

00376²
2ej.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

ECOLOGÍA Y COMPORTAMIENTO DE ESCARABAJOS
RODADORES DEL ESTIÉRCOL (SCARABAEIDAE:
SCARABAEINAE) DE SELVAS Y PASTIZALES
EN LOS TUXTLAS, VERACRUZ.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
(ECOLOGÍA Y CIENCIAS AMBIENTALES)

P R E S E N T A

ALFONSO DÍAZ ROJAS

MÉXICO, D.F.

1998

DIRECTOR DE TESIS: DR. MARIO ENRIQUE FAVILA CASTILLO

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

259841



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central

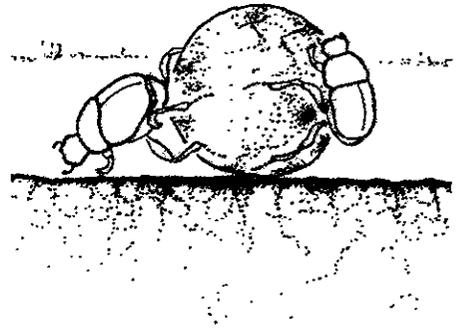


UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

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.



AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Mario E. Favila Castillo por su constante apoyo en la realización de esta tesis. Al Dr. Alfonso Neri García Aldrete y al M. en C. Enrique González Soriano por su invaluable contribución como asesores de esta tesis. Al Dr. Gonzalo Halffter por haberme dado la oportunidad de participar en un proyecto de investigación científica. A Alma Beatriz Gámez Osuna por la elaboración de los dibujos y su invaluable apoyo en la vida. Al Biól. Leonardo Delgado por su participación en la identificación de los ejemplares. A las autoridades de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" del Instituto de Biología de la UNAM, México.

APOYO Y FINANCIAMIENTO

El presente trabajo fue realizado en el Departamento de Ecología y Comportamiento Animal del Instituto de Ecología, Xalapa, Ver., bajo la dirección del Dr. Mario Enrique Favila Castillo y con el apoyo de los siguientes proyectos: "Comportamiento reproductor y comunicación química en coleópteros coprófagos y necrófagos de la subfamilia Scarabaeinae (Scarabaeidae) (CONACyT: 4161P-N9607); "En búsqueda de un parámetro para medir la biodiversidad a nivel local y regional" (CONACyT: 2481P-N9506) y "Parámetros para medir la biodiversidad y su cambio: II Etapa, desarrollo de ejemplos (CONABIO: k038).

CONTENIDO

RESUMEN	VII
Relación de figuras y cuadros	IX
1 INTRODUCCIÓN	1
1.1 Objetivos	16
2 ÁREA DE ESTUDIO	18
3 MÉTODOS	20
I Muestreo	20
II Selección de especies	20
III Condiciones ambientales	22
IV Distribución espacial y temporal	23
V Distribución vertical	23
VI Actividad diaria	25
VII Biología reproductiva y ciclo reproductivo	25
VII.1 Proporción sexual	27
VIII Éxito reproductivo	27
VIII.1 Evaluación del éxito reproductivo en campo	29
VIII.2 Evaluación del éxito reproductivo en laboratorio	30
IX Análisis estadísticos	33
4 RESULTADOS	35
I Scarabaeinae diurnos	35
I.1 Similitud de especies por sitio y temporada de muestreo	36
I.2 Abundancia de especies	37
I.3 Especies dominantes en cada sitio	39

II Variables ambientales	44
II.1 Temperatura ambiente	44
II.2 Temperatura del suelo	45
II.3 Humedad relativa del ambiente	49
II.4 Humedad del suelo	53
II.5 Luz	54
II.6 Viento	58
II.7 Compactación del suelo	61
II.8 Correlación de variables ambientales	62
III Autoecología de <i>Canthon (Glaphyrocantion) femoralis</i>	65
III.1 Relación entre la abundancia y las variables ambientales	65
III.2 Distribución espacial y temporal	67
III.3 Distribución vertical	69
III.4 Actividad diaria a nivel del suelo	75
III.5 Biología reproductiva	76
III.6 Ciclos reproductivos	83
III.7 Comportamiento de parejas	86
IV Autoecología de <i>Canthon cyanellus cyanellus</i>	90
IV.1 Relación entre la abundancia y las variables ambientales	90
IV.2 Distribución espacial y temporal	93
IV.3 Actividad diaria	95
IV.4 Biología reproductiva	99
IV.5 Ciclos reproductivos	103
IV.6 Éxito reproductivo	107
V Autoecología de <i>Canthon indigaceus chiapas</i>	113
V.1 Relación entre la abundancia y las variables ambientales	113
V.2 Distribución espacial y temporal	115
V.3 Actividad diaria	117
V.4 Biología reproductiva	120
V.5 Ciclos reproductivos	124
V.6 Comportamiento individual y de parejas	127
5 DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	129
6 LITERATURA CITADA	152

RESUMEN

Se analizó la distribución espacial y temporal, así como los ciclos reproductivos de las especies diurnas de Scarabaeinae en el interior de la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Veracruz, en el borde y en un pastizal próximo a la selva.

Canthon (Glaphyrocantion) femoralis (Chevrolat) especie coprófaga, fue más abundante en la selva (1424 individuos), encontrándose también a una altura de 4 y 20 m. *Canthon (Canthon) cyanellus cyanellus* LeConte (necrófaga), se encontró a nivel del suelo preferentemente en el borde con 985 individuos, aunque también estuvo en la selva (281) y el pastizal (121). *Canthon (Canthon) indigaceus chiapas* Robinson (coprófaga), se encontró sólo en el pastizal (1202 individuos). La abundancia de *C. femoralis* presentó una relación directa con la temperatura y la luz, la de *C. c. cyanellus* con el viento y la de *C. i. chiapas* con la humedad y la compactación del suelo. La actividad de las tres especies fue entre junio y octubre.

La mayor actividad de *C. femoralis* en la selva fue a las 08:00 h. En el borde *C. c. cyanellus* presentó dos picos de actividad, el primero, con mayor abundancia de machos a las 11:00 h y el segundo con más hembras a las 15:00 h. El período de actividad de *C. i. chiapas* fue a las 12:00 h.

El período reproductivo de *C. femoralis* y *C. i. chiapas* fue entre julio y septiembre, y el de *C. c. cyanellus* entre junio y septiembre. La proporción sexual de las tres especies fue de 1:1.

Se comparó el éxito reproductivo de *C. c. cyanellus* en diferentes condiciones ambientales. En campo se siguió el desarrollo de 16 nidos que se colocaron en las tres zonas de estudio. Se encontró que el diámetro y número de las bolas nido elaboradas en el borde fue mayor que el diámetro de las bolas construidas en la selva y el pastizal. La sobrevivencia de las crías en el borde fue de 87 %, en la selva 73 % y en el pastizal no hubo sobrevivencia. En laboratorio se logró la nidificación de 54 parejas y se encontró que el peso y el diámetro de la bola de alimento y el número de bolas nido se incrementó a 91 lux. Aunque la sobrevivencia de las crías fue de 86 % a 9 lux, el número de adultos tenerales emergidos a 91 lux fue mayor que en las otras condiciones experimentales.

Para *C. femoralis* y *C. i. chiapas* se presentan datos sobre su comportamiento reproductor. En campo las parejas de *C. femoralis* se forman a nivel del suelo y a 1.6 m de altura en hojas de árboles. En laboratorio se obtuvieron 6 bolas nido a partir de 8 terrarios con 4 parejas cada uno, el desarrollo de las crías fue de 28.7 días. En campo se encontró que individuos inmaduros de *C. i. chiapas* presentaron diferencias intersexuales en el diámetro de la bola de alimento y no presentaron diferencias en la distancia para enterrar la bola de alimento.

Los resultados de esta tesis sugieren que *C. femoralis* y *C. i. chiapas* tienen una distribución estenotópica. La primera, en el interior de la selva, en donde la temperatura y la luz se mantienen constantes, y la segunda, en el pastizal, en donde la humedad y la compactación del suelo son muy variables. *C. c. cyanellus* es una especie euritópica y sus desplazamientos están posiblemente influidos por el viento. Las diferencias intrasexuales en la actividad diaria de ésta especie probablemente se debieron a que los machos adultos salen en la mañana para conseguir alimento, mientras que en la tarde atraen hembras con emisión de feromonas. El período reproductivo corto de *C. femoralis* y *C. i. chiapas* está relacionado con los cambios estacionales en los factores abióticos en la selva y el pastizal. Por su parte la distribución euritópica de *C. c. cyanellus* está relacionada con la capacidad de reproducirse en ambientes sombreados y abiertos y presentar un período reproductivo más amplio.

Relación de figuras y cuadros

- Figura 1. Estrategias de nidificación de los Scarabaeinae: a) paracópridos o cavadores; nidifican debajo o a un lado del alimento, b) telecópridos o rodadores; nidifican a cierta distancia de la fuente de alimento y c) endocópridos; nidifican dentro del alimento. 7
- Figura 2. Localización del área de estudio y detalles (en recuadro) de las zonas de muestreo: * Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México, a) selva alta perennifolia, b) borde de selva y c) pastizal próximo a la selva. 19
- Figura 3. Diseño de trampa para marcaje y seguimiento del proceso de nidificación de parejas de machos y hembras de las tres especies de *Canthon* analizadas en esta tesis y en condiciones de campo: a) bote de plástico abierto, en donde se colocaron los escarabajos con el alimento y b) abertura para permitir la salida de los escarabajos. 30
- Figura 4. Terrario con doble arena para seguir el proceso de nidificación de parejas de machos y hembras de las especies estudiadas: a) arena circular para el nido y b) terrario grande para retener a los adultos cuando terminen de nidificar. 32
- Figura 5. Comparación de la abundancia de las especies colectadas en la selva, el borde y el pastizal durante las temporadas de lluvias y de secas de 1990, 1991 y 1992. 38
- Figura 6. Análisis de rangos Tukey ($\alpha = 0.05$) de la abundancia de las especies encontradas en 1990 y 1992 en los tres sitios de muestreo: selva, borde y pastizal. 39
- Figura 7. Curvas de dominancia de las especies de Scarabaeinae diurnas encontradas en el interior de la selva. a) Temporada de lluvias; especie dominante *Canthon femoralis* y b) Temporada de secas; especie dominante *Onthophagus rhinolophus*. 41

Figura 8.	Curvas de dominancia de las especies de Scarabaeinae diurnas encontradas en el borde de la selva. a) Temporada de lluvias; especie dominante <i>Canthon c. cyanellus</i> y b) Temporada de secas; especie dominante <i>C. femoralis</i>	42
Figura 9.	Curvas de dominancia de las especies de Scarabaeinae diurnas encontradas en el pastizal. a) Temporada de lluvias; especie dominante <i>Canthon indigaceus chiapas</i> y b) Temporada de secas; especie dominante <i>Canthidium aff. puncticolle</i>	43
Figura 10.	Promedio mensual de la temperatura ambiente (°C) en la selva, el borde y el pastizal durante los tres años de muestreo.	44
Figura 11.	Promedio mensual de la temperatura del suelo (°C) en la selva, el borde y el pastizal durante los tres años de muestreo.	47
Figura 12.	Promedio mensual de la humedad relativa del ambiente (%) en la selva, el borde y el pastizal durante los tres años de muestreo.	51
Figura 13.	Promedio mensual de la humedad del suelo (%) en la selva, el borde y el pastizal durante 1991, 1992 y parte de 1993.	53
Figura 14.	Promedio mensual de la luz (lux) en la selva, el borde y el pastizal durante los tres años de muestreo.	56
Figura 15.	Promedio mensual de la velocidad del viento (m/seg) en la selva y el borde durante 1991, 1992 y parte de 1993.	58
Figura 16.	Promedio mensual de la velocidad del viento (m/seg) en el pastizal durante 1991, 1992 y parte de 1993.	59
Figura 17.	Promedio mensual de la compactación del suelo (lbs/pie ²) en la selva, el borde y el pastizal durante 1991, 1992 y parte de 1993.	62

Figura 18. Relación entre las abundancias mensuales de <i>C. femoralis</i> con los promedios mensuales de a) la temperatura ambiente y b) la luz durante las temporadas de lluvias de 1991 y 1992.	66
Figura 19. Relación entre la abundancia mensual de <i>C. femoralis</i> con los promedios mensuales de algunas variables ambientales durante las temporadas de lluvias de 1991 y 1992: a) temperatura del suelo; b) compactación del suelo y c) humedad del suelo.	68
Figura 20. Abundancia mensual de <i>C. femoralis</i> encontrada durante 1990, 1991 y 1992 en la selva, borde y pastizal.	69
Figura 21. Abundancia de <i>C. femoralis</i> encontrada en junio de 1990 y julio de 1993 y 1994 a diferentes alturas de la vegetación.	71
Figura 22. Raíz cuadrada (+ 0.5) e intervalos de abundancia de machos y hembras de <i>C. femoralis</i> colectados en la mañana (06:00 - 12:00 h) y en la tarde (12:00 - 18:00 h).	72
Figura 23. Raíz cuadrada (+ 0.5) e intervalos de la abundancia de hembras de <i>C. femoralis</i> colectadas en dos períodos de actividad: por la mañana (06:00 - 12:00 h) y por la tarde (12:00 - 18:00 h).	74
Figura 24. Raíz cuadrada (+ 0.5) e intervalos de abundancia de las hembras reproductivas y no reproductivas de <i>C. femoralis</i>	74
Figura 25. Promedio (\pm error estándar) de la abundancia de <i>C. femoralis</i> durante cada hora de muestreo.	75
Figura 26. Actividad diaria mensual de <i>C. femoralis</i> en el período de lluvias de 1991: a) junio, b) julio, c) agosto y d)septiembre.	77

Figura 27.	Vista dorsal del ovario de hembras de <i>C. femoralis</i> : Estados no reproductivos: I) sin ovocitos y II) con al menos un ovocito basal. Estados reproductivos: III) ovocito basal bien desarrollado y el oviducto es alargado, IV) ovocito basal no desarrollado, con relictos foliculares y el oviducto dilatado y esférico y V) ovocito basal desarrollado, con relictos foliculares y el oviducto dilatado y esférico. a) ovocito basal, b) oviducto y c) relictos foliculares (para explicación ver texto).	80
Figura 28.	Esquema del reservorio glandular utilizado para determinar el estado de desarrollo reproductivo de los machos de <i>C. femoralis</i> , <i>C. i. chiapas</i> y <i>C. c. cyanellus</i> : Estados de desarrollo: I) no reproductivo y II) reproductivo. a) reservorio glandular, b) edeago y c) ducto eyaculador.	82
Figura 29.	Porcentaje de hembras reproductivas de <i>C. femoralis</i> durante 1990 y 1991 (estados de desarrollo III, IV y V). Se consideraron solo los muestreos mensuales con más de 10 individuos.	83
Figura 30.	Porcentaje de machos reproductivos de <i>C. femoralis</i> , durante 1990 y 1991. Se consideraron solo los muestreos mensuales con más de 10 individuos.	84
Figura 31.	Proporción sexual mensual de machos-hembras de <i>C. femoralis</i> durante 1990, 1991, 1992 y 1993.	86
Figura 32.	Valores promedio del tamaño de las bolas nido de <i>C. femoralis</i> obtenidas en condiciones de laboratorio (datos en milímetros): a) diámetro; b) altura; c) altura de la bola de alimento; d) diámetro externo de la entrada de aire; e) diámetro interno de la cámara del huevo; f) diámetro externo de la cámara del huevo; g) altura de la cámara del huevo y h) altura de la entrada de aire.	89

Figura 33.	Relación entre la abundancia de <i>C. c. cyanellus</i> con el promedio mensual de la velocidad del viento encontrados durante la temporada de lluvias de 1991 y 1992.	91
Figura 34.	Relación entre la abundancia de <i>C. cyanellus</i> con a) la humedad relativa del ambiente y b) la compactación del suelo.	92
Figura 35.	Abundancia mensual de <i>C. c. cyanellus</i> durante 1990, 1991 y 1992 en la selva, el borde y el pastizal.	94
Figura 36.	Promedio (\pm error estándar) de la abundancia de <i>C. cyanellus</i> durante cada hora de muestreo.	95
Figura 37.	Promedio (\pm error estándar) de abundancia de machos de <i>C. cyanellus</i> durante cada hora de muestreo.	96
Figura 38.	Promedio (\pm error estándar) de abundancia de las hembras de <i>C. cyanellus</i> durante cada hora de muestreo.	97
Figura 39.	Actividad diaria mensual de <i>C. c. cyanellus</i> en el período de lluvias de 1991: a) junio, b) julio, c) agosto y d) septiembre.	98
Figura 40.	Vista dorsal del ovario de hembras de <i>C. c. cyanellus</i> . Estados no reproductivos: I) sin ovocitos y II) con al menos un ovocito. Estados reproductivos: III) ovocito basal bien desarrollado y IV) ovocito basal no desarrollado. a) ovocito basal y b) oviducto (para explicación ver texto).	101
Figura 41.	Porcentaje de hembras reproductivas de <i>C. c. cyanellus</i> durante 1990, 1991, 1992 y 1993. Solo se consideraron los muestreos mensuales con más de 10 individuos.	104
Figura 42.	Porcentaje de machos reproductivos de <i>C. c. cyanellus</i> durante 1990 y 1991. Solo se consideraron los muestreos mensuales con más de 10 individuos.	105

Figura 43.	Proporción sexual de <i>C. c. cyanellus</i> durante 1990, 1991, 1992 y 1993.	106
Figura 44.	Relación entre las abundancias mensuales de <i>C. i. chiapas</i> con los promedios mensuales de a) humedad relativa del ambiente y b) compactación del suelo encontrados durante las temporadas de lluvias de 1991 y 1992.	114
Figura 45.	Relación entre las abundancias de <i>C. i. chiapas</i> con los promedios mensuales de a) luz, b) temperatura del suelo y c) velocidad del viento durante las temporadas de lluvias de 1991 y 1992.	116
Figura 46.	Abundancia mensual de <i>C. i. chiapas</i> durante 1990, 1991 y 1992 en la selva, el borde y el pastizal.	117
Figura 47.	Promedio (\pm error estándar) de la abundancia de <i>C. i. chiapas</i> durante cada hora de muestreo.	118
Figura 48.	Actividad diaria mensual de <i>C. i. chiapas</i> colectados durante cada hora en el período de lluvias de 1992: a) junio y b) agosto.	119
Figura 49.	Vista dorsal del ovario de hembras de <i>C. indigaceus chiapas</i> . Estados no reproductivos: I) sin ovocitos y II) con al menos un ovocito basal. Estados reproductivos: III) primera oviposición y IV) con más de una oviposición. a) ovocito basal y b) oviducto.	122
Figura 50.	Porcentaje de hembras reproductivas de <i>C. i. chiapas</i> durante 1991, 1992 y 1993. Solo se consideraron los muestreos mensuales con más de 10 individuos.	125
Figura 51.	Porcentaje de machos reproductivos de <i>C. i. chiapas</i> durante 1991 y 1992. Solo se consideraron los muestreos mensuales con más de 10 individuos.	125
Figura 52.	Proporción sexual de <i>C. i. chiapas</i> durante 1990, 1991, 1992 y 1993.	126

Cuadro 1.	Patrones de nidificación de los Scarabaeinae (tomado de Halffter & Edmonds, 1982).	8
Cuadro 2.	Diseño experimental para evaluar el éxito reproductivo de <i>C. femoralis</i> (<i>C.f.</i>), <i>C. c.</i> <i>cyanellus</i> (<i>C.c.c.</i>) y <i>C. i. chiapas</i> (<i>C.i.ch.</i>) en campo y laboratorio. El número de parejas utilizado se indica para cada condición experimental.	28
Cuadro 3.	Lista de variables analizadas, transformaciones y diferentes pruebas estadísticas utilizadas (Sokal & Rohlf, 1981).	34
Cuadro 4.	Abundancia (en porcentaje) de las especies diurnas de la Subfamilia Scarabaeinae en tres sitios de muestreo y durante las temporadas de lluvias y secas.	35
Cuadro 5.	Índice de similitud (índice de Jaccard), entre especies diurnas de Scarabaeinae de selva, pastizal y borde, durante la temporada de lluvias.	36
Cuadro 6.	Índice de similitud (índice de Jaccard), entre especies diurnas de Scarabaeinae de selva, pastizal y borde, durante la temporada de secas.	37
Cuadro 7.	Análisis de varianza para comparar las abundancias de las especies en 1990 y 1992, en las temporadas de lluvias y de secas y entre los tres sitios de muestreo: selva, borde y pastizal. No se incluyó en el análisis el período de 1991 por insuficiencia de datos.	38
Cuadro 8.	Promedio mensual de temperatura ambiente (°C) durante los tres años y sitios de muestreo.	46
Cuadro 9.	Promedio mensual de temperatura del suelo (°C) durante los tres años y sitios de muestreo.	48

Cuadro 10.	Análisis de varianza para la humedad relativa del ambiente mensual entre selva, borde y pastizal: A) 1990; B) 1991 y C) 1992.	50
Cuadro 11.	Promedio mensual de humedad relativa del ambiente (%) durante los tres años y sitios de muestreo.	52
Cuadro 12.	Promedio mensual de la humedad relativa del suelo (%) durante los tres años y sitios de muestreo.	55
Cuadro 13.	Promedio mensual de luz (lux) durante los tres años y sitios de muestreo.	57
Cuadro 14.	Promedio mensual de la velocidad del viento (m/seg) durante los tres años y sitios de muestreo.	60
Cuadro 15.	Análisis de varianza para la compactación del suelo entre selva, borde y pastizal: A) 1991 y B) 1992.	61
Cuadro 16.	Promedio mensual de la compactación del suelo (lbs/pie ²) durante los tres años y sitios de muestreo.	63
Cuadro 17.	Coefficientes de correlación entre temperatura ambiente (TA) y del suelo (TS), humedad relativa del ambiente HRA) y del suelo (HS), luz, velocidad del viento (V) y compactación del suelo (CS) registradas durante el período de lluvias de 1991 y 1992 en la selva, el borde y el pastizal.	64
Cuadro 18.	Parámetros de la regresión del logaritmo natural de la abundancia de <i>C. femoralis</i> vs la temperatura ambiente (°C) y la luz (lux).	66
Cuadro 19.	Análisis de varianza para la distribución vertical de la abundancia de <i>C. femoralis</i> en diferentes alturas de la vegetación de la selva: a) 1990; b) 1993 y c) 1994.	70

Cuadro 20.	Análisis de varianza de la abundancia de machos y hembras de <i>C. femoralis</i> colectados por la mañana y por la tarde a diferentes alturas de la vegetación.	72
Cuadro 21.	Análisis de varianza para la distribución vertical (alturas de colecta), actividad diaria (mañana y tarde) y reproductiva de las hembras de <i>C. femoralis</i>	73
Cuadro 22.	Estados de desarrollo de las gónadas en hembras de <i>C. femoralis</i> encontradas durante 1990, 1991 y 1992.	79
Cuadro 23.	Estados de desarrollo de machos de <i>C. femoralis</i> con base al análisis de la longitud y la anchura del reservorio glandular (RG).	81
Cuadro 24.	Parámetros de la regresión del logaritmo natural de la abundancia de <i>C. c. cyanellus</i> vs. velocidad del viento (metros/segundo).	90
Cuadro 25.	Comparación múltiple no paramétrica (U de Mann-Whitney) de la abundancia de <i>C. cyanellus</i> en la selva, el pastizal y el borde de la selva por cada año de muestreo ($\alpha = 0.05$; * diferencias significativas; $U_{0.05 (3,12)} = 112.5$).	94
Cuadro 26.	Estados de desarrollo de las gónadas en hembras de <i>C. c. cyanellus</i> durante 1990, 1991 y 1992.	100
Cuadro 27.	Estados de desarrollo de machos de <i>C. c. cyanellus</i> con base en el análisis de la longitud y la anchura del reservorio glandular (RG).	102
Cuadro 28.	Sobrevivencia de las crías de <i>C. c. cyanellus</i> que se desarrollaron en: a) selva; b) borde y c) pastizal.	109
Cuadro 29.	Sobrevivencia de <i>C. c. cyanellus</i> que nidificaron en cuatro diferentes condiciones de luz en laboratorio.	112

Cuadro 30.	Parámetros de la regresión del logaritmo natural de la abundancia de <i>C. i. chiapas</i> vs. humedad relativa del ambiente (%) y compactación del suelo (lbs/pie ²).	113
Cuadro 31.	Estados de desarrollo de las gónadas en hembras de <i>C. i. chiapas</i> durante 1990, 1991 y 1992.	121
Cuadro 32.	Estados de desarrollo de machos de <i>C. i. chiapas</i> con base al análisis de la longitud y anchura del reservorio glandular (RG).	123
Cuadro 33.	Rasgos de las historias de vida de las especies estudiadas.	136
Cuadro 34.	Fenología de las especies analizadas.	140

1 INTRODUCCIÓN

La selva alta perennifolia es un ensamble heterogéneo de vegetación distribuida en mosaicos que están en un estado de flujo constante, cambiando en el tiempo y en diferentes escalas espaciales. La selva presenta claros naturales que se abren por la caída de árboles y en estos, se manifiesta la regeneración vegetal. Posterior a la formación de un claro viene la colonización, crecimiento, fase de construcción, fase de madurez y la caída de árboles que completa un ciclo (Brokaw, 1985; Whitmore, 1991). Esta distribución heterogénea de la vegetación, debida a la perturbación natural de la selva, permite su regeneración y proporciona una gran diversidad de hábitats para la fauna.

La heterogeneidad de la selva tropical se manifiesta en sus condiciones climáticas que influyen en la distribución temporal y espacial de poblaciones vegetales y animales, por ejemplo, las perturbaciones naturales de la selva permiten la existencia de "nichos de regeneración" en el caso de las plantas y son un espacio con su propio microambiente que influyen en la distribución de los animales heliófilos.

A pesar de su enorme riqueza biológica, las selvas tropicales del mundo están siendo drásticamente reducidas. Esta fragmentación de la selva ha multiplicado la diversidad de ambientes: áreas clareadas (zonas agrícolas, ganaderas, urbanas y

rurales), áreas de diversos tamaños con vegetación natural y zonas de ecotono o bordes de selva, que son un límite drástico entre la vegetación natural y el paisaje alterado de su entorno (ver Lovejoy *et al.*, 1986). La deforestación de la selva afecta severamente a las poblaciones de plantas, como lo menciona Gómez-Pompa *et al.* (1972): "el resultado final de la fragmentación de la selva es un cambio profundo en la estructura y composición de la comunidad original y esto puede ser irreversible".

Dentro de esta heterogeneidad ambiental en Los Tuxtlas (México) encontramos principalmente "islas" de selva alta perennifolia no perturbada (y perturbada) cuyo perímetro está constituido por los bordes de selva y grandes extensiones con pastizales. Cada uno de estos ambientes presenta un perfil climático independiente (Bazzas, 1991) que está regulado básicamente por dos factores ambientales: la temperatura, que en la selva se mantiene más o menos constante en el tiempo, mientras que en el pastizal presenta cambios extremos, y la lluvia que determina directamente la humedad relativa, que en los trópicos manifiesta una marcada estacionalidad (MacArthur, 1972). En la selva tropical la evapo-transpiración es potencialmente más alta en relación con otros ambientes, como el pastizal (Whitmore, 1991). Esto trae como consecuencia que la humedad del ambiente de la selva, aunque está correlacionada con la precipitación pluvial, se mantenga en niveles altos a lo largo del año,

favoreciendo con esto la reproducción casi continua de muchas especies de plantas y animales que ahí habitan.

En la región de Los Tuxtlas, Veracruz, se encuentra el remanente de selva tropical perennifolia más noroesteño de México (Dirzo, 1992). La tasa de deforestación anual de la sierra de Los Tuxtlas entre 1976 y 1986 fue de 4.3 % y hacia los inicios de 1986, aproximadamente el 84 % de la selva original se había perdido (Dirzo y García, 1992). En menos de 30 años la gran selva de los Tuxtlas ha pasado de ser una extensa cubierta vegetal a una zona para la agricultura y la ganadería, quedando fragmentos de diversos tamaños de bosque. Guevara y Laborde (1998) mencionan que en la década de los cincuentas hubo una intensa expansión ganadera en la región de Los Tuxtlas y que para la década de los ochentas, del área total de la región de Los Tuxtlas (estimada en 697 mil ha) quedaba menos del 13 % de selva relativamente bien conservada (89 mil ha).

La brutal destrucción de la selva de Los Tuxtlas queda plasmada en las palabras de Gómez-Pompa, que en 1985 hizo un análisis sobre el futuro de la ecología tropical en México: "a medida que comenzamos a movernos fuera de la reserva, en busca de áreas similares, nos encontramos que la reserva estaba rodeada por una enorme zona perturbada y que, de hecho, la reserva era una isla en un mar de diferentes tipos de usos de la tierra".

En la actualidad las áreas deforestadas de Los Tuxtlas presentan principalmente dos tipos de uso del suelo: agrícola y

ganadero. Para la agricultura, el manejo del suelo es rústico, el desmonte "roza-tumba-quema" es el más generalizado y en menor medida también se utilizan herbicidas (cf. Guevara et al., 1997). Los principales productos que se cultivan son maíz, frijol, chile, arroz, cacahuate y frutales, que generalmente están intercalados, ocupando áreas pequeñas y son usados por los campesinos para autoconsumo (Gómez-Pompa, 1985; Guevara et al. 1997). Para la ganadería, el desmonte es el mismo, pero se siembran principalmente dos tipos de pastos para el pastoreo de ganado: pastos nativos ("gramas") como *Paspalum conjugatum*, *Axonopus compressus*, *Setaria geniculata*, *Panicum spp.*, *Digitaria spp.* y pastos importados, como la "estrella africana" (*Cynodon plectostachyus*) (Guevara et al. 1997).

A pesar de que en Los Tuxtlas la deforestación ha causado una fuerte perturbación a los ecosistemas naturales, en la actualidad aún existen áreas protegidas como la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, del Instituto de Biología de la UNAM, que cubre una superficie total de 640 ha (Dirzo et al., 1997) en donde aún se puede encontrar una enorme riqueza y diversidad de flora y fauna.

Los Scarabaeidae (Scarabaeinae) en las regiones tropicales

Los insectos son el grupo de organismos con la mayor riqueza y diversidad que la de cualquier otro grupo de organismos vivos de

la tierra. De la fauna global de especies descritas, los artrópodos constituyen el 85 % (Kim, 1993) y dentro de los insectos los coleópteros son los más abundantes en los ecosistemas tropicales (Erwin, 1982). Dentro de los coleópteros, un grupo que tiene un papel fundamental en las zonas tropicales es el de los escarabajos coprófagos y necrófagos de la familia Scarabaeidae (Gill, 1991; Hanski y Krikken, 1991; Rugon y Rugon, 1991).

Uno de los grupos más importantes de organismos que utilizan excretas, carroña y frutos en descomposición en las regiones tropicales, es el de los escarabajos del estiércol de la subfamilia Scarabaeinae, que están directamente relacionados con la fauna, ya que utilizan la mayor parte de sus excretas y carroña. Dentro de las selva americanas, además de la coprofagia, los Scarabaeinae presentan una inclinación hacia la necrofagia y en menor grado a la saprofagia (Halffter y Edmonds, 1982), ya que en estos ecosistemas son pocos los grandes herbívoros por lo que la disponibilidad del alimento es menor, lo que ha llevado a los Scarabaeinae a una especialización hacia el uso de otros recursos para su alimentación (Halffter y Matthews, 1966).

Los elementos principales de la dieta de los Scarabaeinae (excremento y carroña) son recursos nutricionalmente ricos y efímeros, lo que trae como consecuencia, una fuerte competencia interespecífica e intraespecífica por el alimento (Halffter y Matthews, 1966). En respuesta a éstas presiones ecológicas, los

Scarabaeinae remueven rápidamente una porción del recurso para su alimentación (individualmente) o para nidificar (un macho y una hembra) utilizando uno de los siguientes métodos de relocalización del alimento: 1) enterrando el alimento en galerías previamente excavadas en el suelo y 2) rodando un fragmento de alimento, alejándolo de la fuente. Existe una tercera relación con el alimento, en la cual no hay relocalización (Bornemiza, 1976). En ésta, los escarabajos utilizan el alimento dentro del excremento, o bien en una cavidad somera hecha en el suelo pero siempre en contacto directo con el alimento. Las especies que realizan el primer método se conocen como escarabajos cavadores o paracópridos (Figura 1a), las que utilizan el segundo método, son llamadas rodadoras o telecópridas (Figura 1b) y las que no relocalizan el alimento son conocidas como endocópridas (Figura 1c; Halffter y Edmonds, 1982).

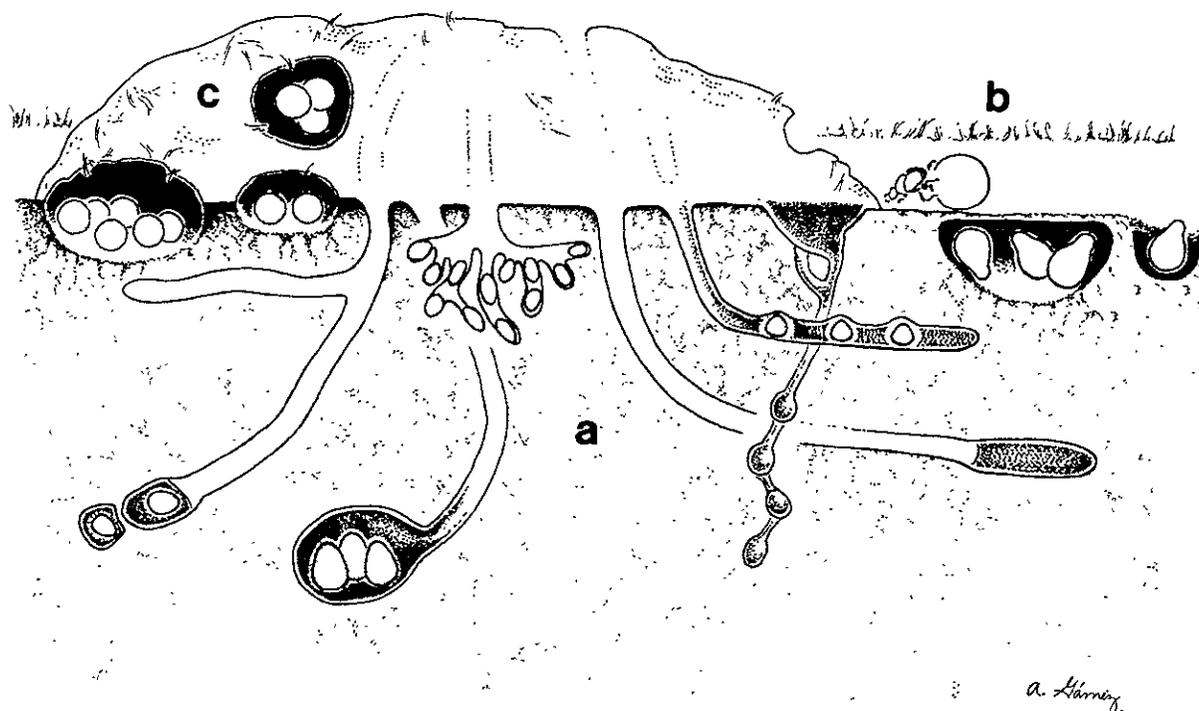


Figura 1. Estrategias de nidificación de los Scarabaeinae: a) paracópridos o cavadores; nidifican debajo o a un lado del alimento, b) telecópridos o rodadores; nidifican a cierta distancia de la fuente de alimento y c) endocópridos; nidifican dentro del alimento.

Nidificación de los Scarabaeinae

A partir de los métodos de relocalización del alimento (cavadores o rodadores) se ha propuesto la evolución de la nidificación de los Scarabaeinae (Halffter y Matthews, 1966; Halffter, 1977; Halffter y Edmonds, 1982). En el Cuadro 1 se hace una breve descripción de los diferentes patrones de nidificación de los Scarabaeinae de acuerdo a los datos antes mencionados.

Cuadro 1. Patrones de nidificación de los Scarabaeinae (tomado de Halffter y Edmonds, 1982).

PATRÓN	SISTEMA DE RELOCALIZACIÓN DEL ALIMENTO	FORMA DE LAS UNIDADES DE NIDIFICACIÓN	NÚMERO DE MASAS Y BOLAS NIDO	CUIDADO POSTOVOIPOSICIÓN
I	Cavador	Masa nido ¹	Simple o con más de una	No
II	Cavador	Bola nido ²	Simple	No
III	Cavador	Bolas nido (elaboración de un pastel para distribuir el alimento en las bolas nido)	Con más de una	Si
IV	Rodador	Bola nido	Simple	No
V	Rodador	Bola nido	Con más de una	Si
VI	sin relocalización	Bola nido	Con más de una	Si
VII	sin relocalización	Bolas nido	Con más de una	Si

La evolución del comportamiento nidificador de los Scarabaeinae se puede dividir en dos grandes ramas, los escarabajos cavadores y los rodadores. Los primeros presentan una gran variación en sus procesos de nidificación, nidos muy sencillos con masas nidos y sin cuidado de los padres, hasta nidos con más de una bola nido y cuidado a la progenie (subsociabilidad). En la segunda rama los procesos de nidificación son más homogéneos, en el sentido de que todos relocalizan el alimento a través del rodaje, elaboran bolas nido y en algunas especies se presenta subsociabilidad.

¹ masa nido: fragmento de alimento que ha sido empacado en una rama de un túnel y que será utilizado para alimentar a una larva.

² bola nido: fragmento de alimento moldeado y cubierto con una capa delgada de tierra y que será utilizado para alimentar una larva.

