

Escarabajos copro-necrófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en fragmentos de Selva Baja Caducifolia, Pastizales y Cultivos de Vainilla en San Lorenzo Tajín, Papantla, Veracruz, México

Copro-carrion beetles (Coleoptera: Scarabacinae) fragments of lowland caducifolea, pastures and crops vanilla San Lorenzo Tajín, Papantla, Veracruz, Mexico

Juan Pablo Santiago-Molina¹, Ivette Alicia Chamorro-Florescano^{1✉}, Sandra Jimena Amézquita Melo² y Juan Manuel Pech-Canché¹

¹Facultad de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad Veracruzana, Laboratorio de Preservación y Conservación de Ecosistemas Tropicales, Campus Tuxpan. Carretera Tuxpan a Tampico km. 7.5, C.P. 92860. Tuxpan, Veracruz, México, ² Universidad de Caldas, Manizales, Colombia.

Recibido: 15/06/2014

Aceptado: 16/11/2014

RESUMEN

En este trabajo se presenta la riqueza y abundancia de especies de escarabajos copro-necrófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) colectados en selva baja caducifolia, cultivos de vainilla y pastizales, en la zona del Totonacapan, municipio de Papantla, Veracruz, México. La colecta de escarabajos se realizó utilizando trampas de caída con cebos de calamar, pescado y excremento humano, durante la época de lluvia (octubre) y de nortes (diciembre) de 2010. Se capturaron 360 escarabajos representados en 9 géneros y 13 especies. La riqueza de especies en excremento fue mayor que la obtenida en calamar y pescado. Los pastizales y cultivos de vainilla presentaron un mayor número de especies con respecto a los fragmentos de bosque; sin embargo, en el pastizal la riqueza más alta se registró durante la temporada de nortes, mientras que para los fragmentos de vainilla en la de lluvias. La abundancia fue también mayor en excremento que en calamar y pescado. Durante las lluvias los cultivos de vainilla presentaron mayor abundancia de escarabajos que el bosque y el pastizal y durante los nortes, el pastizal tuvo mayor abundancia de escarabajos que el bosque y los cultivos de vainilla. *C. c. cyanellus* fue la especie dominante en pastizal y en cultivo de vainilla, mientras que en el bosque la especie dominante fue *O. incensus*. De acuerdo con los resultados obtenidos, el cultivo de vainilla bajo el sistema de acahual, puede albergar una diversidad mayor que el fragmento de bosque en esta zona, y el pastizal puede favorecer el movimiento de especies entre los fragmentos y los cultivos de vainilla.

Palabras claves: Diversidad, escarabajos copro-necrófagos, fragmentación, Scarabaeinae, cultivo de vainilla, pastizales.

ABSTRACT

In this work, richness, abundance and biomass of species of copro-necrophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) were measured in three ecosystem types: deciduous forest, vanilla culture and pastures. The experiment was conducted in the municipality of Totonacapan Papantla, Veracruz, Mexico. Copro-necrophagous beetles were captured using pitfall traps, using three types of bait (squid, fish and human excrement) during the windy season (October to December). A total of 360 beetles represented in 9 genera and 13 species were captured. Species richness in excrement was greater than squid and fish. Pasture and vanilla culture were the sites that had higher species richness than forest fragments, however, for the pasture increased wealth, was recorded during the windy season, whereas fragments vanilla rains. Abundance was also higher in excrement bait than in bait fish and squid. During rains vanilla had higher abundance of beetles forest and pasture and during the norths, the pasture had greater abundance of beetles and forest crops vanilla. *C. c. cyanellus* was the dominant species in pasture and cultivation of vanilla, while in the forest was the dominant species *O. incensus*. According to these results, vanilla cultures under acahual system, could maintain greater diversity than the fragment of forest in this area, and the pasture can support the movement of species between fragments and vanilla crops.

Keywords: Diversity, copro-necrophagous beetles, Fragmentation, Scarabaeinae, vanilla cultures, pastures.

INTRODUCCIÓN

Los Coleópteros son un grupo de insectos con una gran riqueza de familias, géneros y especies, que han desarrollado diversos mecanismos para adaptarse a prácticamente todos los ecosistemas (Daly *et al.*, 1978). Los escarabajos coprófagos pertenecientes a la subfamilia Scarabaeinae, utilizan principalmente excremento de vertebrados, sin embargo, también hay especies que se alimentan de carroña de pequeños vertebrados e invertebrados (Hanski y Cambefort, 1991; McGeoch *et al.*, 2002).

