



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

**Comunidades de escarabajos coprófagos
(Scarabaeidae) en sitios de bosque templado y
pastizales con ganadería ovina**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y
CONSERVACIÓN

P R E S E N T A:
CECILIA LUCERO RIOS DÍAZ

DIRECTORA DE TESIS:
DRA. CLAUDIA ELIZABETH MORENO ORTEGA

MINERAL DE LA REFORMA, HGO., NOVIEMBRE 2018



Mineral de la Reforma, Hgo., a 01 de noviembre de 2018

Número de control: ICBI-D/853/2018
 Asunto: Autorización de impresión de tesis.

M. EN C. JULIO CÉSAR LEINES MEDÉCIGO
DIRECTOR DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR DE LA UAEH

Por este conducto le comunico que el comité revisor asignado a la C. Cecilia Lucero Ríos Díaz, alumna de la Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación con número de cuenta 364373, autoriza la impresión del proyecto de tesis titulado **"Comunidades de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae) en sitios de bosque templado y pastizales con ganadería ovina"** en virtud de que se han efectuado las revisiones y correcciones pertinentes.

A continuación se registran las firmas de conformidad de los integrantes del comité revisor.

PRESIDENTE Dra. Iriana Leticia Zuria Jordan

SECRETARIO Dr. Federico Escobar Sarria

VOCAL Dra. Claudia Elizabeth Moreno Ortega

SUPLENTE Dr. Ignacio Esteban Castellanos Sturemark

Sin otro particular reitero a Usted la seguridad de mi atenta consideración.

Atentamente
 "Amor, Orden y Progreso"

Dr. Óscar Rodolfo Suárez Castillo
 Director del ICBI



ORSC/LVCL

Ciudad del Conocimiento
 Carretera Pachuca-Tulancingo km 4.5 Colonia
 Carboneras, Mineral de la Reforma, Hidalgo,
 México. C.P. 42184
 Teléfono: +52 (771) 71 720 00 ext. 2231
 Fax 2109
 direccion_icbi@uaeh.edu.mx





Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca No. 606793 del Programa Nacional de Posgrados de Calidad, otorgada para la realización de mis estudios de Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación.

Esta tesis fue financiada por el Proyecto de Ciencia Básica 222632 “Evaluación de la diversidad de especies mediante el análisis e integración de elementos ecológicos, funcionales y evolutivos”.

Agradecimientos

Agradezco enormemente a la Dra. Claudia E. Moreno por aceptarme como su alumna y por brindarme su apoyo, confianza y todas las oportunidades para mi formación académica. Mi profunda admiración y respeto.

A los miembros de mi comité tutorial, al Dr. Federico Escobar Sarria, a la Dra. Iriana Leticia Zuria Jordan y al Dr. Ignacio Esteban Castellanos Sturemark por las revisiones realizadas a esta tesis, por sus valiosas sugerencias y comentarios siempre constructivos.

A Ilse J. Ortega Martínez, mi amiga y compañera de laboratorio, por su invaluable y constante apoyo en el trabajo de campo y de laboratorio, siempre dispuesta a ser compañera de aventuras en el descubrimiento de los escarabajos.

A Fernando Escobar y Pablo Minor del Instituto de Ecología A.C. por el tiempo invertido en la determinación de ejemplares de escarabajos.

A los ejidatarios y a las familias de todas las localidades de los municipios de Acatlán, Tulancingo, Singuilucan, Omitlán y Huasca donde nos permitieron acceder a sus predios para realizar el trabajo de campo.

A Dante Alfredo Hernández por la ayuda proporcionada en campo, por su apoyo, habilidad y paciencia para responder siempre todas mis dudas de SIG.

A mis compañeros y amigos con los que compartí trabajo, ocurrencias, locuras y risas durante esta experiencia, Natalia, Ilse, Jaime, Dante, Nallely, Leo, Pao, Sandy, Sam, Jessy, Kari Sánchez, Goyo, Kary Calva y a los Refamosos.

A Peter Feinsinger, Iralys Ventosa y al equipo del pollo, por sus enseñanzas siempre ingeniosas y un poco locas que rompen paradigmas, sacuden la conciencia e invitan a la reflexión para hacer las cosas mejor, no solo en el ámbito científico, también en la vida. Y a todos los pollos latinoamericanos, por todo lo que aprendí de cada uno de ustedes, me alegraron el corazón. No cabe duda de que la risa es un poderoso conductor de conocimiento.

A mis compañeros de generación: Adriana, Víctor, José Luis, Claudia, Génesis, Jesús, Mariana y Erika por la convivencia y apoyo.

A mi familia Juan, Cecy, Daniel, Lalo, Gaby y a mi sobrina Ximena, por su luz y apoyo en todas mis decisiones. Los llevo siempre conmigo.

A Fernando, por tu cariño, apoyo y por la energía que me contagias a cada paso.

A mis amigos Rafael y Natalia, que a pesar de la distancia están siempre conmigo.

CONTENIDO

1. Resumen.....	1
2. Introducción.....	2
3. Antecedentes	5
3.1 Consecuencias de las modificaciones de los ecosistemas naturales en las comunidades de escarabajos coprófagos.....	5
3.2 Respuesta de las comunidades de escarabajos coprófagos a la ganadería en distintas zonas geográficas.....	6
3.3 Comunidades de escarabajos en la Zona de Transición Mexicana	9
4. Objetivos.....	11
4.1 Objetivo general.....	11
4.2 Objetivos particulares.....	11
5. Métodos.....	12
5.1 Área de estudio.....	12
5.2 Diseño y método de muestreo.....	15
5.3 Caracterización del hábitat a escala local.....	17
5.4 Caracterización del hábitat a escala de paisaje	18
5.5 Análisis de datos.....	19
5.5.1 Comparaciones de la biodiversidad entre hábitats.....	20
5.5.2 Influencia de variables ambientales en las comunidades.....	22
6. Resultados.....	23
6.1 Diversidad alfa.....	25
6.2 Diversidad beta.....	29
6.3 Caracterización del hábitat a escala local	31
6.4 Caracterización del hábitat a escala de paisaje.	31
6.5 Relaciones entre variables ambientales y las comunidades de escarabajos.....	33
7. Discusión.....	36
7.1 Diversidad alfa y características del hábitat a escala local.....	36
7.2 Diversidad beta, especies compartidas y exclusivas	39

7.3 Influencia de las características del paisaje en las comunidades de escarabajos.....	41
8. Conclusiones e implicaciones para la conservación.....	43
9. Bibliografía.....	45

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Precipitación y temperatura promedio de las estaciones meteorológicas más cercanas a los sitios de estudio. El número de la estación corresponde con la ubicación de las estaciones meteorológicas en la Figura 1.....	14
Tabla 2. Características de los sitios de muestreo ubicados en la Figura 1.....	16
Tabla 3. Especies de escarabajos de la familia Scarabaeidae y número de individuos en bosque y pastizal. Clasificación de Morón (2003)	24
Tabla 4. Métricas de diversidad por sitio de muestreo.....	28
Tabla 5. Influencia del tipo de hábitat sobre la riqueza, abundancia y diversidad ¹ D y ² D (MLGM).....	28
Tabla 6. Diferencias en la composición de especies entre tipos de hábitats y entre localidades. PERMANOVA utilizando disimilitud de Bray-Curtis.....	29
Tabla 7. Categorías de uso del suelo por sitio de muestreo. Se indica el área cubierta por los buffers de 100 metros trazados alrededor de los vértices de los polígonos donde se colocaron las trampas, así como el porcentaje de dicha área cubierto por cada uso del suelo.....	32
Tabla 8. Relación entre los parámetros de las comunidades de escarabajos (variables de respuesta) y las variables ambientales (variables independientes) de acuerdo con los modelos lineales generalizados. Se muestran únicamente los valores de <i>P</i> . En las relaciones significativas ($P < 0.05$) entre variables se muestra el signo positivo o negativo.	34

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación geográfica de los sitios de muestreo en el estado de Hidalgo, México. La numeración de las estaciones meteorológicas corresponde a los datos de la Tabla 1. La numeración de los sitios corresponde a los bloques de los sitios de muestreo en la Tabla 2.....	13
Figura 2. Variación de la temperatura en área de bosque y pastizal en la zona de estudio. Se observa la temperatura promedio en 96 horas registradas entre el 2 y el 6 de septiembre de 2017 (2 registros por hora en cada tipo de hábitat), con un sensor de temperatura (HOBO U23 V2)	14
Figura 3. Actividad ganadera ovina en un pastizal de la Sierra de las Navajas, Hidalgo.....	17
Figura 4. Construcción de polígono mínimo convexo (área gris) a partir de la ubicación de las trampas de caída (puntos blancos) y buffer de 100 metros alrededor del polígono (línea roja)	19
Figura 5. Curva de acumulación de especies de escarabajos en sitios de bosque (verde) y en pastizales (amarillo). Se incluyen barras de error. Las líneas continuas son el modelo de rarefacción y la línea discontinua es la extrapolación de la riqueza esperada para el bosque.....	25
Figura 6. Curvas de rango-abundancia de las comunidades de escarabajos en bosques y pastizales. En rojo, azul y verde se indican las especies de las subfamilias Aphodiinae, Scarabaeinae y Geotrupinae, respectivamente. (Cada punto en la curva representa una especie, la abreviatura del código está detallada en la tabla 3)	26
Figura 7. Perfiles de diversidad de los escarabajos coprófagos de la Sierra de las Navajas (en verde la diversidad de bosque y en amarillo la de pastizal). Se indica $q=0$: riqueza de especies (0D), $q=1$: exponencial de Shannon (${}^1D= \exp. H'$) y $q=2$: (2D) especies dominantes (inverso de Simpson) (Jost 2007). 2) Abundancia promedio de las comunidades de escarabajos por tipo de hábitat bosque (verde) y pastizal (amarillo)	27

Figura 8. Regiones promedio de Bootstrap en el análisis MDS métrico para las comunidades de escarabajos coprófagos capturados en dos tipos de hábitat (bosque en verde y pastizal en amarillo). El análisis está basado en el índice de Bray-Curtis con datos de abundancia sin transformar. Las áreas sombreadas representan el 95% de intervalos de confianza con el centroide de cada hábitat en negro. Los triángulos y cuadros representan los valores individuales del Bootstrap, calculados utilizando PRIMER 7.V con el número de Bootstrap por grupo: 100 y un mínimo de $r=0.99$30

Figura 9. Frecuencia de presencia de estiércol en 40 m² por sitio, pastizales en color amarillo y bosque en verde.....31

Figura 10. Heterogeneidad de usos del suelo en el área circundante a los sitios de muestreo. El valor de diversidad ¹D son unidades efectivas de uso de suelo. Se indican promedios y error estándar32

1. Resumen

La transformación de bosques en tierras de cultivo y pastizales para ganadería afecta la diversidad biológica de distintas formas. Por lo tanto, es indispensable comprender como impacta a las comunidades biológicas el cambio de uso del suelo relacionado con actividades humanas. Se estudió la respuesta de las comunidades de escarabajos coprófagos (Scarabeidae) a la transformación de bosque de pino-encino a pastizales utilizados para ganadería pastoril de ovejas en la Zona de Transición Mexicana. En cada una de 10 localidades seleccionadas para el estudio se dispusieron trampas en ambos hábitats: bosque y pastizal. La riqueza, abundancia y diversidad de especies relacionadas al tipo de hábitat (bosque vs pastizal) se analizaron utilizando modelos lineales generalizados mixtos (MLGM) que incluyeron dos factores: hábitat (fijo) y localidad (aleatorio). Se probaron diferencias en la composición de especies con base en un análisis de PERMANOVA. En cada sitio se registraron variables ambientales y del paisaje circundante (composición y heterogeneidad de los usos del suelo y la altitud), con la finalidad de explorar mediante modelos lineales generalizados (MLG) su influencia en la comunidad de escarabajos. Se registraron un total de 24 especies, 14 en bosque, 20 en pastizal y 10 compartidas entre hábitats. La riqueza, abundancia y diversidad de especies es significativa y consistentemente mayor en pastizales que en sitios de bosque. Además, la composición de especies difiere entre hábitats ($P=0.01$) y entre localidades ($P<0.01$). A escala local, los modelos lineales generalizados mostraron que la riqueza estuvo relacionada con la disponibilidad de estiércol, la dureza y la humedad del suelo, la abundancia de especies fue influenciada por la dureza y la humedad. A escala de paisaje, la riqueza y la abundancia de especies disminuyó cuando se incrementa la altitud, además, la riqueza disminuyó cuando aumenta el porcentaje de cobertura arbórea y es mayor cuando aumentó el porcentaje de cobertura de pastizal. La evaluación de la heterogeneidad de los usos del suelo y las condiciones del ambiente físico en la estructura de comunidades de escarabajos coprófagos es fundamental para comprender el impacto de actividades humanas en la Sierra de las Navajas, lo que permitirá proteger no sólo la diversidad de este grupo de insectos, sino los procesos funcionales del ecosistema.



2. Introducción

El Antropoceno está caracterizado por la expansión acelerada de paisajes deforestados y fragmentados a consecuencia de las actividades humanas (Hansen et al. 2013, Malhi 2017). Desde mediados del siglo XVIII hasta el XX, la deforestación ya se había expandido en las regiones templadas, ocasionando la pérdida de más de un tercio de toda la cobertura forestal en el mundo (Hansen et al. 2013). En México, las principales causas de deforestación son el cambio de uso del suelo para convertir los bosques y las selvas tropicales en potreros y campos de cultivo (Meli 2003) y la expansión de los centros urbanos (Sánchez et al. 2009). La deforestación y la transformación de bosques en tierras de cultivo y áreas urbanizadas tienen el potencial de afectar a la biodiversidad, en particular en los bosques templados que representan el ecosistema forestal de mayor cobertura en el país. Este tipo de ecosistema tenía una extensión original de casi 44 millones de hectáreas, la cual se redujo a menos de la mitad en el año 2002 (Sánchez et al. 2009).

