

**DISTRIBUCIÓN LOCAL Y COEXISTENCIA
DE *DIGITONTHOPHAGUS GAZELLA*
(FABRICIUS, 1787) Y *ONTHOPHAGUS*
BATESI HOWDEN & CARTWRIGHT, 1963
(COLEOPTERA: SCARABAEIDAE)**

Jorge M. Lobo

Departamento de Biodiversidad,
Museo Nacional de Ciencias Naturales
José Gutiérrez Abascal, 2
28006 MADRID. SPAIN

Enrique Montes De Oca

Instituto de Ecología
Apdo. Postal 63
91000 XALAPA, VERACRUZ. MEXICO

ABSTRACT

Local distribution and coexistence off *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) and *Onthophagus batesi* Howden & Cartwright 1963 (Coleoptera: Scarabaeidae).

With data coming from two Mexican Neotropical localities, an analysis of the main niche dimensions of two potential competitors was carried out: an introduced Indoafrikan species (*D. gazella*) and a native one (*O. batesi*). Both species show similar daily activity. They coexist in grasslands bordering on tropical forest opened for cattle activity. Results show spatial segregation at local level: both species inhabit open areas but *O. batesi* less so. This latter species also inhabits the forest, mainly at the edge zones. The possible causes of this spatial segregation along the environmental gradient could be related with a different detection capacity of the two species. Since their flying activity occurs at dusk and dawn, we suggest that the detection of humidity has an important role in the observed segregation. We propose that the adults colonize dung pats located in places with suitable environmental conditions that secure progeny survivorship. However, the possibility of competition between these species, cannot be ruled out. From a historic-evolutive perspective the coexistence of both species is recent. It is necessary to determine the spatial behavior of either species where the other one is missing. What happens with possible interactions in overlapping zones (edge-grassland) and studies about immigration-emigration rates from dung pats in these zones, where the two species coexist, are questions for future research.

Key words: Coleoptera, Scarabaeidae, *Digitonthophagus gazella*, *Onthophagus batesi*, coexistence, competition, dung-beetles, spatial segregation, daily activity.

INTRODUCTION

Digitonthophagus gazella (Fabricius, 1787) es una especie ampliamente distribuida por toda la región Afrotropical, Península Arábiga, India y Ceilan, que durante los últimos 30 años ha sido introducida en Hawaii, Australia, EEUU y Chile (BARBERO & LÓPEZ-GUERRERO, 1992). En el continente

americano, ha colonizado con gran rapidez Mesoamérica a partir de su primera introducción en Texas en 1972 (BLUME & AGA, 1978; FINCHER *et al.*, 1983), llegando en la actualidad hasta Guatemala (REYES-CASTILLO, pers. comm.) y evidenciando tasas de dispersión que oscilan entre los 30 y los 90 km/año (RIVERA-CERVANTES & GARCÍA-REAL, 1991; BARBERO & LÓPEZ-GUERRERO, 1992). Por el contrario, *Onthophagus batesi* Howden & Cartwright 1963 es una especie nativa cuya distribución va desde el sur de EEUU hasta Costa Rica (HOWDEN & CARTWRIGHT, 1963; HOWDEN & YOUNG, 1981; MORON *et al.*, 1985).

Una comparación de la estructura de las comunidades coprófagas en Laguna Verde (Veracruz), tras un periodo de casi 20 años (1972-1973/1990-1992), reveló una estabilidad en la composición faunística, con la excepción de la aparición de *D. gazella* y la aparente marginalización de *O. batesi*. Estos resultados preliminares llevaron a sospechar la existencia de una posible interferencia negativa entre ambas especies (MONTES DE OCA & HALFFTER, 1994; MONTES DE OCA, 1993). El presente trabajo tiene por objeto conocer: i) si ambas especies coexisten a nivel local y temporal, y ii) si hay diferencias en algunas dimensiones del nicho que permitan explicar esta coexistencia. Con ello sería posible ratificar o cuestionar la hipótesis de un desplazamiento competitivo entre ambas especies.

