

UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y
CONSERVACIÓN DE ECOSISTEMAS TROPICALES

**Diversidad de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera:
Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un gradiente altitudinal
en la Reserva de la Biosfera “El Triunfo”, Chiapas,
México.**

PRESENTA

BIOL. MARCOS GABRIEL ARAUJO GUTIÉRREZ

DIRECTOR

**DR. GUSTAVO RIVERA VELAZQUEZ
INSTITUTO DE CIENCIA BIOLÓGICAS
UNICACH**

ASESOR

**DR. ARTURO CARRILLO REYES
FACULTAD DE INGENIERIA
UNICACH**

ASESOR

**M. EN C. BENIGNO GÓMEZ Y GÓMEZ
EL COLEGIO DE LA FRONTERA SUR
UNIDAD SAN CRISTOBAL**



TUXTLA GUTIÉRREZ, CHIAPAS

NOVIEMBRE DE 2024



UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS

AUTÓNOMA

Tuxtla Gutiérrez, Chiapas a 26 de noviembre de 2024
Oficio No. SA/DIP/0841/2024
Asunto: Autorización de Impresión de Tesis

C. Marcos Gabriel Araujo Gutiérrez
CVU:1037359
Candidato al Grado de Maestro en Ciencias en Biodiversidad y
Conservación de Ecosistemas Tropicales
Instituto de Ciencias Biológicas
UNICACH
Presente

Con fundamento en la opinión favorable emitida por escrito por la Comisión Revisora que analizó el trabajo terminal presentado por usted, denominado Diversidad de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un gradiente altitudinal en la Reserva de la Biosfera "El Triunfo", Chiapas, México cuyo Director de tesis es el Dr. Gustavo Rivera Velázquez (CVU: 206288) quien avala el cumplimiento de los criterios metodológicos y de contenido; esta Dirección a mi cargo autoriza la impresión del documento en cita, para la defensa oral del mismo, en el examen que habrá de sustentar para obtener el Grado de Maestro en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales.

Es imprescindible observar las características normativas que debe guardar el documento impreso, así como realizar la entrega en esta Dirección de un ejemplar empastado.

Atentamente
"Por la Cultura de mi Raza"


Dra. Carolina Orantes García
Directora



C.c.p. Dra. Alma Gabriela Verdugo Valdez, Directora del Instituto de Ciencias Biológicas, UNICACH, Para su conocimiento.
Dr. José Antonio De Fuentes Vicente, Coordinador del Posgrado, Instituto de Ciencias Biológicas, UNICACH, Para su conocimiento
Archivo/minutario.

RJAG/COG/bvb/igp/gtr

2024 Año de Felipe Carrillo Puerto
BENEMÉRITO DEL PROLETARIADO,
REVOLUCIONARIO Y DEFENSOR DEL MAYAB.



Secretaría Académica
Dirección de Investigación y Posgrado
Libramiento Norte Poniente No. 1150
Colonia Lajas Maciel C.P. 29039
Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México
Tel:(961)6170440 EXT.4360
investigacionyposgrado@unicach.mx

DEDICATORIA

A *Elohim*, mi fuerza, mi escudo, mi espada y mi luz en todo momento, alabado sea tu nombre en las alturas.

Con especial dedicación a mi Madre, mi Tía Irma, mi esposa Dilcia e hijo León Elí, los hermosos motivos para seguir adelante en esta vida...



AGRADECIMIENTOS

A mi tutor Dr. Gustavo Rivera Velázquez, por apoyarme tanto en el proceso de admisión de la maestría como una vez admitido al programa de posgrado: por el soporte en los materiales e instrumentos de campo utilizado en todo el periodo de muestreo y por sus comentarios y observaciones al manuscrito.

A mis asesores el M. en C. Benigno Gómez y Gómez, y al Dr. Arturo Carrillo Reyes por la paciencia y tiempo brindando en sus valiosos comentarios y sugerencias a la presente tesis.

Al CONAHCYT por el apoyo económico 763241, brindado durante el ciclo escolar 2020-2021, bajo el programa de la Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales del Instituto de Ciencias Biológicas de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas.

A la SEMARNAT por el permiso de colecta número SGPA/DGVS/04051/20.

A mi sobrino Alexis Vázquez Castillejos y mi amigo Juan José Sánchez Gómez por el apoyo en cada una de las salidas a campo, colectas y arduas caminatas por los senderos del campamento uno de “El Triunfo”, mil gracias por su esfuerzo.

A la CONANP y a los directivos de la Reserva de la Biosfera “El Triunfo” (REBITRI), Biol. Alexser Vázquez Vázquez y Biol. Janette González García, por las facilidades otorgadas en la realización de cada una de las colectas de campo realizadas en el polígono uno de “El Triunfo”. Además, al personal técnico que integran a la REBITRI, los cuales, fueron muy indispensables en la logística y realización de las salidas a campo, especialmente a mis amigos la Biol. Rossana Megchún, el Biol. Roberto Gálvez Mejía, el Ing. Joel Gómez Marina y los guardaparques Ismael Gálvez y Ramiro Gálvez, los cuales me apoyaron incondicionalmente dentro y fuera de la reserva, para ellos mi especial y sincero agradecimiento.

A mi amigo el Biol. Jaime Alberto Zavala Arreola por su amistad y apoyo en la elaboración del mapa de la Reserva de la Biosfera “El Triunfo”. A mi amigo el Dr. Allen Wootton, por sus acertadas revisiones en el abstract de la presente tesis.

CONTENIDO

Introducción.....	1
Antecedentes.....	6
Justificación.....	15
Hipótesis.....	16
Objetivo General.....	16
Objetivos Específicos.....	16
Material y Métodos.....	17
Resultados.....	26
Discusión.....	38
Conclusión.....	48
Literatura citada.....	50

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación geográfica del polígono uno de la Reserva de la Biosfera “El Triunfo”.....	18
Figura 2. Valores promedio de 1954-2017 en precipitación y temperatura máxima de la estación meteorológica Finca “Prusia” situada dentro de la REBITRI).....	19
Figura 3. Representación de trampa modificada de caída <i>pitfall</i> tipo CSS (Cebo Superficie Suspendido), usada para el muestreo de coleópteros copronecrófagos (Coleoptera; Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI.....	21
Figura 4. Gradiente altitudinal (m s.n.m.) de los sitios de muestreo, dentro de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI. BTP: Bosque tropical perennifolio, BMM: Bosque mesófilo de montaña, BC: Bosque de coníferas.....	27
Figura 5. Escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) colectados en el gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico de la REBITRI.....	28
Figura 6. Comportamiento de la abundancia y riqueza de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) en el periodo de muestreo de marzo a diciembre de 2021.....	29
Figura 7. Curva de acumulación de especies de los Scarabaeinae copronecrófagos del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI.....	30
Figura 8. Abundancia y riqueza de los Scarabaeinae copronecrófagos en los tres ecosistemas del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI.....	31
Figura 9. Categorización de la variable riqueza de especies de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae), según la prueba de Kruskal Wallis en los tres ecosistemas del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI.....	32

Figura 10. Categorización de la variable abundancia de especies de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae), según la prueba de ANOVA de una vía, en los tres ecosistemas del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI.....	32
Figura 11. Categorización de la variable abundancia de especies de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae), según la prueba de ANOVA de una vía, en los tres ecosistemas del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI.....	33
Figura 12. Dendrograma de los Scarabaeinae copronecrófagos del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI.....	35
Figura 13. Análisis de Correspondencia (CA) de las variables ambientales y especies de Scarabaeidae copronecrófagos de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI.....	36

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Georreferencia y valor promedio de variables ambientales de los ecosistemas muestreados de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI.....	26
Tabla 2. Coleópteros copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI	27
Tabla 3. Abundancia real y relativa (%) de los Scarabaeinae copronecrófagos del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI. BMM: Bosque mesófilo de montaña, BTP: Bosque tropical perennifolio, BC: Bosque de coníferas.....	29
Tabla 4. Diversidad en números de Hill (Q_0 , Q_1 y Q_2) de los Scarabaeinae copronecrófagos en los tres ecosistemas del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI.....	33
Tabla 5. Valores de similaridad de los Scarabaeinae copronecrófagos en los tres ecosistemas del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI.....	34
Tabla 6. Análisis de complementariedad entre los tres ecosistemas del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI	34
Tabla 7. Valor del indicador (IndVal) de las especies de Scarabaeinae copronecrófagos del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI.....	37

RESUMEN

Se analizó la diversidad alfa, beta, riqueza y abundancia de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae), así como su relación con las variables ambientales y la obtención de una propuesta de especies bioindicadoras de un gradiente altitudinal, en donde se distribuye un bosque mesófilo de montaña (BMM), uno tropical perennifolio (BTP) y uno de coníferas (BC), dentro de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la Reserva de la Biosfera “El Triunfo”. En un trayecto del 1.5 km tanto en el BMM, BC y BTP, se colocaron 30 trampas modificadas de caída, cebadas de forma alternada con pescado de río y excremento humano, colectando los especímenes a las 48 horas. Se colectaron 1,475 individuos, distribuidos en seis géneros y 13 especies, esto corresponde al 10.74% para Chiapas y el mayor registro de Scarabaeinae de la REBITRI. En contraste de la riqueza, en la abundancia de Scarabaeinae hubo diferencias estadísticas significativas entre los ecosistemas estudiados, indicando equitatividad de especies dominantes. El BC, presentó el valor más alto en riqueza ($Q_0= 11$), seguido del BTP ($Q_0= 9$), y el BMM ($Q_0= 5$), y el BTP en los dos últimos números de Hill ($Q_1= 4.318$ $Q_2= 3.422$). La mayor similitud y menor complementariedad se encontró en el BC y el BTP, compartiendo un mayor número de especies de escarabeinos, y los resultados del BMM-BC y BMM-BTP muestran una inequidad de especies entre ecosistemas. En la comparación de Scarabaeinae entre ambientes, se formó un grupo únicamente por el BMM, en donde la humedad relativa y la altitud arriba de los 1,800 m, guardaron una mejor correspondencia con *Onthophagus chiapanecus*. El segundo grupo integrado por el BC y el BTP, observó una mayor similitud y recambio de especies entre altitudes de 1,500 a 1,800 m, entre ellas se encuentra *Eurysternus magnus*, quien la mejor correspondencia lo obtuvo entre estos ecosistemas con una mayor temperatura ambiental. *E. magnus*, *O. chiapanecus*, *O. sp 1* y *Canthidium andersoni* fueron las especies bioindicadoras, estas no son exclusivas de un ecosistema, pero mostraron afinidad con los rangos altitudinales relacionados entre el BMM, BC y/o el BTP dentro del gradiente altitudinal estudiado.

PALABRAS CLAVE: Scarabaeinae, escarabajos copronecrófagos, diversidad alfa y beta, gradiente altitudinal, bioindicadores, Reserva de la Biosfera “El Triunfo”.

ABSTRACT

The alpha and beta diversity, richness and abundance of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) were analyzed, as well as their relationship with environmental variables and obtaining a proposal of bioindicator species of an altitudinal gradient, where it is distributed a mountain cloud forest (MCF), coniferous forest (CF) and tropical evergreen forest (TEF), on the Pacific slope of polygon 1 of the El Triunfo Biosphere Reserve (REBITRI). Along a 1.5 km route in each of the MCF, CF and TEF, 30 modified pitfall traps were placed, baited alternately with river fish and human excrement, and specimens collected after 48 hours. 1,475 individuals, distributed in six genera and 13 species, were collected. This corresponds to 10.74% of the Scarabaeinae species in Chiapas and is the largest record of Scarabaeinae of REBITRI. There were no significant differences in beetle species richness among the three forest types studied; however, there were significant differences in the abundance of Scarabaeinae among forest types, indicating equity of dominant species. The CF presented the highest value in richness ($Q_0= 11$), followed by the TEF ($Q_0= 9$), and the MCF ($Q_0= 5$), and the TEF in the last two Hill numbers ($Q_1= 4,318$ $Q_2= 3,422$). The greatest similarity and least complementarity was found between the CF and the TEF, which shared a greater number of scarab species, and the results of the MCF-CF and MCF-TEF showed an inequality of species between ecosystems. In the comparison of Scarabaeinae between environments, one group formed solely in the MCF, where the relative humidity and altitude above 1,800 m had a better correspondence with *Onthophagus chiapanecus*. The second group, made up of species within the CF and the TEF, had greater similarity and replacement of species between altitudes of 1,500 to 1,800 m. Among them is *Eurysternus magnus*, which obtained the best correspondence between these ecosystems with a higher environmental temperature. *Eurysternus magnus*, *O. chiapanecus*, *O. sp. 1* and *Canthidium andersoni* were the bioindicator species; these are not exclusive to an ecosystem, but showed affinity with the altitudinal ranges related among the MCF, CF and/or the TEF within the altitudinal gradient studied.

KEYWORDS: Scarabaeinae, dung beetles, alpha and beta diversity, altitudinal gradient, bioindicators. El Triunfo Biosphere Reserve.

INTRODUCCIÓN

Los escarabajos copronecrófagos de la subfamilia Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) son un grupo altamente diversificado de coleópteros compuesto por cerca de 6,200 especies en todo el mundo, con 11 tribus y 267 géneros (Sánchez-Hernández *et al.*, 2018) con una amplia distribución en todos los continentes excepto por la Antártida, concentrándose principalmente en las regiones tropicales y subtropicales (Scholtz *et al.*, 2009). En México, gracias a nuevas contribuciones en el ámbito taxonómico y ampliaciones de su distribución geográfica, se ha aumentado aproximadamente 293 especies de Scarabaeinae agrupadas en 26 géneros (Darling y Génier, 2018; Gasca-Álvarez *et al.*, 2018; Halffter *et al.*, 2019; Joaqui *et al.*, 2019; Moctezuma *et al.*, 2019a, 2019b; Mora-Aguilar y Delgado, 2018; Sánchez-Hernández *et al.*, 2019; Sánchez-Hernández y Gómez, 2018; Sánchez-Huerta *et al.*, 2018). En particular, el estado de Chiapas se destaca como una de las entidades con mayor diversidad en Scarabaeinae de nuestro país, con 24 géneros y 121 especies (41,3% a nivel nacional) (Sánchez-Hernández *et al.*, 2019).

Las funciones ecológicas de los escarabajos Scarabaeinae comprenden valiosos servicios ecosistémicos (Nichols *et al.*, 2008). Al llevar a cabo sus principales actividades alimenticias en el suelo, donde además encuentran refugio para reproducirse, las especies cavadoras y constructoras de galerías a diferentes profundidades, remueven o entierran el estiércol, provocando una mejora en la aireación y fertilidad del suelo (Amat-García *et al.*, 2005). Además, de forma indirecta, al enterrar las boñigas (bolas de estiércol), permiten la dispersión secundaria de semillas (zoocoria), y controlan biológicamente plagas de ciertos parásitos (p. ej. moscas y parásitos intestinales del ganado) manteniendo un equilibrio en los ecosistemas (Huerta *et al.*, 2016).

Los escarabeinos conforman un gremio con características morfológicas, etológicas y funcionales particulares (Nichols y Gardner, 2011), sensibles a cambios estructurales en los hábitats, ya sean naturales o antropogénicos (Arellano y Halffter, 2003; Halffter y Arellano, 2002; Halffter y Favila, 1993; Mannu

et al., 2018; Otavo *et al.*, 2013; Reyes-Novelo *et al.*, 2007) Estas características las hacen tener cualidades de tipo bioindicadoras, que resultan atractivas para realizar monitoreos biológicos (Celi y Davalos, 2001) proporcionando información importante sobre el comportamiento de una comunidad o ecosistema, así como el estado general de la biodiversidad (Cano y Schuster, 2000; Halffter y Favila, 1993; Halffter y Favila, 1997; Halffter *et al.*, 1992). Muchas especies de escarabeinos tienden a adaptarse en un rango altitudinal, tipo de suelo y tipo de bosque (Escobar, 2000), en donde las variables tales como la temperatura, humedad e intensidad lumínica entre otras, influyen directamente en la abundancia y riqueza de especies de escarabajos copronecrófagos (Morón, 2004; Rangel-Acosta *et al.*, 2020).

El estado de Chiapas es reconocido por presentar una alta riqueza de recursos naturales (Mittermeier y Mittermeier, 1992). Entre los ecosistemas más importantes y relictuales en Chiapas se encuentra el bosque mesófilo de montaña, el bosque tropical perennifolio y el bosque de coníferas (Martínez-Camilo, 2019; Pérez-Farrera, 2004; Rzedowski, 2006). Estos ecosistemas, resultado de una compleja historia geológica, altitudinal y morfofisiográfica, albergan una gran diversidad de especies tanto de flora como de fauna. Las cuales cumplen una importante función ecológica; por lo que una alteración en sus poblaciones tendría graves repercusiones en los ecosistemas (Pérez-Farrera *et al.*, 2004). Un ejemplo muy relevante son los escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae), que habitan en los bosques subtropicales de Chiapas, donde presentan una gran diversidad y función ecológica (Morón, 2003; Sánchez-Hernández *et al.*, 2018).

El bosque mesófilo de montaña es un ecosistema que se desarrolla en regiones de relieve accidentado y laderas de pendiente. En Chiapas, se encuentra principalmente en dos áreas: la vertiente septentrional del Macizo Central y en ambos declives de la Sierra Madre. Por lo general existen varios estratos arbóreos, además de uno o dos arbustivos, y las trepadoras leñosas pueden ser más o menos abundantes, mientras que las epifitas suelen estar muy bien

representadas (Rzedowski, 2006). Esta amplia variedad de condiciones biológicas y ambientales ha sido un factor determinante en la realización de ciertas actividades agrícolas -como el cultivo de café- y ganaderas -mayormente de ganado vacuno- dentro de las zonas de explotación extensiva o zonas de amortiguamiento de los bosques mesófilos de montañas de México, especialmente en el estado de Chiapas, donde los escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) han sido objeto de amplio estudio (Morón, 2003).

Morón (2003) reporta que, a pesar de lo mencionado previamente, la riqueza de especies de la familia Scarabaeidae en el bosque mesófilo de montaña varía entre 30 a 40 especies, lo que sugiere la necesidad de llevar a cabo trabajos adicionales para incrementar el inventario faunístico de este grupo de escarabajos en este ecosistema tan singular. Por tanto, es importante seguir realizando estudios para comprender mejor la diversidad de esta familia de escarabajos en el bosque mesófilo de montaña y poder implementar medidas efectivas de conservación.

El bosque tropical perennifolio es considerado el ecosistema más exuberante del planeta, y su distribución está prácticamente restringida a las zonas intertropicales del nuevo y del viejo mundo. En América, México marca el extremo septentrional de este tipo de vegetación el cual se desarrolla comúnmente a altitudes entre 0 y 1,000 m s.n.m., aunque en algunas partes de Chiapas puede ascender hasta los 1,500 m s.n.m.. Este tipo de vegetación se encuentra en una larga y angosta franja en la vertiente del Pacífico de la Sierra Madre de Chiapas. Desafortunadamente, grandes extensiones de este ecosistema han sido transformadas en cultivo de café y plátanos (Rzedowski, 2006). Con respecto a su composición florística, la biomasa está compuesta por dicotiledóneas, representadas por numerosas familias, aunque las asteráceas tienen una presencia limitada (Rzedowski, 1972).

