



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería

Centro de Investigaciones Biológicas

Área Académica de Biología

Licenciatura en Biología

**COMUNIDADES DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS EN ECOTONOS
ENTRE BOSQUE TEMPLADO Y PASTIZAL EN JACALA DE
LEDEZMA, HIDALGO, MÉXICO**

TESIS que para obtener el título de **LICENCIADO EN
BIOLOGÍA** presenta:

ILSE JAQUELINE ORTEGA MARTÍNEZ

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. CLAUDIA ELIZABETH MORENO ORTEGA



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA
COORDINACIÓN DE LA LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

M. EN C. JULIO CÉSAR LEINES MEDÉCIGO
DIRECTOR DE CONTROL ESCOLAR, UAEH

PRESENTE

Por este conducto le comunico que el Jurado asignado a la pasante de Licenciatura en Biología **Ilse Jaqueline Ortega Martínez** quien presenta el trabajo recepcional de tesis intitulado "Comunidades de escarabajos coprófagos en ecotonos entre bosque templado y pastizal en Jacala de Ledezma, Hidalgo, México", después de revisarlo en reunión de sinodales ha decidido autorizar la impresión del mismo, hechas las correcciones que fueron acordadas.

A continuación se anotan las firmas de conformidad de los integrantes del Jurado:

PRESIDENTE:

Dr. Gerardo Sánchez Rojas

PRIMER
VOCAL:

Dra. Claudia Elizabeth Moreno Ortega

SEGUNDO
VOCAL:

Dr. Juan Márquez Luna

Márquez
Luna

TERCER
VOCAL:

Dr. Ignacio Esteban Castellanos Sturemark

SECRETARIO:

Dr. Numa Pompilio Pavón Hernández

PRIMER
SUPLENTE:

Dra. Iriana Leticia Zuria Jordan

SEGUNDO
SUPLENTE:

Dr. Arturo Sánchez González

Sin otro particular, reitero a usted la seguridad de mi atenta consideración.

A T E N T A M E N T E
"AMOR, ORDEN Y PROGRESO"
Mineral de la Reforma, Hidalgo a 11 de mayo de 2010

Biol. Ulises Iturbe Acosta
Coordinador Adjunto de la Licenciatura en Biología



c.c.p. Archivo

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Claudia Elizabeth Moreno Ortega, directora de la tesis, por haberme guiado, ayudado y apoyado durante esta etapa. Gracias por tu amistad, comprensión y paciencia.

Al Dr. Juan Márquez Luna, Dr. Ignacio Esteban Castellanos Sturemark, Dr. Gerardo Rojas Sánchez, Dr. Numa Pompilio Pavón Hernández, Dr. Arturo Sánchez González y a la Dra. Iriana Leticia Zuria Jordan por sus valiosas aportaciones y comentarios para mejorar este trabajo.

Al Dr. José Ramón Verdú Faráco de la Universidad de Alicante, España por su gran apoyo durante el proceso de trabajo en campo, por su valiosa e invaluable ayuda en la identificación de los ejemplares de escarabajos coprófagos y por sus aportaciones durante su estancia en la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

Al Biól. Ulises Iturbe Acosta por su orientación académica y por la ayuda brindada durante la carrera. Gracias.

A mis compañeros y amigos de laboratorio que permitieron aprender y convivir buenos momentos con ellos. A mis amigas y amigos que aunque no nombre, saben de quienes hablo, con quienes compartí preocupación, tristeza, dicha y amistad durante la carrera. A mi abuelita, mis primos y familia en general que siempre me apoyaron y fueron pacientes en esos momentos de ausencia. Gracias por comprenderme.

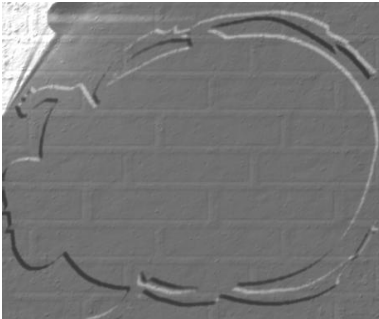
Agradezco a los siguientes proyectos el apoyo brindado para la realización de este trabajo:

- Proyecto FOMIX-HGO-2008-C01-95828 con título: “Diversidad Biológica del Estado de Hidalgo (segunda fase)” del Fondo Mixto CONACyT-Gobierno del Estado de Hidalgo.
- Proyecto 84127 denominado “Evaluación de distintas facetas de la diversidad biológica de escarabajos del estiércol (Coleoptera: Scarabaeidae, Geotrupidae)” de Ciencia Básica del CONACyT.
- Proyecto “Ganadería y efecto de borde en la biodiversidad: escarabajos coprófagos en gradientes de pastizal a bosque” de la Convocatoria 2008 de Apoyos a Investigadores Nacionales para el Fortalecimiento de las Actividades de Tutoría y Asesoría de Estudiantes de Nivel Licenciatura del CONACyT.

DEDICATORIA

A mis padres por haberme dado su apoyo y comprensión, pero sobre todo su amor y cariño brindado durante este camino de la vida. Me han enseñado a ser una mejor persona y me han enseñado aprender de mis errores.

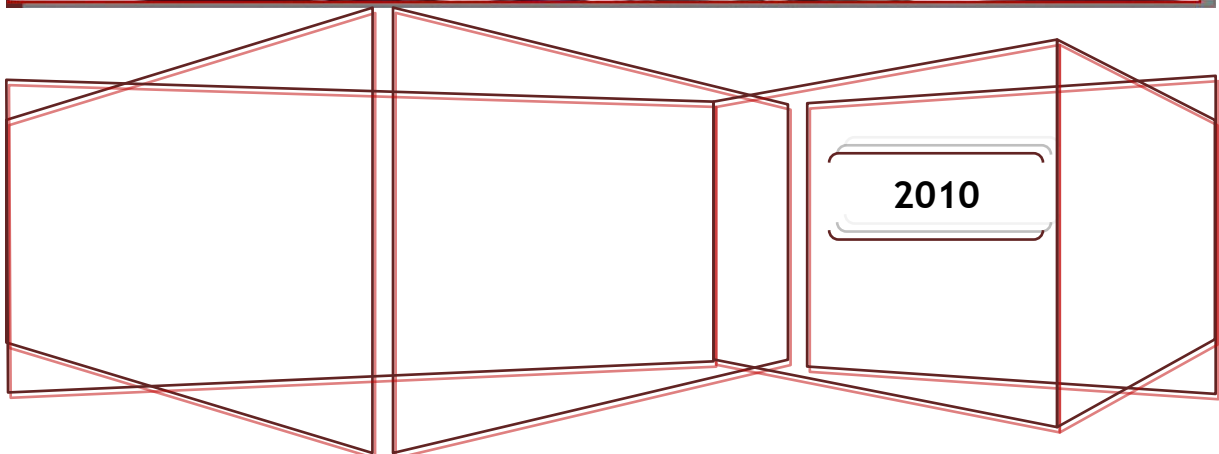
A mi hermana y hermano, por su cariño y entusiasmo para seguir adelante.



A mis abuelos, que me dejaron antes de tiempo, pero sé que donde quieran que estén cuidan de mi y de mi familia.

Gracias por existir y por haberme permitido convivir esos momentos gratos de mi vida.

**COMUNIDADES DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS
EN ECOTONOS ENTRE BOSQUE TEMPLADO Y
PASTIZAL EN JACALA DE LEDEZMA, HIDALGO,
MÉXICO**



CONTENIDO

1. Resumen	7
2. Introducción	8
3. Antecedentes	10
3.1 Comunidades y biodiversidad	10
3.2 Efecto de borde	13
3.3 Importancia de las comunidades de escarabajos coprófagos	16
3.4 Estudios sobre el efecto de borde y la pérdida de cobertura arbórea en las comunidades de escarabajos	17
4. Objetivos e hipótesis	19
4.1 Objetivo general	19
4.2 Objetivos particulares	19
4.3 Hipótesis	20
5. Material y método	21
5.1 Área de estudio	21
5.2 Diseño de muestreo	25
5.3 Determinación de los ejemplares	27
5.4 Análisis de datos	28
6. Resultados	31
6.1 Variación espacial de la cobertura arbórea	32
6.2 Análisis de abundancia y riqueza	34
6.3 Análisis de recambio de especies dentro de cada sitio	36
6.4 Composición de especies entre sitios y paisajes	41
7. Discusión	42
8. Conclusiones	47
9. Literatura citada	48

Índice de figuras

- Figura 1.** Términos relacionados con el nivel de organización de las comunidades ecológicas, de acuerdo a su limitación por tres ejes: la filogenia, el uso de recursos y la geografía11
- Figura 2.** Efecto de la fragmentación de los bosques sobre las condiciones bióticas, abióticas y la diversidad biológica 15
- Figura 3.** Ubicación geográfica del área de estudio en el estado de Hidalgo, México21
- Figura 4.** Imágenes panorámicas de los sitios 1 y 2 de estudio en el paisaje con vegetación de pino-encino de la localidad de camino a Plomosas23
- Figura 5.** Variación de la temperatura en los cuatro sitios muestreados durante las 48 horas en que se recolectaron escarabajos en julio de 200824
- Figura 6.** Vista panorámica de una coprotrampa cebada con excremento de borrego y caballo, utilizada para el muestreo de los escarabajos coprófagos26
- Figura 7.** Distribución espacial de 21 trampas en el ecotono entre pastizal y bosque, distribuidas en tres trayectos (A, B y C) con 7 trampas cada uno separadas 30 metros, en cada sitio de muestreo27
- Figura 8.** Imágenes de algunas de las especies de escarabajos coprófagos registradas32
- Figura 9.** Mapas de interpolación espacial del porcentaje de cobertura arbórea estimado para los cuatro sitios donde se realizó el muestreo de escarabajos33

Figura 10. Relación entre la riqueza de especies de escarabajos y el porcentaje de cobertura arbórea en los cuatro sitios de muestreo en zonas de pastizal, borde y bosque34

Figura 11. Relación entre la abundancia y el porcentaje de cobertura arbórea en los cuatro sitios de muestreo en zonas de pastizal, borde y bosque35

Figura 12. Recambio de especies a través de los gradientes (promedio de los trayectos A, B y C de cada uno de los sitios)37

Figura 13. Análisis de ordenación (DCA) de cada uno de los sitios muestreados39

Figura 14. Escalamiento multidimensional (NMDS) de las muestras con base en la similitud en su composición de especies de escarabajos coprófagos utilizando el índice de Bray-Curtis41

Índice de tablas

Tabla 1. Valores de temperatura máxima, mínima y promedio de los cuatro sitios de las localidades de Jacala y de Plomosas. En zonas de bosque y de pastizal, durante 48 horas en julio de 2008 a diferentes altitudes24

Tabla 2. Especies de la familia Scarabaeidae (Coleoptera) registradas en los cuatro sitios muestreados de dos paisajes del municipio de Jacala de Ledezma, Hidalgo31

Tabla 3. Resumen de resultados de los análisis del DCA de cada uno de los sitios40

1. Resumen

Una de las consecuencias más notables de la fragmentación de los hábitats por las actividades agropecuarias es el efecto de borde en los fragmentos remanentes de vegetación natural. En este trabajo se analiza la variación en las comunidades de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae y Scarabaeinae) de ecotonos entre pastizales abiertos y fragmentos de bosque. El estudio se realizó durante la época de lluvia del año 2008 en dos paisajes (bosque de pino-encino y bosque de táscate) con ganadería en el municipio de Jacala de Ledezma, Hidalgo. En cada paisaje se ubicaron dos sitios de muestreo, con 21 a 24 coprotrampas distribuidas en una matriz de tres líneas, colocando las trampas separadas 30 m entre sí, desde el pastizal hacia el bosque para cada sitio. En el paisaje de los sitios uno y dos (bosque de pino-encino) la actividad ganadera se realiza con pastoreo de pequeños rebaños de ganado ovino y caprino, mientras que en el segundo paisaje de los sitios 3 y 4 (bosque de táscate) se maneja ganado bovino. Las trampas se cebaron con una mezcla de excremento de borrego y de caballo, y permanecieron abiertas por 48 horas. Se recolectaron 43,170 individuos de 29 especies de escarabajos coprófagos, con un esfuerzo total de 219 trampas. La riqueza y la abundancia de escarabajos fueron muy altas en los pastizales y decrecieron hacia el interior del bosque. Mientras que la composición de las comunidades de escarabajos coprófagos varió a través de los gradientes de cobertura. Se observaron tres grupos de muestras (pastizal, borde y bosque), sin embargo para el borde se presentó una mezcla de la composición de especies del bosque-pastizal. También hubo diferencias en la composición de especies entre los dos paisajes de estudio, por lo que se sugiere estudiar otros factores en detalle que posiblemente influyen en las comunidades de escarabajos, tales como la altitud, el tipo de vegetación, época del año, humedad, temperatura, el tipo, cantidad y manejo del ganado. En conclusión, entre los ecotonos de pastizal y bosque templado mixto se encontró un efecto de borde que influye en la abundancia, riqueza y composición de especies de las comunidades de escarabajos coprófagos.

2. Introducción

Las actividades agropecuarias han modificado la gran mayoría de los hábitats, confiriendo a los paisajes estructuras en mosaico donde algunos fragmentos remanentes de la vegetación original pueden quedar inmersos en terrenos dedicados a diferentes actividades como la ganadería o la agricultura (Primack *et al.*, 1998). Los impactos ambientales que se producen pueden tener una repercusión en la fauna y flora terrestre, dependiendo del tipo y de la intensidad del manejo (Begon *et al.*, 2006). Una de las consecuencias más notables de la fragmentación de los hábitats por las actividades agropecuarias es el efecto de borde en los fragmentos remanentes de vegetación natural (López-Barrera, 2004).

El efecto de borde es el resultado de la interacción de dos ecosistemas adyacentes o cualquier cambio en la distribución de una variable dada que ocurre en la transición entre hábitats (Murcia, 1995; Lidicker, 1999; López-Barrera, 2004). La influencia del efecto de borde en las comunidades ecológicas se puede estudiar mediante análisis de gradientes, en los cuales se documenta la variación en la estructura y diversidad en función de las condiciones físicas y químicas del medio para detectar patrones de distribución y abundancia de las especies.

