



ESPECIALIDAD EN METODOS ESTADISTICOS

FACULTAD DE ESTADISTICA E INFORMATICA
UNIVERSIDAD VERACRUZANA

DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA DEL
GREMIO SCARABAEINAE
(INSECTA: COLEOPTERA) EN UNA
SELVA BAJA CADUCIFOLIA EN
JALCOMULCO, VERACRUZ.

Trabajo recepcional que como requisito
parcial para obtener el diploma de esta
especialidad presenta:

LUCRECIA ARELLANO GAMEZ

Tutor Académico:
Dr. Manuel Martínez Morales.

Xalapa, Ver., Diciembre de 1995

DATOS DEL AUTOR: Lucrecia Arellano Gámez, nació en México, D. F. en 1965. En 1983 ingresó a la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México. Obtuvo el título de Biólogo en 1992 con la tesis titulada: "Distribución y Abundancia de Scarabaeidae y Silphidae (Insecta: Coleoptera) en un transecto altitudinal en el estado de Veracruz". En 1989 se traslada a la Cd. de Xalapa, y se integra al Instituto de Ecología, A. C. primero como tesista y después formando parte de diversos proyectos de investigación básica en Ecología y Biogeografía de Scarabaeidae y Silphidae. Paralelo a esto ha sido becaria del Sistema Nacional de Investigadores como Ayudante de Investigador nivel III de 1991 a 1993 y durante 1995.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Manuel Martínez, mi tutor académico, por las sugerencias proporcionadas para la realización de este trabajo, por su paciencia y asesoría constante.

Al Dr. Gonzalo Halffter y al Dr. Mario E. Favila C., por haberme apoyado para la realización de esta especialidad, por su consejo y orientación durante todos estos años. Gracias a ambos, porque con su experiencia y conocimientos han sido muy importantes en mi formación como investigadora.

POR EL COMITE ACADEMICO:



Lic. Claudio Rafael Castro López

Lic. Sergio Hernández González



Dr. Mario Miguel Ojeda Ramírez

TUTOR:



Dr. Manuel Martínez Morales

ESTE TRABAJO SE LLEVO A CABO DENTRO DEL DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA Y COMPORTAMIENTO ANIMAL DEL INSTITUTO DE ECOLOGIA, A. C. EN XALAPA, VER., COMO UNA CONTRIBUCION AL PROYECTO "PARAMETROS PARA MEDIR LA BIODIVERSIDAD Y SU CAMBIO. ANALISIS ECOLOGICO Y BIOGEOGRAFICO (FB091/P168/94) APOYADO POR LA COMISION NACIONAL PARA EL CONOCIMIENTO Y USO DE LA BIODIVERSIDAD .

CONTENIDO

| | PAGS |
|--|-----------|
| RESUMEN | |
| INTRODUCCION..... | 1 |
| OBJETIVO..... | 3 |
| ESCENARIO GEOGRAFICO..... | 3 |
| <i>1. Caracterización de la zona estudiada.....</i> | <i>5</i> |
| METODOLOGIA | |
| <i>1. Metodología de muestreo.....</i> | <i>6</i> |
| <i>a. Métodos de captura.....</i> | <i>6</i> |
| <i>b. Rarefacción.....</i> | <i>7</i> |
| <i>2. Metodología de análisis.....</i> | <i>7</i> |
| <i>a. Los componentes de la diversidad.....</i> | <i>7</i> |
| <i>b. La Medida de Desigualdad de Theil y la Razón</i> <i>de Concentración de Lorenz.....</i> | <i>11</i> |
| <i>c. Estructura del gremio Scarabaeinae.....</i> | <i>15</i> |
| RESULTADOS | |
| <i>1. Variaciones estacionales de la diversidad.....</i> | <i>18</i> |
| <i>2. Cambios en la estructura del gremio Scarabaeinae en función de la</i> <i>época del año.....</i> | <i>24</i> |
| <i>3. Fenología.....</i> | <i>25</i> |
| DISCUSION Y CONCLUSIONES..... | 26 |
| <i>1. Diversidad y estructura del gremio Scarabaeinae.....</i> | <i>26</i> |
| <i>2. Métodos usados en el análisis de la diversidad.....</i> | <i>27</i> |
| REFERENCIAS..... | 30 |
| APENDICES | |
| <i>1. Estadísticas descriptivas. Distribución de los pesos</i> <i>de las especies.....</i> | <i>36</i> |
| <i>2. Ajuste de la distribución gamma a la distribución de</i> <i>los pesos de las especies.....</i> | <i>37</i> |

INDICE DE FIGURAS Y TABLAS

| | PAG. |
|----------------|--|
| Fig. 1 | Localización de la zona de estudio..... 4 |
| Fig. 2 | Tamperatura y precipitación mensual promedio en Jalcomulco, Veracruz..... 5 |
| Fig. 3 | Representación de las relaciones de dominancia-diversidad de escarabajos colectados en la zona de estudio en función de la época del año. a). Tomando en cuenta la abundancia relativa. b) Usando la biomasa..... 21 |
| Fig. 4 | Segregación de nichos ecológicos del gremio Scarabaeinae en una selva baja en Jalcomulco, Veracruz; durante la temporada húmeda y seca 1990. a) Preferencias alimentarias. b) Relocalización del alimento. c) Segregación temporal..... 24 |
| Fig. 5 | Fenología de las dos especies más importantes de la selva baja ubicada en Jalcomulco, Ver..... 25 |
| Tabla 1 | Especies colectadas en Jalcomulco, Ver., durante la temporada de lluvias y la estación seca de 1990..... 19 |
| Tabla 2 | Variaciones estacionales en la diversidad, en una selva baja en Jalcomulco, Ver. a) Tomando en cuenta la abundancia. b) Usando la Biomasa..... 20 |
| Tabla 3 | Especies colectadas en la temporada de lluvias en Jalcomulco, Ver., en trampas convencionales..... 22 |
| Tabla 4 | Especies colectadas en la temporada seca en Jalcomulco, Ver., en trampas convencionales..... 23 |

RESUMEN

En este trabajo se comparan, en una selva baja situada en Jalcomulco, Veracruz; la diversidad y estructura del gremio Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) en la temporada de lluvias y la estación seca de 1990. Para describir la distribución de la biomasa de los Scarabaeinae se utilizan por primera vez dos medidas de desigualdad, comunmente usadas en Economía: La medida de desigualdad de Thiel y la razón de concentración de Lorenz. Los resultados obtenidos indican que la zona que estudiamos es una selva modificada por el hombre, que sin embargo conserva cierta diversidad, comparándole con otras comunidades semejantes. Además es significativamente estacional, habiéndose diferencias en el gremio Scarabaeinae en su composición, su diversidad y estructura para ambas temporadas.

INTRODUCCION

El estiércol es un medio sumamente rico en nutrientes gracias a la acción de los microorganismos que habitan en él. Es un microambiente que genera una serie de presiones selectivas sobre las especies que lo colonizan. Se le considera como un recurso efímero, porque su capacidad de atracción y sus posibilidades de uso se pierden rápidamente, cuando se forma una cubierta seca en respuesta a la pérdida de humedad. Su distribución es discontinua en el espacio y en el tiempo (Halffter y Edmonds, 1982, Hanski y Cambefort, 1991) .

Los estudios en torno a la fauna que habita o utiliza como recurso el excremento han sido de muy variada índole y su número cuantioso y creciente, sobre todo en las dos últimas décadas. Los primeros trabajos cuya temática se relaciona con la coprofauna, datan de finales del siglo pasado y comienzos del presente. En la mayoría de los casos no pasaban de ser meros inventarios de la fauna que habitaba excrementos de diferente procedencia. Destacan los estudios de Fabre (1897) sobre comportamiento y de diferentes autores rusos poco conocidos, los cuales abordaron temas como la competencia larvaria, el comportamiento o la sucesión (Portchinsky, 1885; Bogdanov, 1901).

En los años treinta se estudian con frecuencia los ciclos vitales de bastante especies de dípteros (Hafez, 1939; Hamer, 1941). Durante las siguientes dos décadas se publican trabajos que tratan sobre temas que, como la microsucesión en el excremento o la variación en la estructura de la comunidad coprófila según diferentes condiciones micro y macroclimáticas, requieren un profundo conocimiento faunístico previo. Sobresalen en este sentido los trabajos de Mohr (1943), Goljan (1953), Laurence (1954) y más tarde Landin (1961). Por su parte Halffter (1959) recopila exhaustivamente información sobre hábitos comportamentales, importancia médica y veterinaria, preferencias de hábitat, etc, de las especies de Scarabaeoidea, la familia de insectos más ligada al excremento, tanto funcionalmente como numéricamente. Así se publican durante este período de tiempo trabajos que no sólo

profundizan en el conocimiento faunístico, fenológico y corológico de algunos grupos, sino que abren nuevas vías de investigación en campos como la etología y la ecología de comunidades. Por otra parte, Ritcher (1969) y Zunino (1979 y 1983) han incidido sobre algunas características de la morfología externa e interna del grupo; mejorando notablemente nuestro conocimiento sobre su filogenia, su adaptación a diferentes condiciones ambientales y su distribución mundial.

