

## ESCARABAJOS COPROFAGOS DE UN ESCENARIO GANADERO TIPOICO DE LA REGION DE LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MEXICO: IMPORTANCIA DEL PAISAJE EN LA COMPOSICION DE UN GREMIO FUNCIONAL

Enrique MONTES DE OCA

Instituto de Ecología, A.C. Apdo. Postal 63  
Xalapa 91000, Veracruz MEXICO  
E-mail: montesen@ecologia.edu.mx

### RESUMEN

Se estudió un gremio de nueve especies de escarabajos coprófagos de hábitos crepusculares y nocturnos que está asociado a un ambiente ganadero típico de zonas tropicales. Se analizaron la influencia de algunos elementos del paisaje y de su conformación en la distribución y abundancia de estas especies así como en el mantenimiento de la riqueza del gremio. Este gremio asume su papel ecológico en el ambiente creado por las actividades ganaderas y por la disponibilidad de estiércol. La persistencia y coexistencia de las especies no dominantes con las dominantes son facilitadas por la calidad y cantidad de cobertura de los elementos del paisaje y de su conformación. Los procesos del paisaje son muy importantes para *Onthophagus batesi* ante la posible presión competitiva de especies de áreas abiertas como *Digitonthophagus gazella* y de especies favorecidas por diferentes grados de cobertura como *Ateuchus illaesum* y *Copris laeviceps*. El enriquecimiento de este gremio mediante la conformación de un paisaje adecuado, contribuiría a una mayor funcionalidad del gremio de escarabajos del estiércol que se integrase a un manejo ganadero sustentable en la región de Los Tuxtlas.

**Palabras Clave:** Escarabajos coprófagos, paisaje ganadero, Los Tuxtlas, diversidad funcional.

### ABSTRACT

A guild of nine crepuscular/nocturnal dung beetle species associated to a typical cattle ranching environment of the tropical regions was studied. The influence of some of the landscape elements and its conformation on the abundance and distribution of these species was analyzed. The defined guild plays an ecological role in this environment promoted by the cattle ranching activities and the dung supply. The maintenance and coexistence of the non dominant with the dominant species are facilitated by the structure and cover quality of the landscape elements and their spatial conformation. Landscape processes are important for *Onthophagus batesi* before the probable competitive action exerted by open-area species such as *Digitonthophagus gazella* and species adapted to more shady places like *Ateuchus illaesum* and *Copris laeviceps*. Enrichment of the guild by mean of a suitable conformation of the landscape could help to improve the functional role of the dung beetles contributing to the sustainability of cattle management in Los Tuxtlas.

**Key Words:** Dung beetles, cattle-ranching landscape, Los Tuxtlas, functional diversity.

## INTRODUCCION

Los escarabajos de la subfamilia Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) son insectos que utilizan generalmente el excremento de herbívoros para su alimentación y reproducción (Halffter & Edmonds 1982). En los bosques tropicales americanos es además particularmente importante la especialización de algunas especies hacia la necrofagia, el uso de cuerpos fructíferos de hongos y frutos en descomposición, así como la utilización de excremento de mamíferos omnívoros e incluso del de aves y reptiles (Halffter & Matthews 1966, Howden & Young 1981, Young 1981, Halffter 1991, Estrada *et al.* 1993). La diversificación de estas preferencias surgida probablemente por la limitada disponibilidad de excremento y de su naturaleza, efímera y distribuida en parches, constituye a su vez una de las formas de reparto de recurso que contribuye a mantener un importante número de especies en estos hábitats (Halffter & Matthews 1966, Howden & Young 1981, Peck & Forsyth 1982, Gill 1991, Hanski & Cambefort 1991a). Esta diversidad se ve afectada por la destrucción, fragmentación y aislamiento de los remanentes de bosque que lleva consigo la disminución o eliminación de las especies de vertebrados que suministran el recurso requerido por los escarabajos copro-necrófagos. Los efectos se traducen en cambios en la composición y estructura de la comunidad de escarabajos, con una modificación de la riqueza y abundancia relativa de las especies que lleva incluso a la desaparición y cambio en la dominancia de algunas de ellas (Howden & Nealis 1975, Klein 1989, Halffter *et al.* 1992). Por otra parte, aunque las causas del éxito en el establecimiento de las especies introducidas dentro de una comunidad nativa no han sido estudiadas experimentalmente, algunos estudios parecen sustentar de manera preliminar que la mayor diversidad que presenta una comunidad de escarabajos coprófagos la hace más resistente a ser invadida por especies foráneas (Lobo 2000). Los cambios en estructura y diversidad de las comunidades de escarabajos del disturbio ocasionado por prácticas agropecuarias y en general de uso del suelo en los bosques tropicales, antes más continuos, podrían facilitar el establecimiento de especies introducidas mediante la creación de microambientes susceptibles de ser mejor aprovechados que las especies nativas debido a mayor adaptación a las nuevas condiciones de paisaje creadas (Lobo & Montes de Oca 1994, Montes de Oca 1993, Montes de Oca & Halffter 1995, 1998).

En el caso particular del bosque tropical perennifolio representado en la Estación Biológica de Los Tuxtlas de la UNAM, Lobo y Morón (1993) muestran un cambio de la dominancia en la comunidad de escarabeidos copro- necrófagos por especies más generalistas que conlleva la desaparición y disminución de ciertas especies propias del bosque afectando así la diversidad observada en dos

períodos de muestreo (1971-1978 vs. 1984-1990). Por su parte Estrada *et al.* (1998) han mostrado que la riqueza específica de escarabajos copro-necrófagos de los fragmentos de bosque tropical de la región de Los Tuxtlas está más relacionada con el grado de aislamiento de los fragmentos y menos con el área de los fragmentos. Asimismo el número de especies disminuye y las abundancias relativas de varias especies cambia en distintos hábitats generados por la actividad humana para la agricultura y la ganadería. A menor grado de diversidad estructural de la vegetación menor riqueza de especies y mayor dominancia de pocas especies de escarabajos (Estrada *et al.* 1998).

Con las prácticas agropecuarias en Los Tuxtlas las áreas de bosque han sufrido un proceso de transformación cuyo resultado es un paisaje heterogéneo caracterizado por mosaicos de remanentes de bosque, de vegetación secundaria y campos de cultivo inmersos en grandes extensiones de pastizales utilizados como potreros (Guevara *et al.*, 1997). Esta situación hace necesario el estudio de las comunidades de escarabajos del estiércol adaptadas a la estructura y dinámica del paisaje actual. Aspectos tales como la configuración de los elementos del paisaje, la cantidad de estiércol disponible como recurso por la presencia del ganado y la flexibilidad de algunas especies de escarabajos coprófagos para responder a estas nuevas condiciones deben ser tomadas en cuenta no sólo en términos de una diversidad estructural sino también de una diversidad funcional, entendida ésta como la eficiencia que presentan algunas especies de escarabajos para utilizar el estiércol del ganado y contribuir a una mayor reincorporación al suelo.

En este trabajo se analiza la persistencia y coexistencia de algunas especies de escarabajos coprófagos asociadas a un paisaje ganadero típico de Los Tuxtlas en el que se toma en cuenta la influencia de diferentes elementos de este paisaje heterogéneo en la distribución y abundancia de algunas especies de escarabajos coprófagos así como en la diversidad funcional del gremio. Entender la importancia de los diferentes elementos del paisaje para el mantenimiento de la diversidad de escarabajos del estiércol es fundamental para el manejo del área con fines agropecuarios.

## **MATERIAL Y METODOS**

**Zona de estudio.** Se trabajó en una área que abarca la orilla noreste de la Estación de Biología Tropical (EBT) "Los Tuxtlas" y los potreros adyacentes a ella (Fig. 1). La EBT, dependiente de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), está ubicada en la ladera Este del Volcán San Martín y a 4 km del Golfo de México. En la Estación se conserva uno de los pocos manchones de bosque tropical perennifolio poco perturbado que aún se encuentran en la región de Los

Tuxtlas y el cual, representa actualmente el remanente más septentrional de ese tipo de vegetación en América. Esta región ha sido sometida a una deforestación extensiva por la ampliación de la frontera agropecuaria. Tales actividades han permitido una configuración del paisaje con fragmentos de selva, corredores de vegetación riparia, cercas vivas, potreros y árboles aislados que es típica en los alrededores de la EBT (Guevara *et al.* 1997). Las características climáticas, geológicas, fisiológicas y de vegetación de Los Tuxtlas pueden consultarse en Soto & Gama (1997), Martín-Del Pozzo (1997), Guevara *et al.* (1994) e Ibarra-Manríquez *et al.* (1997).

