

**UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y
ARTES DE CHIAPAS**

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

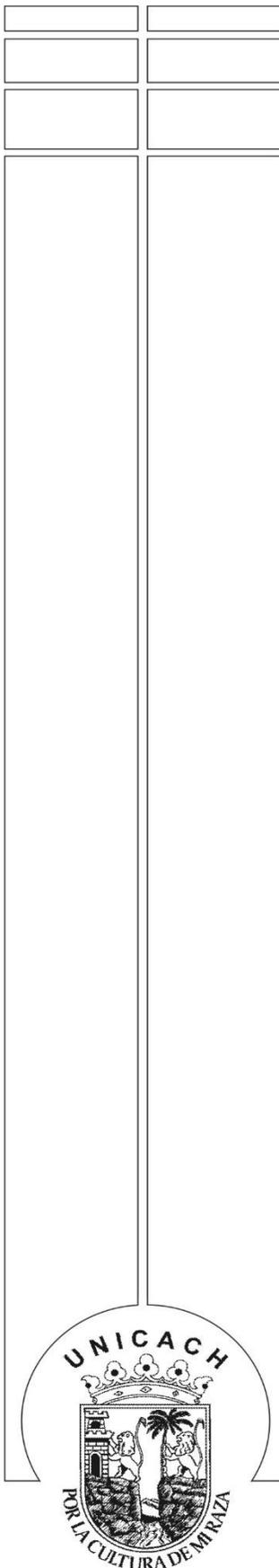
T E S I S

Comparación de las comunidades de
escarabajos (Coleoptera:
Scarabaeidae: Scarabaeinae) de dos
ambientes diferentes del Parque
Nacional Cañón del Sumidero, Chiapas

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA

PRESENTA

ANA DEL CARMEN GÓMEZ MÉNDEZ



Tuxtla Gutiérrez, Chiapas

Junio de 2022



UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

TESIS

Comparación de las comunidades de escarabajos
(Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de dos
ambientes diferentes del Parque Nacional Cañón del
Sumidero, Chiapas

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA

PRESENTA

ANA DEL CARMEN GÓMEZ MÉNDEZ

Director

M. en C. GIBRÁN SÁNCHEZ HERNÁNDEZ

ECO KABAN A.C.

Asesores

M. en C. BENIGNO GÓMEZ Y GÓMEZ

EL COLEGIO DE LA FRONTERA SUR

Dr. GUSTAVO RIVERA VELÁZQUEZ

UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS



Tuxtla Gutiérrez, Chiapas

Junio de 2022



UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS
SECRETARÍA GENERAL
DIRECCIÓN DE SERVICIOS ESCOLARES
DEPARTAMENTO DE CERTIFICACIÓN ESCOLAR
AUTORIZACIÓN DE IMPRESIÓN

Lugar: Tuxtla Gutiérrez, Chiapas
Fecha: 21 de junio de 2022

C. Ana del Carmen Gómez Méndez

Pasante del Programa Educativo de: Licenciatura en Biología

Realizado el análisis y revisión correspondiente a su trabajo recepcional denominado:

Comparación de las comunidades de escarabajos (Coleóptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae)

de dos ambientes diferentes del Parque Nacional Cañón del Sumidero, Chiapas.

En la modalidad de: Tesis Profesional

Nos permitimos hacer de su conocimiento que esta Comisión Revisora considera que dicho documento reúne los requisitos y méritos necesarios para que proceda a la impresión correspondiente, y de esta manera se encuentre en condiciones de proceder con el trámite que le permita sustentar su Examen Profesional.

ATENTAMENTE

Revisores

M. en C. Reynaldo Moctezuma Roman

Dr. Esteban Pineda Diez de Bonilla

Dr. Gustavo Rivera Velázquez

Firmas:

Ccp. Expediente

ÍNDICE

CUADROS.....	III
FIGURAS.....	IV
RESUMEN.....	VI
I. INTRODUCCIÓN.....	1
II. MARCO TEÓRICO	4
2.1. Efecto del cambio de uso de suelo	4
2.2. Subfamilia Scarabaeinae	6
2.1.1 Diversidad y distribución	6
2.1.2 Morfología	8
2.1.3 Reproducción y nidificación.....	9
III. ANTECEDENTES.....	11
IV. OBJETIVOS.....	13
4.1. Objetivo general.....	13
4.2. Objetivos específicos	13
V. ZONA DE ESTUDIO	14
5.1. Clima.....	14
5.2. Vegetación	15
5.3. Fauna	16
VI. MÉTODOS.....	18
6.1. Recolecta de ejemplares.....	18
6.2. Trabajo de gabinete	20
6.2.1. Determinación taxonómica	20
6.3. Análisis de datos	21
6.3.1. Riqueza y abundancia.....	21
6.3.2. Eficiencia de muestreo	21
6.3.3. Diversidad alfa.....	21

6.3.4. Estructura y composición de los ensamblajes.....	22
6.3.5. Distribución estacional.....	23
6.3.6. Preferencia trófica	23
6.3.7. Especies indicadoras de hábitat.....	24
VII. RESULTADOS	25
7.1. Riqueza y abundancia.....	25
7.2. Representatividad del inventario.....	27
7.3. Diversidad	27
7.4. Estructura y composición de los ensamblajes.....	29
7.5. Estacionalidad.....	30
7.6. Preferencia trófica	31
7.7. Especies indicadoras	33
VIII.DISCUSIÓN.....	35
8.1. Eficiencia de muestreo.....	35
8.2. Composición de especies	35
8.3. Distribución temporal	37
8.4. Especies indicadoras	38
8.5. Preferencia trófica	40
IX. CONCLUSIONES.....	42
X. REFERENCIAS DOCUMENTALES	43
XI. ANEXOS.....	56

CUADROS

Cuadro 1. Diversidad y distribución por regiones biogeográficas de las tribus que integran la subfamilia Scarabaeinae.....	7
Cuadro 2. Características de los dos hábitats de estudio en el PNCS, Chiapas.....	18
Cuadro 3. Lista de especies de Scarabaeinae recolectados en dos hábitats de la selva baja caducifolia del PNCS. Ca = calamar. Es = estiércol. C = Coprófago, N = Necrófago, G= Generalista.	26
Cuadro 4. Relación entre las variables dependientes (riqueza y abundancia) e independientes (precipitación y temperatura) en ambos sitios de muestreo.	31

FIGURAS

Figura 1. Morfología externa básica de las especies de Scarabaeinae (Modificado de Vaz de Mello <i>et al.</i> , 2011).	8
Figura 2. Modelos de alimentación y nidificación de los escarabajos de la Subfamilia Scarabaeinae. A) Paracópridos, B) Telecópridos, y C) Endocópridos (Tomado de Simmons y Ridsdill-Smith, 2011).	10
Figura 3. Localización geográfica de los dos sitios de muestreo ubicados entre el límite sur del PNCS y la zona urbana de Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.	14
Figura 4. Variación de la precipitación y temperatura media mensual durante el ciclo de muestreo en el PNCS. Datos obtenidos de la CONAGUA (SMN 2021).	19
Figura 5. Estructura general de una trampa de caída para la recolecta de escarabajos copronecrófagos (E. G= etilenglicol).....	20
Figura 6. Comparación de la riqueza (izquierda) y abundancia (derecha) promedio entre ambos sitios de muestreo.....	25
Figura 7. Curvas de interpolación/extrapolación de la riqueza de especies, basado en las abundancias de cada sitio de muestreo con intervalos de confianza del 95% (área sombreada).	27
Figura 8. Diagrama de Venn que señala el número de especies exclusivas y compartidas (solapamiento) entre hábitats. El tamaño del círculo es proporcional al número de especies por sitio.	28
Figura 9. Estimación de la diversidad de orden ¹ D (izquierda) y ² D (derecha) en ambos sitios de muestreo con intervalos de confianza del 95% (líneas verticales).	28

Figura 10. Curvas de rango-abundancia de la estructura de la fauna de escarabajos en cada sitio de muestreo. P.end: *Phanaeus endymion*, D.sca: *Deltochilum scabriusculum*, S.ova: *Scatimus ovatus*, Co.lae: *Copris laeviceps*, O.lan: *Onthophagus landolti*, C.vaz: *Canthon vazquezae*, O.ant: *Onthophagus anthracinus*, C.cor: *Coproghanaeus corythus*, Obat: *Onthophagus batesi*, D.amp: *Dichotomius amplicollis*, E.car: *Eurysternus caribaeus*, O.gua: *Onthophagus guatemalensis*, C.mor: *Canthidium moroni*, A.rod: *Ateuchus rodriguezii*, Ca.cya: *Canthon cyanellus*, Udea: *Uroxys deavilai*, U.mic: *Uroxys microcularis*, C.fem: *Canthon femoralis*, D.sub: *Deltochilum sublaeve*, P.sal: *Phanaeus sallei*. 29

Figura 11. Análisis de Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMDS) de los ensamblajes de escarabajos en ambos sitios de muestreo a partir del índice de disimilitud de Bray-Curtis con intervalos de confianza del 95% (área sombreada)..... 30

Figura 12. Distribución mensual de la riqueza y abundancia de especies en los dos sitios de muestreo..... 31

Figura 13. Clasificación de los escarabajos copronecrófagos de acuerdo con sus preferencias tróficas. Las líneas representan el umbral de preferencia entre especialistas y generalistas. 32

Figura 14. Aporte proporcional de la riqueza y abundancia de los tres gremios tróficos en ambos sitios de muestreo. 33

Figura 15. Clasificación de los escarabajos copronecrófagos de acuerdo con sus preferencias de hábitat. Las líneas representan el umbral de preferencia entre especialistas y generalistas. 34

RESUMEN

Los escarabajos de la subfamilia Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) son un grupo de insectos ampliamente utilizados para evaluar los efectos de la fragmentación debido a que están estrechamente relacionados con la estructura de la vegetación. El objetivo de este estudio fue evaluar y comparar la estructura y composición de los escarabajos copronecrófagos entre dos hábitats contrastantes (conservado vs antropizado) en un área de selva baja caducifolia del Parque Nacional Cañón del Sumidero (PNCS). Se realizaron 10 muestreos sistemáticos entre julio de 2013 y junio de 2014. Los muestreos se realizaron utilizando 12 trampas de caída cebadas (seis con estiércol de vaca y seis con calamar) por hábitat. En total se capturaron 1003 individuos que corresponden a 22 especies, 14 géneros y siete tribus. Este total representa solo el 17.74% de la fauna estatal de Scarabaeinae, pero representa un alto porcentaje a nivel regional con una alta eficiencia de muestreo (>90%). La riqueza, abundancia y composición de especies fueron similares entre sitios y no revelaron diferencias estadísticas. Los picos de riqueza y abundancia tuvieron su incremento máximo durante los meses lluviosos, pero únicamente la precipitación mostró un efecto significativo sobre la diversidad del sitio conservado. Aunque no existieron diferencias en la composición y estructura de la fauna, las especies dominantes fueron distintas entre sitios, y de acuerdo con el análisis de clasificación multinomial (CLAM), cinco especies se identificaron como especialistas hacia el hábitat conservado y seis al sitio antropizado. Además, ocho especies fueron coprófagas, cuatro necrófagas y dos generalistas. La homogeneidad biótica encontrada puede deberse a la alta densidad de mamíferos ferales en la zona y de especies de escarabajos con amplia plasticidad ecológica, al igual que la falta de efecto de las variables ambientales sobre los ensamblajes responden al alto grado de perturbación debido al avance de la zona urbana. No obstante, es probable que las especies indicadoras del hábitat conservado revelen cierto grado de conservación de la selva baja en el PNCS por lo que es necesario continuar con este tipo de estudios para dilucidar de mejor manera los efectos directos e indirectos que conlleva el avance de la zona urbana.

Palabras clave: Especies indicadoras, fauna feral, homogeneidad biótica, presión antrópica, preferencia trófica.

I. INTRODUCCIÓN

Las Áreas Naturales Protegidas (ANPs) en sus distintas modalidades han sido consideradas como la mejor alternativa para la preservación de los recursos naturales. Su carácter de espacios territoriales sometidos a control estatal supone el mantenimiento y la protección de la biodiversidad ahí localizados. El proceso de su establecimiento en distintos países tiene como antecedente moderno la creación del Parque Nacional de Yellowstone, a finales del siglo XIX (Riemann *et al.*, 2011).

Es quizás por ello, que esta categoría de ANP (Parques Nacionales), es una de las más conocidas a nivel mundial. Su declaratoria es motivada por considerar a un sitio o región por sus valores de tipo histórico, turístico, estético, científico, educativo, recreativo, escénico, por su biodiversidad, así como su aptitud para el desarrollo del turismo y proyectos de desarrollo sostenible (Gómez-Pompa y Dirzo, 1995). México no ha sido ajeno a la tendencia mundial, desde 1917 decretó su primer Parque Nacional (El Desierto de los Leones) y actualmente cuenta con un total de 66 parques que protegen un total de 1,411,319.17 ha, los cuales son administrados y manejados por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) (Oceguera-Salazar *et al.*, 2016).

En Chiapas, actualmente se cuenta con tres Parques Nacionales: Lagunas de Montebello, Palenque y Cañón del Sumidero (Oceguera-Salazar *et al.*, 2016). El Parque Nacional Cañón del Sumidero (PNCS) fue decretado por el Gobierno Federal a finales de 1980 (CONANP, 2012). Actualmente, forma parte fundamental del corredor biológico que se forma por cinco áreas consecutivas de protección, que incluye desde este parque; la Zona Protectora Forestal vedada Villa de Allende; la Zona Sujeta a Conservación La Pera; la Zona Sujeta a Conservación Ecológica Laguna Bélgica, hasta la Reserva de la Biósfera Selva el Ocote. La importancia de dicho corredor biológico radica en que permite la comunidad de vínculos ecológicos funcionales, así como la dispersión genética natural (CONANP, 2012).

Las ANPs de México han sido seriamente afectadas por diversos factores (Arriola-Padilla *et al.*, 2014) y el PNCS no es la excepción. Actividades antrópicas como avances de la frontera agrícola, tala, pesca y cacería ilegal, saqueo de tierra y material

pétreo, son de los múltiples problemas que aquejan a esta área protegida, pero por su cercanía a la capital del estado, Tuxtla Gutiérrez, se considera que las principales afectaciones del área derivan de las invasiones humanas (CONANP, 2012). Estas actividades, aunadas a las fluctuaciones en el caudal del río Grijalva han ocasionado modificaciones del hábitat de la flora y la fauna, y han traído consigo alteraciones en la distribución de los organismos que habitan en esta importante zona (Altamirano-González-Ortega, 2007; CONANP, 2012).

No obstante, a pesar de la gran riqueza biológica, ecológica, hidrológica, cultural y turística del Cañón del Sumidero, los estudios o investigaciones dentro del ANP han sido escasos, por lo que existe un profundo vacío de información en diferentes temas, entre ellos el impacto de las actividades humanas dentro y fuera del parque nacional, que tienen influencia directa en los procesos ecológicos que ahí ocurren (López-Pimentel, 2015).

Los efectos provocados por el cambio del uso del suelo sobre grupos taxonómicos en el Parque Nacional Cañón del Sumidero a causa del posicionamiento ilegal del terreno no han sido evaluados o monitoreados hasta el momento. Estos posibles efectos adversos sobre la biodiversidad requieren de una evaluación rápida, económica y efectiva. En las últimas décadas ha habido una fuerte tendencia a utilizar a los insectos y otros grupos de artrópodos para este tipo de investigaciones (Gerlach *et al.*, 2013). Uno de los grupos de insectos bioindicadores utilizado para evaluar el estado de conservación del medio son los escarabajos copronecrófagos de la subfamilia Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) (Halffter y Favila, 1993; Verdú *et al.*, 2000; Halffter y Arellano, 2002).

En diferentes regiones tropicales de América, África y Asia, estos escarabajos han probado su efectividad para hacer evaluaciones de los cambios de diversidad provocados por las transformaciones de origen antrópico (e.g., Halffter y Arellano, 2002; Nielsen, 2007; Navarrete y Halffter, 2008; Louzada *et al.*, 2010; Pryke *et al.*, 2013; Hosaka *et al.*, 2014; Sánchez-de-Jesús *et al.*, 2016). La importancia ecológica de estos organismos radica en utilizar estiércol, carroña, e inclusive frutos, hongos y hojas en descomposición como fuente de alimentación y reproducción, lo que los hace

elementos muy importantes en la dinámica de los ecosistemas tropicales y templados (Halffter, 1991; Hanski y Cambefort, 1991).

Las características que permiten usar a estos organismos como grupos indicadores son: alta diversidad de especies, fácil manipulación, fidelidad ecológica, sensibilidad frente a perturbaciones mínimas, corta temporalidad generacional, facilidad de muestreo y su taxonomía relativamente resuelta (Halffter y Favila, 1993; Spector, 2006).

Además, estos escarabajos desempeñan un papel fundamental relacionado con la eliminación y el reciclaje de la materia orgánica. Utilizan tanto la carroña en diferentes etapas de descomposición como el estiércol de diferentes vertebrados, principalmente mamíferos, para alimentarse y anidar (Halffter y Edmonds, 1982). Estos organismos realizan una serie de funciones ecológicas, que van desde la dispersión secundaria de semillas hasta el ciclo de nutrientes y la supresión de parásitos gastrointestinales de mamíferos. Muchas de estas funciones ofrecen como resultado valiosos servicios ecosistémicos, como el control biológico de plagas y la fertilización del suelo, de modo que la alteración del hábitat puede interrumpir muchas de las funciones en las que están involucrados los escarabajos copronecrófagos (Nichols *et al.*, 2008).

