



UNIVERSIDAD AUTONOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

INSTITUTO DE CIENCIAS BASICAS E INGENIERIA

ÁREA ACADEMICA DE BIOLOGIA

**Evaluación de algunas características del nicho ecológico y su
abundancia de tres especies del género *Onthophagus*
(Scarabaeidae: Scarabaeinae), en cuatro localidades del altiplano
sur, México**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS EN
BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN
P R E S E N T A :
CRISTIAN AGUILAR MIGUEL

DIRECTOR DE TESIS: DR. GERARDO SANCHEZ-ROJAS

MINERAL DE LA REFORMA, HIDALGO

JULIO 2011



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA

MAESTRÍA EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

M. EN A. JULIO CESAR LEINES MEDÉCIGO
DIR. ADMINISTRACIÓN ESCOLAR
P R E S E N T E

Por este conducto le comunico que, después de revisar el trabajo titulado "EVALUACIÓN DE ALGUNAS CARACTERÍSTICAS DEL NICHU ECOLÓGICO Y LA ABUNDANCIA DE TRES ESPECIES DEL GÉNERO *Onthophagus* (SCARABAEIDAE: SCARABAEINAE), EN CUATRO LOCALIDADES DEL ALTIPLANO SUR, MÉXICO" que presenta el alumno de la Maestría en Biodiversidad y Conservación, **Bíol. Cristian Aguilar Miguel**, el Comité Revisor de tesis 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 Comité Revisor.

PRESIDENTE: Dra. Claudia E. Moreno Ortega

SECRETARIO: Dr. Federico Escobar Sarria

VOCAL: Dr. Gerardo Sánchez Rojas

PRIMER SUPLENTE: Dr. Ignacio E. Castellanos Sturemark

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

ATENTAMENTE
"AMOR, ORDEN Y PROGRESO"
Mineral de la Reforma, Hgo., a 20 de junio del 2011.

DR. ORLANDO AVILA POZOS
Director I.C.B.I.



Contenido

RESUMEN	6
INTRODUCCIÓN	7
Sobreposición de nichos	10
Escarabajos coprófagos.....	15
Comunidades de escarabajos coprófagos en el Altiplano Mexicano.....	18
El género Onthophagus en Tepepulco	20
Implicaciones de la cobertura vegetal para los escarabajos coprófagos	21
OBJETIVOS	23
General.....	23
Objetivos particulares	23
METODOLOGÍA	24
Área de estudio.....	24
Diseño del Muestreo	26
Análisis de datos.....	30
RESULTADOS	35
DISCUSIÓN	43
CONCLUSIONES	51
BIBLIOGRAFÍA	52

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1 DISTRIBUCIÓN DE DOS ESPECIES QUE COEXISTEN REPRESENTADAS SOBRE UN EJE DEL NICH O RECURSO. R1 Y R2 REPRESENTAN EL PUNTO ÓPTIMO O DE MAYOR ABUNDANCIA DE LAS ESPECIES.	11
FIGURA 2 SEGREGACIÓN DE ESPECIES A LO LARGO DE UN EJE DE RECURSOS O EJE DE NICH O, ES POSIBLE OBSERVAR EL DESPLAZAMIENTO POR PARTE DE UNA ESPECIE DOMINANTE, DONDE, LA ESPECIE B PASA DE R2 (VER FIGURA 1) A R3.....	12
FIGURA 3 EFECTO SUMATORIO SOBRE LA ESPECIE 5 OCASIONADO POR EL RESTO DE LAS ESPECIES, LO CUAL CAUSA UNA EXCLUSIÓN COMPETITIVA.	13
FIGURA 4. SE RESALTA EL ALTIPLANO MEXICANO, EL CUAL HA SIDO DIVIDIDO EN ALTIPLANO NORTE (APN) Y ALTIPLANO SUR (APS), EN EL CUAL SE REALIZO EL PRESENTE TRABAJO.	19
FIGURA 5. UBICACIÓN EN EL ESTADO DE HIDALGO DE LAS LOCALIDADES (EN EL MUNICIPIO DE TEPEAPULCO), DONDE SE REALIZARON LOS MUESTREOS.....	25
FIGURA 6 REPRESENTACIÓN DE LA DISPOSICIÓN DE UNA RED DE TRAMPAS, LOS PEQUEÑOS CÍRCULOS REPRESENTAN LAS TRAMPAS DE CÁIDA.	28
FIGURA 7. AMPLITUD DEL NICH O DE UNA ESPECIE DADA SOBRE UN EJE DEL NICH O O EJE DE RECURSOS	31
FIGURA 8. SI LAS ESPECIES ESTÁN SUFICIENTEMENTE ALEJADAS (SEIS DESVIACIONES ESTÁNDAR) SOBRE UN EJE DEL NICH O O EJE DE RECURSOS, ENTONCES ES POSIBLE ARGUMENTAR QUE NO EXISTE UNA SOBREPOSICIÓN DE NICH OS.	32
FIGURA 9 ABUNDANCIA DE LAS TRES ESPECIES DE ONTHOPHAGUS EN CADA UNO DE LOS ELEMENTOS MUESTREADOS.	35
FIGURA 10. ABUNDANCIA DE LAS TRES ESPECIES DE ONTHOPHAGUS COLECTADOS EN LOS SITIOS DE MUESTREO.	36
FIGURA 11. RESULTADO DEL ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES, MUESTRA UNA AGRUPACIÓN DE LOS TIPOS DE VEGETACIÓN PARA CADA UNO DE LOS SITIOS. PH= PALO HUECO, X= XIHUINGO, BV= BELLA VISTA, SJ= SAN JERÓNIMO.....	37
FIGURA 12.- ABUNDANCIAS DE DE LAS TRES ESPECIES DE ONTHOPHAGUS EN EL GRADIENTE AMBIENTAL OBTENIDO MEDIANTE UN ACP (EN LA GRAFICA CORRESPONDIENTE A O. CHEVROLATI SE COLOCA UN CIRCULO EN LUGAR DE UN ROMBO, YA QUE LOS PUNTOS SON MUY CERCANOS Y NO SE DISTINGUEN.	39
FIGURA 13 DENSIDADES CALCULADAS PARA CADA UNA DE LAS COBERTURAS VEGETALES EVALUADAS.41	
FIGURA 14- DENSIDAD DE ONTHOPHAGHUS OBTENIDOS EN CADA UNO DE LOS SITIOS DEL MUESTREO.41	
FIGURA 15 DENSIDADES OBTENIDAS PARA CADA UNA DE LAS ESPECIES DE ONTHOPHAGUS.	42
FIGURA 16. ESQUEMATIZACIÓN REALIZADA POR HANKSI (1983), EN LOS QUE PRESENTA LOS PATRONES DE SELECCIÓN DE HÁBITAT DE TRES GÉNEROS DE ESCARABAJOS A LO LARGO DE UN GRADIENTE.46	
FIGURA 17. SE MUESTRAN LOS ESTADOS Y LA INTENSIDAD DE LA SEQUIA DEL AÑO 2008. NOTAR QUE PARA LA PARTE SUR DE ESTADO DE HIDALGO SE PRESENTO UN RÉGIMEN ANORMALMENTE SECO.	49

LISTA DE CUADROS

CUADRO 1. UBICACIÓN GEOGRÁFICA DE LAS CUATRO LOCALIDADES DE COLECTA DE LOS ESCARABAJOS COPRÓFAGOS INDICANDO ALTITUD Y TIPO DE VEGETACIÓN DOMINANTES.	27
CUADRO 2. DISTANCIAN EN KM LINEALES ENTRE CADA UNA DE LAS LOCALIDADES.	27
CUADRO 3. MODELOS GENERADOS EN EL ANÁLISIS DE REGRESIÓN LINEAL MÚLTIPLE PARA CADA UNA DE LAS ESPECIES DE ONTHOPHAGUS.....	40
CUADRO 4 RESULTADOS DE LAS ANOVAS DE DOS VÍAS SIN REPLICA PARA CADA UNA DE LAS TRES ESPECIES DE ESCARABAJOS QUE CONFORMAN LA COMUNIDAD DE TEPEPULCO, HIDALGO.	42

RESUMEN

La teoría del ensamblaje de los nichos es una de las más invocadas para explicar cómo se estructuran las comunidades biológicas. En este caso se analizó los nichos ecológicos de una comunidad de escarabajos coprófagos constituida por 3 especies del género *Onthophagus* en la zona árida de Tepeapulco, tratando de establecer si existe una diferenciación en el nicho que ocupan cada una de las tres especies, en términos de la abundancia relativa y densidad de cada una de las especies, se realizó un muestreo en cuatro localidades del municipio utilizando un sistema de trapeo compuesto por 32 trampas de caída tipo NTP-80, en tres parcelas con diferente tipo de cobertura vegetal, se caracterizaron variables de la vegetación, la estructura física y ambiental para estimar algunas de las variables del nicho. Para el análisis de datos se realizó un análisis de componentes principales con todas las variables del hábitat y de las características físicas del mismo. Se conjugó la información del ACP y las abundancias de cada una de las especies, para evaluar las amplitudes del nicho y sobreposición de los nichos las tres especies de escarabajos. Se realizaron análisis de varianzas para ver si existían diferencias significativas entre los sitios y las parcelas. Como resultado se obtuvo un total de 463 escarabajos coprófagos de tres especies del género *Onthophagus*, la combinación del ACP y las abundancias muestra que existe una separación de los picos de abundancias para cada especie de escarabajos coprófagos, aunque los resultados del cálculo de la amplitud de nicho y solapamiento indican que no hay una diferencia significativa, y por tanto hay un solapamiento entre las especies y no existe una exclusión competitiva en la comunidad. La abundancia y la densidad de los escarabajos no mostraron diferencias significativas ($P > 0.05$) para ninguna de las tres especies aunque sí se encontró que las tres especies responden linealmente a diferentes factores del hábitat.

INTRODUCCIÓN

Una de las teorías más invocadas para explicar cómo pueden estructurarse las comunidades biológicas, plantea que las especies solo pueden vivir juntas si existe una separación del nicho lo suficientemente amplia que permita su coexistencia, es decir sin competencia entre ellas, por lo que debe existir una diferenciación en la forma como utilizan los recursos, esta teoría se conoce como la de ensamblaje de los nichos (Van Dyke 2008).

Claramente para entender esta teoría del ensamblaje de los nichos, es clave comprender a que se refiere el concepto de nicho ecológico. Lo cual es un reto en si mismo ya que el concepto se ha interpretado de diferente manera y ha sufrido una evolución importante, desde el momento mismo en que fue propuesto.

Hay una aceptación generalizada de que el concepto es sugerido en la segunda década del siglo XX por (Grinnell 1917) quien equipara el nicho ecológico con la unidad de distribución más pequeña, dentro de la cual, cada especie se mantiene debido a sus limitaciones instintivas y estructurales es decir con el espacio ocupado por una especie dentro de una región determinada, por lo que cada especie tiene su propio perfil fisiológico, morfológico y conductual, esto hace a cada especie adecuada para ocupar uno u otro territorio lo que implicaría que el nicho es una característica del medio, no de sus ocupantes.

Una década después (Elton 1927) lo conceptualiza como la función que realiza una especie dentro del hábitat principalmente en relación a lugar dentro

de las relaciones tróficas, es decir que el nicho es una característica de la especie, este es un concepto casi opuesto al anterior, puesto que solo da importancia al papel en la cadena trófica y no considera los factores abióticos.

En los años cincuenta del siglo XX, (Hutchinson 1957) genera una nueva perspectiva sobre este concepto tratando de aglutinar tanto los factores bióticos y los abióticos a lo largo de su desarrollo teórico, por lo que formuló la concepción del nicho como la suma de todos los factores ambientales que actúan en un organismo. Por tanto, el nicho es una región en un espacio n-dimensional y que puede ser representado como un hipervolumen con múltiples dimensiones.

La idea del nicho de Hutchinson puede dividirse en: el nicho fundamental, que implica el conjunto total de condiciones que potencialmente permitirían que una población pudiera persistir (generalmente se basan en las condiciones abióticas); y por el nicho realizado, que representa el conjunto real (observado) de condiciones en que una población vive y persiste a lo largo del tiempo (que generalmente está determinado por las interacciones bióticas) (Hutchinson 1957).

Una gran ventaja que otorga el concepto del nicho hipervolumétrico, es que nos permite incorporar ejes del nicho (los cuales pueden ser medidos), y que en muchas ocasiones representan gradientes que pueden ser de carácter ambiental factores físicos, (p. ej. intensidad de luz, precipitación, temperatura, dureza del suelo, inclinación del terreno, temperatura, etc.) ó de factores bióticos (p. ej. como intensidad de depredación, parasitismo, cantidad de presas, recursos etc.) (Jaksic y Marone 2007).

Esto en la práctica nos permite graficar la adecuación biológica de una especie sobre uno de los ejes que constituyen el nicho de dicha especie. Estas gráficas representan la distribución de frecuencias (principalmente de un valor asociado a la adecuación) sobre un valor de los factores del nicho, estas gráficas pueden ser unimodales, multimodales, es decir, una especie puede explotar y aprovechar recursos o condiciones en un solo punto del eje o estar adecuada y ser capaz de explotar y aprovechar recursos o condiciones en distintos puntos del eje. Si se identifica un segundo eje, el nicho de la población puede ser representado como un área, y si se incorpora un tercer eje, el nicho de la población puede entonces representarse como un volumen (Jaksic y Marone 2007).

Bajo el concepto del nicho Hutchinsoniano, se entiende que el nicho es una propiedad del ocupante del mismo (no del medio), que los nichos tienen una fuerte componente temporal: evolucionan y que existe una exclusión competitiva de nichos por lo que nunca se interceptan completamente entre las especies y que es posible hacer que el nicho se vuelva cuantificable ya que su estructura viene determinada por el éxito de la especie (medida en términos de ajuste de la población al medio).

Finalmente Chase y Leibold (2003), proponen una síntesis del concepto tratando de integrar algunas de estas ideas opuestas y definen al nicho como la descripción conjunta de las condiciones ambientales que le permiten a una especie satisfacer sus mínimos requerimientos para que la tasa de natalidad de la población local sea igual o mayor que su tasa de mortalidad, donde el efecto del medio afecta a cada individuo (per capita). De modo que este concepto considera la relación entre una población de organismos y su medio en las que

las interacciones operan en ambas direcciones: del organismo al ambiente y viceversa, esta definición logra la unificación de la idea de nicho como respuesta de los organismos al ambiente (atribuida por los autores a J. Grinnell y G. E. Hutchinson) y de la idea de nicho como impacto de los organismos sobre el ambiente (atribuida por el autor C. Elton).

Sobreposición de nichos

En la naturaleza siempre han existido especies con requerimientos similares (gremios *sensus* Fauch 1996), aunque raras veces las especies de estos gremios solapan todo su nicho fundamental, sino que usualmente este solapamiento se restringe a ciertos segmentos del eje de recursos. Sin embargo existe la posibilidad de que especies similares hagan un co-uso de recursos.