A partir de los años sesenta, y con el trabajo de Halffter y Matthews (1966) orientado hacia la investigación de los patrones comportamentales de Scarabaeidae, así como a aspectos ecológicos descriptivos, se inicia una línea de investigación tendente a conocer la etología y biología del grupo, línea que continúa hasta el presente y por numerosas investigaciones (Halffter, 1977; Halffter y Edmonds, 1979, 1982; Klemperer, 1982).

Una segunda corriente de estudio podemos considerar que empieza con el trabajo de Bornemissza (1960), y se desarrolla con vigor en los años 70, prosiguiendo con igual auge en la actualidad. Nos estamos refiriendo a los estudios encaminados a la introducción de especies exóticas para compensar la acumulación de estiércol derivada de la introducción o aumento de ganado vacuno. Así se desarrollan toda una serie de investigaciones realizadas fundamentalmente en Australia (Bornemissza, 1976) y Estados Unidos (Fincher, 1981), con el propósito común de evaluar la contribución de diferentes especies de coleópteros en el control de diversas plagas de nemátodos y dípteros, así como en el mejoramiento de pastizales.

A partir de los años 60 surge también otra corriente de estudio, que podríamos denominar de "comprensión ecológica". Diferentes estudios, fundamentalmente de autores norte y centroeuropeos (Desiere, 1974; Hanski, 1983), abordan aspectos ecológicos tales como la microsucesión en excrementos, los patrones de distribución a diferentes escalas o el reparto de los recursos según diferentes dimensiones o variables. El principal exponente de esta tendencia es I. Hanski, que ha realizado en 1989, una revisión de todos los trabajos de ecología de los escarabajos a nivel mundial.

En México, desde 1959, se han realizado trabajos importantes de la Ecología de los escarabajos del estiércol (García Real, 1991; Arellano, 1992; Martín Píera y Lobo, 1993; Montes de Oca, 1994; Montes de Oca y Halffter, 1995; García Real, 1995), así como de su utilidad en estudios sobre Biodiversidad como grupo parámetro (Halffter et al, 1992; Halffter y Favila, 1993). La mayoría de estas investigaciones han sido efectuadas en el estado de Jalisco, en la reserva de la Biósfera de Manantlán y en el estado de Veracruz, debido a que estas regiones cuentan con un mosaico de condiciones climáticas, edáficas, geológicas y fisiográficas heterogéneas que permiten el establecimiento de comunidades naturales muy diversas. Con este trabajo se pretende continuar con estas líneas de investigación, realizando un estudio sobre la diversidad y estructura del gremio de los escarabajos del estiércol en una localidad veracruzana.

OBJETIVO

- Conocer los cambios en la diversidad y estructura del gremio de los escarabajos coprófagos y necrófagos en una selva baja caducifolia de Jalcomulco, Veracruz, durante la temporada de lluvias y la temporada seca de 1990.

ESCENARIO GEOGRAFICO

La región de Jalcomulco se encuentra en las estribaciones de la parte oriental del Cofre de Perote, en la parte central del estado de Veracruz, entre los 19°18'-19°27' Lat. norte y los 96°41'-96°5 1' Long. Oeste (Fig. 1). Topográficamente está formada por pequeñas sierras con afloramientos de roca caliza, presentando también barrancas profundas, en la cuenca del río de Los Pescados.

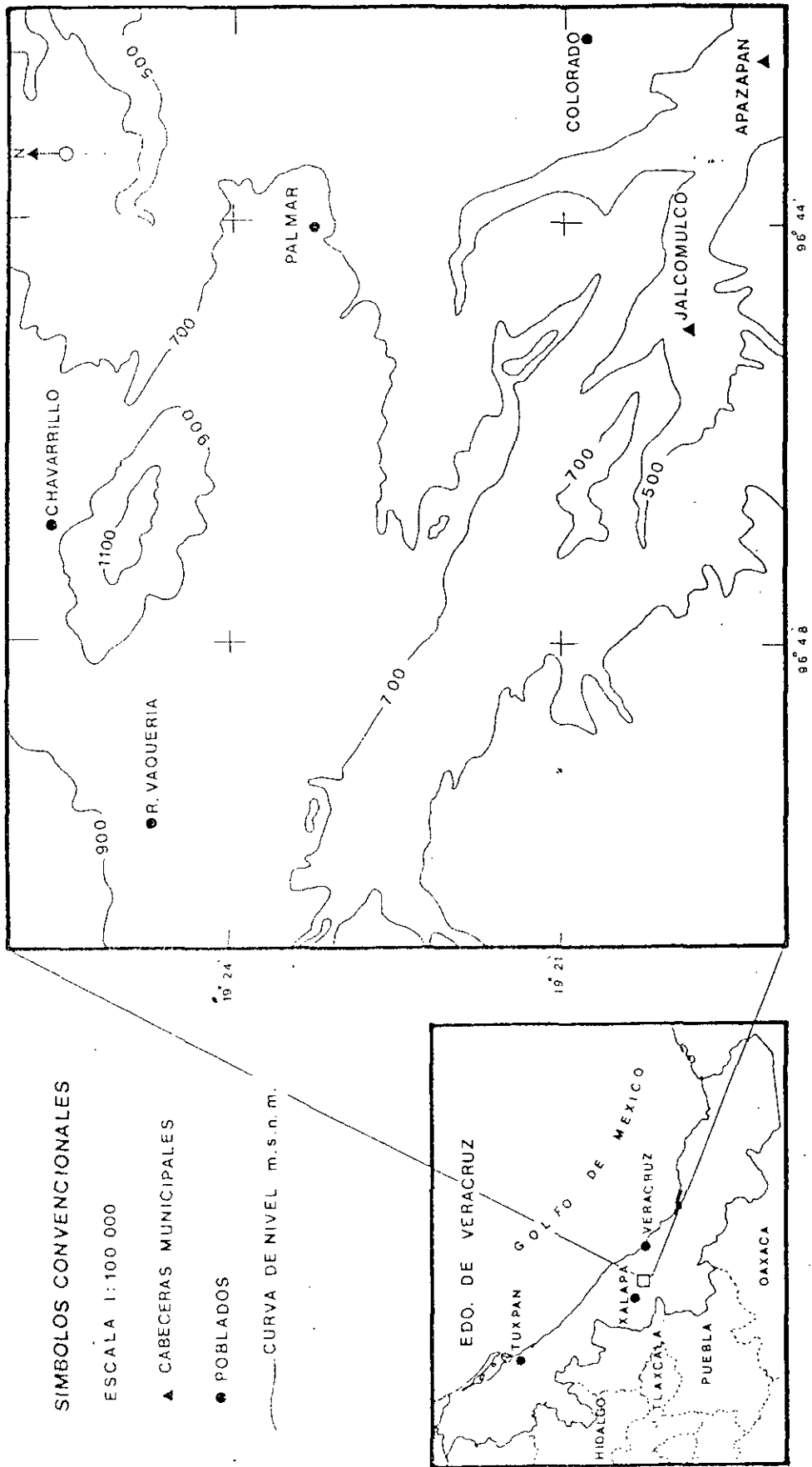


Fig. 1. Localización del área de estudio en el estado de Veracruz. Tomado de los mapas 101 y 102 de la Flora de Veracruz

1. Caracterización de la zona muestreada:

Altitud: 450 m.

Vegetación predominante: Acahuals de Bosque Tropical Caducifolio (Rzedowsky, 1986). *Estructura:* Componentes arbóreos de 4 a 15 m. Pérdida de las hojas de muchas de sus especies por períodos de seis meses. Estrato herbáceo abundante en la época de lluvia y escaso en la temporada seca. Bejucos y especies suculentas frecuentes.

Cultivos dominantes: caña de azúcar, mango, café, maíz y pastizales inducidos (Castillo, 1985).

Suelos: Derivados de roca madre caliza, negro-arcillosos, someros, drenaje superficial fuerte: rendzinas y vertisoles. Terrenos de laderas y acantilados pedregosos (Geissert y Rossignol, 1987).

Clima: Aw 1'(i) g. Cálido subhúmedo con lluvias en verano (García, 1981). De junio a septiembre se presenta la temporada de lluvias y los meses restantes en el año representan la época seca (Fig. 2). Para el año de 1990 la temperatura media anual fue de 24.5°C y la precipitación total anual de 1107.5 mm.

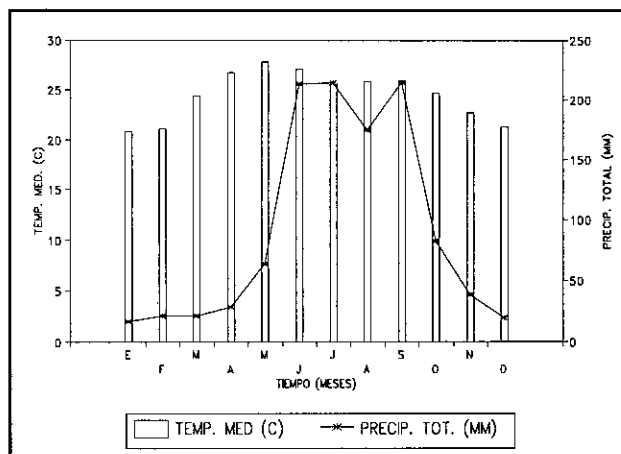


Fig. 2. Temperatura y precipitación mensual promedio en Jalcomulco, Veracruz.