En este trabajo se analizó la variación en la riqueza y composición de especies, así como en la estructura y diversidad de las comunidades de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae y Aphodiinae) en gradientes de bosque a pastizal para describir el efecto de borde en paisajes con actividad ganadera. En la inicial hipótesis se espera que el efecto de borde incida en la composición de especies, riqueza y abundancia de las comunidades de los escarabeidos.

Los escarabajos coprófagos se han utilizado para evaluar patrones y procesos de la biodiversidad por las ventajas de su muestreo y su papel en el buen funcionamiento y estructura de los ecosistemas (Favila & Halffter, 1997; Nichols *et al.*, 2008). Este grupo de insectos se distribuye globalmente, y ha sido estudiado en distintos escenarios que incluyen variaciones ambientales antropogénicas como gradientes de perturbación y fragmentación de hábitats (Arellano *et al.*, 2005; Favila, 2005; Nichols *et al.*, 2007; Verdú *et al.*, 2007).

3. Antecedentes

3.1 Comunidades y biodiversidad

La comunidad en ecología se define como una asociación de poblaciones de organismos vivos que se relacionan entre sí en un tiempo y espacio definido. Su estructura y funcionamiento se mezcla en una compleja red de interacciones que ligan directa o indirectamente a todos los miembros de la comunidad, la cual tendrá cualquier tamaño posible (Krebs, 1985; Ricklefs, 1998; Morin, 1999; Begon *et al.*, 2006). Una comunidad biológica está organizada en niveles tróficos para llevar a cabo un ciclo de reciclado de los elementos del ecosistema y de energía (Morales & Trainor, 1998; Ricklefs, 1998).

Fauth *et al.* (1996) definen algunos términos relacionados con el concepto de comunidad (taxa, gremio, ensamblaje y ensamble) (Fig. 1). Una comunidad es un conjunto de especies que coexisten en un tiempo y espacio definidos. Taxa es un conjunto de unidades taxonómicas agrupadas de acuerdo a las relaciones de ancestro-descendencia. La intersección de ambos es el ensamblaje, que es un conjunto de especies filogenéticamente relacionadas dentro de una comunidad. Cuando se considera el uso común de los recursos como factor determinante, se define un gremio. Por último, si la característica de uso similar de recursos se aplica a grupos de especies, taxonómica y geográficamente definidas, se habla de un ensamble (Moreno, 2007; Moreno *et al.*, 2007a).

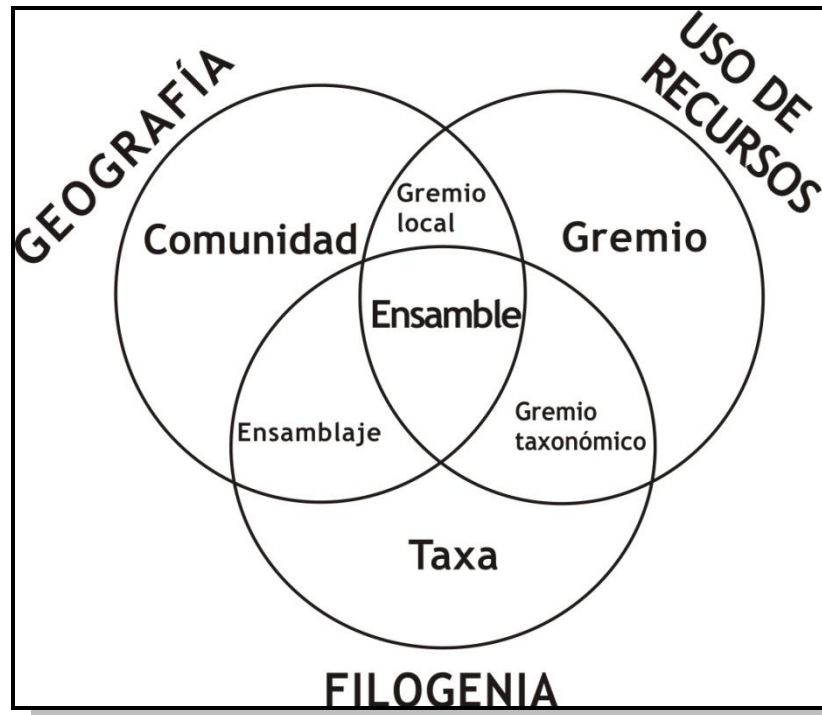


Figura 1. Términos relacionados con el nivel de organización de las comunidades ecológicas, de acuerdo a su limitación por tres ejes: la filogenia, el uso de recursos y la geografía. Modificado de Fauth *et al.* (1996).

Las comunidades ecológicas poseen un conjunto de atributos que revisten significado sólo con referencia al nivel de integración comunitario, tales como la diversidad de especies (variedad de especies que viven en una comunidad), la estructura y formas de crecimiento (determinan la estratificación, o la disposición vertical en capas de la comunidad), el predominio (especies que ejercen control por virtud de su tamaño, el número de sus individuos o sus actividades), la abundancia relativa (proporciones relativas de diferentes especies en la comunidad) y la estructura trófica (relaciones alimenticias). Tales atributos o propiedades emergentes son susceptibles de estudio en las comunidades que están en equilibrio o en cambio. Los cambios pueden ser espaciales o pueden ser en gradientes ambientales, como por ejemplo la forma en que las características de una comunidad resultan alteradas a lo largo del tiempo (Krebs, 1985; Begon *et al.*, 2006).

La abundancia de las especies en una comunidad refleja la disponibilidad de los recursos para cada población y la influencia de un gran número de factores y procesos cuyas variaciones producen fluctuaciones en incrementos o reducciones de las especies. Se identifica a las especies dominantes por su alta abundancia numérica o su biomasa. Por otro lado, la mayoría de las otras especies están representadas por relativamente pocos individuos, por lo que se consideran especies raras. La dominancia es un componente importante en la organización de comunidades, y las especies dominantes suelen ser el centro de las interacciones de las que dependen muchas otras especies en una comunidad (Margalef, 1981; Krebs, 1985; Ricklefs, 1998).

Entre los atributos de las comunidades ecológicas resalta la diversidad de especies. En sentido amplio, la biodiversidad o diversidad biológica puede describirse mediante un esquema jerárquico de niveles de organización biológica, tales como el paisaje regional, los ecosistemas, las comunidades, las poblaciones de especies y los genes, considerando además en cada uno de estos niveles tres atributos primarios de la biodiversidad que son composición, estructura y función (Noss, 1990; Morales & Trainor, 1998).

En el nivel de organización de las comunidades, la diversidad se refiere al número de especies (riqueza de especies) y puede o no incluir alguna medida de la abundancia de dichas especies (Moreno, 2001). En el contexto de un paisaje, la diversidad de especies puede analizarse considerando tres componentes ampliamente usados en relación con la riqueza de especies (Halffter & Moreno, 2005; Moreno & Rodríguez, 2010), descritos por Whittaker (1972) como escalas espaciales de biodiversidad:

- La diversidad alfa refleja el número de especies de una muestra territorial, es decir, a una extensión puntual que se asocia a los mismos factores ambientales.
- La diversidad beta mide las diferencias o el recambio entre las especies de dos puntos, dos tipos de comunidad o de paisaje, se relaciona con la respuesta de los organismos a la heterogeneidad del espacio y a la distancia entre los muestreos.
- La diversidad gamma es el número de especies del conjunto de sitios o comunidades que depende de los procesos histórico-geográficos que actúan a nivel de paisaje y está también condicionada por las diversidades alfa y beta.

El uso de estos tres componentes para analizar la diversidad en paisajes es muy útil porque es a nivel de paisaje donde las acciones humanas como cambio y fragmentación de comunidades, tienen sus efectos más importantes, efectos que en muchas ocasiones escapan al análisis ecológico puntual (Arellano & Halffter, 2003).

3.2 Efecto de borde

Las crecientes actividades antropogénicas han deteriorado la gran mayoría de los hábitats, provocando su fragmentación y dejando en los paisajes parches o fragmentos que varían en forma y tamaño. En las zonas de transición abrupta entre hábitats adyacentes (ecotonos) ocurren cambios abióticos y bióticos que en conjunto constituyen el llamado efecto de borde, el cual provoca un trastorno del hábitat por la pérdida de biodiversidad, y el cambio de la composición y estructura de las comunidades (Bustamante & Grez, 1995; Murcia, 1995; Amézquita *et al.*, 1999; López-Barrera, 2004; Santos & Tellería, 2006; Ewers & Didham, 2008).

Existen tres tipos de efecto de borde sobre los fragmentos (Murcia, 1995) (Fig. 2): (a) Efectos abióticos, involucran una serie de cambios en las condiciones ambientales; (b) Efectos bióticos directos, resultan en cambios en la distribución y abundancia de las especies provocadas por las condiciones físicas cerca del borde y está determinado por las condiciones fisiológicas de las especies; y (c) Efectos bióticos indirectos, son cambios en las interacciones de las especies, tales como la depredación, competencia, polinización, dispersión de semillas, herbivoría, parasitismo, entre otras.

Durante el proceso de fragmentación las condiciones de la interfase entre la comunidad original y la modificada pueden generar nuevos micrositios de establecimiento. En el ecotono las discontinuidades significativas entre los tipos de comunidades pueden tener efectos en múltiples escalas espaciales. Los bordes mantienen un clima particular que puede variar en función de la vegetación nativa, las condiciones edáficas, el área del fragmento, la orientación, el nivel de perturbación, la altitud, la precipitación, la época del año, la posición topográfica, la evapotranspiración, entre otros factores. Los cambios posteriores en la vegetación afectan al ambiente del borde, lo que resulta en una dinámica del borde (Lidicker, 1999; Harper *et al.*, 2005; Peña-Becerril *et al.*, 2005; Karka & Van Rensburg, 2006; Peters *et al.*, 2006). Las respuestas al borde son una parte fundamental para entender la dinámica a nivel del paisaje y su influencia en la abundancia y distribución de los organismos (Ries *et al.*, 2004).

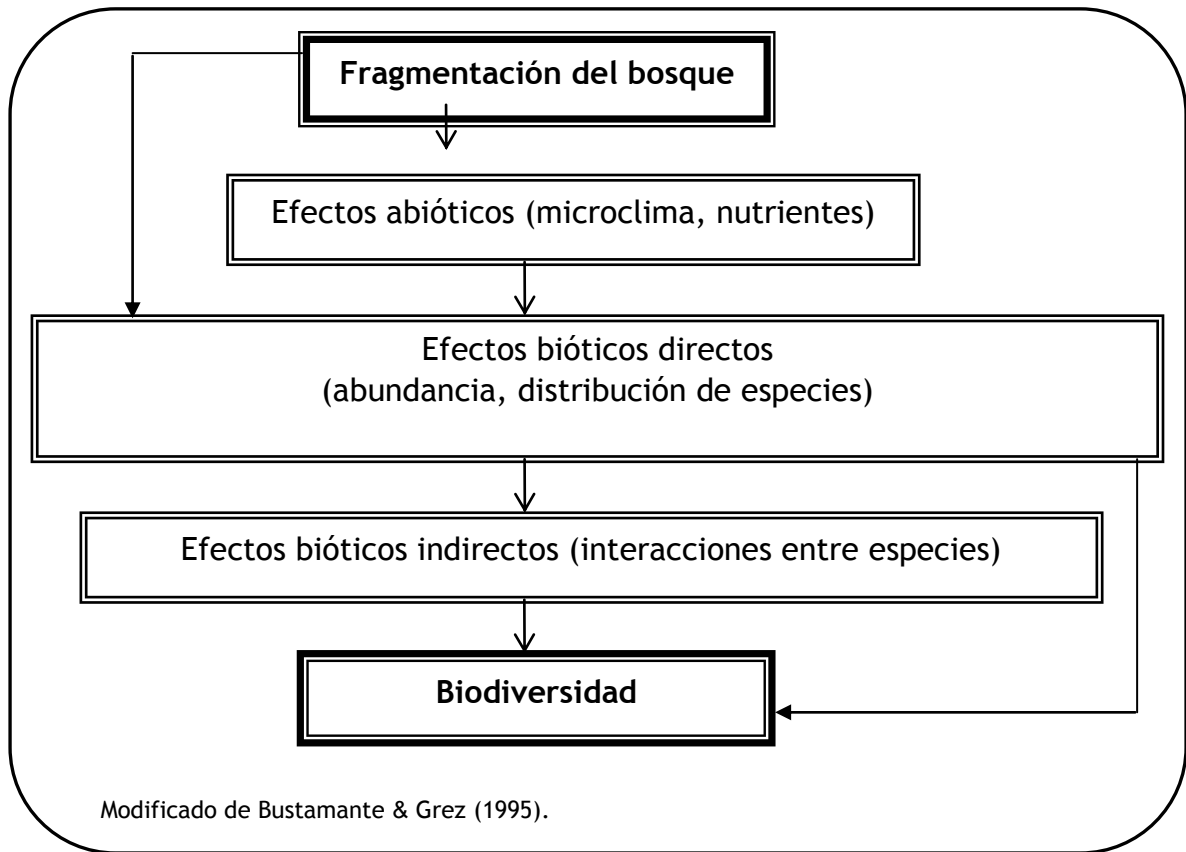


Figura 2. Efecto de la fragmentación de los bosques sobre las condiciones bióticas, abióticas y la diversidad biológica.

La interacción entre hábitats y el efecto de borde se pueden estudiar por medio del análisis de gradientes. El análisis de gradientes consiste en el ordenamiento de las poblaciones a lo largo de un gradiente o eje ambiental unidimensional o multidimensional. Considera la abundancia de las especies y sus patrones de distribución, que son determinados por las condiciones físicas y químicas del medio. Suele usarse el término ordenación para designar el orden de poblaciones de diferentes especies y las comunidades a lo largo de los gradientes (Odum, 1985; Ricklefs, 1998).