Los complejos procesos de nidificación de los Scarabaeinae van acompañados de mecanismos adaptativos que las especies han desarrollado asociados a sus hábitos de enterrar o rodar el alimento. En el caso de los escarabajos rodadores, uno muy llamativo es el desarrollo de un sistema de glándulas cuticulares abdominales, cuyos productos químicos funcionan posiblemente para evitar o reducir la descomposición del alimento y la competencia (Bellés y Favila, 1983; Favila y Díaz, 1996); así como la depredación (Halffter y Edmonds, 1982). También pueden servir como atrayentes sexuales (Tribe, 1975; Burger *et al.* 1983; Edwards y Aschenborn, 1988; Favila, 1988; Favila y Díaz, 1996). De esta forma, el sistema glandular abdominal de los Scarabaeidae está estrechamente relacionado con el comportamiento de nidificación, con la cooperación macho-hembra en el aprovisionamiento del alimento y en el cuidado, modelaje y limpieza de las bolas nido o masas de nidificación (Plout-Sigwalt 1988, 1991, 1994; Favila, 1993).

Historia natural de los Scarabaeidae de selvas y su respuesta a la modificación de su ambiente

Los Scarabaeinae de selva presentan variaciones en su distribución temporal y espacial determinadas por factores microclimáticos como la temperatura ambiente y la humedad (Halffter y Edmonds, 1982). En lo que se refiere a su distribución espacial, hay especies que habitan en diferentes

estratos de la vegetación (Halffter, 1991), otras habitan preferentemente los claros naturales o inducidos de la selva y finalmente las que prefieren los bordes de selva (Klein, 1989; Halffter *et al.*, 1992; Favila y Díaz 1997a).

La distribución espacial de los Scarabaeinae en diferentes selvas mexicanas ha sido analizada para selvas conservadas (Palenque y Chajul, Chiapas), fragmentadas (Los Tuxtlas, Veracruz) y pastizales con pequeños remanentes de selva (Laguna Verde, Veracruz) por Halffter, Favila y Halffter (1992). Estos autores hacen una comparación de los métodos de relocalización del alimento, de la alimentación y de la actividad diaria e infieren con esto los posibles efectos del desmonte sobre los escarabajos del gremio Scarabaeinae. Este estudio da una idea del complejo paisaje que existe en el trópico mexicano y además, nos hace pensar sobre las posibles respuestas de los Scarabaeinae ante la heterogeneidad ambiental.

Aunado a la heterogeneidad del paisaje de las zonas tropicales, la fauna de Scarabaeinae se enfrenta a una compleja diversidad de microclimas que están variando en el tiempo, donde intervienen una gran cantidad de variables como la temperatura y la humedad relativa del aire y del suelo, la velocidad del viento, y la intensidad de luz en los diferentes estratos de la vegetación incluyendo el suelo.

Los Scarabaeinae de selvas tropicales presentan algunas adaptaciones tróficas como la saprofagia, necrofagia ú otras

asociaciones especializadas (Halffter y Matthews, 1966) que a su vez los hacen más susceptibles a las perturbaciones extrínsecas de la selva. Existen también otras especies coprófagas y necrófagas de selva que son más tolerantes a éstas perturbaciones y pueden habitar claros naturales o antropogénicos (Klein, 1989) y en los bordes de la selva (Halffter et al., 1992; Favila y Díaz 1997a). En ambientes perturbados existen aún especies de selva que han podido adaptarse a las nuevas condiciones del paisaje, como es el caso de los Scarabaeinae de selva que habitan en el centro del estado de Veracruz. En esta área todavía existen islas de vegetación (con diferentes grados de perturbación), que han permitido la existencia de fauna de selva entre extensas áreas de pastizales (Halffter et al., 1992).

Historia natural de los Scarabaeidae de pastizales

Una de las principales características de los Scarabaeidae de pastizales es la coprofagia, la cual surgió a partir de que ampliaron su distribución los grandes herbívoros terrestres, principalmente reptiles durante el Mesozoico y posteriormente mamíferos (Halffter y Edmonds, 1982).

La distribución espacial de los Scarabaeinae de pastizales está determinada por la presencia de grandes vertebrados herbívoros y omnívoros, los cuales proveen de alimento a los escarabajos del estiércol (Halffter y Matthews, 1966). En las

sabanas de África existen aproximadamente 150 especies de escarabajos del estiércol junto con la más diversa fauna de mamíferos de la tierra (Cambefort, 1991; Halffter, 1991).

Existen evidencias ecológicas a nivel trófico y de comportamiento, que demuestran la interacción que existe entre los Scarabaeinae y los mamíferos herbívoros de pastizales: la ausencia de saprofagia y necrofagia; la presencia de escarabajos rodadores y la nidificación subterránea para evitar la desecación de larvas y pupas (Halffter y Matthews, 1966).

En pastizales de África y América los Scarabaeinae rodadores son más abundantes que los cavadores (Halffter y Matthews, 1966; Cambefort, 1991). El comportamiento de rodaje está relacionado con zonas abiertas, donde la cubierta vegetal está representada básicamente por gramíneas, y la ausencia de raíces y hojarasca han facilitado el desarrollo del comportamiento de rodaje del alimento (Halffter y Matthews, 1966).

Los Scarabaeinae de pastizales presentan características fisiológicas y conductuales que les permiten habitar ambientes con una estacionalidad estricta y su actividad depende casi exclusivamente del período de lluvias. La distribución temporal de los Scarabaeinae de pastizales tropicales depende de la insolación, humedad y temperatura del ambiente (Halffter y Matthews, 1966).

Los Scarabaeinae de pastizales y la actividad antropogénica en Los Tuxtlas

La región de Los Tuxtlas ha sido ocupada por asentamientos humanos desde hace más de 3000 años; los centros urbanos prehispánicos más importantes pertenecieron a la cultura Olmeca y estuvieron en la zona por un período de 800 años. Se han encontrado indicios de centros agrícolas donde se cultivaba maíz (Guevara y Laborde, 1998). Posteriormente, después de la llegada de los conquistadores españoles en 1521, se estableció en la región de Los Tuxtlas el primer ingenio azucarero de México y América Continental (entre 1525 y 1528) y se introdujeron los primeros hatos de ganado ("chichihua lechero" y "montaraz") que florecieron rápidamente, y no fue sino hasta el presente siglo, en la década de los veintes, que se introdujo ganado cebú con razas mejoradas y adaptadas al trópico húmedo y la utilización de pastos y forrajes importados de otros continentes (Guevara *et al.* 1997). Los pastizales para ganado sin duda ocupan grandes áreas de tierra, aunque usualmente son ineficientes en un sentido ecológico, pero a nivel económico muy provechosos para muy pocas personas (Gómez-Pompa, 1985).

En América la actividad humana ha tenido una gran influencia en la distribución de los Scarabaeinae a escala regional, principalmente por la introducción de ganado (Kohlmann, 1991; Halffter *et al.*, 1992). Las especies de Scarabaeinae que habitan los pastizales templados y tropicales de México se han

distribuido ampliamente por la actividad ganadera, inclusive hay una especie africana (*Digitonthophagus gazella*) que fue introducida a Texas (Estados Unidos) en los setentas (Blume et al., 1973) que ha invadido gran parte del territorio mexicano (Barbero y López-Guerrero, 1992; Kohlmann, 1994), incluyendo la región de los Tuxtlas (Favila y Díaz, 1997a). Hoy en día, los Scarabaeinae de pastizales de Los Tuxtlas han ampliado su distribución espacial al incrementarse el área deforestada. Guevara y Laborde (1998) reportan que en la actualidad el área de pastizales de Los Tuxtlas es de 320 mil ha, es decir el 46 % del área total de la región (estimada en 697 mil ha).

Heterogeneidad ambiental y fragmentación de la selva tropical

La fragmentación de la selva tropical debe de estar afectando de diferentes formas varios rasgos de los estilos de vida de los Scarabaeinae (cf. Klemperer, 1983). El término "estilo de vida" es utilizado aquí para describir la forma en que el comportamiento se vincula con el éxito reproductivo de una especie (e.g. Klemperer, 1983; Favila, 1992, 1993).

En este trabajo se analizan observaciones relacionados con los estilos de vida de los Scarabaeinae en diferentes condiciones ambientales (de campo y laboratorio) que dan un marco de referencia para evaluar la forma en que el éxito reproductivo de los Scarabaeinae de la selva se ve afectado por la perturbación

extrínseca del ambiente.

En el caso de los Scarabaeinae, es posible analizar las características ambientales (microhábitats de parches, áreas perturbadas, zonas de borde, pastizales y microclima), ecológicas (distribución espacial y temporal de las especies), fisiológicas (tamaño de la nidada) y de comportamiento (nidificación y cuidado de las crías) para obtener información relacionada sobre los estilos de vida de los Scarabaeinae en diferentes ambientes (naturales y fragmentados).

En esta tesis se plantean las siguientes preguntas con relación al efecto de este proceso de perturbación ambiental sobre los estilos de vida de los Scarabaeinae: 1) ¿Cuál es el límite de distribución de las especies de escarabajos rodadores (subfamilia Scarabaeinae) de selva o pastizal ante modificaciones en el paisaje que les rodea? En esta parte se analiza la distribución temporal (diaria y estacional) y espacial de especies de selva y pastizal; 2) ¿Cuales son las respuestas reproductivas que han desarrollado estas especies en su historia natural? Se hace un análisis del ciclo reproductivo de estas especies en el tiempo y 3) ¿Cómo responden estas especies ante la heterogeneidad espacial? Se plantea también analizar el éxito reproductivo de las especies de selva y pastizal en condiciones naturales y de laboratorio.

1.1 OBJETIVOS

Para tratar de buscar respuestas a estas preguntas esta tesis tiene los siguientes objetivos:

GENERALES

Analizar la distribución espacial y temporal, así como los ciclos reproductores de tres especies de escarabajos rodadores del estiércol de la subfamilia Scarabaeidae representativas de selvas (*Canthon (Glaphyrocanthon) femoralis* (Chevrolat) y *Canthon (Canthon) cyanellus cyanellus*, LeConte) y pastizales (*Canthon (Canthon) indigaceus chiapas*, Robinson) de la región de Los Tuxtlas, Veracruz.

PARTICULARES

En tres microambientes: interior de la selva, pastizal cercano a la selva y en un borde de selva:

- 1.- Determinar cambios en la distribución espacial y temporal de las poblaciones de las tres especies a lo largo de tres ciclos anuales.
- 2.- Determinar posibles factores ambientales que se relacionen con la abundancia mensual de las poblaciones de las tres especies.

- 3.- Conocer los patrones de actividad diaria durante el período de máxima actividad de cada especie.
- 4.- Estudiar los ciclos reproductivos y analizar los cambios en la proporción de sexos en las especies en estudio.
- 5.- Evaluar el éxito reproductivo de cada especie en tres condiciones de campo; así como en laboratorio bajo diferentes condiciones de luz.

2 ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo de campo se realizó en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, del Instituto de Biología de la U.N.A.M. Localizada en la vertiente del Golfo de México. El área se encuentra ubicada en las estribaciones del Volcán de San Martín dentro del Municipio de San Andrés Tuxtla, a 33.3 Km al noreste de Catemaco, Veracruz, entre los $95^{\circ} 04'$ y $95^{\circ} 09'$ de longitud oeste y los $18^{\circ} 34'$ y $18^{\circ} 36'$ de latitud norte (Carabias-Lillo y Guevara, 1985).

Se eligieron tres zonas de estudio que se localizan dentro y en los márgenes de la Estación de Biología Tropical los Tuxtlas:

a) selva alta perennifolia ubicada en el límite Norte de la Estación a 500 m por el camino "vigía 5"; es un lugar con vegetación natural a una altitud de 150 m snm; b) borde de selva localizado al este de la Estación de Biología, en el kilómetro 1 al margen del camino que va de la Estación hacia la comunidad "Laguna Escondida" y se ubica a una altitud de 120 m snm, y c) pastizal conocido como "potrero de Santos" localizado al noreste de la Estación de Biología, en el kilómetro 1.5 del camino que va de la Estación hacia "Laguna Escondida" a una altitud de 110 m snm. (Figura 2).

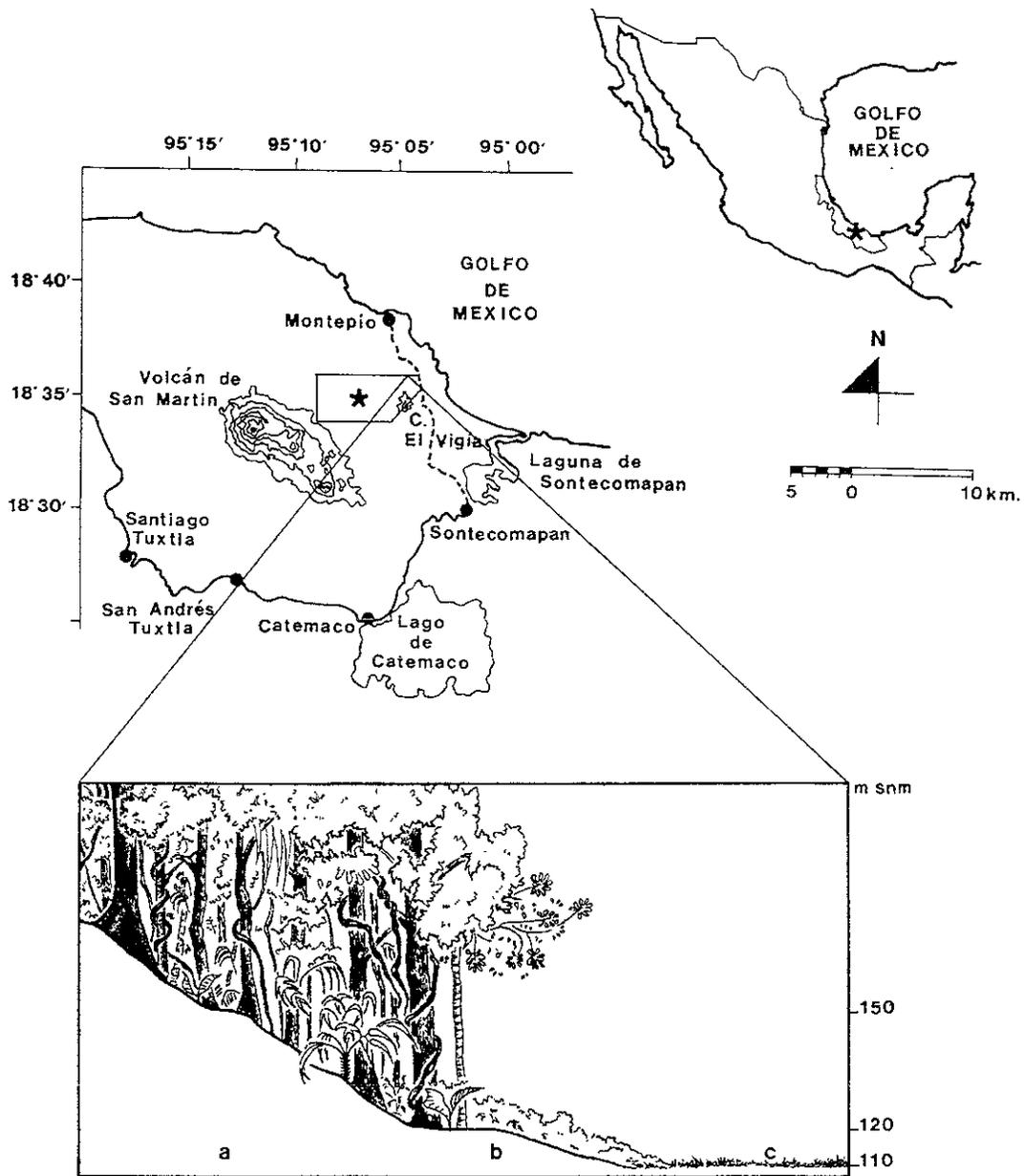


Figura 2. Localización del área de estudio y detalles (en recuadro) de las zonas de muestreo: * Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México, a) selva alta perennifolia, b) borde de selva y c) pastizal próximo a la selva.

3 MÉTODOS

I Muestreo

Se realizaron muestreos mensuales durante cuatro años (1990-1993), colectando a los escarabajos tres días de cada mes, principalmente durante el período de máxima actividad, entre los meses de junio y septiembre. Los muestreos se hicieron con trampas tipo "pit-fall", utilizando como cebo excremento humano y pescado fresco (10 g por trampa). Se usaron cinco trampas por cada tipo de cebo y para cada zona de muestreo. Diariamente las trampas se colocaban a ras del suelo entre las 06:00 y las 18:00 h para capturas diurnas y entre las 18:00 y las 06:00 h para capturas nocturnas.

II Selección de especies

La distribución espacial y las preferencias alimentarias de las especies del gremio Scarabaeinae de selvas mexicanas han sido descritas por Halffter, Favila y Halffter (1992), aunque no se conoce con precisión si alguna de estas especies puede salir del bosque hacia las áreas de pastizales o bien si las especies de los pastizales pueden entrar a la selva. En esta tesis se analizó únicamente la distribución de tres especies diurnas de la subfamilia Scarabaeinae en tres ambientes: en el interior de la selva, en el pastizal próximo a la selva y en el borde de la selva. Con el método de muestreo descrito en el inciso anterior y

con el objeto de seleccionar a las especies diurnas de Scarabaeinae representativas de selvas y pastizales, se analizó la riqueza y la abundancia de las especies diurnas encontradas por área de muestreo y por temporada: lluvias (entre junio y septiembre) y secas (entre octubre y mayo).

Para medir el índice de similitud de especies entre la selva, el borde y el pastizal se utilizó el índice de Jaccard (Ludwig y Reynolds, 1988). El análisis de similitud de las especies se hizo durante la época de lluvias y durante la época de secas.

Se utilizó un análisis de varianza (ANOVA) para determinar diferencias en las abundancias de las especies entre años (1990 y 1992), temporadas (lluvias y secas) y sitios de muestreo (selva, borde y pastizal). Para todo el análisis sólo se consideraron los datos de 1990 y 1992, porque durante 1991 no hubo suficiente información.

Para seleccionar a las especies dominantes en cada ambiente se analizó la abundancia total por sitio de muestreo y por temporada.

Con este análisis se eligieron tres especies del género *Canthon* que presentaron la siguiente distribución espacial durante la temporada de lluvias: en el interior de la selva la especie dominante fue *Canthon (Glaphyrocantón) femoralis* (Chevrolat) escarabajo rodador y coprófago; en el pastizal

próximo a la selva *Canthon indigaceus chiapas* Robinson escarabajo rodador y coprófago y en el borde de la selva *Canthon (Canthon) cyanellus cyanellus* LeConte rodador y necrófago.

III Condiciones ambientales

En cada zona de muestreo se tomaron los siguientes parámetros ambientales para conocer las variaciones climáticas de cada ambiente y para analizar las posibles interacciones entre parámetros ambientales y abundancia de especies: temperatura ambiente y del suelo (°C; tomada a 3 cm de profundidad), humedad relativa del ambiente (%), humedad del suelo a 3 cm de profundidad (%), velocidad del viento a 1 m sobre el nivel del suelo (metros/segundo), luminosidad (lux) y dureza del suelo (lbs/pie²). Se determinaron también los coeficientes de correlación de las siete variables ambientales registradas en una matriz de correlación.

Se utilizó un ANOVA para determinar las diferencias de cada variable ambiental, en tres análisis anuales (1990, 1991 y 1992) y tres sitios de muestreo. En los resultados finales solamente fue analizado el ANOVA que presentó información relevante.

En el último inciso (IX) de los métodos hay una explicación más detallada de las transformaciones de los valores y de las pruebas que se utilizaron en ANOVA.

Se analizó la relación entre las siete variables ambientales y la abundancia mensual de cada una de las tres especies estudiadas, aplicando un análisis de regresión múltiple por pasos, considerando como variable dependiente la abundancia de cada especie y como variables independientes o predictoras los parámetros ambientales mencionados (Sokal y Rohlf, 1981).

Se utilizaron gráficas de la abundancia mensual de las especies y los promedios mensuales de las variables ambientales que presentaron una correlación significativa ($P < 0.05$), para establecer las relaciones funcionales entre las variables ambientales seleccionadas por el modelo de regresión con las demás variables.

IV Distribución espacial y temporal

Para conocer las preferencias espaciales de las especies dominantes en cada sitio de estudio, se comparó la abundancia mensual de cada una de las especies entre los tres sitios de estudio y entre los años de muestreo (1990, 1991, 1992 y parte de 1993).

V Distribución vertical

Para conocer la distribución vertical de los Scarabaeinae coprófagos en diferentes estratos de la vegetación de la selva se hicieron colectas en el interior de la selva a 4, 8, 12 y 20 m de

altura y a nivel del suelo. Los muestreos se realizaron durante junio de 1990 y julio de 1993 y 1994, utilizando cinco trampas tipo "pit-fall" cebadas con 10 g de excremento de mono aullador (*Alouatta palliata*) y de humano (una trampa por altura). Las trampas se mantuvieron entre las 06:00 y 18:00 h. durante tres días de cada mes. En 1990 el muestreo se realizó a cada hora entre las 10:00 y las 17:00 para conocer la actividad diaria de las especies. En 1994 se analizaron las gónadas de las hembras para conocer el estado reproductivo de las especies (inciso VII) en los diferentes estratos de la vegetación y en dos períodos diarios: por la mañana entre 07:00 y 12:00 h. y por la tarde entre 12:00 y 18:00 h.

La distribución vertical de la especie más abundante en la selva fue analizada utilizando las siguientes pruebas de ANOVA: 1) para comparar las abundancias entre las alturas por cada año de muestreo (1990, 1993 y 1994); 2) para analizar la actividad diaria de machos y hembras (sexos) en los diferentes estratos de la vegetación (alturas), y durante dos periodos de actividad (mañana y tarde) y 3) para analizar las abundancias en las diferentes alturas (4, 8, 12 y 20 metros); períodos de actividad (mañana y tarde) y estados reproductivos de las hembras. Las últimas dos pruebas se hicieron con datos obtenidos durante julio de 1994.

VI Actividad diaria

En cada uno de los tres ambientes estudiados se analizó el ciclo de actividad diaria de las tres especies. Entre junio y septiembre de 1991, se observó a *C. femoralis* en el interior de la selva y a *C. c. cyanellus* en el borde de la selva. La actividad diaria de *C. i. chiapas* se analizó en un pastizal cercano a la selva de junio a septiembre de 1992. Las colectas se realizaron durante tres días de cada mes, con los mismos cebos y tipo de trampa descritos anteriormente. Las trampas se revisaron cada hora entre las 06:00 y las 18:00 horas, dando un total de 12 muestras diarias por área de muestreo. Los escarabajos se identificaron, contaron y sexaron en el laboratorio.

El período de actividad diaria de cada especie se analizó con una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Con esta prueba se comparó la abundancia de cada especie entre las diferentes horas y meses de muestreo (una prueba por mes). Para analizar la abundancia de machos y hembras en dos períodos de actividad (mañana y tarde), se utilizó un análisis no paramétrico (U de Mann Whitney).

VII Biología reproductiva y ciclo reproductivo

Para conocer el estado reproductivo de las especies, se colectó mensualmente un máximo de 20 parejas de cada especie durante 1990, 1991 y 1992, con excepción de los machos en la temporada

1992 que no se colectaron. Los organismos fueron sacrificados en una cámara letal con acetato de etilo y en ese mismo momento se disecaron. La disección consistió en cortar los élitros y abrir el abdomen dorsalmente para fijar los aparatos reproductivos de ambos sexos. Se utilizó como fijador la solución de Carnoy (alcohol absoluto, 60 %, cloroformo, 30 % y ácido acético, 10 %) por un período de 24 horas; después, para conservarlos, se colocaron en alcohol absoluto (Tyndale-Biscoe, 1984).

En el laboratorio se determinaron los diferentes estados de desarrollo de las gónadas de las tres especies. En las hembras se describieron las etapas de desarrollo de los ovocitos, considerando las siguientes variables: presencia-ausencia de ovocitos en vitelogénesis, longitud y anchura del ovocito basal y presencia de relictos foliculares (Tyndale-Biscoe, 1978, 1984). En los machos se analizó el reservorio glandular para determinar el estado de madurez de los individuos, considerando como variables la longitud y anchura del reservorio glandular (Tyndale-Biscoe, 1984).

Como información complementaria se analizó la relación entre la longitud del ovocito basal en las hembras y del reservorio glandular en los machos, contra la longitud total del cuerpo en las tres especies (*C. femoralis*, *C. i. chiapas* y *C. cyanellus*). Además, se analizó en machos y hembras la relación entre el desgaste de las uñas de las tibias anteriores, desgaste de los

dientes clipeales y el endurecimiento de la cutícula en el pronoto contra el estado de madurez sexual de las tres especies (Tyndale-Biscoe, 1984). El desgaste de las uñas y los dientes clipeales se midió en base a su punta, que es aguda cuando son individuos recién emergidos y la dureza se analizó al tacto (duro ó blando).

VII.1 Proporción sexual

Se analizó la variación en la proporción sexual mensual para las tres especies durante 1990, 1991 y 1992. Se compararon mediante una prueba de X^2 ($\alpha = 0.05$) las abundancias de machos y hembras entre los sitios de muestreo y en cada año de colecta. Para *C. femoralis* se compararon las abundancias de la selva y el borde sólo durante 1991; para *C. c. cyanellus* se hizo una prueba por cada año de colecta y finalmente, para *C. i. chiapas* no se hizo esta prueba porque sólo hubo datos de abundancia en el pastizal.

VIII Éxito reproductivo

Se efectuó un diseño experimental para evaluar el éxito reproductivo de las tres especies. Se contrastó la reproducción de cada especie en las tres zonas de muestreo en condiciones de campo (selva, pastizal y borde de selva) y de luz en condiciones de laboratorio.

Las variables que se consideraron para evaluar el éxito reproductivo de cada pareja de escarabajos fueron: número de las bolas nido y número de adultos tenerales emergidos; además se midió el diámetro de la bola de alimentación y el diámetro de las bolas de nidificación. A cada variable se le aplicó una prueba no paramétrica de Kruskal Wallis para analizar diferencias entre las áreas de muestreo.

El cuadro 2 muestra las condiciones de campo y laboratorio en las que se colocaron a los escarabajos para comparar el éxito reproductivo de cada especie y las diferentes condiciones de luz que se analizaron.

Cuadro 2. Diseño experimental para evaluar el éxito reproductivo de *C. femoralis* (*C.f.*), *C. c. cyanellus* (*C.c.c.*) y *C. i. chiapas* (*C.i.ch.*) en campo y laboratorio. El número de parejas utilizado se indica para cada condición experimental.

CAMPO	SELVA	PASTIZAL	BORDE	TOTAL
NUMERO DE PAREJAS				
<i>C.f.</i>	5	---	---	5
<i>C.c.c.</i>	10	11	36	57
<i>C.i.ch.</i>	---	4	---	4
			TOTAL	66
LABORATORIO				
LUMINOSIDAD (lux)	(9-12)	(37-39)	(91)	(232-461) TOTAL
NUMERO DE PAREJAS				
<i>C.f.</i>	29	29	---	26
<i>C.c.c.</i>	14	14	20	14
<i>C.i.ch.</i>	10	10	---	10
				TOTAL
				176

VIII.1 Evaluación del éxito reproductivo en campo

Se utilizaron diferentes cebos para atraer machos y hembras de cada especie de escarabajos (excremento de mono aullador (*Alouatta palliata*), excremento vacuno y pescado fresco (mojarra). En cada área de estudio los cebos se colocaron a ras del suelo dentro de una cerca circular de malla de alambre de 40 cm de diámetro y 15 cm de altura. Los escarabajos que formaron parejas, cortaron una bola de alimento y que la rodaron dentro de la cerca entre 30 y 60 minutos, fueron usados para éste estudio.

Las parejas colectadas de cada especie, fueron colocadas en los tres sitios de estudio: selva, borde y pastizal. Cada pareja fue colocada con su respectiva bola de alimento en la superficie del suelo y cubierta con un bote de plástico (de 10 cm de diámetro por 8 cm de altura) con una abertura en la parte superior para permitir la salida de los adultos cuando finalizaran la nidificación. Este diseño evita que los adultos que no participan en el cuidado de las crías pudieran destruir las bolas de nidificación (Figura 3). Los nidos se revisaron periódicamente cada 5, 10 y 30 días.

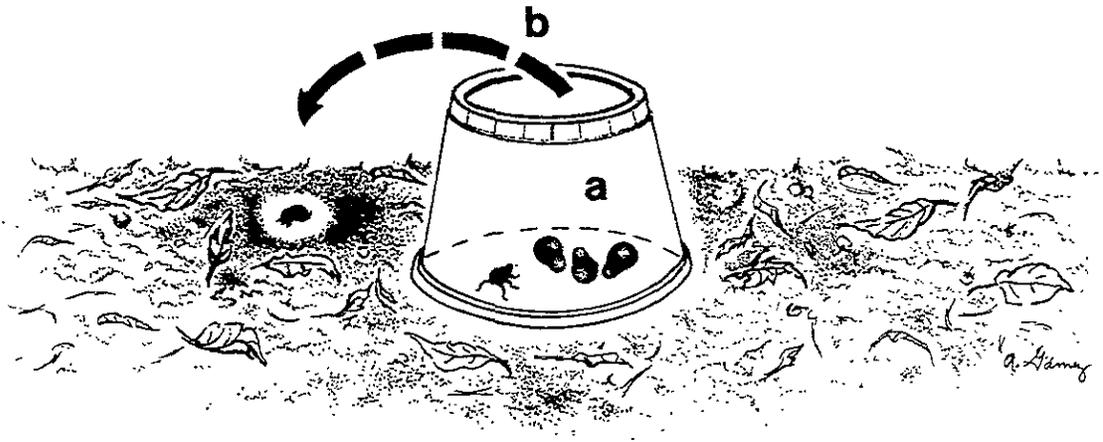


Figura 3. Diseño de trampa para marcaje y seguimiento del proceso de nidificación de parejas de machos y hembras de las tres especies de *Canthon* analizadas en esta tesis y en condiciones de campo: a) bote de plástico abierto, en donde se colocaron los escarabajos con el alimento y b) abertura para permitir la salida de los escarabajos.

VIII.2 Evaluación del éxito reproductivo en laboratorio

Parejas de machos y hembras de cada especie se colocaron en terrarios rectangulares de plástico de 40 X 25 X 20 cm con una capa de 3 cm de tierra estéril traída del campo. Las condiciones ambientales del laboratorio fueron: Temperatura ambiente y del suelo 26°C (± 2), humedad relativa del ambiente y del suelo 70 % (± 5 %) y fotoperíodo 12/12 h. (luz/oscuridad).

En laboratorio el factor a probar fue la luz, ya que no había la posibilidad de hacer otras combinaciones simultáneas con el resto de las variables ambientales.

Con malla de invernadero se obtuvieron cuatro diferentes condiciones de luz. Los valores de luz utilizados para los experimentos fueron: 9-12, 37-39, 91 y 232-461 lux (Cuadro 2). Las pruebas se llevaron a cabo simultáneamente para las tres especies. La densidad de individuos por terrario, el tipo de alimento y la metodología que se utilizó para mantener a cada especie en el laboratorio se describe a continuación.

Canthon femoralis

Alimento: excremento de mono araña (*Ateles geoffroyi*, de zoológico), de mono aullador (*Alouatta palliata*, de campo) y de vaca. Para los experimentos se utilizaron 84 pares de machos y hembras, que fueron colocadas en terrarios en dos densidades: 1) una pareja por terrario de experimentación, suministrando 3 g de alimento (dos especies de monos y vaca) una vez por semana (n = 76) en las tres condiciones de luminosidad, y 2) cuatro parejas por terrario con 3 g de alimento por pareja dos veces por semana (n = 8) en 12 y 39 lux (Cuadro 2).

Los terrarios se revisaron diariamente y se mantuvieron en esas condiciones hasta la nidificación. Una vez que las bolas-nido eran abandonadas por los padres, fueron colocadas en botes de plástico de 0.5 l con tierra estéril (maternidades) y en las mismas condiciones ambientales que los padres. Las maternidades se revisaron diariamente hasta la emergencia de los adultos.

Canthon cyanellus cyanellus

Alimento. Pescado fresco, 5 g de alimento por pareja, una sola vez al iniciar el experimento. Para esta especie se utilizaron 62 parejas seleccionadas al azar. Las parejas fueron sometidas a cuatro condiciones de luminosidad 9, 37, 91 y 232 lux.

Las parejas se colocaron en un terrario "doble". El primer terrario fue una arena circular de plástico transparente y sin tapa, de 15 cm de diámetro y 5 cm de altura, que a su vez fue colocada dentro de un terrario más grande (40 X 25 X 20 cm), con 3 cm de tierra estéril (de campo; Figura 4). Este diseño permite evaluar el tiempo de permanencia del macho y la hembra dentro del nido.

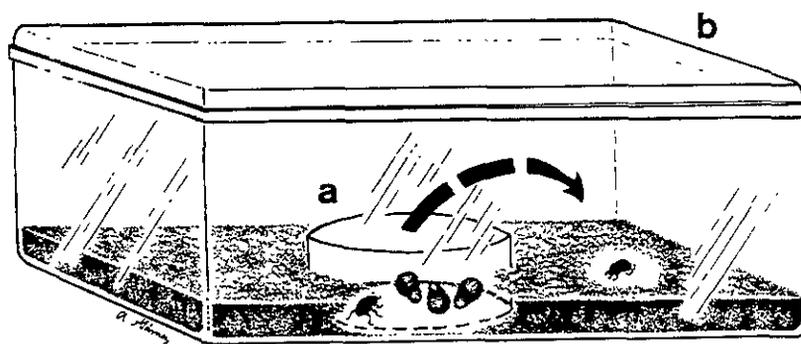


Figura 4. Terrario con doble arena para seguir el proceso de nidificación de parejas de machos y hembras de las especies estudiadas: a) arena circular para el nido y b) terrario grande para retener a los adultos cuando terminan de nidificar.

Canthon indigaceus chiapas

Alimento: excremento de vaca, 20 g por pareja dos veces por semana. Para los experimentos se utilizaron 30 parejas escogidas al azar que fueron colocadas en los terrarios en una densidad de 6 pares de machos y hembras por cada uno y a 9, 37 y 478 lux.

IX Análisis estadísticos

En esta última parte se describen las transformaciones que se hicieron a los datos. Cuando los ANOVA fueron significativos, se utilizó la prueba de rangos de Tukey (comparación de medias). El alfa en todas las pruebas fue de 0.05. En los análisis de regresión y en los ANOVAS se confirmó la normalidad y la homocedasticidad (homogeneidad de varianzas) de los datos. Si los datos no cumplían con estas dos condiciones se procedió a transformarlos, siguiendo los criterios establecidos por Sokal y Rohlf (1981; Cuadro 3). Cuando aún con las transformaciones no hubo normalidad y homocedasticidad en los datos, se procedió a aplicar pruebas no paramétricas. Para todos los análisis se utilizó el programa STATGRAFICS Versión 6.1. En el Cuadro 3 se describen las transformaciones, así como las pruebas aplicadas a los datos obtenidos en campo y laboratorio.

Cuadro 3. Lista de variables analizadas, transformaciones y diferentes tipos de pruebas estadísticas utilizadas (Sokal y Rohlf, 1981).

VARIABLE	TRANSFORMACIÓN	TIPO DE PRUEBA
-Número de especies	sin transformación	Índice de similitud de JACCARD
-Abundancia de los Scarabaeinae diurnos	log +1	ANOVA
-Variables ambientales	log +1	ANOVA Análisis de correlación y Análisis de regresión múltiple por pasos
- Abundancia en los análisis de distribución espacial y temporal	sin transformación	U de Mann Whitney
- Abundancia en los análisis de distribución vertical	log +1	ANOVA
- Abundancia en los análisis de actividad diaria	sin transformación	Kruskal Wallis
- Abundancia de machos y hembras en los análisis de actividad diaria	sin transformación	U de Mann Whitney
- Abundancia en los análisis de proporción machos-hembras	sin transformación	Prueba de X^2
- Diámetro de la bola de alimento Peso de la bola de alimento Diámetro de las bolas nido Número de bolas nido	sin transformación	Kruskal Wallis
- Diámetro de la bola de alimento cortada por machos y hembras, Distancia de enterramiento de la bola de alimento cortada por machos y hembras	sin transformación	U de Mann Whitney

4 RESULTADOS

I Scarabaeinae diurnos

Durante los tres años de muestreo se encontró un total de 17 especies diurnas de la subfamilia Scarabaeinae en los tres sitios analizados: 15 especies en el interior de la selva, 14 especies en el borde de la selva y 5 especies en el pastizal próximo a la selva. En la Cuadro 4 se muestra el porcentaje de abundancia de las especies encontradas durante todo el período de estudio en los tres sitios y durante las temporadas de lluvias y secas.

Cuadro 4. Abundancia (en porcentaje) de las especies diurnas de la Subfamilia Scarabaeinae en tres sitios de muestreo y durante las temporadas de lluvias y secas.