METODOLOGIA

1. Metodología de muestreo

Población de referencia: Los escarabajos del estiércol de las selvas bajas caducifolias de Jalcomulco, Ver.

Población de muestreo: Los escarabajos del estiércol de la selva baja caducifolia ubicada en el km 1.5 del camino Jalcomulco-Apazapan.

Muestra: Los escarabajos del estiércol que son capturados usando los dos tipos de trampa, en la temporada húmeda y seca de 1990.

Durante 1990 se colocaron mensualmente y al azar, dentro de la selva elegida, cinco necrotrampas y cinco coprotrampas convencionales, así como una NTP 80.

a. Métodos de captura

Las trampas convencionales son botes de 500 ml de capacidad enterrados a nivel del suelo, con aproximadamente 250 gr de tierra de campo, cebados con 50 g. de excremento humano (coprotrampas convencionales) o con la misma cantidad de pulpo (necrotrampas convencionales). A la tapa de cada bote se le hace una abertura triangular para que por allí salgan los volátiles del cebo y entren los insectos. Estas trampas permanecen un día y una noche en campo antes de ser retiradas.

Las necrotrampas permanentes (NTP-80) se mantienen durante aproximadamente 30 días antes de ser revisadas. Las NTP-80 difieren funcionalmente de las trampas convencionales en que en su interior tienen 500 ml de alcohol acidulado como conservador y en que el cebo no puede ser consumido por los insectos (Morón y Terrón, 1984). Al no poder consumir los coleópteros el alimento, éste dura más tiempo y la fauna capturada es muy heterogénea, presentándose carroñeros primarios, secundarios y otros.

b. Rarefacción

Para conocer el número de especies esperadas en muestras de tamaño estándar para las dos temporadas estudiadas, se hizo un análisis de rarefacción. Este análisis calcula el número de especies esperadas en una muestra al azar de tamaño n como la suma de las probabilidades de que cada especie sea incluida en la muestra. Su fórmula es, según Hurlbert, 1971:

$$E(S_n) = \sum_{i=1}^s \left\{ 1 - \left[\binom{N-n_i}{n} / \binom{N}{n} \right] \right\}$$

donde $E(S_n)$ es el número de especies esperadas en la muestra.

n = tamaño de la muestra estandarizada.

N = número total de individuos capturados en la muestra obtenida.

n_i = número de individuos de la i ésima especie en la muestra obtenida.

s = número total de especies.

Para realizar este análisis se utilizó el programa RAREFRAC. BAS de Ludwig y Reynolds, 1988. Los resultados se muestran en la Tabla 1, representados como $n!$.

2. Metodología de Análisis

a. Los componentes de la diversidad.

Se calcularon la riqueza específica y la diversidad específica (índice de Shannon y números de Hill) y la equidad (Relación modificada de Hill), por temporada. Usualmente los valores de los índices anteriores están basados en el número de individuos en cada categoría o especie, pero existe otra variable importante que puede sustituir a la abundancia: la biomasa. Por lo anterior, en este análisis se utilizaron

ambas variables, (obtenidas de las trampas convencionales o de 48 hrs). Además se ajustó una distribución gamma a la distribución de la biomasa de cada temporada, para tener una idea más completa sobre las relaciones especies-abundancia y sobre la diversidad en la comunidad.

Para calcular los valores de los componentes de la diversidad se utilizó el programa SPDIVERS de Ludwig y Reynolds (1988). Para realizar el ajuste de la distribución se usó el programa Gamma. Estimación de máxima verosimilitud y pruebas de bondad de ajuste para una distribución gamma de dos parámetros (elaborado por el Dr. Héctor Coronel Brizio).

Enseguida se presenta una pequeña síntesis sobre la interpretación, fórmulas e intervalos de valores, de las medidas de diversidad.

La manera más lógica de medir la complejidad de un ecosistema, es determinar la cantidad de elementos distintos que contiene. Es decir conocer el número de especies diferentes que hay en ese ecosistema. Un individuo en una comunidad pertenece a una de varias especies posibles. Así la información sobre la diversidad en una comunidad cualquiera se resume como un conjunto de especies, cada una de las cuales tiene un valor de abundancia que la caracteriza. Desde el punto de vista matemático este problema podemos visualizarlo como un vector integrado por los valores de abundancia o frecuencia relativa de cada una de las especies. Este problema estadístico en el que se quiere describir un conjunto en el que cada individuo puede pertenecer a una de varias categorías discretas (en nuestro caso especies) no es exclusivo de la Biología sino que es común en otras ciencias. Uno de los casos más comunes es el de los códigos alfabéticos, donde cada carácter debe necesariamente pertenecer a una letra del alfabeto. La teoría matemática que trata el estudio de la heterogeneidad en series con varios estados discretos se conoce como *Teoría de la Información*. Esta teoría es usada en Biología para medir la diversidad biológica, que es una expresión de la estructura de la comunidad (Halffter y Ezcurra, 1992).

La heterogeneidad de una serie de datos depende tanto del número de categorías, como de las abundancias de individuos que componen cada categoría. En

Ecología esto se traduce en que la diversidad en una comunidad tiene dos componentes (May, 1975; Taylor, 1978):

a) la riqueza específica: número total de especies

b) la equidad: distribución de las abundancias entre las especies.

Los siguientes índices tratan de incorporar los dos componentes de la diversidad en un sólo valor numérico:

Los Números de Hill, nos dan información sobre el número efectivo de especies presentes en una muestra y son fáciles de interpretar debido a que su valor está dado en número de especies. N_0 representa el número total de especies. N_1 el número de especies abundantes en la muestra y N_2 el número de especies muy abundantes en la muestra (Hill, 1973).

N_0 = número total de especies capturadas.

$N_1 = e^{H'}$

H' = índice de Shannon.

$N_2 = 1/\lambda$

Donde
$$\lambda = \sum_{i=1}^s p_i^2$$

λ es considerado como una medida de dominancia.

El índice de Shannon es muy popular y es una medida que se usa para predecir a que especie (categoría) pertenecerá un individuo escogido al azar. Sus valores van desde cero (cuando hay una sola especie en la comunidad) hasta el logaritmo de el número total de especies ($\ln s$) en casos de comunidades con máxima equidad. p_i mide la capacidad de cada especie para apropiarse de los recursos existentes (Shannon y Weaver, 1949).

$$H' = \sum_{i=1}^s (p_i \ln p_i)$$

Donde s = número total de especies en la muestra.

$$p_i = n_i/n$$

n_i = Número de individuos pertenecientes a la especie s en la muestra

n = Número total de individuos en la muestra.

La Relación Modificada de Hill nos dice cómo se distribuyen las abundancias entre las especies. Su valor va de cero a uno. Tiende a cero si una especie domina sobre las demás en la comunidad y tiende a uno cuando todas las especies en una muestra tienen la misma abundancia (Alatalo, 1981).

$$E_s = N_2^{-1}/N_1^{-1}$$

Donde N_1, N_2 (números de Hill)

Uno de los métodos de conocer la diversidad en una comunidad es a través de los modelos especies-abundancia. Estos se generan a partir de la observación de patrones característicos en datos del número de especies y sus abundancias relativas. Estos modelos utilizan toda la información que se ha obtenido de una comunidad y son una descripción matemática muy completa de los datos.

La diversidad de una comunidad puede ser descrita refiriéndonos al modelo que mejor se ajuste al patrón observado de abundancia de especies. Si se requiere de un sólo índice de diversidad, un sólo parámetro de una distribución apropiada puede ser usado.

Aunque los datos de abundancia de especies son frecuentemente descritos por una o más familias de distribuciones, la diversidad es usualmente examinada en relación a cuatro modelos, los cuales tienen una forma característica en

los gráficos de rango especies-abundancia (Magurran, 1988):

- a. Lognormal (para comunidades con muchas especies). Curva sigmoide.
- b. Distribución Mc Arthur "Broken - Stick" (para comunidades donde la distribución de la abundancia de las especies es equilibrada). Curva aplanada
- c. Series geométricas (para comunidades con una especie dominante y un ambiente riguroso o en estados primarios de sucesión) . Semejan a una línea recta con una pendiente fuerte.
- d. Series logarítmicas. Curva aproximadamente linear.

