

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO
DIVISION DE AGRONOMÍA
DEPARTAMENTO DE BOTÁNICA



Actividad Diaria y Preferencia Trófica del Ensamblaje de Escarabajos (Coleóptera:
Scarabaeidae: Scarabaeinae) en la Reserva de la Biosfera Selva el Ocote,
Chiapas, México

Por

OLGA LIDIA RUIZ GOMEZ

Tesis

Presentada como requisito parcial para obtener el título de:

INGENIERO EN AGROBIOLOGÍA

Saltillo, Coahuila, México

Marzo, 2013

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO
DIVISIÓN DE AGRONOMÍA
DEPARTAMENTO DE BOTÁNICA

Actividad Diaria y Preferencia Trófica del Ensamblaje de Escarabajos (Coleoptera:
Scarabaeidae: Scarabaeinae) en la Reserva de la Biosfera Selva el Ocote,
Chiapas, México

Por:

OLGA LIDIA RUIZ GÓMEZ

Tesis

Presentada como requisito parcial para obtener el título de:

INGENIERO EN AGROBIOLOGÍA

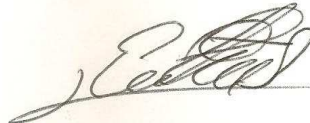
Aprobada




M.C. Sofía Comparán Sánchez
Asesor Principal



MC. Benigno Gómez y Gómez
Coasesor



Dr. Ernesto Cerna Chávez
Coasesor



Dr. Leobardo Bañuelos Herrera
Coordinador de la División de Agronomía

Coordinación
de Agronomía
Saltillo, Coahuila, México
Marzo, 2013

DEDICATORIAS

A Dios:

Por ser mi amigo más fiel, porque siempre ha estado conmigo, en mis alegrías, tristezas, retos, triunfos y derrotas, gracias por enseñarme a ver tus maravillas en muchas cosas, una de ellas los insectos que siendo tan pequeños son un mundo tan complejo y a la vez hermoso. Por poner personas tan especiales a lo largo de mi vida y que de una u otra forma están involucrados en este logro.

A ti mami:

Que eres una de las personas a quien más amo y admiro, tu espíritu de guerrera y tu fortaleza para enfrentar las adversidades de la vida han sido mi inspiración y mi ejemplo para ser un buen humano. No hay forma de agradecerte todo tu amor, toda una vida de lucha y sacrificios para el bien de tus hijos. Te amo gordita linda.

A mi muy pronto esposo:

Por ser mi apoyo incondicional en todo momento, gracias por todo tu amor, por creer y confiar en mí. Cerramos una etapa e iniciaremos una hermosa aventura para siempre, te AMO, gracias por existir en vida.

A mis hermanos y sobrinos:

Por todo el apoyo en el transcurso de mi vida, por que juntos en familia hemos luchado y enfrentado las pruebas de la vida. Gracias por todos los momentos increíbles, que me inspiran para salir adelante y nunca darme por vencida.

A todos ustedes gracias por darme el privilegio de dedicarles este logro que empezamos juntos y que hoy vemos realizado.

AGRADECIMIENTOS

A todos los que hicieron posible este trabajo de investigación:

Al M. en C. Benigno Gómez y Gómez:

Por darme la oportunidad de realizar esta investigación, gracias por tu paciencia y aclarar siempre mis dudas, por todo el apoyo incondicional durante este trabajo, sobre todo por confiar en mí y por tu amistad verdadera.

Al M. en C. Juan Manuel Delgado Solano:

Por compartirme sus conocimientos, tiempo y dedicación, sobre todo por responder a mis dudas en los análisis de datos.

Al M. en C. Leonardo Delgado:

Por su gran apoyo en la identificación de los ejemplares, por la codirección, revisiones y comentarios sobre este trabajo.

Al Doc. Antonio Muñoz Alonso:

Por permitirme trabajar en el proyecto de la REBISO, por sus sabios consejos y sobre todo por sus enseñanzas en campo.

A la M. en C. Sofía Comparan:

Por su amistad y acompañamiento en mi estancia en la Universidad, por todo su apoyo en largo proceso de la tesis.

Al Doc. Ernesto Cerna Chaves:

Por acceder a ser mi asesor, por sus acertados comentarios que permitieron mejorar sustancialmente el presente manuscrito.

A mis compañeros y amigos de ECOSUR:

Principalmente a Nallely y Gibran por su ayuda incondicional en campo y laboratorio, sobre todo por hacer más fácil nuestras largas jornadas de trabajo.

A M en C. Eder Mora (IEXA), M. en C. Leonardo Delgado (IEXA) y M. en C. Benigno Gómez (ECO-SC-E):

Especialistas que dedicaron parte de su tiempo para la identificación del material biológico.

A M en C. Eduardo Chamé.

Por sus acertados comentarios en la tesis, sobre todo por ayudarme en los análisis de preferencia trófica.

El colegio de la Frontera Sur (ECOSUR):

A su personal, por recibirme siempre con las puertas abiertas y a quien debo gran parte de formación profesional.

Al proyecto:

Restauración y manejo sustentable en la Reserva de la Biosfera “Selva el Ocote” (PIE APVA12RBEO10) por los fondos otorgados para la realización de este estudio.

A MI ALMA TERRA MATER:

Por brindarme una formación profesional de excelencia, mediante todo el cuerpo académico, llenando de conocimientos y valores toda mi persona.

A mis amigos (as):

Porque sé que gracias a ellos conozco lo que es la verdadera amistad, valor importante en mi vida.

INDICE DE CONTENIDO

CONTENIDO	PAG
DEDICATORIA	III
AGRADECIMIENTOS	IV
ÍNDICE DE CONTENIDO	VI
RESUMEN	VII
INTRODUCCIÓN	1
Objetivos.....	4
Hipótesis.....	5
REVISION DE LITERATURA	6
Orden Coleoptera.....	6
Familia Scarabaeidae.....	6
Subfamilia Scarabaeinae.....	7
Morfología de los Scarabaeinae.....	7
Patrones de distribución.....	10
Diversidad.....	10
Reproducción y Nidificación.....	11
Ritmos de Actividad Diaria.....	15
Preferencia trófica.....	16
Importancia ecológica y agropecuaria.....	16
Antecedentes.....	18
MATERIALES Y MÉTODOS	19
Área de estudio.....	19
Trabajo de campo.....	20
Trabajo de laboratorio.....	22
Análisis de datos.....	23
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	29
CONCLUSIONES	53

RESUMEN

Los escarabajos rodadores pertenecen a la familia Scarabaeidae, los cuales presentan una fuerte competencia por el recurso alimenticio, debido a la baja agregación espacial y al carácter efímero del mismo. Un mecanismo que puede contribuir a diluir la competencia es la segregación temporal, conduciendo a una especialización en las horas de actividad.

El objetivo de este trabajo fue analizar la actividad diaria en un ensamblaje de escarabajos en la Selva tropical perennifolia, localizada en el Noroeste de Chiapas México. Se realizaron cinco salidas de campo (Abril, Agosto, Octubre, Diciembre, 2011 y Febrero, 2012), con duración de seis días. Los muestreos se realizaron en dos hábitats (cultivo de café y selva mediana).

Se instalaron 36 trampas pitfall por sitio dispuestas en transectos lineales, con una distancia entre trampa de diez metros aproximadamente, alternando los cebos: tentáculos de calamar, (necrotrampas), estiércol bovino y porcino, (coprotrampas). Se efectuaron monitoreos sistemáticos cada tres horas por el transcurso de 72h. Se registraron 35 especies, representadas en 12 géneros, la Selva fue el hábitat con mayor riqueza y abundancia, por otra parte la variación estacional, la abundancia y la riqueza de especies no fueron dependientes de las

precipitaciones. Los escarabajos nocturnos y crepusculares fueron más abundantes que los diurnos y otros presentaron horas de actividad específica evidenciando el problema de tomar tiempos de captura muy amplios donde se pierde el detalle de la restricción horaria. Los cebos empleados no mostraron diferencias significativas en cuanto a la abundancia pero si, en especies exclusivas para cada sebo.

Palabras claves: Actividad diaria, Preferencia trófica, Ensamblaje, Reserva de la Biosfera Selva el Ocote.

INTRODUCCION

Todos los organismos poseemos un mecanismo fisiológico para medir el tiempo, que se conoce como *reloj biológico*. Esto se manifiesta como la capacidad de fijar y repetir funciones a intervalos de aproximadamente 24 h aun en ausencia de luz (Margalef, 1982; Odum, 1972). La existencia de un reloj biológico representa una serie de propiedades interesantes, a) son poco sensibles a cambios térmicos, b) permite la organización en el uso de los recursos, adaptada a un ritmo diario de actividad, c) induce a una organización del ecosistema con frecuente segregación de actividades entre especies tróficamente equivalentes, (Margalef, 1982) d) integra los ritmos ambientales y fisiológicos, permitiendo generar patrones de periodicidad en las actividades de las distintas especies (Koskela, 1979). La actividad diaria de un ensamblaje es la combinación de los ritmos (sincrónicos y/o asincrónicos) de todas las especies que lo componen, sumando las actividades de tendencia diurna, crepuscular y nocturna (Odum, 1972)

La estructura temporal se ve afectada por una serie de variables dentro de las cuales cabe destacar principalmente las restricciones térmicas, la disponibilidad y utilización del recurso alimenticio, las fluctuaciones en los niveles de humedad, las estrategias antidepredatorias y los mecanismos de repartición para evitar la competencia interespecífica (Doubé, 1983 & Mena *et al.*, 1989).

La actividad diaria en el caso específico de organismos ectodermos como los insectos, está fuertemente relacionada con el mecanismo de termorregulación, donde los individuos presentan rangos de actividad cuando la temperatura ambiental y corporal sea la más adecuada (Verdú *et al.*, 2004).

Uno de los grupos de insectos que permite fácilmente estudiar estos patrones de actividad son los escarabajos de la subfamilia Scarabaeinae. Ya que nos permite conocer los diferentes horarios de vuelo en el uso de recursos alimenticios de cada especie (Andresen 2005, Bustos-Gómez & Lopera, 2003 & Escobar 1997,

Gámez & Acconcia, 2009, Escobar & Chacón, 2000, Hernández *et al.*, 2003 & Romero & Lobo, 2006).

Dentro de la preferencia trófica de los Scarabaeinos, el excremento de vertebrados, es el recurso más utilizado; sin embargo, son muchas las adaptaciones particulares que los separan de este marco alimenticio. En muchos casos se conservan estos hábitos (coprofagia), en forma exclusiva o en combinación con otros convirtiéndose secundariamente a la alimentación saprófaga o necrófaga (Halffter, 1959).

Este grupo juega un papel muy importante dentro de los ecosistemas ya que suelen constituirse en importantes agentes del reciclaje orgánico al utilizar las heces de vertebrados como alimento para sus adultos y larvas (Gill, 1991; Halffer & Edmond, 1982; Halffter & Matthews, 1966) ayudan a destruir el excremento y dispersar los gérmenes que contiene (Halffter, 1959). Este proceso es realizado por medio de la relocalización del excremento, para lo cual existen tres estrategias que obedecen a la forma como los individuos toman el excremento y lo relocalizan: los cavadores (paracópridos) hacen galerías y llevan parte del excremento hacia abajo, los rodadores (telecópridos) hacen bolas con el excremento y las alejan rodándolas y los residentes (endocópridos) viven dentro del excremento o en la interface excremento-suelo (Hanski, 1990; Halffter & Matthews, 1966). La preferencia trófica, las diferentes horas de actividad junto con los patrones de nidificación, manejo de estiércol (endocópridos, paracópridos y telecópridos) y estacionalidad entre otros, funciona como un mecanismo para reducir la competencia, haciendo que la coexistencia de las diversas especies de la comunidad de escarabajos coprófagos en un área determinada sea posible (Halffter, 1959; Martín-Piera & Lobo, 1996).

En Chiapas los estudios acerca de la composición de la comunidad y la función de los escarabaeinos son escasos. Algunos trabajos puntuales como (Arellano-Gámez *et al.*, 2009; Arellano *et al.*, 2008; Halffter & Navarrete, 2008 & Morón,

2003,) muestran la presencia de alta diversidad, sin embargo aspectos como preferencia trófica y horas de vuelo son nulos. Por lo anterior esta investigación no solo es un primer acercamiento al entendimiento de los patrones de actividad, sino que además hace una importante contribución al realizar un inventario de la scarabaeinofauna de esta región del país.

La Reserva de la Biosfera Selva El Ocote (REBISO), alberga una gran diversidad biológica así como amplia variedad de paisajes, que a través del tiempo han sufrido cambios graduales o drásticos que se relacionan principalmente con su cobertura vegetal (Maldonado-Méndez *et al.*, 2009), además de diversas actividades de carácter antropogénico (sobre todo a la agricultura), en donde la diversidad biológica es la primera en resentir estos cambios. La información encontrada, permitirá la toma de decisiones de conservación en la REBISO.

Objetivo general

- Determinar la actividad diaria y preferencia trófica de los Scarabaeinae en dos sitios (selva y cafetal) de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote (REBISO)

Objetivos específicos

- Realizar un inventario de las especies de Scarabaeinae encontradas en los sitios de estudio.
- Determinar y analizar la Diversidad α de los dos sitios de estudio.
- Determinar las abundancias de las especies en cafetal y selva de la REBISO.
- Determinar las variaciones estacionales de los Scarabaeinae durante la época de lluvias y época de seca.
- Analizar el recambio en la composición de especies entre los dos sitios de estudio (Diversidad β).
- Determinar la actividad diaria de las especies de Scarabaeinae encontrados en el área de estudio.
- Determinar la preferencia trófica de las diferentes especies encontradas.

Hipótesis

- 1) Se espera obtener mayor riqueza de especies de escarabajos en selva, puesto que existe mayor heterogeneidad del hábitat en comparación del Cafetal.
- 2) Los cambios en la composición del ensamblaje así como la abundancia serán dependientes al tipo de hábitat, puesto que las diferencias bióticas y abióticas entre los sitios de estudio determinaran la composición de los Scarabaeinae.
- 3) Se espera que el mayor número de especies compartan los dos hábitats, puesto que muchas especies de Scarabaeinos son euritópicas, es decir especies que tienen un amplio rango de tolerancia para poder ocurrir en distintos hábitats.
- 4) se espera encontrar mayor número de escarabaeinos en temporada de lluvias.
- 5) Se espera que las especies encontradas en Selva sean de hábitos nocturnos y en hábitat abiertos como el Cafetal se encuentre mayor número de especies con hábitos diurnos.
- 6) Debido a La diversidad de alimento que existe en la reserva, se espera que la mayoría de las especies encontradas sean de hábitos generalistas.

REVISION DE LITERATURA

Orden Coleoptera

Coleoptera es el orden de insectos con mayor riqueza de especies, incluyendo aproximadamente 350 000 especies descritas (Ordóñez, 2005). De las 167 familias registradas en la región Neotropical, 114 familias se encuentran en México (Deloya & Ordóñez- Reséndiz, 2008). Dentro de este conjunto de insectos se encuentran los escarabajos o, como tradicionalmente se conocen en Chiapas, “ronrones”, “toritos” o “rodacacas” (Gómez, 2012).

La palabra escarabajo se refiere a los que son parecidos al “escarabajo sagrado” de los antiguos egipcios (*Scarabaeus sacer*) (Linnaeus, 1758), que de acuerdo con las reglas de la taxonomía encabeza a la familia Scarabaeidae y a otros grupos semejantes que en su conjunto forman la superfamilia Scarabaeoidea (Morón, 2004). En la actualidad, a nivel mundial se manejan varias clasificaciones supragenericas de los Scarabaeoidea sin embargo en los últimos años ha tenido mayor aceptación entre los especialistas de Coleóptera la clasificación de Lawrence y Newton (1995), la cual divide a los escarabajos (Scarabaeoidea) en 13 familias taxonómicas de las cuales 11 existen en México, entre ellos: Glaresidae, Passalidae, Lucanidae, Trogidae, Geotrupidae, Pleocomidae, Geotrupidae, Ochodaeidae, Ceratocanthidae, Hybosoridae y los Scarabaeidae que se incluyen en no menos de dieciséis subfamilias (Martin- Piera & López-Colon 2000), Fundamentalmente, dichas familias se diferencian por una combinación de caracteres morfológicos en el estado adulto de los organismos (Morón, 2003). El empleo de ésta clasificación se debe a que se encuentra debidamente basada en caracteres morfológicos, biología y distribución de los adultos y larvas (Kohlmann & Morón, 2003). Por lo anterior, en este trabajo se sigue esta propuesta.

Familia Scarabaeidae

Scarabaeidae es una de las familias más grandes de escarabajos y es relativamente bien conocida. Incluye alrededor del 91% de todos los Scarabaeoidea, presentan gran diversidad mundial teniendo alrededor de 5000

especies (Martin- Pierra & Lopez-Colon 2000). A nivel estatal, Chiapas alberga 531 especies, lo que ubica al estado como el más diverso en México (Gómez, 2012).

Subfamilia Scarabaeinae

Casi todas las especies de Scarabaeinae, se encuentran en regiones tropicales y subtropicales, siendo un grupo monofilético y cosmopolita, una de las más diversificadas de los Scarabaeoidea, de los cuales se conocen mundialmente alrededor de 6 000 especies descritas en 200 géneros y 12 tribus, con cerca de 1800 de estas especies pertenecientes al género *Onthophagus* (Gill, 2002).

Gran parte de esta fauna se distribuye en la región Neotropical, la cual contiene 70 géneros con alrededor de 1 300 especies, repartidas en nueve tribus, de las cuales el 84% son endémicos de la región. Habitan en casi todos los ambientes situados entre el nivel del mar y los 3500 m de altitud (Fuentes & Camero-Rubio, 2006; Morón, 2003).

Morfología de los Scarabaeinae.

Son caracterizados por su peculiar y variada morfología, su notable dimorfismo sexual, sus llamativos colores, así como por su complejo comportamiento alimentario y reproductivo en la mayoría de las especies (Halffter y Matthews, 1966; Halffter & Edmonds, 1982).

