. University of Florida, Gainesville.
- Oke, T.R.** 1978. *Boundary Layer Climates*. Methuen & Co. Ltd., London.
- Rzedowski, J.** 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México, D.F.
- Salt, R.W.** 1969. The survival of insects at low temperatures. In *Dormancy and Survival*. Cambridge:331-350.
- Siegel, S.** 1956. *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*. McGraw-Hill, New York.
- Sokal, R.R.** and **F.J. Rohlf**. 1969. *Biometry*. W.H. Freeman & Co., San Francisco.
- Urquhart, F.A.** and **N.R. Urquhart**. 1976. The overwintering site of the eastern population of the Monarch butterfly (*Danaus plexippus*; Danaidae) in southern Mexico. *J. Lepid. Soc.* 30:153-158.

**SITUACION DEL GENERO *CANTHIDIUM* ERICHSON  
(Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae)<sup>1</sup>**

Antonio Martínez<sup>2</sup>

Consejo Nacional de Investigaciones  
Científicas y Técnicas,  
República Argentina

Gonzalo Halffter

Instituto de Ecología  
Apartado Postal 18-845  
Deleg. Miguel Hidalgo  
11800 México, D.F.

**RESUMEN**

Este trabajo está destinado a precisar la posición de los dos conjuntos de especies que Martínez, Halffter y Pereira (1964) distinguieron en lo que hasta ese momento había sido el género *Canthidium*, dándoles rango genérico con los nombres de *Neocanthidium* y *Canthidium*.

La conveniencia de mantener estos conjuntos de especies es examinada y los caracteres en que se basa su separación discutidos. Hemos considerado que el rango que debe otorgarse a los conjuntos es el subgenérico, dentro de lo que es la actual taxonomía de los Scarabaeinae.

A cada uno de los subgéneros se atribuyen las especies que se han podido estudiar *in natura* o bien las que por descripción quedan bien ubicadas. El trabajo de estructuración taxonómica de *Canthidium* no está terminado. Quedan especies que no conocemos y que por sus descripciones no hemos podido ubicar en ninguno

1 Trabajo desarrollado dentro del Proyecto "Interacciones entre Ganado y Pastizales" como la contribución 09 al Proyecto Biosistemática y Zoogeografía de Vertebrados e Invertebrados (PCCBBNA-021128), apoyado por la Dirección Adjunta de Desarrollo Científico del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), México.

2 Investigador invitado del Instituto de Ecología con el apoyo del convenio CONACyT (México)-CONICYT (Argentina).

de los dos subgéneros; hay varias sinonimias que hacer; hay nombres que cubren no a una especie, sino a verdaderos conjuntos supraespecíficos y, calculamos que el 50% de las especies está aún sin describir. *Canthidium* es uno de los géneros más ricos y menos estudiados de la fauna americana de los Scarabaeinae.

Por la designación de tipo hecha por Lucas (1920) para el entonces género *Canthidium* (tipo *C. lentum*) el conjunto que habíamos denominado *Neocanthidium* pasa a constituir el subgénero *Canthidium s. str.*, ya que *C. lentum* cabe claramente dentro de *Neocanthidium* y la designación de Lucas tiene prioridad a la hecha por Martínez, Halffter y Pereira en 1964. Queda por lo tanto *Neocanthidium* como sinónimo del subgénero *Canthidium*.

Al pasar el nombre *Canthidium* a este subgénero, el otro, conocido hasta el momento como subgénero *Canthidium*, queda sin nombre válido. Para él proponemos la designación *Eucanthidium*.

## ABSTRACT

In this paper we determine the taxonomic status of two species groups distinguished and named by Martínez, Halffter and Pereira (1964) as *Neocanthidium* and *Canthidium* at the generic level, formerly recognized as the genus *Canthidium*.

The convenience in maintaining these species groups is examined and the characters in which the splitting is based on are discussed. According to the present knowledge on Scarabaeinae taxonomy we consider that these species groups must be ranked at the subgeneric level.

Species are ascribed to each subgenus based on *in natura* studies or on published description. The taxonomy of the genus *Canthidium* is not complete. There are still some species that we have not been able to ascribe to neither of these subgenera by description. There are several synonymies to state. Some names cover not only single species but supraspecific groups. We estimate that 50% of the species have not been yet described.

*Canthidium* is one of the richest and less studied genus of the American Scarabaeinae fauna.

Based on type designation of Lucas (1920) for the genus *Canthidium* (type *C. lentum*) the species group that we named *Neocanthidium* becomes the subgenus *Canthidium s. str.*, as *C. lentum* clearly fits within *Neocanthidium*, and Lucas designation has priority over the one of Martínez, Halffter and Pereira (1964). Therefore, *Neocanthidium* remains as a synonym of the subgenus *Canthidium*. By naming this subgenus as *Canthidium*, the other subgenus known until the present as *Canthidium* becomes an invalid name. We propose the designation *Eucanthidium* for it.