3.3 Importancia de las comunidades de escarabajos coprófagos

Varios procesos ecológicos, como la dispersión de semillas, polinización, bioturbación (mezcla de sedimentos por los seres vivos) y el ciclo de nutrientes son llevados a cabo por los escarabajos coprófagos que pertenecen a la familia Scarabaeidae, subfamilia Scarabaeinae. Son organismos que se encuentran ampliamente distribuidos, usan el estiércol de los mamíferos para alimentarse y han sido utilizados para facilitar el análisis e interpretación de la biodiversidad debido a su sensibilidad a las perturbaciones, especificidad por un hábitat y a su facilidad de captura (Amézquita *et al.*, 1999; Medina *et al.*, 2001; Pulido *et al.*, 2007; Nichols *et al.*, 2008; Nichols *et al.*, 2009). Durante las actividades ganaderas, los escarabajos coprófagos ayudan a eliminar las masas de excremento que se acumulan e impiden el crecimiento del pasto, abonan el suelo al enterrar los compuestos nitrogenados del excremento, evitan el exceso de moscas que molestan al ganado y llegan a destruir los huevecillos de muchos parásitos intestinales del ganado durante el proceso de su alimentación (Morón, 2004). Su biodiversidad mantiene el buen funcionamiento del ecosistema y su ausencia provocaría problemas sanitarios debido a la acumulación de excremento y la formación de parches de pastizal sin valor nutritivo (Moreno & Verdú, 2007).

3.4 Estudios sobre el efecto de borde y la pérdida de cobertura arbórea en las comunidades de escarabajos

Diversos autores (Verdú *et al.*, 2000; Escobar, 2004; Moreno *et al.*, 2007b; Moreno & Verdú, 2007; Noriega *et al.*, 2007; Zamora *et al.*, 2007) han estudiado la relación entre las actividades agropecuarias tradicionales y los escarabajos coprófagos, especialmente la manera en qué es afectada la riqueza y abundancia de este grupo. Por otro lado, los escarabajos coprófagos también se han utilizado como grupo indicador para estudiar la fragmentación de las comunidades debida a la acción antrópica (Favila & Halffter, 1997; Amézquita *et al.*, 1999; Halffter & Arellano, 2002; Arellano & Halffter, 2003; Sánchez-Piñero & Ávila, 2004, entre otros).

Según García y Pardo (2004) la pérdida de cobertura vegetal cambia las condiciones microclimáticas e influye en la desaparición de los mamíferos que producen la fuente de alimento de los escarabajos coprófagos. Esto se ha visto en diferentes ecosistemas selváticos de Colombia con algún grado de intervención, donde la riqueza de escarabajos coprófagos disminuye a medida que el hábitat pierde su estructura vegetal (García & Pardo, 2004).

Arellano y Halffter (2003) examinaron cómo las diversidades alfa y beta influyen en la riqueza de especies de un paisaje, así como el fenómeno recíproco, es decir, cómo la riqueza en especies de un paisaje (un fenómeno histórico-biogeográfico) contribuye a determinar los valores de la diversidad alfa por sitio, por comunidad, la riqueza acumulada de especies por comunidad y la intensidad del recambio entre comunidades. Los grupos utilizados fueron dos subfamilias de Scarabaeoidea (Scarabaeinae y Geotrupinae) y la familia Silphidae, los cuales fueron manejados como grupos indicadores. Concluyen que la fragmentación de las comunidades naturales no parece haber ocasionado pérdidas en el número de especies (Arellano & Halffter, 2003).

En otro estudio de diversidad, los mismos autores demostraron que en un paisaje fragmentado de bosque tropical caducifolio del estado de Veracruz, no ocurre una pérdida significativa de especies de escarabajos coprófagos (diversidad gamma), aunque puntualmente sí ocurra (diversidad alfa) (Halffter & Arellano, 2002). En dicho trabajo, la aportación más significativa es la demostración de que la presencia de cobertura forestal, y no la oferta de alimento, es el principal factor determinante de la estructura y diversidad de la comunidad de escarabajos coprófagos (Halffter & Arellano, 2002). Así, las especies propias del bosque desaparecen localmente y son reemplazadas por especies heliófilas (especies tolerantes a la insolación) en potreros y sitios donde la vegetación arbórea ha sido más modificada. Sin embargo, a pesar de la fragmentación, las especies de bosque pueden sobrevivir a nivel de paisaje (Halffter & Arellano, 2002).

Spector y Ayzama (2003) examinaron la abundancia, biomasa total, biomasa total promedio, y la distribución de escarabajos coprófagos en ecotonos entre bosque tropical perennifolio y sabana en Santa Cruz, Bolivia. Encontraron un fuerte efecto de borde en todas estas propiedades y también para la riqueza de las comunidades de escarabajos coprófagos, ya que varían de manera significativa a través del hábitat del bosque, borde y de la sabana. Dicho efecto de borde provoca también un reemplazo casi total en la composición de especies aún en unos pocos metros (50 m) de distancia, pues de las 50 especies registradas durante el estudio, sólo dos fueron recolectadas tanto en bosque como en sabana, resultado de la gran especificidad de los escarabajos (Spector & Ayzama, 2003).

4. Objetivos e hipótesis

4.1 Objetivo general

Evaluar el efecto de borde sobre las comunidades de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae y Aphodiinae) en ecotonos de pastizal y bosque templado mixto en dos paisajes con distinto manejo ganadero.

4.2 Objetivos particulares

4.2.1. Describir la variación del porcentaje de cobertura arbórea entre los ecotonos de pastizal y bosque de cada uno de los sitios muestreados.

4.2.2. Analizar la variación de la abundancia y riqueza de los escarabajos a través de los gradientes y su relación con la cobertura arbórea.

4.2.3. Analizar el grado de recambio en la composición de especies a través de los gradientes de cobertura en los sitios.

4.2.4. Analizar la variación en la composición de especies entre sitios y entre paisajes.

4.3 Hipótesis

4.3.1. Debido a que el borde representa una transición de bosque y pastizal, se espera que el número de especies y el número de individuos de escarabajos del borde de bosque-pastizal sea mayor que los números de especies y de individuos tanto del interior del bosque como del pastizal.

4.3.2. Debido a que las especies de bosque y pastizal podrían presentarse en el borde, se espera que la composición de especies de este hábitat sea una mezcla de la composición de especies de los dos hábitats, mientras que tanto el bosque como el pastizal presentarán especies particulares. Por lo tanto, en cada sitio se podrán distinguir tres grupos de muestras (pastizal, borde y bosque) similares en su composición de especies.

4.3.3. Debido a que la vegetación es distinta en los dos paisajes de estudio, se espera que a nivel de paisaje exista variación en la composición de especies. Por lo tanto, debería observarse la agrupación de algunos sitios en función del paisaje al que pertenecen, de acuerdo a la composición de especies de escarabajos.

5. Material y método

5.1 Área de estudio

El estudio se realizó en el municipio de Jacala de Ledezma, que se localiza al Noroeste del estado de Hidalgo (Fig. 3), colindando al norte con el estado de Querétaro, al sur con el municipio de Nicolás Flores, al oeste con los municipios de Pacula y Zimapán, al este con los municipios de la Misión y Tlahuiltepa. El municipio se localiza en la Sierra Madre Oriental, entre los ríos Moctezuma -por el norte en los límites de Querétaro-, y Amajac o río Quetzalapa por el Sur, el cual pasa por las comunidades de la Palma, Santo Domingo, Vado Hondo y Quetzalapa. Posee un clima semi-cálido y subhúmedo la mayor parte del año, con inviernos cortos, clima caluroso y cálido extremo en primavera. Presenta abundantes lluvias en verano con vientos fuertes, en otoño el clima es templado. Su temperatura media anual es de 24 grados centígrados (CONANP, 2007).

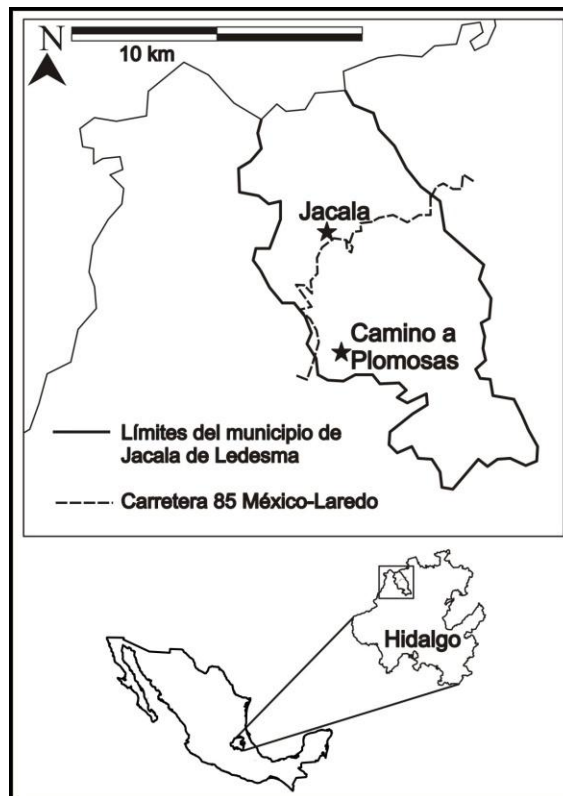


Figura 3. Ubicación geográfica del área de estudio en el estado de Hidalgo, México.

Este trabajo se realizó en zonas del municipio de Jacala de Ledezma con los siguientes tipos de vegetación (CONANP, 2007):

- **Bosque de pino-encino o encino-pino.** El nombre que reciben estas comunidades vegetales está en función del elemento arbóreo dominante. Las especies presentes son *Pinus teocote*, *P. montezumae*, *P. cembroides*, *Quercus mexicana* y *Q. crassifolia*. La asociación de pinos con encinos comparte la ocupación de terreno con vegetación secundaria de tipo herbácea y arbustiva (12.29%) y arbórea (15.84%) (CONANP, 2007).
- **Bosque de táscate.** Se desarrolla en lugares de climas templados y semisecos y su precipitación promedio anual no excede los 700 mm, en altitudes que van de los 700 a 1,700 m s.n.m. Las especies dominantes son *Juniperus flaccida*, *J. deppeana* y *Cupressus* sp. Son comunidades caracterizadas por árboles perennes achaparrados con alturas entre 3 y 6 m, y con frecuencia formadas por individuos que crecen de forma espaciada (CONANP, 2007).

Como zonas de estudio para el muestreo de los escarabajos coprófagos se ubicaron dos paisajes distintos por su altitud y por el tipo de ganadería que se lleva a cabo en ellos (Fig. 3). El primer paisaje se localiza en el camino que va a Plomosas, a 1850 m s.n.m., alrededor del punto ubicado a 20° 56' 36.65'' latitud norte y 99° 12' 29.23'' longitud oeste. En este paisaje se maneja ganadería principalmente de ganado ovino y caprino con pastoreo guiado de pequeños rebaños. La vegetación está representada por bosque de pino-encino o encino-pino. El segundo paisaje se localiza a 1376 m s.n.m., alrededor del punto ubicado a 21° 1' 1.17'' latitud norte y 99° 12' 2.35'' longitud oeste, cerca de la cabecera municipal de Jacala de Ledezma. En este paisaje la vegetación predominante es bosque de táscate y se maneja ganadería bovina.

En cada paisaje se ubicaron dos sitios de muestreo que incluyeron ecotonos entre pastizal y fragmentos de bosque (Fig. 4). Los sitios 1 y 2 se ubican en el paisaje de camino a Plomosas, mientras que los sitios 3 y 4 están en el paisaje de Jacala. Los dos sitios de cada paisaje se ubicaron a una distancia mínima de 500 m entre sí.



Figura 4. Imágenes panorámicas de los sitios 1 y 2 de estudio en el paisaje con vegetación de pino-encino en la localidad de camino a Plomosas. Se observan las áreas de pastizal y de bosque.

Para caracterizar la variación en temperatura en cada uno de los sitios de muestreo se colocaron sensores (dataloggers) HOBO que permanecieron funcionando durante el período de muestreo de los escarabajos en el mes de julio. Los datos obtenidos a través de los sensores muestran que en el sitio 3 (sensor colocado en la zona de bosque) y para el sitio 4 (sensor colocado en la zona de pastizal), ubicados en el paisaje de Jacala, la temperatura es mayor que en los sitios 1 (sensor colocado en el pastizal) y 2 (sensor colocado en el interior del bosque) del paisaje en el camino a Plomosas (Tabla 1, Fig.5).

Tabla 1. Valores de temperatura máxima, mínima y promedio de los cuatro sitios de las localidades de Jacala y de Plomosas. En zonas de bosque y pastizal, durante 48 horas en julio de 2008 a diferentes altitudes.