Si el caso es un co-uso de recursos superabundantes, no existiría ningún problema, la sobre posición de nichos puede ser total y existir una coexistencia pues no habrá competencia. Pero si el caso es de recursos escasos, múltiples consecuencias pueden producirse, esto dependiendo del grado y forma de sobre posición del nicho entre especies (Schoener 1974).

De esta manera, si el nicho de una especie A cualesquiera está incluido dentro del nicho de otra especie B, pero la especie A es un competidor dominante, entonces la especie A excluirá de un segmento del eje de recursos a la especie B, sin embargo, ambas especies coexistirán en diferentes lugares del eje del nicho (Figura 1).

En cambio, si la especie B también es de una especie dominante (competitivamente dominante), entonces se producirá una exclusión competitiva de la especie A y sólo la especie B persistirá (Figura. 2).

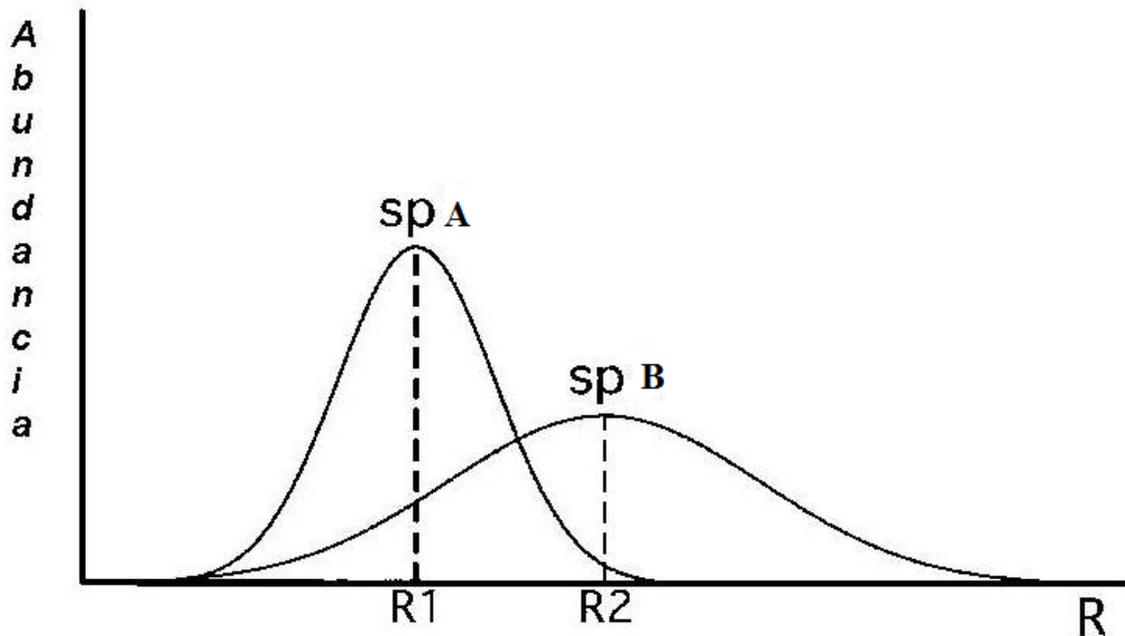


Figura 1 Distribución de dos especies que coexisten representadas sobre un eje del nicho o recurso. R1 y R2 representan el punto óptimo o de mayor abundancia de las especies.

Si los nichos se interceptan o se sobreponen seguramente se producirá una segregación de nichos ya sea de una o dos especies (Figura 2). Esto dependerá de la eficiencia de cada especie a lo largo del eje de recursos medidos, lo que algunos llaman partición del nicho (Schoener 1974; Dimon y Case 1986).

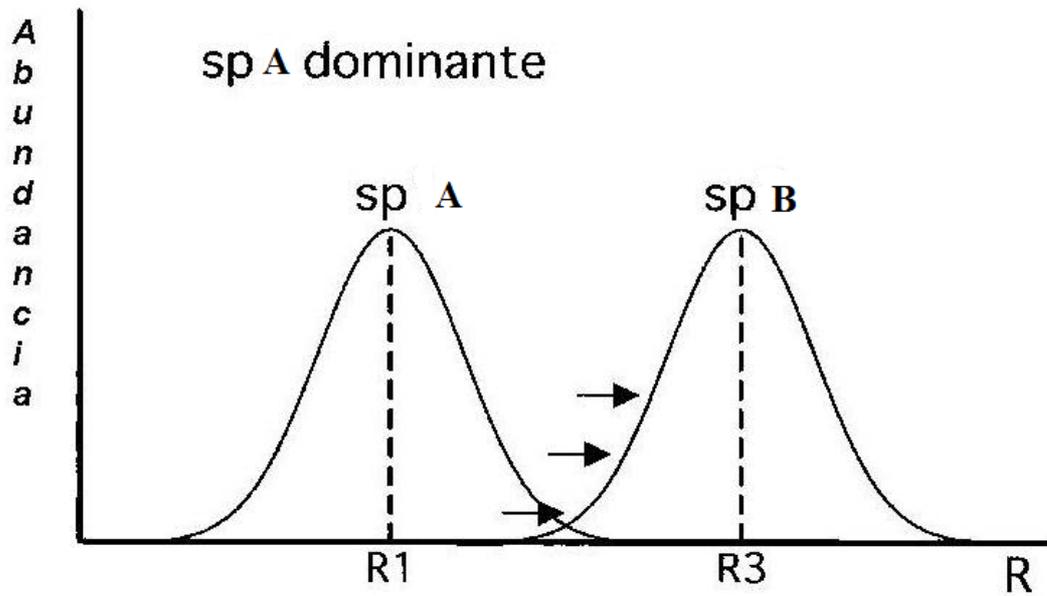


Figura 2 Segregación de especies a lo largo de un eje de recursos o eje de nicho, es posible observar el desplazamiento por parte de una especie dominante, donde, la especie B pasa de R2 (ver Figura 1) a R3.

No siempre es posible una segregación de las diferentes especies a lo largo del eje, ya que si se considera que la sobreposición de nichos es poca, esto causara un efecto sumatorio de los nichos de todas las especies involucradas, resultando en una exclusión competitiva (Figura 3) (Pianka 1974; Chesson 2003).

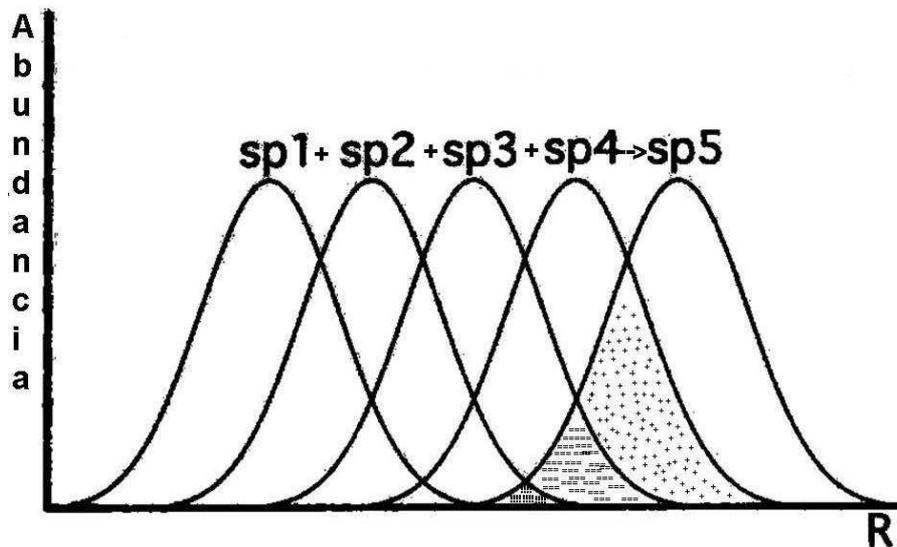


Figura 3 Efecto sumatorio sobre la especie 5 ocasionado por el resto de las especies, lo cual causa una exclusión competitiva.

Sin embargo, identificar los factores ambientales y/o bióticos que influyen en la distribución espacial de las especies es una tarea compleja (Hengeveld 1990; Brown y Lomolino 1998). Esto se debe a que múltiples factores pueden influir simultáneamente en la distribución y ocurrencia de las especies (Heglund 2002; Huston 2002), especialmente en el caso de especies raras o endémicas (Gaston 1994), éstas dependen de la región biogeográfica y la escala considerada. Así mismo, otros factores pueden influir en la distribución de las especies, tales como, el tipo de hábitat (Davis *et al.*, 2001; McGeoch *et al.*, 2002), el grado de fragmentación del hábitat (Klein 1989; Estrada y Coates-Estrada 2002), el arreglo del paisaje (Roslin *et al.*, 2009) y el impacto antropogénico (Verdú *et al.*, 2007, Hutton y Giller 2003).

De esta manera la teoría del ensamblaje de los nichos podría entenderse como resultado de compensación (*trade off*) producto de la competencia por los recursos y las características de las especies, esta relación puede explicar muchos de los patrones de cómo se estructuran las

comunidades en gradientes de recursos. Al mismo tiempo esta teoría ofrecen una posible explicación para la alta diversidad de la naturaleza, donde la predicción de que la heterogeneidad del hábitat puede permitir un número ilimitado de especies que coexistan al menos potencialmente y será la capacidad de respuesta de cada especie a los recursos lo que determine la estructura de las comunidades (Tilman 2004).

Para el estudio de las comunidades se reconoce que no todos los grupos de organismos son igualmente útiles, para contestar pregunta sobre: ¿cómo se estructuran las comunidades? alguno autores proponen la utilización de grupos indicadores para este fin, los cuales son conjuntos de especies que se seleccionan por tener historias de vida y requerimientos medioambientales diferentes entre sí, además de que reúnen características que facilitan su estudio (Halffter, 1998; Moreno *et al.*, 2007a), por ejemplo, son grupos muy abundantes, su riqueza de especies suele ser muy alta, presentan muchas especies especialistas, ocupan distintos niveles tróficos, responden a cambios en las condiciones ambientales, hay un buen conocimiento de su biología y taxonomía, tiene un efecto importante en los ecosistemas que habitan y existen métodos y protocolos de muestreo fáciles de aplicar de forma estandarizada (Moreno *et al.*, 2007a). Uno de estos grupos indicadores lo conforman los escarabajos de coprófagos de la superfamilia Scarabaeoidea (Halffter, 1998; Moreno *et al.*, 2007b)

Escarabajos coprófagos

Los escarabajos coprófagos son un grupo distribuido mundialmente, con una mayor diversidad reportada para ambientes tropicales y sabanas (Hanski y Cambefort 1991). Este grupo tiene como característica principal, la utilización de excremento principalmente de herbívoros, ya sea como alimento o como nido para sus larvas (Halffter y Edmonds 1982; Halffter y Matthews 1966).

Presentan tres estrategias de anidamiento: I) las especies paracopridas o cavadoras de túneles, entierran bolas de excremento en galerías justo debajo del sitio de la deposición fecal; II) Telecopridos o rodadores, estas especies transportan bolas de estiércol a una distancia horizontal de la deposición fecal y la entierran; y III) Endocopridos o residentes, estas especies anidan dentro de la misma deposición fecal (Halffter y Edmonds 1982).

Los escarabajos coprófagos juegan un importante papel en el ecosistema ya que realizan funciones ecológicas muy diversas y que impactan al resto de las especies con las que coexisten (Hanski y Cambefort 1991), alguna de estas son:

1.- Ciclo de nutrientes. Una gran cantidad de nutrientes que no es aprovechada por los vertebrados herbívoros es defecada (Steinfeld *et al.*, 2006). La transferencia de esos nutrientes al suelo se acelera cuando los escarabajos transportan y/o excavan túneles para realizar sus nidos (Estrada *et al.*, 1998; Sakai y Inoue 1999; Vulinec 2002; Chapman *et al.*, 2003; Yokoyama *et al.*, 1991).

2.- Bioturbación. (Desplazamiento o mezclado de de las partículas del sedimento ocasionando por plantas o animales). Los escarabajos que cavan

túneles juegan un papel importante en la bioturbación. Al mover determinadas cantidades de suelo para construir sus nidos, se incrementa la aireación del suelo y la capacidad de absorber agua del suelo (Mittal 1993; Edwards y Aschenborn 1987; Halffter y Edmonds 1982; Lindquist 1933).

3.- Aumento del crecimiento de las plantas. Algunos estudios han mostrado un incremento significativo en el crecimiento de las plantas (Galbiati, *et al.*, 1995; Kabir *et al.*, 1985), incremento de la biomasa (Bang *et al.*, 2005; Lastro 2006), mayor producción de semillas (Kabir *et al.*, 1985), incremento en el nivel de proteínas (Macqueen y Beirne 1975) y una mayor contenido de nitrógeno (Bang *et al.*, 2005).

4.- Dispersión secundaria de semillas. Tanto los escarabajos de hábitos rodadores como los cavadores de túneles, realizan una reubicación de horizontal y vertical de las semillas excretadas por los vertebrados (Chambers y MacMahon 1994).

5.- Supresión de parásitos. A través de sus hábitos de alimentación y nidación, los adultos y las larvas de escarabajos realizan tareas de control de parásitos hematófagos, moscas detritívoras, nematodos y protozoarios (Miller 1954; Byford *et al.* 1992).

6.- Regulación trófica y polinización. Se ha observado que algunas especies de escarabajos coprófagos son capaces de contribuir a la regulación de la población de hormigas del genero *Atta* (Borgmeier 1937; Forti *et al.* 1999). Así mismo, se ha observado que dos especies del genero *Onthophagus* (*O. ovatus* y *O. sellatus*) son polinizadores de una planta (*Arum dioscordis*: Araceae) cuyo aroma asemeja a la carroña o al estiércol (Gibernau *et al.* 2004).

Para el caso de los escarabajos coprófagos hay factores que pueden resultar muy relevantes para su sobrevivencia en un hábitat determinado, como el tipo y calidad de estiércol disponible (Martín-Piera y Lobo 1996), cambios en el tiempo de pastoreo del ganado (Lobo *et al.*, 1998) tipo y características del suelo (Davis y Scholtz 2004). Las preferencias tróficas, en conjunto con los tipos de nidificación, manejo del estiércol, estacionalidad, entre otros, funcionan como mecanismos que reducen la competencia, permitiendo que la coexistencia de varias especies en un área determinada sea factible (Martín-Piera y Lobo 1996).

A una escala local en sus dos componentes, la distribución de especies puede resultar de la interacción de variables ambientales y los requerimientos de energía de los individuos (Krell *et al.*, 2003). Sin embargo los factores históricos pueden tener una relevancia y deben ser mayormente estudiados (Palmer y Cambefort 2000; Davis y Scholtz 2001), ya que estos condicionan la distribución geográfica de los escarabajos coprófagos a lo largo de grandes periodos de tiempo.