Las características ecológicas del bosque tropical perennifolio, que lo hacen muy rico y complejo en comparación con otras comunidades vegetales, son

cruciales para llevar a cabo estudios con el grupo de los escarabajos copronecrófagos pertenecientes a la subfamilia Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) Se ha reportado una diversidad de 90 a 120 especies (Morón, 2003) con una biomasa anual de 1,500 a 3,300 g (Deloya y Morón, 1998). En particular, en Chiapas, Sánchez-Hernández *et al.*, (2020), demuestran en una recopilación de artículos que el bosque tropical perennifolio es uno de los ecosistemas más estudiado en relación con los escarabeinos, considerando las principales áreas naturales protegidas (ANP's) del Estado.

Los bosques de coníferas son muy comunes en las zonas de clima templado y frío del hemisferio boreal, y presentan una amplia diversidad florística y ecológica. Estos bosques cubren alrededor del 15% del territorio del país y la mayor parte de la masa forestal de pinos mexicanos se desarrolla a altitudes entre 1,500 y 3,000 m sobre el nivel del mar (Miranda, 1947; Miranda, 1952; Beaman, 1962, citado en Rzedowski, 2006).

En Chiapas y específicamente en la Sierra Madre de Chiapas, se pueden encontrar bosques de coníferas a altitudes de 936 a 1,590 m. En áreas de reducida extensión territorial, entre altitudes de 1,000 a 1,800 m, se pueden encontrar asociaciones de *Pinus oocarpa* con *Quercus acutifolia*, *Q. magnoliifolia* y *Liquidambar styraciflua*. Además, las epífitas son abundantes en estos bosques, encontrándose principalmente sobre los encinos (Martínez-Meléndez *et al.*, 2008). Estas condiciones ambientales de los bosques de coníferas permiten que los escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) presenten una gran riqueza de especies, llegando a albergar de 120 a 145 especies en México (Morón, 2003). En algunos estados se han reportado un total de 13 especies, de las cuales cuatro están restringidas a los bosques de coníferas (Delgado y Márquez, 2006). Sin embargo, se han evidenciado escasas investigaciones en dichos ecosistemas, particularmente dentro las ANP's en Chiapas, como señala Sánchez-Hernández *et al.* (2020) en sus estudios de escarabeinos en los bosques de coníferas.

El objetivo del presente estudio fue el de determinar la diversidad de los escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un bosque mesófilo de montaña, uno tropical perennifolio y uno de coníferas, a lo largo de un gradiente altitudinal en la vertiente del Pacífico del polígono uno de la Reserva de la Biosfera "El Triunfo", en el estado de Chiapas, México. Se conoce que la diversidad está directamente relacionada con la temporada de lluvia y sequía, y que las variables ambientales como la humedad, temperatura, intensidad lumínica y altitud, permiten que cada tipo de vegetación presente especies exclusivas. Este estudio contribuirá a incrementar el conocimiento de la diversidad de los Scarabaeinae en los bosques de Chiapas y de México, respaldando así la importancia de realizar más estudios en este campo.

ANTECEDENTES

Estudios de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) en México.

Riqueza de especies y diversidad taxonómica.

Los trabajos en México sobre la diversidad de coleópteros copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) son amplios, debido a que este grupo son fáciles de observar, coleccionar y que además al monitorear su presencia o ausencia pueden revelar el estado de salud de los ecosistemas (INECOL y FMCN, 2022).

Arellano y Halffter (2003), estudiaron a la subfamilia Scarabaeinae y otros dos grupos más, y encontraron encontrando que la diversidad alfa y beta influyen mutuamente en la diversidad gama a lo largo y es un fenómeno recíproco, de en un gradiente altitudinal, que incluye a un bosque tropical perennifolio de transición y un bosque mesófilo de montaña.

En este mismo orden de ideas, Deloya *et al.* (2007), describen en el centro de Veracruz a la fauna de la familia Scarabaeidae, asociados con el bosque mesófilo de montaña, cafetales de sombra y comunidades de vegetación derivadas, establecidos a lo largo de un gradiente altitudinal (de 1,000 m -1,400 m), en donde la subfamilia Scarabaeinae es la mejor representada.

Deloya y Covarrubias (2014) reúnen recopilaron una amplia información detallada sobre mediante mapas de distribución y fotografías del medio físico y biológico de los escarabajos lamelicornios (Coleoptera: Scarabaeoidea) del estado de Guerrero, incluyendo mapas de distribución y fotografías del medio físico y biológico. Registrador ocho familias, repartidas en 11 subfamilias, 15 tribus, 98 géneros y 319 especies, constituyendo representando un el 17.17% de las especies registradas para en México. En estudios más recientes, Trujillo-Miranda *et al.* (2016) investigaron la abundancia, riqueza y diversidad de la fauna de la superfamilia Scarabaeoidea en el Cerro Chacateca, Zapotitlán, Puebla. Esto se realizó en temporada de sequía y lluvia dentro de un gradiente altitudinal que abarcó desde los 1,600 m hasta los 2,440 m. La familia Scarabaeidae junto con la subfamilia Scarabaeinae presentó la mayor riqueza de especies.

Posteriormente, en la reserva de la biosfera de Calakmul, Campeche, Capello y Halffter (2019) elaboraron una lista ilustrada de las especies de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae), encontrando un total de 47 especies, pertenecientes a 16 géneros. De estas, 35 son nuevos registros para el estado de Campeche. Además de las ilustraciones fotográficas, se proporcionan datos de distribución y notas ecológicas de cada especie.

Ecología aplicada en Scarabaeinae

Entre los trabajos más representativos sobre escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en México se encuentran los de Halffter *et al.* (1992), Halffter y Favila (1993), y Halffter y Favila (1997). En general, mediante estudios comparativos en boques lluviosos, concluyen que la subfamilia Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) puede ser utilizada como indicador de biodiversidad en bosques tropicales y para monitorear los efectos de la alteración antropogénica en los paisajes, ya que es un grupo muy sensible a la transformación de los bosques tropicales.

De los estudios previamente mencionados, se deriva que Halffter *et al.* (1995), examinaron los patrones de distribución propuestos para los insectos. Esto se realizó a lo largo de un transecto altitudinal que abarcó desde los 450 m hasta los 2,600 m sobre la zona de transición mexicana (ZTM). Tomaron como grupo focal tres grupos de escarabajos coprófagos y necrófagos (Scarabaeinae, Geotrupinae y Silphidae), evidenciando una zonificación altitudinal bien definida, con una franja intermedia en donde se superponen elementos de afinidad tropical y septentrional, lo que confirma una verdadera zona de transición.

En esa misma época, Martín-Pera y Lobo (1993) realizaron un análisis en el eje volcánico transversal en Veracruz, donde determinaron que la altitud es un factor ambiental determinante en la diversidad de los escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). Concluyeron que a mayor altitud disminuye la riqueza de especies y se modifica la estructura de las comunidades de este grupo de escarabajos.

Posteriormente Deloya y Morón (1998), llevaron a cabo un estudio comparativo de la fauna de coleópteros necrófagos (Coleoptera: Scarabaeoidea) en el bosque tropical perennifolio de la estación biológica “Los Tuxtlas”, Veracruz, y en el bosque tropical caducifolio de Puerto Ángel, Oaxaca, en comparación con ecosistemas similares en otros estados de México. En este estudio, la subfamilia Scarabaeinae fue la mejor representada. Concluyeron que los bosques tropicales perennifolios soportan de 16 a 20 especies, los bosques tropicales caducifolios de 12 a 21 especies y los bosques subperennifolios de 14 a 22 especies de hábitos necrófagos.

Entrado el siglo XXI, uno de los trabajos más representativos fue el de Morón (2003) en su “Atlas de escarabajos de México”, en el cual se contempla la diagnosis y generalidades introductorias, así como los atributos morfológicos, ecológicos y geográficos más característicos de la superfamilia Scarabaeoidea o Lamellicornia que habitan en el territorio mexicano. Además de este trabajo, Morón (2004) explica de manera breve y sencilla muchas de las características, capacidades biológicas, ecológicas y de distribución de los coleópteros lamelicornios (Coleoptera: Scarabaeoidea) de México y del mundo en los últimos 200 millones de años de evolución.

Considerando el factor ambiental de la altitud, Trevilla-Rebollar *et al.* (2010) llevaron a cabo un estudio faunístico de escarabajos necrófilos (Scarabaeidae, Silphidae y Trogidae), en tres sitios -un bosque tropical decido, pastizal y un bosque inducido de pino-encino- a lo largo de un gradiente altitudinal de 1,253 m - 2,300 m, en Malinalco, Estado de México. Encontraron 18 géneros en 38 especies, siendo los géneros de *Onthophagus* y *Canthon* (Scarabaeidae: Scarabaeinae) los más representados, con el 46% de la riqueza total.

Una obra de recopilación de información destacable es la de Deloya *et al.* (2016), que analiza y organiza la riqueza de los escarabajos pertenecientes a la superfamilia Scarabaeoidea (Lamellicornia) del estado en Michoacán en cinco secciones: generalidades de la vegetación y medio físico, tratamiento sistemático, índice taxonómico y galería fotográfica. En esta obra se registraron un total de ocho familias, 13 subfamilias, 30 tribus, 84 géneros y 275 especies, lo que

corresponde al 14.8% del número de especies conocidas en el país. La subfamilia Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) es el tercer grupo con mayor riqueza de especies, después de Melolonthinae y Dinastinae respectivamente.

Huerta *et al.* (2016) brindan información sobre la importancia ecológica de los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) y su potencial como principales recicladores y reincorporadores al suelo del estiércol vacuno en los remanentes de bosque de niebla, zona de cafetales y ganaderas en un trabajo de orientación profesional dirigido a los productores ganaderos de Xico, Veracruz. Mientras tanto, Pérez-Villamares *et al.*, (2016), estudian la composición, abundancia, riqueza, diversidad y estacionalidad de escarabajos atraídos a la carroña (Coleoptera: Scarabaeidae, Geotrupidae, Hybosoridae, Trogidae y Silphidae) en un bosque de encino con elementos de mesófilo de montaña en el estado de México.

Estudios de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) en el estado de Chiapas.

En lo que se refiere a Chiapas, la mayoría de los estudios se centran en análisis de diversidad y listados taxonómicos de los escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae).

Uno de los primeros estudios fue realizado por Morón (1987), quien utilizó una nueva trampa pitfall (NTP80) para analizar la diversidad y abundancia de los escarabajos necrófilos (Coleoptera: Scarabaeinae) a una altitud de 430 m, dentro de una plantación de café-cacao en Cacahoatan, Chiapas. En ese estudio, se colectaron 1,700 individuos de cinco especies de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae), siendo *Onthophagus belorhinus* la especie con mayor abundancia durante todo el año de muestreo.

La importancia de los ecosistemas en la distribución de los Scarabaeinae

Uno de los trabajos más completos acerca de la importancia de los ecosistemas en la distribución de los escarabajos escarabaeidos (Coleoptera: Scarabaeidae) en Chiapas es el de Thomas (1993) en donde proporciona una

descripción general de la fauna de la familia Scarabaeidae en los cinco principales tipos de bosques del estado de Chiapas. De acuerdo con este estudio, el bosque de niebla presenta una menor riqueza de especies en comparación con el bosque tropical caducifolio, el bosque lluvioso montano y el de tierras bajas. Además el bosque de niebla presenta un mayor porcentaje de endemismo (30%) en comparación con los otros bosques. De forma similar, Coutiño-Ramos (2006), estudió la diversidad de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) con tres distintos escenarios de cambio antrópico: bosque mesófilo, cafetal y zona urbana en el municipio de Unión Juárez, Chiapas. Concluyó que las características ambientales de la comunidad original (bosque mesófilo de montaña), influyen en la diversidad de escarabeinos, como grupo indicador.

Cancino (2012) llevó a cabo un estudio en el municipio de Cacahoatán, Chiapas, para determinar la diversidad de escarabajos necrófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en tres comunidades vegetales diferentes: el bosque de montaña, cafetal de sombra y una zona de transición entre estas dos. El objetivo fue comprender el papel de estos ambientes en la dispersión de los escarabajos necrófilos. Por su parte, Sánchez-Hernández (2018) en su tesis de maestría analizó los patrones de distribución de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) a lo largo de un gradiente altitudinal que abarcó desde los 870 m hasta 2,375 m, en la región central de Chiapas. Demostró una posible relación de estos patrones con los factores abióticos y antrópicos presentes en la zona.

Estudios actuales, como el realizado por Velázquez-López *et al.* (2019) analizan la diversidad de escarabajos copronecrófagos en tres elementos del sistema costero de Puerto Madero, Chiapas (playa, zona de transición y manglar), encontrando que la zona de transición es donde se registró la mayor riqueza y abundancia de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) y donde se observó la mayor diversidad. En cuanto a la diversidad beta, I se encontró una mayor similitud entre el manglar y la playa.

En este contexto y en el interior de la capital del estado de Chiapas, Rodríguez-López *et al.* (2019) analizaron la composición, estructura y distribución temporal de los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) que habitan

en los remanentes de selva tropical del Centro Ecológico y Recreativo El Zapotal, Tuxtla Gutiérrez. Los resultados indicaron una distinción temporal marcada, con los valores más altos de riqueza y abundancia observados durante los meses de la temporada lluviosa. Los registros representaron el 7.53% de la diversidad conocida en México y el 18.2% de las especies registradas en el estado de Chiapas.

Estudios de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) en ANP's de Chiapas.

En referencia a la reserva de la biosfera Selva El Ocote (REBISO), uno de los estudios pioneros fue el de Ruíz (2013) quien analizó la actividad diaria de un ensamble de escarabajos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en una selva mediana perennifolia y un área de cultivo de café. El estudio registro un total de 35 especies, representadas en 12 géneros, siendo la selva el hábitat que presentó la mayor riqueza y abundancia de especies.

En un trabajo posterior, Gómez y colaboradores (2017) presentaron un listado de tres grupos de insectos: mariposas (Papilionoidea), cucarachas (Blattodea) y escarabajos estercoleros (Scarabaeinae), colectados en sitios de la zona núcleo y de amortiguamiento cercanas a cuatro comunidades de la REBISO. La altitud se identificó como un posible determinante de la diversidad de los tres grupos de insectos. En ese mismo año, Rivera (2017) en su tesis de maestría analiza los patrones de diversidad de los escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) y el efecto del paisaje sobre sus comunidades a través de un gradiente de disturbio.

En su estudio, Sánchez-Hernández y colegas, (2018), analizaron los ensambles de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera Scarabaeidae: Scarabaeinae) en una selva mediana perennifolia, policultivo tradicional de café y vegetación secundaria. Se encontraron 37 especies distribuidas en 12 géneros, siendo la selva que obtuvo una mayor riqueza, seguida del cultivo de café.

En otro trabajo, Ruíz-Pérez y colaboradores (2019), evaluaron los cambios en la diversidad, estructura y composición de los escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en dos comunidades con diferentes

intensidades de manejo forestal en la REBISO, obteniendo una lista de 21 especies.

Por último, Rivera y colegas (2020) evaluaron como varían los atributos y mecanismo de ensamblaje de las comunidades de escarabajos peloteros (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) a lo largo del paisaje de la REBISO.

Para la Reserva de la Biosfera Montes Azules (REBIMA), Navarrete y Halffter (2008) describieron la diversidad de los escarabajos peloteros (Coleoptera: Scarabaeinae) en diferentes hábitats presentes en la selva lacandona: bosque conservado, bosque fragmentado y pastizales. Encontraron un total de 49 especies, siendo el bosque conservado el más diverso, seguido del bosque fragmentado con una ligera diferencia, y finalmente el pastizal.

En otro estudio, Barragán y sus colegas (2011), analizaron la diversidad funcional de los escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) bajo diferentes condiciones de uso del suelo en tres reservas de la biosfera en México, incluyendo la REBIMA. Fue la primera vez que se documentó que el cambio en el uso del suelo, provocó una disminución en la diversidad funcional de los escarabeinos copronecrófagos.

En la misma zona, Santos-Heredia *et al.* (2018) cuantificaron varias medidas biológicas (riqueza, abundancia, biomasa total, talla media de escarabajo) y evaluaron cuatro funciones ecológicas (remoción de estiércol, excavación del suelo, dispersión de semillas, exhumación de semillas) en la comunidad de escarabajos peloteros Scarabaeinae. Esta investigación se realizó en diferentes hábitats de la selva lacandona, como selva conservada y tres sistemas agroforestales con diferentes intensidades de manejo (cacao rústico, policultivo de cacao y monocultivo de caucho), abarcando también a la REBIMA.

En el Parque Nacional Cañón del Sumidero (PNCS), uno de los pocos estudios realizados sobre los escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) es el de Sánchez-Hernández y colegas (2021), quienes determinaron la distribución temporal, preferencia trófica y patrones de actividad diaria de los ensambles de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un remanente de bosque tropical subcaducifolio

del PNCS. Capturaron un total de 20 especies, 12 géneros y cinco tribus de escarabajos, obteniendo una alta representación faunística (>80%). Sin embargo, la riqueza de especies fue menor en comparación con otros estudios regionales, con un alto número de especies raras y pocas especies dominantes.

Para el Parque Nacional Lagunas de Montebello (PNLM), Delgado y colegas, (2012), estudiaron la diversidad de la superfamilia Scarabaeoidea en las principales condiciones de hábitat del parque: bosque mesófilo de montaña (BMM), pino–encino–liquidámbar (BPEL) y pino (BP). Utilizaron diferentes formas de trampeo o colecta (carpotrampas, coprotrampas, necrotrampas, trampas de luz fluorescente blanca, trampas de luz negra, y captura directa) obteniendo un total de 67 especies pertenecientes a tres familias y 31 géneros. Concluyeron que el tipo de vegetación con mayor riqueza fue el BMM con 46 especies, seguido del BPEL y el BP con 41 y 35 especies respectivamente. La familia Scarabaeidae obtuvo 837 ejemplares de seis géneros y 13 especies.

En la Reserva de la Biosfera Volcán Tacaná (REBIVTA), Chamé-Vázquez y colegas (2012), evaluaron el uso de dos cebos (calamar y pescado) para el muestro de escarabajos necrófagos en una localidad de la reserva, encontrando que hay diferencias entre los cebos evaluados. Destacaron que el calamar fue el cebo que colectó la mayor cantidad de individuos, mientras que el pescado presentó mayor riqueza de especies de coleópteros necrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). Tomando en cuenta diferentes ecosistemas, Por otro lado, Cancino-López y colegas (2014), obtuvieron una riqueza total de 14 especies de la subfamilia Scarabaeinae en diferentes ecosistemas, como el bosque mesófilo, cafetal y cultivo de temporal encontrados en la REBIVTA.

Para la Reserva de la Biosfera El Triunfo (REBITRI), son muy pocos los estudios con los escarabajos copronecrófagos necrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). Como referencia, uno de los pioneros fue el de Delgado y Kohlmann (2001), quienes describen la subespecie *Copris matthewsi pacificus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae), la cual, fue atraída por excretas de mula en el bosque mesófilo de montaña de la REBITRI.