Se caracterizan por tener el primer par de alas muy endurecido que forma un estuche protector para las alas membranosas y las partes blandas del dorso del abdomen. Su forma varía de acuerdo con su sexo y el grupo al cual pertenecen. En general el cuerpo tiene tres regiones: la cabeza, el tórax y el abdomen (Ratcliffe *et al.*, 2002) (Fig. 4). La cabeza es pequeña y tiene un par de mandíbulas y un par de maxilas como apéndices masticadores que le sirven para comer. Un par de antenas lameladas, designadas así porque terminan en pequeñas láminas o plaquitas denominadas lamelas, que son órganos sensoriales que perciben tanto

las condiciones del ambiente como los olores del alimento. Poseen un par de ojos compuestos, cada ojo corresponde a una agregación de varios cientos de unidades visuales designadas omatidias, cada una de las cuales se encuentra en una foseta, es decir, una de las divisiones de la córnea. Su tórax está dividido en tres partes cada una con un par de patas vigorosas con las tibias anteriores espatuladas y espinas dirigidas hacia atrás (Martin- Piera & López-Colon, 2000). La primera, protórax, es grande y en ocasiones tiene cuernos, tubérculos y fosetas. La segunda, mesotórax, es pequeña y se compone por un par de alas endurecidas o élitros, y la tercera es un segundo par de alas membranosas. Su abdomen está formado por ocho segmentos más o menos móviles que terminan en una placa pigidial que cubre el orificio anal y las aberturas genitales (Halffter & Edmonds, 1982; Ratcliffe *et al.*, 2002; Morón, 2004), Miden desde poco más de 1 milímetro hasta 6 ó 7 centímetros. Son de forma generalmente redondeada y cóncava, (Halffter & Edmonds, 1982; Ratcliffe *et al.*, 2002; Morón, 2004).

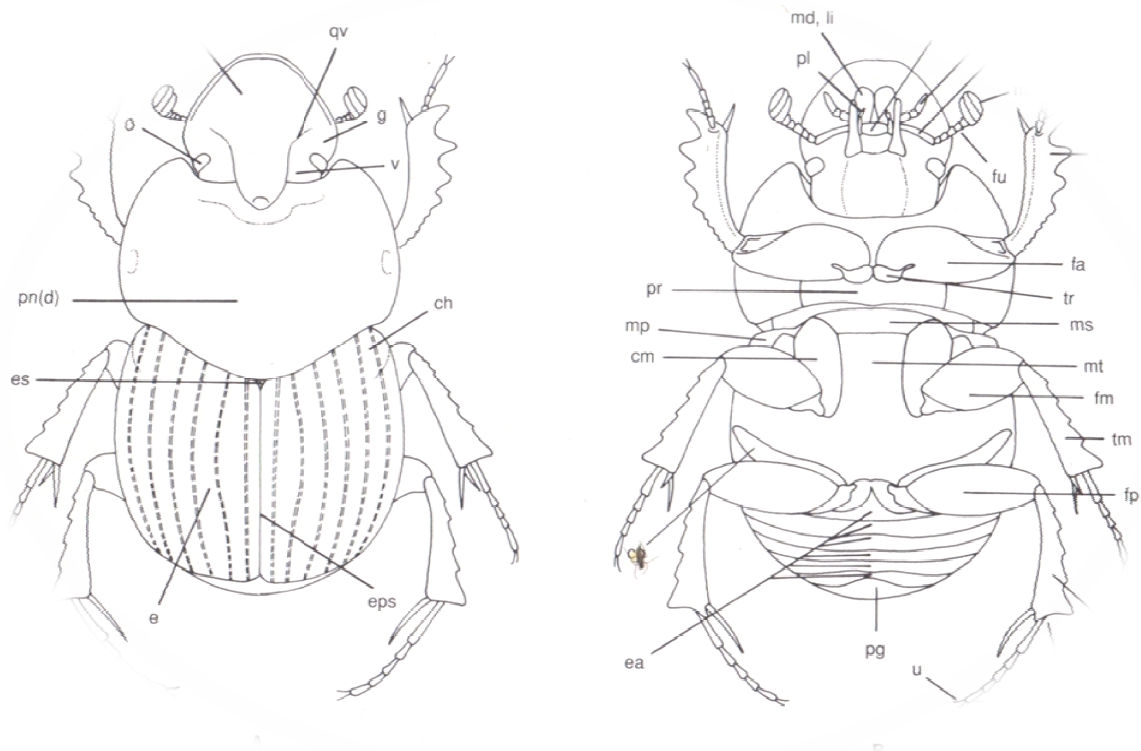


Fig. 1. Visión dorsal de *Onthophagus* (*Palaeonthophagus*) *stylocerus*. Abreviaturas: C: clípeo; e, élitro; eps; estría parasutural; es: escudete; cb: cilo bumeral; g: genas; o: ojo; pn(d): pronoto (disco); qv:quilla de vertex; v: vertex. B, visión ventral; cm: coxas medias (mesocoxas); cp: coxas posteriores (metacoxas); ep: escapo; fa: femur anterior (profemur); fm: femur mediano (mesofemur); fu:funículo; m: mentón; ma: maza antenar; mp:mesoepímero; ms: mesoterno; md, li: mandíbula, ápice de lóbulo incisivo; mt: metasterno; pg: pigidio; pl: palpos labiales; pm: palpos maxilares; pr: prosterno; ta: tibia anterior (protibia); tm: tibia media (mesotibia); tp: tibia posterior (metatibia); tr: trocánter; ts: tarsos posteriores; u: uñas. ■

Patrones de distribución

Los patrones de abundancia, distribución y diversidad, están definidos por factores ambientales bióticos y abióticos, los cuales a su vez están determinando la distribución de las especies espacial y temporalmente, diferentes autores han definido factores que determinan patrones de riqueza de especies y el área de distribución de las mismas: a) factores geográficos tales como gradientes de latitud, altitud y en el caso de ambientes acuáticos la profundidad; b) factores correlacionados con la altitud, latitud y profundidad que podrían, explicar de cierta manera las relaciones a lo largo de estos gradientes, tales factores incluyen la variabilidad climática, insumos de energía, la productividad, y posiblemente la 'edad' del medio ambiente y la 'dureza' del entorno; c) factores independientes de la latitud, los cuales varían geográficamente pero independiente de este gradiente como, la perturbación del hábitat y asilamiento de hábitat; d) factores bióticos, que se pueden establecer como atributos biológicos de la comunidad y que pueden definir su estructura, tales factores incluyen la cantidad de depredación o parasitismo, competencia, heterogeneidad espacial y de arquitectura generada por los mismos organismos y los estados sucesionales de una comunidad (Begon *et al.* 2006, Soberón & Peterson, 2005).

Diversidad

Las comunidades locales de escarabajos coprófagos pueden ser docenas de especies y miles de individuos. Dos mecanismos favorecen la coexistencia, a pesar de las interacciones competitivas que se espera en tales comunidades: la agregación espacial y la distribución del recurso, incluyendo las diferentes adaptaciones tróficas, patrones espaciales a escala regional y geográfica, patrones temporales (estacionalidad y ritmos circadiano) (Hansky & Cambefot, 1991) y el comportamiento nidificador, (Martín-Piera & Lobo, 1996).

La riqueza se relacionan generalmente con la riqueza de mamíferos, pero el excremento de ganado vacuno en las regiones tropicales parece soportar tantas especies como las que se encuentran en las heces de herbívoros salvajes. (Martin- Piera & López-Colon, 2000).

De esta manera se pueden encontrar en todo tipo de hábitats, en su mayoría son especies generalistas, que se encuentran tanto en claros como en bosques, también se encuentran especies más especializadas sólo en el interior del bosque debido a sus características micro climáticas (baja radiación y temperatura).

La selección de hábitat por parte de los escarabajos puede deberse a ciertas limitaciones como; a) cobertura vegetal, uno de los factores primordiales que limitan su dispersión; b) el tipo de suelo o sustrato donde se permite la nidificación; c) influencia de tipo de excremento y d) influencia del clima y microclima dentro y fuera del hábitat (Hanski & Cambefort 1991).

Muchos de estos escarabajos viven en regiones templadas, subdesérticas y tropicales. (Bartholomew & Heinrich, 1978) En las regiones del Neotrópico (Gill, 1991). Señala que Los mecanismos de competencia, junto con los diferentes patrones climáticos y geográficos han contribuido a la riqueza de especies en esta región.

Reproducción y Nidificación

El rasgo biológico más peculiar de los escarabeinos coprófagos es la complejidad de las pautas de comportamiento relativas a la utilización del recurso y la reproducción. El comportamiento reproductivo implica a menudo la formación de una pareja estable en la que existe cooperación para la construcción del nido, el aprovisionamiento de la despensa larvaria durante periodos más o menos largos e incluso la hembra puede permanecer en la cámara hipogea durante toda la vida de la larva. (Martin- Piera & López-Colon, 2000). La mayoría de ellas manifiestan

cuidados parentales de los adultos hacia las larvas, complejos sistemas de nidificación y recolocación de las heces, ovoposición de un número reducido de huevos e incluso reabsorción ovárica (Halffter & Edmonds, 1982).

El primer intento de clasificación del comportamiento reproductivo de los escarabeidos coprófagos fue el de Halffter & Mathews (1966), quienes reconocieron cuatro modelos básicos atendiendo a la secuencia etológica que conduce a la construcción definitiva del nido. Diez años más tarde Bornemissza (1976) propuso la más difundida entre los especialistas, quizá por su simplicidad y porque recoge las tres estrategias básicas de comportamiento; distinguió nidos paracópridos, telecópridos y endocópridos. Estas tres formas de acceder y explotar el excremento para la alimentación y nidificación resumen los patrones diferentes de nidificación que describieron Halffter & Edmonds (1982). La clasificación de Bornemissza (1976): paracóprida, endocóprida y telecóprida representan las respuestas eco-etológicas que la evolución de los escarabajos han seleccionado para resolver los tres problemas que plantea el excremento como recurso trófico: su carácter impredecible, efímero y discontinuo.

- **Nidificación endocóprida.**

El comportamiento endocóprido (Fig.2) se caracteriza porque todo el desarrollo embriogenético sucede en el interior del estiércol o en su interface con el subsuelo, pero sin que exista recolocación del recurso trófico (Halffter & Mathews, 1966; Bornemissza, 1976 y Halffter & Edmonds, 1982). La hembra deposita los huevos en el suelo sin ningún tipo de nidificación previa y no hay cuidados maternos por consiguiente las larvas son de vida libre y por lo general son especies con altas tasas de reproducción (Bornemissza, 1969).

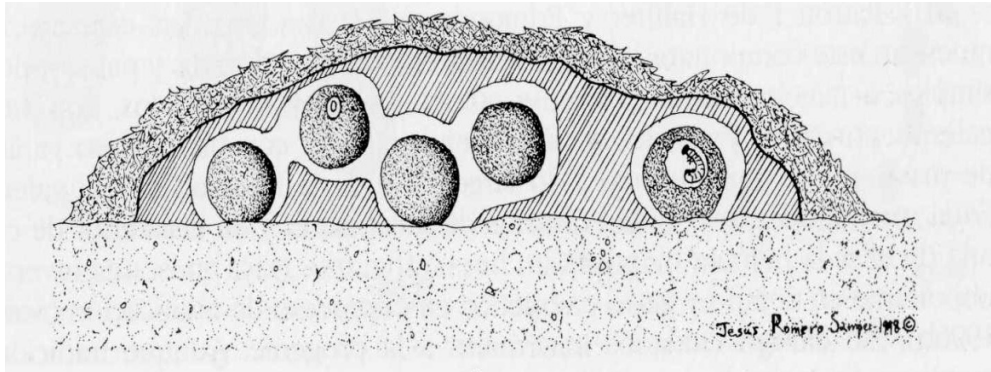


Figura 2 Nidificación endocoprida,
Tomado de (Martin- Piera & López-Colon, 2000)

- **Nidificación Paracóprida**

El comportamiento paracóprido (Fig.3) se da en todas aquellas especies que nidifican en el suelo subyacente al recurso trófico (Howden, 1955; Halffter & Matthews, 1966 y Bornemissza, 1969 , 1976; Dentro de esta estrategia se encuentra la más variada gama de patrones de alimentación y nidificación estrategia que se han descrito varios patrones etológicos, según se trate de *r* (*Onthophagus*) o *K*-estrategas (copris) con bajas tasas reproductivas y comportamientos subsociales muy elaborados (MacArthur & Wilson, 1967 & MacArthur, 1972).

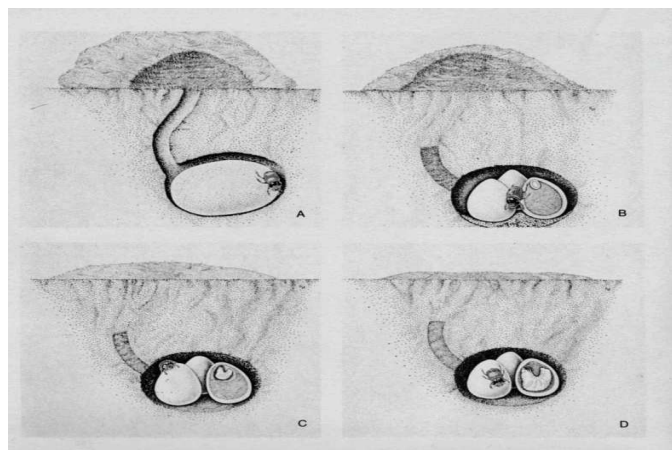


Fig. 3 Nidificación paracoprida.
Tomado de (Martin- Piera & López-Colon, 2000)

Cuatro etapas más importantes durante el proceso de nidificación y desarrollo juvenil de *Copris armatatus* Harold 1869. A) La hembra prepara la masa de estiércol, donde formara las bolas- nidos. B) La hembra ha construido tres bolas- nidos que contiene un huevo cada uno. C) Las larvas se han desarrollado hasta el segundo estadio, mientras la hembra, que permanece en ayuno mantiene limpio el nido. D) Las larvas han alcanzado el tercer estadio de desarrollo y la hembra continua con sus cuidados hasta que se transformen en adultos.

- **Nidificación Telecóprida**

La nidificación telecóprida se presentan especies que manifiestan cuidados parentales de los adultos hacia las larvas, complejos sistemas de nidificación y recolocación de las heces, oviposición de un número reducido de huevos e incluso reabsorción ovárica (Halffter & Edmonds, 1982). Los escarabajos “rodadores”, término que hace referencia al patrón nidificador telecóprido (Halffter & Matthews, 1966 & Bornemissza, 1976), moldean una porción esferoide de estiércol que ruedan a mayor o menor distancia de la fuente del recurso, procediendo entonces a su enterramiento (Fig.4). El comportamiento telecóprido o rodadores se conoce solamente en *Scarabaeini*, de acuerdo con Hanski & Cambefort (1991).

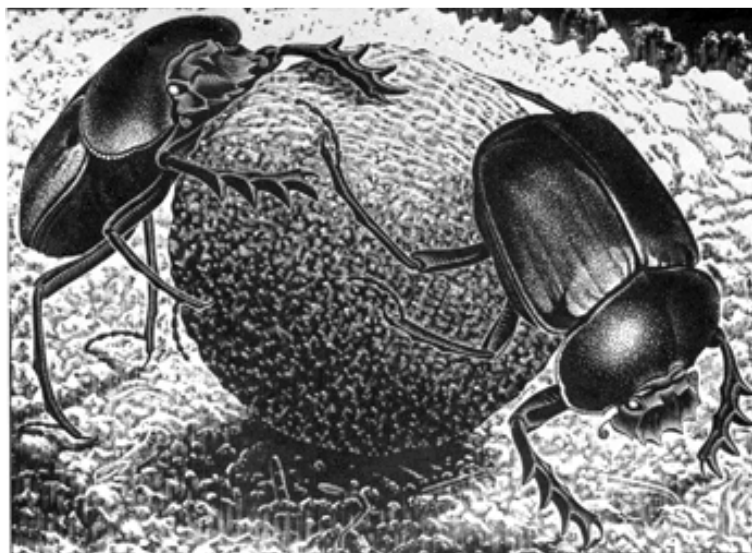


Figura 4 Nidificación Telecoprida.

Tomado de (Martin- Piera & López-Colon, 2000).

Diagrama que indica el inicio del rodaje de una bola de estiércol construida por *Canthon humectus* Say. El macho se encuentra cabeza abajo empujando la bola.

Ritmos de Actividad Diaria

Los escarabajos tienen un ritmo de actividad diario específico que ayuda a explicar la coexistencia y el reparto de recursos dentro de las comunidades coprófagas (Hanski & Cambefort, 1991), tanto en biomas templados (Landin, 1961; Koskela, 1979; Mena *et al.*, 1989) como en los tropicales (Cambefort, 1991 y Gill, 1991).

Las comunidades de escarabajos coprófagos se incluyen en grupos (ensambles) de especies diurnas y nocturnas que explotan el mismo recurso, de esta manera especies típicamente diurnas y nocturnas pueden coexistir en las mismas comunidades (Hanski & Cambefort, 1991).

La actividad diaria de vuelo es un rasgo en los escarabajos coprófagos; numerosas especies en muchas tribus son o bien diurnas o crepusculares/nocturnas. Los grandes enterradores (paracopridos) son nocturnos, mientras que muchos rodadores tienden a ser diurnos, (Hanski & Cambefort, 1991).

El ritmo de actividad diaria de cada especie tiene un fuerte componente endógeno pero algunos factores ambientales tales como la temperatura o la disponibilidad de alimento pueden cambiar este ritmo circadiano (Margalef, 1982 y Martin-Piera & López-Colon, 2000).

Aun cuando se ha estudiado por muchos años a este grupo en nuestro país, es evidente el rezago de conocimientos sobre ciclos de vida, distribución ecogeográfica y principalmente la falta de estudios sobre la bioecología del grupo (actividad diaria, preferencia trófica y relocalización de alimento que hasta ahora son nulos).