Debido a lo anterior se considera que los estudios de las comunidades de Scarabaeinae en áreas urbanas y periurbanas son importantes porque pueden indicar cambios ecológicos en el ambiente local en un corto tiempo. Es por ello por lo que son un grupo idóneo para evaluar los efectos de eventos antrópicos sobre la biodiversidad del Parque Nacional Cañón del Sumidero.

II. MARCO TEÓRICO

2.1. Efecto del cambio de uso de suelo

El uso de suelo se conoce como las diferentes formas en que se emplea un terreno y su cubierta vegetal. La transformación de la cubierta vegetal ha sido impulsada, en gran parte, por el crecimiento de la población y algunas de sus consecuencias, tales como la demanda de alimentos y el incremento de infraestructura. Como consecuencia, también se alteran los ciclos bioquímicos (e. g. agua y carbono), aumenta la pérdida de biodiversidad y su hábitat, así como los servicios ambientales asociados y el cambio climático global (SEMARNAT, 2020).

La transformación de los paisajes causa desequilibrios ecológicos significativos ya que de este se obtienen recursos o bienes ecológicos importantes. El cambio de uso de suelos potencialmente sigue una serie de transiciones paralelas al desarrollo económico, en el cual algunas regiones podrían pasar a través de estas transiciones rápidamente durante un período de años, o lentamente durante un período de siglos. Estos paisajes dominados por los humanos se caracterizan por el uso intensivo de la tierra y los niveles de destrucción de los hábitats, ocasionan mosaicos muy contrastados (DeFries *et al.*, 2004; Tschardtke *et al.*, 2005).

La modificación del hábitat como los monocultivos globales, los pastos inducidos, las plantaciones, construcciones de carreteras y presas, la ganadería y la expansión de entornos urbanos se han acompañado de grandes aumentos en la demanda de energía, agua y fertilizantes. Esta conversión de la tierra puede alterar los climas regionales, la precipitación, evapotranspiración y escorrentía (Foley *et al.*, 2005). En consecuencia, existe un aumento en la tendencia de inundaciones repentinas en las zonas urbanizadas, ya que el agua se escurre por superficies impermeables en lugar de percolación a través del suelo (DeFries *et al.*, 2004).

Debido a una serie de actividades humanas como el desmonte y el rápido crecimiento urbano y rural, las poblaciones de plantas y animales suelen ser más pequeñas, haciéndolas más susceptibles a la mortalidad y las vuelve frágiles ante la invasión por especies exóticas (Huston, 1994; 2004). Un ejemplo particularmente

importante es la introducción de perros y gatos en áreas silvestres, lo cual puede tener un devastador efecto sobre los vertebrados nativos (Abbott, 2002; Hansen *et al.*, 2005).

La agricultura moderna, por otra parte, ha causado daños ambientales importantes, ya que al aumentar el uso de fertilizantes e insecticidas conlleva a la degradación de la calidad de agua en muchas regiones, convirtiéndola fuertemente salinizada, erosionando el suelo y reduciendo su fertilidad. Esto afecta de una manera drástica la comunidad de insectos nativos ya que crea un medio artificial y desequilibrado promoviendo factores que son propicios para los insectos plaga (Foley *et al.*, 2005). Como consecuencia de la conversión del hábitat, la mayor parte de los efectos son directos en la comunidad vegetal (Didham *et al.*, 2007), y en animales, especialmente aquellos que son altamente dependientes de especies vegetales, como son los insectos fitófagos (Tscharrntke *et al.*, 2002).

A pesar de que en muchas ocasiones pasan inadvertidos, los insectos son imprescindibles para mantener nuestro planeta. Representan importantes recursos alimenticios, depredadores, parásitos o vectores de enfermedades para muchos otros organismos y tienen la capacidad de alterar las tasas y direcciones de los flujos de materia y energía (e. g. herbívoros, polinizadores, detritívoros y depredadores) en formas que afectan las condiciones ambientales globales (Schowalter, 2016). Por otra parte, los escarabajos que utilizan excrementos (coprófagos) y organismos muertos (necrófagos) para alimentarse, son los responsables de la descomposición de la materia orgánica contribuyendo en la fertilidad del suelo (Capinera, 2010).

Se ha calculado que en algunas regiones los escarabajos coprófagos reducen en un ~19% el tiempo de descomposición del estiércol del ganado vacuno lo que se traduce en un ahorro monetario sustancial para la industria ganadera. Además de que evitan con ello el aumento de poblaciones de parásitos y la propagación de posibles enfermedades que afecten a los animales domésticos y a los humanos (Losey y Vaughan, 2006).

2.2. Subfamilia Scarabaeinae

2.1.1 Diversidad y distribución

Scarabaeinae es una de las 16 subfamilias que en la actualidad se reconocen como parte de la familia Scarabaeidae (Bouchard *et al.*, 2011). El grupo es uno de los más conspicuos y diversificados entre los integrantes de esta familia, de los que hasta el momento se conocen alrededor de 6 800 especies vivientes y 278 géneros agrupados en un total de 18 tribus de amplia distribución mundial (Cuadro 1) (Schoolmeesters, 2021), con una estimación de entre 30 y 50% de especies que aún faltan por describir (Tarasov y Génier, 2015).

Cerca de 2 000 especies (~29.4%) y más de 90 géneros de la fauna mundial conocida se distribuyen en la región Neotropical (Vaz-de-Mello *et al.*, 2011), con un alto porcentaje de endemismos, incluidas todas las especies de las tribus Ateuchini, Dichotomiini y Eucraniini (Cuadro 1). Esta diversidad es superada únicamente por la región Afrotropical (Scholtz *et al.*, 2009). Se estima que en México se han descrito y registrado un aproximado de 300 especies, de las cuales, 124 (41.3%) se distribuyen en Chiapas, considerado, junto con Veracruz, uno de los estados mexicanos con mayor número de registros de escarabajos de esta subfamilia (Sánchez-Hernández y Gómez, 2018; Sánchez-Hernández *et al.*, 2019a; Chamé-Vázquez *et al.*, 2020).

Mientras que la mayoría de las subfamilias habitan en regiones templadas y frías, casi todas las especies de Scarabaeinae se encuentran en regiones tropicales y subtropicales, entre altitudes que van desde nivel del mar hasta arriba de los 4,000 m (Scholtz *et al.*, 2009). La humedad y la temperatura condicionan la diversidad y abundancia de escarabajos; en zonas cálidas y húmedas el número de especies a lo largo del año es mayor, aunque es posible encontrar que el número de individuos de cada una de esas especies sea bajo. En ambientes cálidos y secos existen menos especies, pero pueden llegar a ser abundantes en algunas cortas épocas del año. Cuando las condiciones ambientales son de temperaturas bajas, ya sean húmedas o secas, tanto el número de especies como de individuos es menor (Amat *et al.*, 2005).

Cuadro 1. Diversidad y distribución por regiones biogeográficas de las tribus que integran la subfamilia Scarabaeinae.

Tribus	Géneros	Especies	Distribución
Ateuchini Perty, 1830	34	377	Neotropical
Byrrhidiini Davis, Deschodt & Scholtz, 2019	7	20	Afrotropical
Coprini Leach, 1815	20	911	Afrotropical, Australiana, Neotropical, Neártica, Oriental, Paleártica,
Deltochilini Lacordaire, 1856	66	788	Afrotropical, Neotropical, Neártica
Dichotomiini Pereira, 1954	4	212	Neotropical
Endroedyolini Davis, Deschodt & Scholtz, 2019	8	11	Afrotropical
Epilissini Lansberge, 1874	18	358	Afrotropical, Australiana, Neotropical, Paleártica, Oriental
Epirinini Lansberge, 1874	1	33	Afrotropical
Eucraniini Burmeister, 1873	4	14	Neotropical
Gymnopleurini Streubel, 1846	4	123	Afrotropical, Oriental, Paleártica
Odontolomini Davis, Deschodt & Scholtz, 2019	1	20	Afrotropical
Oniticellini Kolbe, 1905	25	264	Afrotropical, Neotropical, Oriental, Paleártica
Onitini Castelnau, 1840	21	246	Afrotropical, Neotropical, Oriental, Paleártica
Onthophagini Streubel, 1846	42	2910	Afrotropical, Australiana, Neártica, Neotropical, Oriental, Paleártica
Parachoriini Tarasov, 2017	1	20	Afrotropical
Phanaeini Kolbe, 1905	8	206	Neotropical, Neártica
Scarabaeini Latreille, 1802	11	176	Afrotropical, Oriental, Paleártica
Sisyphini Mulsant, 1842	2	104	Afrotropical, Oriental, Paleártica

2.1.2 Morfología

Los integrantes de esta subfamilia se caracterizan por su peculiar y variada morfología, su notable dimorfismo sexual, sus llamativos colores, así como por su complejo comportamiento alimentario y reproductivo en la mayoría de las especies (Halffter y Matthews, 1966; Halffter y Edmonds, 1982). Presentan el cuerpo dividido en tres regiones: cabeza, tórax y abdomen (Ratcliffe *et al.*, 2002). La cabeza es pequeña, tiene un par de mandíbulas y un par de maxilas como apéndices masticadores, un par de antenas lameladas y poseen un par de ojos compuestos. Su tórax está dividido en tres partes cada uno con un par de patas. La primera, el protórax, es grande y en ocasiones tiene cuernos, tubérculos y fosetas. La segunda, el mesotórax, es pequeño y se compone por un par de alas endurecidas conocidas como élitros, y la tercera, el metatórax, se compone de un segundo par de alas membranosas (alas funcionales). Su abdomen está formado por ocho segmentos más o menos móviles que terminan en una placa pigidial que cubre el orificio anal y las aberturas genitales (Figura 1) (Vaz-de-Mello *et al.*, 2011).

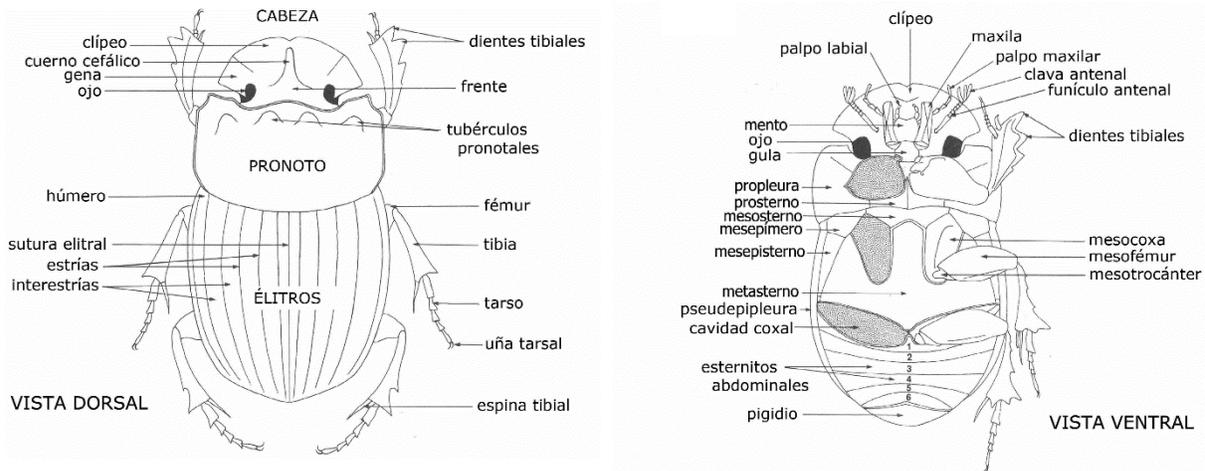


Figura 1. Morfología externa básica de las especies de Scarabaeinae (Modificado de Vaz de Mello *et al.*, 2011).

2.1.3 Reproducción y nidificación

En general, la vida de las hembras y los machos está limitada a un periodo anual de reproducción. Esta época se presenta en la mayoría de las especies durante el verano cálido y húmedo, el resto del año los estados en desarrollo o los adultos jóvenes permanecen enterrados en diapausa hasta la siguiente temporada de lluvias. Emergen del suelo con las primeras lluvias, maduran, se reproducen y mueren dejando la descendencia para el siguiente año (Martínez *et al.*, 2011). Actualmente se conoce tres formas en que acceden y explotan el excremento para la alimentación y nidificación: paracópidos, endocópidos y telecópidos (Figura 2) (Halffter y Edmonds, 1982):

- Los paracópidos elaboran túneles en el suelo por debajo de la masa de excremento y en el fondo de cada túnel lo almacenan para poder utilizarlo sin tener que alejarse mucho de la boñiga. Los túneles pueden ser de algunos centímetros o de más de un metro, y suelen presentar una o varias ramificaciones. La elaboración de los túneles es realizada por individuo o en parejas.
- Los telecópidos o también llamados rodadores, forman una bola de estiércol, la cual ruedan con las patas traseras, apoyándose en el suelo con las delanteras, de esta manera recorren desde algunos centímetros hasta varios metros para alejarse de la materia fecal y evitan que otros escarabajos le quiten su bola. Esta actividad la hacen individualmente durante la alimentación para madurar sexualmente o en parejas de macho y hembra maduros para la reproducción.
- La nidificación endocóprida se caracterizan porque todo el desarrollo embriogénico sucede en el interior del estiércol o en su interfaz con el subsuelo, pero sin que exista recolocación del recurso trófico.

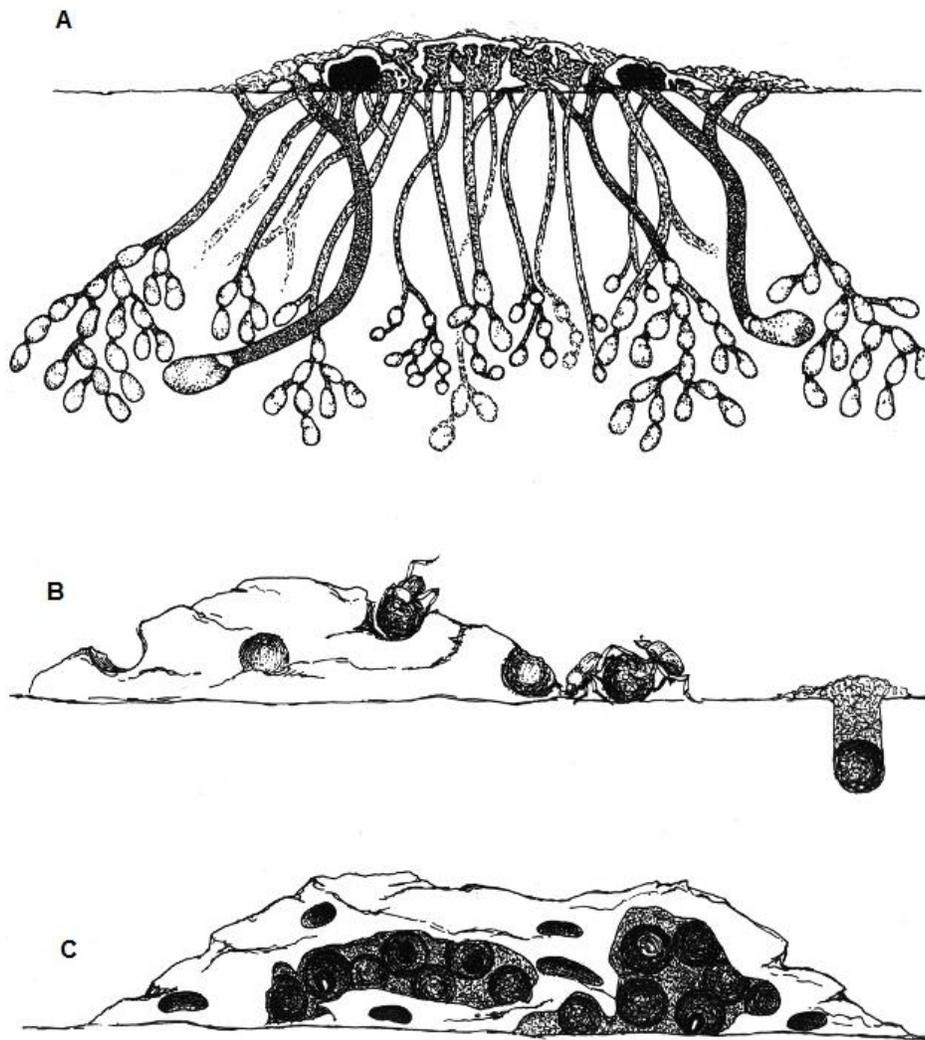


Figura 2. Modelos de alimentación y nidificación de los escarabajos de la Subfamilia Scarabaeinae. A) Paracópridos, B) Telecópridos, y C) Endocópridos (Tomado de Simmons y Ridsdill-Smith, 2011).

III. ANTECEDENTES

Las actividades humanas han provocado un cambio drástico en la biodiversidad, eliminando la cobertura forestal, desplazando especies, alterando los climas, entre otras consecuencias. Para determinar el efecto que esto conlleva sobre la biodiversidad se han utilizado algunos grupos de especies que funcionan como indicadores biológicos ya que su presencia o ausencia en el ecosistema indica las situaciones particulares del ambiente (Allaby, 1992).