Las comunidades mejor estudiadas de escarabajos coprófagos son las de áreas tropicales (Nichols *et al.*, 2007), pero como se menciona antes este grupo de escarabajos se distribuye más ampliamente, recientemente se han iniciado trabajos sobre la comunidad de estos escarabajos en zonas áridas del altiplano Mexicano, donde se encuentran patrones diferentes a los encontrados en las zonas tropicales (p.ej. que en estos sitios a diferencia de los tropicales cuando hay perturbación las especies dominantes pueden ser escarabajos de tamaño mediano o grande). Por lo que resulta importante avanzar en el estudio de estas comunidades.

Comunidades de escarabajos coprófagos en el Altiplano Mexicano

En México coinciden y están distribuidas y en contacto dos grandes regiones biogeográficas, la Neártica y la Neotropical (Sclater 1858; Wallace 1876). El área donde se ponen en contacto ha sido llamada zona de transición mexicana (ZTM) (Halffter 1987). Dentro de esta zona de transición se encuentra el Altiplano Mexicano (Figura. 4). Esta región se encuentra en la parte central y norte del país, abarcando cerca de una cuarta parte del territorio mexicano. Esta región se limita por la Sierra Madre Occidental, el sistema Volcánico Transversal y la Sierra madre Occidental. La altitud media es de 2000 m.s.n.m, por lo que es común encontrar climas templados, con inviernos secos y veranos cálidos con lluvias moderadas (Graham 1993).

El origen de la entomofauna, en específico del grupo de los escarabaeidos, en el Altiplano Mexicano, es relativamente complejo. En esta región existen evidencias que han permitido postular que ocurrió una migración de regiones sudamericanas, cuyos elementos se establecieron en dicha región del Altiplano. Posteriormente ocurrió una elevación, quedando aislada esta región de las tierras tropicales. Pero también es evidente que hubo penetración antigua de entomofauna del norte, permitiendo así que el Altiplano funcione como un centro importante de evolución (Reyes-Castillo y Halffter 1976).

Sin embargo, la entomofauna actual en el Altiplano sur es relativamente pobre en comparación con las zonas tropicales del país (Arriaga 2010). Quizá por esta razón la zona ha tenido muy poco interés en cuanto a estudios. Recientemente se han realizado trabajos: en la barranca de Metztitlan y zonas aledañas (Halffter *et al.*, 2008) así también Halffter *et al* (en prensa) ha comparado las comunidades de dos desiertos intertropicales como son la

barranca de Metztitlan, y Zapotitlán Salinas, así también Arriaga (2010) obtuvo información sobre las comunidades de escarabajos en la zona árida de Perote Veracruz y finalmente Sánchez-Rojas et al (datos no publicados) ha evaluado la comunidad de escarabajos coprófagos en diferentes zonas xéricas del sur del estado de Hidalgo.



Figura 4. Se resalta el Altiplano Mexicano, el cual ha sido dividido en Altiplano Norte (APN) y Altiplano Sur (APS), en el cual se realizó el presente trabajo.

En los trabajos mencionados anteriormente el género *Onthophagus* es una género que constantemente está representado con varias especies en las comunidades de escarabajos del Altiplano, todas estas especies son morfológicamente y conductualmente muy parecidos por lo que resultan muy atractivos como modelos para evaluar cómo pueden estar coexistiendo en estas comunidades. Esto es particularmente interesante en nuestro sitio de estudio (la región de Tepeapulco) donde la comunidad está conformada esencialmente por tres especies de este genero

El género *Onthophagus* en Tepepulco

Este género tiene un claro origen en el continente euro-asiático, y ahí es posible encontrar una gran variedad y gran número de líneas filéticas, una mayor riqueza y diversidad taxonómica, así como los fenotipos más primitivos (Zunino y Halffter 1988). Sin embargo, el subgénero *Onthophagus*, al cual pertenecen todas las especies del continente americano, tiene al parecer su origen en la región paleoártica (Zunino y Halffter 1988). En la región de Tepepulco solo se ha detectado las especies *Onthophagus chevrolati*, *Onthophagus lecontei* y *Onthophagus mexicanus* los cuales se caracterizan por:

Onthophagus chevrolati (Harold 1869). Esta especie se considera parte del grupo que sigue el patrón denominado Paleoamericano. Este grupo presenta una marcada distribución geográfica y éxito en las montañas de la Zona de Transición Mexicana y en la parte sur del sistema Volcánico Transversal (Zunino y Halffter 1988). Este grupo de escarabajos es común a alturas de entre 1800-3200 m s.n.m para el Sistema Volcánico Transversal, en los valles y sistema montañoso de Puebla-Oaxaca, Querétaro, Hidalgo y Veracruz (Zunino y Halffter 1988). Tienen un tamaño de 4-6 mm y su tipo de anidación es paracoprido

Onthophagus lecontei (Harold 1871). Esta especie sigue una distribución típica del patrón paleoamericano del altiplano y se distribuye entre los 2300 y 2500 ms.n.m. Esta especie tiende a estar mayormente distribuida en el Altiplano Mexicano, desde Nuevo León, San Luis Potosí, hasta la parte sur del estado de Durango, incluso en algunas localidades de Oaxaca (Zunino y

Halffter 1988). Tienen un tamaño de 6-7 mm y su tipo de anidación es paracoprido

Onthophagus mexicanus (Bates, 1887). Esta especie es característica del altiplano mexicano, entre 2300-2500 ms.n.m. Básicamente su distribución siguiendo el patrón paleoamericano-altiplano. Esta especie está presente en la parte sur y este del altiplano, en Oaxaca y en algunos sitios del sistema volcánico transversal (Zunino y Halffter 1988). Tienen un tamaño de 6-8 mm y su tipo de anidación es paracoprido

Como se puede observa las tres especies tienen un tamaño parecido así como un patrón igual para alimentarse y anidar, por lo que en principio se podría esperar que existiera una competencia entre ellos.

Implicaciones de la cobertura vegetal para los escarabajos coprófagos

Las prácticas que degradan o transforman radicalmente los fragmentos forestales, pueden resultar en cambios en la estructura de las poblaciones y por ende el de las comunidades de escarabajos coprófagos e incluso, pueden resultar en la extinción local de especies de escarabajos coprófagos que están estrechamente relacionados a las condiciones forestales. Lo anterior puede tener consecuencias negativas significativas en los procesos de degradación del estiércol y la dispersión secundaria de semillas (Vulinec 2002).

Sin embargo en algunas zonas xéricas como en la Reserva de la Biosfera Barrana de Metztlán, Hidalgo, se ha observado (Verdú *et al.*, 2007) que las alteraciones ocasionadas por actividades antropogénicas (ganadería), no generan impactos negativos en los escarabajos coprófagos, y al contrario de lo que se esperaría, algunas de estas actividades, como la ganadería de baja

intensidad contribuyen a diversificar el mosaico de paisajes y por ende es posible encontrar una mayor diversidad de especies (Verdú *et al.*, 2007). La riqueza de especies se ha relacionado con la productividad del ecosistema y la disponibilidad de recursos (Tilman *et al.*, 1997), pero para el caso de Metztlán, la condición y cantidad de estiércol no es un factor limitante, ya que existe un excedente de recurso, por lo que el estiércol no se considera el principal factor explicativo de la riqueza y abundancia de especies de escarabajos coprófagos. Pero en otros casos en ambientes xéricos este fenómeno puede ser resultado de adaptaciones, que les permiten a algunas especies de escarabajos coprófagos consumir otro tipo de recursos, tales como, materia vegetal y fruta descompuesta, la cual está disponible en la mayoría de los ambientes xéricos (Verdú y Galante, 2004; Lobo *et al.*, 2006).

Existen otros factores como la cobertura vegetal, que juega un papel muy importante sobre la abundancia y la riqueza de especies de escarabajos coprófagos. La asociación de especies con un tipo de hábitat parece estar relacionado con requerimientos microclimáticos, como la temperatura, humedad relativa e intensidad de la luz (Landin 1961; Doube 1983; MacArthur y Levins 1964; Van Nouhuys 2005).

Recientemente se han realizado trabajos dirigidos a determinar cómo diferentes tipos de hábitats y diferentes niveles de impacto humano, influyen sobre la estructura del ensamblaje de escarabajos (Harvey *et al.*, 2006; Gardner *et al.*, 2008;). Los estudios en ambientes áridos han recibido muy poca atención, enfatizando los realizados en la península Ibérica en ambientes de tipo Mediterráneo (Sánchez y Ávila 2004; Lobo, *et al.*, 2001; Lobo *et al.*, 2006; Zamora *et al.*, 2007), algunos más en zonas áridas de África (Colville *et al.*,

2002). En América son escasos los trabajos para ambientes xéricos (Schoenly 1983; Moreno *et al.*, 2007; Verdú *et al.*, 2007; Lobo 1996).

Las alteraciones en las características del hábitat, como los cambios en la cobertura vegetal, las condiciones edáficas y la composición de la fauna de mamíferos, son elementos que influyen de gran manera en el adecuado desarrollo de los diferentes grupos de los escarabajos coprófagos (Davis 1996).

OBJETIVOS

General

Establecer si en una comunidad muy simple de escarabajos coprófagos constituida solo por especies del género *Onthopagus* en una ambiente xérico con diferente grado de cobertura vegetal, existe una diferenciación en el nicho que ocupan cada una de las tres especies que conforman la comunidad en términos de la abundancia relativa y densidad de cada una de las especies.

Objetivos particulares

- Medir la amplitud del nicho de cada una de las tres especies de escarabajos coprófagos.
- Evaluar el grado de solapamiento de los nichos de las tres especies de escarabajos coprófagos.
- Comparar la abundancia y la densidad de tres especies de escarabajos coprófagos en tres diferentes grados de cobertura vegetal, haciendo uso del método de colecta denominado red de trampas.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El estudio se realizó en la región de la provincia fisiográfica denominada eje neovolcánico (INEGI 1992) que se ubica en la región centro sur del Estado de Hidalgo (Figura 5). Esta zona se caracteriza por presentar climas secos y semiseco correspondientes a la sierra madre oriental y el eje neovolcánico del tipo Bs1KW, con una precipitación anual promedio de 600-700 mm, la frecuencia de heladas va de 60 a 100 días al año, con un rango de temperatura de los 10 a los 18° C promedio anual (INEGI 1992). La vegetación presente es matorral xerófilo, bosque de encino y zonas agrícolas (Rzedwski 2006).

La zona corresponde a la región fisiográfica de lomeríos y sierras. La frontera agrícola se caracteriza por sitios donde se realiza agricultura manual de temporal y agricultura mecanizada de temporal, la posibilidad de cambio de uso de suelo para uso agrícola es baja, ya que la zona es considerada como no apta para la agricultura con sistema de riego, no apta para la labranza y baja posibilidad para el desarrollo de cultivos. Así mismo las posibilidades de uso forestal son bajas en la zona (INEGI 1992).

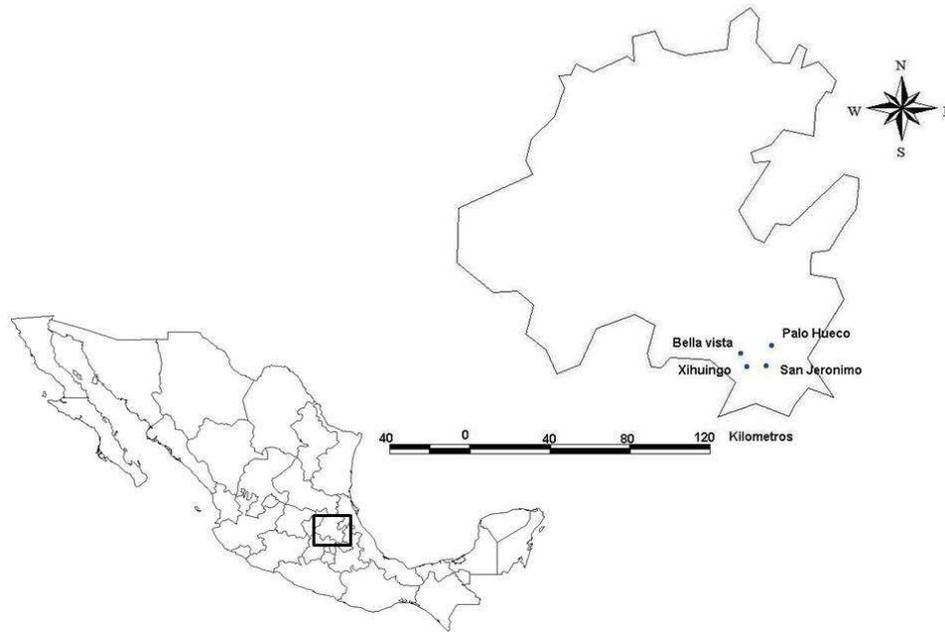


Figura 5. Ubicación en el estado de Hidalgo de las localidades (en el municipio de Tepeapulco), donde se realizaron los muestreos.

La zona de estudio presenta una historia de ocupación humana muy antigua, ya que en este sitio se encuentra la zona arqueológica denominada la Xihuingo, que tiene sus orígenes en el esplendor del Periodo Teotihuacano III, entre 200 y 500 D. de C.; pero muy probablemente estuvo ocupada desde antes, ya que en la zona también hay registros de pinturas rupestres prehistóricas (Hernández-Reyes 2008). Aproximadamente para el año de 1575, esta zona fue la primera en recibir ganado mayor (ganado constituido por vacas, bueyes, caballos y mulas) y menor (ganado constituido por ovejas y cabras), además en esta zona se tiene el registro del primer potrero de ganado caballar (Angel Moroy com. pers.)

Diseño del Muestreo

Se seleccionaron cuatro localidades (Cuadro 1). En dichas localidades se ubicaron sitios con características similares (tipo de vegetación y, orientación de la pendiente). En cada localidad se establecieron tres parcelas de una hectárea. Una parcela tuvo mayor cobertura vegetal y la cual se localizó en lugares donde la topografía y edafología no permiten las actividades antropogénicas, teniendo en promedio más del 60% de cobertura vegetal, una segunda parcela tuvo una cobertura vegetal intermedia (con un promedio el 40% de cobertura vegetal) y la tercera parcela no tuvo cobertura vegetal, y en ella se realizan actividades antropogénicas con mayor intensidad, como la agricultura sin cobertura vegetal fuera de la época de cosecha, cada tipo de parcela fue replicada en cada una de las localidades.

Cuadro 1. Ubicación geográfica de las cuatro localidades de colecta de los escarabajos coprófagos indicando altitud y tipo de vegetación dominantes.