Por otro lado, uno de los estudios de ecología aplicada enfocado a los Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) dentro de “El Triunfo” es el de Chávez (2008), quien identificó ocho especies de escarabajos coprófagos de la subfamilia Scarabaeinae asociados a heces de tapir centroamericano para la REBITRI, concluyendo que las especies de escarabajos recolectadas en las heces del tapir centroamericano ofrecen nuevos datos que revelan la importancia de la especie en el ecosistema, y la desaparición de las poblaciones de tapir podría ocasionar la alteración de las relaciones tapir-escarabajo.

Araujo-Gutiérrez *et al.* (2011), describen los cambios de la diversidad de Scarabaeidae coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en un gradiente sucesional de bosque mesófilo de montaña (bosque maduro, acahual de 10 a 15 años, acahual de 20 a 25 años y un potrero) en la reserva “El Triunfo”, en donde la fase intermedia de regeneración influenciada por el aporte de los bosques colindantes analizados resultó la más diversa en escarabeidos.

Finalmente, Araujo-Gutiérrez (2012) en su tesis de licenciatura, analiza la diversidad, abundancia, y riqueza de especies de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) donde la subfamilia Scarabaeinae es uno de los grupos de la subfamilia mayor representada que, mediante el valor del indicador, derivan algunas especies de escarabajos como indicadores ecológicos en un gradiente sucesional del bosque mesófilo de montaña del polígono uno de la REBITRI. Se reportaron 10 especies de nueve géneros, cinco tribus y dos subfamilias.

JUSTIFICACIÓN.

Entre los insectos, los escarabajos son el grupo más diversificado en formas y hábitos (Morón, 1997 en Gómez, 2013). La importancia ecológica de estos insectos se ha demostrado en numerosos trabajos, debido a sus diversos hábitos alimenticios en los diferentes ecosistemas de México (Huerta *et al.*, 2016) y el estado de Chiapas. El acelerado deterioro ambiental en estos lugares ha provocado cambios estructurales y funcionales alarmantes dentro de los ecosistemas boscosos, repercutiendo no solo en la coleopterofauna, sino también en las demás especies animales y vegetales que integran distintos ensamblajes con el paso del tiempo (Guariguata y Ostertag, 2002). Por lo tanto, ya que los escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae), han sido tomados como grupo focal para la investigación aplicada en conservación de la biodiversidad (Nichols y Gardner, 2011; Spector, 2006), es necesario realizar más estudios para incrementar el listado faunístico de los coleópteros copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en las ANP's de Chiapas, los cuales, son sitios de conservación prístina, como es el caso de la REBITRI (p. ej. Araujo-Gutiérrez *et al.*, 2011; Araujo-Gutiérrez, 2012; Chávez, 2008).

En este contexto, es evidente la necesidad por desarrollar un estudio que incluya al bosque mesófilo de montaña (BMM), el bosque tropical perennifolio (BTP) y el bosque de coníferas (BC) ubicados en un gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI. Actualmente se desconocen la diversidad y el recambio de especies de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en estos ecosistemas, que son un grupo focal para la investigación aplicada en conservación de la biodiversidad (Nichols y Gardner, 2011; Spector, 2006). Los escarabajos copronecrófagos son los principales recicladores de las excretas y cadáveres animales, y son capaces de dispersar semillas (zoocoria) y reincorporar nutrientes al suelo, manteniendo un equilibrio en la sanidad de los ecosistemas de la REBITRI, los cuales son sitios naturales de especies relictuales únicas de flora y fauna (Pérez-Farrera *et al.* 2004). Es importante estudiarlos y promover su correcta conservación.

HIPÓTESIS

La diversidad de los escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) está directamente relacionada con las temporadas de lluvia y sequía. Las variables ambientales, como la humedad, la temperatura, la intensidad lumínica y la altitud del Bosque Mesófilo de Montaña (BMM), el Bosque Tropical Perennifolio (BTP) y el Bosque de Coníferas (BC), permiten que cada tipo de vegetación presente especies de escarabajos exclusivas.

OBJETIVO GENERAL

Determinar la diversidad alfa y beta de los escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un bosque mesófilo de montaña (BMM), tropical perennifolio (BTP) y de coníferas (BC), a lo largo de un gradiente altitudinal, en la vertiente del Pacífico del polígono uno en la REBITRI.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Evaluar la riqueza y abundancia de las especies de los escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) presentes en tres ecosistemas (BMM, BTP y BC) del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico de la REBITRI.
2. Estimar la similitud entre las comunidades de escarabajos copronecrófagos entre los ecosistemas BMM, BTP y BC.
3. Describir la relación entre la comunidad de coleópteros copronecrófagos y las variables ambientales en tres ecosistemas (BMM, BTP y BC) del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico de la REBITRI.
4. Identificar las especies de escarabajos copronecrófagos con potencial bioindicador en el gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico de la REBITRI.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio.

El Área Natural Protegida “El Triunfo” comprende una parte de los municipios de Acacoyagua, Ángel A. Corzo, Capitán Luis Ángel Vidal, Escuintla, La Concordia, Mapastepec y Montecristo de Guerrero, Pijijiapan y Villa Corzo, dentro las regiones económicas Frailesca, Sierra, Istmo, Costa y Soconusco del estado de Chiapas (Figura 1). La reserva tiene una superficie de 119,177 hectáreas, divididas en dos zonas de manejo: la zona núcleo y la de amortiguamiento. La zona núcleo, compuesta por cinco polígonos (I. El Triunfo, II. Ovando, III. Quetzal, IV. El Venado y V. La Angostura), abarca una superficie de 25,763 hectáreas. Por otro lado, la zona de amortiguamiento, que rodea a las zonas núcleo, está destinada principalmente a promover el desarrollo de actividades productivas sustentables y ocupa una superficie de 93,458 hectáreas (CONANP-SEMARNAT. 2010; BIOMASA *et al.*, 2020).

La Reserva de la Biosfera El Triunfo, se ubica en la subprovincia Sierra de Chiapas de la provincia fisiográfica Tierras Altas de Chiapas y Guatemala, en lo que geológicamente se conoce como Macizo Chiapaneco (INEGI. 1990). Esta zona se encuentra en una región de transición entre las regiones Neártica y Neotropical, formando parte de la denominada Zona de Transición Mexicana (Halffter, 1976). La Sierra de Chiapas, está constituida por tres tipos de estructuras y rocas: la sierra plegada, formada principalmente por roca granítica del paleozoico; la capa plana de sedimentos mesozoicos; y por rocas volcánicas recientes, que datan de hace 550 millones de años (Müllerried, 1982).

En cuanto al tipo de vegetación, el polígono uno de “El Triunfo”, presenta el bosque mesófilo de montaña, así como bosques de pino y cipreses en los sitios más expuestos. Además, existen distintos tipos de selvas hacia las partes bajas, predominando la selva alta perennifolia en la vertiente del Pacífico (Pérez-Farrera *et al.*, 2004).

El área de estudio se encuentra en el sendero “costa”, que tiene una longitud aproximada de 21 km, desde el campamento del polígono uno de la Reserva de la

Biosfera "El Triunfo" (REBITRI) hasta el ejido de "Tres de Mayo" del municipio de Mapastepec. Este sendero se encuentra sobre la vertiente del Pacífico del polígono uno en la parte central de la Sierra Madre de Chiapas, entre las coordenadas extremas 15°09'10" y 15°57'02" Norte y 92°34'04" y 93°12'42" Oeste (Pérez-Farrera *et al.*, 2004), abarcando tres tipos de bosques conservados: el bosque mesófilo de montaña (15°38'58.4" N; 92°48'31.1" O, altitud promedio de 2020 m s. n. m; Figura 1), el bosque de coníferas (15°38'5.0" N; 92°48'18.2" O, altitud promedio de 1818 m s. n. m; Figura 1) y el bosque tropical perennifolio (15°37'46.3" N; 92°48'11.1" O, altitud promedio de 1583 m s. n. m; Figura 1).

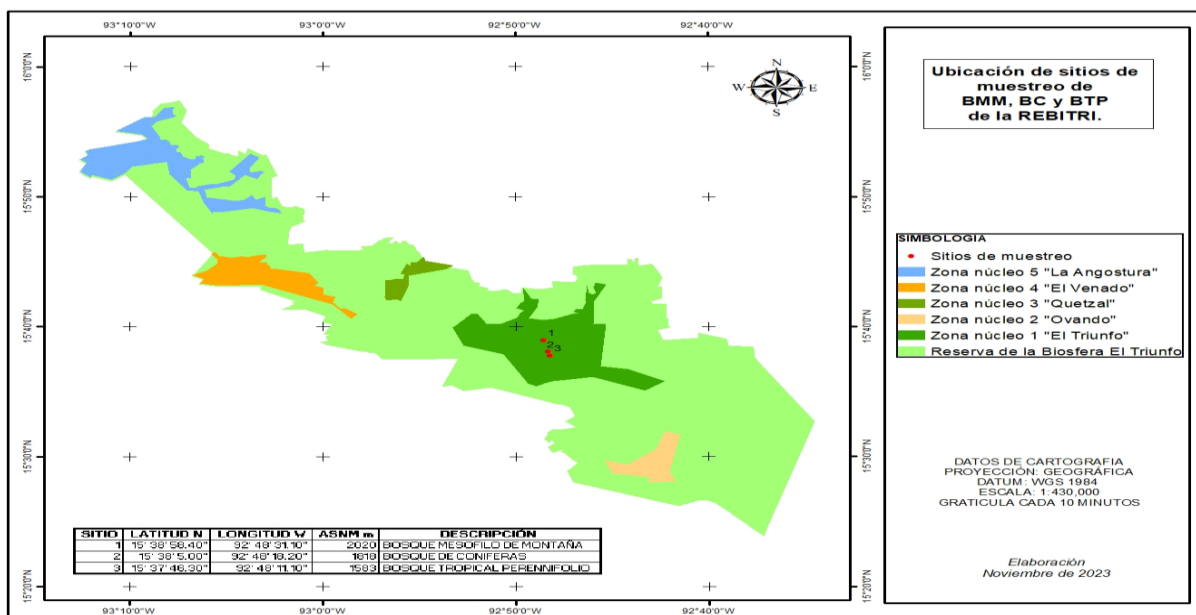


Figura 1. Ubicación geográfica de los sitios de muestreo de BMM, BC y BTP en la Reserva de la Biosfera "El Triunfo".

El polígono uno presenta un clima templado húmedo (Cm; García, 1996) con una temperatura media anual de 16° C y una temperatura mínima promedio de 5° C, aunque se han registrado mínimas de -2° C. En esta zona, el periodo de relativa sequía se extiende de noviembre a mayo, mientras que las lluvias abundantes suelen presentarse de julio a octubre (Enríquez *et al.*, 2019), la precipitación total anual es de alrededor de 4000 mm. Además, se presentan

fueres vientos en otoño e invierno, y la niebla es frecuente durante todo el año (Williams, 1991).

Diseño de muestreo

Durante la fase de reconocimiento de las áreas de muestreo, se ubicaron los puntos de colecta a lo largo de un gradiente altitudinal. El bosque mesófilo de montaña (BMM) presentó una altitud de 1,972 m a 1,980 m (con un promedio de 2,020 m), seguido del bosque de coníferas (BC) que abarca desde los 1,723 m hasta los 1,915 m (con un promedio de 1,818 m) y el bosque tropical perennifolio (BTP) con un rango altitudinal de 1,501 m a 1,702 m (con un promedio de 1,583 m, según se indica en la Tabla 1).

En una segunda fase, se realizó el muestreo y colecta de escarabajos, de marzo del 2021 hasta diciembre del 2021, considerando el periodo de sequía de noviembre a mayo, así como el periodo de lluvias abundantes durante el verano (julio a octubre; Arreola-Muñoz *et al.*, 2004; Figura 2). (Tabla 1).

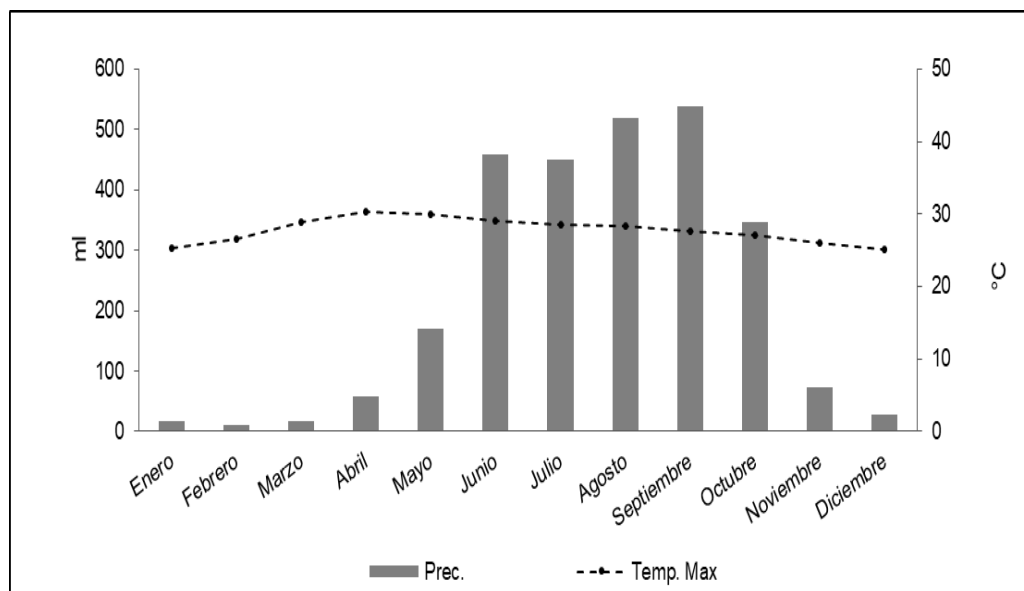


Figura 2. Valores promedio de 1954-2017 en precipitación y temperatura máxima de la estación meteorológica Finca "Prusia" situada dentro de la REBITRI (Fuente CONAGUA, 2023).

Trabajo de campo.

A lo largo de un trayecto del 1.5 km en cada uno de los tres ecosistemas (BMM, BC y BTP), se colocaron un total de 30 trampas modificadas de caída *pitfall* tipo CSS (cebo superficie suspendido, propuestas por Lobo *et al.*, 1998), 15 trampas *pitfall* cebadas con aproximadamente 20 g de excretas humana y 15 *pitfall* cebadas con pescado de río (Figura 3). Estas trampas fueron distribuidas de forma alternada. La selección de los cebos fue debido a su fácil disponibilidad y a que brindan una adecuada atracción odorífica a este grupo de escarabajos copronecrófagos (Bustos-Gómez y Lopera. 2003, Cancino *et al.* 2014, Mora-Aguilar *et al.*, 2023; Velázquez-López *et al.*, 2019). Cada trampa se llenó con aproximadamente 100 ml de alcohol al 70% como líquido conservador, abarcando un periodo de colecta de los ejemplares de 48 horas. De acuerdo con la sugerencia de Larsen y Forsyth (2005) se consideró una distancia mínima de 50 m entre trampas con el objetivo de minimizar la interferencia odorífica entre ellas. Finalmente, tras 48 horas de muestreo, los individuos colectados se almacenaron en bolsas de plástico con alcohol al 70%, con el correcto etiquetado de cada trampa, para su posterior traslado e identificación taxonómica en el laboratorio del Museo de Artrópodos del Instituto de Ciencias Biológicas (ICBiol) de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH).

Utilizando el equipo geoposicionador GARMIN GPSMAP 64, se registró la variable ambiental de altitud en cada una de las 30 trampas colocadas por ecosistema (BMM, BC y BTP, ver Figura 4). Durante los seis muestreos realizados y tomando en cuenta el periodo de 48 horas de trampeo por ecosistema, se recopilaron cada 10 minutos los datos de intensidad lumínica, temperatura y humedad utilizando el equipo data logger HOBO Onset U12-012. Estos datos se expresaron en valores promedio y se muestran en la Tabla 1. Cabe destacar que algunos autores han señalado que la diversidad y abundancia de los escarabajos están condicionadas por las variables de temperatura y humedad (Morón, 2004), además de la altitud e intensidad lumínica, entre otras variables ambientales (Rangel-Acosta *et al.*, 2020; Martínez *et al.*, 2009; Lobo y Halffter, 2000). Todas

las salidas a campo a la reserva comprendieron un periodo de trabajo de siete días.

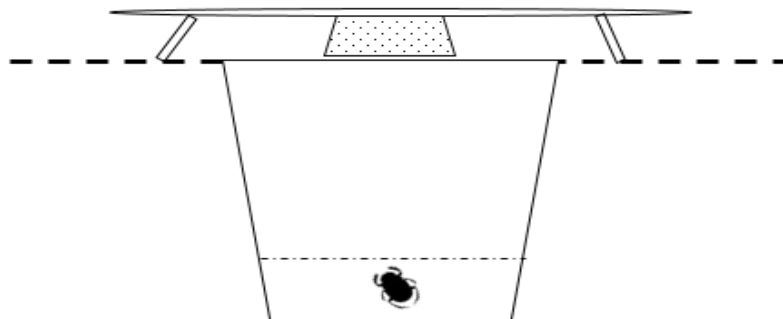


Figura 3. Representación de trampa modificada de caída *pitfall* tipo CSS (Cebo Superficie Suspendido), usada para el muestreo de coleópteros copronecrófagos (Coleoptera; Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI.

Trabajo de laboratorio.

La observación, separación y limpieza de los ejemplares se llevó a cabo mediante un microscopio estereoscópico marca *Optika italy SZM-2LED*, apoyado de agujas y pinzas de disección, cajas petrí, y alcohol al 70% (como agente limpiador y conservador). Todos los individuos colectados se depositaron en la Colección de Artrópodos del ICBIol de la UNICACH.

La determinación taxonómica de los especímenes se realizó hasta el nivel de especie, apoyado de claves especializadas como las de Capello y Halffter (2019); Delgado *et al.* (2000); Delgado y Kohlmann (2001); Kohlmann y Solís (2001); Medina y Lopera-Toro (2000); Génier (2017); Moctezuma y Halffter (2020); Moctezuma *et al.* (2020a, b). Se utilizó también literatura especializada en ecología, biogeografía, taxonomía y sistemática de escarabajos como las de Bousquets *et al.* (1996); Bousquets *et al.* (2000); Cultid *et al.* (2012); Deloya *et al.* (2016); Huerta *et al.* (2016); Kohlmann y Solís (2006); Medina *et al.* (2012); Morón (2003) y Morón (2004); Génier (2009).

La corroboración de la identificación taxonómica de los ejemplares colectados se realizó con el apoyo del experto taxonómico de la superfamilia Scarabaeoidea y subfamilia Scarabaeinae, Dr. Víctor Moctezuma, investigador del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta de la Universidad Autónoma de Tlaxcala.

Análisis de datos.

Se realizó una curva de acumulación de especies mediante el programa EstimateS *versión 9.1.0* (Colwell 2013) y el programa R (R Core Team, 2022) utilizando su interfaz 4. 1. 3. (RStudio Team, 2022). Los datos se ajustaron al modelo de Clench y se contrastaron con el estimador no paramétrico Chao 2, que considera las especies observadas en exactamente una y dos unidades de muestreo (González-Oreja *et al.*, 2010). Cabe destacar que el estimador Chao 2 es menos sesgado en muestras pequeñas (Moreno, 2001). La elección de estos dos programas se debe a la complementariedad de los datos proporcionados por los estimadores no paramétricos y mejora en expresión gráfica.