## INTRODUCCION

El género *Canthidium* fue establecido por Erichson, en 1847, para dos especies nuevas: *C. lentum* y *C. thalassinum*. Como ocurre en otros muchos grupos de Scarabaeinae, la primera y más importante revisión se debe al gran entomólogo Edgar von Harold que en 1867 publica una clave para distinguir *Canthidium* de géneros próximos, redescubre el género (aunque sin referirse a especie tipo), da una clave para las especies, así como descripciones detalladas de 41 especies, de las cuales 34 son nuevas. Harold aprecia un hecho biogeográfico de interés: *Canthidium* substituye en la región neotropical a *Onthophagus*, que tiene una escasa representación en ésta. En el mismo año, en un segundo trabajo, Harold describe 18 especies más de *Canthidium*. Los principales trabajos posteriores corresponden a Preudhomme de Borre que en 1886 describe 9 especies; Boucomont que en 1928 da a conocer 12 más, y Balthasar que en 1939 publica 30 especies adicionales. Además de estos trabajos, los mismos autores y algunos otros han descrito nuevas especies hasta llegar a un número aproximado de 137 en el año de 1964.

En 1964, Martínez, Halffter y Pereira señalan que dentro de lo que hasta ese momento se ha considerado como género *Canthidium* existen dos grupos bien definidos, cada uno con numerosas especies, a los que dan rango genérico.

Para el primer grupo conservan el nombre *Canthidium* y fijan como tipo a *C. thalassinum* Erichson, especie que redescubren con detalle y precisión (en ese trabajo se dan las primeras descripciones modernas de un *Canthidium*). Para el segundo grupo crean el género *Neocanthidium*, fijando a *N. bokermanni*—especie nueva que describen— como tipo e incluyendo otra especie también nueva, *N. kelleri*. Claramente señalan que al género *Neocanthidium* deben ser incorporadas numerosas de las especies que siguen en *Canthidium*.

Con posterioridad a 1964, Vulcano, Pereira y Martínez (1976) incorporan a *Neocanthidium*, *N. pullus* (Felsche) —descrito como *Pinotus pullus* Felsche, 1910, y *N. basipunctatum* (Balthasar)—descrito como *Canthidium basipunctatum* Balthasar, 1939.

Halffter (1977) encuentra una nidificación interesante en una especie no descrita a la que denomina *Neocanthidium martinezi* Halffter y Halffter, pensando que la descripción saldría antes del trabajo sobre nidificación. Aunque Edmonds y Halffter (1978) señalan

en una clave para formas larvarias: la posición taxonómica de *N. martinezi*, y Halffter y Edmonds (1982) vuelven a referirse a su nidificación, esta especie no ha sido formalmente descrita, omisión que se corrige en un trabajo subsiguiente de esta misma revista.

En 1981, Howden y Young, en una revisión de los Scarabaeinae de Panamá, colocan a *Neocanthidium* en la sinonimia de *Canthidium*, tomando en cuenta únicamente el carácter del margen posterior del pronoto y señalando a éste como variable.

Volviendo al trabajo de Martínez, Halffter y Pereira, 1964, éste debe ser analizado desde dos enfoques: el taxonómico y el nomenclatorial. Desde el primero, resalta la división de lo que hasta ese momento había sido considerado como un solo género, en dos grupos de especies con rango genérico. Los caracteres en que basan la división son:

*Canthidium* Erichson.- Base del pronoto sin marginación, ni puntos bien marcados distintos a los del disco o impresiones manifiestas. Elitros con 8 estrías, contando la marginal. Tibias posteriores de los machos sin diente basal en la cara latero-ventral.

*Neocanthidium* Martínez, Halffter y Pereira.- Base del pronoto con marginación, puntos o impresiones alargadas, bien marcadas. Elitros con 9 estrías, de las cuales las dos más laterales están en un surco marginal; las estrías se encuentran claramente individualizadas por lo menos en una porción del tercio apical del élitro. Tibias posteriores de los machos con o sin diente basal en la cara lateroventral.

Consideramos que la acción entonces efectuada (dividir lo considerado como *Canthidium* hasta 1964 en dos) es válida.

El problema nomenclatorial es otro. A Martínez, Halffter y Pereira, 1964, a pesar de haber consultado el Catálogo de Lucas (1920), se les pasó que este autor señala como tipo de *Canthidium* a *C. lentum* Er. Esta especie es indudablemente un *Neocanthidium sensu* Martínez, Halffter y Pereira. La designación de Lucas tiene como consecuencias las siguientes.

1) La designación de *C. thalassinum* como tipo de *Canthidium* no es válida. Por el contrario, al ser *C. lentum* el tipo, el conjunto de especies que según Martínez, Halffter y Pereira debería quedar en *Neocanthidium* (conjunto a todas luces real) por designación de tipo (*C. lentum*) pasa a recibir la denominación *Canthidium*.

2) El conjunto de especies designado por Mar-

tínez, Halffter y Pereira como *Canthidium*, pasa a constituir un género sin nombre válido.

El presente trabajo está dirigido a corregir el error nomenclatorial; a asignar a los dos conjuntos de especies el rango que consideramos más adecuado: subgenérico; así como a señalar las especies que deben quedar en uno u otro de los subgéneros. Esta última acción queda incompleta. Hemos incluido en las dos listas que siguen todas las especies que conocemos (algo más del 70% de las especies enlistadas), así como aquellas que por su descripción pueden incluirse en uno u otro subgénero. Este trabajo es una primera aproximación al catálogo de uno de los géneros más amplios y menos estudiados de Scarabaeinae. Para el catálogo deberá estudiarse un porcentaje mayor de las especies descritas (muchas muy raras en colecciones) y precisar la distribución geográfica. Quizá el momento para un catálogo útil aún no ha llegado, ya que fácilmente un 50% de las especies de *Canthidium* están por describir, existen algunas posibles sinonimias y, más aún, hay especies que son verdaderos complejos supraespecíficos. Realmente, sólo Panamá ha sido bien colectado y los resultados publicados (Howden y Young, 1981). A pesar de que seguramente las colectas no fueron exhaustivas, este trabajo dio 12 nuevas especies.

