

VARIACIÓN DE LA DIVERSIDAD EN ESPECIES DE SCARABAEINAE (COLEOPTERA: SCARABAEIDAE) COMO RESPUESTA A LA ANTROPIZACIÓN DE UN PAISAJE TROPICAL¹

Gonzalo Halffter Salas* y Lucrecia Arellano G3mez**

Instituto de Ecología, A.C.

Departamento de Ecología y Comportamiento Animal

Apartado Postal, 63

91000 Xalapa, Veracruz, M3xico

*halffter@ecologia.edu.mx

**lucreci@ecologia.edu.mx

RESUMEN

En este trabajo se presenta una aproximación a lo que ocurre con la biodiversidad estudiada a través de un grupo indicador (los escarabajos del esti3rcol) en dos remanentes de bosque tropical caducifolio del estado de Veracruz, M3xico. Los dos sitios comparten la misma historia biogeogr3fica, condiciones macroclim3ticas semejantes, y son bosques parcialmente modificados por la actividad humana. La diferencia principal est3 en la oferta de alimento para los Scarabaeinae, porque solamente en uno de los lugares hay ganado vacuno. La comparaci3n de la fauna de Scarabaeinae de los dos lugares nos permite se3alar que es la cubierta forestal y no la oferta de alimento, el principal elemento conformador de la estructura y diversidad del gremio. Esta comparaci3n, ampliada con datos de otros puntos del centro de Veracruz nos permite especular sobre que ocurre con la biodiversidad (representada por los Scarabaeinae) al modificarse en distintas formas e intensidades el bosque tropical caducifolio.

Es relevante la sobrevivencia de las especies propias del bosque a nivel paisaje (diversidad gamma), aunque pueden desaparecer en parte a nivel puntual. As3 como su reemplazo por especies heli3filas en los puntos en que la vegetaci3n arb3rea ha sido m3s modificada. En conjunto el paisaje fragmentado y diverso del centro de Veracruz no se3ala una p3rdida de especies, aunque puntualmente (diversidad alfa) si ocurre.

ABSTRACT

This paper presents an approximation of what happens to biodiversity through the study of an indicator group (the dung beetles) in two remnants of the tropical deciduous forest in the state of Veracruz, Mexico. The two sites share the same biogeographic history, similar macroclimatic conditions, and are forests that have been partially modified due to human activity. The main difference between the two sites is the Scarabaeinae's food supply: cattle are present at only one of the sites. The comparison of the Scarabaeinae fauna in the two places allows us to shed light on the relative importance of forest cover versus food supply as the principle factor determining the structure and size of the group. This comparison, which we broaden through an examination of data from other points in central Veracruz, permits us to speculate about what happens to biodiversity (represented by the Scarabaeinae) when a tropical deciduous forest undergoes modifications of varying type and intensity.

The survival of species native to the forest at the global level (gamma diversity) is an interesting phenomenon. As is their replacement by heliophilic species in the areas where tree vegetation has undergone the greatest modification. On the whole, the fragmented and diverse landscape of central Veracruz does not indicate a net species loss, although losses of specific species do occur (alfa diversity).

INTRODUCCI3N

A pesar de lo mucho que se publica sobre p3rdida de especies como resultado de las actividades humanas, son pocos los trabajos que miden los efectos de los cambios antr3picos en distintos grupos, sobre todo en condiciones tropicales (Murphy, 1989; Brown y Brown, 1992; Santos

¹ Este trabajo con algunas modificaciones, aparecer3 en versi3n inglesa en Biotropica, 2001.

Filho, 1995). La casi totalidad de los estudios están dirigidos a determinar qué ocurre a nivel puntual cuando la vegetación original es destruida o cuando es drásticamente reducida en extensión (para ejemplos con artrópodos véanse Klein, 1989; Shure y Phillips, 1991; Holloway *et al.*, 1992; Majer y Beeston, 1996). La visión resultante es alarmante: pocas especies de la comunidad original sobreviven; el cambio trae consigo una pérdida muy importante de biodiversidad. No cabe duda de que esta visión (que ha dado lugar a tantas especulaciones sobre desaparición de especies) corresponde a la realidad en los espacios y tiempos concretos y limitados en que el cambio tiene lugar. Sin embargo, a nivel paisaje no siempre se presenta un equivalente ampliado de lo que pasa a nivel puntual. Y, generalmente (salvo endemismos muy restringidos) es a nivel paisaje donde ocurren las condiciones que determinan la sobrevivencia o no de una o más especies.

El extrapolar conclusiones obtenidas en un nivel de escala puntual a otro mucho más amplio (paisaje), deja de lado dos elementos importantes. El primero, la heterogeneidad de la matriz física especialmente en paisajes con variaciones en el relieve. Esta heterogeneidad (orográfica, edafológica) dificulta los cambios masivos y uniformes. Segundo, las acciones humanas no siempre consisten en un cambio radical de las comunidades naturales. En el trópico el bosque puede ser destruido en grandes extensiones para desarrollar pastizales o plantaciones, pero también puede ser modificado o destruido sólo en partes. Bajo la segunda condición la actividad humana genera paisajes más heterogéneos, en los que las comunidades naturales quedan fragmentadas y reducidas, pero no desaparecen. Estos nuevos paisajes ofrecen un reto para el estudio de la biodiversidad, ya que en condiciones de disturbio intermedio la biodiversidad del paisaje no disminuye, incluso aumenta (Connell, 1975; 1978).

En este trabajo presentamos una aproximación a lo que ocurre con los escarabajos del estiércol (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae), tomados como uno de los posibles grupos indicadores de los cambios en la biodiversidad a nivel puntual y a nivel paisaje (véase Halfiter, 1998 y Forsyth *et al.*, 1998 y literatura citada en estos trabajos). Estamos confrontando los escarabajos del estiércol con distintos escenarios de cambio antrópico, siempre dentro del mismo paisaje: bosque tropical caducifolio. Para determinar cual de las características de la comunidad original sujetas a cambio influye más en el grupo indicador, el trabajo está dividido en dos etapas.

En la primera se analiza en detalle la influencia de la oferta alimentaria. Al no encontrar una respuesta adecuada, buscamos otro tipo de asociaciones en una serie más amplia de localidades del mismo paisaje.

Nuestros lugares de estudio están situados en el centro del estado de Veracruz, el cual es uno de los tres estados de México con mayor biodiversidad (realmente un área de megadiversidad), pero también es una de las regiones del país con mayor perturbación antrópica. Debido a la orografía tan marcada del centro de Veracruz (0-4250 m de altitud en 80 km), el paisaje no ha sido homogeneizado por los cambios antrópicos como hubiera ocurrido en una planicie. La principal consecuencia de la actividad humana es una fragmentación extrema de las comunidades naturales que sobreviven como manchones en los lugares menos accesibles. Una serie de fragmentos, a veces extensos, con distintos grados de modificación, que conservan muchos de los componentes del bosque original Veracruz es, por lo tanto, un buen lugar para estudiar los efectos de la fragmentación sobre la diversidad biológica.

HIPÓTESIS

El alimento (clase y cantidad) es el principal determinante de la riqueza en especies y de la forma como se estructura el gremio de los escarabajos del estiércol (Scarabaeinae).

Para poner a prueba esta hipótesis se compararán dos localidades de un mismo paisaje con la misma historia biogeográfica, una con ganado vacuno (cambio drástico en la oferta de alimento provocado por el hombre) y otra sin él; conservándose las otras condiciones ambientales aproximadamente iguales. Esperaríamos que dentro de las posibilidades que ofrece el paisaje se presente un cambio importante entre las especies de uno y otro lugar. También que la estructura del gremio sea distinta. Sin cambios en la participación de las especies necrófagas, esperaríamos que las predominantemente coprófagas muestren en el lugar con ganado un mayor número y frecuencia de especies cavadoras y también de especies grandes; una mayor biomasa y una menor equidad.

