



Benemérita Universidad Autónoma de Puebla

Escuela de Biología

**Movilidad y estructura poblacional de
Digitonthophagus gazella (Fabricius, 1787) en un
paisaje costero de Chiapas (Coleoptera:
Scarabaeidae: Scarabaeinae).**

Tesis que para obtener el título de

Biólogo (a)

Presenta:
Zenia Patricia Ruiz Utrilla.

Tutor: Dr. Jorge Leonel León Cortés.



Noviembre, 2014.

Agradecimientos

Al Dr. Jorge Leonel León Cortés por confiar en mí y brindarme las herramientas necesarias para la realización de esta tesis. Gracias nuevamente por los conocimientos heredados que han servido para mi crecimiento profesional y han reforzado mi pasión por la biología.

Gracias al maestro Ubaldo Caballero por las asesorías y recomendaciones para este proyecto.

A la maestra Marisol Almaraz por la revisión al escrito y por la compañía en el instituto que junto a Yesenia López hicieron muy grata mi estancia.

Gracias a Jorge Antonio, a los biólogos Carlos Ramírez y Mauricio por el apoyo en campo, por hacer más llevadero el día a día; sin ustedes esta tesis jamás se hubiera podido llevar a cabo, gracias amigos.

Gracias al Colegio de la Frontera Sur por abrir sus puertas.

Al financiamiento otorgado por el proyecto SEMARNAT-2008-01-108222, que fue indispensable para la realización de esta tesis.

A la benemérita Universidad Autónoma de Puebla por ser mi casa durante cinco años.

A los maestros de la escuela de Biología que me encaminaron al mundo de los insectos.

Dedicatoria

A mis padres:

Sra. Patricia Utrilla Cruz por confiar en mí durante este pesado pero no insoportable camino, por soportar la distancia y las ausencias. Por darme el ejemplo para ser una mujer fuerte y no dejarme vencer ante la adversidad.

Al M en B. Gerardo Ruiz Orozco, porque sin duda alguna me heredó ese amor por la naturaleza, por la vida; por ser mí ejemplo de superación, por enseñarme que se pueden conquistar las montañas si uno tiene espíritu de lucha.

A mi mejor amigo, cómplice, compañero de vida, a mi esposo: Alan, por la paciencia y amor durante todos estos años. Por enseñarme que hay que sonreírle a la vida y dejar de vez en cuando las preocupaciones a un lado, por enseñarme también que la dedicación hace al profesionalista y que los sacrificios valen la pena. Sin ti esto no hubiera sido posible, una más juntos Alan.

A mis hermanos:

Arturo Gerardo, por acompañarme en la carrera, por las noches bohemias y de filosofía que me hicieron conocerte y entenderte un poco más.

A Brisa Esmeralda, a ti por ser mi mejor amiga de la infancia, y por enseñarme que nunca es tarde para corregir el camino y demostrar la fortaleza que lleva uno adentro.

A Patrizio Alejandro por ser una de mis motivaciones para seguir adelante, por darme tanto amor y por enseñarme a tan corta edad que existe un instinto innegable en toda mujer que has sabido llenar con tu presencia.

A la que es revolución, llantos, berrinches pero también ternura y amor: A Luna Geraldine por alegrar los días desde tu llegada.

A los que ya no están físicamente, que han partido aun gran viaje pero que dejaron su huella en mí: Sra. Dora Cruz Damián (mi refugio en la infancia), Sr. Fidel Ruiz Alfaro, Sra. Elisa Orozco, Mtra. Sandra Luz Ruiz Orozco.

Al Sr. Daniel Joachin, por tan bonitos recuerdos de la infancia, al Lic. Gabriel Utrilla por todo el apoyo y cariño, al Dr. Raul Utrilla por estar conmigo en los momentos difíciles y por llevar a cabo la tarea encomendada.

A la familia Villarreal Wong por sus atenciones y hospitalidad, por el afecto otorgado a los míos y por los sabios consejos.

A los amigos que han estado conmigo en las buenas, en las malas y en las peores, en especial a Cesar Javier por la dedicación a la lectura de esta tesis, sugerencias, correcciones etc. y por demostrarme que a los amigos se les lleva en la mente y en el corazón. Sé que a pesar de la distancia puedo contar contigo y recuerda que también cuentas conmigo.

INDICE

1.-Resumen	1
2.- Introducción	3
3.-Antecedentes	7
4.-Objetivos	13
5.-Material y método	14
5.1.-Área de estudio.....	14
5.2.-Datos de movilidad y estructura poblacional.....	15
5.3.-Análisis de datos.....	21
5.3.1.-Distribución y abundancia.....	21
5.3.2.-Movilidad.....	22
5.3.3.-Tamaños poblacionales.....	22
6.-Resultados	24
6.1.-Abundancia y distribución de <i>Digitonthophagus gazella</i>	24
6.1.1.-Abundancia y distribución de machos y hembras.....	27
6.1.2. Abundancia y distribución de clases de edad	29
6.1.3.-Abundancia de <i>Digitonthophagus gazella</i> y dureza de suelo.....	31
6.2.-Movilidad de <i>Digitonthophagus gazella</i>	33
6.3.-Estructura poblacional de <i>Digitonthophagus gazella</i>	38
7.-Discusión	43
7.1.-Abundancia y distribución de <i>Digitonthophagus gazella</i>	43

7.1.1.-Abundancia y distribución de machos y hembras.....	45
7.1.2.-Abundancia y distribución de clases de edad.....	46
7.1.3.-Abundancia de <i>Digitonthophagus gazella</i> y dureza de suelo.....	48
7.2.-Movilidad de <i>Digitonthophagus gazella</i>	49
7.3.-Estructura poblacional de <i>Digitonthophagus gazella</i>	50
8.-Comentarios finales.....	54
9.-Bibliografía.....	55

1.- Resumen

El patrón de colonización de *Digitonthophagus gazella* en el continente Americano a partir de los años 70's, el impacto negativo y relevancia ecológica, su efecto sobre la fauna nativa hacen pertinente el presente estudio. Los objetivos de este trabajo son: evaluar la movilidad y la estructura poblacional de *D. gazella* por medio del método de captura-marca-recaptura (CMR); estimar la abundancia y distribución en el paisaje ganadero estudiado. El muestreo se realizó en el rancho "El triángulo" ubicado en el km 71.5 de la carretera costera municipio de Tonalá, Chiapas, durante la época de estiaje del 21 de marzo- 23 de abril de 2013. Se establecieron 20 trampas tipo "pit fall" en cinco áreas de muestreo: potrero ocupado (PO), potrero en desuso (PD), potrero con riego (PR), carretera (C) y potrero en desuso recientemente (PDR), para un total de 100 trampas. El número total de individuos colectados fue de 1,445, de los cuales 1,122 resultaron vivos y 323 individuos muertos. Se encontró una diferencia estadísticamente significativa entre los sitios para los valores de abundancia ($p < 0,001$). Se detectaron diferencias significativas para los valores de abundancia entre hembras y machos ($p < 0.001$). Respecto a la variable categoría de edad de los individuos los resultados indican que existieron diferencias en la abundancia de cada rango ($p < 0.001$). El análisis por parejas muestra que existieron diferencias entre los tres rangos de edades ($p < 0.001$) siendo la edad 1 la que representó a la población. Respecto a la dureza de suelo la prueba realizada indicó diferencias entre los sitios ($p < 0.001$); el análisis de regresión señala que no existe dependencia entre la dureza de suelo y la abundancia ($r^2 = .014$). Se recapturó un total de 85 ejemplares (8% del total de marcados). No se encontraron diferencias significativas con respecto a las distancias recorridas entre machos y hembras ($p = .151$). La estimación promedio de los tamaños poblacionales diarios de *Digitonthophagus gazella* en el paisaje estudiado fue de 508 ± 95 individuos para las hembras y de 436 ± 175 para los machos. El tamaño de la super-población fue de 4941 ± 1337 para las hembras y

1650 \pm 234 para los machos, dando un total estimado de 6591 individuos durante el periodo de muestreo. En el caso de las hembras la tasa de reclutamiento tuvo su pico más alto el día 30 de muestreo con un valor de 0.98, mientras que los machos tuvieron sus picos más altos los días cuatro y nueve con valores de 0.79 y 0.77 respectivamente. Además se obtuvo la supervivencia aparente (ϕ) para hembras y machos, siendo la media, para este parámetro, de 0.76 y 0.89 respectivamente. En el caso de la emergencia (B_i), se obtuvieron números más elevados para las hembras siendo la media de este grupo 145.46 individuos, mientras que en los machos la media fue de 45.78 individuos.

Los resultados obtenidos indican que *D. gazella* se ha establecido en el paisaje costero estudiado, al presentar un elevado tamaño poblacional en época de estiaje. La elevada abundancia de hembras, la movilidad y la tasa de reclutamiento (PENT) en la población son variables relacionadas directamente al comportamiento reproductivo de la especie. Las variables microambientales propiciadas por el sistema de riego y la abundancia de estiércol pueden estar relacionadas con la abundancia local así como en la estructura de edad de la población, además de que el paisaje estudiado no representa una barrera a la permanencia y movilidad de la especie.

2.-Introducción

La clase Insecta representa más del 70% de la fauna conocida y se calcula que por cada ser humano en la Tierra existen 200 millones de insectos (Brusca y Brusca, 2005).

De lo anterior podemos destacar que el orden Coleoptera es el grupo más diverso, a nivel mundial se conocen aproximadamente alrededor de 358, 000 especies, están agrupadas en 165 familias a nivel global, de las cuales 127 se reconocen para Latinoamérica (Costa, 2000).

Los escarabajos son diversos también en cuanto a sus hábitos alimenticios, pudiendo consumir desde plantas (fitófagos), hongos (micetófagos), materia en descomposición (saprófagos) hasta estiércol (coprófagos). Estos últimos son también llamados escarabajos estercoleros, utilizan las heces fecales de mamíferos como alimento y para el desarrollo de las primeras etapas de su ciclo vital; en este grupo se encuentra la familia Scarabaeidae (Insecta: Coleoptera) (Martínez *et al.*, 2011).

Dentro de la familia Scarabaeidae existen tres subfamilias que utilizan este recurso: Aphodiinae, Geotrupinae y Scarabaeinae. Las dos primeras poseen otros hábitos alimenticios tales como la necrofagia, micetofagia o saprofagia, siendo Scarabaeinae el grupo más común con el hábito alimenticio de la coprofagia (Halffter y Edmons, 1982).

La subfamilia Scarabaeinae comprende alrededor de 6000 especies distribuidas en 200 géneros y habitan principalmente en regiones tropicales, ausentes de temperaturas frías, así como también en lugares abiertos y expuestos a niveles importantes de radiación solar (Halffter y Edmons, 1982; Morón, 2003).

Los escarabajos coprófagos cumplen con diversas funciones ecológicas, tales como la dispersión de semillas y el reciclaje de nutrientes (Behling, 2006; Nichols *et al.*, 2008). En particular, incorporan la materia orgánica de desecho

producida por grandes mamíferos, reducen la pérdida de elementos nitrogenados, disminuyen las poblaciones de parásitos del ganado (nematodos), ejercen control sobre las larvas de dípteros, así como también apoyan la dispersión de parásitos a través del exoesqueleto o de los intestinos de estos animales (Bryan, 1976; Behling, 2006; Nichols *et al.*, 2008). Las funciones ecológicas antes descritas repercuten de manera favorable en la población humana, debido a que disminuyen los gastos económicos en relación con la degradación de la materia fecal y el aumento de la producción de pasto, la supresión de parásitos evita que el ganado enferme y que se invierta en la cura de estos, lo que disminuye el uso de productos tóxicos utilizados para el control de nemátodos y moscas, entre otros parásitos (Behling, 2006; Nichols *et al.*, 2008).

Por lo anterior el hombre ha intervenido en el manejo de los sistemas pastoriles con la importación de escarabajos estercoleros desde los años 70' s. Con respecto a esto, Macqueen y Edwards (2006, citado en Nichols *et al.*, 2008) mencionan que se tienen registros de que 55 especies han sido importadas sobre todo de Sudáfrica, ocho de las cuales se han establecido y ampliado su distribución. Una de las especies introducidas es *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787), un coleóptero de origen Africano y considerado la especie más prolífica de los Scarabaeinae (Halffter y Edmons, 1982).

D. gazella fue liberado en Estados Unidos de América, en los estados de Texas en 1971 y posteriormente en 1978 en el sureste de California (Barbero y López, 1992; Kohlmann, 1994). A partir de entonces la especie ha “invadido” el resto del continente americano. Existen registros de la presencia de *D. gazella* para Guatemala, Uruguay, Brasil y Chile (Kohlmann, 1994), en Colombia a partir del 2004 (Noriega *et al* 2006), en Argentina desde 2006 (Álvarez *et al.*, 2009). En México el primer registro que se tiene de la presencia de *D. gazella* fue en el año 1981 en los estados de Nuevo León y Tamaulipas (Lago *et al.*, 1984, citado en Kohlmann, 1994).

D. gazella es considerada una especie exótica invasora. Las especies exóticas invasoras, basado en lo sugerido por la UICN en el 2010, son organismos

introducidos por el hombre en lugares fuera de su área de distribución natural, donde se establecen y se dispersan.

El impacto de las especies exóticas invasoras como *D. gazella* sobre la fauna nativa puede ser de relevancia ecológica, debido a que actúan como potenciales competidores de especies nativas condicionando su supervivencia y alterando en gran medida las cadenas tróficas (Aguirre y Mendoza, 2009). Un factor que permite el desplazamiento de las especies nativas por especies exóticas es la falta de depredadores que modulen las tasas poblacionales de estos últimos. El único estudio que se conoce acerca de este tema indica la existencia de ocho especies de anuros a los cuales se les encontró en el contenido estomacal de 1-5 individuos de *D. gazella*, este estudio fue realizado en Colombia (Blanco *et al.*, 2013). En México no hay registros de alguna especie que regule las poblaciones de este escarabajo invasor.

Otro factor que convierte a las especies nativas de Scarabaeidae en especies vulnerables ante *D. gazella* es que este último está adaptado a lugares abiertos y con elevada exposición solar, por lo que la degradación de los ecosistemas a sistemas pastoriles provee al escarabajo un lugar adecuado para su establecimiento (Montes de Oca, 2001).

Por lo anterior es importante conocer no solo los aspectos biológicos de este escarabajo, sino también los aspectos ecológicos y la dinámica de las poblaciones que permitan interpretar la capacidad de colonización de *D. gazella*.

Al ser *D. gazella* una especie invasora, de gran capacidad reproductiva y adaptativa a paisajes hostiles vale la pena cuestionarse: ¿Cómo afectan a *D. gazella* las distintas características de los sitios en términos de preferencias espaciales? ¿Cómo afecta el sexo la movilidad de *D. gazella*? ¿Cuáles son los tamaños poblacionales de *D. gazella* en un paisaje ganadero?

Los resultados del presente estudio permitirán conocer aspectos de la población y patrones de movilidad de este escarabajo invasor, podrán ser de gran apoyo para evaluaciones posteriores relacionadas con interacciones de la

comunidad de escarabajos nativa y *D. gazella*, así como también representar un referente para conocer posibles conductas de otras especies con características biológicas y ecológicas comparables a las de *D. gazella*.

3.-Antecedentes

La familia Scarabaeidae es la más estudiada del orden Coleoptera y debido al conocimiento que se tiene acerca de su historia natural, taxonomía y biología, sus representantes son utilizados como un grupo indicador para la evaluación del efecto de la fragmentación y estudios de conservación (Favila, 2004; Caballero *et al.*, 2009; Arellano *et al.*, 2008).

La mayoría de los estudios de la familia Scarabaeidae involucran aspectos faunísticos (Reyes *et al.*, 2007; Basto *et al.*, 2012; Arellano *et al.*, 2013), riqueza y diversidad (Arellano, 2007; Delgado *et al.*, 2012; Sánchez *et al.*, 2012), interacciones (Lobo, 1996; Montes de Oca, 2001; Caballero y León- Cortés, 2012), acerca de diseños de muestreos efectivos (Larsen y Forsyth, 2005), hábitos de anidación, aspectos reproductivos tanto etológicos como morfológicos (Halffter y Edmons, 1982) y algunos otros involucran el efecto de la estructura del paisaje sobre este grupo (Halffter y Arellano, 2002; Favila, 2004; Avendaño *et al.*, 2005; Arellano *et al.*, 2008).

Algunos estudios acerca de estructura del paisaje y la influencia de esta sobre la familia Scarabaeidae realizados en los Tuxtlas, Veracruz, indican que la configuración del paisaje y las variables micro-ambientales influyen en la distribución, la abundancia y la diversidad de las especies permitiendo la coexistencia entre especies restringidas a fragmentos de bosques y especies mejor adaptadas a ambientes abiertos como es el caso de los potreros (Favila, 2004; Montes de Oca, 2001).