**Trabajo de campo.** Se llevaron a cabo tres muestreos de campo en diferentes meses y años: 1-3/VI/1993, 23-25/VIII/1995 y 20-22/VII/1996. Estos tres períodos están incluidos en la época de mayor actividad de los Scarabaeinae que en las regiones tropicales se caracteriza por ser la más húmeda y cálida del año (Cambefort 1984, Halffter 1991).

Para el primer muestreo se estableció una línea de 21 trampas pitfall con cebo separadas 12 a 15m entre sí, conformando un transecto de aproximadamente 275 m de largo que se inició 50 m dentro del bosque y siguiendo hacia fuera de él, con dirección norte-noreste, atravesando la orilla del bosque y dos potreros (Fig. 1). La disposición de este transecto permitió establecer varios sitios como bordes de bosque, ambientes riparios con diferentes grados de cobertura, bordes de pastizal y pastizal que se consideran elementos del paisaje típico de esta zona. Las trampas pitfall cebadas (modelo CSR, Lobo *et al.* 1988) consisten en un bote de plástico con capacidad de un litro que fue enterrado a ras del suelo lleno de tierra. La boca del bote (diám = 120 mm) estaba cubierta con una tela de gallinero de tejido hexagonal (35 x 25 mm de luz) sujeta a la pared externa de la boca del bote. Sobre la tela y a nivel del suelo se colocó estiércol vacuno de apariencia fresca ( $\pm 2$  horas de haber sido defecado) y que fue previamente homogeneizado. Las trampas fueron colocadas durante el primer día y el cebo se colocó después de las 1700 hrs. La primera revisión se hizo por la mañana del día siguiente. Este procedimiento se repitió del 2 al 3 de junio.

El segundo muestreo consistió en la colocación de un conjunto de seis trampas, cada uno en cinco de los sitios señalados en la figura 1 y que se describen a continuación: I) Borde 1 (B-1 en Fig. 1).- Final de la vereda de Lyell de la Estación, es la orilla de la estación que llega a su límite norte. Representa la orilla del bosque o acahual viejo con vegetación alta. La vereda es estrecha y no hay incidencia de ganado dentro o cerca de ella, II) Borde 2 (B-2 en Fig. 1).- Franja angosta (10-12 m de ancho) en el que se encuentra un borde de bosque ripario limitado externamente, por un camino de terracería de 4-5 m de ancho e

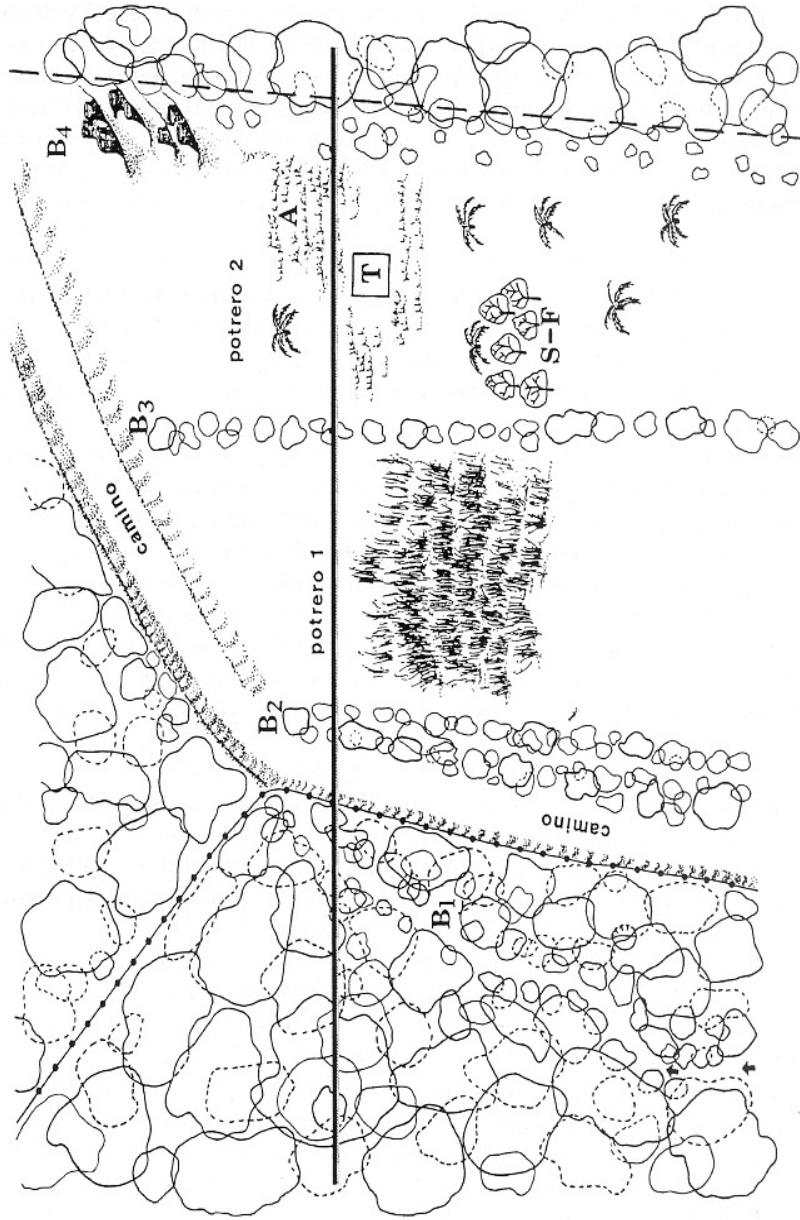


Figura 1

Esquema que muestra de izquierda a derecha una orilla de la Estación de Biología Tropical (EBT) Los Tuxtla y los potreros adyacentes a ella. El transecto realizado en 1993 (línea gruesa) inició dentro de la EBT con dirección norte y pasando por los sitios B-1, B-2, Potrero 1, B-3, Potrero 2 y B-4. Los sitios denominados de Borde (B-1 a B-4) y el techo translucido (T) fueron utilizados en el estudio de 1995, mientras que los sitios A, S-F, T y B-4 se utilizaron en el estudio realizado en 1996 (ver Material y Métodos).

internamente por un potrero con pasto alto (40-50 cm de altura). El B-2 representa el límite del potrero pero el sitio más cercano al bosque, III) Borde 3 (B-3 en Fig. 1).- Una franja muy angosta de árboles (< 5 m de ancho), algunos de los cuales forman parte de la cerca viva que divide dos áreas de potreros; por un lado el de pasto alto mencionado anteriormente y por el otro, un potrero de pasto más corto (20-30 cm de altura). IV) Borde 4 (B-4 en Fig. 1).- Franja arbolada más ancha, de cobertura similar a la del B-2 pero más irregular debido a la tala de algunos árboles altos. Este borde constituye el límite del potrero de pasto corto y es el sitio más alejado de la EBT, y V) Además, con el objeto de ver si el bloqueo de la insolación directa en el pastizal que cambia las condiciones microclimáticas de un sitio, se colocó un techo translúcido de 3x3.8x2.3 m (Environsshade, Mod. Veranda Plus) en el potrero de pasto corto, a una distancia equidistante de B-3 y B-4. Este sitio que conformó una sombra artificial se le ha designado como T en la figura 1.

En el tercer muestreo, realizado en 1996, cada conjunto de seis trampas se colocó en los siguientes sitios de la figura 1: I) Borde 4 (B-4).- El mismo sitio que se utilizó el año anterior. Sin embargo hay que señalar que en esta segunda ocasión la franja arbolada era más angosta debido a la tala de árboles. Obsérvese en la figura 1 la línea punteada en el extremo derecho del potrero 2 que representa el cambio de anchura de la cobertura vegetal entre el año anterior y éste, II) Sitio sombreado por árboles frutales (S-F).- Se ocupó una área central entre dos hileras de árboles (Mango y Ciruelo) que mantienen un cierto grado de cobertura. III) Sombra artificial (T).- Se utilizó el techo especificado anteriormente ubicándolo en el potrero de pasto corto, a una distancia equidistante de B-3 y B-4, y IV) Sitio abierto (A).- Es una área ubicada en una parte totalmente expuesta a la insolación en el potrero 2.