La importancia ecológica de los escarabajos del estiércol, reside en el papel que juegan al reincorporar los nutrientes al suelo, favoreciendo la aireación, reduciendo la proliferación de larvas de mosca, y beneficiando la dispersión secundaria de semillas de los frutos consumidos y defecados por diferentes especies de mamíferos;

promoviendo la germinación de las mismas semillas durante el proceso de transporte del recurso para alimentarse y nidificar (Estrada y Coates-Estrada, 1986; Estrada y Coates-Estrada, 1991; Andresen 2002; Nichols *et al.*, 2008). Sin embargo, la deforestación y la fragmentación de los bosques está provocando la disminución de especies de vertebrados y en algunos casos su extinción, lo que afecta la riqueza y abundancia de las comunidades de escarabajos y altera su composición y estructura, ya que las especies generalistas tenderán a predominar y las especialistas a desaparecer en los ecosistemas (Halffter *et al.*, 1992; Andresen, 2003; Amézquita y Favila, 2010).

Diversos trabajos han evaluado y considerado el gran valor que juegan los escarabajos copro-necrófagos en los ecosistemas, sin embargo es necesario evaluar el efecto de la fragmentación de las selvas originales y de los cambios generados en el uso

del suelo sobre la diversidad y abundancia de estos organismos (Klein, 1989; Halffter y Favila 1993; Favila y Halffter, 1997; Horgan, 2001; Spector, 2006; Nichols *et al.*, 2008; Amézquita y Favila, 2010; 2011). Este trabajo analiza la riqueza, abundancia y biomasa de las especies de escarabajos copro-necrófagos, según el tipo de recurso alimenticio en fragmentos de selva baja caducifolia, cultivos de vainilla (*Vanilla planifolia*) y pastizales en la zona del Totonacapan, al norte del estado de Veracruz, México.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se seleccionaron tres sitios de muestreo en la comunidad de San Lorenzo Tajín, del municipio de Papantla, México (20° 26' 27.53" Latitud Norte y 97° 21' 38.52" Longitud Oeste), cada uno de ellos con una réplica. De tal forma que se tuvieron fragmentos de selva baja caducifolia, y fragmentos transformados a pastizales y cultivo de vainilla bajo el sistema de acahual. En cada fragmento se colocaron seis trampas de caída o pitfall cebadas con 25 g de calamar, pescado o excremento, separadas una de otra por 50 m como lo sugieren Larsen y Forsyth (2005), para evitar sobreponer las trampas, mismas que se retiraron después de 48 hrs, los individuos fueron fijados en alcohol al 70% para su identificación.

Análisis de datos: Para evaluar la calidad del inventario se realizaron curvas de rarefacción aleatorizando 1000 veces el orden de las muestras para eliminar el sesgo; el porcentaje de representatividad se calculó como el promedio de los estimadores ICE, Chao 1 y Jackknife 1 (Hortal *et al.*, 2006). Todos los cálculos fueron realizados empleando el programa EstimateS versión 9.1 (Colwell, 2013). Para evaluar la estructura de las comunidades de los tres sitios de estudio, se

realizó una gráfica de rango-abundancia, la cual permite observar aspectos biológicamente importantes de las comunidades, como la riqueza de especies, el cambio en la posición relativa de las mismas en los tres sitios de estudio (diversidad-dominancia) y las especies raras (Feinsinger, 2003). Para evaluar la diversidad beta, se utilizó el índice de complementariedad de Colwell y Coddington (1994), el cual toma valores desde 0 (cero) cuando ambos sitios son completamente iguales, a 100 % cuando los sitios son completamente diferentes.

Se realizaron modelos lineales generalizados (MLG) con distribución de errores Poisson con la liga (estructura del error) log para evaluar el efecto del sitio (selva, vainilla y pastizal), muestreo (lluvias y nortes) y cebo (calamar y excremento) sobre la riqueza, abundancia (transformada a LN+1.5) y biomasa de especies de escarabajos. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa R 3.1.0 (R Development Core Team, 2014).

RESULTADOS

En total se capturaron 360 individuos agrupados en 9 géneros y 13 especies de Scarabaeinae (Tabla 1). La curva de rarefacción muestra que el pastizal es el sitio con mayor abundancia (205 individuos) y riqueza (9 especies), seguido del cultivo de vainilla, que tiene menor abundancia (125 individuos) pero el mismo valor de riqueza; y por último el bosque, con la abundancia y riqueza más baja (31 individuos de cinco especies, Figura 1). Con base en los resultados obtenidos, en el bosque y en el pastizal se obtuvo un adecuado nivel de completitud del inventario (<90%), mientras que en el cultivo de vainilla la representatividad fue menor (69%).