Otros estudios realizados con escarabajos estercoleros en paisajes silvopastoriles mencionan que la tecnificación de los sistemas, es decir, el uso de sistemas de riego y la presencia de monocultivos, tienden a expandirse rápidamente produciendo de este modo la simplificación del paisaje y la disminución de las especies (Arellano *et al* 2013).

Respecto a estudios acerca de modelos de movilidad que involucran a la clase Insecta se han propuesto el modelo de difusión y el modelo de telégrafo (Goldstein, 1951; Okubo, 1980). El modelo de difusión asume que la velocidad es infinita y que la dirección es azarosa, el modelo telégrafo asume lo opuesto. Ambos modelos han sido empleados en lepidópteros, observándose que los resultados son iguales cuando se estudian poblaciones de individuos jóvenes inmaduros, pero en adultos reproductivos, los resultados son marcadamente diferentes (Holmes, 1993). El modelo de difusión se ha utilizado para el análisis de la movilidad en coleópteros aunque se ha observado que existen diferencias en cuanto a los patrones de movimientos entre mariposas y escarabajos (Conradt *et al* 2007 en Arellano, 2007).

Respecto a movilidad en coleópteros, se ha detectado que existen ciertos patrones generales, por ejemplo, en algunas especies los individuos inmaduros que aún no inician su actividad reproductiva suelen permanecer en el mismo sitio. En otras especies que poseen comportamientos reproductivos más desarrollados los individuos permanecen en el mismo nido durante el periodo de cuidado parental, ya sea por parte de ambos sexos o del sexo activo, siendo este último, de manera general, la hembra. En contraste otras especies como las del género *Aphodius*, las hembras maduras necesitan moverse para encontrar sitios nuevos para la puesta de los huevos. Los estudios muestran que los escarabajos de tamaño grande (mayores a 16 mm), con baja fecundidad, tienen valores bajos de dispersión (Hanski y Cambefort, 1991).

Las investigaciones realizadas en México que involucran datos de movilidad y estructura del paisaje en la clase Insecta son escasas, estos trabajos se han llevado a cabo principalmente con lepidópteros en distintos ecosistemas tales como selvas bajas caducifolias de Chiapas (Molina y León-Cortés, 2006; Marín *et al.*, 2009) y bosque mesófilo de montaña, en la Sierra Norte de Oaxaca (Almaraz *et al.*, 2013).

En México únicamente se tiene registro de un estudio que involucra aspectos de estructura del paisaje, movilidad y estructura poblacional con la

técnica captura-marca-recaptura de la especie *Canthon cyanellus cyanellus* (Scarabaeidae) en un paisaje fragmentado de San Fernando, Chiapas. Esta especie es considerada como un indicador robusto de bajo disturbio. En el estudio se observó que la movilidad de *C. c cyanellus* se ve afectada debido a la fragmentación del hábitat aunque también se detectó que exhibe un rango amplio de distribución en el paisaje fragmentado (Arellano *et al.*, 2008). Por otro lado, en cuanto a las distancias recorridas por machos y hembras se registró, en la misma especie, que difieren significativamente entre ellos debido a comportamientos tales como la búsqueda de pareja y cuidado parental otorgado por el sexo activo (Arellano, 2007), esto último también ha sido observado en lepidópteros (Almaraz-Almaraz, 2012).

Respecto a los estudios que se han realizado de *D. gazella* se puede mencionar que están enfocados en la conducta de nidificación (Halffter y Edmons, 1982), interacciones con parásitos (Bryan, 1976), estructuras reproductivas e interacciones con la entomofauna coprófaga (Lobo, 1996; Montes de Oca, 2001; Young, 2007). En cuanto a este último apartado, un estudio realizado en el “Bolsón de Mapimí” en el desierto de Chihuahua, registró que cerca del 63% de la abundancia de especies de este sitio pertenecía a *D. gazella* y que de las seis especies encontradas solo dos eran especies nativas, el resto pertenecen a especies exóticas introducidas por Norteamérica. Sin embargo ante este panorama el autor no sugiere la existencia de un desplazamiento competitivo por parte de las especies exóticas debido a que se considera que la comunidad de escarabajos probablemente está en proceso de saturación (Lobo, 1996); ello no sugiere que *D. gazella* no precipite cambios o reacciones para las especies nativas de otros sitios en donde la comunidad de escarabajos pueda estar bien establecida.

D. gazella es una especie que inicialmente fue incluida como subgénero en *Onthophagus* (Latreille, 1802) y posteriormente fue elevada a la categoría género por Zunino en 1981(Kohlmann, 1994).

Esta especie es de origen Africano, posee un tamaño mediano (aproximadamente 11 mm de longitud), es volador, de hábitos nocturnos y crepusculares (Halffter y Edmons, 1982). Tiene un comportamiento de nidificación de tipo paracóprido. Este tipo de patrón se caracteriza porque las bolas nido están enterradas generalmente con un arreglo linear-racimoso, las cámaras de los huevos no están aisladas, casi siempre están cercanas entre sí. Otro aspecto que diferencia a este comportamiento del resto de los escarabajos es la construcción de las cámaras pupatorias a cargo de la propia larva; la función de esta cámara es la protección física del individuo. Cabe mencionar que este tipo de comportamiento es característico de especies con una alta fecundidad (Halffter y Edmons, 1982).

D. gazella es la especie más prolífica de los Scarabaeinae. En condiciones de laboratorio la hembra produce de 180-200 huevos, distribuidos hasta 40 por nido y provee de suficiente alimento a sus crías, en el campo donde la competencia es intensa los nidos contienen de 10 a 12 huevos. (Halffter y Edmons, 1982), el tamaño de cada bola nido es de 2.6 cm de largo y 1.4 cm de diámetro (Ruogon y Ruogon, 1980 en Hanski y Cambefort, 1991).

Después de la oviposición, el huevecillo tarda de dos a tres días para convertirse en larva, el desarrollo de la larva toma alrededor de dos semanas y media, donde el individuo se alimenta durante todo el tiempo. Una vez completado el desarrollo de la larva, esta construye una cámara con sus propias heces dentro de la bola nido para comenzar a pupar, este periodo tiene una duración de dos semanas. Cuando termina la etapa de pupa, el adulto permanece unos pocos días mientras que la cutícula se termina de esclerosar. La madurez sexual ocurre rápidamente, de cuatro a cinco días después de la emergencia, a partir de entonces las boñigas destinadas a las crías son construidas cada dos horas (Halffter y Edmons, 1982). El ciclo de vida de esta especie es de 41 días en Sahel, África (Ruogon y Ruogon 1980 en Hanski y Cambefort, 1991).

Hay una cooperación por parte de ambos sexos para la construcción del nido donde el macho pone pequeñas piezas de excremento en la entrada del nido

y la hembra los introduce, a pesar de que existe una cooperación limitada, la hembra es la única que construye las bolas nido (Halffter y Edmons, 1982).

Acerca de la invasión de *D. gazella* al territorio mexicano se sabe que se originó de los puntos de introducción en Estados Unidos que son los estados de Texas y California, a partir de ahí se ha distribuido por tres vías distintas: 1) A lo largo de la vertiente del Atlántico siguiendo la planicie del Golfo de México, 2) las elevaciones intermedias del Altiplano Mexicano y 3) la vertiente del pacífico. La velocidad de dispersión estimada de *D. gazella* es variable en estas tres vías, en el caso de la vertiente del pacífico la velocidad aproximada oscila en un promedio de 220 km/año, en la vertiente del Atlántico es de 103 km/año y en la altiplanicie Mexicana la velocidad de dispersión ha sido de 49 km/año (Kohlmann, 1994).

El primer registro para Chiapas fue reportado en el año de 1992 (Barbero y López, 1992), quienes mencionaron que los individuos de *D. gazella* fueron capturados en el municipio de Palenque y que muy probablemente llegaron por vía Golfo de México, un año después se reportó la presencia de este escarabajo en los municipios de Arriaga y Tonalá (Donald, 1993).

Hasta la fecha no se han realizado estudios acerca de los patrones de movilidad de este insecto, los datos acerca de su movilidad calculan una velocidad de dispersión del escarabajo en relación con los registros observacionales entre dos sitios subsecuentes de captura. Se sabe que esta especie prefiere pastizales, áreas abiertas (Halffter y Edmons, 1982; Montes de Oca, 2001; Álvarez *et al.*, 2009) aunque se han encontrado en bosques tropicales, se conoce que la velocidad de dispersión aumenta conforme se acerca a zonas tropicales, altitudes por encima de los 1200 msnm y temperaturas bajas parecen representar una barrera para la dispersión del escarabajo (Barbero y López, 1992; Kohlmann, 1994).

Del mismo modo no se conoce ningún estudio que indique fielmente qué tipo de paisaje podría representar una verdadera barrera para *D. gazella*, su comportamiento ante algunas variables como la radiación y la humedad. Así

mismo, existe una carencia de evaluaciones sobre la determinación de la estructura de sus poblaciones y el efecto que causan diversas prácticas ganaderas sobre las poblaciones de este escarabajo. Lo anterior y la importancia que esta especie invasora representa para la comunidad de escarabajos justifican este estudio.

4.-Objetivos

Objetivo general

Evaluar la movilidad y la estructura poblacional de *D. gazella* en un paisaje costero de Chiapas.

Objetivos particulares

Estimar y comparar la abundancia de *D. gazella* entre los diferentes sitios de un potrero en un paisaje costero de Chiapas.

Estimar las tasas de movilidad de *D. gazella* para machos y hembras.

Estimar parámetros poblacionales (probabilidad de ingreso a la población, probabilidad de sobrevivencia, emergencias, tamaño diario poblacional, tamaño total poblacional) a partir de datos derivados de la técnica captura-marca-recaptura (CMR).

5.-Material y método

5.1.-Área de estudio

El muestreo se realizó en el rancho “El triángulo” ubicado en el km 71.5 de la carretera costera municipio de Tonalá, Chiapas. El sitio ha sido ocupado como rancho ganadero a partir de 1980 (fig. 1).

El municipio de Tonalá se localiza entre los paralelos 15°40´y 16° 15´ de Latitud Norte, los meridianos 93°19´ y 94° 01´ de Longitud Oeste (INEGI, 2011).

Su temperatura varía entre los 14-30°C, la precipitación anual oscila entre los 1 200–3 500 mm. Su clima es cálido subhúmedo con lluvias en verano, más húmedo (57.01%), cálido subhúmedo con lluvias en verano, de humedad media (20.02%), cálido húmedo con abundantes lluvias en verano (16.38%), semi-cálido húmedo con abundantes lluvias en verano (5.81%) y templado húmedo con abundantes lluvias en verano (0.78%) (INEGI, 2011).

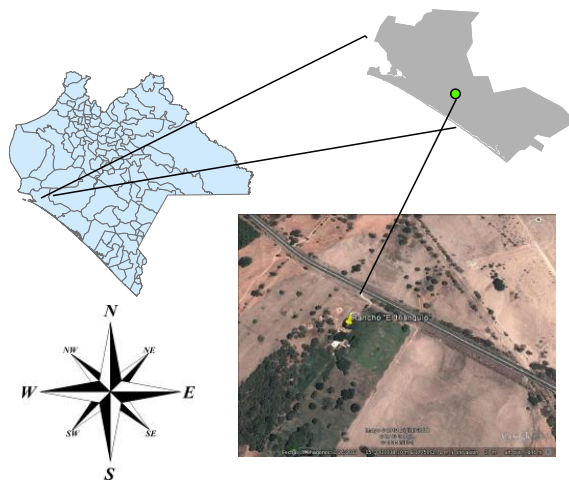


Fig. 1.- Mapa del sitio de muestreo. Rancho “El triángulo”, ubicado en el municipio de Tonalá, Chiapas en el km 71.5 de la carretera costera.

5.2.-Datos de movilidad y estructura poblacional

El muestreo se realizó en época de estiaje del 21 de marzo al 23 de abril de 2013.

Se establecieron 20 trampas tipo “pit fall”(también denominadas trampas de caída) en cada una de las cinco áreas de muestreo: potrero ocupado (PO), potrero en desuso (PD), potrero con riego (PR), carretera (C) y potrero en desuso recientemente (PDR), para un total de 100 trampas (fig. 2). Los sitios de muestreo no poseían dimensiones homogéneas por lo que la disposición uniforme de las trampas “pit fall” no fue posible (fig. 2). La distancia entre cada una de las trampas fue de aproximadamente de 25 m. La distancia entre potreros se muestra en la tabla 1.

Tabla 1.- Distancia (m) entre los cinco sitios de estudios.

	PO	PD	PR	C	PDR
PO		100	115	100	150
PD			220	280	200
PR				120	400
C					200

Los criterios para la selección de las áreas de muestreo fueron los siguientes: el potrero ocupado (PO), ocupaba un área de 8 230 m² aproximadamente, en la cual el ganado pasaba la mayor parte del tiempo, a partir de las 16:00 de la tarde y hasta la mañana del día siguiente (8:00 hrs), es en este sitio también en donde se encontró la mayor cantidad de estiércol. El potrero ocupado ha sido utilizado como tal desde 1980 aunque en algunos años y en época de lluvia, ha sido empleado para siembra de maíz.

El potrero en desuso (PD) corresponde a un sitio adyacente al potrero ocupado, con una dimensión aproximada de 12 750 m², poseía características similares al potrero ocupado, sin embargo no era utilizado (6 meses) para pastoreo en el momento de estudio, esta área fue creada desde la fundación del rancho (1980).

El potrero con riego (PR) ocupa un área de 19 980 m² aproximadamente, era utilizado para pastoreo y estaba equipado con un sistema de riego, el área presentó pastos (Poaceae) como principal alimento del ganado. En este sitio se podían encontrar plastas de estiércol debido a que cada 20 días aproximadamente los animales eran llevados a esta área después de haber sido llevados a otros sitios con características similares. El sistema de riego fue introducido al rancho en el año 2011(hace 3 años).

El sitio de la carretera (C), fue elegido de manera paralela a la carretera costera y cuya superficie incluyó 6 300 m². La finalidad de este transecto fue la de observar si el escarabajo es capaz de cruzar de lado a lado la carretera. La dispersión implica para los animales, moverse a través de espacios que no son aptos para la alimentación ni para la reproducción, lo que genera el riesgo de no encontrar un sitio adecuado o de morir en el trayecto (Smith 2007).

El potrero en desuso recientemente (PDR) con un área 17, 500 m² aproximadamente incluyó un sitio seco, arenoso, el cual fue ocupado para pastoreo, se encontraron plastas de estiércol secas debido a que el ganado hacía ya más de dos meses no era llevado hacia este lugar, este sitio ha sido utilizado de manera intermitente como potrero esto debido a inundaciones e incendios.

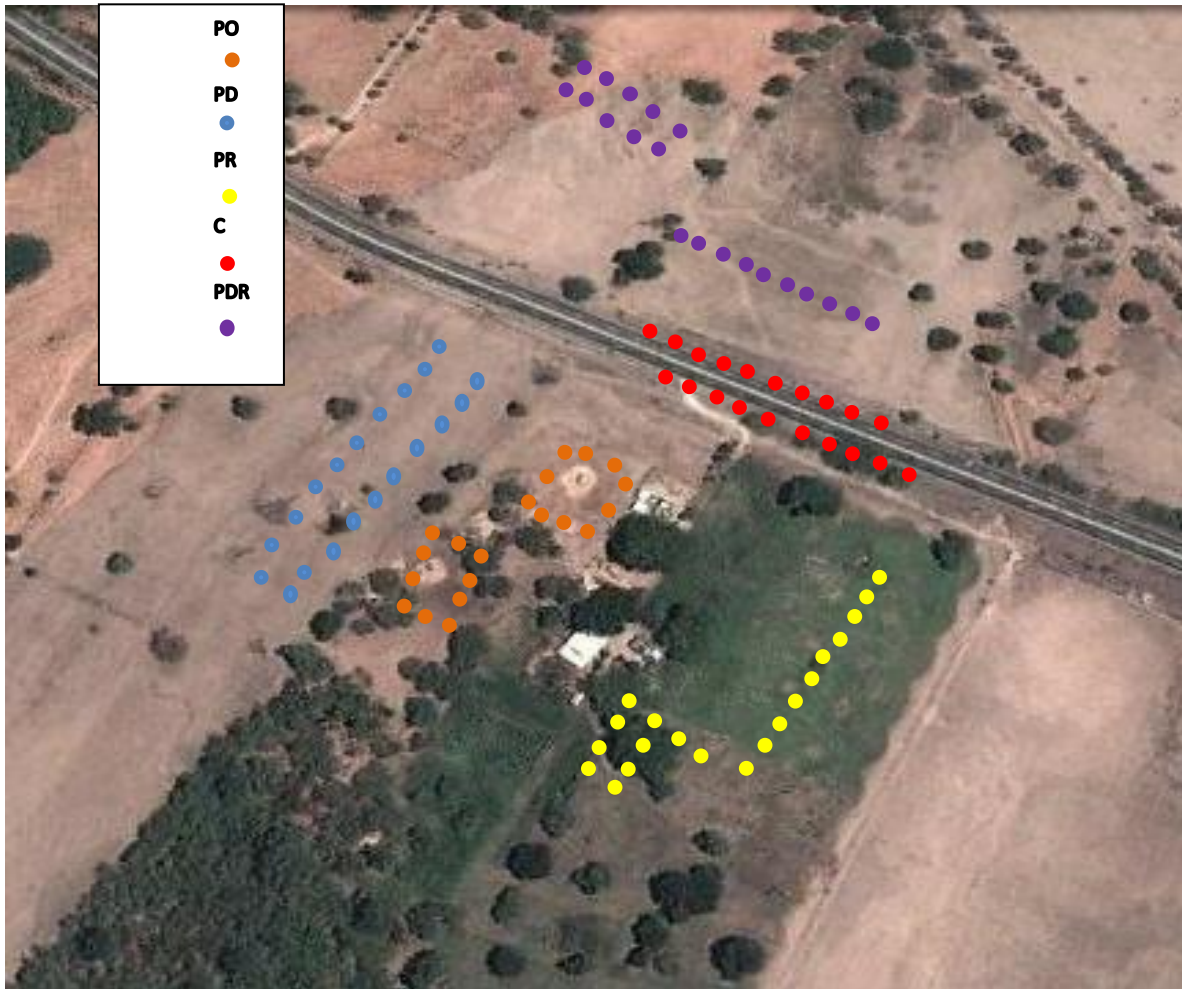


Fig 2.- Disposición de los transectos y las trampas “pit fall” en cada sitio de estudio. Potrero ocupado (PO), potrero en desuso (PD), potrero con riego (PR), carretera (C) y potrero en desuso recientemente (PDR). Imagen satelital tomada de Google earth.