Del conjunto de seis trampas empleado en cada sitio durante los muestreos de 1995 y 1996 tres de ellas fueron como las descritas para el muestreo de 1993 y que llamaremos trampas con tierra (*tr*), y tres que llamaremos trampas con agua (*ag*). Estas últimas son una modificación con el mismo principio del modelo CSR (Lobo *et al.* 1988, Veiga *et al.* 1989). La diferencia en el funcionamiento de estos dos tipos de trampas es que en *tr* la emigración de los escarabajos atraídos es posible mientras que en *ag* no lo es. El uso de los dos tipos de trampas permitirían, en principio, inferir la dinámica de inmigración y emigración hacia o del recurso dependiendo del sitio en que se encuentren colocadas (Lobo & Montes de Oca 1997). Ambos tipos de trampas se colocaron entre las 17.30 y 18.30 hrs del primer día de cada muestreo y se revisaron entre las 8.30 y 10.30 hrs del día siguiente. Este procedimiento se repitió del segundo al tercer día.

Durante los días en que se efectuaron los muestreos de los tres períodos no se registraron condiciones ambientales adversas, como lluvia o fuertes vientos, que afectaran la funcionalidad de las trampas. La corta duración de los muestreos

realizados permitió disminuir los efectos de grandes fluctuaciones de condiciones climáticas en el comportamiento de las diferentes poblaciones. Todos los individuos colectados durante el primer día de cada muestreo fueron retenidos vivos para ser después liberados una vez concluido el trabajo de campo.

**Métodos.** Se registraron la riqueza de especies y abundancia de cada una de ellas por día y períodos de muestreo. Para el muestreo de 1993 se compararon las abundancias con pruebas para dos muestras y se analizaron las distribuciones de abundancia a lo largo del transecto entre los dos días utilizando la prueba Kolmogorov-Smirnov. Los datos obtenidos en los muestreos de 1995 y 1996 se transformaron a  $\log(x+1)$  para efectuar análisis de varianza (ANOVA) considerando los siguientes factores: día, sitio y tipo de trampa tomando como variables dependientes la abundancia conjunta de las especies predominantes y la de cada una de ellas. Una vez llevados a cabo los ANOVA que proporcionaran los efectos significativos en la respuesta de cada una de las especies, se consideró el efecto de la abundancia de las otras especies como covariables. Para efectuar los análisis estadísticos se utilizó Statistica (StatSoft 1999).

## RESULTADOS

En el Cuadro 1 se muestran las especies, la abundancia media de captura por trampa de cada una de ellas y el número total de individuos colectados en cada uno de los muestreos realizados. De las once especies de escarabajos que son atraídos por el excremento de vaca utilizado como cebo, seis especies prevalecieron durante los tres muestreos realizados, tres especies se mantuvieron en dos de los muestreos y dos especies se colectaron en uno sólo de los muestreos (Cuadro 1). Las especies dominantes por su abundancia fueron: *Onthophagus batesi* Howden & Cartwright, la especie introducida *Digitonthophagus gazella* (F.) y *Copris lugubris* Boheman. El porcentaje de colecta de estas tres especies en conjunto representó el 87, 96 y 99% respectivamente para cada período de muestreo efectuado. *Copris laeviceps* Harold, *Dichotomius carolinus* (L.), *Eurysternus caribaeus* (Herbst), *Eurysternus mexicanus* Harold, *Ateuchus illaesum* Harold y *Ontherus mexicanus* Harold, fueron las otras especies que con menor abundancia se mantuvieron en el área de estudio durante los muestreos realizados. Estas nueve especies pueden constituirse entonces en un gremio de escarabajos con actividad crepuscular-nocturna que utilizan el excremento de vaca disponible en el área.

**Cuadro 1**

Media de captura de once especies de Scarabaeinae coprófagos, obtenida en tres muestreos de campo realizados en una orilla de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas. Se indica la captura media por especie y el total de individuos obtenidos en el primero (D1), segundo (D2) y en los dos días (DD) de cada fecha de colecta.

	Junio 1993			Agosto 1995			Julio 1996		
	D1	D2	DD	D1	D2	DD	D1	D2	DD
<i>O. batesi</i>	11.4	8.6	10.0	39.7	9.6	24.6	33.3	8.8	21.0
<i>D. gazella</i>	2.1	4.8	3.4	11.3	18.8	15.0	14.2	11.5	12.8
<i>C. lugubris</i>	1.4	1.0	1.2	7.7	6.8	7.3	4.9	2.5	3.7
<i>C. laeviceps</i>	1.7	0.5	1.1	1.1	0.9	1.0	0.1	0.2	0.1
<i>A. illaesum</i>	0.8	0.9	0.8	0.4	0.2	0.3	--	--	--
<i>D. carolinus</i>	0.2	0.1	0.2	0.7	0.2	0.5	0.1	0.2	0.2
<i>E. caribaeus</i>	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	--	0.1
<i>E. mexicanus</i>	--	--	--	0.1	0.1	0.1	0.1	--	0.1
<i>O. mexicanus</i>	--	--	--	0.1	0.1	0.1	0.1	--	0.1
<i>Ph. endymion</i>	--	--	--	0.1	--	0.1	--	--	--
<i>Ph. sallei</i>	--	--	--	0.1	--	0.1	--	--	--
No. trampas	21	21	<b>42</b>	30	30	<b>60</b>	24	24	<b>48</b>
No. ind.	371	336	<b>707</b>	1846	1103	<b>2949</b>	1271	556	<b>1827</b>
Media captura	17.7	16.0	<b>16.8</b>	61.5	36.8	<b>49.2</b>	52.9	23.2	<b>38.0</b>

**Abundancia.** No hubo diferencias significativas en el número de individuos colectados por trampa en el transecto entre los dos días en junio de 1993 (prueba de t para muestras dependientes:  $t=0.470$ , 20 gl.,  $p=0.643$ ). Sin embargo, de las cinco especies mejor representadas, *D. gazella* y *C. laeviceps* sí mostraron diferencias significativas en su abundancia entre los dos días ( $t=-3.891$ , 9 gl.,  $p<0.01$  y  $t=3.187$ , 11 gl.,  $p<0.01$ , respectivamente), aumentando del primero al segundo día para *D. gazella* y disminuyendo entre estos días para *C. laeviceps*. Por su parte *O. batesi*, *C. lugubris* y *A. illaesum* no tuvieron diferencias en sus abundancias por trampa entre los dos días en el transecto ( $t=0.984$ , 20 gl.,  $p=0.337$ ;  $t=0.788$ , 10 gl.,  $p=0.449$ ;  $t=-0.203$ , 6 gl.,  $p=0.846$  respectivamente).

Del material colectado en el muestreo de 1995, hubo una reducción del 40% en el número de individuos y dos especies menos (los *Phanaeus*) en el segundo día con respecto al primero (Cuadro 1). Con la excepción de *D. gazella* todas las especies disminuyeron de abundancia entre estos dos días; *O. batesi* (75%), los *Copris* (12%), *Ateuchus* (53%), *D. carolinus* (70%), *E. caribaeus* (83%) y *E. mexicanus* (25%), mientras que la abundancia de *D. gazella* registró un incremento del 66%.



No obstante los cambios de abundancia observados en porcentaje, *C. laeviceps*, *D. carolinus* ni *Ateuchus* mostraron diferencias significativas en la cantidad de individuos entre los días (Mann-Whitney:  $Z$  (aprox. normal con corrección de continuidad)= 0.00,  $p_{(2)}=1.00$ ;  $Z=0.146$ ,  $p_{(2)}=0.8836$ ;  $Z=0.612$ ,  $p_{(2)}=0.5403$  para cada especie respectivamente).

Las tres especies dominantes por su abundancia mantuvieron de manera conjunta una proporción similar en los dos días de colecta pero el cambio de abundancia fue significativo sólo para *O. batesi* (ANOVA,  $F_{(1,40)}=33.957$ ,  $p<0.001$ ), marginalmente significativo para *D. gazella* ( $F_{(1,39)} = 3.954$ ,  $p=0.054$ ) y no significativo para *C. lugubris* ( $F_{(1,39)}=0.515$ ,  $p=0.477$ ).

Del total obtenido en el muestreo de 1996, hubo una reducción del 56% en el número de individuos colectados y tres especies menos (los *Eurysternus* y *Ontherus*) en el segundo día con respecto al primero (Cuadro 1). Las tres especies de la proporción mayoritaria disminuyeron en número entre el primer y el segundo días: *O. batesi* en un 73%, *D. gazella* en un 19% y *C. lugubris* en un 49%, con lo cual se obtuvo una diferencia significativa en la colecta conjunta de estas tres especies entre ambos días (ANOVA,  $F_{(1,32)}=14.057$ ,  $p<0.001$ ) pero sólo significativa para *O. batesi* ( $F_{(1,32)}=43.61$ ,  $p<0.001$ ) y *C. lugubris* ( $F_{(1,32)} = 5.973$ ,  $p<0.05$ ) no así para *D. gazella* ( $F_{(1,32)}=0.002$ ,  $p=0.998$ ).