Tabla 1. Abundancia de escarabajos copro-necrófagos por tipo de recurso y sitio de muestreo. P: Pescado, C: Calamar, E: Excremento, durante las dos épocas de muestreo.

ESPECIES	GREMIO	BOSQUE			PASTIZAL			VAINILLA		
		P	C	E	P	C	E	P	C	E
<i>Onthophagus corrosus</i>	Cavador						102			1
<i>Onthophagus incensus</i>	Cavador			10			7			26
<i>Onthophagus landolti</i>	Cavador						39			
<i>Deltochilum gibbosum</i>	Rodador	1		2				5	4	3
<i>Copris lugubris</i>	Cavador			3	1					2
<i>Canthon indigaceus chevrolati</i>	Rodador						2			
<i>Canthon cyanellus cyaenllus</i>	Rodador				9	12	9	36	31	5
<i>Canthon leechi</i>	Rodador				2		2			
<i>Coprophanaeus pluto</i>	Cavador	2	1		2	2		7	2	
<i>Phanaeus endymion</i>	Cavador								1	
<i>Dichotomius amplicollis</i>	Cavador									1
<i>Uroxys deavilai</i>	Cavador			12						
<i>Canthidium pseudo puncticolle</i>	Cavador				2	6	7			1

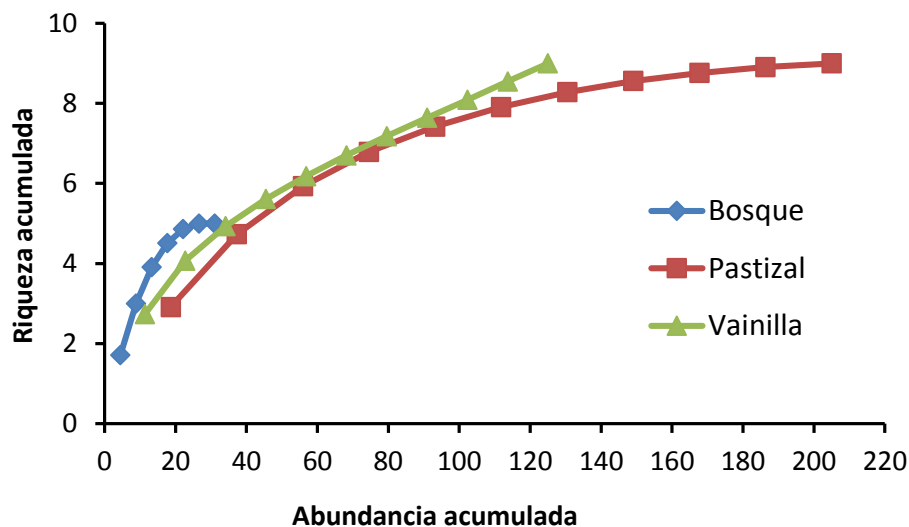


Figura 1. Curva de rarefacción de los tres sitios muestreados: Pastizal, vainilla y bosque.

En la Figura 2 se muestra que *C. c. cyanellus* fue la especie dominante en pastizal y cultivo de vainilla, mientras que en el bosque lo fue la especie *O. incensus*. La más alta cantidad de especies con un único individuo, se registró en el cultivo de vainilla (cuatro especies). Los principales cambios en la posición de las

especies ocurrieron en *C. c. cyanellus*, que fue la especie dominante en pastizal y cultivo de vainilla pero estuvo ausente en bosque. *Canthidium pseudo puncticolle* fue la segunda especie más abundante en pastizal pero rara en vainilla y estuvo ausente en bosque.