Para la riqueza de especies (S) se consideró como el número de especies de cada ecosistema. En el caso de la abundancia (n), ésta se registró como el número de individuos por cada especie dentro de cada ecosistema muestreado.

Para observar las posibles diferencias en los valores de la abundancia de especies respecto al gradiente altitudinal de los ecosistemas muestreados (BMM, BC y BTP) de la vertiente del Pacífico de la REBITRI se realizó el análisis de la varianza de una vía (ANOVA), el cual es una técnica estadística de gran utilidad cuando hay más de dos grupos a comparar o cuando se desea analizar simultáneamente el efecto de dos o más tratamientos. Sus valores de significancia de $p > 0.05$, indican que no hay diferencias significativas y valores de $p < 0.05$ indican diferencias significativas entre las variables analizadas (Dagnino. 2014).

El análisis de las posibles diferencias debido al gradiente altitudinal de los ecosistemas muestreados (BMM, BC y BTP) en los valores de riqueza de las especies de los coleópteros copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae), se realizó a través de la prueba de contraste no paramétrico de

Kruskal-Wallis, ello debido a la falta de normalidad en los valores de riqueza. Sin embargo, estos valores si tuvieron una homogeneidad de varianza, supuesto estadístico fundamental que se requiere para aplicar dicha prueba. La prueba de Kruskal-Wallis, proporciona información sobre la igualdad de medias o medianas entre tres o más poblaciones con distribución de datos no normales (López, 2013; Ramírez y Polack, 2020), cuyos valores de significancia de $p > 0.05$ indican que no hay diferencias significativas y valores de $p < 0.05$ indican diferencias significativas entre las variables analizadas (Ramírez y Polack, 2020).

Tanto para la ANOVA como para la prueba de Kruskal-Wallis, se evaluó la normalidad de datos, mediante la prueba de Shapiro y homogeneidad de varianza bajo la prueba de Levene, en donde los valores de significancia de $p > 0.05$, indican que no hay diferencias significativas y valores de $p < 0.05$ sugieren diferencias significativas (Dagnino, 2014). Todas las pruebas antes mencionadas, se realizaron mediante el programa R (R Core Team, 2022) en su interfaz *R-Studio versión 4.1.3*. (RStudio Team, 2022).

En lo que corresponde a la diversidad alfa para cada ecosistema, se analizó mediante la serie de Hill, el cual, calcula el número efectivo de especies de una muestra, cuando cada especie es ponderada por su abundancia relativa (Hill, 1973; Magurran, 1988), basadas en los tres primeros números de la serie de Hill: en donde la diversidad de orden 0 (Q_0) es conocida como la riqueza efectiva; la diversidad de orden 1 (Q_1), es el exponencial de la entropía del índice de Shannon; y la diversidad de orden 2 (Q_2), es el inverso del índice de Simpson (Jost, 2006) Esto se realizó con la paquetería *iNEXT* (Hsieh *et al.*, 2022; Chao *et al.*, 2014) dentro del programa R (R Core Team, 2022) en su interfaz *R-Studio versión 4.1.3*. (RStudio Team, 2022). En su conjunto, estos tres valores ofrecen una idea clara, tanto de la riqueza como de la dominancia y/o equidad de la comunidad (Moreno, 2001).

Para el cálculo de la diversidad beta (el grado de remplazamiento de especies a través de gradientes ambientales) entre los ecosistemas de BMM, BC y BTP, se utilizaron los índices de similitud de Morisita-Horn y el índice de Jaccard (Magurran, 1988), ya que estos expresan el grado en el que dos muestras son

semejantes por las especies presentes en ellas, por lo que son una medida inversa a la diversidad Beta, que se refiere al cambio de especies entre dos muestras (Esparza-León y Amat-García, 2007). Para estos análisis se empleó la paquetería “*fossil*” (Vavrek, 2011) del programa R (R Core Team, 2022) y su interfaz *R-Studio versión 4.1.3*. (RStudio Team, 2022).

Se calculó además el índice de complementariedad propuesto por Colwell y Coddington (1994), que se refiere al grado de disimilitud en la composición de especies entre pares de hábitats. El algoritmo de este índice es $IC = (A+B-2j) / (A+B-j)$, donde A: número de especies del área uno, B: número de especies del área dos, j: número de especies compartidas entre ambas áreas. El valor del índice varía de 0 a 1, valores cercanos al cero demuestran una mayor coincidencia del par de áreas, a diferencias de valores cercanos a uno, que permiten analizar una mayor complementariedad, por consecuencia menor especies compartidas entre ambas áreas (Márquez *et al.*, 2013). Este índice permite identificar la diversidad máxima en un número mínimo de áreas, es decir, la proporción de las especies de dos o más sitios, que puede ocurrir en uno u otro de ellos (Colwell y Coddington, 1994), lo que es muy valioso para la conservación (Scott, 1997).

Para la comparación de la fauna de escarabajos copronecrófagos de cada ambiente se efectuó el método de medias no ponderadas (UPGMA), con el modelo estadístico de Mantel, el cual expresa las contribuciones de cada especie por hábitat (Clarke y Warwick, 2001). Además, para determinar cómo las variables ambientales como la temperatura, humedad, intensidad lumínica y altitud pueden estar explicando la variación de la composición y la estructura de coleópteros copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en los tres ecosistemas (BMM, BC y BTP) del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico de la REBITRI, se realizó un análisis de correspondencia (CA), el cual es un método de análisis que representa gráficamente tablas de datos, siendo una generalización de una representación gráfica del diagrama de dispersión con relación a dos ejes de coordenadas perpendiculares: el eje horizontal, eje de las “X”, y el eje vertical, eje de las “Y” (Greenacre, 2008). Estos dos análisis se

realizaron mediante la paquetería “*vegan*” (Oksanen *et al.*, 2019) del programa R (R Core Team, 2022) y su interfaz *R-Studio versión 4.1.3*. (RStudio Team, 2022).

Finalmente, en cuanto al análisis de las especies de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) con potencial de indicadores ecológicos del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico de la REBITRI, se usó el valor del indicador (Indicator Value = IndVal), propuesto por Dufrêne y Legendre (1997). Este método consiste en una combinación de medidas de especificidad y fidelidad de hábitat (McGeoch *et al.*, 2002), que permite distinguir aquellas especies que tienen la mayor afinidad por los diferentes hábitats (González-Valdivia *et al.*, 2011). Tal como lo sugiere Tejeda-Cruz *et al.*, (2008), las especies con valor de IndVal $\geq 50\%$ (0.5) y un alto valor de significación ($p < 0.05$) fueron consideradas como especies indicadoras. Este análisis se llevó a cabo mediante la paquetería “*labdsv*” (Roberts, 2019) del programa R (R Core Team, 2022) y su interfaz *R-Studio versión 4.1.3*. (RStudio Team, 2022).

RESULTADOS.

Se colectaron un total de 1,475 escarabajos copronecrófagos correspondientes a la subfamilia Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae), distribuidos en seis géneros y 13 especies (Figura 5a-5m; Tabla 2). El género *Onthophagus* fue el de mayor riqueza (S=5). *O. chiapanecus* (Figura 5i) fue el que presentó mayor abundancia relativa con 49.15% (n=725), seguida de *Deltochilum mexicanum* (Figura 5e) con 16.47% (n=243) y *Canthidium maclevei* (Figura 5d) con 14.44% (n=213) respectivamente (Tabla 3).

Tabla 1. Georreferencia y valor promedio de variables ambientales de los ecosistemas muestreados (BTP: Bosque Tropical Perennifolio; BC: Bosque de Coníferas y BMM: Bosque Mesófilo Montaña), de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI.

Var. Ambientales	BMM	BC	BTP	Fechas de muestreo
Temperatura promedio (°C)	20.8	22.8	22.4	mar-21
	20.5	20.1	21	may-21
	17.3	17.5	19.1	jun-21
	17.6	18.4	20.1	ago-21
	15.5	15.4	17.7	oct-21
	12.2	14.9	15.8	dic-21
Humedad Relativa promedio (%)	67.5	64.4	66.4	mar-21
	86.7	88.6	91	may-21
	96.7	97.5	95.3	jun-21
	93.8	95.8	94.8	ago-21
	99.9	100	99.6	oct-21
	96.7	89.2	83	dic-21
Intensidad lumínica promedio (luxes)	3137.1	1845.7	6028.7	mar-21
	148.3	103.7	1062.5	may-21
	1290.3	800.4	467.3	jun-21
	470.2	639.2	815.3	ago-21
	36.5	5.1	25.4	oct-21
	31.7	143.1	25.5	dic-21
Altitud promedio (msnm)	2020	1818	1583	-
Coordenadas geográficas	15° 38' 58.4" N	15° 38' 5.0" N	15° 37' 46.3" N	-
	92° 48' 31.1" O	92° 48' 18.2" O	92° 48' 11.1" O	-

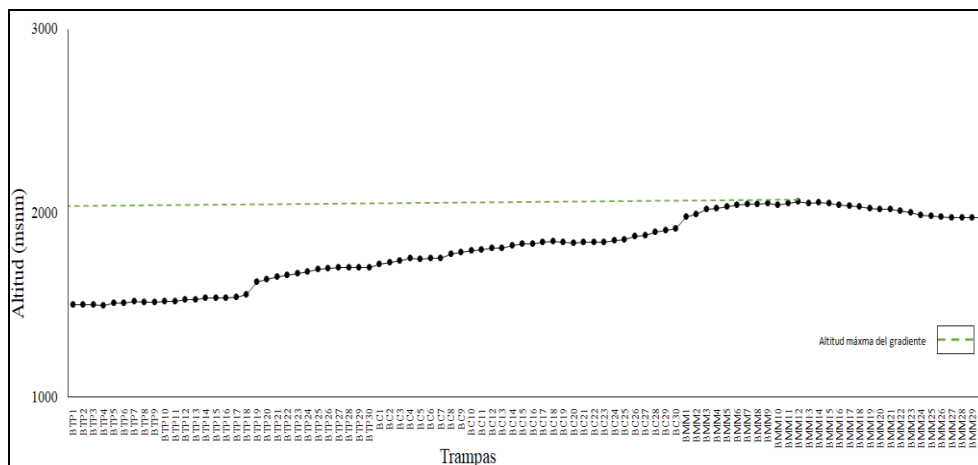


Figura 4. Gradiente altitudinal (m s.n.m.) de los sitios de muestreo, dentro de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI. BTP: Bosque tropical perennifolio, BMM: Bosque mesófilo de montaña, BC: Bosque de coníferas.

Tabla 2. Coleópteros copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI

Tribu	Género	Especie
Scarabaeini	<i>Deltochilum</i>	<i>Deltochilum mexicanum</i> Burmeister, 1848
Eurysternini	<i>Eurysternus</i>	<i>Eurysternus magnus</i> Laporte de Castelnau, 1840
Ateuchini	<i>Ateuchus</i>	<i>Ateuchus rodriguezi</i> (Preudhomme de Borre, 1886)
Phanaeini	<i>Phanaeus</i>	<i>Phanaeus endymion</i> Harold, 1863 <i>Phanaeus amethystinus</i> Harold, 1863
Coprini	<i>Canthidium</i>	<i>Canthidium andersoni</i> Kohlmann y Solis, 2006 <i>Canthidium macclevei</i> Kohlmann y Solis, 2006 <i>Canthidium hespenheidei</i> Howden y Young, 1981
Onthophagini	<i>Onthophagus</i>	<i>Onthophagus chiapanecus</i> Zunino y Halffter, 1988 <i>Onthophagus anthracinus</i> Harold, 1873 <i>Onthophagus batesi</i> Howden y Cartwright, 1963 <i>Onthophagus</i> sp 1 * <i>Onthophagus</i> sp 2 *

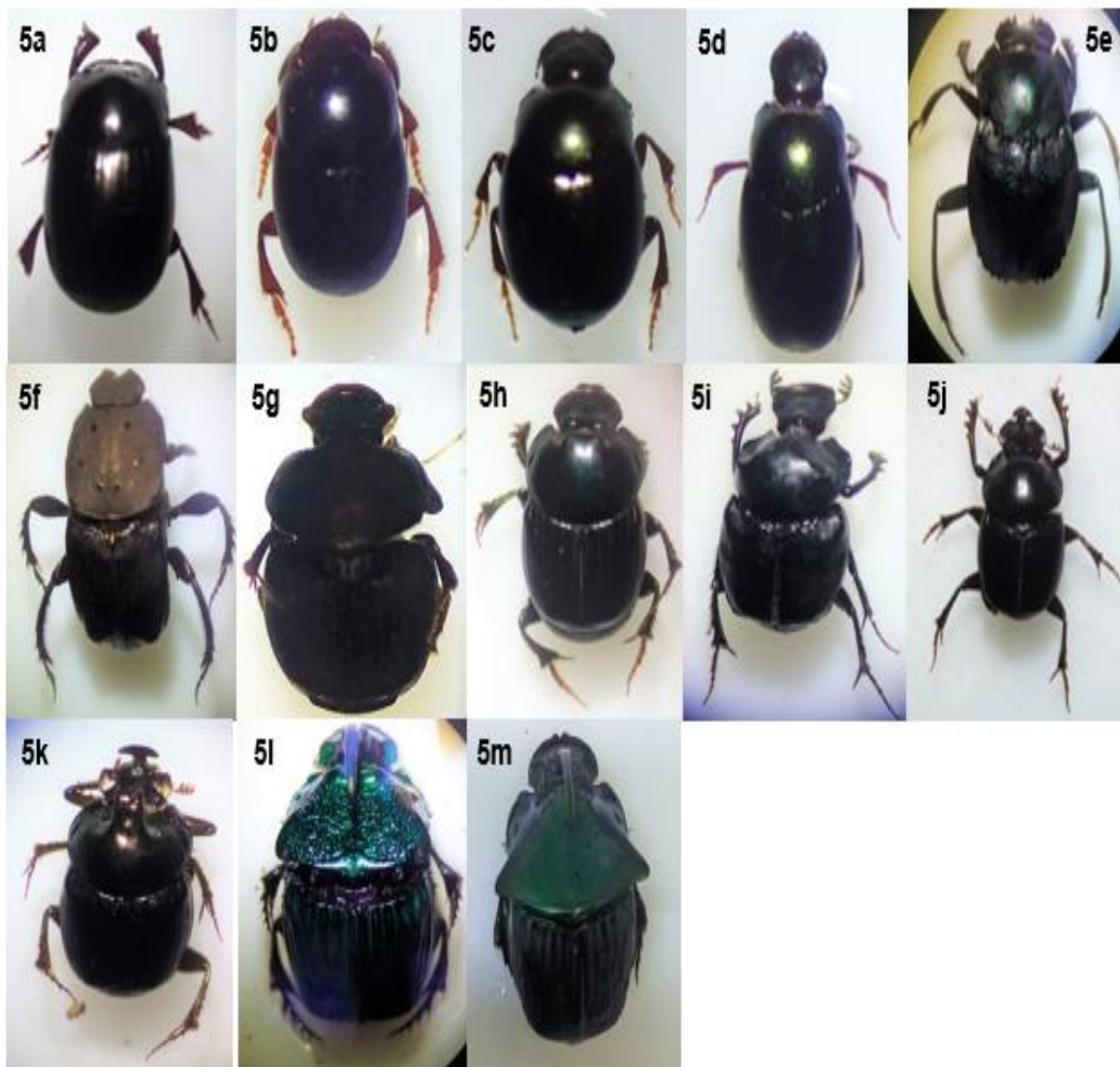


Figura 5. Escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) colectados en el gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico de la REBITRI:
 5a. *Ateuchus rodriguezii*; 5b. *Canthidium andersoni*; 5c. *C. hespenheidei*; 5d. *C. macclevei*; 5e. *Deltochilum mexicanum*; 5f. *Eurysternus magnus*; 5g. *Onthophagus anthracinus*; 5h. *O. batesi*; 5i. *O. chiapanecus*; 5j. *O. sp 1*; 5k. *O. sp 2*;
 5l. *Phanaeus amethystinus*; 5m. *P. endymion*.

Tabla 3. Abundancia real y relativa (%) de los Scarabaeinae copronecrófagos del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI.

BMM: Bosque mesófilo de montaña, BTP: Bosque tropical perennifolio, BC: Bosque de coníferas.

Especies	BMM	BC	BTP	Total
	(2020 msnm)	(1818 msnm)	(1583 msnm)	
<i>Onthophagus anthracinus</i>	0 (0%)	1 (0.3%)	0 (0%)	1 (0.07%)
<i>Onthophagus batesi</i>	0 (0%)	1 (0.3%)	0 (0%)	1 (0.07%)
<i>Phanaeus endymion</i>	0 (0%)	1 (0.3%)	0 (0%)	1 (0.07%)
<i>Ateuchus rodriguezii</i>	0 (0%)	0 (0%)	1 (0.3%)	1 (0.07%)
<i>Canthidium hespenheidei</i>	0 (0%)	1 (0.3%)	1 (0.3%)	2 (0.14%)
<i>Phanaeus amethystinus</i>	0 (0%)	2 (0.6%)	2 (0.6%)	4 (0.27%)
<i>Onthophagus sp 2</i>	0 (0%)	0 (0%)	11 (3.5%)	11 (0.75%)
<i>Eurysternus magnus</i>	1 (0.1%)	26 (7.6%)	32 (10.1%)	59 (4.00%)
<i>Canthidium andersoni</i>	47 (5.8%)	18 (5.3%)	4 (1.3%)	69 (4.68%)
<i>Onthophagus sp 1</i>	0 (0%)	1 (0.3%)	144 (45.3%)	145 (9.83%)
<i>Canthidium macclevei</i>	1 (0.1%)	144 (42.1%)	68 (21.4%)	213 (14.44%)
<i>Deltochilum mexicanum</i>	49 (6.0%)	139 (40.6%)	55 (17.3%)	243 (16.47%)
<i>Onthophagus chiapanecus</i>	716 (88.0%)	9 (2.6%)	0 (0%)	725 (49.15%)
TOTAL	814 (55.19%)	343 (23.25%)	318 (21.56%)	1475 (100%)

El comportamiento de los valores de abundancia (n) y riqueza de especies (S) de los Scarabaeinae colectados en el periodo de marzo de 2021 a diciembre de 2021 (Figura 6), demostró que tanto la mayor abundancia como riqueza de especie ocurre en el periodo de junio a octubre del 2021, siendo el mes de agosto el que tuvo la mayor abundancia (n=598) y riqueza de especies (S=11).

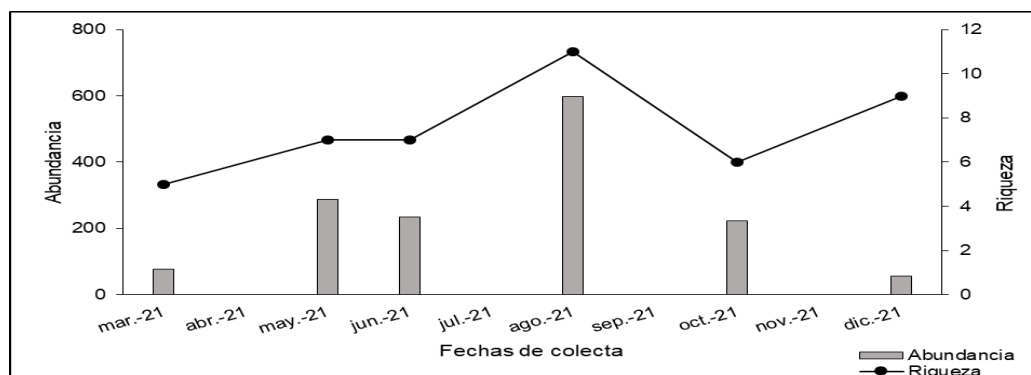


Figura 6. Comportamiento de la abundancia y riqueza de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) en el periodo de muestreo de marzo a diciembre de 2021.