	AMBIENTES					
	SELVA		BORDE		PASTIZAL	
	LLUVIAS	SECAS	LLUVIAS	SECAS	LLUVIAS	SECAS
1 <i>Canthon (Gl.) euryscelis</i> Bates, 1887 *	1.81	5.43	0.57	0	0	0
2 <i>C. (Gl.) femoralis</i> (Chevrolat, 1834) *	42.62	22.83	21.01	51.16	0	0
3 <i>C. (Gl.) subhyalinus</i> Harold, 1868 *	2.94	11.09	1.30	0	0	0
4 <i>C. (Gl.) viridis</i> Martínez, Halffter & Halffter, 1964 *	9.85	1.52	0.73	0	0	0
5 <i>C. (C.) morsei</i> Howden, 1966 *	0.16	1.09	0	0	0	0
6 <i>C. c. cyanellus</i> LeConte, 1859 *	7.37	11.52	72.39	45.12	1.54	10.24
7 <i>C. indigaceus chiapas</i> Robinson, 1948 **	0	0	0.24	0	64.04	28.54
8 <i>Eurysternus angustulus</i> Harold, 1869 *	0.03	0	0	0	0	0
9 <i>E. caribeus</i> (Herbst, 1789) *	5.78	1.96	0.65	0	0	0
10 <i>E. mexicanus</i> Harold, 1869 *	0.26	0	0.73	0	0.12	0
11 <i>Phanaeus endymion</i> Harold, 1863 *	0.23	0	0.57	0	0	0
12 <i>P. sallei</i> Harold, 1863 *	0.06	0	0.24	0	0	0
13 <i>Sulcophanaeus chryseicollis</i> (Harold, 1863) *	1.68	0.22	0	0	0	0
14 <i>Canthidium aff. ardens</i> Bates, 1887 *	3.72	8.04	0.08	0.47	0	0
15 <i>C. aff. perceptibile</i> Howden & Young, 1981 *	6.17	12.61	0.41	0	0	0
16 <i>C. aff. puncticolle</i> Harold, 1868 **	0	0	0.16	0.47	34.12	61.22
17 <i>Onthophagus rhinolophus</i> Harold, 1869 *	17.3	23.70	0.90	2.79	0.18	0
Abundancia Total	3095	460	1228	215	1691	410
(Número de especies)	(15)	(11)	(14)	(5)	(5)	(3)

* especies de selva; ** especies de pastizal

I.1 Similitud de especies por sitio y temporada de muestreo

Se analizó la similitud entre especies diurnas de los Scarabaeinae de selva, borde y pastizal en la temporada de lluvias y secas (Cuadro 5). Las especies de la selva y del borde presentaron una similitud de 71 %, de las 15 especies encontradas en la selva 12 también estuvieron en el borde y además dos especies que fueron de pastizal. La similitud entre especies de selva y pastizal fue de 18 %, solo hubo tres especies de selva compartidas con el pastizal. Entre el borde de la selva y el pastizal la similitud de especies durante la temporada de lluvias fue de 36 %, de las 14 especies colectadas en el borde 5 se compartieron con las del pastizal, de las que 3 fueron de selva y 2 de pastizal (Cuadro 4).

Cuadro 5. Índice de similitud (índice de Jaccard), entre especies diurnas de Scarabaeinae de selva, pastizal y borde, durante la temporada de lluvias.

SELVA - BORDE	70.59
SELVA - PASTIZAL	17.65
PASTIZAL - BORDE	35.71

Durante la temporada de secas los Scarabaeinae diurnos de selva y borde presentaron una similitud entre especies de 33 % (Cuadro 6), compartiendo cuatro especies de selva. Entre la selva y el pastizal la similitud durante la temporada de secas fue de

8 %, compartiendo solamente una especie de selva. Finalmente entre el borde y el pastizal la similitud específica fue de 33 %, compartiéndose solo dos especies, una de selva y otra de pastizal (Cuadro 4).

Cuadro 6. Índice de similitud (índice de Jaccard) entre especies diurnas de Scarabaeinae de selva, pastizal y borde, durante la temporada de secas.

SELVA - BORDE	33.33
SELVA - PASTIZAL	7.69
PASTIZAL - BORDE	33.33

I.2 Abundancia de especies

La abundancia mensual de las especies no varió significativamente entre los años de 1990 y 1992, mientras que entre las temporadas de lluvias y secas de 1990 y 1992 la abundancia mensual presentó diferencias estadísticamente significativas. También se encontraron diferencias significativas entre las abundancias de las especies por sitio de muestreo (Cuadro 7; Figura 5). El análisis de rangos Tukey ($\alpha = 0.05$) mostró que en la selva hubo mayor abundancia de especies que en el borde y el pastizal. A pesar de esto, solamente se encontró diferencias estadísticamente significativas entre la abundancia de la selva y del borde (Figura 6).

Cuadro 7. Análisis de varianza (ANOVA) para comparar las abundancias de las especies en los años de 1990 y 1992, en las temporadas de lluvias y de secas y entre los tres sitios de muestreo: selva, borde y pastizal. No se incluyó en el análisis el período de 1991 por insuficiencia de datos.

F. V.	gl	SC	CM	F	P
EFECTOS PRINCIPALES					
AÑOS	1	0.3266	0.3266	0.821	> 0.05
TEMPORADAS	1	5.9836	5.9836	15.045	< 0.05
SITIOS	2	3.0440	1.5220	3.827	< 0.05
RESIDUAL	40	15.9090	0.3977		
TOTAL					
(CORREGIDO)	44	25.0949			

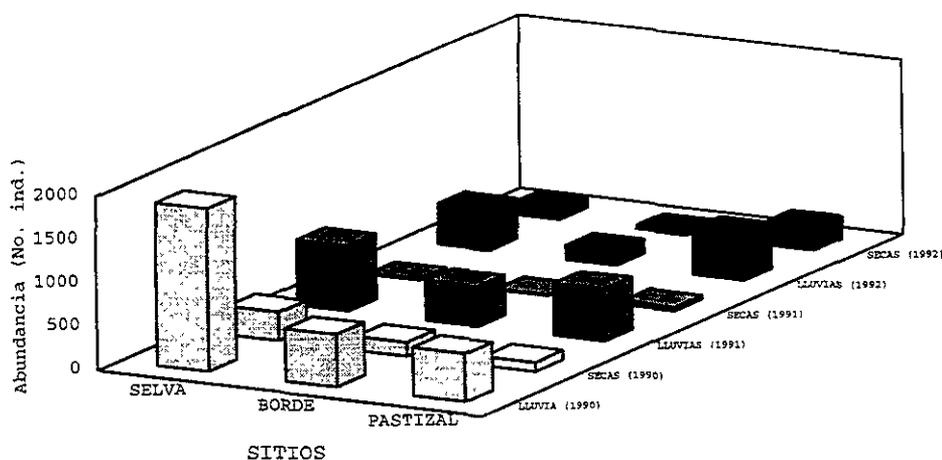


Figura 5. Comparación de la abundancia de las especies colectadas en la selva, el borde y el pastizal durante las temporadas de lluvias y de secas de 1990, 1991 y 1992.

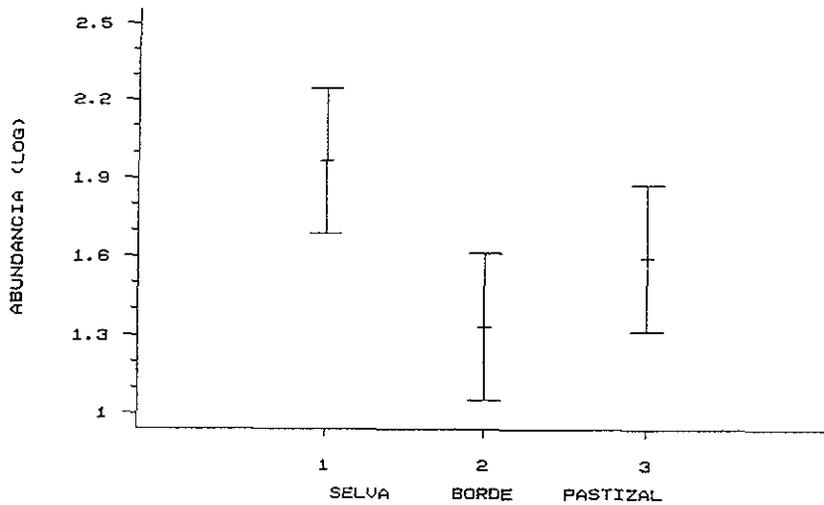


Figura 6. Análisis de rangos Tukey ($\alpha = 0.05$) de la abundancia de las especies encontradas en 1990 y 1992 en los tres sitios de muestreo: selva, borde y pastizal.

I.3 Especies dominantes en cada sitio

Selva

En el interior de la selva se encontró que la especie diurna dominante fue *Canthon (Gl.) femoralis* con una abundancia durante la temporada de lluvias de 42.62 % y en la de secas de 22.83 % (ver Cuadro 4). La abundancia de ésta especie en la temporada de lluvias fue mayor que en la de secas (Figura 7a y b). Durante la temporada de secas la especie más importante fue *O. rhinolophus*.

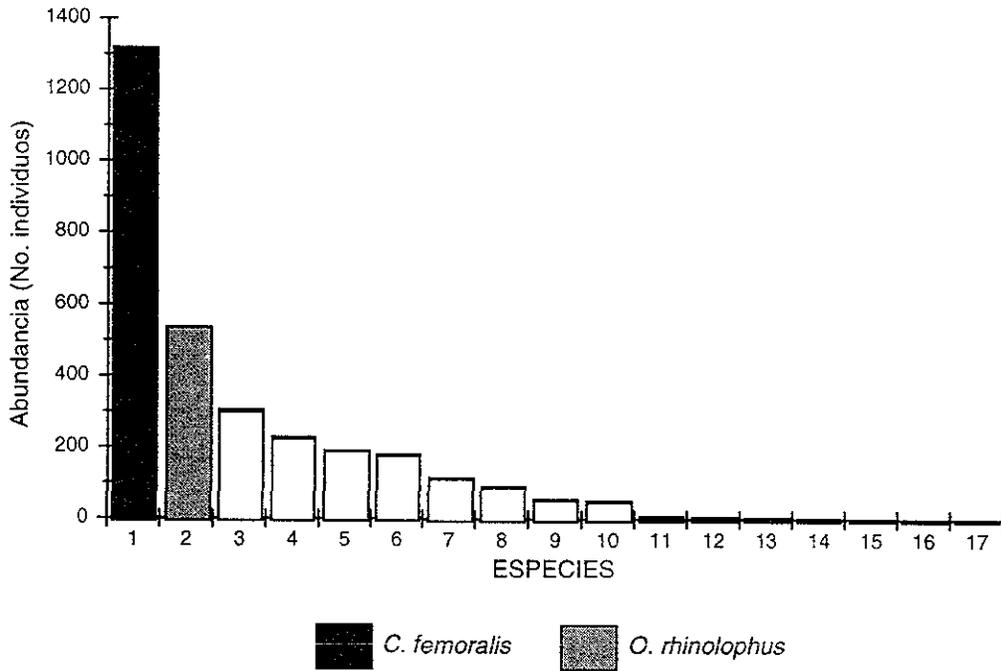
Borde de selva

En el borde de selva, la especie dominante en la temporada de lluvias fue *Canthon cyanellus cyanellus* con una abundancia de 72.39 %, mientras que en la temporada de secas su abundancia bajó a 45.12 %, quedando como especie dominante durante las secas *C. femoralis* con una abundancia de 51.16 % (ver Cuadro 4; Figura 8a y b).

Pastizal

En el pastizal se encontró que la especie dominante durante la temporada de lluvias fue *Canthon indigaceus chiapas* con 64 % de abundancia y durante la temporada de secas la especie más abundante con 28.54 % fue *C. aff. puncticolle* (ver Cuadro 4; Figura 9a y b).

a



b

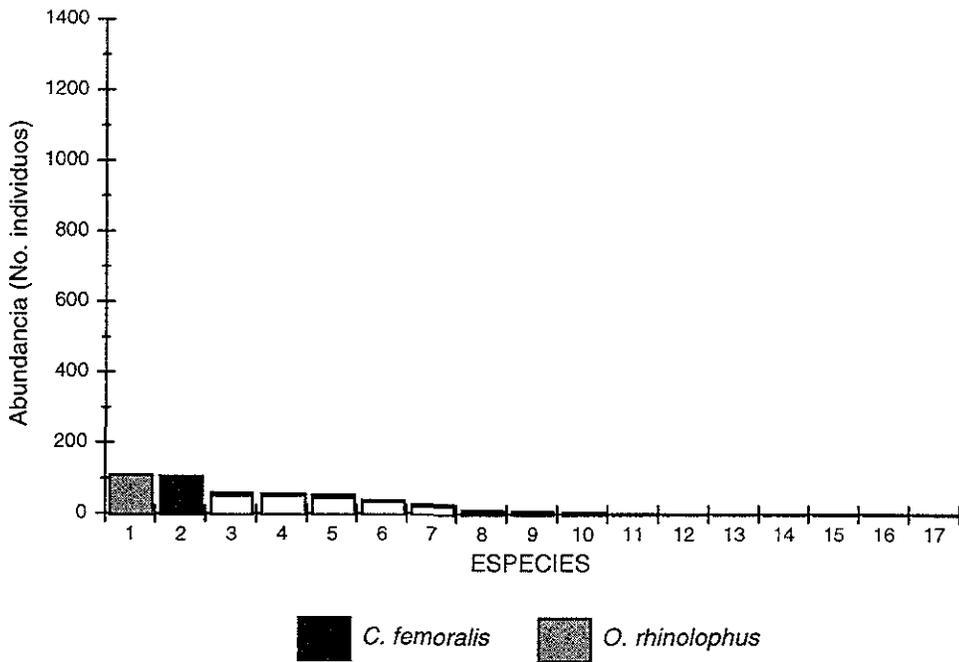


Figura 7. Curvas de dominancia de las especies de Scarabaeinae diurnas encontradas en el interior de la selva. a) Temporada de lluvias; especie dominante *Canthon femoralis* y b) Temporada de secas; especie dominante *Onthophagus rhinolophus*.

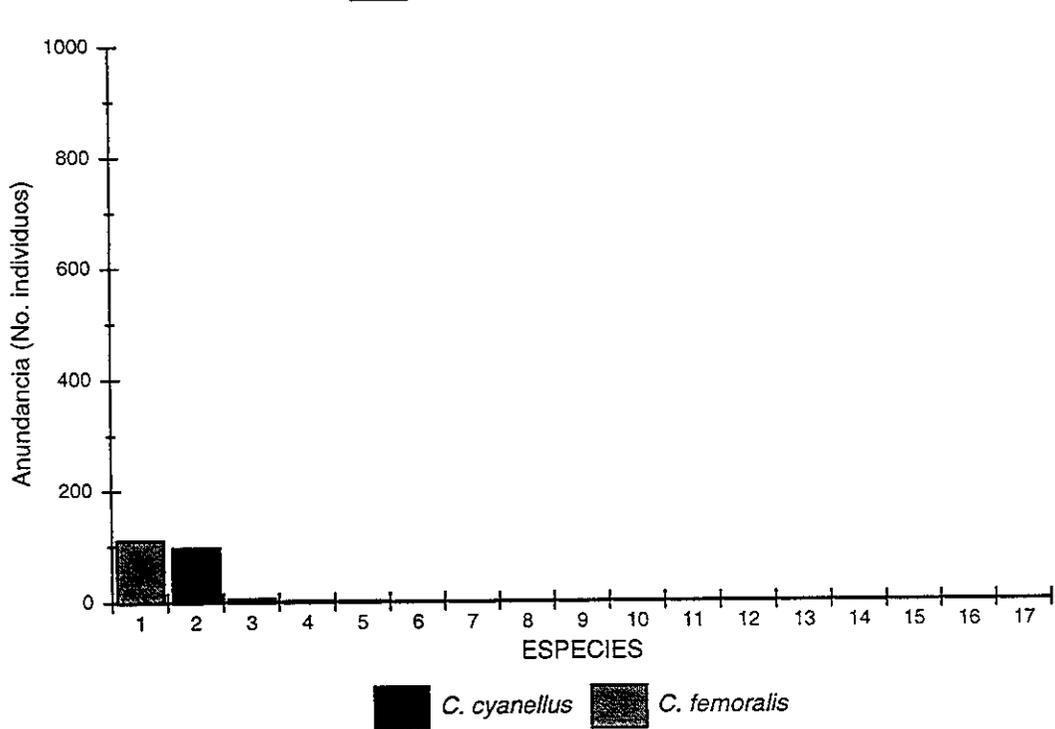
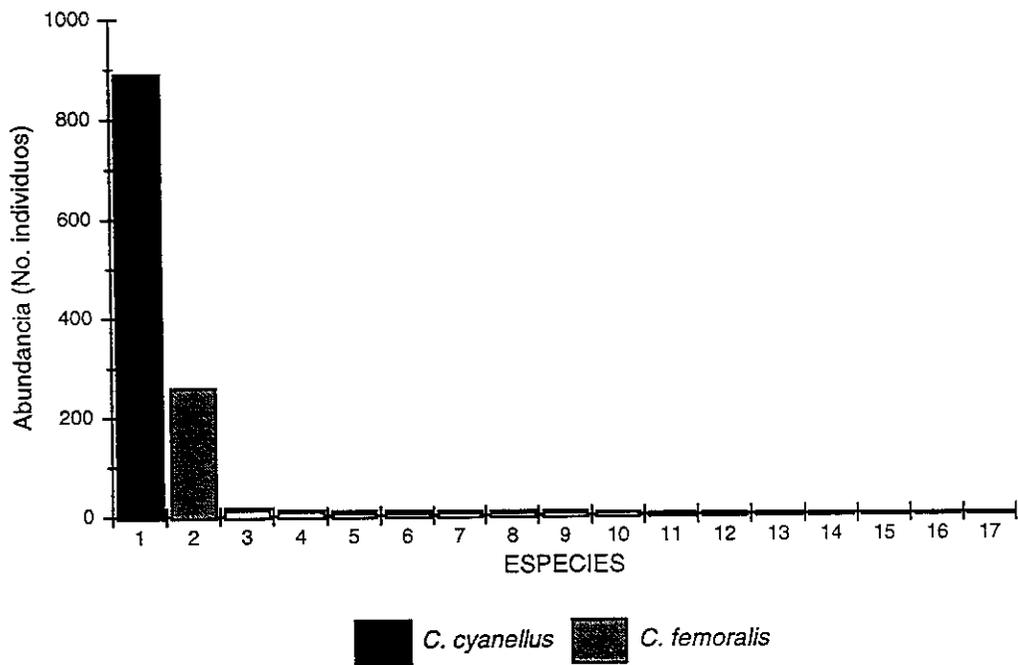


Figura 8. Curvas de dominancia de las especies de Scarabaeinae diurnas encontradas en el borde de la selva. a) Temporada de lluvias; especie dominante *Canthon c. cyanellus* y b) Temporada de secas; especie dominante *C. femoralis*.

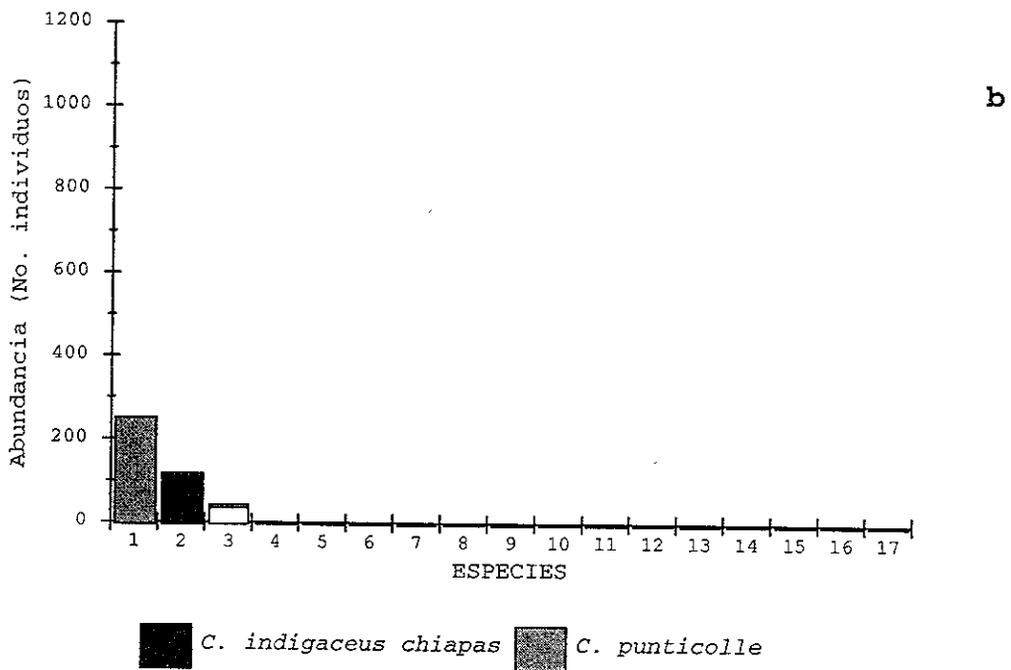
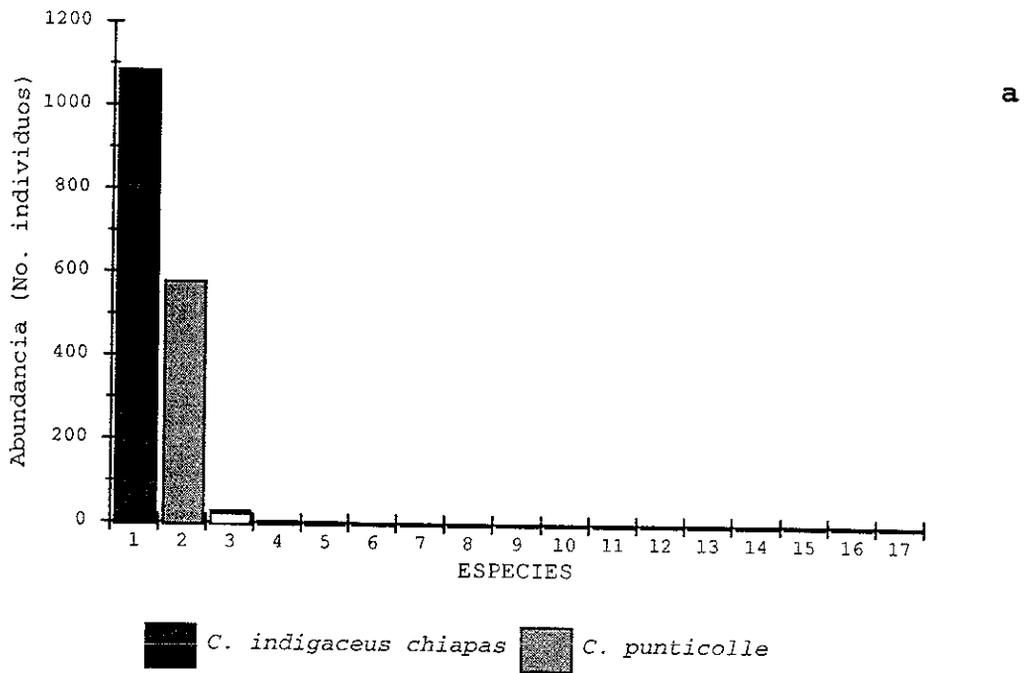


Figura 9. Curvas de dominancia de las especies de Scarabaeinae diurnas encontradas en el pastizal. a) Temporada de lluvias; especie dominante *Canthon indigaceus chiapas* y b) Temporada de secas; especie dominante *Canthidium aff. puncticolle*.

II Variables ambientales

II.1 Temperatura ambiente

Se encontró un gradiente de temperatura ambiente durante el día y entre los tres sitios de estudio: en la selva el promedio de temperatura ambiente fue más bajo ($\bar{x} = 26 \pm 0.18$ °C; $n = 248$) en relación al promedio encontrado en el borde de la selva ($\bar{x} = 27 \pm 3.4$ °C; $n = 241$) y en el pastizal ($\bar{x} = 28 \pm 4.3$ °C; $n = 176$).

El promedio mensual de temperatura ambiente durante los tres años de muestreo fue más bajo en el interior de la selva, mientras que el más alto se encontró en el pastizal; en el borde de la selva el promedio de temperatura ambiente se mantuvo intermedio entre la selva y el pastizal (Figura 10).

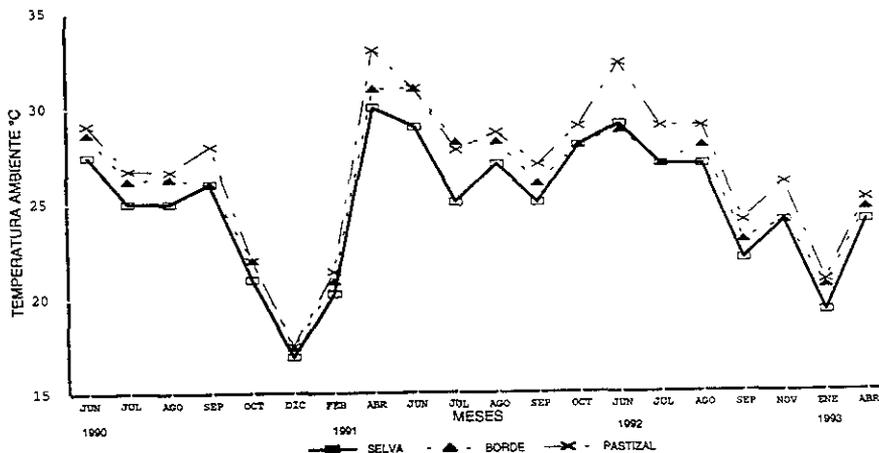


Figura 10. Promedio mensual de la temperatura ambiente (°C) en la selva, el borde y el pastizal durante los tres años de muestreo.

En el período de lluvias se encontró que el promedio mensual de temperatura ambiente fue más estable que durante la temporada de secas. En la temporada de lluvias y durante los tres años y en los tres sitios de muestreo la temperatura ambiente fue ligeramente más alta en junio que en julio, agosto y septiembre. Mientras que durante la temporada de secas se encontró tanto temperatura alta (en octubre de 1991, noviembre de 1992 y abril de 1991 y 1992), como temperatura baja (en diciembre de 1990, febrero de 1991 y enero de 1992) (Cuadro 8).

II.2 Temperatura del suelo

La temperatura del suelo presentó cambios abruptos entre los sitios de muestreo (Figura 11). En el pastizal los promedios mensuales fueron más altos que en la selva, mientras que el borde y la selva no presentaron diferencias. Entre la selva ($\bar{x} = 24 \pm 1.8$ °C) y el borde ($\bar{x} = 25 \pm 2.0$ °C) el promedio de temperatura del suelo presentó 1 °C de diferencia, mientras que en el pastizal el promedio fue más alto ($\bar{x} = 29 \pm 4.7$ °C) y presentó 5 °C de diferencia con la selva.

Cuadro 8. Promedio mensual de temperatura ambiente (°C) durante los tres años y sitios de muestreo.

	LLUVIAS				SECAS		
1990	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	DIC	
SELVA	28 ± 1.2	25 ± 0.8	25 ± 0.6	26 ± 1.1	21 ± 0.1	17 ± 1.9	
BORDE	29 ± 1.2	26 ± 1.4	26 ± 1.1	26 ± 1.4	22 ± 1.4	17 ± 2.1	
PASTIZAL	29 ± 2.3	27 ± 1.4	27 ± 1.2	28 ± 1.8	22 ± 1.9	18 ± 2.1	
1991	JUN	JUL	AGO	SEP	FEB	ABR	OCT
SELVA	29 ± 1.4	26 ± 1.0	27 ± 1.4	25 ± 1.4	20 ± 1.4	30 ± 1.9	28 ± 0.7
BORDE	31 ± 1.9	28 ± 1.1	28 ± 1.3	26 ± 1.6	21 ± 1.6	31 ± 2.7	28 ± 0.7
PASTIZAL	31 ± 2.9	28 ± 1.9	28 ± 1.6	27 ± 2.4	21 ± 2.3	33 ± 2.7	29 ± 1.6
1992	JUN	JUL	AGO	SEP	NOV	ENE*	ABR*
SELVA	29 ± 1.9	27 ± 0.4	27 ± 0.1	22 ± 2.9	24 ± 2.6	19 ± 1.3	24 ± 3.2
BORDE	29 ± 1.5	27 ± 0.8	28 ± 0.8	23 ± 0.7	24 ± 2.9	21 ± 1.9	25 ± 3.1
PASTIZAL	32 ± 2.7	29 ± 1.6	29 ± 1.5	24 ± 1.0	26 ± 4.0	21 ± 3.3	25 ± 3.4

* 1993

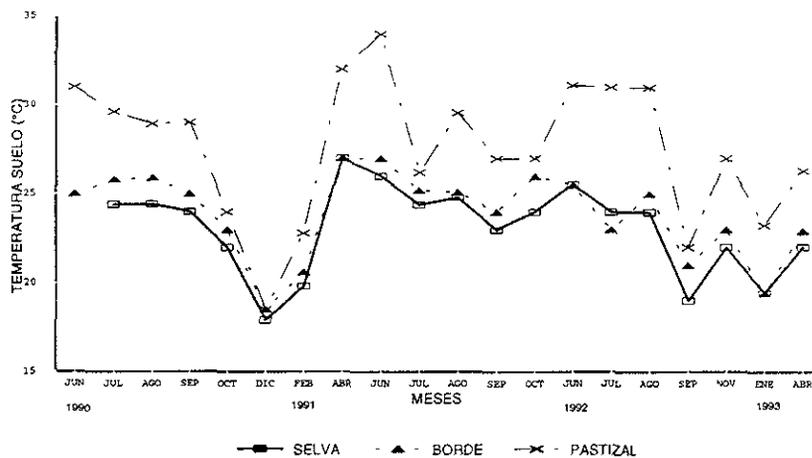


Figura 11. Promedio mensual de la temperatura del suelo (°C) encontrada en la selva, el borde y el pastizal durante los tres años de muestreo.

En la temporada de lluvias se encontró que la temperatura del suelo presentó un patrón similar al de la temperatura ambiente. Sin embargo, el promedio mensual de la temperatura del suelo fue más bajo en la selva y en el borde, y más alto en el pastizal (Cuadro 9). Además, también se observó una disminución de temperatura del suelo de junio a septiembre en los diferentes años y sitios de muestreo. Durante la temporada de secas, se encontró que la temperatura del suelo fue alta en octubre de 1990 y 1991, noviembre de 1992, febrero de 1991 y abril de 1993, y baja en diciembre de 1990 y enero de 1993.

Cuadro 9. Promedio mensual de temperatura del suelo (°C) durante los tres años y sitios de muestreo.

LLUVIAS				SECAS			
1990	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	DIC	
SELVA		24 ± 0.6	24 ± 1.4	24 ± 0.6	22 ± 0.8	18 ± 1.6	
BORDE	25 ± 0	26 ± 1.3	26 ± 1.1	25 ± 0.7	23 ± 0.7	19 ± 1.6	
PASTIZAL	31 ± 0	30 ± 1.4	30 ± 1.5	29 ± 2.7	24 ± 1.1	19 ± 1.7	
1991	JUN	JUL	AGO	SEP	FEB	ABR	OCT
SELVA	26 ± 0.7	24 ± 0.9	25 ± 0.7	23 ± 0.7	20 ± 0.4	27 ± 1.0	24 ± 0.4
BORDE	27 ± 1.4	25 ± 0.7	25 ± 0.6	24 ± 0.9	21 ± 0.4	27 ± 1.8	26 ± 0.8
PASTIZAL	34 ± 5.4	26 ± 1.9	30 ± 3.5	27 ± 3.3	23 ± 0.9	32 ± 3.2	27 ± 1.1
1992	JUN	JUL	AGO	SEP	NOV	ENE*	ABR*
SELVA	26 ± 1.6	24 ± 0	24 ± 0	19 ± 0	22 ± 1.0	19 ± 3.2	22 ± 0.8
BORDE	26 ± 1.5	23 ± 3.0	25 ± 0	21 ± 0	23 ± 1.5	19 ± 1.1	23 ± 1.9
PASTIZAL	31 ± 3.0	31 ± 5.0	31 ± 4.0	22 ± 0	27 ± 4.9	23 ± 2.5	26 ± 6.6

* 1993

II.3 Humedad relativa del ambiente

La humedad relativa del ambiente en el interior de la selva ($\bar{x} = 78 \pm 7.2 \%$) fue 10 % más alta que el del pastizal ($\bar{x} = 68 \pm 11.3 \%$) y solamente 2 % por arriba del promedio del borde de la selva ($\bar{x} = 76 \pm 7.7 \%$).

El promedio mensual de humedad relativa del ambiente en 1990 fue significativamente diferente entre los sitios de muestreo (Cuadro 10; Figura 12). En 1990 en el interior de la selva la humedad relativa del ambiente fue significativamente más alta que la del pastizal, mientras que entre la selva y el borde no hubo diferencias (prueba de rangos de Tukey $\alpha = 0.05$). En 1991 y 1992 no se encontraron diferencias significativas en la humedad relativa del ambiente de los tres sitios de muestreo. Sin embargo, en el pastizal la humedad siempre fue más baja que en el interior y el borde de la selva.

A diferencia de la temperatura del ambiente y del suelo la humedad relativa del ambiente durante la temporada de lluvias fue más alta en el interior de la selva que en el borde y el pastizal, con una tendencia a incrementarse entre los meses de junio y septiembre en los tres años y sitios de muestreo. En la temporada de secas la humedad fue alta en los meses de octubre de 1990 y 1991, diciembre de 1990 y noviembre de 1992, período con mucha humedad que coincide con la entrada de lluvias del norte por el Golfo de México (período de "Nortes"), después de este

período la humedad bajó durante los meses de enero de 1993, febrero de 1991 y abril de 1991 y 1993, que fue el período más seco de ésta temporada (Cuadro 11).

Cuadro 10. Análisis de varianza para la humedad relativa del ambiente mensual entre selva, borde y pastizal: A) 1990; B) 1991 y C) 1992.

Fuente de Variación	gl	S.C.	C.M.	F	P
A) 1990					
Entre sitios	2	0.0052	0.0026	7.016	0.007
Dentro de sitios	15	0.0056	0.0037		
Total (corregido)	17	0.0108			
B) 1991					
Entre sitios	2	0.0007	0.0003	0.08	NS
Dentro de sitios	18	0.0868	0.0048		
Total (corregido)	20	0.0876			
C) 1992					
Entre sitios	2	0.0044	0.0022	2.805	NS
Dentro de sitios	18	0.0143	0.0007		
Total (corregido)	20	0.0188			

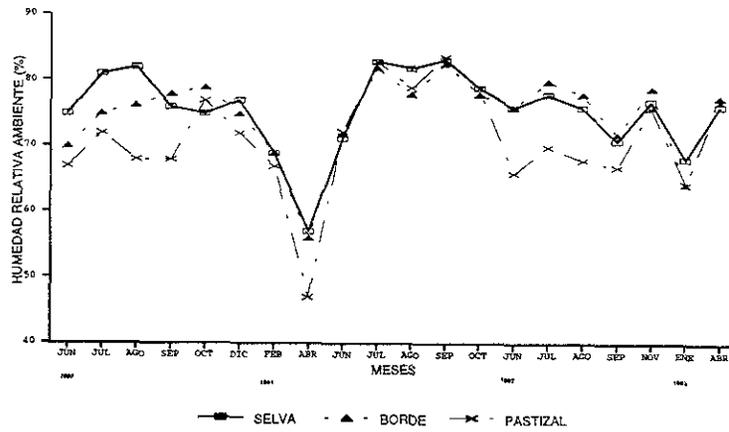


Figura 12. Promedio mensual de humedad relativa del ambiente (%) en la selva, el borde y el pastizal durante los tres años de muestreo.

Cuadro 11. Promedio mensual de humedad relativa del ambiente (%) durante los tres años y sitios de muestreo.

LLUVIAS			SECAS					
1990	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	DIC		
SELVA	75 ± 6.0	81 ± 4.7	82 ± 2.3	76 ± 5.0	75 ± 4.0	77 ± 6.0		
BORDE	70 ± 7.4	75 ± 7.8	76 ± 7.0	78 ± 5.0	79 ± 9.0	75 ± 9.0		
PASTIZAL	67 ± 9.2	72 ± 9.5	68 ± 9.5	68 ± 10	77 ± 13	72 ± 10		
1991	JUN	JUL	AGO	SEP	FEB	ABR	OCT	
SELVA	71 ± 3.9	83 ± 2.0	82 ± 2.3	83 ± 1.6	69 ± 5.0	57 ± 7.1	79 ± 0.9	
BORDE	72 ± 5.6	82 ± 1.0	78 ± 3.5	83 ± 2.1	69 ± 4.0	56 ± 11	78 ± 1.5	
PASTIZAL	72 ± 6.2	83 ± 2.0	79 ± 4.0	84 ± 1.7	67 ± 13	47 ± 9.7	79 ± 2.9	
1992	JUN	JUL	AGO	SEP	NOV	ENE*	ABR*	
SELVA	76 ± 2.8	78 ± 3.4	76 ± 1.4	71 ± 7.0	77 ± 4.0	68 ± 3.4	76 ± 3.5	
BORDE	76 ± 1.9	80 ± 1.9	78 ± 2.7	72 ± 5.0	79 ± 2.0	64 ± 2.0	78 ± 6.1	
PASTIZAL	66 ± 5.6	70 ± 10	68 ± 6.2	67 ± 11	76 ± 4.0	65 ± 15	77 ± 5.0	

* 1993

II.4 Humedad del suelo

El promedio de humedad del suelo de la selva ($\bar{x} = 60 \pm 44.2 \%$) fue 10 % más alto que el del pastizal ($\bar{x} = 50 \pm 33.8 \%$) y entre la selva y el borde ($\bar{x} = 57 \pm 35.3 \%$) la diferencia de humedad del suelo fue de tan sólo 3 %.

El promedio mensual de humedad del suelo más alto y estable se encontró en la selva, el más bajo y el más extremo en el pastizal, y los registros intermedios con poca variación en el borde de la selva (Figura 13). En abril y junio de 1991 se registraron los valores más bajos de humedad del suelo en los tres sitios de estudio, debido a que la lluvia se presentó hasta el mes de julio, cuando los valores de humedad se incrementaron.

