



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**ANÁLISIS DE LA COMUNIDAD DE
ESCARABAJOS COPRÓFAGOS DE VILLA
DE COS, ZACATECAS, MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

PRESENTA:

VIRIDIANA LIZARDO BRISEÑO

ASESOR:

M. EN C. IVÁN CASTELLANOS VARGAS



2012



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

HOJA DE DATOS DEL JURADO

1. Datos del Alumno

Lizardo
Briseño
Viridiana
492 923 6778
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
408088879

2. Datos del tutor

M. En C.
Iván Israel
Castellanos
Vargas

3. Datos del sinodal 1

Dr.
Juan José
Morrone
Lupi

4. Datos del sinodal 2

Dr.
Santiago
Zaragoza
Caballero

5. Datos del sinodal 3

Dra.
María Guadalupe
Barajas
Guzmán

6. Datos del sinodal 4

M. En C.
Paulina
Cifuentes
Ruiz

7. Datos del trabajo escrito

Análisis de la comunidad de escarabajos coprófagos de Villa de Cos, Zacatecas, México.
61 pp
2012

—Pero, ¿cómo se te ha ocurrido irte hasta los dioses montado en un escarabajo?

—Las fábulas de Esopo dicen que es el único animal alado capaz de haber llegado hasta ellos.

(Aristófanes, “La Paz”, 421 a.C.)

*A mi **mamá**. Porque aún estás aquí, presente en cada paso que doy.*
*A mi **papá** y a mi **hermana**. Porque son lo que más quiero en este mundo.*
*A mi **familia**, toda todita, por ser tan unida, bonita e inigualable.*
*A **Diana**, a **Olivia** y a **César**. Porque los quiero tanto, porque son mi otra familia.*

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al *Taller de Ecología Terrestre y Manejo de Recursos Bióticos* por que, tanto profesores como alumnos, aportaron críticas y comentarios que enriquecieron este trabajo. Sobre todo agradezco por sus comentarios a **M. en C. Irene Pisanty Baruch**, **Bio. Concepción Martínez Peralta** e **M. en C. Israel Gustavo Carrillo Ángeles** que leyeron tantas veces las diferentes versiones del escrito. A los miembros de mi Jurado: **Dr. Juan José Morrone Lupi**, **Dr. Santiago Zaragoza Caballero**, **Dra. Guadalupe Barajas Guzmán** y **M. en C. Paulina Cifuentes Ruíz**. Especialmente a mi asesor **M. en C. Iván Israel Castellanos Vargas** por creer en esta tesis, permitir que llevara a cabo un proyecto de planeación tan complicada, por interesarse en el grupo de estudio, por ir hasta allá para apoyarme en campo, por su paciencia y por ayudarme a madurar como ecóloga.

A **Olivia Tabares Mendoza**, **Ixchel González Ramírez**, **Eduardo Ismael Dávalos**, **Ma. Guadalupe Dávalos**, **Pablo Casas Ortega**, **Gonzalo Lizardo Méndez** y **Pedro Lizardo Méndez** por su ayuda en campo y a **Sergio Daniel Bañuelos García** por su apoyo en la ciudad. En verdad su valentía es admirable por enfrentar una tarea tan escatológica.

A quienes me guiaron en el camino de la entomología: **M. en C. Arturo García Gómez** porque él logró que me interesara de verdad en los insectos y a **M. en C. Cristina Mayorga** por sus enseñanzas en la Colección Entomológica del Instituto de Biología mientras realizaba el servicio social.

A mi familia, en especial, a mis abuelos **Luz María Méndez Flores** y **Gonzalo Lizardo Ulloa**, por proporcionarnos techo, alimento y transporte; por ser un ejemplo a seguir, por todo su apoyo, por tantas cosas que me han enseñado y siempre estar allí. A mi papá **Gonzalo Lizardo Méndez** por apoyarme durante toda mi vida, permitirme ser bióloga, por ir al campo, por interesarse en mis insectos y ser tan inteligente, interesante y chido. A mi hermana **Paloma Lizardo Briseño** por ayudarme a hacer las trampas, tolerar mis ausencias y alegrarme la vida.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	7
ABSTRACT.....	8
1. INTRODUCCIÓN	
1.1.Importancia de los coleópteros Scarabaeidae en los ecosistemas terrestres	9
1.2.Estudios de Scarabaeidae en México	10
1.3.Caracterización de las zonas áridas	11
1.4.Justificación y objetivos	13
2. HISTORIA NATURAL DE SCARABAEIDAE	
2.1.Morfología	14
2.2.Sistemática.....	15
2.3.Distribución geográfica y patrones de diversidad	15
2.4.Ecología y patrones de anidamiento	16
3. SITIO DE ESTUDIO	
3.1.Localización geográfica y topografía.....	18
3.2.Clima y precipitación	19
3.3.Vegetación y suelo	20
4. MATERIALES Y MÉTODOS	
4.1.Captura e identificación de Scarabaeidae.....	21
4.2.Estructura de la comunidad de Scarabaeidae	23
4.3.Caracterización del tipo de disturbio	25
4.4.Análisis de datos	26
5. RESULTADOS	
5.1.Abundancia	28
5.2.Riqueza	30
5.3.Diversidad	34
5.4.Similitud	35
5.5.Patrones de anidamiento.....	37
5.6.Efecto de la permanencia de la trampa con su cebo	39
5.7.Disturbio	41
6. DISCUSIÓN.....	43
6.1.Particularidades de los sitios	44
6.2.Temporalidad.....	47
6.3.Similitud	48
6.4.Estimación de riqueza y esfuerzo de muestreo	50
6.5.Disturbio	51
6.6.Críticas y perspectivas.....	53
7. CONCLUSIONES.....	56
LITERATURA CITADA	57

RESUMEN

Debido a la acumulación de excretas que ocasiona, la actividad ganadera es una de las fuentes de disturbio más importantes en ambientes áridos. Así ocurre en Villa de Cos, Zacatecas, cuyo territorio posee varios tipos de matorrales xerófilos y se dedica principalmente a la explotación pecuaria, pero carece de estudios faunísticos y ecológicos sobre escarabajos coprófagos. En este trabajo se analiza el efecto de la temporalidad y el sitio sobre los atributos de la comunidad de escarabajos coprófagos (riqueza, diversidad, abundancia y composición) en seis sitios y tres temporadas de muestreo. Además se caracterizaron los factores de disturbio en cada uno de los sitios y se ordenaron a partir de un índice de disturbio obtenido con un análisis de componentes principales lo que permitió correlacionar el disturbio con los atributos de la comunidad. Usando trampas de caída cebadas con excremento humano, se capturaron 5,356 escarabajos y 22 especies, siendo *Canthon humectus* la más abundante, seguido por *Saprinus sp*, *Boreocanthon sp* y *Onthophagus sp*. Hubo un efecto significativo del sitio, la fecha y la interacción sitio x fecha sobre la riqueza y abundancia de la comunidad de coprófagos, en cambio la diversidad no fue afectada por el sitio. Después de ser ordenados a partir del índice de disturbio, los sitios más abundantes y con mayor riqueza obtuvieron los valores extremos de disturbio. Las cuatro especies más abundantes se vieron afectadas por el índice de disturbio, pero este no tuvo efecto sobre la riqueza ni la diversidad, se concluye que el disturbio no modifica la comunidad en un patrón identificable. Sin embargo, la vegetación y suelo proporcionan microhábitats que determinan la comunidad de escarabajos y los gremios predominantes mientras que las lluvias determinan la abundancia y riqueza

ABSTRACT

Due of the dung accumulation that involves, cattle breeding is one of the most important sources of disturbance in arid environments. This applies to Villa de Cos, Zacatecas, whose territory includes several types of xerophytic bushlands and it's principal economical activity is livestock farming, but lacks of faunistical and ecological studies on dung beetles. This study analyzes the effect of temporality and place on the community (Species richness, diversity, abundance, and composition) in six places and three sample dates. In addition we characterize the disturbance factors en each place and ordered them by a disturbance index obtained with a principal components analysis that let us correlate the disturbance with the community attributes. Using pit-fall traps baited with human dung, we captured 5,356 beetles and 22 species, being *Canthon humectus* the most abundant, followed by *Saprinus* sp, *Boreocanthon* sp and *Onthophagus* sp. There was a significant effect of the place, date, and interaction of factors on abundance and species richness but the place did not affect the diversity. After the ordination by disturbance index, the most abundant and the richest places obtained the extreme values of disturbance. The four most abundant species were affected by disturbance index, but this did not have effect on the species richness nor diversity, it is concluded that the disturbance does not change the community in an identifiable pattern. On the other hand, vegetation and soil provides microhabitats which determinate the dung beetle community and the predominant guilds whereas the rains determinate abundances and species richness.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Importancia de los coleópteros Scarabaeidae en los ecosistemas terrestres

Una de las consecuencias directas del pastoreo es la acumulación de estiércol de mamíferos domésticos en la superficie del suelo. Actualmente esto se ha convertido en un serio problema en muchos ecosistemas áridos y semiáridos (Schowalter, 2006), pues la persistencia de excretas inmoviliza la materia orgánica y una fracción importante de minerales (Lumaret y Martínez, 2005).

Los insectos responsables de la fragmentación del excremento pertenecen a la familia Scarabaeidae (Gullan y Cranston, 2005). Su actividad es fundamental cuando existe una gran abundancia de estiércol de ganado vacuno (Lumaret y Martínez, 2005), aunque también pueden fragmentar excremento de equinos, ovinos, cabras, venados, monos, cerdos, perros y humanos (Morón y Terrón, 1988). La importancia de la comunidad de estos escarabajos radica en que ayudan a mantener el funcionamiento del ecosistema mediante la dispersión de semillas y el reciclaje de nutrientes (Nichols *et al.*, 2008). Esto lo hacen al distribuir horizontal y verticalmente la materia orgánica al mezclarla con el suelo, mejorando de esta forma la estructura del suelo, la aireación, la capacidad de almacenamiento de nutrientes y disminuyendo la pérdida de humedad (Acuña-Soto, 2004). Los nutrientes liberados por la actividad de los escarabeidos son aprovechados por las plantas de modo que aumenta la productividad primaria (Nichols *et al.*, 2008), por ejemplo, sin ellos, los pastizales se convertirían en manchones sin valor nutritivo (Verdú *et al.*, 2007). Debido a sus hábitos de alimentación y anidamiento, funcionan como reguladores de las poblaciones de moscas hematófagas y detritívoras (Nichols *et al.*, 2008). Estos dípteros se distinguen por los daños que causan a la salud de los animales domésticos y del hombre, no sólo por constituir plagas muy molestas, sino por el efecto directo ocasionado a sus huéspedes al alimentarse de sangre o por su capacidad de transmitir organismos patógenos (Martínez y Lumaret, 2006).

La familia Scarabaeidae ha sido propuesta repetidamente como un grupo útil para el inventario y el monitoreo de la biodiversidad debido a que posee todas las características de un taxón focal: muestreo fácil y estandarizado, fácil identificación taxonómica, amplia distribución geográfica, un intervalo de respuestas al cambio ambiental o al disturbio, correlación con otros taxa, importancia ecológica y económica (Spector, 2006). McGeoch *et al.*, (2002) propusieron a la familia Scarabaeidae como parámetro para evaluar respuestas biológicas difíciles de precisar directamente por abarcar un intervalo amplio de respuestas ecológicas. Algunas cuestiones sobre las que se han desarrollado las investigaciones ecológicas realizadas sobre las comunidades coprófilas son: 1) la variación de la composición faunística a medida que se modifican las condiciones físico-químicas del excremento, 2) las asociaciones entre fauna coprófaga y macrohábitats o tipo de vegetación, 3) las asociaciones entre fauna coprófaga y tipo de excremento, 4) la variación espacial de la estructura de las comunidades y 5) la actividad diaria de vuelo, entre muchas otras (Lobo, 1992).

1.2. Estudios de Scarabaeidae en México

En México se ha logrado un avance significativo sobre el conocimiento de la familia Scarabaeidae en los últimos 30 años. Hasta ahora se han documentado aproximadamente 82 géneros y 514 especies (CONABIO, 2008), que representa el 1.84% de la diversidad mundial. Sin embargo, aún no se dispone de claves al nivel de especie para todas las subfamilias registradas en el país (Morón, 2006); La coleopterofauna que habita el eje neovolcánico transversal que comprende la Zona de Transición Mexicana, se ha estudiado desde 1974 (Morón, 2006). En contraste, la provincia del Altiplano Mexicano ha sido poco explorada y no se dispone de suficientes registros para la familia (Morón, 2006). Por ejemplo, en la Sierra de Durango, se reportaron ocho especies, de las cuales cinco se consideran abundantes en esa área (Anduaga, 2004). En la región de Zacatecas, se han registrado 70 especies de Coleoptera (Llorente-Bousquets y Ocegueda, 2008), de las cuales, poco más de una decena están

identificadas y listadas (CONABIO, 2008). Para el altiplano y la familia Scarabaeidae, se esperarían pocas especies y dominancia de rodadores diurnos, que es el patrón general para ambientes áridos (Kohlman, 1991).

1.3. Caracterización de las zonas áridas

La mayoría de las zonas áridas se encuentran en el Centro o en la Costa Oeste de los continentes, entre los 15 y 35° Norte y Sur aunque se puede extender hasta los 55° N de latitud (McGinnies, 1979). En esta zona, el aire caliente del Ecuador se eleva, se enfría y eventualmente desciende, aumentando su temperatura y su capacidad de retener agua. Esto resulta en una humedad atmosférica muy baja que impide la precipitación. Los ambientes áridos son diversos en términos de sus paisajes, suelos, flora, fauna, balance de agua y actividades humanas, pero su característica en común es la aridez (que el potencial de evapotranspiración es mayor a la precipitación). La aridez tiene tres causas generales que actúan individualmente o en combinación. Una de estas causas es la falta de humedad oceánica en la región por la topografía o la distancia, la segunda es la formación de masas de aire secas y estables que resisten a las corrientes convectivas y por último, pueden ser resultado de la falta de sistemas que proveen el movimiento ascendente del aire, que es necesario para la precipitación (McGinnies, 1979).

En la América tropical alrededor de 1.5 millones de hectáreas son afectadas por climas muy secos que moldean el cinturón árido peri-caribeño (Díaz, 2001). Para el caso particular de México, los climas tipo B (secos) cubren la mayor parte del territorio, predominando sobre todo en la mitad septentrional, el Altiplano, en las Planicies Costeras Noroccidental y Nororiental y en Baja California (Rzedowski, 2006). En particular, la aridez en el Altiplano Mexicano se debe a la situación geográfica respecto a la franja subtropical de alta presión; a la orientación general de las sierras que lo limitan y que

lo aíslan de los mares; y a su continentalidad, es decir, los océanos se encuentran a una distancia mayor de 400 km (Vidal-Zepeda, 2005).

Las zonas áridas y semiáridas del centro-norte del país son importantes, ecológica y productivamente, por ser aptas para la ganadería extensiva, el aprovechamiento de fauna silvestre y la recolección de frutos vegetales (Echavarría-Chairez *et al.*, 2006). En el Altiplano Mexicano existen actualmente más de 5 millones de hectáreas dedicadas a la explotación pecuaria extensiva, en donde se practica el pastoreo continuo de bovinos, ovinos, caprinos y equinos. Actualmente, la diversidad de estas zonas está en riesgo debido al crecimiento de la población, al sobrepastoreo, la introducción de especies exóticas, las actividades agrícolas, la deforestación y al cambio climático global (Lemons, 2003), estos agentes reducen los escasos recursos y afectan negativamente los servicios ecosistémicos.





El pastoreo puede clasificarse como un factor de disturbio biótico (Sousa, 1984) que ocasiona efectos negativos como la simplificación de la arquitectura y de la composición de la vegetación, además de la destrucción de nichos alimenticios específicos, afectando la diversidad de insectos que dependen de esas estructuras (Kruess y Tschardtke, 2002).

1.4. Justificación y objetivos

El municipio de Villa de Cos, Zacatecas, ubicado en el Altiplano Mexicano, presenta un clima árido altamente estacional y una de las principales actividades económicas es la ganadería extensiva. Este tipo de ambientes tiene una baja tasa de descomposición microbiana debido a la baja humedad ambiental, por lo que el papel de los macrodetritívoros es fundamental acelerar para el reciclaje de nutrientes y su importancia aumenta cuando se tiene un disturbio constante causado por el sobrepastoreo.

Se conoce muy poco sobre la coleopterofauna de la región; el presente trabajo representa un aporte significativo para el conocimiento de la diversidad, no sólo del municipio, sino de todo el estado. Con esto se tendrán bases para investigaciones futuras sobre la condición ecológica de la región y datos que podrán ser utilizados para un mejor manejo de la zona por parte de los ganaderos, pues el grupo ofrece características que permiten evaluar respuestas biológicas ante el deterioro ambiental o disturbio.

Por estas razones se planteó el presente estudio con el objetivo de describir la comunidad de escarabajos estercoleros y evaluar los factores que influyen sobre ésta en distintos hábitats representativos del municipio de Villa de Cos, Zacatecas. Asimismo se plantean como objetivos particulares los siguientes:

-  Analizar el efecto de la temporalidad y del sitio sobre los atributos de la comunidad.
-  Conocer los patrones de anidamiento en los sitios de muestreo.
-  Caracterizar los factores de disturbio en cada uno de los sitios de muestreo.
-  Correlacionar los factores de disturbio con los atributos de la comunidad.