Preferencia trófica

La mayor parte de esta familia son de hábitos coprófagos ya que todo su ciclo biológico gira en torno a los excrementos de vertebrados, que tanto larvas como adultos, explotan para su alimentación y nidificación (Martin- Piera & López-Colon, 2000). Se presume que el comportamiento trófico de los escarabaeidos evolucionó de la saprófagia pues se señala que la calidad y principalmente la gran cantidad de excremento como recurso trófico aceptable, promovió la evolución de la saprofagia a la coprofagia. (Cambefort, 1991 & Halffter, 1959) y se argumenta que la diversidad de coprófagos en el Neotrópico se debe a eventos históricos y geográficos como la extinción de la mega fauna del cuaternario (Martin & Klein, 1984) Esto pudo incidir en sus hábitos alimentarios al poder explotar el excremento de vertebrados y, más aún, combinarlos con otras fuentes, es muy común encontrar individuos que puedan alimentarse tanto de carroña como de estiércol y frutas en descomposición, especies obligadas a nidos o madrigueras de vertebrados donde se mantienen estables las condiciones de temperatura y humedad, e inclusive asociadas a comunidades de hormigas en diferentes grados o a restos descompuestos de hongos agaricales (saprófagos) (Cambefort ,1991; Gill, 1991 y Morón, 2004). Sin embargo no todas las especies de escarabajos se alimentan de excremento de herbívoros, algunas especies explotan excremento más rico en nitrógeno, tales como excrementos de omnívoros y carnívoros. Por otra parte se han situado adaptaciones tan singulares como la de algunas especies que viven entre el pelo de las a proximidades del ano de algunos monos, wallabis (Halffter & Mathews, 1966; Matthews, 1972) y perezosos (Ratcliffe, 1980).

Importancia ecológica y agropecuaria

Todos los grupos de escarabajos coprófagos desempeñan un papel de suma relevancia a nivel agronómico, Sus regímenes alimenticios y comportamientos reproductores, unidos a la periodicidad fenológica de sus ciclos vitales, hacen de

este grupo el principal en la desaparición de un recurso efímero y concentrado en unidades discretas, como lo es el estiércol.

Son reconocidos mundialmente por su importante papel ecológico tanto en ecosistemas naturales como productivos (Nichols *et al.*, 2008; Halffter & Edmonds, 1982). En particular, sus especies suelen constituirse en importantes agentes del reciclaje orgánico al utilizar las heces de vertebrados como alimento para sus adultos y larvas (Halffter & Matthews, 1966; Cambefort & Hanski, 1991 y Gill, 1991) al tiempo que favorecen la aireación y porosidad de los suelos. Son considerados como un grupo importante para la evaluación de los cambios producidos por la actividad antropogénica en ecosistemas naturales, debido a su sensibilidad a los cambios en el ecosistema y a la facilidad para estandarizar los métodos de su recolección (Halffter & Matthew, 1996). Así como para el monitoreo de la biodiversidad en bosques tropicales (Halffter & Favila, 1993).

En segundo lugar, la competencia que los escarabaeinos ejercen sobre otros grupos, particularmente los dípteros, que pueden englobar especies parásitas del ganado (Bornemissza, 1970; y transmisoras de enfermedades. Tres ejemplos de estos hematófagos son: la “mosca del arbusto” (*Musca vetustissima* Walker, 1849) y las “moscas del búfalo” (*Haematobia irritans* (Linnaeus, 1758) y *H. thirouxii* Roubaud, 1906). La actividad de los escarabaeinos coprófagos reduce, asimismo, el número y la supervivencia de nematodos y otros helmintos gastrointestinales, parásitos del ganado (Fincher, 1975).

Finalmente, cabe reseñar la participación de los *Scarabaeoidea* coprófagos en la dispersión de semillas. En este fenómeno, conocido como diplocoría (Vander Wall *et al.*, 2005), ocurre cuando un vector de dispersión secundario (escarabajo) utiliza como recurso trófico el excremento de un vector primario (un vertebrado frugívoro).

Antecedentes

Actividad diaria

Aun cuando se ha estudiado por muchos años a este grupo de escarabajos en nuestro país, es evidente el rezago de conocimientos sobre ciclos de vida, distribución ecogeográfica y principalmente la falta de estudios sobre la bioecología del grupo (actividad diaria, preferencia trófica y relocalización de alimento que hasta ahora son nulos).

En otros países han sido muy poco los estudios realizados en cuanto la actividad diaria del grupo. La mayor parte de los trabajos han considerado la actividad en períodos de 24 h. (Andresen, 2005; Bustos-Gómez & Lopera, 2003; García & Pardo, 2004) y 48 horas (Escobar, 1997; Montes, 2010 y Romero & Lobo, 2006), en donde no se considera las variaciones específicas. Asimismo se han realizado muestreos cada 12 h. dividiendo el ensamblaje en especies diurnas y nocturnas (Escobar & Chacón, 2000; Gámez & Acconcia, 2009 y Hernández *et al.*, 2003), y finalmente tiempos de 1-6 horas donde las variaciones específicas son mejor puntualizadas (Noriega, 2002; Noriega *et al.*, 2008 y Pardo-Locarno, 2007). En condiciones de laboratorio Martin-Piera *et al.*, (1994) encontraron que el incremento de la temperatura amplia sustancialmente el periodo de actividad de *Sisyphus schaefferi* (Linnaeus, 1958) y que la presencia constante de alimento también incrementa la actividad diaria de *Scararabaeus cicatricosus*. Adicionalmente se ha evidenciado que existen patrones de actividad muy marcados, reconociéndose géneros y especies típicamente diurnas, crepusculares o nocturnas (Noriega *et al.*, 2008). Otras especies presentan hábitos generalistas así como algunas que muestran períodos de actividad muy limitados, que pueden llegar a horas de actividad específicas (Estrada *et al.*, 1993; Noriega, 2002).

Preferencia trófica

La alimentación de los escarabajos determina ciertas particularidades en los hábitos de vida (Halffter, 1959) tales como comportamiento, distribución, morfología y desarrollo (Halffter & Matthews, 1966), así mismo la diversidad de las preferencias por el recurso funciona como un mecanismo para reducir la competencia, haciendo que la coexistencia de las diversas especies de la comunidad de escarabajos se establezca mejor (Martín-Piera & Lobo, 1996). Pardo-Locarno (2007) analizó como atrayente trófico, estiércol humano (coprotrampas) y vísceras de pescado (necrotrampas), obteniendo 15 de las especies coprófagas y cinco facultativas. García & Pardo, (2004) utilizando los mismos cebos obtuvo 16 especies que fueron atraídas a coprotrampas (estiércol humano) y 11 especies a necrotrampas (vísceras de pescado). Busto-Gómez & Lopera (2003) encontraron como mayor atracción trófica de excremento humano, en comparación a otros cebos (visceras de pescado, hongos, estiércol de vaca y fruta en descomposición). Noriega, (2002), utilizó excremento humano, vísceras de pescado y calamar en descomposición, para la atracción de *Sulcophanaeus leander* Waterhouse, observando que el hábito de la especie fue estrictamente coprófago.

MATERIALES Y METODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en la reserva de la Biosfera Selva El Ocote (16°45'-17°09' N y 93°54'-93°21' O) localizada al noroeste del estado de Chiapas, México (Fig. 1). El clima predominante en los ambientes de la REBISO es del tipo [Am (f)] cálido húmedo con lluvias abundantes de mayo a septiembre, precipitación media anual que va desde los 1,200 a los 2,500 mm. La temperatura media mensual es superior a los 18° C y los meses de marzo y abril son considerados como los más

secos del año. La variación altitudinal va desde los 300 hasta los 1,450 m s.n.m. (CONANP, 2001).

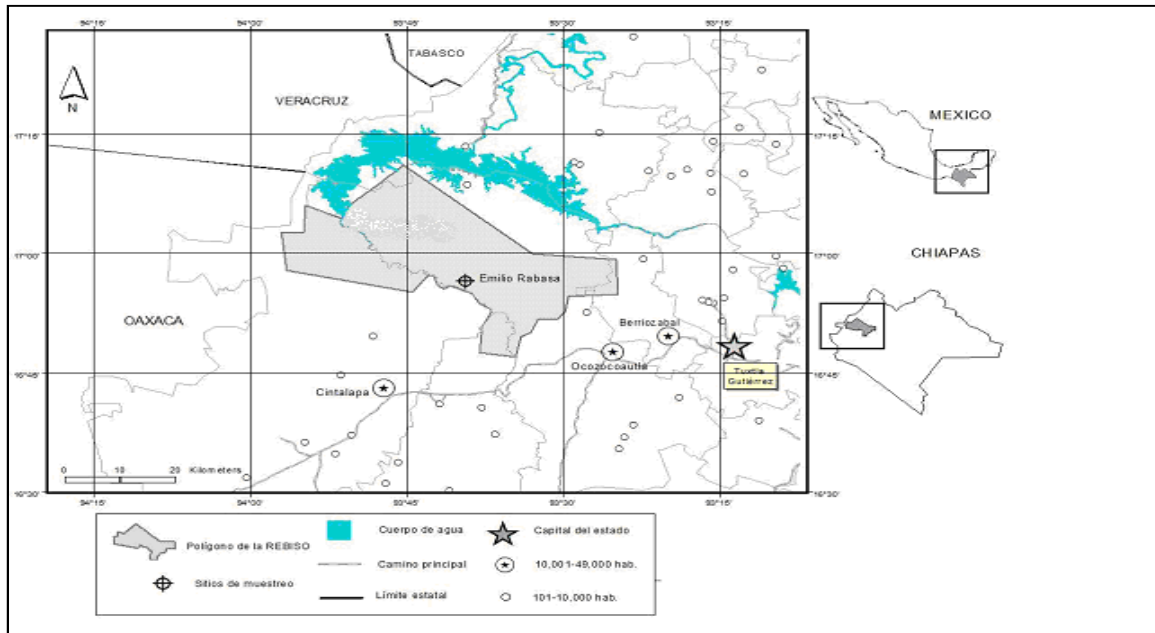


Fig. 1. Localización geográfica de la REBISO y sitio de estudio en la zona noroeste del estado de Chiapas, México. Tomado de Rivera (2010)

Emilio Rabasa se localiza en la zona de Amortiguamiento y es caracterizado por un mosaico de ambientes o parches con cobertura de bosque tropical perennifolio, vegetación secundaria, pastizal ganadero, cultivos agrícolas, extracción maderera y asentamientos humanos (Rivera, 2010).

Trabajo de campo

Se realizaron cinco salidas de campo (Abril, Agosto, Octubre, Diciembre, 2011 y Febrero, 2012), con duración de seis días. Las capturas de organismos comprendieron dos épocas: de secas (Febrero-Abril) y lluvias (Agosto-October y Diciembre). Los muestreos se realizaron en dos de los hábitats más recurrentes de la reserva (cultivo de café $16^{\circ} 54' 38''$ N – $93^{\circ} 36' 41.4''$ O) y (selva mediana perennifolia, $16^{\circ} 54' 25''$ N- $93^{\circ} 36' 27''$ O), utilizando treinta y seis trampas de caída (pitfall) en cada sitio (Fig. 2). Las trampas consistieron en un recipiente de

plástico de 1 L (botes de plástico), que al interior contiene 250 ml de etilenglicol (anticongelante para autos), con el fin de conservar los insectos caídos en la trampa. En la parte superior se coloca un pedazo de malla criba donde fueron puestos cuatro gramos de cebo envueltos en tela de media.

Cada trampa fue cebada con alguno de los tres tipos de atrayentes: tentáculos de calamar, (Quiroz-Rocha *et al.*, 2008), (necrotrampas), estiércol bovino, (Damborsky *et al.*, 2008) y porcino, (Hernández *et al.*, 2003) (coprotrampas). En total se colocaron 12 trampas de cada cebo utilizado por zona de estudio.

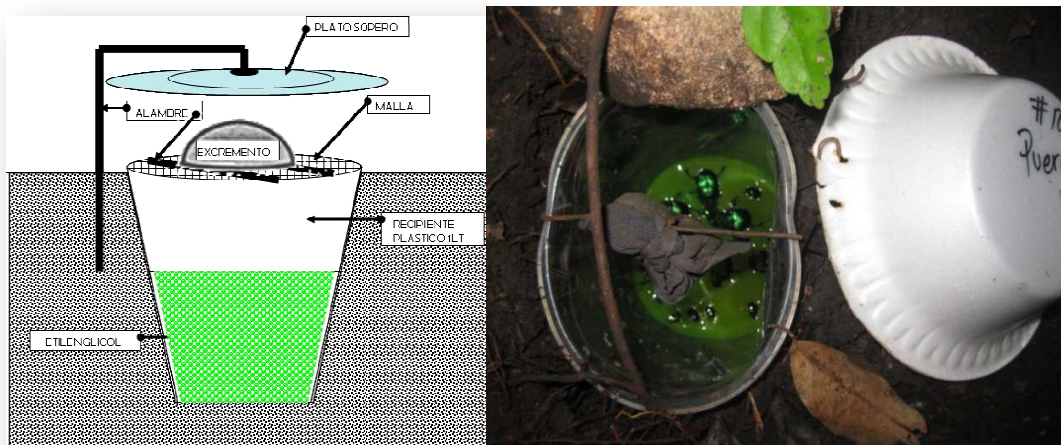


Fig. 2. Trampas Pitfall

Se instalaron 36 trampas por sitio dispuestas en transectos lineales, con una distancia entre trampa de diez metros aproximadamente, alternando los cebos, de esta forma cada tipo de cebo quedó a una distancia de 30 m. una de la otra (Figura 3) (Dormont *et al.*, 2004). A partir del momento de colocación de la trampa se efectuaron monitoreos sistemáticos cada tres horas por el transcurso de 72h. obteniendo un total de 125 reviciones en cada sitio.

El material colectado fue recuperado y colocado en frascos con alcohol al 70% y rotulados con sus respectivos datos de colecta (Localidad, fecha, cebo, hábitat y hora).

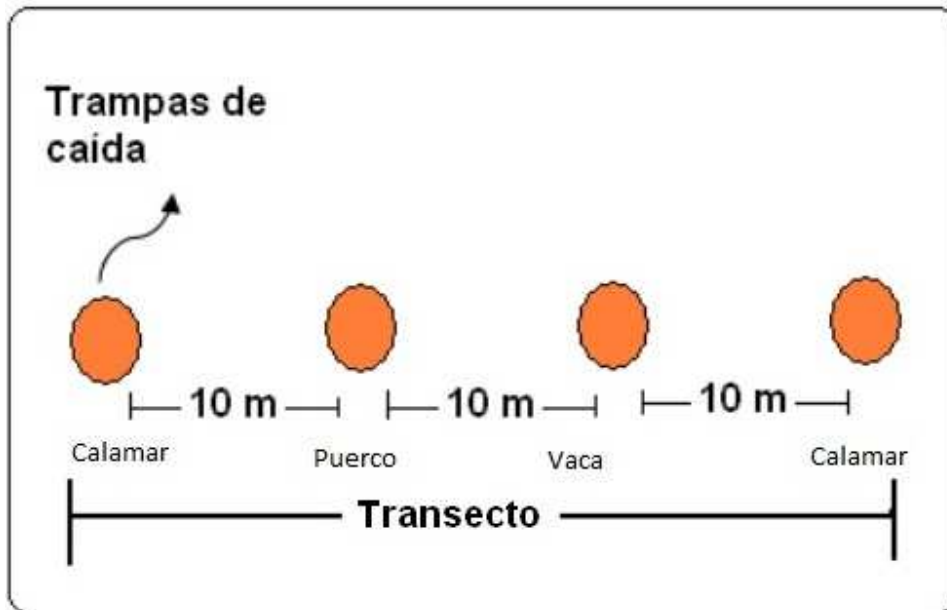


Fig. 3. Ordenamiento de las trampas en cada sitio evaluado.

Trabajo de laboratorio

Trabajo de gabinete

Todos los organismos colectados fueron montados en seco mediante la técnica de montaje simple con alfileres entomológicos situados en la parte anterior del élitro derecho. Los insectos demasiado pequeños se realizó doble montaje o montaje con triángulo de papel (Bristol u opalina de 225 gr) (Gómez & Jones 2002).

Determinación taxonómica de las especies

Referido a la taxonomía, los ejemplares fueron determinados a nivel genérico y supragenérico mediante las claves de Delgado *et al.* (2000) y Vaz-de-Mello *et al.* (2011), posteriormente para la identificación a nivel específico se emplearon claves según el grupo a determinar: Delgado & Kohlmann (2007); Edmonds (1994); Edmonds & Zidek (2010); Génier & Kohlmann (2003); Génier (2009); Kohlmann (1997; 2000); Kohlmann & Solís (2001), (2006) & Rivera-Cervantes & Halffter (1999). Las especies fueron corroboradas y re identificadas por

especialistas en el grupo: M en C. Eder Mora (IEXA), M. en C. Leonardo Delgado (IEXA) y M. en C. Benigno Gómez (ECO-SC-E). Además de ello se realizaron comparaciones con ejemplares depositados en la colección entomológica de El Colegio de la Frontera Sur, Unidad San Cristóbal (ECO-SC-E).

Base de datos

Para tener un control de los datos de los ejemplares colectados, se realizó una base de datos en el programa Microsoft Excel[®], en el que se incluyeron los siguientes campos: Número de registro, tribu, género, especie, autor, determinador taxonómico, año de identificación, colector, fecha de colecta, tipo de hábitat, cebo, hora, País, Estado, Municipio y localidad de colecta.

Análisis de datos

Riqueza y abundancia

Para la estimación de la diversidad alfa, entendida como la riqueza de especies de una comunidad particular en un punto determinado (Halffter y Moreno 2005), se utilizó la riqueza específica (S) y el número de individuos por especie (N) para cada tipo de hábitat.

Diversidad

Se usó el índice de Shannon-Wiener (H') como un estimador de la diversidad de Scarabaeinae por tipo de hábitat. Este índice considera el número de especies y la uniformidad de sus abundancias por lo cual es una medida de heterogeneidad (Moreno, 2001). Con la finalidad de conocer la distribución en términos de abundancia que siguen las especies dominantes en las comunidades estudiadas, para este trabajo se utilizó curvas de dominancia mediante la proporción de individuos de cada una de las especies, las especies consideradas raras fueron

aquellas con abundancias de un solo individuo por especie, las poco comunes individuos con abundancia de 10 individuos hasta dos y las especies comunes especies con abundancias mayores a diez.

$$H' = - \sum p_i \ln p_i$$

Donde:

p_i es la abundancia proporcional.

Se calculó el índice de diversidad de Simpson (D), el cual se basa en la dominancia de las especies, ya que toma en cuenta la representatividad de las más comunes sin evaluar la contribución del resto de ellas (Moreno 2001).

$$D = \sum p_i^2$$

Donde:

p_i = abundancia proporcional de la especie i , es decir, el número de individuos de la especie i dividido entre el número total de individuos de la muestra.