Unos de los principales efectos derivados de los cambios en el uso del suelo por actividades humanas son la pérdida de especies nativas, la homogeneización de las comunidades, cambios en los patrones de diversidad y el deterioro de los servicios ecosistémicos (de Castro Solar et al. 2015; Haddad et al. 2015; Rivera 2017). Por lo tanto, existe una urgente necesidad de entender cómo responden las especies, las comunidades, los procesos ecológicos y los servicios ecosistémicos a dichos cambios (Arroyo-Rodríguez et al. 2017). Los efectos del cambio de uso del suelo en la diversidad de especies pueden evaluarse midiendo dos componentes básicos: la diversidad alfa, que es la diversidad de especies dentro de un mismo tipo de hábitat o comunidad, y la diversidad beta, que se refiere al grado de diferenciación en la composición de especies entre diferentes comunidades de un paisaje (Whittaker 1972). Los componentes alfa y beta son especialmente útiles para evaluar y monitorear los efectos de las actividades humanas sobre la diversidad biológica (Halffter y Moreno 2005). Por ejemplo, la evaluación de la diversidad beta nos ayuda a entender cómo varía la composición de las



comunidades entre los componentes de un paisaje determinado, y a partir de la variación en la distribución de la diversidad, generar estrategias para su conservación. Esta evaluación es fundamental para el manejo de hábitats, debido a que nos permite entender qué tan dinámico es el paisaje y a conocer la magnitud e intensidad de recambio de especies entre los distintos componentes del mismo (Socolar et al. 2016).

Los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) son un excelente grupo para examinar los impactos del cambio en el uso del suelo en la estructura, diversidad y funcionamiento de los paisajes modificados. Estos organismos tienen una amplia distribución, son un grupo diverso y abundante en diferentes ecosistemas tropicales y templados. Además, cumplen papeles ecológicos clave en el funcionamiento de los ecosistemas (Nichols et al. 2008) y tienen una taxonomía relativamente estable, lo cual facilita su identificación y trabajo con este grupo (Philips et al. 2004). Por su amplia variedad de características morfológicas y de comportamiento (Hanski y Cambefort 1991; Feer y Pincebourde 2005), son organismos que responden a muchos tipos de disturbio natural o antropogénico (Nichols et al. 2007). Debido a su conducta de nidificación y reproducción, los escarabajos estercoleros dependen estrechamente del excremento de mamíferos (Hanski y Cambefort 1991). Por lo tanto, estos escarabajos son altamente sensibles a cambios en la composición y estructura de comunidades de estos vertebrados (Nichols et al. 2009), así como a cambios del hábitat (Barlow et al. 2010). Debido a estos atributos biológicos los escarabajos coprófagos han sido frecuentemente utilizados para evaluar los impactos de las actividades antropogénicas en la diversidad y funcionamiento de los ecosistemas y a menudo son considerados para programas de monitoreo (Scholtz et al. 2009).

La Zona de Transición Mexicana (ZTM) es una región biogeográfica compleja de contacto y sobrelape de áreas de distribución de biotas con diferente origen, que se caracteriza por tener una intensa interacción entre factores históricos y ecológicos (Halffter 1976, Halffter y Morrone 2017). En la ZTM las comunidades de escarabajos de elevada altitud son dominadas por especies de montaña de origen paleo-ártico y neártico, mientras que los ensamblajes de las tierras bajas son



dominados por elementos neotropicales (Halffter 1976, Halffter et al. 1995, Lobo y Halffter 2000). En el estado de Hidalgo, ubicado en la ZTM, convergen dos sistemas orográficos importantes: la Sierra Madre Oriental y la Faja Volcánica Transmexicana, estos macizos montañosos estaban cubiertos originalmente de bosques templados, incluyendo bosques de encinos, bosques de pino-encino y bosques de oyamel, entre otros.

Hidalgo ocupa el segundo lugar a nivel nacional en producción de ganado ovino con 14,143 toneladas de ganado en pie producidas en 2016 (SAGARPA-SIAP 2016). Este tipo de ganadería se realiza principalmente bajo sistemas de pastoreo tradicionales, de forma extensiva para venta y autoconsumo. Se pueden encontrar rebaños de borregos guiados por su pastor en pastizales, terrenos agrícolas abandonados, a orillas de caminos, etc. Se sabe muy poco sobre cómo son las comunidades de escarabajos coprófagos en estos ambientes. Por ello, en este trabajo se estudiará la respuesta de las comunidades de escarabajos coprófagos a las transformaciones de los bosques templados a pastizales utilizados para el pastoreo de ganadería ovina, el cual es un interesante sistema de estudio que puede ayudar a entender el impacto de los hábitats influenciados por el hombre en la biodiversidad de la ZTM.



3. Antecedentes

3.1 Consecuencias de las modificaciones de los ecosistemas naturales en los escarabajos coprófagos

La transformación de los ecosistemas nativos a otros usos del suelo como resultado de las actividades humanas es reconocida como una de las principales causas directas de pérdida de la diversidad biológica (Forman 1995). La transformación del bosque a otros usos del suelo puede cambiar las condiciones microclimáticas como temperatura, humedad, dureza del suelo, etc. (Escobar y Chacón de Ulloa 2000; Nichols et al. 2013), influyendo en la distribución espacial de los escarabajos. La respuesta de los escarabajos coprófagos a los cambios en sus ecosistemas puede depender del tipo e intensidad de las modificaciones. Por ejemplo, en ecosistemas tropicales se ha documentado que la deforestación y los distintos tipos de manejo del bosque pueden afectar seriamente a los escarabajos coprófagos (Davis et al. 2001; Horgan et al. 2005; Nichols et al. 2007). Los bosques secundarios, bosques con tala selectiva y los sistemas agroforestales pueden mantener comunidades ricas en especies de escarabajos, con muchas de las especies que se encuentran en áreas de bosque conservado (Montoya-Molina et al. 2016). Sin embargo, en los pastizales y otras áreas abiertas hay menos especies en comparación con el número de especies del bosque conservado. La abundancia, en general disminuye cuando la modificación del hábitat es más intensa, aunque existe mucha variación. Las comunidades de escarabajos de hábitats abiertos se caracterizan por la hiper abundancia de pocas especies de tamaño pequeño, llevando a una baja equitatividad (Nichols et al. 2007).

Por otro lado, la fragmentación, que implica una reconfiguración del hábitat original en parches de menor tamaño (Collinge 2009) dentro de una matriz de hábitat modificado, tiene como consecuencia la disminución de la riqueza, abundancia y equitatividad de las comunidades de escarabajos en los fragmentos de bosque más pequeño (Nichols et al. 2007).



3.2 Respuesta de las comunidades de escarabajos coprófagos a la ganadería en distintas zonas geográficas

Las prácticas actuales de producción de ganado que sustentan al mundo promueven el incremento en la producción a expensas de la transformación de los ecosistemas naturales (Thornton et al. 2009, Phalan et al. 2011). Esto implica que se podrían perder algunas funciones ecológicas importantes realizadas por las especies de escarabajos coprófagos, como son el reciclaje de nutrientes, la bioturbación, el control biológico y la dispersión secundaria de semillas (Nichols et al. 2009, Barragán et al. 2014).

El impacto que tienen las actividades ganaderas en las comunidades de escarabajos depende, por un lado, del tipo e intensidad de la ganadería y por otro, de la ubicación geográfica, de la historia biogeográfica y evolutiva de las especies que integran las comunidades y de las restricciones ecofisiológicas de las especies de escarabajos (e.g. especialización en el tipo de hábitat) (Escobar et al. 2007, Barragán et al. 2014).

La mayoría de los estudios sobre la respuesta de los escarabajos coprófagos a las actividades ganaderas se han realizado en zonas tropicales, donde la selva se tala para sembrar pastos exóticos como alimento para el ganado vacuno (Nichols et al. 2007). En regiones tropicales cercanas al Ecuador se ha documentado una baja riqueza de especies de Scarabaeinae en pastizales en comparación con una alta riqueza de especies en bosques (Simmons y Ridsdill-Smith 2011). En otros estudios se ha documentado que la estructura y composición de los ensamblajes de escarabajos coprófagos (Scarabaeinae) se modifican a causa de la transformación de los bosques en áreas agrícolas (Scholtzs et al. 2009). Todas estas investigaciones han demostrado una considerable disminución en la riqueza y abundancia de especies en los potreros (áreas delimitadas para el pastoreo de ganado) y cultivos, observándose en estos últimos altos valores de abundancia de unas pocas especies y la presencia de especies exóticas (Klein 1989, Escobar 2004, Nichols et al. 2007, Estrada 2008, Gardner et al. 2008, Arellano et al. 2013).

Horgan (2007) examinó el efecto de la expansión de los pastizales de ganadería a través de América Central y encontró una disminución a nivel regional



de la diversidad de escarabajos estercoleros y una proliferación de especies sinantropogénicas (especies favorecidas por las actividades humanas). Además, comparó la composición de comunidades de estercoleros en pastizales y en fragmentos de bosque nativo y encontró que las comunidades de pastizales estaban caracterizadas por una significativa reducción de riqueza de especies.

En la Amazonía Brasileña, Silva y colaboradores (2017) examinaron la riqueza de especies de escarabajos estercoleros, su abundancia y composición entre el bosque y los pastizales cercanos con actividad ganadera y encontraron que los pastizales eran mucho menos ricos y abundantes en especies de escarabajos (12 spp. 119 individuos) que el bosque (59 spp. 6,604 individuos). El cambio de bosques a pastizales resultó además en un incremento del recambio de especies.

En la selva Lacandona, en Chiapas, México, Navarrete y Halffter (2008) estudiaron la diversidad de escarabajos en tres diferentes tipos de hábitats, en selva continua, fragmentos de selva y en pastizales de ganadería. Aunque la riqueza de especies fue similar entre la selva continua (44 spp.) y los fragmentos (42 spp.), se registraron cambios en la estructura y composición de las comunidades de escarabajos, mientras que en los pastizales ganaderos únicamente encontraron 13 especies. En otro trabajo realizado en la misma región de Chiapas, Sánchez de Jesús y colaboradores (2015) encontraron que la pérdida de selva ocasionó una disminución en la riqueza la abundancia y biomasa de escarabajos en los parches de selva rodeados por una matriz cultivos y pastizales.

Finalmente, en paisajes de bosque tropical seco en el sureste de Mexico, Alvarado et al. (2018) registraron un total de 33 especies, de las cuales 15 especies fueron encontradas en el bosque, 13 fueron encontradas tanto en bosque como en tierras agrícolas y únicamente registraron cinco especies en sistemas intensificados de ganadería y cultivos de maíz. La riqueza de escarabajos coprófagos, la biomasa y la identidad taxonómica de las especies estuvieron más fuertemente relacionadas con cambios en los elementos que componen el paisaje a múltiples escalas espaciales que con su arreglo espacial y la intensificación ganadera. Esto sugiere que, para maximizar la protección en los bosques secos de esta región, es necesaria la implementación de usos del suelo separados ("land sparing"), una



estrategia que al parecer puede amortiguar los impactos negativos de la intensificación de la producción ganadera sobre las comunidades de escarabajos coprófagos (Alvarado et al. 2018).

En ecosistemas templados la historia es distinta. Predomina la ganadería ovina y se lleva a cabo un pastoreo tradicional que también puede combinarse con la cría de caballos y vacas (Molnár et al. 2016). Mientras que en los ecosistemas tropicales la diversidad de escarabajos está en riesgo por la transformación de selva a pastizales, en los ecosistemas templados de Europa hay extinciones locales de escarabajos por la desaparición de los pastizales y de la ganadería tradicional (Lobo 2001). Las comunidades de escarabajos que ocurren en estos pastizales son vitales para mantener la calidad de los pastos y la salud del ganado (Martin-Piera y Lobo 1995).

En Italia, Carpaneto y colaboradores (2005) registraron cambios en los ensamblajes de escarabajos como resultado en el cambio de uso del suelo de un área de pastizal de ganadería ovina a parque urbano regional. La riqueza se redujo de 19 especies 10 años antes del cambio de uso del suelo, a sólo 9 especies.

Tonelli y colaboradores (2017) evaluaron el efecto de la intensidad del pastoreo en las comunidades de escarabajos coprófagos. Reportaron una mayor diversidad alfa en las áreas con intensidad moderada de pastoreo (1.5 cabezas de ganado/ha) que en los sitios con baja intensidad (0.7 cabezas de ganado/ha) también encontraron diferencias en la composición de especies raras y abundantes en los diferentes tratamientos de intensidad de pastoreo.



3.3 Comunidades de escarabajos en la Zona de Transición Mexicana

Moctezuma y colaboradores (2016) realizaron un estudio en dos montañas, una de hábitat xérico y la otra con hábitat templado ubicadas en la ZTM, la cual reconocida como el área de contacto de dos grandes biotas: Neártica y Neotropical (Halffter 1987). Específicamente, estos autores mostraron que las comunidades de escarabajos de montañas de la ZTM con perturbación evidente tienen el doble de diversidad que en hábitats conservados, y que existe un alto recambio de especies entre ambos tipos de hábitat. Una conclusión de este trabajo es la presencia de comunidades de distinto origen biogeográfico vinculadas a condiciones ambientales contrastantes (Moctezuma et al. 2016).

El estado de Hidalgo se encuentra en el centro de México, en este estado la ZTM abarca las provincias de la Sierra Madre Oriental y de la Faja Volcánica Transmexicana, por arriba de los 1,500 m de altitud (Morrone y Márquez 2001). En esta zona montañosa predomina la ganadería ovina, así que las comunidades de escarabajos coprófagos que habitan en esta zona podrían responder de forma diferente a las comunidades de las tierras bajas tropicales.

Hidalgo es un estado que tradicionalmente produce ganado ovino, bajo un sistema de pastoreo extensivo. En este sistema quedan comprendidas todas las explotaciones de tipo rústico, que es la forma de producción común en los campesinos de escasos recursos económicos, con rebaños de tamaño reducido que pueden ir de 10 a 50 animales (Garduño-Villafaña 2015) cuya alimentación se basa en el pastoreo en terrenos comunales o ejidales, en pastizales, agostaderos naturales, a orillas de camino. La inversión de recursos económicos para la alimentación, sanidad e infraestructura del ganado es mínima y la mano de obra es generalmente familiar, ya que son las mujeres, niños y ancianos los que principalmente guían los rebaños, lo que permite bajos costos de producción por kilogramo de borrego, teniendo como finalidad principal la producción de carne para el abasto familiar (autoconsumo) y para venta local (Garduño-Villafaña 2015). El 95% de la carne de borrego en México es para su consumo a través del alimento típico “barbacoa”, considerado como un platillo de lujo resultado de la cocción del borrego cubierto en pencas de maguey en horno subterráneo o en bote de metal



(Durán et al. 2001). En el centro del país, la barbacoa se consume en altas cantidades durante los fines de semana, siendo también uno de los principales platillos ofrecidos en los eventos sociales.