2. HISTORIA NATURAL DE SCARABAEIDAE

2.1. Morfología

Los organismos de la familia Scarabaeidae Latreille, 1802 son conocidos como “escarabajos peloteros, rodadores o escarabajos del excremento”. Se caracterizan por tener las antenas lameladas, formadas por once artejos, de los cuales los tres últimos forman una maza laminar o arrosetada. El clípeo está completamente fusionado con la frente y el labro queda oculto bajo el clípeo. Sus patas son de tipo caminador, excavador y su fórmula tarsal es 5-5-5 (en ocasiones pueden faltar los tarsos anteriores y las uñas en todas las patas) (Figura 1). El color puede ser negro, azul, verde, pardo, amarillo o rojo, a veces iridiscente, metálico, brillante o contrastado con marcas oscuras. Es frecuente el dimorfismo sexual acentuado (Morón y Terrón, 1988).

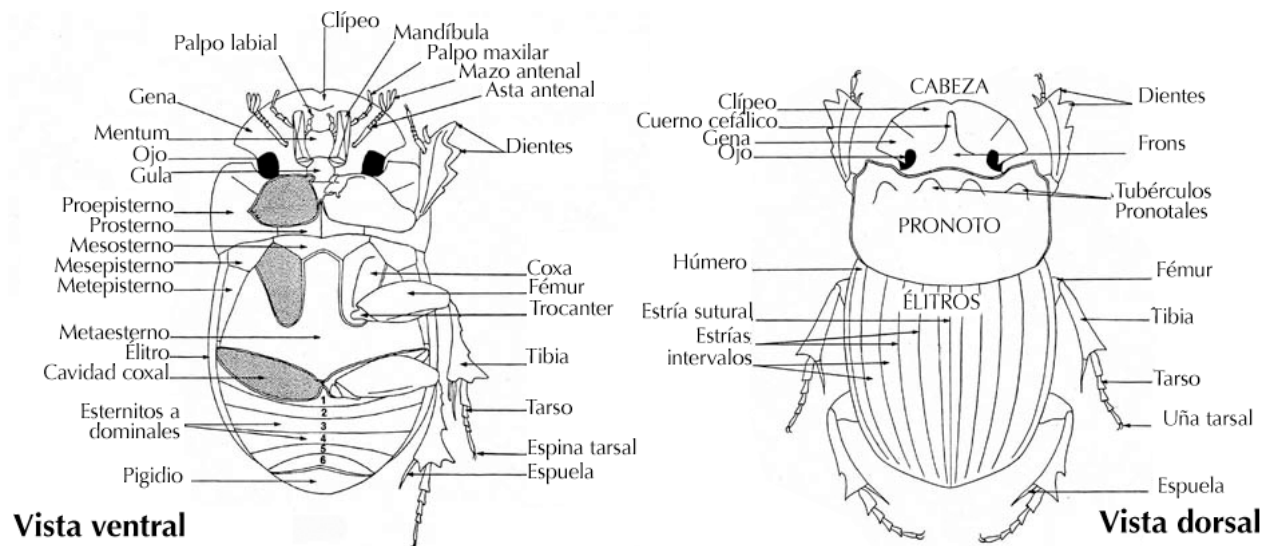


Figura 1. Vista dorsal y ventral de un escarabeido. Modificado de Vaz-de-Mello et al., 2011.

2.2. Sistemática

La familia Scarabaeidae es parte de la superfamilia Scarabaeoidea dentro del suborden Polyphaga, uno de los cuatro subórdenes en que se divide Coleoptera (Lawrence y Newton, 1995). La familia Scarabaeidae incluye aproximadamente el 8% de todos los coleópteros (Footitt y Adler, 2009), el 91% de todos los scarabaeoideos, lo que constituye cerca de 27,800 especies en todo el mundo (Ratcliffe y Jameson, 2005). Según la clasificación de Lawrence y Newton (1995), y la reconocida por el Sistema Integrado de Información Taxonómica (SIIT, 2003), la familia presenta 13 subfamilias, de las cuales sólo Aphodiinae y Scarabaeinae son coprófagas (Halffter y Edmonds, 1982). Este par de subfamilias incluye 6,850 especies de todo el mundo ($\approx 22\%$ de los scarabaeoideos y 25% de Scarabaeidae; Ratcliffe y Jameson, 2005). Recientemente se compiló el conocimiento taxonómico de los géneros y subgéneros de la subfamilia Scarabaeinae del nuevo mundo, con el fin de que los ecólogos, conservacionistas y taxónomos puedan identificar a los sujetos de sus estudios (Vaz de Mello *et al.*, 2011).

2.3. Distribución geográfica y patrones de diversidad

Los scarabaeinos tienen una distribución cosmopolita, con comunidades de múltiples especies en todos los continentes (Spector, 2006). Su distribución geográfica se podría dividir en dos tribus australes (Canthonini y Dichotomiini) y una buena representación en el hemisferio boreal entre las que destacan Coprini y Onthophagini (Martín-Piera y López-Colón, 2000).

Scarabaeidae es una familia esencialmente tropical con origen gondwanico (Davis y Scholtz, 2001). Su distribución actual y la similitud interregional de la composición taxonómica se debe a tres principales eventos: 1) dispersiones antes de la fragmentación de Gondwana, 2) expansiones globales intermitentes desde Afro-Eurasia entre Mioceno y Pleistoceno y 3) el gran intercambio faunístico entre Norteamérica y Sudamérica que ocurrió desde el Plioceno hasta el presente.

Las especies de Scarabaeidae del Altiplano se originaron en Sudamérica y migraron en el Oligo-Mioceno. Invadieron la zona y se adaptaron a los desiertos, pastizales y bosques templados existentes en el Mioceno Plio-Pleistoceno. Algunos géneros representativos son *Melanocanthon*, *Boreocanthon*, *Phanaeus* y *Canthon* (Cambefort, 1991a). Actualmente los cambios inducidos por el hombre han desempeñado un papel importante en la distribución cambiante de las especies (Doube *et.al*, 1991). Las causas principales de esto han sido la modificación del uso de suelo y cambio climático, sumado a la introducción de especies exóticas: en las últimas décadas cerca de 100 especies han sido intencionalmente introducidas en Australia, Nueva Caledonia, Puerto Rico, Hawaii y Norteamérica (Cambefort, 1991a).

Según Kohlman (1991), en pastizales abiertos y templados del norte existen aproximadamente 20 especies de escarabajos del estiércol y el número incrementa a 120 especies en pastizales tropicales. Al igual que la riqueza, la composición cambia dramáticamente con la latitud, desde una completa dominancia de *Aphodius* en regiones templadas del norte, a una mezcla más variada en los trópicos (Kohlman, 1991).

2.4. Ecología y patrones de anidamiento

En la familia Scarabaeidae los fenómenos adaptativos al excremento como fuente alimenticia se han manifestado con mayor intensidad (Lobo, 1992). El excremento de mamíferos es utilizado por los escarabajos coprófagos de dos maneras diferentes: se alimentan del líquido rico en microorganismos encontrado en éste y usan el material más fibroso para criar a sus larvas (Nichols *et al.*, 2008). Existen tres hitos en las tendencias evolutivas que ha experimentado la dieta de los escarabeidos: 1) cambio de dieta de detrito de grano grueso a detrito de grano fino, 2) evolución del comportamiento nidificador y 3) el cambio de saprofagia a coprofagia (Martín-Piera y López-Colón, 2000).

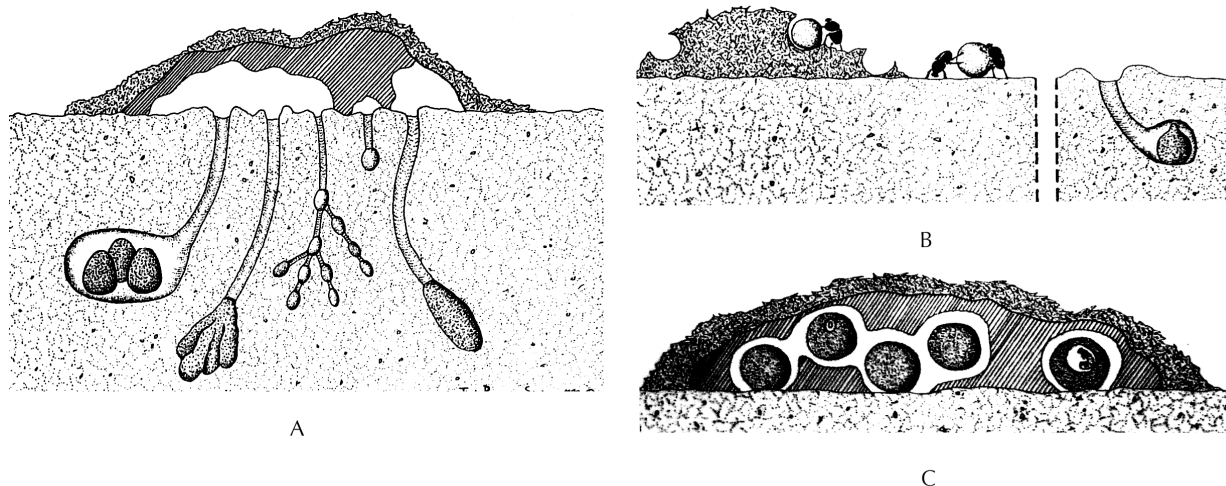


Figura 2. Patrones de anidamiento de Scarabaeidae según Bornemissza (1976). A) Paracóprida, B) Telecóprida y C) Endocóprida. (Tomada de Martín-Piera y López-Colón, 2000)

El rasgo más peculiar de las Scarabaeidae es el anidamiento en el excremento y los complejos patrones que existen en este comportamiento. La clasificación más difundida y simple para la subfamilia Scarabaeinae fue propuesta por Bornemissza (1976) basada en la localización del nido en relación al excremento, distinguiendo 3 tipos: paracópridos, endocópridos y telecópridos (Figura 2).

Los paracópridos escarban túneles directamente debajo del excremento para anidar en ellos y llevar el recurso al nido donde forman las bolas y depositan los huevecillos. Los endocópridos anidan dentro de la excreta y los telecópridos forman bolas para rodarlas lejos de la excreta para depositarlas en o bajo el suelo. Existe un cuarto patrón, el cleptoparasitismo, dónde se utilizan las reservas almacenadas por otros escarabeidos para su alimentación o reproducción (Martín-Piera y López-Colón, 2000). Sin embargo, existen variaciones a estos patrones; Halffter y Edmonds (1982) han descrito hasta siete patrones diferentes de anidamiento agrupados según el tipo de aprovisionamiento de la larva, localización y complejidad del nido, disposición, protección y manipulación de las masas o bolas-nido, localización de la cámara de incubación, cooperación entre los parentales y existencia o no de cuidados maternos.

3. SITIO DE ESTUDIO

3.1. Localización geográfica y topografía

El municipio de Villa de Cos se localiza en el noreste del Estado de Zacatecas, sus coordenadas geográficas extremas son: al Norte N 24° 00'; al Sur N 22° 58'; al Este W 102° 28'; al Oeste W 102° 44' (Sifuentes y Ortega, 2009) (Figura 3).

Tiene una altitud promedio de 1990 m y se ubica dentro de la Mesa Central (Hernández-Silva, 1979). El terreno es plano casi en su totalidad, principalmente en la Zona Norte, que forma parte de la región semidesértica del Estado y únicamente por el este y el oeste se encuentran algunas elevaciones (Velázquez-Bobadilla, 2007). Se encuentra ubicado dentro de la región hidrológica de "El Salado". En la región sólo existen dos pequeños arroyos que corren de oeste a este, además existen varias lagunas pequeñas y estacionales (Hernández-Silva, 1979).

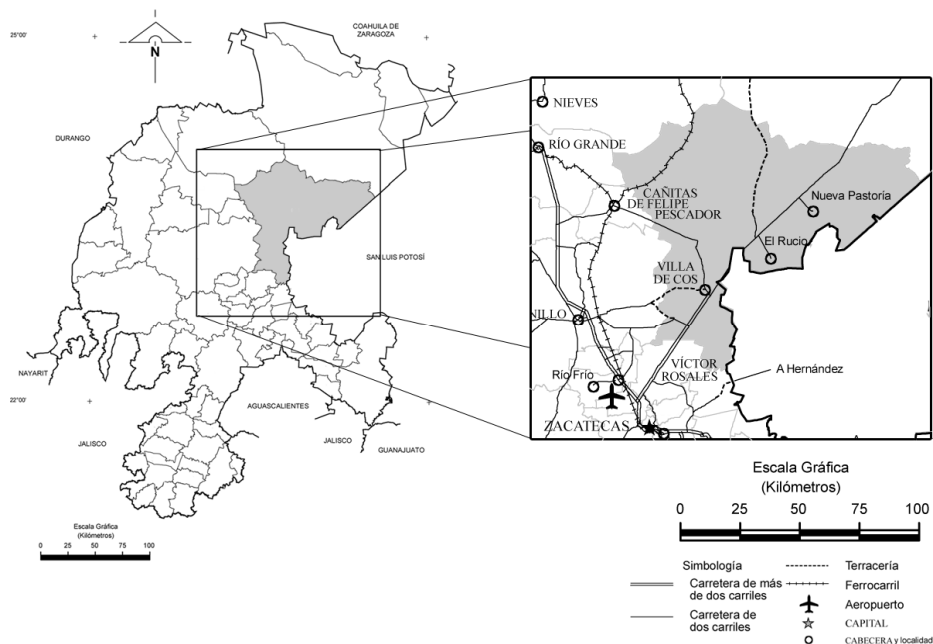


Figura 3. Mapa de la ubicación del municipio de Villa de Cos en el estado de Zacatecas.

3.2. Clima y precipitación

Presenta un clima BSwK (seco semiárido con lluvias en verano), con una temperatura media de 16°C y la precipitación media anual es de 300 a 400 mm (Sifuentes y Ortega, 2009; SPP, 1981). Las lluvias se presentan en julio y agosto, siendo marzo el mes más seco (Figura 4).

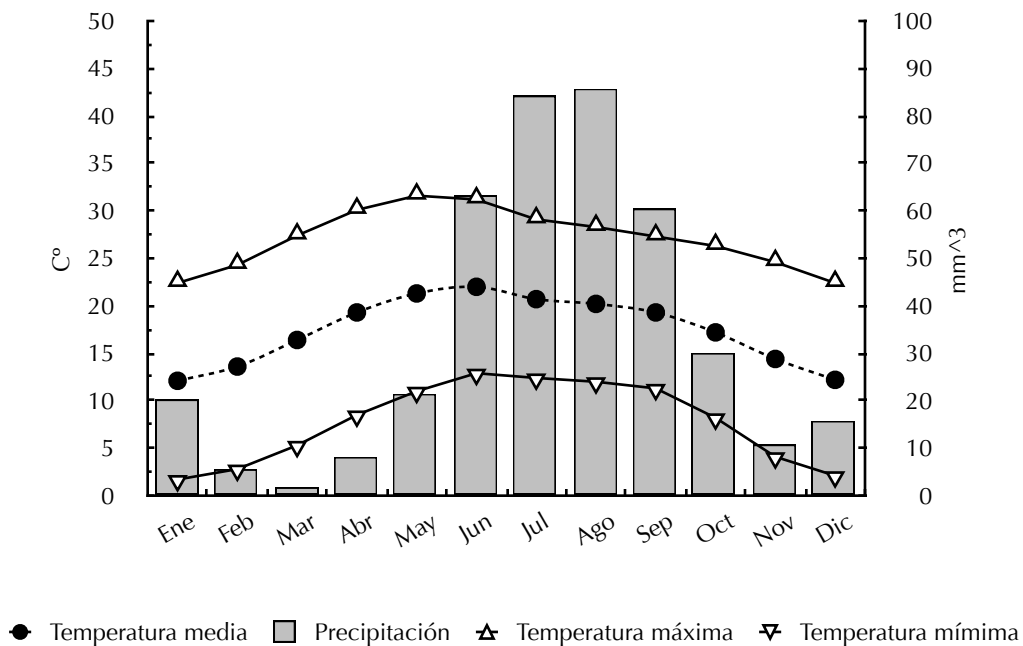


Figura 4. Climograma de Köppen del municipio de Villa de Cos, proporcionada por la Red de Monitoreo Agroclimático del Estado de Zacatecas (INIFAP)

3.3. Vegetación y suelo

La vegetación presente es matorral xerófilo de tipo micrófilo, rosetófilo (SPP, 1981) e inerme perennifolio, que es una agrupación pura o mezclada con el matorral espinoso, predominante en toda la zona de estudio, constituida principalmente por una agrupación uniforme de *Larrea tridentata* (Hernández-Silva, 1979). Del área total del municipio, el 51% es matorral xerófilo, 1.32% es pastizal y 22% del suelo tiene uso agrícola, siendo los principales cultivos el maíz, frijol, chile, alfalfa, avena y hortalizas (INEGI, 2008). Son comunes las plantas halófitas como *Sporobolus airoides*, *Allenrolfea occidentalis*, *Atriplex* spp. y *Sueda* spp. (Hernández-Silva, 1979). También se encuentra *Yucca filifera*, *Y. decipiens*, *Y. carnerosana*, *Opuntia leucotricha*, *O. streptacantha* y *Acacia tortuosa* (Hernández-Silva, 1979). La distribución y superficie de pastizales quedan determinadas por las precipitaciones pluviales y por las condiciones edáficas salinas de las partes bajas. Los pastizales del municipio pueden presentar a *Bouteloua gracilis*, *Distichlis spicata* y *Sporobolus airoides* (Hernández-Silva, 1979).

El suelo es predominantemente xerosol con potencial medio para la agricultura manual estacional, para labranza y riego (SPP, 1981). El suelo de la zona tiene una importante acumulación de sales (Hernández-Silva, 1979). El municipio presenta importantes índices de erosión del suelo debido al sobrepastoreo y la pérdida de cobertura vegetal (Sifuentes y Ortega, 2009). En el año 2000, 77% del territorio se dedicaba a la ganadería, es el principal productor estatal de ganado bovino y el segundo lugar en producción de ganado caprino y equino (Velázquez-Bobadilla, 2007).