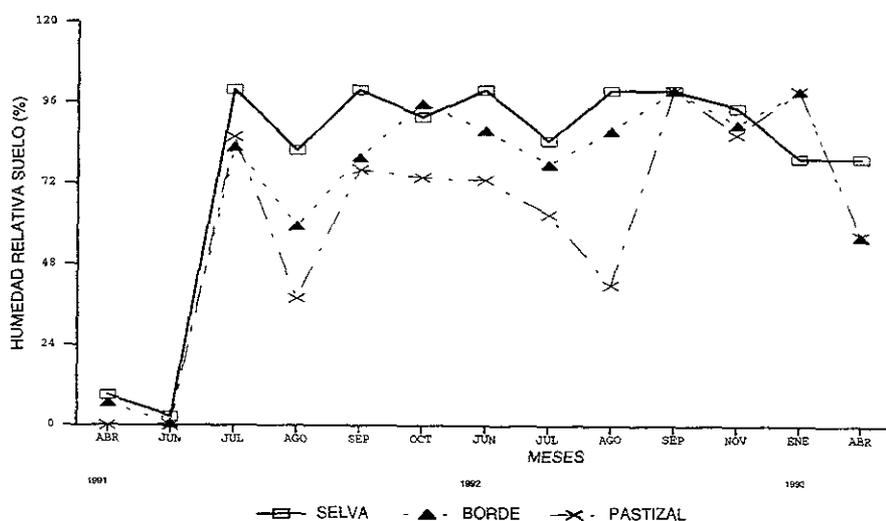


Figura 13. Promedio mensual de la humedad del suelo (%) en la selva, el borde y el pastizal durante 1991, 1992 y parte de 1993.

En la temporada de lluvias se encontraron los valores más altos de humedad del suelo en el interior y el borde de la selva y los más bajos en el pastizal, solamente en junio de 1991 se encontraron registros muy bajos de humedad del suelo en los tres sitios de estudio, por las razones antes dichas (Cuadro 12). En la temporada de secas se encontraron los valores más altos de humedad del suelo en octubre de 1991, noviembre de 1992 y enero y abril de 1993, y los más bajos en abril de 1991.

II.5 Luz

La luz en el interior de la selva durante los tres años de estudio fluctuó entre 11 y 920 lux, en el borde la escala de luz fue entre 44 y 16000 lux y en el pastizal los registros estuvieron entre 113 y 106600 lux.

En la selva el promedio mensual de luz más alto se encontró en septiembre de 1990, junio de 1991 y 1992, en el borde fue en junio de 1990, 1991 y 1992 y en el pastizal en junio de 1991 y 1992, y en julio y septiembre de 1991 (Figura 14). Mientras que los registros mas bajos de luz en los tres sitios y tres períodos anuales de muestreo se encontraron entre septiembre y diciembre.

Cuadro 12. Promedio mensual de humedad relativa del suelo (%) durante los tres años y sitios de muestreo.

	LLUVIAS		SECAS					
1991	JUN	JUL	AGO	SEP	ABR	OCT		
SELVA	2.7 ± 1.1	100 ± 0	82 ± 19	100 ± 0	9 ± 7.4	92 ± 11		
BORDE	1 ± 3.5	83 ± 5.2	59 ± 16.2	80 ± 0	8 ± 11	96 ± 8.9		
PASTIZAL	0	86 ± 8.9	38 ± 24	76 ± 20	0	74 ± 19		
1992	JUN	JUL	AGO	SEP	NOV	ENE*	ABR*	
SELVA	100 ± 0	85 ± 10	100 ± 0	100 ± 0	95 ± 10	80 ± 0	80 ± 20	
BORDE	88 ± 19	78 ± 17	88 ± 15	100 ± 0	90 ± 12	100 ± 0	57 ± 32	
PASTIZAL	73 ± 17	63 ± 34	42 ± 23	100 ± 0	87 ± 12	100 ± 0	57 ± 51	

* 1993

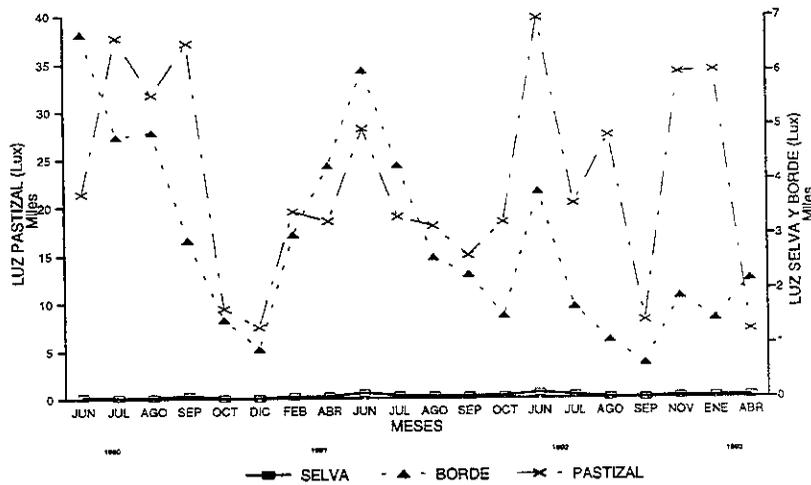


Figura 14. Promedio mensual de luz (lux) en la selva, el borde y el pastizal durante los tres años de muestreo.

Durante la temporada de lluvias los valores más altos de luz en la selva y el pastizal se encontraron en septiembre de 1990 y en los tres sitios de estudio en junio de 1991 y 1992 (Cuadro 13). Mientras que los registros más bajos de luz en los tres sitios se encontraron en septiembre de 1991 y 1992. En la temporada de secas la luz presentó los registros más bajos de toda la temporada, principalmente en octubre y diciembre de 1990.

Cuadro 13. Promedio mensual de luz (lux) durante los tres años y sitios de muestreo.

	LLUVIAS						SECAS							
1990	JUN		JUL		AGO		SEP		OCT		DIC			
SELVA	186 ±	171	118 ±	104	111 ±	98	318 ±	593	32 ±	20	25 ±	8		
BORDE	6671 ±	5327	4788 ±	3571	4868 ±	4038	2267 ±	1744	9434 ±	12573	912 ±	1089		
PASTIZAL	21407 ±	12654	37726 ±	26575	31751 ±	31210	37158 ±	24584	18516 ±	14325	7455 ±	5969		
1991	JUN		JUL		AGO		SEP		ABR		OCT			
SELVA	532 ±	462	283 ±	273	215 ±	194	189 ±	210	235 ±	250	257 ±	212		
BORDE	6009 ±	2856	4257 ±	2384	2580 ±	1619	2267 ±	1744	4252 ±	3985	1521 ±	1242		
PASTIZAL	28184 ±	22399	18954 ±	5013	17990 ±	4546	14962 ±	10423	18516 ±	14325	18417 ±	17101		
1992	JUN		JUL		AGO		SEP		NOV		ENE*		ABR*	
SELVA	526 ±	329	312 ±	315	84 ±	57	16 ±	6	156 ±	157	164 ±	127	224 ±	295
BORDE	3784 ±	4091	1680 ±	1182	1067 ±	1643	643 ±	19	1864 ±	1963	900 ±	665	2183 ±	1747
PASTIZAL	39812 ±	23948	20335 ±	16754	27497 ±	12316	8135 ±	6979	34127 ±	29717	34336 ±	37767	7413 ±	3456

* 1993

II.6 Viento

En el interior de la selva se encontraron los valores más bajos de velocidad del viento, con registros que siempre estuvieron por debajo de 1.9 metros/segundo (Figura 15). En el borde los registros fueron ligeramente más altos y fluctuaron entre los 0.1 y 3.3 m/s (Figura 15). Mientras que en el pastizal se encontró que la velocidad del viento fue mayor que en los dos sitios anteriores, con fluctuaciones de entre 0.1 y 10 m/s (Figura 16).

Los promedios mensuales de velocidad del viento en la selva fueron más estables que en el borde y el pastizal, donde el viento presentó variaciones altas en los meses de abril y junio de 1991. Sólo para el pastizal en octubre de 1991 y para los tres sitios en septiembre de 1992, el viento fue fuerte.

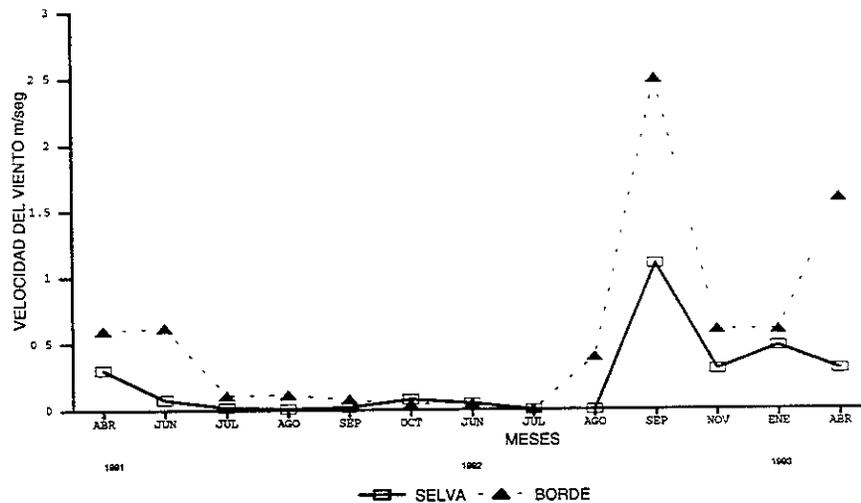


Figura 15. Promedio mensual de velocidad del viento (m/seg) en la selva y el borde durante 1991, 1992 y parte de 1993.

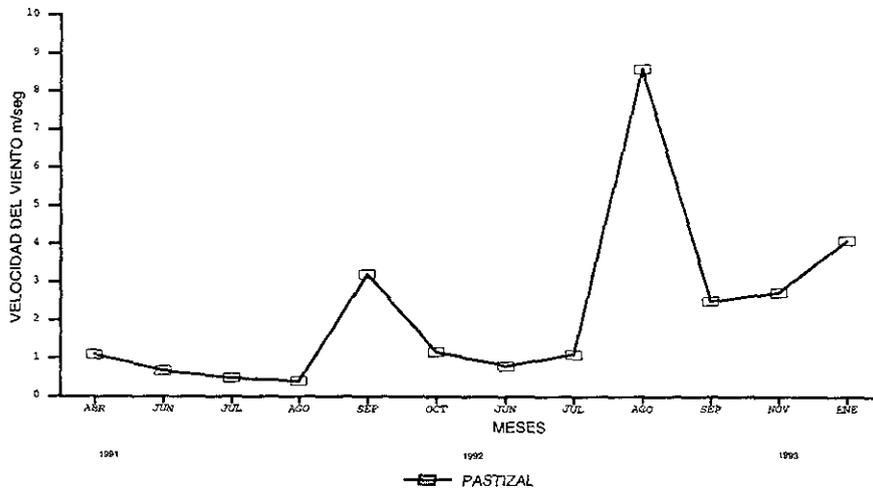


Figura 16. Promedio mensual de velocidad del viento (m/seg) en el pastizal durante 1991, 1992 y parte de 1993.

En la temporada de lluvias se encontró que el promedio mensual de la velocidad del viento en los tres sitios y años de muestreo presentó los valores más altos en septiembre de 1992 (Cuadro 14). Mientras que en la temporada de secas la velocidad del viento en los tres sitios y años de estudio aumentó en abril y sólo para el pastizal aumentó también en octubre de 1991.

Cuadro 14. Promedio mensual de la velocidad del viento (m/seg) durante los tres años y sitios de muestreo.

1991	LLUVIAS				SECAS			
	JUN	JUL	AGO	SEP	ABR	OCT		
SELVA	0.08 ± 0.11	0.02 ± 0.06	0.008 ± 0.028	0.02 ± 0.06	0.3 ± 0.6	0.08 ± 0.13		
BORDE	0.62 ± 0.67	0.11 ± 0.22	0.116 ± 0.243	0.08 ± 0.18	0.6 ± 0.8	0.04 ± 0.05		
PASTIZAL	1.1 ± 0.95	0.67 ± 0.63	0.480 ± 0.410	0.40 ± 0.55	2.8 ± 1.6	3.2 ± 3.51		
1992	JUN	JUL	AGO	SEP	NOV	ENE*	ABR*	
SELVA	0.05 ± 0.07	0	0	1.1 ± 0.6	0.3 ± 0.6	0.5 ± 1	0.3 ± 0.5	
BORDE	0.05 ± 0.10	0	0.4 ± 0.6	2.5 ± 1.1	0.6 ± 0.9	0.6 ± 1.1	1.6 ± 0.9	
PASTIZAL	1.17 ± 1.21	0.8 ± 0.8	1.1 ± 1.0	8.6 ± 2.0	2.5 ± 2.8	2.7 ± 3	4.1 ± 2	

* 1993

II.7 Compactación del suelo

La compactación del suelo en el interior de la selva ($\bar{x} = 4 \pm 1.9$ lbs/pie²) fue ligeramente más baja que en el borde ($\bar{x} = 4.8 \pm 0.28$ lbs/pie²), mientras que en el pastizal ($\bar{x} = 13.2 \pm 3.7$ lbs/pie²) el suelo fue significativamente más compacto que en la selva y el borde durante el muestreo de 1991 y también en el de 1992 (prueba de rangos de Tukey $\alpha = 0.05$; Cuadro 15).

El promedio mensual de compactación del suelo en la selva y el borde fue más alto en abril de 1991 y 1993, justo antes de las lluvias; mientras que en el pastizal fue en junio de 1991 y enero de 1993 (Figura 17).

La compactación del suelo en la temporada de lluvias en los tres sitios y años de muestreo decreció de junio a septiembre y los registros más altos se encontraron en junio (Cuadro 16). Durante la temporada de secas se encontró que en la selva y el borde los valores más altos de compactación del suelo se presentaron en abril y en el pastizal en octubre y enero.

Cuadro 15. Análisis de varianza para la compactación del suelo entre selva, borde y pastizal: A) 1991 y B) 1992.

Fuente de Variación	gl	SC	CM	F	P
A) 1991					
Entre sitios	2	0.6237	0.3118	16.517	0.002
Dentro de sitios	15	0.2832	0.0188		
Total (corregido)	17	0.9069			
B) 1992					
Entre sitios	2	0.6994	0.3497	21.18	0.0000
Dentro de sitios	18	0.2971	0.0175		
Total (corregido)	20	0.9965			

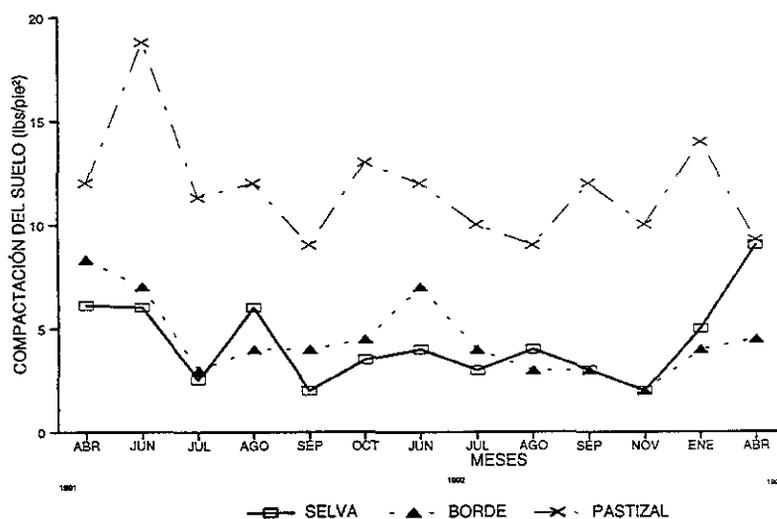


Figura 17. Promedio mensual de compactación del suelo (lbs/pie²) en la selva, el borde y el pastizal durante 1991, 1992 y parte de 1993.

II.8 Correlación de variables ambientales

En el Cuadro 17 se presenta la matriz de correlación entre las variables ambientales de la selva, el borde y el pastizal registradas durante el período de lluvias de 1991 y 1992.

La temperatura ambiente y la temperatura del suelo presentaron una correlación positiva significativa con la luz y la compactación del suelo y negativa con la humedad del suelo. La temperatura del suelo presentó una correlación positiva significativa con la luz y la compactación del suelo y negativa con la humedad del suelo. La humedad relativa del ambiente sólo presentó una correlación negativa significativa con la velocidad de la viento. Mientras que la humedad del suelo también presentó

Cuadro 16. Promedio mensual de la compactación del suelo (lbs/pie²) encontrado durante los tres años y sitios de muestreo.

1991	LLUVIAS				SECAS	
	JUN	JUL	AGO	SEP	ABR	OCT
SELVA	6 ± 0	3 ± 0.16	6 ± 2	2 ± 0	6 ± 1.7	4 ± 0.7
BORDE	7 ± 0	3 ± 0	4 ± 2	4 ± 1	8 ± 1.7	5 ± 0.7
PASTIZAL	19 ± 2.5	11 ± 1.86	12 ± 4	9 ± 6	12 ± 3.2	13 ± 0

1992	JUN	JUL	AGO	SEP	NOV	ENE*	ABR*
SELVA	4 ± 0	3 ± 0	4 ± 0	2 ± 0	2 ± 0	5 ± 0	6 ± 4.2
BORDE	7 ± 0	4 ± 0	3 ± 0	3 ± 0	2 ± 0	4 ± 0	5 ± 0.7
PASTIZAL	12 ± 0.5	10 ± 0	9 ± 0	12 ± 0	10 ± 0	14 ± 0	9 ± 3.9

* 1993

una correlación negativa significativa con la luz y la compactación del suelo. Finalmente la luz y el viento presentaron una correlación positiva significativa con la compactación del suelo.

Cuadro 17. Coeficientes de correlación entre temperatura ambiente (TA) y del suelo (TS), humedad relativa del ambiente (HRA) y del suelo (HS), luz, velocidad del viento (V) y compactación del suelo (CS) registradas durante el período de lluvias de 1991 y 1992 en la selva, el borde y el pastizal.

	TA	TS	HRA	HS	LUZ	V	CS
TA	X	0.8067*	-0.0143	-0.6348*	0.5767*	-0.1387	0.5605*
TS		X	-0.0142	-0.8116*	0.7646*	-0.1290	0.7403*
HRA			X	0.0586	-0.3616	-0.7879*	-0.3375
HS				X	-0.5365*	0.0630	-0.6899*
LUZ					X	0.3815	0.8676*
V						X	0.4262*
CS							X

* Correlaciones significativas ($\alpha = 0.05$).

III Autoecología de *Canthon (Glaphyrocantion) femoralis*

III.1 Relación entre la abundancia y las variables ambientales

El análisis de la abundancia de cada especie se hizo durante el período de mayor actividad de los escarabajos (temporada de lluvias; ver inciso I) de 1991 y 1992 en donde se registraron todas las variables ambientales.

La abundancia de *C. femoralis* presentó una relación directa con la temperatura del ambiente y la luz. Los resultados del análisis de regresión por pasos se muestran en el Cuadro 18. La ecuación quedó como sigue

$$Y = \mu (-9.24) + \beta l (-0.88) + \beta ta (8.8) + \mathcal{E} (0.4405)$$

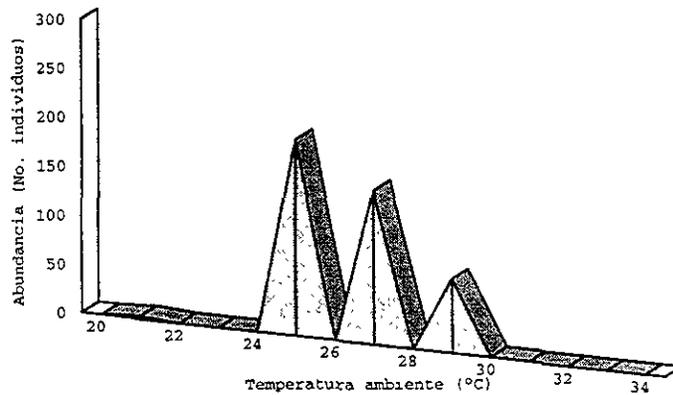
donde μ y los valores de β son los coeficientes de regresión, l es la luz, ta es la temperatura ambiente y \mathcal{E} es el error. La regresión explicó el 68 % (r^2) de la varianza de Y .

La abundancia mensual de *C. femoralis* se incrementó cuando los promedios mensuales de temperatura ambiente se encontraron entre 25° C y 27° C (Figura 18a). La abundancia mensual de *C. femoralis* fue más alta cuando los promedios mensuales de luz se mantuvieron entre 200 y 300 lux, pero siempre por debajo de los 550 lux (Figura 18b).

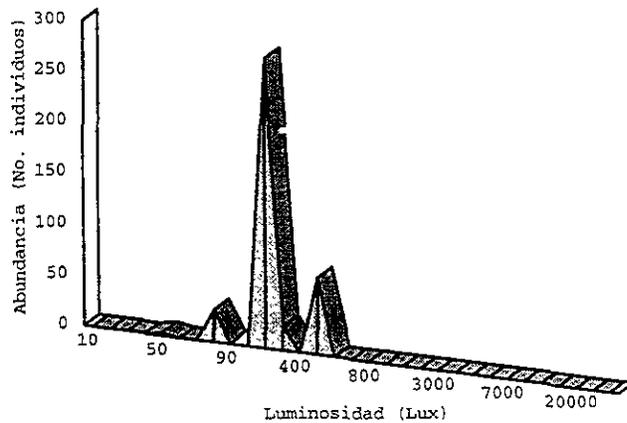
Cuadro 18. Parámetros de regresión del logaritmo natural de la abundancia de *C. femoralis* vs la temperatura del ambiente (°C) y la luz (lux).

Variable Independiente	Coefficiente	error estándar	valor-t	P
CONSTANTE	-9.2477	4.3396	-2.131	0.0451
TEMPERATURA AMBIENTE	8.8006	3.1653	2.7803	0.0112
LUZ	-0.8888	0.1344	-6.6088	0.0000

$r^2 = 0.6882$



a



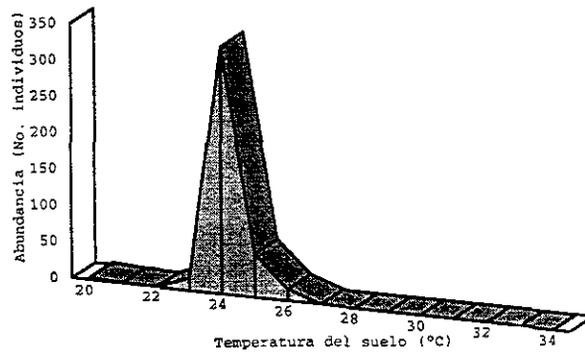
b

Figura 18. Relación entre las abundancias mensuales de *C. femoralis* con los promedios mensuales de a) la temperatura ambiente y b) la luz durante las temporadas de lluvias de 1991 y 1992.

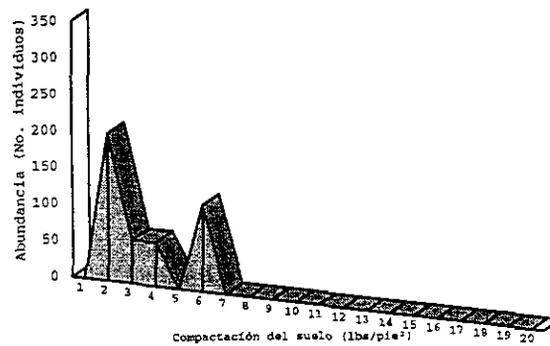
La temperatura ambiente y la luz seleccionadas por el modelo de regresión indican el mejor ajuste de las abundancias con estas variables ambientales; sin embargo, dichas variables también presentaron una correlación significativa con otras variables como se vió en el inciso II.8. A continuación se describen las relaciones entre la abundancia de los escarabajos con la temperatura, compactación y humedad del suelo, variables ambientales que presentaron una correlación significativa con la temperatura ambiente y la luz (ver Cuadro 17; inciso II.8). Las abundancias mensuales más altas (más de 100 individuos) se encontraron cuando la temperatura del suelo estuvo entre los 24 °C y 25 °C (Figura 19a), la compactación del suelo entre 2 y 6 lbs/pie² (Figura 19b) y la humedad del suelo entre 80 y 100 % (Figura 19c).

III.2 Distribución espacial y temporal

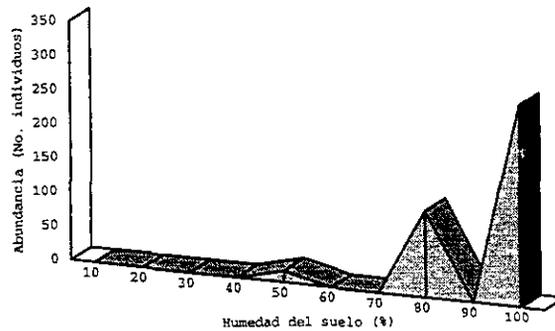
La abundancia de *C. femoralis* durante la temporada de lluvias de 1990 en el interior de la selva fue mayor que la encontrada en el borde de la selva ((1424 individuos vs 368 individuos; Figura 20). Durante 1991 y 1992 sólo se encontró en la selva y muy raramente en el borde (junio y agosto de 1991). La distribución temporal de *C. femoralis* presentó diferencias en cada uno de los años de muestreo, en 1990 la abundancia fue mayor que durante 1991 y 1992.



a



b



c

Figura 19. Relación entre la abundancia mensual de *C. femoralis* con los promedios mensuales de algunas variables ambientales durante las temporadas de lluvias de 1991 y 1992: a) temperatura del suelo; b) compactación del suelo y c) humedad del suelo.

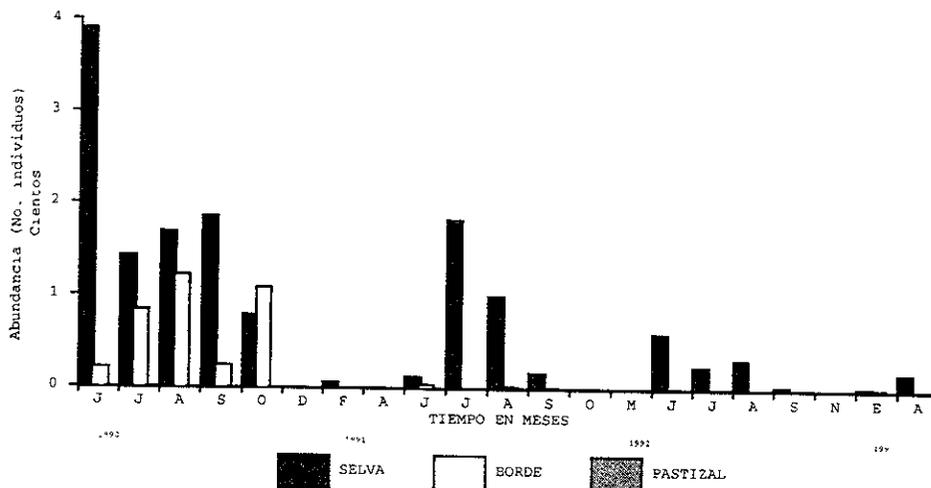


Figura 20. Abundancia mensual de *C. femoralis* encontrada durante 1990, 1991 y 1992 en la selva, borde y pastizal.

III.3 Distribución vertical

En el interior de la selva y en los diferentes estratos de la vegetación (4, 8, 12 y 20 metros de altura) se encontraron un total de 5 especies diurnas de escarabajos de la subfamilia Scarabaeinae v.gr. *C. femoralis*, *C. subhyalinus*, *C. viridis*, *C. euryscelis* y *Onthophagus rhinolophus* y a nivel del suelo: v.gr. *Copris laeviceps* y *C. c. cyanellus*. Para éste análisis sólo se describirá lo que se observó en la distribución vertical de *C. femoralis*.

De las tres especies de *Canthon* consideradas en esta tesis *C. femoralis* fue la única especie de selva que se encontró tanto en el suelo como en varios estratos de la vegetación de la selva a 0, 4, 8, 12 y 20 metros de altura.

La abundancia de *C. femoralis* colectados a diferentes alturas de la vegetación de la selva no presentó diferencias estadísticamente significativas en cada uno de los años de muestreo (Cuadro 19 a, b y c; Figura 21). Sin embargo, en 1990 se encontró que el número de escarabajos colectados fue mayor que en 1993 y en 1994.

Cuadro 19. Análisis de varianza para la distribución vertical de la abundancia de *C. femoralis* en diferentes alturas de la vegetación de la selva: a) 1990; b) 1993 y c) 1994.

Fuente de Variación	gl	S.C.	C.M.	F	P
a) 1990					
Entre alturas	3	4.5780	1.5260	1.522	NS
Dentro de alturas	4	4.0096	1.0024		
Total (corregido)	7	8.5876			
b) 1993					
Entre alturas	3	8.7403	2.9134	2.257	NS
Dentro de alturas	4	5.1622	1.2905		
Total (corregido)	7	13.9026			
c) 1994					
Entre alturas	3	22.8988	7.6329	1.687	NS
Dentro de alturas	4	18.1025	4.5256		
Total (corregido)	7	41.0014			

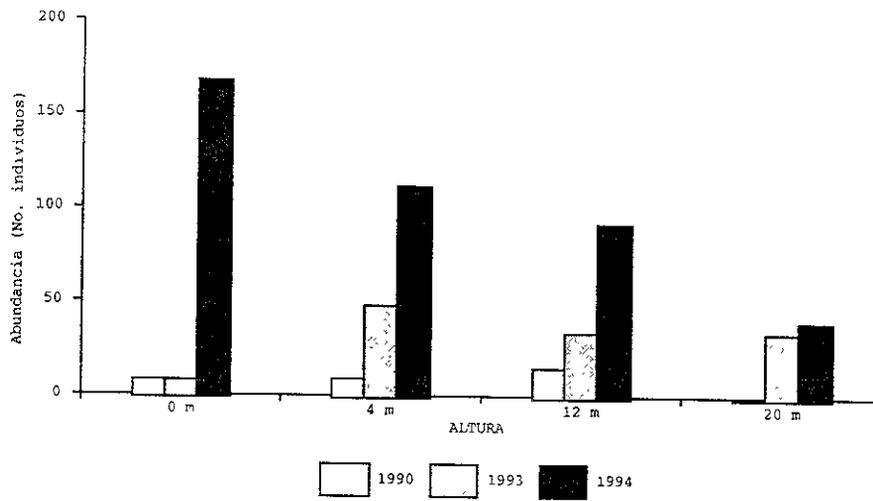


Figura 21. Abundancia de *C. femoralis* encontrada en junio de 1990 y julio de 1993 y 1994 a diferentes alturas de la vegetación.

III.3.1 Distribución vertical y actividad diaria de machos y hembras

Se analizó las abundancia de machos y hembras de *C. femoralis* a diferentes alturas de la vegetación y en dos períodos de actividad diarios (mañana y tarde) durante el mes de julio de 1994. En este análisis no se consideró el estado reproductivo de los individuos.

No hubo diferencias significativas en el número de machos y hembras encontrados en los diferentes estratos de vegetación (0, 4, 8, 12 y 20 m de altura) (Cuadro 20). Aunque no se encontraron diferencias significativas en la abundancia entre los dos períodos de actividad, la abundancia matutina, fue mayor que la vespertina (Figura 22).

Cuadro 20. Análisis de varianza de la abundancia de machos y hembras de *C. femoralis* colectados por la mañana y por la tarde a diferentes alturas de la vegetación.

Fuente de variación	gl	SC	CM	F	P
Efectos principales					
ALTURAS	4	14.3714	3.5928	2.183	NS
SEXOS	1	0.3488	0.3488	0.212	NS
PERIODOS	1	6.2540	6.2540	3.800	NS
RESIDUALES	13	21.3953	1.6457		
Total (corregido)	19	43.3695			

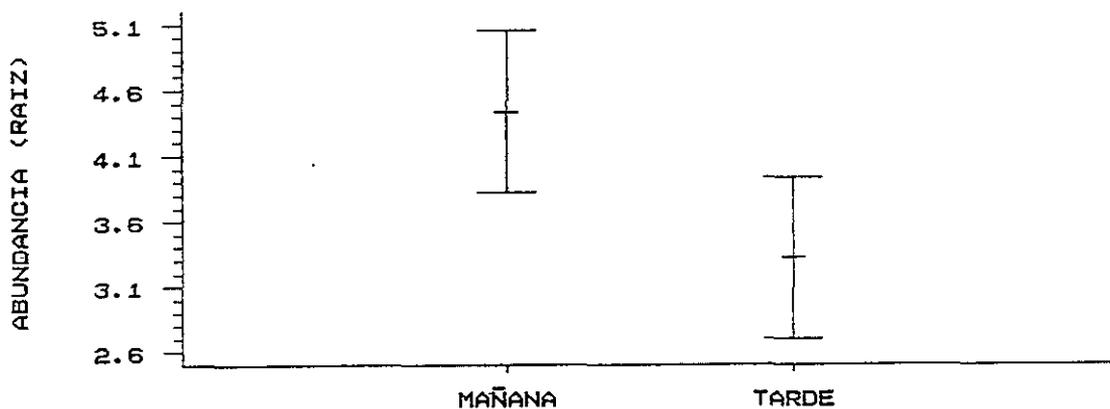


Figura 22. Raíz cuadrada (+ 0.5) e intervalos de abundancia de machos y hembras de *C. femoralis* colectados en la mañana (06:00 - 12:00 h) y en la tarde (12:00 - 18:00 h).

III.3.2 Distribución vertical, actividad diaria y estado reproductivo de las hembras

El análisis de la distribución vertical, la actividad diaria en los períodos señalados y el estado reproductivo de las hembras (inmaduro y maduro) de *C. femoralis* se realizó durante julio de 1994.

La abundancia de *C. femoralis* a 0, 4, 8, 12 y 20 metros de altura no presentó diferencias estadísticamente significativas (Cuadro 21). Se analizó también la abundancia en dos períodos de actividad diaria y se encontró que en la mañana (07:00 - 12:00 h) hubo más hembras que por la tarde (12:00 - 18:00 h) ($F_{(1,19)} = 10.244$; $P < 0.007$; Figura 23). Así mismo la abundancia de las hembras reproductivas fue significativamente mayor que las no reproductivas ($F_{(1,19)} = 6.734$; $P < 0.0222$; Figura 24). La descripción de los estados reproductivos de las hembras está en el inciso de Biología Reproductiva de esta especie.

Cuadro 21. Análisis de varianza para la distribución vertical (alturas de colecta), actividad diaria (mañana y tarde) y reproductiva de las hembras de *C. femoralis*.

Fuente de Variación	gl	S.C.	C.M.	F	P
Efectos principales					
ALTURAS	4	1.1952	0.2988	0.458	NS
PERIODOS	1	5.2405	5.2405	8.031	0.0141
EDO. REPRODUCTIVO	1	3.5511	3.5511	5.442	0.0364
Residuales	13	8.4829	0.6525		
Total (corregido)	19	18.4697			

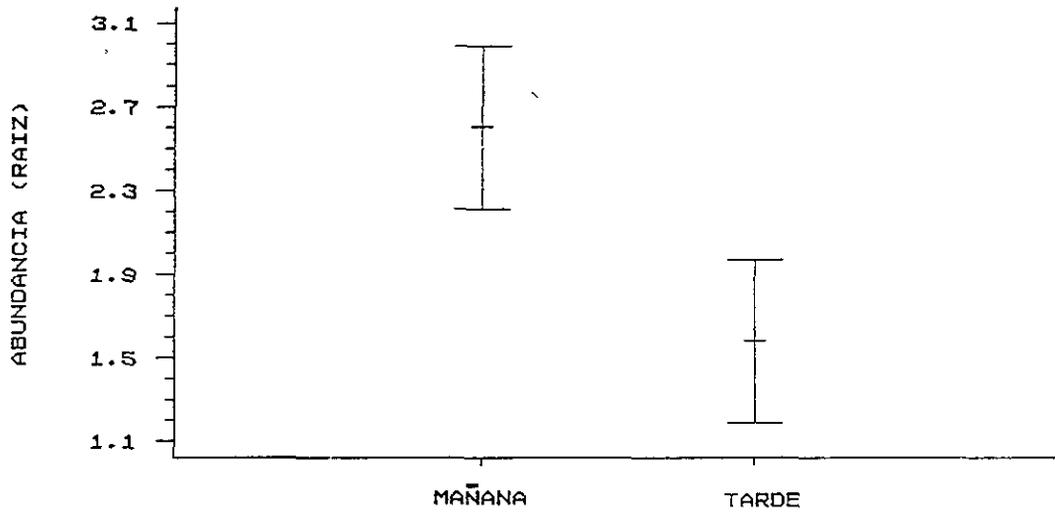


Figura 23. Raíz cuadrada (+ 0.5) e intervalos de la abundancia de hembras de *C. femoralis* colectadas en dos períodos de actividad: por la mañana (06:00 - 12:00 h) y por la tarde (12:00 - 18:00 h).

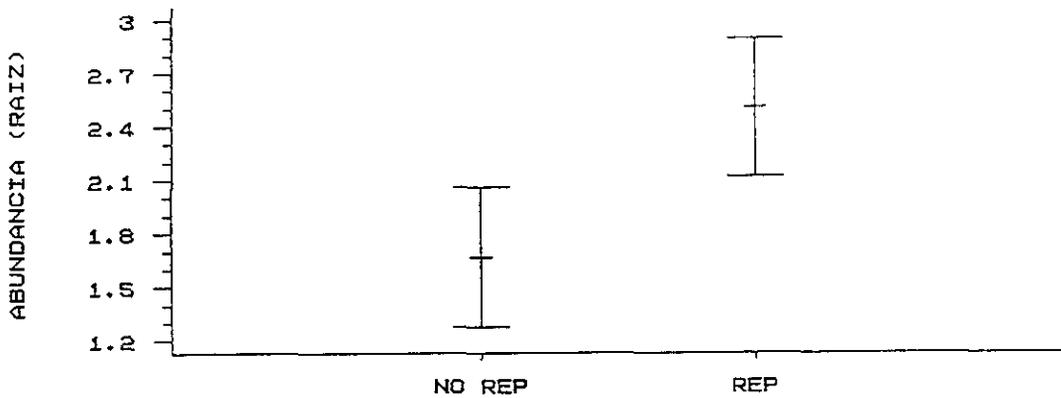


Figura 24. Raíz cuadrada (+ 0.5) e intervalos de abundancia de hembras reproductivas y no reproductivas de *C. femoralis*.