Nombre de la localidad	Municipio	Coordenadas	Altitud	Tipo de vegetación
Xihuingo	Tepeapulco	19° 49' 42.47" N 98° 32' 21.69" O	3229 msnm	Matorral xerófilo y bosque de encino
San Jerónimo	Tepeapulco	19° 48' 40.64" N 98° 25' 19.13" O	2959 msnm	Matorral xerófilo y bosque de encino
Palo hueco	Tepeapulco	19° 54' 38.04" N 98° 25' 19.18" O	3012 msnm	Matorral xerófilo y bosque de encino
Bella vista	Tepeapulco	19° 51' 50.62" N 98° 33' 26.14" O	2757 msnm	Matorral xerófilo y bosque de encino

La distancia mínima entre cada localidad es de 9.68 km y la distancia máxima de 16.33 km (Cuadro 2). Considerando las 4 localidades de muestreo se cubrió un área total de muestreo de casi 110 km².

Cuadro 2. Distancias en km lineales entre cada una de las localidades.

	Xihuingo	San Jerónimo	Palo hueco	Bella Vista
Xihuingo	-	-	-	-
San Jerónimo	11.99	-	-	-
Palo Hueco	14.89	10.97	-	-
Bella Vista	7.19	12.20	14.79	-

En cada parcela se colocó una red de trampas que consistió en un conjunto de círculos concéntricos (Fig. 4), donde cada uno de estos círculos tienen el mismo número de trampas (cada una de estas trampas en los círculos están orientadas sobre una línea). El círculo más interno tiene un radio de 15 m y lo que considera como 1R (radio), los siguientes círculos tienen medidas de 2R, 3R y 4R (Sutherland 2006).

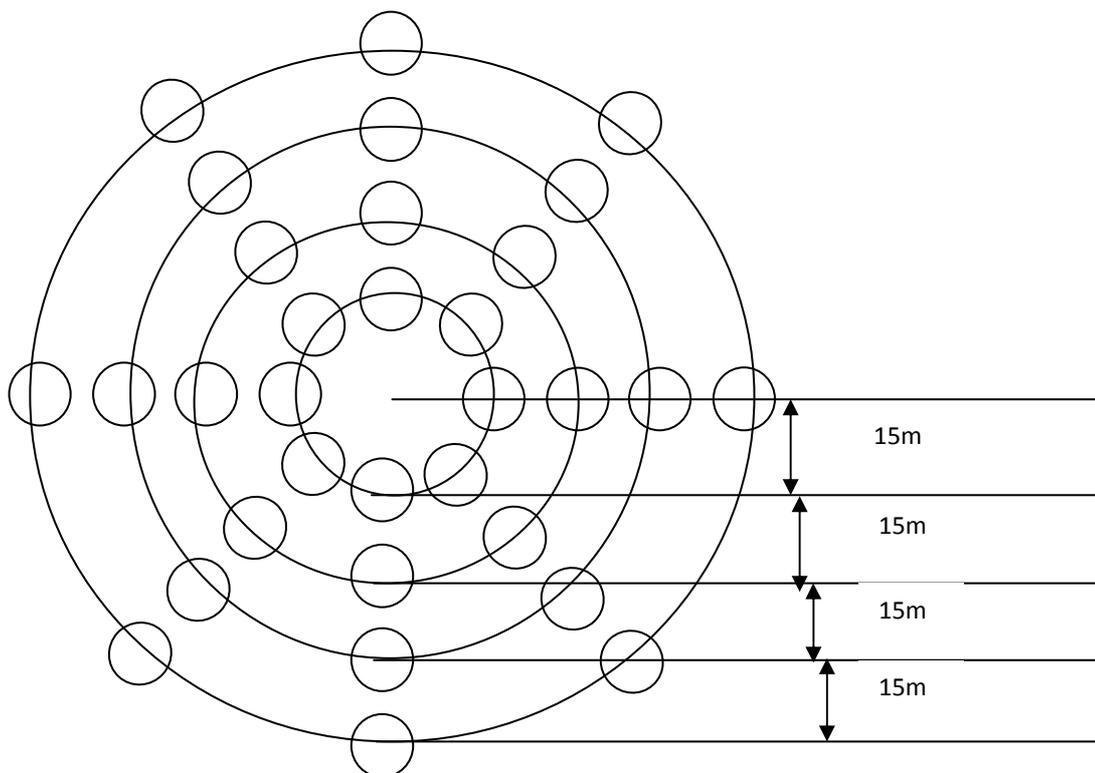


Figura 6 Representación de la disposición de una red de trampas, los pequeños círculos representan las trampas de caída.

La red de trampas se formó utilizando un total de 32 trampas de caída de tipo NTP-80 (Morón y Terrón 1984). Las trampas se colocaron entre las 06:00 y las 09:00. Las trampas fueron cebadas con excremento de caballo mezclado con excremento de borrego e inundadas con etilenglicol. Las trampas estuvieron activas 12 días y fueron cebadas en dos periodos, al día cero y al

día seis. En el día doce se levantaron y se recogieron todos los escarabajos depositados.

Todos los ejemplares colectados fueron etiquetados con los datos del sitio de colecta, parcela donde fue colectado, número de círculo y número de trampa. Todos los ejemplares colectados, fueron colocados 48 h en la estufa de secado del laboratorio de Conservación Biológica (CIB-UAEH) y posteriormente colocados en camas de algodón con su respectiva etiqueta para su identificación.

Se midieron variables del hábitat para cada una de las parcelas con cobertura vegetal en cada una de las localidades, utilizando para ello dos trayectos en cada una de las condiciones antes mencionadas, cada trayecto tuvo una longitud de 120 m de largo en el cual se establecieron ocho puntos separados 15 m, donde, por medio de la técnica de cuadrantes centrados en puntos, se midió, para el estrato arbustivo: distancia (punto- arbusto) altura y diámetros y para el estrato arbóreo: distancia (punto-árbol), altura y diámetro a la altura del pecho (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974).

Además de las características de la vegetación se midieron cuatro características físicas del hábitat: la pendiente, la dureza del suelo, la temperatura y la humedad relativa. Con un clinómetro marca Sunton® se determinó la pendiente en grados para tramos de 15 metros dentro del trayecto. El valor promedio de estas mediciones se consideró como la pendiente del sitio. Finalmente, en cada uno de los puntos del trayecto se midió la dureza del suelo (kg/cm^2) con un penetrómetro marca Bean Meadows©. Se colocaron tres dataloggers por sitio, uno por cada tipo de

vegetación, para obtener datos de temperatura y humedad cada cinco minutos. Se utilizaron los valores promedio para establecer los valores de humedad y temperatura en cada sitio. Estos instrumentos estuvieron activos durante tres días en cada uno de los sitios en el periodo que estuvieron activas las trampas de caída.

Análisis de datos

Utilizando las variables de vegetación y las de la estructura física (solo de las parcelas que presentan vegetación, es decir, excluyendo las parcelas de zona agrícola) se realizó un análisis multivariado exploratorio (análisis de componentes principales). Las variables utilizadas fueron: vegetación (estructura arbustiva y arbórea), dureza del suelo, inclinación del terreno y climáticas (temperatura y humedad). Este análisis de componentes principales, permite sintetizar en un nuevo número de variables que permitan observar por medio de la similitud y su ubicación en el volumen del multiespacio si se observa un patrón en los datos que permitan sospecha y la existencia de un gradiente (Manley 1994).

Considerando que los componentes principales arrojados por el análisis, son en realidad una combinación lineal de todas las variables involucradas, se tomó como referencia el componente principal 1 (ya que es el que explica la mayor cantidad de varianza) para realizar una gráfica de las abundancias de cada una de las especies. Con este conjunto de datos se realizó:

El cálculo de la amplitud del nicho, donde para cada una de las especies colectadas, se considero que los valores del eje del componente I son lineales y la curva de utilización (abundancias) es continua, de manera que se estimo el

estadígrafo d/w (distancia normalizada), donde, d es la media y w es la desviación estándar (Figura.7) (Feinsinger *et al.*, 1981).

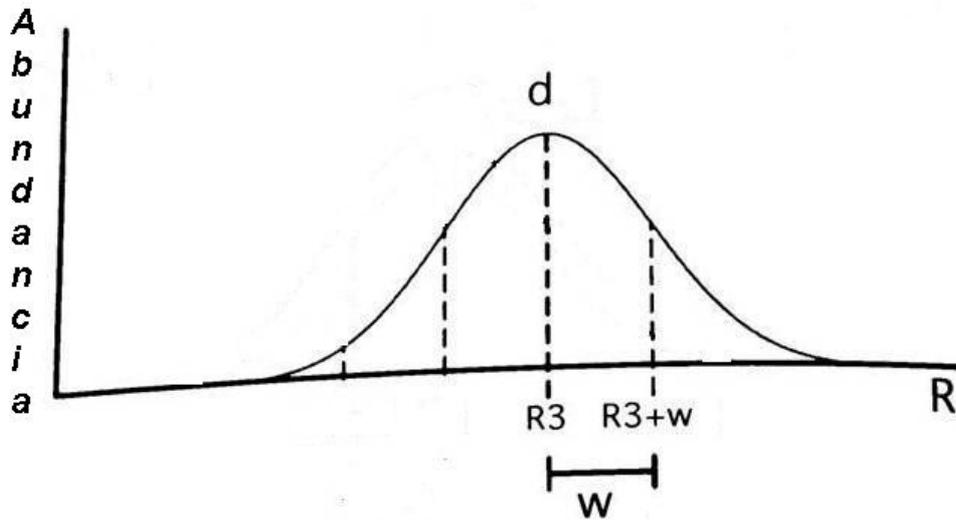


Figura 7. Amplitud del nicho de una especie dada sobre un eje del nicho o eje de recursos

Para calcular la sobreposición de nichos, de todas las especies colectadas, se realiza una comparación por pares de especies, considerando el mismo marco teórico del cálculo anterior y utilizando el estadígrafo d/w , donde, d es igual a la diferencias de las medias entre las especies y w es la raíz cuadrada de la media aritmética de las varianzas en el uso de los recursos por ambas especies (Figura. 8). Si el valor de la distancia es igual o menor a 6 desviaciones estándar ($d=6w$) entonces no hay sobreposición (Connell 1980; Pianka 1983).

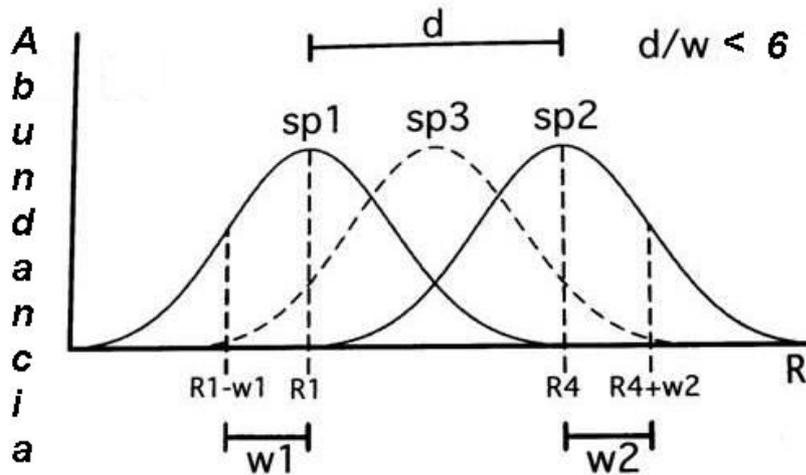


Figura 8. Si las especies están suficientemente alejadas (seis desviaciones estándar) sobre un eje del nicho o eje de recursos, entonces es posible argumentar que no existe una sobreposición de nichos.

Se utilizaron regresiones lineales simples entre la abundancia de las especies y su valor en el componente I; Así mismo se usaron regresiones múltiples paso a paso (forward) para establecer si había relación directamente de la abundancia de cada especie con alguna de las variables del hábitat (Zar 1996).

La abundancia fue considerada como el número total de organismos de cada especie capturados en cada una de las parcelas consideradas.

La estimación de la densidad de la población por el método de red de trampas, se apoya en el hecho de que los animales que están más cercanos al centro de la red de trampas, tienen más posibilidad de ser capturados que los animales que se encuentran en los márgenes de la red de trampas. Lo anterior se sustenta por el simple hecho de que en el centro las trampas están más conglomeradas.

Por consiguiente, todos los animales en el centro son capturados, considerando que la trampa donde fue capturado un individuo es independiente de la trampa vecina y todos los individuos son igualmente capturables, por lo que la densidad es constante en la red. Este método ha sido comúnmente utilizado para estimar la densidad de ratones (Parmenter *et al.*, 2003; Becerril 2006). Para hacer la estimación poblacional primero se ordenaron y contabilizaron los escarabajos capturados por el número de trampa y posteriormente se utilizaron las siguientes formulas designadas para el muestreo en red (Sutherland 2006):

Para la estimación de la densidad se utilizaron dos pasos, en primer lugar se calcularon los parámetros relacionado con el área de muestreo y el número estandarizado de capturas

Paso 1:

Formula
$d_i = r_i + \left[\frac{r_{i+1} - r_i}{2} \right]$
$c_i = \pi d_i^2$
$g_i = \frac{\pi n_i c_i}{c_t}$
Cos g_i

Donde:

d_i = radio del circulo, más la mitad de la distancia del circulo próximo

c_i = área que cubre (d_i)

g_i = Estandarización del área cubierta y escarabajos capturados

n_i = número total de escarabajos capturados por trampas en el circulo i

ct= área cubierta hasta el último de los círculos utilizados

Cos gi= coseno del valor obtenido de la estandarización del área cubierta y
escarabajos capturados

Una vez obtenido estos valores se utilizaron estos parámetros para
calcular el valor de la densidad en m² para cada una de las tres especies de la
comunidad.

Paso 2:

$a_1 = 2(\sum \cos g_i/c_i) * (\sum n_i)$
$f = a_1 + (1/c_i)$
$D = f \sum n_i$

Donde:

a1= valor absoluto

ni= número total de escarabajos capturados por trampas en el círculo i

D= densidad poblacional (individuos/m²)

Se realizó por separado análisis de varianza de dos vías, considerando
como factores los sitios (cuatro niveles) y cobertura vegetal (tres niveles) para
evaluar diferencias en cuanto a la abundancia y densidad de cada una de las
especies de escarabajos, lo anterior en el paquete estadístico Sigmaplot ver.
3.5.

RESULTADOS

Se recolectaron un total de 463 escarabajos coprófagos de tres especies con abundancia similares (*Onthophagus chevrolati*: 145; *Onthophagus mexicanus*: 156; *Onthophagus lecontei*: 162) de los cuales el 24.4% de los individuos se recolectaron en la zona sin cobertura vegetal, el 30.7% de los individuos se recolectaron en las zona con mayor cobertura vegetal y el 44.7% de los organismos fueron colectados en la zona con cobertura vegetal intermedia (Figura. 9).