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Captura e identificación de Scarabaeidae

El muestreo se realizó en seis sitios dentro del municipio de Villa de Cos (Figura 6), cada uno con un tipo representativo de la vegetación (Figura 5): mezquitera (Bañón), nopalera con presencia de *Yucca* sp. (Bañón), matorral micrófilo de *Larrea tridentata* (Pozo Hondo), nopalera/mezquitera (La maceta), pastizal salino (Chaparrosa) y pastizal natural (San Andrés) y en tres temporadas del año 2010: inicio de la temporada de lluvias (23 al 27 de junio), canícula (31 de julio al 4 de agosto) y final de la temporada de lluvias (12 al 16 de septiembre).

Para obtener los datos de riqueza, diversidad y composición de especies, se utilizaron trampas pitfall con cebo suspendido en reja (CSR, Figura 7) (Lobo *et al.*, 1988). Las trampas consistieron en recipientes de plástico blanco con un diámetro de 18 cm y 15 cm de profundidad. Se colocaron aproximadamente 300 ml de mezcla de anticongelante y etanol al 70% en proporción 1:2 como líquido fijador. Las trampas fueron cebadas con aproximadamente 150 cm³ de excremento de humano, colocado en una caja de Petri apoyada sobre una red hexagonal con apertura de 25 x 35 mm. En cada sitio se colocaron 6 trampas dispuestas en 3 columnas y 3 filas separadas por 50 m (según recomiendan Larsen y Forsyth, 2005), se revisaron cada 2 noches y fueron retiradas al cuarto día.

Los organismos colectados fueron filtrados, lavados con agua y colocados en frascos con etanol al 70% para su posterior identificación taxonómica. El material recolectado se depositó en la Colección Nacional de Insectos (CNIN) del Instituto de Biología de la UNAM, así como en la Colección Entomológica del Instituto de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) de Zacatecas.

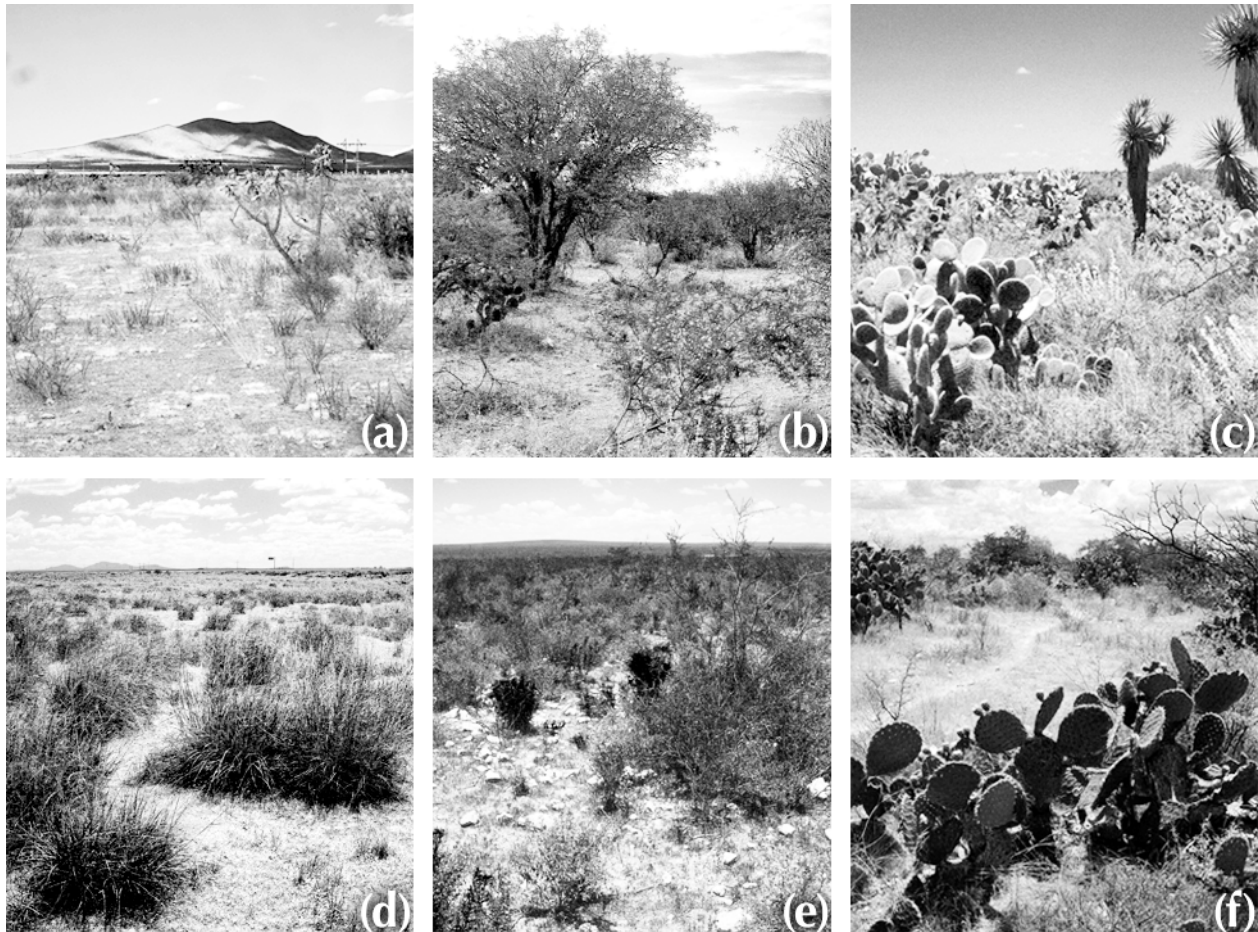


Figura 5. Los seis sitios de Villa de Cos, Zacatecas donde se capturaron escarabajos coprófagos. (a) San Andrés, (b) Bañón mezquitera, (c) Bañón nopalera, (d) Chaparrosa, (e) Pozo Hondo y (f) La Maceta.

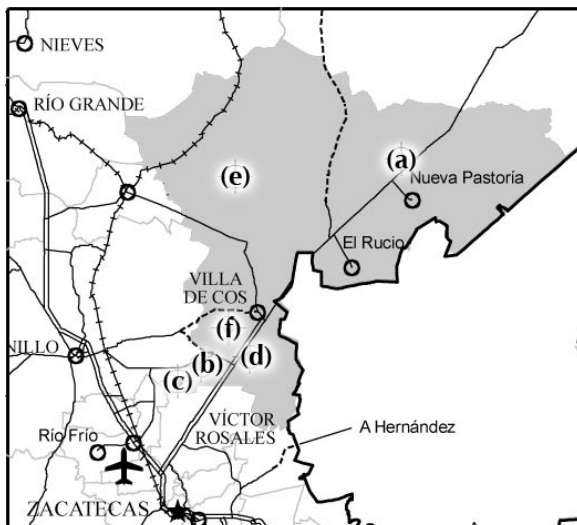


Figura 6. Ubicación de los sitios de muestreo en Villa de Cos, Zacatecas donde se capturaron escarabajos coprófagos. (a) San Andrés, (b) Bañón mezquitera, (c) Bañón nopalera, (d) Chaparrosa, (e) Pozo Hondo y (f) La Maceta.

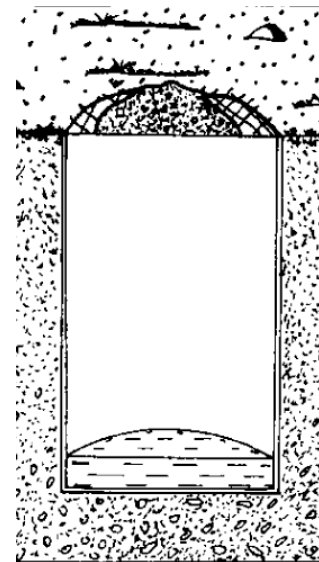


Figura 7. Trampa con cebo en superficie sobre una reja (CSR) según Lobo *et al.* (1988).

4.2. Estructura de la comunidad de Scarabaeidae

5.2.1. *Estimación de riqueza.* Con los ejemplares encontrados, se obtuvieron curvas de rarefacción a través de la aplicación EstimateS v. 7.52 (Colwell, 2005). Estas curvas fueron reescaladas a número de individuos para el total de las especies encontradas y para cada fecha. Se calculó el modelo Michaelis-Menten para los datos aleatorizados, para ajustar las curvas y así poder calcular la riqueza de especies en cada sitio (Moreno, 2001), utilizando la siguiente ecuación como modelo:

$$S(n) = S_n / B + n'$$

Donde $S(n)$ es el número de especies observadas después de n unidades de muestreo. S es el número total de especies y B es el esfuerzo requerido para capturar el 50% de esas especies (Colwell y Coddington, 1994). A partir de los parámetros obtenidos, será posible conocer la calidad del muestreo y la proporción de la fauna registrada (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003).

Además, utilizando EstimateS v. 7.52, se calcularon los estimadores de riqueza no paramétricos para el total y para cada temporada (ACE, ICE, Chao 1, Chao 2, Jackknife 1 y Jackknife 2). Los estimadores Chao son útiles cuando las especies se encuentran en baja frecuencia, es decir, donde se espera la predominancia relativa de especies raras (Colwell y Coddington, 1994). El estimador Chao 1 calcula el número verdadero de especies en conjuntos, se basa en el número de especies raras y toma en cuenta la abundancia de cada especie:

$$S_1 = S_{obs} + (a^2/2b)$$

Donde S_{obs} es el número de especies observadas en una muestra, a es el número de *singletons* (número de especies con un solo individuo en la muestra) y b el número de *doubletons* (número de especies observadas representadas por dos individuos).

El estimador Chao 2, se basa en datos de presencia-ausencia en lugar de abundancias, es una aproximación a la distribución de las especies entre las muestras:

$$S_2 = S_{obs} + (L^2/2M)$$

Donde L es el número de especies *unicas* (que se representan en una sola muestra) y M el número de especies observadas representadas en dos muestras.

Los estimadores Jackknife reducen la subestimación del número verdadero de especies en un conjunto basado en el número representado en la muestra. El Jackknife 1 se basa en el número de especies que se presenta sólo en una muestra (L):

$$S_3 = S_{obs} + L[(n-1)/n]$$

Donde n es el número de muestras.

El estimador Jackknife 2 se basa en el número de especies que se presenta en una sola muestra (L) y en el número de especies presentadas en exactamente dos muestras (M):

$$S_3 = S_{obs} + [L(2n-3)/n] - [M(n-2)^2 / (n\{n-1\})]$$

El estimador de cobertura basado en abundancia (ACE) se basa en aquellas especies con ≤ 10 individuos en la muestra (Chao *et al.*, 1993), mientras que el estimador de cobertura basado en incidencia (ICE), se basa en las especies encontradas en ≤ 10 unidades de muestreo (Lee y Chao, 1994).

5.2.2. *Diversidad.* Se obtuvo el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H'), éste es ampliamente utilizado debido a dos propiedades: (1) $H' = 0$ si y sólo si hay una especie en la muestra y (2) H' es máxima sólo cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos; es decir, en una distribución uniforme de las abundancias (Ludwig y Reynolds, 1988). El índice Shannon-Wiener estima la diversidad de variables categóricas, respecto al número de categorías de la variable y a las proporciones de cada una de estas, donde una muestra con mayor riqueza y homogeneidad en las proporciones tiene mayor valor (Ayres *et al.*, 2004), adquiriendo valores entre cero, cuando hay una sola especie, y el logaritmo de S , cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos (Magurran, 2004).

5.2.3. *Similitud*. La diversidad beta, o de recambio de especies, mide la proporción en que la riqueza de especies de una región excede la riqueza promedio de una localidad en dicha región, conforme esta aumenta, las localidades difieren más entre sí (Koleff, 2005). Se obtuvo el índice de disimilitud de Bray-Curtis para cada sitio y para cada fecha. Se realizó una representación gráfica de la similitud entre sitios y entre comunidades con un dendograma de Bray-Curtis (Arita y Rodríguez, 2001). Todo esto se realizó con el programa BioDiversity Pro v. 2.0 (McAleece *et al.*, 1997).

El índice de disimilitud de Bray-Curtis es un coeficiente cuantitativo que usa datos crudos de abundancia. Este índice compara dos sitios en términos de la mínima abundancia de cada especie (Legendre y Legendre, 1998):

$$\beta_{BC} = 2W/(A+B)$$

donde W es la suma de las abundancias mínimas de las especies, siendo el mínimo definido como la abundancia en el sitio donde la especie es la más rara. A y B son el número total de especímenes observados o capturados en cada sitio. Si se usa presencia-ausencia en lugar de abundancias, el resultado obtenido es el índice de Sørensen (Bloom, 1981). Para corroborar la agrupación obtenida con el dendograma, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) con los datos de abundancia por especie, tomando como muestra cada fecha para cada localidad.

4.3. Caracterización del tipo de disturbio

La recurrencia de disturbios se registró utilizando el método de línea de Canfield. En las mismas parcelas donde se colocaron las trampas para coleópteros, se trazaron tres líneas de 50 m de forma aleatoria; en cada metro de cada una de las líneas, se midió la cobertura lineal y la frecuencia de los agentes de disturbio presentes en los sitios. El disturbio se midió durante los tres periodos de muestreo, al inicio de la colocación de las trampas y se clasificó en ocho agentes:

- 1) Basura

- 2) Camino de ganado
- 3) Camino humano
- 4) Excreta de ganado
- 5) Planta macheteada
- 6) Planta mordida
- 7) Planta quemada

Por otro lado, se midió la compactación del suelo, se obtuvo a partir de 20 mediciones aleatorias con un compactómetro marca Dickey-john™ SN:1347-12905.

4.4. Análisis de datos

Para determinar el efecto de la temporalidad (fecha de colecta) y el sitio de colecta sobre los parámetros de la estructura de la comunidad de escarabajos estercoleros (riqueza, abundancia y diversidad) se aplicaron análisis de varianza de dos factores. Previo a esto los datos de la riqueza específica y la abundancia se transformaron como $x' = \sqrt{(x+0.5)}$ por tratarse de variables discretas (Zar, 2009). Posteriormente se aplicó la prueba de Tukey para determinar las diferencias significativas entre las celdas. Debido a la revisión de las trampas en dos rondas, se analizó el efecto de la permanencia del cebo entre cada ronda con una prueba *t* Student sobre la riqueza, diversidad y abundancia encontrados por trampa.

Con el fin de conocer si existían diferencias entre las coberturas de cada tipo de disturbio por sitio, se utilizó una prueba χ^2 obteniendo los valores esperados de las coberturas con un Cuadro de contingencia. El efecto del disturbio sobre la comunidad se determinó con una modificación del método utilizado por Martorell y Peters (2005), *i.e.*, con las coberturas de cada agente de disturbio registrado en cada sitio se realizó un análisis de componentes principales (ACP). Los sitios se jerarquizaron

según el valor obtenido con el primer componente (mayor puntaje equivalente a mayor disturbio) el cual representa un Índice de Disturbio (ID). Se realizaron correlaciones lineales de estos puntajes con los valores totales y promedio de riqueza, abundancia, diversidad, el total de individuos por especie y la cobertura de cada uno de los agentes de disturbio. La suma de los puntajes de cada agente para el primer componente es igual al ID de cada sitio. Debido a que es frecuente obtener valores negativos en los puntajes del ACP, el índice de disturbio se reescaló de manera que el valor más bajo tomara un valor de cero y el más alto de 100 (ID_r). La relación entre el ID_r y la abundancia de cada especie se analizó mediante una regresión log-lineal, ajustando a un modelo lineal generalizado, con una distribución Poisson y una función de enlace logarítmica.

5. RESULTADOS

5.1. Abundancia

Se capturaron 5,356 ejemplares, de los cuales la mayoría pertenecen a la especie *Canthon humectus* (Scarabaeidae), con 3073 individuos (57.37%), seguido por *Saprinus* sp1 (Histeridae), con 1279 individuos (23.88%), *Onthophagus* sp1 (Scarabaeidae) con 504 individuos (9.41%) y *Boreocanthon* (2.6%) (Figura 8). El sitio con mayor abundancia fue Pozo Hondo, seguido por Bañón nopalera. Estos dos sitios aportaron el 75% de los organismos capturados (Figura 9).

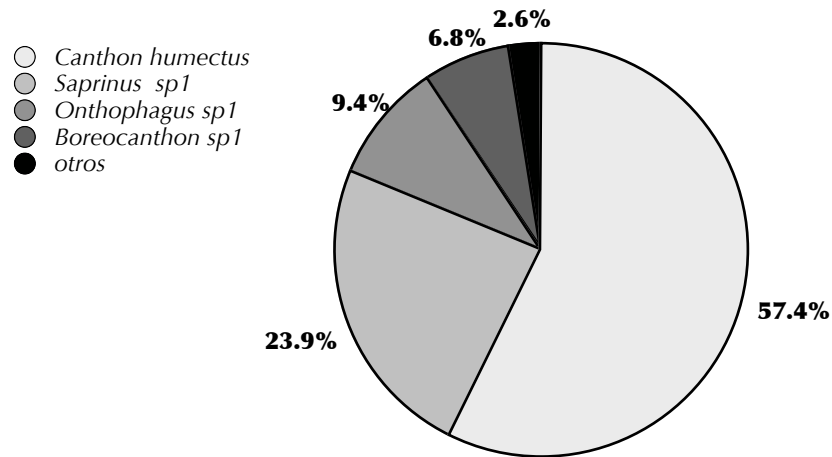


Figura 8. Abundancia relativa de las especies dominantes en Villa de Cos, Zacatecas. En la categoría *otros* se agrupan las especies con un aporte menor al 5%.