III.4 Actividad diaria a nivel del suelo

El período de actividad diaria de *C. femoralis* a nivel del suelo en el interior de la selva y durante la temporada de lluvias de 1991 fue entre las 08:00 y las 10:00 h (Figura 25).

La mayor abundancia de *C. femoralis* fue a las 08:00 h (Kruskal Wallis $H = 27.35$; $P = 0.004$). Además, la abundancia de machos y hembras durante la mañana (06:00 - 12:00 h) y la tarde (13:00 - 18:00 h) no presentó diferencias significativas (U de Mann Withney; machos $U_{0.05 (6,6)} = 30.5$ y hembras $U_{0.05 (6,4)} = 21$).

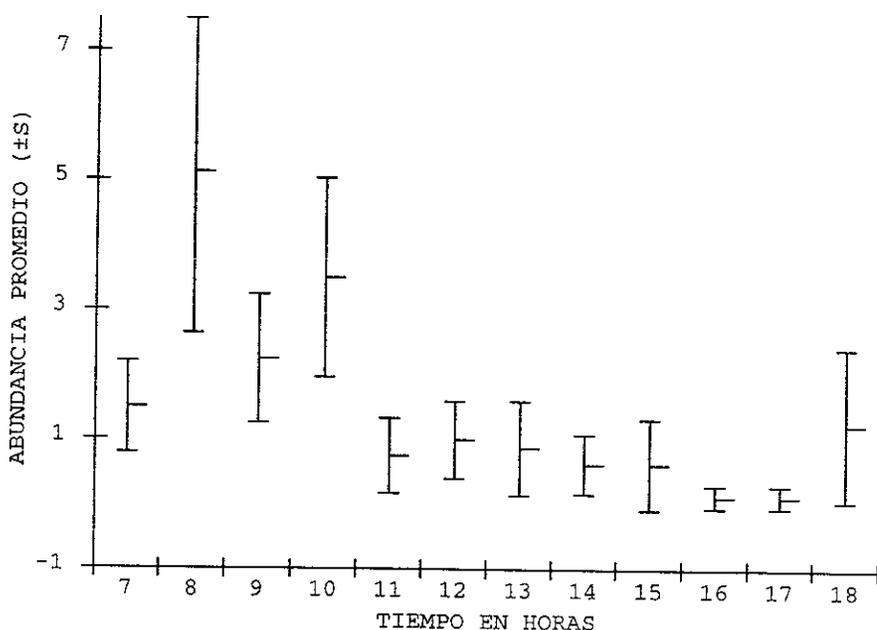


Figura 25. Promedio (\pm error estándar) de la abundancia de *C. femoralis* durante cada hora de muestreo.

Este patrón de actividad diaria fue constante durante cada mes de muestreo. La abundancia de machos y hembras de *C. femoralis* no presentó diferencias significativas en cada mes de muestreo ($P > 0.05$; Kruskal Wallis: jun $H = 0.875$; jul $H = 1.6204$; ago $H = 0.0438$ y sep $H = 0.1599$). En junio la abundancia de machos y hembras fue baja y se encontró entre las 07:00 y las 09:00 h (Figura 26a). En julio y agosto la abundancia más alta de machos y hembras fue entre 08:00 h y 10:00 h (Figura 26b y c) y en septiembre a las 09:00 h para los machos y a las 12:00 h para las hembras (Figura 26d).

III.5 Biología reproductiva

III.5.1 Estados de desarrollo de las gónadas en hembras

Las hembras de *C. femoralis* presentaron cinco estados de desarrollo gonádico (Cuadro 22; Figura 27). Los dos primeros estados fueron no reproductivos en los que no hubo ovocitos y la gónada fue un filamento translúcido (I), o la gónada presentó al menos un ovocito basal (II). Los tres estados reproductivos restantes se caracterizaron por la presencia de un ovocito basal junto con un ovocito no desarrollado (III); o por la presencia del ovocito basal no desarrollado y en la parte distal de la gónada un ovocito más pequeño, con el oviducto dilatado en forma esférica y translúcido, encontrándose en la base de la gónada relictos foliculares de color amarillo (IV); finalmente, un

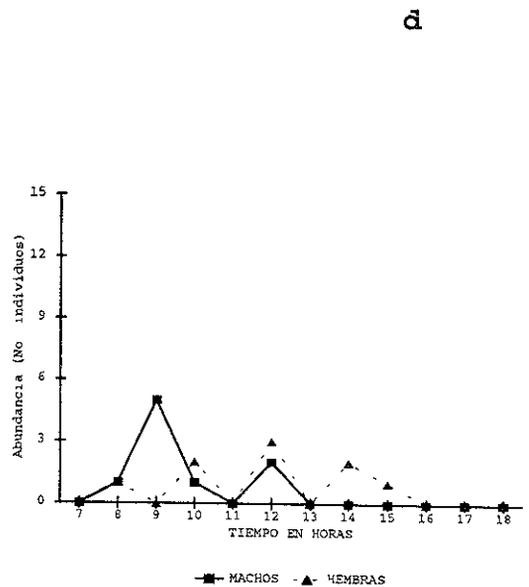
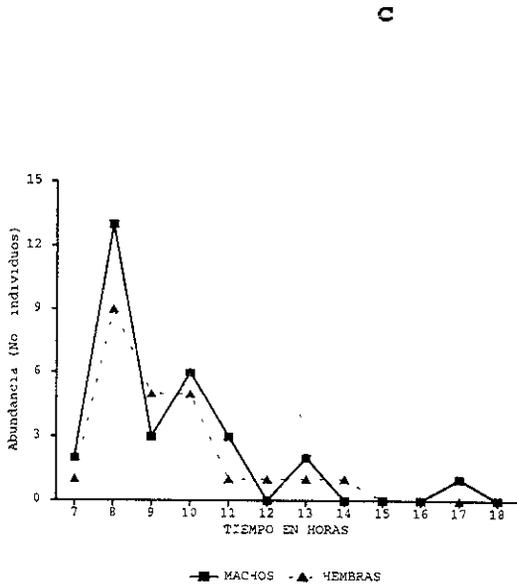
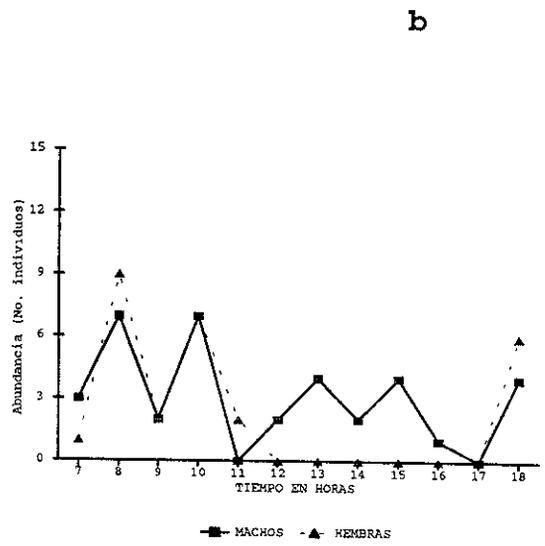
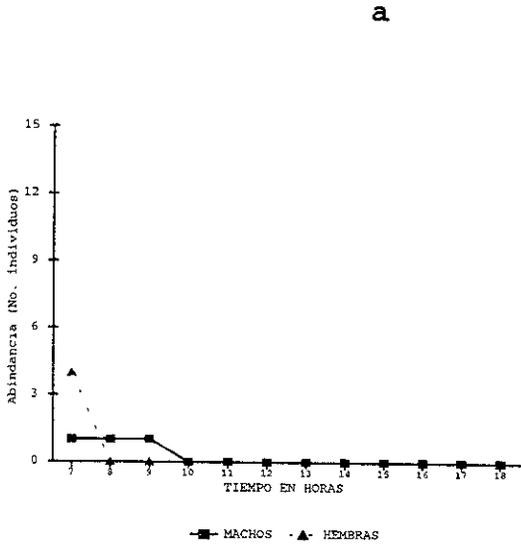


Figura 26. Actividad diaria mensual de *C. femoralis* en el período de lluvias de 1991: a) junio, b) julio, c) agosto y d) septiembre.

ovocito basal desarrollado y en la base de la gónada relictos foliculares amarillos (V).

Se analizó la relación entre la longitud del ovocito basal y la longitud total del cuerpo y se encontró que la proporción en hembras no reproductivas en estado de desarrollo II fue de 7.1 veces y para las hembras reproductivas en estado de desarrollo III (primera reproducción) de 4.2 veces; para el estado IV (más de una oviposición) de 9.2 veces y para el estado V (más de una oviposición) de 4 veces.

Se encontraron hembras no reproductivas en estado de desarrollo I, sin desgaste de las uñas de los tarsos anteriores y los dientes clipeales (hembras jóvenes no reproductivas). Las hembras en estado de desarrollo II presentaron hasta un 10 % de desgaste en las uñas y 6 % en los dientes clipeales. Las hembras reproductivas en estado de desarrollo III presentaron un 6 % de desgaste en las uñas y 9 % en los dientes clipeales. Las hembras en estado reproductivo IV y V presentaron el mayor desgaste en las uñas (15 %) y en los dientes clipeales (13 %).

Cuadro 22. Estados de desarrollo de las gónadas en hembras de *C. femoralis* encontradas durante 1990, 1991 y 1992.

ESTADO	DESCRIPCIÓN
I NO REPRODUCTIVO	Gónada sin ovocitos, con forma de filamento y translúcida de 1.03 ± 0.15 mm (n =19) de longitud promedio y 0.15 ± 0.01 mm (n = 20) de anchura promedio.
II NO REPRODUCTIVO	Gónada con al menos un ovocito basal no desarrollado (hasta dos) con una longitud de 1.1 ± 0.37 mm y 0.59 ± 0.21 mm de anchura (n = 69).
III REPRODUCTIVO PRIMERA REPRODUCCIÓN	Ovocito basal bien desarrollado y en su máximo tamaño, con una longitud de 1.9 ± 0.2 mm y 1.11 ± 0.17 mm de anchura (n = 45). Fue visible junto al ovocito basal un ovocito no desarrollado, oviducto alargado y translúcido.
IV REPRODUCTIVO CON MAS DE UNA OVIPOSICIÓN	Ovocito basal no desarrollado, con una longitud promedio de 0.98 ± 0.36 mm y 0.65 ± 0.19 mm de anchura (n = 47). Fue visible en la parte distal de la gónada un ovocito no desarrollado, oviducto dilatado, translúcido y esférico. En la base de la gónada se observaron frecuentemente relictos foliculares amarillos.
V REPRODUCTIVO CON MAS DE UNA OVIPOSICIÓN	Ovocito basal bien desarrollado y en su máximo tamaño, con una longitud de 1.73 ± 0.33 mm y 1.05 ± 0.15 mm de anchura (n = 8). Fue visible junto al ovocito basal un ovocito no desarrollado, oviducto dilatado y esférico. En la base de la gónada se observaron frecuentemente relictos foliculares amarillos.

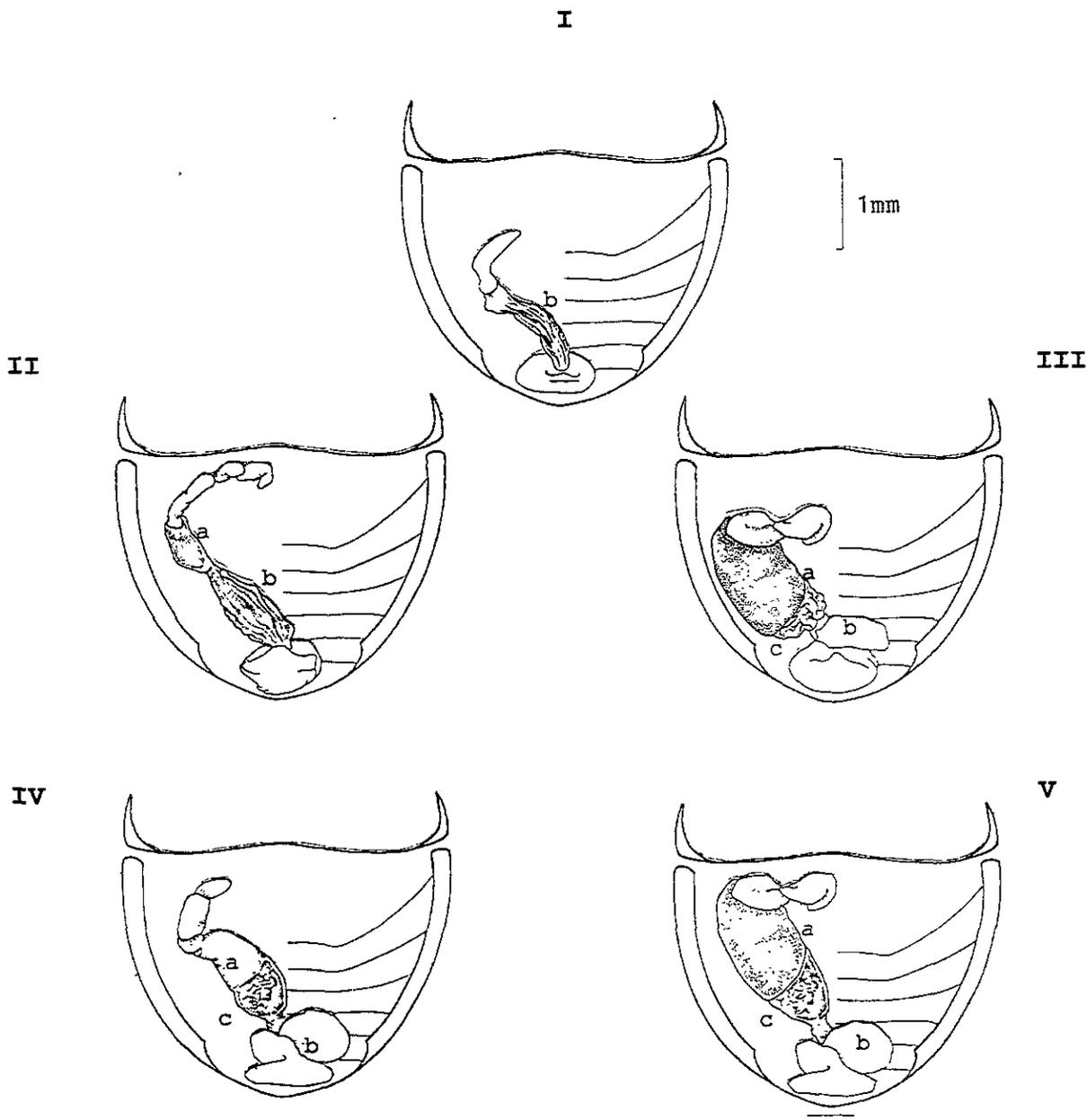


Figura 27. Vista dorsal del ovario de hembras de *C. femoralis*: Estados no reproductivos: I) sin ovocitos y II) con al menos un ovocito basal. Estados reproductivos: III) ovocito basal bien desarrollado y el oviducto es alargado IV) ovocito basal no desarrollado, con relictos foliculares y el oviducto dilatado y esférico y V) ovocito basal desarrollado, con relictos foliculares y el oviducto dilatado y esférico. a) ovocito basal, b) oviducto y c) relictos foliculares (para explicación ver texto).

La dureza del pronoto se incrementó con la madurez sexual. En el estado de desarrollo I no se encontró ninguna hembra con el pronoto duro (100 % blandas) y en el estado II el 72 % de las hembras presentaron el pronoto duro. En los estados III, IV y V el 100 % de las hembras lo presentaron duro.

III.5.2 Estado de desarrollo del reservorio glandular de machos

Para analizar la madurez sexual de los machos de *C. femoralis* se utilizó como base la longitud y la anchura del reservorio glandular (RG) (Cuadro 23; Figura 28).

Los machos de *C. femoralis* presentaron dos estados de desarrollo: I) no reproductivo y II) reproductivo. Los machos no reproductivos se clasificaron en dos categorías: a) los que no presentaron desarrollado el RG (64 %; n = 27) y b) los que presentaron el RG con forma de filamento translúcido (36 %; n = 15). Los machos reproductivos presentaron totalmente desarrollado el RG (n = 93).

Cuadro 23. Estados de desarrollo de machos de *C. femoralis* con base al análisis de la longitud y la anchura del reservorio glandular (RG).

ESTADO	DESCRIPCIÓN
I NO REPRODUCTIVO.	a) RG no desarrollado y b) RG desarrollado con una longitud promedio de 1.3 ± 0.3 mm y anchura de 0.3 ± 0.1 mm (n = 60).
II REPRODUCTIVO.	RG completamente desarrollado con una longitud promedio de 1.8 ± 0.3 mm y anchura de 0.6 ± 0.1 mm (n = 127).

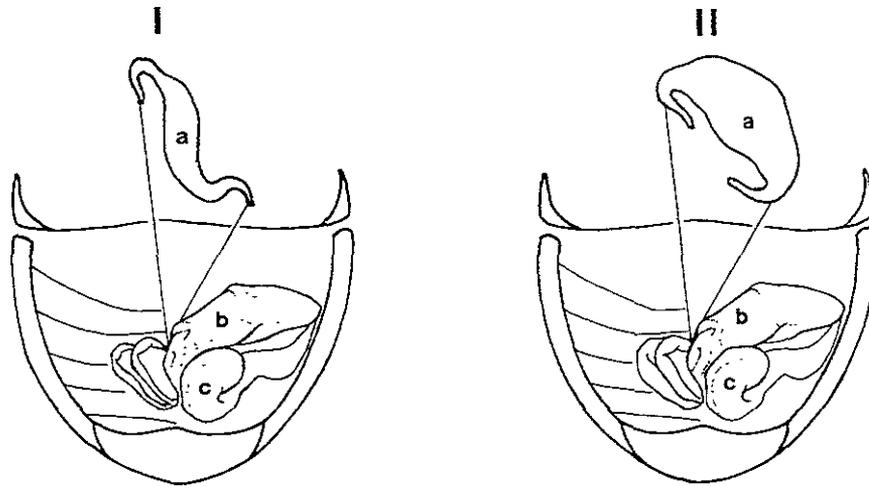


Figura 28. Esquema del reservorio glandular utilizado para determinar el estado de desarrollo reproductivo de los machos de *C. femoralis*, *C. i. chiapas* y *C. c. cyanellus*. Estados de desarrollo: I) no reproductivo y II) reproductivo. a) reservorio glandular, b) edeago y c) ducto eyaculador.

Se encontró que en los machos no reproductivos la proporción entre la longitud del RG y la longitud total del cuerpo fue de 6.4 veces y en los machos reproductivos de 4.4 veces.

Los machos no reproductivos en estado de desarrollo I presentaron hasta 5 % de desgaste en las uñas de los tarsos anteriores y de los dientes clipeales. Mientras que en machos adultos en estado reproductivo II el desgaste de la uñas fue de 20 % y el de los dientes clipeales de 5 %. La dureza del pronoto se incrementó con la madurez sexual: en el estado de desarrollo I no reproductivo se encontró el 33 % de machos con el pronoto duro y en el estado II reproductivo el 86 % de los machos presentaron el pronoto duro.

III.6 Ciclos reproductivos

III.6.1 Período reproductivo de hembras

Los análisis de los períodos reproductivos de las hembras de *C. femoralis* se hicieron durante 1990, 1991 y 1992. Sólo durante junio de 1992 no se colectaron hembras. El periodo reproductivo de 1990 fue entre julio y septiembre, con un pico de máxima actividad en agosto (87 %; Figura 29). En 1991 y 1992 el periodo fue en los meses de julio y agosto, en el primer año con un pico en julio (67 %) y en el segundo en agosto (75 %).

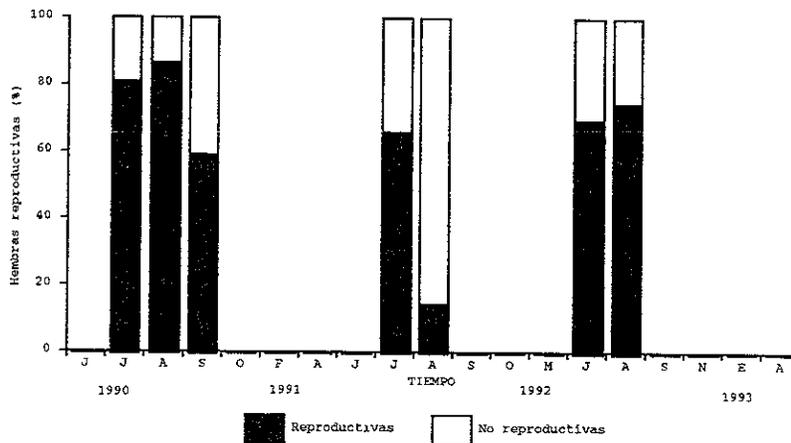


Figura 29. Porcentaje de hembras reproductivas de *C. femoralis* durante 1990, 1991 y 1992 (estados de desarrollo III, IV y V). Se consideraron solo los muestreos mensuales con más de 10 individuos.

III.6.2 Período reproductivo de machos

Los períodos reproductivos de machos de *C. femoralis* se analizaron con datos de 1990 y 1991 (Figura 30). El periodo reproductivo en 1990 fue entre julio y octubre, con un pico en octubre (33 %). En 1991 fue en julio y agosto, con un pico en agosto (85 %).

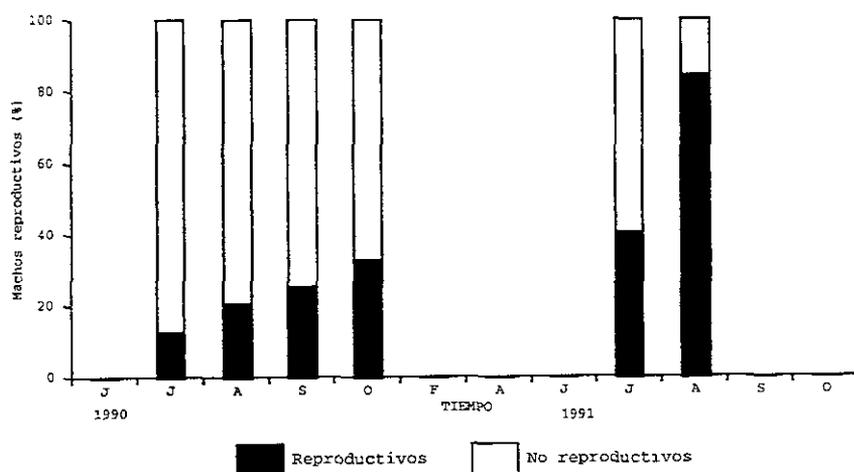


Figura 30. Porcentaje de machos reproductivos de *C. femoralis* durante 1990 y 1991. Se consideraron solo los muestreos mensuales con más de 10 individuos.

III.6.3 Proporción sexual

La proporción sexual durante tres ciclos anuales (1990, 1991 y 1992) de *C. femoralis* fue de 1:1.1. Sólo se encontraron ligeras variaciones mensuales en julio y agosto de 1991, julio de 1992 y abril de 1993 (Figura 31).

En 1990 la proporción fue de 1:1.2, durante todo el año siempre hubo un poco más de hembras que de machos. En 1991 la proporción cambió ligeramente a favor de los machos con 1:0.8. Durante éste año se encontraron más machos que hembras en febrero con 1:0.2, julio y agosto con 1:0.8. En 1992 la proporción fue nuevamente en favor de las hembras con 1:1.2, sólo se encontraron variaciones en favor del número de machos en julio con 1:0.7 y septiembre con 1:0.5. Finalmente durante los dos meses de muestreo de 1993 la proporción en enero y abril favoreció a los machos con 1:0.4.

C. femoralis se encontró tanto en el interior de la selva como en el borde de la selva durante el período de lluvias de 1990 (ver inciso III.2; Figura 20). Durante este período se comparó la proporción de machos y hembras encontrada en el interior de la selva contra la proporción del borde de la selva y no se encontraron diferencias estadísticamente significativas ($X^2 = 1.7$; $gl = 1$ NS).

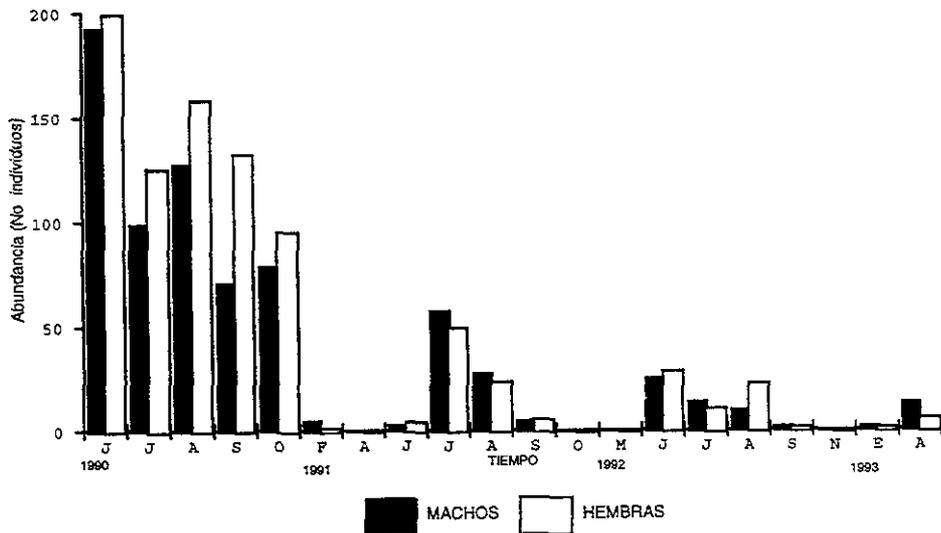


Figura 31. Proporción sexual mensual de *C. femoralis* durante 1990, 1991, 1992 y 1993.

III.7 Comportamiento de parejas

III.7.1 Tamaño de la bola de alimento en campo

En julio de 1993 se observaron 5 parejas de *C. femoralis* en el interior de la selva. Se utilizó como cebo excremento de mono aullador (*Alouatta palliata*). Cuatro parejas se colectaron directamente en el suelo y una pareja se formó en la hoja de un árbol (*Nectandra ambigens*) a una altura de 1.6 m. Para ésta especie sólo se evaluó el diámetro de la bola de alimento que fue de 10.73 ± 1 mm ($n = 3$). Las parejas se revisaron a los cinco días y se encontró que cortaron y comieron parte de la bola de alimento. En todos los casos las hembras tenían la bola de alimento que se había reducido a 1.9 mm ($\bar{x} = 8.84 \pm 0.7$ mm; $n =$

3) y los machos estaban enterrados aparte con pequeños fragmentos de alimento. No se logró la formación de más parejas de machos y hembras por lo que no fue posible colocar más nidos en el borde y el pastizal próximo a la selva.

III.7.2 Reproducción en laboratorio

Se utilizaron dos métodos de nidificación para parejas de *C. femoralis* en el laboratorio: a) parejas de machos y hembras seleccionadas al azar y colocadas en terrarios individuales (n = 76 parejas y b) grupos de cuatro machos y cuatro hembras colocados en un terrario (n = 8 grupos). En estas pruebas se utilizó excremento de vaca, de *Alouatta palliata* y de *Ateles geoffroyi*. En tres condiciones de luz (12, 39 y 58 lux) se evaluó el peso y el diámetro de las bolas de alimento, el estado de desarrollo de los padres durante los experimentos y se describió el tamaño de las bolas nido.

Terrarios individuales

De las 76 parejas de machos y hembras colocadas en terrarios individuales y en las tres condiciones de luz, solamente se obtuvo una bola nido (ver Cuadro 2).

No hubo diferencias estadísticamente significativas entre los pesos de las bolas de alimento cortadas por parejas de *C. femoralis* en tres condiciones (Kruskal Wallis $H = 1.37$; $P > 0.05$). El peso de las bolas de alimento a 12 y 39 lux fue de 0.6

± 0.06 g (n = 12) y aumentó ligeramente a 0.7 ± 0.4 g (n = 5) cuando la luz se mantuvo a 58 lux.

El diámetro de las bolas de alimento no presentó diferencias estadísticamente significativas entre las tres condiciones analizadas (Kruskal Wallis H = 7.87 NS). El diámetro de las bolas de alimento fue mayor a 39 y 58 lux con un promedio de 8.03 ± 0.3 mm (n = 22) y menor a 12 lux con 7.4 ± 0.3 mm.

Se analizó el estado reproductivo de 10 machos y 12 hembras que fueron utilizados en los experimentos anteriores (ver detalles en el inciso III.5; Cuadros 22 y 23). El 25 % de las hembras se encontraron en estado reproductivo con el ovocito basal completamente desarrollado y el 70 % de los machos presentó el reservorio glandular en estado reproductivo.

Terrarios con más de una pareja

En los terrarios con parejas de cuatro machos y cuatro hembras solamente se logró la nidificación de seis parejas de *C. femoralis* a 58 lux. Se obtuvo un total de 6 bolas nido de 13.53 ± 1.29 mm (n = 6) de diámetro y 22.54 ± 1.12 mm (n = 6) de altura. En la Figura 32 se pueden observar las medidas promedio de las bolas nido.

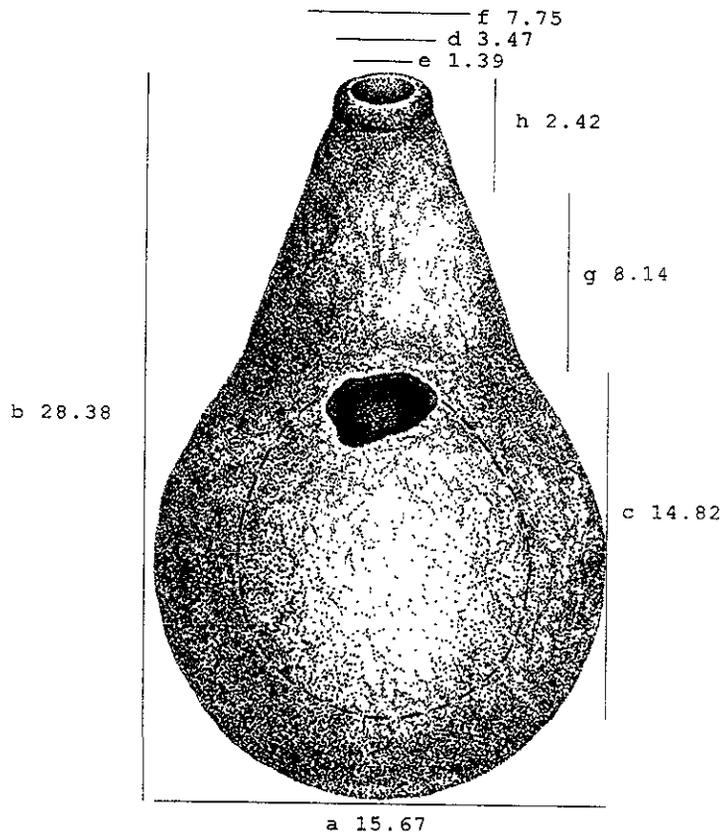


Figura 32. Valores promedio del tamaño de las bolas nido de *C. femoralis* obtenidas en condiciones de laboratorio (datos en milímetros): a) diámetro; b) altura; c) altura de la bola de alimento; d) diámetro externo de la entrada de aire; e) diámetro interno de la cámara del huevo; f) diámetro externo de la cámara del huevo; g) altura de la cámara del huevo y h) altura de la entrada de aire.

IV Autoecología de *Canthon cyanellus cyanellus*

IV.1 Relación entre la abundancia de *C. c. cyanellus* y las variables ambientales.

El análisis de la abundancia de *C. cyanellus* se hizo durante el período de lluvias de 1991 y 1992 (Capítulo I).

La abundancia de *C. c. cyanellus* presentó una relación con la velocidad del viento. Los resultados del análisis de regresión por pasos se muestran en el Cuadro 24. La ecuación quedó como sigue

$$Y = \mu (1.3473) + \beta V (-2.4808) + \mathcal{E} (0.6281)$$

donde V es la velocidad del viento. La regresión explicó el 39 % (r^2) de la varianza de Y .

Cuadro 24. Parámetros de la regresión del logaritmo natural de la abundancia de *C. c. cyanellus* contra la velocidad del viento (metros/segundo).

Variable independiente	Coficiente	error estándar	valor-t	P
CONSTANTE	1.3473	0.1648	8.1738	0.0000
VIENTO	-2.4808	0.6482	-3.8271	0.0009
$r^2 = 0.3996$				

La abundancia de *C. cyanellus* fue mayor cuando la velocidad del viento estuvo por debajo de 0.2 m/s (Figura 33). El modelo de regresión por pasos nos indica el mejor ajuste de la abundancia

con velocidad del viento; sin embargo, esta variable también presentó una correlación significativa negativa con la humedad relativa del ambiente y positiva con la compactación del suelo (ver Cuadro 17). A continuación se describen las relaciones entre la abundancia de *C. cyaneillus*, la humedad relativa del ambiente y la compactación del suelo.

La máxima abundancia de esta especie se encontró cuando la humedad relativa del ambiente estuvo entre 70 y 80 % (Figura 34a) y la compactación del suelo entre 2 y 6 lbs/pie² (Figura 34b).

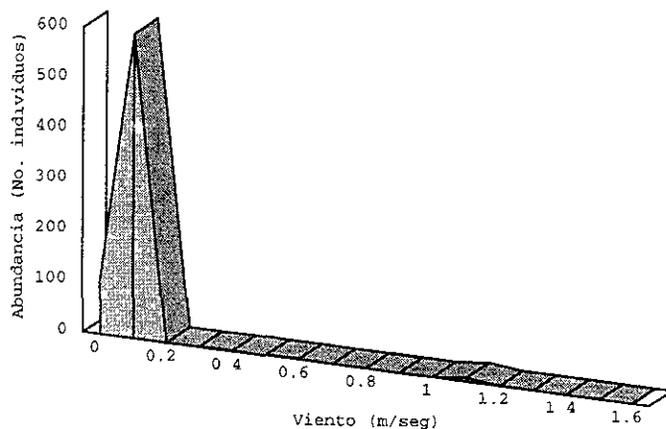
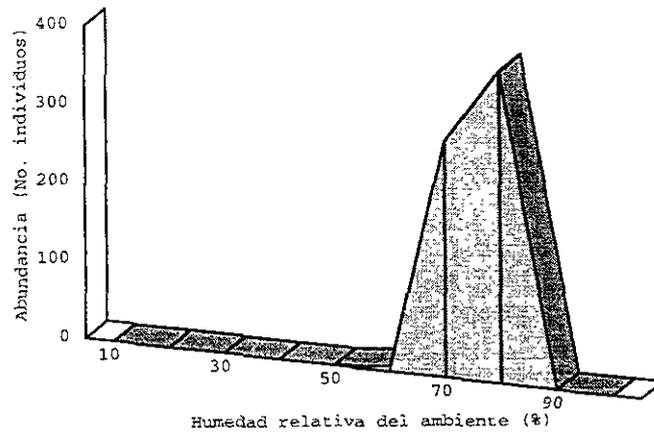


Figura 33. Relación entre la abundancia de *C. c. cyaneillus* con el promedio mensual de la velocidad del viento encontrados durante la temporada de lluvias de 1991 y 1992.

a



b

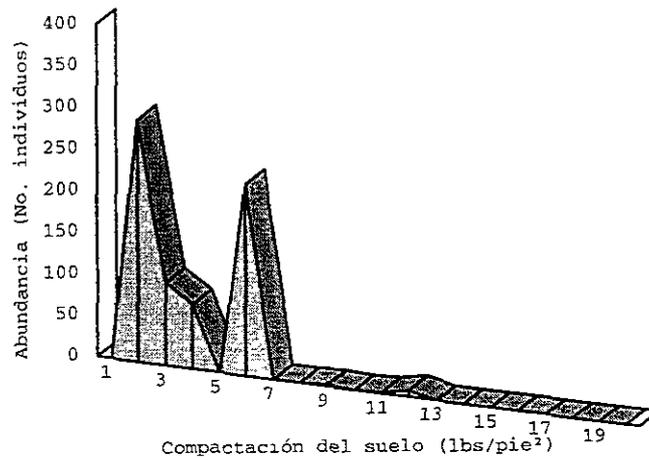


Figura 34. Relación entre la abundancia de *C. cyanellus* con a) la humedad relativa del ambiente y b) la compactación del suelo.

IV.2 Distribución espacial y temporal

El análisis de la distribución espacial y temporal de *C. cyaneus* se hizo sólo con los datos de abundancia en las temporadas de lluvias de 1990, 1991 y 1992. Se encontraron diferencias significativas en la abundancia de *C. cyaneus* encontradas en la selva, el borde y el pastizal durante 1990 (Kruskal Wallis $H = 6.61$; $P < 0.05$; Figura 35), 1991 (Kruskal Wallis $H = 9.88$; $P < 0.05$) y 1992 (Kruskal Wallis $H = 4.13$; $P < 0.05$). La abundancia fue similar entre la selva y el borde durante 1990, 1991 y 1992 (Cuadro 25). En el pastizal la abundancia fue significativamente más baja que en la selva (1990 y 1991) y el borde (1990, 1991 y 1992). Solamente se encontró una abundancia similar entre la selva y el pastizal durante 1992. Esto posiblemente fue debido a que en 1992 la abundancia de *C. cyaneus* en la selva fue baja. A pesar de la similitud de abundancias entre la selva y el borde, en el borde ($n = 985$ individuos) siempre hubo abundancias más altas, con respecto a la selva ($n = 281$ individuos).