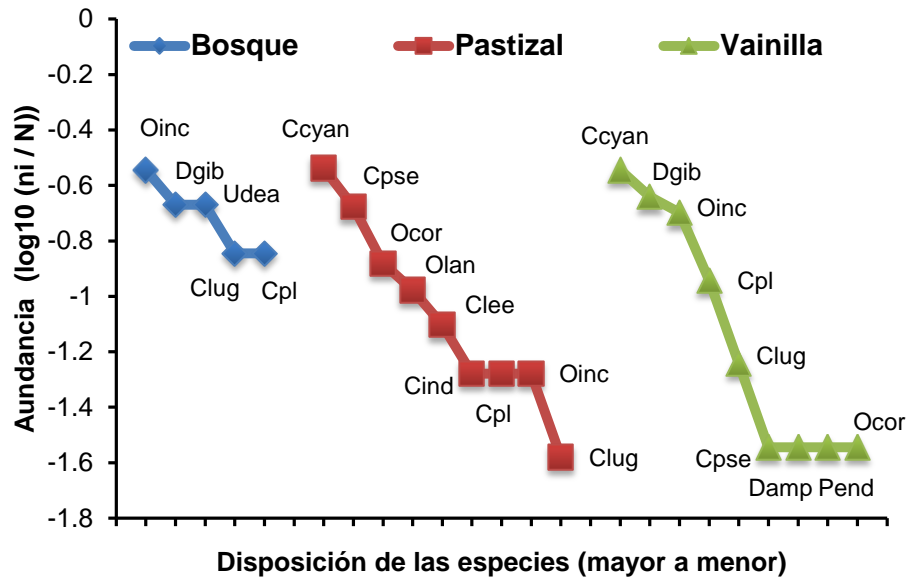


Figura 2. Grafica de rango-abundancia de los tres sitios muestreados. **Cpse:** *Canthidium pseudo puncticolle*, **Ccyan:** *Canthon cynellus cyanellus*, **Cind:** *Canthon indigaceus chevrolati*, **Clee:** *Canthon leechi*, **Clug:** *Copris lugubris*, **Cpl:** *Coprophanaeus pluto*, **Dgib:** *Deltochilum gibbosum*, **Damp:** *Dichotomius amplicollis*, **Ocor:** *Onthophagus corrosus*, **Oinc:** *Onthophagus incensus*, **Olan:** *Onthophagus landolti*, **Pend:** *Phanaeus endymion* y **Udea:** *Uroxys deavilai*.

El pastizal fue el sitio en el que se registraron el mayor número de especies exclusivas (tres especies), seguido de la vainilla (dos especies) y el bosque (dos especies). Con base en el análisis de complementariedad, los

sitios con menor semejanza en su composición de especies son el bosque y el pastizal (74%), mientras que el bosque y el cultivo de vainilla presentaron menos diferencia en su composición de especies (44%; Figura 3).

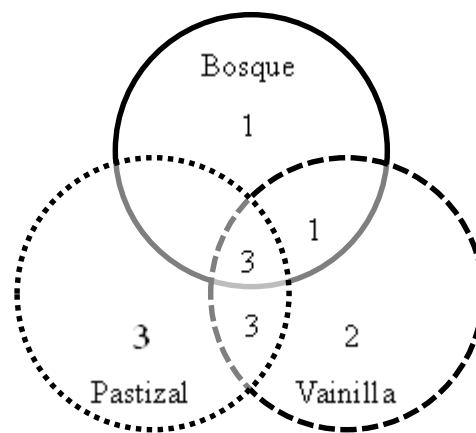
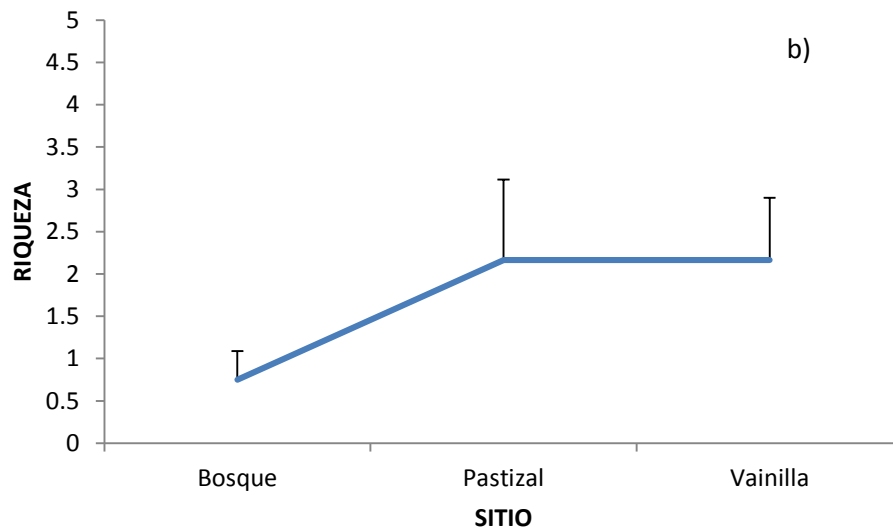
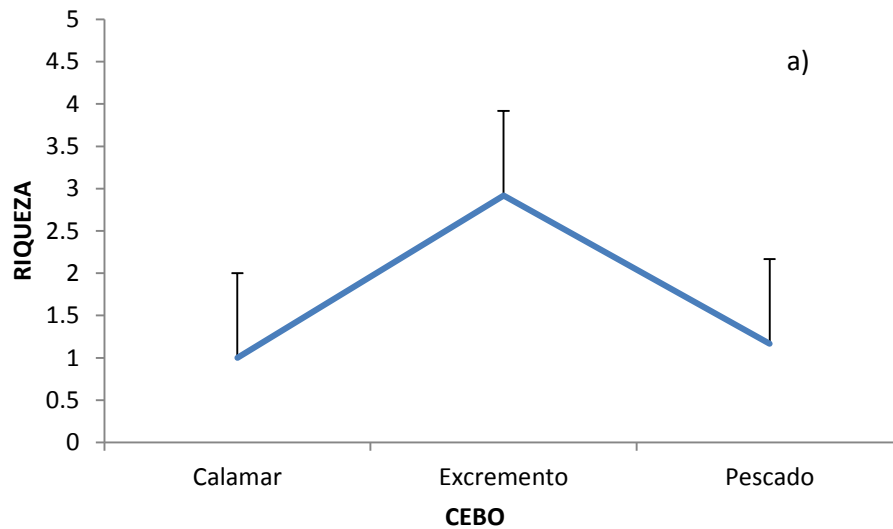