MATERIALES Y MÉTODOS

Lugares estudiados.- Para poner a prueba la hipótesis se trabajó en dos sitios: Jalcomulco y Rancho Real Minero (RRM) con una distancia entre ellos de 20 km, ubicados en la porción central del Estado de Veracruz, México, en la parte baja del declive hacia el Golfo de México, entre 19°19'39"-19°26'39" Norte y 96°44'08"-96°35'18" Oeste. En ambos sitios la vegetación original era bosque tropical caducifolio (véase Castillo-Campos, 1995). En la ladera sur que escogimos en Jalcomulco, se encuentra un remanente de vegetación original, con parches de etapas sucesionales en distinto grado de maduración. El parche de bosque que trabajamos tiene una cobertura vegetal de 12 árboles y 8 arbustos/100 m² en promedio. El RRM tiene una extensión de 300 Ha y está constituido por manchones de bosque, con una cobertura vegetal de 5 árboles y 15 arbustos/100 m² en promedio, que alternan con extensiones de pastos introducidos desde hace 28 años (*Sorghum halapense* (L.) Pers.: zacate Johnson; *Cynodon plectostachyus* (K. Schum.) Pilger: zacate estrella, entre otros), donde se alimentan en promedio 40 reses de raza criolla, que se van rotando dentro del terreno. La diferencia más importante entre ambas localidades es que en RRM se lleva a cabo una ganadería vacuna extensiva, tanto en los pastizales inducidos como dentro de los remanentes de bosque. Jalcomulco es un valle agrícola. En la ladera que escogimos no se practica la ganadería, que está limitada a las partes planas y se realiza con pocos animales (ganadería de traspatio).

Métodos de colecta.- Se utilizaron distintos tipos de trampa de caída cebadas (colocadas al azar) y muestreos complementarios que se describen a continuación:

- Trampa excremento superficie: Bote de plástico de 1 litro de capacidad, enterrado a nivel del suelo, cebado con 150 gr de excremento fresco de vaca. El cebo se coloca en una media de nylon, en la parte superior del bote. Dentro del recipiente se vacían 250 ml de agua con detergente sin olor. En cada localidad se dispusieron 40 trampas que permanecieron 24 h y 84 trampas similares que se mantuvieron por dos periodos de 12 horas para distinguir entre actividad diurna (0600 h a 1800 h) y nocturna (1800 to 0600 h).
- Trampa carroña superficie. Bote igual al anterior cebado con 150 gr de calamar situado en la parte superior dentro de un recipiente perforado. Igual número de réplicas que en el caso anterior.

- Trampa excremento o carroña fondo. Bote igual a los anteriores, cebado con 150 gr de excremento humano o la misma cantidad de calamar colocado sobre una capa de tierra en el fondo del bote. 20 réplicas con excremento expuesto 24 hs; 20 réplicas con calamar igual tiempo.
- Necrotrampa permanente (NTP 80) descrita por Morón y Terrón, 1984. Cebada con calamar, permaneció 30 días. Cuatro trampas por localidad.
Las trampas de los tres primeros tipos se protegieron para evitar la inundación por lluvia.

Todas las capturas se realizaron en la época de lluvias (junio-octubre) de tres años sucesivos (1994-1996), ya que en la temporada de secas el número de especies y de individuos disminuye notablemente.

Realizamos además dos experimentos independientes para probar el efecto de la cobertura vegetal y de la presencia del ganado en la abundancia de los escarabajos capturados. Para probar el efecto de la cobertura colocamos en el RRM un transecto con 10 mojones de aproximadamente 500 ml, separados 25 m, bajo la sombra y 10 mojones bajo la radiación solar directa. Para precisar la influencia que en el RRM podía tener la presencia o no de ganado en el momento del muestreo, colocamos un transecto, semejante al descrito anteriormente, pero en dos fragmentos, uno donde entra el ganado y otro donde no se presenta.

Finalmente, se colocaron en cada localidad dos cebos de excremento humano y dos de calamar, cada uno sobre una superficie de papel. Se contaron los especímenes que llegaron a los cebos cada hora, durante dos días en el RRM y durante tres días en Jalcomulco.

Para saber hasta que punto la suma de los resultados obtenidos con todos los sistemas de captura corresponde a una riqueza estimada, se construyeron para cada localidad curvas de acumulación de especies, utilizando los modelos de dependencia lineal y de Clench (Soberón y Llorente, 1993) y se hicieron los estimados correspondientes mediante el programa SIGMA-STAT 2.0 (Jandel Corporation, 1995) (Fig. 1).

Los resultados de las capturas corresponden a un muestreo de la diversidad puntual (diversidad alfa) para las condiciones específicas señaladas en este texto. No se registraron todas las especies que pueden obtenerse en una colecta ampliada a otras condiciones. Lo anterior es especialmente relevante en Jalcomulco, en donde en las tierras agrícolas del fondo del valle existen especies que no se encuentran en la ladera muestreada y viceversa.

Análisis de los datos.- En cada localidad se registró el número de especies (S), el número de individuos (N) y se calculó la biomasa por especie, secando 10 individuos a 120 °C durante 48 horas y pesándolos con una balanza analítica.

Para conocer los cambios en la composición y estructura del gremio de los Scarabaeinae en presencia o ausencia de un recurso alimentario nuevo (excremento vacuno) se efectuaron los análisis que a continuación se indican.

a) Se elaboraron curvas de dominancia-diversidad para comparar la distribución de la biomasa entre las especies.

b) Utilizando el programa Statistical Ecology (Ludwig y Reynolds, 1988) se calculó el índice de similitud de Jaccard entre las dos localidades y las siguientes medidas de diversidad: el índice de dominancia de Simpson, los números de Hill y la relación modificada de Hill (ver Magurran, 1988). Para el cálculo de éstos índices se utilizó la biomasa en lugar del número de individuos para así obtener una imagen más próxima a la real.

c) Usando el programa Statistica (StatSoft, 1991) se estimó el coeficiente de concordancia W de Kendall (Siègel y Castellan, 1995) entre las abundancias de las especies comunes a los dos sitios (las 10 especies más abundantes). Para encontrar que especies son las responsables de las diferencias, se utilizó una tabla de contingencia de 10 x 2 (sp. x sitio), para el análisis de los residuales estandarizados resultantes de la prueba.

d) Se realizó un análisis del reparto de los recursos ecológicos dentro del gremio Scarabaeinae, siguiendo a Halffter y Favila (1993) y tomando en cuenta:

1) La segregación alimentaria: Proporción de generalistas: que son los individuos que fueron colectados tanto en copro como en necrotrampas, en un porcentaje menor al 80% por tipo de trampa. Proporción de especialistas: que son los individuos que fueron colectados en el 80% o más de las ocasiones en uno de los dos tipos de cebo: en excremento (coprófagos estrictos) o en carroña (necrófagos estrictos).

2) Las formas de relocalización del alimento: proporción de cavadores y rodadores,

3) La segregación temporal: proporción de especies nocturnas y diurnas.

4) La segregación espacial: proporción de especies asociadas al bosque vs especies heliófilas asociadas a los espacios sin árboles.

5) La segregación por tamaño: proporción de especies grandes: de 17.82 a 27.64 mm; proporción de especies medianas: de 8.78-17.81 mm y proporción de especies pequeñas: de 3.93 a 8.77 mm.

