BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

LA COMPOSICIÓN DEL PAISAJE MOLDEA LA DIVERSIDAD ECOLÓGICA Y FUNCIONAL DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS EN UNA REGIÓN DE SELVA ALTA PERENNIFOLIA

Tesis que para obtener el título de
BIÓLOGA

PRESENTA:
BRENDA MIRIAM RATONI GUARNEROS

DIRECTOR:
DR. WESLEY FRANCISCO DÁTTILO DA CRUZ

NOVIEMBRE 2020

AGRADECIMIENTOS

Cada una de las personas mencionadas en los agradecimientos tiene mis más sinceras gracias por la aportación para lograr terminar la tesis a nivel licenciatura.

La calidad de científico y de persona del Dr. Wesley se transmite en sus estudiantes y es un honor agradecerle ser una de ellas. Le agradezco a mi director de tesis, el doctor Wesley Dáttilo, por darme la oportunidad de trabajar bajo su guía académica. Permitirme compartir un espacio en su laboratorio junto con sus estudiantes. En especial, a Diana Ahuatzin-Flores por su trabajo puesto en el desarrollo de la tesis.

Agradezco a Diana Ahuatzin-Flores y a Erick Corro Méndez por su ayuda en la elaboración del mapa y el cálculo de los parámetros del paisaje, así como a Juan Carlos López Acosta por mapear las unidades de paisaje de nuestro estudio. Gracias a Alfonso Díaz y Fernando Escobar por identificar el material colectado. A Ricardo Madrigal por su ayuda en obtener los datos de rasgos funcionales. De igual manera, Karla Andalco y Nancy Báez por su ayuda en el trabajo de campo y por procesar las muestras y a Katty Garzón por tomar la foto muestra.

Gracias a Diana Ahuatzi-Flores, Erick Corro Méndez, Pedro Luna y Reuber Antoniazzi por su guía en el desarrollo de la tesis. Así como su apoyo moral y compañía en el laboratorio que me enseñaron a compartir un espacio para el conocimiento y para la amistad.

Especial agradecimiento a mis madres, Olivia Ratoni y Teofila Guarneros que cuidaron de mí y me impulsaron a seguir estudiando sin importar los obstáculos.

Agradezco a todos mis profesores durante mi formación educativa por compartir sus conocimientos. También a cada uno de las mexicanas y mexicanos que trabajan arduo en nuestro país para tener fondos para la educación pública. Gracias por darme la oportunidad y el privilegio de estudiar una licenciatura.

Agradezco a la Estación de Biologia Tropical Los Tuxtlas y al Instituto de Ecología A.C. por brindarme toda la estructura durante el trabajo de tesis.

DEDICATORIA

Dedico el trabajo llevado en la tesis y durante la licenciatura a mi familia que contribuye día a día, entre otras personas, a formarme como persona. El amor y la fuerza que me dieron término en esfuerzo por ustedes.

… predispuesto para empezar la estirpe otra vez por el principio y purificarla de sus vicios perniciosos y su vocación solitaria, porque era el único en un siglo que había sido engendrado con amor.

100 años de soledad (García Márquez G)

CONTENIDO

Índice de figuras i

Índice de tablas iii

Resumen v

I Introducción 1

II Materiales y métodos 6

2.1 Sitio de estudio 6

2.2 Selección y clasificación del paisaje 7

2.3 Colecta de escarabajos 8

a) Rasgos funcionales 9

2.4 Análisis de datos 9

a) Biomasa 9

b) Diversidad de escarabajos 10

c) Diversidad funcional 10

d) Análisis de composición del paisaje y diversidad ecológica 11

III Resultados 11

3.1 Riqueza, diversidad y biomasa promedio de especies 11

3.2 Riqueza y diversidad funcional 12

3.3 Composición del paisaje: Cobertura forestal 14

3.4 Composición del paisaje: Heterogeneidad el paisaje 16

3.5 Biomasa promedio 18

IV Discusión 19

V Conclusión 24

VI Bibliografía 24

Material Suplementario 33

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de las 16 unidades de paisaje muestreadas y la clasificación de las coberturas de suelo de la Reserva de Biósfera Los Tuxtlas, Veracruz, México (modificado de Ahuatzin *et al.* 2019). Los puntos rojos indican el centro de la unidad de paisaje en donde se llevó a cabo la colecta de los escarabajos coprófagos 6