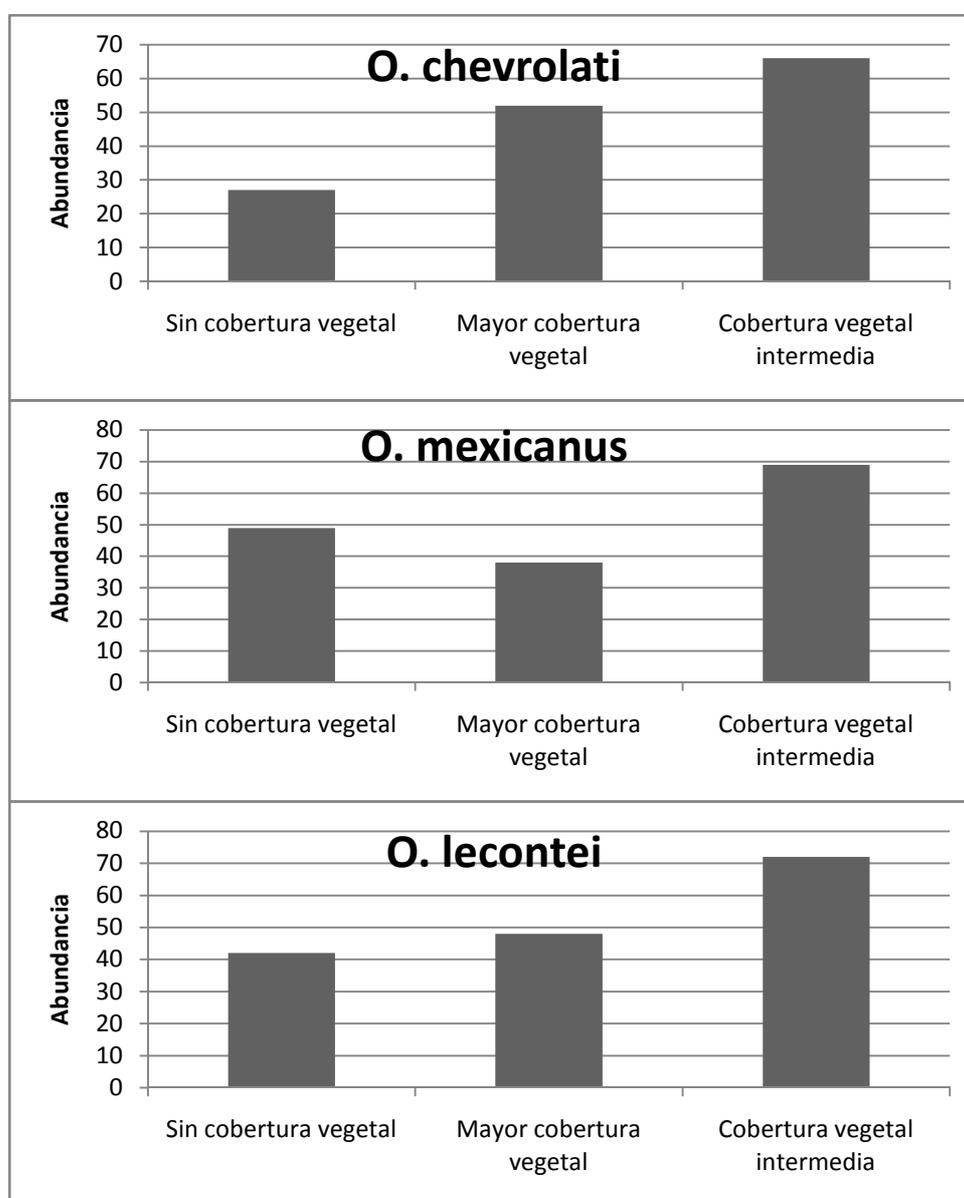


Figura 9 Abundancia de las tres especies de *Onthophagus* en cada uno de los elementos muestreados.

Así mismo, se encontró que el sitio con mayor abundancia es Bella vista con un total de 179 escarabajos y el sitio con menor abundancia es Palo hueco con un total de 28 escarabajos colectados (Figura 10)

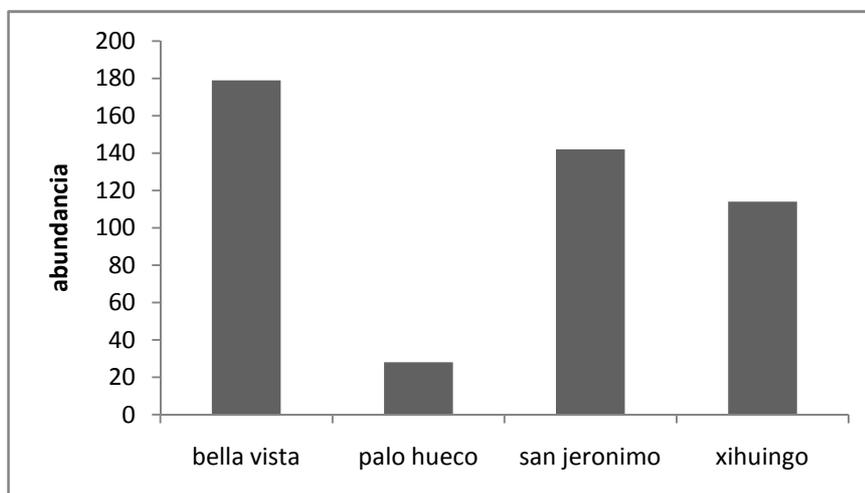


Figura 10. Abundancia de las tres especies de Onthophagus colectados en los sitios de muestreo.

El análisis de componentes principales muestra que con dos componentes es posible explicar el 97.79 % de la varianza; el primer componente explica el 68.63 % de la varianza, dentro de este componente se encontró todas las variables del estrato arbustivo, (distancia punto- arbusto altura y diámetros) y el estrato arbóreo, distancia punto-árbol, altura y diámetro a la altura del pecho).

Mientras que para el componente dos se encontró las variables abióticas temperatura y humedad. Así mismo se puede observar (Figura 11) una agrupación de cada una de las coberturas vegetales a excepción del caso de la localidad San Jerónimo que se presentan como valores atípicos; los valores en esta localidad están altamente relacionados con el componente dos, es decir, con las variables de vegetación parece tener características muy similares con el resto de los sitios, pero lo que hace diferente es básicamente la temperatura

promedio, presentado la menor temperatura promedio (8.3 y 9.3°C) mientras que la humedad relativa para esta localidad fue mayor (entre 83 y 87%)

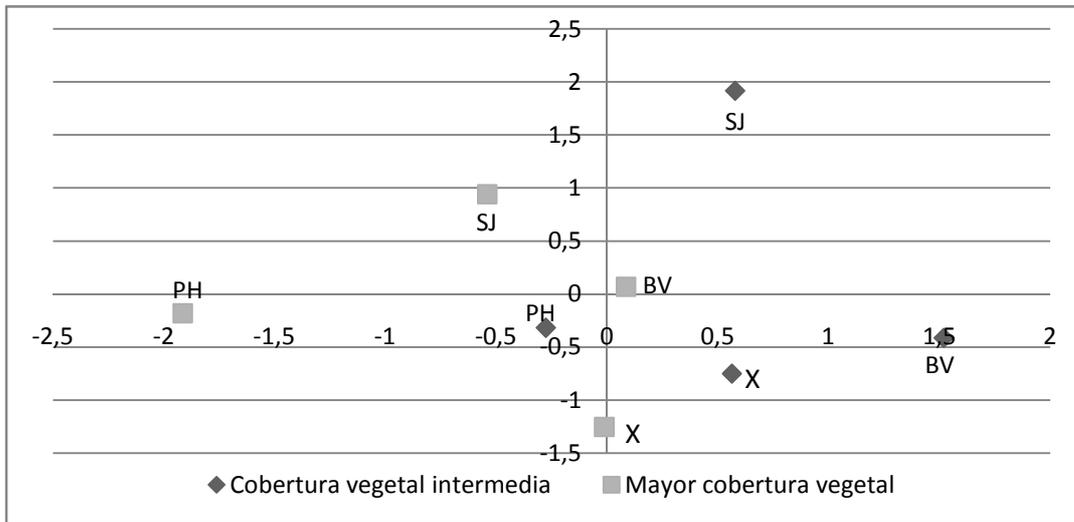


Figura 11. Resultado del análisis de componentes principales, muestra una agrupación de los tipos de vegetación para cada uno de los sitios. PH= Palo Hueco, X= Xihuingo, BV= Bella Vista, SJ= San Jerónimo.

Considerando los resultados obtenidos en el ACP en combinación con los resultados obtenidos de las abundancias, es posible observar que existe una separación de los picos de abundancias para cada especie de escarabajos coprófagos, teniendo a la izquierda del eje del componente I los valores de los sitios con menor cobertura vegetal y hacia la derecha los sitios con valores de mayor cobertura vegetal. Así es posible notar que la especie *Onthophagus mexicanus* tiende a tener un pico de abundancia en sitios donde la cobertura vegetal es menor, mientras que *Onthophagus chevrolati* tiene una mayor abundancia en sitios donde hay una cobertura vegetal intermedia, finalmente *Onthophagus lecontei* tienden a presentar picos de abundancia con mayor cobertura vegetal (Figura. 12).

Los valores obtenidos para la amplitud del nicho para cada una de las especies muestran para el caso de *O. chevrolati* un valor de 0.137, para *O. mexicanus* 0.145 y para *O. lecontei* 0.758, todos estos valores sumamente cercanos entre si. Así mismo, se obtuvieron los valores de sobreposición de nicho para cada par de especies (*O. lecontei* vs *O. mexicanus*: 4.62; *O. mexicanus* vs *O. chevrolati*: 5.26; *O. chevrolati* vs *O. lecontei*: 4.96), donde es posible notar que todos los valores fueron menores a 6 (desviaciones estándars.), esto indica que en todos los casos existe una sobreposición de nichos entre las tres especies y no existe un clara segregación o dominancia de una especie con respecto a otra.

Al analizar la relación lineal entre el componente I y las abundancias de escarabajos carpófagos no se encontró una relación significativa. Sin embargo, cuando se aplicaron regresiones lineales múltiples paso a paso, se detecto que para la especie *Onthophagus chevrolati* existe una relación con la variable volumen de arbustos ($F=28.433$; $gl= 1$; $P= 0.002$), mientras que para la especie *Onthophagus mexicanus* se observa una respuesta significativa para la variable pendiente ($F=8.582$; $gl=1$; $P=0.026$), es importante mencionar que también tuvo una asociación con el DAP de los árboles pero esta variable y la pendiente están fuertemente asociadas, pero se reporta el valor de la pendiente porque es la que mejor ajuste tienen entre los datos observados y la recta de regresión.

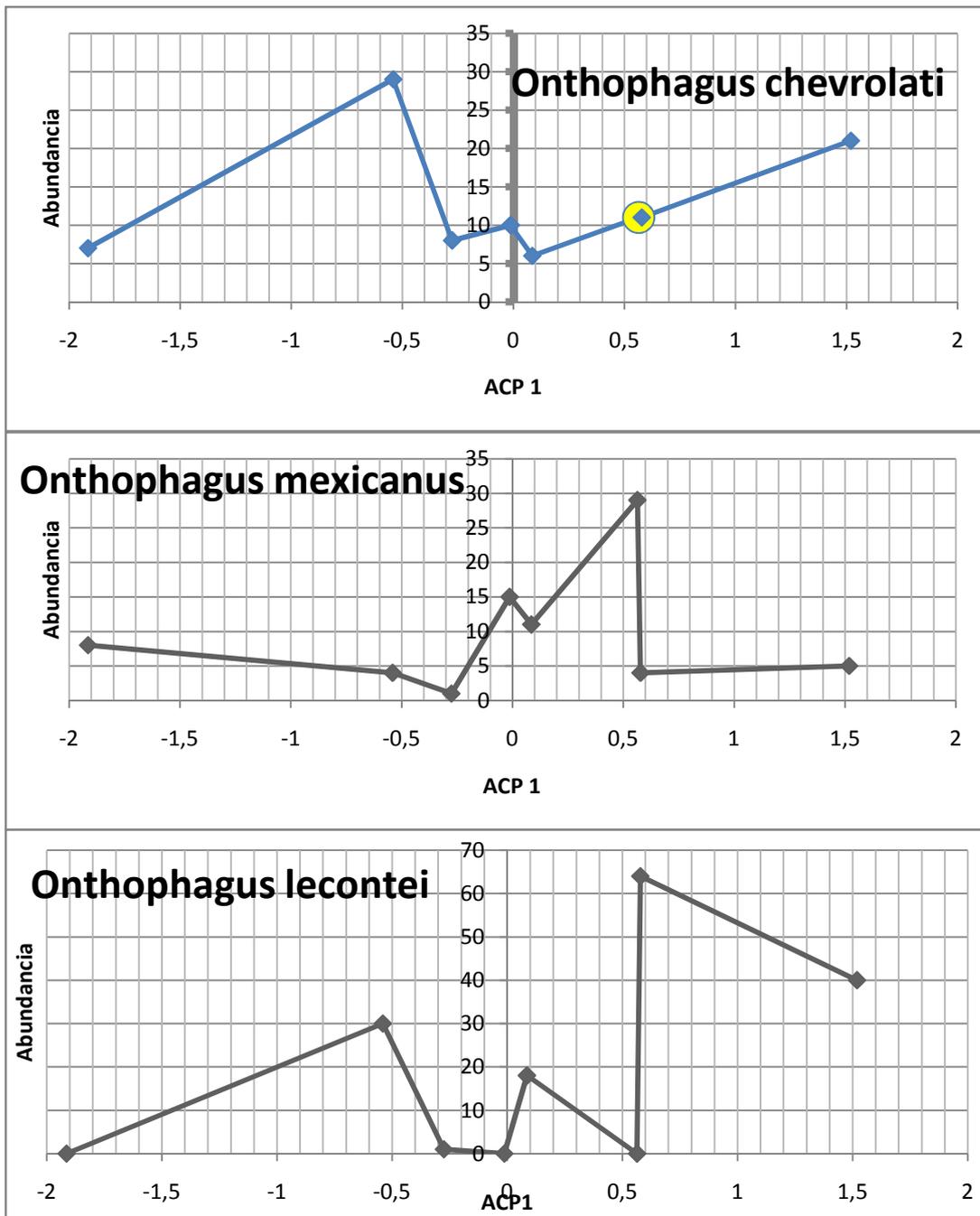


Figura 12.- Abundancias de de las tres especies de Onthophagus en el gradiente ambiental obtenido mediante un ACP (en la grafica correspondiente a O. chevrolati se coloca un circulo en lugar de un rombo, ya que los puntos son muy cercanos y no se distinguen.