Existen pocos estudios en el estado de Hidalgo en los que se evalúe el impacto de esta actividad ganadera en las comunidades de escarabajos coprófagos de los pastizales. En un estudio realizado en matorral xerófilo de la provincia del Altiplano en el estado de Hidalgo se analizó el impacto del pastoreo en la diversidad y la estructura de las comunidades en condiciones de cobertura vegetal distinta (abierta y cerrada) y también entre tipos de hábitats (matorral submontano y matorral crasicaule) (Verdú et al. 2007). Los efectos del pastoreo en la estructura de la vegetación influyeron en la riqueza y diversidad de especies de escarabajos coprófagos en el matorral submontano, donde el pastoreo ha creado mosaicos de tierra de una matriz de pastizales con parches de matorral. Sin embargo, en el caso del matorral crasicaule, el impacto del pastoreo no es tan evidente (Verdú et al. 2007). En otro trabajo llevado a cabo en un bosque templado mixto de la Sierra Madre Oriental también se reportó que la actividad ganadera tiene un impacto positivo en la abundancia y riqueza de especies de escarabajos coprófagos (Ortega-Martínez et al. 2016), lo mismo se reporta en bosques de pino-encino donde se desarrolla ganadería pastoril (Barragán et al. 2014).

De acuerdo con estos antecedentes en el presente trabajo se espera que en los pastizales con actividad ganadera ovina se encuentren una mayor riqueza y abundancia de especies de escarabajos coprófagos. Por otro lado, se espera que en sitios con mayor heterogeneidad de usos de suelo exista una mayor diversidad de escarabajos.



4. Objetivos

4.1 Objetivo general

Analizar la diversidad y la composición de las comunidades de escarabajos coprófagos en sitios de bosque de pino-encino y en pastizales aledaños utilizados para pastoreo de ganado ovino en un paisaje de la Zona de Transición Mexicana.

4.2 Objetivos particulares

- Comparar la riqueza, abundancia, diversidad y composición de las comunidades de escarabajos coprófagos entre sitios de pastizal con actividad ganadera pastoril y sitios de bosque de pino-encino.
- Evaluar la influencia de la disponibilidad de estiércol, dureza y humedad del suelo, la heterogeneidad de usos del suelo propias de los sitios de muestreo y la altitud, sobre las comunidades de escarabajos presentes en cada hábitat.



5. Métodos

5.1 Área de estudio

El trabajo se llevó a cabo en la Sierra de las Navajas en el estado de Hidalgo, ubicada al sur-sureste del estado, en la ecorregión Bosques de Coníferas y Encinos de la Sierra Madre Oriental. En mayo de 2017 esta área fue nombrada Geoparque Mundial por la UNESCO por su sobresaliente diversidad geológica, y se ubica en la unión de dos provincias geológicas: la Faja Volcánica Transmexicana y la Sierra Madre Oriental (UNESCO 2017).

Las principales especies de árboles en el bosque de esta región son: *Pinus patula*, *Quercus crassifolia*, *Abies religiosa* y *Quercus laurina* (INEGI 2014). El área de estudio está comprendida entre los municipios de Acatlán, Huasca de Ocampo, Omitlán de Juárez, Singuilucan y Tulancingo (Figura 1). Existen dos climas en la Sierra: semifrío subhúmedo con lluvias en verano y templado subhúmedo con lluvias en verano (INEGI 2014). La precipitación promedio anual en esta zona varía de 515 a 1,040 mm, y la temperatura promedio de 13 a 15 °C (Pavón y Meza 2009) (Tabla 1). Sin embargo, en los sitios de muestreo la temperatura a lo largo del día cambia según el tipo de hábitat, y en ciertas horas del día la temperatura puede ser hasta 4 °C más alta en los pastizales que en los sitios de bosque (Figura 2).



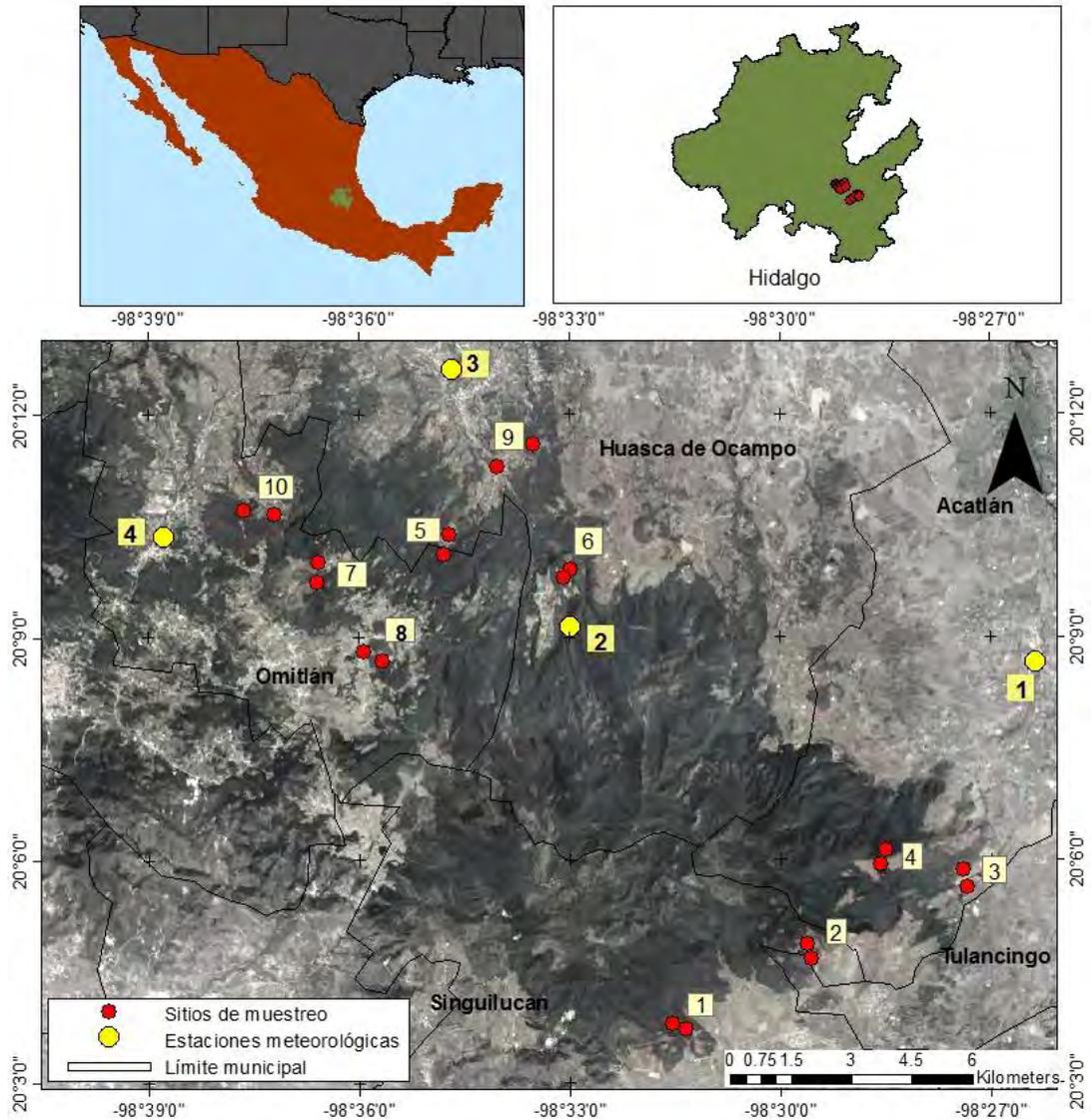


Figura 1. Ubicación geográfica de los sitios de muestreo en el estado de Hidalgo, México. La numeración de las estaciones meteorológicas corresponde a los datos de la Tabla 1. La numeración de los sitios corresponde a los sitios de muestreo en la Tabla 2.



Tabla 1. Precipitación y temperatura promedio de las estaciones meteorológicas más cercanas a los sitios de estudio. El número de la estación corresponde con la ubicación de las estaciones meteorológicas en la Figura 1.

	Estación meteorológica	Altitud (m s.n.m)	Precipitación promedio total anual (mm)	Promedio temperatura (°C)
1	Acatlán	2,130	515	13.9
2	El Zembo	2,240	837	13.3
3	Huasca	2,100	257	15.1
4	Omitlán	2,370	1,040	13.2

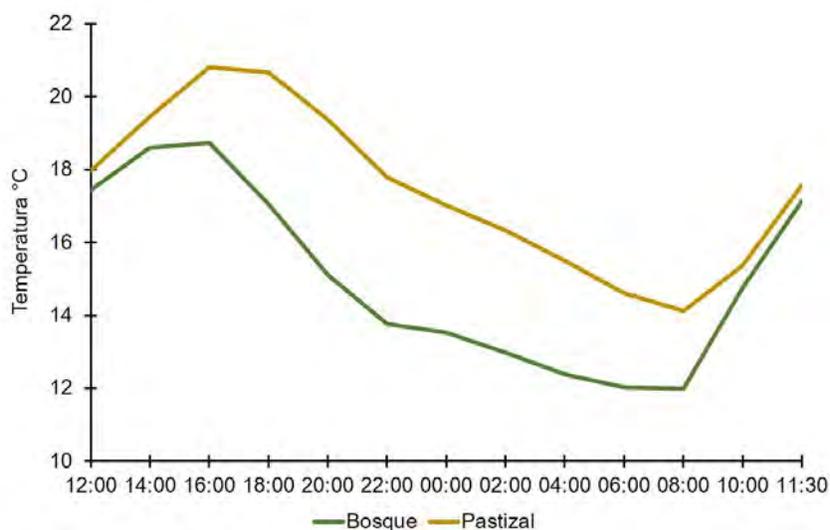


Figura 2. Variación diaria de la temperatura en áreas de bosque y pastizal en la zona de estudio. Se observa la temperatura promedio en 96 horas registradas entre el 2 y el 6 de septiembre de 2017 (2 registros por hora en cada tipo de hábitat), utilizando un sensor de temperatura (HOBO U23 V2).



5.2 *Diseño y método de muestreo*

El muestreo se llevó a cabo en la temporada de lluvias de 2016, entre el 2 de agosto y el 23 de septiembre, que es cuando la actividad de los escarabajos se incrementa. Se ubicaron 10 localidades (Figura 1), distribuidas entre los 2,200 y 2,700 m s.n.m. (Tabla 2). Dentro de cada localidad se ubicó un sitio de bosque de pino-encino (sin actividad ganadera) y un sitio de pastizal activo (con ganado ovino) separados como mínimo 300 metros. La distancia entre localidades fue de al menos 1 kilómetro. En total fueron muestreados 10 en sitios de pastizales y 10 sitios de bosque sin actividad ganadera.

Para el muestreo de los escarabajos estercoleros en cada uno de los sitios, se colocaron nueve trampas de caída que consistieron en recipientes de plástico (20 cm de diámetro x 10 cm de alto) enterrado a ras de suelo, sobre el cual se colocó una rejilla con una mezcla de estiércol de borrego y caballo (aproximadamente 70-30% respectivamente). Para preservar y evitar que los escarabajos escapen de la trampa se colocó glicol etileno al 30% un método de recolecta ha sido utilizado con éxito en la zona (Verdú et al. 2007; Barragán et al. 2011). Las trampas se colocaron trazando una cuadrícula con una separación mínima de 50 m de distancia entre trampas para minimizar la interferencia (Larsen y Forsyth 2005). En todos los sitios de muestreo las trampas permanecieron abiertas por un periodo de 144 hrs. Al final los escarabajos colectados fueron colocados en recipientes con alcohol al 70%.

La identificación de las especies se llevó a cabo en el Laboratorio de Ecología de Comunidades del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, utilizando claves de identificación, la colección de referencia del propio laboratorio y con la asesoría recibida de Fernando Escobar y Pablo Minor (Instituto de Ecología, A. C., INECOL).



Tabla 2. Características de los sitios de muestreo ubicados en la Figura 1.

Bloque	Localidad	Municipio	Sitio	Hábitat	Altitud (m s.n.m)
1	Rincón del Puerto	Singuilucan	1	Pastizal	2,670
			2	Bosque	2,726
2	La Lagunita	Singuilucan	3	Pastizal	2,576
			4	Bosque	2,569
3	Huajomulco	Tulancingo de Bravo	5	Pastizal	2,246
			6	Bosque	2,276
4	Ejido Acatlán	Acatlán	7	Pastizal	2,484
			8	Bosque	2,464
5	Ejido Ixtula-Sembo	Huasca de Ocampo	9	Pastizal	2,383
			10	Bosque	2,430
6	El Sembo	Huasca de Ocampo	11	Bosque	2,264
			12	Pastizal	2,216
7	Cerro Gordo	Omitlán de Juárez	13	Pastizal	2,617
			14	Bosque	2,635
8	Mixquiapan	Omitlán de Juárez	15	Bosque	2,679
			16	Pastizal	2,683
9	Llano Grande	Huasca de Ocampo	17	Pastizal	2,215
			18	Bosque	2,200
10	Miguel Teniente	Omitlán de Juárez	19	Pastizal	2,549
			20	Bosque	2,582





Figura 3. Actividad ganadera ovina en un pastizal de la Sierra de las Navajas, Hidalgo.

5.3 Caracterización del hábitat a escala local

Se estimó la disponibilidad de estiércol por sitio realizando cuatro trayectos de 20 m de longitud ubicados entre las trampas, siguiendo el método utilizado por Barragán (2012). A lo largo de cada trayecto se trazaron cuadrantes de 1 m², separados un metro entre sí (10 m² por trayecto). Se registró la frecuencia de ocurrencia de estiércol en los 40 cuadrantes de cada sitio.

Como variables ambientales del microhábitat a nivel de trampa (nueve medidas por sitio) se midió la dureza y humedad del suelo. La dureza del suelo se midió con un penetrómetro graduado de 0 a 5, en donde el valor más alto significa suelos muy duros. La humedad se obtuvo a través de un medidor analógico de humedad de suelo (Soil moisture meter HM6400) con una escala de 0 a 10, donde 0 es seco y 10 es saturado.