TEMPERATURA (° C)					
Sitio	Vegetación	Altitud	Máxima	Mínima	Promedio
1 Plomosas	pastizal	1850 m s.n.m	25.17	14.47	18.01
2 Plomosas	bosque	1850 m s.n.m	27.12	14.85	17.97
3 Jacala	bosque	1376 m s.n.m	31.52	17.90	23.11
4 Jacala	pastizal	1376 m s.n.m	34.01	17.52	24.74

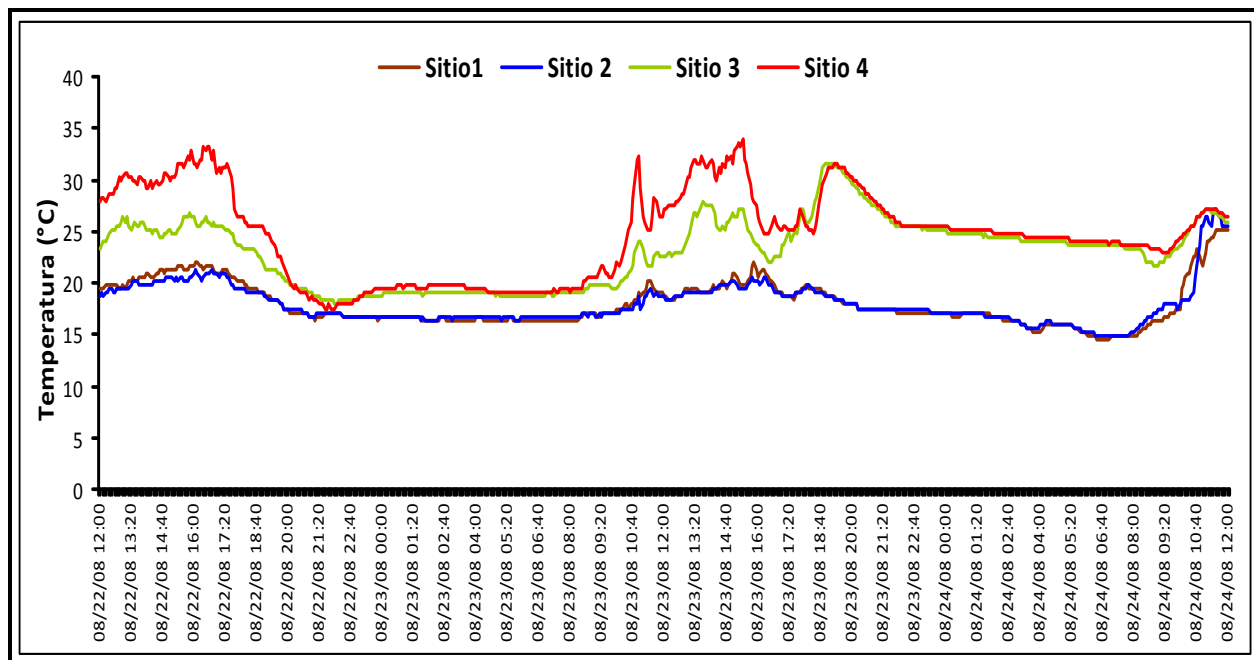


Figura 5. Variación de la temperatura en los cuatro sitios muestreados durante las 48 horas en que se recolectaron escarabajos en julio de 2008. Los sitios 1 y 2 corresponden a la localidad de camino a Plomosas, mientras que los sitios 2 y 3 del municipio de Jacala.

5.2 Diseño de muestreo

En cada sitio de muestreo se estimó el porcentaje de cobertura arbórea con un densiómetro esférico en todos los puntos donde se colocaron coprotrampas (ver más adelante). En cada punto se tomaron dos medidas de la cobertura sobre y fuera de la coprotrampa para calcular su valor promedio, sin embargo debido al tiempo en el que se tomaron las medidas de cobertura no fue posible medir la cobertura en cuatro direcciones para obtener mejores resultados sobre el gradiente, por lo que podrían verse sesgados los datos de cobertura arbórea.

Para conocer la variación de las comunidades de escarabajos coprófagos, se llevaron a cabo muestreos en campo durante la época de lluvia en el año 2008 (julio, agosto y septiembre). Se utilizaron coprotrampas con cebo preparado con una mezcla de excremento de borrego y caballo (70 y 30% respectivamente), con un peso aproximado de 250 g.

Las coprotrampas consisten en un recipiente de plástico de un litro (Fig. 6), sobre el cual se coloca una rejilla para mantener el estiércol. Las trampas se entierran a nivel del suelo y en su interior se vierte etilenglicol diluido en agua al 10% (250 ml) para romper la tensión superficial y como líquido conservante de los escarabajos. Las trampas tienen perforaciones en la parte superior como un sistema de drenaje para evitar que se desborden en caso de lluvia.

En los sitios 2, 3 y 4 se colocaron 21 coprotrampas, distribuidas en tres trayectos (A, B y C) de siete trampas cada uno, separadas las trampas 30 m entre sí y abarcando un área total de 180 x 60 m en zonas de bosque, pastizal y borde. La colocación de las trampas en trayectos es un método comúnmente usado para muestrear los escarabajos coprófagos (Spector & Ayzama, 2003; Navarrete & Halffter, 2008) (Fig. 7). Considerando la heterogeneidad del hábitat del sitio 1, se colocaron 24 trampas (ocho por cada trayecto), cubriendo un área total de 210 x 60 m para alcanzar desde el pastizal hasta el interior del bosque.

Las trampas permanecieron abiertas durante 48 horas, en dos períodos (de 24 a 28 de julio y de 21 a 25 de agosto). En los sitios 1 y 2 (paisaje de Plomosas) se llevó a cabo otro muestreo del 5 al 7 de septiembre, debido a que la densidad de escarabajos coprófagos fue notoriamente más baja que en el paisaje de Jacala durante los muestreos de julio y agosto.



Figura 6. Vista panorámica de una coprotrampa cebada con excremento de borrego y caballo, utilizada para el muestreo de los escarabajos coprófagos.

Posteriormente se hizo la recolecta de los escarabajos de cada una de las trampas, en bolsas de plástico herméticas (ziploc), colocando dentro de éstas la etiqueta correspondiente, con alcohol al 70% para conservar a los organismos. Las muestras se llevaron al Centro de Investigaciones Biológicas (CIB) de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.



Figura 7. Distribución espacial de 21 trampas en el ecotono entre pastizal y bosque, distribuidas en tres trayectos (A, B y C) con 7 trampas cada uno separadas 30 metros, en cada sitio de muestreo (excepto en el sitio 1 donde los trayectos tuvieron 8 trampas, con un total de 24 trampas para el sitio). Cubriendo un área total de 180 x 60 m. La imagen de fondo corresponde al ecotono del sitio 4 de bosque de táscate del municipio de Jacala, tomada de Google Earth.

5.3 Determinación de los ejemplares

Para el estudio y manejo de los ejemplares en el laboratorio, se llevó a cabo una etapa de limpieza de muestras y se colocaron en frascos de plástico con alcohol etílico al 70%. La identificación taxonómica se realizó hasta el nivel de especie mediante el uso de un microscopio estereoscópico, pinzas entomológicas, claves taxonómicas y descripciones obtenidas de <http://216.73.243.70/scarabnet/>; así como mediante la comparación con una colección entomológica de referencia de los Scarabaeinae y de los Aphodiinae del municipio de Jacala de Ledezma del laboratorio de ecología de comunidades del Centro de Investigaciones Biológicas realizada por el Dr. José Ramón Verdú Faraco de la Universidad de Alicante, España. De los organismos recolectados, siete ejemplares de cada una de las especies de coleópteros de la familia Scarabaeidae se depositarán en la colección de Coleoptera del CIB, UAEH (CC-UAEH), mientras que otros ejemplares serán montados como referencia para su uso en el laboratorio de ecología de comunidades de la misma institución.

5.4 Análisis de datos

Con el fin de describir y representar la variación del porcentaje de cobertura arbórea de los sitios muestreados para las comunidades de los escarabajos coprófagos, se realizaron mapas de cobertura arbórea. Los mapas se realizaron por medio de interpolación espacial (gridding) para mostrar una distribución continua de la cobertura arbórea de cada sitio, estimada a partir de los datos de los puntos de muestreo y su ubicación espacial. Para la interpolación espacial se utilizó el algoritmo de promedio en movimiento (*moving average*) realizado con el programa PAST (Hammer *et al.*, 2009). Este algoritmo es sencillo y tiene la ventaja de que los valores interpolados no se salen del intervalo de valores de los puntos de muestreo. Consiste en asignar como valor para cada zona el promedio de los N puntos cercanos, dando un peso inverso a los puntos en función de su distancia (Hammer *et al.*, 2009).

Una vez identificados todos los Scarabaeidae recolectados, se registraron en una base de datos en Microsoft Excel, en la que se incluyó el hábitat, localidad, fecha, un código para la muestra que incluye el sitio, trayecto y número de trampa, abundancia y el nombre completo de la especie, por cada coprotrampa. En cuanto a la riqueza de especies se contabilizó el número total de especies colectadas en los sitios muestreados, sumando la información de las tres fechas de muestreo. La riqueza de especies es una medida sencilla para evaluar la diversidad biológica, ya que se basa solamente en el número de especies presentes (Moreno, 2001).

Para medir la abundancia se contaron los individuos recolectados de cada especie. Las posibles relaciones entre la riqueza de especies y la cobertura arbórea, así como entre la abundancia de escarabajos y la cobertura arbórea, se evaluaron mediante correlaciones de Pearson (Hammer *et al.*, 2009). Previamente a este análisis se hicieron pruebas de normalidad de Kolmogorov-Smirnov para evaluar los datos de cobertura, abundancia y riqueza de cada uno de los cuatro sitios. De las doce variables solo dos no pasaron la prueba de normalidad. Se consideraron como replicas los trayectos de cada uno de los sitios.

Para evaluar las diferencias en la composición de especies entre las muestras de cada sitio se realizaron análisis multivariados de correspondencias sin tendencias (*detrended correspondence analysis*, DCA). El DCA es un método de ordenación indirecta que permite ordenar las muestras considerando la distribución de las especies y sus abundancias (Hill & Gauch, 1980). Estos análisis se realizaron con el programa Canoco versión 4.5 (Ter Braak & Smilauer, 2002).

Además, para evaluar el recambio en la composición de especies a través de los gradientes para pares de muestras (considerando la trampa uno de pastizal pareada con cada una de las demás trampas para cada sitio) se utilizaron dos medidas:

a) El índice de Whittaker. Ésta fue la primera medida de diversidad beta propuesta originalmente por Whittaker (1960) para datos cualitativos (presencia-ausencia) considerando que la diversidad gamma es una integración de las diversidades beta (β) y alfa (α), por lo que beta puede calcularse como la relación γ/α . Sin embargo, para obtener una medida que sea interpretable como el recambio de especies a través de un gradiente, el índice se modifica de la siguiente manera (Whittaker, 1972):

$$\beta = S / \alpha - 1$$

Donde:

S = Número de especies registradas en un conjunto de muestras (diversidad gamma)

α = Número promedio de especies en las muestras (alfa promedio)

Aunque posteriormente se han propuesto otras medidas de recambio basadas en datos cualitativos para gradientes ambientales, como el índice de Cody, o el de Wilson y Shmida (Moreno, 2001), se ha comprobado que son equivalentes y están altamente correlacionados con el índice de Whittaker, por lo que no hay razón para utilizarlos en su lugar (Vellend, 2001).

b) El índice de Bray-Curtis. Este índice es ampliamente usado para datos cuantitativos, está basado en la versión del índice de Sorensen modificado por Bray-Curtis (Magurran, 1988).

La fórmula es:

$$S_{imi} = \frac{2jN}{(aN + bN)}$$

Donde aN = el número de individuos en el sitio A, bN = el número de individuos en el sitio B, y, jN = la suma de la menor de las dos abundancias de las especies registradas en ambos sitios. Dado que el índice de Bray-Curtis mide directamente la similitud entre sitios, su valor recíproco ($1-S_{imi}$) es un índice de disimilitud basado en datos de abundancia.

Finalmente, para analizar la variación en la composición de especies entre sitios y entre paisajes se realizó un análisis escalar multidimensional no métrico (*non-metric multidimensional scaling*, NMDS) con el propósito de graficar la disimilitud en la posición relativa de las muestras pertenecientes a los distintos sitios y paisajes. El NMDS empieza ordenando los valores de distancia entre todos los pares de muestras, en este caso utilizando el índice de disimilitud de Bray-Curtis. La ordenación obtenida se utiliza posteriormente en un procedimiento iterativo para ubicar los puntos de las muestras en un espacio de dos dimensiones que conserve las distancias entre puntos. Este análisis se realizó en el programa PAST (Hammer *et al.*, 2009).

6. Resultados

En un total de 219 trampas colocadas sobre gradientes de cobertura arbórea, desde el pastizal hasta el interior del bosque en cuatro sitios de muestreo, se registraron en total 43,170 individuos pertenecientes a 29 especies de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae). En la Tabla 2 se muestra la lista de especies recolectadas, su abundancia total medida en número de individuos.

Tabla 2. Especies de la familia Scarabaeidae (Coleoptera) registradas en los cuatro sitios muestreados de dos paisajes del municipio de Jacala de Ledezma, Hidalgo.

Subfamilia	Especie	R-a	Sitio				Abundancia (%)	Clave
			1	2	3	4		
Aphodiinae	<i>Aphodius sallei</i> Harold, 1863	E	*	*	*	*	103 (0.24)	Asal
	<i>Aphodius</i> sp. 1	E	*	*	*	*	812 (1.88)	Aph1
	<i>Aphodius</i> sp. 2	E	*	*	*	*	160 (0.37)	Aph2
	<i>Aphodius</i> sp. 3	E	*	*	*	*	144 (0.33)	Aph3
	<i>Aphodius</i> sp. 4	E	-	-	*	*	52 (0.12)	Aph4
	<i>Ataenius</i> sp. 1	E	*	*	*	*	47 (0.11)	Ata1
	<i>Ataenius</i> sp. 2	E	*	*	*	*	18(0.04)	Ata2
	<i>Ataenius</i> sp. 3	E	*	*	*	*	51(0.12)	Ata3
	<i>Cephalocyclus lagoi</i> Dellacasa, Dellacasa & Gordon, 2007	E	*	*	*	*	52 (0.12)	Clag
Scarabaeinae	<i>Boreocanthon puncticollis</i> LeConte, 1866	R	-	-	*	*	768 (1.78)	Bpun
	<i>Canthon cyanellus</i> LeConte, 1859	R	-	-	*	*	47 (0.11)	Ccya
	<i>Canthon humectus hidalgoensis</i> Bates, 1887	R	*	*	*	*	9902 (22.9)	Chum
	<i>Canthon imitator</i> Brown, 1946	R	*	*	*	*	1770 (4.10)	Cimi
	<i>Copris</i> sp.	C	*	*	*	*	133 (0.31)	Copr
	<i>Deltochilum scabriusculum</i> Bates, 1887	R	*	-	*	*	32 (0.07)	Dsca
	<i>Dichotomius colonicus</i> Say, 1835	C	*	*	*	*	46 (0.11)	Dich
	<i>Digitonthophagus gazella</i> Fabricius, 1787	C	-	-	*	*	2118 (4.91)	Dgaz
	<i>Eurysternus magnus</i> Laporte de Castelnau, 1840	R	*	*	*	*	40 (0.09)	Emag
	<i>Euoniticellus intermedius</i> (Reiche, 1849)	C	-	*	*	*	7 (0.02)	Eint
	<i>Glaphyrocانthon</i> sp.	R	-	-	*	*	58 (0.13)	Glap
	<i>Onthophagus gibsoni</i> Howden & Génier 2004	C	*	*	*	-	188 (0.44)	Ogib
	<i>Onthophagus igualensis</i> Bates, 1887	C	*	*	*	*	42 (0.10)	Oigu
	<i>Onthophagus incensus</i> Say, 1835	C	*	*	*	*	10867 (25.2)	Oinc
	<i>Onthophagus knulli</i> Howden & Cartwright 1963	C	*	*	*	*	6778 (15.7)	Oknu
	<i>Onthophagus mexicanus</i> Bates, 1887	C	*	*	*	*	4377 (10.1)	Omex
	<i>Onthophagus</i> sp.	C	*	*	*	*	446 (1.03)	Onsp
	<i>Phanaeus adonis</i> Harold, 1863	C	*	*	*	*	1290 (2.99)	Pado
	<i>Pseudocanthon chlorizans</i> Bates, 1887	R	-	-	*	*	26 (0.06)	Pchl
	<i>Sysiphus mexicanus</i> Harold, 1863	R	-	-	*	*	2796 (6.48)	Smex

R-a=Relocalización del alimento (E-enterrador, C-cavador, R-rodador), *=Presencia -=Ausencia de especies de escarabajos coprófagos en cada uno de los sitios muestreados, (%)=abundancia relativa medida en número de individuos.