Las trampas “pit fall” se construyeron con botes de plástico de un litro enterrados y con el borde a nivel del suelo, se colocó una malla de alambre (con dimensiones de 5 x 12 cm; con una luz de 1 cm²) con la finalidad de sostener el cebo, además se puso tierra dentro del bote para que los escarabajos al caer a la trampa se enterraran y no escaparan. Cada trampa fue protegida de la desecación con un recipiente de plástico que se sostuvo de tres alambres enterrados alrededor de los botes. El cebo que se utilizó en el experimento fue excremento de

vaca y se colocaron alrededor de 200 gr en cada una de las trampas (Larsen y Forsyth, 2005; Villarreal *et al.*, 2006) (Fig 3).

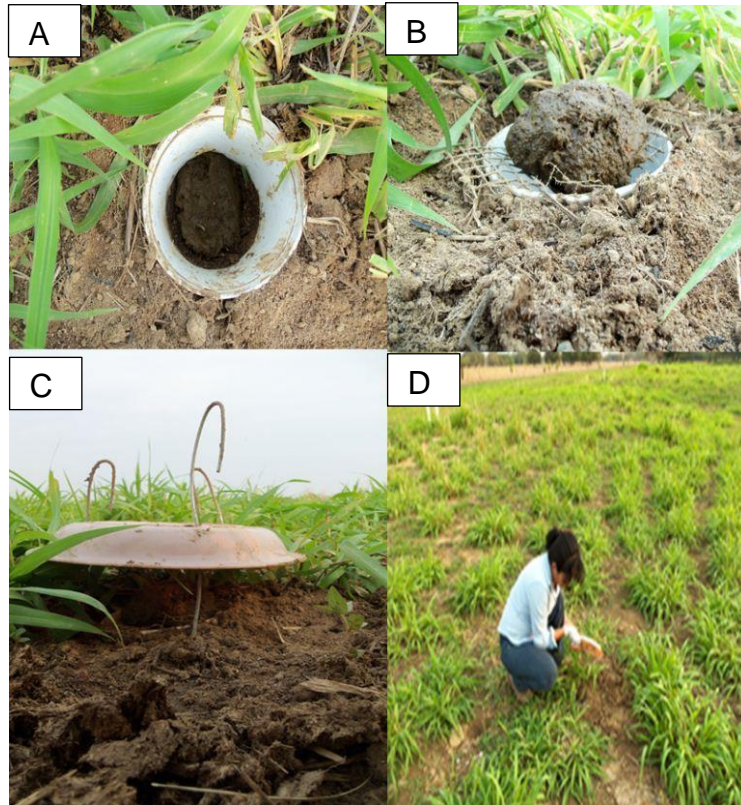


Fig 3.- Instalación de las trampas “pit fall” empleadas en los cinco sitios de estudio. A) Corresponde al interior de la trampa. B) corresponde a la colocación del excremento de vaca como cebo. C) Protección del cebo para evitar la desecación del estiércol. D) Colocación de una de las trampas en el PR.

Las trampas se cebaron alrededor de las 17:00 hrs y se revisaron a las 8:00 hrs del día siguiente para evitar la desecación, después de esto las trampas eran desactivadas y el cebo retirado. La duración de los muestreos en trampas fue de 19 días, de manera discontinua, aunque los últimos días (6) del muestreo se realizaron de manera continua debido al incremento en cuanto a apoyo logístico.

Así mismo, para evitar la mortalidad en la población debido a la elevada insolación se realizaron muestreos nocturnos durante 16 días, este muestreo también se llevó acabo de manera discontinua y los días de muestreo no

coincidían con el de las trampas “pit fall” excepto, en la última semana debido a las razones antes mencionadas. El muestreo nocturno se realizó en el potrero ocupado (PO) y consistió en revisar plastas frescas de vaca (generalmente excretadas en el transcurso de la tarde) durante tres horas.

Tanto en los muestreos en trampas como en los muestreos nocturnos se capturaron a los individuos, se limpiaron con la ayuda de un hisopo de algodón, se marcaron (ver abajo), se determinó su edad, sexo y las coordenadas geográficas o la trampa en la que fueron capturados. Después de la toma de los datos se liberaron a los individuos observando que no tuvieran algún daño causado por la manipulación.

Para el marcaje de los individuos se utilizó un Marcador Staedtler Lumocolor de tinta azul permanente. Los individuos eran marcados con un código numérico a base de puntos sobre los élitros, (Larsen y Forsyth, 2005) (Fig. 5). Posterior al marcaje cada uno de los puntos fue cubierto con una capa fina de Krazy® Kola Loka® Industrial brocha, esta metodología ha sido empleada previamente en campo sin generar mayor afectación en la sobrevivencia de los individuos, las marcas en los individuos pueden persistir hasta por dos años (Arellano, 2007).

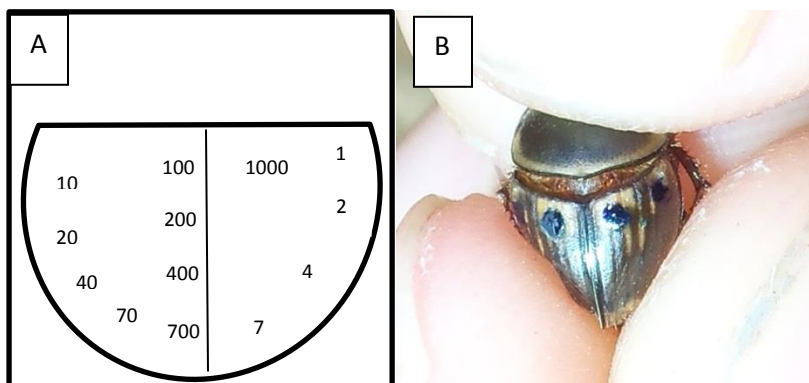


Fig 5. A) Código empleado para el marcaje de los individuos. B) Individuo de *D. gazella*, marcado con el número 1101.

Para la determinación de la edad se tomaron en cuenta aspectos morfológicos; el aspecto y la dureza de la cutícula y el desgaste del espolón del primer par de patas. De esta manera se determinaron tres clases: inmaduros, juveniles-maduros y viejos. Los individuos inmaduros (clase 1) presentan una cutícula suave y brillante, con los espolones del primer par de patas sin desgaste, los individuos juveniles-maduros (clase 2) presentan una cutícula dura y poco brillante, con los espolones medianamente desgastados, los individuos clasificados como viejos (clase 3) presentan una cutícula dura y muy opaca y los espolones del primer par de patas muy desgastados (Arellano, 2007). En el caso de la determinación del sexo, *D. gazella* presenta dimorfismo sexual, los machos poseen un par de cuernos y las hembras carecen de ellos.

Se midió la dureza del suelo con un penetrómetro de bolsillo para suelo marca Humboldt, modelo h-4200, las unidades de medición son kg/ cm² con un rango entre 0 - 4.5. La medición se realizó en una ocasión en cada una de las trampas en los cinco sitios (100 muestras). Esto debido a que existe una fuerte relación de la presencia de escarabajos estercoleros a esta variable, se ha observado que suelos con menores durezas y menos rocosos favorecen la presencia de escarabajos cavadores, suelos más rocosos y más duros favorecen la presencia de escarabajos rodadores (Basto *et al.*, 2012), para el presente estudio esta variable se relacionó con las abundancias registradas en las cinco áreas de muestreo.

5.3.-Análisis de datos

5.3.1.-Distribución y abundancia.

Los datos de distribución y abundancia de *D. gazella* para los cinco sitios de muestreo se obtuvieron a partir de los individuos capturados en las trampas. Para detectar diferencias significativas respecto a los valores de distribución y abundancia entre los sitios de estudio se empleó la prueba Kruskal Wallis debido a que los datos obtenidos no presentaron una distribución normal. Además, para las pruebas que resultaron estadísticamente significativas, se aplicó una comparación por pares calculada por el método de Dunn con la corrección de Bonferroni (Rial y Varela, 2008; Díaz, 2009; Mejía *et al.*, 2014). El método de Dunn- Bonferroni (1964) permite contrastar si la diferencia observada entre los rangos medios de cada par de muestras es o no significativa. El rango medio para la muestra j es la razón entre la suma de sus rangos y su número de casos. Para cada comparación por pares se calcula la diferencia en valor absoluto entre los rangos medios con el fin de determinar si la diferencia entre rangos medios es o no significativa, se compara el valor obtenido con el valor mínimo (Diferencia mínima significativa DMS) a partir del que una diferencia se consideraría estadísticamente significativa. Si la diferencia absoluta observada entre rangos medios es mayor que la DMS, ambos grupos tendrán promedios significativamente diferentes (Rial y Varela, 2008).

Para conocer si existen diferencias entre la dureza del suelo y las cinco zonas de estudio, se realizó una prueba de Kruskal Wallis y el método de Dunn-Bonferroni como prueba post-hoc. Asimismo se realizó un análisis de regresión lineal simple para saber si existe una relación entre la variable dureza del suelo y abundancia de individuos capturados únicamente en las trampas.

Para el análisis de datos se utilizó el paquete estadístico IBM SPSS Statistics 20®. Para la elaboración de los gráficos de caja se empleó el programa minitab15®.

5.3.2.-Movilidad

Para detectar diferencias estadísticas en los valores de las distancias recorridas entre machos y hembras se empleó la prueba U de Mann Whitney debido a la naturaleza no paramétrica de los datos. Para estimar los valores de movilidad individual (valores de distancias entre capturas y recapturas subsecuentes) se empleó el programa Arc gis 10 ©. El programa empleado ofrece dos medidas de longitud, la planar y la geodésica; para el análisis de los datos se utilizó la última debido a que toma en cuenta la curvatura de la Tierra.

5.3.3.-Tamaños poblacionales

Para la estimación de los tamaños poblacionales de machos y hembras se empleó el programa Mark (White y Burnham, 1999). Se utilizó el estimador Jolly-Seber, con la parametrización "POPAN", que es adecuada para poblaciones abiertas con eventos de nacimientos, muertes, emigración e inmigración. La parametrización "POPAN" propone la existencia de una superpoblación (N) que son todos los individuos que se pueden encontrar en el sitio de estudio.

El programa Mark utiliza una serie de datos (historia de captura) en donde se representa por medio de 0 y 1 la ausencia o presencia de los individuos en los días de muestreo, a partir de ahí se obtienen los estadísticos del Método Jolly-Seber:

Terminología de Jolly -Seber:

m_{gi} : número de animales del grupo g capturado en el muestreo i .

u_{gi} : Número de animales del grupo g capturados en el muestreo i que no están marcados.

n_{gi} : Número total de animales del grupo g capturados en el muestro i $n_{gi} = m_{gi} + u_{gi}$.

R_{gi} : Número de animales del grupo g que fueron liberados después del muestreo i .

r_{gi} : Número de animales R_{gi} liberados en el muestreo i que son recapturados en uno o más muestreos futuros.

z_{gi} : Número de animales del grupo g capturados antes del muestreo i , no capturados en el muestreo i y capturados después del muestreo i .

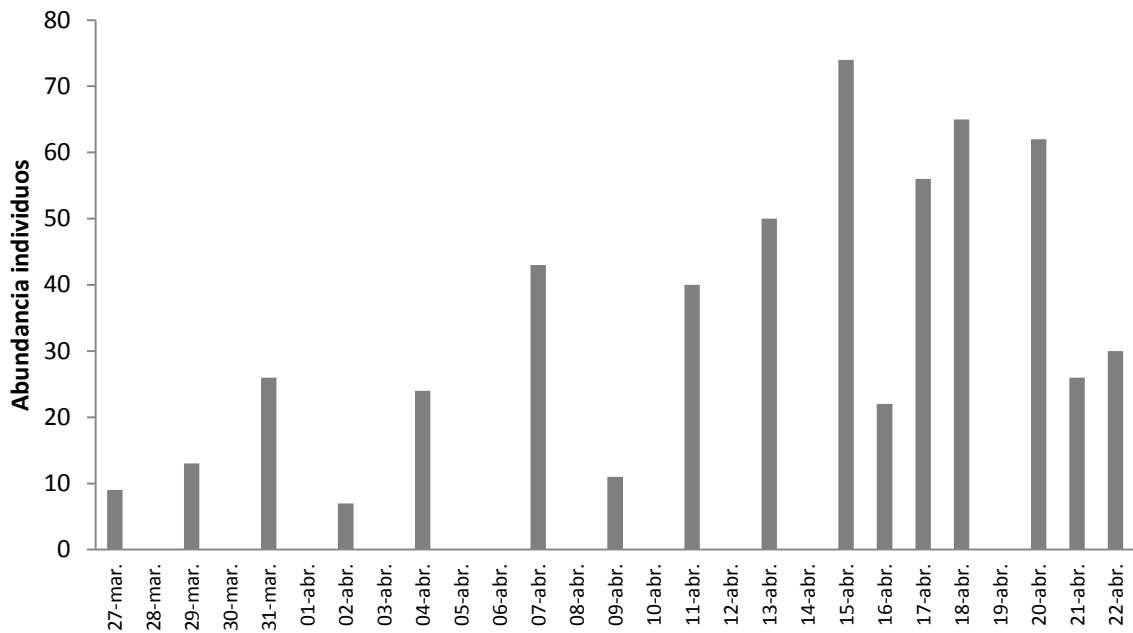
El programa MARK construye modelos lineales generalizados a partir de las historias de captura para la estimación de los valores diarios de dos parámetros principales: la probabilidad de residencia (ϕ) (probabilidad de sobrevivencia hasta la próxima marca). Este parámetro es calculado como en el modelo Jolly Seber: talla de la población marcada al principio del muestreo $t+1$ / talla de la población marcada en el muestreo t . Otro de los parámetros principales calculado es la probabilidad de reclutamiento o de ingreso a la población ($Pent$), que es la probabilidad de que un animal entre a la población entre el muestreo i y el muestreo $i+1$. También permite el cálculo de parámetros derivados, estimados a partir de los valores de los parámetros primarios, correspondientes a nacimientos diarios (es decir, emergencias; B_i), el tamaño de población diario (N_i), y el total de la población (N), o "super-población" (Schwarz y Arnason, 1996; White y Burnham 1999).

6.-Resultados

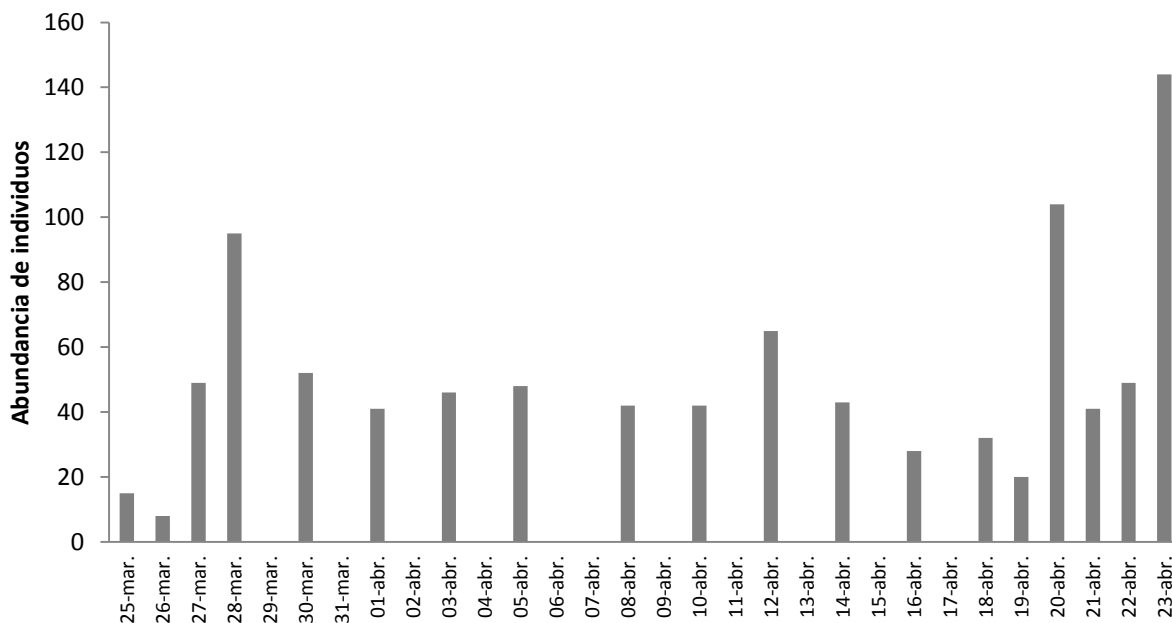
6.1.-Abundancia y distribución de *Digitonthophagus gazella*.