Para realizar comparaciones estadísticas entre la equidad de los dos sitios trabajados, la relación modificada de Hill fue sometida al procedimiento de *jack-knifing* (Magurran, 1988). Los resultados obtenidos se sometieron a una prueba de normalidad evaluando el ajuste de la distribución del índice mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov (Siegel y Castellan, 1995). La media de los valores obtenidos con esta prueba es una mucho mejor estimación del índice en la comunidad muestreada (Magurran, 1988).

RESULTADOS

Se colectaron en total 3,493 Scarabaeinae de 18 especies: 1,314 individuos de 15 especies en Jalcomulco y 2,179 individuos de 14 especies en el RRM (Fig. 1a, b). La biomasa total en Jalcomulco fue casi 6 veces menor que en el RRM (Cuadro 1). A nivel especies (tomando únicamente en cuenta presencia o ausencia) se encontró una similitud importante (75.86%) entre las dos localidades.

Las curvas de dominancia-diversidad muestran que la distribución de la biomasa entre las especies es semejante en ambas localidades (Fig. 2), aunque en Jalcomulco la dominancia fue menor (Cuadro 2).

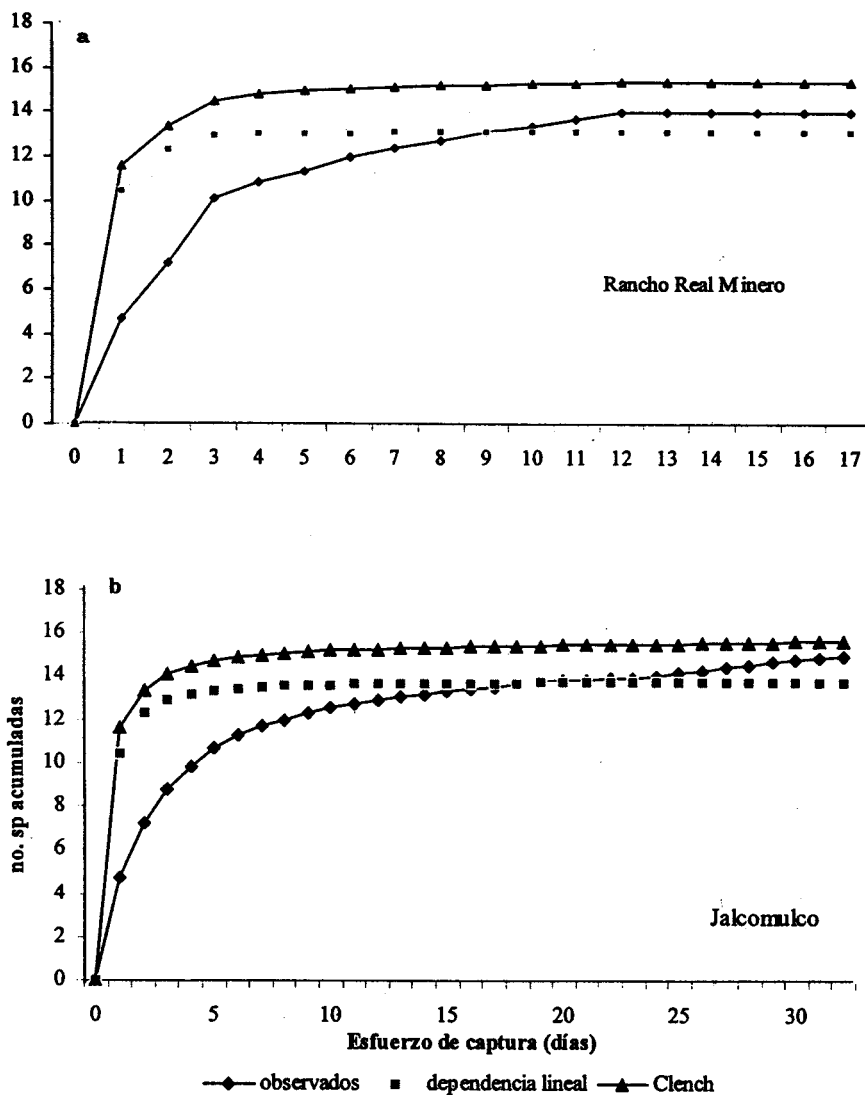


Fig. 1. Curvas de acumulación de especies. Las unidades de captura expresan el esfuerzo total y se calcularon considerando tanto las capturas con trampas como las colectas directas. a) Rancho Real Minero. Modelo de Clench $R^2=93.2$, $p<0.0001$; modelo de dependencia lineal $R^2=96.1$, $p<0.001$. b) Jalcomulco. Modelo de Clench $R^2=91.2$, $p<0.001$; modelo de dependencia lineal $R^2=97.4$, $p<0.0001$.

Cuadro 1. Comparación de la abundancia y biomasa de las especies de escarabajos coprófagos en los sitios de estudio.

Sitio	Jalcomulco		Real Minero	
	Num. de ind.	Biomasa (mg)	Num. de ind.	Biomasa (mg)
<i>Onthophagus batesi</i>	3	48.6	13	210
<i>Onthophagus hoepfneri</i>	75	159.75	64	136.32
<i>Dichotomius amplicollis</i>	19	3344	89	15664
<i>Uroxys boneti</i>	74	86.58	32	37.44
<i>Canthidium puncticolle</i>	0	0	13	250.9
<i>Phanaeus tridens</i>	0	0	23	3611
<i>Phanaeus endymion</i>	6	768	0	0
<i>Coprophanaeus pluto</i>	0	0	23	8533
<i>Coprophanaeus telamon</i>	1	381	3	1143
<i>Sisyphus mexicanus</i>	31	750.2	0	0
<i>Canthon cyanellus</i>	379	8451.7	1037	23125.1
<i>Canthon indigaeus chevrolati</i>	1	36.2	1	36.2
<i>Canthon zuninoi</i>	89	445.89	0	0
<i>Canthon moroni</i>	1	5.05	0	0
<i>Canthon leechi</i>	510	2565.3	140	704.2
<i>Canthon femoralis</i>	13	274.3	1	21.1
<i>Deltochilum gibbosum</i>	98	41748	0	0
<i>Deltochilum lobipes</i>	0	0	645	274770
<i>Deltochilum scabriusculum</i>	14	4648	95	31540
Total	1314	63.712.57	2179	359782.86

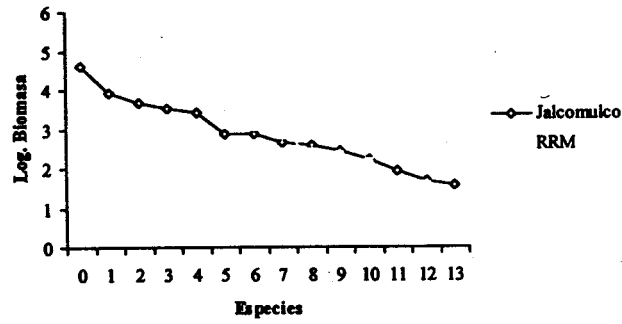


Fig. 2. Curvas de dominancia-diversidad basadas en biomasa en los dos sitios de estudio.

Cuadro 2. Comparación de las medidas de diversidad obtenidas en los sitios de estudio.