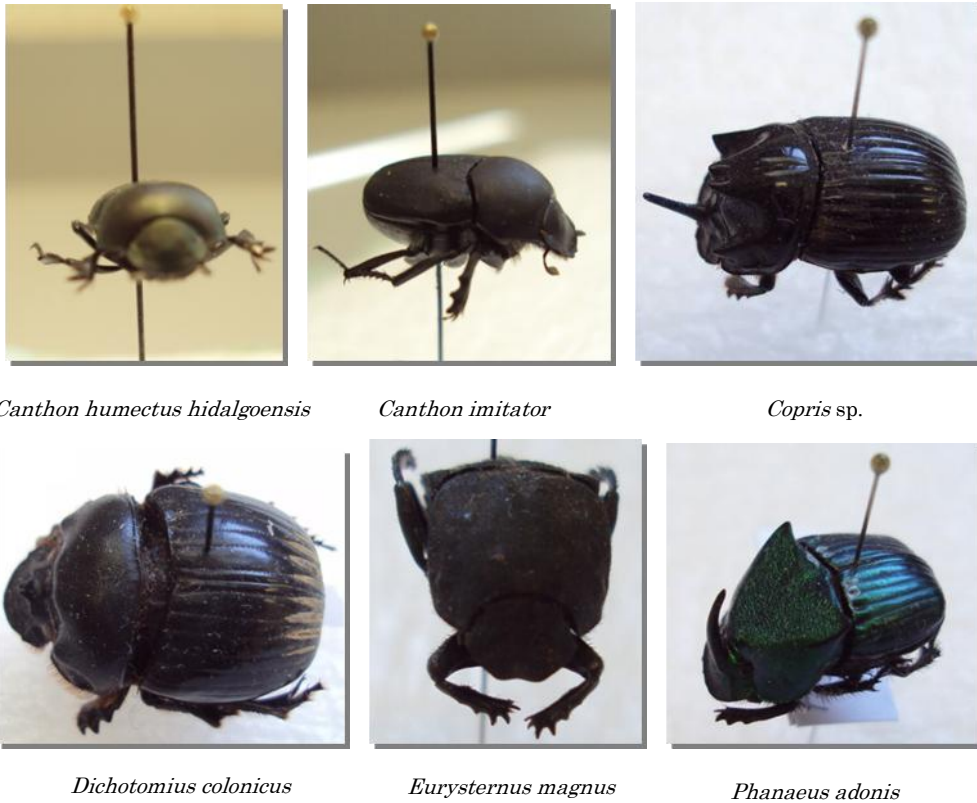


Figura 8. Imágenes de algunas de las especies de escarabajos coprófagos registradas.

6.1 Variación espacial de la cobertura arbórea

El porcentaje de cobertura arbórea aumentó gradualmente en los ecotonos desde el pastizal hacia el interior del bosque, como se muestra en los mapas de interpolación espacial realizados para cada uno de los sitios (Fig. 9). En los cuatro sitios se observan algunos claros en la cobertura arbórea del bosque y algunas zonas con cierta cobertura en el pastizal, por lo cual se considera que aunque en campo los ecotonos parecían tener límites claros, en realidad los gradientes de cobertura arbórea son difusos.

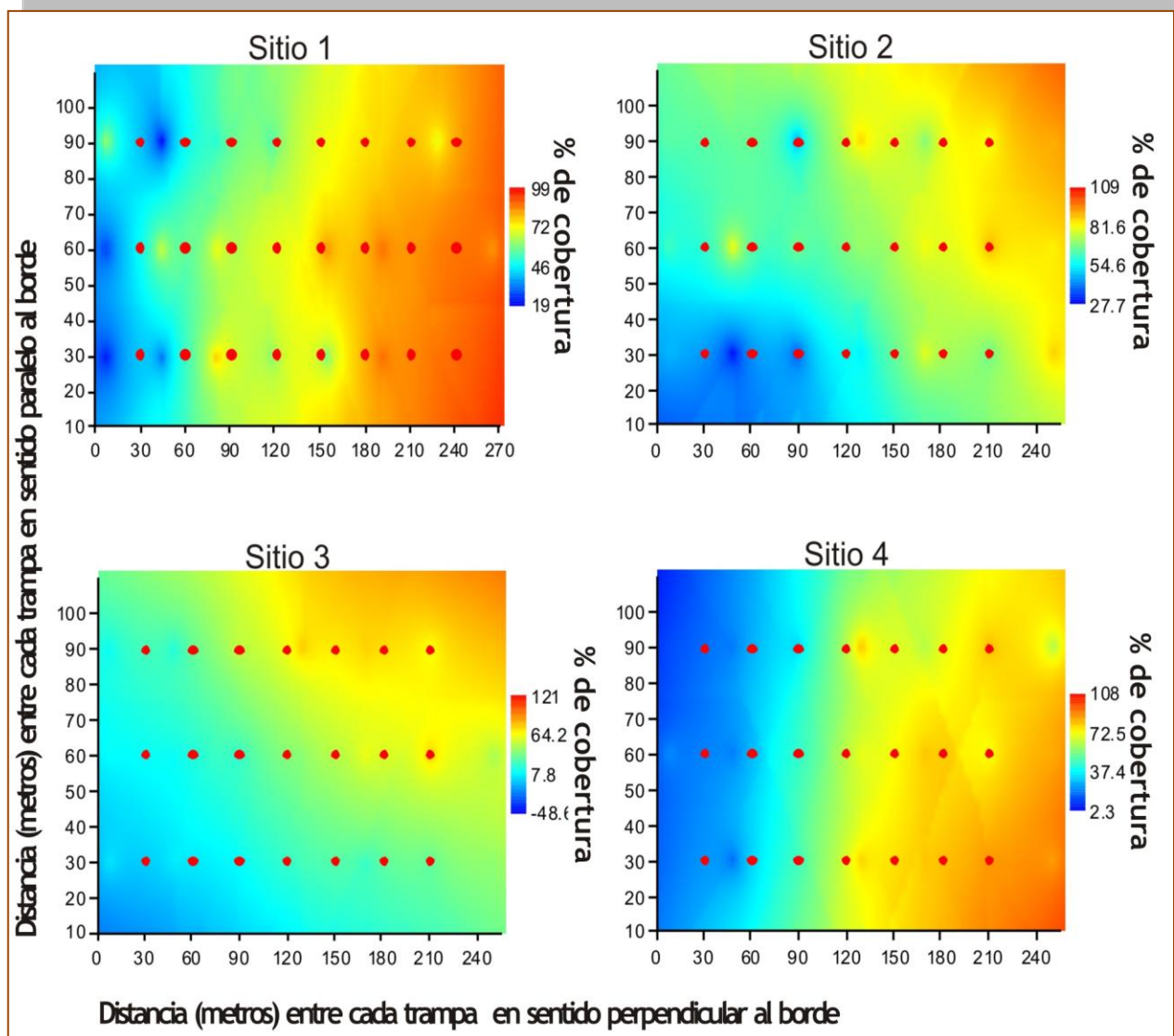


Figura 9. Mapas de interpolación espacial del porcentaje de cobertura arbórea estimado para los cuatro sitios donde se realizó el muestreo de escarabajos. Los puntos rojos representan cada una de las coprotrampas, en el arreglo explicado en la Figura 7. La variación espacial de la cobertura se observa desde los datos más bajos representados en color azul (pastizal) hacia los de mayor cobertura en color rojo (bosque).

6.2 Análisis de abundancia y riqueza

La abundancia y riqueza de los escarabajos coprófagos fue mayor en las zonas de pastizal y de borde, y disminuye hacia el interior del bosque. La cobertura arbórea está relacionada con la riqueza y abundancia con una tendencia negativa, es decir, tanto la riqueza como la abundancia disminuyen a medida que aumenta el porcentaje de cobertura arbórea, siendo más marcada para la abundancia de los primeros dos sitios (Figs. 10 y 11). Se detectaron correlaciones significativas sólo para los sitios 1 y 2 (Camino a Plomosas) con base en su riqueza y abundancia. En el sitio 3 (Jacala) se observan también valores significativos para la abundancia.

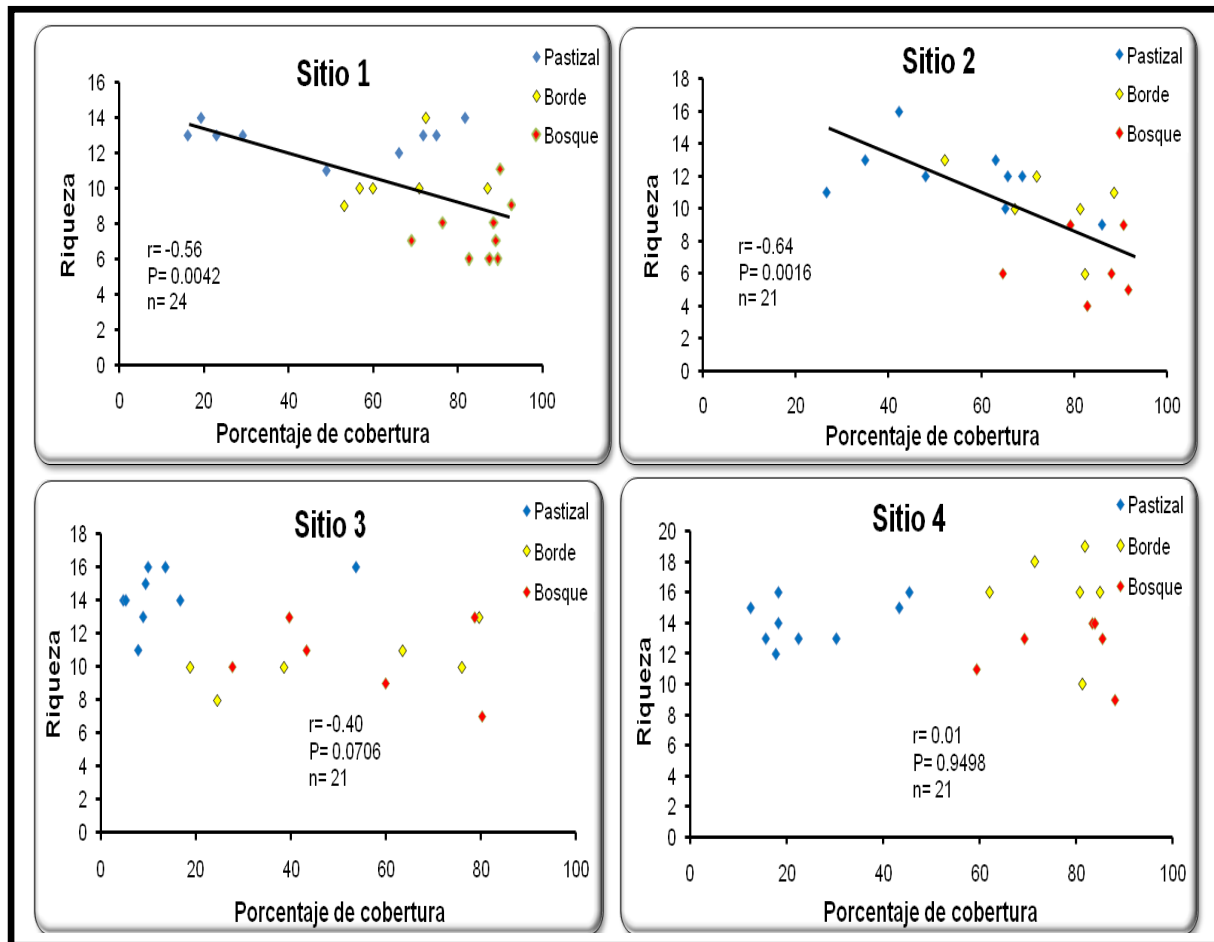


Figura 10. Relación entre la riqueza de especies de escarabajos y el porcentaje de cobertura arbórea en los cuatro sitios de muestreo en zonas de pastizal, borde y bosque. Se incluyen los coeficientes de correlación de Pearson con los valores de P y n en cada caso.