## **CANTHIDIUM Erichson, 1847**

### **REDESCRIPCION**

Género de Coprini-Dichotomiina que comprende especies muy pequeñas a medianas (entre 3-15 mm de longitud).

**Cabeza.** - Poco más ancha que larga. Borde clipeal arqueado, escotado, bi o cuadridentado. Mejillas en ángulo obtuso o casi recto, separadas del clípeo y de la frente por una sutura fina o bien marcada. Parte dorsal de los ojos de ancho variable. Frente inerme, tuberculada (1 a 3 tuberculitos) o con quilla transversal.

**Superficie ventral.** - Estructura ventral del clípeo pequeña, poco evidente o triangular. Antenas con nueve artículos; maza con antenitos grandes.

**Tórax.** - Pronoto convexo; bordes anterior (a los lados de la cabeza) y laterales más o menos aquillados; la marginación

del borde posterior es un carácter subgenérico; ángulos anteriores indicados; ángulos posteriores marcados o inaparentes por redondeados.

*Mesoternón muy corto*, sutura meso-metasternal casi recta o ligeramente arqueada cefalad.

*Elitros*.- Convexos; con ocho o nueve estrías.

*Patas*.- Tibia anterior con tres dientes en la mitad distal del borde externo; el espolón con diferencias en los sexos. Tibia media bruscamente dilatada en la mitad distal; tarso largo, el primer artículo marcadamente más largo que el segundo; uñas presentes. Tibia posterior con diferencias en los dos subgéneros; primer artejo tarsal posterior muy largo, tanto o más que los dos siguientes sumados. Uñas presentes.

*Abdomen*.- Convexo. VI esternito con dimorfismo sexual (acortado en el centro en el macho). Bordes del pigidio totalmente rebordeados por una quilla; base más o menos angulosa, la separación entre pigidio y prepigidio marcada por una quilla.

*Macho*.- El dimorfismo sexual es distinto en los dos subgéneros.

*Especie tipo*.- *Canthidium lentum* Erichson, 1847, según designación de R. Lucas (1920).

*Pseudotipo*.- *Canthidium thalassinum* Erichson, 1847, designado por Martínez, Halffer y Pereira (1964).

## COMENTARIOS

*Canthidium* se separa de todos los otros géneros de *Dichotomiina* americanos por su mesosternón muy corto. El género más próximo es *Ateuchus* del que se distingue además por no tener *Canthidium* la epipleura plegada y con un microtubérculo a la altura del metepímero que se presenta en *Ateuchus*.

De los dos subgéneros, *Canthidium* es el más diferente a *Ateuchus*, ya que además de los caracteres anteriores se distingue por el distinto número de estrías elitrales (9 en el subgénero *Canthidium*, 8 en *Ateuchus*) y el borde posterior del pronoto que en el subgénero *Canthidium* está siempre marginado o con puntos distintos a los del resto de la superficie pronotal, mientras en *Ateuchus* (por lo menos en el



grupo de especies cercanas al tipo, *A. histeroides* Weber) es liso o sin puntuación diferente.

Los caracteres fundamentales que separan los dos subgéneros son los señalados por Martínez, Halffter y Pereira (1964), es decir, el distinto número de estrías elitrales y la presencia o no de margen o puntos en el borde posterior del pronoto. Otros caracteres que ayudan a la separación de los subgéneros se encuentran en las descripciones correspondientes.

### **Subgénero *Canthidium***

*Neocanthidium* Martínez, Halffter y Pereira, 1964 (tipo *N. bokermanni* Martínez, Halffter y Pereira). *Nueva sinonimia*.

### **DESCRIPCION**

Especies medianas (entre 9 y 15 mm de longitud). Borde clipeal arqueado o con dos dientes definidos (excepcionalmente cuatro en *C. (C.) quadridens*). *Borde posterior del pronoto marginado* (Figs. 1-2) por una fina quillita, por puntos o por una combinación de ambos; esta marginación puede ser completa o presentar una interrupción en el área preescutelar; por el contrario puede estar representada sólo por unos puntos en el área preescutelar (*C. chrysis*); los puntos del borde posterior son alargados u ocelados, pequeños o no, pero siempre distintos a los del resto de la superficie cuando ésta está punteada. Angulos posteriores del pronoto siempre marcados. *Elitros con nueve estrías*; la octava adosada a la novena que está situada en la depresión que forma el reborde epipleural superior, viéndose claramente en la región distal del élitro (Figs. 3-8).

*Macho*.- Las tibias anteriores pueden ser más alargadas, en algunas especies gráciles; espolón grande, forma variable según la especie, generalmente con la punta arqueada ventrad.

## LISTA DE ESPECIES

Existen dificultades para la identificación exacta de muchos taxa. Por esta razón, incluimos únicamente aquellos de cuya identidad y situación subgenérica estamos seguros.