Cuadro 25. Comparación múltiple no paramétrica (U de Mann-Whitney) de la abundancia de *C. cyanellus* en la selva, el pastizal y el borde de la selva por cada año de muestreo ($\alpha = 0.05$; * diferencias significativas; $U_{0.05 (3,12)} = 112.5$).

COMPARACIÓN	1990	1991	1992
SELVA VS. BORDE	25.5	20.5	88.5
SELVA VS. PASTIZAL	194.0 *	127.5 *	103.5
BORDE VS. PASTIZAL	141.5 *	144.0 *	120.5 *

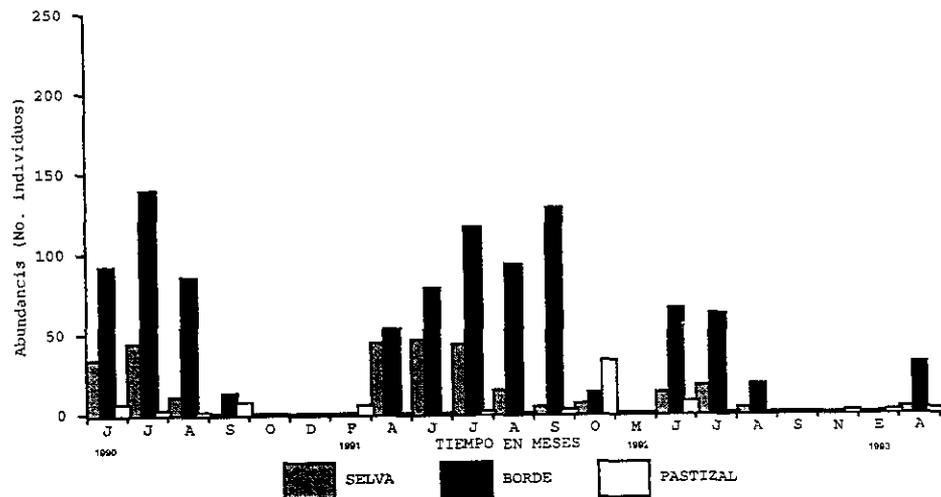


Figura 35. Abundancia mensual de *C. c. cyanellus* durante 1990, 1991 y 1992 en la selva, el borde y el pastizal.

IV.3 Actividad diaria

El período de actividad diaria de *C. cyanellus* en el borde de la selva y durante el período de lluvias de 1991 fue entre las 09:00 y las 17:00 h (Figura 36).

La mayor abundancia de *C. cyanellus* en el borde de la selva fue a las 15:00 h (Kruskal Wallis $H = 48.34$; $P < 0.05$). Además, la abundancia de machos y hembras durante la mañana (entre 06:00 y 12:00 h) y la tarde (entre 13:00 y 18:00 h) no fueron significativamente diferentes (U de Mann-Whitney; machos: $U_{0.05 (4,5)} = 7$ y hembras $U_{0.05 (4,6)} = 16$).

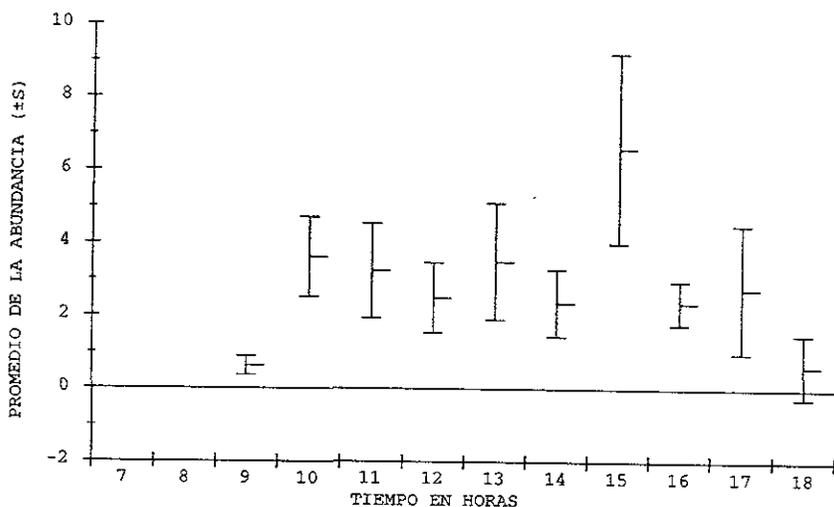


Figura 36. Promedio (\pm error estándar) de la abundancia de *C. cyanellus* durante cada hora de muestreo.

A pesar de esto, se encontró que en promedio los machos fueron más activos por la mañana, entre 10:00 y 13:00 h y menos activos por la tarde, sólo presentaron un pico a las 15:00 h (Figura 37). Mientras que en promedio, las hembras fueron menos activas durante la mañana y más activas durante la tarde, con un pico a las 15:00 h (Figura 38).

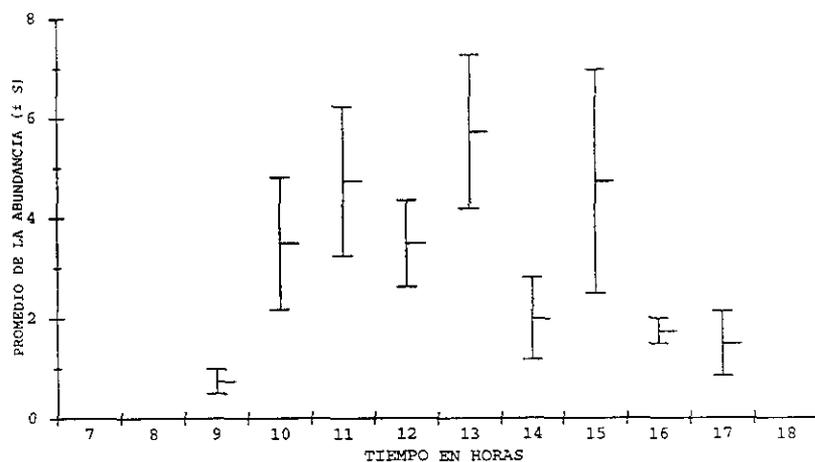


Figura 37. Promedio (\pm error estándar) de abundancia de machos de *C. cyanellus* durante cada hora de muestreo.

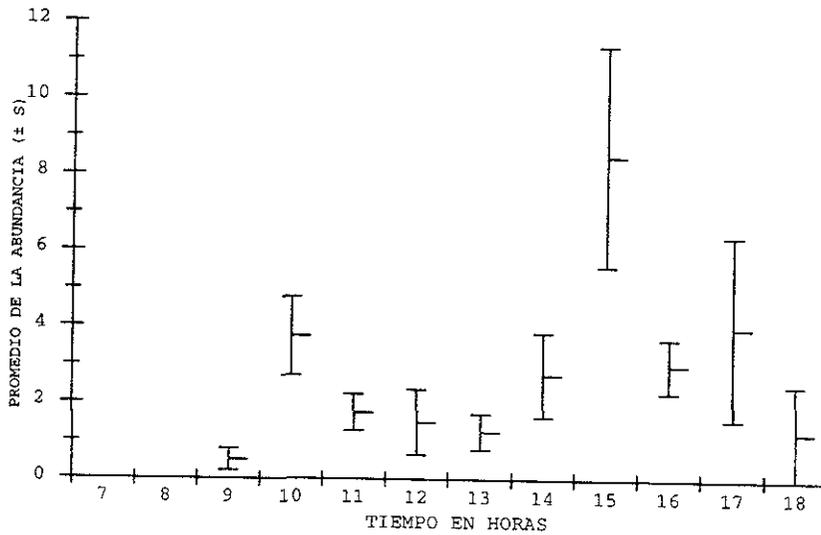


Figura 38. Promedio (\pm error estándar) de abundancia de hembras de *C. cyanellus* durante cada hora de muestreo.

Este patrón de actividad diaria fue constante durante cada mes de muestreo de la temporada de lluvias de 1991. La abundancia de machos y hembras de *C. cyanellus* no presentó diferencias significativas en cada mes de muestreo ($P > 0.05$; Kruskal Wallis: jun $H = 0.7927$; jul $H = 0.8551$; ago $H = .007$ y sep $H = 0.4764$). En junio la abundancia más alta fue a las 10:00 h para los machos y a las 17:00 h para las hembras (Figura 39a), en julio a las 11:00 y 13:00 h para los machos y a las 15:00 h para las hembras (Figura 39b), en agosto a las 11:00, 12:00 y 15:00 h para los machos y a las 15:00 h para las hembras (Figura 39c) y en septiembre a las 11:00, 13:00 y 15:00 h para los machos y a las 15:00 h para las hembras (Figura 39d).

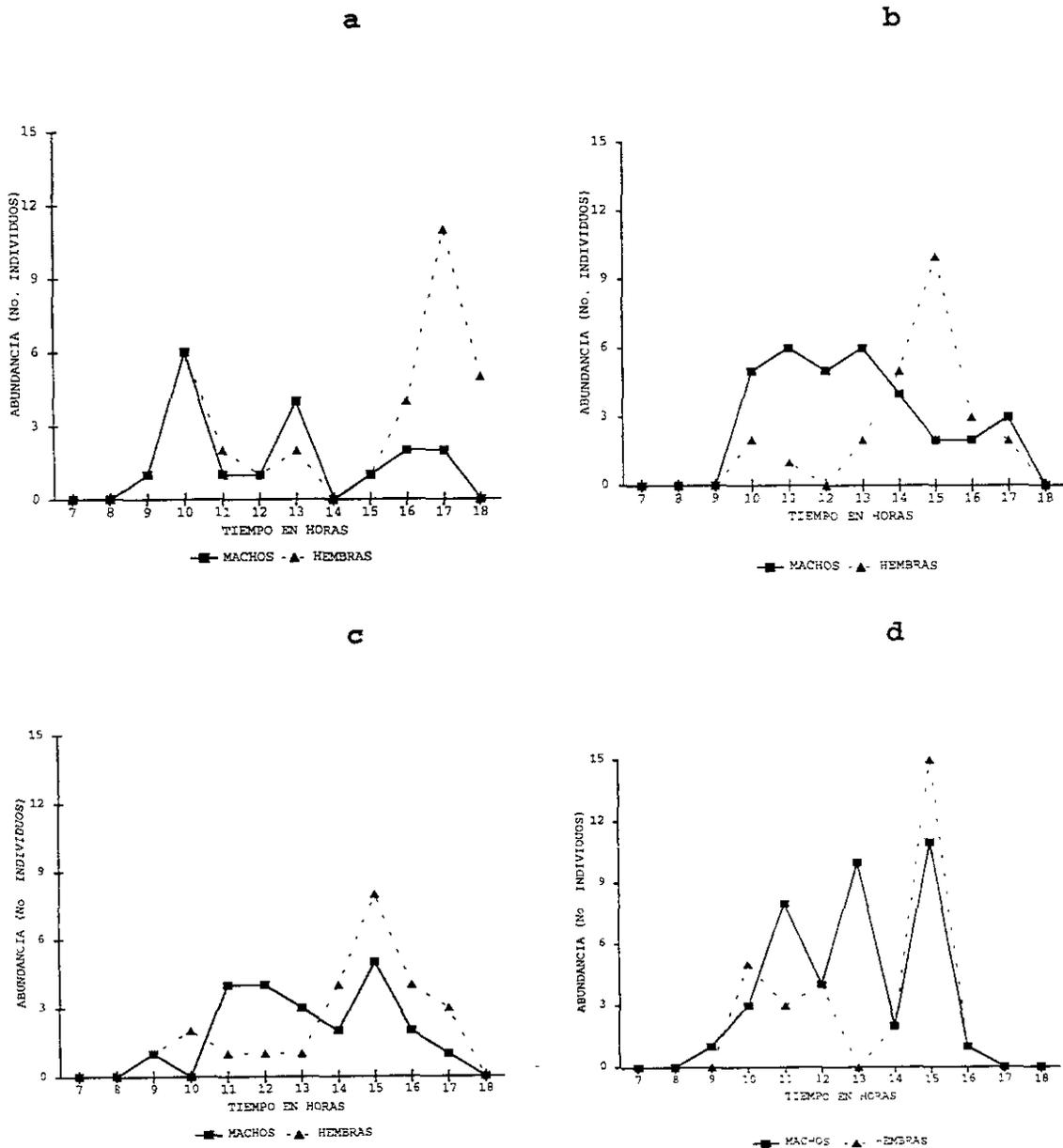


Figura 39. Actividad diaria mensual de *C. c. cyanellus* en el período de lluvias de 1991: a) junio, b) julio, c) agosto y d) septiembre.

IV.4 Biología reproductiva

IV.4.1 Estados de desarrollo de las gónadas en hembras

Las hembras de *C. c. cyanellus* presentaron cuatro estados de desarrollo gonádico (Cuadro 26; Figura 40). Los dos primeros estados fueron no reproductivos. La gónada consistió de un filamento translúcido, sin ovocitos (I), y entre uno y cuatro ovocitos no desarrollados (II). Los dos estados reproductivos siguientes presentaron un ovocito basal bien desarrollado y entre dos y cuatro ovocitos no desarrollados (III) y con el ovocito basal no desarrollado y junto a él, entre tres y cuatro ovocitos no desarrollados (IV).

La proporción entre la longitud del ovocito basal y la longitud total del cuerpo en hembras no reproductivas en estado de desarrollo II fue de 8.4 veces y para las hembras reproductivas en estado de desarrollo III (primera reproducción) la proporción fue de 4.32 veces y para el estado IV (más de una oviposición) de 5.9 veces.

Las hembras en estado de desarrollo I no presentaron desgaste en las uñas de los tarsos anteriores y en los dientes clipeales (hembras jóvenes no reproductivas). Las hembras en estado de desarrollo II presentaron un 11 % de desgaste en las uñas y 6 % en los dientes clipeales. Las hembras reproductivas en estado de desarrollo III y IV presentaron un 12 % de desgaste en las uñas y 7 % en los dientes clipeales.

Cuadro 26. Estados de desarrollo de las gónadas en hembras de *C. cyanellus* durante 1990, 1991 y 1992.

ESTADO	DESCRIPCIÓN
I NO REPRODUCTIVO	Gónada sin ovocitos, con forma de filamento y translúcida de 1.46 ± 0.32 mm (n = 33) de longitud promedio y de 0.2 ± 0.1 mm (n = 33) de anchura promedio.
II NO REPRODUCTIVO	Gónada con al menos un ovocito no desarrollado de 1.19 ± 0.48 mm (n = 91) de longitud promedio y de 0.75 ± 0.27 mm (n = 91) de anchura.
III REPRODUCTIVO PRIMERA REPRODUCCIÓN	Ovocito basal bien desarrollado de 2.04 ± 0.28 mm (n = 51) de longitud promedio y de 1.16 ± 0.23 mm (n = 51) de anchura promedio. Fueron visibles junto al ovocito basal entre dos y cuatro ovocitos no desarrollados. Oviducto rígido, translúcido y alargado.
IV REPRODUCTIVO CON MAS DE UNA OVIPOSICIÓN	Ovocito basal no desarrollado de 1.44 ± 0.72 mm (n = 4) de longitud promedio y de 0.86 ± 0.2 mm (n = 4) de anchura promedio. Fueron visibles en la parte distal entre tres y cuatro ovocitos no desarrollados. Oviducto distendido, translúcido y alargado.

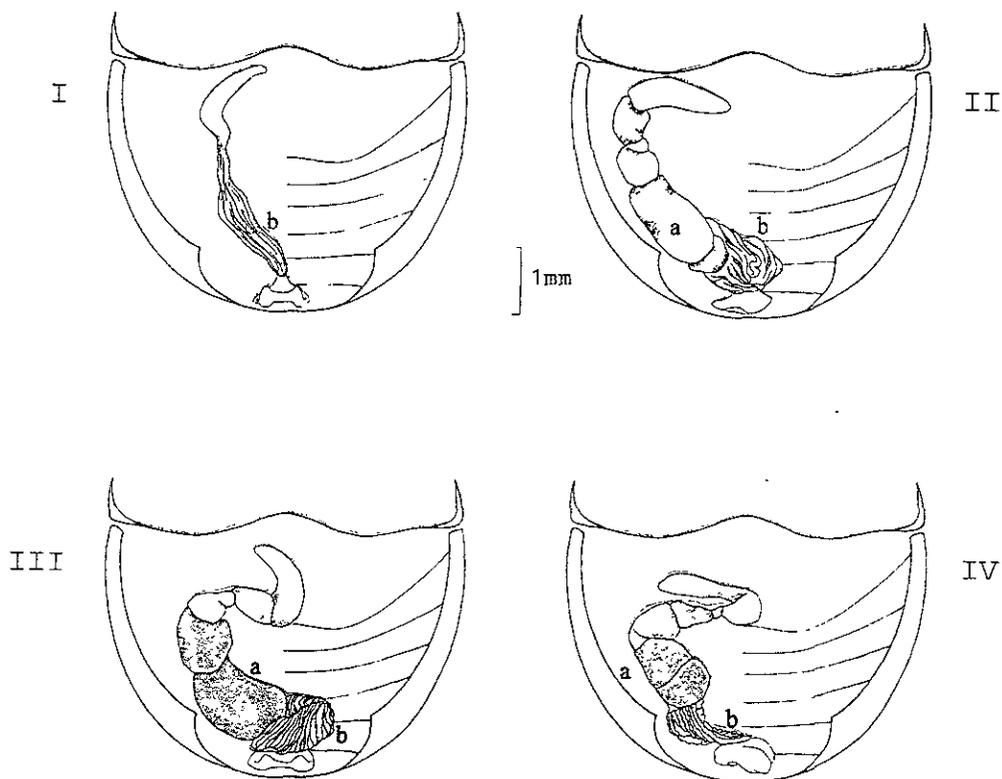


Figura 40. Vista dorsal del ovario de hembras de *C. c. cyanellus*. Estados no reproductivos: I) sin ovocitos; II) con al menos un ovocito. Estados reproductivos: III) ovocito basal bien desarrollado y IV) ovocito basal no desarrollado. a) ovocito basal y b) oviducto (para explicación ver texto).

La dureza del pronoto se incrementó a medida que fue avanzando la madurez sexual. En el estado de desarrollo I no se encontró ninguna hembra con el pronoto duro (100 % blandas) y en el estado II el 58 % de las hembras presentaron el pronoto duro. En el estado de desarrollo III la dureza del pronoto fue de 84 % y en el estado de desarrollo IV el 100 % de las hembras presentaron el pronoto duro.

IV.4.2 Estado de desarrollo del reservorio glandular de machos

Para el análisis de la madurez sexual de los machos de *C. c. cyanellus* se utilizó como base la longitud y la anchura del reservorio glandular (RG) (Cuadro 27; ver Figura 28).

Los machos de *C. c. cyanellus* presentaron dos estados de desarrollo: I) no reproductivo y II) reproductivo. Los machos no reproductivos se clasificaron en dos categorías: a) los que no presentaron desarrollado el RG (59 %; n = 44) y b) los que presentaron el RG con forma de filamento translúcido (41 %; n = 18). Los machos reproductivos presentaron el RG bien desarrollado y se clasificaron en dos categorías: a) RG no completamente lleno (85 %; n = 83) y b) RG lleno (15 %; 15).

Cuadro 27. Estados de desarrollo de machos de *C. c. cyanellus* con base en el análisis de la longitud y la anchura del reservorio glandular (RG).

ESTADO	DESCRIPCIÓN
I NO REPRODUCTIVO.	a) RG no desarrollado y b) RG desarrollado con una longitud promedio de 1.01 ± 0.26 mm (n = 44) y anchura de 0.36 ± 0.13 mm (n = 44).
II REPRODUCTIVO.	RG desarrollado con una longitud promedio de 1.43 ± 0.23 mm (n = 98) y anchura de 0.49 ± 0.12 mm (n = 98).

En los machos no reproductivos, la proporción entre la longitud del RG y la longitud total del cuerpo fue de 10.1 veces y en los machos reproductivos de 6.9 veces.

Los machos no reproductivos en estado de desarrollo I presentaron un 10 % de desgaste en las uñas de los tarsos anteriores y 2 % de desgaste en los dientes clipeales. Mientras que los machos adultos en estado reproductivo II presentaron un desgaste de 36 en las uñas y de 19 % en los dientes clipeales. La dureza del pronoto aumentó con la madurez sexual: en el estado de desarrollo I se encontró el 14 % de machos con el pronoto duro y en el estado de desarrollo II el 85 % de los machos presentaron el pronoto duro.

IV.5 Ciclos reproductivos

IV.5.1 Período reproductivo de hembras

La actividad reproductiva de las hembras de *C. c. cyanellus* se analizó durante 1990-1992 (estados de desarrollo III y IV). Sólo en junio de 1992 no se colectaron hembras.

El periodo reproductivo en 1990 fue entre los meses de julio y septiembre, con un pico de máxima actividad en agosto (57 %; Figura 41). En 1991 las hembras reproductivas se encontraron a partir del mes de abril y entre los meses de junio y agosto, el pico de máxima actividad fue en julio (67 %). En 1992 la actividad disminuyó considerablemente, solo se encontraron hembras reproductivas en julio y en agosto, el pico más alto fue en agosto (20 %). En abril de 1993 se encontró un 24 % de hembras reproductivas.

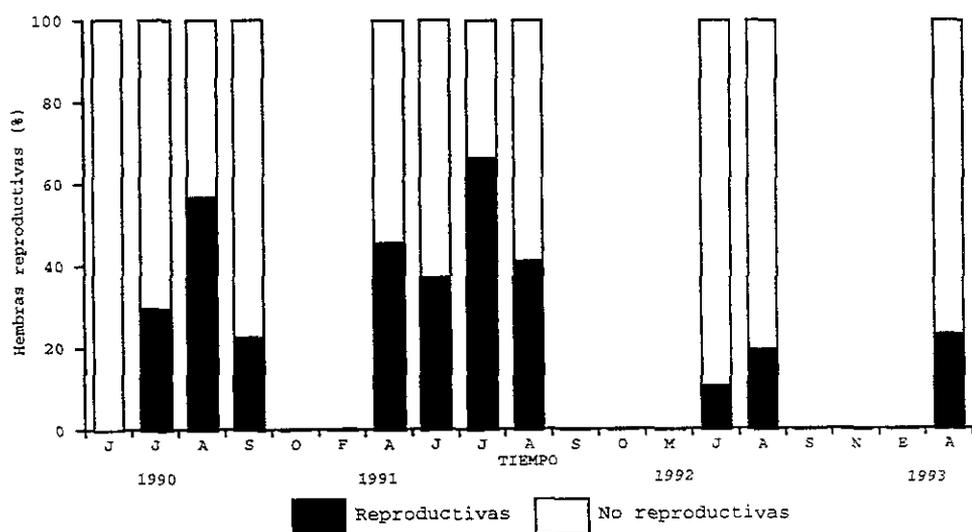


Figura 41. Porcentaje de hembras reproductivas de *C. c. cyanellus* durante 1990, 1991, 1992 y 1993. Solo se consideraron los muestreos mensuales con más de 10 individuos.

IV.5.2 Período reproductivo de machos

El período reproductivo de los machos de *C. c. cyanellus* se analizó durante 1990 y 1991 (estados de desarrollo II; Figura 42).

En 1990 el periodo reproductivo fue entre julio y septiembre, con un pico de máxima actividad en septiembre (30 %; Figura 42). En 1991 se encontró la mayor abundancia de machos reproductivos en los meses de abril y entre junio y septiembre con 47 % de abundancia, con dos picos de mayor actividad; uno en abril y el otro en julio. En 1991 los machos no reproductivos se encontraron durante el mismo período (exceptuando en septiembre) con una abundancia de 21 %.

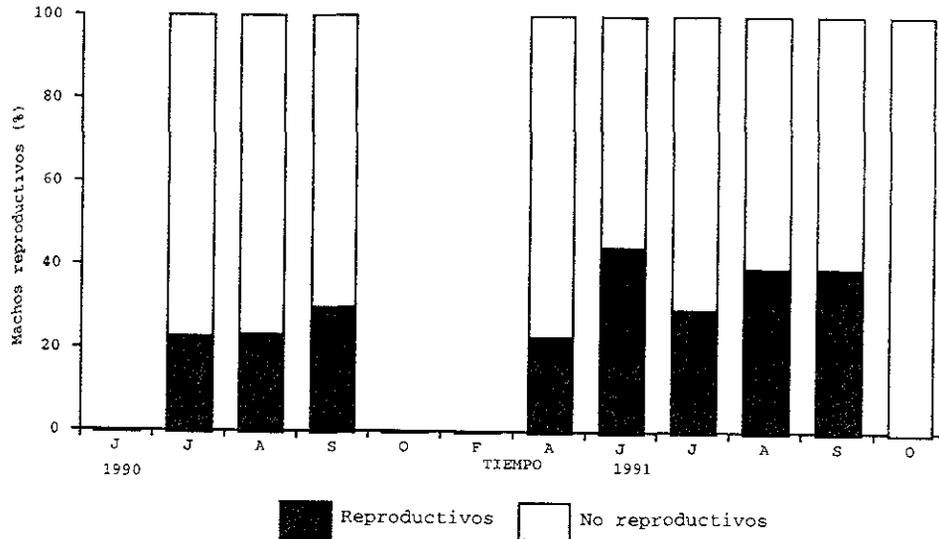


Figura 42. Porcentaje de machos reproductivos de *C. c. cyanellus* durante 1990 y 1991. Solo se consideraron los muestreos mensuales con más de 10 individuos.

IV.5.3 Proporción sexual

La proporción sexual de *C. c. cyanellus* fue de 1:0.9. La proporción sexual por año y mes de muestreo presentó variaciones en favor de las hembras en los meses de julio de 1990, junio, agosto y octubre de 1991, y en julio y agosto de 1992 (Figura 43). El análisis de la proporción sexual se hizo con los datos obtenidos de los muestreos realizados con necrotrampas en el borde de la selva.

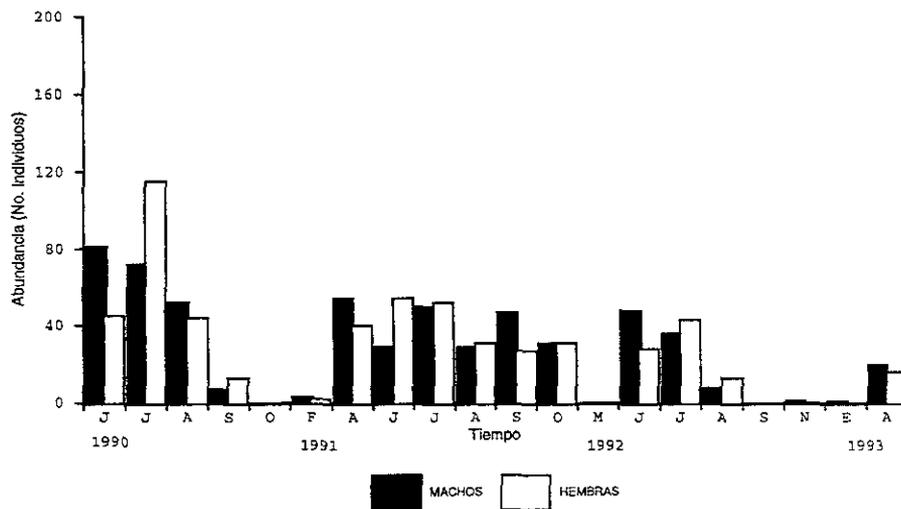


Figura 43. Proporción sexual de *C. c. cyanellus* durante 1990, 1991, 1992 y 1993.

En 1990 la proporción sexual fue de 1:1.2. Durante éste año sólo hubo más hembras que machos en julio con 1:0.7. En 1991 la proporción macho-hembra fue de 1:1.1. En éste año hubo mas hembras que machos en junio con 1:1.7, agosto con 1:1.3 y octubre con 1:1.4. Finalmente en 1992 la proporción fue 1:1.2. Aquí la proporción macho-hembra favoreció a las hembras en los meses de julio con 1:1.3 y agosto con 1:1.6.

Se comparó la proporción sexual de *C. c. cyanellus* durante el período de lluvias de 1990, 1991 y 1992 en interior y en el borde de la selva (ver inciso IV.2; Figura 35). Se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre la proporción sexual del interior de la selva contra la proporción del borde de la selva durante 1992 ($X^2 = 5.32$; $gl = 1$; $P = 0.03$), mientras que en 1990 no hubo diferencias significativas entre la proporción

sexual de la selva y el borde ($\chi^2 = 0.54$; gl 1 NS) y 1991 ($\chi^2 = .005$; gl = 1 NS).

IV.6 Éxito reproductivo

IV.6.1 Éxito reproductivo en campo

Se logró la nidificación de 16 parejas de *C. c. cyanellus* en condiciones de campo. Se evaluó el éxito reproductivo analizando el diámetro de las bolas de alimento, el diámetro y el número de las bolas nido y la sobrevivencia de las crías en tres diferentes ambientes: selva, borde y pastizal.

Diámetro de las bolas de alimento durante diferentes temporadas.

Se midió el diámetro de las bolas de alimento cortadas por tres grupos de escarabajos: a) parejas fuera de la temporada de máxima actividad (entre octubre y mayo); b) parejas dentro de la temporada de máxima actividad (entre junio y septiembre) y c) hembras solas durante el período de máxima actividad (entre junio y septiembre).

Se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre el diámetro de las bolas de alimento cortadas por cada grupo de escarabajos (Kruskal Wallis $H = 23.77$; $P << 0.01$). El diámetro de las bolas de alimento cortadas por parejas dentro de la temporada reproductiva fue mayor ($\bar{x} = 16.54 \pm 0.37$ mm; $n = 35$) que el de las bolas cortadas por parejas fuera de la temporada

reproductiva ($\bar{x} = 13.39 \pm 0.30$ mm; $n = 23$) y por hembras solas ($\bar{x} = 13.77 \pm 0.47$ mm; $n = 6$).

Diámetro de las bolas nido

Se midió el diámetro de las bolas nido hechas por parejas en los tres ambientes analizados (selva, borde y pastizal). Se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre los diámetros de las bolas nido de cada tipo de ambiente (Kruskal Wallis $H = 10.14$; $P = 0.0006$). Las bolas nido hechas en el borde de la selva fueron más grandes ($\bar{x} = 17.37 \pm 0.25$ mm; $n = 6$) que las hechas en el interior de la selva ($\bar{x} = 16.03 \pm 0.39$ mm; $n = 5$) y en el pastizal ($\bar{x} = 14.57 \pm 0.2$ mm; $n = 3$).

Número de bolas nido

Se comparó el número de bolas nido hechas por parejas en la selva y el borde. En el análisis no se incluyó el pastizal por que no hubo suficientes datos. Se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el número de bolas nido hechas en la selva y el borde (Kruskal Wallis $H = 16.32$; $P = 0.02$). El número de bolas nido (bn) fue mayor en el borde de la selva ($\bar{x} = 2.32 \pm 0.9$; $n = 25$) que en el interior de la selva ($\bar{x} = 1.25 \pm 0.25$; $n = 4$).

Sobrevivencia de las crías

Se obtuvieron un total de 30 bolas nido, de las cuales se siguió su desarrollo y la sobrevivencia de las crías en los tres ambientes estudiados (Cuadro 28). En la selva se encontró el porcentaje más alto adultos tenerales, con un total de 87.5 % y una producción de 1.6 bolas nido por pareja; en el borde se encontró el número más alto de bolas nido ($n = 19$), con una producción promedio de 2.7 bolas nido por pareja y la emergencia de adultos tenerales fue del 73 %; finalmente en el pastizal, de los tres únicos nidos marcados sólo se encontraron 2 bolas nido con una producción de 0.7 bolas nido por nido y no hubo emergencia de las crías.

Cuadro 28. Sobrevivencia de las crías de *C. c. cyanellus* que se desarrollaron en: a) selva; b) borde y c) pastizal.

TIPO DE AMBIENTE	SELVA	BORDE	PASTIZAL
Tamaño de muestra	5	7	4
Adultos emergidos por número de bolas nido	7/8	14/19	0/3
Bolas nido por pareja	1.6	2.7	0.7

IV.6.2 Éxito reproductivo en laboratorio

En el laboratorio se logró la nidificación de 54 parejas de machos y hembras de *C. c. cyanellus*. El éxito reproductivo en laboratorio se analizó comparando cuatro condiciones de luz (9, 37, 91 y 232 lux) el peso y el diámetro de las bolas de alimentación, el peso, diámetro y número de las bolas nido, así como la sobrevivencia de los adultos tenerales.

Peso de la bola de alimento

Los pesos de las bolas de alimento fueron diferentes significativamente en las cuatro condiciones de luz analizadas (Kruskal Wallis $H = 11.66$; $P = 0.008$). Los pesos de las bolas de alimento fueron mayores a 91 lux ($\bar{x} = 2.13 \pm 0.27$ g; $n = 15$) y menores a 9 lux ($\bar{x} = 0.72 \pm 0.15$ g; $n = 5$), 37 lux ($\bar{x} = 0.67 \pm 0.14$ g; $n = 8$) y a 232 lux ($\bar{x} = 0.75 \pm 0.10$ g; $n = 7$).

Diámetro de la bola de alimento

Los diámetros de las bolas de alimento presentaron diferencias significativas entre las cuatro condiciones de luz analizadas (Kruskal Wallis $H = 9.56$; $P = 0.02$). Al igual que el peso de la bola de alimento, el diámetro de ésta fue mayor a 91 lux ($\bar{x} = 13.88 \pm 0.57$ mm; $n = 17$), mientras que siempre fue más bajo a 9 lux ($\bar{x} = 12.67 \pm 0.52$ mm; $n = 5$), 37 lux ($\bar{x} = 11.53 \pm 0.34$ mm; $n = 9$) y 232 lux ($\bar{x} = 11.81 \pm 0.50$ mm; $n = 7$).

Diámetro de la bola nido

Los diámetros de las bolas nido fueron significativamente diferentes entre las cuatro condiciones de luz analizadas (Kruskal Wallis $H = 23.45$; $P = 0.03E^{-3}$). El diámetro de las bolas nido fue mayor a 37 lux ($\bar{x} = 12.2 \pm 0.29$ mm; $n = 25$) y a 232 lux ($\bar{x} = 12.58 \pm 0.33$ mm; $n = 18$), y menor a 9 lux ($\bar{x} = 11.2 \pm 0.18$ mm; $n = 23$) y a 91 lux ($\bar{x} = 11.11 \pm 0.11$ mm; $n = 50$).

Número de bolas nido

El número de bolas nido (bn) fue significativamente diferente entre las cuatro condiciones de luz analizadas (Kruskal Wallis $H = 13.18$; $P = 0.004$). Se encontró que a 91 lux se produjeron más bolas nido ($\bar{x} = 3.71 \pm 0.9$ bn; $n = 14$) que en las demás condiciones de luz en donde el número de bolas nido fue menor: 9 lux ($\bar{x} = 2.66 \pm 1.1$ bn; $n = 9$); 37 lux ($\bar{x} = 2.3 \pm 1.2$ bn; $n = 13$) y a 232 lux ($\bar{x} = 2.4 \pm 0.5$ bn; $n = 10$).

Sobrevivencia de las crías

Se obtuvieron un total de 121 bolas nido, de las cuales se siguió su desarrollo y la sobrevivencia de las crías en las cuatro condiciones de luz (Cuadro 29).

El número de bolas nido (bn) por cada pareja fue más alto a 91 lux (2.6 bn por pareja). La sobrevivencia de las crías a 91 lux también fue alta (76 %), pero la sobrevivencia de las crías

fue aún más alta a 9 lux (86 %), con un número de bolas nido hechos por cada pareja similar a los encontrados a 91 lux (2.5 bn por pareja). Finalmente, la sobrevivencia más baja de las crías se encontró a 37 lux (61 %) y el número de bolas nido por pareja fue más bajo a 232 lux (1.6 bn por pareja).

Cuadro 29. Sobrevivencia de *C. c. cyanellus* que nidificaron en cuatro diferentes condiciones de luz en laboratorio.

LUZ (LUX)	9	37	91	232
Tamaño de muestra	9	13	20	12
Adultos emergidos por número de bolas nido	20/23	16/26	40/52	15/20
Bolas nido por pareja	2.5	2	2.6	1.6

V Autoecología de *Canthon indigaceus chiapas*

V.1 Relación entre la abundancia y las variables ambientales

El análisis de la abundancia de *C. i. chiapas* se hizo durante la temporada de lluvias de 1991 y 1992 (ver inciso I).

La abundancia de *C. i. chiapas* presentó una correlación positiva significativa con la humedad relativa del ambiente y con la compactación del suelo. Los resultados del análisis de regresión por pasos se muestran en la Cuadro 30. La ecuación quedó como sigue

$$Y = \mu (-15.4156) + \beta_{AA} (7.1314) + \beta_{CS} (3.0321) + \epsilon (0.5675)$$

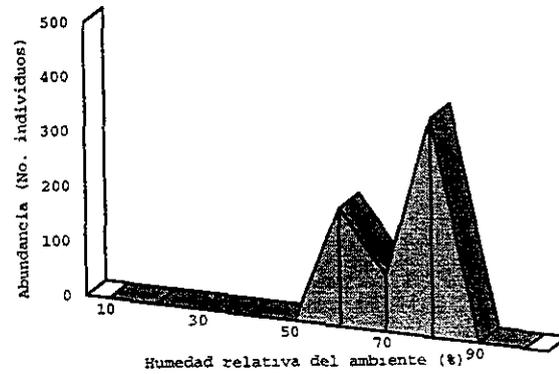
donde μ y β son los coeficientes de regresión, AA es la humedad relativa del ambiente, CS es la compactación del suelo y ϵ es el error. La regresión explicó el 59 % (r^2) de la varianza de Y .

Cuadro 30. Parámetros de la regresión del logaritmo natural de la abundancia de *C. i. chiapas* vs. humedad relativa del ambiente (%) y compactación del suelo (lbs/pie²).