5.4 Caracterización del hábitat a escala de paisaje

Se registró la elevación (m s.n.m.) de cada sitio de muestreo (Tabla 2) y se midió la composición y heterogeneidad de usos del suelo. Para caracterizar la composición de usos del suelo (tipo de cobertura) circundantes a los 20 sitios de muestreo, se tomaron imágenes aéreas con un dron (Modelo Phantom 3 advanced, cámara de 12 megapíxeles, GPS+GLONASS). En cada sitio de muestreo la imagen se tomó colocando el dron en el centro del conjunto de las nueve copro-trampas. Las imágenes obtenidas tienen una resolución 0.16 metros y fueron georreferenciadas utilizando imágenes de Google Earth como base. Utilizando estas imágenes y la información obtenida en campo, se identificaron los siguientes tipos de cobertura: 1) bosque de pino-encino, 2) cultivos (maíz, avena o trigo), 3) construcciones humanas (carreteras), 4) pastizales, 5) suelo desnudo y 6) otros tipos de vegetación-no bosque (*i.e.*, cercos vivos, arboles aislados, matorrales). Para cuantificar el porcentaje de área cubierta por los usos del suelo de los 20 sitios se utilizó ArcGis (versión 10.2, ESRI Inc., Redlands, CA, EUA) y se llevó a cabo el siguiente método: 1) se añadió la ubicación de las trampas en las fotografías de los paisajes; 2) para cada sitio se trazó un polígono mínimo convexo utilizando la ubicación de las trampas como vértices; 3) con la herramienta *Geoprocessing* se crearon buffers disueltos de 100 metros a partir de los vértices de los polígonos o de las polilíneas según el caso (Figura 4); 4) se realizó la digitalización supervisada de los distintos tipos de cobertura dentro de los buffers de los sitios, las coberturas se corroboraron con imágenes satelitales de Google Earth y con la información recabada en campo; y 5) se cuantificaron las áreas de los polígonos digitalizados para cada categoría de cobertura y se obtuvieron los porcentajes de cada una de las coberturas de uso del suelo a partir del área del buffer (100%).

Finalmente, se midió la heterogeneidad espacial de cada sitio de muestreo midiendo la diversidad de usos del suelo de los buffers utilizando el exponencial del índice de entropía de Shannon (1D , sensu Jost 2006), considerando como sitios más heterogéneos a los más diversos en usos del suelo (Fahrig et al. 2011).



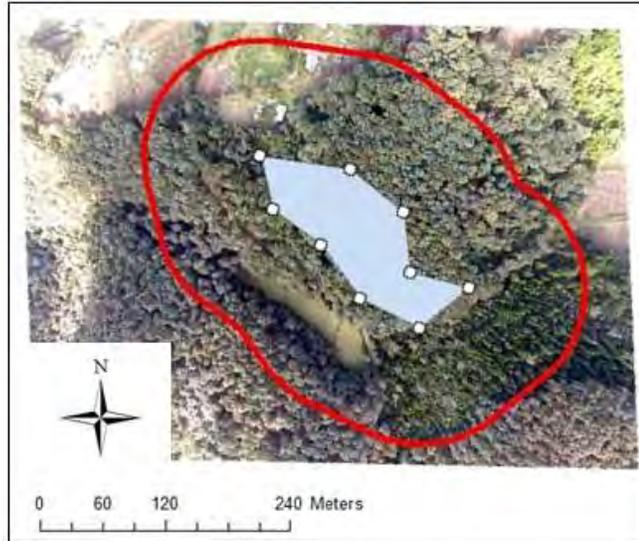


Figura 4. Construcción de polígono mínimo convexo (área gris) a partir de la ubicación de las trampas de caída (puntos blancos) y buffer de 100 metros alrededor del polígono (línea roja).

5.5. Análisis de datos

Se calculó la completitud de los inventarios de cada sitio muestreado utilizando el estimador Chao 1 (Chao et al. 2005) con el programa SPADE (Chao y Shen 2010), que es un estimador no-paramétrico de la riqueza de especies (Colwell y Levin 2009). La completitud de cada inventario se estimó como el porcentaje representado por la riqueza de especies registrada en campo, en relación con la máxima riqueza esperada según el estimador Chao 1. Esta medida indica la completitud del muestreo realizado y por lo tanto permite representar de forma confiable la diversidad de escarabajos en cada sitio.

Los estudios ecológicos suelen estar sesgados por la autocorrelación espacial, es decir, los sitios más cercanos no son independientes ya que comparten atributos ecológicos (Dormann et al. 2007). Por esta razón, se exploró la existencia de autocorrelación espacial de la riqueza y abundancia de especies de escarabajos coprófagos en relación con las distancias geográficas entre sitios. Para esto se utilizó el índice I de Moran, que es un coeficiente de correlación ponderado que detecta la aleatoriedad espacial o la agrupación espacial de las variables (Gerisch

2011). Para calcular este se utilizó el paquete *ape* del software R 3.3.2. (R Development Core Team 2016).

5.5.1 Comparaciones de la biodiversidad entre hábitats

Para evaluar la diversidad alfa acumulada de cada tipo de hábitat se comparó la riqueza total de especies entre tipos de hábitat. La comparación se basó en curvas de acumulación de especies utilizando el modelo de rarefacción-extrapolación basado en individuos y calculando intervalos de confianza del 95% siguiendo el procedimiento propuesto por Colwell et al. (2004). Dado que en el bosque se capturó un menor número de individuos que en el pastizal, para poder hacer comparaciones, la curva de acumulación de especies fue extrapolada hasta el valor máximo de abundancia de individuos en el pastizal. También se construyeron curvas de rango-abundancia por tipo de hábitat que muestran el número de especies, su identidad y la abundancia proporcional de las especies.

Se realizaron perfiles de diversidad totales para los dos tipos de hábitat usando los números de Hill (Hill 1973), también llamados diversidad de orden q (Jost 2007). Estas medidas consideran tanto la riqueza como la abundancia relativa de las especies, y su valor se expresa en número de especies efectivas en la comunidad (Jost 2006). El exponencial q indica la sensibilidad de la medida a las especies raras y comunes en la muestra. En este estudio se calcularon las diversidades de orden 0D , 1D y 2D . La diversidad de orden 0D representa la riqueza de especies en la comunidad, la diversidad de orden 1D está basada en el exponencial de la entropía de Shannon, usa la abundancia relativa de cada especie y representa la diversidad de especies comunes o típicas de la comunidad (Jost 2007). Mientras que la diversidad de orden 2D da mayor peso a las especies dominantes (Jost 2006). Estas medidas de diversidad son ampliamente recomendables en estudios comparativos de la diversidad, ya que cumplen con el criterio de duplicación y son fáciles de interpretar (Jost 2006; Chao y Jost 2012). Estas medidas se obtuvieron con el programa INEXT (Chao y Jost 2012; Hsieh et al. 2013).



Mediante modelos lineales generalizados mixtos (MLGM) se evaluaron los cambios en diversidad (considerando las tres medidas: 0D , 1D y 2D) y la abundancia (número de individuos entre los hábitats, bosque y pastizal). En estos modelos, el hábitat fue considerado como factor fijo y la localidad como factor aleatorio. Para los datos de riqueza de especies se asumió una distribución de Poisson, para la abundancia una distribución binomial negativa para controlar la sobredispersión de los conteos, mientras que para las medidas de diversidad 1D y 2D fueron modeladas usando la distribución normal. Los análisis de los MLGM fueron realizados con los paquetes *lme4* y *MASS* (Venables y Ripley 2002; Bates et al. 2015) del software R 3.3.2. (R Development Core Team 2016).

Se realizó un Análisis Multivariado Permutacional utilizando PERMANOVA + add-on PRIMER v.7 (Clarke y Gorley 2015) de dos factores (fijo: hábitat, aleatorio: localidad) para evaluar estadísticamente las diferencias en composición de especies (diversidad beta) entre hábitat y entre localidades (Anderson y Walsh 2013). Las diferencias en la composición de especies fueron evaluadas mediante el índice de disimilitud de Bray-Curtis que considera la presencia y abundancia de las especies en cada sitio (Faith et al. 1987).

Posteriormente se realizó un escalamiento multidimensional métrico (mMDS) utilizando PRIMER v.7 (Clarke y Gorley 2015) para representar gráficamente las diferencias en composición y estructura de las comunidades de escarabajos entre bosque y pastizal con base en la disimilitud de Bray-Curtis. Para esto se utilizaron los datos no transformados de la abundancia de especies por trampa como unidad de muestra.



5.5.2. Influencia de variables ambientales.

Se compararon las variables ambientales (cantidad de estiércol disponible, dureza y humedad del suelo) entre hábitats mediante pruebas de t , y la temperatura mediante una prueba de Wilcoxon con el programa Sigma-Stat 4.0 (Systat Software 2006).

Finalmente, se evaluó la influencia del tipo de uso del suelo y de algunas variables ambientales en la riqueza, abundancia y diversidad (1D y 2D) de escarabajos usando modelos lineales generalizados (MLG) para el conjunto de todos los sitios ($n = 20$) de muestreo, y posteriormente para cada tipo de hábitat por separado ($n = 0$ por tipo de hábitat). Las variables ambientales incluyen variables a escala local (estiércol disponible, dureza y humedad del suelo) y las variables a escala de paisaje (elevación, composición y heterogeneidad de usos del suelo). Asumimos error de distribución normal para 1D y 2D por ser valores continuos, distribución Poisson para la riqueza de especies y el estimador Chao 1, y distribución quasi-Poisson para abundancia para considerar la sobredispersión de los datos. El análisis fue realizado en R (R Development Core Team 2016).



6. Resultados

Se recolectaron un total de 3,649 individuos pertenecientes a 24 especies de escarabajos coprófagos (Coleoptera, Scarabaeidae) de tres subfamilias: Aphodiinae, Geotrupinae y Scarabaeinae (Tabla 3).

Previo al análisis de las comunidades, utilizando el estimador Chao 1, se obtuvo la completitud de los inventarios para todos los sitios, únicamente encontramos una completitud menor al 80% en los sitios 12, 16 y 20. Estos resultados indican que una gran proporción de las especies potencialmente presentes en 17 de los 20 sitios de estudio fueron registradas, por lo que es posible hacer comparaciones confiables entre los tipos de hábitat y localidades. No se encontró autocorrelación espacial de la de riqueza de especies (I de Morán \pm DE = 0.05 ± 0.11 , $P = 0.33$), ni para la abundancia de escarabajos (I de Morán \pm DE = 0.11 ± 0.11 , $P = 0.14$) entre sitios.



Tabla 3. Especies de escarabajos de la familia Scarabaeidae y número de individuos colectados en bosque y pastizal. Clasificación de Morón (2003).

Subfamilia	Código	Especie	Bosque	Pastizal
Aphodiinae	Aa	<i>Agrilinellus antonioreyi</i>	---	3
	Ao	<i>Agrilinellus ornatus</i>	3	---
	Ah	<i>Ataenius heinekeni</i>	4	32
	Bt	<i>Blackburneus teposcolulaensis</i>	---	1
	Cf	<i>Cephalocyclus fuliginosus</i>	7	---
	Cm	<i>Cephalocyclus mexicanus</i>	3	12
	Go	<i>Gonaphodiellus opisthius</i>	570	487
	Lc	<i>Labarrus cincticulus</i>	---	44
	Lp	<i>Labarrus pseudolividus</i>	---	6
	Oin	<i>Oscarinus indutilis</i>	4	36
	Pv	<i>Planolinellus vittatus</i>	---	4
Pc	<i>Pseudagolius coloradensis</i>	---	34	
Geotrupinae	Cb	<i>Ceratrotupes bolivari</i>	3	---
	Gn	<i>Geotrupes nebularum</i>	1	---
Scarabaeinae	Ch	<i>Canthon humectus humectus</i>	14	64
	Ca	<i>Copris armatus</i>	48	91
	Ei	<i>Euoniticellus intermedius</i>	---	2
	Och	<i>Onthophagus chevrolati</i>	159	191
	Og	<i>Onthophagus gibsoni</i>	---	5
	Ol	<i>Onthophagus lecontei</i>	3	77
	Om	<i>Onthophagus mexicanus</i>	231	1,313
	Pa	<i>Phanaeus adonis</i>	---	5
	Pp	<i>Phanaeus palliatus</i>	8	131
Pq	<i>Phanaeus quadridens</i>	---	53	



6.1. Diversidad alfa

La comparación de las curvas de acumulación de especies mostró que la riqueza total de especies es mayor en pastizal que en el de bosque (Figura 5). En los pastizales fueron capturados 2,591 escarabajos de 20 especies, mientras que en los bosques se obtuvieron 1,058 individuos de 14 especies.

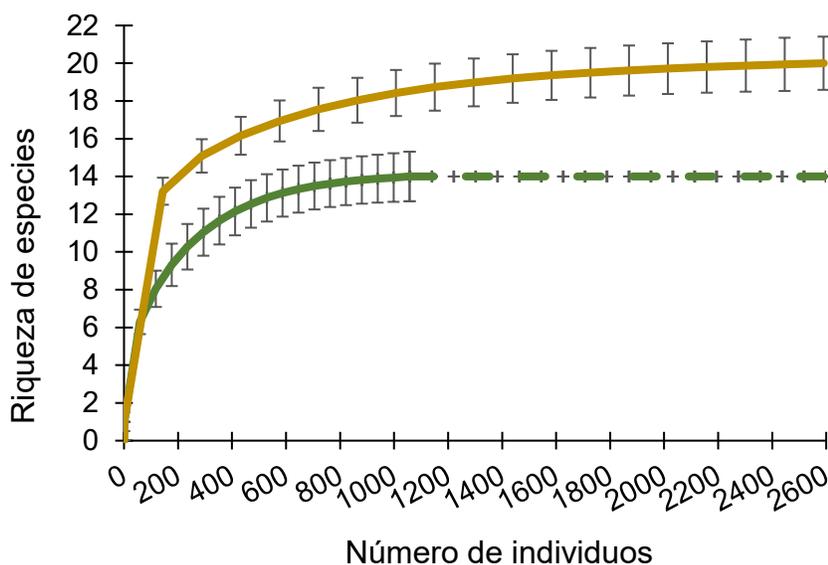


Figura 5. Curva de acumulación de especies de escarabajos en bosque (verde) y pastizales (amarillo). En cada curva se incluyen barras de error al 95%. Las líneas continuas son el modelo de rarefacción y la línea discontinua es la extrapolación de la riqueza esperada para el bosque.