Si las abundancias de especies en una comunidad son medidas en escala continua (como la biomasa), en lugar de en una escala discreta, es apropiado usar la distribución gamma, en lugar de alguna de las cuatro distribuciones que mencionamos anteriormente (Pielou, 1975). Esta distribución puede usarse de distintas maneras. Si se aplica directamente a la descripción de la distribución observada de la biomasa, medida ésta en una escala al menos ordinal, entonces de los parámetros estimados de la distribución teórica, pueden obtenerse índices de diversidad y concentración que son independientes de las especies observadas y que pueden emplearse para caracterizar y comparar sitios, en distintas temporadas, como es el caso de este estudio. A continuación se presentan las definiciones de dos índices y la forma como pueden obtenerse a partir de la distribución gamma. Notamos que el índice de Theil es muy general y puede obtenerse para otras distribuciones distintas de la gamma. Este índice es simplemente una generalización del índice de Shannon para variables continuas con función de densidad conocida. Consideramos pertinente analizar el método para la obtención de estos índices así como su interpretación y comparación con otros indicadores, para establecer el rango y bondad de su aplicación.

b. La Medida de Desigualdad de Theil y la Razón de Concentración de Lorenz.

Se calcularon la medida de desigualdad de Theil, así como la razón de concentración de Lorenz como complemento de los índices de diversidad, mencionados

en el inciso a. Esto es con el afán de analizar de una manera conjunta dos variables que son importantes en el análisis de la diversidad en una comunidad: la abundancia relativa y la biomasa de las especies.

La Medida de Desigualdad de Theil y la Razón de Concentración de Lorenz, son usadas comúnmente en economía. Sin embargo son aplicables a diversidad biológica. Primero las definiremos y explicaremos cómo se utilizan en el análisis de la distribución del ingreso (I). Después comentaremos el por qué se emplearon en este contexto (II) y se describirá el proceso para calcularlas (III).

I) Existen varios modelos que se ajustan a la distribución del ingreso: la lognormal y la distribución gamma, entre otras (Salem y Mount, 1974). La distribución gamma con dos parámetros tiene una ventaja sobre la lognormal, sus parámetros son más fáciles de interpretar y pueden ser relacionados directamente a medidas de desigualdad y crecimiento poblacional.

Una distribución gamma de la familia tipo III de Pearson, puede ser definida como:

$$f(X, \alpha, \lambda) = \lambda^\alpha / \Gamma(\alpha) [x^{\alpha-1} e^{-\lambda x}] \quad (0 < x < \infty)$$

Donde α y λ son parámetros positivos y

$$\Gamma(\alpha) = \int_0^\infty t^{\alpha-1} e^{-t} dt \quad (\alpha > 0)$$

es la función gamma. Los parámetros estándar de localización, dispersión y asimetría pueden ser derivados en términos de α y λ (Pearson, 1948). De éstos parámetros sólo α está relacionado con medidas de desigualdad estándar.

Una de las medidas de desigualdad del ingreso, más ampliamente aceptadas en economía, es la razón de concentración de Lorenz. La razón de concentración es la razón del área entre la curva de Lorenz y la diagonal para el área

triangular completa bajo la diagonal.

Si el ingreso/familia es representado por X en:

$$fr(X, \alpha, \lambda) = \lambda/\Gamma(\alpha) [X^{\alpha-1} e^{-\lambda x}] \quad (1)$$

Entonces usando pasos similares a los seguidos por Aitchison y Brown (1969) para la distribución lognormal, la razón de concentración de Lorenz puede ser escrita como:

$$L\alpha = 2 B_{0.5}(\alpha, \alpha + 1) - 1 \quad (2)$$

donde $B_{0.5}(\alpha, \alpha + 1) - 1$ es la función beta incompleta.

Una medida alternativa de desigualdad, basada en la entropía de la distribución, ha sido propuesta por Theil (1967). Si la distribución del ingreso se representa por (1), la medida de desigualdad de Thiel puede ser escrita como:

$$I\alpha = \int_0^{\infty} \left[\frac{x}{E(x)} \right] \log \left[\frac{x}{E(x)} \right] f(x, \alpha, \lambda) dx \quad (3)$$

Recordando que la media $E(x) = \alpha/\lambda$ podemos simplificar (3) en

$$I\alpha = 1/\alpha + \psi(\alpha) - \log \alpha$$

donde $\psi(\alpha) = \Gamma'(\alpha)/\Gamma\alpha = d \log \Gamma(\alpha)/d\alpha$ es la función digamma

II) En el caso de la diversidad biológica podríamos pensar en la medida de desigualdad de Theil, como una manera de saber qué tan dispersa está la biomasa. En una comunidad con una distribución de la biomasa más equilibrada tendrá un valor menor que en una comunidad con alta dominancia. Hablando de la razón de concentración de Lorenz, podríamos interpretarlo como una medida de equidad y tendría valores mayores en una comunidad en equilibrio que en una con desigual distribución de la biomasa.

III) En seguida se describirán los pasos utilizados para obtener cada una de las dos medidas anteriores/temporada.

Medida de desigualdad de Theil

1) Se obtuvieron las estadísticas descriptivas para la distribución de los pesos/temporada, usando el programa STATA (ver Apéndice 1).

2) Se ajustó una distribución gamma a la distribución de la biomasa de cada temporada, para obtener el parámetro de forma (α); usando el programa Gamma. Estimación de máxima verosimilitud y pruebas de bondad de ajuste para una distribución gamma de dos parámetros (elaborado por el Dr. Héctor Coronel Brizio). Los resultados de este ajuste se presentan en el apéndice 2. Cabe mencionar que en este caso no se busca una bondad de ajuste sino sólo obtener el parámetro que está relacionado con las medidas de desigualdad (α).

3) Se calculó la función digamma. Usando las siguientes fórmulas:

$$a) \Gamma(1) = \int_0^{\infty} e^{-x} \ln x \, dx = -\gamma$$

donde $-\gamma$ es la constante de Euler (0.57721)

$$\psi(\alpha) = \Gamma'(\alpha)/\Gamma\alpha$$

$$\Gamma'(\alpha)/\Gamma\alpha = -\gamma + (1/1 - 1/x) + (1/2 - 1/x + 1) + \dots + (1/n - 1/x + n-1)$$

b) Se sustituyeron los valores obtenidos en

$$l \alpha = 1/\alpha + \psi(\alpha) - \log \alpha$$

Razón de concentración de Lorenz

1) Se ajustó una distribución gamma a la distribución de la biomasa de cada temporada, para obtener el parámetro de forma (α); usando el programa Gamma. Los resultados de este ajuste se presentan en el apéndice 2. Cabe mencionar que en este caso no se busca una bondad de ajuste sino solamente obtener el parámetro que está relacionado con las medidas de desigualdad (α).

2) Se buscó la relación de la distribución gamma con la distribución beta, debido a que las tablas encontradas no tenían el valor $B_{0.5}$ que se nos pide en la fórmula de la razón de concentración de Lorenz. Esta relación es la siguiente:

$$B(a, b) = \Gamma(a) \Gamma(b) / \Gamma(a+b)$$

3) Se obtuvo el valor de $I_x(a, b) = 1 - I_{1-x}(b, a)$, por medio de la expansión de series ($0 < x < 1$) en base a la fórmula:

$$I_x(a, b) = x^a (1-x)^b / a B(a, b) \left\{ 1 + \sum_{n=0}^{\infty} B(a+1, n+1) / b (a+b, n+1) x^{n+1} \right\}$$

4) Se sustituyeron los valores en $L\alpha = 2 [I_x(a, b)] - 1$

c. Estructura del gremio Scarabaeinae

Para conocer los cambios en la estructura del gremio de los escarabajos coprófagos y necrófagos en la selva baja de Jalcomulco, Veracruz, se realizaron por temporada, los siguientes análisis:

- 1) Se obtuvo la abundancia relativa de las especies y su rango de tamaños.
- 2) Se estimó la biomasa por especie (peso seco x número de individuos). El peso seco se obtuvo, colocando en una estufa, 10 individuos de cada especie colectada a 120°C durante 48 horas y pesándolos con una balanza analítica.
- 3) Se elaboraron curvas de abundancia-diversidad del log. de la abundancia relativa y biomasa de especies. Las curvas de abundancia-diversidad son una herramienta para examinar y resumir las relaciones entre la abundancia y el número de especies colectadas en una muestra proveniente de una comunidad. Se construyen graficando la abundancia de cada especie en orden de la más abundante a la menos abundante, lo que hace que emerjan patrones valiosos para interpretar la distribución de estas jerarquías en una comunidad. Los ecólogos han desarrollado muchas hipótesis para explicar estas relaciones de abundancia en términos del reparto de recursos, donde la abundancia de especies de alguna forma equivale a la porción del espacio del nicho ocupado por la especie. Aunque este método de gráficas es ampliamente usado en estudios de diversidad, la inspección de gráficos de rango de especies-abundancia no es una guía infalible del modelo que nos da la mejor descripción de los datos. Para estar seguros es necesario probar el ajuste matemáticamente.
- 4) Se hizo un análisis del reparto de los recursos ecológicos del gremio Scarabaeinae, tomando en cuenta:

a) la segregación alimentaria:

Proporción de generalistas: individuos que fueron colectados tanto en copro como en necrotrampas, en un porcentaje menor al 80% por tipo de trampa;

Proporción de especialistas: individuos que fueron colectados en el 80% de las ocasiones o más en uno de los dos tipos de cebo; en excremento (coprófagos estrictos) o en carroña (necrófagos estrictos);

b) las formas de relocalización del alimento (proporción de cavadores y rodadores),

c) la segregación temporal (proporción de especies nocturnas y diurnas).