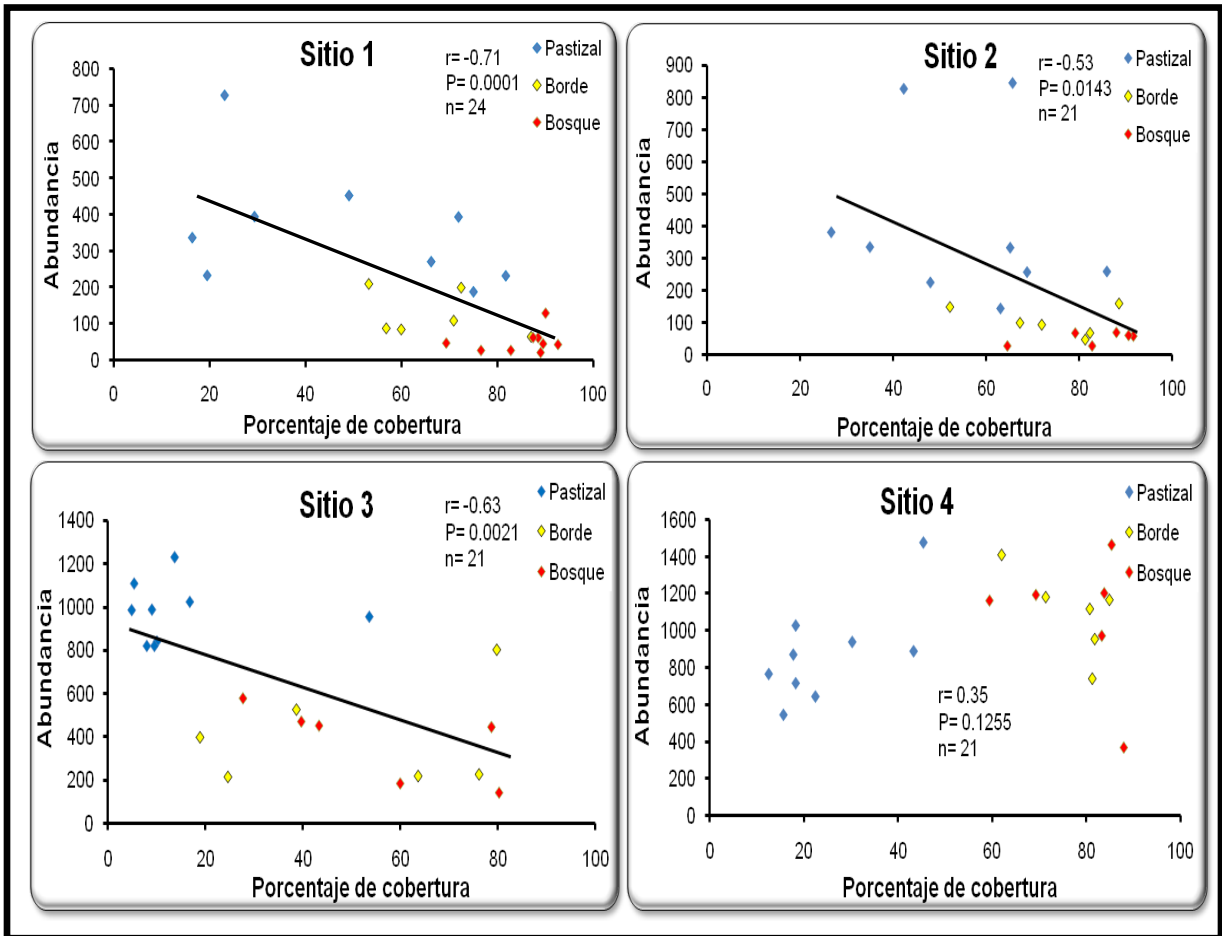


Figura 11. Relación entre la abundancia y el porcentaje de cobertura arbórea en los cuatro sitios de muestreo en zonas de pastizal, borde y bosque. Se incluyen los coeficientes de correlación de Pearson con los valores de P y n en cada caso.

Sin embargo en el sitio 2 los dos puntos lejos de la línea de tendencia indican que el número de individuos es muy alto en zonas de pastizal entre una cobertura media (Ver Fig. 9 Mapas de interpolación espacial del porcentaje de cobertura arbórea estimado para los cuatro sitios donde se realizó el muestreo de escarabajos).

6.3 Análisis de recambio de especies dentro de cada sitio

Al analizar la composición de especies a través de los gradientes para cada uno de los sitios se observan resultados similares, ya sea utilizando datos de presencia-ausencia (índice beta de Whittaker) o datos de abundancia (índice de disimilitud de Bray-Curtis) de las especies de escarabajos coprófagos (Fig. 12). Hay un claro cambio en la composición de especies en las zonas de transición de los trayectos que van desde el pastizal hasta el borde en cada uno de los sitios. Sin embargo, el punto de los trayectos en que se da el mayor cambio en la composición de especies con respecto a la primera trampa (de pastizal) difiere en los distintos sitios, y aún entre los promedios de los trayectos de cada sitio. Se observa en los cambios del promedio de los pares de muestras 1-3 y 1-4 de la diversidad beta de Whittaker y de disimilitud de Bray-Curtis (Fig. 12).

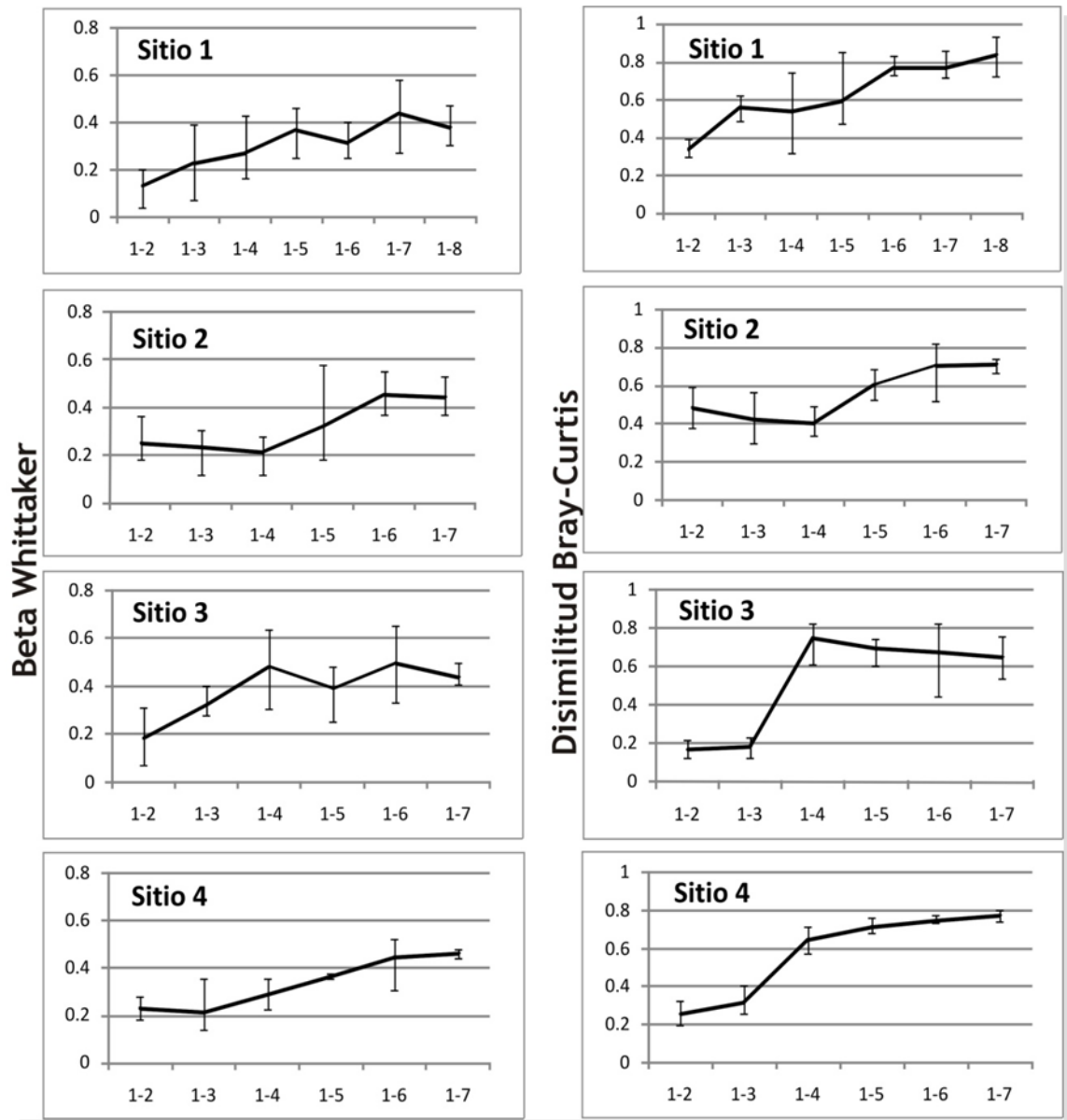


Figura 12. Recambio de especies a través de los gradientes (promedio de los trayectos A, B y C de cada uno de los sitios). Se presentan los valores de los índices de Whittaker y de Bray-Curtis para pares de muestras, siendo en todos los casos la muestra 1 (correspondiente a la primera trampa en el pastizal), pareada con cada una de las demás muestras del trayecto.

Los análisis de correspondencia sin tendencias realizados muestran la ordenación de cada una de las trampas de los sitios muestreados, según la distribución de las especies y sus abundancias. Se observa que las muestras de las zonas de pastizal, borde y bosque se acomodan en función del gradiente establecido por el eje 1 (Fig. 13). Los grupos de muestras de los pastizales son los que más especies aglomeran, a diferencia del bosque.

Los dos primeros ejes de los DCAs (análisis de correspondencia sin tendencias) explican entre el 53 y el 80% de la varianza total acumulada (Tabla 3). De manera general, la magnitud del recambio en la composición de especies es mayor en el sitio 3 (longitud del gradiente del primer eje de ordenación >2 , Tabla 3), debido a que en este sitio las muestras de pastizal son claramente diferentes de las de borde y bosque (Fig. 13) y el recambio tiene un aumento abrupto al comparar la muestra 1 (pastizal) con la 4 (borde) con el índice de Bray-Curtis (Fig. 12).

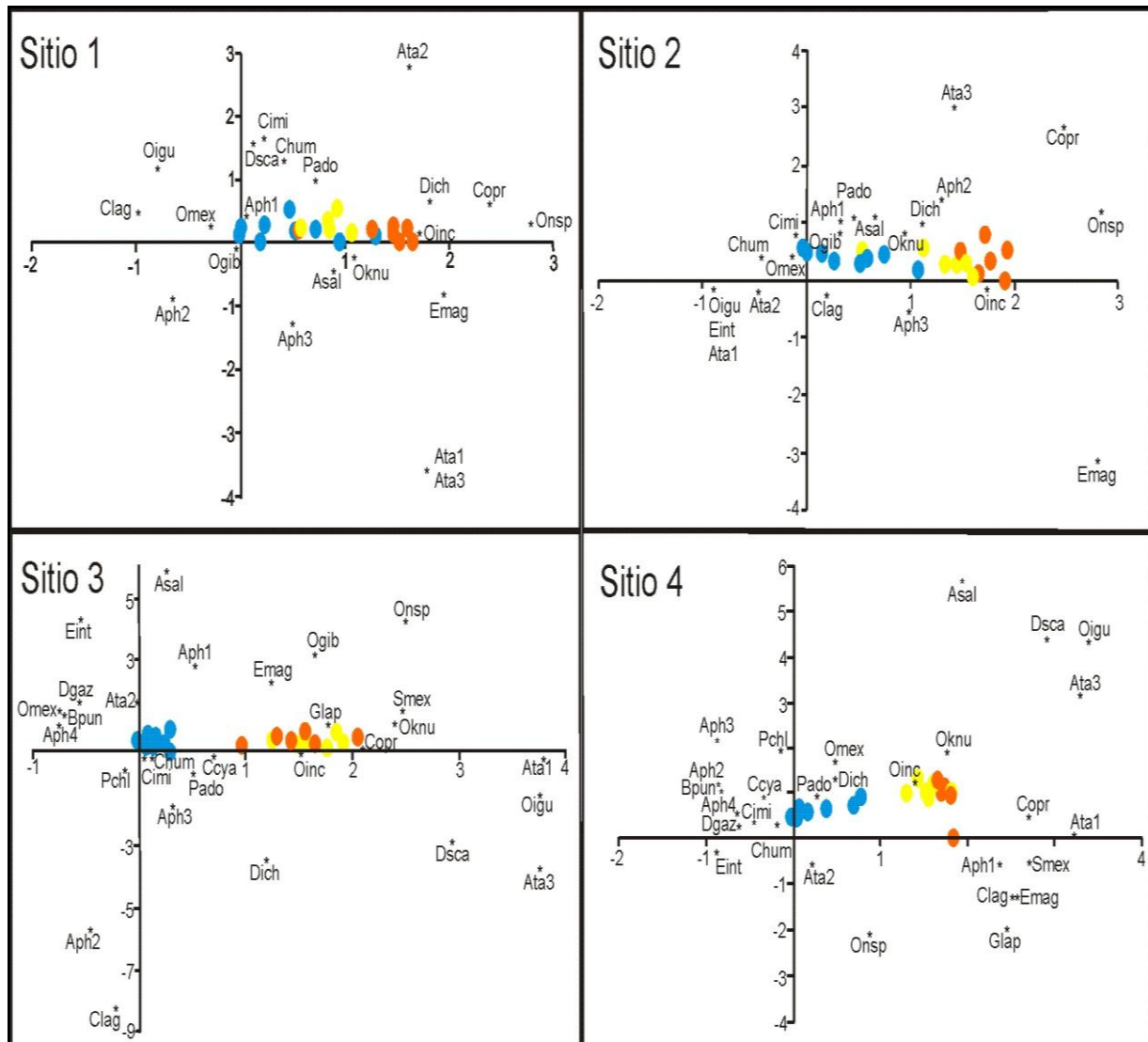


Figura 13. Análisis de ordenación (DCA) de cada uno de los sitios muestreados. Los asteriscos representan a cada una de las especies de escarabajos coprófagos, mientras que los círculos de colores representan cada una de las coprotrampas colocadas, el color azul, amarillo y naranja representan las zonas de pastizal, borde y de bosque, respectivamente. En los cuatro casos las líneas horizontales corresponden al eje 1 y las verticales al eje 2. Las claves de las especies están en la Tabla 2.



Tabla 3. Resumen de resultados de los análisis del DCA de cada uno de los sitios.