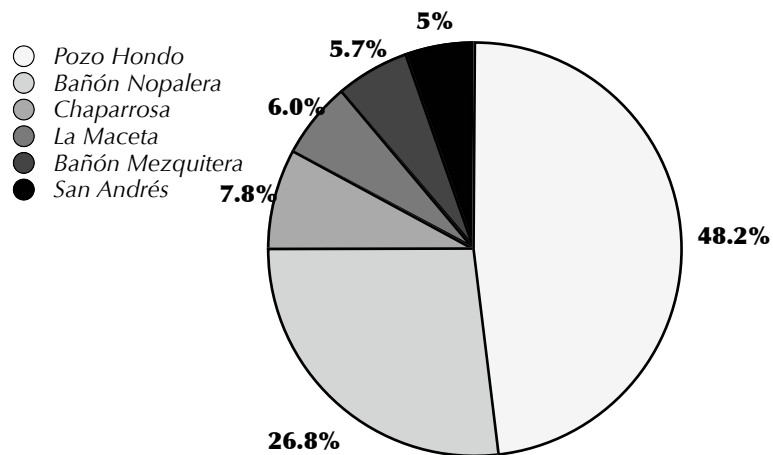


Figura 9. Abundancia relativa de escarabajos coprófagos en los diferentes sitios de Villa de Cos, Zacatecas.

Se encontró un promedio de 25.3 ± 3.3 escarabajos por trampa. Se encontró un efecto significativo de la fecha de colecta, del sitio y de la interacción de fecha x sitio (Cuadro 1). La fecha con mayor cantidad promedio de individuos capturados fue septiembre (37.7 ± 9.2), seguida por junio (24.5 ± 9.7) y al final agosto (13.8 ± 2.9). El sitio con más capturas fue Pozo Hondo (73.3 ± 13.8), seguido por Bañón nopalera (40.8 ± 9.6); estos sitios difirieron entre sí ($P=0.001$) y de los demás sitios (Cuadro 2).

La comunidad con mayor abundancia se encuentra en Pozo Hondo en junio, seguida por Bañón nopalera en septiembre y Pozo Hondo en septiembre, en la prueba de Tukey, estas tres comunidades no difieren entre sí, pero son diferentes del resto de las comunidades (Cuadro 2).

Cuadro 1. Análisis de Varianza factorial de dos vías para los datos de abundancia corregidos, los factores a evaluar fueron la Fecha y el Sitio de colecta.

Fuente	SC	GL	CM	F	P
Fecha	20593.08	2	10296.54	7.39	0.001
Sitio	127697.26	5	25539.45	18.34	0.000
Fecha x Sitio	72347.19	10	7234.72	5.19	0.000
Error	275765.42	198	1392.75		

Cuadro 2. Abundancia promedio por trampa de las comunidades de escarabajos coprófagos en Villa de Cos, Zacatecas para cada fecha y sitio muestreado (\pm error estándar). Las letras en superíndice indican el resultado de la prueba de comparación múltiple de medias Tukey ($P < 0.05$).

Sitio	junio	agosto	septiembre
Bañón mezquitera	7.3 ± 3.5^B	12.2 ± 3.2^B	6.7 ± 2.5^B
Bañón nopalera	10.1 ± 3.0^B	17.9 ± 5.9^B	94.5 ± 30.3^A
Chaparrosa	12.0 ± 2.9^B	8.3 ± 4.3^B	15.4 ± 4.4^B
La Maceta	3.1 ± 1.2^B	14.4 ± 5.3^B	9.8 ± 3.2^B
Pozo Hondo	104.8 ± 46.7^A	28.1 ± 12.4^B	86.8 ± 27.2^A
San Andrés	9.8 ± 3.5^B	2.0 ± 0.9^B	13.0 ± 3.5^B

5.2. Riqueza

Se encontraron 22 morfoespecies pertenecientes a las familias Scarabaeidae, Trogidae e Histeridae. La familia con mayor riqueza fue Scarabaeidae con 15 morfoespecies seguida por Histeridae con 4 y por último Trogidae con sólo 2. Dentro de la familia Scarabaeidae, la subfamilia con mayor riqueza fue Scarabaeinae con 9 morfoespecies y el resto pertenece a la subfamilia Aphodiinae. Solamente *Saprinus* sp1 y *Aphodiinae* sp1 se encontraron en los seis sitios mientras que *C. humectus* no estuvo en el sitio Bañón mezquitera y *Onthophagus* sp1 estuvo ausente en San Andrés. Por otro lado, se encontraron 4 morfoespecies que únicamente se presentan en uno de los seis sitios, estas fueron: *Histeridae* sp2 y *Aphodiinae* sp2 en San Andrés e *Histeridae* sp1 y *Phanaeus quadridens* en Pozo Hondo (Cuadro 3).

Cuadro 3. Riqueza específica y composición de las comunidades de escarabajos coprófagos encontrados en seis sitios de Villa de Cos, Zacatecas. BM=Bañón mezquitera, BN= Bañón nopalera, CH= Chaparrosa, MA= La Maceta, PH=Pozo Hondo, SA= San Andrés.

Familia	Morfoespecie	Sitio					
		BM	BN	CH	MA	PH	SA
Histeridae	<i>Histeridae</i> sp1					X	
	<i>Histeridae</i> sp2						X
	<i>Histeridae</i> sp3		X	X		X	X
	<i>Saprinus</i> sp1	X	X	X	X	X	X
Scarabaeidae	<i>Aphodiinae</i> sp1	X	X	X	X	X	X
	<i>Aphodiinae</i> sp2						X
	<i>Aphodiinae</i> sp3			X		X	X
	<i>Aphodiinae</i> sp4		X	X	X	X	X
	<i>Aphodiinae</i> sp5			X	X		X
	<i>Aphodiinae</i> sp6	X		X		X	X
	<i>Onthophagus</i> sp	X	X	X	X	X	
	<i>Canthon (Boreocanthon)</i>	X	X	X	X	X	X
	<i>Canthon humectus</i>		X	X	X	X	X
	<i>Copris</i> sp	X	X			X	
	<i>Dichotomius colonicus</i>				X	X	
	<i>Digitonthophagus gazella</i>	X		X	X	X	X
	<i>Euoniticellus intermedius</i>	X		X			
	<i>Phanaeus quadridens</i>					X	
	<i>Scarabaeinae</i> sp1	X				X	
<i>Scarabaeinae</i> sp2		X		X			
Trogidae	<i>Omorgus</i> sp1	X		X		X	
	<i>Trox</i> sp1		X	X	X	X	X
Total		10	10	14	11	16	13

Se encontró un promedio de 2.07 ± 0.01 especies por trampa. La riqueza fue afectada por el sitio, la fecha y la interacción de fecha x sitio (Cuadro 4). Para la fecha de colecta, no se obtuvo diferencia entre agosto y septiembre (con los valores más altos: 2.2 ± 0.27 y 2.6 ± 0.27 respectivamente) y junio difiere significativamente de estos (1.4 ± 0.17) (Cuadro 5).

Cuadro 4. Análisis de Varianza factorial de dos vías para los datos de riqueza corregidos, los factores a evaluar fueron la Fecha y el Sitio de colecta.

Fuente	SC	GL	CM	F	P
Fecha	53.79	2	26.89	15.32	0.000
Sitio	36.43	5	7.29	4.15	0.001
Fecha x Sitio	48.94	10	4.89	2.79	0.003
Error	347.67	198	1.76		

La mayor riqueza específica promedio se obtuvo en Pozo Hondo (2.7 ± 0.25) y en Chaparro-sa (2.4 ± 0.29), solamente Pozo Hondo difiere del resto de los sitios, mientras que Chaparro-sa no lo hace (Cuadro 5). En la interacción fecha x sitio, la comunidad con mayor riqueza fue Pozo Hondo septiembre y, la menor, fue en San Andrés agosto. Estas dos comunidades difieren entre sí, pero no de las otras comunidades.

Cuadro 5. Riqueza promedio de las comunidades de escarabajos coprófagos en Villa de Cos, Zacatecas para cada fecha y sitio muestreado (\pm error estándar). Las letras en superíndice indican el resultado de la prueba de comparación múltiple de medias Tukey ($P < 0.05$).

Sitio	junio	agosto	septiembre
Bañón mezquitera	0.8 ± 0.24^{AB}	2.3 ± 0.53^{AB}	1.6 ± 0.54^{AB}
Bañón nopalera	0.8 ± 0.16^{AB}	2.9 ± 0.61^{AB}	3.1 ± 0.32^{AB}
Chaparrosa	1.7 ± 0.50^{AB}	2.8 ± 1.00^{AB}	2.7 ± 0.50^{AB}
La Maceta	1.2 ± 0.38^{AB}	2.2 ± 0.55^{AB}	2.6 ± 0.73^{AB}
Pozo Hondo	2.3 ± 0.36^{AB}	2.1 ± 0.37^{AB}	3.6 ± 0.81^A
San Andrés	1.7 ± 0.40^{AB}	0.8 ± 0.31^B	2.3 ± 0.70^{AB}

5.2.1 *Estimación de riqueza y esfuerzo de muestreo.* Los estimadores de riqueza se muestran en la Cuadro 6, y se puede observar que se capturó un 90.2% (Estimador ACE) de las especies encontradas en el periodo junio-septiembre. No se encontró un único estimador que indicara la mayor riqueza capturada para todas las fechas: en junio, con el estimador Jackknife 1 se obtuvo el menor número de especies esperadas, en agosto fue el estimador ICE y, en septiembre fue Chao 2. Sin embargo, con

el estimador Chao 1 se obtuvo el menor número de especies esperadas para casi todos los sitios (Cuadro 7). El sitio con el listado menos completo fue Pozo Hondo, pues es el único en el cual ningún estimador alcanzó más del 90%, al contrario de Chaparrosa, que tiene el mayor porcentaje de especies observadas respecto a las esperadas.

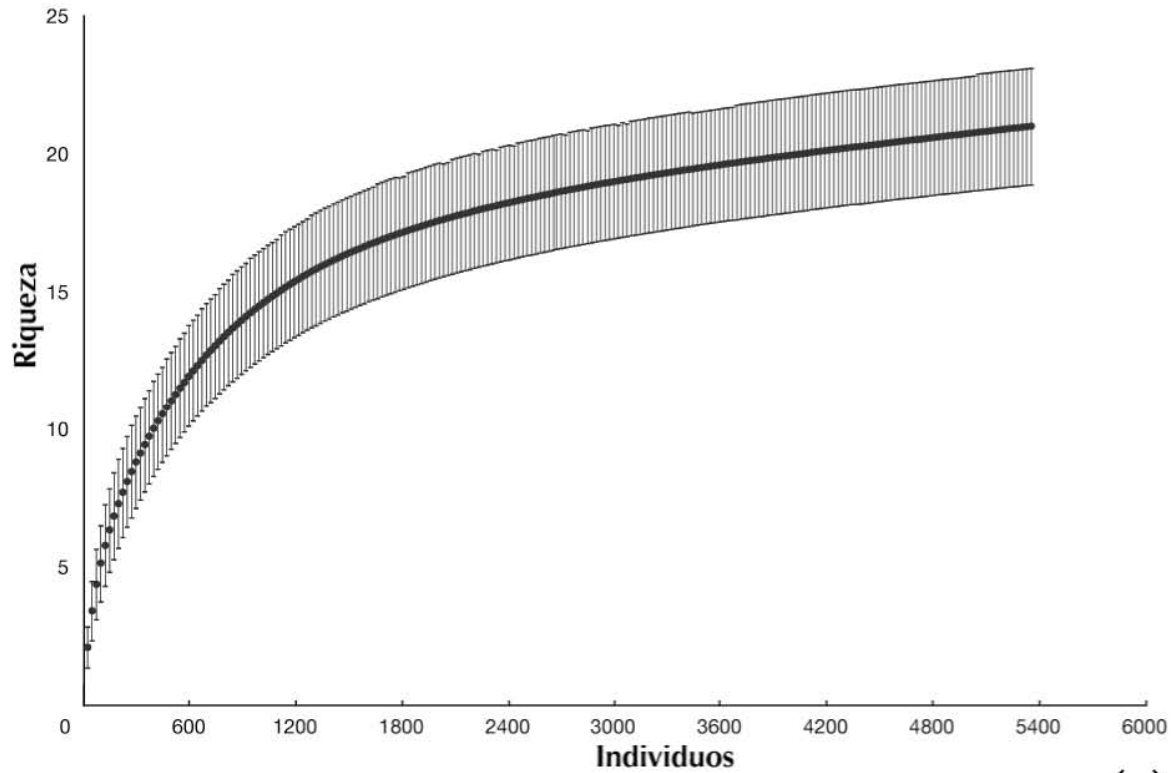
Cuadro 6. Riqueza específica esperada (S_{esp}) calculada con diferentes estimadores (Usando EstimateS 7.5) y porcentaje de especies observadas ($\%S_{obs}$) en el muestreo. En negritas se destacan el valor más alto por columna.

	Total		junio		agosto		septiembre	
	S_{esp}	$\%S_{obs}$	S_{esp}	$\%S_{obs}$	S_{esp}	$\%S_{obs}$	S_{esp}	$\%S_{obs}$
ACE	24.4	90.2%	18.6	59.2%	16.1	87.1%	19.8	95.8%
ICE	25.9	84.9%	15.5	71.1%	15.8	88.6%	20.6	92.4%
Chao1	28.0	78.6%	17.0	64.7%	17.0	82.4%	19.6	96.9%
Chao2	27.0	81.5%	19.0	57.9%	17.0	82.5%	19.5	97.5%
Jack1	27.0	81.5%	14.9	73.6%	17.0	82.5%	22.0	86.6%
Jack2	30.9	71.1%	17.9	61.6%	19.9	70.4%	20.1	94.6%
S_{obs}		22		11		14		19

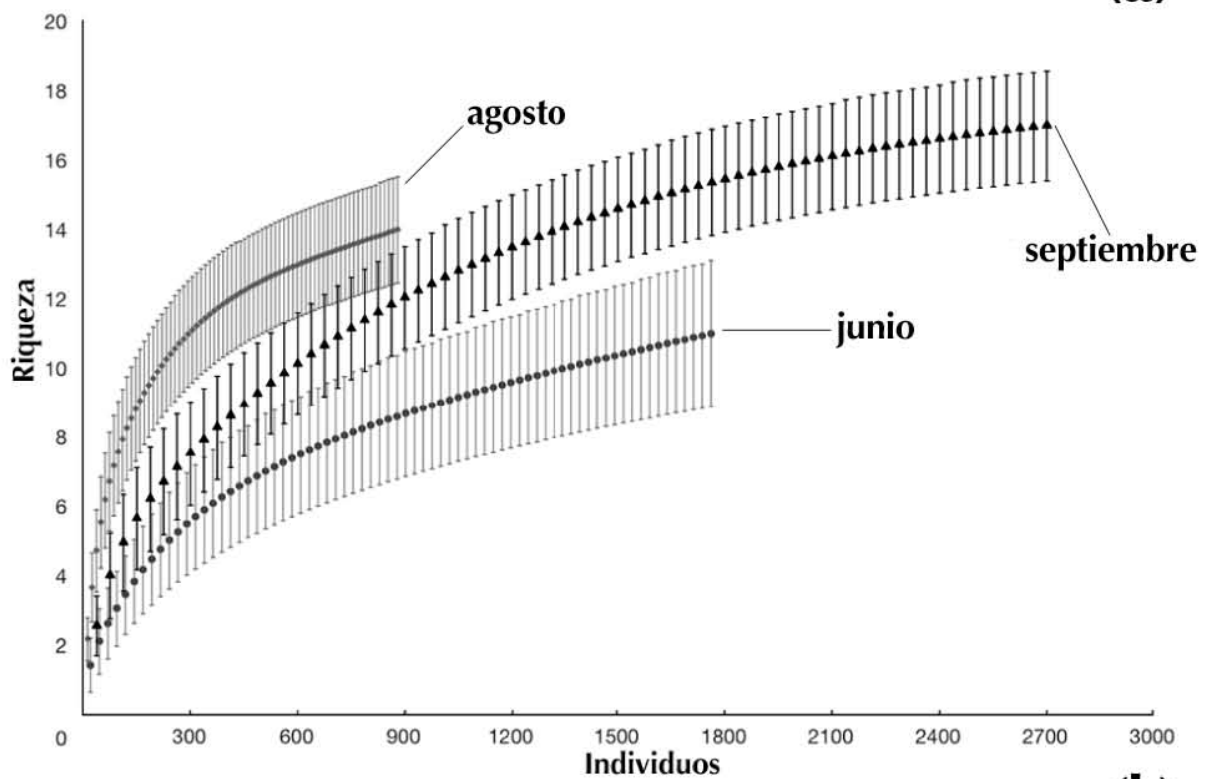
Cuadro 7. Riqueza específica y composición de las comunidades de escarabajos coprófagos encontrados en cada sitio de Villa de Cos, Zacatecas. BM=Bañón mezquitera, BN= Bañón nopalera, CH= Chaparrosa, MA= La Maceta, PH=Pozo Hondo, SA= San Andrés.