MATERIAL Y MÉTODOS

Los datos analizados proceden principalmente de una serie de estudios de campo realizados en la estación biológica de Los Tuxtlas estado de Veracruz, México, del 31 de Mayo al 7 de Junio de 1993. En dicho lugar se llevaron a cabo dos transectos utilizando coprotrampas de probada eficacia (LOBO *et al.*, 1988; VEIGA *et al.*, 1989) cebadas con 1 kg de excremento vacuno aproximadamente. La elección de la zona de muestreo se realizó tras una serie de muestreos preliminares en la región de Los Tuxtlas, en los que se buscó un área en la que convivieran ambas especies. Los transectos tuvieron una longitud aproximada de 300 metros y se realizaron siguiendo una dirección norte-sur. En cada uno de ellos, se dispusieron 21 trampas exactamente en la misma posición. Cada transecto discurrió desde el interior de una zona de selva hasta otra zona sombreada provista de vegetación secundaria, pasando a través de un pastizal situado entre ambas zonas. De este modo se colocaron 9 trampas en zonas con densa cobertura vegetal, 3 trampas en zonas de ecotono o borde y 9 trampas en pastizal. La distancia media entre las trampas ubicadas en las zonas provistas de cubierta vegetal fue de 7 metros, mientras que la distancia media entre las trampas ubicadas en el pastizal fue de 20 metros. En el primer transecto las trampas se colocaron el día 1 de Junio a las 17 horas y se recogieron el día 2 a las 10 horas. En el segundo transecto las trampas se colocaron el día 2 a las 11 horas, recogiendo el día 3 a las 10 horas. En ambos casos se tomaron medidas de la luminosidad, temperatura ambiental y humedad relativa del aire en el momento de colocación de las trampas.

Aparte de estos datos, se tomaron durante todo el periodo de muestreo diversas estimaciones de las poblaciones medias de ambas especies, utilizando tanto trampas de caída, como excrementos de vacuno situados artificial o naturalmente. Además se realizaron estimaciones similares de las poblaciones

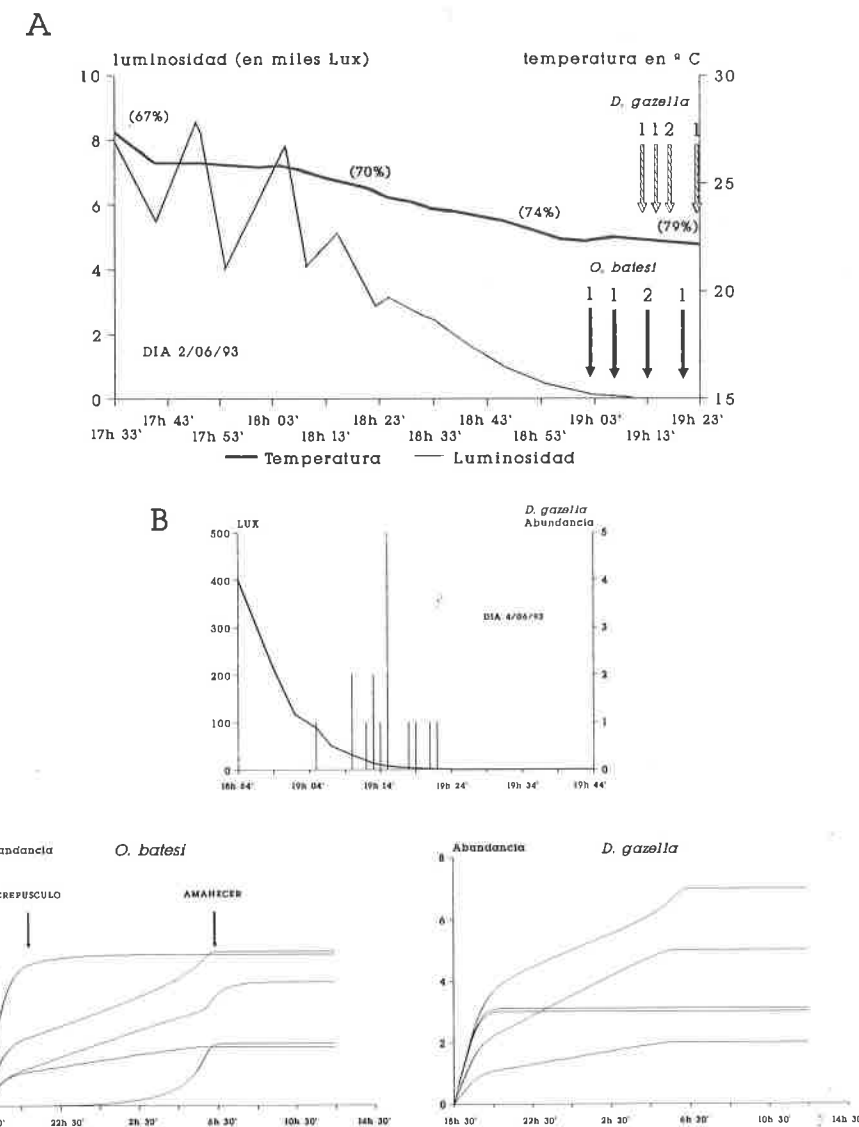


Fig. 1: Variación de la luminosidad, la temperatura y la humedad relativa (entre paréntesis) del aire en el crepúsculo y actividad de vuelo detectada en el campo de *O. batesi* y *D. gazella* (A) y de *D. gazella* sólo (B). En la parte inferior, curvas acumuladas de captura de ambas especies, utilizando trampas que impiden la emigración.