**Distribución.** Se presentó una distribución diferencial de algunas de las especies a lo largo del transecto de 1993 (Fig. 2). *Onthophagus batesi* fue la única especie que se encontró en todas las trampas a lo largo del transecto aparentemente sin importar el grado o calidad de cobertura. Asimismo fue la única especie cuya distribución de abundancia a lo largo del transecto fue diferente entre los dos días consecutivos (Kolmogorov-Smirnov =0.25,  $N=42$ ,  $p<0.001$ ) (Fig. 2).

*Digitonthophagus gazella* (trampas 9 a 18) y *C. lugubris* (trampas 9 a 19) se mostraron similarmente limitados a sitios abiertos o con menor cobertura, obteniéndose correlaciones positivas de sus distribuciones a lo largo del transecto (Spearman,  $r_s=0.838$ ,  $p<0.001$ ). Por su parte, *Ateuchus illaesum* (trampas 1 a 5, 8 y 21) y *C. laeviceps* (trampas 1 a 8 y 18 a 21) se encontraron en sitios con mayor cobertura ( $r_s=0.667$ ,  $p<0.01$ ), aunque entre ellas parece ser que *Ateuchus* fue más sensible a tal condición (Fig. 2). Estas dos últimas especies mostraron correlaciones negativas con *D. gazella* ( $r_s=-0.875$ ,  $p<0.001$  para *C. laeviceps* y  $r_s=-0.6150$ ,  $p<0.01$  para *Ateuchus*) y con *C. lugubris* ( $r_s=-0.826$ ,  $p<0.001$  para *C. laeviceps* y  $r_s=-0.664$ ,  $p<0.01$  para *Ateuchus*). *Onthophagus batesi* no tuvo ninguna relación en su distribución en el transecto con respecto a otras especies con excepción de *Ateuchus* con quien mostró una correlación negativa ( $r_s=-0.652$ ,  $p<0.01$ ).

Las variaciones en el número de especies y de individuos entre los diferentes sitios de colecta de 1995 se muestran en la figura 3. La mayor riqueza de especies se encontró en tres de los cinco sitios con ocho especies disminuyendo a seis en B-3 y a cinco en T. Tres especies se encontraron en todos los sitios; *O. batesi*, *D. carolinus* y *E. mexicanus*, siendo muy numerosa la primera. Por su parte, *D. gazella*, *C. lugubris* y *E. caribaeus* se encontraron en cuatro de los cinco sitios; las primeras dos especies, numerosas también, estuvieron ausentes en B-1 mientras que la tercera estuvo ausente de T. Tanto *C. laeviceps* como *Ateuchus* se encontraron en los sitios cercanos al bosque (B-1 y B-2) y *laeviceps* también se encontró en B-4 (Fig. 3).

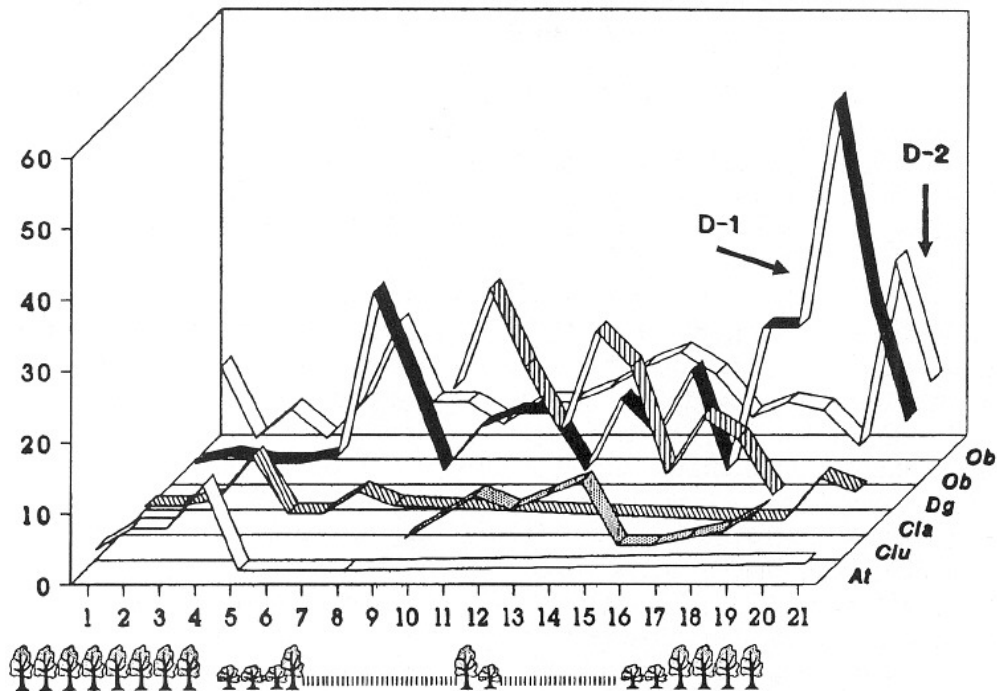


Figura 2

Distribución del número de individuos de *Ateuchus illaesum* (At), *Copris lugubris* (Clu), *Copris laeviceps* (Cla), *Digitonthopagus gazella* (Dg) y *Onthophagus batesi* (Ob) colectados por trampa en el transecto efectuado en Junio de 1993. En la parte inferior del eje x se presenta un perfil que representa el recorrido del transecto correspondiente a los diferentes elementos señalados en la Figura 1. Con excepción de *Ob* el número graficado corresponde a la suma de individuos obtenidos en los dos días de muestreo. Para *Ob*, quien fue la única especie que mostró diferencias significativas en su distribución entre los dos días de muestreo (ver Resultados), se graficó el número de individuos en el primero (D-1) y el segundo (D-2) días.

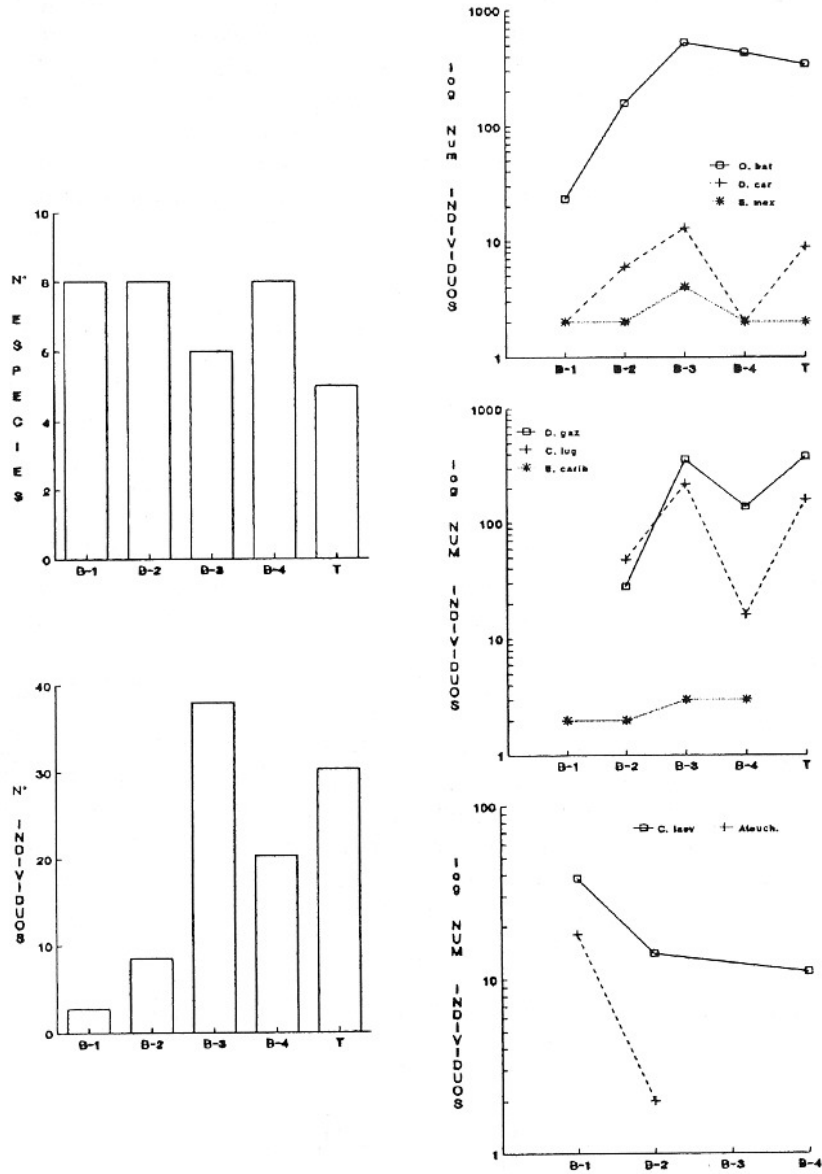


Figura 3

Gráficas que muestran la distribución del número de especies, del porcentaje de colecta y de ocho especies de Scarabaeinae coprófagos en los diferentes sitios de muestreo utilizados en Agosto de 1995.