Figura 3. Especies exclusivas y compartidas para cada uno de los tres sitios muestreados.

El MLG mostró que el excremento atrajo un mayor número de especies (10 especies) con respecto al pescado y al calamar (seis y cinco especies respectivamente; $X^2=13.92$, $df=2$, $P= 0.001$; Figura 4a). Por otro lado, los pastizales y los cultivos de vainilla presentaron una mayor riqueza de especies que los fragmentos de bosque ($X^2=9.36$, $df=2$, $P=$

0.010 ; Figura 4b). La interacción entre sitios y temporada (lluvias y nortes) también tuvo un efecto significativo sobre la riqueza de especies, la cual aumentó durante la temporada de lluvias en los fragmentos de vainilla. En contraste, durante los nortes el pastizal presentó mayor riqueza que el bosque ($X^2=16.57$, $df=2$, $P< 0.000$; Figura 4c).



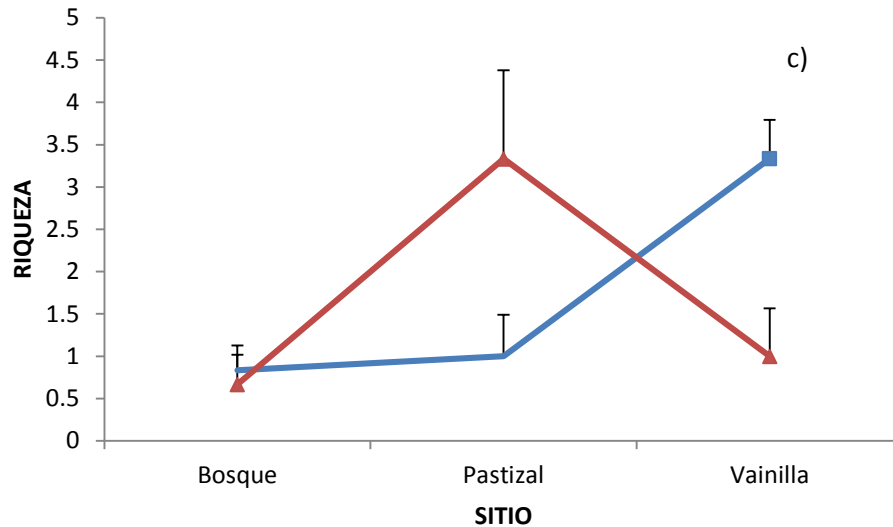
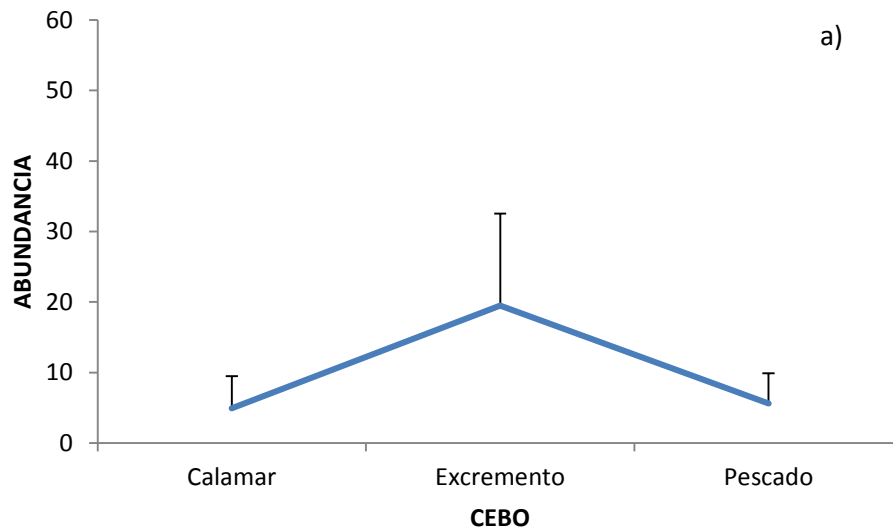