Fig. 1: Luminosity, air temperature and humidity variation (between parenthesis) at dusk. Daily flying activity of *O. batesi* and *D. gazella* (A) and of *D. gazella* alone (B). Below, accumulated curves of the capture of both species by traps that prevent emigration.

medias en el pastizal con dos series de 5 excrementos, pero simulando la existencia de una cobertura vegetal mediante la disposición de una lona a manera de toldo (del 2 al 3 de Junio) o situando excrementos bajo un conjunto de árboles aislados en el pastizal (del 3 al 4 de Junio). Asimismo se estudió la actividad de vuelo de ambas especies mediante observación directa y por medio de la instalación de 5 trampas de caída en la zona de pastizal cercana a la selva. Dichas trampas impiden la emigración de las capturas y se colocaron durante 24 horas seguidas, examinando su contenido cada dos horas durante el día y cada 4 horas durante la noche.

Por otro lado, se recolectaron datos del 21 al 22 de Junio de 1993 como parte de un exhaustivo muestreo en un área de unos 10 km² cercana a las Ruinas de Palenque en el estado de Chiapas, México, en la que se muestrearon tres zonas de distinta cubierta vegetal: selva, borde de selva y pastizal. En este estudio se realizaron estimaciones de las poblaciones medias de ambas especies en un pastizal, colocándose 9 trampas pitfall y 9 excrementos de 1,5 kg: 6 de ellas a la sombra debajo de un árbol de mango (*Mangífera indica* L.), 6 a tres metros de las anteriores en el borde mismo de la cobertura arbórea de dicho árbol, y otras 6 a seis metros de los primeros, en pleno pastizal.

RESULTADOS

Tanto los estudios realizados con coprotrampas que impiden la emigración como las observaciones directas indican que, en la época de estudio, la actividad de vuelo de ambas especies parece encontrarse dentro de límites temporales cortos y precisos: al crepúsculo y al amanecer (Fig. 1).

Por otra parte, *D. gazella* aparece en los dos transectos únicamente en las zonas desprovistas de cubierta vegetal (Fig. 2). Entre la luminosidad detectada en cada punto y la abundancia con que fue capturada, existe una correlación positiva significativa ($r = 0,749$, $gl = 19$, $P < 0,01$ en el primer transecto; $r = 0,853$, $gl = 19$, $P < 0,01$ en el segundo transecto). En estas zonas desprovistas de cubierta arbórea es superior la temperatura ambiental y menor la humedad relativa del aire. Durante el primer transecto la temperatura ambiental a nivel de suelo tomada a mediodía en el pastizal fue de 27,7 °C y la humedad del 59%. En contraste, en el interior de la selva la temperatura ambiental disminuyó a 23,4 °C y la humedad se incrementó hasta el 73%. Durante el segundo transecto la temperatura en el pastizal fue de 28,5 °C y la humedad del 52%, mientras que en el interior de la selva la temperatura fue de 25,3 °C y la humedad del 41%.

El incremento de la temperatura y la disminución de la humedad del primer al segundo transecto, se asoció con un aumento de las poblaciones medias de *D. gazella* en el pastizal de 4,8 ind/trampa a 11,1 ind/trampa ($t = 2,95$, $gl = 16$, $P < 0,01$). A pesar de este incremento poblacional, la especie no penetra en las zonas sombreadas y la distribución del número de individuos entre las trampas puede considerarse aleatoria en ambos casos como se deduce de los bajos y similares valores del índice de agregación de MORISITA (1962, I_d): $I_d = 1,21$ en el primer transecto e $I_d = 1,18$ en el segundo transecto.