La abundancia conjunta de las tres especies dominantes en sitios alejados del bosque (B-3, T y B-4) fue significativamente mayor que en B-1 y B-2 quienes a su vez fueron diferentes entre sí (ANOVA,  $F_{(4,40)}=55.109$ ,  $p<0.001$ , Tukey  $p<0.05$ ). La abundancia de *O. batesi* difirió significativamente entre los sitios siendo más alta en T, B-3 y B-4 y menor en B-1. Las abundancias obtenidas en T y en B-2 no fueron significativamente distintas entre sí pero las de este último con B-3 y B-4 si lo fueron ( $F_{(4,40)}=21.261$ ,  $p<0.001$ , Tukey  $p<0.05$ ). *D. gazella* también mostró diferencias significativas entre los cuatro sitios en que se colectó siendo mayor su abundancia en B-3 y T, menor en B-2 e intermedia en B-4 ( $F_{(4,39)}=31.424$ ,  $p<0.001$ , Tukey  $p<0.05$ ), sin embargo su distribución de abundancia fue diferente entre los días (DIAxSITIO  $F_{(4,39)}=9.592$ ,  $p<0.001$ ). Por su parte *C. lugubris* mostró diferencias significativas con respecto a los cuatro sitios, con mayor abundancia en T y B-3 y abundancia más baja en B-2 y B-4 ( $F_{(4,39)}=13.766$ ,  $p<0.001$ , Tukey  $p<0.05$ ). También la distribución de abundancia de esta especie fue diferente entre los días (DIAxSITIO  $F_{(4,39)}=2.874$ ,  $p<0.05$ ).

Las variaciones en el número de especies y de individuos entre los diferentes sitios de colecta de 1996 se muestran en la figura 4. La mayor riqueza de especies fue obtenida en B-4 con ocho especies reduciéndose a 4 especies en los tres sitios restantes. Exclusivamente en B-4 se encontraron tres especies: *O. mexicanus*, *E. caribaeus* y *C. laeviceps*. Por su parte *E. mexicanus* se colectó tanto en B-4 como en T, sitios más cercanos entre sí. *D. carolinus*, a diferencia de las tres especies dominantes que se encontraron en todos los sitios, no se colectó en T (Fig. 4).

Al parecer los sitios utilizados en este muestreo de 1996 no influyeron en la colecta conjunta de las tres principales especies (ANOVA,  $F_{(3,32)}=1.020$ ,  $p=0.397$ ). Sin embargo para cada especie por separado los sitios si mostraron un efecto significativo; *O. batesi* fue más abundante en S-F y B-4, sitios con menor exposición a la insolación directa que en A y T ( $F_{(3,32)}=44.09$ ,  $p<0.001$ , Tukey  $p<0.05$ ), mientras que las abundancias de *D. gazella* y *C. lugubris* son menores en S-F y B-4 que en los sitios más expuestos A y T ( $F_{(3,32)}=17.939$ ,  $p<0.001$ ;  $F_{(3,32)}=5.156$ ,  $p<0.01$ , Tukey  $p<0.05$ , respectivamente).

**Covariaciones.** El efecto de una covariable no se estimó hasta que se llevó a cabo el análisis de la respuesta de la variable a los factores (día, sitio y tipo de trampa). Al considerar como covariable la abundancia de una especie sobre otra en los ANOVA, sólo se encontró una covariación significativa entre *D. gazella* y *C. lugubris* en el muestreo de 1995 ( $F_{(1,39)}=13.968$ ,  $p<0.001$ ,  $R=0.514$ ).

**Tipo de trampa.** En general, el tipo de trampa utilizado en 1995 y 1996 influyó en la abundancia de colecta de las tres especies predominantes tanto de manera conjunta ( $F_{(1,40)}=8.112$ ,  $p<0.01$  y  $F_{(1,32)}=97.214$ ,  $p<0.001$  respectivamente) como

para cada especie por separado (*D. gazella*:  $F_{(1,39)}=31.135$ ,  $p<0.001$  y  $F_{(1,32)}=25.393$ ,  $p<0.001$ ; *O. batesi*:  $F_{(1,40)}=4.390$ ,  $p<0.05$  y  $F_{(1,32)}=119.35$ ,  $p<0.001$ ; *C. lugubris*:  $F_{(1,32)}=36.619$ ,  $p<0.001$ ). En todos los casos en que se mostraron diferencias significativas, la colecta en trampas *ag*, que impiden la emigración fue mayor que en trampas *tr* que la facilitan. La única excepción fue para *C. lugubris* cuya abundancia no fue influenciada por el tipo de trampa en 1995 ( $F_{(1,39)}=1.644$ ,  $p=0.207$ ). El día y el sitio influyeron en el efecto del tipo de trampa para *D. gazella* en 1995 (DIAxTIPTPA  $F_{(1,39)}=6.134$ ,  $p<0.05$ ; SITIOxTIPTPA  $F_{(4,39)}=7.480$   $p<0.001$ ), para *O. batesi* en 1996 (DIAxTIPTPA  $F_{(1,32)}=13.37$ ,  $p<0.001$ ; SITIOxTIPTPA  $F_{(3,32)}=7.00$   $p<0.001$ ) y sólo el día para *C. lugubris* en 1996 (DIAxTIPTPA  $F_{(1,32)}=4.282$ ,  $p<0.05$ ).

## DISCUSION

Riqueza del gremio. Las once especies colectadas durante los muestreos efectuados representan entre el 31 y el 34% de los Scarabaeinae copro-necrófagos que se han encontrado en la EBT y zona de influencia (ver Lobo & Morón 1993, Favila & Díaz 1997, Morón y Blackaller 1997, Estrada *et al.*, 1998). Con el diseño de colecta empleado en este trabajo se colectaron las dos especies de *Phanaeus* (*endymion* y *sallei*) que han sido colectados en el interior y borde del bosque siempre en baja frecuencia, aún empleando otro diseño y esfuerzo de colecta, y por lo cual han sido consideradas como raras (Morón 1979, Lobo & Morón 1993, Favila & Díaz 1997, Morón y Blackaller 1997). Los hábitos diurnos de dos especies que son comunes en los pastizales de esa zona, *Canthon* (*C. indigaceus chiapas* Robinson y *Onthophagus landolti* Harold, no hicieron posible su colecta en los muestreos realizados en este trabajo. En este tipo de pastizales las especies crepusculares y nocturnas son más numerosas y en general de mayor tamaño que las diurnas teniendo una mayor dominancia en el uso del recurso (Montes de Oca 1994). De las once especies colectadas nueve pueden considerarse como las que tienen un papel importante en este tipo de paisajes representativo de la región debido a su afinidad por el estiércol de vaca y su permanencia mantenida por los elementos que conforman el paisaje.

**Efectos de la heterogeneidad y disponibilidad de estiércol.** Dada la dependencia que los Scarabaeinae en el trópico tienen a la cobertura vegetal que les proporciona las condiciones microclimáticas adecuadas (Halffter 1991), la creación de un ambiente heterogéneo debido a la incursión de actividades productivas reduce la diversidad alfa de Scarabaeinae copro-necrófagos asociados a la vegetación primaria (Howden & Nealis 1975, Klein 1989, Halffter *et al.* 1992). No

obstante, los elementos de un paisaje y su configuración como el de los alrededores de la EBT, influyen en la distribución, abundancia y la persistencia de varias especies de escarabajos coprófagos, permitiendo así la coexistencia de algunas especies sobrevivientes en los remanentes de bosque con las especies más especializadas de áreas abiertas facilitando el mantenimiento de cierto grado de diversidad.