Figura 2. Relación de la cobertura forestal con las variables de diversidad. La relación de la cobertura de bosque primario (%) con la (a) riqueza (^0D) de escarabajos coprófagos, (b) número de individuos, (c) biomasa, (d) diversidad de Shannon (^1D), (e) diversidad de Simpson (^2D), (f) riqueza funcional (*FRic*), (g) entropía funcional (*RaoQ*) y (h) dispersión funcional (*FDis*). Cada punto representa una unidad de paisaje en la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas (n= 16) y la línea de tendencia representa el mejor ajuste de distribución de los datos (ver los métodos para más información) 15

Figura 3. Relación de la heterogeneidad del paisaje con la (a) riqueza (^0D) de escarabajos coprófagos, (b) número de individuos, (c) biomasa, (d) diversidad de Shannon (^1D), (e) diversidad de Simpson (^2D), (f) riqueza funcional (*FRic*), (g) entropía funcional (*RaoQ*) y (h) dispersión funcional (*FDis*). Cada punto representa una unidad de paisaje en la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas (n= 16) y la línea de tendencia representa el mejor ajuste de distribución de los datos (ver los métodos para más información) 17

Figura 4. Relación entre la masa promedio (en gramos) de las especies de escarabajos coprófagos con la (a) cobertura forestal y la (b)

heterogeneidad del paisaje. Cada punto representa una unidad de paisaje en la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas (n= 16) y la línea de tendencia representa el mejor ajuste de distribución de los datos (ver los métodos para más información) 19

Figura S1. Descripción de los rasgos cuantitativos medidos. La especie de ejemplo representa a un individuo de *Onthophagus rhinolophus* Harold, 1869 (Scarabaeidae). Las medidas son ancho de la cabeza (HW), largo de la cabeza (HL), ancho del pronoto (PW), largo del pronoto (PL), alto del pronoto (PH), largo de élitros (EL), largo de protibia (pTL), ancho de protibia (pTW) y largo de la metatibia (mTL) 34

Figura S2. Curva de la cobertura de muestra para rarefacción (línea sólida) y extrapolación (línea punteada) de la riqueza (^0D) de escarabajos coprófagos en la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas. El área sombreada representa el intervalo de confianza al 95% en las 16 unidades de paisaje muestreadas 39

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Distribución del número de individuos de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae) registrados en las 16 unidades de paisaje (UP) ubicadas dentro de la Reserva de la Biósfera de Los Tuxtlas, Veracruz, México 13

Tablas S1. Coberturas de uso de suelo que clasifican las 16 unidades de estudio en la Reserva de la Biósfera de los Tuxtlas, Veracruz, México 33

Tablas S2. Rasgos cualitativos (colocación del recurso y periodo de actividad) y cuantitativos (incluyendo la biomasa) de los escarabajos coprófagos muestreados en la Reserva de Biósfera Los Tuxtlas. Los promedios de los rasgos cuantitativos medidos (mm) son ancho de la cabeza (HW), largo de la cabeza (HL), ancho del pronoto (PW), largo del pronoto (PL), alto del pronoto (PH), largo de élitros (EL), largo de protibia (pTL), ancho de protibia (pTW) y largo de la metatibia (mTL) 35

Tabla S3. Rasgos cuantitativos seleccionados y su importancia para evaluar la diversidad funcional en escarabajos coprófagos 36