O. batesi aparece en ambos transectos a lo largo de todo el gradiente ambiental y en ningún caso se observó correlación alguna entre la luminosidad y la abundancia ($r = -0,075$, $gl = 19$, NS en el primer transecto; $r = -0,019$,

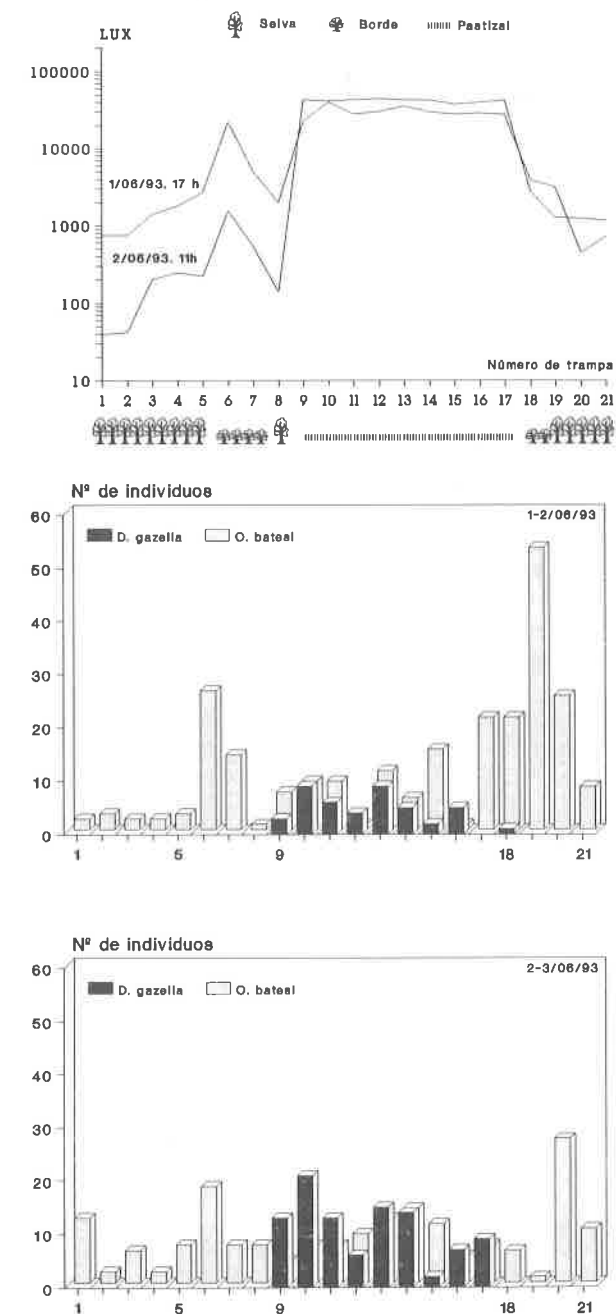


Fig. 2: Oscilación de la luminosidad (en lux) durante los dos transectos efectuados en la estación biológica de Los Tuxtlas y variación de la abundancia de *D. gazella* y *O. batesi* en dichos transectos.

Fig. 2: Changes in luminosity (in lux) and abundance variation of *D. gazella* and *O. batesi* along the two transects carried out at Los Tuxtlas biological station.

gl = 19, NS en el segundo transecto). Tampoco existe diferencia entre las poblaciones medias totales capturadas en ambos transectos: 11,4 ind/trampa y 8,6 ind/trampa ($t = 0,93$, $gl = 40$, NS); ni entre las poblaciones medias capturadas en las zonas expuestas (8,9 ind/trampa y 8,4 ind/trampa) o en las zonas de sombra (13,3 ind/trampa y 8,75 ind/trampa). A pesar de ello, en ambos transectos *O. batesi* es capturado en bajo número en los sitios del interior de la selva (Fig. 2) y sus poblaciones más numerosas aparecen, sobre todo, en las trampas situadas en las zonas de borde (trampas 6, 7, 18 y 19). En el pastizal las poblaciones de esta especie tienden a mostrar distribuciones espaciales mucho más cercanas a la aleatoriedad ($I_d = 1,42$ en el primer transecto e $I_d = 1,05$ en el segundo) que en las zonas sombreadas ($I_d = 2,33$ en el primer transecto e $I_d = 1,62$ en el segundo). Además, al comparar las capturas de ambos transectos, puede observarse un cierto repliegue de las densidades poblacionales máximas hacia el interior de la selva, asociado con el incremento de la temperatura y la disminución de la humedad ambiental (Fig. 2).