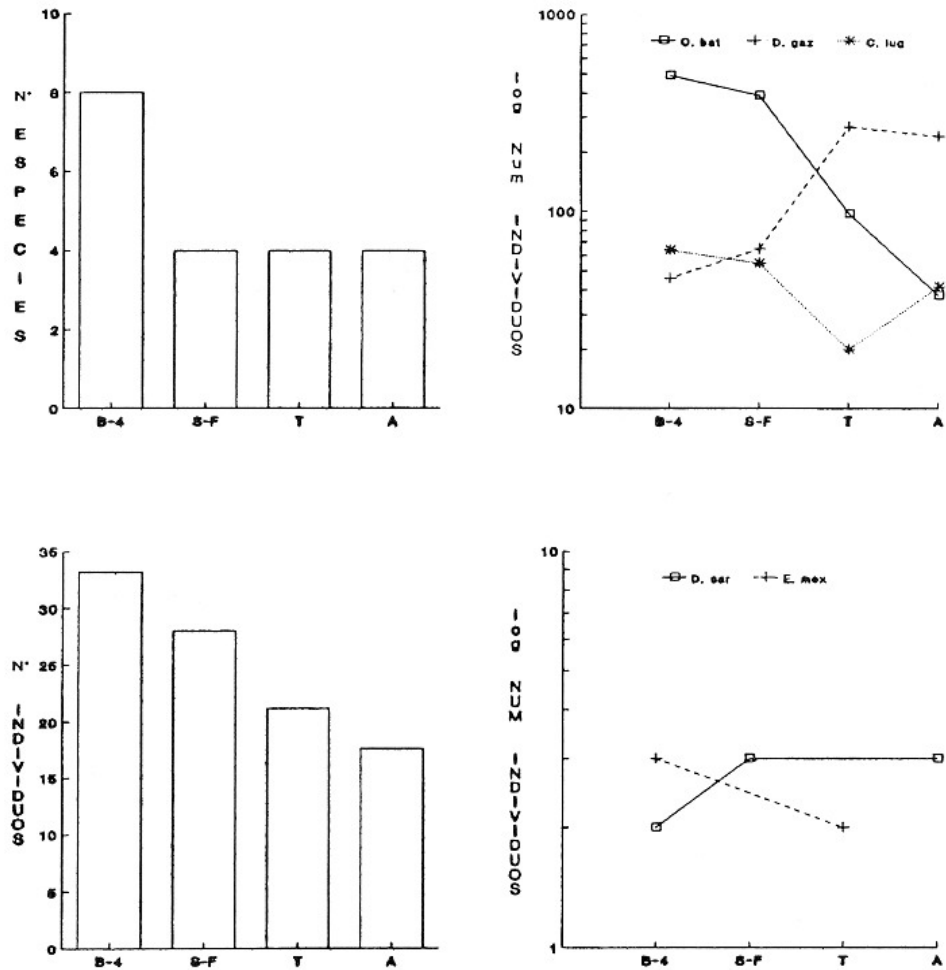


Figura 4

Gráficas que muestran la distribución del número de especies, del porcentaje de colecta y de cinco especies de Scarabaeinae coprófagos en los diferentes sitios de muestreo utilizados en Julio de 1996.

Siempre y cuando exista una conformación adecuada en el paisaje, al reducido gremio de escarabajos coprófagos de áreas abiertas de Los Tuxtlas constituido por *C. (C.) indigaceus chiapas* Robinson, *O. batesi*, *D. gazella*, *C. lugubris* y *Onthophagus landolti* Harold (ver Favila y Díaz 1997), se adicionan elementos asociados al bosque como son *Ateuchus illaesum*, *Copris laeviceps* y *Ontherus mexicanus* y se hace más regular la presencia de dos especies de *Eurysternus*. En el caso de *Copris laeviceps* y *Eurysternus caribaeus*, especies que se mantienen en sitios con cierta cobertura, se hace evidente uso de ambientes riparios o hasta de cercas vivas como corredores. Así mismo, *E. mexicanus* que coloniza sitios con mínimos requerimiento de cobertura aprovecha las condiciones proporcionadas por la sombra de árboles aislados (o de sombras artificiales). El uso de los diferentes elementos del paisaje permiten ampliar su área de forrajeo y pueden incluso resultar indispensables para el mantenimiento de sus poblaciones como parece ser el caso de *Onthophagus batesi*. La ocurrencia común y abundancia de esta especie está facilitada por el paisaje, pero cuya dinámica dentro de él muy probablemente está determinada por la influencia de otras especies como *D. gazella* y *C. lugubris*. Cuando no existe una configuración del paisaje como en Los Tuxtlas y ante una dominancia de estas dos últimas especies, la abundancia y persistencia de *O. batesi* se ve muy disminuida o marginalizada, como ya ha ocurrido en Palma Sola, región de Laguna Verde, Ver. (Montes de Oca 1993, 1994; Montes de Oca & Halffter 1995).

Estrada *et al.* (1998) encontraron que el número de especies de escarabajos copro-necrófagos varía en relación a la complejidad estructural de la vegetación de diferentes hábitats generados por las actividades agropecuarias. A menor complejidad del hábitat, menor diversidad de escarabajos, sin embargo, estos autores registraron en hábitats poco complejos como cercas vivas y pastizal, especies como *Canthon femoralis* Chevrolat, *C. (Glaphyrocantion) euryscelis* Bates, *C. (Glaphyrocantion) viridis vazquezae* Martínez, Halffter & Halffter, *Canthidium centrale* Boucomont y *Coprophanaeus (C.) telamon corythus* Harold que son consideradas propias del bosque o borde del bosque (Favila y Díaz 1997). Por otra parte *Canthon (C.) indigaceus chiapas* Robinson no fue registrado en los mismos hábitats simplificados aún cuando es una especie abundante en los pastizales. Estos registros pueden haberse debido al tipo de cebo empleado por Estrada *et al.* (1998) consistente en una mezcla de excrementos de vaca, caballo y perro con la idea de emular las excretas de mamíferos herbívoros y omnívoros del bosque. Este cebo pudo haber influido en la tasa de captura de las diferentes especies, principalmente aquellas encontradas fuera del bosque. *Onthophagus batesi* fue la única de las 36 especies registradas que se encontró en los nueve hábitats muestreados por Estrada *et al.* (1998).

La disponibilidad de estiércol en sitios con diferente grado de cobertura permitió observar que la atracción a especies de bosque hacia los bordes está más restringida a los sitios cercanos al bosque (como B-1 y B-2) o que presentan una calidad de cobertura similar a la del bosque (como B-4). Tal es el caso de *Ateuchus illaesum*, *Ontherus mexicanus* y *Copris laeviceps*. Las dos especies de *Eurysternus* colonizaron el recurso bajo un requerimiento mínimo de cobertura (como B-3 y T). El caso extremo en el cual la oferta de recurso es más importante que el grado de cobertura ofrecido por los sitios aquí considerados lo muestra *Dichotomius carolinus*. Por su parte, especies de áreas abiertas como *Copris lugubris* y *Digitonthophagus gazella*, que no se encontraron en B-1, llegan al recurso disponible en los límites de los otros bordes siendo mayor su abundancia en sitios con menor cobertura (B-3, T, S-F) que en B-2 y B4. Para *Onthophagus batesi* parece no haber un patrón definido. Su variación entre los sitios se reflejó en una mayor abundancia hacia los sitios con menor cobertura o distantes del bosque (como B-3, B-4 y T), como se observó en el estudio realizado en 1995, o bien, en los sitios sin exposición directa (como B-4 y S-F) como los utilizados en el estudio de 1996 (ver Figs. 3 y 4).

La diferencia en disponibilidad de estiércol en sitios abiertos con respecto a sitios con densa cobertura vegetal, favorece la dominancia de especies asociadas a ambientes abiertos. Al ofrecer recurso en las orillas de los bordes, el estiércol atrae tanto a especies propias de bosque como a especies de áreas abiertas favoreciendo el encuentro de mayor número de especies. Así, es posible la persistencia de especies asociadas al bosque pero que tienen mayor tendencia a la coprofagia más que a la necro o saprofagia, la cual es predominante en las especies exclusivas del interior de los bosques. Ya que la actividad ganadera produce un recurso que también adiciona nuevos miembros a la comunidad, la forma en que se realiza esta actividad productiva debe ir encaminada a facilitar esos procesos del paisaje que contribuyan al incremento en la diversidad beta.

Estos resultados ponen de manifiesto el papel de la conectividad, los procesos del paisaje y el efecto de los corredores que influyen en los cambios de distribución y dinámica de los animales para el uso del recurso (Merriam 1991, Malanson 1993). Además de los efectos demográficos, las interacciones entre conectividad y frecuencia de extinciones locales y recolonizaciones puede tener efecto en la genética de las poblaciones, por lo cual los planes de manejo deben elaborarse de acuerdo a la comprensión de las poblaciones en parche y sus recursos (Merriam 1991).