Tabla S4. Ubicación geográfica, variables independientes (cobertura de bosque primario y heterogeneidad del paisaje) y dependientes (riqueza de especies, número de individuos, biomasa, diversidad de Shannon, diversidad de Simpson, riqueza funcional, entropía funcional, dispersión funcional y biomasa promedio) de las 16 unidades de paisaje (UP) estudiados en la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas, Veracruz, México 37

Tabla S5. Tabla de análisis de devianza de modelos lineales generalizados con las variables independientes (Cobertura forestal y Heterogeneidad del paisaje) en relación con las variables dependientes (riqueza de especies, número de individuos, biomasa, biomasa promedio, diversidad de Shannon, diversidad de Simpson, riqueza funcional, entropía funcional, y dispersión funcional de las 16 unidades de estudio en la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas, Veracruz, México. El número de individuos es la única variable dependiente que no mostro relación con las variables independientes del paisaje (número resaltados en negro) 38

RESUMEN

La perturbación en las selvas altas perennifolias ha incrementado a lo largo de las últimas décadas, modificando la composición y configuración de los paisajes naturales. Una de las mayores amenazas de esta perturbación es la pérdida de biodiversidad alrededor del planeta. Sin embargo, la mayoría de los estudios tratan el efecto de la perturbación en selvas tropicales sobre la biodiversidad enfocan solamente en la pérdida de diversidad ecológica (*ie.*riqueza), y poco se sabe sobre su efecto en la diversidad funcional y la biomasa de los organismos. Con el objetivo de llenar esta laguna en la literatura, nosotros evaluamos cómo la cobertura forestal (*ie.* proporción de bosque primario) y la heterogeneidad en el paisaje (*ie.* diversidad de coberturas de suelo) afecta la diversidad ecológica (*ie.* riqueza, diversidad de Shannon, diversidad de Simpson y número de individuos), funcional (*ie.* riqueza funcional, divergencia funcional y entropía funcional) y biomasa de los escarabajos coprófagos. Para ello, nosotros muestreamos escarabajos coprófagos a lo largo de 16 unidades de paisajes en la región noroeste de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas (Veracruz, México). Colectamos un total de 2,396 individuos distribuidos en 14 géneros y 25 especies de escarabajos coprófagos. El género con más número de individuos es *Onthophagus* (n=756, 31.5% de individuos totales) mientras *Canthon* es el género con mayor número de especies presentes (n= cinco especies, 20% de especies muestreadas). La especie más abundante fue *Onthophagus batesi* (478, 19.9% individuos totales) y está presente las 16 unidades de paisaje. Nosotros observamos que mientras más proporción de cobertura forestal dentro de los paisajes, incrementa la diversidad ecológica, funcional y la biomasa de los escarabajos coprófagos. Sin embargo, todos estos parámetros de diversidad y biomasa disminuyen con el aumento de la heterogeneidad dentro de las unidades de paisaje. Por lo tanto, concluimos que implementar distintos predictores del paisaje (*ie.* cobertura forestal y heterogeneidad) y componentes de diversidad (*ie.* diversidad ecológica, diversidad funcional y biomasa) es complementario y eficiente para evaluar el efecto de la composición del paisaje sobre los ensambles de escarabajos coprófagos en bosques tropicales húmedos.

Palabras-clave: Biodiversidad, bosque tropical, coleóptera, ecología del paisaje, Los Tuxtlas.