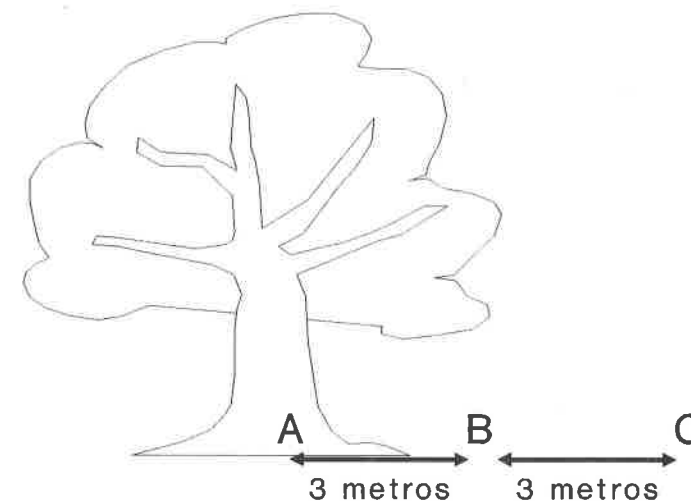
Algunos datos complementarios corroboran la separación espacial y microclimática entre ambas especies. El día 3 de Junio a las 19 horas se colocaron dos series de cinco excrementos de 1,5 kg aproximadamente entre las zonas 8 y 9, en el ecotono entre el borde de la selva y el pastizal. Ambas series estaban separadas no más de 15 metros entre sí, situándose la primera en una zona sombreada y la otra en una zona expuesta. Las poblaciones medias de ambas especies resultaron ser idénticas en la zona sin cobertura vegetal (6 ind/excremento), pero en las boñigas situadas en la sombra *D. gazella* no fue encontrado, mientras que *O. batesi* aumentó sus poblaciones de modo considerable (30 ind/excremento). Asimismo, los datos procedentes del muestreo efectuado en Palenque confirman que *D. gazella* sólo se capturó en zonas de pastizal, mientras que a *O. batesi* se le encuentra en zonas de borde y pastizal. Las estimaciones de las poblaciones medias de ambas especies en el pastizal, a diferentes grados de cobertura bajo un único árbol, indican de nuevo que existe un relevo espacial entre ambas especies causado probablemente por diferencias microclimáticas (Fig. 3).

Se obtuvieron también distintas estimaciones de las poblaciones medias de las dos especies procedentes de los pastizales de la estación biológica de Los Tuxtlas (Tabla 1). Dichas poblaciones medias tienen rangos de variación similares en ambas especies y entre ellas existe una correlación positiva no

FECHA	UM	<i>D. gazella</i>	<i>O. batesi</i>
1/06	5	5,2	3,2
1-2/06	9	4,8	8,9
2-3/06	9	11,1	8,4
3/4/06	5	6,0	6,0
4/06	5	4,0	3,6
5/06	5	5,4	6,6

Tabla 1: Estimación de las poblaciones medias en individuos por excremento o trampa de *D. gazella* y *O. batesi* en distintas fechas. Datos tomados en el pastizal de la estación biológica de Los Tuxtlas (Veracruz). UM = unidades muestrales examinadas (excrementos o trampas de caída).

Table 1: Mean population estimated (individuals per dung pat or pitfall trap) of *D. gazella* and *O. batesi*. Data from grassland of Los Tuxtlas biological station (Veracruz). UM = sample units (dung pats or pitfall traps).



	A	B	C
<i>D. gazella</i>	0	0,3 +/- 0,5	7,3 +/- 8,6
<i>O. batesi</i>	16,2 +/- 13,2	4,0 +/- 3,7	0,8 +/- 1,6

Fig. 3: Modificación de la densidad media (\pm SD) de ambas especies a diferentes distancias de un árbol de mango en un pastizal de Palenque (Chiapas).

Fig. 3: Mean density variation (\pm SD) of both species according to different distances from a mango tree placed in a pasture (Palenque, Chiapas).

significativa ($r = 0,51$, $gl = 4$). La simulación de cobertura vegetal mediante la disposición de una lona o la colocación de excrementos bajo un conjunto de árboles aislados en el pastizal mostraron resultados similares. En el primer caso, las poblaciones medias de *O. batesi* aumentan significativamente con la presencia de la cubierta artificial (de 2,0 a 15,8 ind/excremento, $t = 2,66$, $0,025 < P < 0,05$), pero no las de *D. gazella* (de 0,8 a 2,6 ind/excremento, $t = 1,42$, $P = 0,20$). En el segundo caso, las poblaciones medias de *D. gazella* disminuyen notablemente bajo el arbolado (de 13,6 a 3,8 ind/excremento; $t = 4,43$, $P < 0,005$), pero no las de *O. batesi* (de 0,8 a 0,4 ind/excremento, $t = 0,89$, $P > 0,30$).

DISCUSION

Diferencias de nicho

D. gazella y *O. batesi* son dos especies eminentemente coprófagas que aparecen juntas en las boñigas y que poseen un comportamiento reproductivo de tipo paracóprido. Es decir, entierran el alimento en galerías bajo el recurso excremento para efectuar la nidificación, del mismo modo que para su alimentación. Además, como hemos visto, ambas tienen un ciclo de actividad diaria

similar. Estos son datos que favorecen la posibilidad de una interacción negativa entre las dos especies.