Variable independiente	Coficiente	error estándar	valor-t	P
CONSTANTE	-15.4156	5.3206	-2.8973	0.0086
Humedad relativa del ambiente	7.1314	2.7367	2.6058	0.0165
Compactibilidad del suelo	3.0321	0.5519	5.4938	0.0000
$r^2 = 0.594$				

La abundancia mensual de *C. i. chiapas* se incrementó cuando los promedios mensuales de humedad relativa del ambiente se encontraron entre 60 y 80 % (Figura 44a) y la compactación del suelo entre 9 y 12 lbs/pie² (Figura 44b).

a



b

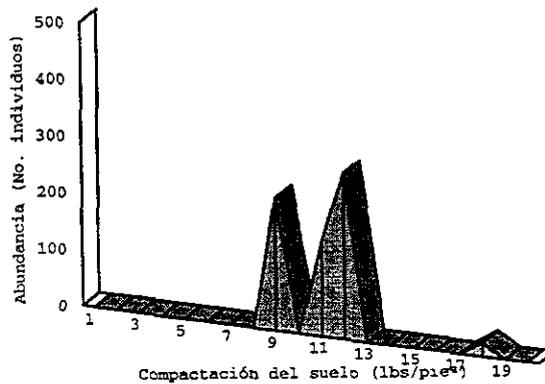


Figura 44. Relación entre las abundancias mensuales de *C. i. chiapas* con los promedios mensuales de a) humedad relativa del ambiente y b) compactación del suelo encontrados durante las temporadas de lluvias de 1991 y 1992.

La humedad relativa del ambiente y la compactación del suelo nos indican el mejor ajuste de la abundancia con estas variables ambientales; sin embargo, estas variables también presentaron una correlación significativa con otras variables como se vió en el inciso II.8. A continuación se describe la relación entre la abundancia de los escarabajos con la luz, la temperatura del suelo y con el viento; variables ambientales que presentaron una correlación positiva significativa con la compactación del suelo (ver Cuadro 17). Las abundancia mensuales más altas (más de 100 individuos) se encontraron cuando la luz fue superior a los 10000 lux (Figura 45a), la temperatura del suelo entre 27 y 31° C (Figura 45b) y la velocidad del viento entre 0.4 y 1.1 m/seg (Figura 45c).

V.2 Distribución espacial y temporal

La distribución espacial de *C. i. chiapas* durante la temporada de lluvias de 1990, 1991 y 1992 fue exclusiva del pastizal, ésta especie sólo se presentó con abundancias bajas (< 2 individuos) en el borde de selva durante los meses de junio y agosto de 1991 (Figura 46). La distribución temporal de *C. i. chiapas* presentó diferencias entre los años de muestreo, en 1991 se encontró que la abundancia fue más alta (522 individuos) que durante 1990 (361 individuos) y 1992 (229 individuos).

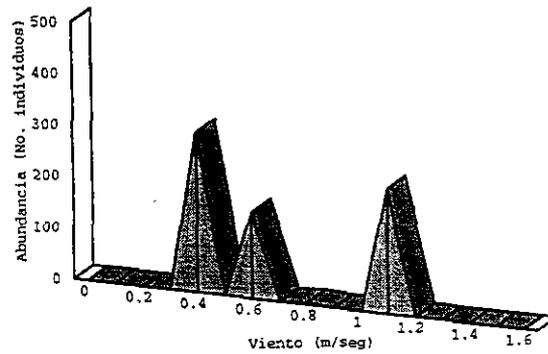
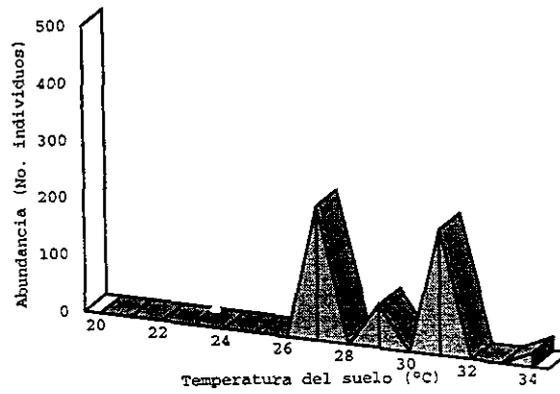
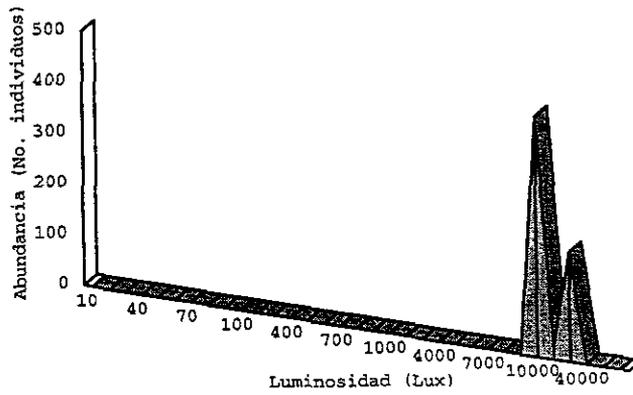


Figura 45. Relación entre las abundancias de *C. i. chiapas* con los promedios mensuales de a) luz, b) temperatura del suelo y c) velocidad del viento durante las temporadas de lluvias de 1991 y 1992.

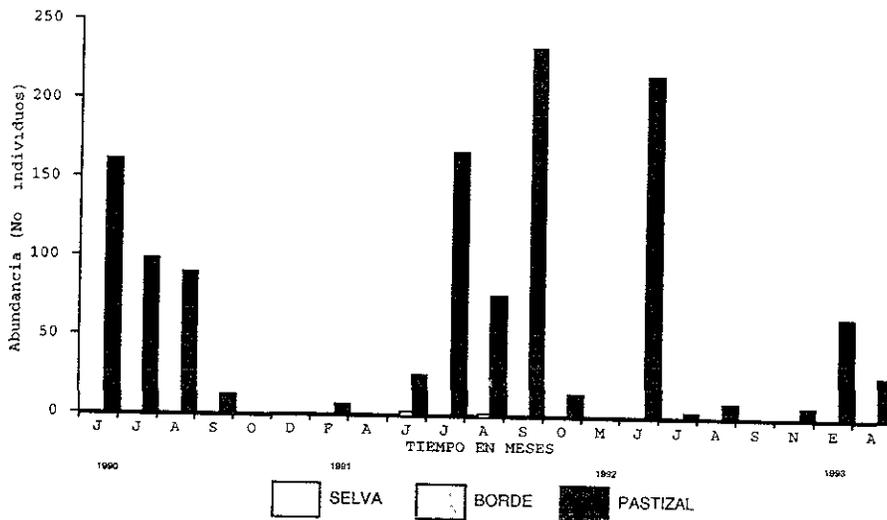


Figura 46. Abundancia mensual de *C. i. chiapas* durante 1990, 1991 y 1992 en la selva, el borde y el pastizal.

V.3 Actividad diaria

El período de actividad diaria de *C. i. chiapas* en el pastizal próximo a la selva y durante la temporada de lluvias de 1992 fue entre las 09:00 y las 15:00 h (Figura 47).

La mayor abundancia de *C. i. chiapas* en el pastizal fue a las 11:00 h (Kruskal Wallis $H = 20.22$; $P < 0.05$). Además, las abundancias de machos y hembras encontradas durante la mañana (entre las 06:00 y 12:00 h) y la tarde (entre las 13:00 y 18:00 h) no fueron significativamente diferentes (U de Mann-Withney; machos: $U_{0.05 (6,6)} = 25$ y hembras $U_{0.05 (5,4)} = 12.5$).

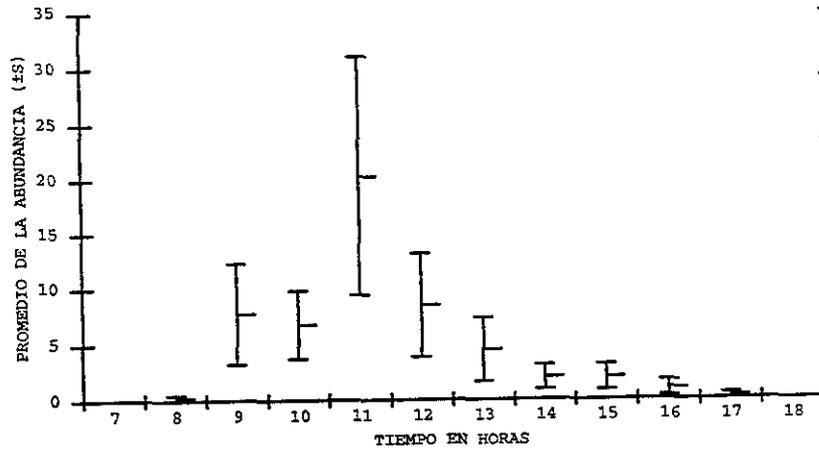
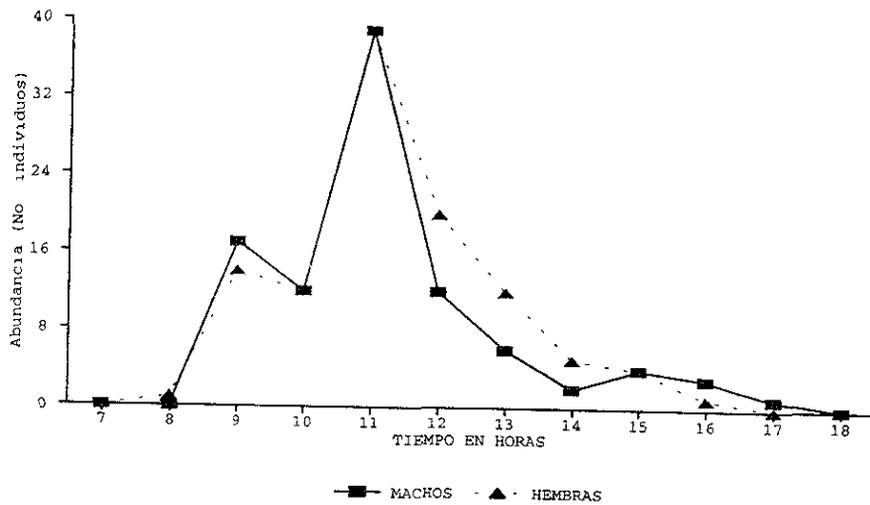


Figura 47. Promedio (\pm error estándar) de la abundancia de *C. i. chiapas* durante cada hora de muestreo.

El patrón de actividad diaria fue constante durante los dos únicos meses de actividad (junio y agosto) de *C. i. chiapas* en el pastizal próximo a la selva y durante la temporada de lluvias de 1992. La abundancia de *C. i. chiapas* durante junio fue considerablemente más alta (204 individuos) que la de agosto (9 individuos). Sin embargo, el período de actividad diaria fue similar: en junio las abundancias más altas fueron entre las 09:00 y las 13:00 h (Figura 48a). En agosto, con una baja abundancia, solamente hubo actividad entre las 10:00 y las 14:00 h (Figura 48b).

a



b

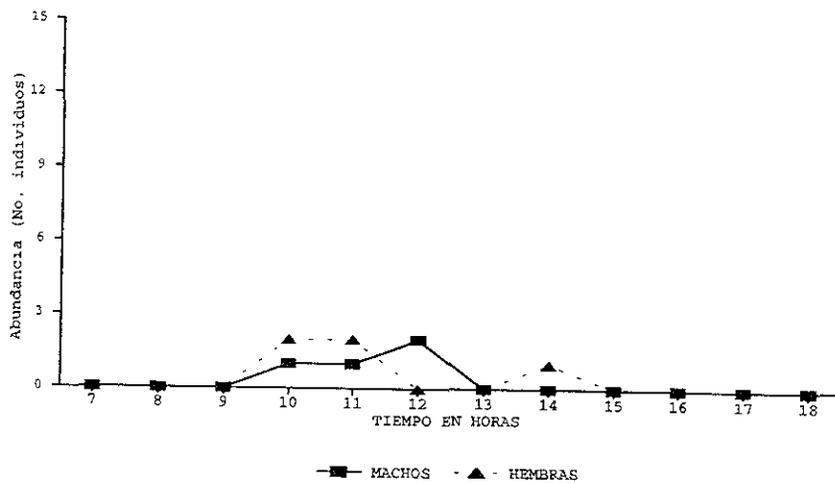


Figura 48. Actividad diaria mensual de *C. i. chiapas* colectados durante cada hora en el período de lluvias de 1992: a) junio y b) agosto.

V.4 Biología reproductiva

V.4.1 Estado de desarrollo de las gónadas en hembras

Las hembras de *C. indigaceus chiapas* presentaron cuatro estados de desarrollo gonádico (Cuadro 31; Figura 49). Los dos primeros estados de desarrollo fueron no reproductivos. La gónada sin ovocitos (I) y entre uno y tres ovocitos no desarrollados (II). En los estados reproductivos la gónada presentó un ovocito basal bien desarrollado y entre dos y tres ovocitos no desarrollados (III) y con el ovocito basal no desarrollado y entre dos y tres ovocitos no desarrollados (IV).

La proporción entre la longitud del ovocito basal y la longitud total del cuerpo en hembras no reproductivas en estado de desarrollo II fue de 12 veces y para las hembras reproductivas en estado de desarrollo III (primera oviposición) la proporción promedio fue de 3.9 veces; para el estado IV (más de una oviposición) fue de 14 veces.

En las hembras no reproductivas en estado de desarrollo I no presentaron desgaste en las uñas de los tarsos anteriores y en los dientes clipeales (hembras jóvenes no reproductivas). Las hembras en estado de desarrollo II presentaron solamente el 2 % de desgaste en las uñas y el 9 % en los dientes. Las hembras reproductivas en estado de desarrollo III presentaron un 24 % de desgaste en las uñas y un 21 % en los dientes. Las hembras en estado reproductivo IV presentaron un desgaste de 20 % en las uñas y 10 % en los dientes clipeales.

Cuadro 31. Estados de desarrollo de las gónadas en hembras de *C. i. chiapas* durante 1990, 1991 y 1992.

ESTADO	DESCRIPCIÓN
I NO REPRODUCTIVO	Gónada sin ovocitos, con forma de filamento y translúcida de 1.5 ± 0.4 mm (n = 26) de longitud promedio y 0.28 ± 0.16 mm (n = 26) de anchura promedio.
II NO REPRODUCTIVO	Gónada con al menos un ovocito basal no desarrollado (hasta tres) con una longitud de 1.2 ± 0.6 mm (n = 66) y 0.69 ± 0.28 mm (n = 66) de anchura.
III REPRODUCTIVO PRIMERA REPRODUCCIÓN	Ovocito basal bien desarrollado y en su máximo tamaño con una longitud de 2.6 ± 0.4 mm (n = 17) y 1.3 ± 0.22 mm (n = 17) de anchura. Fueron visibles junto al ovocito basal dos o tres ovocitos no desarrollados.
IV REPRODUCTIVO CON MAS DE UNA OVIPOSICIÓN	Ovocito basal no desarrollado con una longitud promedio de 0.8 ± 0.3 mm (n = 3) y 0.8 ± 0.09 mm (n = 3) de anchura. Fueron visibles en la parte distal dos o tres ovocitos no desarrollados.

Se encontró que la dureza del pronoto se incrementó con la madurez sexual. En el estado de desarrollo I no se encontró ninguna hembra con el pronoto duro (100 % blandas) y en el estado de desarrollo II el 39 % de las hembras presentaron el pronoto duro. En los estados de desarrollo III y IV el 100 % de las hembras presentaron el pronoto duro.

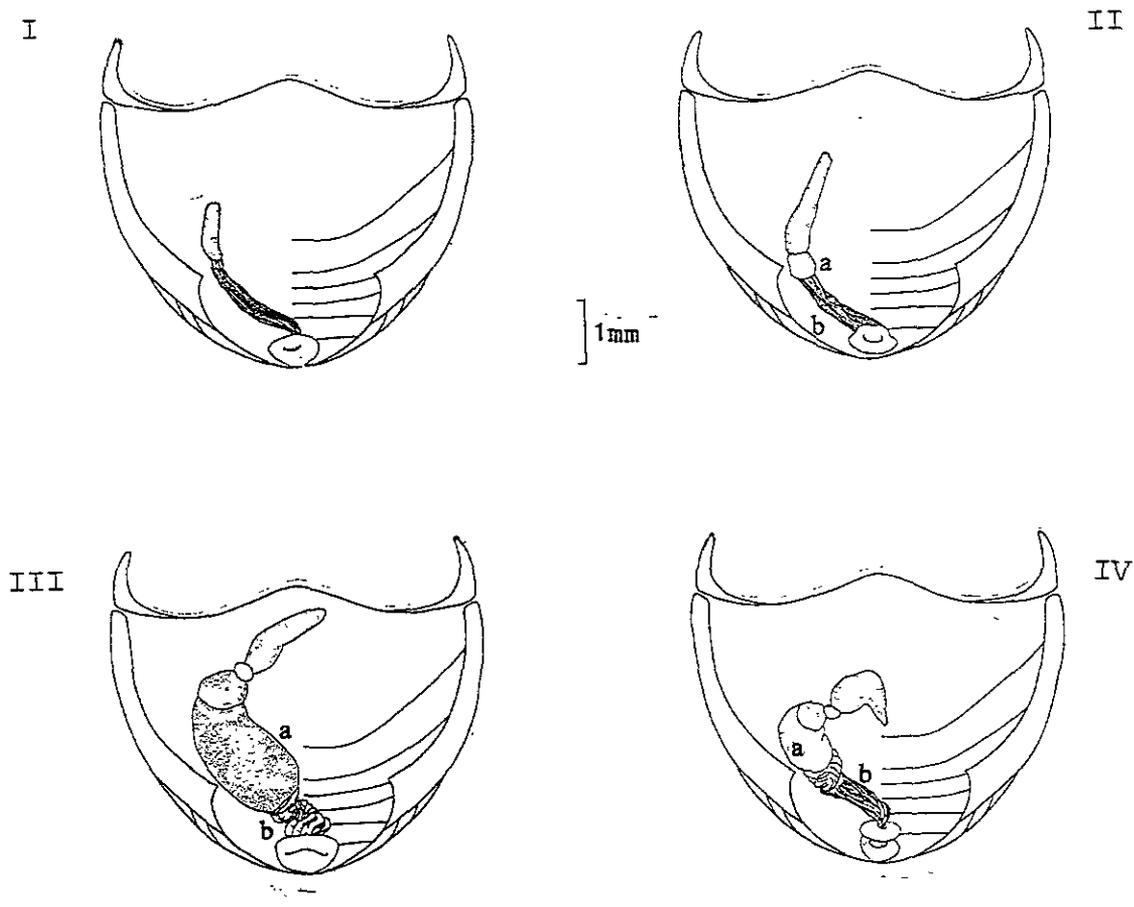


Figura 49. Vista dorsal del ovario de hembras de *C. indigaceus chiapas*. Estados no reproductivos: I) sin ovocitos y II) con al menos un ovocito basal. Estados reproductivos: III) primera oviposición y IV) con más de una oviposición. a) ovocito basal y b) oviducto.

V.4.2 Estados de desarrollo del reservorio glandular de los machos

Para analizar la madurez sexual de los machos de *C. i. chiapas* se utilizó como base la longitud y el anchura del reservorio glandular (RG) (Cuadro 32; ver Figura 28).

Cuadro 32. Estados de desarrollo de machos de *C. i. chiapas* con base al análisis de la longitud y anchura del reservorio glandular (RG).

ESTADO	DESCRIPCIÓN
I NO REPRODUCTIVO.	
	a) RG no desarrollado y b) RG desarrollado con una longitud promedio de 1.3 ± 0.44 mm (n = 58) y anchura promedio de 0.3 ± 0.1 mm (n = 58).
II REPRODUCTIVO.	
	RG totalmente desarrollado con una longitud promedio de 1.7 ± 0.31 mm (n = 15) y anchura de 0.4 ± 0.1 mm (n = 58).

Los machos de *C. i. chiapas* presentaron dos estados de desarrollo: I) no reproductivo y II) reproductivo. Los machos no reproductivos se clasificaron en dos categorías: a) los que no presentaron desarrollado el RG (84 %) y b) los que presentaron el RG desarrollado pero vacío y con forma de filamento translúcido (16 %). Los machos reproductivos presentaron totalmente desarrollado el RG (15 individuos).

La proporción promedio entre la longitud del RG y la longitud total del cuerpo en machos no reproductivos fue de 7.1 veces y en los machos reproductivos de 6.3 veces.

Los machos no reproductivos en estado de desarrollo I presentaron el 11 % de desgaste en las uñas de los tarsos anteriores y 6 % en los dientes clipeales. Los machos reproductivos presentaron 44 % de desgaste en las uñas y 18 % en

los dientes clipeales. La dureza del pronoto se incremento con la madurez sexual: el 25 % de los machos en estado de desarrollo I (individuos jóvenes) presentaron el pronoto duro y el 93 % en estado de desarrollo II.

V.5 Ciclos reproductivos

V.5.1 Período reproductivo de hembras

El período reproductivo de las hembras de *C. i. chiapas* se analizó durante 1991, 1992 y parte de 1993 (estados de desarrollo III y IV). Sólo en junio de 1992 no se colectaron hembras (Figura 50).

El periodo reproductivo en 1991 fue entre junio y agosto, con un pico de mayor actividad en julio (52 %; Figura 50). En 1992 solo se encontraron hembras reproductivas en el mes de mayo (20 %). En 1993 se encontraron solamente en abril (54 %).

V.5.2 Período reproductivo de machos

El período reproductivo de los machos de *C. i. chiapas* se analizó durante 1991, 1992 y parte de 1993 (estado reproductivo II) . Sólo en junio de 1992 no se colectaron machos (Figura 51).

El periodo reproductivo en 1991 fue durante julio y agosto, con mayor actividad en julio (14 %; Figura 51). En 1992 solo se encontraron en mayo (80 %).

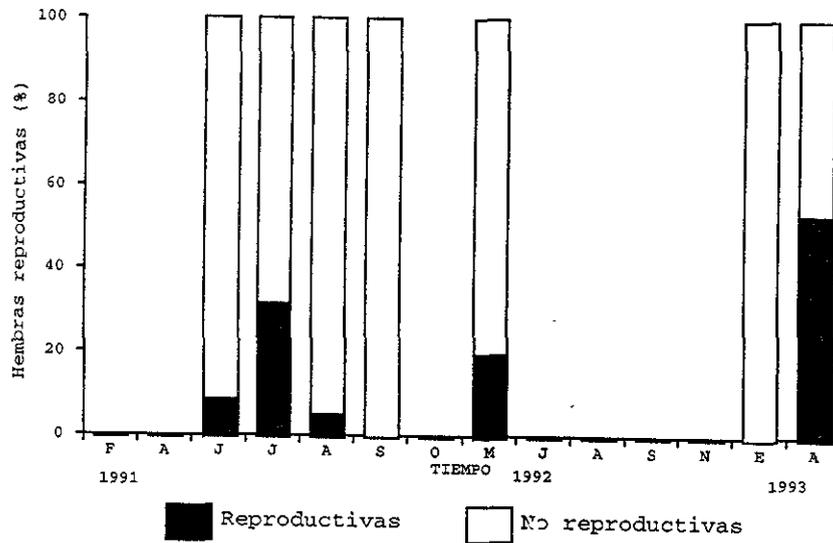


Figura 50. Porcentaje de hembras reproductivas de *C. i. chiapas* durante 1991, 1992 y 1993. Solo se consideraron los muestreos mensuales con más de 10 individuos.

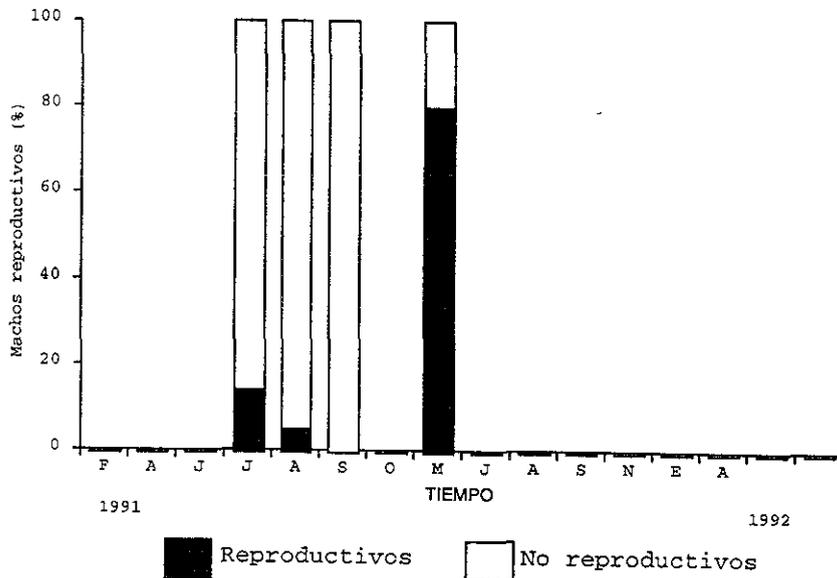


Figura 51. Porcentaje de machos reproductivos de *C. i. chiapas* durante 1991 y 1992. Solo se consideraron los muestreos mensuales con más de 10 individuos.

V.5.3 Proporción sexual

La proporción sexual de *C. i. chiapas* fue de 1:1.1. Sólo se encontraron incrementos en favor de los machos en junio, julio y septiembre de 1991, noviembre de 1992 y enero de 1993 (Figura, 52).

En 1990 la proporción sexual fue de 1:1.6, durante todo el año hubo más hembras que machos. En 1991 se encontró que la proporción cambió ligeramente en favor de los machos con 1:0.9. Durante éste año hubo más machos que hembras en junio con 1:0.7, julio con 1:0.8 y septiembre con 1:0.9. En 1992 la proporción fue nuevamente en favor de las hembras con 1:1.1, sólo se encontró un incremento en favor de los machos en noviembre con 1:0.4. En 1993 se encontró que en enero la proporción fue en favor de los machos con 1:0.6.

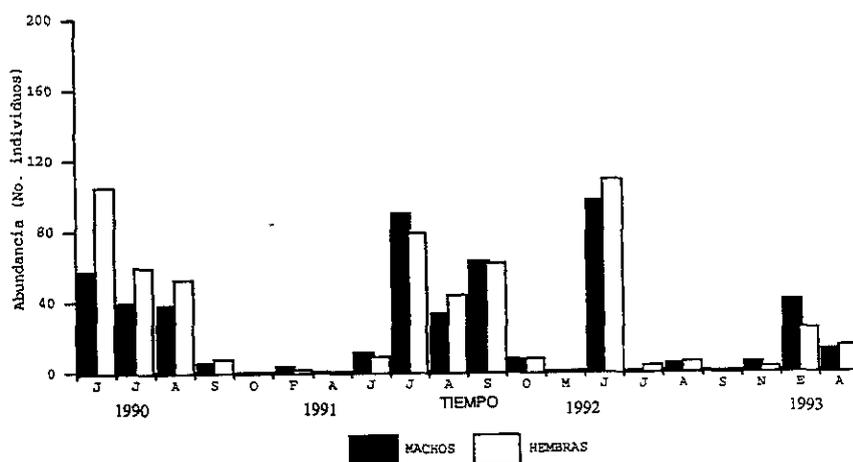


Figura 52. Proporción sexual de *C. i. chiapas* durante 1990, 1991, 1992 y 1993.

V.6 Comportamiento individual y de parejas

V.6.1 Observaciones en campo

Diámetro de la bola de alimento cortada por individuos inmaduros

En julio de 1992 se observaron 27 individuos de *C. i. chiapas* cortando y rodando sus bolas de alimento en el pastizal. No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el diámetro de las bolas de alimento cortadas por machos y hembras (U de Mann Withney $U_{0.05(10,12)} = 99$; NS). Sin embargo el diámetro de las bolas de alimento hechas por las hembras (14 mm) fueron más ligeramente más grandes que las hechas por machos (11 mm.)

Distancia de enterramiento de la bola de alimento

No se encontraron diferencias significativas en la distancia de enterramiento de la bola de alimento de machos y de hembras (U de Mann Withney $U_{0.05(12,12)} = 68$; NS). Sin embargo, los machos ($\bar{x} = 111.6$ cm) enterraron las bolas de alimento ligeramente más lejos que las hembras ($\bar{x} = 96.4$ cm). Nunca se observó comportamiento cooperativo entre machos y hembras y no fue posible obtener nidos de ésta especie; los individuos observados fueron seguidos hasta que se enterraron, marcados y revisados a los cinco días, solamente se alimentaron de la bola de estiércol.

Diámetro de la bola de alimento cortada por parejas

En julio de 1993 se colectaron cuatro parejas de *C. i. chiapas* en el pastizal y ninguna llegó a nidificar. Las cuatro parejas se colectaron directamente en la fuente de alimentación (excremento de vaca). El diámetro promedio de la bola cortada en la fuente de alimentación por machos y hembras fue de 17.2 ± 3.9 mm ($n = 2$). Las cuatro parejas fueron colocadas en el pastizal próximo a la selva, se revisaron a los cinco días y se observó que tanto los machos como las hembras habían fraccionado y consumido la bola de alimento, solo quedaron restos de alimento seco.

V.6.2 Observaciones en laboratorio

Las 30 parejas de machos y hembras de *C. indigaceus chiapas* colocadas en terrarios con una densidad de seis parejas en cada terrario y alimentados cada tercer día con excremento de vaca (120 g por terrario) no lograron nidificar bajo tres condiciones de luz: a) 9 lux, b) 37 lux y 478 lux. Todas las observaciones se hicieron bajo las mismas condiciones ambientales: temperatura ambiente 26° C ($\pm 2^{\circ}$ C), humedad relativa del ambiente de 70 % y 12/12 horas de luz/oscuridad.

5 DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Análisis General

En general los Scarabaeinae diurnos fueron más abundantes en número de especies y en individuos durante las temporadas de lluvias que durante las temporadas de secas.

Tres especies del género *Canthon* fueron las más abundantes en la selva, el borde y el pastizal. En la selva *C. femoralis* fue la especie dominante durante las lluvias, pero durante las secas la especie dominante fue *Onthophagus rhinolophus*. En el borde de la selva y durante la temporada de lluvias, la especie más importante fue *C. c. cyanellus*, mientras que durante las secas fue *C. femoralis*. En el pastizal se encontró que *C. i. chiapas* fue la especie más abundante durante las lluvias, mientras que en las secas fue *Canthidium aff. puncticolle*.

A diferentes combinaciones de condiciones climáticas corresponden diferentes estructuras del gremio y con ello diferentes especies dominantes en cada ambiente.

Los Scarabaeinae de selvas y pastizales del neotrópico americano son diferentes en su estructura y composición de especies (Halffter y Matthews, 1966; Hanski, 1989; Halffter et al., 1992). Un análisis detallado de la estructura del gremio de los Scarabaeinae en selvas y pastizales de Veracruz y Chiapas fue hecho por Halffter et al. (1992). Estos autores encontraron que la selva de los Tuxtlas en Veracruz y la de Boca del Chajul y la

de Palenque en Chiapas presentaron una riqueza de especies similar (entre 24 y 27 especies diurnas y nocturnas) y una distribución de abundancias equitativa. Mientras que en un pastizal reciente en Palenque (Chiapas) la riqueza fue muy baja (5 especies) y la distribución de abundancias no fue equitativa. Sin embargo, en un pastizal viejo en Laguna Verde, Veracruz la riqueza fue de 18 especies formadas por una mezcla de especies de selva y pastizal. Las especies de selva fueron las mismas que en este trabajo se encontraron invadiendo el borde y el pastizal de Los Tuxtlas.

En la región de Los Tuxtlas se han reportado como especies estrictas de selvas a *C. (Gl.) femoralis*, *C. (Gl.) viridis*, todas las especies del género *Eurysternus* y algunas especies del género *Phanaeus*, y como un ejemplo de escarabajos de pastizales a *C. indigaceus chiapas* (Halffter y Matthews, 1966), Morón (1979) reportó que durante un período comprendido entre 1971 y 1978 en la estación de Los Tuxtlas se recolectaron un total de 16 especies de Scarabaeinae diurnos de selva, de las cuales tres especies se encontraron también en un borde de selva con vegetación secundaria (*C. c. cyanellus*, *C. (Gl.) viridis* y *Sulcophanaeus chryseicollis*) pero no se reportaron especies de pastizal. Morón y Blackaller (1997) reportaron durante 1984 y 1990 un total de 18 especies de Scarabaeinae diurnos en la estación de Los Tuxtlas, de las cuales 16 especies fueron de

selva y dos de pastizal. De las especies de pastizal una de ellas (*C. i. chiapas*) ya había sido reportada por Halffter y Matthews (1966) y la otra (*Digitonthophagus gazella*) fue introducida de Africa vía Texas, E.U. y posteriormente invadió México (Barbero y López-Guerrero, 1992; Kohlmann, 1994).

En esta tesis se encontró que hay especies estrictas de selva como *Canthon morsei*, *Eurysternus angustulus* y *Sulcophanaeus chryseicollis*; especies de selva del género *Canthon* (*Glaphyrocanthon*) que toleran zonas con vegetación perturbada como los bordes de la selva y especies de selva que pueden salir hacia los pastizales cercanos a la selva como *C. c. cyanellus*, *Eurysternus mexicanus* y *Onthophagus rhinolophus* (Favila y Díaz, 1997a). Además, otros autores también han reportado especies estrictas de selva (Halffter y Matthews, 1966; Howden y Nealis, 1975), especies de selva en sitios perturbados (Klein, 1989; Morón y Blackaller, 1997) y en pastizales (Halffter et al., 1992; Morón y Blackaller, 1997).

Distribución espacial

En las tres zonas de estudio de Los Tuxtlas se encontraron diferentes microclimas que se relacionaron con la distribución espacial de las especies de *Canthon* analizadas.

La zona de estudio se ubicó en la vertiente costera del Golfo de México y a una altitud sobre el nivel del mar entre 80 y

120 metros. A pesar de esta ubicación, sólo en la selva las temperaturas del ambiente anuales (entre 24° y 26° C) estuvieron dentro de los valores reportados por Soto y Gama (1997), ya que en el borde de la selva (entre 24° y 28° C) y el pastizal (entre 25° y 28° C) los valores estuvieron por arriba de los citados por estos autores. Así los análisis a menor escala efectuados en esta tesis detectaron variaciones microclimáticas más finas en los tres ambientes. Estas variaciones microclimáticas probablemente están relacionadas con la distribución espacial y temporal de los escarabajos.

La distribución espacial de *C. femoralis* en la selva y de *C. i. chiapas* en el pastizal fue estenotópica, ya que cada especie no pudo desplazarse hacia otros ambientes. Mientras que *C. c. cyanellus* presentó una distribución euritópica, ya que se encontró, además de en la selva, con mayor abundancia en el borde y con menor en el pastizal.

En cada uno de los tres ambientes analizados en este trabajo, se encontró que la abundancia de cada especie se relacionó con las variables ambientales de cada sitio de estudio. En la selva, la abundancia de *C. femoralis* se relacionó con la temperatura ambiente y la luz, en el borde la abundancia de *C. c. cyanellus* se relacionó con el viento y en el pastizal la abundancia de *C. i. chiapas* se relacionó con la humedad relativa del ambiente y la compactación del suelo.

En el interior de la selva la luz presentó valores muy bajos (por abajo de los 300 lux), debido a la alta densidad de área foliar de la vegetación del dosel de la selva. Además, la humedad relativa del ambiente captura la luz, por la gran cantidad de moléculas de agua que hay en el ambiente (Bazzaz, 1991). La temperatura ambiente fue entre 24° y 26° C y la humedad del ambiente por arriba del 80 %. Esto sugiere que *C. femoralis* no tolera temperaturas altas y mucha luz, ni baja humedad en el ambiente. Por esta razón, esta especie posiblemente no puede desplazarse hacia las zonas de borde y pastizal en donde estas condiciones del ambiente cambian.

Después de la fragmentación de la selva, la vegetación se encuentra visiblemente afectada dos metros hacia el interior del borde (Lovejoy et al., 1986). Esto permite que en el borde se genere un microclima intermedio entre la selva y el pastizal, y una de las variables ambientales que cambia es el viento. Pero ¿como se puede relacionar la abundancia de *C. c. cyanellus* con el viento en los bordes de la selva? Por ejemplo, en la formación de parejas, *C. c. cyanellus* utiliza feromonas sexuales que son emitidas por los machos para atraer a las hembras (Bellés y Favila, 1988; Favila, 1992; Favila y Díaz, 1996, 1997b). La influencia del viento en la difusión de las feromonas, abre una posibilidad de relación entre viento y abundancia.

En el trabajo realizado por Halffter et al. (1992) se

reporta que hay especies de selva, con una distribución euritópica, que han podido invadir nuevos ambientes. Por ejemplo, *C. c. cyanellus* que presenta una distribución muy amplia, que incluye zonas en donde actualmente ya no existe selva, como en el centro de Veracruz, en donde los pastizales son la vegetación dominante (Laguna Verde; Halfiter et al., op cit.) y en zonas agrícolas (cultivos de maíz) en la Reserva Ecológica de El Cielo en Tamaulipas (Villalobos et al., en prensa). Además, *C. c. cyanellus* frecuentemente se ha encontrado en lugares en donde hay remanentes de vegetación, en forma de grupos de árboles o cercas "vivas" (arboladas).