La curva de acumulación de especies evidencia un crecimiento constante, esto sugiere que se debe incrementar el esfuerzo de muestreo para llegar a la asíntota, lo cual tiene una relación con lo expresado con el estimador Chao 2, donde se espera poder llegar a más especies colectadas (entre 15 a 16 especies) dentro del gradiente altitudinal que abarca el BMM, BC y BTP de la vertiente del Pacífico de “El Triunfo” (Figura 7).

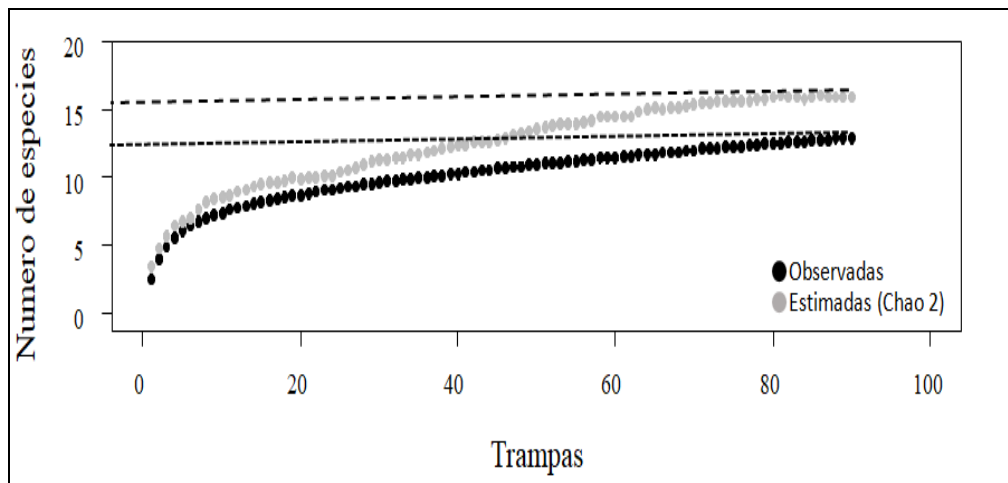


Figura 7. Curva de acumulación de especies de los Scarabaeinae copronecrófagos del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI. Línea guion = especies estimadas bajo Chao 2. Línea punteada= especies observadas.

En el caso del Bosque Mesófilo de Montaña, el cual tiene la mayor altitud (rango altitudinal de 1,972–2,061 m s.n.m. con un promedio de 2,020 m s.n.m.), se obtuvieron 814 individuos (55.19%) respecto al total colectado, incluidos en cuatro géneros y cinco especies (Figura 8), en donde el género *Onthophagus* fue el más abundante y *Onthophagus chiapanecus* es la especie que presentó mayor abundancia relativa con 88.0% (n=716). En este mismo ecosistema *Eurysternus magnus* junto con *Canthidium macclevei* fueron las menos abundantes (n=1 respectivamente; tabla 3).

En el Bosque de Coníferas con una altitud intermedia dentro del gradiente (1,723-1,915 m s.n.m. con un promedio de 1,818 m s.n.m.), se registraron 343 individuos (23.25%) del total colectado, correspondientes a cinco géneros y 11

especies (Figura 8). El género *Canthidium* fue el más abundante, con la especie *Canthidium macclevei* como la de mayor abundancia relativa con 42.1% (n= 144), seguida de *Deltochilum mexicanum* con 40.6% (n=139). En este bosque las especies de *O. anthracinus*, *O. batesi*, *Onthophagus sp 1* (morfoespecie) y *Phanaeus endymion* fueron representadas con un solo individuo.

El Bosque Tropical Perennifolio con la altitud más baja (altitud de 1,501-1,702 m s.n.m. con un promedio de 1,583 m s.n.m.) registró 318 individuos (21.56%) de Scarabaeinae respecto al total colectado, repartidos en seis géneros y nueve especies (Figura 8). El género *Onthophagus* fue el que presentó mayor abundancia. Dentro del BTP Una especie no identificada de *Onthophagus (sp 1)* fue las de mayor abundancia relativa 45.3% (n=144), seguido de *C. macclevei* con 21.4% (n=68). Las especies *Canthidium hespenheidei* y *Ateuchus rodriguezii* son representadas con un solo individuo en este tipo de bosque. La especie no identificada de *Onthophagus* denominada *sp 2* fue exclusiva del BTP con 11 individuos (3.5%; tres machos y ocho hembras), que junto con *Onthophagus sp 1* es posible que sean dos nuevas especies para la ciencia (Figura 5j y 5k).

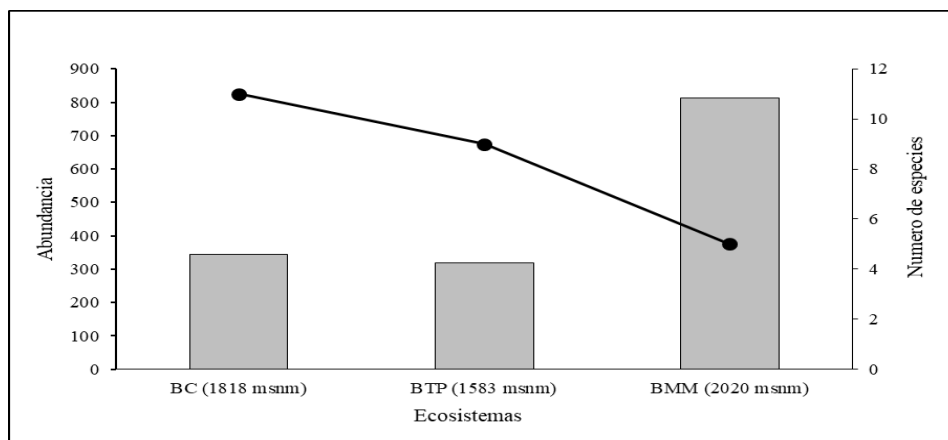


Figura 8. Abundancia y riqueza de los Scarabaeinae copronecrófagos en los tres ecosistemas del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI.

En relación con las variables de riqueza y altitud de los ecosistemas muestreados (BMM, BC y BTP), no se encontró diferencias significativas por medio de la prueba de Kruskal-Wallis (H (2): 1.0488, $p = 0.5919$; Figura 9).

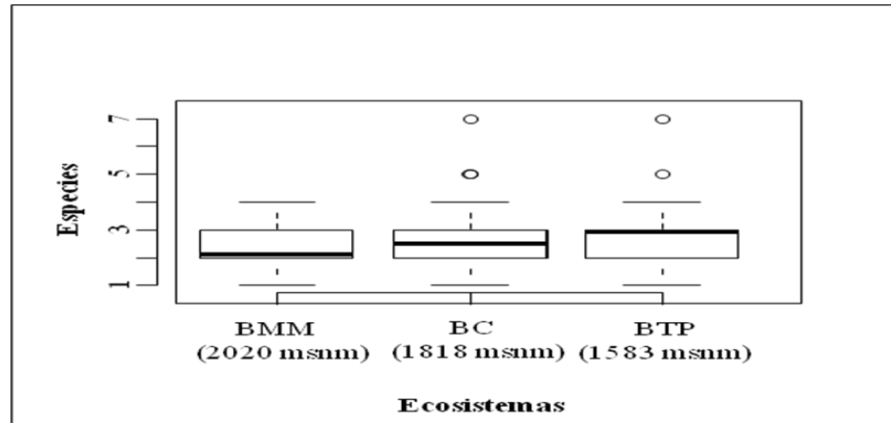


Figura 9. Categorización de la variable riqueza de especies de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae), según la prueba de Kruskal Wallis en los tres ecosistemas del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI.

En el caso de la abundancia y la altitud, y tomando en cuenta la prueba ANOVA, si se encontraron diferencias significativas entre estas variables ($p = 6.74e-06$; Figura 10). Bajo la prueba de Tukey, las diferencias entre la variable altitud de los ecosistemas y la abundancia de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) se observaron en BMM-BC ($p = 0.0000447$) y BTP-BMM ($p = 0.0000671$), no así en la relación BTP-BC ($p = 0.9937385$).

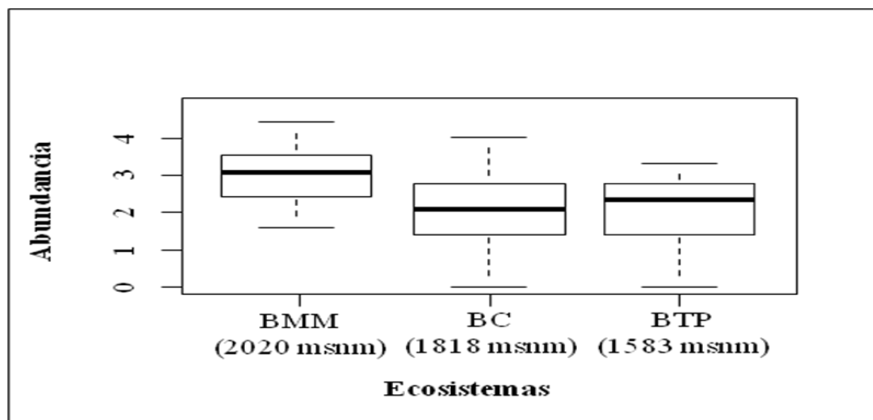


Figura 10. Categorización de la variable abundancia de especies de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae), según la prueba de ANOVA de una vía, en los tres ecosistemas del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI.

Referente a la diversidad alfa y basados en los números de Hill, se obtuvo que la mayor diversidad de orden cero (Q_0) se observó en el BC, seguido del BTP y BMM, para la diversidad del orden 1 (Q_1) y orden 2 (Q_2) el BTP fue el ecosistema con mayor diversidad, seguido del BC y BMM respectivamente (Tabla 4 y Figura 11).

Tabla 4. Diversidad en números de Hill (Q_0 , Q_1 y Q_2) de los Scarabaeinae copronecrófagos en los tres ecosistemas del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI.

Ecosistemas	Números de Hill		
	Q_0	Q_1	Q_2
BMM (2020 msnm)	5	1.589	1.281
BC (1818 msnm)	11	3.637	2.859
BTP (1583 msnm)	9	4.318	3.422

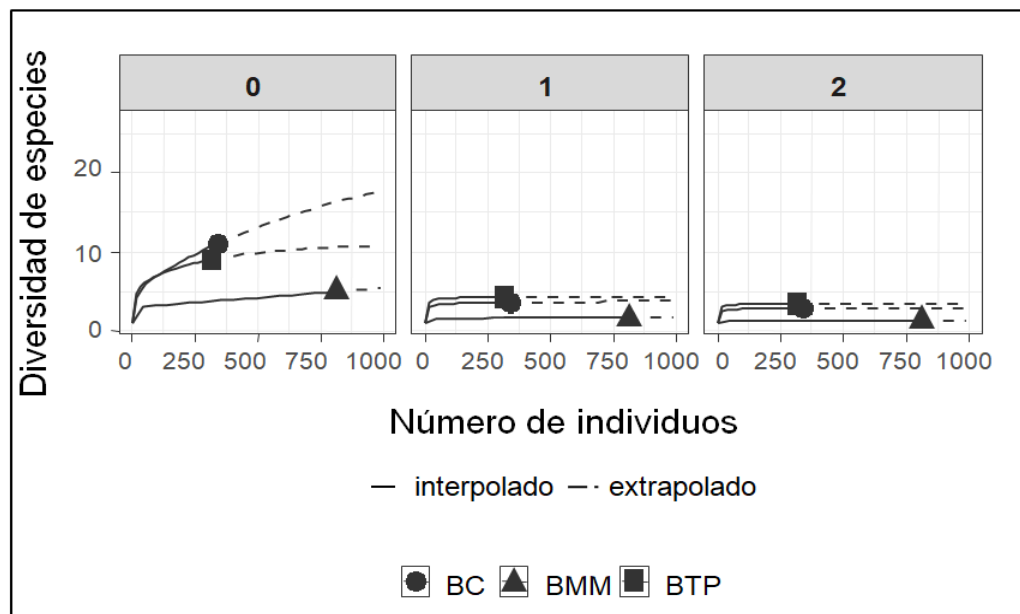


Figura 11. Curva de interpolación y extrapolación de los números de Hill (Q_0 , Q_1 y Q_2) de los Scarabaeinae copronecrófagos en los tres ecosistemas del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI.

En cuanto a los valores obtenidos de similitud entre los tres ecosistemas, se encontró que la mayor similitud se encuentra entre el BC y BTP, seguida de la relación entre el BMM y BC, y BMM con BTP respectivamente (Tabla 5).

Tabla 5. Valores de similaridad de los Scarabaeinae copronecrófagos en los tres ecosistemas del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI.

Índices de similaridad	Ecosistemas		
	BMM-BC	BMM-BTP	BC-BTP
Morisita horn	0.090	0.021	0.528
Jaccard	0.455	0.400	0.538

Los ecosistemas que demostraron mayor complementariedad (IC=0.6) fueron BMM con el BTP, compartiendo cuatro especies, en esta relación el BMM no presenta especies exclusivas, mientras que *Ataechus rodriguezi*, y *Onthophagus sp 2* únicamente se colectaron en el BTP. El valor medio de complementariedad (IC=0.545) se evidenció en la relación del BMM y BC con cinco especies compartidas, siendo las especies *Onthophagus anthracinus*, *Onthophagus batesi* y *Phanaeus endymion* exclusivas del BC. Finalmente, los ecosistemas más similares con siete especies compartidas y con menor índice de complementariedad (IC=0.462) fueron el BC-BTP (Tabla 6).

Tabla 6. Análisis de complementariedad entre los tres ecosistemas del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI (Los valores entre paréntesis corresponden al número de especies compartidas entre ecosistemas).

	Ecosistemas		
	BMM (2020 msnm)	BC (1818 msnm)	BTP (1583 msnm)
BMM	-	(5)	(4)
BC	0.545	-	(7)
BTP	0.6	0.462	-

El algoritmo de UPGMA junto con la obtención del modelo estadístico de Mantel arrojaron una K=2, agrupando los datos de abundancia y riqueza de los

escarabajos copronecrófagos (Coleoptera. Scarabaeidae: Scarabaeinae) de los ecosistemas de BMM, BC y BTP que componen al gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico de la REBITRI en dos grupos (Figura 12). El primer grupo está compuesto únicamente por el BMM, el segundo grupo lo compone el BC y el BTP. Aunado a esto, se obtuvo una correlación cofenética de 0.999, aceptando el análisis realizado.

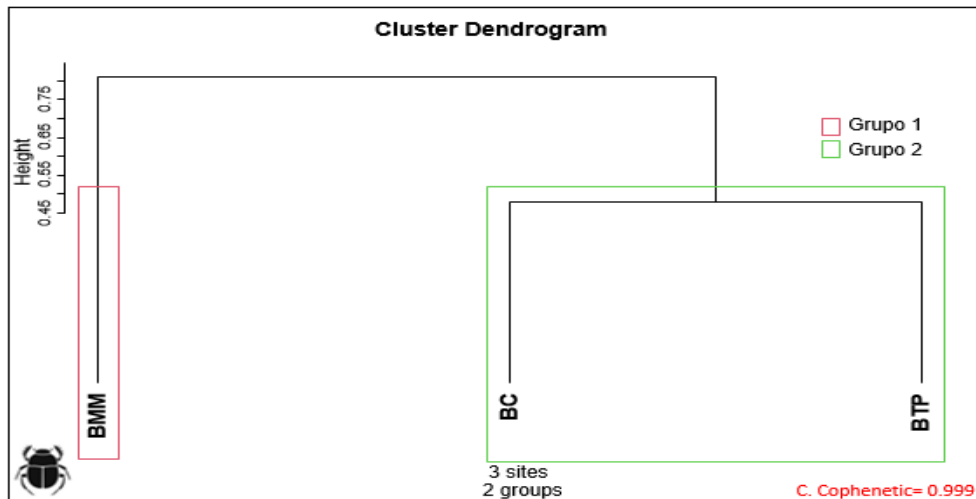


Figura 12. Dendrograma de los Scarabaeinae copronecrófagos del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI.

En el caso de influencia de las variables ambientales (temperatura, humedad, intensidad lumínica y altitud) en la diversidad de las especies de coleópteros copronecrófagos en los tres ecosistemas (BMM, BC y BTP) del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico de la REBITRI, de manera general el análisis de correlación evidenció una baja influencia de las variables ambientales estudiadas en la diversidad de las especies de Scarabaeinae (Figura 13). En relación con la humedad relativa (HR) y la altitud (Alt), se observa una relación en las especies *C. andersoni* y *O. chiapanecus*, lo que provoca una mayor abundancia de estas especies en el BMM (ver Tabla 3). Por otro lado, en *E. magnus* se observa una relación con temperaturas altas (Temp), lo que se traduce en una mayor abundancia en el BTP, y menor abundancia en el BC, con un individuo en el BMM. Sin embargo, la temperatura presentó una relación mucho

menor con *C. hespenheidei* y *P. amethystinus*, que presentaron valores idénticos de abundancia tanto en el BTP como en el BC (ver Tabla 3).

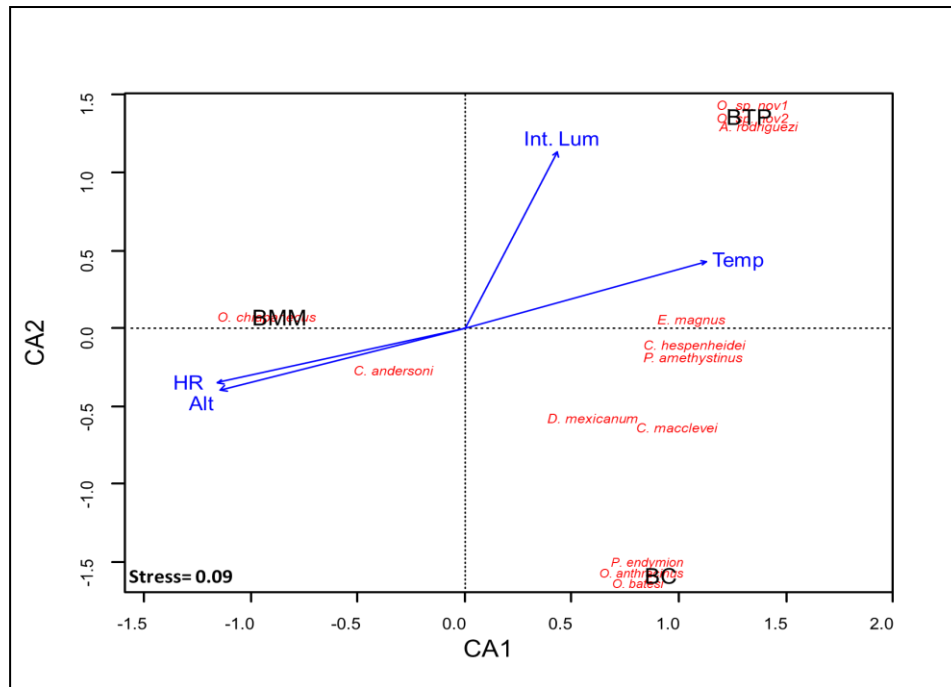


Figura 13. Análisis de Correspondencia (CA) de las variables ambientales y especies de Scarabaeidae copronecrófaos de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI.