Los datos sobre la actividad de cada especie se obtuvieron de observaciones realizadas en el campo por la autora.

La información proporcionada por las trampas NTP 80 sólo sirvió como complemento para el listado de especies de la localidad y consideraciones generales, como la rarefacción.

RESULTADOS

Comentarios generales

Durante todo el año se colectaron 628 escarabajos de 12 especies. En la temporada húmeda se colectaron el 71.97% del total de los individuos. Durante la estación seca, en cambio, sólo se capturaron 176 individuos (Tabla 1).

1. Variaciones estacionales en la diversidad

La riqueza específica fue semejante en ambas temporadas, sin embargo la diversidad y la equidad fueron mayores durante la estación seca (Tabla 2a), si tomamos en cuenta las abundancias relativas de las especies. Por otra parte si analizamos los datos de biomasa, se invierte lo anterior, la diversidad es mayor en las lluvias ($H' = 1.259$) con respecto a la temporada seca ($H' = 0.881$) y la equidad continúa siendo mayor durante la temporada seca (Tabla 2b).

Durante las lluvias hay dos especies dominantes ($N_2 = 1.74$), con respecto a su abundancia (*Canthon (Glaphyrocanton) leechi*) que representa un 74.71% del total colectado, seguida de *Uroxys boneti* con un 9.09% (Tabla 3). *Deltochilum gibbosum* es la especie con mayor biomasa. El intervalo de tamaños de los Scarabaeinae durante esta época del año fue de 3.14 a 23.20 mm.

En la estación seca no existe una dominancia con respecto a la abundancia, según los números de Hill, existen 5 especies que se pueden considerar muy abundantes en la muestra (Tabla 2a). *Deltochilum gibbosum* sigue siendo la especie con mayor biomasa. El intervalo de tamaños de los escarabajos en esta temporada del año fue de 3.14 a 24.51, más amplio que para las lluvias (Tabla 4).

TABLA 1

Especies colectadas en Jalcomulco, Ver., durante la estación de lluvias y la temporada seca de 1990.

| ESPECIE | LLUVIAS | | SECAS | | TOTAL |
|---|---------|--------|--------|--------|-------|
| | 48 HRS | NTP 80 | 48 HRS | NTP 80 | |
| <i>Onthophagus schaefferi</i> | 16 | 5 | 12 | 11 | 44 |
| <i>Onthophagus batesi</i> | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Onthophagus hoepfneri</i> | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 |
| <i>Dichotomius centralis</i> | 3 | 5 | 0 | 1 | 9 |
| <i>Uroxys boneti</i> | 25 | 0 | 11 | 0 | 36 |
| <i>Coprophanæus telamon</i> | 0 | 0 | 4 | 0 | 4 |
| <i>Phanaeus endymion</i> | 0 | 1 | 1 | 1 | 3 |
| <i>Sisyphus mexicanus</i> | 5 | 0 | 0 | 0 | 5 |
| <i>Deltochilum gibbosum</i> | 6 | 40 | 7 | 91 | 144 |
| <i>D. scabriusculum</i> | 0 | 5 | 0 | 0 | 5 |
| <i>Canthon (Canthon) cyanellus</i> | 14 | 107 | 0 | 10 | 131 |
| <i>Canthon (Glaphyrocanthon) leechi</i> | 206 | 13 | 16 | 9 | 244 |
| NO. DE ESPECIES | 7 | 8 | 7 | 6 | |
| NO. DE INDIVIDUOS | 275 | 177 | 53 | 123 | 628 |
| NO. TOTAL DE ESPECIES (INCLUYE LOS DOS TIPOS DE TRAMPA) | | 10 | | 9 | 12 |
| n! (INCLUYE LOS DOS TIPOS DE TRAMPA) | | 9 | | 8 | |
| NO. TOTAL DE INDIVIDUOS | | 452 | | 176 | 628 |

TABLA 2.

Variaciones estacionales en la diversidad, en una selva baja en Jalcomulco, Ver.*

2a. ABUNDANCIA

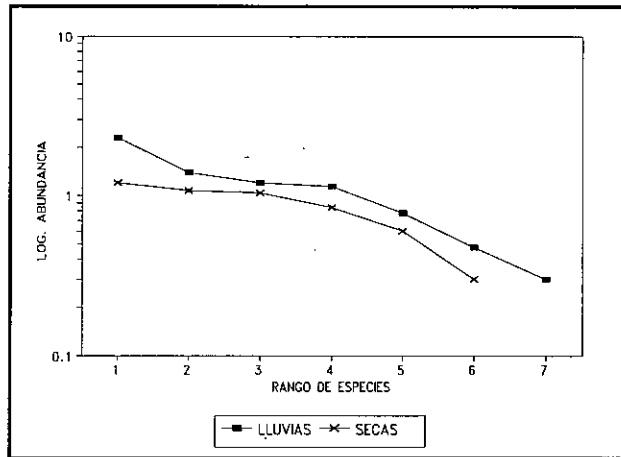
| ESTACION | N0 | λ | H' | N1 | N2 | E5 |
|----------|----|-----------|--------|-------|-------|-------|
| LLUVIAS | 7 | 0.5748 | 0.9571 | 2.604 | 1.739 | 0.461 |
| SECA | 7 | 0.1950 | 1.6900 | 5.390 | 5.120 | 0.938 |

2b. BIOMASA

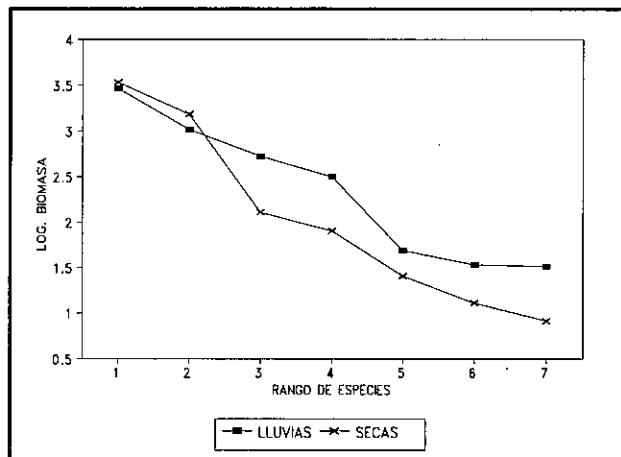
| ESTACION | N0 | λ | H' | N1 | N2 | E5 |
|----------|----|-----------|-------|-------|-------|-------|
| LLUVIAS | 7 | 0.374 | 1.259 | 3.525 | 2.676 | 0.662 |
| SECA | 7 | 0.495 | 0.881 | 2.412 | 2.019 | 0.722 |

* Sólo se tomaron en cuenta los datos de trampas de 48 hrs.

Las curvas de dominancia-diversidad basadas en las relaciones de abundancia, manifestaron una mayor equidad de especies en la temporada seca (Fig. 2a); invirtiéndose la relación en las curvas basadas en la biomasa (Fig. 2b).



a.



b.

Fig. 3. Representación de las relaciones de dominancia-diversidad de escarabajos colectados en la zona de estudio en función de la época del año. a) Tomando en cuenta el logaritmo de la abundancia relativa. b) Tomando en cuenta el logaritmo de la biomasa.

La medida de desigualdad de Theil (apéndice 2) fue mayor durante las lluvias (0.9973) lo que indicaría una menor equidad. Esto coincide con lo obtenido por medio de los índices de Hill, de Shannon y con la relación modificada de Hill. La razón de concentración de Lorenz fue mayor en la estación seca (0.3254).