En las curvas de rango-abundancia para las comunidades de bosques y de pastizales, la pendiente de la curva del pastizal muestra una comunidad más equitativa, el patrón de distribución de abundancia y el orden jerárquico de las especies es distinto en ambos hábitats (Figura 6). Se observan las mismas tres especies como las más abundantes, *Gonaphodiellus opisthius* Bates 1887, *Onthophagus mexicanus* Bates 1887 y *Onthophagus chevrolati* Harold 1869. En el hábitat de bosque se observó una pendiente pronunciada debido a que tres especies fueron dominantes en cuanto su abundancia, además se encontraron



cinco especies raras (menos de 5 individuos). En el hábitat de pastizal se observa una mayor equitatividad entre las abundancias de las especies, únicamente se observan tres especies raras (Figura 6). La única especie que mantiene la misma posición jerárquica en ambos hábitats es *O. chevrolati*.

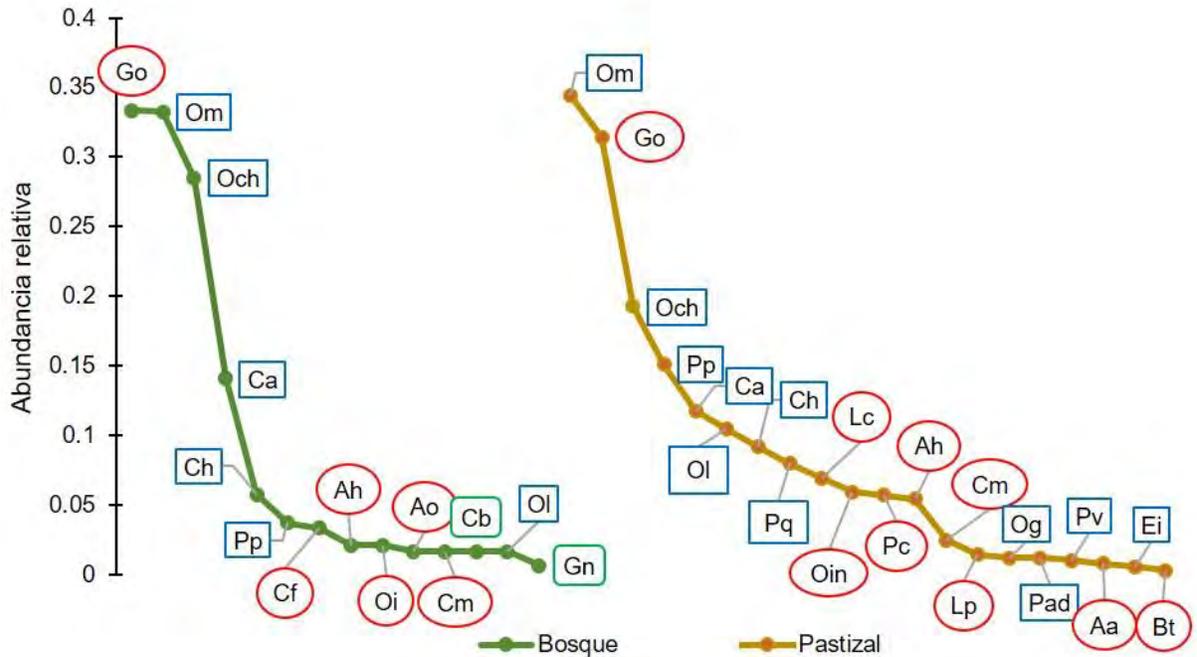


Figura 6. Curvas de rango-abundancia de las comunidades de escarabajos en bosques y pastizales. En rojo, azul y verde se indican las especies pertenecientes a las subfamilias Aphodiinae, Scarabaeinae y Geotrupinae, respectivamente (cada punto en las curvas representa una especie, la abreviatura del código está detallada en la Tabla 3).

Los perfiles de diversidad por tipo de hábitat (Figura 7) mostraron que los tres órdenes de la diversidad del pastizal son de manera consistente mayores que en el bosque.



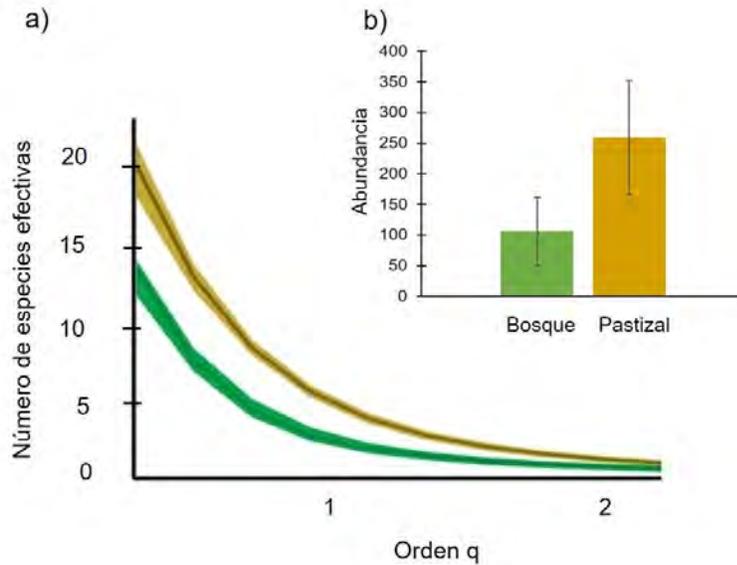


Figura 7. a) Perfiles de diversidad de los escarabajos coprófagos de la Sierra de las Navajas (en verde la diversidad de bosque y en amarillo la de pastizal). Se indica $q=0$: riqueza de especies (0D), $q=1$: exponencial de Shannon (${}^1D = \exp. H'$) y $q=2$: (2D) especies dominantes (inverso de Simpson) (Jost 2007) b) Abundancia promedio de las comunidades de escarabajos por tipo de hábitat bosque (verde) y pastizal (amarillo)

Sin embargo, la riqueza (observada y estimada), la abundancia y la diversidad de escarabajos tuvo una alta variación entre los distintos sitios de muestreo. Particularmente, la variación de la riqueza y de la abundancia fue mayor entre los sitios de pastizal (Tabla 4). Al comparar los valores promedio de la abundancia entre los dos tipos hábitat se encontró que la media de este parámetro es mayor en el hábitat de pastizal que en el bosque (Figura 7).



Tabla 4. Métricas de diversidad por sitio de muestreo.

Sitios	Hábitat	Abundancia	⁰ D/Riqueza	Chao 1	¹ D	² D
1	Pastizal	78	5	5	2.4	1.7
2	Bosque	9	1	1	1	1
3	Pastizal	106	8	8	4.8	3.8
4	Bosque	18	3	3	2.6	2.3
5	Pastizal	974	16	18	2.9	1.7
6	Bosque	238	9	9	3.4	2.4
7	Pastizal	86	7	8	5.4	4.7
8	Bosque	145	8	9.5	3.8	2.6
9	Pastizal	198	9	10	5.1	3.9
10	Bosque	11	3	3	2.8	2.4
11	Bosque	12	3	3	2.8	2.3
12	Pastizal	483	8	11	2.1	1.5
13	Pastizal	22	3	3	2.4	2
14	Bosque	22	3	3	2.5	2.1
15	Bosque	26	4	4	3.5	3.2
16	Pastizal	115	7	10	3.9	3.2
17	Pastizal	429	8	8	2.6	1.8
18	Bosque	563	7	7.3	2	1.5
19	Pastizal	100	6	6	3.2	2.5
20	Bosque	14	3	4	2.2	1.3

Tabla 5. Influencia del tipo de hábitat (bosque vs. pastizal) sobre la riqueza, abundancia y diversidad ¹D y ²D (MLGM).

Variable de respuesta	Estimación	Error estándar	Valor del estadístico de prueba	Valor de P
Riqueza	0.5596	0.1880	z = 2.977	<0.01
Abundancia	1.3399	0.4838	z = 3.318	<0.01
¹ D	0.7760	0.3293	t = 2.356	<0.05
² D	0.5700	0.3084	t = 1.848	<0.05



6.2 Diversidad beta

Bosques y pastizales comparten el 50% de las especies. En ambos hábitats se encontraron especies exclusivas, cuatro especies fueron exclusivas del bosque: dos especies de Aphodiinae (*Agrilinellus ornatus* y *Cephalocyclus fuliginosus*) y dos especies de la subfamilia Geotrupinae (*Ceratotrupes bolivari* y *Geotrupes nebularum*). En los pastizales se encontraron 10 especies exclusivas: cinco de la subfamilia Aphodiinae: *Agrilinellus antonioreyi*, *Blackburneus teposcolulaensis*, *Labarrus cincticulus*, *Planolinellus vittatus* y *Pseudagolius coloradensis* y cinco especies de Scarabaeinae: *Onthophagus gibsoni*, *Onthophagus mexicanus*, *Phanaeus adonis*, *Phanaeus quadridens* y la especie exótica *Euoniticellus intermedius* (Tabla 3).

El Análisis Multivariado Permutacional (PERMANOVA) arrojó diferencias significativas en la composición de especies entre bosque y pastizal, de igual manera fueron evidentes diferencias en composición entre localidades (Tabla 6). Las diferencias en composición se pueden observar en el mMDS, en el cual se observan una clara separación de las comunidades de escarabajos de acuerdo con el tipo de hábitat (Figura 8).

Tabla 6. Diferencias en composición de especies entre tipos de hábitats y entre localidades. PERMANOVA utilizando disimilitud de Bray-Curtis. Número de permutaciones en cada caso > 9800.

Fuente	g. l	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Pseudo-F	P
Localidad	9	1.88E+05	20938	16.049	0.0001
Hábitat	1	41868	41868	4.437	0.0106
Localidad x hábitat	9	84923	9435.9	7.2324	0.0001
Residuales	160	2.09E+05	1304.7		
Total	179	5.24E+05			



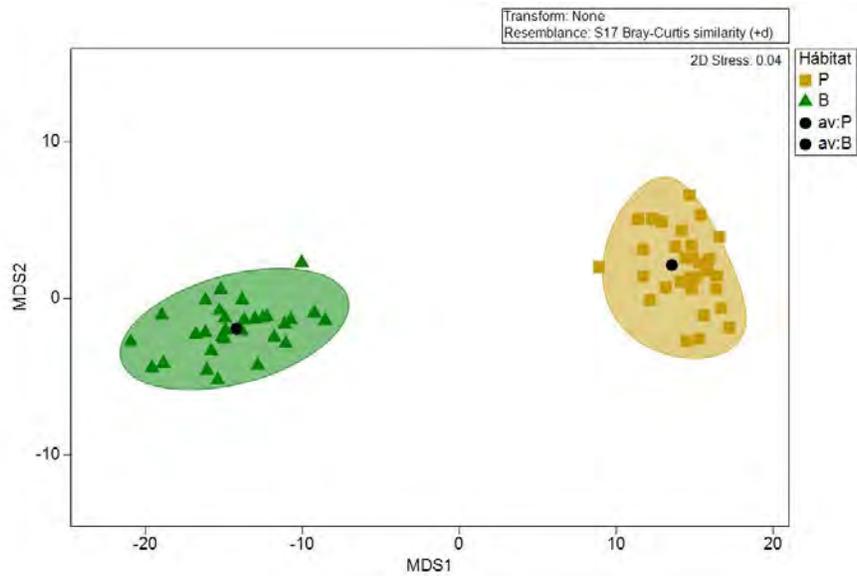


Figura 8. Regiones promedio de Bootstrap en el análisis MDS métrico para las comunidades de escarabajos coprófagos capturados en dos tipos de hábitat (bosque en verde y pastizal en amarillo). El análisis está basado en el índice de Bray-Curtis con datos de abundancia sin transformar. Las áreas sombreadas representan el 95% de intervalos de confianza con el centroide de cada hábitat en negro. Los triángulos y cuadros representan los valores individuales del Bootstrap, calculados utilizando PRIMER 7.V con el número de Bootstrap por grupo: 100 y un mínimo de $r = 0.99$.



6.3 Caracterización del hábitat a escala local

En los sitios de pastizales se encontró una mayor disponibilidad de estiércol ($t = 55.50$, g.l = 18, $P < 0.001$) (Figura 9), mayor dureza del suelo ($t = 2.76$, g.l = 18, $P = 0.01$) y mayor temperatura ambiental ($Z = 15.96$, $P < 0.001$, Figura 2) que en los sitios de bosque. Sin embargo, la humedad del suelo no difiere significativamente entre hábitats ($t = 83$, g.l = 18, $P = 0.09$).



Figura 9. Frecuencia de ocurrencia de estiércol en 40 m² por sitio, pastizales en color amarillo y bosque en verde.

6.4 Caracterización del hábitat a escala de paisaje

Se obtuvieron los porcentajes de coberturas de usos de suelo con la digitalización de las imágenes de los sitios. En promedio, el bosque de pino-encino cubrió el 94% (mínimo = 80, máximo = 100%) en los 10 sitios de bosque y el 31% (mínimo = 1.88, máximo = 68%) en los 10 sitios de pastizal (Tabla 7). Se obtuvo el valor de diversidad ¹D y se encontró que los sitios de pastizal fueron el doble de heterogéneos (y por lo tanto más diversos en usos del suelo) que los sitios de bosque (Figura 10).



Tabla 7. Categorías de uso del suelo por sitio de muestreo. Se indica el área cubierta por los buffers de 100 metros trazados alrededor de los vértices de los polígonos donde se colocaron las trampas, así como el porcentaje de dicha área cubierto por cada uso del suelo.