El número total de individuos colectados fue de 1 445, de los cuales 1 122 resultaron vivos y 323 individuos muertos (de estos últimos únicamente un ejemplar fue colectado muerto en los muestreos nocturnos y el resto fue encontrado en las trampas en los muestreos diurnos).

Durante los muestreos nocturnos en plastas se marcaron 557 ejemplares (Gráfica 1). El número de plastas revisadas por día, en promedio, fue de 25.92 plastas, revisando un total de 337 plastas. Del total de plastas revisadas solo en 179 se encontraron individuos de *D. gazella*. De los ejemplares encontrados en plastas 382 fueron hembras y 175 machos.



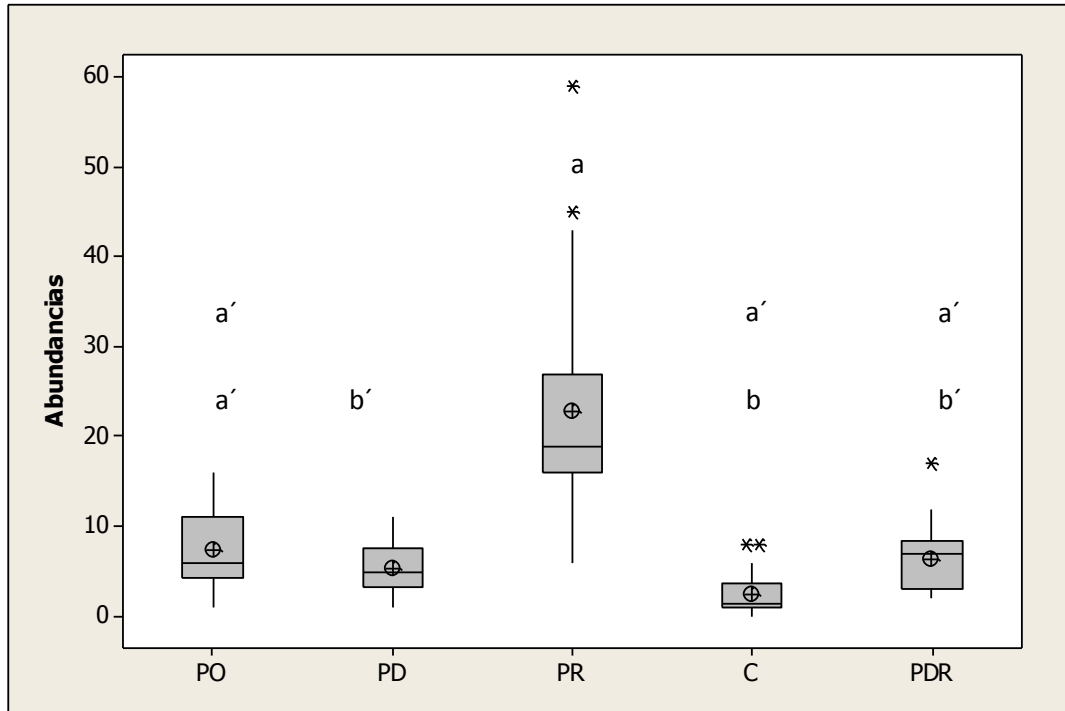
Gráfica 1.- Abundancia de individuos colectados en los muestreos manuales nocturnos en el sitio PO.



Gráfica 2.- Abundancia de individuos colectados en trampas tipo “pit-fall” por día de muestreo en todos los sitios.

El total de individuos colectados con trampas tipo “pit fall” fue de 887 (Gráfica 2), de esta cifra, el total de escarabajos muertos fue de 322 individuos (22 %) y 565 ejemplares vivos.

La gráfica 3 muestra la distribución de los valores de abundancia de *D. gazella* para los hábitats de estudio, en donde el valor de mayor (456 individuos, $\bar{x}=22.80$) y menor abundancia (48 individuos, $\bar{x}=2.40$) se registró para los sitios PR y C, respectivamente. La abundancia para PO fue de 149 ejemplares ($\bar{x}=7.45$), en PD se capturaron 106 individuos ($\bar{x}=5.3$) y en PDR 128 ejemplares ($\bar{x}=6.40$).



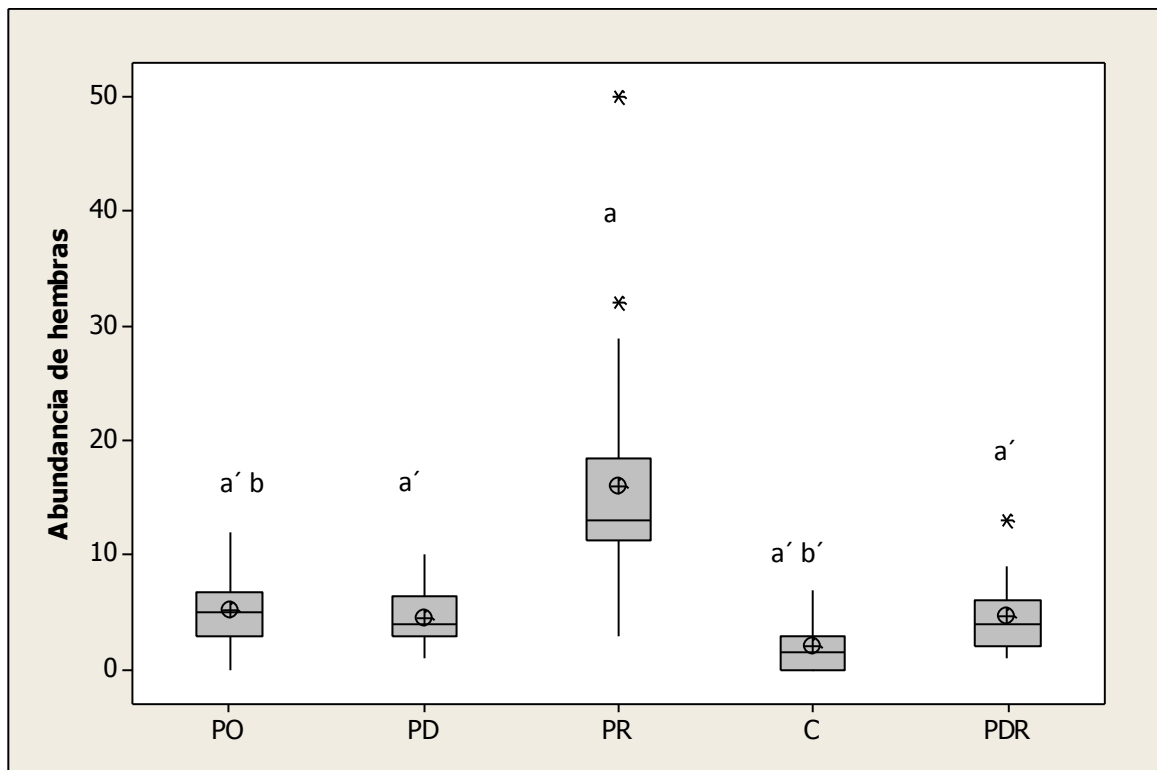
Gráfica 3.- Abundancias de los individuos colectados en cada sitio de muestreo. Los bigotes representan cada uno el 25% de la abundancia, la caja representa al 50% de la abundancia, la línea media señala la mediana, el círculo señala la media, * señala los valores atípicos; a estadísticamente diferente de a' y b estadísticamente diferente de b'.

Se encontró una diferencia estadísticamente significativa entre los sitios en cuanto a los valores de abundancia, Kruskal Wallis: $H(4, n=20) = 54.538, p < 0,001$. En el análisis post- hoc (Dunn- Bonferroni) se encontró que el sitio PR difiere a los demás ($p < 0.001$) y que el sitio C difiere de PDR ($p > 0,001$) y PO ($p > 0,001$) (gráfica 3).

6.1.1.-Abundancia y distribución de machos y hembras.

Del total de los individuos colectados (N=887) 639 fueron hembras y 248 machos. Se detectaron diferencias significativas para las abundancias entre hembras y machos, $U=2543$, $Z=-6.050$, $p<0.001$.

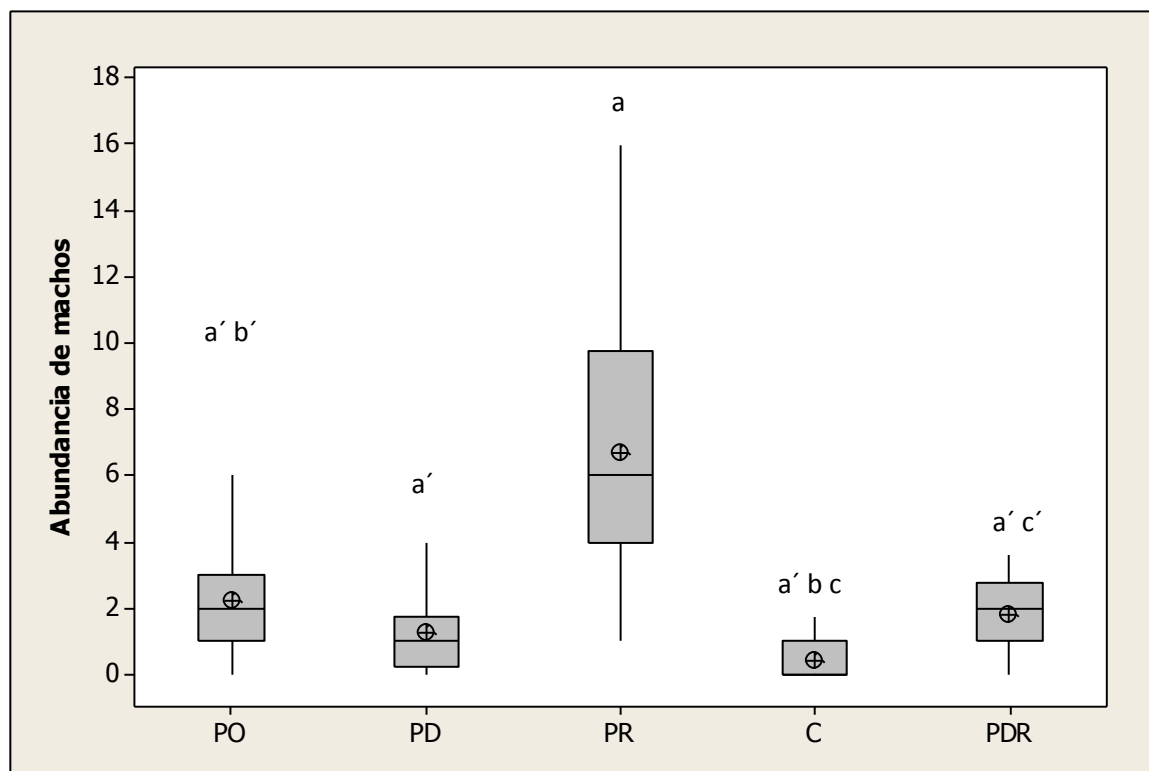
La gráfica 4 muestra la abundancia de las hembras en cada sitio de estudio, el valor mayor se obtuvo en el sitio PR (322 individuos, $\bar{x}= 16.1$) y la abundancia menor en el sitio C (40 individuos, $\bar{x}=2$). Para el sitio PO se obtuvo un total de 104 hembras ($\bar{x}=5.2$), en PD se capturaron 91 ($\bar{x}=4.55$) y en el sitio PDR se capturaron 92 ($\bar{x}= 4.6$).



Gráfica 4.- Abundancia de hembras colectadas en cada sitio de muestreo. Los bigotes representan cada uno el 25% de la abundancia, la caja representa al 50% de la abundancia, la línea media señala la mediana, el círculo señala la media y * señala los valores atípicos; a estadísticamente diferente de a' y b estadísticamente diferente de b'.

Se encontraron diferencias estadísticamente significativas para los valores de abundancia de hembras entre los hábitats de estudio, Kruskal Wallis: $H(4, n=20) = 46.755, p < 0,001$. En la prueba post-hoc (Dunn- Bonferroni) se encontró que el sitio PR difiere de los demás ($p < 0,001$) y que el sitio PO difiere de C ($p > 0,001$).

La gráfica 5 muestra la distribución de los machos ($N=248$) entre los sitios de muestreo, el sitio PR (134, $\bar{x}= 6.7$) fue el que obtuvo el valor mayor mientras que el sitio C (8, $\bar{x}= 0.4$) obtuvo la menor abundancia. Los valores para el resto de los sitios fueron para PO 45 individuos ($\bar{x}=2.25$), en PD se capturaron 25 machos ($\bar{x}=1.25$) y finalmente en el sitio PDR se capturó un total de 36 ejemplares ($\bar{x}= 1.8$).

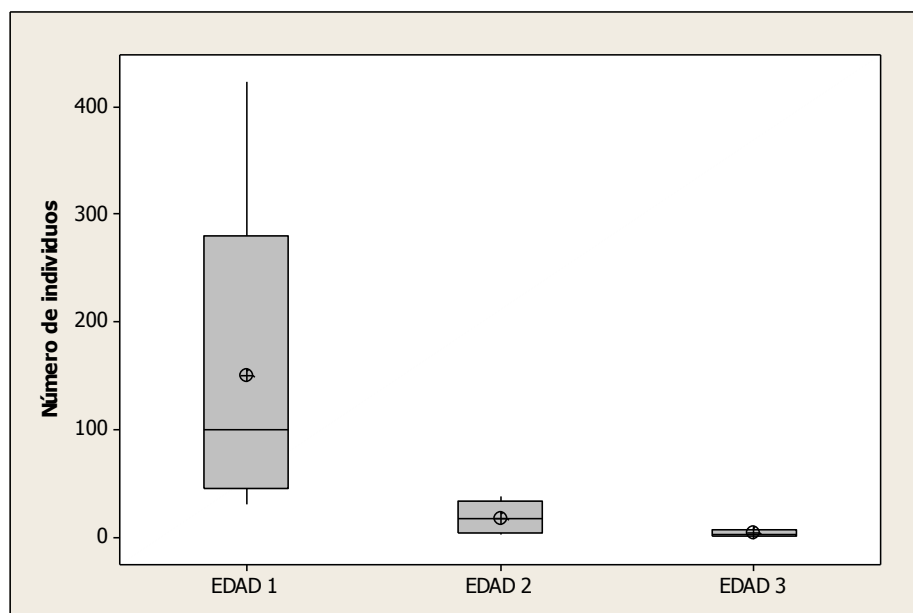


Gráfica 5.- Abundancia de machos colectados en cada sitio de muestreo. Los bigotes representan cada uno el 25% de la abundancia, la caja representa al 50% de la abundancia, la línea media señala la mediana, el círculo señala la media; a estadísticamente diferente de a', b estadísticamente diferente de b' y c estadísticamente diferente de c'.

El análisis estadístico muestra diferencias significativas Kruskal Wallis: $H(4, n=20) = 54.267, p < 0,001$. En el análisis post- hoc (Dunn- Bonferroni) se encontraron diferencias entre el sitio PR y el resto de los sitios ($p < 0,001$), entre los sitios C y PO ($p < 0,001$) y entre los sitios C y PDR ($p > 0,001$).