Se obtuvo que de las 13 especies totales de coleópteros copronecrófaos presentes en los tres ecosistemas dentro del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico de la REBITRI, solo cuatro especies cumplieron con los valores necesarios del IndVal y significancia para ser catalogadas como especies indicadoras (Tabla 7).

En este contexto, en el caso de *E. magnus* y *C. andersoni*, el IndVal los catalogó como especies indicadoras, ambos distribuyéndose en todo el gradiente altitudinal, desde la altitud más baja registrada de 1,501 m hasta la mayor altitud de 2,061 m, Por otro lado, *O. chiapanecus*, de acuerdo al resultado del IndVal, fue considerada como una especie indicadora, con distribución en altitudes que van de aproximadamente los 1,833 m a 2,061 m, en donde se encuentran presentes el BC y el BMM. En contraste *O. sp 1* el IndVal lo clasificó como una especie

indicadora, con una distribución dentro del gradiente altitudinal, de aproximadamente 1,501 m a 1,833 m, en donde predominan el BTP y el BC en la vertiente del Pacífico de la REBITRI.

Tabla 7. Valor del indicador (IndVal) de las especies de Scarabaeinae copronecrófagos del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI.

Especies	Grupo	Indval	Valor p	freq	Ecosistemas
<i>Eurysternus magnus</i>	1	0.890	0.0001	17	BMM-BC-BTP
<i>Onthophagus chiapanecus</i>	4	0.607	0.0001	37	BMM-BC
<i>Onthophagus sp 1</i>	5	0.611	0.0034	20	BC-BTP
<i>Canthidium andersoni</i>	7	0.782	0.0002	32	BMM-BC-BTP

DISCUSIÓN.

La subfamilia Scarabaeinae cuenta con aproximadamente 292 especies registradas en México (Darling y Génier, 2018; Gasca-Álvarez *et al.*, 2018; Mora-Aguilar y Delgado, 2018; Sánchez-Hernández y Gómez, 2018; Sánchez-Huerta *et al.*, 2018; Halffter *et al.*, 2019; Joaqui *et al.*, 2019; Moctezuma *et al.*, 2019a, b; Sánchez-Hernández *et al.*, 2019; INECOL y FMCN, 2022). En el caso de Chiapas, se registran 121 especies de Scarabaeinae (Sánchez-Hernández *et al.*, 2019), lo cual pone de manifiesto que es uno de los estados con mayor diversidad y predominancia de esta subfamilia de escarabajo copronecrófagos a nivel nacional (INECOL y FMCN, 2022).

A pesar de que la riqueza de especies obtenida en este estudio puede parecer baja, es consistente con lo registrado en trabajos previos en ecosistemas templados similares dentro la reserva “El Triunfo”. Por ejemplo, Chávez (2008) encontró ocho especies de Scarabaeinae asociados a las excretas del tapir centroamericano (*Tapirella bairdii*) dentro del polígono uno de la REBITRI, mientras que Araujo-Gutiérrez (2012) encontró seis especies coprófagas de Scarabaeinae en un BMM maduro y dos BMM con distinto grado de sucesión ecológica en el mismo polígono uno de “El Triunfo”. Por lo tanto, la confirmación de 13 especies reportadas en este estudio representa el 10.74% a nivel estatal y es el mayor registro de Scarabaeinae hasta el momento del polígono uno de la REBITRI, específicamente de la vertiente del Pacífico.

Además, en el BMM del volcán Tacaná se han registrado siete especies de Scarabaeinae necrófagas (Cancino-López, 2012; Chamé-Vázquez *et al.*, 2012; Cancino-López *et al.*, 2014). En términos generales, se ha calculado una riqueza de 13 especies de Scarabaeinae en los BMM de Chiapas (Thomas, 1993). En estados como Veracruz, se han reportado entre seis y 20 especies de Scarabaeinae necrófagas en distintos BMM y BTP (Deloya y Morón, 1998; Arellano *et al.*, 2005; Deloya *et al.*, 2007; Huerta *et al.*, 2016).

La mayor abundancia y riqueza de especie de Scarabaeinae se observó durante el periodo de junio a octubre del 2021, con un repunte en el mes de agosto (n=598; S=11). Esta tendencia coincide con el periodo de lluvias

abundantes de la REBITRI, que se extiende de julio a octubre (Enríquez *et al.*, 2019). Esto demuestra que las variables ambientales como, la temperatura y humedad influyen en la diversidad de escarabajos. Durante el verano, en climas templado y húmedos como el de la REBITRI, es común que se produzca un aumento en la riqueza y abundancia de especies (Morón, 2004).

Aunque la curva de acumulación de especies sugiere que se necesita un esfuerzo mayor para alcanzar la asíntota, el número de especies de Scarabaeinae (S=13) observados a lo largo del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico de “El Triunfo”, en términos discretos, está cerca de los estimados (entre 15 a 16 especies) según el estimador no paramétrico Chao 2. Esto representa entre el 81.3% y el 86.7% de las especies esperadas, lo que demuestra la confiabilidad del muestreo y la efectividad de los cebos utilizados (excreta humana y pescado de río), que en otros trabajos han producido resultados similares (Bustos-Gómez y Lopera, 2003; Cancino *et al.*, 2014; Velázquez-López *et al.*, 2019). Cabe señalar que cuando el inventario está casi completo, las diferencias en las estimas asíntóticas de especies que ofrecen los distintos modelos pueden ser pequeñas. Sin embargo, cuando la calidad del inventario o del muestreo es inferior, quedan muchas más especies a añadir a la lista, lo que da lugar a diferencias notables (González-Oreja *et al.*, 2010).

El sendero “Costa”, donde se llevó a cabo el muestreo, se encuentra en la vertiente del Pacífico del polígono uno de “El Triunfo”. Este sendero presenta muchas curvas y barrancos, por lo que algunas trampas podrían tener una distancia menor a los 50 m necesarios en línea recta (Larsen y Forsyth, 2005), lo que pudo provocar interferencia odorífica, y disminuir el número de especies colectadas.

Se recomienda modificar la distancia entre trampas *pitfall* cebadas en futuros muestreos, aumentando a 100 m o incluso hasta los 150 m. Esto minimizará de manera más efectiva la interferencia odorífica entre trampas, ya que las especies de Scarabaeinae presentan conjuntos diferentes de rasgos ecológicos, que pueden afectar su capacidad de dispersión, y esto puede variar dependiendo de

las condiciones ambientales del área de muestreo (Da Silva y Medina, 2015; Mora-Aguilar *et al.*, 2023).

Las tres especies más abundantes que se encontraron en el gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, fueron *Onthophagus chiapanecus* (n=725, n_r=49.15%), *Deltochilum mexicanum* (n=243, n_r=16.47%) y *Canthidium macclevei* (n=213, n_r=14.44%). En el caso de *O. chiapanecus* también fue la especie más abundante en el BMM (n=716, n_r= 88 %), lo cual se debe a su estrecha relación con los bosques tropicales templado-húmedos del estado de Chiapas (Moctezuma y Halffter, 2020; Morón, 2003; Zunino y Halffter, 1988). Esta especie puede ser utilizada como un bioindicador de sucesión ecológica del BMM (Araujo-Gutiérrez, 2012).

Dado que *D. mexicanum* tuvo una alta abundancia en los tres ecosistemas (n=49 en BMM, n=139 en BC y n=55 en BTP) del gradiente altitudinal (entre 1,583 – 2,020 m de altitud promedio) y es capaz de aprovechar más de un recurso alimenticio (carroña y estiércol), se considera una especie dominante. Además, su distribución altitudinal coincide con los bosques de clima templado-húmedos de México, que van desde los 1,023 – 2,540 m (Morón y Terrón, 1984; Medina *et al.*, 2012).

La alta abundancia de *C. macclevei* se debe principalmente, al gran número de individuos colectados en el BC (n=144, n_r=42.1%) con una altitud intermedia (promedio: 1,818 m) y BTP (n=68, n_r=21.4%) con la altitud más baja del gradiente (promedio: 1,583 m). Además, aunque solo se encontró un individuo (n_r=0.1%) en BMM - el ecosistema de mayor altitud del gradiente (promedio: 2,020 m) -, este fenómeno pudo deberse a un efecto de borde entre el BC con el BMM como ecosistemas adyacentes en el sendero "Costa" lo que afectó la composición en el número de especies y la abundancia de los ambientes (Wilson y Díaz, 2001).

Según Kohlmann y Solís (2006), *C. macclevei* tiene rangos de distribución entre los 80 m y 1980 m, y se encuentra en bosque tropical subperennifolio y perennifolio, donde se alimenta tanto de heces como de carroña. Aunque *C. andersoni*, no es muy abundante, estuvo presente en todo el gradiente altitudinal (ver tabla 3). Esto concuerda con su distribución de origen, ya que fue descubierta

por primera vez en Motozintla, Chiapas, en la vertiente del Pacífico de la Sierra Madre de Chiapas (Kohlmann y Solís, 2006; Favila *et al.*, 2017). Este registro significa una ampliación de su distribución y un nuevo registro para la REBITRI.

En el BTP, que cuenta con la altitud más baja del gradiente, se registró a *Onthophagus sp1* como la especie más abundante en las copro como las necrotrampas (n=144, n_r=45.3%). Aunque también se encontró un ejemplar en la trampa 15, ubicada a mitad del trayecto del BC, es posible inferir un efecto de borde entre el BTP y el BC, ya que son ecosistemas adyacentes que se mezclan a manera de ecotono en ciertos tramos del gradiente. Si se descartará este único individuo, *Onthophagus sp1* sería una especie exclusiva del bosque tropical perennifolio. Junto con *Onthophagus sp2* (n=11, n_r=3.5%), que es verdaderamente exclusiva de este ecosistema boscoso, registrándose hasta ahora en intervalos de altitudes de entre los 1,583 m – 1,818 m, de la vertiente del Pacífico de la zona núcleo del polígono uno de la REBITRI. Estas especies de acuerdo a las revisiones taxonómicas, podrían considerarse como especies nuevas para la ciencia, ya que sus características morfológicas las separan de las demás especies del género *Onthophagus* ya descritas en América, México y a nivel regional (Comentarios personales Moctezuma. 2022).

Tanto *Canthidium hespenheidei* como *Ateuchus rodriguezi* fueron representados por un solo individuo en el BTP, lo cual refleja su limitado rango de distribución altitudinal en México. En el caso de *C. hespenheidei*, su distribución abarca desde los 160 a los 1,475 m en los bosques tropicales lluviosos de Chiapas, Oaxaca y Veracruz (Kohlmann y Solís, 2006). Por otro lado, *A. rodriguezi* se encuentra en zonas bajas con un rango altitudinal que va desde los 100 hasta los 1,459 m a lo largo de la costa del Pacífico, desde Sinaloa hasta el sureste de México, Centroamérica y Venezuela (Kohlmann, 1996; Cancino-López, 2012; Cancino-López *et al.*, 2014).

Phanaeus endymion, *Onthophagus anthracinus*, *Onthophagus batesi*, y *Onthophagus sp 1*, son los Scarabaeinae representados por un solo individuo en el BC. En cuanto a *P. endymion* pertenece a un linaje de especies copronecrófagas que se encuentran en bosques húmedos y tienen una

distribuidos desde México a Ecuador (Edmonds, 1994; Edmonds & Zidek, 2010; Lizardo *et al.*, 2017; Moctezuma & Halffter, 2021). Esta especie fue registrada en la trampa tres del BC a una altitud de 1,742 m, lo cual concuerda con lo mencionado por Morón (2003) y Cancino-López *et al.* (2014), ya que se distribuye en los bosques neotropicales de Chiapas, Quintana Roo, Yucatán, Oaxaca y algunas poblaciones en Jalisco, desde el nivel del mar hasta los 2,000 m de altitud.

En el caso de los *O. anthracinus* y *O. batesi*, que fueron capturados en excremento, su distribución se extiende desde Norteamérica hasta Sudamérica. En México, específicamente en la Zona de Transición Mexicana, se encuentran presentes en las zonas bajas y, aunque son raros, también pueden penetrar en los bosques tropicales templado-húmedos (Zunino y Halffter, 1997; Capello y Halffter, 2019). La preferencia de estas especies por sitios abiertos (Cancino-López *et al.*, 2014), puede haber influido en la presencia de un solo ejemplar en el BC, que si se compara con el BMM, este individuo presenta una mayor exposición a la radiación solar en el sotobosque, debido a que el BC cuenta con una comunidad vegetal más abierta dentro del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI. El rango altitudinal de estas especies comprende entre los 1,000 y 2,000 m (Kohlmann y Solís, 2001).

Se encontraron diferencias significativas en la abundancia de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en los ecosistemas (BMM, BC y BTP) del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico de la REBITRI (Figura 9). A diferencia de la abundancia, en la riqueza de especies, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas, lo que indica una distribución equitativa de especies y el impacto de los Scarabaeinae dominantes (*O. chiapanecus*, *D. mexicanum* y *C. maclevei*) en este gradiente altitudinal (ver Tabla 3 y Figura 10). Es probable que las características específicas de cada tipo de bosque, tales como los factores microclimáticos y ecológicos (cobertura vegetal, temperatura, humedad relativa, tipo de suelo, relieve topográfico y diferencias locales de la altitud), influyan en la distribución regional y local de los Scarabaeinae (Lumaret, 1978; Navarrete-Heredia, 2001). Estos factores

determinan la abundancia y dominancia de los escarabeinos, y a la vez influye en los demás animales, de los cuales estos escarabajos dependen de sus excretas o cadáveres para su alimentación o reproducción (Halffter y Edmonds, 1982; Hill, 1996; Castellanos *et al.*, 1999; Medina *et al.*, 2002).

En el caso de la diversidad alfa se observó que el ecosistema de BC, con una altitud intermedia dentro del gradiente (promedio de 1,818 m), obtuvo el valor más alto en riqueza de especies ($Q_0= 11$), seguido del BTP ($Q_0= 9$), y el BMM ($Q_0= 5$) respectivamente. Estos ecosistemas albergan el 100% de las especies de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) del BMM, y el 63 % de especies del BTP. Esta variación se debe al hecho de que el número de especies de escarabajos copronecrófagos disminuye y la estructura de la comunidad sufre modificaciones a medida que aumenta la altitud (Botina y Castillo, 2012; Deloya *et al.*, 2007; Esparza-León y Amat-García, 2007; Lobo y Halffter, 2000; Martín-Piera y Lobo, 1993).

Referente a los valores de los dos últimos números de Hill (Q_1 y Q_2), el BTP con la altitud más baja del gradiente (promedio de 1,583 m), fue el que presentó los mejores resultados ($Q_1= 4.318$ $Q_2= 3.422$; ver Tabla 4 y Figura 11). Estos resultados coinciden con lo mencionado por Lobo y Halffter (2000), quienes indican que los Scarabaeinae dominan en las tierras bajas con mayor humedad y elevada temperatura, a diferencia de otras subfamilias de copronecrófagos (Aphodiinae y Geotrupinae) que dominan las altitudes altas.

La diversidad beta obtenida de acuerdo a la cuantificación de similitudes (Morisita Horn y Jaccard) entre los tres ecosistemas del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico de la REBITRI indica que los ecosistemas de mediana y más baja altitud como el BC y el BTP, comparten un mayor número de especies de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). Sin embargo, las relaciones entre el BMM-BC y BMM-BTP obtenidas en la tabla 5 muestran resultados cercanos a cero, lo que indica una mayor inequidad de especies entre estos sitios o ecosistemas (Esparza-León y Amat-García, 2007).

Lo descrito previamente, se fortalece con los valores encontrados en el análisis de complementariedad. En esta parte el BC y BTP presentan la menor

complementariedad, pero comparten un mayor número de especies de Scarabaeinae (ver Tabla 6). Estos resultados coinciden con el modelo de colonización vertical, el cual postula que la fauna Scarabaeoidea de alta montaña está compuesta por un número menor de especies relacionadas filogenéticamente respecto con aquellas que habitan en altitudes más bajas (Lobo y Halffter, 2000; Escobar *et al.*, 2006). La subfamilia Scarabaeinae, como grupo monofilético, compuesto principalmente de especies adaptadas al calor, puede encontrar dificultades en la colonización vertical de estos ambientes montañosos debido a que los linajes distribuidos en bajas altitudes tienen una presencia limitada en ellos (Lobo y Halffter, 2000).

Lo evidenciado por el UPGMA (ver Figura 12) indica que, dentro del gradiente altitudinal, el primer grupo conformado solo por el BMM alberga especies de Scarabaeinae, claramente restringidas a altitudes superiores a los 1,800 m. Un ejemplo notable es *O. chiapanecus*, una especie dominante en este ecosistema y con una mayor abundancia en todo el gradiente altitudinal (n= 716). Esta especie endémica, tiene una distribución restringida, se distribuye endémicamente en las montañas de Los Altos y Sierra Madre de Chiapas y está adaptada a hábitos copronecrófagos, explotando los recursos disponibles en el bosque mesófilo de la montaña de la REBITRI (Moctezuma y Halffter, 2021; Moctezuma y Halffter, 2020; Pulido y Zunino, 2007; Zunino y Halffter, 1988).

Como parte del segundo grupo obtenido del UPGMA, compuesta por el BC y el BTP, se observó una mayor similitud y recambio de especies entre las altitudes de 1,500 a 1,800 m. Esto se debe a las características ambientales y a la limitada separación entre estos dos ecosistemas, lo cual resulta en la agrupación de especies dominantes de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). Algunos ejemplos de estas especies son *C. macclevei*, que se distribuye desde altitudes bajas de 80 m hasta 1,980 m (Kohlmann y Solís, 2006), *E. magnus*, en altitudes bajas a medianas (Creedy y Mann, 2012; Génier, 2009), y *D. mexicanum*, que habita en rangos altitudinales mayores de 1,000 m a 2,500 m en climas templados y húmedos de México (Morón y Terrón, 1984; Medina *et al.*, 2012).

Las condiciones ambientales han tenido influencia en la distribución, abundancia y riqueza de las especies de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) a lo largo del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico de la Reserva de la Biosfera El Triunfo. En este sentido las variables ambientales como la altitud, temperatura, humedad relativa e intensidad lumínica, tomadas en cuenta en este manuscrito, han sido utilizadas en diversos estudios, en donde concluyen que las fluctuaciones en estas variables ambientales, impactan directamente tanto en la riqueza y abundancia en los Scarabaeinae (Mora-Aguilar *et al.*, 2023; Lobo y Halffter, 2020; Rangel-Acosta *et al.*, 2020; Martínez *et al.*, 2009; Da Silva y Hernández, 2015).

Se encontró que variables ambientales como la humedad relativa y la altitud guardaron una mejor correspondencia con *O. chiapanecus* mientras que en menor medida con *C. andersoni*. En este contexto, la especie endémica de Chiapas, *O. chiapanecus*, se distribuyó desde los 1,800 m, en el que se encuentra el borde del BMM con el BC. Su máxima abundancia se observó en altitudes por encima de los 1,900 m, donde el BMM muestra todo su esplendor y la humedad relativa se incrementa según lo documentado por Rzedowski (2006), Estos hallazgos coinciden con la investigación de Araujo-Gutiérrez (2012), quien encontró que *O. chiapanecus* es la especie mejor representada en un gradiente sucesional de BMM del polígono uno de la REBITRI.