Sitio	Hábitat	Área (Hectáreas)	Bosque (%)	Pastizal (%)	Construcciones humanas (%)	Cultivos (%)	Suelo desnudo (%)	Vegetación (no bosque) (%)
1	Pastizal	8.19	65.43	32.78	---	---	1.88	---
2	Bosque	9.99	99.05	---	---	---	0.95	---
3	Pastizal	8.03	32.44	34.72	---	23.83	3.78	5.49
4	Bosque	10.22	84.55	---	0.64	10.79	3.22	0.90
5	Pastizal	10.53	14.53	71.7	---	5.38	0.92	7.64
6	Bosque	13.22	80.01	---	---	2.42	17.62	---
7	Pastizal	11.17	22.41	39.02	0.20	24.81	---	13.67
8	Bosque	9.62	100.00	---	---	---	---	---
9	Pastizal	10.32	34.60	39.45	0.30	10.97	7.15	7.67
10	Bosque	9.55	97.64	---	0.25	---	2.12	---
11	Bosque	10.68	97.20	---	---	---	2.86	---
12	Pastizal	15.78	66.77	25.15	3.16	---	2.00	1.45
13	Pastizal	8.88	4.00	69.48	---	---	---	26.63
14	Bosque	10.43	99.80	---	---	---	0.25	---
15	Bosque	10.05	91.99	7.07	0.55	---	0.49	---
16	Pastizal	13.22	52.76	39.20	---	---	5.29	2.88
17	Pastizal	10.28	18.47	22.36	4.51	24.26	4.15	26.41
18	Bosque	8.47	96.94	---	---	---	3.07	---
19	Pastizal	10.31	1.88	71.00	2.62	3.16	2.97	18.58
20	Bosque	9.29	89.63	6.41	0.40	0.22	1.44	2.01

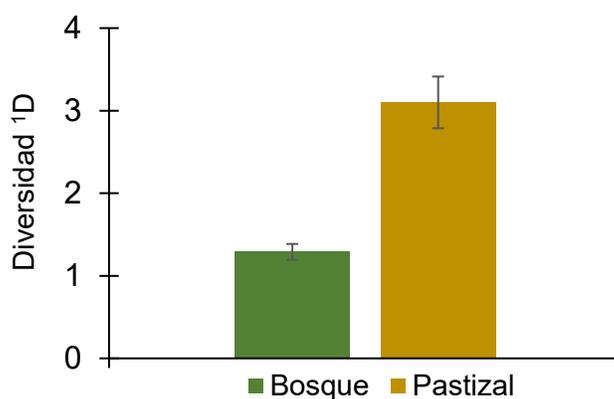


Figura 10. Heterogeneidad de usos del suelo en el área circundante a los sitios de muestreo. El valor de diversidad $1D$ son unidades efectivas de tipos de uso de suelo. Se indican promedios y error estándar.



6.5 Relaciones entre variables ambientales y las comunidades de escarabajos

Se encontró una relación significativa y positiva de la riqueza de especies con la disponibilidad de estiércol. Tanto la riqueza como la abundancia de especies se relacionaron positivamente con la dureza y la humedad del suelo. A escala de paisaje se encontró una relación negativa de la riqueza y abundancia con la altitud. La riqueza de especies se relacionó negativamente con el porcentaje de cobertura de bosque y positivamente con el porcentaje de cobertura de pastizal. No se encontró ninguna relación con la diversidad de escarabajos (1D y 2D) y las variables ambientales.

Cuando se analizaron los datos por separado de acuerdo con el tipo de hábitat, se encontró que la riqueza del bosque se relacionó positivamente con la disponibilidad de estiércol, la dureza y la humedad del suelo. De igual manera, se encontró una relación positiva de la diversidad 1D con la humedad del suelo. A nivel de paisaje se encontró una relación positiva de la riqueza de especies con el porcentaje de suelo desnudo. Además, al incrementarse la altitud, tanto la riqueza como la abundancia de especies disminuyen.

Por otro lado, en los pastizales, a escala local se encontró una relación positiva de la riqueza de especies con la dureza del suelo. La disponibilidad del estiércol no estuvo relacionada con ninguna variable de respuesta. Y finalmente a escala de paisaje, tanto la riqueza como la abundancia de especies están relacionadas negativamente con la altitud.

Cabe resaltar que no se encontró ninguna relación entre la heterogeneidad de usos de suelo de los buffers y las métricas de diversidad, ya sea de los 20 sitios de muestreo juntos o por tipo de hábitat (Tabla 8).



Tabla 8. Relación entre los parámetros de las comunidades de escarabajos (variables de respuesta) y las variables ambientales (variables independientes) de acuerdo con los modelos lineales generalizados. Se muestran únicamente los valores de *P*. En las relaciones significativas ($P < 0.05$) entre variables se muestra el signo positivo o negativo.

Bosque y pastizal (n = 20)		Riqueza	Abundancia	¹ D	² D
Escala local	Disponibilidad de estiércol	(+) 0.040	0.275	0.502	0.634
	Dureza del suelo	(+) <0.001	(+) 0.011	0.154	0.475
	Humedad del suelo	(+) < 0.001	(+) 0.009	0.302	0.575
Escala de paisaje	Altitud	(-) < 0.001	(-) < 0.001	0.995	0.558
	Heterogeneidad de uso del suelo	0.99	0.90	0.625	0.558
	Cobertura del bosque (%)	(-) 0.003	0.192	0.087	0.168
	Cobertura de pastizal (%)	(+) 0.005	0.155	0.22	0.364
	Cobertura de suelo desnudo (%)	0.09	0.721	0.379	0.61
	Cobertura de vegetación secundaria (%)	0.34	0.621	0.542	0.598
Bosque (n=10)		Riqueza	Abundancia	¹ D	² D
Escala local	Disponibilidad de estiércol	(+) 0.02	0.297	0.341	0.937
	Dureza del suelo	(+) 0.01	0.201	0.804	0.996
	Humedad del suelo	(+) 0.002	0.409	(+) 0.016	0.618
Escala de paisaje	Altitud	(-) 0.02	(-) 0.007	0.49	0.103
	Heterogeneidad de uso del suelo	0.09	0.149	0.930	0.663
	Cobertura del bosque (%)	0.25	0.903	0.482	0.623
	Cobertura de pastizal (%)	0.51	0.50	0.694	0.682
	Cobertura de suelo desnudo (%)	(+) 0.03	0.410	0.483	0.768
	Cobertura de vegetación secundaria (%)	0.34	0.529	0.581	0.296



Pastizal (n=10)		Riqueza	Abundancia	¹ D	² D
Escala local	Disponibilidad de estiércol	0.293	0.888	0.288	0.411
	Dureza del suelo	(+) 0.023	0.074	0.514	0.699
	Humedad del suelo	0.084	0.064	0.755	0.674
Escala de paisaje	Altitud	(-) 0.02	(-) 0.002	0.572	0.389
	Heterogeneidad de uso del suelo	0.697	0.585	0.932	0.940
	Cobertura del bosque (%)	0.798	0.887	0.769	0.775
	Cobertura de pastizal (%)	0.611	0.690	0.740	0.715
	Cobertura de suelo desnudo (%)	0.753	0.719	0.332	0.465
	Cobertura de vegetación secundaria (%)	0.302	0.744	0.676	0.800



7. Discusión

7.1 Diversidad alfa y características del hábitat a escala local

Los resultados de este trabajo indican que, contrario a lo que ocurre en los trópicos, en esta parte de la Zona de Transición Mexicana el cambio de uso del suelo parece favorecer la diversidad de escarabajos coprófagos, pues las comunidades son más ricas, numerosas y diversas en los pastizales con actividad ganadera ovina que los sitios de bosque templado. En la Sierra de las Navajas la apertura de pequeños claros en el bosque para el pastoreo tradicional de borregos mantiene una diversidad regional alta. Las 24 especies registradas en este trabajo representan el 77% de las especies de las subfamilias Aphodiinae, Geotrupinae y Scarabaeinae reportadas para los bosques templados del estado de Hidalgo (Delgado y Márquez 2006).

De las 24 especies registradas, 20 especies (83% de las especies) y el 92.5% los individuos son de afinidad Neártica (Cabrero-Sañudo et al. 2007). Tan solo 4 especies (7.5% de los individuos) son de afinidad Neotropical de penetración muy antigua en la ZTM (Halffter 1987). De las 20 especies de afinidad Neártica 16 están en pastizal y representan el 70% de lo colectado para su grupo biogeográfico. Aunque en bosque la riqueza es alta (14 especies) solo representa el 29 % de la abundancia total. Algo similar ocurre con las especies Neotropicales las cuales son abundantes en los pastizales, en estos se encuentran las cuatro especies de este grupo. En sitios de bosque solo se encontraron dos especies neotropicales en bajas abundancias. Estos resultados sugieren que el impacto de las actividades humanas en las comunidades de escarabajos difiere dependiendo de la historia biogeográfica del ensamblaje de especies que habitan en la ZTM (Escobar et al. 2007).

En el hábitat de pastizal se encontraron una riqueza y abundancia de especies 1.4 y 2.4 veces mayor, respectivamente, en comparación con el bosque.

Estudios previos de las comunidades de escarabajos coprófagos en la Sierra Madre Oriental en el estado de Hidalgo muestran un patrón semejante, pues se ha reportado un incremento de la riqueza y abundancia de escarabajos en ambientes con ganadería y pastoreo ovino y caprino (Verdú et al. 2007, Barragán et al. 2014,



Ortega-Martínez et al. 2016). Por lo tanto, los resultados de este trabajo apoyan la idea de que cierta modificación del hábitat original a escala del paisaje y algunos usos del suelo (incluidos los pastizales para ganadería) pueden mantener un importante número de especies (Philpott et al. 2008; Giraldo et al. 2011; Murgueitio et al. 2011; Broom et al. 2013).

En general, las modificaciones en las comunidades de escarabajos se han asociado con cambios en la disponibilidad de alimento y en las características del ambiente, particularmente de las condiciones microclimáticas (Nichols et al. 2007), moduladas por la cobertura del dosel. El estiércol es un factor limitante, ya que los escarabajos coprófagos (Heinrich y Bartholomew 1979, Peck y Forsyth 1982) dependen del estiércol de los mamíferos para su alimentación y reproducción. Por ejemplo, en bosques tropicales que mantienen una alta abundancia de mamíferos, la riqueza y abundancia de especies de escarabajos coprófagos es también alta (Estrada et al. 1998, Harvey et al. 2006). En México se desconoce el grado de defaunación que tienen los bosques templados (Piñera et al. 2009), y por lo tanto su impacto en las comunidades de escarabajos. Posiblemente en los bosques de la región de estudio, los mamíferos silvestres (e.g., venado cola blanca) podrían tener bajas poblaciones o bien, producen poco estiércol y no representan un recurso alimenticio importante para los escarabajos.

La temperatura es otro factor clave pues tanto los escarabajos con hábitos rodadores como los cavadores dependen de temperaturas elevadas para la crianza exitosa (Scholtz et al. 2009). En los pastizales estudiados, la pérdida del arbolado genera un incremento en la temperatura ambiental (hasta 4 °C más que en el bosque durante varias horas al día).

Aun cuando en los pastizales no se encontró relación de la disponibilidad de estiércol con ninguna variable de respuesta, la elevada riqueza, abundancia y diversidad de escarabajos en estos sitios, podrían estar relacionados de forma simultánea con estos dos factores, dado que los pastizales ofrecen una mayor cantidad de estiércol de herbívoros y las condiciones microclimáticas de los pastizales podrían estar favoreciendo a especies con tolerancia fisiológica a temperaturas altas (Chown 2001).



Las características del suelo como dureza y humedad son variables muy importantes para las especies de escarabajos con hábitos rodadores y cavadores, que llegan a cavar nidos de hasta un metro de profundidad. Por lo tanto, el tipo de suelo es determinante en sus patrones de anidamiento (Hanski y Cambefort 1991). Incluso, algunas especies tienen asociaciones obligadas con algunos tipos de suelo (Simmons y Ridsdill-Smith 2011).

Si bien, en este trabajo se encontraron suelos más duros en los pastizales que en los sitios de bosque y una relación positiva de la dureza del suelo con la riqueza y abundancia de escarabajos, podría ser que la dureza del suelo en los pastizales sea favorable para las especies que ahí habitan, o bien que otros factores ambientales tengan más influencia en las comunidades de escarabajos.

El impacto positivo de la actividad ganadera en las comunidades de escarabajos coprófagos del área de estudio contrasta completamente con los patrones de diversidad de las comunidades de escarabajos coprófagos en ecosistemas tropicales (Nichols et al. 2007, Barragán et al. 2014), donde se ha documentado que existe una notable pérdida de la riqueza y abundancia de escarabajos en pastizales con ganado bovino (Nichols et al. 2007). Por lo tanto, los resultados de esta tesis apoyan la idea de que el impacto de las actividades humanas en las comunidades de escarabajos, particularmente del cambio de uso de suelo de bosques a áreas ganaderas, es diferente en función de la historia biogeográfica y evolutiva de las especies, la cual deriva en respuesta diferenciales de la fauna las condiciones ecológicas y estructurales de cada paisaje ganadero (Barragán et al. 2014, Alvarado et al. 2018).



7.2 Diversidad beta, especies compartidas y exclusivas

Uno de los principales resultados de este trabajo es el cambio en la composición de especies entre los pastizales y los sitios de bosque, lo que genera una alta diversidad beta entre estos dos ambientes, pues de las 24 especies totales, 4 son exclusivas del bosque, 10 exclusivas del pastizal y el resto se comparten entre ambos tipos de hábitat. Las especies compartidas más abundantes entre ambos hábitats son: *Onthophagus mexicanus*, *Gonaphodiellus opisthius* y *O. chevrolati*, que juntas representan el 79% de todos los individuos recolectados (41, 29 y 9% respectivamente).

Las especies compartidas podrían indicar que existe un importante flujo de individuos y especies entre hábitats, los bosques podrían estar siendo utilizados por algunas especies como hábitats de paso para llegar a los pastizales adyacentes para alimentarse. Probablemente el tamaño pequeño de los pastizales del área de estudio permite mantener un alto grado de conectividad a escala de paisaje que disminuye el aislamiento de las poblaciones de escarabajos, y por lo tanto favorece la conservación regional de estas poblaciones.

Las diferencias en microclima y la disponibilidad del alimento entre bosques y pastizales podrían ser algunos factores determinantes en los cambios en la composición de los escarabajos estercoleros (Quintero y Halffter 2009; Silva et al. 2016). Las especies de la subfamilia Scarabaeinae, que pueden habitar de manera exitosa en los pastizales, ya que están adaptadas a temperaturas cálidas o templado-cálidas (Lobo y Halffter 2000). Por otro lado, las especies de las subfamilias Aphodiinae y Geotrupinae, están adaptadas a condiciones frías y templadas, sensibles a cambios en el ambiente (Lobo y Halffter 2000).