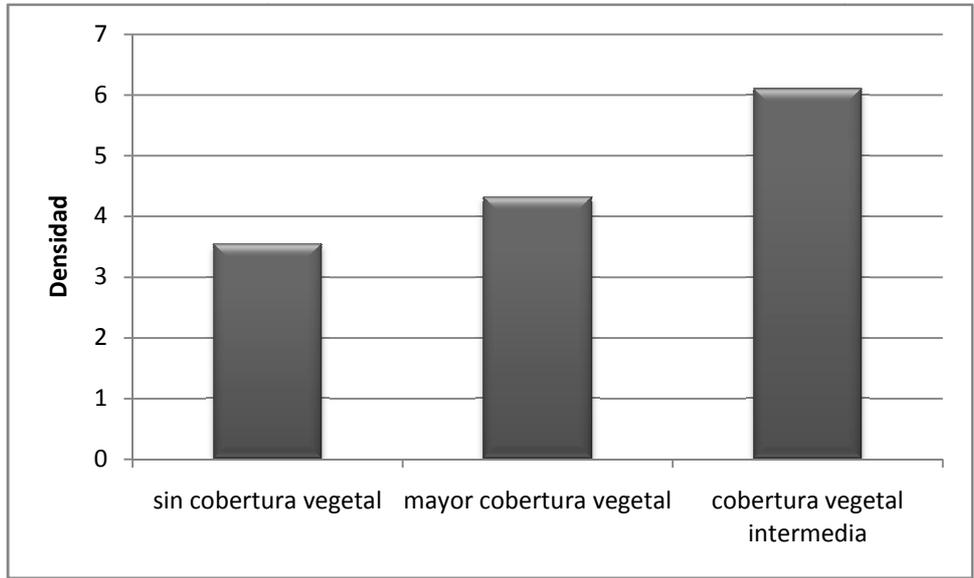
Finalmente para la especie *O. lecontei* se encontró que la variable temperatura estaba asociada significativamente y positivamente con la abundancia y también se encontró que estaba asociada significativamente pero de manera negativa a la humedad, aunque debido a la colinealidad entre estas dos variables, se decidió utilizar la variable humedad que es la que tiene el mismo valor de los parámetros de la regresión que la temperatura ($F= 19.211$; $gl=1$; $P=0.005$), en el cuadro 3 se muestra los modelos generados para cada una de las especies.

Cuadro 3. Modelos generados en el análisis de regresión lineal múltiple para cada una de las especies de *Onthophagus*

Especie	Modelo
<i>Onthophagus chevrolati</i>	$6.370 + (1.608 * volumen\ de\ arbustos)$
<i>Onthophagus mexicanus</i>	$48.744 - (1.66 * pendiente)$
<i>Onthophagus lecontei</i>	$-346.776 + (4.5226 * humedad)$

Las densidades calculadas muestran que la zona de cobertura vegetal intermedia presenta la mayor densidad de escarabajos coprófagos con un valor promedio de 6.10 ind/ha, mientras que la zona sin cobertura vegetal presenta un valor promedio de 3.54 ind/ha, y con un valor de 4.31 ind/ha la zona de mayor cobertura vegetal (Figura. 13). Así mismo se encontró que el sitio que presenta la mayor densidad de escarabajos coprófagos es Bella vista, mientras que el sitio que presenta la menor densidad de escarabajos coprófagos es, Palo hueco (Figura. 14). Considerando las densidades para cada una de las

especies, *Onthophagus mexicanus* tiene mayor abundancia con 4.68 ind/ha, seguida de *Onthophagus chevrolati* con 4.65 ind/ha y finalmente *Onthophagus lecontei* con 4.62 ind/ha (Figura 15)



.-

Figura 13 Densidades calculadas para cada una de las coberturas vegetales evaluadas.

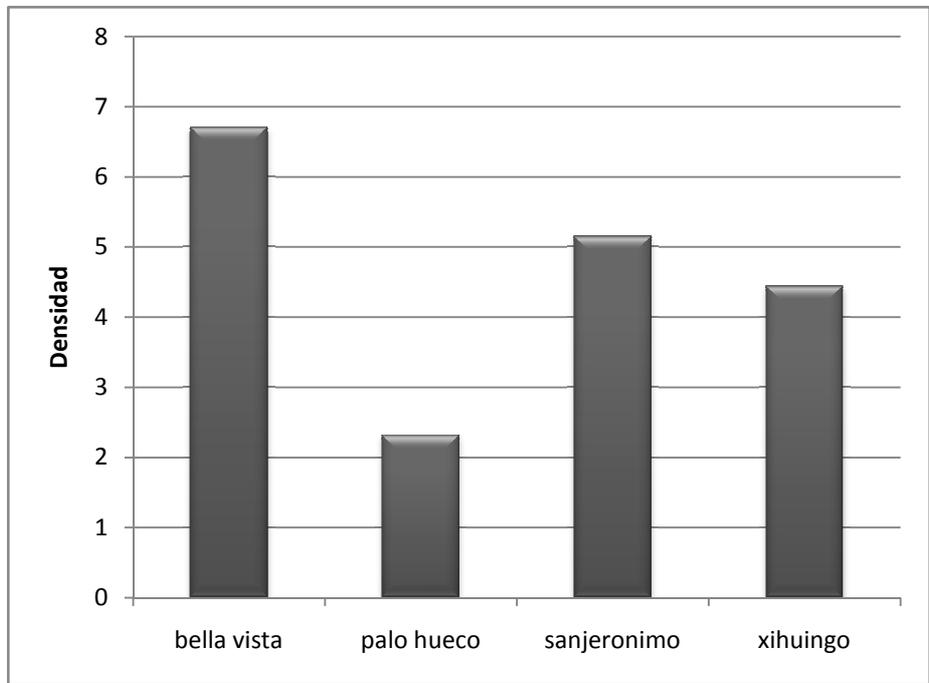


Figura 14- Densidad de *Onthophagus* obtenidos en cada uno de los sitios del muestreo.

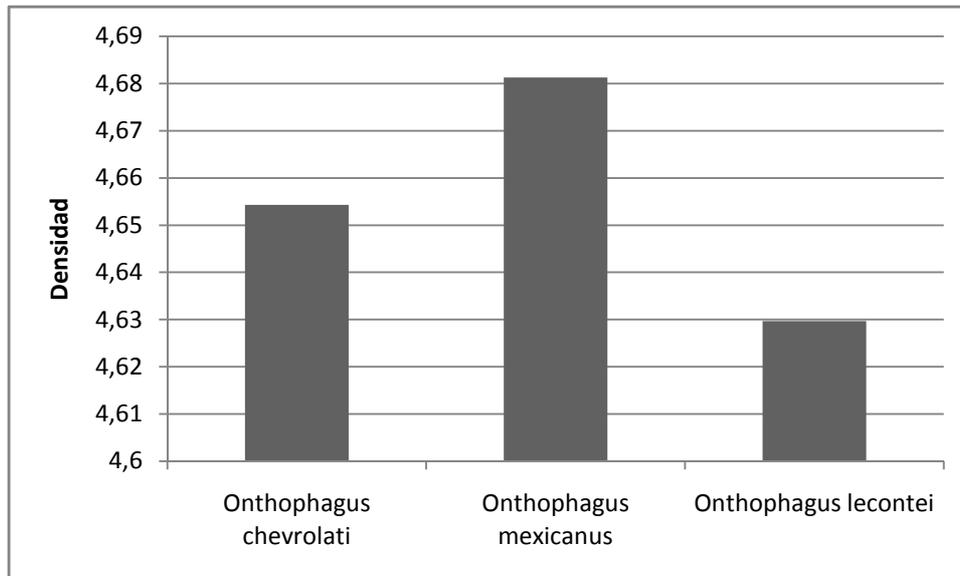


Figura 15 Densidades obtenidas para cada una de las especies de *Onthophagus*.

El análisis de varianza de dos vías en todos los casos nos indica que no existen diferencias significativas para ninguna de las especies ni por el factor sitio ni por el factor cobertura, aunque los valores de varianza tan amplios hacen muy difícil las comparaciones estadísticas en este set de datos (cuadro 4).

Cuadro 4 Resultados de las ANOVAS de dos vías sin replica para cada una de las tres especies de escarabajos que conforman la comunidad de Tepepulco, Hidalgo.

		Abundancia	Densidad	
<i>Onthophagus chevrolati</i>	Origen de las variaciones	F	F	Valor crítico para F
	Sitio	1,7411	0,9000	4,7570
	cobertura vegetal	0,1517	1,2031	5,1432
<i>Onthophagus mexicanus</i>				
	Sitio	3,4563	2,8779	4,7570
	cobertura vegetal	0,4359	0,6277	5,1432
<i>Onthophagus lecontei</i>				
	Sitios	3,4563	1,3826	4,7570
	Cobertura vegetal	0,4359	0,1625	5,1432

DISCUSIÓN

Al contrario de lo que establece la hipótesis del ensamblaje de nichos, las tres especies de escarabajos coprófagos presentes en las localidades de Tepeapulco, hacen un uso compartido de recursos o variables ambientales, sin que se llegue a una exclusión por competencia de alguna de las especies. Lo anterior puede estar explicado por dos factores: I) a que no hay factores limitantes que promuevan la competencia entre las especies; II) dentro de la coexistencia se puede notar que si bien hay solapamiento en el nicho de las 3 especies hay una separación por la afinidad de las especies a diferentes variables ambientales o de la estructura del hábitat, esta afinidad puede estar relacionada con la selección de microclimas adecuados para cada una de las especies.

La coexistencia de las tres especies de *Onthophagus* en los sitios de muestreo, forman sin duda un gremio (*sensus* Fauth *et al.*, 1996), se ha observado que en ambientes muy productivos es posible que más de una especie ocupe determinadas porciones de un eje de recursos, lo anterior, solo en el caso de que la competencia intraespecífica sea levemente mayor que la competencia interespecífica (Pianka 1980). Aun en sitios poco productivos, existe una gran posibilidad de que se formen dichos gremios, siempre y cuando, la competencia difusa (que es aquella impuesta sobre una determinada especie por todas sus vecinas) sea mayor a la competencia biunívoca (es la que se da entre dos especies) (Pianka, 1980). Aunque los picos de abundancias se encuentran en distintos puntos del eje de recursos (ACP), los valores obtenidos al medir la sobreposición de nichos permiten argumentar que las especies de *Onthophagus* se sobrelapan.

Como ya se mencionó anteriormente, identificar los factores ambientales y/o abióticos que determinan la distribución espacial de las especies resulta ser un tanto compleja, sin embargo, en algunos trabajos se ha observado que la naturaleza del suelo (química y física) resulta una variable que mejor puede explicar la ocurrencia de las especies (Lobo *et al.*, 2006; Arriaga 2010). Como se puede observar en los resultados de este trabajo, específicamente en el ACP, en el cual el componente principal 1 está explicado por las variables de cobertura arbórea, cobertura arbustiva y dureza del suelo, esta última quizá esté jugando un papel importante en la distribución espacial de las tres especies de *Onthophagus*.

Así mismo, Doube (1983) y Menéndez y Gutiérrez (1996) muestran que otra variable que resulta importante en la distribución de las especies de escarabajos es la intensidad de luz, la cual está directamente relacionada con la temperatura irradiada sobre determinados sitios, lo cual generara diferentes condiciones microclimáticas dependiendo de la cantidad de luz que penetre al suelo. Retomando los resultados obtenidos del ACP, una de las variables que explica el componente 1, es la cobertura arbórea y arbustiva, es decir, la especie *O. chevrolati* es más afín a sitios con menor cobertura vegetal y por consiguiente a sitios con mayor irradiación solar, mientras que, *O. lecontei* es mas a fin a sitios con mayor cobertura vegetal o sitios con menor irradiación solar.

La heterogeneidad ocasionada por la fragmentación del hábitat, prevé una gran variedad de microhabitats para los escarabajos coprófagos, lo que posiblemente de la pauta para la coexistencia de varias especies de escarabajos en estos tipos de hábitats (Gill 1991). La presencia de un mosaico

de hábitats, en combinación con áreas forestales circundantes, permite la persistencia en paisajes fragmentados de especies de escarabajos coprófagos y la diferenciación de requerimientos ecológicos (Estrada *et al.*, 1994).

Considerando los resultados obtenidos del análisis de componentes principales y las abundancias de cada una de las especies de escarabajos, es posible observar que cada especie presenta un pico de abundancia en diferentes puntos del eje del ACP, coincidiendo en gran manera con lo antes mencionado, es decir, las tres especies de *Onthophagus* colectadas en la zona de muestreo, son capaces de coexistir, gracias a esta variedad de microhábitats disponibles. Así mismo, debemos considerar que la estructura espacial de la zona está constituida por muchos fragmentos, lo que, como ya se mencionó podría estar favoreciendo a la persistencia de estas especies de escarabajos.

Hanski (1986), en un trabajo realizado al norte de Borneo menciona que existen relaciones de abundancia y nicho en comunidades distantes, pero en sitios ecológicamente similares y presenta una gráfica de abundancias de escarabajos coprófagos (*Onthophagus*) a lo largo de un gradiente ambiental (Figura 16), el cual parece coincidir con la distribución que se obtuvo en este trabajo para esta especie.

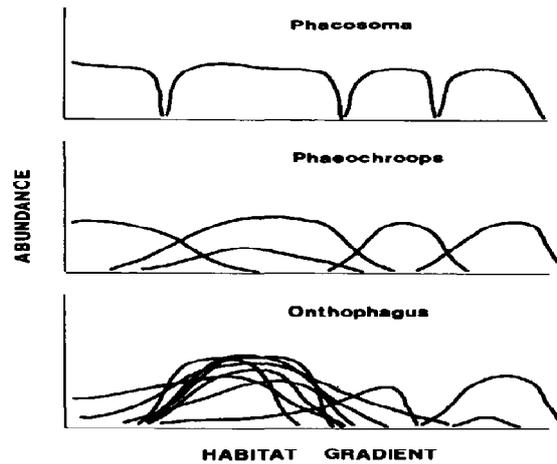


Figura 16. Esquematización realizada por Hanksi (1983), en los que presenta los patrones de selección de hábitat de tres géneros de escarabajos a lo largo de un gradiente

Sin lugar a dudas un factor muy importante que se debe considerar, es que esta zona tiene una amplia historia de actividades humanas (ganadería, agricultura, cacería), lo cual ha interrumpido la continuidad del hábitat, generando múltiples fragmentos, lo cual a su vez repercute en las comunidades de vertebrados, que son importantes aportadores de recursos para los escarabajos coprófagos. Varios autores (Howden y Nealis 1975; Klein 1989; Montes de Oca y Halffter 1995) mencionan que la conversión de áreas forestales a pastizales, resulta en un importante decremento en cuanto a riqueza y abundancia de especies. Sin embargo, Estrada *et al.*, (1998) menciona que en paisajes fragmentados, donde existen grupos de pequeños fragmentos forestales, es posible observar que estos pueden, funcionar como escalón o como hábitats temporales, ayudando a mantener en condiciones adecuadas el estiércol utilizado por las especies de escarabajos.

De igual manera es importante mencionar que en las zonas donde se realizó el presente trabajo, hay una gran tendencia a generar monocultivos, es

decir en la mayoría de los sitios muestreados se realizan cultivos de cebada principalmente. (Harvey *et al.*, 2006), en un trabajo realizado en Talamanca, Costa Rica, encontraron diferencias importantes en cuanto a la abundancia de escarabajos presentes en zonas agrícolas, zonas agroforestales, y zonas boscosas, teniendo una mayor abundancia en zonas de bosque, una tendencia intermedia-alta en zonas agroforestales y una menor abundancia en zonas agrícolas, las cuales están constituidas por monocultivos, ellos mencionan, que el patrón de decremento de abundancia en zonas de bosque a zonas agroforestales y posteriormente a zonas de monocultivos, sigue un gradiente general de disminución de diversidad vegetal y un incremento de disturbios por actividades humanas, lo que posiblemente esté ocurriendo en las llanos de Tepeapulco.