Entre los grupos de insectos más utilizados para evaluar el efecto de estas actividades, los escarabajos de la subfamilia Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) constituyen un componente importante en la mayoría de los ecosistemas terrestres y presentan características que los hacen ideales como bioindicadores, principalmente en los bosques húmedos tropicales (Villarreal *et al.*, 2006). Sin embargo, se sabe muy poco acerca de las comunidades de estos insectos en los bosques tropicales caducifolios, debido a que los trabajos realizados en este tipo de vegetación son escasos (Escobar, 1997; Barraza *et al.*, 2010; Noriega *et al.*, 2012; 2016). En México existen pocos estudios que exploran la fauna de escarabajos en este tipo de vegetación (*e.g.*, Halffter y Arellano, 2002; Andresen, 2005; 2008; Carrillo-Ruiz *et al.*, 2017; Yanes-Gómez *et al.*, 2018), de los cuales, solo dos se han realizado en el estado de Chiapas:

Arellano *et al.* (2008) analizaron los efectos del tipo de hábitat, el tamaño y la forma del parche, la cubierta del dosel, la distancia entre hábitats y la elevación sobre la diversidad alfa, beta y gamma de los escarabajos en el municipio de San Fernando, Chiapas, México. En esta misma región, Arellano *et al.* (2013), evaluaron los cambios en la riqueza, abundancia, composición y la estructura de la comunidad de los escarabajos coprófagos en una gama representativa de hábitats de sucesión dentro de un paisaje silvopastoril.

Por otra parte, el efecto del cambio de uso de suelo sobre la diversidad de escarabajos copronecrófagos es un aspecto ampliamente explorado en la región Neotropical. Sin embargo, pese a que Chiapas es una región que ha sufrido grandes

cambios debido principalmente a la agricultura, existen pocos estudios que analicen las consecuencias de dichos cambios sobre la diversidad de este grupo de insectos:

Sánchez-Hernández *et al.* (2018), realizaron un trabajo sobre los escarabajos copronecrófagos en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, comparando la diversidad entre un fragmento de selva mediana conservado, con un cafetal y un área de vegetación secundaria resultado de incendios forestales. Otro trabajo similar es el de Cancino-López *et al.* (2014), quienes analizaron los ensamblajes de Scarabaeinae necrófagos asociados a cafetal de sombra y bosque mesófilo de montaña en la Reserva de la Biosfera Volcán Tacaná. En la región de la selva Lacandona, los trabajos de Navarrete y Halffter (2008) y Sánchez-de-Jesús *et al.* (2016), analizan los cambios en la comunidad de escarabajos coprófagos de esta misma subfamilia ante la fragmentación del paisaje.

En los trabajos antes mencionados como en otras zonas de la región Neotropical se reportan efectos negativos en los ensamblajes de Scarabaeinae frente al cambio de uso de suelo, tanto en la composición como en la riqueza y abundancia de especies. Por lo tanto, se espera que los escarabajos copronecrófagos del área de selva baja caducifolia analizada en el Parque Nacional Cañón del Sumidero, respondan de la misma forma, encontrando una disminución en la riqueza, abundancia, diversidad y composición de especies en el sitio antropizado respecto del sitio conservado.

IV. OBJETIVOS

4.1. Objetivo general

- Analizar las comunidades de escarabajos copronecrófagos (Coleóptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) ante el cambio de uso de suelo en un área de selva baja caducifolia dentro del Parque Nacional Cañón del Sumidero (PNCS), Chiapas.

4.2. Objetivos específicos

- Determinar la diversidad alfa y beta de los escarabajos de la subfamilia Scarabaeinae en dos ambientes contrastantes de la selva baja caducifolia del PNCS.
- Examinar la preferencia trófica y posible asociación de hábitat de las especies capturadas.
- Analizar la distribución temporal de la riqueza y abundancia de escarabajos en el área de estudio.

V. ZONA DE ESTUDIO

El Parque Nacional Cañón del Sumidero (PNCS), se encuentra ubicado en la región centro-oeste del estado de Chiapas, entre los límites de las regiones fisiográficas Depresión Central, Altiplanicie Central y Montañas del Norte. Geográficamente el PNCS se sitúa entre los 16°44' a 16°56' de latitud Norte y los 93°00' a 93°11' de longitud oeste (Figura 3); con un rango altitudinal que va desde los 360 hasta los 1 720 m, abarcando parte de los municipios de Tuxtla Gutiérrez, Chiapa de Corzo, San Fernando, Osumacinta y Soyaló. Posee una superficie de 21 789 ha (CONANP, 2012).

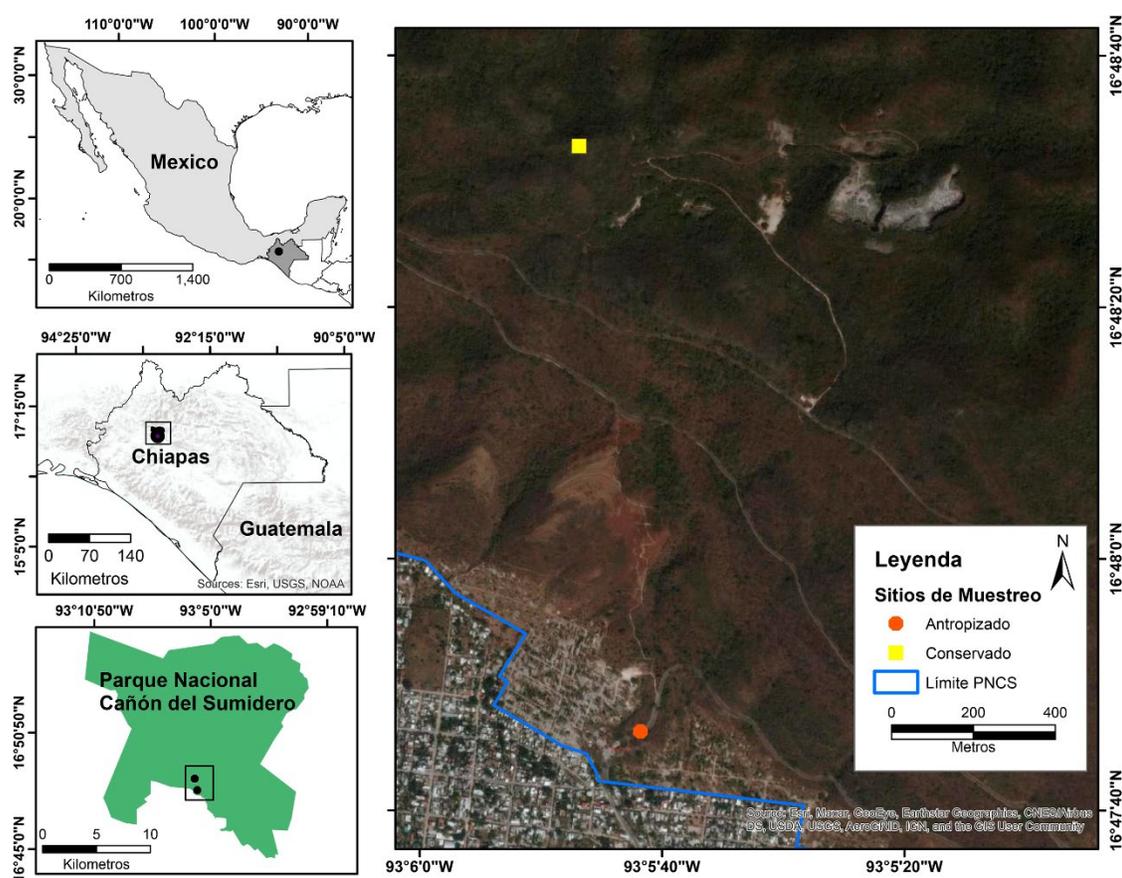


Figura 3. Localización geográfica de los dos sitios de muestreo ubicados entre el límite sur del PNCS y la zona urbana de Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.

5.1. Clima

En el parque se presentan tres diferentes tipos de clima con base en la clasificación de Köppen modificado por García (2004): cálido seco, semicálido y cálido subhúmedo.

La precipitación promedio anual es de 1 000 mm durante la época de lluvias (mayo a octubre) y de 200 mm en período de secas (noviembre a abril).

5.2. Vegetación

El Parque alberga una riqueza florística que equivale al 16.73% de la flora estimada para Chiapas (CONANP, 2012). En el inventario de Espinosa-Jiménez *et al.* (2011) se registraron 1 298 especies, 632 géneros, 135 familias y 58 infra especies, siendo Fabaceae (126 especies y 52 géneros) y Asteraceae (107 especies y 65 géneros) las familias más representativas. Se conocen 49 géneros distribuidos en 90 especies de orquídeas que equivale al 12.55% del total de especies de orquídeas registradas para el estado, dos especies de bromelias terrestres y 13 epífitas (Miceli-Méndez *et al.*, 2009).

Se tiene un registro de 34 especies endémicas de Chiapas, 36 de distribución restringida y 42 de México a Centroamérica. También se registran 24 especies de flora incluidas en alguna categoría de riesgo según la Norma Oficial Mexicana y 17 especies se encuentran en la Lista Roja de especies en peligro de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (Espinosa-Jiménez *et al.*, 2011). Entre los tipos de vegetación la selva mediana subcaducifolia es predominante. Las principales asociaciones vegetales son selva baja caducifolia, selva mediana perennifolia, bosques de encino, bosques de pino, y vegetación secundaria (CONANP, 2012):

Selva mediana subcaducifolia. Se localiza principalmente en las paredes del Cañón del Sumidero, al norte y este del parque hacia San Fernando y en la Cañada Muñiz; entre los 150 y los 1 250 m, ocasionalmente se distribuye en los 1,000 msnm y se sustenta en rocas basálticas o graníticas y donde hay afloramientos de calizas que dan origen a suelos oscuros, muy someros, con abundante pedregosidad o bien en suelos grisáceos arenosos y profundos.

Selva baja caducifolia. Se localiza a la altura de los miradores “La Ceiba” y “La Coyota”, en la región sur y sureste del parque, continua hacia el este hasta la cañada La Chacona y al sur hasta Tuxtla Gutiérrez, ocupa 3 828.3 hectáreas, del total de la superficie del parque. El estrato herbáceo es bastante reducido y sólo se puede

apreciar después de que ha empezado claramente la época de lluvias y retoñan o germinan las especies herbáceas. Las formas de vida suculentas son frecuentes, especialmente de los géneros *Agave*, *Opuntia*, *Stenocereus* y *Cephalocereus*.

Selva mediana perennifolia. Se han identificado algunos manchones dispersos, principalmente en las laderas del cañón que están en contacto con el río Grijalva, no obstante, son superficies muy reducidas que en muchas ocasiones no alcanzan una hectárea, razón por la cual no se precisa la superficie que abarca este tipo de vegetación en el Parque.

Bosque de pino-encino. Este tipo de vegetación se observa principalmente hacia el Noroeste, en las partes más altas, que se continúan en bosques de pino-encino hacia la región de Soyaló, ocupa 79.9 hectáreas del total de la superficie del parque.

Vegetación secundaria. Comunidades originadas por la destrucción de la vegetación primaria, que puede encontrarse en recuperación tendiendo al estado original y en otros casos presenta un aspecto y composición florística diferente. Se desarrolla en zonas desmontadas para diferentes usos y en áreas agrícolas abandonadas. Este tipo de vegetación ocupa una superficie de 194.5 ha (0.79%) de la superficie del parque.

5.3. Fauna

El reporte más reciente para el PNCS indica una riqueza de 355 especies de vertebrados distribuidas de la siguiente manera: 25 especies de peces, 15 de anfibios, 41 de reptiles, 218 de aves y 56 de mamíferos. De estas, 59 especies de vertebrados se encuentran en alguna categoría de riesgo en la NOM-059: 15 están amenazadas, 40 bajo protección especial, cuatro se encuentran en peligro de extinción y ocho son endémicas para México (Altamirano-González-Ortega, 2007; PNCS, 2010).

En el trabajo de Zúñiga (2010) se registraron 116 especies de lepidópteros de las cuales 99 son nuevos registros para el PNCS en el mismo trabajo se menciona la presencia de 13 especies de nueve familias de Coleoptera: Buprestidae (1 sp.),

Curculionidae (1 sp.), Histeridae (2 spp.), Attelabidae (1 sp.), Scarabaeidae (1 sp.), Cerambycidae (1 sp.), Staphylinidae (1 sp.), Chrysomelidae (3 spp.) y Rhynchitidae (2 spp.) y; una especie de Diptera.

Sánchez-Hernández *et al.* (2020) mencionan que para el PNCS existe un registro total de 22 especies de escarabajos copronecrófagos. Estas especies se agrupan en 11 géneros y seis tribus de Scarabaeinae (Ateuchini, Coprini, Deltochilini, Oniticellini, Onthophagini, Phanaeini). De este total, *Martinezidium maya* (Vaz-de-Mello, Halffter & Halffter, 2004) y *Uroxys deavilai* Delgado & Kohlmann, 2007 se describieron a partir de organismos recolectados en el parque. Sin embargo, los registros de las 22 especies provienen de muestreos esporádicos. El estudio de Sánchez-Hernández *et al.* (2021), es el único con muestreos sistemáticos con este grupo de insectos dentro del PNCS, el cual ha incrementado a 33 el total de especies de Scarabaeinae que se distribuyen en el parque.

VI. MÉTODOS

6.1. Recolecta de ejemplares

Para establecer el área de muestreo, se seleccionaron dos sitios con características contrastantes, ubicados al sur de la reserva (Figura 3): 1) un área inmersa en la zona urbana, localizada en el límite entre la reserva y la zona urbana, a una corta distancia de la caseta de cobro del parque y; 2) un área conservada de selva baja caducifolia, localizada a una distancia aproximada de 1.6 km de la zona urbana de Tuxtla Gutiérrez (Cuadro 2).

Cuadro 2. Características de los dos hábitats de estudio en el PNCS, Chiapas.

Hábitat	Altitud	Coordenadas	Descripción
Antropizado	775 m	16°48'42.5" N 93°05'47.1" O	Se encuentra ubicado en la periferia de la ciudad de Tuxtla Gutiérrez, en el límite sur del polígono del PNCS. La zona se caracteriza por la presencia de asentamientos humanos, e incluye tierras de cultivo, pastizales inducidos, caminos pavimentados y de terracería, y áreas de vegetación secundaria.
Conservado	1185 m	16°47'45.4" N 93°05'44.1" O	Ubicado al sur-sureste del PNCS, dentro de la zona núcleo de la reserva, área donde la selva baja caducifolia es predominante y presenta un mejor continuo de vegetación. Presenta corta altura de sus componentes arbóreos (de 4 a 10 m) y el estrato herbáceo es bastante reducido.

Para tener una mayor representación de la diversidad de escarabajos copronecrófagos debido a su distribución temporal en la región (Rodríguez-López *et al.*, 2019; Sánchez-Hernández *et al.*, 2021), en cada uno de los hábitats se realizaron 10 muestreos, desde julio de 2013 hasta junio de 2014 (excepto noviembre y diciembre de 2013), que permitieron abarcar tanto la temporada de secas como de lluvias en la zona (Figura 4).

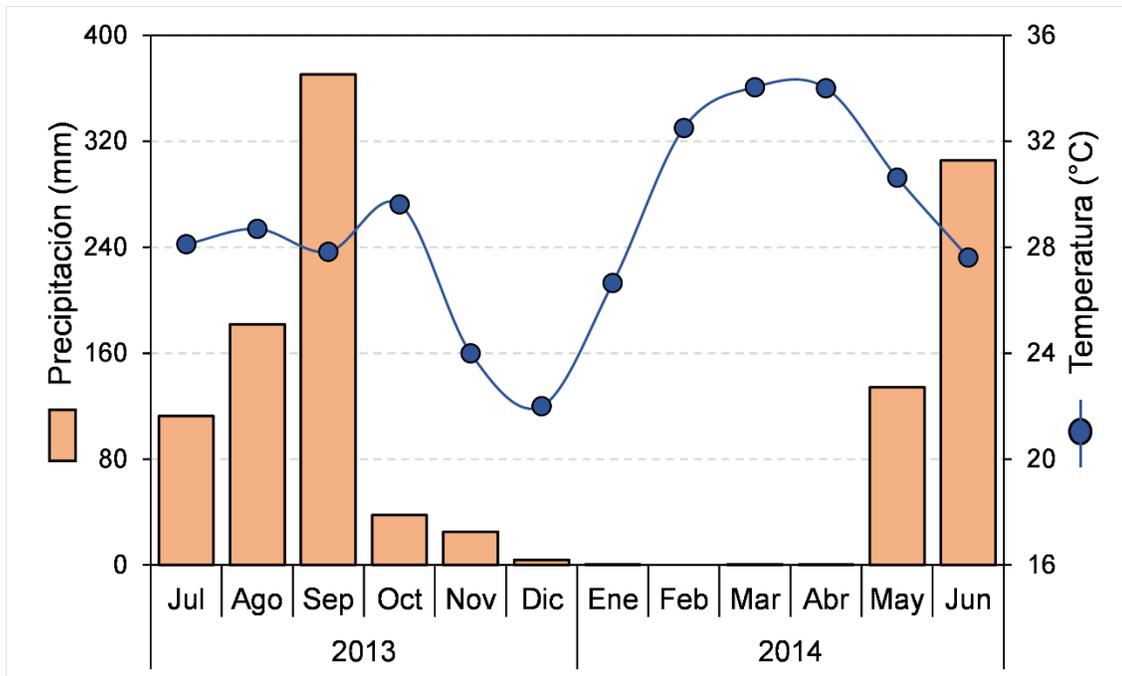


Figura 4. Variación de la precipitación y temperatura media mensual durante el ciclo de muestreo en el PNCS. Datos obtenidos de la CONAGUA (SMN 2021).