(SITIO 1)Ejes	1	2	3	4	Inercia total
Autovalor(Eigenvalue)	0.293	0.066	0.029	0.014	0.666
Longitud del gradiente	1.607	1.037	0.623	0.604	
Porcentaje acumulado de la varianza: Especies	44	53.9	58.3	60.4	
Sumatorio de autovalores					0.666
Sumatorio de autovalores canónicos			0.66632		

(SITIO 2)Ejes	1	2	3	4	Inercia total
Autovalor(Eigenvalue)	0.415	0.031	0.015	0.008	0.695
Longitud del gradiente	1.945	0.775	0.727	0.531	
Porcentaje acumulado de la varianza: Especies	59.8	64.2	66.4	67.6	
Sumatorio de autovalores					0.695
Sumatorio de autovalores canónicos			0.69477		

(SITIO 3)Ejes	1	2	3	4	Inercia total
Autovalor(Eigenvalue)	0.464	0.038	0.021	0.01	0.685
Longitud del gradiente	2.049	0.688	0.955	0.944	
Porcentaje acumulado de la varianza: Especies	67.7	73.2	76.3	77.8	
Sumatorio de autovalores					0.685
Sumatorio de autovalores canónicos			0.68500		

(SITIO 4)Ejes	1	2	3	4	Inercia total
Autovalor(Eigenvalue)	0.464	0.048	0.020	0.006	0.634
Longitud del gradiente	1.84	1.175	0.610	0.471	
Porcentaje acumulado de la varianza: Especies	73.1	80.8	83.9	84.8	
Sumatorio de autovalores					0.634
Sumatorio de autovalores canónicos			0.63414		



6.4 Composición de especies entre sitios y paisajes

El análisis escalar multidimensional no métrico (NMDS) muestra claramente que la composición de especies de escarabajos es distinta para cada uno de los paisajes, definiendo variaciones estructurales en las comunidades de los escarabajos de acuerdo al tipo de vegetación y/o ganadería propios de cada paisaje (Fig. 14). Sin embargo, las muestras de los dos sitios dentro de cada paisaje coinciden en la gráfica por su similitud en la composición de especies.

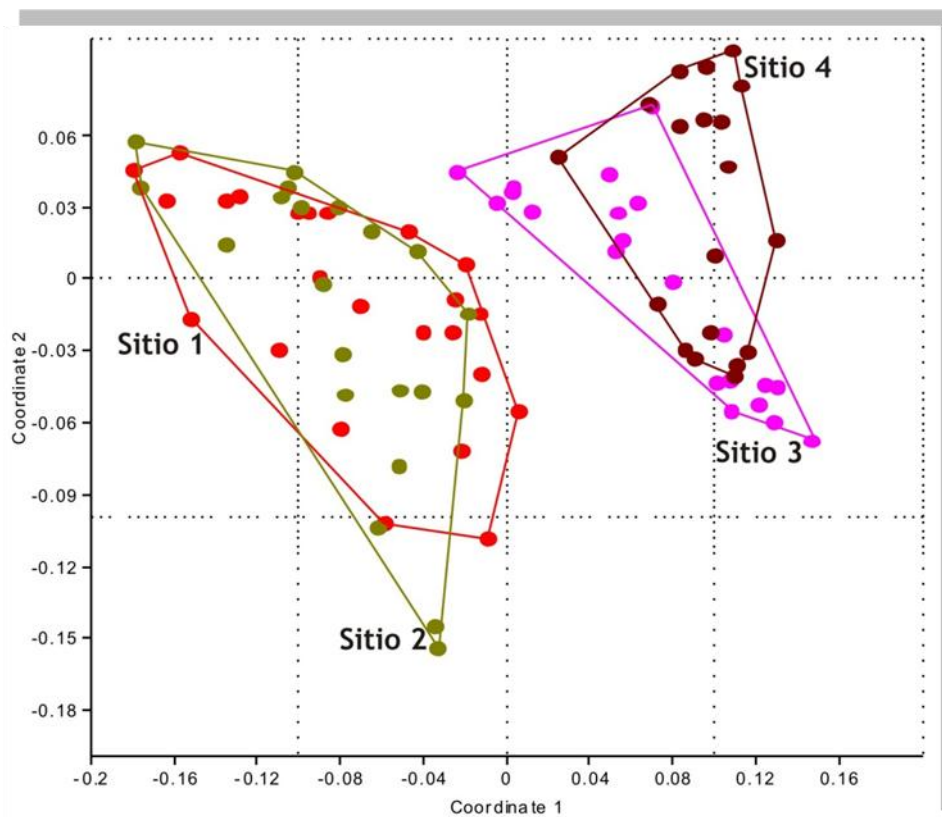


Figura 14. Escalamiento multidimensional (NMDS) de las muestras con base en la similitud en su composición de especies de escarabajos coprófagos utilizando el índice de Bray-Curtis. Los colores rojo, verde, rosa y vino corresponden a los sitios 1, 2, 3 y 4 respectivamente. Stress: 0.9532, r^2 : Eje 1= 0.6072 Eje 2=0.1929.



7. Discusión

Los resultados obtenidos en este trabajo muestran una gran riqueza y abundancia de escarabajos coprófagos en la zona de estudio: se reportan 29 especies y un total de 43,170 individuos con un esfuerzo de 219 muestras. En el estado de Hidalgo, en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán Verdú *et al.* (2007) realizaron un muestreo intensivo de las comunidades de escarabajos coprófagos usando el mismo tipo de coprotrampa con cebo (mezcla de excremento de borrego con excremento de caballo), y reportan una riqueza de 20 especies y una abundancia de 75,605 individuos con un esfuerzo de muestreo de 576 muestras. Por lo tanto, en este trabajo se registró una mayor riqueza total de especies (29) y además una mayor abundancia promedio considerando el número de individuos por trampa (197.12) que las reportadas para la Barranca de Metztitlán (20 especies y 131.26 individuos por trampa), tales diferencias se pueden explicar al tiempo y temporada de los muestreos. También podría deberse a las diferentes condiciones ambientales de ambas zonas, ya que la Barranca de Metztitlán tiene un clima más seco y la temperatura es más elevada. Sin embargo, la abundancia proporcional de las especies de escarabajos coprófagos es de 25% y 23% para *Onthophagus incensus* y *Canthon humectus hidalgoensis* respectivamente para este estudio, pero para la Barranca se reporta que el 94% de los individuos son de *Canthon humectus hidalgoensis*. La Barranca de Metztitlán es el sitio más cercano al área de estudio donde se ha realizado una evaluación de la comunidad de escarabajos coprófagos de manera intensiva.

El tipo de cebo utilizado en la zona de estudio funcionó satisfactoriamente, a pesar de que en otros estudios se ha encontrado que al utilizar excremento humano se atrae un mayor número de especies y de individuos, mientras que las trampas cebadas con excremento bovino tienen baja atracción para estos escarabajos (Bustos-Gómez & Lopera, 2003).



La alta riqueza y abundancia de escarabajos coprófagos en los dos paisajes estudiados puede estar determinada por la abundante oferta de alimento (excremento del ganado) así como la presencia de fragmentos remanentes con cubierta vegetal no alterada para el mantenimiento de una comunidad más numerosa y diversa (Damborsky *et al.*, 2008; Vidaurre *et al.*, 2008).

Se encontró que el porcentaje de cobertura arbórea marca un gradiente ambiental desde el pastizal hasta el interior del bosque, aunque es diferente para cada sitio probablemente debido al tipo de vegetación y a las actividades ganaderas particulares. Aunque sólo se midió el porcentaje de cobertura arbórea a través de los trayectos, es probable que otras variables ambientales estén correlacionadas con la cobertura, tales como la humedad y la temperatura.

En los cuatro sitios tanto la riqueza como la abundancia de escarabajos varían a través de los ecotonos, corroborando que estos organismos responden a la fragmentación de los bosques que provoca heterogeneidad en el ambiente (Quintero & Halffter, 2009) y que la presencia de cobertura forestal es el principal factor determinante de la estructura y diversidad de los escarabajos coprófagos (Halffter & Arellano, 2002).

Considerando el interior de bosque como un hábitat con cobertura arbórea y el pastizal como un hábitat sin cobertura arbórea, se observa que los valores de riqueza y abundancia aumentan desde el hábitat con mayor cobertura hacia los hábitats de menor cobertura. Los patrones detectados en ambas variables no concuerdan con la primera hipótesis planteada, según la cual la riqueza y el número de las especies serían mayores en el borde del bosque-pastizal que al interior del bosque como del pastizal. Esto es contrario a lo reportado en otros trabajos realizados en bosques tropicales, en los que se



ha encontrado que los sitios con buena cobertura arbórea albergan una mayor riqueza y abundancia de escarabajos que los pastizales, debido a que en las selvas tropicales el calor es un factor determinante para que estos organismos sobrevivan en zonas de pastizal y también porque existen más recursos en el interior de las selvas que en el pastizal (Halffter & Arellano, 2002; Bustos-Gómez & Lopera, 2003; Nichols *et al.*, 2007; Vidaurre *et al.*, 2008; Lee *et al.*, 2009).

El alto número de especies encontradas en los pastizales puede considerarse como evidencia de que estos organismos son capaces de traspasar las barreras físicas impuestas por la fragmentación que se deriva de la intervención humana, como lo han propuesto Quintero y Halffter (2009). Esto demuestra que la fragmentación de las comunidades naturales probablemente no ocasione pérdidas significativas en el número de especies de escarabajos a escala de paisaje, como ha sido sugerido por Arellano y Halffter (2003). La alta riqueza y abundancia de escarabajos en los pastizales puede estar influida también por su cercanía al borde, que presentaría condiciones favorables a través de un gradiente ambiental de variables climáticas y alimenticias. Tales variables podrían permitir que la oferta de alimento se detecte con mayor facilidad por los escarabajos en espacios abiertos. Además, es probable que ciertas características de las especies, tales como la tolerancia a condiciones bajas de humedad o la habilidad de dispersión, puedan permitir respuestas positivas por algunas especies a la fragmentación (Hernández *et al.*, 2003; Vulinac *et al.*, 2008). Sin embargo hay que considerar que las respuestas a la fragmentación de los paisajes con otros grupos biológicos pueden variar, debido a que responden de manera diferente a las condiciones ambientales del borde (Murcia, 1995; Ries *et al.*, 2004).



Los resultados indican también que los paisajes ganaderos mantienen una biodiversidad de escarabajos coprófagos que es dominada por especies adaptadas a condiciones abiertas y/o alteradas, pero que aún retienen algunas especies típicas del bosque original. Por lo tanto, en los paisajes con actividad agrícola o ganadera se considera importante mantener una variedad de hábitats con cobertura arbórea para así poder conservar una diversidad de escarabajos coprófagos relativamente alta.

Conforme a la predicción establecida por la segunda hipótesis, se comprobó que la composición de especies a través de los gradientes de cobertura distingue tres grupos de muestras, sin embargo para el borde se presenta una mezcla de la composición de especies del bosque-pastizal. Estos cambios en la composición pueden considerarse como una evidencia del efecto de borde sobre las propiedades de las comunidades de escarabajos coprófagos, incluso a través de unos pocos metros, como había sido señalado por Spector y Ayzama (2003). Dicho efecto de borde provoca un reemplazo claro en la composición de especies, que podría atribuirse a una marcada especificidad de las especies de escarabajos a lo largo del gradiente de cada uno de los sitios (Spector & Ayzama, 2003). Por lo tanto, además de las respuestas a nivel de comunidad presentadas en este trabajo, sería interesante estudiar las respuestas individuales de las especies de escarabajos coprófagos a través de los gradientes de cobertura arbórea.

De acuerdo con la tercera hipótesis planteada, a nivel de paisaje se observa variación en la composición de especies. Los resultados señalan una clara similitud en la composición de especies entre los dos sitios de cada uno de los paisajes, y una marcada diferencia entre los dos paisajes estudiados. Esta variación entre paisajes puede estar influida por las diferencias en el tipo de vegetación y al tipo de ganadería presente en los dos paisajes, ya que en el paisaje que se localiza en el camino que va a Plomosas la vegetación es bosque



de pino-encino y la ganadería es extensiva, principalmente de ganado ovino y caprino con pastoreo guiado de pequeños rebaños. Por otro lado, en el paisaje localizado cerca de la cabecera municipal de Jacala, la vegetación predominante es bosque de táscate y se maneja ganado bovino. Otra explicación a considerar son las diferencias altitudinales entre los dos paisajes, ya que se ha reportado que al aumentar la altitud disminuye la riqueza de especies de escarabajos coprófagos (Escobar *et al.*, 2007).

Finalmente, el presente estudio constituye un aporte importante para entender los patrones de la biodiversidad de Scarabaeinae y Aphodiinae, particularmente a lo largo de un gradiente ambiental desde el pastizal hacia el interior del bosque. Se resalta la necesidad de ampliar los estudios de este grupo de escarabajos en la región para conocer la respuesta individual de las poblaciones de las distintas especies en los bordes de los fragmentos de bosque así como el desarrollo de investigaciones más detalladas en paisajes fragmentados para definir nuevas estrategias de conservación y manejo de las comunidades ecológicas en ambientes antropizados. Dado que los bosques templados enfrentan procesos de fragmentación evidentes, es necesario documentar sus efectos en la biodiversidad para promover la conservación de los fragmentos remanentes y aportar sugerencias de manejo que mitiguen los efectos de borde.



8. Conclusiones

- La abundancia total de escarabajos coprófagos disminuye de forma significativa al aumentar la cobertura arbórea, excepto en el sitio 4. De manera similar, en el paisaje de Plomosas (sitios 1 y 2) la riqueza de especies es alta en el pastizal y va disminuyendo hacia el bosque. Sin embargo, en los dos sitios del paisaje de Jacala la riqueza de especies no cambia de manera significativa en los gradientes de cobertura.
- El cambio en la composición de especies en los trayectos de pastizal a bosque en cada uno de los sitios es gradual, aunque variable en los distintos sitios, y aún entre los distintos trayectos de cada sitio.
- Hay diferencias en la composición de especies entre los dos paisajes de estudio (bosque de pino-encino y bosque de táscate), por lo que se sugiere estudiar bajo un diseño apropiado otros factores ambientales (tales como la altitud, el tipo de vegetación, época del año, humedad, temperatura, el tipo, cantidad y manejo del ganado) que posiblemente influyan en las comunidades de escarabajos coprófagos.
- En general, en los ecotonos de pastizal y bosque templado mixto sí hay un efecto de borde en los parámetros analizados de las comunidades de escarabajos coprófagos (abundancia, riqueza y composición de especies).