El número de escarabajos coprófagos colectados fue relativamente bajo considerando que el esfuerzo de muestreo fue de 384 trampas/día. Múltiples causas pueden estar ocasionando tan bajas abundancias de escarabajos en esta zona.

1.- Si consideramos que el presente estudio se realizó en un año atípico (año del niño) presentándose una franja de sequía anormal en el centro sur de México (Figura 17), afectando el estado de Hidalgo (CONAGUA), quizás sea un factor que esté influyendo en los resultados obtenidos, ya que varios autores (Dickman *et al.*, 1999; Lima *et al.*, 1999) mencionan que las especies de pequeños mamíferos en ecosistemas áridos y semiáridos exhiben una dramática fluctuación de la población, en respuesta a las variables ambientales, especialmente a las lluvias. Lo anterior puede afectar directamente a las

poblaciones de escarabajos coprófagos ya que dependen en gran medida de estiércol producido por algunas de las especies de pequeños mamíferos.

Así mismo, es necesario considerar que la poca cantidad de agua infiltrada en el suelo, ocasiona que éste se torne más duro, dificultando el proceso de nidificación (Arriaga 2010).

2.- En general, la zona de estudio presenta suelos relativamente compactados y duros, en promedio se necesita una presión promedio de $3.2 \pm 0.8 \text{ Kg/Cm}^2$ para penetrar el suelo. El grupo de los Scarabaeinae son escarabajos que tienen hábitos nidificadores, los cuales consisten en que la hembra construye un nido y lo entierra en el suelo (Halffter y Edmonds 1982). Por ende, la presencia de suelos que permitan la excavación de nidos es crítica para estas especies.

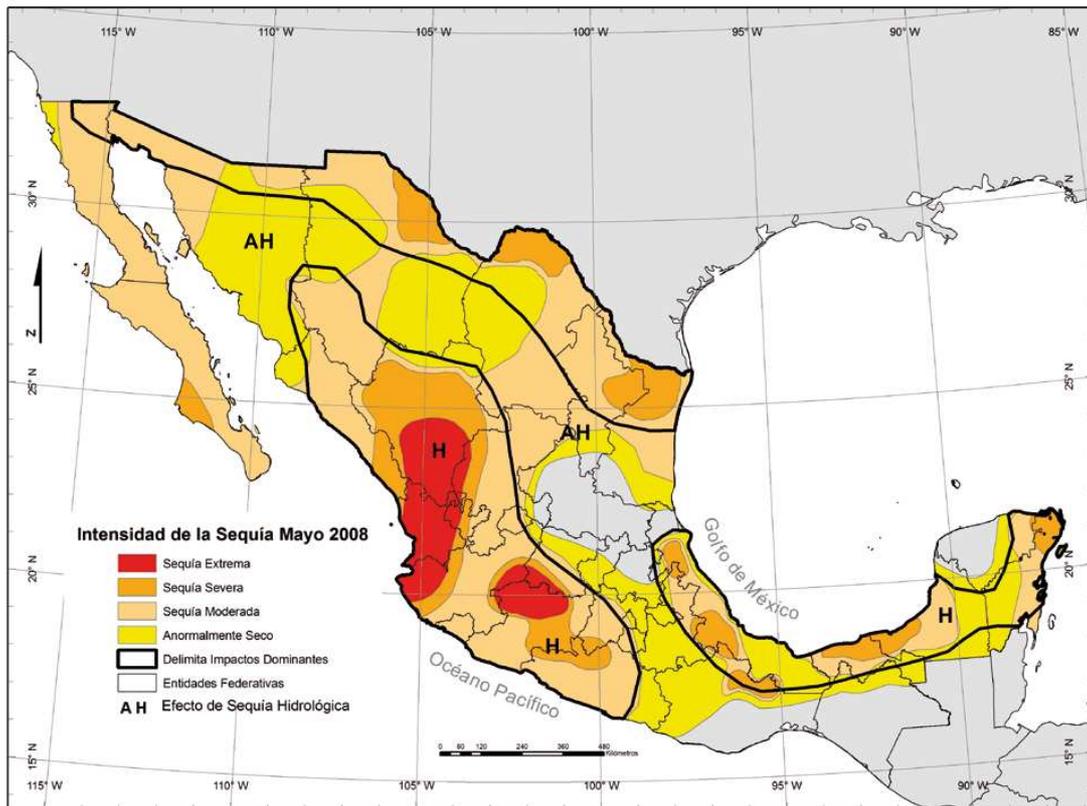


Figura 17. Se muestran los estados y la intensidad de la sequia del año 2008. Notar que para la parte sur de estado de Hidalgo se presento un régimen anormalmente seco.

3.- En la zona de estudio hay presencia de mamíferos medianos como cabras, borregos y mamíferos nativos, zorrillo (*Mephitis macroura*), coyote (*Canis latrans*), camomixtle (*Basariscus astutus*), liebre (*Lepus californicus*), conejo (*sylvilagus floridanus*) (García-Becerra datos no publicados), sin embargo los excrementos de la mayoría de estos animales son pequeños y con poca humedad, por lo que el tiempo de disponibilidad es poco.

4.- Para este trabajo se utilizó como cebo excremento de caballo mezclado con excremento de borrego, ya que este cebo resultó ser muy eficaz en el muestreo realizado por Verdu et al. (2007) en Metztitlan, sin embargo, Arriaga (2010) en su trabajo realizado en el sureste del altiplano mexicano reportan que la eficacia en la captura fue prácticamente nula cuando utilizan como cebo

excremento de caballo mezclado con excremento de borrego, caso contrario ocurrió cuando utilizaron como cebo excremento humano tuvieron mayor éxito, seguido de trampas cebadas con carroña. La poca eficacia del cebo utilizado en el presente trabajo, se deba quizá a las condiciones ambientales (temperatura y humedad) presentes en la zona de muestreo, ocasionando que el excremento se secase más rápido.

Finalmente, aunque típicamente no se intenta estimar la densidad de los escarabajos en la mayoría de los trabajos, nuestro esfuerzo de lograrlo resultó muy limitado en los valores calculados de densidad, ya que apenas se estima valores de entre 4 y 8 individuos por hectárea lo cual basado en nuestras propias observaciones resulta poco realista, por lo que en realidad este diseño de trampeo no resulta particularmente más útil.

CONCLUSIONES

- Se encontraron tres especies del genero *Onthophagus*, en la zona de estudio.
- En las cuatro localidades del municipio de Tepeapulco, Hidalgo, hay una coexistencia de las tres especies *Onthophagus*.
- No es posible observar un patrón referente a la teoría del ensamblaje de nichos, en las tres especies del genero *Onthophagus* colectadas en las cuatro localidades del municipio de Tepeapulco, Hidalgo.
- Las tres especies del genero *Onthophagus* se distribuyen ampliamente a lo largo del eje variables (ACPI), permitiendo la coexistencia y evitando la competencia
- La coexistencia está quizás está regida por la diferenciación en cuanto al uso y preferencia de variables bióticas y abióticas por cada especie.
- Las variables: volumen arbustivo, pendiente del terreno y humedad, son importantes para las especies de *Onthophagus* en la zona de estudio.
- Las abundancias encontradas en la zona de estudio son relativamente bajas en comparación con otros realizados en localidades cercanas a las del presente trabajo.
- El método de red para estimar la densidad, permite evaluar un área efectiva de aproximadamente 11,000 m², sin embargo, las densidades calculadas son muy bajas, posiblemente este método tienda a subestimar las densidades.

BIBLIOGRAFÍA

Arriaga, A. J. (2010). Distribución geográfica y riqueza de escarabajos copronecrofagos (Scarabaeoidea) en el sureste del altiplano Mexicano. Jalapa, Veracruz, Instituto de Ecología A.C. Tesis de Maestría. P. 76.

Bang, H. S., J. H. Lee, Kwon, O.S. Na, Y.E. Jang, Y.S. y W.H. Kim (2005). "Effects of paracoprid dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) on the growth of pasture herbage and on the underlying soil" *Applied Soil Ecology* 29: 165-171.

Becerril, T. M. (2006). Comparación de algunos parámetros poblacionales de *Peromyscus maniculatus* en áreas con diferente tipo de manejo forestal, en el Rancho Santa Elena, huasca de Ocampo, Hidalgo, México. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Tesis de licenciatura. P. 50.

Borgmeier, T.(1937) *Canthon dives* Harold (Col. Copridae), predator das femeas de *Atta laevigata* Smith (Hym. Formicidae). *Revista de Entomologia*

Brown, J. H. y M. V. Lomolino (1998). *Biogeography*. En: Sunderland, MA, Sinauer Associates.

Byford R. L., Craig, M. E. y B. L Crosby (1992) A review of ectoparasites and their effect on cattle production. *Journal of Animal Sciences* 70 : 597-602

Chambers, J. C. y J. A. MacMahon (1994). "A day in the life of a seed: natural and managed systems " *Annual Review of Ecology and Systematics* 25: 263-293.

Chase, J. M. y M. A. Leibold (2003). *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. Chicago, IL, University of Chicago Press.

Chapman, C., Chapman, L., Vulinec, K., Zanne, A.,y M. Lawes (2003) Fragmentation and alteration of seed dispersal processes: an initial evaluation of dung beetles, seed fate, and seedling diversity. *Biotropica*. 35: 382-393.

Chesson, P. (2000). *General theory of competitive coexistence in spatially varying environments*. *Theory. Popular. Biology*.

Chesson, P. (2003). Quantifying and testing coexistence mechanisms arising from recruitment fluctuations. *Theoretical Population Biology* 64: 345-357.

Colville, J., M. D. Picker y R.M. Cowling (2002). Species turnover of monkey beetles (Scarabaeidae: Hopliini) along environmental and disturbance gradients in the Namaqualand region of the succulent Karoo, South Africa *Biodiversity and Conservation* 11: 243-264.

Connell, J.H. (1978). Diversity in Tropical Rain Forest and Coral Reefs. *Science* 199: 1302-1310.

Connell, J.H. (1980). Diversity and coevolution of competition or the ghost of competition past. *Oikos* 35:131-138

Davis, A.L.V. 1996. Habitat associations in a South African, summer rainfall, dung beetle community (Coleoptera:Scarabaeidae, Aphodiidae, Staphylinidae, Histeridae, Hydrophilidae). *Pedobiologia*. 40: 260-280

Davis, A. J. y S. L. Sutton (1998). The effects of rainforest canopy loss on arboreal dung beetles in Borneo: implications for the measurement of biodiversity in derived tropical ecosystems." *Diversity and Distributions* 4: 167-173.

Davis, A.L.V. y Scholtz, C.H. (2004) Local and regional species ranges of a dung beetle assemblage from the semi-arid Karoo / Kalahari margins, South Africa. *Journal of Arid Environments* 57: 61– 85.

Davis, A. L. B., R. J. Van Aarde, C.H. Scholtz y J.H. Delpont (2001). Increasing representation of localized dung beetles across a chronosequence of regenerating vegetation and natural dune forest in south Africa. *Global Ecology & Biogeography* 11: 191-209.

Dickman, C.R., Mahon, P.S., Masters, P. y D.F. Gibson (1999) Longterm dynamics of rodent populations in arid Australia: the influence of rainfall. *Wildlife Res* 26: 389–403

Dimon, J. y T. J. Case, Eds. (1986). *Community ecology. Overview kinds of ecological communities-ecology becomes pluralistic.* New York, Harper & Row Publisher.

Doube, B. M. (1983). The habitat preference of some bovine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in Hluhluwe game reserve. South Africa. *Bulletin of Entomology Research* 73: 357-371.

Edwards, P. B. y H. H. Aschenborn (1987). Patterns of nesting and dung burial in Onitis dung beetles: implications for pasture productivity and fly control. *Journal of Applied Ecology* 24: 837-851.

Elton, C. S. (1927). *Animal Ecology.* London, Sidgwick & Jackson.

Ernest, S.K.M., Brown, J.H. y R.R. Parmenter. (2000) Rodents, Plants, and Precipitation: spatial and temporal dynamics of consumers and resources. *Oikos* 88:470-482.

- Escobar, F. (2004). Diversity and composition of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages in heterogeneous Andean landscape. *Tropical Zoology* 17: 123-136.
- Escobar, F., J. M. Lobo y G. Halffter (2005). Altitudinal variation of dung beetle (Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in the Colombian Andes. *Global Ecology & Biogeography* 14(4): 327-337.
- Escobar, F., J. M. Lobo y G. Halffter (2006). Assessing the origin of Neotropical, mountain dung beetle assemblages (Scarabaeidae: Scarabaeinae): the comparative influence of vertical and horizontal colonization. *Journal of Biogeography* 33: 1793.
- Esteves, F. A., Ed. (1995). Fragmentación de hábitats: Implicaciones para conservación in situ. Rio de Janeiro, Brasil, Oecology. Brasil, UFRJ.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada (2002). Dung beetles in continuous forest, forest fragment and in agricultural mosaic habitat island at Los Tuxtlas, México. *Biodiversity and Conservation* 11: 1903-1918.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, Anzures, A.D. y P. Cammarano (1998). Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Tuxtlas, México. *Journal of tropical Ecology*(14): 577-593.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada D. Meritt (1994). Non-flying mammals and landscape changes in the tropical rain forest region of Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 17: 229-241.
- Fauth JE, Bernardo J, Camara M, Resetarits WJ, Van Buskirk J, McCollum SA (1996) Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *American Naturalist* 174:282–286
- Feinsinger, P., Spears E. E. y R. W. Poole (1981). A simple measurement of the niche breadth. *Ecology* 62:27-32.
- Feinsinger, P. (2001). Designing field studies for biodiversity conservation. Washington, D.C., Island Press.
- Forti, L., C.; Nishimura, J.; Angieuski, P. N.; y E.D., Silva (1999) Trabalhador na aplicacao de agrototoxicos: Combateas formigas cortadeiras. Curitiba: SENAR, 28
- Galante, E. M., M. Garcia-Roman Beserra y I. P. Galindo (1991). Comparison of spatial distribution patterns of dung feeding scarabs (Coleoptera: Scarabaeidea, Geotrupidae) in wooded and open pastureland in the Mediterranean “dehesa” area of the Iberian Peninsula. *Environmental Entomology* 20(90-97).

Galbiati, C., C. Bensi, Conccicao, C.H.C. Florcovski, J.L. Calafiori, M.H. y A.C.T. Tobias (1995). Estudio comparativo entre besouros do esterco *Dichotomius analypticus* (Mann, 1829). *Ecosystema* 20: 109-118.