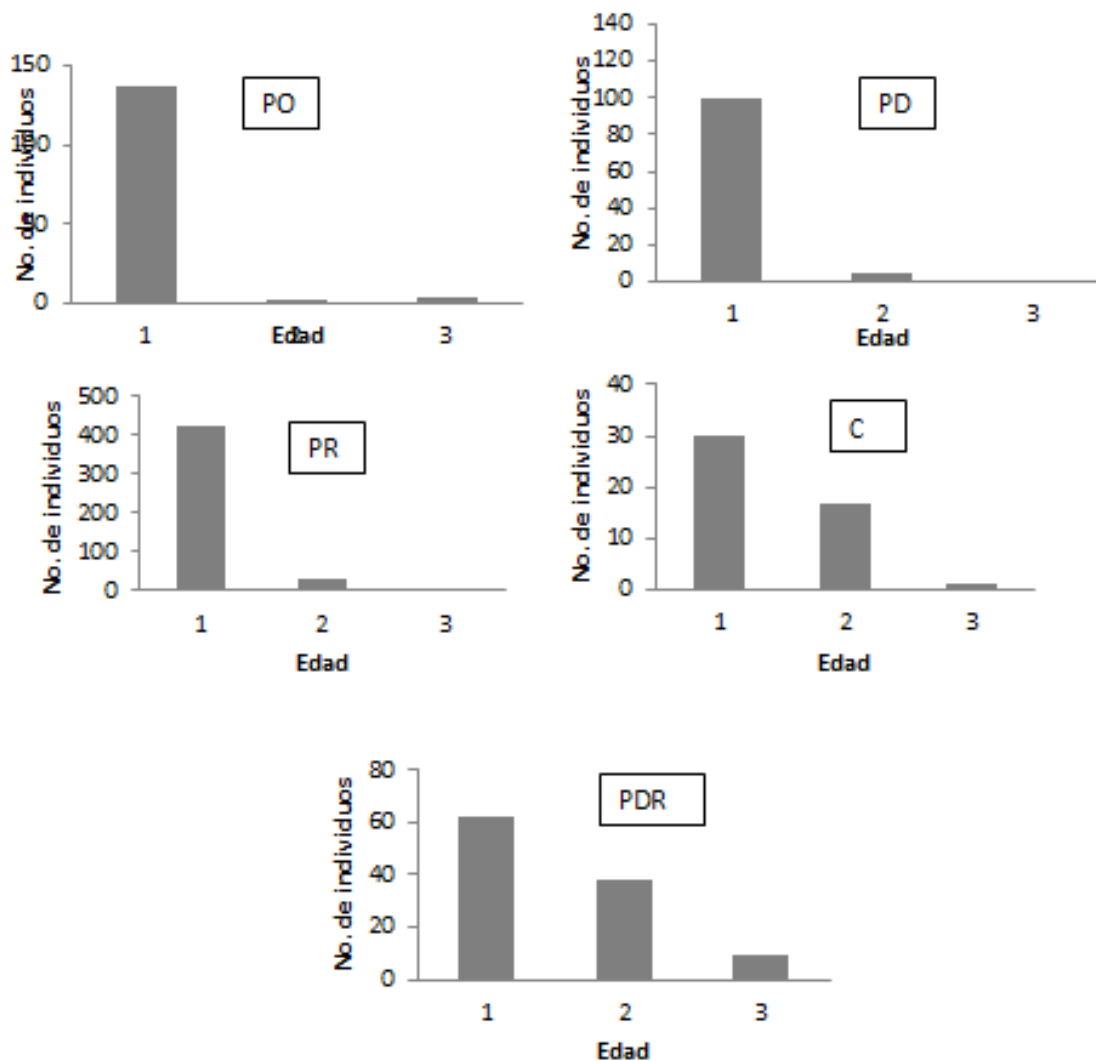
6.1.2.-Abundancia y distribución de clases de edad.

La distribución de los 887 individuos colectados en trampas tipo “pit fall” para cada clase de edad fue la siguiente, clase de edad 1= 752 ($\bar{x}=150.4$), clase de edad 2=90 ($\bar{x}=18$), clase de edad 3=17 ($\bar{x}=3.4$), los 28 individuos restantes no pudieron clasificarse dentro de una de las tres clases de edad. Los resultados indican que existen diferencias en la abundancia de cada clase de edad Kruskal Wallis: $H(2, n=15) = 10.297 p=0.006$. El análisis por parejas (Dunn-Bonferroni) muestra que existen diferencias entre las tres clases de edad ($p < 0.001$) siendo la clase de edad 1 la que representa a la población.



Gráfica 6.- Número de individuos colectados en trampas pit fall por clase de edad. Los bigotes representan cada uno el 25% de la abundancia, la caja representa al 50% de la abundancia, la línea media señala la mediana, el círculo señala la media.

Respecto a la distribución de edades podemos mencionar que en todos los sitios se encontraron individuos inmaduros (edad 1) y juveniles maduros (edad 2), mientras que los individuos clasificados como viejos (edad 3) estuvieron ausentes en el sitio PD. (Gráfica 7).

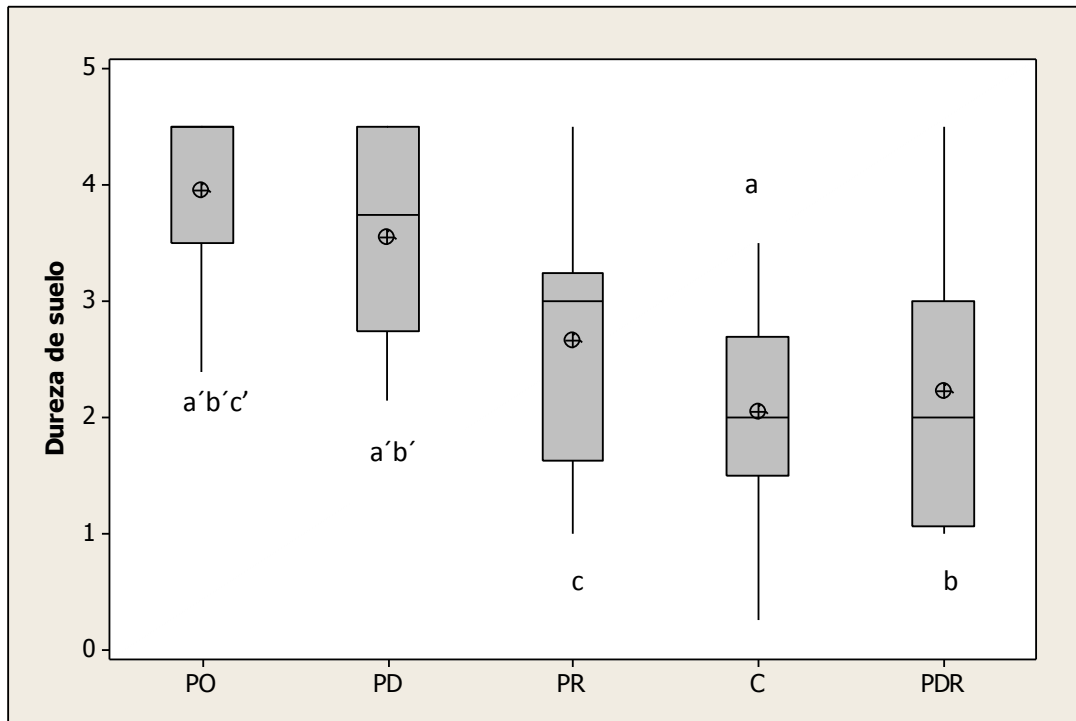


Gráfica 7.- Abundancia y distribución de clases de edad en los sitios de muestreo con trampas tipo "pit fall". Las siglas al interior de las gráficas indican el sitio de muestreo al que pertenece la distribución: PO= potrero ocupado, PD= potrero desocupado, PR= potrero de riego, C= carretera y PDR=potrero en desuso reciente.

En el caso de la mortalidad de los individuos para cada rango de edad los porcentajes fueron 31 % (236 individuos) para la edad 1, siendo este el valor porcentual más bajo de las cuatro categorías, 52 % (47 individuos) para la edad 2 y 70 % (12 individuos) para la edad 3.

6.1.3.-Abundancia de *Digitonthophagus gazella* y dureza de suelo.

El valor promedio para la dureza del suelo de cada sitio fue $\bar{x}=3.95 \text{ Kg/m}^2$, $\bar{x}=3.54 \text{ Kg/m}^2$, $\bar{x}=2.66 \text{ Kg/m}^2$, $\bar{x}=2.05 \text{ Kg/m}^2$ y $\bar{x}=2.22 \text{ Kg/m}^2$ para PO, PD, PR, C y PDR respectivamente. La prueba realizada indicó diferencias respecto a la dureza de suelo entre los sitios, Kruskal Wallis: $H(4, n=20)=37.805$, $p<0.001$. Las comparaciones por parejas señalan diferencias entre el sitio C y los sitios PD y PO ($p<0,001$), el sitio PDR difiere de PD y PO ($p<0,001$) y el sitio PR es distinto a PO ($p >0,001$) (Gráfica 8).



Gráfica 8.- Distribución de los valores de las durezas de suelo (Kg/m^2) de cada sitio de muestreo. Los bigotes representan cada uno el 25% de la abundancia, la caja representa al 50% de la abundancia, la línea media señala la mediana, el círculo señala la media; a estadísticamente diferente de a', b estadísticamente diferente de b' y c estadísticamente diferente de c'.

El análisis de regresión señala que no existe dependencia entre la dureza de suelo y la abundancia ($r^2=.014$). La regresión señala que no existe dependencia entre la dureza de suelo y abundancia de hembras ($r^2=0.018$) y abundancia de machos ($r^2=0.002$). Es decir para *D. gazella* la dureza del suelo es una variable que no posee importancia en cuanto a la preferencia de sitios.

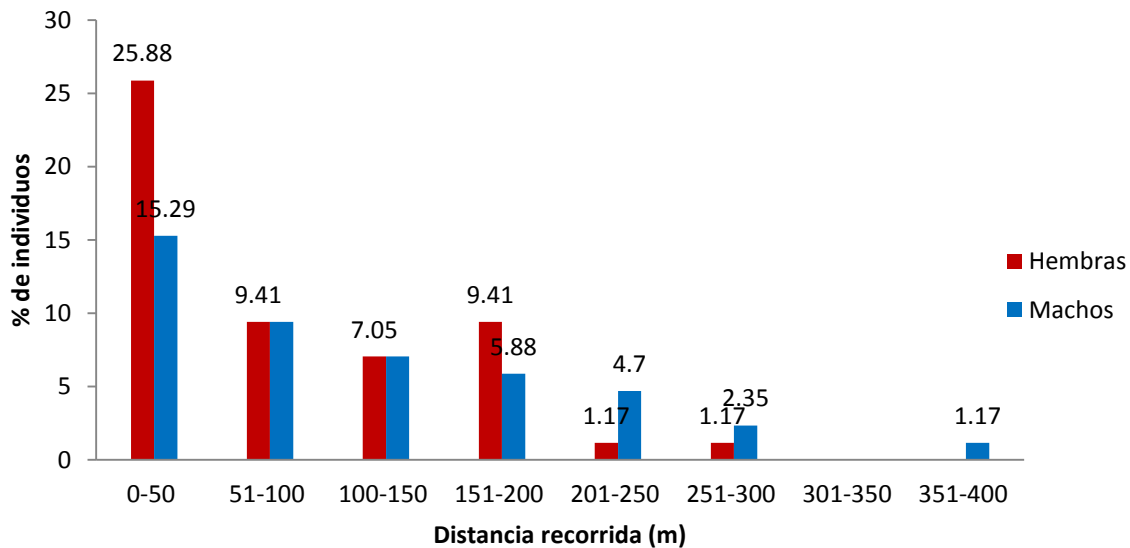
6.2.-Movilidad de *Digitonthophagus gazella*.

Del total de 1,122 individuos marcados, se recapturó un total de 85 ejemplares, lo que representa el 8% del total de individuos marcados.

De las recapturas obtenidas 77 individuos fueron recapturados en una ocasión, cinco individuos fueron recapturados en dos ocasiones y tres individuos se recapturaron en tres ocasiones.

De las 85 recapturas 12 individuos se recapturaron siempre en las mismas trampas, recorriendo 0 m, siete de estos ejemplares fueron hembras y el resto (5) fueron machos.

Respecto a la distancia recorrida por los individuos marcados y recapturados el mayor número de individuos se desplazó una distancia entre 0-50 m de los cuales 25.88 % eran hembras y 15.29 % machos, el 9.41 % de las recapturas de ambos sexos se movieron entre 51-100 m, el 7 % de las recapturas de ambos sexos recorrieron de 100- 150 m, 9.41 % de hembras y 5.88 % de machos recorrieron de 151-200 m, 1.17 % de hembras y 4.7 % de machos se desplazaron de 201-250 m, 1.17 % de hembras y 2.35 % de machos recorrieron una longitud de 251-300 m, finalmente un individuo macho (1.17 %) recorrió más de 300 m (Gráfica 9).



Gráfica 9.- Distancias recorridas por hembras y machos recapturados.

Del total de recapturas 46 individuos (54 %) fueron hembras y 39 (46%) machos. Las hembras recorrieron una distancia media de 77.74 m mientras que los machos recorrieron una distancia media de 107.74. No se encontraron diferencias significativas con respecto a las distancias recorridas entre machos y hembras, $U=734.5$, $Z=-1.435$, $p=0.151$ (Gráfica 10).

De las capturas individuales podemos mencionar que el recorrido mínimo de uno de los individuos fue de 5.71 m. capturado y recapturado en plastas en un tiempo de 48 horas. La mayor distancia recorrida fue de 355.79 m (un macho), recapturado en dos ocasiones en 17 días. Otro de los datos individuales que vale la pena mencionar fue una captura y recaptura en el mismo día de una hembra, datos que por supuesto serán tomados en cuenta únicamente para este apartado, la distancia recorrida por este ejemplar fue de 291.29 m en un tiempo de 12 hrs aproximadamente.

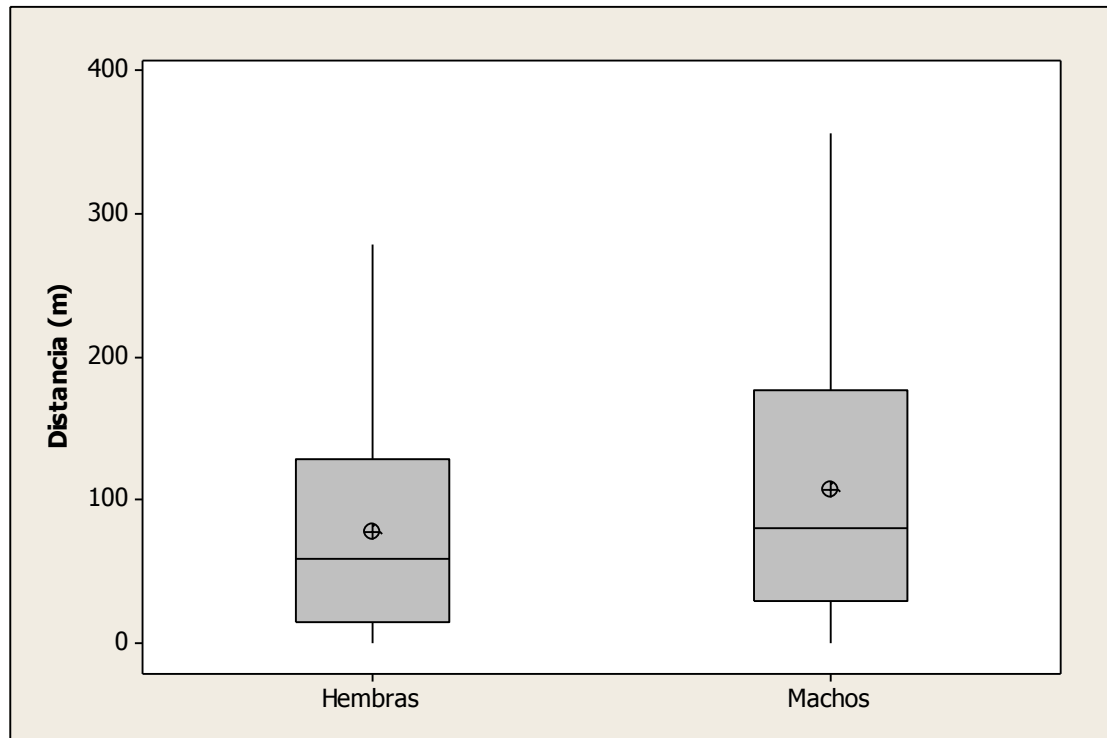
Del total de los individuos marcados y recapturados, 46 capturas sucedieron en trampas, el resto de los individuos se marcaron en plastas (39), en el caso de las recapturas 67 ocurrieron en trampas y 18 en plastas. Debido al muestreo realizado en plastas en el sitio PO (con la finalidad de obtener más del 5% en

recapturas para calcular los tamaños poblacionales) no fue posible emplear algún modelo de movilidad para analizar los patrones de movimientos entre los cinco sitios. Sin embargo se puede mencionar como datos relevantes que el 20% de los individuos se movió dentro del PO, 18.23% de los individuos se movieron del PO al PR, el 33% mantuvo sus movimientos en el PR (Tabla 2). Respecto a la direccionalidad de los movimientos, el 57 % de la población se movió hacia el PR y el 27% hacia el PO.

Tabla 2.- Preferencia de sitios en cuanto a movilidad de los individuos recapturados de *D. gazella*.