	Jalcomulco	Real Minero
<i>Basados en abundancias</i>		
N_0		15
R_1		1.95
R_2		0.414
H'		1.726
χ		0.251
N_1		5.618
N_2		3.986
E_s		0.647
<i>Basados en biomasa</i>		
N_0		15
R_1		1.266
R_2		0.594
H'		1.249
χ		0.457
N_1		3.486
N_2		2.188
E_s		0.478

Con base a sus frecuencias, el número de especies dominantes en Jalcomulco fue de cuatro ($N_2=3.99$): *Canthon (Glaphyrocantion) leechi* (Martínez, Halfiter y Halfiter) 1964 (38.81%), *Canthon cyanellus cyanellus* Le Conte, 1859 (28.84%), *Deltochilum gibbosum sublaeve* Bates, 1887 (7.46%) y *Canthon (Glaphyrocantion) zuninoi* Rivera y Halfiter, 1999 (6.77); mientras en RRM fue de tres ($N_2=3.09$): *Canthon cyanellus* (47.59%), *Deltochilum lobipes* Bates, 1887 (29.6%) *Canthon (Glaphyrocantion) leechi* (6.42%). En Jalcomulco las especies dominantes representaron el 81.88% de las frecuencias totales y en RRM el 83.61%. En relación con la biomasa en Jalcomulco dominaron dos especies ($N_2=2.18$): *Deltochilum gibbosum* (65.52%) y *Canthon cyanellus* (13.26%) y en RRM dos especies ($N_2=1.67$): *Deltochilum lobipes* (76.37%) y *Deltochilum scabriusculum scabriusculum* Bates, 1887 (8.77%). En la primera localidad las especies dominantes representaron el 78.78% de la biomasa total y en la segunda el 85.14%. Es interesante que las especies dominantes, tanto en individuos como en biomasa, son todas especies rodadoras.

En relación con la estructura funcional del gremio en las dos localidades, las gráficas incluidas en la Figura 3 señalan en Jalcomulco una mayor proporción de especies de bosque y de especies no cavadoras. Sin embargo, al aplicar pruebas estadísticas encontramos que las diferencias en los valores de las medianas de ambos grupos no son lo suficientemente grandes ni entre el número de especies heliófilas o asociadas a bosque ($X^2=0.4505$, $p=0.5938$), ni en la biomasa de las especies heliófilas ($T=41.5$, $p=0.165$), ni en sus frecuencias ($T=44.5$, $p=0.318$) para excluir la posibilidad de que las diferencias encontradas sean resultado del azar (véase Fig. 3A). En cuanto a la relocalización del alimento, en el RRM el 57.14% de las especies capturadas son cavadoras y en Jalcomulco sólo el 40% (ver Fig. 3B). Sin embargo, las diferencias en el número de especies cavadoras y rodadoras entre las dos localidades no son significativas ($X^2=0.4505$, $p=0.5814$), tampoco lo son sus frecuencias ($T=90$, $p=0.273$), ni su biomasa ($T=86.5$, $p=0.174$).

En relación con las preferencias alimentarias en el RRM se colectó 50% de especies coprófagas, 28.57% de especies necrófagas y el 21.43% de especies generalistas. En Jalcomulco se colectaron el 46.66% de especies coprófagas, el 33.33% de necrófagas y el 20% de generalistas (Fig. 3C). Propusimos que los cambios en la oferta alimentaria (ganado en el RRM) no debían afectar a los Scarabaeinae necrófagos, por lo que el número y frecuencia de éstos debían ser similares en ambas localidades. Nuestros resultados apoyan esta hipótesis ya que se colectaron en Jalcomulco cinco especies de necrófagos y en el RRM cuatro especies y no se encontraron diferencias significativas entre las frecuencias de necrófagos en las dos localidades ($T=36.5$, $p=0.699$), ni en sus biomásas ($T=37.0$, $p=0.818$).

Con respecto a la proporción en tamaños, en Jalcomulco las especies de las tres categorías propuestas se encontraron en la misma proporción (33.33%) y en el RRM dominaron las especies grandes (42.86%) (ver Fig. 3D). En Jalcomulco, sin tomar en cuenta a los necrófagos, encontramos sólo una especie cavadora, coprófaga, grande: *Dichotomius amplicollis* (Harold) 1869 (1.5% del total colectado). En el RRM las especies coprófagas grandes representan el 5.13%: *D. amplicollis* (4.08%) y *Phanaeus tridens* Laporte, 1840 (1.055%). Las proporciones de especies nocturnas y diurnas fueron semejantes en el RRM y en Jalcomulco dominaron las especies diurnas (Fig. 3E).

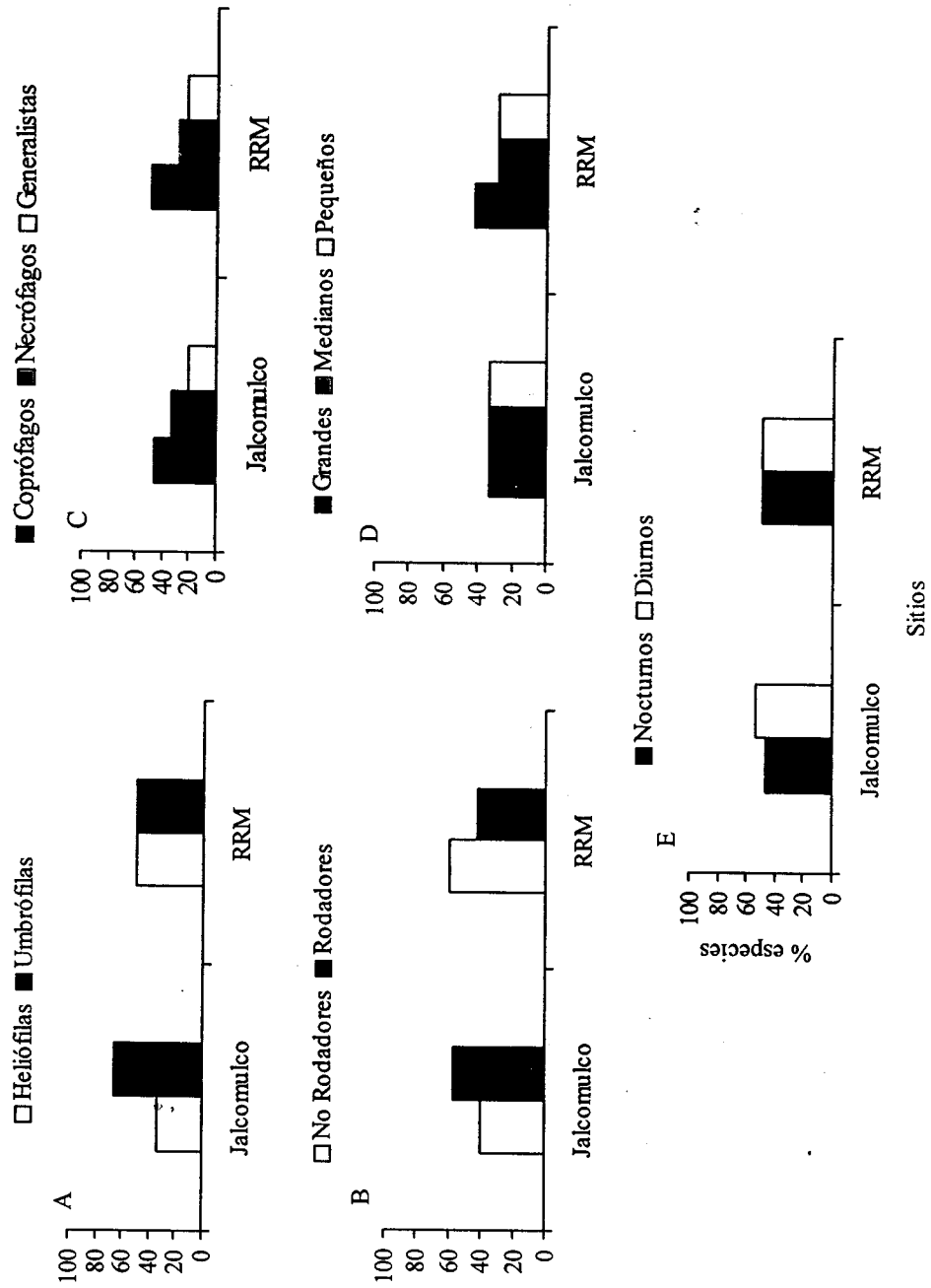


Fig. 3. Estructura del gremio Scarabaeinae en los dos sitios de estudio: A) segregación espacial, B) relocación del alimento, C) segregación