Además, para obtener una idea más clara de las especies efectivamente presentes o importantes en cada hábitat, se utilizaron los “Números de diversidad de Hill”, los cuales transforman los valores de los índices de diversidad de Shannon-Wiener (H') y de Simpson (λ) en “unidades de número de especies” combinando la riqueza específica y la equitatividad de las mismas (Ludwig & Reynolds, 1988). Estos números de diversidad son el Número 1 de Hill: $N1=e^{H'}$ donde e es la base del logaritmo natural y H' es el índice de diversidad de Shannon- Wiener; y Número 2 de Hill: $N2=1/\lambda$, donde λ es el índice de diversidad de Simpson (Ludwig & Reynolds, 1988). Los números de Hill permiten ponderar cada especie por su proporción y al incrementarse ésta se le da menos peso a las especies raras y se obtienen valores más bajos de estos índices; su valor es máximo cuando todas las especies contribuyen con las mismas abundancias y mínimo cuando pocas especies contribuyen con las mayores abundancias, tomando un intervalo de 1 a n donde n es el número total de especies. Se

considera que N1 es el número de especies abundantes y N2 es el número de especies muy abundantes en la muestra (Ludwig & Reynolds, 1988).

Curvas de acumulación de especies

La estimación de la eficiencia de captura y predicción de la riqueza total se efectuaron mediante curvas de acumulación para cada tipo de vegetación, así como una general conjuntando los datos de los dos sitios y en las cuales el esfuerzo de captura fue el número de recolectas durante el estudio. Dicho análisis se realizó mediante el software EstimateS versión 8.0 (Colwell 2006). Previamente se siguió la recomendación de Jiménez-Valverde y Hortal (2003), aleatorizándose los datos con un mínimo de 100 veces para reducir la variación en la forma de las curvas que se producen por el orden en que se consideran las diferentes muestras y por los sesgos temporales o espaciales en la distribución del esfuerzo de muestreo en cada sitio (Colwell & Coddington, 1994, Gotelli & Colwell, 2001). Posteriormente los datos fueron ajustados a los modelos de Dependencia Lineal y ecuación de Clench, mediante el procedimiento de regresión no lineal (Moreno 2001, Soberón & Llorente-Bousquets, 1993). Se determinó la confiabilidad de las estimaciones realizadas para estos modelos mediante el cálculo de las pendientes de las curvas de acumulación y los coeficientes de determinación (R^2), (Jiménez-Valverde & Hortal, 2003) estos coeficientes describen la proporción de varianza explicada por la función, de tal manera que cuanto más cercano a 1, es mejor al ajuste de los datos.

Con la finalidad de conocer la rareza de las especies capturadas (consideradas éstas como aquellas representadas por pocos individuos), se cuantificó el número de *singletons* (número de especies que están representadas solamente por un único individuo en una muestra), *doubletons* (número de especies representadas por exactamente dos individuos en una muestra), únicas (especies representadas en una muestra sola no importando el número de individuos) y duplicadas (especies representadas en exactamente dos muestras con cualquier número de individuos) (Colwell & Coddington, 1994).

Modelo de Dependencia Lineal

$$E(S) = \frac{a}{b} (1 - e^{-bx})$$

Donde:

a = la ordenada al origen, la intercepción en Y representa la tasa de incremento de la lista al inicio de la recolección.

b = la pendiente de la curva.

x = número acumulativo de muestras.

Este modelo está basado en el concepto de que el número de especies recolectadas disminuye linealmente conforme el esfuerzo de captura o muestreo se incrementa. Es una función utilizada cuando la región donde se hace el muestreo es grande o los taxa son poco conocidos, de forma que la probabilidad de encontrar una nueva especie nunca será cero (Soberón & Llorente-Bousquets 1993).

Ecuación de Clench

$$S(t) = \frac{at}{(1 + bt)}$$

Donde:

a = la pendiente al comienzo de la recolección.

b = parámetro relacionado con la forma de la acumulación de nuevas especies durante la recolección.

t = el esfuerzo de recolecta.

Esta función es recomendada para estudios en sitios de área extensa y para protocolos en los que, cuanto más tiempo se pasa en el campo (es decir, cuanta más experiencia se gana con el método de captura o muestreo y con el grupo taxonómico), mayor es la probabilidad de añadir nuevas especies al inventario. Según este modelo, la probabilidad de encontrar una nueva especie aumentará

(hasta un máximo) conforme más tiempo se pase en el campo, es decir, la probabilidad de añadir especies nuevas eventualmente disminuye, pero la experiencia en el campo la aumenta (Soberón & Llorente-Bousquets, 1993).

Diversidad Beta (β)

Para conocer la diversidad beta, que se considera como el grado de cambio o reemplazo en la composición de especies entre diferentes comunidades en un paisaje (Whittaker, 1972), se aplicaron los coeficientes de similitud de Jaccard (I_j) y Complementariedad (C_{AB}). Respectivamente, dichos coeficientes hacen referencia al grado en que dos muestras son semejantes o, por el contrario, presentan disimilitud en la composición de especies (Colwell & Coddington, 1994; Moreno, 2001).

Los coeficientes de similitud de Jaccard y Complementariedad se definen, en el mismo orden, como:

$$I_j = \frac{c}{a + b - c}$$

Donde:

a = número de especies presentes en el sitio A.

b = número de especies presentes en el sitio B.

c = número de especies presentes en ambos sitios A y B.

—

Donde:

U_{AB} = número de especies únicas a cualquiera de los dos sitios (A y B).

S_{AB} = riqueza total para ambos sitios (A y B).

Actividad diaria

Para conocer la actividad diaria de las diferentes especies encontradas se contabilizaron los organismos colectados en las diferentes horas de revisiones, se tomo como la hora de vuelo de las especies, aquellas en donde se encontró mayor abundancia durante la revisión, posteriormente se realizaron gráficos con los horarios de mayor actividad de especies y gráficos con las horas de mayor número de ejemplares. Así también se realizaron graficas de las especies más abundantes para cada sitio, para conocer con mayor detalle la hora de vuelo de cada especie.

Variaciones estacionales de los Scarabaeinae

Para las variaciones estacionales de los Scarabaeinos se cuantificaron los organismos colectados por temporada de seca y temporada de lluvias por cada tipo de hábitat. Asimismo con la finalidad de conocer la asociación entre la riqueza y abundancia de especies con los datos de precipitaciones en los sitios de estudio se realizaron graficas representativas.

Preferencia trófica

Para la preferencia por cebo se cuantificaron los organismos colectados por salida con diferentes recursos. Se realizaron conteos de los individuos por cebo, tomando el recurso de preferencia aquel en el que se encuentre una cantidad superior de individuos por un recurso en particular. El análisis de los datos registrados se analizo una prueba Kruskal-Wallis para ver si existen diferencias estadísticas en cuanto al número de ejemplares que colecta cada cebo.

Para ver la diversidad que colecta cada sebo, se calculo el índice de diversidad de Shannon-Weaner, finalmente para ver si había diferencias estadísticas entre la diversidad de los cebos, se aplicó una prueba de t de Hutcheson.

RESULTADOS Y DISCUSION

Riqueza de Scarabaeinae de la Reserva de La Biosfera Selva el Ocote.

En Chiapas existen 107 especies registradas de Scarabaeinae (Gómez, 2012), de las cuales en este trabajo se obtuvieron 35, que representan el 34% de la fauna estatal. Se capturaron 3,661 especímenes incluidos en seis tribus y 12 géneros. *Canthonini* es la tribu que representa mayor número de especies (12) mientras que *Coprini* está representada únicamente por dos (Cuadro 1). A nivel genérico *Onthophagus* fue el más diverso con ocho especies, mientras que *Copris*, *Dichotomius* y *Scatimus* se presentan con una sola (Fig. 1). De manera similar se presentó en el estudio realizado por (Navarrete & Halffter, 2008; Morón, 1985) siendo *Canthonini* la tribu más abundante y *Onthophagus* como el género con mayor número de especies.

Navarrete & Halffter, (2008) con 49 especies, presentan el inventario más extenso realizado en Chiapas (Montes Azules). El presente trabajo ofrece el inventario de la Reserva de La Biosfera Selva El Ocote (REBISO), con las 35 especies obteniendo la segunda lista taxonómica mejor representada, puesto que otros autores como Arellano-Gómez *et al.*, (2009) reportaron 33 especies, Arellano *et al.*, (2008) registraron 28 spp y Palacios *et al.*, (1990), obtuvieron 20 spp, entre otros con menores números.

Otra aportación que ofrece este trabajo es una lista más completa para la zona de la REBISO, puesto que Blas & Gómez (2009), presentan 19 especies registradas en el Parque Educativo Laguna Bélgica, la cual es una zona que se encuentra dentro de la reserva. Conjuntando los datos se alcanza un inventario de 40 spp, compartiéndose 39% de las especies entre ambos sitios, la baja representatividad de especies compartidas quizá se deba a que el parque presenta elementos de bosque mesófilo de montaña (Sánchez, 1996)-

Cuadro 1. Fauna de Scarabaeinae colectada en Selva y Cafetal en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote (REBISO), Chiapas.

Tribu	Genero	Especie
Ateuchini	<i>Ateuchus</i>	<i>Ateuchus perezvelai</i> Kohlmann, 2000
	Uroxys	<i>Ateuchus rodriguezi</i> Preudhomme de Borre, 1886
		<i>Uroxys deavilai</i> Delgado y Kohlmann, 2007
		<i>Uroxys microcularis</i> Howden & Young, 1981
Scatimus	<i>Scatimus ovatus</i> Harold, 1862	
Canthonini	Canthidium	<i>Canthidium pseudoperceptibile</i> Kohlmann y Solís, 2006
		<i>Canthidium centrale</i> Boucomont, 1928
		<i>Canthidium sp1</i>
		<i>Canthidium sp2</i>
	Canthon	<i>Canthon cyanellus cyanellus</i> LeConte, 1859
		<i>Canthon femoralis</i> Chevrolat, 1834
		<i>Canthon sp. Aff meridionalis</i>
		<i>Canthon vazquezae</i> Martinez, Halffter y Halffter, 1964
	Deltocillum	<i>Deltocillum gibbosum sublaeve</i> Bates, 1887
		<i>Deltocillum pseudoparile</i> Paulian, 1938
<i>Deltocillum scabriusculum</i> Bates, 1887		
<i>Deltocillum mexicanus</i> Burmeister, 1848		
Coprini	Copris	<i>Copris laeviceps</i> Harold, 1869
	Dichotomius	<i>Dichotomius amplicollis</i> Harold, 1869
Onthophagini	Onthophagus	<i>Onthophagus carpophilus</i> Pereira & Halffter, 1961
		<i>Onthophagus crinitus</i> Harold, 1869
		<i>Onthophagus cyclographus</i> Bates, 1887
		<i>Onthophagus incensus</i> Say, 1835
		<i>Onthophagus longimanus</i> Bates 1887
		<i>Onthophagus maya</i> Zunino, 1981
		<i>Onthophagus rhinolophus</i> Harold, 1869
<i>Onthophagus yucatanus</i> Delgado, Peraza & Deloya, 2006		
Phanaeini	Coprophanaeus	<i>Coprophanaeus corythus</i> Harold, 1863
		<i>Coprophanaeus gilli</i> Arnaud, 1997
		<i>Phanaeus sallei</i> , Harold, 1863
	<i>Phanaeus</i>	<i>Phanaeus endymion</i> , Harold, 1863
		<i>Eurysternus caribaeus</i> Herbst, 1789
Eurysternini	Eurysternus	<i>Eurysternus foedus</i> Guérin, 1844
		<i>Eurysternus magnus</i> Castelnau, 1840
		<i>Eurysternus angustulus</i> Harold, 1869

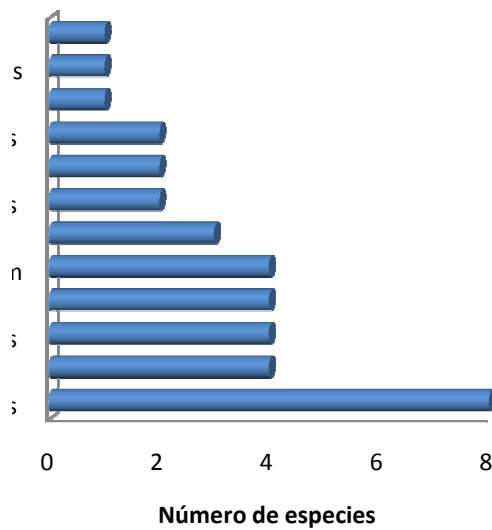


Figura 1. Riqueza de especies por géneros colectados en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas.

Los modelos paramétricos aplicados para construir la curva de acumulación de especies para los dos sitios en conjunto (Selva y Cafetal), señalan que se obtuvo el 98% de los escarabajos esperados en el área de estudio (35 especies), es decir que el esfuerzo de muestreo invertido fue adecuado para detectar la gran mayoría de las especies según los modelos aplicados (Fig. 2). Sin embargo, para completar el inventario la ecuación de Clench sugiere más de 125 recolectas (Fig. 2) el cual no es justificable en sentido práctico puesto que es inútil el sacrificio de cientos de especímenes más, en la búsqueda de las dos especies faltantes (Mora-Aguilar & Montes de Oca 2009).

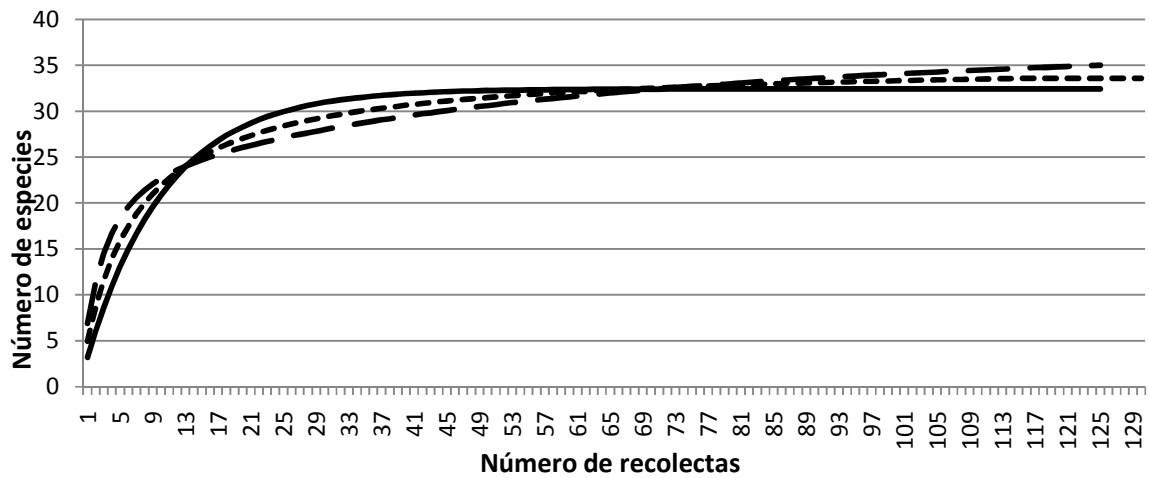


Figura 2. Curvas de acumulación de especies (Scarabaeinae) para los dos sitios en conjunto, con base a un esfuerzo de (125 número de recolectas) y el extrapolado a 130 recolectas.

Abundancia de los escarabajos (Scarabaeinae)

De los 3,661 especímenes colectados, 1387 individuos correspondieron a la tribu Canthonini siendo la más abundante (Fig. 3) representando el 37% de los organismos capturados. Por el contrario, la tribu que menos especímenes presento fue Eurysternini con 115 ejemplares que representa el 3% de los escarabajos registrados.

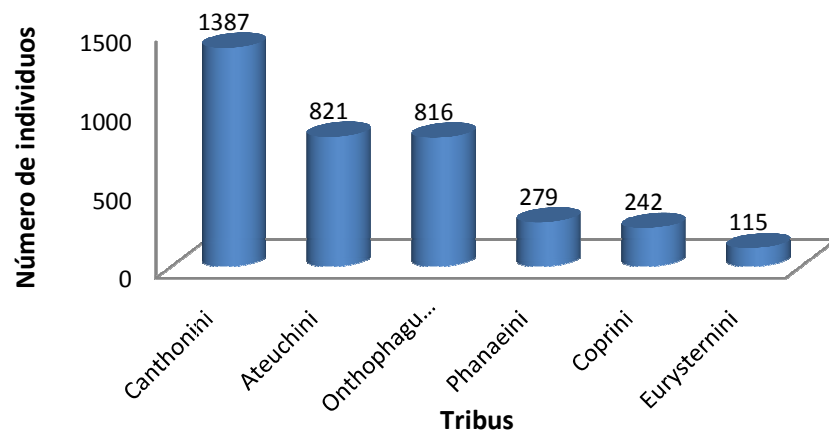


Figura 3. Abundancia por tribus de escarabajos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas

Dentro de los doce géneros colectados, *Onthophagus* fue el más abundante con 816 especímenes, representando el 22% de todos los organismos colectados, este resultado concuerda con lo encontrado en trabajos de Navarrete y Halffter (2008), Morón (1985) y Palacio-Ríos *et al.* (1990). Se ha registrado que las especies de *Onthophagus* son muy comunes encontrarlas en zonas tropicales y se han diversificado en zonas tropicales de México, Centro y Sudamérica. Contrariamente *Scatimus* fue el género menos representado, únicamente con tres ejemplares obtenidos en todos los meses de colecta, ya que *S. ovatus* es una especie que ocurre principalmente en áreas abiertas y deforestadas (Fig.4). Las especies más abundantes en el estudio fueron ***Uroxys microcularis*** (645) ***Canthon vazquezae*** (456), ***Deltochilum pseudoparile*** (374), ***Onthophagus rhinolophus*** (248), ***Onthophagus maya*** (219) y ***Copris laeviceps*** (205) que representan el 59% de la captura total, por otra parte las especies con menos abundancias fueron ***Deltochilum mexicanus***, ***Eurysternus foedus***, con un ejemplar cada uno, ***Canthon aff meridionalis***, con dos ejemplares, ***Scatimus ovatus***, con tres ejemplares y ***Onthophagus cyclographus***, ***Uroxys deavilai***, ***Canthidium sp2***, ***Deltochilum scabriusculum*** con cuatro ejemplares cada uno.