I INTRODUCCIÓN

El deterioro del ambiente es un tema de interés global por su efecto en la biodiversidad (Barlow *et al.*, 2016). Esto es porque procesos implicados como la pérdida de hábitat y la fragmentación conllevan a modificaciones en la composición (*eg*. pérdida de bosque) y configuración (*eg*. tamaño de parche, borde, número de fragmentos) en el paisaje (Dunning *et al.*, 1992, Alvarado *et al.*, 2017). Estas alteraciones en la estructura del paisaje, a su vez, generan cambios en los factores abióticos (*eg*. temperatura) y bióticos (*eg*. composición de la comunidad) que afectan a la abundancia y la distribución de los organismos en el espacio (Ezcurra, 2016). El paisaje relaciona la dinámica de las poblaciones (*ie.* nacimientos, muertes, emigración y migración) con la composición y configuración del espacio en el que se utilizan los organismos (Baudry & Burel, 2001). De esta manera, el paisaje se caracteriza esencialmente por la variación en las coberturas de suelo y su dinámica que está controlada por las actividades antropogénicas (Laurance *et al.*, 2014). Por ello, la conservación de los ambientes naturales (*eg.* frenar la deforestación) es una de las estrategias para proteger la biodiversidad contra perturbaciones naturales y antropogénicas (Barlow *et al.*, 2016). No obstante, se ha demostrado que además de conservar la cantidad de bosque; aumentar el mosaico de paisajes naturales de las coberturas de suelo también puede favorecer a los organismos, ya que permite la coexistencia de especies con adaptaciones para explotar diferentes ambientes (Laurance *et al.*, 2014). Sin embargo, mientras la conservación de bosque se relaciona con la permanencia de especies con mayores restricciones de hábitat (Klein, 1989); el aumento de la diversidad de paisajes generados por el hombre (*eg.* pastizales y cultivos) en los trópicos conlleva a una extirpación de estas especies y a un aumento de especies generalistas de hábitat, oportunistas o exóticas, además de ser una de las causas globales de extinción biótica (Alvarado *et al.*, 2018). Es bien conocido que existe una disminución del número de especies en ambientes con una mayor perturbación ambiental (Laurance *et al.* 2014). Aunque poco se conoce de cómo otros componentes de la biodiversidad, tal como las funciones que llevan a cabo

los organismos en un ecosistema y como pueden presentar afectos por el cambio en la estructura del paisaje.

Tradicionalmente, la pérdida de biodiversidad ha sido medida de manera taxonómica (*ie.* número de especies) (Estrada & Coates-Estrada, 1991; Nichols *et al.*, 2007). Sin embargo, más allá de evaluar la pérdida de especies también hay que evaluar la pérdida del flujo de energía por medio de la productividad en las comunidades biológicas (Brown et al. 2004). En este sentido, algunos autores han sugerido evaluar la biomasa como parte de la pérdida de biodiversidad (Cultid-Medina & Escobar, 2016; Laurance *et al.*, 1997; Nunes *et al.*, 2016), principalmente porque la biomasa define la importancia de los organismos en los ecosistemas (Saint-Germain *et al.*, 2007). Debido a que la biomasa conlleva al flujo de energía y materia por medio de los recursos asimilados por las especies a través de la cadena trófica (Saint-Germain *et al.*, 2007; Nunes *et al.*, 2016). Otro componente importante de la diversidad es el estudio de las funciones ecológicas de las especies y su influencia en los ecosistemas, ya que la pérdida de biodiversidad también puede afectar la función de las especies dentro de los ecosistemas (Córdova-Tapia & Zambrano, 2015; Weiher, 2011).

Los primeros estudios sobre la función de los organismos en los ecosistemas a nivel de comunidad evaluaron el nivel taxonómico de género como aproximación de función (Weiher, 2011). Al agrupar a las especies de un mismo género en un grupo funcional, se asumía que ellas cumplían las mismas funciones ecológicas (Weiher, 2011). Sin embargo, actualmente, otra forma de explicar los mecanismos que moldean la estructura, composición y ensamblajes de las comunidades es la medición de rasgos funcionales. Los rasgos funcionales se definen como características fenotípicas que influye en el desempeño de las especies en los procesos ecológicos (Violle *et al.*, 2007). Al conocer todos los rasgos que forman parte de una comunidad es posible encontrar especies del mismo género que pueden presentar características fisiológicas, morfológicas y conductuales distintas (Petchey & Gaston, 2006). En las últimas dos décadas incrementó el interés por evaluar la función de las comunidades de organismos en