En el análisis de correspondencia realizado, se encontró que *C. andersoni* tiene una correspondencia menor con la variable de altitud y humedad relativa. Esto sugiere que este escarabajo podría tener la capacidad de adaptarse a diferentes rangos altitudinales con cambios en la humedad relativa. Anteriormente, se había registrado únicamente en el BMM de Motozintla a una altitud de 2,000 metros, según la descripción de Kohlmann y Solís (2006). Sin embargo, los resultados obtenidos en este estudio amplían su distribución altitudinal a rangos de 1,500 m a mayores de 2,000 m.

E. magnus es un escarabajo de la subfamilia Scarabaeinae que según Creedy y Mann (2012) tiene afinidades forestales en México y Centroamérica, y se encuentra en un rango altitudinal que va desde 500 m hasta los 3,000 m (Génier,

2009). Los resultados obtenidos en el presente estudio confirman los rangos altitudinales de distribución, de *E. magnus* y demuestran que aunque no es una especie muy abundante (INECOL y FMCN, 2022), puede encontrarse en zonas donde la incidencia solar en el sotobosque es mayor, debido a una menor cobertura vegetal. Esto resulta en un aumento de la temperatura, que a su vez fue la variable ambiental que obtuvo una mejor correspondencia en sus valores altos.

Por otro lado, a pesar de mostrar una correspondencia menor en comparación con la temperatura, las especies *C. hespenheidei* y *P. amethystinus* también demostraron cierta afinidad con los valores altos de temperatura. Esto sugiere que estas especies tienen la capacidad de encontrar alimento, reproducirse y llevar a cabo otros procesos biológicos en ambientes templados y calurosos, como los que se encuentran en el BC y el BTP (INECOL y FMCN, 2022; Kohlmann y Solís 2006).

De acuerdo con los resultados obtenidos en el análisis del indicador, se encontró que de las 13 especies de Scarabaeinae recolectadas, *E. magnus*, *O. chiapanecus*, *O. sp 1* y *C. andersoni* son las especies indicadoras presentes en este estudio (ver Tabla 7). Estas especies no son exclusivas de un ecosistema, pero mostraron afinidad con los rangos altitudinales de los 1,501 m hasta 2,061 m, relacionados con el BMM, BC y/o el BTP dentro del gradiente altitudinal estudiado. Esto puede ser resultado de la mezcla de altitudes de los ensamblajes de escarabajos peloteros, que pueden tener adaptaciones ambientales y probablemente diferentes orígenes, según Escobar *et al.* (2005).

Particularmente *O. chiapanecus* quien dentro de la vertiente del pacífico de la REBITRI, se registró en el BC y BMM, en rangos altitudinales de los 1,833 m a 2,061 m, la consideración como especie indicadora, se sustenta con lo encontrado por Araujo-Gutierrez (2012) en donde dicha especie también fue reconocida como indicador sucesional del BMM del polígono uno de la REBITRI.

De acuerdo al valor del indicador en *Onthophagus sp 1*, su dominancia en el BTP fue preponderante para ser considerado como un bioindicador. Como se mencionó anteriormente, únicamente se colectó un individuo en el BC (ver Tabla 3), lo que sugiere un posible efecto de borde entre estos dos ecosistemas que se

mezclan en diferentes tramos a los 1,800 m de altitud. Su distribución altitudinal se encontró entre los 1,500 m y 1,833 m en la vertiente del Pacífico de la REBITRI.

E. magnus, *O. chiapanecus*, *O. sp1* y *C. andersoni*, se consideran indicadoras de biodiversidad, ya que estas especies manifiestan características particulares tales, como un alto grado de especificidad o exclusividad hacia un hábitat o ecosistema en particular, así como una alta frecuencia de ocurrencia dentro del mismo hábitat o ecosistema según Tejeda-Cruz *et al.* (2008), además de que sus patrones de distribución dentro del gradiente altitudinal en la vertiente del pacífico de la REBITRI, se encuentran relacionados con sitios de alta riqueza de especies (Andelman y Fagan, 2000; Thomson *et al.*, 2005), en donde hay una constante interacción de fauna local (por ejemplo el tapir, jaguar, puma, ocelote, armadillos, pecaríes, venados, por mencionar algunos), de los cuales obtienen su alimentación, como son las excretas y cadáveres, conllevando directamente a la conservación de estos ecosistemas de la vertiente del pacífico del polígono uno de la REBITRI, como lo son el bosque tropical perennifolio, de coníferas y el mesófilo de montaña, únicos en el estado de Chiapas y México.

CONCLUSIONES.

- Las 13 especies de escarabajos copronecrófagos colectadas, representan el 10.74% de las especies de la subfamilia Scarabaeinae a nivel estatal. Además, este es el registro más alto de escarabajos copronecrófagos de la subfamilia Scarabaeinae obtenido hasta el momento para la REBITRI.
- Según los resultados de la curva de acumulación de especies, es posible descubrir nuevas especies a lo largo del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI.
- Las especies más abundantes fueron *O. chiapanecus*, *D. mexicanum* y *C. macclevei*, las cuales representaron conjuntamente el 80.1% de la abundancia total.
- El periodo comprendido entre junio y octubre fue el que presentó la mayor riqueza y abundancia de escarabeinos en el gradiente altitudinal estudiado.
- Se observó un efecto de borde en especies como *C. macclevei*, cuya mayor abundancia se encontró en el BC, y su cercanía con el BMM (a una altitud de 2020 m), influyó en la presencia de un solo individuo. Un caso similar se presentó con la morfoespecie *O. sp 1*, cuyo borde de BTP repercutió en el registro de un solo ejemplar en el BC (a una altitud de 1,833 m).
- *C. andersoni* es un nuevo registro para la Sierra Madre de Chiapas, y se distribuye a lo largo de todo el gradiente altitudinal en la vertiente del Pacífico del polígono uno de “El Triunfo”.
- Es posible que las morfoespecies *Onthophagus sp 1* y *O. sp 2* (exclusiva para el BTP), sean especies nuevas para la ciencia, ya que presentan rangos de distribución entre los 1,583 m y los 1,818 m, de la vertiente del Pacífico de la zona núcleo del polígono uno de la REBITRI.
- Las especies *C. hespenheidei* y *A. rodriguezii* son los escarabajos copronecrófagos que se registraron dentro de los rangos altitudinales más bajos del bosque tropical perennifolio.

- *P. endymion*, *O. athracinus* y *O. batesi*, se distribuyen en los rangos intermedios ocupados por el bosque de coníferas.
- La diferencia significativa en la abundancia y la falta de significancia en la riqueza reflejan la equidad de especies y la influencia de los Scarabaeinae abundantes y dominantes (*O. chiapanecus*, *D. mexicanum* y *C. macclevei*) dentro del gradiente altitudinal en la vertiente del Pacífico del polígono uno de “El Triunfo”.
- El bosque de coníferas presentó la mayor diversidad alfa (Q_0) de escarabajos copronecrófagos, compartiendo el 100% de las especies del BMM y el 63% del BTP.
- El bosque de coníferas y el bosque tropical perennifolio son los ecosistemas más similares y menos complementarios.
- Dentro del gradiente altitudinal de la vertiente del Pacífico de la REBITRI, se forman dos grupos de distribución de escarabajos copronecrófagos. El primero está compuesto únicamente por el BMM, mientras que el segundo está integrado por el BC y el BTP.
- En cuanto a las variables ambientales, se encontró una mayor correspondencia entre la humedad relativa y la altitud con *O. chiapanecus*.
- En referencia a estas variables ambientales *C. andersoni* demostró una menor correspondencia, lo que indica su capacidad para adaptarse a diferentes rangos altitudinales, desde 1,500 m hasta más de 2,000 m.
- Los escarabajos copronecrófagos *O. chiapanecus*, *O. sp 1*, *E. magnus* y *C. andersoni* fueron considerados como las especies bioindicadoras del gradiente altitudinal en la vertiente del Pacífico del polígono uno de la REBITRI.

LITERATURA CITADA.

- Amat-García, G., Gasca, H. y Amat-García, E. (2005) *Guía para la cría de escarabajos*. Fundación Natura. Universidad Nacional del Colombia. Bogotá, Colombia. Bancoideas Impresores. 80 p.
- Andelman, S. y Fagan, W. (2000) Umbrellas and flagships: Efficient conservation surrogates or expensive mistakes? *Proc. Natl. Acad. Sci.* 97: 5954-5959.
- Araujo-Gutiérrez, M. G., Ortiz Rodríguez A. E. y Zárate Gálvez K. (2011) *Diversidad de Scarabaeidae (Coleoptera: Scarabaeinae) en un gradiente sucesional de bosque mesófilo*. 3er Congreso Mexicano de Ecología. Los retos de la investigación ecológica ante la problemática ambiental. Boca del Río, Veracruz, 3-7 de abril de 2011. SCME. 93 p.
- Araujo-Gutiérrez, M. G. (2012) *Coleópteros como Indicadores de Sucesión Ecológica en la Reserva de la Biosfera "El Triunfo", Chiapas, México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas. UNICACH. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, 51 p.
- Arellano, L. y Halffter, G. (2003) Gamma diversity: derived from and a determinant of alpha diversity and beta diversity. An analysis of three tropical landscape. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 90: 27–76.
- Arellano, L., Favila, M. E. y Huerta, C. (2005) Diversity of dung and carrion beetles in a disturbed Mexican tropical montane cloud forest and shade coffee plantations. *Biodiversity and Conservation*, 14: 601-615.
- Arreola-Muñoz, A. V., Cuevas-García, G., Becerril-Macal, R. A., Noble-Camargo, L. y Altamirano, M. A. (2004) *El medio físico y geográfico de la Reserva de la Biósfera El Triunfo, Chiapas*. 29-52. En: Pérez-Farrera, M. A., Martínez-Meléndez, N., Hernández-Yañez, A. y Arreola-Muñoz, A. V. *La Reserva de la Biósfera El Triunfo; tras una década de conservación*. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, México. 350 p.

- Barragán, F., Moreno, C. E., Escobar, F., Halffter, G. y Navarrete, D. (2011) Negative impacts of human land use on dung beetle functional diversity. *PLoS ONE*, 6 (3): 17976.
- BIOMASA, CONANP, FMCN y FONCET. (2020) *Programa de Manejo del Fuego en la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, México*. 94 p
- Botina, C. y Castillo, J. (2012) *Estructura de las comunidades de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un gradiente altitudinal en el departamento de Nariño al suroccidente de Colombia*. Informe final de Trabajo de Grado. Universidad de Nariño, San Juan de Pasto, Colombia.
- Bousquets, J. L., García Aldrete, A. N. y González-Soriano, E. (1996) *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia Una Síntesis del Conocimiento*. CONABIO. México D, F. 660 p.
- Bousquets, J. L., González-Soriano, E. y Papavero, N. (2000) *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis del conocimiento*. Vol. 2. CONABIO. México D, F. 676 p.
- Breedlove, D. E. 1981. "Introduction to the Flora of Chiapas" . *En Flora of Chiapas*, California Academy of Sciences, USA. 34 p.
- Bustos-Gómez, F. y Lopera, A. (2003) Preferencia por cebo de los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de un remanente de bosque seco tropical al norte del Tolima (Colombia). *Escarabaeidos de Latinoamérica: Estado del Conocimiento*. *Sociedad Entomológica Aragonesa. Monografías Tercer Milenio*, Vol. 3: 59–65.
- Cancino-López, R. J. (2012) *Escarabajos necrófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) asociados a cafetal de sombra y bosque mesófilo de montaña en Benito Juárez El Plan, Cacahoatán, Chiapas*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas. UNICACH. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, 91 p.

- 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.
- Cano, E. B. y Schuster, J. C. (2000) *Beetles as indicators for forest conservation in Central America. International Commission on Tropical Biology and Natural Resources*. Encyclopedia of life support systems (EOLSS).
- 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.
- Castellanos, M., Escobar, F. y Stevenson, P. (1999) Dung beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) attracted to Woolly Monkey (*Lagothrix lagothricha* Humboldt) dung at Tinigua National Park, Colombia. *The Coleopterists Bulletin*, 53 (2): 155-159.
- Celi, J., Dávalos, A. (2001) Manual de monitoreo. Los escarabajos peloteros como indicadores de la calidad ambiental. EcoCiencia, Quito, Ecuador. 71 p.
- Chamé-Vázquez, E. R., Gómez y Gómez, B. y Cancino-López, R. J. (2012) Eficiencia de dos cebos para el muestro de coleópteros necrófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae): ¿Calamar o pescado?. *Lacandonia*, 6. (1): 85-91.
- Chávez, H. C. (2008) *Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae; Scarabaeinae) en excretas de Tapirus bairdii, en la Reserva de la Biosfera El Triunfo (polígono I), Chiapas, México*. IX Seminario Interno de Investigación. Instituto de Historia Natural y Ecología. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. 34 p.
- Clarke, K. R. y Warwick, R. M. (2001) *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*. 2nd edition. PRIMER-E, Plymouth
- Colwell, R. K. (2013) *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Version 9.

- CONAGUA (2023) *Información Estadística Climatológica* [en línea] disponible en <<https://smn.conagua.gob.mx/es/climatologia/informacion-climatologica/informacion-estadistica-climatologica>> [consulta: 01 de Mayo 2023]
- CONANP-SEMARNAT. (2010) *Estimación y actualización al 2009 de la tasa de transformación del hábitat de las áreas naturales protegidas SINAP I y SINAP II del FANP, Reserva de la Biosfera El Triunfo*. Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza y Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. México. 50 p.
- CONANP. (2016) *Prontuario Estadístico y Geográfico de las Áreas Naturales Protegidas de México*, 1ra Ed. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Ciudad de México.
- Coutiño-Ramos, T. A. (2006) *Análisis comparativo de Escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en tres ambientes diferentes en el municipio de Unión Juárez, Chiapas, México*. Tesis de Licenciatura. UNICACH. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. 89 p.
- Creedy, T. J. y Mann, D. J. (2012) *Identification guide to the Scarabinae dung beetles of Cosuco National Park, Honduras*. Operation Wallacea. Version 1.1. 52 p.
- Cultid, C. A., Medina, C. A., Martínez, B. G., Escobar, A. F., Constantino, I. M. y Betancour, N. J. (2012) *Escarabajos coprófagos (Scarabaeinae) del eje cafetalero: Guía para el estudio ecológico*. WCS. CENICAFÉ. Federación Nacional de Cafeteros de Colombia. 196 p.
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E., Ma, K. H., Colwell, R., y Ellison, A. M. (2014) Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84:45-67.
- Dagnino, J. (2014) Bioestadística y Epidemiología: Analisis de la Varianza. *Revista Chilena de Anestesia*, 43: 306-310.

- Da Silva, P. G. y Medina-Hernández, M. I. (2015) Spatial Patterns of Movement of Dung Beetle Species in a Tropical Forest Suggest a New Trap Spacing for Dung Beetle Biodiversity Studies. *PLoS ONE*, 10 (5): e0126112.
- Darling, J. D. G. y Génier, F. (2018) Revision of the taxonomy and distribution of the Neotropical *Copris incertus* species complex (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Canadian Entomologist*, 150: 539-577.
- Delgado, J. M., Castro-Ramírez, A. E., Morón, M. A. y Ruiz-Montoya, L. (2012) Diversidad de Scarabaeoidea (Coleoptera) en las principales condiciones de hábitat de Montebello, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 28 (1): 185-205.
- Delgado, L., Pérez, A. y Blackaller, J. (2000) Claves para determinar a los taxones genéricos y supragenéricos de Scarabaeoidea Latreille, 1802 (Coleoptera) de México. *Folia Entomológica Mexicana*, 110: 33-87.
- Delgado, L. y Kohlmann, B. (2001) A new specie and two subspecies of Copris form México and Central America (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Journal of the New York Entomological Society*, 109 (3): 344-353.
- Delgado, L. y Márquez, J. (2006) Estado del conocimiento y conservación de los coleópteros scarbaeioidea (Insecta) del estado del Hidalgo. *Acta Zoológica Mexicana (n. s)*, 22 (2), 57-108.
- 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.
- Deloya, C. y Morón, M. A. (1998) Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) Necrófagos de “Los Tuxtlas”, Veracruz y Puerto Ángel, Oaxaca, México. *Dugesiana*, 5 (2): 17-28.
- Deloya, C., Parra-Tabla, V. y Delfín-González, H. (2007) Fauna de coleópteros Scarabaeidae Laparosticti y Trogidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) asociados al bosque mesófilo de montaña cafetales bajo sombra y

- comunidades derivadas en el centro de Veracruz, México. *Neotropical Entomology*, 36(1): 5-21.
- Deloya, C., Ponce, S. J., Reyes, C. P. y Aguirre, L. G. (2016) *Escarabajos del estado de Michoacán (Coleoptera: Scarabaeoidea)*. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México. 210 p.
- Dufrêne, M. y Legendre, P. (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67: 345-36.
- Edmonds, W. D. (1994) Revision of *Phanaeus* Macleay, a New World genus of Scarabaeinae dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County*, 443: 1–105.
- Edmonds, W. D., Zidek, J. (2010) A taxonomic review of the neotropical genus *Coprophanæus* Olsoufieff, 1924 (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Insecta Mundi*, 0129:1–111.
- Enríquez, P. L., Martínez-Camilo, R. y Carrillo García, M. (2019) *La Reserva de la Biosfera El Triunfo: Avances y necesidades de investigación y conservación. El Colegio de la Frontera Sur*. San Cristóbal de la Casas, Chiapas, México. 291 p.
- Escobar, F. (2000) Diversidad y distribución de los escarabajos del estiércol (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia. En Martín-Piera, F., Morrone, J. J., Melic, A. (eds), *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PRIBES-2000*, Monografías Tercer Milenio, Zaragoza, España. 197- 210.
- Escobar, F., Lobo, J. M. y Halffter, G. (2005) Altitudinal variation of dung beetle (Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in the Colombian Andes. *Global Ecology and Biogeography*, 14. 327-337.

- Escobar, F., Lobo, J. M. y Halffter, G. (2006) Assessing the origin of neotropical mountain dung beetle assemblages (Scarabaeidae: Scarabaeinae): the comparative influence of vertical and horizontal colonization. *Journal of Biogeography*. 1793-1803.
- Esparza-León, A. C. y Amat-García, G. D. (2007) Composición y riqueza de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un gradiente altitudinal de selva húmeda tropical del Parque Nacional Natural Catatumbo-Barí (Norte de Santander), Colombia. *Actual Biol*, 29 (87): 181-192.
- Favila, M., Escobar, F., Halffter, G. y Vaz-de-Mello, F. (2017) *Canthidium andersoni*. *The IUCN Red List of Threatened Species*, 2017: 1-6.
- Gasca-Álvarez, H. J., Zunino, M. y Deloya, C. (2018) The ninth brachypterous *Onthophagus* Latreille (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) of the world: a new species from Mexico. *Journal of Natural History*, 52(33-34): 2121-2132.
- Génier, F. (2009) *Le genre Eurysternus Dalman, 1824 (Scarabaeidae: Scarabaeinae: Oniticellini): Révision taxonomique et clés de détermination illustrées*. Pensoft Series Faunistica, No 85. Bulgaria: PENSOFT Publishers. 430 p.
- Génier, F. (2017) A new Guatemalan cloud forest endemic *Onthophagus* Latreille, 1802 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Can. Entomol*, Vol. 00: 1-7.
- Gómez, B. (2013) *Los escarabajos (Coleoptera: Scarabaeoidea)*. 207-212. *En La biodiversidad en Chiapas: Estudio de Estado*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y Gobierno del Estado de Chiapas, México. 431 p.
- Gómez B., Pozo, C., De la Mora-Estrada, L. P., Domínguez, M. R., Rodríguez M. E. y Ruíz-Montoya, L. (2017) *Diversidad de insectos colectados en cuatro localidades de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote*. 171-253. *En*

Vulnerabilidad social y biológica ante el cambio climático en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote. El colegio de la Frontera Sur. 253 p.