- Canthidium (Canthidium) aeneolum* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: Brasil: Tapajos y Pará; Guayana Francesa.
- Canthidium (Canthidium) angulicolle* Balthasar, 1939.  
Distribución geográfica: Brasil: Mato Grosso.
- Canthidium (Canthidium) angusticeps* Bates, 1887.  
Distribución geográfica: Colombia; Panamá; Costa Rica; Nicaragua.
- Canthidium (Canthidium) atricolle* Preudhomme, 1886.  
Distribución geográfica: Brasil: Amapá (Serra do Navio).
- Canthidium (Canthidium) auricolle* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: Región Amazónica, de Pará (Brasil) a Bolivia.
- Canthidium (Canthidium) aurichalceum* Preudhomme, 1886.  
Distribución geográfica: Guayana Francesa: Brasil: Acre.
- Canthidium (Canthidium) basipunctatum* Balthasar, 1939.  
Distribución geográfica: Perú; Bolivia: Dpto. Santa Cruz de la Sierra; Colombia.
- Canthidium (Canthidium) batesi* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: Brasil: Amazonas.
- Canthidium (Canthidium) bicolor* Boucomont, 1928.  
Distribución geográfica: Brasil:
- Canthidium (Canthidium) bituberifrons* Howden y Young, 1981.  
Distribución geográfica: Panamá.
- Canthidium (Canthidium) bokermanni* (Martínez, Halffter y Pereira), 1964.  
Distribución geográfica: Argentina: noroeste; Bolivia.
- Canthidium (Canthidium) caesareum* Balthasar, 1939.  
Distribución geográfica: Brasil: Rio de Janeiro.
- Canthidium (Canthidium) centrale* Boucomont, 1928.  
Distribución geográfica: Ecuador; Panamá; Guatemala; México.
- Canthidium (Canthidium) coerulescens* Balthasar, 1939.  
Distribución geográfica: Ecuador.

- Canthidium (Canthidium) convexifrons* Balthasar, 1939.  
Distribución geográfica: Colombia.
- Canthidium (Canthidium) chabanaudi* Boucomont, 1928.  
Distribución geográfica: Argentina: Misiones, Corrientes.
- Canthidium (Canthidium) chrysis* (Fabricius), 1801.  
Distribución geográfica: Brasil.
- Canthidium (Canthidium) decoratum* (Perty), 1830.  
Distribución geográfica: Brasil: Maranhao.
- Canthidium (Canthidium) depressum* Boucomont, 1928.  
Distribución geográfica: Brasil.
- Canthidium (Canthidium) deyrollei* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: Guayana Francesa; región Amazónica de Brasil.
- Canthidium (Canthidium) dispar* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: Brasil: Paraná, Santa Catarina, São Paulo, Guanabara, Minas Geraes; Argentina: Misiones; Paraguay.
- Canthidium (Canthidium) dohrni* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: Guayanas; región Amazónica hasta Perú.
- Canthidium (Canthidium) elegantulum* Balthasar, 1939.  
Distribución geográfica: Panamá.
- Canthidium (Canthidium) erythropterum* (Lucas), 1855.  
Distribución geográfica: Brasil: Mato Grosso.
- Canthidium (Canthidium) escalerae* Balthasar, 1939.  
Distribución geográfica: Ecuador.
- Canthidium (Canthidium) excisipes* Balthasar, 1939.  
Distribución geográfica: Brasil: Minas Geraes.
- Canthidium (Canthidium) foveolatum* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: Brasil: Espirito Santo, São Paulo.
- Canthidium (Canthidium) gerstackeri* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: Guayana Francesa y región Amazónica hasta Bolivia: Chapare.
- Canthidium (Canthidium) gigas* Balthasar, 1939.  
Distribución geográfica: Guayanas.
- Canthidium (Canthidium) glabricolle* Harold, 1887.  
Distribución geográfica: Brasil.
- Canthidium (Canthidium) guyanense* Boucomont, 1928.  
Distribución geográfica: Guayana Francesa; Brasil: Amapá, Pará.

- Canthidium (Canthidium) haroldi* Preudhomme, 1886.  
Distribución geográfica: Amazonas (Boucomont); Ecuador; Panamá; Costa Rica; Nicaragua; Guatemala.
- Canthidium (Canthidium) histrio* Balthasar, 1939.  
Distribución geográfica: Perú.
- Canthidium (Canthidium) hyla* Balthasar, 1939.  
Distribución geográfica: Brasil: Rio Grande do Sul.
- Canthidium (Canthidium) hypocrita* Balthasar, 1939.  
Distribución geográfica: Venezuela.
- Canthidium (Canthidium) imperiale* Harold, 1876.  
Distribución geográfica: Brasil.
- Canthidium (Canthidium) impressum* Boucomont, 1928.  
Distribución geográfica: Brasil: Pará.
- Canthidium (Canthidium) inoptatum* Balthasar, 1939.  
Distribución geográfica: Ecuador.
- Canthidium (Canthidium) kelleri* (Martínez, Halffter, Pereira), 1964.  
Distribución geográfica: Argentina: Formosa, Misiones; Paraguay: Guayrá; Brasil: Goiaz, Minas Geraes, Mato Grosso y Rio Grande do Sul.
- Canthidium (Canthidium) kissenwetteri* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: Brasil.
- Canthidium (Canthidium) kraatzi* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: Brasil.
- Canthidium (Canthidium) laevigatum* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: Brasil.
- Canthidium (Canthidium) latipleurum* Preudhomme, 1886.  
Distribución geográfica: Guayana; Guayana Francesa; Brasil: Amazonia; Venezuela.
- Canthidium (Canthidium) lentum* Erichson, 1847.  
Distribución geográfica: Región Amazónica de la Guayana Francesa al Perú y Ecuador.
- Canthidium (Canthidium) lucidum* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: Brasil: Minas Geraes, Guanabara, Espírito Santo, Bahía, Goiaz, São Paulo, Santa Catarina; Paraguay; Argentina.
- Canthidium (Canthidium) luteum* Balthasar, 1939.  
Distribución geográfica: Ecuador.
- Canthidium (Canthidium) manni* Arrow, 1913.