los ambientes por medio de la diversidad funcional (FD) para explicar la contribución de los ensambles en el mantenimiento de la función de los ecosistemas (Botta-Dukát, 2005). Este enfoque explica el grado de coexistencia de especies mediante un gradiente de variación de rasgos funcionales que pueden ser morfológicos o de comportamentales (Petchey & Gaston, 2006). A pesar del incremento en el conocimiento sobre cómo medir y estudiar diversidad funcional en muchos grupos taxonómicos (*eg*. plantas) en la última década, poco se sabe sobre la diversidad funcional de las comunidades y su relación con los servicios ecosistémicos a nivel de paisaje involucrando invertebrados.

Los escarabajos coprófagos son un grupo de coleópteros altamente diverso en ambientes tropicales (Roslin & Koivunen, 2001). Estos organismos están involucrados en diferentes servicios ecosistémicos como el ciclo de nutrientes, dispersión secundaria de semillas y polinización (Nichols *et al.*, 2008). Sin embargo, los servicios ecosistémicos de mayor importancia que aportan los escarabajos coprófagos están relacionados con el uso del recurso (*ie.* heces de mamíferos), esto permite clasificarlos funcionalmente en distintos gremios tróficos (Chin & Gill, 1996; Estrada, 1998; Nichols *et al.*, 2008). De acuerdo con su conducta, los paracópridos (*ie.* excavadores) entierran las heces en el mismo sitio donde las heces fueron depositadas. Los telecópridos (*ie.* rodadores) toman las heces y las ruedan horizontalmente para depositarlas en el suelo. Los endocópridos anidan en las heces depositadas por los mamíferos. Otra forma de clasificarlos es según el tiempo de actividad (*ie.* nocturnos y diurnos), lo que permite una mayor coexistencia espacial de las especies ya que utilizan el mismo recurso en diferentes momentos del día (Halffter & Edmonds, 1982). Por lo tanto, la diversidad de funciones de los escarabajos coprófagos en el ambiente hace de estos organismos un excelente modelo para estudiar cómo la diversidad funcional de los organismos es afectada por la perturbación ambiental. Los escarabajos al depender del recurso (*ie.* heces) de los mamíferos, nos permiten conocer cómo otras especies se ven afectadas por el cambio en el uso de suelo. Específicamente en mamíferos, las especies de tamaño pequeño-mediano son sensibles (*ie.* disminución de número de especies de mamíferos) a la pérdida, la

fragmentación y el aislamiento de los bosques (Garmendia *et al.*, 2013); por lo que se sugiere que los escarabajos coprófagos podrían responder de manera similar (Estrada & Coates-Estrada, 2002). Un patrón general que se ha encontrado bajo un escenario de pérdida y fragmentación de ambientes tropicales; es que la riqueza de escarabajos coprófagos es alta en paisaje con mayor cantidad de bosque primario (Klein, 1989; Estrada *et al.*, 1998; Nichols *et al.*, 2007; Sánchez de Jesús *et al.*, 2016; Alvarado *et al.*, 2017). Sin embargo, es importante considerar que la alta heterogeneidad espacial en los paisajes dada por el cambio en la cobertura de suelo también influye en los patrones de riqueza y abundancia de escarabajos estercoleros (Alvarado *et al.*, 2017).