Esperábamos encontrar una mayor biomasa en el RRM, con una concentración de la misma en pocas especies. En Jalcomulco la biomasa total fue de 63,712.57 mg y en el RRM de 359,782.9 mg (el 83.61% de la biomasa se debió a tres especies). Con respecto a la frecuencia en número de individuos de cada especie, encontramos una mayor equidad en Jalcomulco (ver Cuadro 2). Como resultado del procedimiento Jack-knife, se obtuvieron los siguientes estimadores de la equidad (basada en la biomasa): para Jalcomulco=0.6566714 y para RRM=0.715442. Al realizar una comparación entre las equidades de los dos sitios trabajados, no se encontraron diferencias significativas entre ellas ($T=238.0$, $p=0.228$).

Según las comparaciones hasta aquí señaladas, existen muchas similitudes en la estructura y diversidad del gremio de Scarabaeinae en Jalcomulco y RRM, ya que las posibles diferencias no fueron detectadas con las pruebas estadísticas generales que comparan las medias o las medianas de los grupos. Por lo anterior hicimos un análisis de las frecuencias en las dos localidades usando el coeficiente de concordancia de Kendall. En esta prueba únicamente trabajamos con las 10 especies compartidas más abundantes. Como resultado encontramos diferencias significativas en las frecuencias de estas 10 especies (W de Kendall= 0.00327, $p=0.05081$). Las especies responsables de las diferencias y que son indicadoras de la presencia de ganado en RRM o que por el contrario se asocian a condiciones de mayor cobertura vegetal, según el análisis de residuales de la tabla de contingencia son: *Uroxys boneti* Pereira y Halffter, 1961; *Canthon cyanellus*, *Canthon (G.) femoralis* Chevrolat, 1834; *Deltochilum gibbosum*, *Deltochilum lobipes* y *Deltochilum scabriusculum* (significativamente asociadas con los fragmentos de bosque) y *Onthophagus hoepfneri* Harold, 1869; *Dichotomius amplicollis*, and *Canthon (G.) leechi* (asociadas con áreas abiertas y a la presencia de ganado).

Como resultado de los experimentos independientes, no encontramos diferencias significativas en la cantidad de individuos capturados en relación con la presencia de ganado ($T = 137.0$, $p = 0.511$), pero el número de individuos capturados sí fue significativamente diferente en relación con la cobertura vegetal ($T= 132$, $p= 0.044$). Los mojones colocados atrajeron a 49 individuos de 6 especies (incluyendo las tres especies heliófilas mencionadas anteriormente) en las áreas abiertas y sólo 3 individuos de dos especies bajo la sombra. Lo anterior nos hace reflexionar que aunque hay excremento de vaca dentro del bosque en el RRM, solamente aquellos mojones que por azar son depositados en zonas a las que llega la luz del sol son preferentemente colonizados por las especies heliófilas asociadas al excremento vacuno.

Ante la respuesta negativa a los planteamientos de la hipótesis inicial, realizamos una ampliación de las localidades en examen (además de las dos ya estudiadas, seis adicionales) siempre dentro del mismo paisaje del centro de Veracruz. Las nuevas localidades, como las dos primeras, corresponden a un área en la que la vegetación original fue el bosque tropical caducifolio. Se escogieron localidades con distinto grado de conservación de la cubierta arbórea (un reflejo de la intensidad de la intervención humana), con o sin ganado vacuno. Los datos se presentan en el Cuadro 3.

Cuadro 3. Características principales de las localidades muestreadas en Veracruz central.

Localidades	Altitud (m)	Comunidad	perturbación			Ganado		Especies de Scarabaeidae	
			baja	media	alta	si	no	Heliófilas	Umbrófilas
Jalcomulco	450	Bosque tropical caducifolio	x				x	4	11
Rancho Real Minero	240	Bosque tropical caducifolio		x		x		6	8
Otates	480	Bosque tropical subcaducifolio		x			x	3	7
Cerro del Metate	30	Bosque tropical caducifolio			x		x	5	5
Cerro León	700	Bosque tropical caducifolio		x			x	3	5
Cerro Gordo	900	Bosque tropical caducifolio			x		x	5	4
Laguna verde	20	Potrero arbolado			x	x		13	5
Rancho los Vázquez	60	Potrero			x	x		8	0

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La comparación cuantitativa y cualitativa de las diversidades, así como de la estructura de los gremios, muestra que hay muchas más similitudes que diferencias entre Jalcomulco y RRM. El hecho de que los dos lugares tengan como cubierta vegetal un bosque tropical caducifolio, aún cuando esté modificado, es mucho más importante que la muy notable diferencia en la oferta de alimento.

La poca respuesta a la sobre oferta de alimento y por el contrario la asociación con el grado de cobertura arbórea, lleva a los planteamientos hechos inicialmente por Halfiter y Matthews (1966): en condiciones tropicales (especialmente en América) es el grado de cubierta arbórea el parámetro de la comunidad que más influye en el gremio de Scarabaeinae. Lo anterior lleva a pensar que una parte importante de los Scarabaeinae del trópico americano constituyen faunas evolucionadas en los bosques. Por lo tanto son un excelente grupo para evaluar la fragmentación y modificación de este tipo de comunidades.

En el paisaje de bosques caducifolios y subcaducifolios fragmentados y alterados, intercalados con pastizales, característico del centro de Veracruz, se encuentra un total de 29 especies de Scarabaeinae (Cuadro 4). Puntualmente (diversidad alfa) el número de especies varía entre 8 y 18 (promedio 11) (Cuadro 3). Jalcomulco (15 especies) y RRM (14 especies) quedan dentro de los lugares con mayor número de especies. El número de 29 especies es, sin embargo, muy inferior al que se encuentra en el área más próxima donde existe selva tropical lluviosa: Los Tuxtlas, Veracruz.

En esta área, entre selva, ecotonos y pastizales se encuentran 32 especies (Morón y Blackaller, 1997) y por lo menos sabemos de cinco más en proceso de descripción. Los datos de cuatro lugares con bosques tropicales de Colombia reunidos por Escobar (1997) se parecen a los del centro de Veracruz, varían entre 18 y 22 especies. El gran salto está al comparar con Amazonia *sensu lato*: 60 especies en Leticia, Colombia (Howden y Nealis, 1975); 54 en un paisaje de Ecuador; 64 en Vaupés, Colombia; 74 en Tambopata, Perú; y 97 en el Parque Nacional Noel Kempff Mercado, Bolivia, con una riqueza máxima puntual-diversidad alfa de 64 especies (Forsyth *et al.*, 1998).

En el Cuadro 3 resulta evidente que la presencia de ganado va asociada con un mayor número de especies de escarabajos heliófilos. En el mismo cuadro puede verse que el número de estas especies es mayor (y proporcionalmente el número de especies asociadas a bosque menor) cuando además de introducir el ganado se ha quitado una parte muy importante o toda la cubierta arbórea. Por el contrario, cuanto menor es la perturbación, mayor es el número de especies asociadas al bosque, independientemente de la presencia o no de ganado.