	BM		BN		CH		MA		PH		SA	
	S_{esp}	S_{obs}	S_{esp}	S_{obs}	S_{esp}	S_{obs}	S_{esp}	S_{obs}	S_{esp}	S_{obs}	S_{esp}	S_{obs}
ACE	12.6	79.2%	11.3	88.3%	15.2	92.3%	19.5	56.4%	22.3	71.7%	14.9	87.4%
ICE	13.0	76.9%	13.0	76.7%	17.3	80.9%	15.4	71.6%	25.7	62.3%	15.9	81.8%
Chao 1	10.6	94.3%	11.0	90.9%	14.2	98.6%	13.0	84.4%	22.0	72.7%	13.6	95.6%
Chao 2	17.3	57.8%	12.9	77.4%	15.9	87.8%	11.6	95.2%	22.8	70.1%	14.5	89.9%
Jack 1	15.8	63.2%	12.9	77.4%	17.9	78.3%	14.9	73.9%	24.8	64.6%	16.9	77.0%
Jack 2	20.6	48.6%	15.8	63.5%	19.8	70.6%	16.8	65.4%	29.6	54.1%	17.9	72.6%
S_{obs}		10		10		14		11		16		13

La curva de rarefacción se ajustó a la ecuación de Michaelis-Menten y proporcionó un coeficiente de determinación (R^2) de 0.920 y se alcanzó un comportamiento asintótico en 21.9 especies, lo que indica que se capturó el 99.5% de todas las especies (Figura 10a). Al comparar la curva de rarefacción de cada fecha se observa que la riqueza de junio es notablemente menor a las otras dos (12.1 especies, $R^2=0.963$), que en el mes de agosto casi se llega a la asíntota (14.3 especies, $R^2=0.755$) y que a la curva de septiembre le falta mucho para estabilizarse (19.8 especies, $R^2=0.890$) (Figura 10b).



(a)



(b)

Figura 10. (a) Curva de acumulación de todas las especies de la comunidad de escarabajos coprófagos de Villa de Cos, Zacatecas. (b) Curvas para cada fecha de colecta (ambas a partir de la función Mao Tau, calculada con EstimateS 7.5).

5.3. Diversidad

Se encontró un efecto significativo de la fecha y de la interacción de fecha x sitio pero no del sitio sobre el índice de diversidad Shannon-Wiener (Cuadro 8). La diversidad promedio fue $H' = 0.455 \pm 0.05$. Las fechas más diversas fueron septiembre (0.493 ± 0.07) y agosto (0.481 ± 0.08) que no difieren uno del otro, pero sí de junio, que tiene una menor diversidad (0.203 ± 0.05). La comunidad con mayor diversidad fue Chaparrosa en agosto (0.714 ± 0.26) y, la menor, fue Bañón nopalera en junio. Estas dos comunidades difieren entre sí, pero no de las demás (Cuadro 9).

Cuadro 8. Análisis de Varianza factorial de dos vías para los datos del índice de diversidad Shannon-Weiner, los factores a evaluar fueron la Fecha y el Sitio de colecta.

Fuente	SC	GL	CM	F	P
Fecha	3.87	2	1.93	13.70	0.000
Sitio	1.27	5	0.25	1.80	0.115
Fecha x Sitio	3.64	10	0.36	2.58	0.006
Error	27.96	198	0.14		

Cuadro 9. Diversidad promedio de las comunidades de escarabajos coprófagos en Villa de Cos, Zacatecas para cada fecha y sitio muestreado (\pm error estándar). Las letras en superíndice indican el resultado de la prueba de comparación múltiple de medias Tukey ($P < 0.05$).

Sitio	junio	agosto	septiembre
Bañón mezquitera	0.025 ± 0.04^{AB}	0.536 ± 0.20^{AB}	0.352 ± 0.15^{AB}
Bañón nopalera	0.000 ± 0.00^B	0.620 ± 0.20^{AB}	0.493 ± 0.11^{AB}
Chaparrosa	0.203 ± 0.12^{AB}	0.714 ± 0.26^A	0.557 ± 0.16^{AB}
La Maceta	0.255 ± 0.16^{AB}	0.504 ± 0.14^{AB}	0.612 ± 0.22^{AB}
Pozo Hondo	0.351 ± 0.08^{AB}	0.399 ± 0.13^{AB}	0.577 ± 0.12^{AB}
San Andrés	0.386 ± 0.14^{AB}	0.116 ± 0.11^{AB}	0.367 ± 0.18^{AB}

5.4. Similitud

Los sitios más parecidos entre sí fueron San Andrés y Chaparroza con un 76.30% de similitud, los más diferentes fueron Bañón nopalera y Chaparroza (2.89%) (Cuadro 10). Al agruparse en un dendograma de Bray-Curtis, se agrupan La Maceta con Bañón mezquitera, San Andrés con Chaparroza y Pozo Hondo con Bañón nopalera (Figura 11).

Cuadro 10. Índice de similitud de Bray-Curtis para todos los sitios. BM=Bañón mezquitera, BN= Bañón nopalera, CH= Chaparroza, MA= La Maceta, PH=Pozo Hondo, SA= San Andrés.

Sitio	BN	CH	MA	PH	SA
BM	24.67%	60.54%	7.55%	14.56%	44.21%
BN	-	2.89%	24.86%	54.61%	19.39%
CH		-	5.55%	21.53%	76.30%
MA			-	18.79%	58.29%
PH				-	18.29%

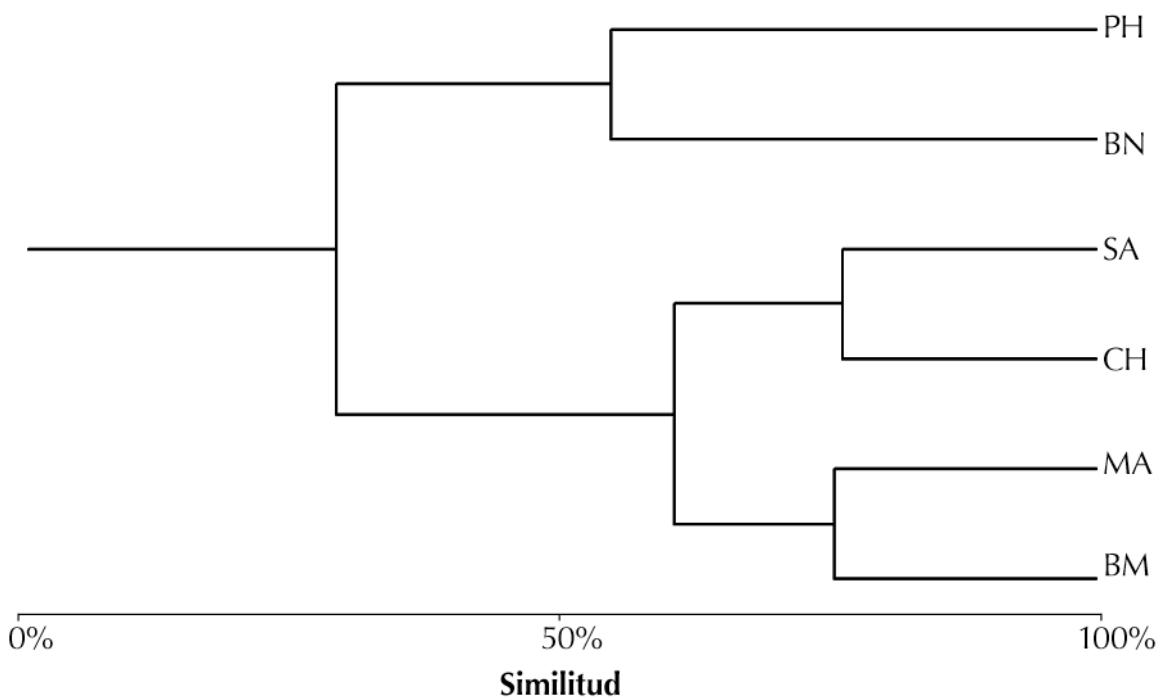


Figura 11. Dendrograma de Bray-Curtis para la similitud de las comunidades de escarabajos coprófagos por sitio de Villa de Cos, Zacatecas. BM=Bañón mezquitera, BN= Bañón nopalera, CH= Chaparroza, MA= La Maceta, PH=Pozo Hondo, SA= San Andrés.

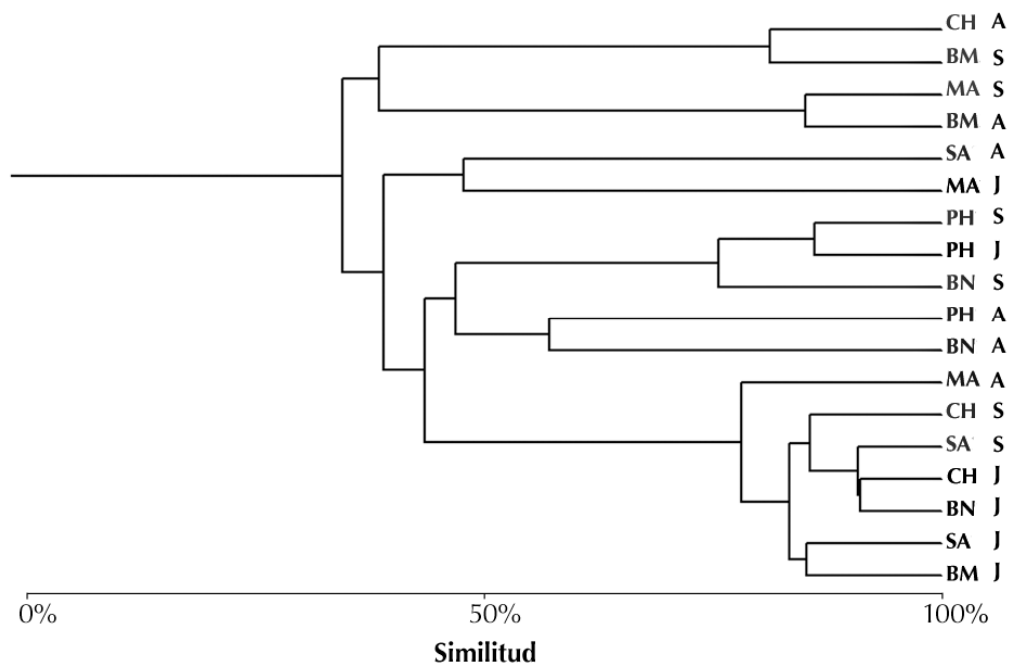


Figura 12. Dendrograma de Bray-Curtis para la similitud de las comunidades de escarabajos coprófagos en seis sitios y tres fechas del municipio de Villa de Cos, Zacatecas. BM=Bañón mezquitera, BN= Bañón nopalera, CH= Chaparrosa, MA= La Maceta, PH=Pozo Hondo, SA= San Andrés. Las letras de la columna derecha se refieren a las fechas de muestreo: J=junio, A=agosto y S=septiembre.

El índice de Bray-Curtis indica que las comunidades más similares fueron San Andrés en agosto y Chaparrosa en septiembre, seguido por Bañón nopalera en agosto y Chaparrosa en septiembre (ambos pares con más de 99% de similitud). Por el contrario, la menor similitud se registró entre Chaparrosa y Bañón nopalera, ambas en junio, con un 8.7% de similitud (Figura 12).

El análisis de componentes principales determinó que las comunidades de escarabajos coprófagos se condensan en cuatro grupos. Las agrupaciones más agregadas son dos: una de ellas que contiene todas las fechas de Bañón mezquitera, y otra conformada por las tres fechas de San Andrés. La siguiente más agregada es Pozo Hondo con Bañón nopalera, ambas en agosto, y por último Bañón nopalera en septiembre con Pozo Hondo en junio y septiembre (Figura 13).

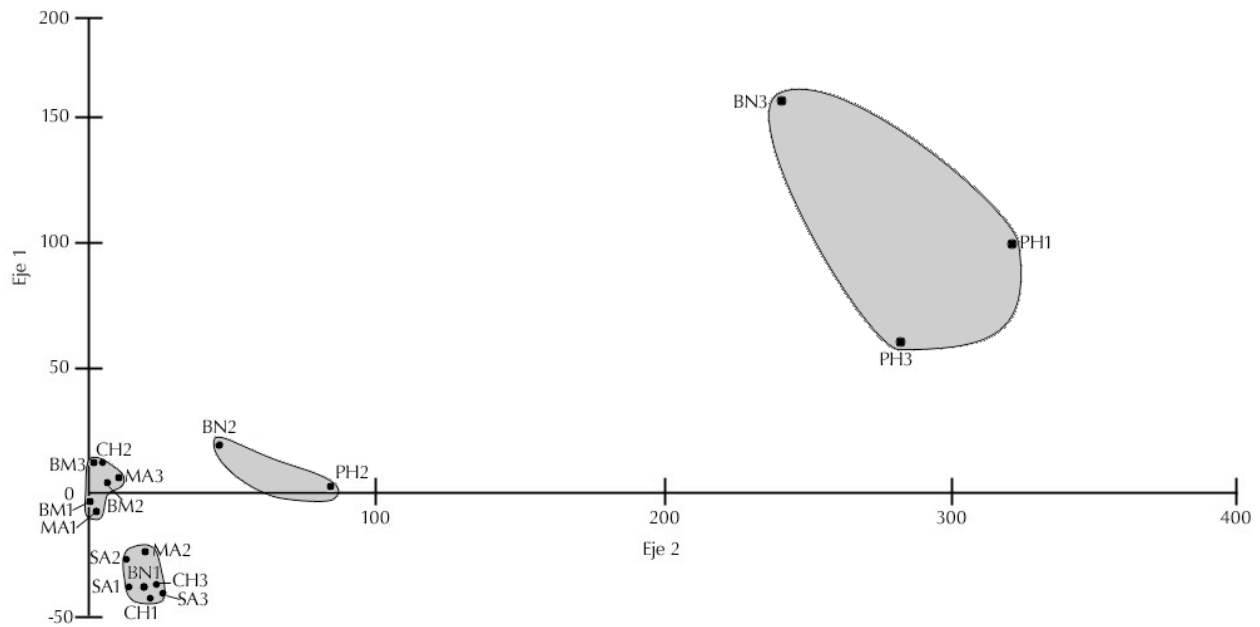


Figura 13. Análisis de Componentes principales de las comunidades de escarabajos coprófagos de Villa de Cos, Zacatecas (Realizado con Biodiversity Pro. BM=Bañón mezquitera, BN= Bañón nopalera, CH= Chaparrosa, MA= La Maceta, PH=Pozo Hondo, SA= San Andrés. Los números se refieren a las temporadas de muestreo: Los números se refieren a las temporadas de muestreo: 1=junio, 2=agosto y 3=septiembre).

5.5. Patrones de anidamiento

El anidamiento telecóprido presentó el menor número de especies (Figura 14), con un total de tres especies, *D. colonicus* y dos especies pertenecientes al género *Canthon*. Este tipo de anidamiento presentó el mayor número de individuos (Figura 15). Los sitios que no tuvieron predominancia de este tipo de anidamiento fueron Chaparrosa, con abundantes paracópridos y en San Andrés, donde los endocópridos tuvieron mayor abundancia y riqueza.

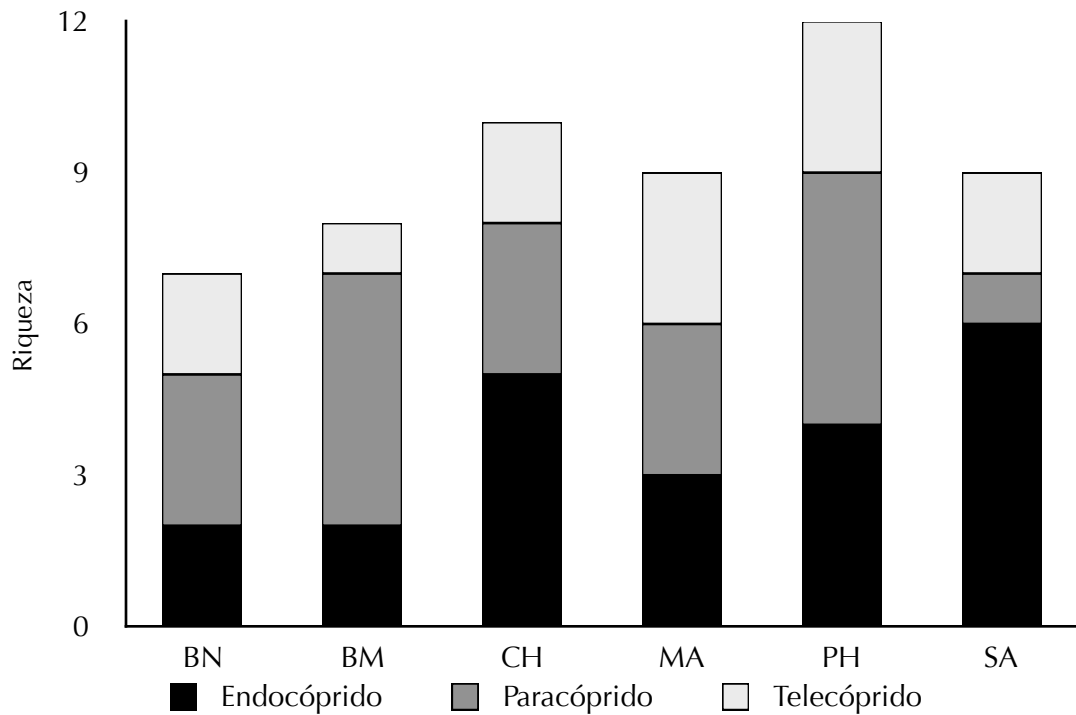


Figura 14. Riqueza de escarabajos estercoleros separados por patrón de nidificación en los sitios de Villa de Cos, Zacatecas. BM=Bañón mezquitera, BN= Bañón nopalera, CH= Chaparrosa, MA= La Maceta, PH=Pozo Hondo, SA= San Andrés.