Figura 4. Riqueza de especies copro-necrófagos a) por tipo de recurso (cebo), b) por sitio y c) interacción sitio:temporada (lluvias: cuadrado, nortes: triángulo).

En cuanto a la abundancia, el modelo reveló que el excremento presentó mayor abundancia de escarabajos (234 individuos) que el calamar y el pescado ($X^2=6.865$, $df=2$, $P=0.032$; Figura 5a). No se observó un efecto significativo del sitio en las abundancias ($X^2=2.876$, $df=2$, $P=0.237$), mientras que la interacción entre sitios y temporada sí influyó

($X^2=7.38$, $df=2$, $P=0.025$; Figura 5b). Durante la época de lluvias los cultivos de vainilla presentaron mayor abundancia de escarabajos que el bosque y el pastizal, mientras en los nortes el pastizal tuvo mayor abundancia que el bosque y los fragmentos destinados al cultivo de vainilla.



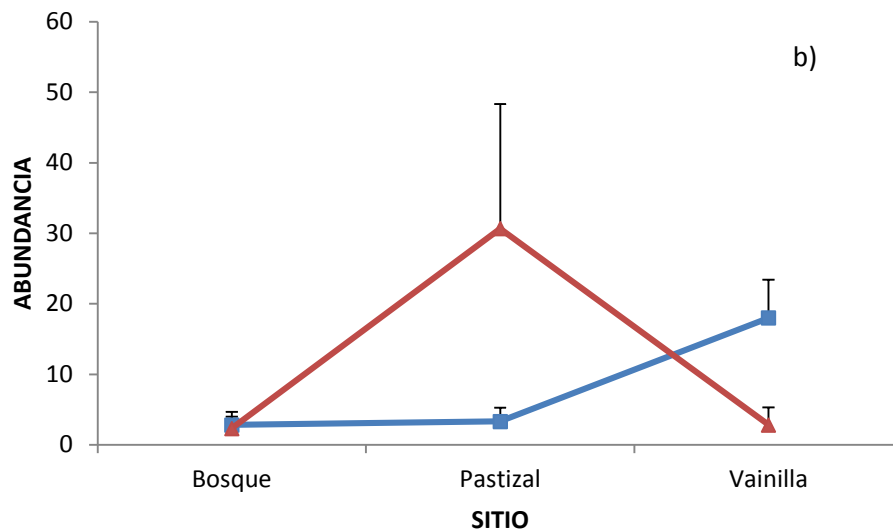


Figura 5. Abundancia escarabajos copro-necrófagos por a) tipo de recurso (cebo) y b) interacción sitio:temporada (lluvias: cuadrado, nortes: triángulo).