Para el muestreo de escarabajos se utilizaron trampas de caída con atrayente (Halffter y Favila, 1993). Las trampas consisten en un recipiente plástico de un litro de capacidad (10 cm de diámetro y 18 cm de profundidad), la cual se entierra hasta que su borde superior quede a nivel del suelo, colocando el cebo en un trozo de tela (pantimedia) colgado de una malla que atraviesa la superficie del recipiente, a este se le agregó ~250 ml de etilenglicol para conservar el material recolectado (Gómez y Jones, 2002). Las trampas se cebaron con trozos de calamar o estiércol de vaca (~30 g), dos atrayentes cuya eficiencia ha sido comprobada en la región (Arellano *et al.*, 2013; Sánchez-Hernández *et al.*, 2018). Para evitar la irradiación solar directa y proteger los cebos de la lluvia, las trampas fueron cubiertas utilizando un plato de plástico sostenido por alambres enterrados (Figura 5). En cada sitio se desplegaron dos transectos de aproximadamente 300 m, en cada uno de los cuales se instalaron 6 trampas, colocando los cebos de manera alternada a una distancia mínima de 50 m para evitar la interferencia odorífera (Larsen y Forsyth, 2005).

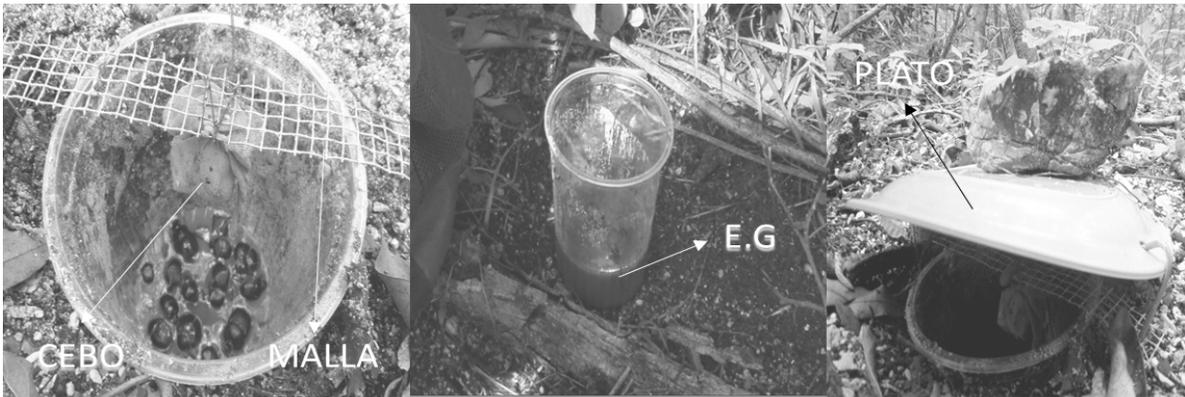


Figura 5. Estructura general de una trampa de caída para la recolecta de escarabajos copronecrófagos (E. G= etilenglicol).

Las trampas estuvieron activas durante dos días (48 horas) por cada muestreo. Los individuos recolectados se colocaron en botes de plástico con etanol al 70%, etiquetándolos con sus respectivos datos de recolecta (sitio de captura, fecha, cebo, número de trampa y número de recolecta) para posteriormente poder realizar el trabajo de identificación taxonómica en laboratorio.

6.2. Trabajo de gabinete

Una muestra de los organismos colectados fue montada en seco mediante la técnica de montaje simple con alfileres entomológicos situados en la parte anterior del élitro derecho. Para los insectos demasiado pequeños se realizó doble montaje o montaje con triángulo de papel (Bristol u opalina de 225 g) (Gómez y Jones, 2002).

6.2.1. Determinación taxonómica

Los especímenes recolectados fueron revisados con la ayuda de un microscopio Carl Zeiss Stemi 1000 y determinados a nivel de género de acuerdo con la clave de Delgado *et al.* (2000). Posteriormente, para la identificación a nivel específico, se emplearon claves y revisiones taxonómicas supra específicas de la subfamilia (Rivera-Cervantes y Halffter, 1999; Kohlmann, 1997; 2000; Génier y Kohlmann, 2003; Kohlmann y Solís, 2001; 2006; Delgado y Kohlmann, 2007; Edmonds y Zidek, 2010; 2012; Chamé-

Vázquez *et al.*, 2020). Asimismo, se realizaron comparaciones con ejemplares depositados en la colección entomológica de El Colegio de la Frontera Sur, Unidad San Cristóbal (ECO-SC-E).

6.3. Análisis de datos

6.3.1. Riqueza y abundancia

Para estimar la riqueza y abundancia de especies, se utilizó la riqueza específica (S) y el número de individuos por especie (N) para cada sitio (Moreno, 2001; Halffter y Moreno, 2005). Asimismo, los valores obtenidos de riqueza y abundancia por sitio de muestreo fueron comparados mediante una prueba de Tukey, cuya finalidad es determinar diferencias estadísticamente significativas entre pares de muestras.

6.3.2. Eficiencia de muestreo

Para evaluar la integridad del inventario se realizaron curvas de rarefacción/extrapolación de especies basado en el total de individuos capturados por sitio de muestreo (Chao *et al.*, 2014). Este análisis se basó en la diversidad de orden 0D o número efectivo de especies (Jost, 2006) utilizando un método de remuestreo Bootstrap con 1 000 repeticiones en el software en línea iNEXT (Chao *et al.*, 2016).

6.3.3. Diversidad alfa

La diversidad de especies es el número de especies diferentes en una determinada área (riqueza de especies) ponderado por alguna medida de abundancia tal como el número de individuos o la biomasa (Moreno, 2001). Existen varios índices para medir la diversidad alfa, cada uno ligado a el tipo de información que se desea analizar, es decir, que algunas de los variables respuesta tienen maneras diferentes de analizarse. Si las dos variables respuesta que se están analizando son número de especies (riqueza específica) y datos estructurales (abundancias), cada uno de ellos se podrá

analizar diferencialmente para obtener más información complementaria (Villarreal *et al.*, 2006)

La diversidad alfa se evaluó mediante el uso de especies efectivas basado en los números de Hill: se calculó el exponencial de la entropía del índice de Shannon o diversidad del orden 1 (1D), donde todas las especies se consideran de acuerdo con su frecuencia relativa en la muestra y la diversidad de orden 2, que es el inverso del índice de Simpson (2D) basado en las especies dominantes de la comunidad (Jost, 2006). Estos análisis se realizaron utilizando un método de remuestreo Bootstrap con 1 000 repeticiones en el software en línea iNEXT (Chao *et al.*, 2016).

6.3.4. Estructura y composición de los ensamblajes

La estructura de una comunidad hace referencia a la equitatividad de especies, y se refiere a la abundancia relativa de cada especie en una determinada área. Un ecosistema donde todas las especies están representadas por el mismo número de individuos tiene una equitatividad alta. Un ecosistema en el que algunas especies están representadas por muchos individuos y otras por muy pocos individuos tiene una equitatividad baja (Hunter y Gibbs, 2007).

Por su parte, la diversidad beta mide el grado de cambio o reemplazo en la composición de especies entre las comunidades que se encuentran en un área mayor. Estas pueden evaluarse con ayuda de índices, así como de coeficientes que indican qué tan similares/disímiles son dos comunidades. Estas similitudes o diferencias pueden ser tanto de índole cualitativa (utilizando datos de presencia-ausencia) como de carácter cuantitativo (utilizando datos de abundancia proporcional de cada especie) (Villarreal *et al.*, 2006).

Con el fin de comparar la equitatividad de las abundancias de las especies en los dos hábitats, se realizaron curvas de rango/abundancia calculando el logaritmo ($\log_{10}+1$) de las abundancias relativas de cada especie presente en ambos sitios para comparar la riqueza de especies, el cambio en la posición relativa de las mismas y la equitatividad de sus abundancias (Feinsinger, 2001).

Para verificar las diferencias en la composición de escarabajos entre ambos hábitats, también se realizó un análisis de similitud mediante la prueba ANOSIM (Analysis of Similarity). Para representar los patrones de agrupación en la composición de especies de escarabajos entre los sitios de muestreo y expresar de forma gráfica los resultados del ANOSIM, se utilizó un análisis de Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS). Ambos análisis se realizaron utilizando los datos de abundancia de cada mes de muestreo mediante el índice de disimilitud de Bray-Curtis en el software PAST versión 3.25 (Hammer *et al.*, 2001).

6.3.5. Distribución estacional

Se estableció la distribución de la riqueza y abundancia de las especies de Scarabaeinae de acuerdo con la estacionalidad, a partir de los datos de precipitación y temperatura media mensual correspondiente al periodo de muestreo, obtenidos de la estación meteorológica más cercana al Cañón del Sumidero (SMN, 2021). De esta forma, se realizó un análisis de regresión lineal para determinar la relación entre la riqueza y abundancia (variables dependientes) con la temperatura y precipitación (variables independientes).

6.3.6. Preferencia trófica

Para determinar los gremios tróficos de las especies se usó el modelo estadístico multinomial CLAM (Classification Method) (Chazdon *et al.*, 2011). Este método combina la abundancia de las especies y los valores de frecuencia para clasificar los taxones compartidos en tres categorías entre ambos recursos utilizados: generalistas (taxones comunes para ambos recursos), especialistas (en cualquiera de los dos recursos) y taxones raros (*i.e.*, aquellas especies registradas en abundancia relativamente bajas). Para esta clasificación, las abundancias relativas se compararon con un valor umbral de especialización o indicador de supermayoría ($k = 0.667$) y un valor de significancia de $p = 0.05$ en el programa CLAM versión 1.0 (Chao y Lin, 2011).

6.3.7. Especies indicadoras de hábitat

Para determinar el nivel de especialización de las especies capturadas hacia cualquiera de los dos hábitats analizados se utilizó el modelo estadístico CLAM, explicado en el apartado de preferencia trófica (Capítulo 6.3.6).

VII. RESULTADOS

7.1. Riqueza y abundancia

En total se capturaron 1 003 individuos que corresponden a 22 especies agrupadas en 12 géneros y siete tribus de Scarabaeinae (Cuadro 3). Los géneros *Onthophagus* y *Canthon* presentaron la mayor riqueza, con cuatro especies cada uno. *Phanaeus endymion* Harold, 1863 ($n = 240$), *Onthophagus anthracinus* Harold, 1873 ($n = 196$) y *Onthophagus landolti* Harold, 1880 ($n = 172$) fueron las especies más abundantes y en conjunto representan el 60.62% de la abundancia total. Por el contrario, *Ateuchus rodriguezii* De Borre, 1886, *Canthon leechi* (Martínez, Halffter & Halffter, 1964) y *Phanaeus wagneri* Harold, 1863 están representados por un solo individuo.

En el sitio conservado se registraron 18 especies (437 individuos, 43.57%), repartidas en los 12 géneros representados en el área de muestreo. Mientras que en el sitio antropizado se registraron 16 especies (566 individuos, 56.43%) integradas en ocho géneros. Sin embargo, no se detectaron diferencias significativas entre la riqueza ($t = 0.4517$, $p = 0.6938$) y abundancia ($t = 0.3083$, $p = 0.9183$) promedio de ambos sitios (Figura 6).

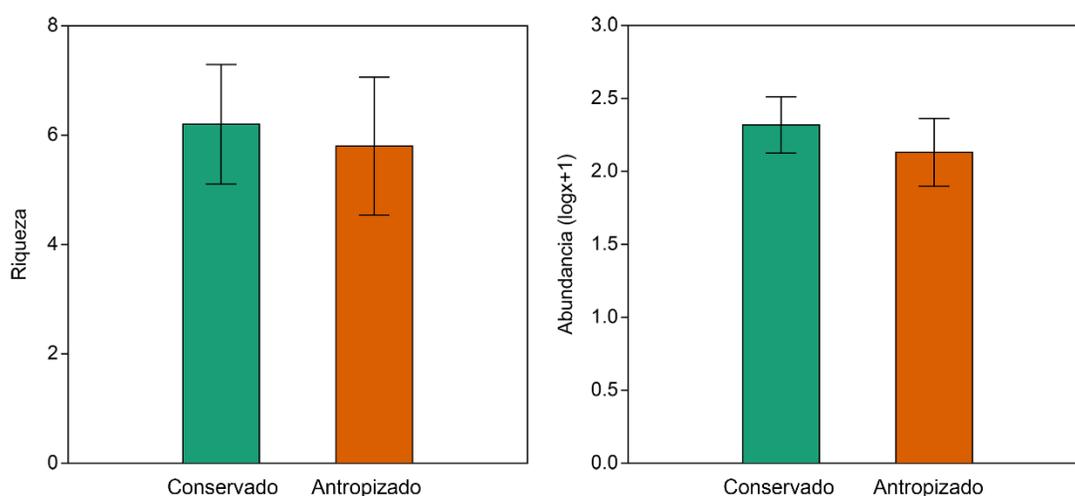


Figura 6. Comparación de la riqueza (izquierda) y abundancia (derecha) promedio entre ambos sitios de muestreo.

Cuadro 3. Lista de especies de Scarabaeinae recolectados en dos hábitats de la selva baja caducifolia del PNCS. Ca = calamar. Es = estiércol. C = Coprófago, N = Necrófago, G= Generalista.

Tribus / Especies	Dieta	Conservado		Antropizado		Total
		Ca	Es	Ca	Es	
TRIBU ATEUCHINI						
<i>Ateuchus rodriguezii</i> De Borre, 1886	-	-	1	-	-	1
<i>Scatimus ovatus</i> Harold, 1862	C	-	31	-	2	33
<i>Uroxys deavilai</i> Delgado & Kohlmann, 2007	C	-	1	2	16	19
<i>Uroxys microcularis</i> Howden & Young, 1981	C	1	3	5	29	38
TRIBU COPRINI						
<i>Canthidium moroni</i> Kohlmann & Solís, 2006	-	-	3	-	-	3
<i>Canthidium pseudopuncticolle</i> Solís & Kohlmann 2004	-	-	-	-	5	5
<i>Copris laeviceps</i> Harold, 1869	C	-	27	-	-	27
TRIBU DELTOCHILINI						
<i>Canthon cyanellus</i> LeConte, 1859	N	1	-	15	-	16
<i>Canthon femoralis</i> Chevrolat, 1834	C	2	6		7	15
<i>Canthon leechi</i> (Martínez, Halffter & Halffter, 1964)	-	-	-	1	-	1
<i>Canthon vazquezae</i> (Martínez, Halffter & Halffter, 1964)	N	15	3	25	1	44
<i>Deltochilum scabriusculum</i> Bates, 1887	G	48	11	3	5	67
<i>Deltochilum sublaeve</i> Bates, 1887	-	-	-	3	-	3
TRIBU DICHOTOMIINI						
<i>Dichotomius amplicollis</i> Harold, 1869	G	4	3	65	22	94
TRIBU ONITICELLINI						
<i>Eurysternus caribaeus</i> Herbst, 1789	-	-	4	-	-	4
TRIBU ONTHOPHAGINI						
<i>Onthophagus anthracinus</i> Harold, 1873	C	4	8	54	130	196
<i>Onthophagus batesi</i> Howden & Cartwright, 1963	C	-	8	-	2	10
<i>Onthophagus guatemalensis</i> Bates, 1887	-	-	4	-	-	4
<i>Onthophagus landolti</i> Harold, 1880	C	2	21	33	116	172
TRIBU PHANAEINI						
<i>Coprophanæus corythus</i> Harold, 1863	N	10	-	-	-	10
<i>Phanaeus endymion</i> Harold, 1863	N	212	4	24	-	240
<i>Phanaeus wagneri</i> Harold, 1863	-	-	-	-	1	1
Abundancia		299	138	230	336	1,003
Riqueza		10	16	11	12	22

7.2. Representatividad del inventario

Las curvas de rarefacción se observan estabilizadas y asintóticas para ambos sitios de muestreo, mientras que la extrapolación de las abundancias estima 19.89 (± 3.72) especies efectivas para el sitio conservado y 16.66 (± 2.63) para el sitio antropizado (Figura 7), lo que indica una alta eficiencia de captura para ambos sitios con un 90.50% y 96.04% de las especies esperadas, respectivamente.

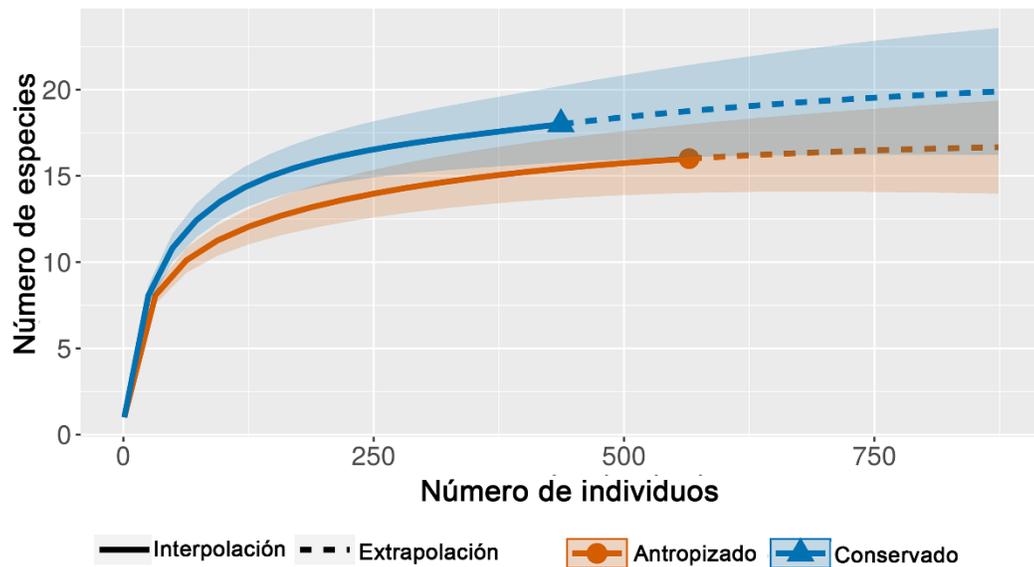


Figura 7. Curvas de interpolación/extrapolación de la riqueza de especies, basado en las abundancias de cada sitio de muestreo con intervalos de confianza del 95% (área sombreada).