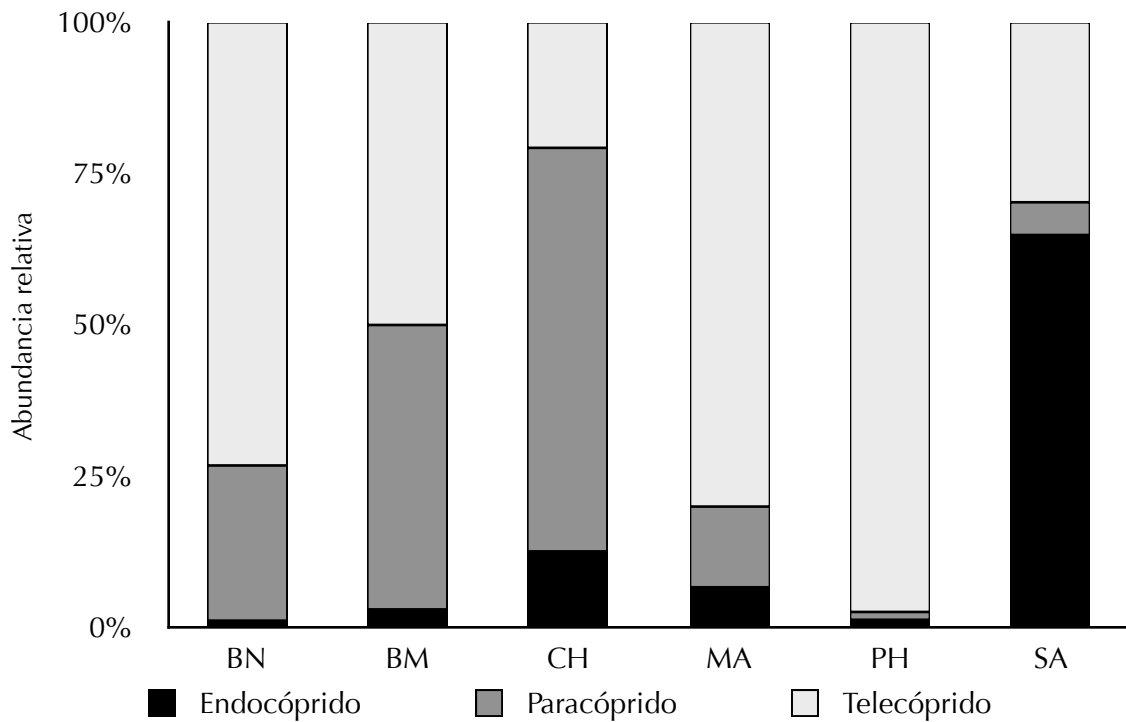


Figura 15. Abundancia relativa de escarabajos estercoleros separados por patrón de anidamiento en los sitios de Villa de Cos, Zacatecas. BM=Bañón mezquitera, BN= Bañón nopalera, CH= Chaparrosa, MA= La Maceta, PH= Pozo Hondo, SA= San Andrés.

5.6. Efecto de la permanencia de la trampa con su cebo

La permanencia del cebo afectó la abundancia obtenida en las tres fechas en Pozo Hondo, en Chaparrosa en agosto y septiembre y en Bañón nopalera en septiembre (Cuadro 10). En las trampas donde hubo un efecto de la permanencia del cebo, la primera ronda fue más abundante en todos los casos, excepto en Pozo Hondo en junio donde se capturaron más organismos en la segunda revisión de la trampa (Cuadro 10).

La riqueza difirió entre rondas en el caso de Bañón mezquitera en agosto, La Maceta en septiembre y en las tres fechas en Chaparrosa y Pozo Hondo. Al igual que con la abundancia, la segunda ronda de Pozo Hondo junio (Cuadro 11).

En el caso de la diversidad, se encontraron diferencias significativas entre rondas en Bañón mezquitera en agosto, Bañón nopalera y Chaparrosa en septiembre, La Maceta y San Andrés tanto en junio como en septiembre. La segunda ronda tuvo mayor diversidad en el mes de junio en estos dos últimos sitios (Cuadro 12).

Cuadro 10. Pruebas *t student* para el efecto de la permanencia de la trampa con su cebo sobre la abundancia de escarabajos capturados. Las letras negritas marcan las trampas donde se encontró diferencia significativa entre la primera y la segunda ronda.

Sitio	Temporada	Promedio/ronda		<i>t</i>	Abundancia	
		1	2		g.l.	<i>P</i>
Bañón mezquitera	junio	12.00	2.67	1.309	10	0.220
	agosto	17.50	6.83	1.911	10	0.085
	septiembre	6.17	7.17	0.622	10	0.557
Bañón nopalera	junio	12.33	7.83	0.952	10	0.369
	agosto	22.00	13.83	0.862	10	0.409
	septiembre	152.17	37.67	4.70	10	0.001
Chaparrosa	junio	14.00	10.00	1.949	10	0.083
	agosto	13.17	2.83	4.349	10	0.002
	septiembre	22.17	8.67	2.773	10	0.020
La Maceta	junio	4.33	1.83	0.827	10	0.430
	agosto	18.17	3.67	2.203	10	0.052
	septiembre	11.33	8.17	2.147	10	0.064
Pozo Hondo	junio	17.33	192.33	-4.396	10	0.001
	agosto	50.83	4.50	5.712	10	0.000
	septiembre	142.83	30.67	6.743	10	0.000
San Andrés	junio	12.67	7.00	0.517	10	0.616
	agosto	1.83	0.67	1.136	10	0.283
	septiembre	10.00	15.83	-1.370	10	0.201

Cuadro 11. Pruebas *t student* para el efecto de la permanencia de la trampa con su cebo sobre la riqueza de escarabajos capturados. Las letras negritas marcan las trampas donde se encontró diferencia significativa entre la primera y la segunda ronda.

Sitio	Temporada	Promedio/ronda			Abundancia	
		1	2	<i>t</i>	g.l.	<i>P</i>
Bañón mezquitera	junio	0.83	0.83	-0.196	10	0.849
	agosto	3.50	1.17	3.195	10	0.010
	septiembre	1.17	2.00	-0.139	10	0.894
Bañón nopalera	junio	0.83	0.83	0.000	10	1
	agosto	3.50	2.33	1.224	10	0.249
	septiembre	3.67	2.83	1.884	10	0.089
Chaparrosa	junio	2.33	1.00	5.433	10	0.000
	agosto	3.67	2.00	3.021	10	0.017
	septiembre	3.67	1.67	5.026	10	0.001
La Maceta	junio	0.83	1.50	-1.663	10	0.131
	agosto	2.67	1.67	0.981	10	0.350
	septiembre	3.00	2.33	3.662	10	0.006
Pozo Hondo	junio	1.67	3.00	-3.765	10	0.004
	agosto	2.67	1.50	3.058	10	0.012
	septiembre	4.83	2.33	2.279	10	0.046
San Andrés	junio	1.17	2.17	-1.897	10	0.087
	agosto	0.83	0.67	0.410	10	0.690
	septiembre	3.00	1.50	1.147	10	0.278

Cuadro 12. Pruebas *t student* para el efecto de la permanencia de la trampa con su cebo sobre la diversidad de escarabajos. Las letras negritas marcan las trampas dónde se encontró diferencia significativa entre la primera y la segunda ronda.

Sitio	Temporada	Promedio/ronda			Abundancia	
		1	2	<i>t</i>	g.l.	<i>P</i>
Bañón mezquitera	junio	0.05	0.00	-0.585	10	0.571
	agosto	0.96	0.11	2.860	10	0.018
	septiembre	0.31	0.40	-0.391	10	0.710
Bañón nopalera	junio	0.00	0.00	ND	ND	ND
	agosto	0.61	0.57	0.144	10	0.889
	septiembre	0.68	0.32	2.744	10	0.021
Chaparrosa	junio	0.41	0.00	4.856	10	0.001
	agosto	0.79	0.61	1.636	10	0.141
	septiembre	0.82	0.26	3.374	10	0.007
La Maceta	junio	0.00	0.51	-4.015	10	0.003
	agosto	0.56	0.45	0.539	10	0.601
	septiembre	0.79	0.52	3.063	10	0.016
Pozo Hondo	junio	0.25	0.46	-2.021	10	0.071
	agosto	0.57	0.22	2.094	10	0.063
	septiembre	0.55	0.60	-0.278	10	0.787
San Andrés	junio	0.17	0.60	-2.504	10	0.031
	agosto	0.12	0.12	0.000	10	1
	septiembre	0.61	0.07	2.508	10	0.031

5.7. Disturbio

El tipo de disturbio con mayor cobertura total fue Camino de ganado con un 82%, seguido por planta mordida con 11.07%. Los que tuvieron menor cobertura fueron basura, plantas quemadas y plantas macheteadas con menos de 1% de cobertura total (Figura 16). Hubo un efecto significativo del sitio sobre la cobertura de cada tipo de disturbio ($\chi^2=16688$, g.l.=30, $p<0.0001$). Los sitios más parecidos entre sí fueron La maceta y Bañón mezquitera con un 93.47% de similitud, los que difirieron fueron Bañón nopalera y Bañón mezquitera (7.45%) (Cuadro 14). La mayor dureza del suelo se presentó en San Andrés (397 ± 26 lb/in²) y la menor en Chaparrosa (176 ± 17 lb/in²) (Figura 17), tampoco hubo relación entre la dureza y el IDR.

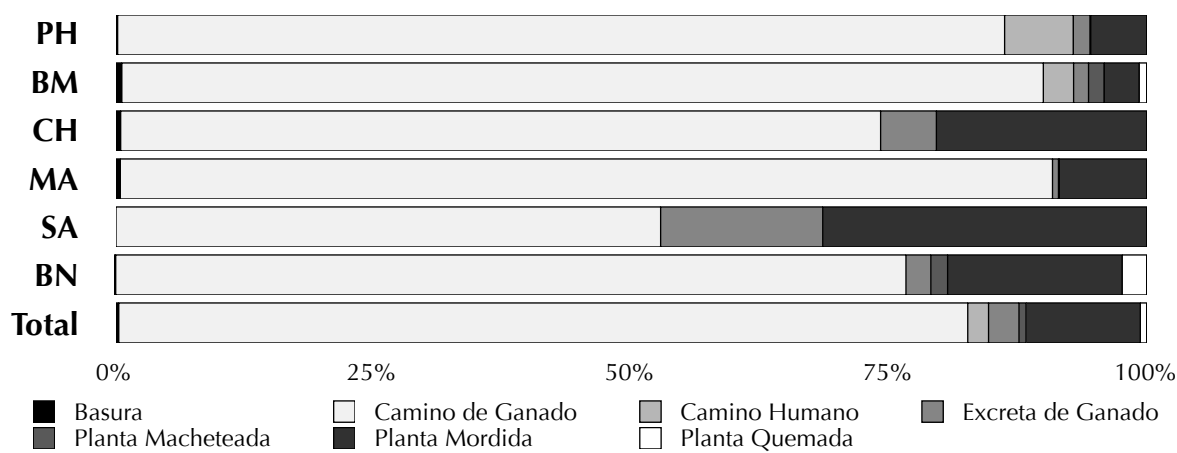


Figura 16. Cobertura relativa de los agentes de disturbio en los diferentes sitios de Villa de Cos, Zacatecas.

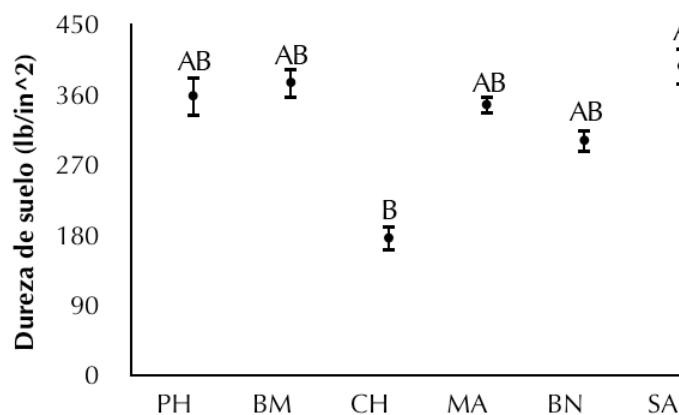


Figura 17. Dureza de suelo promedio \pm e.e. En los diferentes sitios de Villa de Cos, Zacatecas. Las letras indican el resultado de la prueba de comparación múltiple de medias Tukey ($p<0.05$). BM=Bañón mezquitera, BN= Bañón nopalera, CH= Chaparrosa, MA= La Maceta, PH=Pozo Hondo, SA= San Andrés.

Cuadro 14. Índice de similitud de Bray-Curtis para todos los sitios, basado en la cobertura total de cada agente de disturbio BM=Bañón mezquitera, BN= Bañón nopalera, CH= Chaparrosa, MA= La Maceta, PH=Pozo Hondo, SA= San Andrés.

Sitio	BN	CH	MA	PH	SA
BM	7.45%	44.34%	93.47%	83.93%	35.41%
BN	-	54.71%	77.66%	78.55%	52.49%
CH		-	48.69%	47.27%	79.86%
MA			-	82.94%	42.22%
PH				-	38.45%

El análisis de componentes principales ordenó a las localidades de mayor a menor disturbio de la siguiente manera: Pozo Hondo, Bañón mezquitera, Chaparrosa, La Maceta, San Andrés y Bañón nopalera (Cuadro 15). El primer componente explica el 75.7% de la variación de los datos. Se encontró un efecto significativo del ID con la abundancia de *Onthophagus sp1*, *C. humectus*, *Boreocanthon*, *Saprinus sp1* y número de individuos capturados, esto para el modelo Log-lineal (Cuadro 16). Por otro lado, con una correlación lineal de Pearson, únicamente fue significativa la abundancia de *Boreocanthon* ($R^2=0.7811$, g.l.=4, $P=0.0194$).

Cuadro 15. Índice de disturbio para los sitios de Villa de Cos, Zacatecas donde se capturaron escarabajos estercoleros. El Índice de Disturbio reescalado (IDr), marca el sitio más perturbado con un puntaje de 100.

	ID	IDr
Pozo Hondo	1010.7	100.0
Bañón mezquitera	991.9	99.2
Chaparrosa	141.8	60.6
La Maceta	-86.3	50.3
San Andrés	-862.5	15.1
Bañón nopalera	-1195.5	0.0

Cuadro 16. Regresión al modelo Log-Lineal ajustado a distribución Poisson, donde la variable independiente fue el IDr de cada sitio y en todos los casos se tuvo g.l.=216.

	e.e.	Z	Pr(> z)	P
Abundancia <i>C. humectus</i>	0.0005	21	0.000	0.000
Abundancia <i>Saprinus sp1</i>	0.0007	3.3	0.001	0.001
Abundancia <i>Onthophagus sp1</i>	0.0014	-15	0.000	0.000
Abundancia <i>Boreocanthon</i>	0.0017	12	0.000	0.000
Abundancia total	0.0004	16	0.000	0.000
Riqueza específica	0.0012	0.6	0.607	>0.05
Diversidad general	0.0029	0.5	0.65	>0.06

6. DISCUSIÓN

Este trabajo presenta el primer estudio sobre la coleoptero fauna del municipio, y lista aproximadamente el 90% de los escarabajos coprófagos que habitan en los sitios estudiados. Entre todas las especies y géneros incluidos en la lista, sólo *Onthophagus* fue registrado previamente en Zacatecas en el Catálogo Taxonómico de las especies de México de la CONABIO (2008).

El estudio abarcó todos los tipos de vegetación del municipio, excepto los agroecosistemas. Los sitios elegidos se concentraron en la parte sur (Figura 6), pues el norte del Villa de Cos presenta una vegetación homogénea parecida a la de Pozo Hondo (Figura 5e), excepto por el manchón de pastizal ubicado en San Andrés (Figura 5a) y por algunos izotales. Debido a la lejanía entre los sitios, este último tipo de vegetación fue excluido del muestreo. Los sitios ubicados hacia al sur presentan una mayor diversidad de vegetación, además de ser menos áridos. Por tal razón, la actividad agropecuaria y los poblados más grandes se concentran en esa zona, lo que genera un ambiente fragmentado y con presencia de importantes disturbios edáficos como la basura (i.e. La Maceta).

En los análisis de riqueza se incluyeron dos familias diferentes a Scarabaeidae (Trogidae e Histeridae). La familia Trogidae no nidifica en excretas pero se ha reportado que se alimentan de excremento de carnívoros (Cambefort, 1991b; Vaurie, 1955). Los histéridos, que no son coprófagos, fueron incluidos por ser los depredadores más numerosos de la comunidad en ambientes áridos (Kohlman, 1991). La poca riqueza de los histéridos reportada en América comparada con Europa, podría ser aparente, debido al poco conocimiento que existe sobre dicha riqueza en comparación (Hanski y Cambefort, 1991c).

La dominancia de los rodadores diurnos encontrada en los sitios corresponde al patrón de Scarabaeidae para ambientes áridos (Kohlman, 1991, Verdú *et al.*, 2007). En México los rodadores dominantes pertenecen a una especie del género *Canthon* (Halffter *et al.*, 2012), esto se ajusta a lo

encontrado en La Maceta, Bañón (Mezquitera y Nopalera) y Pozo Hondo, dónde abundaron *Canthon humectus* y *Boreocanthon*.

Según Verdú y Lobo (2008) la termorregulación es uno de los factores que explican cómo *C. humectus* puede soportar las condiciones climáticas de estos sitios. Se ha propuesto, por otra parte, que las especies de tamaño medio, como ésta, resultan favorecidas por los ambientes extremos (Jay-Robert *et al.*, 2008). Cabe destacar que el registro de *C. humectus* en este sitio contradice el área de distribución potencial descrita por Verdú y Lobo (2008), aunque dicha predicción (basada en factores climáticos y termorregulación) se limita al centro-sur del país, debido a que sus registros omiten la parte norte del territorio nacional.

De las 16 especies de Scarabaeidae, se encontraron 7 paracópridas, 6 endocópridas y 3 telecópridas. La baja riqueza de telecópridos ha demostrado ser una constante en hábitats áridos de México (Halffter *et al.*, 2012; Verdú *et al.*, 2007). La dominancia de una sola especie puede ser consecuencia de una gran abundancia de excremento disponible debido al sobrepastoreo (Verdú *et al.*, 2007), así como de la dinámica de población: el modelo de lotería (donde el primero en llegar obtiene más y mejores recursos) se aplica a los telecópridos, mientras que los otros dos patrones de anidamiento se modelan por varianza-covarianza (mayor agregación intraespecífica entre parches aumenta la competencia intraespecífica en relación con la interespecífica, promoviendo la coexistencia de más especies) (Hanski, 1991). Donde actúen ambos modelos y no varíen otras condiciones, habrá menor riqueza de telecópridos y mayor de endo y paracópridos (Hanski y Cambefort, 1991a).