- Distribución geográfica: Brasil: Maranhao.  
*Canthidium (Canthidium) marseuli* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: Brasil.  
*Canthidium (Canthidium) megathopoides* Boucomont, 1928.  
Distribución geográfica: Paraguay; Brasil: Minas Geraes, Goiaz.  
*Canthidium (Canthidium) miscellum* Harold, 1883.  
Distribución geográfica: Brasil.  
*Canthidium (Canthidium) nobile* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: Brasil: Rio Grande do Sul; Uruguay; Argentina: Misiones, Córdoba.  
*Canthidium (Canthidium) obscurum* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: Colombia.  
*Canthidium (Canthidium) ovale* Boucomont, 1928.  
Distribución geográfica: Paraguay; Brasil: Goiaz.  
*Canthidium (Canthidium) pinotoides* Balthasar, 1939 (Posible sinónimo de *C. (C.) megathopoides* Boucomont).  
Distribución geográfica: Argentina; Bolivia; Paraguay; sur Brasil.  
*Canthidium (Canthidium) prasinum* (Blanchard), 1843.  
Distribución geográfica: Argentina: Misiones, Corrientes; Paraguay.  
*Canthidium (Canthidium) pullus* (Felsche), 1910.  
Distribución geográfica: Perú.  
*Canthidium (Canthidium) quadridens* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: Bolivia.  
*Canthidium (Canthidium) refulgens* Boucomont, 1928.  
Distribución geográfica: Brasil: Goiaz, Minas Geraes.  
*Canthidium (Canthidium) seladon* Balthasar, 1939.  
Distribución geográfica: Argentina: Córdoba, San Luis; Paraguay.  
*Canthidium (Canthidium) sladeni* Arrow, 1903.  
Distribución geográfica: Brasil: Mato Grosso, Nordeste.  
*Canthidium (Canthidium) smaragdinum* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: Brasil.  
*Canthidium (Canthidium) splendidum* Preudhomme, 1886 (posible sinónimo de *C. (C.) nobile* Harold).  
Distribución geográfica: Brasil: Rio Grande do Sul, Santa Catarina, Paraná, São Paulo, Goiaz; Paraguay; Argentina: Misiones.  
*Canthidium (Canthidium) steinheili* Harold, 1880.

Distribución geográfica: Colombia: Chocó; Venezuela: Territorio Federal de Amazonas.

*Canthidium (Canthidium) sulcatum* (Perty), 1830.

Distribución geográfica: Brasil: Mato Grosso, Goiaz.

*Canthidium (Canthidium) taurinum* Harold, 1867.

Distribución geográfica: Brasil: São Paulo.

*Canthidium (Canthidium) titschaki* Balthasar, 1939.

Distribución geográfica: Paraguay.

*Canthidium (Canthidium) tuberifrons* Howden y Young, 1981.

Distribución geográfica: Panamá.

*Canthidium (Canthidium) versicolor* Harold, 1867.

Distribución geográfica: Brasil: Bahía.

*Canthidium (Canthidium) viride* Lucas, 1857.

Distribución geográfica: Guayana Francesa; Brasil; Bolivia; Argentina: Misiones; Paraguay.

*Canthidium (Canthidium) viridiobscurum* Boucomont, 1928.

Distribución geográfica: Centro y Sur de Brasil.

*Canthidium (Canthidium) volxemi* Preudhomme, 1886.

Distribución geográfica: Brasil.

### **Subgénero *Eucanthidium* nov.**

*Canthidium* Martínez, Halffter y Pereira, 1964  
(nec Erichson, 1847).

### **DESCRIPCION**

Especies muy pequeñas a pequeñas (3 a 9 mm de longitud). Borde clipeal arqueado, escotado, bi o cuadridentado, cuando dentado los dientes definidos. Borde posterior del pronoto no marginado, sin puntos distintos a los del resto de la superficie (Fig. 9). Angulos posteriores del pronoto marcados o inaparentes por lo redondeados. Elytros con 8 estrías, la octava sobre el surco marcado por el reborde epipleural superior.

*Macho*. - Espolón de la tibia anterior más ensanchado que en la hembra y con el ápice romo o redondeado.

1843. *Especie tipo.- Choeridium cupreum* Blanchard,

## LISTA DE ESPECIES

- Canthidium (Eucanthidium) ardens* Bates, 1887.  
Distribución geográfica: Panamá; Costa Rica; Nicaragua.
- Canthidium (Eucanthidium) atomarium* Balthasar, 1939.  
Distribución geográfica: Guayana Francesa.
- Canthidium (Eucanthidium) atramentarium* Balthasar, 1939.  
Distribución geográfica: Perú.
- Canthidium (Eucanthidium) aurifex* Bates, 1887.  
Distribución geográfica: Ecuador; Panamá; Costa Rica.
- Canthidium (Eucanthidium) barbaticum* Preudhomme, 1886.  
Distribución geográfica: Brasil.
- Canthidium (Eucanthidium) breve* (Germar), 1824.  
Distribución geográfica: Brasil; Argentina: centro y noreste; Paraguay; Uruguay.
- Canthidium (Eucanthidium) bovinum* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: Brasil.
- Canthidium (Eucanthidium) clypeale* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: Brasil.
- Canthidium (Eucanthidium) cognatum* Preudhomme, 1886.  
Distribución geográfica: Guayana Francesa.
- Canthidium (Eucanthidium) collare* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: Brasil.
- Canthidium (Eucanthidium) cupreum* (Blanchard), 1843.  
Distribución geográfica: Argentina; Bolivia; Brasil.
- Canthidium (Eucanthidium) deplanatum* Balthasar, 1939.  
Distribución geográfica: Colombia.
- Canthidium (Eucanthidium) deyrollei* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: Brasil.
- Canthidium (Eucanthidium) discolor* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: Brasil: Pará.
- Canthidium (Eucanthidium) discopygidiale* Howden y Young, 1981.  
Distribución geográfica: Panamá; Costa Rica.