9. Literatura citada

- Amézquita, M. S. J., Forsyth, A., Lopera, T. A. & Camacho, A. M. 1999. Comparación de la composición y riqueza de especies de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en remanentes de bosque de la Orinoquia Colombiana. **Acta Zoológica Mexicana (n.s.)** 76: 113-126
- Arellano, L. & Halffter, G. 2003. Gamma diversity: derived from and a determinant of alpha diversity and beta diversity. An analysis of three tropical landscapes. **Acta Zoológica Mexicana (n.s.)** 90: 27-76
- Arellano, L., Favila, M. E. & Huerta, C. 2005. Diversity of dung and carrion beetles in a Mexican disturbed tropical montane cloud forest and on shade coffee plantations. **Biodiversity and Conservation** 14: 601-615
- Begon, M., Townsend, C. R. & Harper, J. L. 2006. **Ecology: from Individuals to ecosystems**. 4th ed., Blackwell Publishing. Oxford 759 p.
- Bustamante, R. & Grez, A. A. 1995. Consecuencias ecológicas de la fragmentación de los bosques nativos. **Ambiente y Desarrollo** 11: 58-63
- Bustos-Gómez, F. L. & Lopera, A. T. 2003. Preferencia por cebo de los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de un remanente de bosque seco tropical al norte del Tolima (Colombia). pp. 59-65. En: Onore, G., Reyes-Castillo, P. & Zunino, M. (eds.). **Escarabeidos de Latinoamérica: Estado del conocimiento**. M3m-Monografías Tercer Milenio, Vol. 3. S.E.A. CONABIO, Grupo DIVERSITAS & CONACYT, Zaragoza, España.
- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2007. Estudio previo justificado para la modificación del decreto por el que se pretende recategorizar el Parque Nacional Los Mármolos como Área de Protección de Flora y Fauna. **Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, Secretaria del Medio Ambiente y Recursos Naturales**. México, D.F. 89 p.
- Damborsky, M. P., Bar, M. E., Álvarez, M. C. B. & Oscherov, E. B. 2008. Comunidad de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en dos bosques del Chaco oriental húmedo, Argentino. **Revista de la Sociedad Entomológica Argentina** 67: 145-153
- Escobar, F. 2004. Diversity and composition of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages in a heterogeneous Andean landscape. **Tropical Zoology** 17: 123-136



- Escobar, F., Halffter, G. & Arellano, L. 2007. From forest to pasture: an evaluation of the influence of environment and biogeography on the structure of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages along three altitudinal gradients in the Neotropical region. *Ecography* 30: 193-208
- Ewers, R. M. & Didham, R. K. 2008. Pervasive impact of large-scale edge effects on a beetle community. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105: 5426-5429
- Fauth, J. E., Bernardo, J., Camara, M., Restarits, W. J., Van Buskirk, J. & McCollum, S. A. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *American Naturalist* 147: 282-286
- Favila, M. E. 2005. Diversidad alfa y beta de los escarabajos del estiércol (Scarabaeinae) en Los Tuxtlas, México. pp. 209-219. En: Halffter, G., Soberón, J., Koleff, P. & Melic, A. (eds.). *Sobre Diversidad Biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. M3m-Monografías Tercer Milenio, Vol. 4. S.E.A. CONABIO, Grupo DIVERSITAS & CONACYT, Zaragoza, España.
- Favila, M. E. & Halffter, G. 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* 72: 1-25
- García, J. C. R. & Pardo, L. C. L. 2004. Escarabajos Scarabaeinae saprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un bosque muy húmedo premontano de los Andes Occidentales Colombianos. *Ecología Aplicada* 3: 59-63
- Hammer, O., Harper, D. A. T. & Ryan, P. D. 2009. *Past: Paleontological Statistics*, Version 1.78. <http://folk.uio.no/ohammer/past>.
- Halffter, G. & Arellano, L. 2002. Response of dung beetle diversity to human-induced changes in a tropical landscape. *Biotropica* 34: 144-154
- Halffter, G. & Moreno, C. E. 2005. Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma, México. pp. 5-18. En: Halffter, G., Soberón, J., Koleff, P. & Melic, A. (eds.). *Sobre Diversidad Biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*, M3m-Monografías Tercer Milenio, Vol. 4. S.E.A. CONABIO, Grupo DIVERSITAS & CONACYT, Zaragoza, España.
- Harper, K. A., Macdonald, S. E., Burton, P. J., Chen, J., Brosnoff, K. D., Saunders, S. C., Euskirchen, E. S., Roberts, D., Jaiteh, M. S., & Esseen, P. A. 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 19: 768-782



- Hernández, B., Maes, J-M., Harvey, C. A., Vílchez, S., Medina, A. & Sánchez, D. 2003. Abundancia y diversidad de escarabajos coprófagos y mariposas diurnas en un paisaje ganadero en el departamento de Rivas, Nicaragua. **Agroforestería en las Américas** 10: 93-102
- Hill, M. O. & Gauch, H. G. 1980. Detrended Correspondence Analysis: an improved ordination technique. **Vegetatio** 42: 47-58
- Karka, S. & Van Rensburg, B. J. 2006. Ecotones: marginal or central areas of transition? **Israel Journal of Ecology & Evolution** 52: 29-53
- Krebs, J. C. 1985. **Ecología. Estudio de la distribución y abundancia**. Harla, México, D.F. 741 p.
- Lee, J. S. H., Lee, I. Q. W., Lim, S. L-H., Huijbregts J. & Sodhi, N. S. 2009. Changes in dung beetles communities along a gradient of tropical forest disturbance in South-East Asia. **Journal of Tropical Ecology** 25: 677-680
- Lidicker, W. Z. J. 1999. Responses of mammals to habitat edges: an overview. **Landscape Ecology** 14: 333-343
- López-Barrera, F. 2004. Estructura y función en bordes de bosques. **Ecosistemas** 13: 67-77
- Magurran, A. E. 1988. **Ecological Diversity and its measurement**. Princeton University Press, Princeton, New Jersey 179 p.
- Margalef, R. 1981. **Ecología**. Editorial Planeta. Barcelona, España 252 p.
- Medina, C. A., Lopera-Toro, A., Vítolo, A. & Gill, B. 2001. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia. **Biota Colombiana** 2: 131-144
- Morales, E. A. & Trainor, F. R. 1998. Las algas: conceptos críticos en la evaluación de su diversidad. pp. 77-97. En: Primack, R., Rozzi, R., Feinsinger, P., Dirzo, R. & Massardo, F. (eds.). **Fundamentos de Conservación biológica perspectivas Latinoamericanas**. Fondo de Cultura Económica, México.
- Moreno, C. E. 2001. **Métodos para medir la biodiversidad**. M&T Manuales y Tesis SEA. Vol. 1. Zaragoza, 84 p.
- Moreno, C. E. 2007. Diversidad de especies a escala de paisaje: un ejemplo con ensamblajes de murciélagos Neotropicales. pp. 81-96. En: Sánchez-Rojas, G. & Rojas-Martínez, A. (eds.). **Tópicos en sistemática, biogeografía, ecología y conservación de mamíferos**, UAEH.



- Moreno, C. E., Verdú, J. R. & Arita, H. T. 2007a. Elementos ecológicos e históricos como determinantes de la diversidad de especies en comunidades, México. pp. 170-192. En: Zunino, M. & Melic, A. (eds.). Escarabajos, diversidad y conservación biológica. **Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter**. M3m-Monografías Tercer Milenio, Vol. 7. S.E.A. CONABIO, Grupo DIVERSITAS & CONACYT, Zaragoza, España.
- Moreno, C. E., Sánchez-Rojas, G., Verdú, J. R., Numa, C., Marcos-García, M. A., Martínez-Falcón, A., Galante, E. & Halffter, G. 2007b. Biodiversidad en ambientes agropecuarios semiáridos en la reserva de la biosfera Barranca de Metztitlán, México. pp. 97-107. En: Halffter, G., Guevara, S. & Melic, A. (eds.). **Hacia una cultura de conservación de la diversidad biológica**. M3m-Monografías Tercer Milenio, S Vol. 6. S.E.A. CONABIO, Grupo DIVERSITAS & CONACYT, Zaragoza, España.
- Moreno, C. E. & Verdú, J. R. 2007. ¿Por qué preocuparnos por la pérdida de la biodiversidad?: relaciones entre biodiversidad, servicios de los ecosistemas y bienestar humano. **Cuadernos de biodiversidad** 23: 11-17
- Moreno, C. E. & Rodríguez, P. 2010. A consistent terminology for quantifying species diversity? **Oecologia** 163:279-282
- Morin, P. J. 1999. **Community ecology**. Blackwell Science. Massachusetts, USA, 424 p.
- Morón, M. A. 2004. **Escarabajos: 200 millones de años de evolución**. Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz, México y Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, España, 204 p.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. **Trends in Ecology & Evolution** 10: 58-62
- Nichols, E., Larsen, T., Spector, S., Davis, A. L., Escobar, F., Favila, M. E. & Vulinec, K. 2007. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: a quantitative literature review and meta-analysis. **Biological Conservation** 137: 1-19
- 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 and Conservation** 17: 2869-2898
- Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezcuita, S. & Favila, M. E. 2008. The Scarabaeinae research network. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. **Biological Conservation** 141: 1461-1474



- ↻ Nichols, E., Gardner, T. A., Peres, C. A. & Spector, S. 2009. Co-declining mammals and dung beetles: an impending ecological cascade. **Oikos** 118: 481-487
- ↻ Noriega, J. A., Realpe, E. & Fagua, G. 2007. Diversidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un bosque de galería con tres estadios de alteración. *Universitas Scientiarum. Revista de la Facultad de Ciencias*. Pontificia Universidad Javeriana. Edición especial I 12: 51-63
- ↻ Noss, R. F. 1990. Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. **Conservation Biology** 4: 355-364
- ↻ Odum, P. E. 1985. **Fundamentos de ecología**. Nueva editorial interamericana, México, D.F. 408 p.
- ↻ Peña-Becerril, J. C., Monroy-Ata, A., Álvarez-Sánchez, F. J. & Orozco-Almanza, M. S. 2005. Uso del efecto de borde de la vegetación para la restauración ecológica del bosque tropical. **TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas** 8: 91-98
- ↻ Peters, D. P. C., Gosz, J. R., Pockman, W. T., Small, E. E., Parmenter R. R., Collins, S. L. & Muldavin, E. 2006. Integrating patch and boundary dynamics to understand and predict biotic transitions at multiple scales. **Landscape Ecology** 21: 19-33
- ↻ Primack, R., Rozzi, R., Feisinger, P., Dirzo, R. & Massardo, F. 1998. **Fundamentos de Conservación Biológica; perspectivas latinoamericanas**. Fondo de Cultura Económica, México, 797 p.
- ↻ Pulido, L. A. H., Medina, C. A. & Riveros, R. A. 2007. Nuevos registros de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: scarabaeinae) para la región andina de Colombia. **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias** 31: 305-310
- ↻ Quintero, I. & Halffter, G. 2009. Temporal changes in a community of dung beetles (Insecta: Coleoptera: Scarabaeinae) resulting from the modification and fragmentation of tropical rain forest. **Acta Zoologica Mexicana (n.s)** 25: 625-649
- ↻ Ricklefs, E. R. 1998. **Invitación a la ecología. La economía de la naturaleza**. Editorial Médica Panamericana, Madrid, España, 681 p.
- ↻ Ries, L., Fletcher, R. J., Battin, J. & Sisk, T. D. 2004. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics** 35: 491-522
- ↻ Sánchez-Piñero, F. & Ávila, J. M. 2004. Dung-insect community composition in arid zones of south-eastern Spain. **Journal of Arid Environments** 56: 303-327
- ↻ Santos, T. & Tellería, J. L. 2006. Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. **Ecosistemas** 15: 3-12



- ♯ Spector, N. & Ayzama, S. 2003. Rapid turnover and edge effects in dung beetle assemblages (Scarabaeidae) at a Bolivian neotropical forest-savanna ecotone. **Biotropica** 35: 394-404
- ♯ Ter Braak, C. J. F. & Smilauer, P. 2002. **CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination** (version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca, New York, USA 500p.
- ♯ Vellend, M. 2001. Do commonly used indices of β -diversity measure species turnover? **Journal of Vegetation Science** 12: 545-552
- ♯ Verdú, J. R., Crespo, M. B. & Galante, E. 2000. Conservation strategy of a nature reserve in Mediterranean ecosystems: the effects of protection from grazing on biodiversity. **Biodiversity and Conservation** 9: 1707-1721
- ♯ Verdú, J. R., Moreno, C. E., Sánchez-Rojas, G., Numa, C., Galante, E. & Halffter, G. 2007. Grazing promotes dung beetle diversity in the xeric landscape of a Mexican Biosphere Reserve. **Biological Conservation** 140: 308-317
- ♯ Vidaurre, T., Gonzales, L. & Ledesma, Ma. J, 2008. Escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) del Palmar de las islas, Santa Cruz-Bolivia. **Kempffiana** 4: 3-20
- ♯ Vulinec, K., Pimentel, L. A., Carvalho, E. A. R. & Mellow, D. J. 2008. Dung beetles and long-term habitat fragmentation in Alter do Chão, Amazônia, Brazil. **Tropical Conservation Science** 1: 11-121
- ♯ Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. **Ecological Monographs** 30: 279-338.
- ♯ Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. **Taxon** 21: 213-251
- ♯ Zamora, J., Verdú, J. R. & Galante, E. 2007. Species richness in Mediterranean agroecosystems: Spatial and temporal analysis for biodiversity conservation. **Biological Conservation** 134: 113-121