6.1. Particularidades de los sitios

La estructura del hábitat —la complejidad y heterogeneidad de la materia física en un espacio vertical y horizontal (Byrne, 2007)— afectó la abundancia de algunos telecópridos, pues está relacionada con los requerimientos de microhábitat que los escarabajos requieren para anidar (Doube, 1991). Los

escarabajos coprófagos son afectados por los factores microclimáticos que la vegetación promueve (Halfiter y Edmonds, 1982). En pozo Hondo, el matorral de *Larrea* pudo favorecer la abundancia de telecópridos (*C. humectus* y *Boreocanthon* representan el 99% de las capturas, Figura 15) debido que a las porciones del suelo aledañas a las raíces de los arbustos, por ser menos compactas, permiten enterrar más fácilmente las bolas nido. Esto fue observado tanto para *C. humectus* en el sitio, y también para *Kheper nigroaencis* en el sur de África (Edwards y Aschenborn, 1988). A pesar de que la compactación del suelo de este lugar no difirió de los otros sitios, presentó una gran variabilidad en su compactación (Figura 16), lo cual favorece a la riqueza, pues el número de especies declina en los ambientes más homogéneos en términos edáficos (Hanski y Cambefort, 1991c).

Pozo Hondo difirió de los demás sitios por tener el mayor valor de riqueza promedio, contó con el mayor número de especies observadas pero fue el sitio donde faltó más esfuerzo de muestreo (Cuadro 7). La coexistencia de tantas especies en el sitio ($S=16$) se relaciona con las prácticas de ganadería moderada que se practican allí. Se ha visto que estas prácticas contribuyen a mantener un paisaje en mosaico que soporta más especies de escarabajos coprófagos que las áreas homogéneas con vegetación cerrada y ausencia de ganado (Verdú *et al.*, 2007).

El segundo sitio más abundante fue Bañón nopalera (Cuadro 2). A diferencia del matorral de *Larrea* en Pozo Hondo, aquí se observó mayor cobertura vegetal (pastos en el estrato herbáceo y *Yucca* sp. en el arbóreo). Esto pudo favorecer a que se conservara, durante la época seca de agosto, la suficiente humedad en el suelo, lo que generó un aumento de capturas al pasar la temporada de lluvias (Cuadro 2). La mayor proporción de paracópridos respecto a los encontrados en Pozo Hondo (Figura 15), se relaciona con el índice de disturbio (este sitio tiene el menor valor), pues el sobrepastoreo favorece a unas especies sobre otras (Halfiter *et al.*, 2012). Como la vegetación proporciona condiciones microclimáticas más constantes, es posible que la termorregulación no influya de manera tan de-

terminante como en otros sitios, lo mismo que la dureza del suelo, en Bañón nopalera es ligeramente menos compacto que el de Pozo Hondo (Figura 17). Al analizar el efecto de la interacción, se puede ver que el valor más bajo (Bañón nopalera en junio=0) se debe a que únicamente cayó *C. humectus*, debido a la coincidencia del muestreo con las primeras lluvias que causaron un pico de actividad en los insectos capturados con estas trampas (Samways, 2010).

La baja abundancia total en Bañón mezquitera y La Maceta (Figura 8) —sitios que podrían proporcionar también estos microhábitats— se relaciona con los factores de disturbio (Figura 14): comparado con el resto, en ambos sitios se encontró poco recurso y una amplia cobertura de camino de ganado, lo que representa una mayor área de suelo compacto no disponible para el anidamiento. Por otro lado, Bañón mezquitera, fue el único sitio donde no se capturó a *C. humectus*, lo que permitió una mayor riqueza de paracópidos en comparación a los otros sitios (Figura 17). El telecóprido presente, *Boreocanthon* sp, tiene una talla mucho menor a las de *C. humectus*, lo cual disminuye su capacidad de relocalización del recurso y lo convierte en un competidor menos fuerte (Hanski y Cambefort, 1991a).

En sitios donde la vegetación no favorece la presencia de los microhábitats, las especies dominantes presentan otro tipo de anidamiento. En el pastizal de San Andrés, el 41% de los individuos capturados pertenecen a la subfamilia Aphodiinae, que son endocópidos (Figura 16). Este sitio, además, presentó la mayor riqueza de endocópidos (Figura 17). Según Hanski y Cambefort (1991a), este tipo de anidamiento es común en sitios con suelo muy compacto (Figura 15), donde el suelo es difícil de cavar, o donde los telecópidos y paracópidos son escasos. Por otro lado, la poca profundidad del suelo limitó la abundancia de paracópidos, pues la partición de recurso se da al nidificar en diferentes profundidades del suelo (Hanski y Cambefort, 1991b).

En sitios como Chaparrosa (pastizal salino) que poseen un drenaje limitado y tienden a inundarse, se ha reportado una baja densidad de escarabajos debido a la alta mortalidad por ahogamiento (Hanski y Cambefort, 1991b). En este sitio, la especie más abundante fue *Onthophagus* sp., un paracóprido (Figura 16). Este tipo de anidamiento es favorecido por la profundidad del suelo del sitio: generalmente los nidos de paracópridos son más profundos que los de telecópridos (Hanski y Cambefort, 1991b). Cuando la profundidad es suficiente, el agua acumulada no inunda las cámaras de incubación pero sí proporciona la humedad requerida para que el escarabajo emerja. Por el contrario, los nidos de telecópridos al ser muy superficiales, las larvas mueren y se reduce el número de adultos que pueden ser capturados. Este sitio contó con la mayor diversidad en el mes de agosto (Cuadro 9), pues la con menor compactación de suelo (Figura 14) favorece a los tele y paracópridos, mientras que la temporada de sequía evita que los competidores más fuertes desplacen a otras especies. Además, se observó que en este sitio el suelo era más profundo, lo que permite que exista una mayor partición de recurso para los paracópridos y promueve la coexistencia de más especies e individuos con este tipo de anidamiento.

6.2. Temporalidad

El efecto significativo de la temporalidad sobre la abundancia (Cuadro 2) sugiere que la humedad edáfica es un factor abiótico determinante en la presencia de los adultos: en algunas especies los adultos salen de la cámara de incubación hasta que la humedad edáfica reblandece el suelo y les permite salir (Cambefort y Hanski, 1991). Por esta razón, la temporada de septiembre presentó mayor abundancia (Cuadro 2), pues presentaba los individuos acumulados durante la época de lluvias. En el muestreo de julio, segundo en abundancia, se capturaron los primeros individuos que emergieron ante el aumento de humedad. En agosto, la temporada de sequía, el suelo compacto y seco evitó la emergencia de los adultos, lo que pudo haber disminuido la cantidad de individuos emergidos con

las primeras lluvias. Sin embargo, la riqueza no disminuyó a causa de la temporada seca de agosto: al contrario de lo sucedido con la abundancia, tanto el análisis de varianza (Cuadro 4) como las curvas de acumulación (Figura 9) muestran que los dos últimos muestreos tuvieron mayor riqueza que el primero.

Los muestreos de secas y post-lluvias (agosto y septiembre), presentaron mayor riqueza que el primero. Las primeras lluvias permitieron una gran abundancia de *C. humectus*, mientras que las restricciones de la sequía, al disminuir la abundancia de esta especie, dejaron espacios libres para que otras especies pudieran colonizar. Como se puede observar en la Figura 9, la temporada con mayor riqueza observada fue septiembre y tuvo los mayores valores de riqueza esperada (Cuadro 6). Esta segunda época de lluvias mejoró las condiciones que permitieron la llegada de otras especies y mantuvieron una abundancia alta.

La diversidad, al igual que la riqueza, fue mayor en los últimos dos muestreos. La sequía causó una disminución en la abundancia de *C. humectus*, pero también permitió una mayor riqueza y una mayor diversidad. Esto es porque el aumento de especies junto con la disminución de individuos capturados incrementó la equitabilidad de las especies representadas, aumentando el valor del índice Shannon-Weiner.

6.3. Similitud

Tanto el dendograma de Bray-Curtis (Figura 11), como el análisis de componentes principales (Figura 13) formaron tres agrupaciones. Una de ellas representa a los pastizales, debido al mayor número de especies compartidas y el número de individuos capturados. Sin embargo, como lo mostraron los patrones de anidamiento, las características del suelo son muy diferentes entre sí, por lo que la agrupación se debe a que estos escarabajos podrían ser sensibles a la cantidad de luz que deja pasar el dosel (Samways, 2010) y los pastizales se diferencian de los demás sitios por la carencia de un dosel que

proporcione sombra. Otro grupo está formado por La Maceta y Bañón mezquitera, dos sitios agrupados por tener una carga de ganado constante a lo largo del periodo de muestreo, y porque presentan un estrato arbóreo compuesto por mezquites. Aunque tuvo baja similitud, el último grupo, de Pozo Hondo y Bañón nopalera (Figura 11), se formó a partir de la abundancia desproporcionada de telocópridos en ambos sitios (promovida por los sitios de anidamiento debido a la cubierta vegetal) y no tanto por las especies compartidas.

La localización geográfica no determinó la agrupación del dendograma Bray-Curtis; de haber sido así, los sitios más similares hubieran sido los dos sitios de Bañón o La Maceta con Chaparrosa. Sin embargo, en la agrupación del Análisis de Componentes Principales (Figura 13), dentro del grupo de pastizales se encuentra una de las fechas de La Maceta y en el de carga de ganado, una de Chaparrosa. Esto se debe a la corta distancia geográfica entre estos sitios (Cuadro 16). Los sitios más cercanos entre sí tienen baja similitud, mientras que los pastizales tienen un alto índice aún siendo los sitios más alejados. Esta evidencia apoya la idea de que el tipo de vegetación influye en la composición de la comunidad de escarabajos estercoleros.

Cuadro 16. Distancias entre sitios de Villa de Cos, Zacatecas en kilómetros dónde se colectaron escarabajos coprófagos

Sitio	BN	CH	MA	PH	SA
Bañón mezquitera	6.24	18.29	19.16	54.77	83.42
Bañón nopalera	X	12.02	13.32	51.88	77.42
Chaparrosa		X	7.57	46.97	67.61
La Maceta			X	49.25	64.25
Pozo Hondo				X	45.59

6.4. Estimación de riqueza y esfuerzo de muestreo

A pesar de que el número de trampas por sitio fue pequeño, se obtuvieron listados casi completos de los sitios en las tres temporadas. Las riquezas esperadas de las curvas de acumulación fueron más bajas que los estimadores no paramétricos. Esto se debe a que las curvas asumen que no hay agregación y son específicas para el tipo de muestreo utilizado (Gotell y Colwell, 2001). Aunque los estimadores no paramétricos tienen un sesgo negativo cuando el tamaño de la muestra es pequeño (Colwell y Coddington, 1994), se han recomendado para esquemas de muestreo mínimo (Colwell y Coddington, 1994; Brose, 2002), por ejemplo, el estimador Chao 2 ha demostrado tener poco sesgo en muestreo con trampas pitfall (Brose, 2002). Tomando en cuenta este estimador, sólo Chaparrosa, La Maceta y San Andrés tendrían un listado completo (>80%).

Los estimadores Chao proporcionan el valor mínimo de riqueza al asumir homogeneidad entre muestras (Magurran, 2004), por esta razón estos estimadores proporcionan el mayor valor de porcentaje de especies observadas por sitio (Cuadro 7). Los sitios no presentan gran heterogeneidad dentro de cada uno de ellos, al contrario de las fechas que, al contener a todos los sitios cada uno con diferente tipo de vegetación, tenían un alto nivel de heterogeneidad y este estimador no es el más apropiado para comparar entre fechas, pero sí entre sitios.

Después de los estimadores Chao, los menos sesgados y más precisos son los estimadores Jackknife, pero tienden a sobreestimar la riqueza (Codwell y Coddington, 1994), pues al basarse en singletons y doubletons, reducen la subestimación del verdadero número de especies en una comunidad (Moreno, 2001). Lo mismo sucede con los estimadores de cobertura (ACE, ICE), que sólo tienen un buen desempeño sólo cuando la riqueza de especies es alta, pues requieren muchas clases de especies raras (>20) (Walter y Morand, 1998). Por estas razones, estos estimadores no fueron muy informativos en este estudio.

6.5. Disturbio

La presencia de ganado en los sitios representa una fuente de disturbio y de recurso a la vez. El disturbio más abundante fue el camino de ganado. Estos senderos son resultantes del constante pisoteo y representan áreas de suelo muy compacto. Lo que afecta a los escarabajos al disminuir el número de sitios en los que podrían anidar. Por otro lado, la presencia de ganado involucra un depósito constante de excremento para la alimentación y reproducción de los escarabéidos.

El efecto del disturbio en los sitios de estudio no es del todo claro, en parte por que no hubo efecto del sitio sobre la diversidad. Además, al no haber réplicas de cada tipo de vegetación, factores como el efecto de la cobertura vegetal y tipo de suelo modificaron la estructura de la comunidad independientemente del disturbio por ganadería. Un ejemplo claro de esto es que Pozo Hondo y Bañón mezquitera sólo tienen un 14.56% de similitud (Cuadro 10) a pesar de que tienen valores de disturbio similares (con un IDr de 100 y 99.2 respectivamente). Por otro lado, Pozo Hondo y Bañón nopalera, se agrupan en el dendograma de Bray-Curtis (Figura 11), tienen una similitud de 54.61% y representan los valores opuestos del IDr. Esto tiene relación con la hipótesis del disturbio medio, donde un disturbio intenso permite que muy pocas especies sobrevivan, mientras que un disturbio leve propicia que las especies más competitivas desplacen a las otras (Queijeiro-Bolaños, 2007). En Pozo Hondo, además de que la vegetación proporciona sitios de anidamiento permite un mayor número de especies, el alto índice de disturbio por ganadería favorece la dominancia de *C. humectus*, lo que se refleja en una gran abundancia de escarabajos. Por otro lado, la vegetación en Bañón nopalera favorece a esta especie, con un efecto similar al del disturbio en Pozo Hondo. Un resultado que apoya el ordenamiento de los sitios por su IDr fue que el sitio más conservado fue el único donde no se capturaron especies exóticas (*Digitonthophagus gazella* y *Euoniticellus intermedius*). Pero se registró la presencia de especies de gran talla (*D. colonicus* y *Phanaeus quadridens*) en el sitio más perturbado (Po-

zo Hondo), lo cual contradice el supuesto de que las especies más grandes son más vulnerables a la extinción por causa de pérdida y modificación de hábitat pues poseen un ámbito hogareño muy amplio (Barragán *et al.*, 2011).

Los estudios del efecto del disturbio sobre las comunidades de Scarabaeidae en general se han realizado en bosques tropicales, Nichols *et al.* (2007) hicieron una revisión del efecto de la fragmentación sobre las comunidades de Scarabaeidae y encontraron que la modificación de hábitat disminuye la riqueza y abundancia de especies de sitios conservados y aumentan ambos atributos pero de especies características de sitios más abiertos. Para ambientes áridos en México se ha hecho esta comparación de ambientes abiertos y cerrados en Metztlán (tomando la condición abierta como resultado de un constante disturbio por ganadería) y se ha encontrado que la ganadería favorece la diversidad en matorrales crasicaules, pero no tiene efecto en matorrales submontanos (Verdú *et al.*, 2007). Sin embargo, al hacer un análisis a nivel de gremio, no se encontró una evidencia de un impacto marcado sobre la diversidad (Barragán *et al.*, 2011). La falta de evidencia del impacto de la ganadería sobre la diversidad de escarabajos se debe a que estos son capaces de usar áreas abiertas que carecen de vegetación y toman ventaja del recurso adicional proporcionado por el ganado (Barragán *et al.*, 2011).

6.6. Críticas y perspectivas

Aquí se presenta la primera descripción de la coleopterofauna del municipio, lo que contribuye al conocimiento biológico del Altiplano Mexicano, una zona que ha sido poco estudiada en búsqueda de Scarabaeidae (Moron, 2006). A pesar de no ser una de las regiones más diversas del país, la falta de esfuerzo de muestreo en esta región ha dejado un hueco en el conocimiento de la biodiversidad nacional. Este trabajo representa, por tanto, el primer esfuerzo para llenarlo, un paso inicial para incitar a la investigación de la diversidad del estado. Nuestros resultados sugieren que esta zona podría presentar un área de interés para el estudio de la familia en ambientes áridos, debido a los diferentes tipos de vegetación xerófila y a la presencia de ganadería con diferente intensidad.

Un estudio sobre las características edáficas que afectan a estos escarabajos y la detallada caracterización de la vegetación podrían ayudar a explicar los resultados obtenidos, pues la interacción del suelo y tipo de vegetación parecen estar determinando la estructura de la comunidad. Otro elemento que complementaría el trabajo sería el patrón de temporalidad de todo el año pues aquí sólo se presentó la temporada de lluvias y, probablemente, existan especies que sólo se presenten en sequía. Sería pertinente, además, un muestreo en excretas de ganado que permita reconocer las especies que están proporcionando el servicio ecosistémico, así como su eficiencia, y otro muestreo de excretas de mamíferos silvestres, en busca de especies que se especialicen en este recurso.