Sin embargo, hay otros datos que favorecerían la coexistencia de ambas especies. *D. gazella* tiene una longitud media aproximada de $10,1 \pm 0,9$ mm, mientras que la longitud media de *O. batesi* es de $6,6 \pm 0,9$ mm. Aunque no son diferencias de tamaño considerables, la relación alométrica entre longitud y peso dentro de los Onthophagini (LOBO, 1993) hace que las diferencias sean mayores si se considera el peso seco medio de ambas especies (20,4 mg para *D. gazella* y 8,9 mg para *O. batesi*). Esta diferencia en biomasa es difícil que facilite el consumo diferencial de alimento según el tamaño de las partículas, debido a la homogeneidad del recurso excremento. No obstante, el menor tamaño de *O. batesi* así como su coloración negra pueden permitirle una mayor capacidad en la adquisición de temperatura interna (BARTHOLOMEW & HEINRICH, 1978), que incida sobre la rapidez en el inicio de vuelo y, por tanto, sobre la capacidad de colonización y dispersión. Hemos observado repetidamente que *O. batesi* inicia el vuelo más rápidamente que *D. gazella*.

Pero, sin duda, la diferenciación de nicho más importante detectada entre ambas especies es la que tiene que ver con los requerimientos ambientales: diferencias en la luminosidad, la temperatura y la humedad ambientales, parecen promover una distinta colonización de las boñigas por parte de las dos especies. En nuestro caso *D. gazella* se ha visto impedido de colonizar los excrementos situados en condiciones de sombra (por debajo de los 10.000 lux al mediodía). Esto no significa que no pueda hacerlo bajo ninguna circunstancia. En épocas lo suficientemente secas, esta especie es capaz de colonizar zonas forestales (FINCHER *et al.*, 1986). Igualmente, en ambientes semidesérticos como el de la Reserva de la Biosfera de Mapimí (Durango, México), *D. gazella* es capaz de colonizar excrementos situados en condiciones menores a los 10.000 lux al mediodía (J. M. LOBO, datos inéditos). Al igual que la actividad diaria de los Scarabaeidae (LANDÍN, 1968), es posible que la preferencia de hábitat dependa de una interrelación de factores ambientales.

Los resultados presentes indican que a mayor temperatura ambiental y luminosidad, mayores son las poblaciones de *D. gazella* y menores las de *O. batesi*. En esta última existe además una cierta tendencia al repliegue de las poblaciones máximas hacia las zonas de mayor cubierta forestal, a medida que se incrementa la temperatura ambiental. Esta situación sugiere una diferencia en la detección microclimática entre ambas especies. Sin embargo, ¿habría algún otro mecanismo capaz de explicar esta segregación?

Si las poblaciones de *D. gazella* proceden de las zonas de pastizal y las poblaciones de *O. batesi* proceden de las zonas provistas de cubierta vegetal, entonces es posible que la diferencia espacial detectada por nosotros a nivel local pudiera verse favorecida por el simple efecto de cercanía de la «fuente-origen» de las poblaciones (la selva para *O. batesi* y el pastizal para *D. gazella*), sin importar las condiciones microclimáticas. Si este mecanismo fuera cierto, no esperaríamos la presencia de *O. batesi* en sitios muy alejados del bosque en donde sólo encontraríamos a *D. gazella*. No obstante, la presencia de abundantes colectas de *O. batesi* cuando se colocaron cubiertas artificiales lejos de la selva y, sobre todo, los datos procedentes del análisis de gradientes ambientales bajo un árbol solitario en medio de un pastizal, sugieren que esta especie es capaz de colonizar de manera importante sitios a cierta distancia de su lugar de máxima densidad, siempre y cuando estos posean las condiciones

microambientales favorables. En conclusión, *O. batesi* coloniza los excrementos situados en sombra y *D. gazella* coloniza las boñigas totalmente expuestas, principalmente no como consecuencia de la proximidad de esas zonas a los lugares con mayores poblaciones, sino debido a la detección por parte de los imagos de distintas condiciones microambientales.

A escala regional si es posible que haya un efecto debido a la distancia y al tamaño de la «fuente-origen» o localidad con mayores densidades poblacionales. La ausencia de *O. batesi* de las zonas de borde y pastizal en Laguna Verde (Veracruz, México) y su marginalización a pequeñas «islas» de vegetación (MONTES DE OCA, 1993; MONTES DE OCA & HALFFTER, 1994) se debe probablemente a la expansión ganadera y la deforestación, que han propiciado un alejamiento y reducción de los enclaves en los que la densidad poblacional de *O. batesi* es mayor.