TABLA 3

Especies colectadas en la temporada de lluvias en Jalcomulco, Ver., en trampas convencionales

| ESPECIE | NO. IND | ABUN. REL. (%) | TAMAÑO (mm) | PESO (mg) | BIOMASA (peso/hi) |
|------------------------------------|---------|-------------------|----------------|--------------|----------------------|
| <i>Canthon (G.) leechi</i> | 206 | 74.71 | 5.13 | 5.03 | 1036.18 |
| <i>Uroxys boneti</i> | 25 | 9.09 | 3.14 | 1.3 | 32.5 |
| <i>Onthophagus schaefferi</i> | 16 | 5.82 | 5.16 | 2.13 | 34.08 |
| <i>Canthon (Canthon) cyanellus</i> | 14 | 5.09 | 10.60 | 22.34 | 312.76 |
| <i>Deltochilum gibbosum</i> | 6 | 2.18 | 23.20 | 425.51 | 2553.06 |
| <i>Sisyphus mexicanus</i> | 5 | 1.81 | 8.79 | 24.23 | 121.15 |
| <i>Dichotomius centralis</i> | 3 | 1.09 | 18.80 | 175.77 | 527.31 |
| TOTALES | 275 | 100.0 | | | 4617.04 |

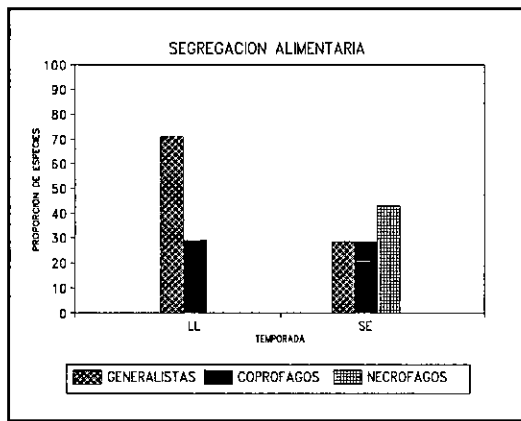
TABLA 4

Especies colectadas en la temporada seca en Jalcomulco, Ver., en trampas convencionales

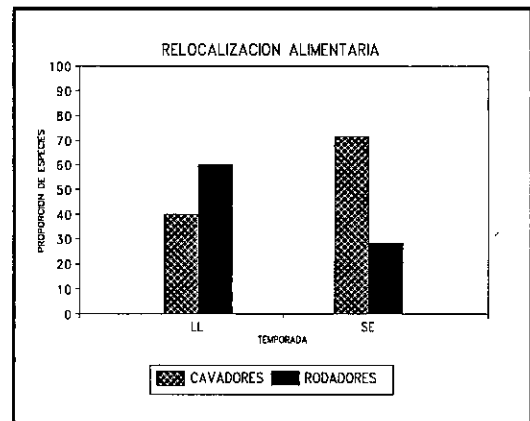
| ESPECIE | NI | AB. REL. % | TAMAÑO MM | PESO MG | BIOMASA PESO/NI |
|-----------------------------------|-----------|---------------|--------------|------------|--------------------|
| <i>Canthon (G.) leechi</i> | 16 | 30.19 | 5.13 | 5.03 | 80.48 |
| <i>Onthophagus schaefferi</i> | 12 | 22.64 | 5.16 | 2.13 | 25.56 |
| <i>Uroxys boneti</i> | 11 | 20.75 | 3.14 | 1.3 | 14.30 |
| <i>Delftochilum gibbosum</i> | 7 | 13.21 | 23.20 | 425.51 | 2978.57 |
| <i>Coprophanaeus telamon</i> | 4 | 7.55 | 24.51 | 381.35 | 1525.4 |
| <i>Onthophagus hoepfneri</i> | 2 | 3.77 | 5.23 | 4.05 | 8.1 |
| <i>Phanaeus endymion</i> | 1 | 1.89 | 15.59 | 127.99 | 127.99 |
| TOTALES | 53 | 100.0 | | | 4760.40 |

2. Cambios en la estructura del gremio Scarabaeinae en función de la época del año

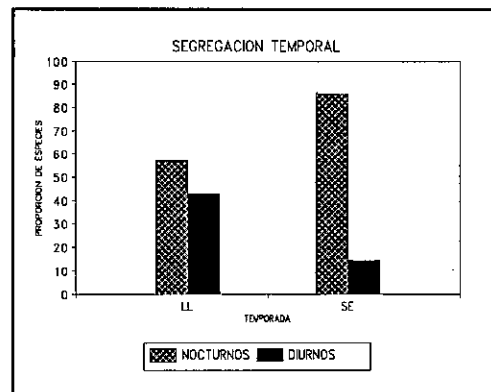
En relación con las preferencias alimentarias (Fig. 3a), en la temporada de lluvias dominaron los generalistas (71%), seguidos de los coprófagos (29%). Los necrófagos casi estuvieron ausentes. En la temporada seca, las proporciones se invirtieron y hubo más especies necrófagas (43%). Durante las lluvias predominaron los rodadores (60%) y en la época seca los cavadores (Fig 3b). En ambas temporadas hubo mayor número de especies nocturnas (Fig. 3c), dominando claramente en la temporada seca.



a.



b.



c.

Fig. 3. Segregación de nichos ecológicos del gremio Scarabaeinae en una selva baja en Jalcomulco, Ver. durante las temporadas húmeda y seca 1990.

3. Fenología

Se eligieron las dos especies más importantes del año, en cuanto a su abundancia y su biomasa, para analizar su fenología.

Canthon (Glaphyrocanton) leechi es la especie más abundante. Es una especie rodadora, diurna y coprófaga, característica de zonas abiertas. Es univoltina (Fig. 4). Su emergencia se presenta durante el mes de junio, al iniciarse la temporada de lluvias y en los meses más secos disminuye notablemente su presencia.

Deltochilum (Hybomidium) gibbosum sublaeve es la especie con mayor biomasa. Es una especie rodadora, necrófaga, nocturna, característica de bosques tropicales y subtropicales. Es bivoltina. Presenta dos picos de abundancia durante el año, uno en abril y otro en julio (Fig. 4)

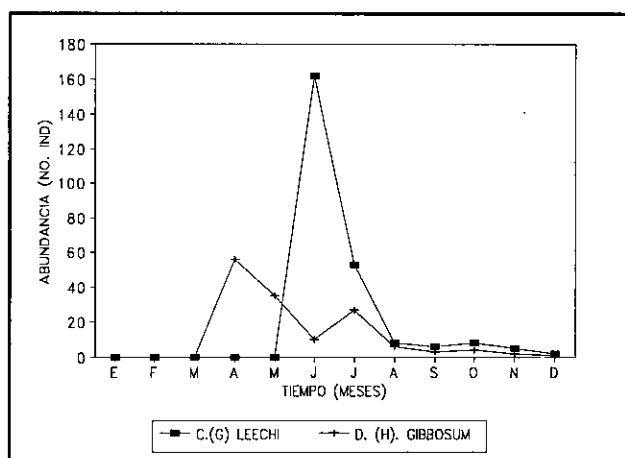


Fig. 4 . Fenología de las dos especies más importantes de la selva baja ubicada en Jalcomulco, Ver.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

1. Diversidad y estructura del gremio Scarabaeinae

La riqueza de especies fue semejante durante la estación húmeda y la seca, sin embargo, la diversidad y la equidad fueron mayores en la temporada seca. Esto está claramente relacionado con la dominancia en la temporada de lluvias de una sola especie de Scarabaeinae sobre otras poco representadas y uniformemente distribuidas (*Canthon (G.) leechi*). Esta especie se ve favorecida por la presencia de algunas áreas abiertas dentro de la selva, que ha sido fuertemente perturbada y por el aumento en la oferta de pequeños excrementos en la selva. En la temporada seca, en cambio, este recurso disminuye, aumentando la disponibilidad de cadáveres. Caswell (1976), propuso que en los bosques tropicales existe una menor equidad, debido a que la expansión de especialistas en los bosques tropicales incrementa la riqueza específica pero provoca la disminución en la distribución de las abundancias de los generalistas. En la selva baja aquí estudiada la proposición de Caswell se cumplió parcialmente, ya que durante las lluvias los generalistas dominaron el área y los especialistas estuvieron poco representados. La dominancia de los generalistas se debe a que la competencia intensa en este tipo de bosque, aunada a la baja disponibilidad de alimento, la mayor parte del año, dándoles ventajas sobre los especialistas (Cambefort, 1982). Sin embargo, en la estación seca los necrófagos estrictos (especialistas) fueron más abundantes que los generalistas y los coprófagos. Probablemente la alta insolación en la temporada seca provocó la rápida desecación del excremento y lo volvió menos atractivo para los escarabajos coprófagos, favoreciendo a los necrófagos.

En la selva estudiada, la pendiente y la profundidad del suelo, son un recurso limitante para el establecimiento de grandes cavadores; favoreciendo a los rodadores, que representan un 71.43% en las lluvias y un 57.14% en la temporada seca. *Canthon (G.) leechi* y *Deltochilum (H.) gibbosum sublaeve*, las dos especies

más importantes, por su abundancia y su biomasa en la selva, son rodadoras; tienen sus mayores abundancias en diferentes meses del año y sus hábitos son diferentes: la primera es diurna, coprófaga y univoltina y la segunda es nocturna, necrófaga y bivoltina. Esto puede considerarse como una de las estrategias del gremio Scarabaeinae que puede disminuir la competencia entre ellos.

En general se observó un cambio muy evidente en la estructura del gremio Scarabaeinae de la temporada lluviosa a la seca, con respecto a la segregación alimentaria y a la relocalización del alimento. Esto coincide con lo encontrado por Arellano (1992) en otra selva localizada en Paso del Toro, Ver. Las especies nocturnas se mantuvieron dominando durante todo el año. Esto se ha sido encontrado también en otros bosque tropicales (Africa: Cambefort, 1984; Borneo: Hanski, 1989; México: Halffter, Favila y Halffter, 1992).

En la selva estudiada el intervalo de tamaños fue de 3 a 27.64 mm aproximadamente. En algunas selvas altas mexicanas (Halffter, Favila y Halffter, 1992) y de Centroamérica (Peck y Howden, 1984) se obtuvieron valores similares, lo que sugiere una distribución por tamaños característica de los escarabajos de bosques tropicales.