DISCUSIÓN

La fragmentación es un proceso que induce a la pérdida de la continuidad de los bosques y afecta directamente su funcionalidad y la provisión de los recursos, lo que puede derivar en un cambio en la composición de especies animales y vegetales (Saunders *et al.*, 1991). Se considera que las condiciones de perturbación en las que se encuentran los fragmentos en la localidad de San Lorenzo Tajín, pueden ser determinantes en la distribución de las especies de escarabajos, ya que la disminución en el número de mamíferos en el interior de los fragmentos podría estar relacionado con la disponibilidad de los recursos alimenticios, afectando así, la presencia de los escarabajos coprófagos. En el caso de las especies necrófagas, la disponibilidad de cadáveres de pequeños vertebrados y grandes invertebrados también podría estar alterando la composición de las especies (Halfpter y Matthews, 1966; Halfpter y Edmonds, 1982). Los procesos que provocan la alteración de los hábitats naturales, como la fragmentación, pueden generar modificaciones

en las comunidades de escarabajos copro-necrófagos, pero algunos estudios han propuesto que la fauna de escarabajos puede responder de diferentes formas a la alteración de su hábitat, lo que eventualmente puede provocar la extinción de especies que son incapaces de enfrentar los cambios radicales sufridos por la transformación de la vegetación original en áreas de cultivo o pastizales afectando la dinámica de otras poblaciones (Andresen, 2003; Nichols *et al.*, 2008). Sin embargo, algunos estudios, como los de Quintero y Roslin (2005) y Quintero y Halfpter (2009), sugieren que si bien es cierto que al transformarse un ecosistema natural se pueden perder las especies, cada una responde dependiendo de su capacidad de recuperación, por lo cual las especies que se pierden dejan libres nichos que otras especies generalistas pueden ocupar, haciendo que el funcionamiento del ecosistema se mantenga.

En este estudio se determinó que los cultivos de vainilla y pastizal tienen una mayor riqueza de especies con respecto al fragmento de bosque. En el caso de los cultivos de

vainilla, que se mantienen bajo el cultivo tradicional de acahual con parte de la vegetación original, pueden favorecer la presencia de algunas especies, tales como *C. c. cyanellus* y *D. gybbosum*, aun con la entrada continua de personas y animales domésticos. En el caso de los pastizales que mantienen una baja densidad de ganado bovino, se encontró una alta riqueza de especies comparada con los bosques; sin embargo, estos sitios están asociados a los fragmentos de vegetación original lo cual puede permitir que algunas especies se muevan entre los fragmentos y las áreas con cambio de uso de suelo. Contrario a los resultados del presente estudio, varios autores han reportado una alta riqueza y abundancia de escarabajos en sitios poco intervenidos (Hanski y Cambefort, 1991; Montes de Oca y Halfpeter, 1995; Horgan, 2001; Halfpeter y Arellano, 2002; Larsen *et al.*, 2008).

Los datos obtenidos sugieren que el cambio de uso de suelo hacia pastizal y cultivo de vainilla genera una diversidad apreciable de especies, a pesar del deterioro del ecosistema original. Es probable que el manejo tradicional de estos fragmentos aunado al tránsito constante de personas y animales al interior, aumente la disponibilidad de otro tipo de recursos alimenticios alternativos que pueden ser “atractivos” para algunas especies de escarabajos; como en el caso de *C. c. Cyanellus*, especie considerada como necrófaga y que se capturó en los tres tipos de cebos y en los sitios más perturbados, lo cual demuestra la factibilidad de aprovechar recursos diferentes a los que normalmente suelen utilizar. Aunque el uso de un recurso como el excremento no garantiza necesariamente que estos individuos se puedan reproducir (Amézquita *com. pers.*). Sin embargo, es prioritario promover la conservación y recuperación de los fragmentos de selva, que todavía se encuentran en la zona, así como generar más corredores para el movimiento de las especies entre fragmentos y así favorecer la preservación de las especies que aun habitan en estas áreas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos el apoyo del Dr. Alfonso Díaz Rojas por la identificación de especies de Scarabaeinae. Al Dr. Miguel Ángel Lammoglia y a la comunidad de la región de San Lorenzo Tajín, Papantla, Veracruz, México, por permitirnos trabajar en sus predios.

LITERATURA CITADA

- Amézquita, S. y M. E. Favila. 2010. Removal Rates of Native and Exotic Dung by Dung Beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) in a Fragmented Tropical Rain Forest. *Environmental Entomology*, 39: 328-336.
- Amézquita, S. y M. E. Favila. 2011. Carrion Removal Rates and Diel Activity of Necrophagous Beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in a Fragmented Tropical Rain Forest. *Environmental Entomology*, 40(2): 239-246
- Andresen, E. 2002. Dung beetles in a Central Amazonian rainforest and their ecological role as secondary seed dispersers. *Ecological Entomology*, 27(3), 257-270.
- Andresen, E. 2003. Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. *Ecography*, 26:87-97.
- Bustos Gómez, F. L. y A. Lopera Toro. 2003. Preferencia por cebo de los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de un remanente de bosque seco tropical al norte del Tolima (Colombia). *Monografías Tercer Milenio Vol. 3*, SEA, Zaragoza, p. 59-65.