Con objeto de ampliar la comparación de la cubierta vegetal vs la oferta de alimento como elemento principal que condiciona la biodiversidad de Scarabaeinae, confrontamos RRM con Laguna Verde, esta última localidad estudiada por Halffter *et al.* (1992). Ambas localidades son próximas, tienen la misma historia biogeográfica y presentan las mismas condiciones macroecológicas, pero en Laguna Verde el proceso de sustitución del bosque por pastizales ganaderos es mucho más intenso que en el RRM. En Laguna Verde sólo quedan árboles aislados y algunos reducidos manchones de árboles especialmente en los lugares de mayor pendiente. Es decir, si Jalcomulco y RRM tienen semejante la cubierta arbórea y distinta la oferta de alimento, RRM y Laguna Verde tienen semejante la oferta de alimento y distinta la cubierta arbórea (aunque en Laguna Verde hay más ganado). En Laguna Verde hay 20 especies de Scarabaeinae (18 citadas por Halffter *et al.*, 1992, más dos especies invasoras- véase más adelante) y en el RRM hay 14. En Laguna Verde se han perdido algunos de los elementos del bosque que existen en RRM, pero se han ganado más especies heliófilas.

Si comparamos la lista de especies de los dos lugares (Laguna Verde en Halffter *et al.* 1992), destaca la presencia en Laguna Verde de una serie de especies coprófagas (importantes en número y biomasa), asociadas en el México Tropical con el excremento vacuno, pero sobre todo escarabajos heliófilos (de lugar sin sombra forestal continua). Varias de las especies más importantes de este tipo no existen en RRM. Son las dos especies introducidas en los Estados Unidos y que han invadido México: *Digitonthophagus gazella* (Fabricius) 1787 y *Euoniticellus intermedius* (Reiche) 1849 (véase Montes de Oca y Halffter, 1998), más *Copris lugubris* Boheman, 1858, *C. incertus* (Say) 1835, *Dichotomius colonicus* (Say) 1835, *Phanaeus scutifer* Bates, 1887 y *Onthophagus landolti texanus* Schaeffer, 1914. (*E. intermedius* ha llegado recientemente, 1994, a RRM, pero sólo a los caminos principales, sitios muy soleados donde no hay árboles).

Por el contrario en el RRM subsisten varias especies de escarabajos de bosque además de las de este mismo origen compartidas con Laguna Verde. Son *Uroxys boneti* y *Canthon (G.) femoralis*. Todo lo anterior señala que a pesar de que en las dos localidades se encuentra excremento vacuno, las diferencias en la cubierta vegetal son la característica que determina las diferencias más importantes en la fauna de Scarabaeinae. Lo anterior a pesar de que las diferencias en vegetación

entre los dos lugares no son extremas: RRM tiene un bosque aclarado y perturbado para la ganadería; en los listados de Laguna Verde han quedado incluidas colectas en remanentes forestados.

Un estudio en detalle de la distribución de los Scarabaeinae dentro de RRM acentúa la importancia de la cubierta forestal. Así, aparte de que no se presentan una serie de especies típicamente heliófilas que como hemos señalado si existen en Laguna Verde, otras especies como *Canthidium (E.) puncticolle* Harold, 1868; *Phanaeus tridens* y *Canthon indigaceus chevrolati* Harold, 1868; sólo se colectan en aquellos lugares donde el sol llega al suelo, pero no existen o hay muy escasos ejemplares en los lugares con sombra. De estas tres especies, las dos primeras no existen y la tercera es muy escasa (Cuadro 1) en Jalcomulco, lugar donde las especies heliófilas son muy escasas.

Estas diferencias marcadas que podemos asociar a la cubierta vegetal, también se han encontrado en Colombia (Departamento de Tolima) en un paisaje con semejanzas al del centro de Veracruz, paisaje compuesto de potreros y zonas de recuperación natural, con remanentes de bosque sobre cerros aislados. En este paisaje, Escobar (1997) encontró un total de 22 especies. El bosque contiene el mayor número de especies: 20, de las cuales 12 son exclusivas. En los potreros desaparecen un buen número de especies de Scarabaeinae rodadores. En otra parte de Colombia, en un paisaje de montaña cuya vegetación madura es un bosque pluvial premontano, comparando los Scarabaeinae de bosque primario, bosque secundario y potreros, Escobar y Medina (1996) encontraron un total de 17 especies, de las cuales 13 están en los potreros, pero sólo tres son exclusivas de éstos.

Hanski (1989) sintetizando la información publicada hasta ese momento señala que pequeños fragmentos aislados de bosque tropical tienen menos riqueza en especies de Scarabaeinae y pueden carecer de las especies grandes. Ninguna de las dos cosas ocurren en nuestros dos puntos de estudio. Consideramos que por varias razones: 1) Hanski se refiere a fragmentos de selva tropical lluviosa, tipo de vegetación cuya fauna de Scarabaeinae (y posiblemente de otros muchos grupos) sufre mucho más el cambio que cuando se trata de bosques tropicales más secos, como los de nuestro paisaje en estudio. 2) A pesar de los cambios y fragmentaciones, los remanentes forestales en el centro de Veracruz siguen teniendo una cierta interconexión. 3) La incorporación a los fragmentos de bosque de especies heliófilas, fenómeno que como hemos señalado es importante en RRM.

Para comparar nuestros estudios relacionando cobertura forestal y oferta de alimento con biodiversidad, el mejor punto de referencia es el conjunto de trabajos realizados en el sur de Francia por el Dr. Jean-Pierre Lumaret y colaboradores (Universidad de Montpellier). Estos estudios analizan la influencia simultánea de cubierta vegetal y oferta de alimento sobre la fauna de Scarabaeoidea coprófagos: Scarabaeinae, Aphodiinae y Geotrupinae (véase última contribución y síntesis en Kadiri *et al.* 1997). La relación en Europa entre comunidades y Scarabaeoidea es exactamente la contraria a la que se presenta en Veracruz centro: la fauna de bosque es muy pobre y con muy pocas especies propias; por el contrario, en las praderas con ganado (ovejas, vacas) la fauna es muy rica.

Según Kadiri *et al.* (1997) en la mayor parte de los casos la cubierta arbórea juega un papel de filtro, no dejando pasar más que un pequeño número de individuos pertenecientes a especies ubicuistas que viven fundamentalmente en medios abiertos. En estas condiciones en las que los bosques tienen una representación empobrecida de la fauna de Scarabaeoidea coprófagos de las

praderas, una mayor disponibilidad de recursos tróficos en el bosque se traduce en un rápido aumento en el número de individuos y biomasa, y en un más lento incremento del número de especies. Esta situación es totalmente distinta a la del centro de Veracruz y en general América Tropical) en donde la fauna de bosque es mucho más rica y hay una fauna propia, distinta, de lugares insolados. En las condiciones de Veracruz centro el aumento de recursos alimentarios dentro del bosque se traduce en un incremento en el número de individuos, pero afecta muy poco a la composición en especies. Por el contrario modificar la cubierta arbórea si va a influir drásticamente sobre la composición en especies. A diferencia de lo que señalan Kadiri *et al.* (1997) para Europa, es la cubierta arbórea y no la disponibilidad de alimento la que determina la composición en especies de la fauna de Scarabaeoidea coprófagos (Véanse comentarios sobre colonización de nuevos recursos en pastizales por especies tropicales forestales en Hanski y Cambefort, 1991:359).