En el borde de la selva, además de los cambios en los factores abióticos, también hay cambios biológicos importantes como lo reporta Lovejoy et al. (1986). Primero existe una elevada mortalidad de árboles, surgimiento de nuevas plantas, depresión en las poblaciones de aves en número de individuos y número de especies. En una segunda etapa surgen poblaciones de insectos herbívoros. Finalmente, se incrementan de los depredadores de insectos herbívoros. Esta información permite plantear una hipótesis sobre la distribución euritópica de *C. c. cyanellus* en Los Tuxtlas. Se ha reportado que *C. cyanellus* puede alimentarse y reproducirse con diplópodos del género *Rhysodesmus* (Villalobos, et al. en prensa), además se han observado alimentandose de orthópteros (Favila, obs. pers.), y de otros insectos. Sí hay un

incremento de invertebrados en los bordes de la selva como lo menciona Lovejoy et al. (1986), es posible que *C. c. cyanellus* pueda encontrar más recursos en estos ambientes perturbados, y ampliar su distribución espacial en estos nuevos escenarios ecológicos.

Rasgos de las historias de vida

Las historias de vida de los Scarabaeinae han sido estudiadas a nivel general, sin considerar su demografía y genética (Edwards, 1988; Cambefort y Hanski, 1991; Doube, 1991; Hanski y Cambefort, 1991). Los estudios sobre historias de vida han sido enfocados hacia la evolución del comportamiento subsocial de algunas especies, lo que Klemperer (1983) ha denominado "estilos de vida". Estos estudios están enfocados principalmente a la autoecología y al comportamiento de las especies (Klemperer, 1983; Edwards, 1988; Favila, 1993). En esta tesis se dio un enfoque de este tipo.

En la Cuadro 33 se resumen algunos de los rasgos de las historias de vida de *C. femoralis*, *C. c. cyanellus* y de *C. i. chiapas*. En relación al comportamiento reproductivo sólo en *C. c. cyanellus* se conoce el cuidado de las crías en donde participan machos y hembras. En *C. femoralis* y en *C. i. chiapas* hasta el momento no se ha encontrado evidencias de que exista cuidado de las crías. El número de crías puestas por cada pareja de macho y

hembra por nido fue entre 2 y 3 para el caso de *C. c. cyanellus* y de una para las otras dos especies. El período de desarrollo de las crías fue de 28 y 30 días para las dos especies de la selva y de 35 días para la del pastizal. Las tres especies son iteróparas.

Cuadro 33. Rasgos de las historias de vida de las especies estudiadas.

a) <i>Canthon (Gl.) femoralis</i>	
No hay cuidado de las crías	
Número de crías	1 por nidificación
Fecundidad	? no se conoce
Período de desarrollo de las crías	28 días
Período reproductivo	3 meses
Diapausa reproductiva	9 meses
Frecuencia reproductiva	iterópara
Período a la madurez sexual	? no se conoce
Proporción de machos hembras	1 : 1.1
Tamaño del huevo	2 mm
Número de ovocitos en vitelogénesis al momento de la oviposición	2 ovocitos
b) <i>Canthon cyanellus cyanellus</i>	
Si hay cuidado de las crías	machos entre 5 y 10 días hembras entre 28 y 30 días
Número de crías	entre 2 y 3 por nido
Fecundidad	hasta 9 crías
Período de desarrollo de las crías	28 - 30 días
Período reproductivo	4 meses
Diapausa reproductiva	8 meses
Frecuencia reproductiva	iterópara
Período a la madurez sexual	15 días
Proporción de machos hembras	1 : 0.9
Tamaño del huevo	2 mm
Número de ovocitos en vitelogénesis al momento de la oviposición	entre 3 y 5 ovocitos
c) <i>Canthon indigaceus chiapas</i>	
No hay cuidado de las crías	
Número de crías	1 por nido
Fecundidad	? no se conoce
Período de desarrollo de las crías	? no se conoce
Período reproductivo	3 meses
Diapausa reproductiva	9 meses
Frecuencia reproductiva	iterópara
Período a la madurez sexual	30 días *
Proporción de machos hembras	1 : 1.1
Tamaño del huevo	2.6 mm
Número de ovocitos en vitelogénesis al momento de la oviposición	entre 3 y 4 ovocitos

* Martínez, 1992. Datos para *Canthon indigaceus chevrolati*

El tamaño del huevo (antes de la oviposición) es una medida indirecta del esfuerzo reproductivo de las especies. En proporción la longitud del ovocito basal y la longitud total del cuerpo fue similar en las tres especies, la longitud del huevo cabe cuatro veces en la longitud total del cuerpo en las tres especies. Esto nos indica que la inversión de energía para la reproducción es muy grande en las tres especies.

El número de ovocitos en vitelogénesis fue diferente en las tres especies: en *C. femoralis* se encontraron dos ovocitos, en *C. c. cyanellus* entre tres y cinco ovocitos y en *C. i. chiapas* entre tres y cuatro ovocitos. Esto posiblemente explica parte de las diferencias en la fenología y el comportamiento reproductivo de las tres especies.

La reabsorción de los ovocitos en los Scarabaeinae es una estrategia para continuar la reproducción, evitando que la ovariola se cierre cuando las condiciones son favorables para la oviposición (Tyndale-Biscoe y Watson, 1977). Posiblemente el número de ovocitos en vitelogénesis está relacionado con el proceso de nidificación de las especies. Las especies que ponen una cría por nido, como hasta donde se conoce lo hace *C. femoralis* presentó pocos ovocitos, mientras que las especies subsociales con nidificación compuesta, que ponen más de una cría por nido, presentaron muchos ovocitos en vitelogénesis.

En el caso particular de *C. c. cyanellus*, especie subsocial,

el comportamiento de cuidado a las crías está relacionado con el número de ovocitos en vitelogénesis, ya que se observó que cuando inicia la nidificación, el macho y la hembra se alimentan durante los primeros días con pequeños fragmentos de carne. Después a los diez días el macho abandona el nido y la hembra se quedan hasta 20 días más cuidando a las crías sin alimento. Posiblemente la única fuente de energía que tienen las hembras para cuidar a las crías sea a través de la reabsorción de los ovocitos inmaduros.

Las hembras de *C. femoralis* presentaron cinco estados de desarrollo de las gónadas. Lo más relevante es que presentaron dos estados de desarrollo con relictos foliculares. Esto indicó que las hembras con estas características, habían tenido como mínimo una oviposición, ya que después de la primera oviposición quedan en la base de la gónada restos de células que están en reabsorción (ver Tyndale-Biscoe y Watson, 1977; Tyndale-Biscoe, 1978, 1983, 1984, 1988) y el tejido de la vagina queda distendido, mientras que el cáliz queda dilatado.

Fenología y biología reproductiva

Se encontraron diferencias en la duración del período reproductivo de las dos especies de selva, *C. femoralis* y *C. c. cyanellus* y de la especie de pastizal, *C. i. chiapas*. Estos cambios están posiblemente relacionados con los cambios temporales en las variables ambientales de la selva, el borde y

el pastizal. Así como por las características de los recursos que cada especie utiliza para su alimentación y reproducción.

En la selva *C. femoralis* presentó un período de actividad reproductiva de tres meses, durante la temporada de lluvias y una diapausa reproductiva de nueve meses (Cuadro 34). Posiblemente la temperatura y la humedad del ambiente en el interior de la selva sean favorables durante períodos más largos de tiempo (que sólo el período de lluvias). Sin embargo, uno de los recursos que esta especie utiliza como alimento para llegar a la reproducción, fue el excremento de "mono aullador" (*Alouatta palliata*).

Se ha reportado que *A. palliata* presenta un patrón temporal en el consumo de 19 especies de frutales (Estrada et al., 1984). Además, utiliza preferentemente las hojas jóvenes de 34 especies de plantas y el 50 % del tiempo de forrajeo lo utiliza para comer hojas (Estrada y Coates-Estrada, 1986). La estacionalidad de los mamíferos arborícolas posiblemente está relacionada directamente con los ciclos de vida de los árboles, período de floración y fructificación, caída y recambio de hojas. Es probable entonces que la estacionalidad de los escarabajos coprófagos este a su vez relacionada con la calidad y cantidad de alimento que este consumiendo los vertebrados arborícolas. En el caso de *C. femoralis* se ha reportado que existe una preferencia hacia el consumo de excremento de *A. palliata* (Estrada, et al., 1993), por lo que sería interesante conocer si hay una relación entre la

estacionalidad alimentaria de los monos y los períodos de actividad de los escarabajos.

Cuadro 34. Fenología de las especies analizadas.

a) *Canthon (Gl.) femoralis*

jun	jul	ago	sep	oct	nov	dic	ene	feb	mar	abr	may
-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----

Período DE ACTIVIDAD REPRODUCTIVA

DIAPAUSA REPRODUCTIVA

verano	otoño	invierno	primavera
--------	-------	----------	-----------

b) *Canthon cyanellus cyanellus*

jun	jul	ago	sep	oct	nov	dic	ene	feb	mar	abr	may
-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----

Período DE ACTIVIDAD REPRODUCTIVA

DIAPAUSA REPRODUCTIVA

verano	otoño	invierno	primavera
--------	-------	----------	-----------

c) *Canthon indigaceus chiapas*

jun	jul	ago	sep	oct	nov	dic	ene	feb	mar	abr	may
-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----

Período DE ACTIVIDAD REPRODUCTIVA

DIAPAUSA REPRODUCTIVA

verano	otoño	invierno	primavera
--------	-------	----------	-----------

En el borde de la selva *C. c. cyanellus* presentó un período reproductivo de cuatro meses durante la época de lluvias, pero también se encontraron individuos reproductivos durante el mes de enero (Cuadro 34). En el borde de la selva las condiciones ambientales no son tan extremas como en el pastizal, ya que la cubierta vegetal, que delimita al borde, mantiene condiciones más favorables que las encontradas en el área abierta del pastizal. Lo que posiblemente permitiría que esta especie pudiera tener actividad reproductiva durante el período de secas.

En la región de Los Tuxtlas la mayor concentración de lluvia es en el verano, pero en la vertiente costera existe una importante cantidad de humedad también durante el invierno (Soto y Gama, 1997). Posiblemente estas condiciones ambientales contribuyen a que los períodos de actividad de las especies de selva puedan ser más amplios, como en el caso de *C. c. cyanellus*.

En el pastizal *C. i. chiapas* presentó un período reproductivo más corto que *C. c. cyanellus*. Este período ocurrió durante la temporada de lluvias entre los meses de junio y agosto. También se encontraron individuos reproductivos en los meses de abril y mayo (Cuadro 34). Sin embargo, las condiciones ambientales en el pastizal durante estos meses (época de secas) son extremas. La diapausa reproductiva fue de siete meses, principalmente entre los meses de septiembre y marzo.

En el pastizal, la distribución de *C. i. chiapas* estuvo asociada directamente al período de lluvias (Favila y Díaz, 1997a). Resultados similares son reportados por otros autores en selvas de México (Halffter y Matthews, 1966; Halffter et al., 1992). Datos precisos de la relación entre la lluvia y el período de actividad de los Scarabaeinae africanos del género *Kheper* son descritos por Edwards (1988) y para otras especies de pastizales tropicales americanos por Halffter y Edmonds (1982) y Halffter y Matthews (1966).

Comportamiento reproductivo

Canthon femoralis

En campo y dentro de la selva ésta especie se encontró tanto a nivel del suelo como en diferentes alturas de la vegetación (4, 8, 12 y 20 m de altura). La formación de parejas se observó en un árbol de *Nectandra ambigens*, utilizando como cebo excremento de mono aullador (*A. palliata*). El macho hizo la bola de alimento en la hoja de un árbol y esperó sujetándose fuertemente a la bola con el abdomen hacia arriba, la hembra llegó minutos después y se dejaron caer al suelo para enterrarse con la bola de alimento.

No hay reportes sobre la relación entre la distribución vertical y la actividad reproductiva de las hembras. En esta tesis se encontró que las hembras reproductivas fueron más abundantes que las no reproductivas en las diferentes alturas.

Esto posiblemente esta asociado a la formación de parejas que puede ocurrir entre la vegetación.

La actividad de los Scarabaeinae en diferentes alturas no es exclusiva de especies de selvas americanas. Cambefort y Walter (1991) reportan que en selvas de África hay especies de los géneros *Onthophagus* y *Sisyphus* que siguen a los mamíferos arborícolas entre 10 y 20 m de altura. Halffter (1991) hizo una revisión de los Scarabaeinae americanos que dejan el suelo por períodos largos de tiempo, principalmente para buscar alimento, dando ejemplos de especies americanas de Scarabaeinae que han sido encontradas en diferentes alturas, entre las cuales se describe a *C. femoralis* como una especie asociada con monos y el follaje de los árboles. Howden y Young (1981) reportan que dos especies del género *Canthon* fueron observadas a 20 m de altura preparando sus bolas de alimento y utilizando excremento de mono (*A. palliata*).

Este comportamiento de formación de parejas en las alturas nos indica el grado de especialización que posiblemente presenta *C. femoralis* en la utilización del excremento de mamíferos arborícolas de Los Tuxtlas, principalmente de monos. El comportamiento de perchar en hojas de los árboles y de búsqueda de alimento ha sido observado también por Halffter (1991) en Los Tuxtlas. Delgado (1989) ha colectado *C. femoralis* en trampas de alturas (entre 2 y 4 m) en la localidad de Acahuizotla, Guerrero

en donde no existen monos. Pero nunca se había observado la formación de parejas de ésta especie en las alturas de la vegetación y con excremento de mono.

Aunque en la actualidad no existen especies de monos en el estado de Guerrero, Delgado (1989) capturó 2097 ejemplares de *C. femoralis* con necro y copro trampas, de los cuales solamente el 2% fueron colectados con estiércol de vaca. Esto nos indica que *C. femoralis* posiblemente esta asociado al excremento de otros mamíferos de la región.

En las observaciones efectuadas en la selva de Los Tuxtlas se encontraron dos estrategias de forrajeo para *C. femoralis*. La primera fue perchar en las hojas de los árboles a diferentes alturas de la vegetación, esperar a que la corriente de aire llevara el olor del alimento para posteriormente volar y buscarlo. Esto ha sido descrito por Halfpeter (1991), Hanski y Krikken (1991), Gill (1991) y Halfpeter y Edmonds (1982). La estrategia de perchado es similar al comportamiento de "esperar-sentado" (en inglés -sit and wait-) reportado principalmente para reptiles (Zug, 1993), este comportamiento es poco costoso en términos energéticos. La segunda estrategia de forrajeo para ésta especie fue hacer vuelos rasantes a 30 cm sobre el nivel del suelo para buscar el alimento. En el caso de *C. c. cyanellus* y *C. i. chiapas* sólo presentaron la segunda estrategia de forrajeo con vuelos rasantes a nivel del suelo.

De un modelo general de costos y beneficios relacionados con el comportamiento de forrajeo en animales hay dos patrones: uno es de bajo costo y consiste en esperar o buscar lentamente el alimento (por ejemplo, caminar o volar despacio y perchar) y el otro es muy costoso y consiste en buscarlo intensivamente (por ejemplo, perseguir o volar rápido) (Krebs, 1978). Ambos comportamientos son usados por *C. femoralis*, y posiblemente están asociados a 1) la formación de parejas, 2) la búsqueda de alimento (Halfpeter y Edmonds, 1982; Gill, 1991) y 3) con fines de termoregulación (Gill, 1991). Lo que es evidente en el caso de *C. femoralis*, es que éste comportamiento de perchado, puede ser un factor que podría afectar su capacidad de dispersión (Gill 1991).

En la selva de Los Tuxtlas y a nivel del suelo *C. femoralis* presentó su período de actividad principalmente durante las primeras horas de la mañana, que coincidió con el período de actividad de los monos aulladores (*A. palliata*) de Los Tuxtlas. Esto también ha sido reportado para México por Estrada *et al.* (1993) y para Panamá por Howden y Young (1981).

En el laboratorio, de 76 parejas de machos y hembras colocadas en terrarios individuales y en tres condiciones de luz, sólo una pareja logró nidificar. Sin embargo, se logró la nidificación de 6 parejas colocadas en terrarios con una densidad de cuatro machos y cuatro hembras. Esta información nos da elementos para suponer que *C. femoralis* necesita alimento

continuo y fresco para lograr la reproducción. Aparentemente la calidad del alimento fue fundamental para lograr que ésta especie se reprodujera en el laboratorio. Halffter, G. y V. Halffter (datos no publicados) han logrado la nidificación en condiciones de laboratorio de *C. femoralis* colectados en Acahuizotla, Guerrero y alimentados con excremento de vaca. De un total de 40 parejas observadas solamente lograron la nidificación de 6 parejas.

En esta tesis se encontró que *C. femoralis* sólo pudo nidificar con excremento de mono aullador (*A. palliata*) y de mono araña (*Ateles geoffroyi*). También se probó excremento de vaca, coatí (*Nasua narica*), mapache (*Procyon lotor*) y martucha (*Potos flavus*), sin lograr la reproducción. Algunos de los factores que posiblemente influyen en la reproducción de *C. femoralis* en laboratorio son: el alimento fresco (que influye en su calidad), la frecuencia de alimentación (tener disponibilidad continua) y el tipo de alimento (de diferentes especies de mamíferos). Estudios relacionados con estos factores, posiblemente nos podrían confirmar la especificidad de *C. femoralis* en la utilización del excremento de mamíferos arborícolas para su reproducción y la distribución vertical que esta especie presentó en la selva.

Por otra parte, es posible que las condiciones de luz en la selva de Los Tuxtlas sean un factor importante para la

reproducción de *C. femoralis*. Sin embargo, no fue posible obtener un número grande de parejas reproductivas para evaluar el éxito reproductivo en diferentes condiciones de luz en el laboratorio. Además, es posible que otras variables ambientales como la temperatura y la humedad estén influyendo directamente en la reproducción de *C. femoralis*.

Canthon cyanellus cyanellus

El patrón de actividad diaria de *C. c. cyanellus* está relacionado con su comportamiento reproductivo. Los machos adultos salen por la mañana (después de la 09:00 h) a buscar alimento; una vez que lo encuentran cortan una bola de alimento (esto dura aproximadamente entre 30 minutos a dos horas); si no llega una hembra a la fuente de alimentación el macho rueda la bola y la transporta (hasta 2.5 m), en donde la entierra y emite feromonas sexuales para atraer alguna hembra (ver Favila y Díaz, 1996). Las hembras adultas presentaron mayor actividad a las 15:00 h, coincidiendo con el período en que los machos adultos están emitiendo feromonas sexuales para atraer a las hembras. Así, el período de actividad bimodal de *C. c. cyanellus* está posiblemente relacionado con el comportamiento de formación de parejas y de búsqueda de bolas de alimento para la reproducción.

El comportamiento de nidificación de *C. c. cyanellus* ha sido analizado por Favila (1992, 1993) en donde se describe como una

característica importante la emisión de feromonas sexuales por los machos, para atraer hembras y la elaboración de las bolas nido. Más recientemente Favila y Díaz (1996, 1997b) describen el comportamiento reproductivo en condiciones de campo y encuentran que: a) la elaboración del nido múltiple (de 1 a 4 bolas nido) es a partir de una sola bola de alimentación elaborada por parejas de machos y hembras o por machos solos; b) la emisión de feromonas sexuales es realizada sólo por machos y c) la elaboración de bolas de alimento más pequeñas que las de nidificación son hechas por machos y hembras jóvenes no reproductivos.

El primer reporte bien documentado de un escarabajo rodador que hace un nido con más de una bola nido fue para *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Halffter, 1977; Halffter et al., 1983). Sin embargo, hay otras especies de Scarabaeinae que nidifican con varias bolas nido (Halffter y Matthews, 1966; Sato e Imamori, 1986a, b, 1987).

Para *C. c. cyanellus* se encontró que en campo el diámetro de las bolas de alimento hechas por machos y hembras durante la temporada de lluvias fue más grande que el diámetro de las bolas hechas en la temporada de secas y bolas de alimento hechas por hembras solas. Durante las lluvias hay una mayor disponibilidad de recursos que en las secas, y posiblemente esto se refleja en el tamaño de las bolas de alimentación. El diámetro de las bolas

de alimento fue menor en la temporada de secas, esto posiblemente afectará el número de bolas nido que la hembra podrá poner.

El diámetro y número de las bolas nido de campo siempre fue mayor en el borde de la selva que en la selva. La sobrevivencia de las crías, el número de adultos emergidos y el número de bolas nido por pareja, también fueron mayores en el borde de la selva que en los demás sitios analizados.

En los experimentos se encontró que las condiciones bajas de luz no son adecuadas para la reproducción de esta especie ya que la sobrevivencia más alta, el tamaño de las bolas de alimentó y el número de bolas de nidificación incrementó a 91 lux.

Canthon indigaceus chiapas

En el pastizal el período de actividad diaria de *C. i. chiapas* fue entre las 10:00 y las 16:00 h con un pico a las 11:00 h. El período de actividad diario al medio día ha sido reportado también para el 33 % de las especies diurnas del género *Onthophagus* y de *Sisyphus biarmatus*, encontradas en pastizales de Zaire (Cambefort, 1991). Es posible que los períodos de vuelo de los Scarabaeinae diurnos de pastizal sean muy específicos debido a que las condiciones climáticas son muy severas, lo que no permite que puedan estar activos por períodos más prolongados.

Además, no todas las especies están activas a la misma hora, lo que posiblemente evita la competencia interespecífica por

recursos. En los pastizales de los Tuxtlas se encontró que *Canthidium aff. puncticolle* fue tan abundante como *C. i. chiapas*, pero su actividad diaria fue bimodal (un pico al amanecer y el otro al atardecer), lo que posiblemente evita la competencia por recursos con *C. i. chiapas*.

En condiciones de campo de las cuatro parejas de machos y hembras de *C. i. chiapas* encontradas en el pastizal próximo a la selva sólo se encontró que el diámetro promedio de las bolas de alimento fue de 17 mm, pero no se logró la nidificación de ninguna pareja. Es posible que el período elegido para los experimentos de campo, entre junio y septiembre de 1992, influyó en los resultados obtenidos, ya que durante este año la reproducción fue baja.

En el laboratorio no se logró la nidificación de 30 parejas colocadas en terrarios (con una densidad de 6 parejas por terrario) y alimentadas con excremento de ganado cada tres días. Posiblemente, la temperatura ambiente (26° C) y la humedad relativa del ambiente (80 %) utilizadas durante los experimentos de laboratorio no fueron las adecuadas para la reproducción de *C. i. chiapas*, ya que como se describió antes la temperatura del ambiente durante el período reproductivo en campo fue entre 27° y 32° C, siempre por arriba de la temperatura usada en los experimentos. Finalmente, la luz posiblemente sea un factor importante para la reproducción de *C. i. chiapas*, pero hasta este

6 LITERATURA CITADA

- Barbero, E. y Y. López-Guerrero 1992. Some considerations on the dispersal power of *Digitonthophagus gazella* (Fabricius 1787) in the New World (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Tropical Zoology*. 5: 115-120.
- Bazzaz, F. A. 1991. Regeneration of tropical forest: physiological responses of pioneer and secondary species. En: A. Gómez-Pompa, T. C. Whitmore y M. Hadley (Eds.). *Rain forest regeneration and management*. UNESCO and The Parthenon Publishing Group. pp. 91-118.
- Bellés, X. y M. E. Favila. 1983. Protection chimique du nid chez *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Col. Scarabaeidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France*. 88: 602-607.
- Blume, R.R., J.J. Matter y J.L. Eschle. 1973. *Onthophagus gazella*: Effect on survival of Horn flies in the laboratory. *Environmental Entomology*. Vol. 2 no. 5.
- Bornemissza, G. F. 1976. The Australian dung beetle project 1965-1975. *Australian Meat Research Committee Review*. 30: 1-32.
- Brokaw, N. V. L. 1985. Tree falls, regrowth, and community structure in tropical forest. En: S.T.A. Pickett y P.S White (Eds.) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Inc. pp. 53-71.
- Burger, B.V., Z. Munro, M. Roth, H.S. Spies, V. Truter, G.D. Tribe y R.M. Crew. 1983. Composition of heterogeneous sex attracting secretion of dung beetle, *Kheper lamarcki*. *Zeitschrift fur Naturforschung*. 38:848-855.
- Cambeafort, Y. 1991. Dung beetles in tropical savannas. En: I. Hanski y Y. Cambeafort (Eds.) *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. pp. 156-187.
- Cambeafort, Y. y I. Hanski. 1991. Dung beetle population biology. En: I. Hanski y Y. Cambeafort (Eds.) *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. pp. 36-50.
- Cambeafort, Y. y P. Walter. 1991. Dung beetle in tropical forest in Africa. En: I. Hanski y Y. Cambeafort (Eds.) *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. pp. 198-210.

momento esto no se puede demostrar, porque no se utilizó la temperatura ambiente adecuada en los experimentos de laboratorio.

Estas características en la fenología y el comportamiento de las especies de selva nos muestran la variabilidad que hay entre la fauna de selva y de pastizal en relación a sus estrategias reproductivas. Además demuestra también la especialización que han presentado estas especies hacia el uso de los recursos que hay en la selva (excremento de animales que tienen dietas específicas y cadáveres pequeños de vertebrados e insectos) como lo habían descrito Halffter y Matthews en 1966.

Finalmente la información obtenida en esta tesis nos permite plantear nuevas investigaciones en el estudio y la ecología de los Scarabaeinae de selvas y pastizales, que podrían estar relacionadas con la demografía y la genética de los Scarabaeinae y que nos ayuden a entender y a conocer cómo los procesos evolutivos de las especies están relacionados con los factores bióticos y abióticos de la selva y los pastizales en el fragmentado paisaje ecológico de la región de Los Tuxtlas.

- Carabias-Lillo, J. y S. Guevara. 1985. Fenología en una selva tropical húmeda y en una comunidad derivada; Los Tuxtlas, Veracruz. En: A. Gómez-Pompa y S. del Amo R. (Eds.) *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Volumen II. México. pp. 27-66.
- Delgado, C.L.L., 1989. Fauna de Coleopteros Lamellicornios de Acahuizotla, Guerrero, México. Tesis Profesional de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 154 p.
- Dirzo, R. 1992. Diversidad florística y estado de conservación de las selvas tropicales de México. En: J. Sarukhán y R. Dirzo (Eds.) *México ante los retos de la Biodiversidad*. México. pp. 283-290.
- Dirzo, R. y M. García, 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical area in Southeast Mexico. *Conservation Biology*. 6 (1):84-90.
- Dirzo, R., E. González Soriano y R. Vogt. 1997. Historia natural de Los Tuxtlas; Introducción General. En: E. González Soriano, R. Dirzo y R. Vogt (Eds.) *Historia natural de Los Tuxtlas*. U.N.A.M. pp. 4-6.
- Doube, B.M. 1991. Dung beetle in Southern Africa. En: I. Hanski, y Y. Cambefort (Eds.) *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. pp. 131-155.
- Edwards, P. B. 1988. Field ecology of a brood-caring dung beetle *Kheper nigroaeneus* habitata predictability and life history strategy. *Oecologia*. 75: 527-534.
- Edwards, P.B. y H.H. Aschenborn. 1988. Male reproductive behaviour of the African ball-rolling dung beetle, *Kheper nigroaeneus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*. 42: 17-27.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, C. Vázquez-Yañez y A. Orozco-S. 1984. Comparison of frugivory by howling monkeys (*Alouatta palliata*) and bats (*Atribeus jamaicensis*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*. 7: 3-13.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 1986. Use of leaf resources by howling monkeys (*Alouatta palliata*) and leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*. 10:51-66.

- Estrada, A., G. Halfpeter, R. Coates-Estrada y D. A. Merritt Jr. 1993. Dung beetle attracted to mammalian herbivore (*Alouatta palliata*) and omnivore (*Nasua narica*) dung in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* Vol. 9: 45-54.
- Erwin, T. 1982. Tropical forest: the richness in Coleoptera and other arthropod species. *The Coleopterists Bulletin*. 36(1):74-75.
- Favila, M. E. 1988. Chemical labelling of the food ball during rolling by males of the subsocial coleopteran *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Scarabaeidae). *Insectes Sociaux*. 35: 125-129.
- Favila, M. E. 1992. Análisis del comportamiento subsocial de *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae). IPN, Esc. Nal. de Cienc. Biol. Tesis Doctoral. 146 p.
- Favila, M. E. 1993. Some ecological factors affecting the life-style of *Canthon cyanellus cyanellus* (Coleoptera Scarabaeidae): an experimental approach. *Ethology Ecology & Evolution*. 5:319-328.
- Favila, M. E. y A. Díaz. 1996. *Canthon cyanellus cyanellus* (Coleoptera: Scarabaeidae) makes a nest in the field with several brood balls. *The Coleopterists Bulletin*. 50 (1):56-60.
- Favila, M. y A. Díaz. 1997a. Los escarabajos coprófagos y necrófagos de Los Tuxtlas. En: E. González Soriano, R. Dirzo y R. Vogt (Eds.) *Historia natural de Los Tuxtlas*. U.N.A.M. pp. 383-384.
- Favila, M. E. y A. Díaz. 1997b. *Canthon cyanellus cyanellus* (Escarabajo rodador, Escarabajo pelotero). En: E. González Soriano, R. Dirzo y R. Vogt (Eds.) *Historia natural de Los Tuxtlas*. U.N.A.M. pp. 319-321.
- Gill, B. D. 1991. Dung beetle in tropical american forest. En: I. Hanski y Y. Cambefort (Eds.) *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. pp. 211-229.
- Gómez-Pompa, A. 1985. El futuro de la ecología tropical. En: A. Gómez-Pompa y S. del Amo R. (Eds.) *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Volumen II. México. pp. 395-400.

- Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yañes y S. Guevara. 1972. The tropical rain forest: A nonrenewable resource. *Science*. 177: 762-765.
- Guevara, S. y J. Laborde 1998. Historia del paisaje de la sierra de Los Tuxtlas, Veracruz, México. En: F. Díaz-Pineda, J.M. de Miguel y M.A. Casado (Eds.) *La diversidad biológica y la cultura rural en la base de la gestión ambiental del desarrollo*. Universidad Complutense de Madrid, España (en prensa).
- Guevara, S., J. Laborde, D. Liesenfeld y O. Barrera. 1997. Potreros y Ganadería. En: E. González Soriano, R. Dirzo y R. Vogt (Eds.) *Historia natural de Los Tuxtlas*. UNAM pp. 44-58
- Halffter, G. 1977. Evolution of nidification in the Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Quaestiones Entomologicae* 13: 231-253.
- Halffter, G. 1991. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*. 82: 195-238.
- Halffter, G. y E. G. Matthews. 1966. The natural history of dung beetle of the Subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana*. 12-14: 1-312.
- Halffter, G. y W. D. Edmonds. 1982. The nesting behavior of dung beetle (Scarabaeinae). An evolutive and ecological approach. Publ. 10. Instituto de Ecología, México. 176 p.
- Halffter, G., V. Halffter et C. Huerta. 1983. Comportement sexuel et nidification chez *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte. *Bulletin de la Société Entomologique de France*. 88: 585-594.
- Halffter, G., M. E. Favila y V. Halffter. 1992. A comparative study of the structure of the scarab guild in mexican tropical rain forest and derived ecosystems. *Folia Entomológica Mexicana*. 84: 131-156.
- Hanski, I. 1989. Dung beetle. En: Lieth, H. y M.J.A. Werger (Eds.) *Tropical Rain forest ecosystems: biogeographical and ecological studies*. Ecosystems of the world 14B. Elsevier. pp. 489-511.

- Hanski, I, y Y. Cambefort. 1991. Competition in dung beetle. En: I. Hanski y Y. Cambefort (Eds.) *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. pp. 305-329.
- Hanski, Y. y J. Krikken. 1991. Dung beetle in tropical forest in South-East Asia. En: I. Hanski y Y. Cambefort (Eds.) *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. pp. 179-197.
- Howden, H.F. y V.G. Neails. 1975. Effects of clearing in a tropical rain forest on the composition of the coprophagous scarab beetle fauna (Coleoptera). *Biotropica*. 7(2): 77-83.
- Howden, H. F. y O. P. Young. 1981. Panamian Scarabaeinae: taxonomy, distribution, and habits (Coleoptera; Scarabaeidae). *Contributions of American Entomology Institute*. 18: 1-204.
- Kim, K. 1993. Biodiversity, conservation and inventory: why insects matter. *Biodiversity and Conservation*. 2:191-214.
- Klein, B. C. 1989. Effects of forest fragmentation and dung carrion beetle communities in Central Amazonia. *Ecology*. 70 (6): 1715-1725.
- Klemperer, H.G. 1983. The evolution of parental behaviour in Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae): an experimental approach. *Ecological Entomology*. 8: 49-59.
- Krebs, J.R. 1978. Optimal Foraging: decision rules for predators. En: J.R. Krebs y N.B. Davies (Eds.) *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Blackwell Scientific Publications. pp. 23-63.
- Kohlmann, B. 1991. Dung beetle in subtropical north america. En: I. Hanski y Y. Cambefort (Eds.) *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. pp. 116-132.
- Kohlmann, B. 1994. A preliminary study of invasion and dispersal of *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) in Mexico (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Acta Zoológica Mexicana*. 61: 35-42.
- Lovejoy, T.E., R.O. Bierregaard Jr., A.B. Rylands, J.R. Malcolm, C.E. Quintela, L.H. Harper, K.S. Brown Jr., A.H. Powell, J.V.N. Powell, H.O.R. Shubart y M.B. Hays. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments: En: *Conservation Biology. The science of scarcity and diversity*. M. E. Soulé (Ed.) SINAUER, Sunderland, Mass. pp. 257-285.

- Ludwig, A.J. y J.F. Reynolds. 1988. *Statistical Ecology. A primer on methods and computing.* John Wiley & Sons. 337 p.
- MacArthur, R. 1972. *Geographical Ecology. Patterns in the Distribution of Species.* Harper and Row, Publishers, Inc. 269 p.
- Martínez, I. 1992. L'activité ovarienne pendant la vie imaginaire chez deux espèces de *Canthon* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bollettino del Museo regionale di Scienze naturali. Torino.* Vol.10 (2):367-386.
- Morón, M.A. 1979. Fauna de Coleópteros lamellicornios de la Estación de Biología tropical Los Tuxtlas, Veracruz, UNAM, México. *Anales del Instituto de Biología. UNAM, México.* 50 ser. Zoología (1): 375-454.
- Morón, M.A. y J. Blackaller. 1997. Melolonthidae y Scarabaeidae. En: E. González Soriano, R. Dirzo y R. Vogt (Eds.) *Historia natural de Los Tuxtlas.* U.N.A.M. pp. 227-234.
- Pluot-Sigwalt D. 1988. Le système de glandes tégumentaires des Scarabaeidae rouleurs, particulièrement chez deux espèces de *Canthon* (Coleoptera). *Folia Entomológica Mexicana.* 74:79-108.
- Pluot-Sigwalt, D. 1991. Le système glandulaire abdominal des Coléoptères coprophages Scarabaeidae: ses tendances évolutives et ses relations avec la nidification. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.).* 27:205-229..
- Pluot-Sigwalt, D. 1994. Le système des glandes tégumentaires chez les Coléoptères coprophages Scarabaeidae. Sa diversité. Sa signification fonctionnelle en relation avec les comportements et la nidification. Tesis doctoral. L'École Pratique des Hautes Etudes Sciences de la vie et de la terre. France. 271 p.
- Rugon, D. y C. Rugon. 1991. Dung beetle of the Sahel region. En: I. Hanski y Y. Cambefort (Eds.) *Dung beetle ecology.* Princeton University Press. pp. 230-241.
- Sato, H. y M. Imamori. 1986a. Production of two brood pearls from one dung ball in African ball-roller, *Scarabaeus aegyptiorum* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Kontyú.* 54(3): 381-385.

- Sato, H. y M. Imamori. 1986b. Nidification of an African ball-rolling scarab, *Scarabaeus platinotus* Bates (Coleoptera, Scarabaeidae). *Kontyú*. 64:203-207.
- Sato, H. y M. Imamori. 1987. Nesting behaviour of a subsocial African ball-roller *Kheper platynotus* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*. 12: 415-425.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1981. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. W. H. Freeman and Company. 859 p.
- Soto, M. y L. Gama. 1997. Climas. En: E. González Soriano, R. Dirzo y R. Vogt (Eds.) *Historia natural de Los Tuxtlas*. U.N.A.M. pp. 7-23.
- Tribe, G.D. 1975. Pheromone release by dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae). *South African Journal of Science*. 71: 277-278.
- Tyndale-Biscoe, M. 1978. Physiological age-grading in females of the dung beetle *Euoniticellus intermedius* (Reiche) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bulletin of entomological Research*. 68: 207-217.
- Tyndale-Biscoe, M. 1983. Effects of ovarian condition on nesting behaviour in a brood-caring dung beetle, *Copris diversus* Watherhouse (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bulletin of entomological Research*. 73:45-52.
- Tyndale-Biscoe, M. 1984. Age-grading methods in adult insects: a review. *Bulletin of entomological Research*. 74: 341-377.
- Tyndale-Biscoe, M. 1988. The phenology of *Onitis alexis* (Coleoptera: Scarabaeidae) in the Araluen Valley: Survival in a marginal enviromental. *Australian Journal of Ecology*. 13:431-443.
- Tyndale-Biscoe, M. y J.A.L. Watson. 1977. Extra-ovariolar egg resorption in a dung beetle, *Euoniticellus intermedius*. *Journal of Insect Physiology*. 23: 11-63-1167.
- Villalobos, J. F., A. Díaz y M. Favila. 1998. Two species of *Canthon* Hoffmannsegg (Coleoptera: Scarabaeidae) feed on dead and live invertebrates. *The Coleopterists Bulletin* (en prensa).

- Whitmore, T. C. 1991. Tropical rain forest dynamics and its implications for management. En: A. Gómez-Pompa, T. C. Whitmore y M. Hadley (Eds.) *Rain forest regeneration and management*. UNESCO y The Parthenon Publishing Group. pp. 67-89.
- Zug, G. R. 1993. *Herpetology. An introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic Press, Inc. 527 p.