Resulta complejo explicar de qué manera se lleva a cabo la detección diferencial de las condiciones microclimáticas por parte de los imagos de las dos especies, sobre todo cuando en su horario de actividad las diferencias de luminosidad son mínimas entre las zonas expuestas y sombreadas.

Para entender la estructura de las comunidades coprófagas y la distribución espacial a escala local, es necesario conocer cual es el mecanismo de detección de los recursos. Hemos observado en el campo, que una separación de apenas un metro entre dos boñigas puede significar la colonización diferencial por parte de ambas especies. En este caso, ¿colonizan las mismas boñigas ambas especies y emigran cuando no encuentran las condiciones ambientales adecuadas en el suelo?. Esta posibilidad parece costosa desde el punto de vista energético y significa la existencia de tasas de emigración diferenciales según la ubicación de las boñigas. Entonces, ¿detectan en el aire algún factor ambiental correlacionado con el microambiente que necesitan?. Creemos que una cuestión de este tipo es necesario abordarla desde el punto de vista del éxito reproductivo diferencial. Algunas pruebas de laboratorio preliminares sugieren diferencias en la humedad de suelo para la reproducción de ambas especies. Por ello, una hipótesis a comprobar sería que los imagos buscan las condiciones adecuadas que permitirán a su progenie una mayor supervivencia. Es decir: ¿son capaces los imagos de detectar durante el vuelo, las condiciones edáficas más favorables para el desarrollo de sus puestas?

Competencia

O. batesi es una especie nativa que se ve favorecida por las condiciones prevalecientes en las zonas de claro y borde de la selva mesoamericana. Esta preadaptación le permite colonizar los pastizales. Sus poblaciones han debido verse incrementadas con el auge de la ganadería extensiva. Aunque parece claro que esta especie posee enclaves poblacionales propios, en los que apenas tiene posibilidades de sufrir interacciones con *D. gazella*, no hay que descartar totalmente que la entrada reciente de esta última especie, no haya tenido como consecuencia una disminución de las poblaciones de *O. batesi* bajo algunas circunstancias. Sin embargo, los presentes datos no confirman esta suposición. No se observa correlación negativa entre las abundancias de ambas especies en las boñigas del pastizal y las dos especies conviven juntas con poblaciones medias similares, sin claros signos de agregación o separación microespacial (los valores de I_d son muy similares: 1,21, 1,18, 1,42 y 1,05). Posiblemente, la

actividad diaria similar de ambas especies dificulta cualquier separación microespacial, al tener a su disposición las mismas boñigas atractivas en los mismos momentos del día. Hay que tener en cuenta que un porcentaje bajo (entre 2% y 40%) de las especies exóticas producen un impacto perceptible en las comunidades nativas (LODGE, 1993), y que los pocos datos existentes acerca de la influencia de *D. gazella* en las comunidades autóctonas americanas apenas permiten suponer la existencia de influencia alguna (HOWDEN & SCHOLTZ, 1986; MONTES DE OCA, 1993; MONTES DE OCA & HALFFTER, 1994).

A pesar de esto no hay que descartar que entre *O. batesi* y *D. gazella* ocurra una competencia en la zona de solapamiento de su distribución local, es decir: entre el borde de la selva y el pastizal. Hay que considerar que se trata de dos especies que han evolucionado en comunidades diferentes y que, por lo tanto no ha habido tiempo para la diferenciación de nicho. Esta posible situación competitiva se ajustaría al modelo propuesto por NAMBA & MIMURA (1980), en el que las diferencias en la velocidad de difusión (dispersión) de ambas especies facilitaría la coexistencia en las áreas de solapamiento. Como las poblaciones de las dos especies exhiben segregación espacial, la competencia interespecífica ha de ser muy reducida. En este caso, la coexistencia se facilita simplemente por la dispersión aleatoria en un ambiente heterogéneo. En nuestro caso, no podemos asegurar si la segregación espacial observada, se produce como consecuencia única de la detección microclimática diferencial, o si ésta se modifica debido a presiones intra- e interpoblacionales (NAMBA & MIMURA, 1980 y literatura ahí citada). Para poder asegurar la actuación de la competencia, es necesario conocer el comportamiento espacial de cada especie en ausencia de la otra y experimentar en campo si hay modificaciones de dichos comportamientos por efecto de las condiciones ambientales y/o de la presencia de la otra especie.