El tipo de diferencias que encontramos entre los dos lugares estudiados, Laguna Verde y otros sitios incluidos en el Cuadro 3, corresponden a la heterogeneidad del paisaje de la parte baja de Veracruz central. El bosque tropical caducifolio o subcaducifolio original no ha sido cambiado a un solo tipo de formación, sino a una gama de comunidades que integran un paisaje en parches en el que sobreviven especies características del bosque junto con especies asociadas a ambientes abiertos. No todas en el mismo lugar (como lo ilustran los sitios estudiados), pero si integrando una rica diversidad gamma característica del paisaje en conjunto (Cuadro 4).

El propósito de este trabajo es examinar que pasa con la biodiversidad (utilizando los Scarabaeinae como grupo indicador) en paisajes tropicales, originalmente cubiertos de bosque; cuando se presentan modificaciones que no son forzosamente totales. Es decir, cuando la acción del hombre lleva a un paisaje altamente heterogéneo. Hemos visto que el tipo de cambio más importante es aquel que afecta a la cubierta vegetal, lo que coincide con la conclusión de Lobo *et al.* (1998) de que el elemento más importante como condicionante de actividad en los Scarabaeinae es la radiación solar.

En las áreas tropicales donde la vegetación natural eran bosques, el cambio actúa sobre los Scarabaeinae (y seguramente muchos otros grupos) en dos sentidos: 1) Afecta la sobrevivencia de las especies características del bosque. 2) Favorece la expansión de especies heliófilas tanto nativas del paisaje como extrañas.

En una región donde la perturbación (no la destrucción total) del bosque tropical caducifolio y subcaducifolio es tan antigua, como en el centro de Veracruz, es muy difícil encontrar un lugar en que podamos asegurar que no hay (o ha habido) perturbación humana. La historia de los bosques tropicales en el centro de Veracruz es interesante e ilustrativa. El desmonte total para desarrollar pastizales destinados a la cría de ganado cebú es un fenómeno de este siglo. Pero la ganadería se remonta al siglo XVI. Por otra parte, en el centro de Veracruz existía antes de la conquista española una muy importante población indígena que entre otras actividades agrícolas practicaba el sistema de roza, tumba y quema. Todo lo anterior nos lleva a pensar que en Veracruz ha existido un paisaje heterogéneo, de parchés, dinámico, desde hace muchos años (Para un análisis de la evolución del paisaje en Veracruz véase Guevara *et al.* 1997; Guevara *et al.*, 1998; para un análisis del desarrollo de la ganadería véase Barrera-Bassols, 1992; Skerritt, 1992). Este tipo de paisaje explica dos hechos

curiosos claramente señalados por los datos de este trabajo: el alto número de especies heliófilas, pero también la sobrevivencia a nivel paisaje de una rica fauna de bosque.

En las condiciones de América Tropical los elementos heliófilos son mucho más importantes en un área como el centro de Veracruz (en la que las modificaciones del paisaje vienen de antiguo) que en las grandes extensiones de bosques lluviosos. En estas últimas la destrucción del bosque tiene un efecto muy drástico sobre una fauna de Scarabaeinae compuesta casi exclusivamente por especies adaptadas al bosque (véase Howden y Nealis, 1975; Klein, 1989). Pero aún en estas condiciones (bosque tropical lluvioso) al desmontar cobran importancia algunas especies heliófilas que no se colectaban en el interior del bosque y que son especies de ecotono o de las sabanas y lugares abiertos que aparecen en áreas de bosque como respuesta a condiciones edáficas (véase Halffter *et al.* 1992; Escobar, 1997; Escobar y Medina, 1996).

La composición en especies de cada localidad del paisaje heterogéneo de las partes bajas del centro de Veracruz, muestra diferencias que dependen en primer término del grado de continuidad de la cubierta arbórea. Cuanto más continua es esta cubierta, mayor el número de especies de bosque que sobreviven y menor el número de especies heliófilas. En ambos sentidos: disminución de especies de bosque, aumento de especies heliófilas, hay un gradiente Jalcomulco-Rancho Real Minero(RRM)-Laguna Verde. El aumento en la oferta de alimento que supone la presencia de ganado vacuno determina un incremento en el número de individuos y en la biomasa (esta es la diferencia más importante entre Jalcomulco y RRM), pero tiene una influencia menor en la composición en especies.

En Veracruz central las comunidades en que domina el pastizal y el ganado vacuno son para los Scarabaeinae comunidades no saturadas, en las que existe sólo un aprovechamiento parcial de los nuevos recursos (el estiércol vacuno). Esta no saturación se pone de manifiesto en la facilidad con que estas comunidades son colonizadas por especies invasoras heliófilas y adaptadas al excremento vacuno como *Digitonthophagus gazella* y *Euoniticellus intermedius* (véase Montes de Oca y Halffter, 1998), también en el rápido incremento de las poblaciones de especies heliófilas nativas. Por el contrario en Veracruz, como en general en América Tropical, las comunidades de los bosques tropicales son comunidades saturadas, donde todos los recursos son rápidamente aprovechados (véase Hanski, 1989).

Es interesante la abundancia (véase Cuadro 1) de tres especies de rodadores necrófagos: *Canthon cyanellus cyanellus*, *Deltochilum gibbosum* y *D. scabriusculum* en Jalcomulco y RRM, pero especialmente en la última localidad. También *Coprophanaeus pluto* (Harold) 1863, cavador necrófago, es característico de RRM. Podemos asociar esta abundancia a que en los bosques tropicales hay una cantidad de mamíferos muy superior a la que existe en los bosques templados. Más pequeños vertebrados, más carroña (Hanski 1989). Lo anterior sin excluir el uso de otros recursos, como artrópodos muertos. Por otra parte, la posible abundancia de pequeños mamíferos (excrementos pequeños) sería la explicación de la importante presencia de pequeños Scarabaeinae (ver Cuadro 1) en Jalcomulco.

Cuadro 4. Lista de especies de escarabajos coprófagos en Veracruz central (0-900 msnm.).

1. *Onthophagus batesi* Howden y Cartwright, 1963
2. *Onthophagus hoepfneri* Harold, 1869
3. *Onthophagus landolti texanus* Schaeffer, 1914
4. *Onthophagus igualensis* Bates, 1887
5. *Onthophagus schaefferi* Schaeffer, 1914
6. *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787)
7. *Copris incertus* (Say, 1835)
8. *Copris lugubris* Boheman, 1858
9. *Dichotomius amplicollis* (Harold, 1869)
10. *Dichotomius clonicus* (Say, 1835)
11. *Uroxys boneti* Pereira y Halfiter, 1961
12. *Canthidium (E.) puncticolle* Harold, 1868
13. *Phanaeus endymion* Harold, 1863
14. *Phanaeus tridens tridens* Laporte, 1840
15. *Phanaeus scutifer* Bates, 1887
16. *Coprophanaeus telamon corythus* Harold, 1863
17. *Coprophanaeus pluto* (Harold, 1863)
18. *Euoniticellus intermedius* (Reiche, 1849)
19. *Sisyphus mexicanus* Harold, 1863
20. *Eurysternus mexicanus* Harold, 1869
21. *Canthon (G.) femoralis* Chevrolat, 1834
22. *Canthon (G.) leechi* (Martínez, Halfiter y Halfiter, 1964)
23. *Canthon (G.) zuninoi* Rivera y Halfiter, 1999
24. *Canthon (G.) moroni* Rivera y Halfiter, 1999
25. *Canthon (C.) indigaceus chevrolati* Harold, 1868
26. *Canthon (C.) cyanellus cyanellus* Le Conte, 1859
27. *Deltochillum (H.) gibbosum sublaeve* Bates, 1887
28. *Deltochillum lobipes* Bates, 1887
29. *Deltochillum (D.) scabriusculum scabriusculum* Bates, 1887

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Dr. Rogelio Macías su ayuda en los análisis estadísticos, al M. en C. Gonzalo Castillo sus comentarios sobre la vegetación de la región estudiada y al M. en C. Rafael Sánchez y a la Dra. Carmen Huerta por su valiosa ayuda durante el trabajo de campo. El Dr. Jorge López Portillo, nos hizo atinados e importantes comentarios. El desarrollo de este trabajo ha sido posible gracias al apoyo de los siguientes proyectos CONABIO: Parámetros para medir la biodiversidad y su cambio: II Etapa. Desarrollo de Ejemplos (FB532/K038/97) y Parámetros para medir la biodiversidad y su cambio: III Etapa. Consolidación de métodos (U030/2000). El American Museum of Natural History, a través de la beca Theodore Roosevelt, otorgó apoyos para los gastos de trabajo de campo al segundo autor.