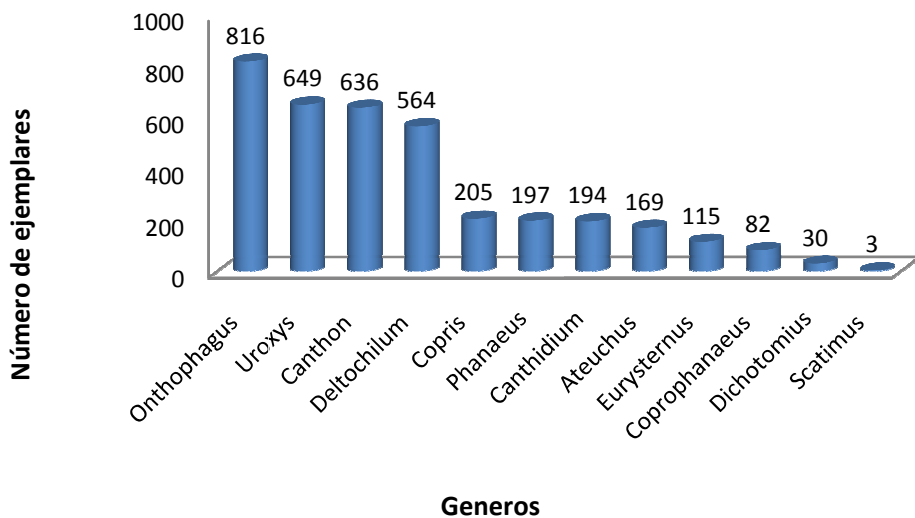


Figura 4. Género mas abundantes de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas.

Variaciones estacionales de los Scarabaeinos

De manera general la temporada seca incluyo los meses de Febrero y Abril capturando a 1205 individuos de 28 especies. El periodo de lluvia abarco los meses de Agosto, Octubre y Diciembre, capturando a 2456 de 35 especies. A nivel mundial se han registrado picos de emergencia de adultos en el inicio de la época de lluvias (Cambefort, 1991; Kohlmann, 1991 en Andresen, 2005); esto probablemente explique la abundancia y la riqueza observadas, en este estudio.

En Selva las mayores abundancias y riqueza de especies se presentaron en Agosto siendo el mes con mayor humedad del año (104%) de tal manera que se capturaron 922 individuos representados en 29 especies, cabe mencionar que conforme la precipitación va disminuyendo la abundancia de los Scarabaeinos descende, sin embargo la riqueza se va manteniendo. (Fig. 5 a), esto coincide con otros autores que han encontrado en zonas tropicales que la riqueza de las

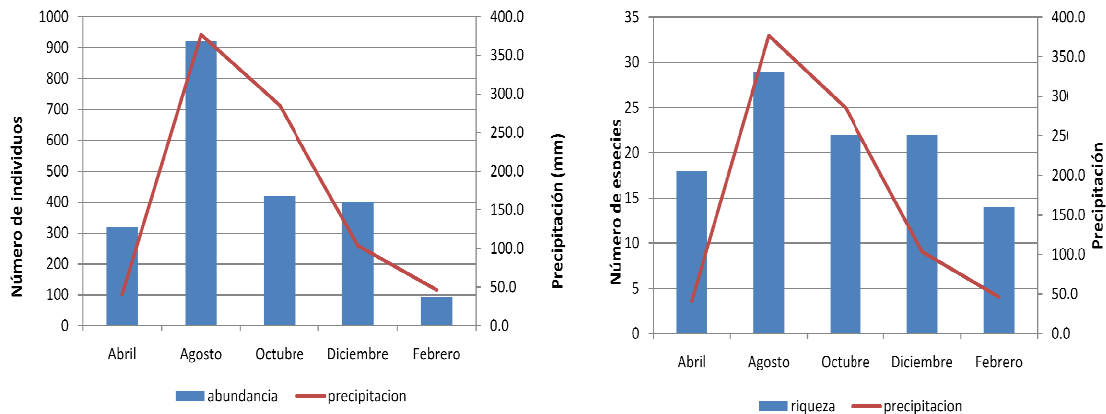
especies es similar entre estaciones y las diferencias ocurren en términos de abundancias (Navarrete 2010, Andresen, 2005 y Spector & Ayzama, 2003).

Por otra parte el Cafetal no presenta sincronía con la precipitación puesto que la mayor abundancia se obtuvo en abril (temporada seca) capturando 472 individuos representados en 22 especies y la mayor riqueza de especies se presentó en Febrero (temporada seca) representados en 23 especies con 321 individuos Fig. (5b). quizá se debe a que las poblaciones muestran un comportamiento basado en el equilibrio entre los factores limitantes, es decir, que si las lluvias aumentan o disminuyen por fuera de su nivel de tolerancia, éstas reducirán su número de individuos, hecho que afectará la comunidad (Begon *et al.*, 2006). Sin embargo al igual que en la Selva, la riqueza de los escarabaeinos se mantiene similar durante las dos épocas del año y la diferencia se encuentra en las abundancias de los individuos (Navarrete 2010, Andresen, 2005 y Spector & Ayzama, 2003).

La estacionalidad de los Scarabaeinae) puede ser explicada de acuerdo a sus propios hábitos alimentarios, de tal manera que la existencia de adultos activos obedece a sus ciclos de vida y disponibilidad espacio-temporal de su alimento, el cual es constante y no depende directamente de la época de lluvias (Carrillo-Ruiz y Morón 2003). Aunado a lo anterior, se suma el hecho de que presentan ciclos anuales o multivoltinos, de tal manera que hay presencia de adultos activos durante todo el año, aprovechando recursos alimentarios con distribución espacio-temporal irregular y efímera (excremento, carroña o restos vegetales) Carrillo-Ruiz y Morón 2003).

Navarrete, 2010 propone, que las diferencias entre sitios encontradas, se deben a la distribución heterogénea, muchas veces agregada y altamente móvil de los mamíferos pequeños y grandes, principalmente fuente de alimentos, a través de su excremento. Estos mamíferos se desplazan en busca de su alimento. Favila, 2005 y Escobar, 2000 señalan que los Scarabaeinos siguen estos desplazamientos, por lo que trae consigo, disminuciones o “concentraciones” de ciertas especies.

a)



b)

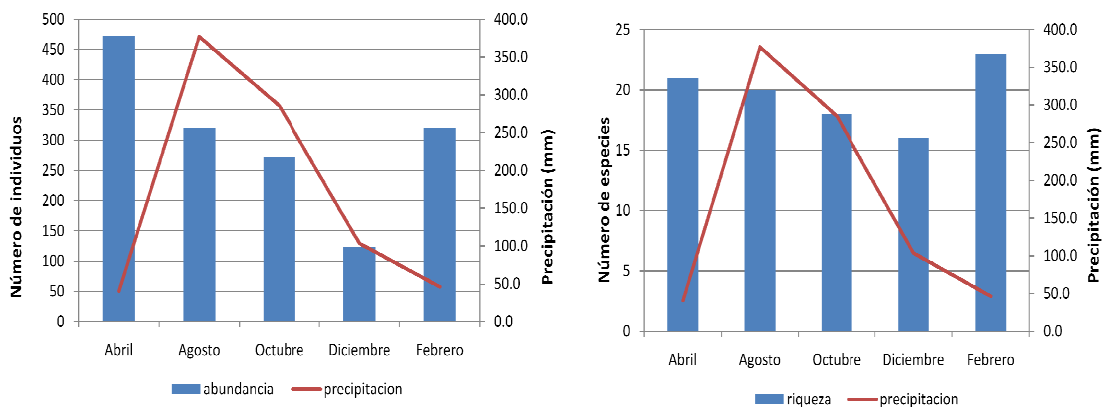


Figura 5. Abundancia y Riqueza de Scarabaeinae respecto a la precipitación a) Selva y B) Cafetal, en la Reserva De la Biosfera Selva el Ocote.

Diversidad alfa

La mayor riqueza y abundancia de especies se registró en Selva, con 2 151 ejemplares equivalente al 59% de la población total con una riqueza de 34 especies, coincidiendo con los resultados ofrecidos en los trabajos de Celi & Dávalos (2001); Escobar & Chacón (2000); García & Pardo (2004) y Navarrete & Halffter (2008), donde mencionan que en zonas conservadas albergan mayor número de especies con mayores abundancias demostrando la estrecha relación

que existe con los niveles de conservación, además les proporciona las condiciones microclimáticas adecuadas (Halffter, 1991).

En cuanto a representatividad de las principales especies, la mayor abundancia la obtuvo *Uroxys microcularis* en Selva y Cafetal con 389 y 256 ejemplares respectivamente, por ser la especie más abundante en los dos sitios se le puede considerar como una especie con amplios rangos de tolerancia ambiental (euritópica), estos resultados concuerdan con lo encontrado en Los Tuxtlas por Díaz *et al.* (2010), pero difieren de lo sugerido por Navarrete (2009), quien asocia a esta especie principalmente con sitios conservados.

Canthon vasquezae (329), *Copris leaviceps* (196) y *Canthon femoralis* (147) fueron las tres especies más abundantes en Selva después de *Uroxys microcularis*. En Cafetal, estas mismas especies presentaron una abundancia de 127, 9 y 23 ejemplares respectivamente. Lo anterior refuerza lo comentado por Montes de Oca (2001), quien menciona que los elementos de un paisaje, influyen en la distribución, abundancia y persistencia de varias especies, permitiendo así la coexistencia de las especies de bosque con las especies de áreas manejadas (Cafetal), como es nuestro caso, pues especies típicas de bosque como *C. vasquezae*, *C. leaviceps*, *C. femoralis*, *C. centrale*, *C. telamón*, *P. sallei*, (Favila & Diaz, 1997) entre otras se encuentran en Cafetal, pero con menores abundancias (Fig. 6).

El Cafetal fue el hábitat con menor riqueza y abundancia, se registraron 1 509 especímenes equivalente al 41 % de los ejemplares colectados, con una riqueza de 28 especies, esto se debe quizá a la reducción de la cobertura arbórea ya que tiene un fuerte efecto en la disminución de la riqueza y abundancia, (Halffter & Arellano, 2002; Morón, 1987), trayendo como consecuencia la formación de nuevos ensamblajes de escarabajos, (Halffter, 1992; Halffter & Arellano, 2002; & Klein, 1989), u especies que se ven favorecidas por ambientes más abiertos (Delgado *et al.*, 2012) como por ejemplo *Deltochillum pseudoparile* (250), *Onthophagus rhinolophus* (194) y *Deltochillum gibbosum* (148), que se estas

mismas especies en Selva presentaron abundancias de 82, 54 y 30, ejemplares respectivamente.

La curva de dominancia indica alta riqueza y abundancia en Selva, comparada con el Cafetal. Se observa en Selva tres especies raras (CA, DM Y EF) (Fig. 6) y nueve especies poco comunes (CL, EM, OI, SO, DS, OT, CS, CH, y UD). Para el Cafetal es mayor el número de especies raras (CA, EM, OI, SO y CG) con seis especies poco comunes (CW, OC, OL, DA, CL y PS) (Fig. 6) Esto podría estar relacionado con la complejidad estructural del hábitat, las cuales varían de acuerdo a las características físicas del lugar y las condiciones microtopograficas (Tuomisto *et al.*, 1995), pese a esto cabe mencionar que muchas de las especies raras o poco comunes se comparten en los dos sitios (CA, CL, PS, EM, OI y SO) manteniendo una coexistencia y facilitando el mantenimiento de cierto grado de diversidad (Montes de Oca, 2001).

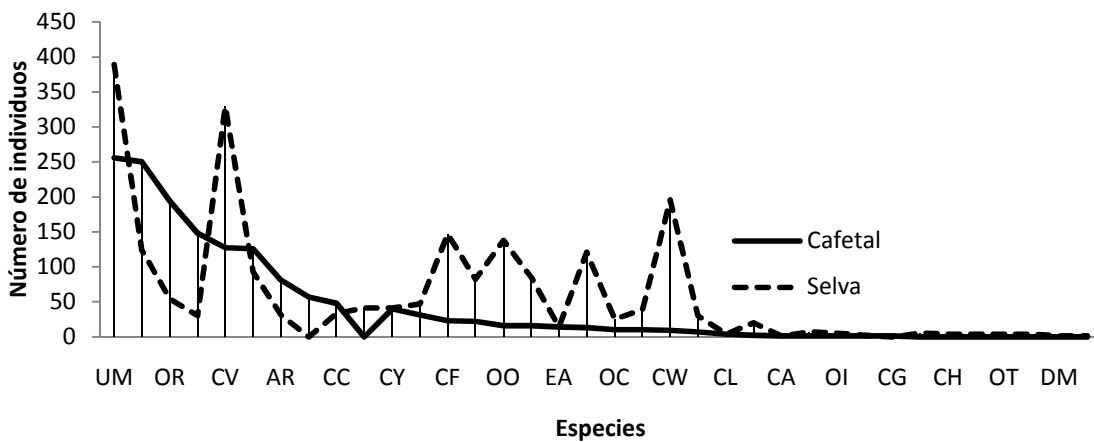


Figura 6. Curvas de dominancia para las especies de Scarabaeinae capturadas en cada tipo de vegetación (Selva y Cafetal) en la Reserva De la Biosfera Selva el Ocote. UM= *Uroxyis microocularis*, DP= *Deltochilum pseudoparile*, OR= *Onthophagus rinolophus*, DG= *Deltochillum gibbosum*, Cv= *Canthon vazquezae*, OM= *Onthophagus maya*, AR= *Ateuchus rodriguez*, *Ateuchus perezvelai*, CC= *Canthidium centrale*, CY= *Coprophanæus corythus*, EC= *Eurysternus caribæus*, CF= *Canthon femoralis*, CP= *Canthidium pseudoperceptibile*, OO= *Onthophagus crinitus*, OY= *Onthophagus yucatanus*, EA= *Eurysternus angustulus*, PE= *Phanaeus endymion*, OC= *Onthophagus carpophilus*, OL= *Onthophagus longimanus*, CW= *Copris laeviceps*, DA= *Dichotomius amplicollis*, CL= *Canthon cyanellus*, PS= *Phanaeus sallei*, CA= *Canthon aff meridionalis*, EM= *Eurysternus*

magnus, OI= *Onthophagus incensus*, SO= *Scatimus ovatus*, CG= *Coprophanaeus gilli*, CS= *Canthidium sp1*, CH= *Canthidium sp2*, DS= *Deltochilum scabriusculum*, OT= *Onthophagus cyclographus*, UD= *Uroxys deavilai*, DM= *Deltochilum mexicanus*, EF= *Eurysternus foedus*, PP= *Phanaeus pyrois*.

La diversidad estimada para Selva fue $H' = 2.78$ $\lambda = 0.087$. Dichos valores transformados en los números de diversidad de Hill, N1 y N2 mostraron que 16 y 11 especies son abundantes o muy abundantes respectivamente y contribuyen efectivamente a la diversidad del mismo con altas abundancia que van desde 33 a 389 individuos, mientras que las especies restantes mostraron menos abundancias de uno a treinta individuos registrados durante el trabajo de campo.

Los índices de diversidad para Cafetal fue $H' = 2.54$ $\lambda = 0.103$, mientras que N1 y N2 mostraron que 13 y 10 especies son abundantes o muy abundantes respectivamente y que contribuyen a la diversidad del Cafetal con abundancias de 31 a 256 individuos, mientras que la especies restantes presentan abundancias de uno a veintitrés individuos.

Eficiencia del esfuerzo de colecta

Las estimaciones del esfuerzo de captura mediante la ecuación de Clench y el modelo de Dependencia Lineal para los diferentes tipos de vegetación, analizados individualmente predijeron alta representatividad de captura. La ecuación de Clench sugiere que aun falta dos especie por registrar en ambos sitios, y el modelo de Dependencia lineal, señala que se logró la captura total.

Las pendientes estimadas para Selva fueron menores en comparación con el Cafetal. En cuanto a los coeficientes de determinación (R^2) registraron valores mayores al 95%. (Fig. 7, cuadro 2), Al respecto algunos autores mencionan que si las pendientes son menores a 0.1, indican un inventario suficiente y fiable, situación que ocurre en nuestro trabajo (Jiménez-Valverde & Hortal, 2003; Zar, 2010).

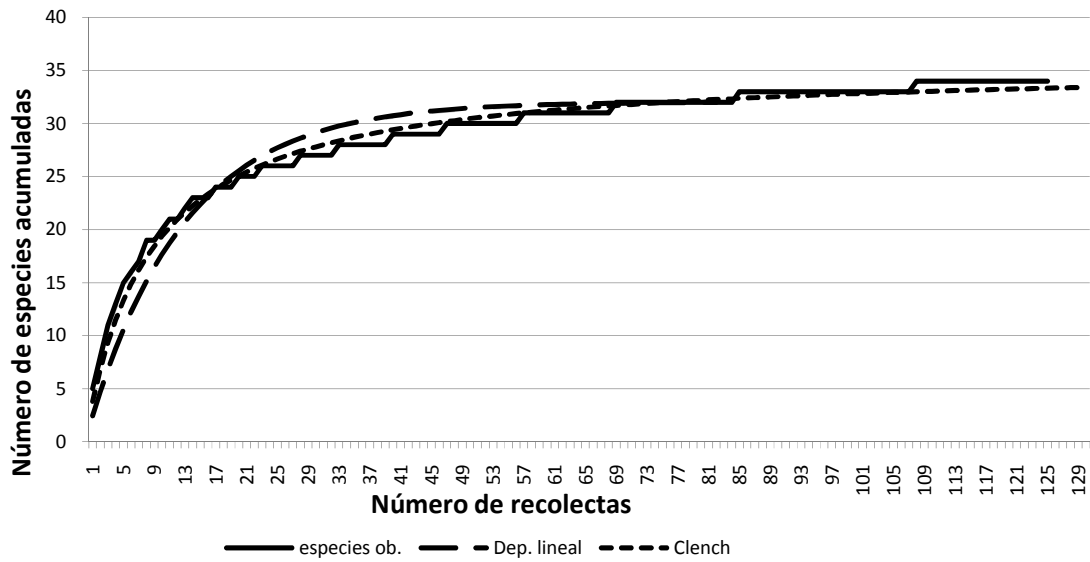
En cuanto a las especies faltantes según el modelo de Clench, suponemos que se trata de *Deltochilum valgum acropyge* Bates 1887, puesto que Blas & Gómez (2009), reportan esta especie, para el parque educativo, Laguna Bélgica que se encuentra dentro de los límites de nuestra área de estudio. Esta especie ha sido capturada con cadáveres de milpiés (*Diplopoda: Spirobolida*) (Cano, 1998) y en esta investigación no fue considerada esta opción. La otra especie faltante, pudiera ser *Sulcophanaeus chryseicollis* Harold, 1863, la cual ha sido colectada en zonas de selva conservada (B. Gómez, com. per) y no fue capturada en nuestro estudio fue quizá diferencias en los meses de aparición de la especie y de colecta por parte nuestra.