**Coexistencia.** La segregación espacial que facilita la coexistencia de *D. gazella* y *O. batesi* en un paisaje heterogéneo como Los Tuxtlas puede ser el resultado del comportamiento e interacciones entre las tres especies que forman la proporción



mayoritaria del gremio, y no de una selección *a priori* del microhábitat o boñiga (Lobo & Montes de Oca 1994). Algunas observaciones que permiten suponer la vulnerabilidad de *O. batesi* frente a las otras especies dominantes (principalmente *D. gazella*) se basan en su alta variabilidad en abundancia y distribución mostradas en los tres muestreos realizados: 1) *O. batesi* fue la única especie que se encontró en todas las trampas a lo largo del transecto de 1993 sin importar el grado o calidad de cobertura, 2) fue la única especie cuya distribución a lo largo del transecto fue diferente entre los días sin que hubiese un cambio de su abundancia pero que estuvo acompañado del incremento de abundancia de *D. gazella* del primer al segundo días, 3) en los muestreos realizados en 1995 y 1996, hubo disminución en la abundancia de captura de *O. batesi* entre días consecutivos, aún cuando parece que *O. batesi* es una especie muy abundante en la región (Estrada *et al.*, 1998). Aunque esta disminución podría explicarse por el efecto de muestreo sucesivo o repetitivo que lleva a un agotamiento o reducción de las poblaciones (Lobo *et al.*, 1998) o bien se deba a efectos "digging-in" (escarbado-remoción) (Greenslade 1973), estos efectos no se presentan en ningún caso para *D. gazella* quien no registró cambios en su abundancia en los muestreos de 1995 y 1996 o incluso incrementó su abundancia de un día para otro en 1993. La variabilidad en la abundancia y distribución de *O. batesi* estaría más relacionada con la presencia de otras especies que con su dependencia hacia determinados sitios. La dominancia de otras especies adaptadas a ambientes abiertos (*D. gazella* y *C. lugubris*) o a sitios con cobertura (*Ateuchus*) posiblemente hace que *O. batesi* ocupe los sitios menos requeridos por las otras especies.

Las covariaciones mostradas por *D. gazella* y *C. lugubris* indican la similitud en sus requerimientos para la explotación del recurso. A pesar de que la abundancia de *C. lugubris* entre los días fue más baja que las de *O. batesi* y *D. gazella*, se ha visto que cuando existe un abrupto incremento en la abundancia de *C. lugubris* (como cuando ocurre su emergencia masiva) su covariación con respecto a *D. gazella* resulta negativa (Montes de Oca 1994). Bajo estas circunstancias de superioridad numérica, *C. lugubris* actúa como un competidor superior sobre *D. gazella* (Montes de Oca 1994) y es posible entonces que lo haga también sobre *O. batesi*.

*Dichotomius carolinus* es una de las pocas especies que no presenta una gran dependencia del grado de cobertura de los diferentes elementos del paisaje ni de la presencia de otras especies de escarabajos, su ocurrencia tan sólo depende de la disponibilidad de estiércol.

**Colonización del recurso.** El hecho de que en las trampas con agua que impiden la emigración haya un mayor número de individuos capturados que en las trampas con tierra indica que en la dinámica de colonización del recurso hay una tendencia

natural de que algunos individuos no necesariamente se queden en él. Las causas pueden ser variadas, además de las condiciones microclimáticas que rodean al recurso y de la tolerancia de las especies a determinadas condiciones, también las diferencias en la habilidad competitiva entre las especies (velocidad de secuestro del recurso, estado fisiológico, grado de agregación, estrategia de explotación, etc..) deben influir en los procesos densodependientes intra- e interespecíficos que determinan la selección del microhabitat (Landin 1961, Holter 1979, Yasuda 1987, Hanski & Cambefort 1991a, Lobo & Montes de Oca 1997). La cobertura vegetal influye en la emigración de *D. gazella*; a mayor cobertura mayor emigración de las trampas, e incluso, con una alta densidad en la cobertura vegetal (como el sitio representado aquí como B-1) no hay siquiera llegada de individuos. La detección de condiciones microclimáticas no favorables provocan su salida del mojón o evitan su colonización. *Copris lugubris* muestra un comportamiento de búsqueda más uniforme que *D. gazella* en áreas grandes como la utilizada en 1995. *Onthophagus batesi* quien se encuentra en todos los sitios sin importar el grado de cobertura, puede verse afectado en su comportamiento de búsqueda y colonización cuando algunos sitios son muy demandados por especies de áreas abiertas como *D. gazella* y *C. lugubris* como ocurrió en 1996.

**Funcionalidad.** La eficiencia en el desempeño del papel ecológico de los escarabajos coprófagos en los potreros de Los Tuxtlas, dependerá de la configuración del paisaje que permita una mayor diversidad a través de la coexistencia de especies de bosque que utilicen los corredores (o incluso los árboles aislados como puentes) con las especies de áreas abiertas y la incorporación de las especies introducidas con alta eficiencia en el enterramiento de estiércol vacuno. La funcionalidad de esta diversidad tendrá que ver con la tolerancia a cierto grado de cobertura, el comportamiento de colonización de las boñigas (inmigración-emigración), la estrategia de explotación y la capacidad de desplazamiento de cada especie.

La insaturación del gremio de escarabajos coprófagos asociado a la actividad ganadera, sugerida por lo reducido de su composición, así como por el uso incompleto del recurso, ha facilitado el establecimiento y dominancia de las especies introducidas como *D. gazella* (Montes de Oca & Halffter 1995, 1998). Actualmente una segunda especie con actividad diurna, *Euoniticellus intermedius* (Reiche), se encuentra en proceso de incorporación al gremio en la región de Los Tuxtlas (Montes de Oca, *obs. pers.*), con lo cual se esperaría mayor contribución al uso más eficiente del estiércol disponible y a la funcionalidad del gremio de escarabajos coprófagos del pastizal (Montes de Oca & Halffter 1998).

Ya que la facilitación de la fertilidad y productividad en los pastizales derivada de la actividad de los escarabajos coprófagos es conocida (Bornemissza &

Williams 1970, Fincher *et al.* 1981, Cambefort 1986, Rougon *et al.* 1988), se puede sugerir que el incremento de su diversidad funcional puede generar una fertilidad diferencial en mosaico entre sitios ocupados por los distintos elementos del paisaje (árboles aislados, bordes de corredores riparios y de cercas vivas). De este modo habrá distintas probabilidades de establecimiento y crecimiento de plántulas germinadas de semillas dispersadas por aves, cuya presencia y actividad a su vez, obedecen también a los procesos del paisaje (ver Guevara & Laborde 1993). De aquí que es importante considerar la posibilidad de estudiar el papel que pueden jugar los escarabajos asociados a los ambientes ganaderos como dispersores secundarios de semillas, como ha sido estudiado para especies del interior del bosque (Estrada & Coates-Estrada 1991, Shepherd & Chapman 1998, Feer 1999). La regeneración de la cobertura vegetal en este escenario heterogéneo del trópico húmedo, es un proceso que ya se ha comenzado a demostrar en Los Tuxtlas (Guevara *et al.* 1986, 1992, 1994). Es posible que la acción de los escarabajos coprófagos contribuya de algún modo en los procesos de regeneración de la cobertura vegetal dentro de los potreros. La incorporación de los escarabajos del estiércol a las prácticas de manejo debe ser considerada y su contribución a la sustentabilidad del sistema productivo generador de este tipo de paisajes, estará en función de la configuración del paisaje mismo.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradezco los comentarios y sugerencias que a este manuscrito efectuaron dos árbitros anónimos. El material de 1993 fue obtenido de manera conjunta con el Dr. Jorge M. Lobo y la ayuda de Eva Blanco. Agradezco a Héctor Hugo Delgado Nogueira y Víctor Molina Ortíz por su ayuda en el campo durante 1995 y 1996 respectivamente, así como a Alma Beatriz Gámez Osuna por la elaboración de la Figura 1. El presente trabajo es una contribución al proyecto CONABIO FB532/K038: Parámetros para medir la Biodiversidad y su cambio. Etapa III.- Consolidación de métodos, que se lleva a cabo en el Departamento de Ecología y Comportamiento Animal.

#### LITERATURA CITADA

- Bornemissza, G.F. & C.H. Williams.** 1970. An effect of dung beetle activity on plant yield. *Pedobiología* 10(1): 1-7.
- Cambefort, Y.** 1984. Étude écologique des Coléoptères Scarabaeidae de Côte d'Ivoire. *Trav. Cherch. Lamto* 3: 1-294.
- \_\_\_\_\_. 1986. Rôle des coléoptères Scarabaeidae dans l'enfouissement des excréments en savane guinéenne de Côte-d'Ivoire. *Acta Oécol./Oécol. General.* 7(1): 17-25.