Podemos concluir que la zona que estudiamos es una selva modificada por el hombre, que sin embargo conserva cierta diversidad, comparándole con otras comunidades semejantes. Además es significativamente estacional, habiéndose diferencias en el gremio Scarabaeinae en su composición, su diversidad y estructura del gremio, para ambas temporadas.

2. Métodos usados en el análisis de la diversidad.

Los índices de diversidad que utilizamos en este estudio (números de Hill, índice de Shannon), están íntimamente relacionados entre sí, ya que están basados en las abundancias proporcionales de las especies. Cuando se calcularon estas medidas puntuales con nuestros datos de número de individuos/especie y

biomasa/especie, los tres índices nos contaron la misma historia, que estamos ante una comunidad claramente estacional, en la que las relaciones dominancia-diversidad son diferentes para las dos estaciones del año y en la que existe una mayor equidad en la temporada seca que en la temporada húmeda.

Cuando quisimos tener un mayor conocimiento sobre las relaciones de dominancia-diversidad en la comunidad y sobre el reparto de los recursos; recurrimos a dos tipos de métodos: uno descriptivo (gráficos de rango de especies-abundancia y gráficos sobre la segregación del nicho ecológico) y otro inferencial (ajustar una distribución teórica a la distribución de la biomasa).

Los resultados del primer tipo de métodos, coincidieron con lo indicado por los índices de diversidad, pero además nos dieron a conocer cómo cambia la estructura del gremio Scarabaeinae, principalmente en lo que respecta a la segregación y relocalización del alimento, en las dos temporadas del año.

Cuando realizamos el ajuste a la distribución gamma, no tuvimos éxito. Una de las razones por las que el ajuste no fue bueno, es que se usaron valores promedio de los pesos secos por especie, lo que generó que los datos estuvieran muy agrupados y difícilmente podríamos ajustarles una distribución. Pensamos continuar buscando un modelo que se aproxime a la distribución verdadera de las biomásas, con parámetros que sean simples de interpretar, desde el punto de vista ecológico y que nos pueda dar información más específica sobre la diversidad y los patrones de reparto de los recursos en nuestra comunidad; sobre cuándo podríamos encontrar especies con biomásas muy grandes dominando o con biomásas muy pequeñas, etc.

Por otra parte, cuando usamos el parámetro α de la distribución gamma para calcular dos medidas complementarias en la descripción de la diversidad y distribución de la biomasa, tuvimos resultados satisfactorios, que coincidieron con lo obtenido por los métodos tradicionales; principalmente en lo que se refiere a la medida de desigualdad de Theil, ya que esta tiene la ventaja sobre la razón de concentración de Lorenz, que es muy general y puede obtenerse para otras

distribuciones distintas de la gamma. Este índice es simplemente una generalización del índice de Shannon para variables continuas con función de densidad conocida. A diferencia de otros métodos, los dos índices de diversidad y concentración que utilizamos, son independientes de las especies observadas.

REFERENCIAS

- ALATALO, R.V. 1981. Problems in the measurement of evenness in Ecology. *Oikos*, 37: 199-204.
- AITCHINSON, J. Y . J. A. C. BROWN. 1969. *The Lognormal distribution*. Cambridge. Cambridge University Press. 425 pp.
- ARELLANO G. L. 1992. *Distribución y Abundancia de Scarabaeinae y Silphidae (Insecta: Coleoptera) en un Transecto Altitudinal en el Estado de Veracruz, México*. Tesis de Licenciatura. 139 pp. UNAM. Facultad de Ciencias. México, D. F.
- BOGDANOV, E. A. 1901. Zur biologie der coprophaga. *Allg. Z. Ent.*, 6: 36-41.
- BORNEMISSZA, C. F. 1960. Could dung-eating improve our pastures? *J. Aust. Inst. Agric. Sci.*, 26: 54-56.
- BORNEMISSZA, C. F. 1976. The Australian dung beetle project 1965-1975
- CAMBEFORT, Y. 1982. Les coleópteres Scarabaeidae s. str. de Lamto; (Cote de Ivoire): Structure des peuplements et role dans l'exosysteme. *Annls. Soc. ent. Fr. (N.S.)* 18: 433-459.
- CAMBEFORT, Y. 1984. Dung Beetles. *in* Hanski, 1989. Reprinted from *Tropical Rain Forest Ecosystems*. ed by H. Lieth y M. J. Werger Elsevier Science Publishers B.V. Netherlands, Amsterdam. 489-511.
- CASWELL, H. 1976. Community structure: a neutral model analysis. *Ecol. Monogr.*, 46: 327-354.
- CASTILLO, C, G. 1985. *Integración de paisajes en la región de Jalcomulco, Veracruz*. Tesis Universidad Veracruzana. Facultad De Ciencias Biológicas. México. 125 pp.
- DESIERE, M. 1974. *Ecologie des coléopteres coprophiles en prairies paturées et en foret*. Tesis doctoral en Ciencias. Lieja. Facultad de Ciencias. 235 pp.
- FABRE, J. H. 1897. *Souvenirs Entomologiques*. V. París, Librairie Delagrave.

- FINCHER, G. T., STEWART, T. B. Y J. S. HUNTER. 1983. The 1981 distribution of *Onthophagus gazella* Fabricius from releases in Texas and *Onthophagus taurus* Schreber from an unknown release in Florida (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Coleop. Bull.*, 37: 159-163.
- GARCIA, E. 1981. Los Climas del Estado de Veracruz. *An. Inst. Biól. Univ. Nal. Autón. Méx. Ser. Botánica.*, 41 (1): 3-42.
- GARCIA REAL, E. 1991. *Abundancia y Distribución Altitudinal de los Escarabajos Coprófagos y Necrófagos en Cinco Tipos de Vegetación, en la Sierra de Manantlán*. Tesis de Licenciatura. 76 pp. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad de Guadalajara, México.
- GARCIA REAL, E. 1995. *Distribución altitudinal y abundancia de las especies coprófagas y necrófagas (Coleoptera: Scarabaeidae) a través de un gradiente altitudinal en la Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima*. México. Tesis para obtener el grado de Maestro en Ciencias. Centro de Entomología y Acarología. Colegio de Postgraduados.
- GEISSERT, D. y J. P. ROSSIGNOL. 1987. *La Morfoedafología en la ordenación de los paisajes rurales*. ORSTOM-INIREB. 83 pp.
- GOLJAN, A. 1953. Studies on Polish beetles of the *Onthophagus ovatus* (L.) group with some biological observations on coprophagous. *Ann. Mus. Zool. Polonici*, 15: 55-84.
- HAFEZ, M. 1939. Some ecological observations on the insect fauna of dung. *Bull. Soc. Fouad. Entomol.*, 23:241-387.
- HALFFTER, G. 1959. Etología y Paleontología de Scarabaeinae (Col. Scarabaeidae). *Ciencia (Mex.)*, 19(8-10):165-178.
- HALFFTER, G. 1977. Evolution of nidification in the Scarabaeinae. *Quaest. Entomol.*, 13: 231-253.
- HALFFTER, G. Y D. EDMONDS. 1979. Evolución de la nidificación y de la cooperación bisexual en Scarabaeinae. *Folia Entomol. Mex.*, 42: 13-20

- HALFFTER, G. Y D. EDMONDS. 1982. *The nesting behaviour of dung beetles (Scarabaeinae): an ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecología, México. 177 p.
- HALFFTER, G. y E. EZCURRA. 1992. ¿Qué es la Biodiversidad? in *In G. Halffter (Ed.). La Diversidad Biológica de Iberoamérica I*. p. 14. Instituto de Ecología A. C. Acta Zoologica Mexicana. Volumen Especial. Xalapa, Ver. México.
- HALFFTER, G. y M. E. FAVILA. 1993. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an Animal Group for Analysing, Inventoring and Monitoring Biodiversity in Tropical Rainforest and Modified Landscapes. *Biology International*, 27: 15-21.
- HALFFTER, G., V. HALFFTER y M. E. FAVILA. 1992. Comparative studies on the structure of scarab guilds in tropical rain forest. *Folia Entomol. Mex.* 84: 131-156
- HALFFTER, G. y E. G. MATTHEWS. 1966. The natural history of dung beetles of subfamily Scarabaeinae. *Folia Entomol. Mex.*, 12-14: 1-312.
- HALFFTER, G., M. E. FAVILA Y L. ARELLANO. 1995. Distribución altitudinal de Scarabaeidae y Silphidae (Insecta: Coleoptera) en un transecto del estado de Veracruz, México. *Elytron* (En prensa).
- HAMMER, O. 1941. Biological and ecological investigations of flies associated with pasturing cattle and their excrement. *Vidensk. Medd. Naturhist. Foren. Kovenhavn.*, 105:141-393.
- HANSKI, I. 1983. Distributional ecology and abundance of dung and carrion-feeding beetles (Scarabaeidae) in tropical rain forests in Sarawak, Borneo. *Acta Zool. Fenn.*, 167: 1-45.
- HANSKI, I. 1989. Dung beetles. In Lieth, H. y M. J. A. Wegner (Eds.). *Tropical Rain Forest Ecosystems*. Pp 489-511. Elsevier Science Publishers, Amsterdam.