- Canthidium (Eucanthidium) epistomale* Boucomont, 1928.  
Distribución geográfica: Brasil.
- Canthidium (Eucanthidium) euchalceum* Balthasar, 1939.  
Distribución geográfica: Venezuela.
- Canthidium (Eucanthidium) femoratum* Boucomont, 1935.  
Distribución geográfica: Brasil; Paraguay; Argentina: Misiones, norte de Corrientes.
- Canthidium (Eucanthidium) flabellatum* Harold, 1883.  
Distribución geográfica: Brasil.
- Canthidium (Eucanthidium) flavicorne* (Blanchard), 1843.  
Distribución geográfica: Bolivia.
- Canthidium (Eucanthidium) flavipes* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: Brasil: Espirito Santo.
- Canthidium (Eucanthidium) funebre* Balthasar, 1939.  
Distribución geográfica: Surinam; Venezuela.
- Canthidium (Eucanthidium) globulum* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: Argentina: Misiones; Brasil.
- Canthidium (Eucanthidium) gracilipes* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: Guayana.
- Canthidium (Eucanthidium) hespenheidei* Howden y Young, 1981.  
Distribución geográfica: Ecuador; Panamá.
- Canthidium (Eucanthidium) humerale* (Germar), 1813.  
Distribución geográfica: Brasil: nordeste.
- Canthidium (Eucanthidium) inerme* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: Brasil.
- Canthidium (Eucanthidium) kirschi* Harold, 1875.  
Distribución geográfica: Perú.
- Canthidium (Eucanthidium) korschefskyi* Balthasar, 1939.  
Distribución geográfica: Brasil: Mato Grosso.
- Canthidium (Eucanthidium) lebasi* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: Colombia; Venezuela.
- Canthidium (Eucanthidium) leucopterum* Howden y Young, 1981.  
Distribución geográfica: Panamá; Costa Rica.
- Canthidium (Eucanthidium) metallicum* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: Brasil: Pará.
- Canthidium (Eucanthidium) moestum* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: Argentina: Salta, Jujuy; Brasil.
- Canthidium (Eucanthidium) nanum* Harold, 1867.



- Distribución geográfica: Brasil: Espírito Santo.  
*Canthidium (Eucanthidium) nigratum* Preudhomme, 1886.  
Distribución geográfica: Brasil.
- Canthidium (Eucanthidium) nitidum* (Blanchard), 1843.  
Distribución geográfica: Brasil; Bolivia: Beni y Pando.
- Canthidium (Eucanthidium) onitoides* (Perty), 1830.  
Distribución geográfica: Brasil: Amazonas.
- Canthidium (Eucanthidium) opacum* Balthasar, 1939.  
Distribución geográfica: Ecuador.
- Canthidium (Eucanthidium) pallidoalatum* Howden y Young, 1981.  
Distribución geográfica: Panamá.
- Canthidium (Eucanthidium) perceptibile* Howden y Young, 1981.  
Distribución geográfica: Panamá; Costa Rica.
- Canthidium (Eucanthidium) planovultum* Howden y Young, 1981.  
Distribución geográfica: Panamá; Costa Rica; México: Oaxaca.
- Canthidium (Eucanthidium) puncticolle* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: México.
- Canthidium (Eucanthidium) ruficolle* (Germar), 1824.  
Distribución geográfica: Brasil: Pará.
- Canthidium (Eucanthidium) rufinum* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: Bolivia: Tarija y Beni; Colombia.
- Canthidium (Eucanthidium) rufipes* Harold, 1867.  
Distribución geográfica: Brasil.
- Canthidium (Eucanthidium) smithi* Bates, 1889.  
Distribución geográfica: México: Oaxaca.
- Canthidium (Eucanthidium) subdopuncticolle* Howden y Young, 1981.  
Distribución geográfica: Panamá; Costa Rica.
- Canthidium (Eucanthidium) tenebrosum* Howden y Young, 1981.  
Distribución geográfica: Panamá; Costa Rica.
- Canthidium (Eucanthidium) thalassinum* Erichson, 1847.  
Distribución geográfica: Perú; Brasil.
- Canthidium (Eucanthidium) tricolor* Balthasar, 1939.  
Distribución geográfica: Guayana Francesa.
- Canthidium (Eucanthidium) trinodosum* Bohemann, 1858.  
Distribución geográfica: Brasil.
- Canthidium (Eucanthidium) variolosum* Howden y Young, 1981.

Distribución geográfica: Panamá.  
*Canthidium (Eucanthidium) vespertinum* Howden y Young, 1981  
Distribución geográfica: Panamá; Costa Rica.