- González-Oreja, J. A., De la fuente-Díaz-Ordaz, A. A., Hernández-Santín, L., Buzo-Franco, D y Bonache-Regidor, C. (2010) Evaluación de estimadores no paramétricos de la riqueza de especies. Un ejemplo de aves en áreas verdes de la ciudad de Puebla, México. *Animal Biodiversity and Conservation*, 33. 1: 31-45.
- González-Valdivia, N., Ochoa-Gaona, S., Pozo, C., Gordon-Ferguson, B., Rangel-Ruíz, L. J., Arriaga-Weiss, Stefan L., Ponce-Mendoza, A. y Kampichler, C. (2011) Indicadores ecológicos de hábitat y biodiversidad en un paisaje neotropical: perspectiva multitaxónomica. *Revista de Biología Tropical*, 59 (3). 1433-1451.
- Greenacre, M. (2008) *La práctica del análisis de correspondencias*. Fundación BBVA. Editorial Rubes. Primera Edición. España. 375 p.
- Guariguata, M. R. y Ostertag, R. (2002) Sucesión Secundaria. En: Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales. *Libro Universitario Regional*. San José, Costa Rica, 591-623.
- Halffter, G. y Edmonds, D. (1982) *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeidae)*. Instituto de Ecología, México.
- Halffter, G., Favila, M. E. y Halffter, V. 1992. Comparative studies on the structure of scarab guild in tropical rain forest. *Folia Entomológica Mexicana*, 84: 131-156.
- Halffter, G. y Favila, M. E. (1993) The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analysing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biology International*, 27: 15-21.
- Halffter, G. y Favila, M. E. (1997) The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zoologica Mexicana (n.s.)*, 72: 1-25.

- 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., Zunino, M., Moctezuma, V. y Sánchez-Huerta, J. L. (2019) The integration processes of the distributional patterns in the Mexican Transition Zone: phyletic, paleogeographic and ecological factors of a case study. *Zootaxa*, 4586 (1): 1-34.
- Hill, C. (1996) Habitat specificity and food preferences of an assemblage of tropical dung beetles. *Journal of Tropical Ecology*, 12:1-12.
- Hill, M. O. (1973) Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54: 427-432.
- Hsieh, T. C., Ma, K. H y Chao, A. (2022) *iNEXT: iNterpolation and EXTrapolation for species diversity*. R package version 3.0.0 URL: <http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software-download/>.
- Huerta, C., Arellano, L., Cruz, M., Escobar, F. y Martínez, I. (2016) *Los escarabajos del estiércol en los potreros ganaderos de Xico*. INECOL A. C. Xalapa, Veracruz, México. 20 p.
- Instituto de Ecología A. C. (INECOL) y Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza. A. C. (FMCN). (2022) *Guía de escarabajos estercoleros de Chiapas y el centro-sur de Veracruz*. FMNC-Agencia Francesa de Desarrollo, México. 30 p.
- INEGI. (1990) *Guías de interpretación cartográfica. Edafología*. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes, Ags. México. 47 p.
- Joaqui, T., Moctezuma, V., Sánchez-Huerta, J. L. y Escobar, F. (2019) The *Onthophagus fuscus* (Coleoptera: Scarabaeidae) species complex: an update and the description of a new species. *Zootaxa*, 4555 (2): 151-186.
- Jost, L. (2006) Entropy and diversity. *Oikos*, 113 (2): 363–375.

- Kohlmann, B. (1996) The Costa Rican species of *Ateuchus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Revista Biología Tropical*, 44 (33)/45 (1): 177-192.
- Kohlmann, B. y Solís, A. (2001) El género *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica. *Giornale Italiano di Entomologia*, 9: 159-261.
- Kohlmann, B. y Solís, A. (2006) El género *Canthidium* (Coleoptera: Scarabaeidae) de Norteamérica. *Giornale Italiano di Entomologia*, 11: 235-295.
- Larsen, T. H., y Forsyth, A. (2005) Trap spacing and transect design for dung beetle biodiversity studies. *Biotrópica*, 37: 322-325 p.
- Lizardo, V., Escobar, F. & Rojas-Soto, O. (2017) Diversity and distribution of Phanaeini (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in Mexico. *Zootaxa*, 4358 (3): 271–294.
- Lobo, J. M. y Halffter, G. (2000) Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal Variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) a comparative study. *Annals of the Entomological Society of America*, 93: 115–126.
- López, P. J. (2013) Contraste de hipótesis. Comparación de más de dos medias independientes mediante pruebas no paramétricas: Prueba de Kruskal-Wallis. *Enfermería del Trabajo*. 3: 166-171.
- Lumaret, J. P. (1978) “*Biogéographie et écologie des scarabéides coprophages du sud de la france*”. Thèse Doct És-Sc. Université Sciences et Techniques du Languedoc Montpellier, France. Vol 1 - 2.
- Martín-Piera, F. y Lobo, J. M. (1993) Altitudinal distribution patterns of coprocrophage Scarabaeoidea (Coleoptera) in Veracruz, México. *The Coleopterists Bulletin*, 47 (49): 321-334.
- Martínez-Camilo, R. (2019) *Arboles de la Reserva de la Biosfera El Triunfo*. 65-73. En: Enríquez, P, L., Martínez-Camilo, R. y Carrillo-García, M. *La Reserva de la Biosfera El Triunfo: Avances y necesidades de investigación y*

conservación. El Colegio de la Frontera Sur. San Cristóbal de la Casas, Chiapas, México. 291 p.

- Martínez, N. J., García, H., Pulido, L. A., Opino, E. y Narváez J. C. (2009) Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae de la Vertiente Noroccidental, Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Neotropical Entomology*, 38 (6). 708-715.
- Martínez-Meléndez, J., Pérez-Farrera, M. A. y Farrera-Sarmiento, O. (2008) Inventario florístico del cerro el Cebú y zonas adyacentes en la Reserva de la Biosfera El Triunfo (Polígono V), Chiapas, México. *Bol. Soc. Bot. Méx*, 82: 21-40.
- Magurran, A. E. (1988) *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press. Nueva Jersey. 179 p.
- Mannu, R., Pilia, O., Fadda, M. L. y Verdinelli, L. 2018. Variability of beetle assemblages in Mediterranean cork oak woodlands: Does the higher taxa approach reliably characterize a specific response to grazing?. *Biodiversity and Conservation*, 27 (14): 3599–3619.
- McGeoch, M. A., Van Rensburg, B. J. y Botes, A. (2002) The verification and application of bioindicators: a case of study of dung beetles in a savanna ecosystem. *J. Appl. Ecol*, 39: 661-672.
- Medina, C. A. y Lopera-Toro, A. (2000) Clave ilustrada para la identificación de géneros de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de Colombia. *Caldasia*, 22 (2): 299-315.
- Medina, C., Escobar, F. y Catán, G. (2002) Diversity and habitat use of dung beetles in a restored Andean landscape. *Biotropica*, 34(1): 181-187.
- Miranda, F. (1952) *La vegetación de Chiapas*. Ediciones del Gobierno del Estado. Tuxtla Gutiérrez. 2 vols.

- Miranda, F. (1947) Estudios sobre la vegetación de México. V. Rasgos de la vegetación en la Cuenca del Río de las Balsas. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat*, 8: 95-114.
- Mittermeier, R. A. y Mittermeier, C. G. (1992) *La importancia de la diversidad biológica de México*. 63-71. En: Sarukhán, J. y Dirzo, R (Comps.). México ante los retos de la biodiversidad. *CONABIO*.
- Moctezuma, V., Deloya, C., Sánchez-Huerta, J. L. y Halffter, G. (2019a) A new species of the *Phanaeus endymion* species group (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae), with comments on ecology and distribution. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)*, 55: 249–254.
- Moctezuma, V., Sánchez-Huerta, J. L. y Halffter, G. (2019b) New species of *Canthidium* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) from Mexico. *The Canadian Entomologist*, 00: 1-10.
- Moctezuma, V., Halffter, G. y Sánchez-Huerta, J. L. (2020a). Two new species of the *Onthophagus clypeatus* species group (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Florida Entomologist*, 102 (4): 1-7.
- Moctezuma, V., Noriega, G. y Halffter, G. (2020b) A revalidation and a new species in the genus *Phanaeus* (Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Besoiro*, 30: 3-11.
- Moctezuma, V. y Halffter, G. (2020) A new specie of the *Onthophagus cyanellus* specie complex (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: Onthophagini). *The Coleopterists Bulletin*, 74 (3): 495-501.
- Moctezuma, V. y Halffter, G. (2021) Taxonomic revision of the *Phanaeus endymion* species group (Coleoptera: Scarbaeidae), with the descriptions of five new species. *European Journal of Taxonomy*, 747: 1–71.
- Mora-Aguilar, E. F., Arriaga-Jiménez A., Correa, C. M. A., Da Silva, P. G., Korasaki, V., López-Bedoya, P. A., Medina Hernández, M. I., Pablo-Cea, J. D., Portela Salomao, R. P., Valencia, G., Vulinec, K., Edwards, F. A.,

- Edwards, D. P., Halffter, G., y Noriega, J. A. (2023) Toward a standardized methodology for sampling dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in the Neotropics: A Critical Review. *Front. Ecol. Evol*, 11:1096208.
- Mora-Aguilar, E. F. y Delgado, L. (2018) A new species of *Cryptocanthon* Balthasar (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) from the region of Chimalapas, Oaxaca, Mexico. *The Coleopterists Bulletin*, 72(4): 792-796.
- Moreno, C. E. (2001) *Métodos para medir la biodiversidad*. Zaragoza: Manuales y Tesis, Sociedad Entomológica Aragonesa. 83 p.
- Morón, M. A. (1987) The necrophagous Scarabaeinae beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) from a coffee plantation in Chiapas, México: Habits and Phenology. *The Coleopterists Bulletin*, 41(3): 225-232.
- Morón, M. A. (1994) Fauna de coleóptera Lamellicornia en las montañas del noreste de Hidalgo, México. *Acta. Zool. Méx (n.s)*, 63: 7-59
- Morón, M. A. (2003) *Atlas de los escarabajos de México. Coleoptera: Lamellicornia. Vol II. Familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae*. Editorial Argania. Barcelona, España. 227 p
- Morón, M. A. (2004) *Escarabajos: 200 millones de años de evolución*. Instituto de Ecología, A. C. y Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza, España. 204 p.
- Morón, M. A. y Terrón, R. A. (1984) Distribución altitudinal y estacional de los insectos necrófilos en la sierra norte de Hidalgo, México. *Acta Zoologica (n.s.)*, 3: 1-47.
- Müllerried, F. K. G. (1982) *La Geología de Chiapas*. 2da ed. Publicaciones del Gobierno del Estado de Chiapas, México. 175 p.
- Navarrete, D. 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. *Biodivers Conserv*, 17: 2869-2898.

- Navarrete-Heredia, J. (2001) *“Escarabajos del estiércol y la antropización del paisaje”*. *Tópicos Sobre Coleoptera de México*. Universidad de Guadalajara. Centro de Estudios de Zoología.
- Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezcua, S. y Favila, M. E. (2008) Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, 141 (6): 1461-1474.
- Nichols, E. S. y Gardner, T. A. (2011) Dung beetles as a candidate study taxon in applied biodiversity conservation research. En: Simmons, L. W., Ridsdill-Smith, T. J (editors). *Ecology and Evolution of Dung Beetles*. Oxford: Blackwell. 267–291.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGinn, D., Michin, P. R., O’Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H., Szoecs, E. y Wagner, H. (2019) *Vegan: Community Ecology Package*. R package. Version 2.5-6. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Otavo, S. E., Parrado-Rosselli, A. y Noriega, J. A. (2013) Superfamilia Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) como elemento bioindicador de perturbación antropogénica en un parque nacional amazónico. *Revista de Biología Tropical*, 61(2): 735–752.
- Pérez-Farrera, M. A., Martínez-Meléndez, N., Hernández-Yáñez, A. y Arreola-Muñoz, A. V. (2004) *La Reserva de la biosfera El Triunfo: tras una década de conservación*. Serie Biología. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. México. 350 p.
- Pérez-Villamares, J. C., Jiménez-Sánchez, E. y Padilla Ramirez, J. (2016) Escarabajos atraídos a la carroña (Coleoptera: Scarabaeidae, Geotrupidae, Hybosoridae, Trogidae y Silphidae) en las Cañadas de Coatepec Harinas, Estado de México, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87. 443-450.
- Ramírez, A. y Polack, A. M. 2020. Estadística inferencial. Elección de una prueba estadística no paramétrica. *Horizonte de la Ciencia*, 10 (19). 191-208.

- Rangel-Acosta, J. L., Martínez-Hernández, N. J. y Yonoff-Zapata, R. (2020) Respuesta de los escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) a la modificación del hábitat causada por un incendio forestal en la Reserva Bijibana, Atlántico-Colombia. *Revista Mexicana de Biodiversidad* (91). 1-16.
- R Core, Team. (2022) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- RStudio, Team. (2022) *RStudio: Integrated Development Environment for R*. RStudio, PBC, Boston, MA. URL. <http://www.rstudio.com/>.
- Reyes-Novelo, E., Delfín-González, H. y Morón, M. A. (2007) Copro-necrophagous beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) diversity in an agroecosystem in Yucatan, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 55(1): 83–99.
- Rivera, J. D. (2017) *Patrones de diversidad de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en la Reserva de la Biosfera El Ocote, México*. Tesis de Maestría. El Colegio de la Frontera Sur. 65 p.
- Rivera, J. D., Gómez, B., Navarrete-Gutiérrez, D. A., Ruíz-Montoya, L. y Favila M. E. (2020) Mechanisms of diversity maintenance in dug beetle assemblages in a heterogeneous tropical landscape. *PeerJ* 8: e8960. 1-24.
- Roberts, D. W. (2019) *labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology*. R package version 2.0-1. <https://CRAN.R-project.org/package=labdsv>
- Ruiz-Pérez. I., León-Cortés, J. L., Arellano, L. y Navarrete, D. (2019) Manejo forestal comunitario en el sur de México. ¿Es una práctica sustentable para el mantenimiento de los ensamblajes de escarabajos?. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90. 1-13.
- Rzedowski, J. (1972) Contribuciones a la fitogeografía florística e histórica de México. III. Algunas tendencias en la distribución geográfica de las Compositae mexicanas. *Ciencia, Méx*, 27: 123-132.

- Rzedowski, J. (2006) *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 504 p.
- Thomas, D. B. (1993) Scarabaeidae (Coleoptera) of the Chiapanecan Forest: A fauna survey and chorographic analysis. *The Coleopterists Bulletin*, 47 (4): 363-408.
- Thomson, J., Fleishman, E., Mac Nally, R., y Dobkin, D. (2005) Influence of the temporal resolution of data on the success of indicator species models of species richness across multiple taxonomic groups. *Biol. Cons.* 124: 503-518.
- Sánchez-Hernández, G. y Gómez, B. (2018) First precise locality data for *Onthophagus atriglabus* 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.
- 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 El Ocote, Chiapas, México. *Caldasia*, 40 (1) 144: 160.
- Sánchez-Hernández, G., Chamé-Vázquez, E. R. y Gómez, B. (2019) Nuevos datos de distribución para escarabajos del estiércol (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en México. *Revista Chilena de Entomología*, 45 (4): 515-519.
- Sánchez-Hernández, G., Gómez, B., Chamé-Vázquez, E. R., Dávila-Sánchez, R. A., Rodríguez-López, M. E. and 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., Rodríguez-López, M. E., Dávila-Sánchez, R. A. and Chamé-Vázquez, E. R. (2021) Variation in dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in a tropical forest remnant from a Mexican National Park. *Pal Avulsos Zool*, V. 61. e20216150. 1-9.

- Sánchez-Huerta, J. L., Zunino, M. y Halffter, G. (2018) A new species of American *Onthophagus* Latreille (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) associated with rodent (Geomyidae) burrows. *The Coleopterists Bulletin*, 72(3): 407-416.
- Santos-Heredia, C., Andresen, E., Zarate, D. A. y Escobar, F. (2018) Dung beetle and their ecological functions in three agroforestry systems in the Lacandona rainforest of Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 27(3): 2379–2392.
- Scholtz, C. H., Davis, A. L. V. y Kryger, U. (2009) *Evolutionary Biology and Conservation of Dung Beetles*. Pensoft Publishers, Sofia, 567 p.
- Scott, M. (1997) *Gap analysis for biodiversity survey and maintenance*. 321-340. En Reaka-Kudla, M. L., Wilson, D. E and Wilson, E. O (Eds.) *Biodiversity II. Understanding and Protecting our Biological Resources*. National Academy Press. Washington DC, EEUU.
- Spector, S. (2006) Scarabaeinae dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): an invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. *The Coleopterists Bulletin*, 60(sp5, mo5): 71–83.
- Trevilla-Rebollar, A., Deloya, C. y Padilla-Ramírez, J. (2010) Coleópteros Necrófilo (Scarabaeidae, Silphidae y Trogidae) de Malinalco, Estado de México. México. *Neotropical Entomology*, 39 (4). 486-495.
- Trujillo-Miranda, A. L., Carrillo-Ruíz, H., Rivas-Arancibia, S. P. y Andrés-Hernández A. R. (2016) Estructura y Composición de la Comunidad de Escarabajos (Coleoptera: Scarabaeoidea) en el Cerro Chacateca, Zapotitlán, Puebla, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87. 109-122.
- Vavrek, M. J. (2011) *Fossil. Palaeoecological and palaeogeographical analysis tools*. *Palaeontologia Electronica*. 14:1T. http://palaeo-electronica.org/2011_1/238/index.html

- Wilson, M. F. y Díaz, I. (2001) *Fragmentación del bosque templado y las aves del sur de Chile*. 204-205. En: *Fundamentos de conservación biológica. Perspectivas latinoamericanas*. Primack, R. et al., (Eds). Mexico, D. F.
- Williams, L. G. (1991) Nota sobre la estructura del estudio arbóreo del Bosque Mesófilo de Montaña en los alrededores del campamento El Triunfo. *Acta Botánica Mexicana*, (13): 1-7.
- Zunino, M. y Halffter, G. (1988) Análisis taxonómico, ecológico y biogeográfico de un grupo americano de *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae). Museo Regionale di Scienze Naturali, *Monografie*, (9): 1-211.
- Zunino, M. y Halffter, G. (1997) Sobre *Onthophagus* Latreille, 1802 Americanos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Elytron*, 11: 157-178.