7.3. Diversidad

De las 22 especies recolectadas, 12 se encontraron en ambos sitios, mientras que seis se capturaron exclusivamente en el sitio conservado (*A. rodriguezii*, *C. moroni*, *Co. laeviceps*, *E. caribaeus*, *O. guatemalensis*, *Cp. corythus*) y cuatro en el sitio antropizado (*C. pseudopuncticolle*, *Ca. leechi*, *P. sallei*, *D. sublaeve*) (Figura 8; Cuadro 1). Los valores de diversidad de Shannon (1D) revelan que ambos sitios alojan el mismo número de especies abundantes, mientras que la diversidad de Simpson (2D) fue superior en el sitio antropizado, manifestando un mayor número de especies dominantes (Figura 9).

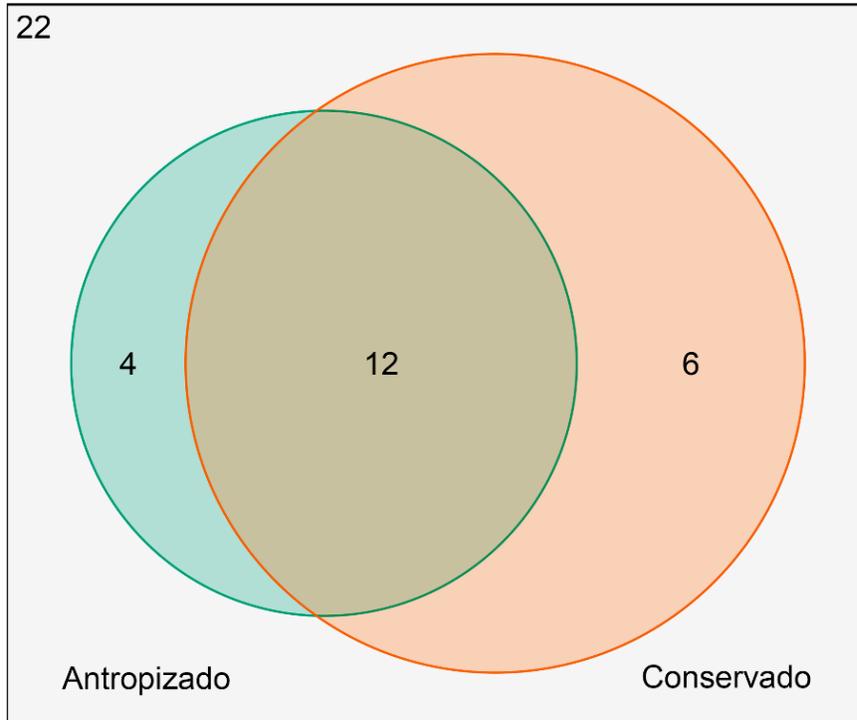


Figura 8. Diagrama de Venn que señala el número de especies exclusivas y compartidas (solapamiento) entre hábitats. El tamaño del círculo es proporcional al número de especies por sitio.

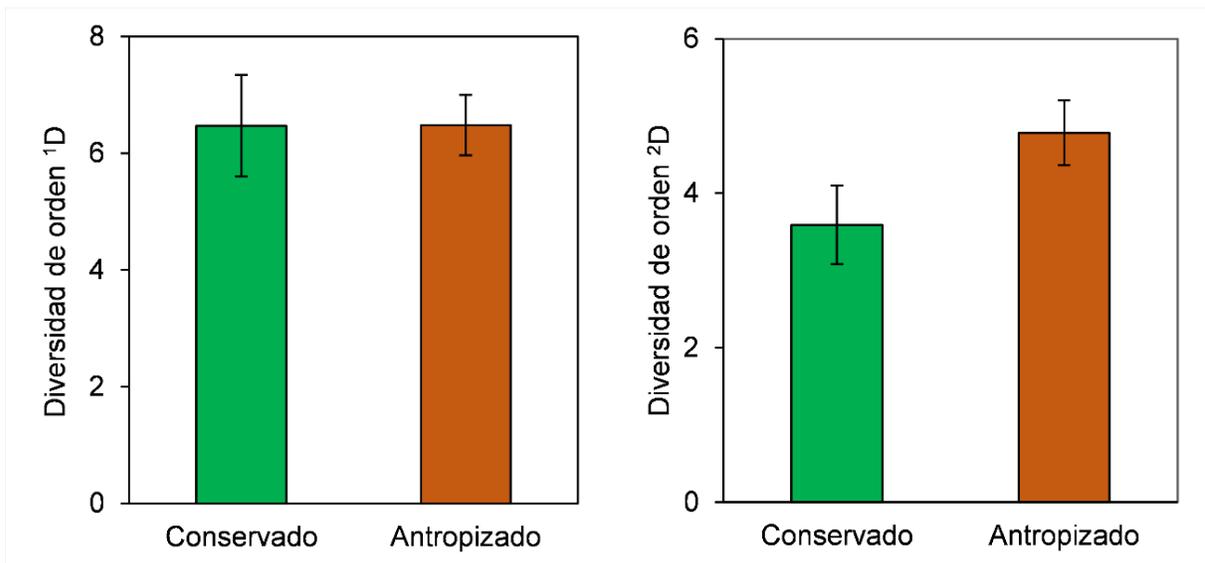


Figura 9. Estimación de la diversidad de orden ¹D (izquierda) y ²D (derecha) en ambos sitios de muestreo con intervalos de confianza del 95% (líneas verticales).

7.4. Estructura y composición de los ensamblajes

Las curvas de rango/abundancia muestran que en el área conservada *Phanaeus endymion* Harold, 1863 es ampliamente dominante en la comunidad seguido de lejos por *Deltochilum scabriusculum* Bates, 1887. Mientras que en el área antropizada las especies dominantes fueron *Onthophagus anthracinus* Harold, 1873, *O. landolti* Harold, 1880 y *Dichotomius amplicollis* Harold, 1869, mostrando una mayor equidad en la distribución de sus abundancias y con una especie rara (*singletons*) menos que el sitio conservado (Figura 10).

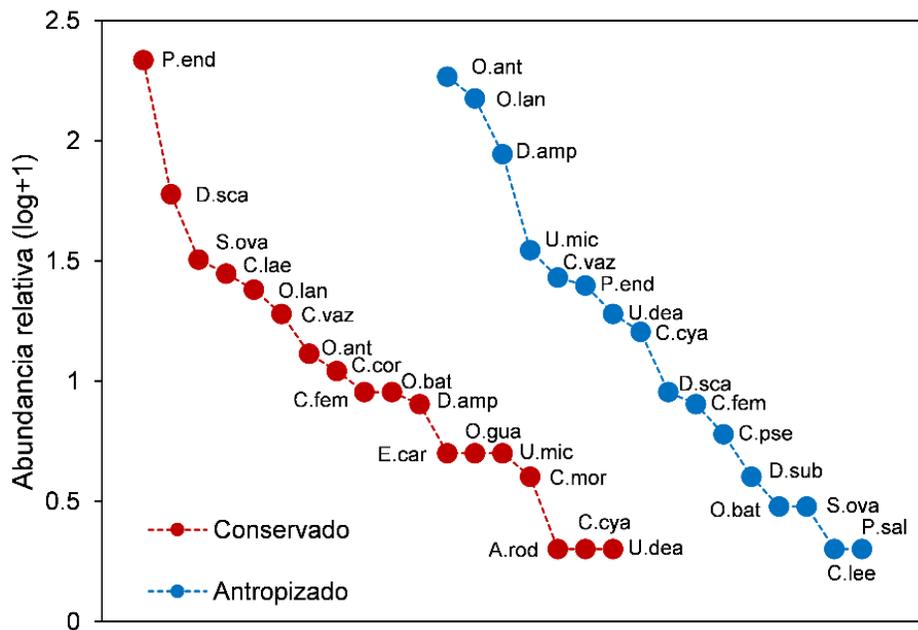


Figura 10. Curvas de rango-abundancia de la estructura de la fauna de escarabajos en cada sitio de muestreo. P.end: *Phanaeus endymion*, D.sca: *Deltochilum scabriusculum*, S.ova: *Scatimus ovatus*, Co.lae: *Copris laeviceps*, O.lan: *Onthophagus landolti*, C.vaz: *Canthon vazquezae*, O.ant: *Onthophagus anthracinus*, C.cor: *Coprophanæus corythus*, Obat: *Onthophagus batesi*, D.amp: *Dichotomius amplicollis*, E.car: *Eurysternus caribaeus*, O.gua: *Onthophagus guatemalensis*, C.mor: *Canthidium moroni*, A.rod: *Ateuchus rodriguezi*, Ca.cya: *Canthon cyanellus*, Udea: *Uroxys deavilai*, U.mic: *Uroxys microcularis*, C.fem: *Canthon femoralis*, D.sub: *Deltochilum sublaeve*, P.sal: *Phanaeus sallei*.

De acuerdo con el ANOSIM, la composición de especies de ambos sitios manifiesta un alto porcentaje de similitud sin diferencias estadísticamente significativas ($R = 0.0906$; $p = 0.1039$), lo cual se refleja en el diagrama de ordenación NMDS al revelar que ambos sitios conforman un solo ensamblaje de escarabajos (Figura 11).

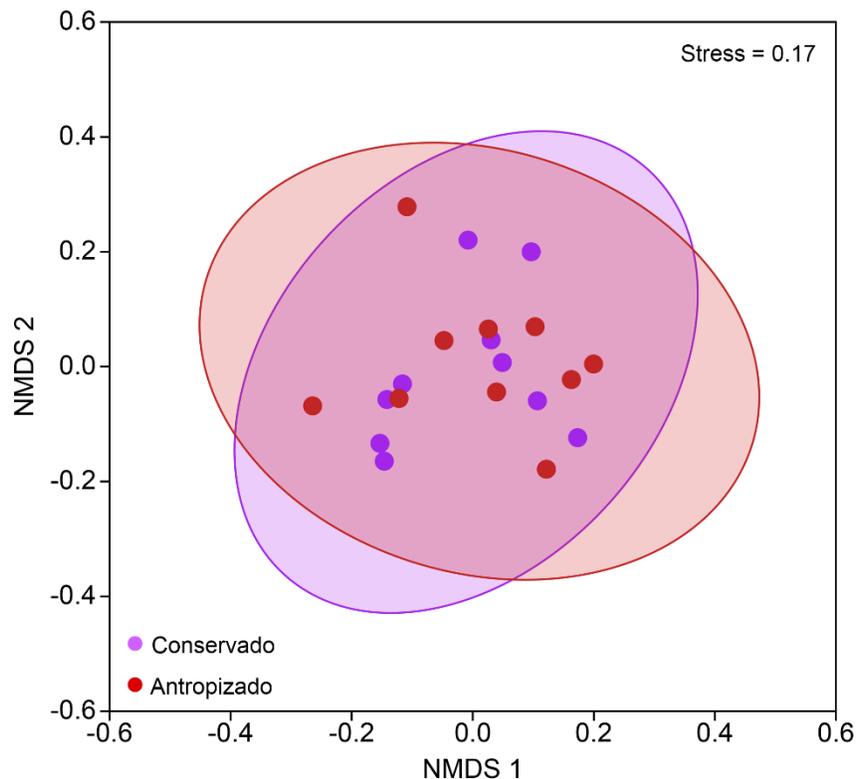


Figura 11. Análisis de Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMDS) de los ensamblajes de escarabajos en ambos sitios de muestreo a partir del índice de disimilitud de Bray-Curtis con intervalos de confianza del 95% (área sombreada).

7.5. Estacionalidad

La riqueza y abundancia de escarabajos en el PNCS tuvieron importantes cambios a lo largo de los 10 meses de muestreo, pero no exhiben una distribución temporal definida. Las curvas de riqueza y abundancia tuvieron su incremento máximo en julio y junio, concordando con los máximos de temperatura. Por el contrario, los valores más bajos se observaron en enero, febrero y marzo, coincidiendo con los mínimos de precipitación (Figura 12). La precipitación únicamente mantuvo una correlación significativa con la riqueza ($R^2 = 0.83$, $p = 0.0007$) y las abundancias ($R^2 = 0.63$, $p = 0.006$) del sitio conservado, mientras que no tuvo ningún efecto sobre los valores del sitio antropizado. Por su parte, la temperatura solo fue determinante sobre la distribución de la riqueza del sitio conservado ($R^2 = 0.44$, $p = 0.03$) (Cuadro 4).

Cuadro 4. Relación entre las variables dependientes (riqueza y abundancia) e independientes (precipitación y temperatura) en ambos sitios de muestreo.

Sitio	Variable	Temperatura		Precipitación	
		R ²	p	R ²	p
Conservado	Riqueza	0.009	0.82	0.63	0.006*
	Abundancia	0.03	0.65	0.83	0.0007*
Antropizado	Riqueza	0.15	0.26	0.36	0.07
	Abundancia	0.02	0.66	0.10	0.38

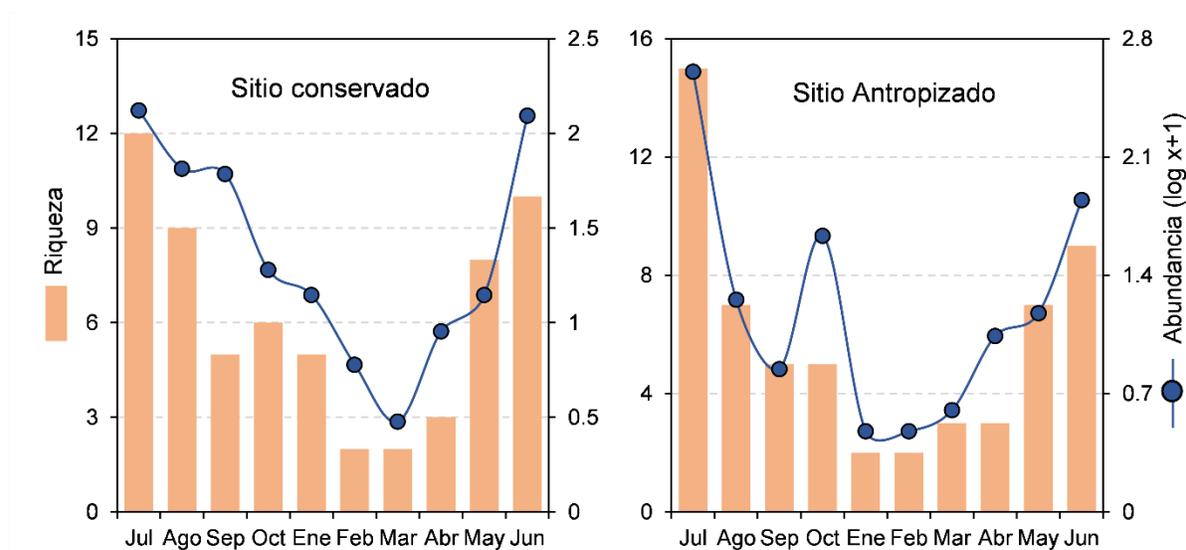


Figura 12. Distribución mensual de la riqueza y abundancia de especies en los dos sitios de muestreo.

7.6. Preferencia trófica

De los dos tipos de atrayentes utilizados, el estiércol atrajo un total de 18 especies y 474 individuos (47.26%), mientras que en calamar se obtuvieron 13 especies y 529 individuos (52.74%). De acuerdo con el análisis CLAM, ocho especies se consideraron coprófagas, cuatro necrófagas y dos generalistas. Las ocho especies restantes (36.36%) no presentan ninguna asociación debido a su incipiente abundancia (Figura 13).

La riqueza de los tres gremios sigue el mismo patrón en ambos sitios, donde los coprófagos presentan el mayor número de especies, seguido de los necrófagos y generalistas, respectivamente. Por su parte, las abundancias siguen un esquema diferente, en el sitio conservado las especies necrófagas presentan el mayor número de individuos, mientras que en el sitio antropizado son los coprófagos los que presentan las mayores abundancias (Figura 14).

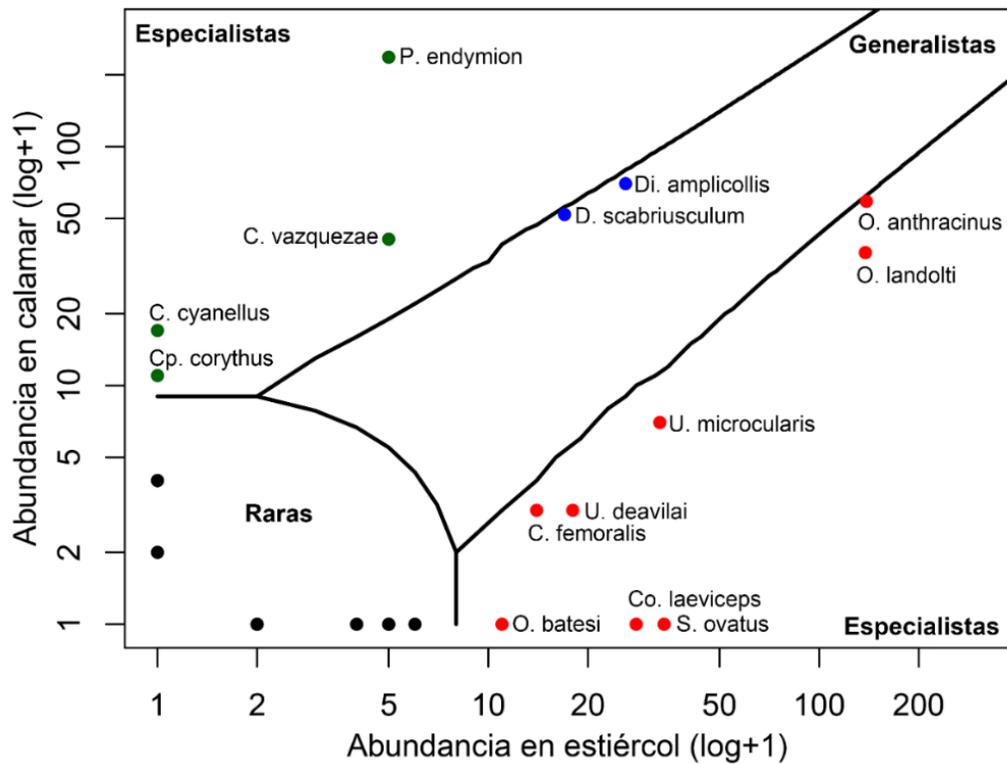


Figura 13. Clasificación de los escarabajos copronecrófagos de acuerdo con sus preferencias tróficas. Las líneas representan el umbral de preferencia entre especialistas y generalistas.