## AGRADECIMIENTOS

Las fotografías que ilustran este trabajo han sido realizadas en un microscopio electrónico de barrido JEOL JSM 35 por Yolanda Hornelas, del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México, y el M. en C. Mario Enrique Favila, del Instituto de Ecología, a quienes se agradece profundamente su colaboración.

## BIBLIOGRAFIA CITADA

- Balthasar, V.** 1939, Neue *Canthidium*-Arten. (8. Beitrag zur Kenntniss der Scarabaeiden der neotrop. Region). *Ent. Nachrichtenbl.* 13 (3-4):111-140.
- Boucomont, A.** 1928. Coprophages d'Amérique du Sud nouveaux ou peu connus. *Bull. Soc. Ent. France.* 12:186-200.
- Edmonds, W.D. y G. Halffter.** 1978. Taxonomic review of immature dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Syst. Ent.* 3:307-331.
- Erichson, W.F.** 1847. Conspectus insectorum coleopterorum quae in Republica Peruvia observata sunt. *Arch. Naturg.* 13:67-185.
- Halffter, G.** 1977. Evolution of nidification in the Scarabaeinae. *Quaest. Ent.* 13:231-253.
- Halffter, G. y W.D. Edmonds.** 1982. The Nesting Behavior of Dung Beetles (Scarabaeinae) An Ecological and Evolutive Approach. *Publs. Instituto de Ecología, México.* 10:176 pp.
- Harold, E. von.** 1867 a. Zur Kenntniss der Gattung *Canthidium* und ihrer nächsten Verwandten. *Col. Heft.* 1:1-61.

**Harold, E. von.** 1867b. Nachtrag zur Bearbeitung der Gattung *Canthidium*. *Col. Hefte*. II:60-93.

**Howden, H.F. y O.P. Young.** 1981. Panamanian Scarabaeinae: Taxonomy, Distribution, and Habits (Coleoptera, Scarabaeidae). *Contrib. Amer. Ent. Inst.* 18 (1):1-204.

**Lucas, R.** 1920. Catalogus alphabeticus generum et subgenerum Coleopterorum orbis terrarum totius, pars 1, 696 pp. Berlin.

**Martínez, A., G. Halffter y F.S. Pereira.** 1964. Notes on the genus *Canthidium* Er. and allied genera. Part I. (Col. Scarabaeidae). *Studia Ent.* 7(1-4):161-178.

**Preudhomme de Borre, A.** 1886. Liste des lamellicornes laparostictiques recueillis par feu Camille van Volxem pendant son voyage au Brésil et à La Plata en 1872. Suivie de la description de dix huit espèces nouvelles et un genre nouveau. *Ann. Soc. Ent. Belgique*. 30:103-120.

**Vulcano, M.A., F.S. Pereira y A. Martínez.** 1976. Notas sobre Scarabaeoidea Americana (Col. Lamellicornia). *Studia Ent.* 19(1-4):515-530.

**Figura 1**

*Canthidium (Canthidium) dispar* Harold. Borde posterior del pronoto mostrando las impresiones oblongas que son la forma de marginación más característica del subgénero *Canthidium*.

**Figura 2**

Un detalle de la fotografía anterior a mayor aumento.

**Figuras 3 y 4**

*Canthidium (Canthidium) manni* Arrow. Dos vistas del ápice del élitro mostrando las estrías VIII y IX inmediatamente por encima del repliegue epipleural. La estría IX es continuación de la estría I o estría sutural; la estría VIII es prolongación de la estría II.

**Figure 1**

*Canthidium (Canthidium) dispar* Harold. Posterior margin of the pronotum showing the elongate impressions which are the most characteristic type of margination in the subgenus *Canthidium*.

**Figure 2**

An enlarged detail of the previous photograph.

**Figures 3 and 4**

*Canthidium (Canthidium) manni* Arrow. Two views of the elytrum apex showing the striae VIII and IX right above the epipleural fold. The stria IX is the continuation of stria I or sutural stria; the stria VIII is the extension of stria II.



1



3



2



4

**Figuras 6 y 7**

*Canthidium (Canthidium) latipleurum* Preudhomme. Dos vistas con distinta inclinación de la región apical de los élitros mostrando la doble estría (estrias VIII y IX) en el surco superior al repliegue epipleural. En esta especie la doble estría se distingue con precisión sólo en un pequeño tramo del ápice elitral, en el resto la estría IX se confunde con la VIII.

**Figura 8**

*Canthidium (Canthidium) dispar* Harold. Apice del élitro a gran aumento. La estría VIII claramente se desprende de la estría II por el contrario la estría IX está poco definida en la parte apical y se nota más dentro del surco supra epipleural.

**Figura 9**

Borde posterior del pronoto, en vista subcaudal, de una especie no descrita del subgénero *Eucanthidium*, mostrando la falta de puntos distintos a los del resto de la superficie, o de un surco paralelo al margen que bordeen o marginen el borde.

**Figures 6 and 7**

*Canthidium (Canthidium) latipleurum* Preudhomme. Two views with different slope of the apical part of the elytra showing the double stria (striae VIII and IX) in the upper depression of the epipleural fold. In this species the double stria is distinguished with accuracy only in a short portion of the elytral apex, while in the rest they are united.

**Figure 8**

*Canthidium (Canthidium) dispar* Harold. Greatly enlarged elytrum apex. Stria VIII clearly follows from stria II. On the contrary stria IX cannot be clearly seen in the apical part. It can be noticed beyond the elytrum apex in the supra epipleural depression.