- Estrada, A. & R. Coates-Estrada.** 1991. Howling monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 13: 459-474.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, A. Anzures D. & P. Cammarano.** 1998. Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas. *J. Trop. Ecol.* 14: 577-593.
- Estrada, A., G. Halffter & R. Coates-Estrada.** 1993. Dung beetles attracted to mammalian herbivore (*Alouatta palliata*) and omnivore (*Nasua narica*) dung in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 9: 45-54.
- Favila, M.E. & A. Díaz.** 1997. Escarabajos coprófagos y necrófagos. Pp. 383-384. In: González-Soriano, E., R. Dirzo y R.C. Vogt. (Eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM, México.
- Feer, F.** 1999. Effects of dung beetles (Scarabaeidae) on seed dispersed by howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the French Guianan rain forest. *J. Trop. Ecol.* 15: 129-142.
- Fincher, G.T., W.G. Monson & G.W. Burton.** 1981. Effects of cattle feces rapidly buried by dung beetles on yield and quality of coastal Bermudagrass. *Agr. J.* 73: 775-779.
- Gill, B. D.** 1991. Dung beetles in Tropical American Forests, Pp. 211-229. In: Hanski, I. & Y. Cambefort (Eds.). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Greenslade, P.J.M.** 1973. Sampling ants with pitfall traps: digging-in effect. *Insects Soc.* 20: 343-353.
- Guevara, S. & J. Laborde.** 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio* 107/108: 319-338.
- Guevara, S. J. Laborde, D. Liesenfeld & O. Barrera.** 1997. Potrerros y ganadería. Pp. 43-58. In: González-Soriano, E., R. Dirzo y R.C. Vogt. (Eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM, México.
- Guevara, S., J. Meave, P. Moreno-Casasola & J. Laborde.** 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures. *J. Veget. Sc.* 3: 655-664.
- Guevara, S., J. Meave, P. Moreno-Casasola, J. Laborde & S. Castillo.** 1994. Vegetación y Flora de potrerros en la Sierra de Los Tuxtlas, México. *Acta Bot. Mex.* 28: 1-27.
- Guevara, S., S. Purata & E. Van der Maarel.** 1986. The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. *Vegetatio* 66: 77-84.
- Halffter, G.** 1991. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomol. Mex.* 82: 195-238.
- Halffter, G. & W.D. Edmonds.** 1982. *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae): an ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecología, México, D.F., 176 pp.
- Halffter, G., M.E. Favila & V. Halffter.** 1992. A comparative study of the structure of the scarab guild in mexican tropical rain forests and derived ecosystems. *Folia Entomol. Mex.* 84: 131-156.
- Halffter, G. & E.G. Matthews.** 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomol. Mex.* 12-14: 1-312.
- Hanski, I. & Y. Cambefort.** 1991a. Resource partitioning. Pp. 330-349. In: Hanski, I. & Y. Cambefort (Eds.). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton, N.J.

- \_\_\_\_\_. 1991b. *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton, N.J., 481 pp.
- Holter, P.** 1979. Abundance and reproductive strategy of the dung beetle *Aphodius rufipes* (L.) (Scarabaeidae). *Ecol. Entom.* 4: 317-326.
- Howden, H.F. & V.G. Nealis.** 1975. Effects of clearing in a tropical rain forest on the composition of the coprophagous scarab beetle fauna (Coleoptera). *Biotropica* 7(2): 77-83.
- Howden, H.F. & O.P. Young.** 1981. Panamanian Scarabaeinae: Taxonomy, distribution, and habits (Coleoptera, Scarabaeidae). *Contr. Amer. Entomol. Inst.* 18: 1-204.
- Ibarra-Manríquez, M. Martínez-Ramos, R. Dirzo & J. Núñez-Farfán.** 1997. La Vegetación. Pp. 61-85. In: González-Soriano, E., R. Dirzo & R.C. Vogt. (Eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM, México,
- Klein, B.C.** 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia. *Ecology* 70(6): 1715-1725.
- Landin, B.O.** 1961. Ecological studies on dung-beetles (Col. Scarabaeidae). *Opusc. Entomol. Suppl.* XIX: 228 pp.
- Lobo, J.M.** 2000. Species diversity and composition of dung beetle (Coleoptera: Scarabaeoidea) assemblages in North America. *The Canad. Entomol.* 132(3): 307-321).
- Lobo, J.M., J.-P. Lumaret & P. Jay-Robert.** 1998. Sampling dung beetles in the French mediterranean area: effects of abiotic factors and farm practices. *Pedobiologia* 42: 252-266.
- Lobo, J.M., F. Martin-Piera & C.M. Veiga.** 1988. Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeoidea (Col.). I. Características determinantes de su capacidad de captura. *Rev. Écol. Biol. Sol* 25(1): 77-100.
- Lobo, J.M. & E. Montes de Oca.** 1994. Distribución local y coexistencia de *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) y *Onthophagus batesi* Howden & Cartwright, 1963 (Coleoptera: Scarabaeidae). *Elytron* 8: 117-127.
- \_\_\_\_\_. 1997. Spatial microdistribution of two introduced dung beetle species *Digitonthophagus gazella* (F.) and *Euoniticellus intermedius* (Reiche) (Coleoptera Scarabaeidae) in an arid region of northern Mexico (Durango, Mexico). *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 71: 17-32.
- 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. *G. it. Ent.* 6: 391-406.
- Malanson, G.P.** 1993. *Riparian Landscapes*. Cambridge University Press, Great Britain, 296 pp.
- Martin-Del Pozzo, A.L.** 1997. Geología. pp. 25-31. In: González-Soriano, E., R. Dirzo & R.C. Vogt. (Eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM, México.
- Merriam, G.** 1991. Corridors and connectivity: animal populations in heterogeneous environments. Pp. 133-142. In: Saunders, D.A. and R.J. Hobbs (eds.). *The role of corridors. Nature Conservation 2*. Surrey Beatty & Sons Publ., Australia.
- Montes de Oca, E.** 1993. Comparación de la comunidad local de Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae) de una zona de la región de Laguna Verde, Veracruz, después de 20 años. *Memorias I Reunión de investigadores sobre fauna veracruzana*, pp. 17-18.

- \_\_\_\_\_. 1994. Distribuciones temporal y espacial en las etapas iniciales de colonización del gremio de escarabajos coprófagos cavadores de un pastizal tropical (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Tesis de Maestría en Ciencias*, ENCB-IPN, México, 149 pp.
- Montes de Oca, E. & G. Halffter.** 1995. Daily and seasonal activities of a guild of the coprophagous, burrowing beetle (Coleoptera Scarabaeidae Scarabaeinae) in tropical grassland. *Trop. Zool.* 8: 159-180.
- \_\_\_\_\_. 1998. Invasion of Mexico by two dung beetles previously introduced into the United States. *Stud. Neotrop. Fauna & Environm.* 33: 37-45.
- Morón, R.M.A.** 1979. Fauna de coleópteros lamelicornios de la Estación de Biología Tropical, "Los Tuxtlas", Veracruz, UNAM, México. *An. Inst. Biol. UNAM (Serie Zool.)* 50 (1): 375-454.
- Morón, M.A. & J. Blackaller.** 1997. Melolonthidae y Scarabaeidae. Pp. 227-243 *In:* González-Soriano, E., R. Dirzo y R.C. Vogt. (Eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM, México.
- Peck, S.B. & A. Forsyth.** 1982. Composition, structure, and competitive behaviour in a guild of ecuadorian rain forest dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). *Can. J. Zool.* 60: 1624-1634.
- Rougon, D., C. Rougon, J. Trichet & J. Levieux.** 1988. Enrichissement en matière organique d'un sol sahélien au Niger par les insectes coprophages (Coleoptera, Scarabaeidae). *Rev. Écol. Biol. Sol* 25(4): 413-434.
- Shepherd, V.E. & C.A. Chapman.** 1998. Dung beetles as secondary seed dispersers: impact on seed predation and germination. *J. Trop. Ecol.* 14: 199-215.
- Soto, M. & L. Gama.** 1997. Climas. Pp. 7-23. *In:* González-Soriano, E., R. Dirzo & R.C. Vogt. (Eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM, México.
- Statistica** (1999). StatSoft, Inc. Tulsa OK, USA
- Veiga, C.M., J.M. Lobo & F. Martin-Piera.** 1989. Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeoidea (Col.). II. Análisis de efectividad. *Rev. Écol. Biol. Sol* 26(1): 91-109.
- Yasuda, H.** 1987. Reproductive properties of two sympatric dung beetles, *Aphodius haroldianus* and *A. elegans* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Res. Pop. Ecol.* 179-187.
- Young, O.P.** 1981. The attraction of neotropical Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) to reptile and amphibian fecal material. *Coleopt. Bull.* 345-348.

*Recibido: 19 de junio 2000*

*Aceptado: 22 de noviembre 2000*