Posiblemente estas especies tengan una alta tolerancia fisiológica al frío y a la sombra, lo cual les permite permanecer en el interior de los fragmentos de bosque, es decir, que no pueden tolerar altas temperaturas y elevada luminosidad de las áreas abiertas (Chown 2001, Silva et al. 2016). Esto es lo que podría estar restringiendo la presencia de la subfamilia Geotrupinae al hábitat de bosque.



Se colectaron dos individuos de *Euoniticellus intermedius* en pastizales a 2,200 m s.n.m. *E. intermedius* es una especie exótica originaria de Sudáfrica, esta especie se ha expandido rápida y extensamente en México (Arellano y Halffter, 2003). Se reportó por primera vez en Hidalgo en 1994 en Tlanchinol al norte del estado (Montes de Oca y Halffter 1998) y suele encontrarse en hábitats abiertos como los pastizales.



7.3 Influencia de las características del paisaje en las comunidades

En la mayoría de los estudios de fragmentación de paisajes en ecosistemas tropicales se han analizado parches o remanentes de bosque dentro de una matriz de hábitat modificado (pastizales de ganadería) (Nichols et al. 2007). En este trabajo ocurre lo contrario, la matriz, aunque es heterogénea está compuesta principalmente por bosque y los pastizales que están inmersos en la matriz son pequeños, tienen superficies que van de 2.6 a 7.5 hectáreas. Adicionalmente, en la composición de todos los buffers de pastizales se encontró bosque o vegetación secundaria (*i.e.*, cercos vivos, arboles aislados, matorrales) en algún porcentaje. Se ha documentado que los paisajes con matrices heterogéneas y con cercos vivos, arboles aislados, bosques secundarios y diferentes tipos de coberturas pueden mantener más recursos y una mayor conectividad (Fahrig 2007, Fahrig et al. 2011, Carrara et al. 2015) manteniendo así una alta riqueza de especies en los pastizales.

Los resultados indican que la cobertura del bosque de los buffers de ambos hábitats tiene relación con la riqueza de especies, a mayor porcentaje de cobertura de bosque la riqueza disminuyó. Esto contrasta con los resultados de trabajos en ecosistemas tropicales donde la riqueza y la abundancia de diferentes grupos biológicos se incrementa en áreas con mayor cobertura de bosque (Carrara et al. 2015, Sánchez de Jesús et al. 2015, Collins y Fahrig 2017). Por lo tanto, en la Sierra de las Navajas la falta de cobertura del bosque podría ser un factor determinante de la riqueza de escarabajos, dentro de este contexto de paisaje de pastizales inmersos en la matriz de bosque.

Además, los cambios en la composición del paisaje no solo alteran los patrones de diversidad local, sino también la composición y estructura de los ensamblajes remanentes, alterando potencialmente el recambio de especies en múltiples escalas espaciales (Arroyo-Rodríguez et al. 2013, Carrara et al. 2015) En los resultados de este trabajo se pudo observar un claro recambio de especies entre hábitats de la misma localidad y entre localidades, aun cuando la distancia mínima entre el bosque y el pastizal de la misma localidad fue de 300 metros y la máxima de 1000 metros.



Varios trabajos sugieren que el incremento en la heterogeneidad del paisaje podría proporcionar hábitat y recursos para una mayor variedad de especies (Ethier y Fahrig 2011; Fahrig et al. 2011; Fahrig 2015). Al analizar la composición de usos de suelo de los sitios de muestreo, se encontró una mayor heterogeneidad en los buffers de los pastizales, además estos sitios fueron también los más ricos, abundantes y diversos en especies de escarabajos estercoleros. Sin embargo, no se encontró una relación de la heterogeneidad del paisaje (diversidad de coberturas) con ninguna métrica de diversidad de escarabajos coprófagos. Probablemente esta relación no se puede observar en la escala en la que se realizó este trabajo, donde el área del buffer más grande es de 15 hectáreas, pero a otra escala podría ocurrir. Por ejemplo, Alvarado et al. (2018) encontraron que la diversidad 0D , 1D y la abundancia de escarabajos estuvieron más relacionadas con cambios en el paisaje a una escala espacial mucho mayor (820 ha).

Dado que la altitud es una variable que frecuentemente está asociada con los cambios en la riqueza y composición de los ensamblajes de escarabajos (Escobar et al. 2005; Lobo y Halffter 2000), esta variable también fue considerada en este trabajo. Tanto la riqueza como la abundancia de especies se relacionaron de manera negativa con la altitud. Se sabe que en general el número de especies disminuye con el incremento de la altitud (McCain y Grytnes 2010), la diferencia en altitud entre el sitio más alto y el más bajo es de casi 600 metros, y la mayor riqueza y abundancia de especies se encontró en los sitios que están entre 2,200 y 2,464 m s.n.m, en particular sobresalieron los sitios (bosque y pastizal) de la localidad de Huajomulco.

La ganadería ovina de la Sierra de las Navajas juega un rol importante en el mantenimiento de la diversidad de escarabajos en este paisaje de bosque de pino-encino. Dado que en la ZTM las comunidades de escarabajos están conformadas por especies con distinto origen biogeográfico, la heterogeneidad en los usos de suelo aledaños a los pastizales muestreados y la disponibilidad de estiércol podrían estar proporcionando hábitats con microclimas adecuados para su coexistencia a escala regional.



8. Conclusiones e implicaciones para la conservación

Contrario a lo encontrado en ecosistemas tropicales de tierra bajas (Nichols et al. 2007) donde la ganadería ha sido considerada por muchos años como una amenaza para la conservación (Perfecto y Vandermeer 2010) este trabajo apoya la idea de que en las montañas de Zona de Transición Mexicana la ganadería no parecer tener un impacto negativo en la diversidad de escarabajos. Aunque podría parecer contradictorio, la introducción de la ganadería en México ha beneficiado a algunas especies de escarabajos estercoleros (Favila 2014). Algunos grupos de escarabajos coprófagos pueden explotar el estiércol producido por el ganado como consecuencia de su historia evolutiva, ya que en México existió una megafauna que produjo estiércol similar al del ganado europeo introducido (Favila 2014). Por esta razón, algunos paisajes antrópicos actuales son de alto valor para la conservación de los escarabajos y los servicios ambientales que proveen (Moctezuma et al. 2016). Por lo tanto, no solo debemos conservar las especies de escarabajos que habitan dentro de los bosques, sino también las especies que se encuentran en pastizales creados por el hombre.

En la Sierra de las Navajas el pastoreo tradicional de pequeños rebaños de borregos contribuye a mantener el mosaico de condiciones ambientales que permiten mantener una alta diversidad de escarabajos coprófagos a escala regional. Es necesario mantener este mosaico ambiental a escala regional para asegurar la conservación de los escarabajos coprófagos y, subsecuentemente, los servicios ecosistémicos que ellos proveen en ambientes ganaderos (e.g., remoción del estiércol, control de plagas, disminución de gases de efecto invernadero, reciclaje de nutrientes; Nichols et al. 2008). Por ejemplo, a nivel estatal los servicios que proveen los escarabajos en potreros con ganadería bovina en Veracruz se han estimado hasta en 455.8 millones de dólares americanos al año, principalmente por mantener los pastizales limpios e incorporar nitrógeno como fertilizante (Lopez-Collado et al. 2017). Para la ganadería de tipo ovino pastoril que se comercializa en el centro de México se desconoce el impacto ambiental y económico que pueden tener los procesos funcionales en los que participan los escarabajos coprófagos.



Los resultados de esta tesis son una base para incentivar el manejo tradicional de rebaños de borregos guiados en pequeños pastizales como una actividad productiva que promueve el mantenimiento regional de las comunidades de escarabajos coprófagos. Sin embargo, aún quedan varias interrogantes que será necesario investigar. Por ejemplo, ¿hay una influencia del tamaño de los pastizales en la diversidad de escarabajos?, ¿a escalas espaciales más amplias la heterogeneidad del paisaje tiene un efecto?, ¿cuál es la dinámica temporal de las comunidades de escarabajos coprófagos a través del año?, y ¿cómo influye el uso de fármacos (e.g., desparasitantes) en el ganado ovino? La respuesta a estas y otras preguntas de investigación permitirá generar estrategias para la producción ganadera sustentable y la conservación a largo plazo de la biodiversidad y los servicios ambientales.



9. Bibliografía

- Alvarado F, Escobar F, Williams DR, Arroyo-Rodríguez V y Escobar-Hernández F (2018) The role of livestock intensification and landscape structure in maintaining tropical biodiversity. *Journal of Applied Ecology* 55:185-194.
- Anderson MJ y Walsh DC I (2013) PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: what null hypothesis are you testing? *Ecological Monographs* 83:557-574.
- Arellano L y Halffter G (2003) Gamma diversity: derived from and a determinant of alpha diversity and beta diversity. An analysis of three tropical landscapes. *Acta Zoológica Mexicana* 90:27-76.
- Arellano L, León-Cortés JL, Halffter G y Montero J (2013) Acacia woodlots, cattle and dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in a Mexican silvopastoral landscape. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84:650-660.
- Arroyo-Rodríguez V, Rös M, Escobar F, Melo FP, Santos BA, Tabarelli M y Chazdon R (2013) Plant β -diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. *Journal of Ecology* 101: 1449-1458.
- Arroyo-Rodríguez V, Moreno, CE y Galán-Acedo C (2017) La ecología del paisaje en México: logros, desafíos y oportunidades en las ciencias biológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88:42-51.
- Barlow J, Louzada J, Parry L, Hernández MI, Hawes J, Peres C A y Gardner T A (2010) Improving the design and management of forest strips in human-dominated tropical landscapes: a field test on Amazonian dung beetles. *Journal of Applied Ecology* 47:779-788.
- Barragán F, Moreno CE, Escobar F, Halffter G y Navarrete D (2011) Negative impacts of human land use on dung beetle functional diversity. *PLoS ONE* 6: e17976.
- Barragán F (2012) Diversidad ecológica y funcional de escarabajos del estiércol (Scarabaeinae) en vegetación nativa y zonas de uso ganadero en distintos



- escenarios biogeográficos. Tesis de doctorado. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Mineral de la Reforma, Hgo. pp.106
- Barragán F, Moreno CE, Escobar F, Bueno-Villegas J y Halffter G (2014) The impact of grazing areas on dung beetle diversity depends on both biogeographical and ecological context. *Journal of Biogeography* 41:1991-2002.
- Bates D, Kliegl R, Vasishth S, y Baayen H (2015) Parsimonious mixed models. Arxiv1506.04967.
- Broom DM, Galindo FA y Murgueitio E (2013) Sustainable, efficient livestock production with high biodiversity and good welfare for animals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280:1-9.
- Cabrero-Sañudo FJ, Martínez IM y Trotta-Moreu N (2007) Phenology, reproductive cycles, and species composition of a dung beetle community (Coleoptera: Scarabaeoidea) from a high mountain pasture system on the Sierra Madre Oriental (Veracruz, Mexico) *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 109:813-828.
- Carpaneto GM, Mazziotta A y Piattella E (2005) Changes in food resources and conservation of scarab beetles: from sheep to dog dung in a green urban area of Rome (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Biological Conservation* 123:547-556.
- Carrara E, Arroyo-Rodríguez V, Vega-Rivera JH, Schondube JE, de Freitas SM y Fahrig L (2015) Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biological Conservation* 184: 117-126.
- Chao A, Chazdon RL, Colwell RK y Shen TJ (2005) A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters* 8:148-159.
- Chao A y Shen TJ (2010) Program SPADE (Species Prediction and Diversity Estimation). Program and User's Guide. National Tsing Hua University, Hsin-Chu, Taiwan. <http://chao.stat.nthu.edu.tw/softwarece.html>.
- Chao A y Jost L (2012) Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93:2533-2547.



- Chown SL (2001). Physiological variation in insects: hierarchical levels and implications. *Journal of Insect Physiology* 47:649-660.
- Colwell RK, Mao CX y Chang J (2004) Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85:2717-2727.
- Colwell RK y Levin A (2009) Biodiversity: concepts, patterns, and measurement. *The Princeton Guide to Ecology*, Princeton University Press. Princeton, NJ, USA. pp. 257-263.
- Collinge SK (2009) Ecology of fragmented landscapes. The John Hopkins University Press. Baltimore, MD, USA. pp. 358.
- Collins SJ y Fahrig L (2017) Responses of anurans to composition and configuration of agricultural landscapes. *Agriculture, ecosystems and environment* 239: 399-409.
- Clarke KR y Gorley RN (2015) Getting started with PRIMER v7. PRIMER-E: Plymouth, Plymouth Marine Laboratory. pp. 20.
- De Castro Solar RR, Barlow J, Ferreira J, Berenguer E, Lees AC, Thomson JR, ... y Chaul JCM (2015) How pervasive is biotic homogenization in human-modified tropical forest landscapes? *Ecology Letters* 18:1108-1118.
- Davis AJ, Holloway JD, Huijbregts H, Krikken J, Kirk-Spriggs AH y Sutton SL (2001) Dung beetles as indicators of change in the forests of northern Borneo. *Journal of Applied Ecology* 38: 593-616.
- Delgado L y Márquez J (2006) Estado del conocimiento y conservación de los coleópteros Scarabaeoidea (Insecta) del estado de Hidalgo, México. *Acta Zoológica Mexicana* 22:57-108.
- Dormann FC, McPherson MJ, Araújo B, Bivand M, Bolliger R, Carl JG, y Kühn I (2007) Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography* 30:609-628.
- Durán GV, Medina AB y Padro LO (2001) La ganadería en México Temas selectos de geografía de México. Textos monográficos: 1. Economía. UNAM. pp. 158.
- Escobar F y Chacón de Ulloa P (2000) Distribución espacial y temporal en un gradiente de sucesión de la fauna de coleópteros coprófagos (Scarabaeinae,



- Aphodiinae) en un bosque tropical montano, Nariño - Colombia. *Revista de Biología Tropical* 48:961-975.
- Escobar F (2004) Diversity and composition of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages in a heterogeneous Andean landscape. *Tropical Zoology* 17: 123-136.
- Escobar F, Lobo JM, 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, Halffter G y Arellano L (2007) From forest to pasture: an evaluation of the influence of environmental and biogeography on the structure of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages along three altitudinal gradients in the Neotropical region. *Ecography* 30:193-208.
- Estrada A, Coates-Estrada R, Dadda AA y Cammarano P (1998) Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 14:577-593.
- Estrada A (2008) Fragmentación de la selva y agroecosistemas como reservorio de conservación de la fauna silvestre en Los Tuxtlas, México. pp. 327-348 En: Harvey CA y Sáenz JC. (Eds.). *Evaluación y conservación de biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica*. Editorial Instituto Nacional de Biodiversidad, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.
- Ethier K y Fahrig L (2011) Positive effects of forest fragmentation, independent of forest amount, on bat abundance in eastern Ontario, Canada. *Landscape Ecology* 26: 865-876.
- Fahrig L (2007) Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Functional ecology* 21: 1003-1015.
- Fahrig L (2015) Just a hypothesis: a reply to Hanski. *Journal of Biogeography* 42:993-994.
- Fahrig L, Baudry J, Brotons LI, Burel FG, Crist TO, Fuller RJ, Sirami C, Siriwardena GM y Martin JL (2011) Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters* 14:101-112.