**Figure 9**

Subcaudal view of the pronotum posterior margin in a non described species of the subgenus *Eucanthidium* showing the lack of special punctuation or of a parallel margination.



6



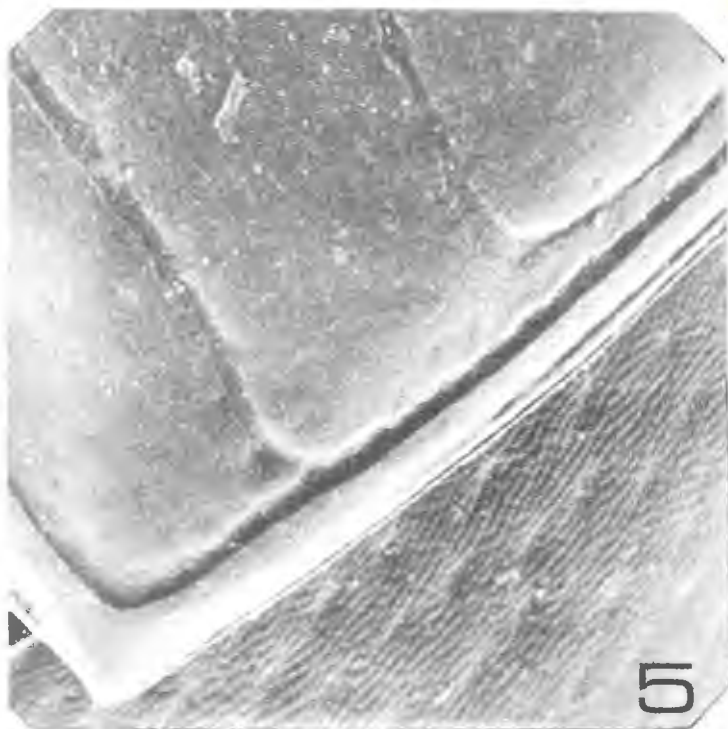
8



7



9



**Figura 5**

*Canthidium (Canthidium) manni* Arrow. Detalle a mayor aumento de la misma estructura de la figura 3. Véase claramente como están individualizadas las dos estrías VIII y IX.

**Figure 5**

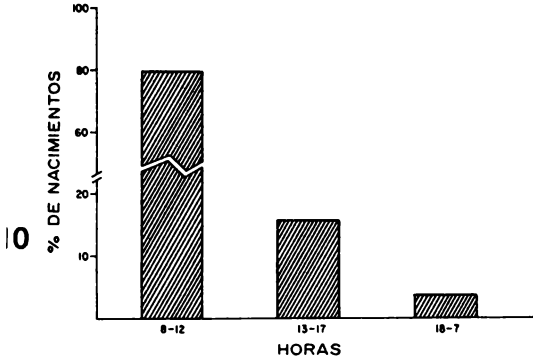
*Canthidium (Canthidium) manni* Arrow. Enlarged detail of the same structure in figure 3. This figure clearly shows how the two strias VIII and IX are individualized.



# FE DE ERRATAS

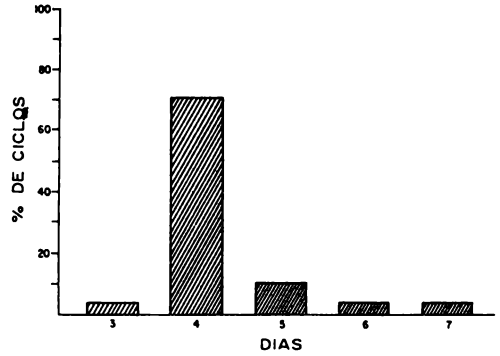
En el acta número 16

**Apareció**



**Figura 2**

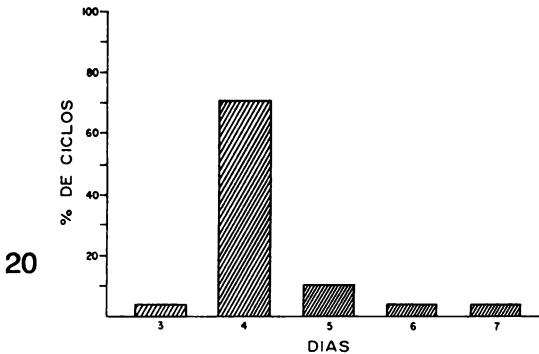
**Debió aparecer**



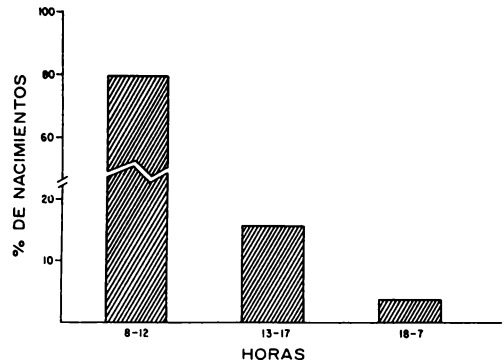
**Figura 2**

Duración del ciclo estral de *Peromyscus alstoni*. La muestra examinada fue de 118.

Duración del ciclo estral de *Peromyscus alstoni*. La muestra examinada fue de 118.



**Figura 6**



**Figura 6**

Frecuencia del parto de *Peromyscus alstoni* en relación con la hora del día.  
Los animales se mantuvieron en condiciones constantes de luz (10:14 h).

Frecuencia del parto de *Peromyscus alstoni* en relación con la hora del día.  
Los animales se mantuvieron en condiciones constantes de luz (10:14 h).