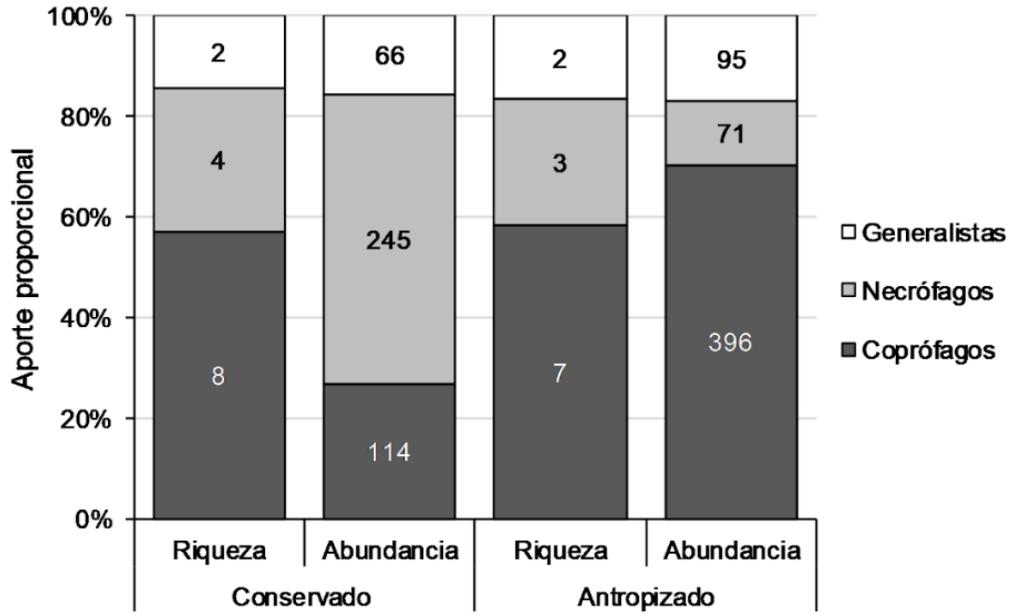


Figura 14. Aporte proporcional de la riqueza y abundancia de los tres gremios tróficos en ambos sitios de muestreo.

7.7. Especies indicadoras

Las comparaciones entre sitios expusieron diferencias en la clasificación de las especies. De las 22 especies capturadas, el 50% (11 especies) mostraron una asociación significativa con alguno de los sitios: cinco especies están asociadas de forma específica al área conservada y seis con el área antropizada. Otras tres especies se pueden considerar generalistas, mientras que las ocho especies restantes no muestran una marcada preferencia de uso por alguno de los dos hábitats debido a sus bajas abundancias ($n \leq 5$) (Figura 15).

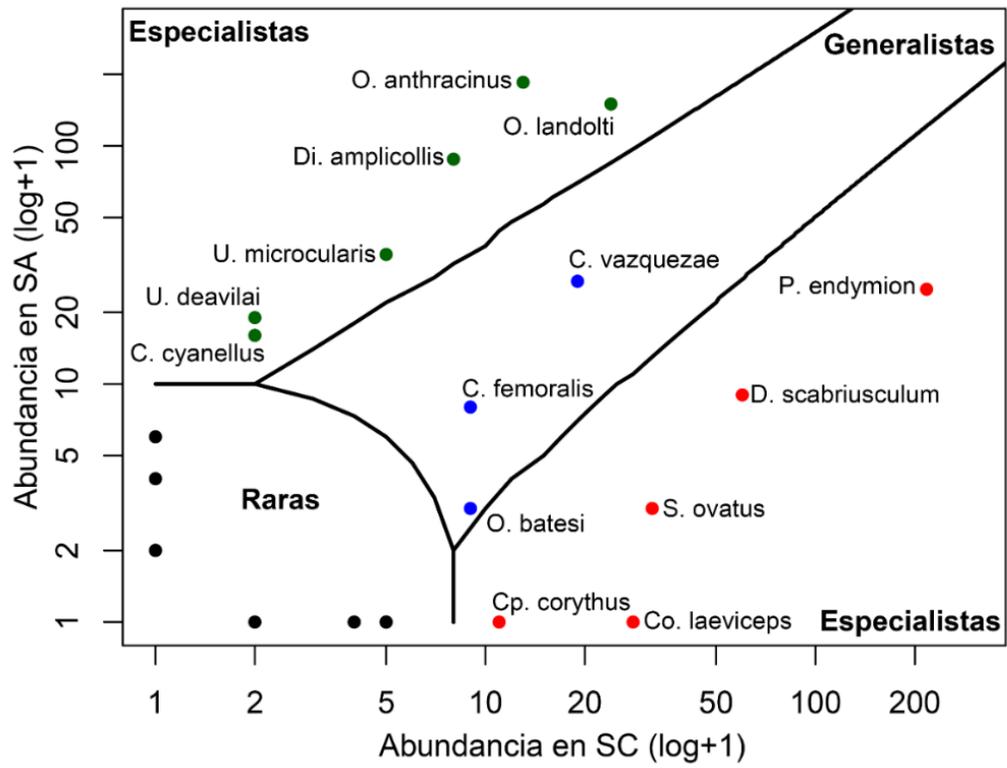


Figura 15. Clasificación de los escarabajos copronecrófagos de acuerdo con sus preferencias de hábitat. Las líneas representan el umbral de preferencia entre especialistas y generalistas.

VIII. DISCUSIÓN

8.1. Eficiencia de muestreo

El número de especies encontradas en el presente trabajo corresponde al 17.74% (124 especies) de la fauna de Scarabaeinae que se estima para el estado de Chiapas (Sánchez-Hernández y Gómez, 2018; Sánchez-Hernández *et al.*, 2019; Chamé-Vázquez *et al.*, 2020). Asimismo, incrementa de 33 a 38 el número de especies reportadas para el PNCS (Sánchez-Hernández *et al.*, 2020, 2021), lo que pone de evidencia la necesidad de aumentar el conocimiento que se tiene sobre la distribución real de este grupo en áreas protegidas (Sánchez-Hernández *et al.*, 2020).

Aunque el porcentaje encontrado para el PNCS referente a la fauna estatal es relativamente bajo, dicha riqueza se puede considerar representativa, ya que las selvas caducifolias en México son hábitats de baja diversidad de Scarabaeinae, en los cuales se reportan entre 11 y 19 especies (Halffter y Arellano, 2002; Andresen, 2005; 2008; Carrillo-Ruiz *et al.*, 2017; Yanes-Gómez *et al.*, 2018). A escala regional (Depresión Central de Chiapas), las especies registradas en esta investigación representan entre 66.67 y 78.60% de las especies reportadas por Arellano *et al.* (2008, 2013), al mismo tiempo que iguala los registros obtenidos por Rodríguez-López *et al.* (2019) en la reserva el Zapotal y supera por dos el total de especies reportadas en el trabajo de Sánchez-Hernández *et al.* (2021) en un área de bosque subcaducifolio del PNCS. Esto revela que la zona conserva una alta representatividad faunística de Scarabaeinae, tanto a escala local como regional, con un muestreo confiable y una alta eficiencia de muestreo en la zona (>90%).

8.2. Composición de especies

En general, en los ensamblajes de escarabajos copronecrófagos, la composición de especies es uno de los parámetros que más responde a los cambios en la estructura de la cobertura forestal (Navarrete y Halffter, 2008; Arellano *et al.*, 2013; Sánchez-Hernández *et al.*, 2018). Ambos sitios estudiados se caracterizaron por un bajo número de especies dominantes, dos especies en el sitio conservado (*Phanaeus endymion* y

Deltochilum scabriusculum) y tres en el sitio antropizado (*Onthophagus anthracinus*, *Onthophagus landolti* y *Dichotomius amplicollis*).

Diversos estudios proponen que la disminución de la equidad en la estructura de la comunidad debido al predominio de unas pocas especies de escarabajos a menudo se asocia con hábitats perturbados, como bosques fragmentados, zonas con vegetación secundaria, pastizales o cultivos (Navarrete y Halffter, 2008; Diaz *et al.*, 2010; Sánchez-Hernández *et al.*, 2018). Sin embargo, los resultados muestran una tendencia contraria a lo reportado por estos estudios, es decir, el sitio antropizado mantiene una distribución más equitativa de su comunidad y un menor número de especies raras que el sitio conservado, esto indica en parte que una comunidad se encuentra en equilibrio (Moreno, 2001). No obstante, la mayoría de las especies en este sitio, sobre todo aquellas consideradas dominantes (*O. anthracinus*, *O. landolti* y *D. amplicollis*), presentan un rango de tolerancia ambiental amplio, encontrándose principalmente en áreas abiertas o muy perturbadas, mientras que las especies más abundantes del sitio conservado (*P. endymion* y *D. scabriusculum*) a menudo se asocian con áreas de vegetación primaria, de baja perturbación (Navarrete y Halffter, 2008; Cancino-López *et al.*, 2014) o en proceso de recuperación (Sánchez-Hernández *et al.*, 2018). Por lo tanto, una estructura comunitaria más equilibrada en el sitio antropizado, no necesariamente indica mayor grado de conservación, sino que las especies presentes en este hábitat están más adaptadas a la perturbación.

Se sabe que la urbanización es uno de los usos de suelo más severos y ejerce una fuerte presión sobre distintos grupos de artrópodos y vertebrados (Martinson y Raupp, 2013; Ramírez-Restrepo y Halffter, 2013; MacGregor-Fors *et al.*, 2016; León-Cortés *et al.*, 2019; Menin *et al.*, 2019; Tzortzakaki *et al.*, 2019). Para las especies de Scarabaeinae, invadir áreas urbanas implica superar una serie de restricciones adicionales a la fragmentación del hábitat que son aún más críticas en estas áreas, tales como la compactación del suelo debido a la pavimentación y la baja disponibilidad de recursos (Ramírez-Restrepo y Halffter, 2016a). Es por ello que tanto la estructura, composición y diversidad de los ensamblajes de escarabajos copronecrófagos responden de forma negativa a la urbanización, aun en los parches de vegetación ubicados en las periferias de las zonas urbanizadas, donde la riqueza de especies

tiende a disminuir drásticamente (Korasaki *et al.*, 2013; Salomão *et al.*, 2019). A diferencia de lo que trabajos previos reportan, los resultados de este estudio mostraron que tanto la riqueza y abundancia, así como la composición de especies de Scarabaeinae presentaron un alto porcentaje de similitud y sin diferencias estadísticas entre ambos hábitats de estudio (conservado vs antropizado). Las escasas diferencias en el ensamblaje de ambos hábitats se deben en su mayoría, al bajo número de especies exclusivas y su incipiente abundancia ($n \leq 5$ individuos). Por lo tanto, no se registró un patrón de segregación entre el área urbanizada y no urbanizada.

Esta homogeneidad biótica puede explicarse en parte por la alta producción de estiércol que proporciona la fauna doméstica en la zona urbana, principalmente perros y gatos. De forma eventual el recurso proporcionado por este tipo de fauna sustituye la ausencia de mamíferos autóctonos de la región (Cave, 2005; Ramírez-Restrepo y Halffter, 2016b), permitiendo en cierta medida, mantener los ensamblajes de escarabajos en áreas urbanas y periurbanas (Carpaneto *et al.*, 2005). Por otra parte, los mismos asentamientos ubicados en la periferia y al interior del PNCS han inducido que las densidades de perros y gatos ferales aumenten dentro de la reserva, alterando la dinámica de las comunidades de mamíferos silvestres, al competir y alimentarse de varias especies de la región (Zúñiga y Sarmiento, 2014). Al ser un grupo altamente dependiente de la presencia de mamíferos, como consecuencia también la composición y estructura de los ensamblajes de escarabajos copronecrófagos se ve afectada (Nichols *et al.*, 2009; Bogoni *et al.*, 2016, 2019). Por último, esta homogeneidad también está influenciada por la plasticidad ecológica de varias de las especies, principalmente aquellas que presentan hábitos generalistas y que pueden llegar a presentar poblaciones abundantes e incluso dominantes en distintos tipos de hábitats de la región, presentando una gran capacidad de adaptación a los cambios drásticos en el entorno (Navarrete y Halffter, 2008; Arellano *et al.*, 2008, 2013).

8.3. Distribución temporal

El patrón estacional de la comunidad de escarabajos copronecrófagos depende de las condiciones climáticas, lo que tiene un efecto sobre la disponibilidad de alimento y

también afecta la riqueza y abundancia de especies atraídas hacia el recurso (Halffter y Edmonds, 1982). En las selvas tropicales, la diversidad de escarabajos copronecrófagos es mayor en periodos de altas precipitaciones, época en las que la mayoría de las especies están activas y alcanzan su máxima abundancia (Andresen 2002, 2008; Rodríguez-López *et al.*, 2019; Sánchez-Hernández *et al.*, 2021).

Al analizar el patrón temporal en la composición de especies e individuos de los ensamblajes se observó que los valores variaron estacionalmente, encontrando la mayor riqueza y abundancia durante los meses de la temporada lluviosa, no obstante, la precipitación únicamente mostró un efecto significativo sobre la riqueza y abundancia del sitio conservado, mientras que en el sitio antropizado ninguna de las variables influyó en la distribución de la diversidad entre estaciones de muestreo. Es probable que otros factores extrínsecos a la estacionalidad determinen la distribución temporal de los ensamblajes de Scarabaeinae en la zona, tales como la disponibilidad de alimento, principalmente en la zona urbana, ya que las especies de Scarabaeinae exhiben una fuerte dependencia de la presencia de mamíferos en el ecosistema (Nichols *et al.*, 2009; Bogoni *et al.*, 2016, 2019). Sin embargo, también es importante realizar estos inventarios en distintas temporadas para determinar la riqueza general de la zona y la fluctuación de sus abundancias a lo largo del año (Rodríguez-López *et al.*, 2019). La información temporal de los escarabajos copronecrófagos es esencial para entender los procesos ecológicos relevantes en los que participan estos escarabajos. La fenología de los Scarabaeinae puede contribuir a la reducción de la competencia interespecífica, moldeando su diversidad local y regional (Hanski y Cambefort, 1991).

8.4. Especies indicadoras

A pesar de la evidente semejanza en la diversidad y composición de especies entre sitios, la identidad de las especies dominantes fue distinta en cada hábitat, además, el análisis CLAM señaló que algunas especies están fuertemente asociadas con alguno de los dos hábitats estudiados. Para el sitio conservado se encontraron cinco especies asociadas que pueden considerarse indicadoras (*Copris laeviceps*, *Coprophanæus*

corythus, *Deltochilum scabriusculum*, *Phanaeus endymion* y *Scatimus ovatus*). Particularmente, *Copris laeviceps* es una especie que considera especialista de bosques conservados y, si bien puede llegar a ocupar espacios perturbados, su atracción parece estar restringida a espacios con cobertura forestal similar a un bosque en buen estado de conservación (Montes de Oca 2001; Capello y Halffter 2019; Rodríguez-López *et al.*, 2019; Sánchez-Hernández *et al.*, 2021). Las otras cuatro especies indicadoras de este sitio (*Coprophanaeus corythus*, *Deltochilum scabriusculum*, *Phanaeus endymion* y *Scatimus ovatus*) se han reportado en diversos tipos de hábitats en estudios previos, como bosques fragmentados, agrosistemas o áreas en proceso de recuperación (Navarrete y Halffter, 2008; Arellano *et al.*, 2013; Sánchez-Hernández *et al.*, 2018; Sánchez-Hernández *et al.*, 2021), pero por lo regular, no se asocian con áreas abiertas o con alto grado de perturbación. Esto podría señalar cierto grado de conservación del bosque caducifolio que rodea el área urbana de la zona de estudio ya que varias de estas especies apenas toleran cambios microclimáticos inusuales en la cubierta forestal, pues esto podría afectar su éxito reproductivo.

Las seis especies indicadoras del sitio antropizado (*Canthon cyanellus*, *Dichotomius amplicollis*, *Onthophagus anthracinus*, *Onthophagus landolti*, *Uroxys deavilai* y *Uroxys microcularis*) son especies de amplia distribución en Chiapas y gran parte de México y Centroamérica, a menudo asociadas con zonas muy fragmentadas (Navarrete y Halffter, 2008; Arellano *et al.*, 2013; Sánchez-Hernández *et al.*, 2022; Chamé-Vázquez *et al.*, 2020) o áreas donde la cobertura forestal se ha perdido en su totalidad, como pastizales de uso ganadero (Alvarado *et al.*, 2018), algunas de ellas como *O. anthracinus* y *U. microcularis* incluso se pueden encontrar en un rango altitudinal amplio (Sánchez-Hernández *et al.*, 2022), lo que señala su plasticidad ecológica, por lo que no es inusual que presenten poblaciones abundantes en hábitats con alto grado de intervención humana.