Sitios	# de individuos	%
Dentro del PO	17	20
Del PO a PD	7	8.23
Del PO a PR	16	18.23
Del PD a PR	2	2.35
Del PR a PO	6	7.05
Dentro del PR	28	33
Del PR a PDR	1	1.17
Del C a PD	1	1.17
Del PDR a PR	3	3.52
Del PDR a C	1	1.17
Dentro de PDR	3	3.52

Respecto a la edad, 69 de las 85 recapturas fueron clasificadas como individuos inmaduros (1), 15 fueron de edad juvenil-maduro y un ejemplar fue clasificado como viejo.



Gráfica 10.- Distancias recorridas por machos y hembras. Los bigotes representan cada uno el 25% de la distribución de los datos, la caja representa al 50% de la distribución de los datos, la línea media señala la mediana, el círculo señala la media.

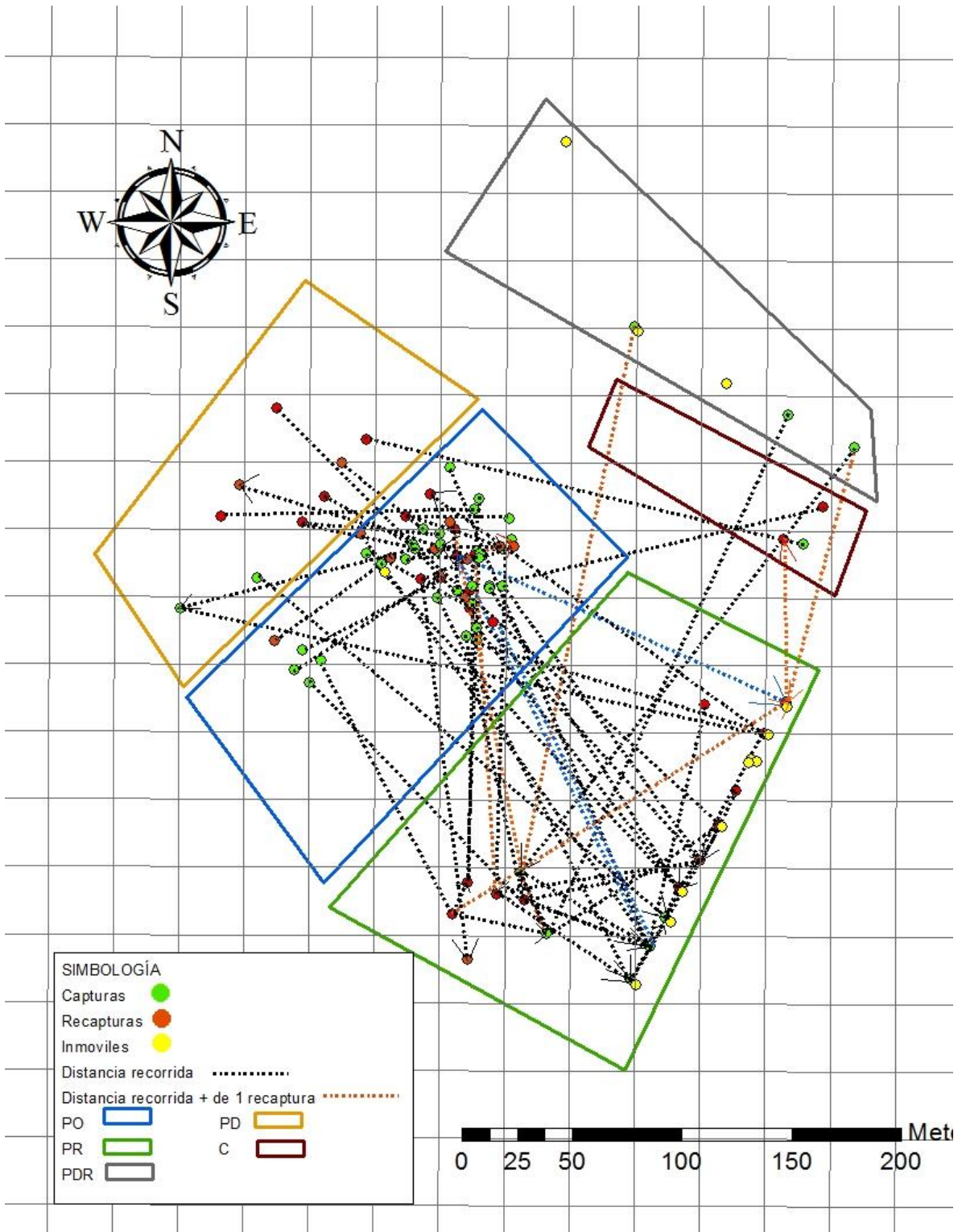
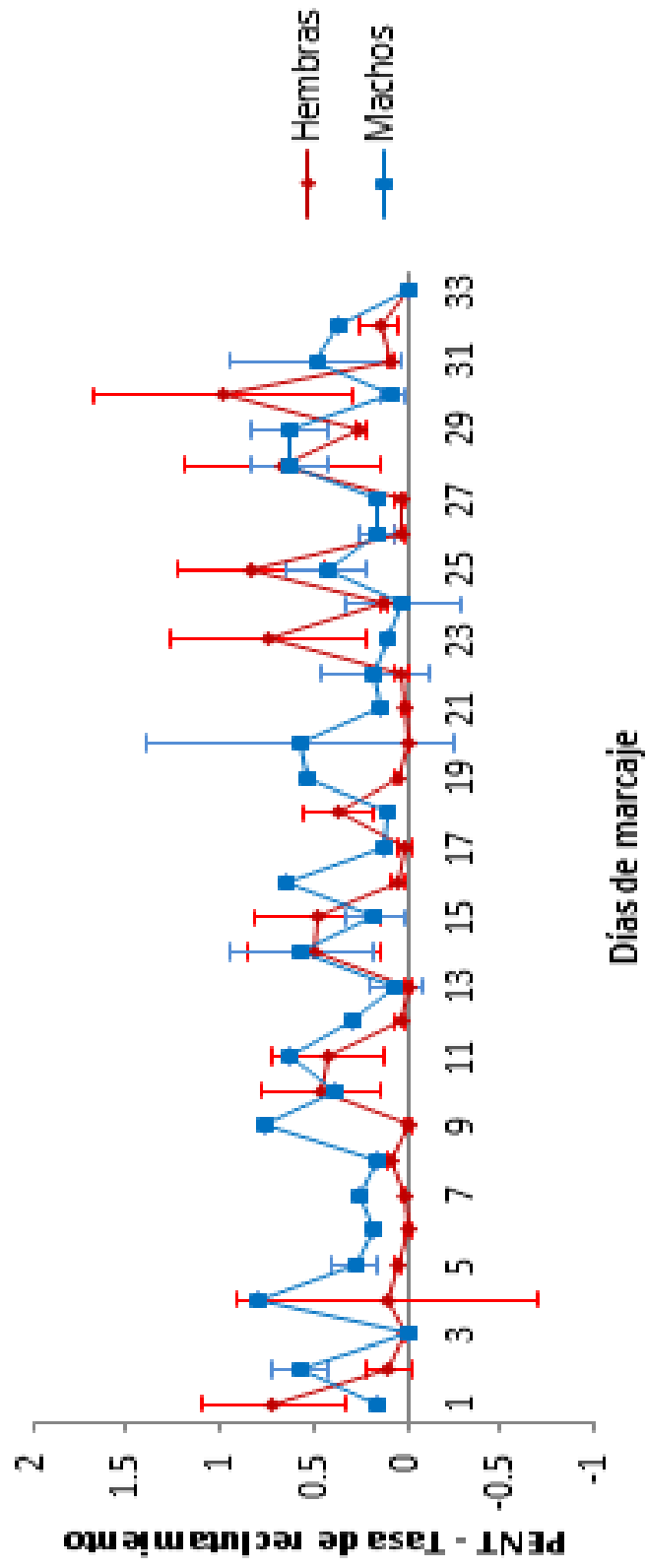


Fig 6.- Mapa de los movimientos registrados de los individuos capturados y recapturados. Las líneas punteadas de color azul representan las distancias recorridas más largas. Los cuadrantes representan unidades de 30x 30 m.

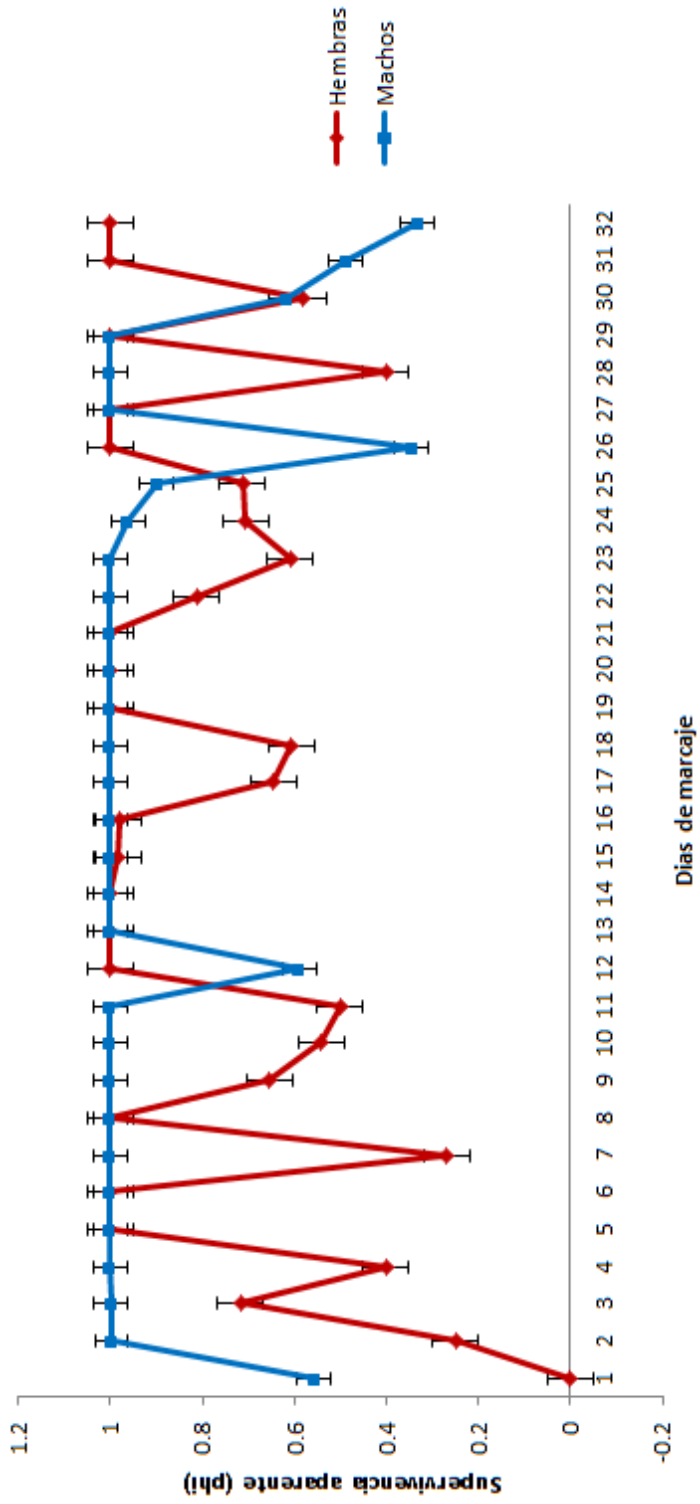
6.3.-Estructura poblacional de *Digitonthophagus gazella*.

Dentro los parámetros primarios que se obtuvieron a partir del modelo Jolly-Seber, con la parametrización "POPAN" se encuentran la tasa de reclutamiento o la probabilidad de ingreso (PENT). En el caso de las hembras la tasa de reclutamiento tuvo su pico más alto el día 30 de muestreo con un valor de 0.98, mientras que los machos presentaron picos de actividad importantes los días cuatro y nueve con valores de 0.79 y 0.77, respectivamente (Gráfica 11). Además se obtuvo la probabilidad de sobrevivencia hasta la próxima marca (ϕ) para hembras y machos (Gráfica 12), la media obtenida para este parámetro fue de 0.76 y 0.89 respectivamente.

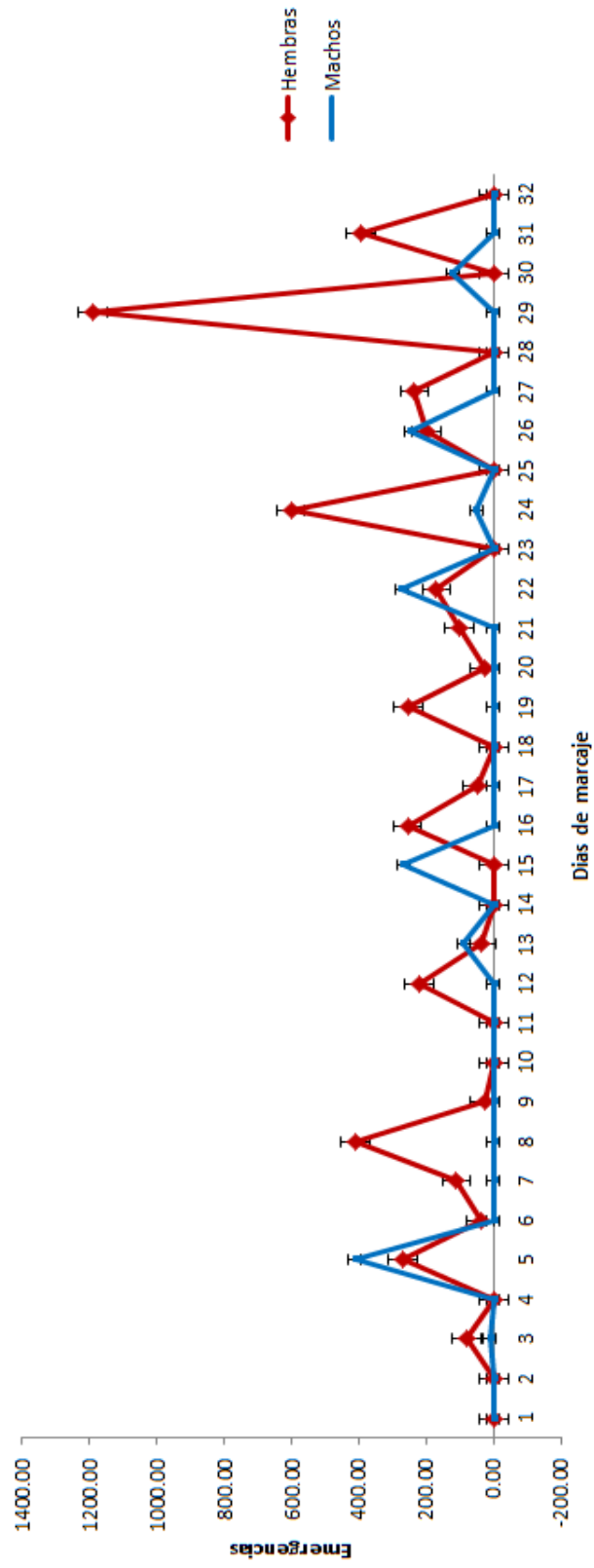
Respecto a los parámetros derivados, como lo es la emergencia (nacimientos diarios) (B_i) de hembras y machos (gráfica 13), se obtuvieron números más elevados para las hembras siendo la media de este grupo 145.46 individuos, mientras que en los machos la media fue de 45.78 individuos. Otro de los parámetros derivados obtenidos fue la estimación promedio de los tamaños poblacionales diarios de *D. gazella* en los sitios estudiados, el análisis arrojó valores de 508 ± 95 individuos para las hembras y de 436 ± 175 para los machos (Gráfica 14). Finalmente se obtuvo el tamaño de la super-población siendo de $4\ 941 \pm 1\ 337$ individuos para las hembras y $1\ 650 \pm 234$ individuos para los machos, dando un total de 6 591 ejemplares durante el periodo del 21 de marzo- 23 de abril del 2013.