A pesar de que los listados obtenidos fueron casi completos y se capturó un gran número de escarabajos, el trampeo no fue del todo satisfactorio pues el cebo pudo no haber sido del todo efectivo por su rápida desecación debido al ambiente árido. Las pruebas *t student* para comparar el efecto de la permanencia de la trampa con su cebo (Cuadro 11, 12 y 13) demostraron que en la mayoría de los casos no hubo diferencias significativas; para evitar estas diferencias se debe renovar el cebo después de cada revisión. Hacerlo representa un esfuerzo extra debido a la difícil obtención del cebo.

Aún si se solucionara este problema, habría una diferencia entre la hora de obtención y la hora de colocación pues, debido a la distancia entre los sitios estudiados, las primeras heces tendrían el aroma volatilizado para la hora del atardecer, momento en que se colocaban las últimas trampas. La permanencia de los volátiles del cebo representa el mayor reto para el trapeo de este tipo en ambientes áridos.

La presencia de volátiles a lo largo del día pudo influir, por ejemplo, en que no fueran abundantes las especies exóticas registradas (*D. gazella* y *E. Intermedius*), lo que contrasta con lo encontrado por Anduaga (2004) en un terreno ganadero de Durango. La baja abundancia de estas especies puede atribuirse a que el número de especies nativas es suficiente como para que la competencia interespecífica evite que las introducidas se vuelvan dominantes (Hanski y Cambefort, 1991a), pero su baja captura también podría explicarse por la desecación del cebo en la trampa: *D. gazella* tiene hábitos crepusculares (Barragán *et al.*, 2011), las trampas que fueron colocadas en la mañana, perdían la capacidad de atraer a esta especie para la hora en que salía a forrajear, por lo que no se capturó en un número que represente el tamaño de su población. Esta última explicación no aplica para la otra especie introducida (*E. intermedius*) que tiene hábitos diurnos (Barragán *et al.*, 2011).

Otro problema del estudio fue la desproporcionada abundancia de *C. humectus*, aunque la diferencia en el número de individuos de cada especie puede reflejar patrones de disponibilidad de recursos o condiciones de crecimiento, también pueden deberse a diferencias causadas por las condiciones del muestreo (Gotell y Codwell, 2001). De esta manera, debido a que la trampa CSR puede ser selectiva en favor de las especies telecópridas y paracópridas (Lobo, 1992), influyó en que no hubiera efecto del sitio sobre la diversidad debido a que en todos los sitios hubo una o varias especies de tele o paracópridos con gran proporción relativa. Por otro lado, el índice Shannon-Weiner, asume que los individuos son seleccionados al azar y que todas las especies están representadas en la mues-

tra (Moreno, 2001), lo que pudo causar un sesgo debido al tipo de trampa y a que no se capturaron todas las especies de los sitios. De esta manera, se sugiere que la forma más sencilla de comparar sitios es a través de la riqueza, ya sea el valor observado o alguno de los estimadores no paramétricos.

Sin embargo, la abundancia de *Canthon* y *Boreocanthon* podrían facilitar algún estudio de índole poblacional que permitiera comprender la abundancia de ambos grupos en ambientes áridos. Asimismo, si se realizara la evaluación de disturbio con réplicas para cada tipo de vegetación, se podría evaluar como se modifica la población de estos escarabajos y si podrían ser utilizados como indicadores de disturbio. En general, por ser abundantes y de fácil captura, este género podría ser utilizado para una gran variedad de estudios ecológicos.

7. CONCLUSIONES

- ☞ La temporalidad afectó a la comunidad de escarabajos coprófagos, pues las lluvias propiciaron un aumento de la abundancia y la canícula permitió que la especie dominante disminuyera en abundancia para permitir que otras especies arriben a los sitios.
- ☞ La estructura de la comunidad en un sitio está dada por la presencia de microhábitats para anidamiento, dado por la mezcla de tipo de vegetación y dureza de suelo.
- ☞ Los sitios con mayor compactación favorecieron a los endocópridos, mientras que la profundidad del suelo permitió un mayor establecimiento de paracópridos. Los telecópridos son los dominantes en los ambientes áridos como el de este estudio.
- ☞ El disturbio más abundante fue el camino de ganado, que representa una limitante para estos escarabajos al disminuir los lugares dónde pueden anidar. Sin embargo, la presencia de ganado significa una provisión constante de recurso, de forma que también favoreció a los escarabajos coprófagos.
- ☞ En este trabajo no se pudo encontrar una relación clara entre disturbio y la comunidad de Scarabaeidae, debido a que los sitios diferían mucho entre sí (por el tipo de vegetación y de suelo), lo que modificó a la comunidad independientemente del índice de disturbio.

6. LITERATURA CITADA

- Acuña Soto, J.A. 2004. Coleópteros necrófilos (Scarabaeidae, Silphidae, Staphylinidae e Histeridae) de la Sierra Nortede Puebla, México. Tesis Profesional, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Los Reyes Iztacala.
- Anduaga, S. 2004. Impact of the activity of dung beetles (Coleoptera Scarabaeidae: Scarabaeinae) inhabiting pasture land in Durango, México. *Environmental Entomology*. 33(5):1306-1312.
- Arita, H.T. y P. Rodriguez. 2001. Ecología geográfica y macroecología. Páginas 63-77 en Llorente-Bousquets J y J.J. Morrone editores. *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Prensas de ciencias. UNAM.
- Ayres, M., Murcia, C., Lima, D. y A. Santos. 2004. BioEstat: Estadísticas para las ciencias biológicas y médicas. Belém, Pará, Brasil. Sociedad Civil Mamiráua, Brasilia. 274 pp.
- Barragán, F., C. E. Moreno, F. Escobar, G. Halffter y D. Navarrete. 2011. Negative impacts of human land use on dung beetle functional diversity. *PloS one*, 6(3), e17976.
- Bloom, S. A. 1981. Similarity indices in community studies: Potential pitfalls. *Marine Ecology*, 5, 125-128.
- Bornemissza, G.F. 1976. The Australian dung beetle project 1965-1975. *Australian meat research Committee Review* 20, 1-30.
- Brose, U. 2002. Estimating species richness of pitfall catches by non-parametric estimators. *Pedobiologia*, 46: 101-107.
- Byrne, L.B. 2007. Habitat structure: A fundamental concept and framework for urban soil ecology. *Urban Ecosystems*. 10(3):255-274
- Cambefort, Y. 1991a. Biogeography and Evolution. pp. 51-69. En I. Hanski y Y. Cambefort (Eds). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Cambefort, Y. 1991b. From Saprophygy to Coprofygy. pp. 22-35. En I. Hanski y Y. Cambefort (Eds). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Cambefort, Y. y I. Hanski. 1991. Dung beetle population biology. pp. 37-50. En I. Hanski y Y. Cambefort (Eds). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Colwell, R. K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. Guía de usuario y aplicación publicadas en: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>. Consultada el 10 de noviembre de 2010.
- Colwell, R.K. y J.A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 345:101-118.
- CONABIO. 2008. Anexo I: Catálogo taxonómico de especies de México, en *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. Conabio, México, Disco Compacto 1.
- Chao, A., M.C. Ma y M.C.K. Yang. 1993. Stopping rules and estimation for recapture debugging with unequal rates. *Biometrika*. 80:193-201.

- Davis, A.L.V. y C.H. Scholtz. 2001. Historical vs. ecological factors influencing global patterns of scarabaeine dung beetle diversity. *Diversity and Distributions*. 7(4):161-174
- Diaz, M. 2001. Ecología experimental y ecofisiología: Bases para el uso sostenible de los recursos naturales de las zonas áridas neo-tropicales. *Interciencia*. 26(10):472-478.
- Doube, B.M, A. Macqueen, T.J. Ridsill-Smith y T.A. Weir. 1991. Native and induced Dung Beetles in Australia. pp. 255-282. En I. Hanski y Y. Cambefort (Eds). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Doube, B.M. 1991. Dung Beetles of Southern Africa. pp. 133-155. En I. Hanski y Y. Cambefort (Eds). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Echavarría-Cháirez, F.G., R. Gutiérrez-Luna, R.I. Ledesma-Rivera, R. Bañuelos-Valenzuela, J. Aguilera-Soto y A. Serna-Pérez. 2006. Influencia del sistema de pastoreo con pequeños rumiantes en un agostadero del semiárido Zacatecano. I Vegetación nativa. *Tec. Pecu. Méx.* 44(2):203-217
- Edwards, P. B., y H.H. Aschenborn. 2008. Male reproductive behaviour of the african ball-rolling dung beetle, *Kheper Nigroaeneus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists' Society*. 42(1):17-27
- Footit, R., & Adler, P. 2009. *Insect Biodiversity*. Boston: Twayne Publishers.
- Gotell, N.J. y R.K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*. 4: 379-391
- Gullan, P.J. y P.S. Cranston. 2005. *The insects: An outline of entomology*. 3a edición. Blackwell Publishing, USA.
- Halfiter, G. y W.D. Edmonds. 1982. *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae): an ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecología, México, D. F.
- Halfiter, G., Verdú, J. R., Moreno, C. E., y V Halfiter. 2012. Historical and ecological determinants of dung beetle assemblages in two arid zones of central Mexico. *Journal of Arid Environments*, 76:54-60.
- Hanski, I. 1991. Dung Insect Community. pp. 5-21. En I. Hanski y Y. Cambefort (Eds). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Hanski, I. y Y. Cambefort. 1991a. Competition in dung beetles. pp. 305-329. En I. Hanski y Y. Cambefort (Eds). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Hanski, I. y Y. Cambefort. 1991b. Resource partitioning. pp. 329-349. En I. Hanski y Y. Cambefort (Eds). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Hanski, I. y Y. Cambefort. 1991c. Species richness. pp. 350-365. En I. Hanski y Y. Cambefort (Eds). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Hernández-Silva, G. 1979. Caracterización de los suelos en una zona de Villa de Cos, Zacatecas. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista*. 3(2):155-169
- INEGI. 2008. Anuario Estadístico de Zacatecas.

- Jay-Robert, P., Lumaret, J.P., Lebreton, J.D., 2008. Spatial and temporal variation of mountain dung beetle assemblages and their relationships with environmental factors (Aphodiinae: Geotrupinae: Scarabaeinae). *Annals of the Entomological Society of America*. 101(1):58-69
- Jiménez-Valverde, A. y Hortal, J. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Iberoamericana de Aracnología*. 8: 151-161.
- Kohlman, B. 1991. Dung beetles in subtropical North America. pp. 116-132. En I. Hanski y Y. Camberfort (Eds). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Koleff, P. 2005. Conceptos y Medidas de la Diversidad Beta. Páginas 19-40. En G. Halfiter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic editores. *Sobre Diversidad Ecológica: el significado de las diversidades Alpha, Beta y Gamma*. Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza, España.
- Kruess, A. y T. Tschamtk. 2002. Contrasting responses of plant and insect diversity to variation in grazing intensity. *Biological Conservation*. 106:293-302
- Larsen, T.H. y Forsyth A. 2005. Trap spacing and transect design for dung beetle biodiversity studies. *Biotropica*. 37(2):322-325.
- Lawrence, J. F., y A. F. Newton, Jr. 1995. *Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family-group names)*. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Varsovia. Ed. Palaluk y Slipinski Poland. 779-1006.
- Lee, S.M. Y Chao, A. 1994. Estimating population size via sample coverage for closed capture-recapture. *Biometrics*. 50:80-97.
- Legendre, P., & Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier Science.
- Lemons, J. 2003. *Conserving biodiversity in arid regions*. New York: McGraw-Hill.
- Lobo, J.M., C.M. Veiga y F. Martín-Piera. 1988. Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeoidea (Col.): características determinantes de su capacidad de captura. *Rev. Ecol. Biol. Sol*. 25(1):77-10
- Lobo, J.M.. 1992. Los escarabeidos coprófagos: un grupo de insectos con posibilidades. *ZAPATIERI Revista aragonesa de entomología* 1(2):73-78
- Ludwig, J. A. y Reynolds, J. F. 1988. *Statistical Ecology*. John Wiley & Sons. Nueva York. 337 pp.
- Lumaret J.P. y I. Martínez. 2005. El impacto de los productos veterinarios sobre insectos coprófagos consecuencias sobre la degradación del estiércol en pastizales. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*. 21(3):137-148.
- Llorente-Bousquets, J., y S. Ocegueda. 2008. Estado del conocimiento de la biota, en *Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. Conabio, México, pp. 283-322.
- Magurran, A. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing. Malden, MA.
- Martín-Piera, F. y J.I. López-Colón. 2000. Coleoptera, Scarabaeoidea I. En: Fauna Ibérica, vol. 14. Ramos, M.A. et al., (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid. 526 pp
- Martínez, I. y J.P. Lumaret. 2006. Las prácticas agropecuarias y sus consecuencias en la entomofauna y el entorno ambiental. *Folia Entomológica Mexicana*. 45(1):57-68

- Martorell, M. y E.M. Peters. 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation*. 124:199–207
- McAleece, N., Lamshead, P. J. D., Patterson, G. L. J. y Gage, J. D. 1997. BioDiversity Pro. version 2. A program for analyzing ecological data. The Natural History Museum and the Scottish Association for Marine Science. <http://www.nhm.ac.uk/zoology/bdpro>. Consultada el 26 de Febrero de 2011.
- McGeoch, M., B.J. Van 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(4):661-672
- McGinnies, W.G. 1979. Arid-Land ecosystems- common features through the world. Pp.299-216. In: Goodall D.W., Perry R.A., Howes KMW (eds). *Arid-land ecosystems: structure, functioning and management. Vol. 1*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Millenium Ecosystem Assesment. 2005. *Ecosystem and human well-being*. Capítulo 3: Drivers of ecosystem change, summary chapter. Millenium Ecosystem Assesment, Island Press.
- Moreno, C. E. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad. M & T-Manuales y Tesis SEA, Vol. 1*. Zaragoza. 81 pp.
- Morón, M.A. 2006. Patrones de distribución de la familia Scarabaeidae (Coleoptera). pp. 271-293 en: Morrone, J.J. y J. Llorente Bousquets (Eds.). Componentes bióticos de la entomofauna mexicana. Las prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Morón, M.A. y R.A. Terrón. 1988. *Entomología practica: Una guia para el estudio de los insectos con importancia agropecuaria, medica, forestal y ecologica de Mexico*. Instituto de Ecología. México.
- Mwendera, E.J., M.A. Mohamed Saleem y Z. Woldu. 1997. Vegetation response to cattle grazing in the Ethiopian highlands. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 64:43-51
- Nichols, E., S. Spector, J. Louzada, T. Larsen, S. Amezcua y M.E. Favil. 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*. 141:1461–1474
- Queijeiro-Bolaños, M. E. 2007. Interacciones entre dos especies de muérdago enano (*Arceuthobium* spp. y *Pinus hartwegii*) en el Parque Nacional Zoquiapan, Estado de México: el papel del disturbio. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 50 pp.
- Ratcliffe, D. y M.L. Jameson. 2005. Generic guide to New World scarab beetles. *UNL State Museum*. Consultado en 6 de Mayo, 2010 en <http://www-museum.unl.edu/research/entomology/Guide/Scarabaeoidea/Scarabaeidae/Scarabaeidae-e-pages/Scarabaeidae-Overview/ScarabaeidaeO.html>
- Rzedowski, J., 2006. *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Samways, M. 2010. *Insect conservation: a handbook of approaches and methods*. Oxford: Oxford University Press.
- Schowalter, T.D. 2006. *Insect ecology: an ecosystem approach*. Academic Press. San Diego

- Sifuentes, A. y M.A. Ortega. 2009. Enciclopedia de los Municipios de México: Villa de Cos, Zacatecas. Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal, Gobierno del Estado de Zacatecas. [Disponible en línea]
<www.inafed.gob.mx/work/templates/enciclo/zacatecas/municipios/32051a.htm>
- SIIT. 2003. Sistema Integrado de Información Taxonómica SIIT*^{mx}. <http://siit.conabio.gob.mx>
- Sousa, W.P. 1984. The role of disturbance in Natural Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 15:353-391
- Spector, S. 2006. Scarabaeinae Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): An invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. *The Coleopterists Bulletin, Monograph Number*. 5:71-83
- SPP (Secretaría de Programación y Presupuesto). 1981. Síntesis Geográfica de Zacatecas. Coordinación General de los Servicios Nacionales de Estadística, Geografía e Informática. México, D.F.
- Vaurie, P. 1955. A revision of the genus *Trox* in North America (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 106(1):1-90
- Velázquez-Bobadilla, E. 2007. Monografía del Municipio de Villa de Cos. Secretaría de Desarrollo Económico. [Disponible en línea]
<http://infoeconomica.zacatecas.gob.mx/monografias_municipales/051_Villa_de_Cos.pdf>
- Verdú, J.R., C.E. Moreno, G. Sánchez-Rojas, C. Numa, E. Galantea y G. Halffter. 2007. Grazing promotes dung beetle diversity in the xeric landscape of a Mexican Biosphere Reserve. *Biological conservation*. 140:308-317
- Verdú, J. R., J.M. Lobo y S. Fattorini. 2008. Ecophysiology of thermoregulation in endothermic dung beetles: ecological and geographical implications. (S. Fattorini, Ed.) *Insect Ecology and Conservation*, 661(2), 1-28.
- Vaz de Mello, F. Z., W.D. Edmonds, F.C. Ocampo, y P. Schoolmeesters. 2011. A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae of the New World (Coleoptera: Scarabaeidae). *Zootaxa*, 73, 1 - 73.
- Vidal-Zepeda, R. 2005. Las regiones climáticas de México. Instituto de Geografía, UNAM, México, D.F. (Colec. *Temas Selectos de Geografía de México*, I.2.2). 213 pp.
- Walter B. A. y Morand, S. 1998. Comparative performance of species richness estimation methods. *Parasitology*, 116: 395-405.
- Zar, J.H. 2009. *Biostatistical analysis*. 5^a ed. Prentice Hall. Upper Saddle River, New Jersey.