LITERATURA CITADA

- Barrera-Bassols, N. 1992. El impacto ecológico y socioeconómico de la ganadería bovina en Veracruz [pp. 79-114]. In E. Boege and H. Rodríguez (Eds.). *Desarrollo y medio ambiente en Veracruz*. CIESAS-Golfo, Instituto de Ecología, A.C. y Fundación Friedrich Ebert, -Xalapa, México.
- Brown, K. S. y G. G. Brown. 1992. Habitat alteration and species loss in Brazilian forest [pp. 119-142]. In T. C. Whitmore y J. A. Sayer (Eds.). *Tropical Deforestation and Species Extinction*. Chapman and Hall. London.
- Castillo-Campos, G. 1995. Ecología del paisaje del municipio de Jalcomulco, Veracruz. Tesis de Maestría (inérita). Facultad de Ciencias, UNAM, División de Estudios de Posgrado, México.
- Connell, J. H. 1975. Some mechanism producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments [pp. 460-490]. In M. L. Cody and J. M. Diamond (Eds.). *Ecology and evolution of communities*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Escobar, F. 1997. Estudio de la comunidad de coleópteros coprófagos (Scarabaeidae) en un remanente de bosque seco al norte del Tolima, Colombia. *Caldasia* 19 (3): 419-430.
- Escobar, F. y C. A. Medina. 1996. Coleópteros coprófagos (Scarabaeidae) de Colombia: Estado actual de su conocimiento [pp. 93-116]. In G. Andrade, G. Amat-García and F. Fernández (eds.). *Insectos de Colombia: estudios escogidos*. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales-Centro Editorial Javeriano, Bogotá, Colombia.
- Forsyth, A.B., S. Spector, B. Gill, F. Guerra y S. Ayzama. 1998. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) of Parque Nacional Noel Kempff Mercado. In T. J. Killeen and T. S. Schulenberg (Eds.). *A biological assessment of Parque Nacional Noel Kempff Mercado, Bolivia*. RAP Working Papers 10: 181-216 + 368-372. Conservation International, Washington, D.C.
- Guevara S., J. Laborde, D. Liesenfeld y O. Barrera. 1997. Potrerros y ganadería [pp. 43-58]. In E. González-Soriano, R. Dirzo y R. C. Vogt (Eds.) *Historia natural de Los Tuxtlas*, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Guevara S., J. Laborde y G. Sánchez. 1998. Are isolated remnant trees in pastures a fragmented canopy. *Selbyana* 19 (1): 34-43
- Halfpter, G. 1998. A strategy for measuring landscape biodiversity, *Biology International* 36:3-17.
- Halfpter, G., M. E. Favila y V. Halfpter. 1992. A comparative study of the structure of the scarab guild in mexican tropical rain forest and derived ecosystems. *Folia Entomológica Mexicana* (84): 131-156.
- Halfpter, G. y M. E. Favila. 1993. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera), an animal group for analyzing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rain forest and modified landscapes. *Biology International* 27: 15-21.
- Halfpter, G. y E. G. Matthews. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana* (12-14): 1-312.
- Hanski, I. 1989. Dung Beetles [pp. 489-511]. In H. Lieth and M. J. Werger (Eds.). *Tropical rain forest ecosystems*. Elsevier Science Publishers B.V. Amsterdam, Netherlands.
- Hanski, I. y I. Cambefort. 1991. *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Holloway, J. D., A. H. Kirk-Spriggs y Chey Vun Khen. 1992. The response of some rain forest insect groups to logging and conversion to plantation. *Philosophical Transactions Royal Society*, London B, 335:425-436.

- Howden, H. F. y V. G. Nealis. 1975. Effects of clearing in a tropical rain forest on the composition of coprophagous scarab beetle fauna (Coleoptera). *Biotropica* 7: 77-83.
- Jandel Corporation. 1995. Sigma Stat for Windows version 2.0.
- Kadiri, N., J. M. Lobo y J. P. Lumaret. 1997. Conséquences de l'interaction entre préférences pour l'habitat et quantité de ressources trophiques sur les communautés d'insectes coprophages (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Acta Oecologica* 18 (2): 107-119.
- Klein, B. C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia. *Ecology* 70 (6): 1715-1725.
- Lobo, J. M., J. P. Lumaret y P. Jay-Robert. 1998. Sampling dung beetles: effects of abiotic factors and farm practices. *Pedobiologie* 42: 252-266.
- Ludwing, J. A. and J. F. Reynolds. 1988. *Statistical ecology*. John Wiley and Sons, New York.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Majer, J. D. y G. Beeston. 1996. The Biodiversity Integrity Index: An illustration using ants in Western Australia. *Conservation Biology* 10 (1): 65-73.
- Montes de Oca, E. y G. Halffter. 1998. Invasion of Mexico by *Euoniticellus intermedius* (Reiche): reflections on the expansion of introduced dung beetle species (Coleoptera: Scarabaeidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 33: 37-45.
- Morón, M. A. y J. Blackaller. 1997. Melolonthidae y Scarabaeidae [pp. 227-234]. In E. González Soriano, R. Dirzo y R. Vogt (Eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Morón, M. A. y R. Terrón. 1984. Distribución altitudinal de los insectos necrófilos en la Sierra Norte de Hidalgo, México. *Acta Zoológica Mexicana* (3): 1-47.
- Murphy, D. D. 1989. Conservation and confusion: Wrong species, wrong scale, wrong conclusion. *Conservation Biology* 3(1):82-84.
- Santos Filho, P. S. 1995. Fragmentação de habitats: Implicações para conservação *in situ*. [pp. 365-393]. In: F. A. Esteves (ed.). *Oecologia Brasiliensis*. Volúmen 1. UFRJ, Rio de Janeiro.
- Shure, D. J. y D. J. Phillips. 1991. Patch size of forest openings and arthropod populations. *Oecologia* 86: 325-334.
- Siegel, S. y N. J. Castellan, Jr. 1995. *Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta*. Trillas, Mexico.
- Skerritt, D. 1992. La ganadería en el centro del estado de Veracruz [pp. 125-130]. In E. Boege and H. Rodríguez (Eds.). *Desarrollo y Medio Ambiente en Veracruz*. CIESAS-Golfo, Instituto de Ecología, A.C. and Fundación Friedrich Eber, Xalapa, México.
- Soberón, J. y J. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, 7, 480-488.
- StatSoft. 1991. *CSS. Statistica handbook*, vol. 1. StatSoft Inc. Tulsa, Oklahoma.

Recibido: 25.Enero.2001

Aceptado: 6.Marzo.2001

En: *Tópicos sobre Coleoptera de México*. Navarrete-Heredia, J.L., H.E. Fierros-López y A.Burgos-Solorio (Eds.). 2001. Universidad de Guadalajara-Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Guadalajara, México.