- HANSKI, I. & CAMBEFORT. 1989. *Dung Beetles Ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- HANSKI, I. y J. KRIKKEN. 1991. Dung beetles in tropical forests in south-east Asia. *In* I. Hanski y Y. Cambefort (Eds.). *Dung Beetle Ecology*. Pp. 179-197. Princeton University Press, Princeton, N. J.
- HILL, M. O. 1973. Diversity and Evenness: A Unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54: 427-432.
- HOWDEN, H. 1975. Effects of clearing in a tropical rain forest on the composition of the coprophagous scarab beetle fauna (Coleoptera). *Biotropica*, 7 (2):77-83.
- HURLBERT, S. H. 1971. The non concept of species diversity: A critique and alternative parameters. *Ecology*, 52: 577-586
- INEGI. 1988. Síntesis Geográfica, Nomenclator y Anexo Cartográfico del Estado de Veracruz. 69 pp. México.
- KLEMPERER, H. G. 1982. Parental Behaviour in *Copris lunaris* (Coleoptera: Scarabaeidae): Care defence of brood balls and nest. *Ecol. Entomol.*, 7: 155-167.
- LANDIN, B. O. 1961. Ecological Studies of dung beetles. *Opuscula Entomol. Suppl.*, 19:1-228.
- LAURENCE, B. R. 1954. The Larval inhabitants of cow pats. *J. Anim. Ecol.*, 23: 234-260
- LOBO, J. M. y M. A. Morón. 1993. La modificación de las comunidades de coleópteros Melolonthidae y Scarabaeidae en dos áreas protegidas mexicanas tras dos décadas de estudios faunísticos: *G. it. Ent.*, 6: 391-406.
- LUDWIG, A.J. Y J. F. REYNOLDS. 1988. *Statistical Ecology. A Primer on methods and computing*. Ed. John Wiley y Sons. U.S.A. 337 pp.
- MAGURRAN, A. E. 1988. *Ecological Diversity and its measurement*. Croom Helm. London 177 pp.

- MARTIN-PIERA, F. y J. M. LOBO. 1993. Altitudinal distribution patterns of copro-
necrophage Scarabaeoidea (Coleoptera) in Veracruz, Mexico. *Coleopt.
Bull.*, 47 (4): 321-334.
- MAY, R. M. 1975. Patterns of species abundance and diversity. In: M. L. Cody y
J. M. Diamond (Eds.) *Ecology and Evolution of Communities*. Pp 81-
120. Belknap Press of Harvard Univ. Cambridge, U.S.A.
- MOHR, C. O. 1943. Cattle droppings as ecological units. *Ecol. Monogr.*, 13: 275-
309.
- MONTES DE OCA, E. y G. HALFFTER. 1995. Daily and seasonal activities of a guild
of the coprophagous burrowing beetle (Coleoptera, Scarabaeidae,
Scarabaeinae) in tropical grassland. *Tropical Zoology*, 8 (1): 159-180.
- MORON, M. A. Y R. TERRON, 1984. Distribución altitudinal de los insectos
necrófilos en la Sierra Norte de Hidalgo, México. *Acta Zool. Mex.*, 3:
47 pp.
- PEARSON, K. 1948. *Pearson's Early Statistical Papers*. Cambridge. Cambridge
University Press. 68 p.
- PECK, S. B. Y H. HOWDEN. 1984. Response of a dung beetle guild to different
sizes of dung bait in a Panamanian rain forest. *Biotropica.*, 16 (3):
235-238.
- PIELOU, E. C. 1975. *Ecological Diversity*. Wiley, New York, U. S. A. 325 pp.
- PORTCHINSY, I. 1885. Muscarum cadaverinarum stercoriarumque biologia
comparata. *Berl. Ent. Z.*, 31: 17-28.
- RITCHTER, P. O. 1969. Spiracles of adult Scarabaeoidea (Coleoptera) and their
phylogenetic significance. I. The abdominal spiracles. *Ann. Entomol.
Soc. Amer.*, 62: 869-880.
- RZEWDOWSKY, J. 1986. *Vegetación de México*. Limusa. México. 432 pp.
- SALEM, A. B. Z. Y T. D. MOUNT. 1974. A convenient descriptive model of income
distribution : the gamma density. *Econometrica*, 42(6): 1115-1127.

- SHANNON, C. E. Y W. WEAVER. 1949. The mathematical theory of communication. *Bell System Tech. J.*, 27:379-423; 623-656.
- TAYLOR, L. R. 1978. Bates, Williams, Hutchinson - a variety of diversities. In: L. A. Mound y N. Walbff (Eds.), *Diversity of Insect Faunas: 9th Symposium of the Royal Entomological Society*. Pp 1-18. Blackwell, Oxford, U. K.
- THEIL, H. 1967. *Economics of Information Theory*. Chicago. Rand Mc. Nally Press. 45 pp.
- VIRKKI, N. 1957. Structure of the testis follicle in relation to evolution in the Scarabaeidae (Coleoptera). *Can. J. Zool.*, 35:265-277.
- ZUNINO, M. 1979. Gruppi artificiali e gruppi naturali negli *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Boll. Mus. Zool. Univ. Torino*, 1:1-18.
- ZUNINO, M. 1983. Essai préliminaire sur l'évolution des armures geniitales des Scarabaeinae, par rapport a la taxonomie du groupe et a l'évolution du comportement de nidification. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 88 (7/8):531-542.

Apéndice 1.

Estadísticas descriptivas. Distribución del peso de las especies.

Salida programa STATA.

JALCOMULCO

TEMPORADA DE LLUVIAS

DISTRIBUCION DE PESOS DE LAS ESPECIES

PERCENTILES MINIMOS

| | | |
|-----|---|---------|
| 1% | 1 | 1 |
| 5% | 1 | 1 |
| 10% | 2 | 1 |
| 25% | 3 | 1 |
| 50% | 3 | |
| | | MAXIMOS |
| 75% | 3 | 7 |
| 90% | 3 | 7 |
| 95% | 4 | 7 |
| 99% | 7 | 7 |

| | |
|------------|--------|
| OBS | 272.0 |
| MEDIA | 2.9596 |
| DESV. EST. | 1.0102 |
| VARIANZA | 1.0205 |
| ASIMETRIA | 1.3504 |
| CURTOSIS | 9.0872 |

TEMPORADA SECA

PERCENTILES MINIMOS

| | | |
|-----|---|---------|
| 1% | 1 | 1 |
| 5% | 1 | 1 |
| 10% | 1 | 1 |
| 25% | 2 | 1 |
| 50% | 4 | |
| | | MAXIMOS |
| 75% | 4 | 7 |
| 90% | 7 | 7 |
| 95% | 7 | 7 |
| 99% | 7 | 7 |

| | |
|------------|-----------|
| OBS | 53.0 |
| MEDIA | 3.45283 |
| DESV. EST. | 2.024523 |
| VARIANZA | 4.098694 |
| ASIMETRIA | 0.4341143 |
| CURTOSIS | 2.024867 |

Apéndice 2.

Ajuste de la distribución gamma a la distribución de los pesos de las especies

Salida programa Gamma. Dr. Héctor Coronel B.

TEMPORADA DE LLUVIAS

**** EDF TESTS FOR THE GAMMA DISTRIBUTION ****

INPUT FILE..... biollu.dat

OUTPUT FILE..... biollu.sal

NUMBER OF OBSERVATIONS..... 272

OPTION: CASE 3. BOTH PARAMETERS ARE UNKNOWN

M.L.E. ESTIMATE OF THE SCALE PARAMETER: .3668

M.L.E. ESTIMATE OF THE SHAPE PARAMETER: 8.0694

MODE OF THE FITTED DISTRIBUTION : 2.5928

ANDERSON-DARLING STATISTIC A2 = 47.5002

CRAMER-VON MISES STATISTIC W2 = 10.1670

WATSON STATISTIC..... U2 = 10.0373

Apéndice 2

Ajuste de la distribución gamma a la distribución de los pesos de las especies

TEMPORADA SECA

**** EDF TESTS FOR THE GAMMA DISTRIBUTION ****

INPUT FILE..... biose.dat

OUTPUT FILE..... biose.sal

NUMBER OF OBSERVATIONS..... 53

OPTION: CASE 3. BOTH PARAMETERS ARE UNKNOWN

M.L.E. ESTIMATE OF THE SCALE PARAMETER: 1.2987

M.L.E. ESTIMATE OF THE SHAPE PARAMETER: 2.6587

MODE OF THE FITTED DISTRIBUTION : 2.1541

ANDERSON-DARLING STATISTIC A2= 2.0150

CRAMER-VON MISES STATISTIC W2= .3180

WATSON STATISTIC..... U2= .3172