Cuadro 2. Índices y modelos utilizados para el análisis de la diversidad de Scarabaeinae, en Selva y Cafetal de la Reserva De La Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México.

índices y modelos	Selva	Cafetal
S	33	28
A	2151	1509
(H')	2.78	2.54
(λ)	0.087	0.103
N1	16	13
N2	11	10
Ecuación de Clench		
Pendiente = $a/(1+b \cdot n)^2$	0.000217181	0.013631536
a	4.254089	3.9106
b	0.11965	0.1355
Asintota	35	30
R ²	0.99	0.99
Dependencia lineal		
Pendiente = $a \cdot \exp(-b \cdot n)$	0.00011613	0.00007447
a	2.564345	2.3548
b	0.08002	0.0899
Asintota	32	26
R ²	0.95	0.96

Riqueza de especies (S), Abundancia (A), Índice de Shannon-Wiener (H'), índice de Simpson (λ), Anti log H' (N1), $1/\lambda$ inverso del índice de Simpson (N2).

A)



B)

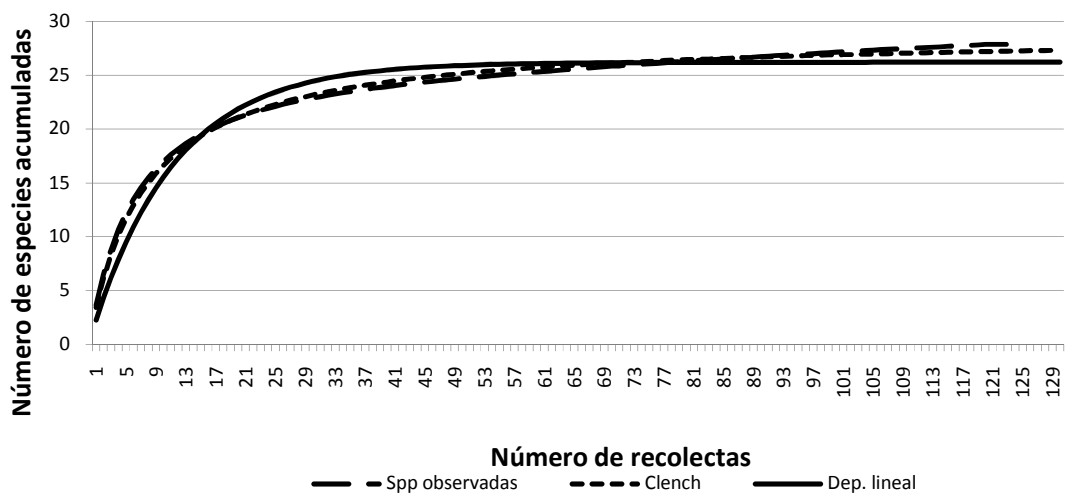


Figura 7. Curvas de acumulación de especies (Scarabaeinae) con base al esfuerzo de muestreo realizado (125 numero de recolectas) y el extrapolado a 130 recolectas. A) Selva y B) Cafetal, mediante la ecuación de Clench y el Modelo de Dependencia lineal.

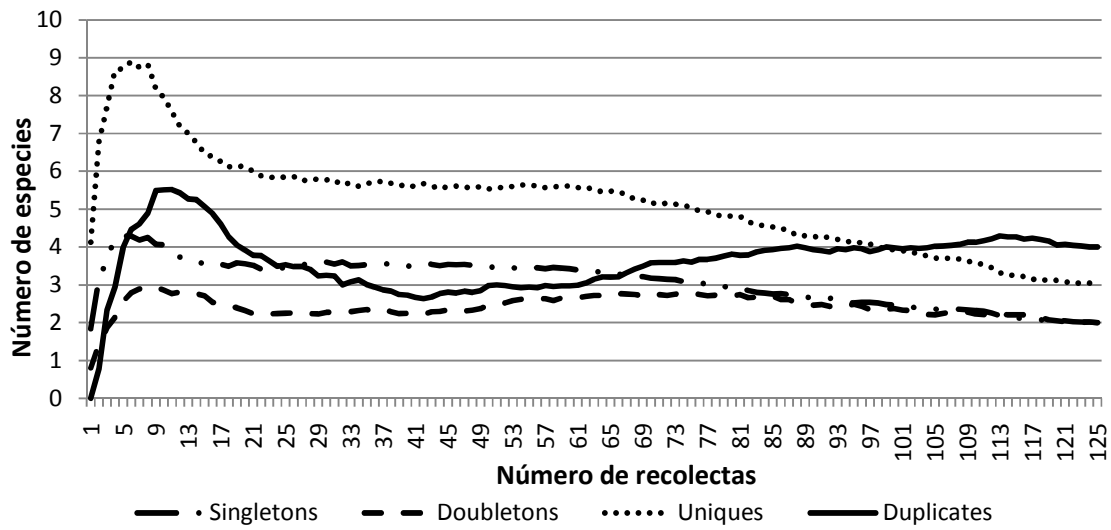
Diversidad Beta

De acuerdo con el índice de Jaccard los sitios de estudio presentan una similitud del 0.72, esto indica que el 72% de la composición de especies de los Scarabaeinae es la misma entre hábitats, existiendo solo una diferencia (Complementariedad) del 28%. Esto se debe a que los escarabajos coprófagos tienen una alta capacidad para encontrar el recurso alimenticio, son euritopicos y algunas especies penetran al bosque intervenido o potreros donde existen mamíferos domesticados que aportan excremento, (Escobar & Chacón, 2000). En cuanto a la rareza de las especies, en las áreas de estudio (Selva y Cafetal) se presentó de manera similar (Cuadro 3), las especies raras van disminuyendo conforme va aumentando el número de colectas, sin embargo las especies únicas y Singletons en Cafetal muestran que van incrementando aun en los últimos muestreos y en selva las duplicates pero al final del muestreo también se empieza a ver la asíntota (Figura 8).

Cuadro 3. Rareza de especies de escarabajos colectados en Selva y Cafetal en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote (REBISO), Chiapas.

Hábitat	Únicas	Duplicadas	Singletons	Doubletons
Selva	<i>Canthidium sp1</i> <i>C. aff. meridionalis</i> <i>D. mexicanus</i> <i>E. foedus</i>	<i>O. incensus</i> <i>S. ovatus</i> <i>U. deavilai</i>	<i>C. aff. meridionalis</i> <i>D. mexicanus</i> <i>E. foedus</i>	<i>O. incensus</i> <i>S. ovatus</i> <i>U. deavilai</i>
Cafetal	<i>E. magnus</i> <i>O. incensus</i> <i>S. ovatus</i> <i>C. gilli</i>	<i>P. sallei</i>	<i>E. magnus</i> <i>O. incensus</i> <i>S. ovatus</i> <i>C. gilli</i>	<i>P. sallei</i>

A)



B)

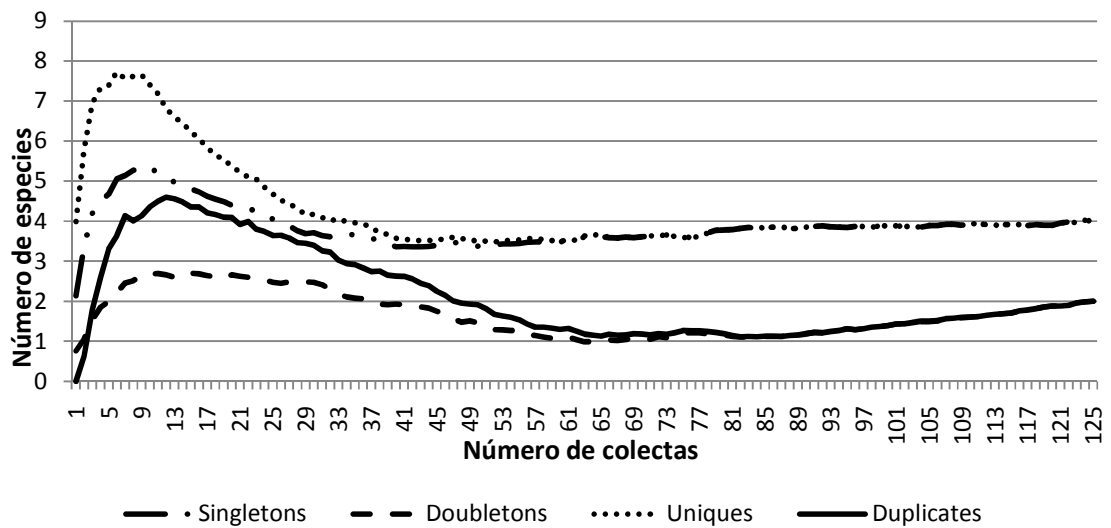


Figura 8. Especies raras para el esfuerzo de captura realizado (125 horas) A) Selva y B) Cafetal, en la Reserva De la Biosfera Selva el Ocote.

Dentro de los sitios muestreados (Selva y Cafetal), se encontraron los mismos géneros, sin embargo a nivel especie se encontraron diferencias muy marcadas puesto que la Selva fue el sitio que mayor riqueza de especies resguarda (33) mientras en Cafetal se encontraron 28, compartiendo 26 especies en común

(cuadro 5), esto se atribuye que el hecho de que la mayoría de las especies compartan los mismos hábitats es porque están adaptadas a usar una variedad de hábitats y los pueden aprovechar de la misma forma (Hernández et al, 2003, Navarrete 2009), considerándose por tanto especies de tipo euritopicas.

El número de especies exclusivas fue mayor en Selva con cinco, *Deltochilum scabriusculum*, *Deltochilum mexicanus*, *Eurysternus foedus*, *Onthophagus cyclographus*, y *Uroxys deavilai* estas especies las podemos considerar como especies indicadoras de Selvas en buen estado de conservación, porque representan un alto grado de especificidad y fidelidad a la Selva, excepto a *Deltochilum mexicanum*, la cual es una especie característica de bosques mesófilos, aún cuando su rango altitudinal de distribución puede extenderse hacia zonas tropicales como la del presente trabajo. Por otra parte, Navarrete (2009), indica a *Eurysternus foedus*, como un buen indicador de selva conservada.

Ateuchus perezvelai y *Coprophanaeus gilli* fueron especies exclusivas del Cafetal. *Coprophanaeus gilli*, es una especie que se ha encontrado en una amplia gama de hábitat, que va desde bosques mesofilos conservados hasta vegetación secundaria, principalmente acahuales, plantaciones de café y áreas con disturbios (Edmos & Zidek, 2010). *Ateuchus perezvelai* se ha registrado de la selva tropical siempre verde y las selvas tropicales decidua. (Kohlmann, 2000).

Actividad Diaria

Muchos autores como Feer & Pincebourde (2005), establecen la existencia de tres patrones de actividad de los escarabajos: diurno, crepuscular y nocturno. sin

embargo nuestros datos contrastan con estos últimos, ya que se obtuvieron de manera minuciosa con colectas cada tres horas, y los resultados sugieren que estos patrones pueden ser mucho más estrechos y que al interior de cada una de estas agrupaciones artificiales, existen rangos más específicos y naturales de actividad diaria (Noriega, 2008).

El número de especies que conforma el ensamblaje de escarabajos para la explotación de alimento fue mayor en selva, presentando tres picos de mayor actividad 3:00 (21 especies), 9:00 (18 especies) y 21:00 (23 especies) respectivamente (fig. 9). En cafetal se observaron dos picos de 6:00 (16 especies) y 21:00 (21 especies)

Sin embargo entre las horas de 6:00 y 15:00 en selva el número de especies decrecen, de igual manera en Cafetal a las 24:00 y 3:00 (figura 9) estas horas se le conoce como crepusculares es decir el inicio de la madrugada y como es bien sabido factores como la temperatura, la humedad y la luz regulan la actividad de vuelo de los escarabajos (Landin, 1961; Koskela, 1979; Mena *et al.*, 1989). Esta tendencia al decrecimiento del número de especies posiblemente se debe a las restricciones de termorregulación durante la actividad de vuelo (Bartholomew & Heinrich, 1978 y Verdú *et al.*, 2004).

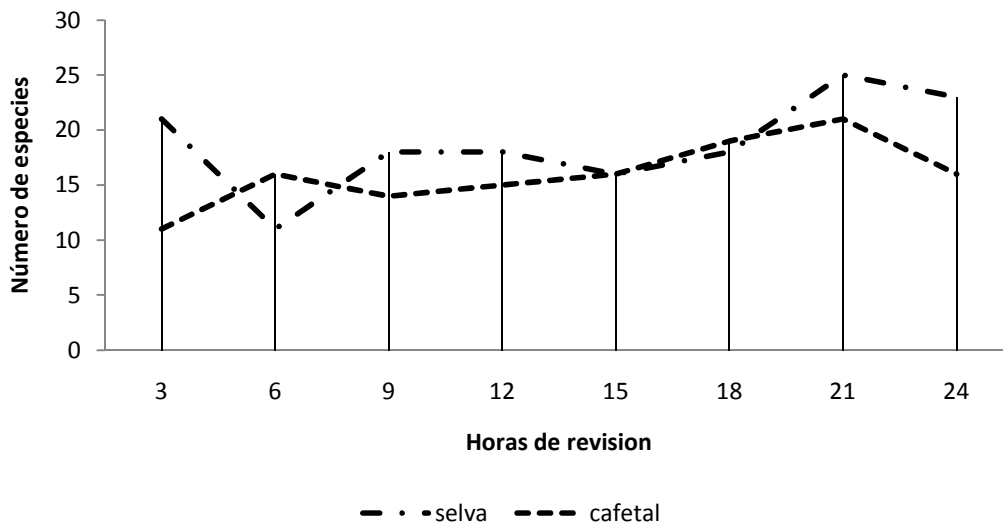


Figura 9. Número de especies que conforma el ensamble de escarabajos para la explotación de alimento. A) Selva y B) Cafetal, en la Reserva De la Biosfera Selva el Ocote, Chiapas, Mexico.

En cuestión de abundancia (Selva y Cafetal) se observó mayor número de ejemplares por la tarde noche, coincidiendo con los resultados mencionados por otros autores Hernández *et al.*, 2003; Montes de Oca, 1994; 2001 y Navarrete, 2009). En Selva, se obtuvieron los mayores valores entre las 18:00 y 24:00 horas y en cafetal se observó un solo pico de actividad a las 21:00, sin embargo se presentó mayor número de ejemplares en comparación con la Selva (Fig. 10).

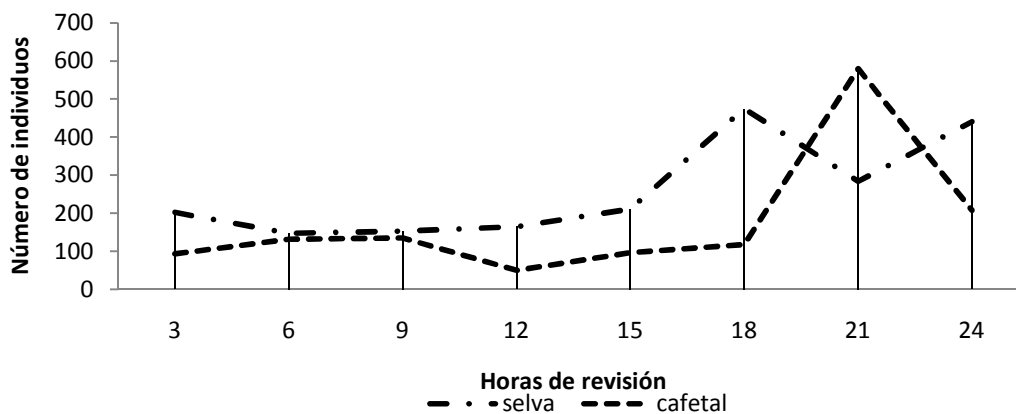


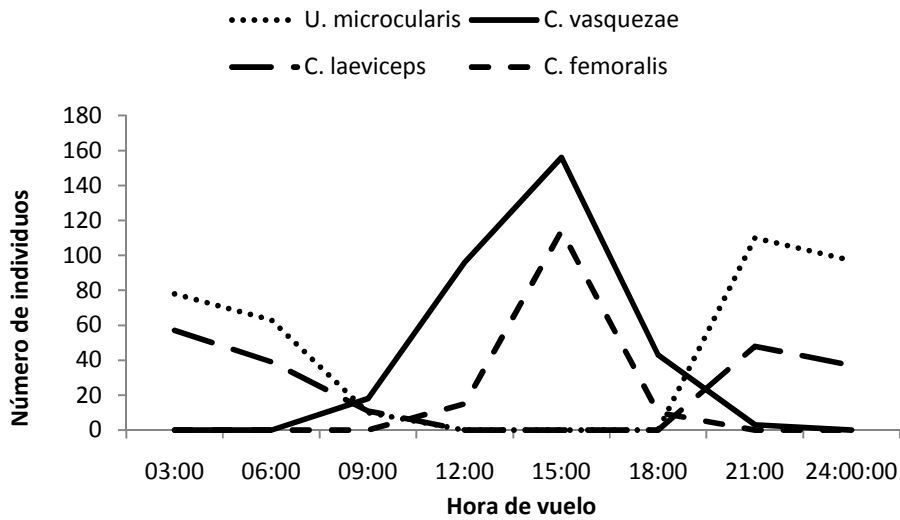
Figura 10. Horas con mayores abundancias de escarabajos para la explotación de alimento. A) Selva y B) Cafetal, en la Reserva De la Biosfera Selva el Ocote (REBISO), Chiapas, México.