Gardner, T. A., M. I. M. Hernández, Barslow, y J. C. Peres (2008). Understanding the biodiversity consequences of habitat change: the value of secondary and plantation forests for neotropical dung beetles. *Journal of Applied Ecology* 45: 883-893.

Gaston, K.J. (1994) *Rarity*. London. Chapman & Hall.

Gibernau, M., Macquart, D.y G. Przetak (2004) Pollination in the Genus *Arum* – a review. *Aroideana* 27 : 148-166

Graham, A. (1993) Historical factors and biological diversity in México. En: Ra,a,oorthy, T.P., Bye, R., Lot, A. y J.E. Fa. (Eds.) *Biological diversity of México: Origins and distribution*. Oxford University Press, New York. Pp. 109-127.

Gill, B. (1991) Dung beetles in tropical American forests. En: Hanski, I.y Y. Cambefort (eds), *Dung beetle ecology*. Princeton Univ. Press, pp. 211–229.

Grinnell, J. (1917). The niche-relationships of the California thrasher. *Auk* 34: 427-33.

Halffter, G. (1998). A strategy for measuring landscape biodiversity. *Biology International*, 36: 3-17.

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

Halffter, G. y W. D. Edmonds (1982). The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae): an ecological and evolutive approach. Mexico, D. F., Instituto de Ecología,A. C. México..

Halffter, G. y E. Ezcurra (1992). La diversidad biológica de Iberoamérica I. ¿Qué es la biodiversidad? . G. Halffter. México, CYTED-D, Instituto de Ecología, Secretaría de Desarrollo Social. *Acta Zoológica Volúmen Especial*.

Halffter, G. y E.G., Matthews (1966) The natural history of dung beetles of subfamily Scarabaeinae (coleopteran: scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana* 12:1-312.

Halffter, G., S. Guevara y A. Melic Eds. (2007). *Hacia Una cultura de conservación de la diversidad biológica. Biodiversidad en ambientes agropecuarios semiáridos en la reserva de la biosfera Barranca de Metztitlan, México*. Zaragoza, España, Monografías tercer milenio.

Halffter, G., J. Soberon, Koleff y P. A. Melic Eds. (2005). Sobre diversidad biológica: El significado de las diversidades Alfa, Beta y Gamma. Significado biológico de las diversidades Alfa, Beta y Gamma. Zaragoza, m3m: Monografías Tercer Milenio.

Halffter, G., Verdú, J.R., Moreno, C.E. y V. Halffter (en prensa) Historical and ecological determinants of dung beetle assemblages in two arid zones of central Mexico. *Journal of arid Environment*.

Halffter, G., Verdú, J.R., Marquez, J. y Moreno C.E. 2009. Biogeographical analysis of Scarabaeinae and Geotrupinae along a transect in central México (Coleoptera, Scarabaeoidea) *Fragmenta entomologica*, Roma, 40: 273-322

Hanski, I. (1986) Population dynamics of shrews on small islands accord whit the equilibrium model. *Biological Journal of linnean Society*. 28: 23-36.

Hanski, I. (1999). *Metapopulation Ecology*. New York, Oxford University Press.

Hanski, I. y Y. Cambefort, Eds. (1991). *Dung Beetle Ecology*. Dung beetles in tropical American forests. Princeton, New Jersey, Princeton University Press.

Harvey, C., J. Gonzalez y E. Somarriba, (2006). Dung Beetle and Terrestrial Mammal Diversity in Forests, Indigenous Agroforestry Systems and Plantain Monocultures in Talamanca, Costa. *Biodiversity and Conservation* 15: 555-585.

Heglund, P. J., Ed. (2002). *Foundations of species-environment relations. Predicting species occurrences: issues of accuracy and scale*. Washington, D.C., Island Press.

Hengeveld, R. (1990). *Dynamic biogeography*. Cambridge, Cambridge University Press.

Hernández-Reyes, C. (2008). *La zona arqueológica el Xihuingo, Hidalgo*. México, Instituto Nacional De Antropología e Historia.

Howden, H. F. y V. G. Nealis (1975). Effects of clearing in a tropical rain forest on the composition of the coprophagous scarab beetle fauna (Coleoptera). *Biotropica* 7: 77-85.

Huston, M. A. (1994). *Biological Diversity: The Coexistence of Species on Changing Landscapes*. Cambridge, Cambridge University Press.

Huston, M. A., Ed. (2002). *Critical issues for improving predictions. Predicting species occurrences, issues of scale and accuracy*. Washington, DC., Island Press.

Hutchinson, G. (1957). Concluding remarks: Cold Spring Harbor symposium. *Quant Biol* 22: 415-27.

Hutton, S. A. y P. S. Giller (2003). The effects of intensification of agriculture on northern temperate dung beetle communities. *Journal of Applied Ecology* 40: 994-1007.

INEGI (1992). *Síntesis Geográfica del Estado de Hidalgo*. México, Instituto Nacional de Estadística e Informática.

Jaksic, F. M. y L. Marone (2007). *Ecología de Comunidades*. Santiago, Ediciones Universidad Católica de Chile.

Kabir, S. M. H., J. A. Howlader y J. Begum, (1985). Effect of dung beetle activities on the growth and yield of wheat plants. *Bangladesh Journal of Agriculture* 10: 49-55.

Klein, B. C. (1989). Effects of Forest Fragmentation on Dung and Carrion Beetle Communities in Central Amazonia. *Ecology* 70(6): 1715-1725.

Krell, F., Krell-Westerwalbesloh, S., Weiß, I., Eggleton, P., y K. E. Linsenmair (2003) Spatial separation of Afrotropical dung beetle guilds: a trade-off between competitive superiority and energetic constraints (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ecography* 26: 210–222

Palmer, M. y Cambefort, Y. (2000) Evidence for reticulate palaeogeography: beetle diversity linked to connection–disjunction cycles of the Gibraltar strait. *Journal of Biogeography*, 27, 403–416.

Landin, B. O. (1961). Ecological studies on dung-beetles. *Opuse. Ent. Suppl.* 19: 1- 227.

Lastro, E. (2006) Dung beetles(Coleoptera: Scarabaeidae and Geotrupidae) in North Carolina pasture ecosystem in entomology. p. 121. North Carolina State University.

Lima, M. y F.M. Jaksic (1999). Population dynamics of three Neotropical small mammals: time series models and the role of delayed density-dependence in population irruptions. *Australian. Journal Ecology* 24:

Lindquist, A. (1933). Amounts of dung buried and soil excavated by certain Coprini (Scarabaeidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 6: 109-125.

Lobo, J. M. (1996). Diversity, biogeographical considerations and spatial structure of a recently invaded dung beetle (Coleoptera: Scarabaeoidea) community in the Chihuahuan desert. *Global ecology and biogeography letters* 5: 342-52.

- Lobo, J.M., Lumaret, J.P. y Jay-Robert, P. (1998) Sampling dungbeetles in the French Mediterranean area: effects of abiotic factors and farm practices. *Pedobiologie*, 42, 252 – 266
- Lobo, J. M., I. Castro y J. Moreno (2001). Spatial and environmental determinants of vascular plant species richness distribution in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Biological Journal of the Linnean Society* 73(2): 233-253.
- Lobo, J. M., J. Hortal y F.J. Cabrero-Sañudo (2006). Regional and local influence of grazing activity on the diversity of a semi-arid dung beetle community. *Diversity and Distributions* 12: 111-123.
- Lobo, J. M., J. R. Verdu, C. Numa (2006). Environmental and geographical factors affecting the iberian distribution of flightless *Jekelius* species (Coleoptera: Geotrupidae). *Diversity and Distributions* 12: 179-188.
- MacArthur, R. H. y R. Levins (1964). Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. USA, *Proceedings of the national academy of science*.
- Macqueen, A. y B. P. Beirne (1975). Effects of cattle dung and dung beetle activity on growth of beardless wheatgrass in British Columbia. *Canadian Journal of Plant Science* 55: 961-967.
- Manley, B. F. J. (1994). *Multivariate statistical methods: a primer*. Chapman & Hall.
- Martín-Piera, F. y Lobo, J.M. (1996) A comparative discussion of trophic preferences in dung beetle communities. *Miscellanea Zoologica*, 19, 13 – 31.
- Martín-Piera, F. y J. I. López-Colón (2000). *Fauna Ibérica. Coleóptera, Scarabaeoidea I*. Madrid, España, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC.
- Matthews, W. H., F. E. Smith, y E. D. Goldberg Eds. (1971). *Global biological monitoring. In Man's Impact on Terrestrial and Oceanic Ecosystems* The Colonial Press.
- McGeoch, B. J., v. Rensburg., y A. Botes (2002). The verification and application of bioindicators: a case study of dung beetles in a savanna ecosystem. *Journal of Applied Ecology* 39: 661-672..
- Mittal, I. (1993). Natural manuring and soil conditioning by dung beetles. *Tropical Ecology* 34: 150-159.

Montes de Oca, E. T. y G. Halffter (1995). Daily and seasonal activities of a guild of the coprophagous, burrowing beetle (Coleoptera Scarabaeidae Scarabaeinae) in tropical grasslands. *Tropical Zoology* 9: 159-180.

Moreno, C. E., E. Pineda, Escobar, F. y G. Sánchez-Rojas (2007a). Shortcuts for biodiversity evaluation: a review of terminology and recommendations about the use of target groups, bioindicators and surrogates. *International Journal of Environment and Health* 1(1): 71-86.

Moreno, C. E., Sánchez-Rojas G., Verdú, J. R., Numa, C., Marcos-García, M.A., Martínez-Falcón, A.P., Galante E. & G. Halffter (2007b). Biodiversidad en ambientes agropecuarios áridos en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, México. 97-107. En *Hacia una cultura de conservación de la diversidad biológica*. Halffter, G. Guevara, S. & A. Melic (editores). Monografías M3M Sociedad Entomológica Aragonesa. España

Morón, M. A. y R. Terrón (1984). Distribución altitudinal y estacional de los insectos necrófilos de la Sierra Norte de Hidalgo, México. *Acta Zoologica Mexicana* 3: 1-47.

Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg (1974). *Aims and methods in vegetation ecology*. John Wiley & Sons, New York.

Nichols, E., T. Larsen, Spector, S. Davis, A.L. Escobar, F. Favila., M. y K. Vulinec (2007). Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation* 137(1): 1-19.

Nichols, E., S. Spector, Louzada, J. Larsen, T. Mezquita, S. y M.E. Favila, (2008). Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation* 141: 1461-1474.

Parmenter, R. R., T. L. Yates y D. I. Anderson (2003). Small-Mammals density estimation: a field comparison of grid-based vs. web-based density estimator. *Ecological Monographs* 73: 1-26.

Pianka, E.R. (1974) Niche overlap and diffuse competition. *Proceeding of National Academy of Sciences* 71: 2141-2145

Pianka, E. R. (1980) Guild structure in desert lizards. *Oikos* 35:194-201

Pianka, E. R. (1983). *Evolutionary ecology*. Austin Texas Harper & Row

Reyes-Castillo, P. y G. Halffter (1976). Fauna de la Cuenca del Valle de Mexico. *Memorias de las obras del sistema de drenaje profundo del Distrito Federal*: 135-180

- Roslin, T., T. Avomaa, Leonard, M. Luoto, M. y O. Ovaskainen (2009). Some like it hot: microclimatic variation affects the abundance and movements of a critically endangered dung beetle. *Insects Conservation and Diversity* 2: 232-241.
- Rzedwiski, J. (2006). *Vegetación de México*. México, Comisión Nacional para el conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Sclater, P.L. (1958) On the general Geographical distribution of the members of the class aves. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2: 230-145.
- Sakai, S. y T. Inoue (1999) A new pollination system: dung-beetle pollination discovered in *Orchidantha inouei* (lowiaceae, Zingiberales) in Sarawak, Malaysia. *American Journal of Botany*. 86:56-61.
- Schoener, T. W. (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- Schoenly, K. (1983). Arthropods associated with bovine and equine dung in an ungrazed Chihuahuan Desert ecosystem. *Annals of the Entomological Society of America* 76: 790-796.
- Steinfeld, H., P. Gerber, Wassenaar, T. Castel, V. Rosales, M. y C. De Haan (2006). *Livestock's long shadow: environmental issues and options*, Food and Agriculture Organization of the United Nations, ONU.
- Sutherland, W. J. (2006). *Ecological census techniques*. United Kingdom, Cambridge University press.
- Tilman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *PNAS* 101: 10854–10861
- Tilman, D., Naeem, S., Knops, J., Reich, P., Siemann, E., Wedin, D., Ritchie, M., Lawton, J., (1997). Biodiversity and ecosystem properties. *Science* 278, 1865c.
- Van Dyke, F. (2008). *Conservation Biology, Foundations, Concepts, Applications*, Springer.
- Van Nouhuys, S. (2005). Effects of habitat fragmentation at different trophic levels in insects communities. *Annales Zoologici Fennici* 42: 433-447.
- Verdú, J. R. (2010). Chill tolerance variability within and among populations in the dung beetle *Canthon humectus hidalgoensis* along an altitudinal gradient in the Mexican semiarid high plateau. *Journal of Arid Environments*: 119-124.

Verdú, J. R., C. E. Moreno, Sánchez-Rojas, G. Numa, C. Galante, E. y G. Halffter (2007). Grazing promotes dung beetle diversity in the xeric landscape of a Biosphere Reserve in Mexico. *Biological Conservation* 104: 308-317.

Verdú, J.R., Galante, E., (2004). Behavioral and morphological adaptations for a low-quality resource in semi-arid environments: dung beetles (Coleoptera, Scarabeoidea) associated with the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.). *Journal of Natural History* 38, 705–715

Vulinec, K. (2002) Dung beetle communities and seed dispersal in primary forestland disturbed land in Amazonia. *Biotropica*. 34: 297-309..

Wallace, A.R. (1876) *The geographical distribution of animals*. Hafner. New York. 1-503.

Yokoyama, K., H. Kai, Koga, T. y T. Aibe (1991). Nitrogen mineralization and microbial populations in cow dung, dung balls and underlying soil affected by paracoprid dung beetles. *Soil Biology and Biochemistry* 23: 649-653.

Zamora, J., J. R. Verdú y E Galante (2007). Species richness in Mediterranean agroecosystems: Spatial and temporal analysis for biodiversity conservation. *Biological Conservation* 134(1): 113-121.

Zunino, M. y G. Halffter (1988). Análisis taxonómico, ecológico y biogeográfico de un grupo Americano de Onthophagus (Coleoptera: Scarabaeidae). Torino. Italia, Monografias IX, museo Regionale di Scienze Naturali.

APOYO ECONOMICO

Este trabajo fue financiado por los proyectos FOMIX-HIDALGO, con clave 98122, denominado “Efecto del cambio Climático en la Distribución de las Diversidad en el Estado de Hidalgo” y FOMIX CONACYT-HIDALGO, con clave 95828, denominado “Diversidad Biológica del Estado de Hidalgo”