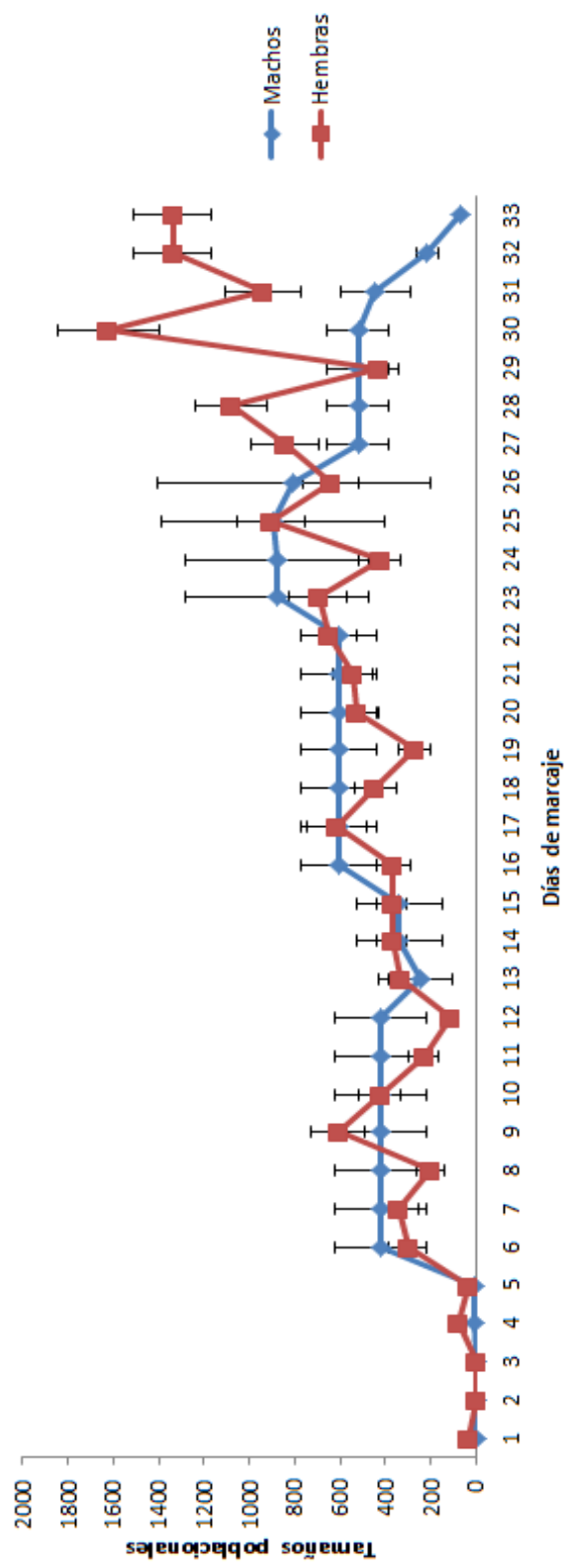
Gráfica 11.- Tasa de reclutamiento (PENT) para machos y hembras. Las barras representan el error estándar.



Gráfica 12.- Supervivencia aparente para machos y hembras. Las barras representan el error estándar.



Gráfica 13.-Emergencias diarias de machos y hembras. Las barras representan el error estándar.



Gráfica 14.- Estimación de los tamaños poblacionales absolutos diarios de *D. gazella* en un paisaje costero. Las barras representan el error estándar.

7.-Discusión

7.1.- Abundancia y distribución de *Digitonthophagus gazella*.

De acuerdo a la abundancia total obtenida de *D. gazella* (1445 individuos) y a la temporada en la cual se realizó el muestreo, podemos decir que se obtuvo un número elevado de registros comparado con otros trabajos realizados en condiciones ambientales similares. En un estudio realizado en Colombia en un periodo de un año se colectó un total de 44 individuos en época de lluvia y se menciona una ausencia de esta especie en época de estiaje (Navarro *et al.*, 2011). En otro trabajo realizado en Yucatán en donde también se menciona la fuerte estacionalidad de los escarabajos se registró un total de 2608 individuos de *D. gazella* siendo los meses de mayo- agosto (época de lluvia) los que presentan un aumento significativo de la abundancia de escarabajos (Basto *et al.*, 2012). Cabe mencionar que en el caso de México se tienen registros de la presencia de *D. gazella* desde el año 1981 y en el caso de Colombia a partir del 2004 por lo que es probable que la población en el caso de este último aun no esté bien establecida y de eso dependa la baja abundancia reportada. Otro de los estudios menciona la aparición de individuos de *D. gazella* en época de lluvia (Rougon y Rougon 1991 en Lobo, 1996) por lo que la abundancia en el caso del paisaje estudiado podría aumentar en la temporada de precipitación. Es importante señalar que en el análisis bibliográfico no se encontraron estudios que midan el efecto de los sistemas de riego en las poblaciones de escarabajos, sin embargo, se ha observado que la presencia del riego artificial favorece la abundancia y permanencia de especies con alto rango de tolerancia a condiciones ambientales no aptas para la reproducción y sobrevivencia, mientras que especies que presentan un pico de abundancia elevado en temporada de lluvias podrían verse favorecidas con la presencia de sistemas de riego (Lumbreras *et al.*, 1990). Lo

anterior respalda al hecho de que no se encontraron individuos de *D. gazella* en un muestreo previo en potreros cercanos al estudiado, los cuales no contaban con sistema de riego aunque sí con abundante estiércol (obs. pers.).

Respecto a la distribución espacial y para contestar: a la pregunta sobre ¿Cómo afectan a *D. gazella* las distintas características de los sitios en términos de preferencias espaciales? nuestros resultados (basados en el muestreo con trampas “pit fall”) señalan que la abundancia de *D. gazella* es mayor en el potrero de riego (PR) comparada con el resto de los sitios. En este sitio el estiércol depositado por las vacas era mucho menor que el depositado diariamente en el potrero ocupado (PO), por lo que ciertas características micro ambientales otorgadas por el sistema de riego como una mayor humedad parecen favorecer la presencia de la especie, en línea con los resultados de estudios previos (Favila, 2004; Avendaño *et al.*, 2005; Arellano, 2007). Es necesario mencionar que derivado de nuestros muestreos manuales nocturnos en el potrero ocupado se marcó un total de 537 individuos, por lo que los resultados obtenidos con las trampas “pit fall” deben tomarse con precaución debido a que es posible que la cantidad de estiércol depositada por las vacas genere una mayor atracción que la depositada en las trampas y esa sea la razón por la que se obtuvo una baja abundancia en este sitio; no obstante también es admisible suponer que la cantidad de estiércol de las trampas “pit fall” representa una proporción mínima de los recursos naturales disponibles en el paisaje.

La presencia de *D. gazella* en potreros abiertos como el PO está bien documentada (Lobo, 1996; Montes de Oca, 2001, Álvarez *et al.*, 2009). Cabe mencionar que se ha reportado que la especie soporta condiciones ambientales agresivas tales como las de la reserva de la biosfera de Mapimí, Durango (283mm de precipitación anual, 30 °C) en donde más del 60% de la población está representada por esta especie (Lobo, 1996) por lo que las condiciones de los sitios del presente estudio no parecen representar una barrera para la permanencia y dispersión de *D. gazella*. En el presente estudio, es evidente que la presencia de estiércol del PO y la presencia del sistema de riego del PR son elementos que

determinan la abundancia de *D. gazella* por lo que este tipo de prácticas ganaderas propician la expansión de especies oportunistas como algunas de las especies exóticas de Scarabaeidae.

7.1.1.-Abundancia y distribución de machos y hembras.

En cuanto a la abundancia de hembras y machos en la población de *D. gazella* se encontró que las hembras son significativamente más abundantes, fenómeno que ha sido documentado en otras especies y que, de acuerdo con evaluaciones previas puede ser consecuencia del comportamiento reproductivo. En un trabajo realizado con la especie *C. c. cyanellus* perteneciente a la familia Scarabaeidae, se observó que no hay diferencias significativas en la abundancia por sexos (Arellano, 2007), resultados que contrastan con este estudio; esta especie pertenece al grupo de los rodadores y ambos sexos cooperan para la puesta del nido además de que otorgan un cuidado parental después de la oviposición (Halffter y Edmons, 1982; Cortez, 2007). Hasta la fecha no se tienen estudios acerca de la estructura poblacional de *D. gazella*, sin embargo existe un estudio de la especie *Onthophagus stylocerus* que menciona que la abundancia de hembras representó el doble que la de los machos; este trabajo también sugiere que la abundancia de las hembras se debe al comportamiento reproductivo de los Onthophagini (Lobo, 1992). Cabe mencionar que *D. gazella* pertenece al grupo de los llamados “tuneleros” de los Scarabaeidae quienes construyen galerías bajo la tierra e introducen sus huevos dentro de pequeñas masas hechas de estiércol, en las especies con este comportamiento el rol del macho es secundario y la hembra (sexo activo) es la responsable de cavar y formar las bolas de estiércol, además de que proporciona mayor cuidado a las bolas nido hasta la emergencia (Halffter y Edmons, 1982; Hanski y Cambefort, 1991) por lo que es probable que la desmedida abundancia de las hembras de *D.*

gazella al igual que la de otros miembros de la misma tribu se deba a este comportamiento.

Respecto a los resultados de la distribución local entre machos y hembras se obtuvieron resultados similares, en donde el sitio potrero de riego presenta la mayor abundancia, por lo que la preferencia de hábitat por ambos sexos es similar.

7.1.2.- Abundancia y distribución de clases de edad.

De acuerdo a los resultados obtenidos, la población está representada por individuos recién emergidos (n=752), hecho que podría ser una consecuencia de la implementación del sistema de riego; se ha reportado para la especie *Onthophagus landolti* la existencia de tres picos de abundancia durante un año en un bosque secundario, mientras que en una zona con sistema de riego, empleada en la producción de pastos para alimento del ganado, se observaron cuatro picos de abundancia destacándose la emergencia de individuos en la temporada de seca; el aumento de la emergencia se reportó también para dos especies más, *Canthon leechi* y *Canthidium* sp. (Reyes *et al.*, 2007). Por otro lado se ha registrado que existe una fuerte relación entre la emergencia de los escarabajos y la época de lluvia, situación que contrasta con el presente estudio, en donde se obtuvo un número elevado de capturas (1445 individuos) en condiciones de estiaje. En un trabajo realizado con la especie *Bubas bubalus* se observaron dos picos de abundancia poblacional con la presencia de individuos jóvenes en los meses de otoño y primavera (Lumbreras *et al.*, 1990). Para la especie *C. c cyanellus* se registró la mayor abundancia a finales de mayo con el inicio de la temporada de lluvias siendo los individuos juveniles- maduros los más abundantes (Arellano, 2007); esto último apoya a lo anteriormente expuesto acerca del efecto que causa el sistema de riego en la emergencia de *D. gazella*.

Respecto a la distribución de los individuos y la categoría de edades, no se ha encontrado ningún estudio que indique si existe alguna segregación en el paisaje relacionada a la edad por parte de los Scarabaeidae. En el presente trabajo se registró que los recién emergidos y los juveniles maduros se distribuyeron en todo el paisaje y presentaron los menores porcentajes de mortalidad. Respecto a lo anterior la bibliografía documenta que los individuos jóvenes son capaces de moverse a través del paisaje en búsqueda de pareja o de sitios nuevos para colonizar como respuesta a la competencia espermática (Arellano, 2007). Los individuos clasificados como viejos estuvieron ausentes en PD presentando un porcentaje total de mortalidad del 70 %; es posible que los individuos viejos ya hubieran completado su ciclo de vida y la mortalidad se debió a esto. Lo anterior concuerda con lo encontrado en la especie *Planolinellus vittatus* en la cual se observó en ambos sexos que el potencial reproductivo disminuye después de los 25 días, tiempo en el que los valores de mortalidad aumentan (Martínez, 2008). La ausencia de individuos viejos en el potrero desocupado podría atribuirse a la cercanía de este sitio al PO y a la atracción que ejerce la abundancia del recurso en este potrero, el hecho de que se hayan encontrado individuos viejos en otros sitios similares a PD (con ausencia de estiércol) como los son C y PDR apoya también esta hipótesis. No se encontraron estudios que sustenten lo anterior por lo que se sugiere, en estudios posteriores, incluir experimentos que comprueben el efecto que causa la abundancia de estiércol sobre la atracción y la explotación del recurso por las diferentes clases de edades de los escarabajos.

7.1.3.-Abundancia de *Digitonthophagus gazella* y dureza de suelo.

Para los Scarabaeidae el suelo es un recurso muy importante, pues es aquí donde pasan la mayor parte de su vida, desde la puesta de los huevos, el desarrollo completo de la larva y el periodo de diapausa que en algunas especies se presenta en condiciones extremas (Hanski y Cambefort, 1991). Existen estudios que apoyan lo anterior, por ejemplo, suelos poco profundos y muy rocosos favorecen a los escarabajos de hábitos rodadores, para los escarabajos cavadores los suelos más favorables son los menos profundos, menos rocosos, porosos y blandos (Quinteros *et al.*, 2006; Reyes- Novelo *et al.*, 2007; Basto *et al.*, 2012). En adición se ha reportado, que los suelos duros y salinos perjudican el desarrollo de las larvas y adultos debido a que son suelos pobremente drenados (Hanski y Cambefort, 1991). Existe una hipótesis en donde se compara la habilidad competitiva intrínseca (buenos competidores y malos competidores) y la sensibilidad por el tipo de suelo (suelo fácil de remover y suelo difícil de remover) en donde los géneros *Onitis* y *Onthophagus* aparecen en los valores intermedios (Hanski y Cambefort, 1991). Lo anterior contrasta con lo obtenido en el presente estudio, el valor del análisis de regresión obtenido en nuestros resultados no evidencia que exista un efecto otorgado por la dureza de suelo en cuanto a preferencia espacial, por lo que se considera que para *D. gazella* la variable dureza de suelo puede ser de poca relevancia en cuanto a su micro-distribución y preferencias; esto es soportado por algunos estudios que mencionan que existen especies que no tienen cambios en abundancia de un tipo de suelo a otro (Hanski y Cambefort, 1991). Otro aspecto importante que debe de tomarse en cuenta es la capacidad de *D. gazella* para explotar los recursos disponibles aun en condiciones extremas (Ruogon y Ruogon en Hanski y Cambefort, 1991) y el hecho de que esté bien adaptado a zonas de potrero (Montes de Oca, 2001) en donde generalmente los suelos tienen durezas elevadas debido al pisoteo de los animales, por lo que la hipótesis planteada acerca de la poca importancia que posee la dureza del suelo parece ser adecuada para esta especie.

7.2.-Movilidad de *Digitonthophagus gazella*.

Una de las preguntas formuladas en esta tesis ha sido ¿Cómo afecta el sexo la movilidad de *D. gazella*? De acuerdo a nuestros resultados no se encontraron diferencias significativas entre machos y hembras, sin embargo los machos recorrieron 0.5 km más en comparación a las hembras, esto podría estar relacionado con el hecho de que son más activos en la búsqueda de parejas y debido a que permanecen menor tiempo dentro del nido (Halffter y Edmons, 1982; Hanski y Cambefort, 1991). Este comportamiento ha sido observado en otras especies (Arellano *et al* 2008) y en otros órdenes de insectos como es el caso de los lepidópteros (Almaraz *et al.*, 2013). Cabe mencionar que respecto a los patrones de dispersión, las mariposas se mueven de una manera más o menos continua (modelo de difusión), mientras que los escarabajos pueden permanecer en el mismo sitio por largos periodos de tiempo, esto concuerda con el hecho de que se encontraron 12 individuos que se recapturaron en el mismo sitio en donde fueron liberados, fenómeno que ha sido documentado ya en otros estudios (Arellano, 2007). Uno de los datos individuales que vale la pena discutir es la distancia de 0.3 km recorrida por un individuo en menos de 12 hrs, aunque existe evidencia por parte de *C. c. cyanellus* de que los Scarabaeidae pueden moverse hasta 1 km no se menciona el tiempo exacto en el que esta especie recorre esa distancia; la metodología señala que las trampas eran revisadas cada cuatro días (Arellano, 2007), por lo que se podría considerar que *D. gazella* es capaz de recorrer esa distancia sin ningún problema, sin considerar algún posible efecto de trauma a los individuos debido al marcaje.

Respecto a las abundancias totales entre machos y hembras en las recapturas, no se detectaron diferencias significativas (36 hembras y 49 machos) como en el caso de las capturas, esto podría estar relacionado nuevamente con el comportamiento reproductivo, en donde es más probable recapturar a los machos que se dedican a la búsqueda de parejas que a las hembras que posiblemente están ocupadas en la puesta y el cuidado del nido, esto ha sido observado en la

especie *C. c. cyanellus*, que permanece en el nido hasta por 30 días, debido a esto en los resultados obtenidos para esa especie no se pudieron obtener la suficiente cantidad de datos (recapturas de hembras) para la realización del análisis de movilidad y preferencia de hábitat (Arellano, 2007). Es probable que la mayoría de las hembras capturadas por primera ocasión fueran recién emergidas y no tuvieran a su cargo un nido. De acuerdo con nuestros resultados el 84% de la población se mueve entre el potrero ocupado y el potrero de riego lo que indica que para *D. gazella* estos sitios proporcionan hábitats disponibles para la reproducción y desarrollo, además de que permiten la movilidad de la especie.

7.3.-Estructura poblacional de *Digitonthophagus gazella*.

Otra de las interrogantes planteadas en este trabajo fue: ¿Cuáles son los tamaños poblacionales de *D. gazella* en un paisaje ganadero? Los resultados obtenidos de los tamaños poblacionales diarios (508 ± 95 , hembras; 436 ± 175 , machos) y el tamaño de la súper- población (6591 individuos) develan que *D. gazella* exhibe poblaciones estables en el paisaje estudiado, además de que se confirma que es una especie con una elevada fecundidad. Lo anterior, aunado al reporte de la presencia de la especie en Tonalá desde hace dos décadas (Donald, 1993) ratifica que *D. gazella* es una especie invasora exitosa, esto último en concordancia con la aseveración de que la persistencia a largo plazo y la abundancia determinan el éxito de las especies invasoras (Hanski I., Cambefort 1991).