- Faith DP, Minchin PR y Belbin L (1987) Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetation* 69:57-68.
- Favila, ME (2014) Historical, biogeographical and ecological factors explain the success of some native dung beetles after the introduction of cattle in Mexico. *Pastos* 42: 161-181.
- Feer F y Pincebourde S (2005) Diel flight activity and ecological segregation within an assemblage of tropical forest dung and carrion beetles. *Journal of Tropical Ecology* 21:21-30.
- Forman RTT (1995) Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecology* 10:133-142.
- Gardner TA, Hernández MI, Barlow J y Peres CA (2008) Understanding the biodiversity consequences of habitat change: the value of secondary and plantation forests for neotropical dung beetles. *Journal of Applied Ecology* 45: 883-893.
- Garduño-Villafaña A (2015) Diagnóstico estático de la ovinocultura en los municipios de Donato Guerra y Villa de Allende, Estado de México. (2014-2015). Editor Universidad Autónoma del Estado de México.
- Gerisch M (2011) Habitat disturbance and hydrological parameters determine the body size and reproductive strategy of alluvial ground beetles. *ZooKeys* 100: 353-370.
- Giraldo C, Escobar F, Chara JD y Calle Z (2011) The adoption of silvopastoral systems promotes the recovery of ecological processes regulated by dung beetles in the Colombian Andes. *Insect Conservation and Diversity* 4:115-122.
- Haddad NM, Brudvig LA, Clobert J, Davies KF, González A, Holt RD, Lovejoy TE, Sexton, JO,... y Cook WM (2015) Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances* 1:e1500052.
- Halffter G (1976) Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana. *Folia Entomológica Mexicana* 35:1-64.
- Halffter G (1987) Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology* 32: 95-114.



- Halffter G, Favila ME y Arellano L (1995) Spatial distribution of three groups of Coleoptera along an altitudinal transect in the Mexican Transition Zone and its biogeographical implications. *Elytron* 9:151-185.
- Halffter G y Moreno CE (2005) Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma, México. pp. 5-18. En: Halffter G, Soberón J, Koleff P, Melic A (Eds.). *Sobre Diversidad Biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. M3m-Monografías Tercer Milenio, Vol. 4. S.E.A. CONABIO, Grupo DIVERSITAS & CONACYT, Zaragoza, España. pp. 242.
- Halffter G y Morrone JJ (2017) An analytical review of Halffter's Mexican transition zone, and its relevance for evolutionary biogeography, ecology and biogeographical regionalization. *Zootaxa* 4226:1-46.
- Hansen MC, Potapov PV, Moore R, Hancher M, Turubanova SA, Tyukavina A, Thau D, Stehman SV, Goetz S.J, Loveland TR, Kommareddy A, Egorov A, Chini L, Justice CO y Townshend JRG (2013) High-resolution global maps of 21st-Century forest cover change. *Science* 342:850-853.
- Harvey CA, Gonzalez J y Somarriba E (2006) Dung beetle and terrestrial mammal diversity in forests, indigenous agroforestry systems and plantain monocultures in Talamanca, Costa Rica. *Biodiversity and Conservation* 15: 555-585.
- Hanski I y Cambefort Y (1991) *Dung beetle ecology*. New Jersey: Princeton University Press. pp 479.
- Heinrich B y Bartholomew GA (1979) The ecology of the African dung beetle. *Scientific American* 241:146-157.
- Hill MO (1973) Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54:427-432.
- Horgan FG (2005) Effects of deforestation on diversity, biomass and function of dung beetles on the eastern slopes of the Peruvian Andes. *Forest Ecology and Management* 216: 117-133.
- Horgan FG (2007) Dung beetles in pasture landscapes of Central America: proliferation of synanthropic species and decline of forest specialists. *Biodiversity and Conservation* 16:2149-2165.



- Hsieh TC, Ma K y Chao A (2013) iNEXT online: interpolation and extrapolation (Version 1.2.0) [Software]. Disponible: <http://chao.stat.nthu.edu.tw/inext/>.
- INEGI-Instituto Nacional de Estadística y Geografía (2014) Anuario Estadístico y geográfico de Hidalgo. Instituto Nacional de Estadística y Geografía, México. pp. 611.
- Jost L (2006) Entropy and diversity. *Oikos* 113: 363-375.
- Jost L (2007) Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88:2427-2439.
- Klein BC (1989) Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia. *Ecology* 70:1715-1725.
- Larsen TH y Forsyth A (2005) Trap spacing and transect design for dung beetle biodiversity studies. *Biotropica* 37:322-325.
- Lobo JM (2001) Decline of roller populations on the Iberian Peninsula during 20th Century. *Biological Conservation* 97:43-50.
- Lobo JM 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-Collado J, Cruz-Rosales M, Vilaboa-Arroniz J, Martínez-Morales I y Gonzalez-Hernandez H (2017) Contribution of dung beetles to cattle productivity in the tropics: A stochastic-dynamic modeling approach. *Agricultural Systems* 155: 78-87.
- Malhi Y (2017) The Concept of the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources* 42: 77-104.
- Martin-Piera F y Lobo JM (1995) Diversity and ecological role of dung beetles in Iberian grassland biomes pp. 147-153. En: McCracken, DI, Bignal EM y Wenlock SE. *Farming on the edge: the nature of traditional farmlands in Europe*. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.
- McCain CM y Grytnes JA (2010) Elevational gradients in species richness. *Encyclopedia of life sciences* 1-10.



- Meli P (2003) Restauración ecológica de bosques tropicales. Veinte años de investigación académica. *Interciencia* 28:581-589.
- Moctezuma V, Halffter G y Escobar F (2016) Response of copronecrophagous beetle communities to habitat disturbance in two mountains of the Mexican Transition Zone: Influence of historical and ecological factors. *Journal of Insect Conservation* 20:945-956.
- Molnár Z, Kis J, Vadász C, Papp L, Sándor I, Béres S y Varga A (2016) Common and conflicting objectives and practices of herders and conservation managers: the need for a conservation herder. *Ecosystem Health and Sustainability* 2:1-16.
- Montes de Oca E y Halffter G (1998) Invasion of Mexico by two dung beetles previously introduced into the United States. *Studies on Neotropical fauna and Environment* 33:37-45.
- Montoya-Molina S, Giraldo-Echeverri C, Montoya-Lerma J, Chará J, Escobar F y Calle Z (2016) Land sharing vs. land sparing in the dry Caribbean lowlands: A dung beetles' perspective. *Applied soil ecology* 98: 204-212.
- Morón, MA (2003) Atlas de Escarabajos de México. Coleoptera: Lamellicornia. Vol. II Familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucadinae, Argania editio. España. pp. 227.
- Morrone JJ y Márquez J (2001) Halffter's Mexican Transition Zone, beetle generalized tracks, and geographical homology. *Journal of Biogeography* 28:635-650.
- Murgueitio E, Calle Z, Uribe F, Calle A y Solorio B (2011) Native trees and shrubs for the productive rehabilitation of tropical cattle ranching lands. *Forest Ecology and Management* 261:1654-1663.
- 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. *Biodiversity and Conservation* 17:2869-2898.
- Nichols E, Larsen T, Spector S, Davis AL, Escobar F, Favila M y Vulinec K (2007) Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation:



- a quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation* 137:1-19.
- Nichols E, Spector S, Louzada J, Larsen T, Amezquita S y Favila ME (2008) Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation* 141:1461-1474.
- Nichols E, Gardner TA, Peres CA y Spector S (2009) Co-declining mammals and dung beetles: An impending ecological cascade. *Oikos* 118:481-487.
- Nichols E, Uriarte M, Bunker DE, Favila ME, Slade EM, Vulinec K, ... y Spector SH (2013) Trait-dependent response of dung beetle populations to tropical forest conversion at local and regional scales. *Ecology* 94:180-189.
- Ortega-Martínez IJ, Moreno CE y Escobar F (2016) A dirty job: manure removal by dung beetles in both a cattle ranch and laboratory setting. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 161:70-78.
- Pavón NP y Meza M (2009) Cambio climático en el estado de Hidalgo; clasificación y tendencias climáticas. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Pp. 168.
- Peck SB y Forsyth A (1982) Composition, structure, and competitive behavior in a guild of Ecuadorian rain forest dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Canadian Journal of Zoology* 60:1624-1634.
- Perfecto I y Vandermeer J (2010) The agroecological matrix as alternative to the land-sparing/agriculture intensification model. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 200905455.
- Phalan B, Onial M, Balmford A y Green RE (2011) Reconciling food production and biodiversity conservation: land sharing and land sparing compared. *Science* 333:1289-1291.
- Philips K, Pretorius E y Scholtz C (2004) A phylogenetic analysis of dung beetles (Scarabaeinae: Scarabaeidae): unrolling an evolutionary history. *Invertebrate Systematics* 18:53-88.
- Philpott SM, Arendt WJ, Armbrecht I, Bichier P, Diestch TV, Gordon C, Greenberg R, Perfecto I, Reynoso-Santos R, Soto-Pinto L, Tejeda-Cruz C, Williams-Linera G, Valenzuela J y Zolotoff JM (2008) Biodiversity loss in Latin



- American coffee landscapes: review of the evidence on ants, birds, and trees. *Conservation Biology* 22:1093-1105.
- Piñera N, Jorge E, Acosta L, von Osten R y Nishizaki S (2009) Impacto de los factores antropogénicos de afectación directa a las poblaciones silvestres de flora y fauna. En: Dirzo R, González R y March IJ. Sarukhán (Coord. gen.) *Capital natural de México, Vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio*. CONABIO, México, pp. 819.
- Quintero I y Halffter G (2009) Temporal changes in a community of dung beetles (Insecta: Coleoptera: Scarabaeinae) resulting from the modification and fragmentation of tropical rain forest. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 25: 625-649.
- R Development Core Team (2016) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL R-project.org.
- Rivera JD (2017) Patrones de diversidad de escarabajos copronecrófagos (coleóptera: Scarbaeidae: Scarabaeinae) en la Reserva de la Biósfera El Ocote, México. Tesis de Maestría. ECOSUR, México. pp. 71.
- Scholtz CH, Davis ALV y Kryger U (2009) Evolutionary biology and conservation of dung beetles. Sofia and Moscow: Pensoft. pp. 567.
- SAGARPA-SIAP (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación-Servicio de Información Agroalimentaria y Pesca) (2016). http://infosiap.siap.gob.mx/anpecuario_siapx_gobmx/indexnal.jsp. Consultado el 17 de octubre 2017.
- Sánchez de Jesús HA, Arroyo-Rodríguez V, Andresen E y Escobar F (2015) Forest loss and matrix composition are the major drivers shaping dung beetle assemblages in a fragmented rainforest. *Landscape Ecology* 31:843-584.
- Sánchez SA, Flores A, Cruz-Leyva IA y Velázquez A (2009) Estado y transformación de los ecosistemas terrestres por causas humanas. pp. 75-129. En: Dirzo R, González R y March IJ. Sarukhán (Coord. gen.) *Capital natural de México, Vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio*. CONABIO, México. pp. 819.



- Systat Software (2006) Sigma Stat 3.5. Systat Software, Inc. 501 Canal Blvd, Point Richmond, CA 94804-2028. EUA.
- Silva RJ, Storck-Tonon D y Vaz de Mello FZ (2016) Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeinae) persistence in Amazonian forest fragments and adjacent pastures: biogeographic implications for alpha and beta diversity. *Journal of Insect Conservation* 20: 549-564.
- Silva RJ, Pelissari TD, Kriski D, Canales G y Vaz de Mello FZ (2017) Abrupt species loss of the Amazonian dung beetle in pastures adjacent to species-rich forest. *Journal of Insect Conservation* 21:487-494.
- Simmons LW y Ridsdill-Smith TJ (2011) *Ecology and Evolution of Dung Beetles*. Oxford, Wiley-Blackwell. pp. 368.
- Socolar B, Gilroy JJ, Kunin WE y Edwards DP (2016) How should beta diversity inform biodiversity conservation? *Trends in Ecology and Evolution* 31:67-80.
- Thornton PK, Van de Steeg J, Notenbaert A y Herrero M (2009) The impacts of climate change on livestock and livestock systems in developing countries: A review of what we know and what we need to know. *Agricultural Systems* 101:113-127.
- Tonelli M, Verdú JR y Zunino M (2017) Effects of the progressive abandonment of grazing on dung beetle biodiversity: body size matters. *Biodiversity and Conservation* 27:189-204.
- UNESCO (2017) Comarca Minera, Hidalgo. Unesco Global Geopark (México) <http://www.unesco.org/new/en/natural-sciences/environment/earth-sciences/unesco-global-geoparks/list-of-unesco-global-geoparks/mexico/comarca-minera-hidalgo/> Consultado el 17 de Octubre 2017.
- Venables WN y Ripley BD (2002) *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York.
- Verdú JR, Moreno CE, Sánchez-Rojas G, Numa C, Galante E y Halffter G (2007) Grazing promotes dung beetle diversity in the xeric landscape of a Mexican Biosphere Reserve. *Biological Conservation* 140:308-317.



Whittaker RH (1972) Evolution and measurements of species diversity. *Taxon* 21:213-251.