Por otra parte, las tres especies generalistas, *Canthon vazquezae*, *Canthon femoralis* y *Onthophagus batesi* son especies de amplia distribución en México y Centroamérica (Capello y Halffter, 2019; Sánchez-Hernández *et al.*, 2022). En Chiapas se han recolectado tanto en distintos tipos de hábitats como bosques caducifolios, bosques perennifolios, bosques de pino y encinares en relativo estado de

conservación, así como en zonas perturbadas como cultivos de café y áreas en proceso de recuperación (Sánchez-Hernández *et al.*, 2018; Rodríguez-López *et al.*, 2019; Sánchez-Hernández *et al.*, 2020). Estos hallazgos sugieren que estas tres especies son poco sensibles a la modificación del hábitat y, por lo tanto, a la urbanización del bosque caducifolio de la región central de Chiapas y, por el contrario, las áreas verdes dentro del paisaje urbanizado pueden representar una oportunidad viable en las que pueden habitar en la búsqueda de recursos.

Como se ha visto en otros trabajos, los grandes espacios con cobertura forestal ubicados en las periferias mitigan en gran medida el papel negativo de las áreas urbanizadas, ayudando a que la riqueza de especies para ciertos taxones (*e. g.* aves y mariposas) se mantengan estables (Ramírez-Restrepo y Halffter, 2013; Goulart Rodrigues *et al.*, 2018). A pesar de que el avance acelerado de la zona urbana ha afectado la prevalencia de los bosques caducifolios dentro del PNCS, todavía se conservan grandes extensiones de vegetación primaria o de baja perturbación dentro de este parque (CONANP, 2012). Por lo tanto, estas áreas verdes pueden proporcionar recursos que compensen la alteración del hábitat y la reducción de la disponibilidad de recursos, permitiendo la afluencia y establecimiento de especies con sensibilidad moderada a la urbanización.

8.5. Preferencia trófica

Aunque los cambios en la estructura de la vegetación son de mayor relevancia, los cambios en la disponibilidad de alimento también cumplen un papel importante en la repartición de recursos entre los ensamblajes de Scarabaeinae (Halffter y Halffter, 2009). Debido al alto porcentaje de especies raras, solo la mitad de las especies mostraron afinidad por algún recurso y otras dos presentaron hábitos generalistas. Ocho especies de los géneros *Uroxys*, *Scatimus*, *Copris*, *Canthon* y *Onthophagus* mostraron preferencia por el estiércol. Estas especies están altamente adaptadas a este recurso y por lo general se consideran coprófagas (Navarrete y Halffter *et al.*, 2008; Sánchez-Hernández *et al.*, 2018).

Las especies consideradas aquí como necrófagas (*Canthon cyanellus*, *Canthon vazquezae*, *Coprophanaeus corythus* y *Phanaeus endymion*) generalmente son atraídas a carroña, pero en ocasiones pueden presentar hábitos generalistas (Sánchez-Hernández *et al.*, 2018, 2019b). Un caso particular es el de *Canthon vazquezae*, especie que puede adaptar sus estrategias a las condiciones dominantes en el hábitat. Ha sido recolectada tanto en carroña como en distintos tipos de estiércol (Arellano *et al.* 2008a; Sánchez-Hernández *et al.*, 2018, 2021; Rodríguez-López *et al.*, 2021), pero igualmente posee la capacidad de usar otros recursos que son poco usuales para la mayoría de las especies de Scarabaeinae, como los cadáveres de milpiés (Sánchez-Hernández *et al.*, 2019b), capacidad que probablemente le permite invadir distintos tipos de hábitats de forma exitosa.

Por su parte, *Dichotomius amplicollis* y *Deltochilum scabriusculum*, las dos especies generalistas, en ocasiones se pueden considerar especialistas hacia cualquiera de los dos tipos de recursos dependiendo del tipo de hábitat al que se encuentren asociadas. Por ejemplo, en el estudio de Navarrete y Halffter (2008) en un bosque tropical húmedo de Chiapas, ambas especies se consideraron como especialistas a estiércol. Por su parte, Quiroz-Rocha *et al.* (2008), las registran como especies muy abundantes en carroña en un estudio realizado en bosques de pino-encino y mesófilo de montaña de Jalisco.

Estas adaptaciones dietéticas son determinadas en gran medida por la disponibilidad de recursos, principalmente, por la presencia de mamíferos en el ecosistema (Halffter y Edmonds, 1982; Halffter y Halffter, 2009). En hábitats con relativo grado de conservación el número de especialistas a un tipo de recurso tiende a disminuir y, con excepción de ciertas especies que han desarrollado adaptaciones por un tipo de recurso en particular (e.g., Larsen *et al.*, 2009), la mayoría de las especies manifiestan hábitos generalistas debido a la alta disponibilidad de alimento (Larsen *et al.*, 2006; Scholtz *et al.*, 2009). Por lo tanto, aunque la riqueza de especies de cada gremio trófico muestra un patrón similar en ambos sitios de estudio, la desproporción de las abundancias podría deberse a la presencia de especies ferales y domésticas en la zona que alteran la dinámica de las comunidades de escarabajos.

IX. CONCLUSIONES

La fauna de escarabajos copronecrófagos de la selva baja caducifolia del PNCS está compuesta de 22 especies, agrupadas en 12 géneros y siete tribus de Scarabaeinae. La riqueza encontrada corresponde al 17.74% de las especies con distribución conocida en Chiapas. Esta riqueza es representativa de la región, con una eficiencia de muestreo superior al 90% a escala local.

Las diferencias entre la riqueza y abundancia de ambos sitios de muestreo no fueron estadísticamente significativas y la composición de los ensamblajes presenta un alto porcentaje de similitud (~90%). Por lo tanto, no se registró un patrón de segregación entre ambos hábitats (conservado vs antropizado), evidenciando que ambos sitios alojan comunidades con una misma composición de escarabajos en la que pocas especies prefieren uno de los dos hábitats.

El alto porcentaje de similitud entre hábitats se puede explicar por la presencia de fauna feral y domestica que suministra el alimento para los escarabajos frente a la ausencia de mamíferos silvestres en la zona y por la presencia de especies de escarabajos con capacidad de adaptarse a los cambios drásticos en el entorno.

Los mayores picos de riqueza y abundancia coincidieron con los meses de mayor precipitación y temperatura estable. No obstante, de los dos parámetros ambientales, únicamente la precipitación mostró una relación positiva con los patrones de abundancia del sitio conservado mientras que la composición de especies del sitio antropizado parece no estar influenciada por estos dos factores.

Un bajo porcentaje de las especies (50%) presentes en el área de estudio muestra una asociación significativa con alguno de los dos hábitats analizados. Esto debido a las bajas abundancias de varias de las especies y los hábitos generalistas de otras.

Únicamente 12 especies (54.54%) mostraron preferencia por alguno de los dos cebos: ocho se consideraron coprófagos y cuatro necrófagos; otras dos presentaron hábitos generalistas, mientras que el resto (ocho especies), se capturaron en bajas abundancias y no se asociaron significativamente con ninguno de los cebos.

X. REFERENCIAS DOCUMENTALES

- Abbott, I. 2002. Origin and spread of the cat, *Felis catus*, on mainland Australia, with a discussion of the magnitude of its early impact on native fauna. *Wildlife Research*. 29(1): 51-74.
- Allaby, M. 1992. The concise Oxford dictionary of Zoology. Ed. Oxford University Press. Oxford.
- Altamirano-González-Ortega, M. A. 2007. Vertebrados terrestres del parque nacional Cañón del Sumidero, Chiapas, México. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. BK003. Instituto de Historia Natural y Ecología. México D. F.
- Alvarado, F., Escobar, F., Williams, D. R., Arroyo-Rodríguez, V. y Escobar-Hernández, F. 2018. The role of livestock intensification and landscape structure in maintaining tropical biodiversity. *Journal of Applied Ecology*. 55: 185-194.
- Amat, G. G., Gasca, H. J. y Amat, G. E. 2005. Guía para la cría de escarabajos. Universidad Nacional de Colombia. Ed. Bancoideas Impresores. Bogotá, Colombia.
- Andresen, E. 2005. Effects of season and vegetation type on community organization of dung beetles in a tropical dry forest. *Biotropica*. 37(2): 291-300.
- Andresen, E. 2008. Dung beetle assemblages in primary forest and disturbed habitats in a tropical dry forest landscape in western México. *Journal of Insect Conservation*. 12: 639-650.
- Arellano, L., León-Cortés, J. L. y Halffter, G. 2008. Response of dung beetle assemblages to landscape structure in remnant natural modified habitats in southern Mexico. *Insect Conservation and Diversity*. 1: 253-262.
- Arellano, L., León-Cortés, J. L., Halffter, G. y Montero, J. 2013. *Acacia* woodlots, cattle and dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in a Mexican silvopastoral landscape. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 84: 650-660.
- Arriola-Padilla, V. J., Estrada-Martínez, E., Ortega-Rubio, A., Pérez-Miranda R. y Gijón-Hernández A. R. 2014. Deterioro en áreas naturales protegidas del centro de México y del Eje Neovolcánico Transversal. *Investigación y Ciencia*. 60: 37-49.
- Barraza, M. J., Montes, F. J., Martínez, H. N. y Deloya, C. 2010. Ensamblaje de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) del Bosque Tropical

- Seco, Bahía Concha, Santa Marta (Colombia). *Revista Colombiana de Entomología*. 36(2): 285-291.
- Bogoni, J. A., da Silva, P. G. y Peres, C. A. 2019. Co-declining mammal-dung beetle faunas throughout the Atlantic Forest biome of South America. *Ecography*. 42(11): 1803-1818.
- Bogoni, J. A., Graipel, M. E., de Castilho, P. V., Fantacini, F. M., Kuhnen, V. V., Luiz, M. R., Maccarini, T. B., Marcon, C. B., Teixeira, C. S. P., Tortato, M. A., Vaz-de-Mello, F. Z. y Hernández, M. I. M. 2016. Contributions of the mammal community, habitat structure, and spatial distance to dung beetle community structure. *Biodiversity and Conservation*. 25(9): 1661-1675.
- Bouchard, P., Bousquet, Y. Davies, A. E., Alonso-Zarazaga, M. A., Lawrence, J. F., Lyal, C. H. C., Newton, A. F., Reid, C. A. M., Schmitt, M., Ślipiński, S. A. y Smith, A. B. T. 2011. Family-group names in Coleoptera (Insecta). *ZooKeys*. 88: 1-972.
- Cancino-López, R. J., Chamé-Vázquez, E. R. y Gómez, B. 2014. Escarabajos necrófilos (Coleoptera: Scarabaeinae) en tres hábitats del Volcán Tacaná, Chiapas, México. *Dugesiana*. 21(2): 135-142.
- Capello, V. y Halffter, G. 2019. Listado ilustrado de las especies de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) de la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche, México. *Dugesiana*. 26(2), 103–131.
- Capinera, J. L. 2010. Insects and wildlife: arthropods and their relationships with wild vertebrate animals. Wiley-Blackwell. New Jersey, USA.
- Carpaneto, G. M., Mazziotta, A. y Piattella, E. 2005. Changes in food resources and conservation of scarab beetles: from sheep to dog dung in a green urban area of Rome (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Biological Conservation*. 123(4): 547-556.
- Carrillo-Ruiz, H., Guerra-González, I., Sánchez-Carrillo, M., Morón, M. A. y Rivas-Arancibia, S. P. 2017. Fauna de Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) de Calmecca, Tepexco, Puebla, México. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*. 33(2): 251- 265.

- Cave, R. 2005. Observations of urban dung beetles utilizing dog feces (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*. 59(2): 400-401.
- Chamé-Vázquez, E. R., Sánchez-Hernández, G. y Bautista Arredondo, E. R. 2020. Presence of *Dichotomius (Dichotomius) centralis* (Harold) in Mexico and a new state record for *Dichotomius amplicollis* (Harold) (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*. 74(2): 384-387.
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Colwell, R. K. y Ellison, A. M. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monograph*. 84(1): 45-67.
- Chao, A. y Lin, S.-Y. 2011. User's guide for the program CLAM (Classification Method). Available at: http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/clam. Consultado el 15 de mayo de 2020.
- Chao, A., Ma, K. H. y Hsieh, T. C. 2016. iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) online. <https://chao.shinyapps.io/iNEXTOnline/>. Consultado el 21 mayo de 2020.
- Chazdon, R. L., Chao, A., Colwell, R. K., Lin, S.-Y., Norden, N., Letcher, S. G., Clark, D. B., Finegan, B. y Arroyo, J. P. 2011. A novel statistical method for classifying habitat generalists and specialists. *Ecology*. 92(6): 1332-1343.
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). 2012. Estudio Previo Justificativo para modificar el decreto del Área Natural Protegida Parque Nacional Cañón del Sumidero, Chiapas, México.
- DeFries, R. S., Foley, J. A. y Asner, G. P. 2004. Land-use choices: balancing human needs and ecosystem function. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2(5): 249-257.
- Delgado, L. y Kohlmann, B. 2007. Revisión de las especies del género *Uroxys* Westwood de México y Guatemala (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*. 46(1): 1-36.
- Díaz, A., Galante, E. y Favila, M. E. 2010. The effect of the landscape matrix on the distribution of dung and carrion beetles in a fragmented tropical rain forest. *Journal of Insect Science*. 10: 81.

- Didham, R. K., Tylianakis, J. M., Gemmill, N. J., Rand, T. A. y Ewers, R. M. 2007. Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. *Trends in Ecology and Evolution*. 22(9): 489-496.
- Edmonds, W. D. y Zídek, J. 2010. A taxonomic review of the neotropical genus *Coprophanæus* Olsoufieff, 1924 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Insecta Mundi*. 0129: 1-111.
- Edmonds, W. D. y Zídek, J. 2012. Taxonomy of *Phanaeus* revisited: Revised keys to and comments on species of the New World dung beetle genus *Phanaeus* MacLeay, 1819 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: Phanaeini). *Insecta Mundi*. 0274: 1-108.
- Escobar, F. 1997. Estudio de la comunidad de coleópteros coprófagos (Scarabaeidae) en un remanente de bosque seco al norte del Tolima, Colombia. *Caldasia*. 19(3): 419-430.
- Espinosa-Jiménez, J. A., Pérez-Farrera, M. A. y Martínez-Camilo, R. 2011. Inventario florístico del Parque Nacional Cañón del Sumidero. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 89: 37-82.
- Feinsinger, P. 2001. Designing field studies for biodiversity conservation. Ed. Island Press. Washington.
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., Chapin, F. S., Coe, M. T., Daily, G. C., Gibbs, H. K, Helkowski, J. H, Holloway, T., Howard, E. A., Kucharik, C. J., Monfreda, C., Patz, J. A., Prentice, I. C., Ramankutty, N. y Snyder, P. K. 2005. Global Consequences of Land Use. *Science*. 309(5734): 570-574.
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 5ª edición.
- Génier, F. y Kohlmann, B. 2003. Revision of the Neotropical dung beetle genera *Scatimus* Erichson and *Scatrichus* gen. nov. (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Faberies*. 28(2): 57-111.

- Gerlach, J., Samways, M. y Pryke, J. 2013. Terrestrial invertebrates as bioindicators: an overview of available taxonomic groups. *Journal of Insect Conservation*. 17(4): 831-850.
- Gómez, B. y Jones, R. W. 2002. Manual de métodos de colecta, preservación y conservación de insectos. ECOSUR, UAQ. Tapachula, Chiapas, México.
- Gómez-Pompa, A. y Dirzo, R. 1995. Reservas de la biosfera y otras áreas naturales protegidas de México. INE, CONABIO. México.
- Goulart Rodrigues, A., Borges-Martins, M. y Zilio, F. 2018. Bird diversity in an urban ecosystem: the role of local habitats in understanding the effects of urbanization. *Iheringia, Série Zoologia*. 108: e2018017
- Halffter, G. 1991. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*. 82: 195-238.
- Halffter, G. y Arellano, L. 2002. Response of dung beetle diversity to human-induced changes in a tropical landscape. *Biotropica*. 34(1): 144-154.
- Halffter, G. y Edmonds, W. D. 1982. The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae): An ecological and evolutive approach. INECOL, México.
- Halffter, G. y Favila, M. E. 1993. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analyzing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biology International*. 27: 15-21.
- Halffter, G. y Halffter, V. 2009. Why and where coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) eat seeds, fruits or vegetable detritus. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*. 45: 1-22.
- Halffter G. y Matthews, E. R. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana*. 12-14: 3-308.
- Halffter, G. y Moreno, C. 2005. Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. En: Halffter, G., Soberón, J., Koleff, P. y Melic, A. (Eds). Sobre diversidad biológica: El significado de las diversidades alfa, beta y gamma. m3m, vol. 4. SEA. Zaragoza, España. Pp. 5-18.