En este trabajo las especies consideradas como crepusculares y nocturnas con horario de actividad de 17:00 – 3:00 hrs son más abundantes que las diurnas, resultados que coinciden con lo encontrado por Hill (1996) y Montes de Oca (1994; 2001), y que podría estar relacionado con la producción de mayor cantidad de excremento de mamíferos durante este período (Howden & Young, 1981; Julliot, 1997; Feer & Pincebourde, 2005).

Sin embargo existen trabajos con valores muy diferentes a los obtenidos en otras localidades estudiadas, indicando que existen variaciones geográficas muy marcadas. En Asia, los escarabajos presentan una actividad principalmente de tipo diurna (Hanski & Krikken, 1991). En Guyana Francesa, se menciona que las especies nocturnas son el grupo menos dominante (Feer & Pincebourde, 2005). Por otra parte, también se debe considerar que la actividad diaria es parte de la biología de cada especie, es así que analizando por separado las cuatro especies más abundantes en cada sitio estudiado (Fig.11) se encuentran diferencias notables. Los patrones diferentes en la actividad diaria, muestran que en Selva la

actividad preponderante de las cuatro especies más abundantes tienen actividad diurna, el en caso del Cafetal es predominantemente nocturna.

A)



B)

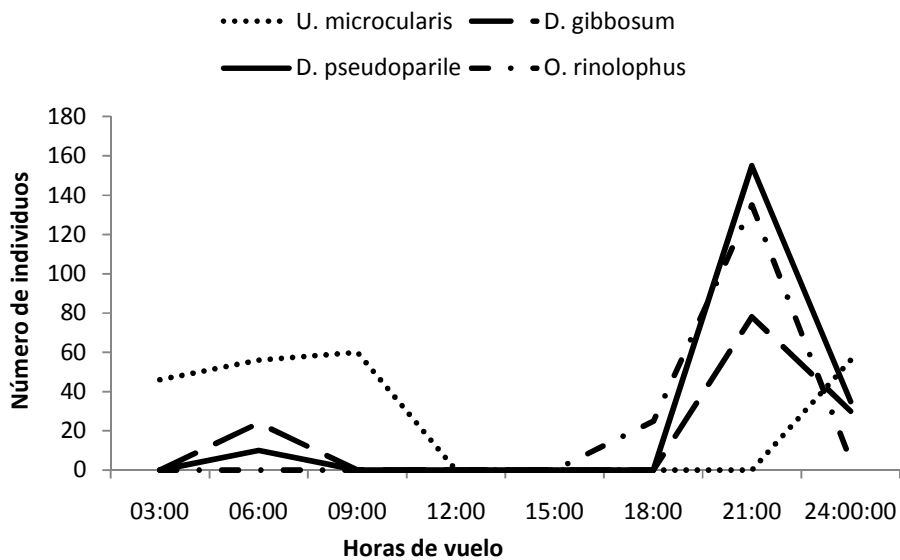


Figura 11. Horas de actividad de las especies más abundantes A) Selva y B) Cafetal, en la Reserva De la Biosfera Selva el Ocote (REBISO), Chiapas, México.

El patrón de actividad diaria de los escarabajos no corresponde necesariamente con sus categorías taxonómicas, sino que está fuertemente relacionada con la coloración de las especies, es decir especies nocturnas tienen un 89% más probabilidades de ser oscuras o negras que de cualquier otro color, como lo presentan las especies diurnas. El color negro es considerado como una adaptación para evitar la depredación interespecíficas (Edmonds, 2000). Otro factor a considerar relacionado al patrón de actividad diaria es el tamaño del organismo, mientras que especies diurnas son ejemplares regularmente de tamaño pequeño, las de hábitos nocturnos presentan tallas más grandes (Montes de Oca, 1994 y 2001; Edmonds, 2000), este comportamiento fisiológico se presentó en nuestro estudio, puesto que las especies de mayor tamaño y coloración oscura fueron especies nocturnas y crepusculares, mientras que la mayoría de especies pequeñas se presentaron en el transcurso del día (Cuadro 5).

Preferencia trófica

De acuerdo a la prueba Kruskal-Wallis, no hubo diferencias significativas en cuanto al número de ejemplares que colecta cada cebo ($H=2.85$, $P=0.24$), sin embargo el cebo de excremento de puerco colectó mayor número de ejemplares, seguido de Calamar en descomposición y finalmente excremento de Vaca (Cuadro 4), Los tres cebos empleados capturaron 29 especies cada una, aunque no por ello son las mismas, (Cuadro 4), cabe destacar que el índice de Shannon señaló el cebo de excremento de Vaca como el que atrae mayor diversidad (Cuadro 4). Algunas especies, son capturadas de manera accidental en los cebos que no corresponden a su gremio trófico, es por eso que Deloya *et al.*, (2007), señalan que los ejemplares colectados deben ser separados conforme a su presencia y proporción en los diferentes cebos utilizados, sugiriendo que si más del 75% de la especie fueron capturadas en trampas cebadas con excremento serán Coprófagas, si al menos el 75% de los individuos de una especie fueron colectados en trampas con calamar serán Necrófagas y Generalistas, aquellas especies cuyos individuos fueron colectados tanto en Coprótrampas como en

necrotrampas en un porcentaje menor al 75% (fig. 12, cuadro 5). Ejemplo de ello tenemos a *C. corythus*, que se presenta tanto en el cebo de Calamar y de Puerco, lo cual sugeriría que esta especie es generalista ya que acude a la materia orgánica en descomposición (Necrófago) como al excremento (coprófago). Sin embargo ya que el 98% de su abundancia se obtuvo en necrotrampas cebadas con calamar se considera necrófaga lo cual coincide con la mayoría de los diferentes autores (Navarrete & Halffter, 2008; Deloya *et al.*, 2007; Pérez *et al.*, 2009), aun cuando algunos indican que también puede ser Necro-Coprofaga (Morón, 2003).

Cuadro 4. Índices y modelos utilizados para el análisis de la diversidad de preferencia trófica de los escarabajos, en Selva y Cafetal de la Reserva De La Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México

	Calamar	Puerco	Vaca
Riqueza	29	29	29
Abundancia	1420	1441	800
especies exclusivas	<i>C. gilli</i>	<i>Canthidium sp1</i>	<i>E.foedus</i>
	<i>Canthidium sp2</i>	<i>U. deavilai</i>	<i>S.ovatus</i>
	<i>D. mexicanum</i>		
Índice de Shannon	2.54	2.62	2.84
t de Hutcheson	Calamar & puerco	1.9734	0.04
	Calamar & Vaca	7.355	0.001
	Puerco & Vaca	5.3122	0.001

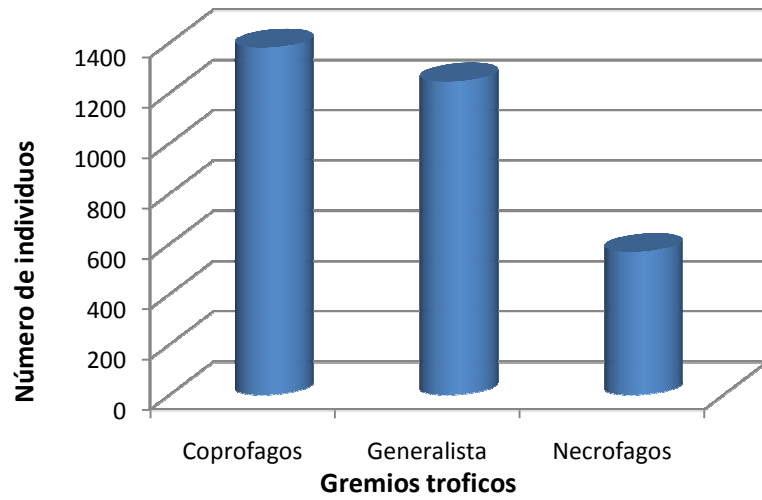


Figura 12. Número de individuos presentes en cada gremio trófico colectados en Selva y Cafetal en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote (REBISO), Chiapas, México.

Cuadro 5. Caracterización bioecológica de las especies colectadas en este trabajo. AC= (Actividad), TD= Tipo de dieta (Copro: Coprófaga, Necro: Necrófaga, Gene: generalista, TA= (Tamaño), AB= (Abundancia), colectados en Selva y Cafetal en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote (REBISO), Chiapas, México.

Especies	AC. Cafetal	AC. Selva	TD	TA	AB. Cafetal	AB. Selva
<i>A. rodriguezii</i>	20:00 -5:00	22:00 -1:00	Copro	Pequeño	81	31
<i>A. perezvelai</i>	20:00 -5:00		Copro	Pequeño	57	0
<i>C. centrale</i>	20:00 -2:00	22:00 -1:00	Copro	Pequeño	48	33
<i>C.pseudoperceptibile</i>	8:00 -14:00	10:00 -16:00	Copro	Pequeño	22	82
<i>C. sp1</i>		7:00 -10:00	Copro	Pequeño	0	5
<i>C. sp2</i>		13:00 -20:00	Necro	Pequeño	0	4
<i>C. cyanellus</i>	11:00 -14:00	13:00 -16:00	Necro	Pequeño	4	4
<i>C. femoralis</i>	11:00 -14:00	13:00 -19:00	copro	Pequeño	23	147
<i>C. Aff meridionalis</i>	17:00 -19:00	16:00 -19:00	necro	Pequeño	1	1
<i>C. vazquezae</i>	10:00 -19:00	10:00 -19:00	Gene	Pequeño	127	329
<i>C. laeviceps</i>	5:00 -11:00	1:00 -10:00	copro	Grande	9	196
<i>C. corythus</i>	17:00 -23:00	19:00 -1:00	Necro	Grande	40	41
<i>C. gilli</i>	5:00 -8:00		Necro	Grande	1	0
<i>D. gibbosum</i>	17:00 -2:00	19:00 -22:00	Necro	Grande	148	30
<i>D. pseudoparile</i>	20:00 -5:00	19:00 -1:00	Necro	Grande	250	124
<i>D. scabriusculum</i>		22:00 -4:00	Gene	Grande	0	4
<i>D. mexicanus</i>		10:00 -1:00	Necro	Grande	0	1
<i>D. amplicollis</i>	2:00 -5:00	19:00-1:00	Gene	Grande	7	30
<i>E. angustulus</i>	5:00 -8:00	1:00 -7:00	Copro	Pequeño	14	14
<i>E. caribaeus</i>	17:00 -20:00	19:00 -22:00	Copro	Grande	31	47
<i>E. foedus</i>	22:00 -1:00	22:00 -1:00	Copro	Grande	0	1
<i>E. magnus</i>	17:00 -19:00	19:00 -23:00	Copro	Grande	1	7
<i>O. carpophilus</i>	2:00 -8:00	13:00 -19:00	Copro	Pequeño	10	25
<i>O. crinitus</i>	14:00 -20:00	16:00 -22:00	Gene	Pequeño	16	138
<i>O. cyclographus</i>		19:00 -1:00	Copro	Pequeño	0	4
<i>O. incensus</i>	8:00 -11:00	16:00 -22:00	Copro	Pequeño	1	5
<i>O. longimanus</i>	17:00 -23:00	13:00 -16:00	Copro	Pequeño	10	39
<i>O. maya</i>	17:00 -1:00	16:00 -22:00	Gene	Pequeño	126	93
<i>O. rhinolophus</i>	17:00 -1:00	19:00 -1:00	Gene	Pequeño	194	54
<i>O. yucatanus</i>	17:00 -23:00	16:00 -1:00	Copro	Pequeño	17	85
<i>P. endymion</i>	11:00 -23:00	10:00 -22:00	Gene	Grande	13	162
<i>P. sallei</i>	17:00 -20:00	16:00 -19:00	Copro	Grande	2	20
<i>U. deavilai</i>		4:00 -7:00	Copro	Pequeño	0	4
<i>U. microcularis</i>	23:00 -11:00	22:00 -10:00	Copro	Pequeño	256	389
<i>S. ovatus</i>	20:00 -23:00	4:00 -10:00	Copro	Pequeño	1	2
total					1510	2151

CONCLUSIONES

La diversidad en la REBISO es elevada, ya que se obtuvo un inventario con 35 especies, siendo la segunda lista taxonómica con mayor representación a nivel estatal después de la de Navarrete (2009), obtenida para la Selva Lacandona.

La Selva es el sitio que alberga mayor número de especies presentando también mayores abundancias y mayor sincronía en las dos épocas del año (Lluvias y Secas).

La actividad diaria para la mayoría de los Scarabaeinos en la REBISO es de tendencias crepusculares y nocturnas.

Es de utilidad considerar todos los cebos, ya que todos tuvieron la capacidad de coleccionar una alta diversidad de especies, así como a especies exclusivas y particulares al tipo de cebo empleado.

LITERATURA CITADA

- Andresen, E.** 2005. Interacción entre primates, semillas y escarabajos coprófagos en bosques húmedos tropicales: un caso de diplocoria. *Universidad y Ciencia*. Número especial II. 73-84.
- Arellano, L., León-Cortés, J. L., & Halffter, G.** 2008. Response of dung beetle assemblages to landscape structure in remnant natural and modified habitats in southern Mexico. *Insect Conservation and Diversity*. 1: 253–262.
- Arellano-Gómez, L., León-Cortés, J. L., & Halffter, G.** 2009. Cambios en la diversidad de escarabajos estercoleros en un sistema silvopastoril chiapaneco. *Entomología Mexicana*. 8: 274-279.
- Bartholomew, G. A. & Heinrich, B.** 1978. Endothermy in african dung beteles during flight, ball making and ball rolling. *Journal of Experimental Biology*, 73:65-83.
- Begon, M, Townsend CR & Harper, JL.** 2006. Ecology: from individuals to ecosystems. 4th Ed. Blackwell Publishing, MA, USA. Introducción, Caps. 2, 3; pp: xi-xii, 30-31, 58.
- Blas, M. & Gómez B.** 2009. Escarabajos (Coleoptera: Scarabaeidae). En: Riechers, A., Morales, J. E., Hernández, E. Laguna Bélgica: Patrimonio natural e interpretación ambiental. Instituto de Historia Natural (IHN). Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. Pp. 75-87.
- Bornemissza, G. F.** 1969. A new type of brood care observed in the dung beetle *Oniticellus cinctus* (Scarabaeidae). *Pedobiologia, Jena*, 9: 223-225.

- Bornemissza, G. F. 1970.** Insectary studies on the control of dung breeding flies by the activity of the dung beetle, *Onthophagus gazella* F. (Coleoptera: Scarabaeinae). *J. Aust. entomol. Soc.*, 9: 31-41.
- Bornemissza, G. F. 1976.** The Australian dung beetle Project 1965-1975. *Australian Meat Research Committee Review*, 30: 1-32.
- Bustos, G. L. & Lopera, T. A. 2003.** Preferencia por cebo de los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de un remanente de bosque seco tropical al norte del Tolima (Colombia). *Monografías Tercer Milenio* 3(59-65).
- Cambefort Y. 1991.** *From saprophagy to coprophagy. En Dung beetle Ecology.* Hanski, I. & Cambefort, Y (Eds) Princenton, New Jersey press, New Jersey: 22-35. Care by *Heliocoprís japeus* (Klug) and *Heliocoprís hamadryas* Fabricius. *Ecological.*
- Cano, E. B. 1998.** *Deltochilum valgum acropyge* Bates (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): habitat and distribution. *The Coleopterists Bulletin*, 52(2): 174-178.
- Carrillo-Ruiz H, Morón MA. 2003.** Fauna de Coleoptera Sacarabaeoidea de Cuetzalan del Progreso, Puebla, México. *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie), 88: 87-121.
- Celi J, & Dávalos A. 2001.** Manual de monitoreo. Los escarabajos peloteros como indicadores de la calidad ambiental. *EcoCiencia*, Quito 7,1p.
- Colwell R. K. Coddington J. A. 1994.** Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B*, 345:101-118.

- Colwell, R. K.** 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.2.0. at: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates> (Consulta: 20/Oct/2011).
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP).** 2001. *Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). Ocozocoautla de Espinoza, Chiapas, México. 144 pp.
- Damborsky, M. P., Bar, M. E., Álvarez-Bohle, M. C. & Oscherov, E. B.** 2008. Comunidad de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en dos bosques del Chaco Oriental Húmedo, Argentina. *Sociedad Entomológica Argentina*. (1-2): 145-153.
- Delgado, J. M., Castro-Ramírez, A. E., Morón, M. A. & Ruiz-Montoya, L.** 2012. Diversidad de Scarabaeoidea (Coleoptera) en las principales condiciones de hábitat de Montebello, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*. 28 (1): 185-210.
- Delgado, L. & Kohlmann, B.** 2007. Revisión de las especies del género *Uroxys* Westwood de México y Guatemala. (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*. 46(1): 1-36.
- Delgado, L., Pérez, A. & Blackaller J.** 2000. Claves para determinar a los taxones genéricos y supragenéricos de Scarabaeoidea Latreille, 1802 (Coleoptera) de México. *Folia Entomológica Mexicana*. (110): 33-87 pp.
- Deloya C, & Ordóñez-Resendiz M. M.** 2008. Escarabajos (Insecta: Coleoptera). Pp. 123-134. En: Manson RH, Hernández-Ortiz V, Gallina S, Mehltreter K, (Eds). *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: Biodiversidad, manejo y*

conservación. Instituto de Ecología A.C. (INECOL) e Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT), México.

Deloya C. Parra-Tabla V. & Delfín-González H. 2007. Fauna de Coleópteros Scarabaeidae Laparosticti y Trogidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) asociados al bosque mesófilo de montaña, cafetales bajo sombra y comunidades derivadas en el centro de Veracruz, México. *Neotropical Entomology* 36(1): 005-021.

Dormont, L., Epinat, G. & Lumaret, J. P. 2004. Trophic preferences mediated by olfactory cues in dung beetles colonizing cattle and horse dung. *Environmental Entomology*. 33 (2): 370-377.

Doube , B. M. 1990. A functional classification for analysis of the structure of dung beetles assemblages. *Ecological Entomology*, 15: 371-383.

Edmonds W. D. & J. Zidek. 2010. A taxonomic review of the neotropical genus *Coprophanaeus* Olsoufieff, 1924 (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Insecta Mundi*. 0129: 1-111.