AGRADECIMIENTOS

Damos las gracias a Eva Blanco por su colaboración y sus comentarios. El presente trabajo fue desarrollado en el departamento de Ecología y Comportamiento Animal del Instituto de Ecología A.C. como una contribución al Proyecto «Diagnóstico y Conservación de la Biodiversidad en México» apoyado por el CONAC y T, México (0239-N9107), mediante una beca postdoctoral del MEC de España otorgada al primer autor (JML). Los datos de Palenque se obtuvieron durante la expedición de Halffter *et al.* (julio 1993) patrocinada por el Proyecto «Ecología del Comportamiento Reproductor de Escarabajos del Estiércol de la Subfamilia Scarabaeinae: Un Análisis Experimental» (CONAC y T, México 0338-N9107). Agradecemos los comentarios y la revisión del manuscrito realizados por el Dr. Gonzalo Halffter.

REFERENCIAS

- BARBERO, E. & LÓPEZ-GUERRERO, Y. 1992. Some considerations on the dispersal power of *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) in the New World (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Tropical Zoology*, 5: 115-120.
- BARTHOLOMEW, G. A. & HEINRICH, B. 1978. Endothermy in african dung beetles during flight, ball making and ball rolling. *J. Exp. Biol.*, 73: 65-83.
- BLUME, R. & AGA, A. 1978. *Onthophagus gazella* F.: Progress of experimental release in South Texas. *Folia Entomol. Mex.*, 39-40: 190-191.
- FINCHER, G. T., STEWART, T. B. & HUNTER III, J. S. 1983. The 1981 distribution of *Onthophagus gazella* Fabricius from releases in Texas and *Onthophagus taurus* Schreber from an unknown release in Florida (Coleoptera: Scarabaeidae). *Coleopt. Bull.*, 37(2): 159-163.
- FINCHER, G. T., BLUME, R. R., HUNTER III, J. S. & BEERWINKLE, K. R. 1986. Seasonal distribution and diel flight activity of dung-feeding scarabs in open and wooded pasture in East-Central Texas. *Southwest. Entomol., Suppl.*, 10: 1-35.
- HOWDEN, H. F. & YOUNG, O. P. 1981. Panamian Scarabaeinae; Taxonomy, distribution and habits (Coleoptera: Scarabaeidae). *Contrib. Amer. Ent. Inst.*, 18(1): 1-204.
- HOWDEN, H. F. & SCHOLTZ, C. H. 1986. Changes in a Texas dung beetle community between 1975 and 1985 (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Coleopt. Bull.*, 40(4): 313-316.
- LANDÍN, B. O. 1968. The diel flight activity of dung-beetles (Col., Scarabaeidae). *Opuscula Entomol., Suppl.*, 32: 1-172.
- LOBO, J. M. 1993. Estimation of dung beetle biomass (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Eur. J. Entomol.*, 90: 235-238.
- LOBO, J. M., MARTÍN-PIERA, F. & VEIGA, C. M. 1988. Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeoidea (Col.) I: Características determinantes de su capacidad de captura. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 25(1): 77-100.
- LODGE, D. M. 1993. Biological invasions: lessons for ecology. *Tree*, 8(4): 133-137.
- MONTES DE OCA, T. E. 1993. Comparación de la comunidad local de Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae) de una zona de la región de Laguna Verde, Veracruz, después de 20 años. Mem. I Reunión de Investigadores sobre Fauna Veracruzana, 17-18.
- MONTES DE OCA, T. E. & HALFFTER, G. 1994. Daily and seasonal activities of the coprophagous burrowing beetle guild (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae) in tropical grassland. *Tropical Zoology* (in press.)
- MORISITA, M. 1962. I_d -index, a measure of dispersion of individuals. *Res. Popul. Ecol.*, 4: 1-7.
- MORÓN, M. A., VILLALOBOS, F. J. & DELOYA, C. 1985. Fauna de coleopteros lamelicornios de Boca de Chajul, Chiapas, México. *Folia Entomol. Mex.*, 66: 57-118.
- NAMBA, T. & MIMURA, M. 1980. Spatial distribution of competing populations. *J. Theor. Biol.*, 87: 795-814.
- RIVERA-CERVANTES, L. E. & GARCÍA-REAL, E. 1991. New locality records for *Onthophagus gazella* Fabricius (Coleoptera: Scarabaeidae) in Jalisco, Mexico. *Coleopt. Bull.*, 37(2): 159-163.
- VEIGA, C. M., LOBO J. M. & MARTÍN-PIERA, F. 1989. Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeoidea (Col.) II: Análisis de efectividad. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 26(1): 91-109.

(Received: December 9, 1993. Accepted: November 9, 1994)