- Hammer, O., Harper, D. A. T. y Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*. 4: 1-9.
- Hansen, A. J., Knight, R. L., Marzluff, J. M., Powell, S., Brown, K., Gude, P. H. y Jones K. 2005. Effects of exurban development on biodiversity: patterns, mechanisms, and research needs. *Ecological Applications*. 15(6): 893-1905.
- Hanski, I. y Cambefort, Y. 1991. Dung beetle ecology. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Hosaka, T., Niino, M., Kon, M., Ochi, T., Yamada, T., Fletcher, C. D. y Okuda, T. 2014. Impacts of small-scale clearing due to selective logging on dung beetle communities. *Biotropica*. 46(6): 720-731.
- Hunter, M. L. Jr. y Gibbs, J. P. 2007. Fundamentals of Conservation Biology. Tercera edición. Blackwell Publishing, Massachussets, Estados Unidos.
- Huston, M. A. 1994. Biological diversity: the coexistence of species in changing landscapes. Cambridge University Press. New York.
- Huston, M. A. 2004. Management strategies for plant invasions: manipulating productivity, disturbance, and competition. *Diversity and Distribution*. 10(3): 167-178.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos*. 113(2): 363-375.
- Kohlmann, B. 1997. The Costa Rican species of *Ateuchus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Revista de Biología Tropical*. 44(3) 45(1): 177-192.
- Kohlmann, B. 2000. New species and distribution records of Mesoamerican *Ateuchus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Revista de Biología Tropical*. 48(1): 235-246.
- Kohlmann, B. y Solís, A. 2001. El género *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica. *Giornale italiano di Entomologia*. 49(9): 159-261.
- Kohlmann, B. y Solís, A. 2006. El género *Canthidium* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Norteamérica. *Giornale italiano di Entomologia*. 52(11): 235-2295.
- Korasaki, V., Lopes, J., Brown, G. G., Louzada, J. 2013. Using dung beetles to evaluate the effects of urbanization on Atlantic Forest Biodiversity. *Insect Science*. 20(3): 393-406.

- Larsen, T. H. y Forsyth, A. 2005. Trap spacing and transect design for dung beetle biodiversity studies. *Biotropica*. 37(2): 322-325.
- Larsen, T. H., Lopera, A. y Forsyth, A. 2006. Extreme trophic and habitat specialization by Peruvian dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*. 60(4): 315-324.
- Larsen, T. H., Lopera, A., Forsyth, A. y Génier, F. 2009. From coprophagy to predation: a dung beetle that kills millipedes. *Biology Letters*. 5(2): 152-155.
- León-Cortés, J. L., Caballero, U., Miss-Barrera, I. D. y Girón-Intzin M. 2019. Preserving butterfly diversity in an ever-expanding urban landscape? A case study in the highlands of Chiapas, México. *Journal of Insect Conservation*. 23(2): 405-418.
- López-Pimentel, A. L. 2015. Impacto ambiental causado por residuos sólidos en el río Grijalva, Parque Nacional Cañón del Sumidero, Chiapas. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Losey, J. E. y Vaughan, M. 2006. The economic value of ecological services provided by insects. *BioScience*. 56(4): 311-323.
- Louzada, J., Lima, A. P., Matavelli, R., Zambaldi, L. y Barlow, J. Community structure of dung beetles in Amazonian savannas: role of fire disturbance, vegetation and landscape structure. *Landscape Ecology*. 25: 631-641.
- Mac-Gregor-Fors, I., Escobar, F., Rueda-Hernández, R., Avendaño-Reyes, S., Baena, M. L., Bandala, B. M., Chacón-Zapata, S., Guillén-Servent, A., González-García, F., Lorea-Hernández, F., Montes de Oca, E., Montoya, L., Pineda, E., Ramírez-Restrepo, L., Rivera-García, E. y Utrera-Barrilla, E. 2016. City “green” contributions: The role of urban greenspaces as reservoirs for biodiversity. *Forests*. 7: 146.
- Martín-Piera, F. y López-Colón, J. I. 2000. Fauna Ibérica, volumen 14: Coleoptera, Scarabaeoidea I. MNCN y CSIC. Madrid, España.
- Martínez, I., Cruz, R. M., Montes de Oca, T. E. y Suárez, L. T. 2011. La función de los escarabajos del estiércol en los paisajes ganaderos. Secretaría de Educación de Veracruz. Xalapa, Veracruz, México.
- Martinson, H. M. y Raupp, M. J. 2013. A meta-analysis of the effects of urbanization on ground beetle communities. *Ecosphere*. 4(5): 60.

- Menin, M, Ferreira, R. F. B., Melo, I. B., Gordo, M., Hattori, G. Y. y Sant'anna, B. S. 2019. Anuran diversity in urban and rural zones of the Itacoatiara municipality, central Amazonia, Brazil. *Acta Amazonica*. 49(2): 122-130.
- Miceli-Méndez, C. L., Orantes-García, C. y Pérez-López, R. 2009. Orquídeas y Bromelias del Parque Nacional Cañón del Sumidero. 1ª edición. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.
- 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 (n.s.)*. 82: 11-132.
- Moreno, C. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M y T, vol. 1. SEA. Zaragoza, España. 84 p.
- Navarrete, D. A. y Halffter, G. 2008. Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) diversity in continuous forest, forest fragments and cattle pastures in a landscape of Chiapas, Mexico: The effects of anthropogenic changes. *Biodiversity and Conservation*. 17(12): 2869-2898.
- Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezcuita, S. y Favila, M. E. 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*. 141(6): 1461–1474.
- Nichols, E., Gardner, T. A., Peres, C. A., Spector, S. y The Scarabaeinae Research Network. 2009. Co-declining mammals and dung beetles: an impeding ecological cascade. *Oikos*. 118(4): 481–487.
- Nielsen, S. T. 2007. Deforestation and biodiversity: effects of bushland cultivation on dung beetles in semi-arid Tanzania. *Biodiversity and conservation*. 16: 2753-2769.
- Noriega, J. A., Barranco, W., Hernández, J., Hernández, E., Castillo, S., Monroy, D. y García, H. 2016. Estructura estacional del ensamblaje de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en una parcela permanente de bosque seco tropical. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. 40(154): 75-83.

- Noriega, J. A., Palacio, J. M., Monroy-G., J. y Valencia, E. 2012. Estructura de un ensamblaje de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en tres sitios con diferente uso del suelo en Antioquia, Colombia. *Actualidades Biológicas*. 34(96): 43-54.
- Oceguera-Salazar, K. A., Rodríguez-Sánchez, L. G., Lomelín-Molina, C., Ruiz-Paniagua, L., Leyja-Ramírez, D., Paniagua-Ruiz, I., March-Misfut, J. I., Bustamante-Moreno, E. I., Brambila Navarrete, J., Gallina-Tessaro, M. P., Flores-Rodríguez, A., García-Martínez, S. A., Valdés-Ríos, A. R., Vallejo-Castro, J., Fernández-Arriaga, A. L., López-Sánchez, Y. y Rulfo-Méndez, A. 2016. Prontuario Estadístico y Geográfico de las Áreas Naturales Protegidas de México. CONANP. Ciudad de México. 54 pp.
- Parque Nacional Cañón del Sumidero (PNCS). 2010. Riqueza y abundancia de Aves en el Parque Nacional Cañón del Sumidero. CONANP. https://simec.conanp.gob.mx/pdf_monitoreo/128-PN%20Canon%20del%20Sumidero_%20Aves.pdf. Consultado el 15 de marzo de 2020.
- Pryke, J. S., Roets, F. y Samways, M. J. 2013. Importance of habitat heterogeneity in remnant patches for conserving dung beetles. *Biodiversity and Conservation*. 22: 2857-2873.
- Quiroz-Rocha, G. A., Navarrete-Heredia, J. L. y Martínez Rodríguez, P. A. 2008. Especies de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) y Silphidae (Coleoptera) necrófilas de bosque de pino-encino y bosque mesófilo de montaña en el municipio de Mascota, Jalisco, México. *Dugesiana*. 15(1): 27-37.
- Ramírez-Restrepo, L. y Halffter, G. 2013. Butterfly diversity in a regional urbanization mosaic in two Mexican cities. *Landscape and Urban Planning*. 115: 39-48.
- Ramírez-Restrepo, L. y Halffter, G. 2016a. Copro-necrophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeinae), in urban areas: A global review. *Urban Ecosystems*. 19(3): 1179-1195.

- Ramírez-Restrepo, L. y Halffter, G. 2016b. A dung beetle in Mexico City: the case of *Ceratotrupes fronticornis* (Erichson) (Coleoptera: Geotrupidae). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*. 32(1): 213-214.
- Ratcliffe, B. C., Jameson, M. L. y Smith, A. B. T. 2002. Scarabaeidae Latreille 1802. En: Arnett, H. R., Thomas, M. C., Skelley, P. E. y Frank, J. H. (Eds.). American Beetles. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea. Volumen 2. CRC Press, Florida. Pp. 39-42.
- Rodríguez-López, M. E., Sánchez-Hernández, G. y Gómez, B. 2019. Escarabajos coprófagos de la reserva El Zapotal, Chiapas, México. *Revista Peruana de Biología*. 26(3): 339-350.
- Rodríguez-López, M. E., Sánchez-Hernández, G. y Gómez, B. 2021. Evaluación del estiércol de mamíferos nativos como potenciales atrayentes para el muestreo de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae). *Neotropical Biodiversity*. 7(1): 341-349.
- Riemann, H., Santes-Álvarez, R. V. y Pombo A. 2011. El papel de las áreas naturales protegidas en el desarrollo local. El caso de la península de Baja California. *Gestión y Política Pública*. 20(1): 141-172.
- Rivera-Cervantes, L. E. y Halffter, G. 1999. Monografía de las especies mexicanas de *Canthon* del subgénero *Glaphyrocantion* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*. 77: 23-150.
- Salomão, R. P., Alvarado, F., Baena- Díaz, F., Favila, M. E., Iannuzzi, L., Liberal, C. N., Santos, B. A., Vaz-de-Mello, F. Z. y González-Tokman, D. 2019. Urbanization effects on dung beetle assemblages in a tropical city. *Ecological Indicators*. 103: 665-675.
- Sánchez-de-Jesús H. A., Arroyo-Rodríguez V., Andresen E. y Escobar F. 2016. Forest loss and matrix composition are the major drivers shaping dung beetle assemblages in a fragmented rainforest. *Landscape Ecology*. 31(8): 843–854.
- Sánchez-Hernández, G., Chamé-Vázquez, E. R. y Gómez, B. 2019a. Nuevos datos de distribución para escarabajos del estiércol (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en México. *Revista Chilena de Entomología*. 45(4): 515-519.

- Sánchez-Hernández, G., Agustín-Sánchez, J., Bueno-Villegas, J. y Gómez, B. 2019b. Utilizando un recurso inusual: escarabajos del estiércol atraídos a milpiés (Diplopoda: Spirobolida). *Revista Peruana de Biología*. 26(4): 499-502.
- Sánchez-Hernández, G., Chamé-Vázquez, E. R., Salas-Suárez, N. y Noh-Balam, V. M. 2022. Los escarabajos del estiércol (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Quintana Roo, México: Lista anotada de especies y nuevos registros. *Revista Chilena de Entomología*. 48(2): 415-434.
- Sánchez-Hernández, G., Gómez, B., Chamé-Vázquez, E. R., Dávila-Sánchez, R. A., Rodríguez-López, M. E. y Delgado, L. 2020. Current status of dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae) diversity and conservation in Natural Protected Areas in Chiapas (Mexico). *Neotropical Biology and Conservation*. 15(3): 219-244.
- Sánchez-Hernández, G., Gómez, B., Chamé-Vázquez, E. R., Navarrete-Heredia, J. L. y González-Martín del Campo, F. 2022. Dung beetle diversity and community composition along a fragmented landscape in an altitudinal gradient in southeastern Mexico. *Biología*. 77(4):1027-1038.
- Sánchez-Hernández, G., Gómez, B., Delgado, L., Rodríguez-López, M. E. y Chamé-Vázquez E. R. 2018. Diversidad de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México. *Caldasia*. 40(1):144-160.
- Sánchez-Hernández, G., Gómez, B., Rodríguez-López, M. E. Dávila-Sánchez, R. A. y Chamé-Vázquez, E. R. 2021. Variation in dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in a tropical forest remnant from a Mexican National Park. *Papéis Avulsos de Zoología*. 61: e20216150.
- Sánchez-Hernández, G. y Gómez, B. 2018. First precise locality data for *Onthophagus atriglabrus* Howden and Gill and new state record for *Onthophagus anewtoni* Howden and Génier (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in Mexico. *The Coleopterists Bulletin*. 72(4): 873-876.
- Scholtz, C. H., Davis, A. L. V. y Kryger, U. 2009. Evolutionary biology and conservation of dung beetles. Pensoft. Sofía, Bulgaria.

- Schoolmeesters, P. 2021. World Scarabaeidae Database. version Dic 2021. En: Bánki, O., Roskov, Y., Döring, M., Ower, G., Vandepitte, L., Hobern, D., Remsen, D., Schalk, P., DeWalt, R. E., Keping, M., Miller, J., Orrell, T., Aalbu, R., Adlard, R., Adriaenssens, E., Aedo, C., Aescht, E., Akkari, N. y Alonso-Zarazaga, M. A. (Eds.). Catalogue of Life Checklist. www.catalogueoflife.org. Consultado el 15 de diciembre de 2021.
- Schowalter, T. D. 2016. Insect ecology: an ecosystem approach. 4a Ed. Academic Press. San Diego, California, USA.
- Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). 2020. Compendio de Estadísticas Ambientales. Dirección General de Estadística e Información Ambiental. <http://www.semarnat.gob.mx/gobmx/biblioteca/publicaciones.html>. Consultado el 20 de junio de 2020.
- Servicio Meteorológico Nacional (SMN) (2021). Información Climatológica Nacional. Comisión Nacional del Agua. <https://smn.conagua.gob.mx/es/>. Consultado el 20 de junio de 2021.
- Spector, S. 2006. Scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): an invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. *The Coleopterists Bulletin*. 60(mo5): 71-93.
- Tarasov, S. y Génier, F. 2015. Innovative bayesian and parsimony phylogeny of dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae) enhanced by ontology-based partitioning of morphological characters. *PLoS ONE*. 10(3): e11667.
- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I. y Thies, C. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecology Letters*. 8(8): 857-874.
- Tzortzakaki, O., Papadatou, E., Kati, V. y Giokas, S. 2019. Winners and losers in an urban bat community: a case study from southeastern Europe. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*. 30(2): 134-140.
- Vaz-de-Mello, F. Z., Edmonds, W. D., Ocampo, F. C. y Schoolmeesters P. 2011. A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae of the new world (Coleoptera: Scarabaeidae). *Zootaxa*. 2854: 1-73.

- Verdú, J. R., Crespo, M. B. y Galante, E. 2000. Conservation strategy of a nature reserve in Mediterranean ecosystems: the effects of protection from grazing of biodiversity. *Biodiversity and Conservation*. 9(12): 1707-1721.
- Villarreal, H., Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., Mendoza, H., Ospina, M. y Umaña, A. M. 2006. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. 2ª ed. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.
- Webb, N. R. 1989. Studies on the invertebrate fauna of fragmented heathland in Dorset UK, and the implications for conservation. *Biological Conservation*. 47: 153-165.
- Yanes-Gómez, G., Tamariz-Flores, J. V., Silva-Gómez, S. E., Ortiz-Espejel, B. y Castelán-Vega, R. C. 2018. Scarabaeinae species in the Atoyac-Tehuizingo basin at Puebla, México: Diversity and use of bioindicators. *Southwestern Entomologist*. 43(4): 939-946.
- Zúñiga, D. 2010. Diversidad de Papilionoidea (Lepidoptera: Rhopalocera) en el Parque Nacional Cañón del Sumidero. Tesis de licenciatura. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, México.
- Zúñiga, F. A. y Sarmiento, Y. 2014. Informe final del Programa de Control de Especies Exóticas Invasoras en el Parque Nacional Cañón del Sumidero. CONANP. México.

XI. ANEXOS

Anexo 1. Distribución de la abundancia de especies por mes de muestreo en ambos sitios de estudio del Cañón del Sumidero, Chiapas, México.

Tribus / Especies	Jul		Ago		Sep		Oct		Ene		Feb		Mar		Abr		May		Jun		n
	SC	SA	SC	SA	SC	SA	SC	SA	SC	SA	SC	SA	SC	SA	SC	SA	SC	SA	SC	SA	
Tribu Ateuchini																					
<i>Ateuchus rodriguezi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Scatimus ovatus</i>	3	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	4	0	19	0	33
<i>Uroxys deavilai</i>	0	1	0	1	0	0	0	13	1	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	19
<i>Uroxys microcularis</i>	2	5	0	1	1	1	1	24	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	38
Tribu Coprini																					
<i>Canthidium moroni</i>	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Canthidium pseudopuncticolle</i>	0	2	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
<i>Copris laeviceps</i>	4	0	12	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	27
Tribu Deltocilini																					
<i>Canthon cyanellus</i>	0	5	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	8	16
<i>Canthon femoralis</i>	3	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	5	15
<i>Canthon leechi</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Canthon vazquezae</i>	1	15	1	2	10	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	7	4	0	44
<i>Deltocilium sublaeve</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Deltocilium scabriusculum</i>	27	4	12	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	4	0	1	0	11	2	67
Tribu Dichotomiini																					
<i>Dichotomius amplicollis</i>	3	66	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	2	20	94
Tribu Oniticellini																					
<i>Eurysternus caribaeus</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	4
Tribu Onthophagini																					
<i>Onthophagus anthracinus</i>	5	165	0	3	0	1	5	1	0	0	0	1	1	1	0	2	1	2	0	8	196
<i>Onthophagus batesi</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	7	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10
<i>Onthophagus guatemalensis</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	172
<i>Onthophagus landolti</i>	12	123	2	6	0	0	2	3	2	0	4	1	0	1	0	6	1	1	0	8	4
Tribu Phanaeini																					
<i>Coprophaeus corythus</i>	6	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	10
<i>Phanaeus endymion</i>	63	7	31	0	44	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	76	15	240
<i>Phanaeus wagneri</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
∑ n por sitio	131	401	64	17	60	6	18	42	13	2	5	2	2	3	8	10	13	14	123	69	1003
∑ n por mes	532		81		66		60		15		7		5		18		27		192		