Edmonds, W.D. 2000 Revision of the Neotropical dung beetle genus *Sulcophanaeus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Heyrovskyana, Supplementum* (6): 1-60.

Escobar F. & Chacón P. 2000. Distribución espacial y temporal en un gradiente de sucesión de la fauna de coleópteros coprófagos (Scarabaeinae, Aphodiinae) en un bosque tropical montano, Nariño – Colombia, *Rev. Biol. Trop.* 48: 961-975.

Escobar F. 1997. Estudio de la comunidad de coleópteros coprófagos (Scarabaeidae) en un remanente de bosque seco al norte del Tolima, Colombia. *Caldasia*. 1997. 19 (3):419-430.

- Estrada A. Halffter G. Coates Estrada R & Merritt AJ.** 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. & Díaz A.** 1997. Escarabajos coprófagos y necrófagos. En: E. González-Soriano, R. Dirzo y R. Voght (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas.* Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 383-384.
- Feer F & Pincebourde S.** 2005. Diel flight and ecological segregation within an assemblage of tropical forest dung and carrion beetles. *J Trop Ecol.* 21:21-30.
- Fincher, G. T.** 1975. Effects of dung beetle activity on the number of nematode parasites acquired by grazing cattle. *J. Parasit.*, 61: 759-762.
- Gámez, J. & Acconcia, R.** 2009. Informaciones ecológicas sobre *Coprophanaeus* (*Coprophanaeus*) *gamezi* Arnaud (Coleoptera: Scarabaeidae: Phanaeini) en un sistema agropastoril en la depresión de Maracaibo, Estado de Zulia, Venezuela. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 25(2): 387-396.
- García R. & Pardo L.** 2004. Escarabajos Scarabaeinae saprófagos (Coleóptera: scarabaeidae) un bosque muy húmedo premontano de los Andes occidentales colombianos. *Ecología Aplicada:* 3 (1-2).
- Génier, F.** 2009. Le genre *Eurysternus* Dalman, 1824 (Scarabaeidae: Scarabaeinae: Oniticellini): Révision taxonomique et clés de détermination illustrées. *Pensoft Series Faunistica.* 85:1-430.
- Génier, F. & B. Kohlmann.** 2003. Revision of the Neotropical dung beetle genera *Scatimus* Erichson and *Scatrichus* gen. nov. (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Faberies.* 28 (2): 57-111.

- Gill, B. D.** 2002. Scarabaeinae Latreille 1802. In: Arnett, R. H., Thomas, M. C., Skelley, P. E., Frank, J. H. (Eds.). *American Beetles II*. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea. CRC Press. USA. pp. 48-51.
- Gill, B. D., 1991.** Dung beetles in tropical American forests. En: Hanski, I & Camberfort Y. (eds.) *Dung Beetles Ecology* Princenton, New Jersey: 211-229.
- Gill, B.D. 1991.** Dung beetles in tropical American forests. En: *Dung Beetles Ecology*. Hanski, I & Camberfort Y. (eds.). Princenton, New Jersey: 211-229.
- Gomez B. & Jones, R. W.** 2002. *Manual de métodos de colecta, preservación y conservación de insectos*. ECOSUR-UAQ. Tapachula, Chiapas, México. 35 pp.
- Gómez, B.** 2012. Los escarabajos de Chiapas (Coleoptera: Scarabaeoidea). En: *La Biodiversidad en Chiapas*. CONABIO. En prensa.
- Gotelli N.J. & Colwell R.K. 2001.** Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4: 379-391.
- Halffter G. & Edmonds, D., 1982 .** *The nesting behaviour of dung beetles*. An ecological and evolutive approach . instituto de ecologia. Mexic D.F 176 PP.
- Halffter G. & Matthews E.G. 1966.** The natural history of the dung beetle of the subfamily Scarabaeinae (Col. Scarab.). *Folia Entomológica Mexicana*, (12-14): 312.
- Halffter G. & Moreno C. E.** 2005. Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. Pp. 5-18. En: Halffter G, Soberón J, Koleff P, Melic A. (Eds.),

Sobre diversidad biológica: El significado de las diversidades. *Monografías Tercer Milenio SEA*, vol. 4. Zaragoza, España.

Halffter G. & Arellano, L. 2002. Response of dung beetle diversity to human-induced changes in a tropical landscape. *Biotropica* 34 (1): 144-154.

Halffter G. 1991. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomol Mex* 82: 195-238.

Halffter G. 1992. Diversidad biológica y cambio global. *Ciencia y Desarrollo* 18:33-38.

Halffter, G. & M. E. Favila. 1993. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analysing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biol. Interna*. No. 27. 21 pp.

Halffter, G. 1959. Etología y paleontología de Scarabaeinae (Coleoptera:Scarabaeidae). *Ciencia*, **19**(8-9): 165-178.

Hanski I, Krikken J. 1991. Dung beetles in tropical forest in South East Asia. En: Hanski I, Cambefort Y, Eds. *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, New Jersey; p. 179-197.

Hansky I. 1990. Dung and carrion insects. In: Shorrocks B, Swingland I. Eds. *Living in a patchy environment*. Oxford Press, N.Y. p. 127-145.

Hansky, I. & Cambefort, Y. (Eds). 1991. *Dung Beetles Ecology*. Princeton University Press. Princeton New Jersey. U.S.A.

- Hernández B., Maes J., Harvey C; Vilchez S., Medina A. y Sánchez D.** 2003. Abundancia y diversidad de escarabajos coprófagos y mariposas diurnas en un paisaje ganadero en el departamento de Rivas, Nicaragua. *Agroforesteria en las Américas*. 10 (39-40):93-102.
- Hill C. J.** 1996. Habitat specificity and food preferences of an assemblage of tropical Australian dung beetles. *J. Trop. Ecol.*12:449-460.
- Howden, H.F.,** 1955. Biology and taxonomy of north american beetles of the subfamily Geotrupinae with revisions of the genera *Bolbocerosoma*, *Eucanthus*, *Geotrupes* and *Peltotrupes* (Scarabaeidae). *Proceedings of the United States National Museum*, Vol.104, n^o.3342: 152-319. Jersey: 36-50.
- Jiménez-Valverde A, Hortal J.** 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología. Sección Boletín*, 8: 151-161.
- Julliot C.** 1997. Impact of seed dispersal by red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) on the seedling population in the understory of tropical rainforest. *J Ecol.* 85:431-440.
- Klein B. C.** 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central amazonia. *Ecology* 70: 1715-1725.
- Kohlmann B. & Morón MA.** 2003. Análisis histórico de la clasificación de los Coleoptera Scarabaeoidea o Lamellicornia. *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie), 90: 175-280.
- Kohlmann B.** 2000. New species and distribution records of Mesoamerican *Ateuchus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Revista de Biología Tropical*, **48**: 233-244.

- Kohlmann B. & Solís, A.** 2001. El género *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica. *Giornale Italiano di Entomologia*. 49(9):159-261.
- Kohlmann B. & Solís, A.** 2006. El género *Canthidium* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Norteamérica. *Giornale Italiano di Entomologia*. 11:235-295.
- Kohlmann, B.** 1997. The Costa Rican species of *Ateuchus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Revista de Biología Tropical*. 44 (3) 45 (1): 177-192.
- Koskela H.** 1979. Patterns of diel flight activity in dung inhabiting beetles: an ecological analysis. *Oikos*. 33:419-439.
- Landin, B. O.** 1961. Ecological studies on dung-beetles. *Opuscula entomologica (Supplementum) Lund*, 19: 1-228.
- Lawrence J. F. & Newton, A. F.** 1995. Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family-group names). pp. 779-1006. In: J. Pakaluk and S.A. Slipinski (Eds.) *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera*. Warszawa.
- Lobo J. M.** 1997. Influencias geográficas, históricas y filogenéticas sobre la diversidad de las comunidades locales: una revisión y algunos ejemplos utilizando Scarabaeoidea coprófagos (Coleoptera, Laparosticti). *Boln. Asoc. Esp. Ent*, 21 (3-4):15-31.
- Lobo, J. M. & Morón, M. A.** 1993. La modificación de las comunidades de coleópteros Melolonthidae y Scarabaeidae en dos áreas protegidas mexicanas tras dos décadas de estudios faunísticos. *Giornale italiano d' Entomologia*, 6: 391-406.

- Ludwig, J. A. & Reynolds, J. F.** 1988. *Statistical ecology: A primer on Methods and computing*. Jonh Wiley & Sons. New York, USA.
- Macarthur, R. H. & Wilson, E.O.**, 1967. *The Theory of Island Biogeography*.
- Macarthur, R. H.**, 1972. *Geographical Ecology*. Harper & Row. New York.
- Maldonado-Méndez, M. L., Rodríguez-Trejo, D. A., Guízar-Nolazco, E., Velázquez-Martínez, J. y Náñez-Jiménez, S.** 2009. Reducción en riqueza de especies arbóreas por incendios en la Reserva Selva El Ocote, Chiapas. *Ciencia Forestal en México*. 34(106): 127-148.
- Margalef** . Ecología. Ediciones Omega, S.A Barcelona, 1982. p. 951.
- Martin, P. S. & Klein, R. G.** 1984. Quaternary extinctions: A prehistoric revolution. , in: Dung beetle ecology (I. Hanski & Y. Cambefort, eds.) Pp. 211-229, *Princeton University Press*.
- Martínez, I., Cruz, R., Montes de Oca, E., Suárez, T.** 2011. *La función de los escarabajos del estiércol en los pastizales ganaderos*. Primera Edición. Gobierno del Estado de Veracruz-Instituto de Ecología AC (INECOL). Xalapa, Veracruz, México. 71 pp.
- Martin-Piera F, Sanmartin. I. & Lobo J.M.** 1994. Observaciones sobre el ritmo de actividad diaria en escarabaeidos telecópidos (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bull Soc Entomol France*. 99 (5):463-470.
- Martín-Piera, F. & Lobo, J. M.** 1996. A comparative discussion of trophic preferences in dung beetles communities. *Miscellania Zoologica*, **19**: 13-31.

- Martín-Piera, F. y J. I. López-Colón. 2000.** *Fauna Ibérica*. Coleoptera, Scarabaeoidea I. Museo Nacional de Ciencias Naturales, csic, Madrid, España. 526 pp.
- Mathews, E. G. 1972.** A revision of the scarabaeine dung beetles of Australia. I. Tribe *Meat Research Committee Review*, 30: 1-32.
- Mena, J; E. Galante & C. Lumbreras. 1989.** Daily flight activity of Scarabaeidae and Geotrupidae (Col.) and analysis of the factors determinig this activity. *Ecología Mediterránea*. 15 (1/2): 69–80.
- Montes de Oca E. 2001.** Escarabajos coprófagos de un escenario ganadero típico de la región de los Tuxtlas, Veracruz, México: importancia del paisaje en la composición de un gremio funcional. *Acta Zool Mex (ns)* 82: 111-132.
- Montes de Oca E. 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 con especialidad en Ecología. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Instituto Politécnico Nacional. México D.F. 149 pp.
- Montes R. 2010.** Efecto de borde en ensamblajes de escarabajos coprófagos (Coleóptera: Scarabaeidae) en fragmentos de bosque en el nordeste antioqueño, Colombia. Tesis de maestría. Universidad Nacional de Colombia. 53 pp.
- Mora-Aguilar, E. F. & Montes de Oca, E. 2009.** Escarabajos necrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae y Trogidae) de la región central baja de Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*. 25 (3): 569-588.

- Moreno CE.** 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T–Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza, España. 84 p.
- Morón M. A.** 2003. *Atlas de los escarabajos de México*. Coleoptera: Lamellicornia II. Familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae. *Argania Editio*. Barcelona, España. 227 pp.
- Morón, M. A.** 1979. Fauna de Coleópteros Lamellicornios de la Estación de Biología Tropical, "Los Tuxtlas", Veracruz, UNAM. México. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México*, 50: 375–454.
- Morón, M. A.** 2004. *Escarabajos, 200 millones de años de evolución*. Instituto de Ecología- Soc. Entomológica Aragonesa. Zaragoza, España. 204 p.
- Morón, M.A.** 1985. Fauna de Coleópteros lamellicornios de Boca del Chajul, Chiapas, México. *Folia Entomológica Mexicana* 66: 57-118.
- Morón, M.A.** 1987. Los estados inmaduros de *Dynastes hullus* Chevrolat (Co. Melolonthidae, Dynastinae) con observaciones sobre su biología y el crecimiento alométrico del imago. *Folia Entomológica Mexicana*, (72): 33-74.
- Navarrete, D.** 2009. Diversidad α , β y γ de escarabajos copro-necrófagos (Coleoptera: Scarabaeoidea) en un paisaje de Selva Siempre Verde en Chiapas, México. *Tesis de Doctorado*. Instituto de Ecología A.C. Xalapa, Veracruz, México. 152 pp.
- Navarrete, D. & Halffter, G.** 2008. Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) diversity in continuous forest, forest fragments and cattle pastures in a landscape of Chiapas, Mexico: the effects of anthropogenic changes. *Biodiversity Conservation*. 17: 2869–2898.

- Nichols, E.; Larsen, T; Spector S.; Davis, A. L.; Escobar, F.; Favila, M.; VulineC, K. & the scarabaeinae research network. 2008.** Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A Quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation* 137 (1):1-19.
- Noriega A. J. 2001.** Estudio de la actividad diaria de colonización del recurso alimenticio, en una comunidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae), a lo largo de un gradiente altitudinal en la Sierra Nevada de Santa Marta [Tesis de Grado]. Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de Los Andes; Bogotá , p. 112.
- Noriega A. J. 2002.** Aportes a la biología del escarabajo suramericano *Sulcophanaeus leander* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acta Zool Mex.* 87:67-82.
- Noriega A. J.; Cubillos, A. M.; Castañeda C. & Sánchez A. M. 2008.** Actividad diaria de colonización del recurso alimenticio en un ensamblaje de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en la amazonía colombiana. *Acta biol. Colomb.*, Vol. 13 No. 3, 73 – 84.
- ODUM E. P. 1972.** Ecología. Ed. Interamericana, 3ª edición, México; p. 639.
- Ordóñez M. M. 2005.** Colección de Coleoptera (Insecta) de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM. *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie), 21(1): 95-106.
- Palacios-Ríos, M., Rico-Gray, V., & Fuentes, E. 1990.** Inventario preliminar de los Coleoptera, Lamellicornia de la zona de Yaxchilan Chiapas, México. *Folia Entomológica Mexicana.* 78:49:60.

- Pardo-Locarno, L. 2007.** Escarabajos coprófagos (coleoptera- Scarabaeidae) de Iloró, departamento del choco, Colombia. Boletín Científico - Centro de Museos - *Museo de Historia Natural* 11(. 377 - 388).
- Quiroz-Rocha, G. A., Navarrete-Heredia, J. L. & Martínez-Rodríguez, P. A. 2008.** Especies de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) y Silphidae (Coleoptera) necrófilas de Bosque de Pino-Encino y Bosque Mesófilo de Montaña en el Municipio de Mascota, Jalisco, México. *Dugesiana*. (1): 27-37.
- Ratcliffe, B. C., 1980,** New species of Coprini (Coleoptera: Scarabaeinae) taken from pelage of three toed sloths (*Bradypus tridactylus* L.) (Edentata: Brachypodidae) in central Amazonia with a brief commentary on scarab-sloth relationships. *The Coleopterists Bulletin*, 34:337-350.
- Ratcliffe, B. C., Jameson, M. L. & Smith, A. B. 2002.** Scarabaeidae Latreille 1802. In: Arnett, R. H., Thomas, M. C., Skelley, P. E., Frank, J. H. (Eds.). *American Beetles II. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea*. CRC Press. USA. Pp. 39-81.
- Rivera, R. E. 2010.** Ocupación y abundancia de aves rapaces en la Selva El Ocote, Chiapas, México. *Tesis de maestría*. El Colegio de la Frontera Sur, 68 pp.
- Rivera-Cervantes, L. E. & G. Halffter. 1999.** Monografía de las especies mexicanas de *Canthon* del subgénero *Glaphyrocantion* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*. 77: 23-150.
- Romero S. J. & Lobo J. M. 2006.** Los coleópteros escarabeidos telecópridos del Atlas medio (Marruecos): influencia del tipo de hábitat, altitud y estacionalidad y relevancia en las comunidades coprófagas (Coleoptera, Scarabaeidae). *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, **39**: 235–244.

- Sánchez, M.** 1996. Programa de educación ambiental del Parque Educativo “Laguna Bélgica”, Municipio de Ocozocoautla de Espinosa, Chiapas. *Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.* México, D. F. 130 pp.
- Soberón J. M. & Llorente-Bousquets J.** 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, 7: 480-488.
- Soberón, J. & Peterson, A. T.** 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, (2): 1-10 p.
- Spector, S. & Ayzama.**2003. Rapid turnover y edge effects in dung beetle assemblages(Scarabaedae) forest-Sabana ecotone. *Biotropica* 35:394-404.
- Tuomisto, H., K. Ruokolainen, R. Kalliola, A. Linna, W. Danjoy & Z. Rodriguez.** 1995. Dissecting amazonian biodiversity, *Science*. 269: 63-66.
- Vander Wall, S. B. & Longland, W. S.,** 2005. Diplochory and the evolution of seed dispersal. En: *Seed fate. Predation, dispersal and seeding establishment.* Forget, P.-M., Lambert, J., Hulme, P. & Wander Wal, S.B. (Eds.). CABI Publishing. Oxon, UK.
- Vander Wall, S. B. & W. S.Longland, W. S.,** 2005. Diplochory and the evolution of seed dispersal. En: Forget, P.-M., Lambert, J., Hulme, P. & Wander Wal, S.B. (Eds.). *Seed fate. Predation, dispersal and seeding establishment.* CABI Publishing. Oxon, UK.
- Vaz-de-Mello, F. Z., Edmonds, W. D., Ocampo, F. C. & Schoolmeesters P.** 2011. A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae of the New World (Coleoptera: Scarabaeidae). *Zootaxa*. 2854: 1-73.

Verdú J. Diaz & Galante. E. 2004. Thermoregulatory strategies in two closely related sympatric *Scarabaeus species* (Coleoptera: Scarabaeinae). *Physiol Entomol.* 29:32-38.

Whittaker R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21(2/3): 213-251.

Zar J. H. 2010. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey. 944 p.