Respecto a la estimación de la probabilidad de sobrevivencia, el valor del parámetro fue más alto para los machos (0.89) que en el caso de las hembras (0.76), aunque ambos valores son considerados como elevados (Almaraz-Almaraz *et al* 2013). En el estudio realizado con el lepidóptero *P. esperanza* se reportan valores similares, siendo las hembras las que poseen valores de supervivencia más bajos (0.86 hembras y 0.89 machos), lo que concuerda con

este estudio (Almaraz- Almaraz *et al* 2013). La sobrevivencia menor en el caso de las hembras puede explicarse por el hecho de que en algunas especies la inversión de la energía por parte de las hembras en la producción de huevos, puesta de huevos, elaboración del nido, cuidado del nido y en algunos casos el incremento del éxito reproductivo mediante el aumento en el número de cópulas o de puestas puede interferir en su supervivencia (Martín Vivaldi y Cabrero, 2002).

En cuanto a los parámetros de emergencias y probabilidad de ingreso, es necesario aclarar que el primero se refiere únicamente a nacimientos diarios, mientras que el segundo toma en cuenta a la inmigración (Schwarz y Arnason, 1996). El resultado obtenido en cuanto al parámetro de emergencia es contrastante entre ambos sexos, pues se observó que las hembras obtuvieron los valores más altos con una media de 145.46 individuos (hasta 1118 emergencias el día 29); en el caso de los machos los resultados muestran que cerca del 80% del tiempo de muestreo se obtuvieron valores cercanos a cero (media 45.78 individuos). Lo anterior es consistente con lo obtenido en las abundancias totales, en donde las hembras superan en número a los machos, siendo nuevamente el comportamiento sexual de los Onthophagini lo que explica la diferencia en cuanto a abundancias entre hembras y machos (Halffter y Edmons, 1982; Hanski y Cambefort, 1991; Lobo, 1992). En el caso del parámetro Pent (probabilidad de ingreso) los machos mostraron un patrón bimodal siendo los días cuatro y nueve los que presentan los valores más altos, mientras que las hembras obtuvieron su valor más alto el día 30; Inversamente a lo que ocurre con el parámetro de emergencias, las hembras obtuvieron valores cercanos a cero en el 40% del tiempo de estudio, mientras que los machos presentan valores más elevados de una manera constante. Lo anterior significa que la inmigración interviene en mayor medida sobre el comportamiento de los machos que en el de las hembras. Lo anterior es consistente con el resultado de movilidad, puesto que los machos recorren distancias más largas que las hembras, esto último puede ser debido a la fuerte competencia entre machos por la búsqueda de pareja o por la competencia en cuanto a la explotación del recurso (Martínez 2006; Arellano, 2007; Almaraz-Almaraz *et al* 2013).

Es importante remarcar que aunque en el presente estudio no se estiman tasas de crecimiento poblacional, debido a que no se obtuvieron datos de supervivencia, mortalidad, número de hembras por hembra, de una o varias cohortes o en su defecto, como es común en el estudio de insectos, los tamaños poblacionales de varias generaciones (Smith 2007) se puede sugerir que el hecho de que la población esté representada por individuos jóvenes y hembras podría traducirse en un incremento en la población (Smith 2007). Algunos investigadores consideran que debido a que los machos pueden reproducirse con varias hembras, podría resultar beneficioso para la especie que la proporción de sexos de la población estuviera desviada hacia las hembras pues aumentaría el número total de individuos producidos (Pianka 1982); lo anterior concuerda con el comportamiento reproductivo de *D. gazella* puesto que, debido al cuidado parental otorgado por la hembra (mencionado con anterioridad) estas invierten más tiempo en la construcción de los nidos y pueden ser selectivas en la selección de pareja, por el contrario los machos podrían ser menos selectivos e incrementar su éxito reproductivo al aparearse con varias hembras.

Características como tamaño medio (9-16mm), desarrollo relativamente rápido y alta fecundidad han hecho que *D. gazella* sea una especie invasora exitosa. Es importante comentar que a pesar de que *D. gazella* y otras especies invasoras poseen características que aparentemente pudieran ser ventajosas frente a otras especies no se conoce que atributo determina que este escarabajo sea un buen colonizador. Por otro lado, existe evidencia de que la alta fecundidad contribuye a que las especies sean buenos colonizadores, se ha observado por ejemplo que la especie *Kheper nigroaenus*, de tamaño grande (+16mm), tiene una baja fecundidad y por consecuencia un bajo crecimiento poblacional y una bajo rango de dispersión (Hanski y Cambefort 1991)

El tamaño de la súper-población que se traduce en una gran cantidad de individuos colonizadores y la elevada tasa de movilidad de *D. gazella* obtenida en el presente trabajo, indica que existe un gran número de individuos habitando el

paisaje estudiado y que además tienen la capacidad de moverse grandes distancias pudiendo colonizar sitios nuevos.

Como regla general, las poblaciones de insectos de varios miles de individuos pueden ser relativamente resistentes a variaciones estocásticas y demográficas, lo que asegura su persistencia. No se dispone de datos para los tamaños poblacionales de especies nativas, pero nuestras estimaciones sugieren que *D. gazella* puede presentar hasta un orden de magnitud más en el tamaño de la super-población en comparación con otras especies nativas.

8.-Comentarios finales.

La especie *Digitonthophagus gazella* está adaptada al paisaje costero chiapaneco, esto derivado de la abundancia total obtenida, los parámetros poblacionales diarios y el tamaño de la súper-población.

Los paisajes modificados y tecnificados favorecen la presencia y la extensión estacional de *D. gazella*.

La abundancia local y la estructura poblacional relativa a la edad de los individuos en época de estiaje, está relacionada con la presencia del sistema de riego.

La variable dureza de suelo es de poca relevancia en cuanto a la micro distribución y preferencias espaciales de *D. gazella*.

D. gazella presenta una elevada movilidad en potreros modificados y con gran cantidad de insolación.

La influencia de la inmigración condiciona la abundancia en los machos, por el contrario la abundancia de las hembras está influenciada por la cantidad de emergencias.

La elevada abundancia de hembras, la movilidad y la tasa de reclutamiento (PENT) en la población son variables relacionadas directamente al comportamiento reproductivo de la especie.

9.-Bibliografía.

- Aguirre A. y Mendoza A. 2009. Especies exóticas invasoras: impactos sobre las poblaciones de flora y fauna, los procesos ecológicos y la economía, en Capital natural de México, vol. II: *Estado de conservación y tendencias de cambio*. Conabio, México.
- Almaraz- Almaraz M.E., León-Cortés J. L., Molina-Martínez A. 2013. The Population Ecology and Conservation of *Pterourus esperanza* (Insecta: Lepidoptera): An Ancestral Swallowtail Butterfly in the Northern Sierra of Oaxaca, Mexico. *Annals of the Entomological Society of America* 106: 673-890.
- Álvarez M., Damborsky M., Bar M., Ocampo F. 2009. Registros y distribución de la especie afroasiática *Digitonthophagus gazella* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 68: 373–376.
- Arellano L. 2007. Efectos del manejo de la estructura del paisaje sobre la diversidad y movilidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en selvas bajas caducifolias de Chiapas. Tesis de doctorado. El Colegio de la Frontera Sur, Chiapas, México.
- Arellano, L., León-Cortés J. L., Ovaskainen O. 2008. Patterns of abundance and movement in relation to landscape structure – a study of a common scarab (*Canthon cyanellus cyanellus*) in Southern Mexico. *Landscape Ecology* 23:69-78.
- Arellano L., León- Cortés J. L., Halffter G. 2008. Response of dung beetle assemblages to landscape structure in remnant natural and modified habitats in southern Mexico. *Insect Conservation and Diversity* 1: 253-262.

- Arellano L., León- Cortés J. L., Halffter G., Montero J. 2013. Acacia woodlots, cattle and dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in a Mexican silvopastoral landscape. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 650-660.
- Avendaño-Mendoza C., Morón- Ríos A., Cano E., León- Cortés J. L. 2005. Dung beetle community (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in a tropical landscape at the Lachua Region, Guatemala. *Biodiversity and Conservation* 14:801–822.
- Barbero E. y López G. 1992. Some considerations on the dispersal power of *Digitonthophagus gazella* (Fabricius 1787) in the New World (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Tropical Zoology* 5: 115-120.
- Basto G., Rodríguez R., Delfín H., Reyes E. 2012. Escarabajos estercoleros (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de ranchos ganaderos de Yucatán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 380-386.
- Blanco A. Navarro K. Solís C., Gutiérrez L., Bonilla M. 2013. Anuros del bosque seco tropical (Caribe Colombiano) ingieren al escarabajo exótico *Digitonthophagus gazella* (Scarabaeinae: Onthophagini). *Entomotrópica* 28: 227-232.
- Behling C. 2006. Contribución del escarabajo estercolero africano en la mejoría de la fertilidad del suelo. X Seminario de pastos y forrajes. Campo grande, Brasil.
- Brusca R. y Brusca G. 2005. Invertebrados. Mcgraw Hill Interamericana, España.

- Bryan R. 1976. The effect of the dung beetle, *Onthophagus gazella*, on the ecology of the infective larvae of gastrointestinal nematodes of cattle. *Australian Journal of Agricultural Research* 27: 567–574.
- Caballero U., León- Cortés J. L., Morón- Rios A. 2009. Response of rove beetles (Staphylinidae) to various habitat types and change in Southern Mexico. *Journal of Insect Conservation* 13:67–75.
- Caballero U. y León- Cortés J. L. 2012. High diversity beetle assemblages attracted to carrion and dung in threatened tropical oak forests in southern Mexico. *Journal of Insect Conservation* 16:537–547.
- Cortez V. G. 2007. Mecanismos químicos de protección al nido en dos especies de escarabajos del estiércol: *Canthon cyanellus cyanellus* Le conte y *Canthon femoralis femoralis* Chevrolat (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). Tesis para obtener el grado de maestro en ciencias. Xalapa, Veracruz, México.
- Costa C. 2000. Estado de conocimiento de los Coleóptera Neotropicales. En: Martín- Piera, Morrones J. y Melics A. (eds). 2000. Hacia un proyecto Cyted para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PRIBES-2000. Monografías Tercer Milenio. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, España.
- Delgado J., Castro A., Morón M., Ruiz L. 2012. Diversidad de Scarabaeoidea (Coleoptera) en las principales condiciones de hábitat de Montebello, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana* 28:185-210.
- Díaz A. 2009. Diseño estadístico de experimentos. Editorial universidad de Antioquia. Colombia.

- Donald T. 1993. Scarabaeidae (Coleoptera) of the Chiapanecan Forests: A Faunal Survey and Chorographic Analysis. *The Coleopterists Bulletin* 47: 363–408.
- Favila E. 2004. Los escarabajos y la fragmentación. En Guevara S., Laborde J., Sánchez G. (Ed.), *Los Tuxtlas, el paisaje de la Sierra*. Instituto de Ecología, A.C. Veracruz, México.
- Hanski I., Cambefort Y. 1991. *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Halffter G. y Arellano L. 2002. Response of Dung Beetle Diversity to Human-induced Changes in a Tropical Landscape. *Biotropica* 34: 144–154.
- Halffter G. y Edmons W. D. 1982. The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae) An ecological and evolutive approach. Instituto de Ecología. México, D.F.
- Holmes E. 1993. Are diffusion models too simple? A comparison with telegraph models of invasion. *The American Naturalist* 142: 779-795.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2011. Información nacional, por entidad federativa y municipios. (En línea). México. <http://www3.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/default.aspx>. Accesado el 30 de junio del 2013.
- Kohlmann B. 1994. A preliminary study of the invasion of *Digitonthophagus gazella* in México. *Acta zoológica Mexicana* 61:35-44.
- Krebs C. 1999. *Ecological Methodology*. Segunda edición, Adison Wesley Longman, New York, EUA.

- Larsen T. y Forsyth A. 2005. Trap Spacing and Transect Design for Dung Beetle Biodiversity Studies. *Biotropica* 37:322–325.
- Lobo J. M. 1996. Diversity, biogeographical considerations and spatial structure of a recently invaded dung beetle (Coleoptera: Scarabaeoidea) community in the Chihuahuan Desert. *Global Ecology and Biogeography letters* 5:342-352.
- Lumbreras C., Galante E., Mena J. 1990. Seguimiento de una población de *Bubas bubalus* (Oliver, 1811) a través del estudio combinado de diversos caracteres indicativos de edad (Col. Scarabaeidae). *Boletín Asoc. Esp. Entom.* Vol. 14: 243-249.
- Marín L., León- Cortés J., Stefanescu C. 2009. The effect of an agro-pasture landscape on diversity and migration patterns of frugivorous butterflies in Chiapas, México. *Biodiversity and Conservation* 18:919–934.
- Martín Vivaldi M. y Cabrero J. 2002. Selección sexual. En Soler M. *Evolución, la base de la biología*. Proyecto Sur, España.
- Martínez N. 2006. Bases de la competencia masculina en la mariposa *Eumaeus toxoea* Godart (Insecta: Lepidoptera: Lycanidae). Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma del estado de Hidalgo.
- Martínez I. 2008. Bionomía del escarabajo estercolero *Planolinellus vittatus* (Say, 1825) (Coleoptera: Aphodiinae) en el Volcán Cofre de Perote, Veracruz, México. *Dugesiana* 15(2): 131-140.

- Martínez I., Cruz M., Montes de Oca E., Suárez T. 2011. La función de los escarabajos del estiércol en los pastizales ganaderos. Secretaria de Educación de Veracruz. México, DF.
- Mejía-Dolores J., Mendoza-Quispe D., Moreno-Rumay., González-Medina C., E., Remuzgo-Artezano F., Morales-Ipanaqué A., Monje-Nolasco R. 2014. Efecto neurotóxico del extracto acuoso de boldo (*peumus boldus*) en un modelo animal. Rev Peru Med Exp Salud Publica 31:62-8.
- Molina A. y León-Cortés J. L. 2006. Movilidad y especialización ecológica como variables que afectan la abundancia y distribución de lepidópteros papilionidos en el sumidero, Chiapas, México. Acta Zoológica Mexicana 22: 29-52.
- Montes de Oca E. 2001. Escarabajos coprófagos de un escenario ganadero típico de la región de los Tuxtlas, Veracruz, México: importancia del paisaje en la composición de un gremio funcional. Acta Zoológica Mexicana 82: 111-132.
- Morón M. A. 2003. Atlas de los escarabajos de México. Coleoptera: Lamellicornia, vol. 2. Familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae. Argania, Barcelona, España.
- Navarro L., Román K., Gómez H., Pérez A. 2011. Variación estacional en escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de la Serranía de Coraza, Sucre (Colombia). Rev. Colombiana Cienc. Anim. 3: 102-110.
- Nichols E., Spector S., Louzada J., Larsen T., Amezquita S., Favila M. 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. Biological Conservation 141: 461-1474.

- Noriega J., Solís C., Quintero I., Pérez L., García H., Ospino D. 2006. Registro continental de *Digitonthophagus gazella* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Colombia. *Caldasia* 28: 379 - 381.
- Pianka, E. R. 1982. *Ecología evolutiva*. Ediciones Omega, Barcelona, España.
- Quinteros R., Tacachiri D., Córdova M. Franco N., Paz- Soldán L. 2006. Diversidad de comunidades de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en zonas con actividad agrícola- ganadera de los valles de Cochabamba – Bolivia. *Rev. Bol. Ecol.* 20: 73-80.
- Reyes E., Delfín-González H., Morón M. A. 2007. Copro-necrophagous beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) diversity in an agroecosystem in Yucatan, Mexico. *Revista de Biología Tropical* 55: 83-99.
- Reyes- Novelo E., Delfín-González H., Morón M. A. 2007. Copro-necrophagous beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) diversity in an agroecosystem in Yucatan, Mexico. *Rev. Biol. Trop.* 55: 83-99.
- Rial B. y Varela J. 2008. *Estadística práctica para la investigación en ciencias de la salud*. Netbiblo, S. L. España.
- Schwarz C. J. y Arnason A. N. 1996. A general methodology for the analysis of open-model capture recapture experiments. *Biometrics* 52: 860-873.
- Smith T., Smith R. 2007. *Ecología*. Pearson Educación, S.A., Madrid, España.
- Unión Internacional para la Conservación De la naturaleza (IUCN). 2010. *Especies invasoras*. (En línea). México. http://www.iucn.org/es/sobre/union/secretaria/oficinas/med/programa_uicn_med/especies/especies_invasoras/ Accesado el 7 de enero de 2013.

Villarreal H., Álvarez M., Córdoba S., Escobar F., Fagua G., Gast F., Mendoza H., Ospina M., Umaña A. 2006. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa de inventarios de biodiversidad. Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander Von Humboldt. Segunda edición. Bogotá, Colombia.

White, G.C. y Burnham K. P. 1999. Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals.

Young O. 2007. Relationships between an Introduced and Two Native Dung Beetle Species (Coleoptera: Scarabaeidae) in Georgia Southeastern. *Naturalists* 6:491-504.