- Colwell, R. K. 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>
- Colwell, R. K. y J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 345: 101-118.
- Damborsky, P. M., Bar, E. M., Álvarez Bohle, M. C. y B. E. Oscherov. 2008. Comunidad de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en dos bosques del Chaco Oriental Húmedo, Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 67 (1-2): 145-153
- Eisner, 2000. Spray Mechanism of the Most Primitive Bombardier Beetle (*Metrius contractus*). *Journal of Experimental Biology*. 203:1265-1275.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 1986. Frugivory by howling monkeys (*Alouatta palliata*) at Los Tuxtlas, Mexico: dispersal and fate of seeds. En: Estrada A. y T. H. Fleming (EDS). *Frugivores and Seed Dispersal*. Junk, Dordrecht, Netherlands. p. 93-104.
- Estrada, A. y R. Coates Estrada. 1991. Howler Monkeys (*Alouatta palliata*), Dung Beetles (Scarabaeidae) and Seed Dispersal: Ecological Interactions in the Tropical Rain Forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 7: 459-474.
- Favila, M. E. y G. Halffter. 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zoológica Mexicana*, 72: 1-25.
- Feinsinger, P. 2003. El diseño de estudios de campo para la conservación de la biodiversidad. Editorial FAN. Bolivia. p. 236.
- Halffter, G. y L. Arellano. 2002. Response of dung beetle diversity to human-induced changes in a tropical landscape. *Biotropica*, 34 (1): 134-154.
- Halffter, G. y M. E. Favila. 1993. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera), an animal group for analysing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biology International*, 27: 15-21.
- Halffter, G. y W. D. Edmonds. 1982. The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach. Instituto de Ecología, A. C., México, D. F. p. 176.
- Halffter, G. y E. G. Matthews. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana*, 12-14: 1-312.
- Halffter, G., M. E. Favila y V. Halffter. 1992. A comparative study of the structure of the scarab guild in Mexican tropical rain forests and derived ecosystems. *Folia Entomológica Mexicana*, 84: 131-156.
- Hanski, I y Y. Cambefort. 1991. *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. New Jersey. p. 418.
- Horgan, F. G. 2001. Burial of bovine dung by coprophagous dung beetles

- (Coleoptera: Scarabaeidae) from cow and dung grazing sites in El Salvador. *European Journal of Soil Biology*. 31: 103–111.
- Hortal, J., Borges, P. A. V. y C. Gaspar. 2006. Evaluating the performance of species richness estimators: sensitivity to sample grain size. *Journal of Animal Ecology*. 75: 274-287.
- Klein, B. C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia. *Ecology*, 70: 1715-1725.
- Larsen, T. H. y A. Forsyth. 2005. Trap spacing and transect design for dung beetle biodiversity studies. *Biotropica*, 37: 322-325.
- Larsen, T. H., Lopera, A. y A. Forsyth. 2008. Understanding trait-dependent community disassembly: dung beetles, density functions, and forest fragmentation. *Conservation Biology*, 22(5): 1288-1298.
- McGeoch, M. A., Van Rensburg, B. J. y A. Botes. 2002. The Verification and Application of Bioindicators: a Case Study of Dung Beetles in a Savanna Ecosystem. *Journal of Applied Ecology*, (39): 661-672.
- Montes de Oca, E. y Gonzalo Halffter. 1995. Daily and seasonal activities of the coprophagous burrowing beetles guild (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in tropical grassland. *Tropical Zoology*, 8(1): 159-180.
- Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amézquita, S. y M. E. Favila. 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, 141: 1461-1474.
- Quintero, I., & Roslin, T. 2005. Rapid recovery of dung beetle communities following habitat fragmentation in Central Amazonia. *Ecology*, 86(12), 3303-3311.
- Quintero, I., & Halffter, G. 2009. Temporal changes in a community of dung beetles (Insecta: Coleoptera: Scarabaeinae) resulting from the modification and fragmentation of tropical rain forest. *Acta Zoológica Mexicana (ns)*, 25(3), 625-649.
- R Development Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J. y C. R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, 5: 118-32.
- Spector, S. 2006. Scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): an invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. *The Coleopterists Bulletin*, 60: 71-83.