Por otro lado, la heterogeneidad en el paisaje es el resultado de las restricciones ambientales, los procesos ecológicos y las perturbaciones de origen natural o antropogénico (Baudry & Burel, 2001). Sin embargo, es un término amplio que depende de una escala espacio-temporal (Baudry & Burel, 2001). Como parte de la composición del paisaje (*ie.* heterogeneidad del paisaje) es una parte importante para evaluar la diversidad biológica (Dunning, *et al.*, 1992). De esta manera, algunos estudios han encontrado que el aumento de la heterogeneidad en el mosaico de paisajes naturales generada por actividades antropogénicas (*eg.* pastizales y agricultura) disminuye la riqueza de los escarabajos coprófagos (Alvarado *et al.*, 2017; Nichols *et al*, 2007), esto debido a la poca cantidad de recurso disponible en áreas abiertas (*ie.* heces de mamíferos) (Garmendia *et al.*, 2013). Gran parte de los trabajos consideran los componentes de riqueza, abundancia o biomasa, para evaluar la estructura de los ensambles de escarabajos coprófagos con pérdida y fragmentación de ambientes naturales (Cultid-Medina & Escobar, 2016; Tong *et al.*, 2005). Recientemente, el componente funcional está siendo incluido en los escarabajos coprófagos, principalmente, mediante agrupaciones de especies en gremios funcionales *(eg*. paracópridos, telecópridos) de acuerdo a su gremio trófico para representar la relación de la función del gremio con la función de los ecosistemas. Sin embargo, esta clasificación no otorga información sobre la historia de vida de las especies de escarabajos coprófagos (*ie.* morfología y comportamiento) (Braga *et al.*, 2013;

Tong *et al.*, 2005). Por otra parte, la diversidad funcional utiliza la medida de rasgos funcionales como un reflejo de la historia evolutiva compartida del grupo para relacionarlo con medidas funcionales en los ambiente (Córdova-Tapia & Zambrano, 2015). En los escarabajos coprófagos un rasgo funcional relevante es el pronoto (Vaz-de-mello *et al.*, 2011). Debido a la relación del pronoto con la capacidad de escavar (*ie.* entre más largo, más profundo puede escavar en las heces) en las heces (Tong *et al*., 2005). Por lo que, describir a las especies empleando rasgos funcionales ecológicamente relevantes, nos permite conocer cómo responden a gradientes ambientales o cómo es su rol ecológico en el ecosistema (Nunes *et al.*, 2016, Pakeman, 2014).

En las últimas décadas, la mayoría de los estudios ha evaluado el efecto en el paisaje por su configuración (*eg.* forma y tamaño de parche) (Baudry & Burel, 2001) sobre el ensamble de escarabajos coprófagos. Un estudio encontró que cuando más grande es el parche del paisaje mayor es la diversidad de escarabajos coprófagos (Alvarado *et al.,* 2017). Sin embargo, recientemente la relación de la composición del paisaje con la diversidad es un tema de investigación creciente por la perturbación antropogénica en los ambientes naturales (Barlow *et al.*, 2016; Laurance *et al.*, 2014). Además de la fragmentación y pérdida de ambientes naturales y cambio de suelo que impactan en la composición del paisaje, también afecta la biodiversidad (Klein, 1989). Se ha demostrado que paisajes altamente en disturbio (*eg.* pérdida de hábitat) afectan la composición de las comunidades de escarabajos coprófagos (Souza *et al.*, 2020). Por lo que, evaluar diferentes componentes de la diversidad (*ei.* taxonómica, biomasa y funcional) con relación a la composición del paisaje responde a explicar complementariamente la función de las especies en los ambientes donde se encuentran (Derhé *et al.*, 2016).

En este estudio, evaluamos cómo la cantidad de bosque primario y la heterogeneidad del paisaje moldean la diversidad ecológica, biomasa y diversidad funcional de los escarabajos coprófagos en una región de selva alta perennifolia del noreste del estado de Veracruz, México. Utilizamos los escarabajos

coprófagos como modelo biológico porque son un grupo con variación de comportamiento al usar un recurso (*ie.* heces de mamíferos) que permite su coexistencia y representan funciones ecológicas importantes (*eg.* bioturbación) a nivel de paisaje; por eso son un grupo indicador en los cambios en los ambientes naturales (Alvarado *et al.*, 2017). Esperamos que i) el ensamble de escarabajos coprófagos se relacione positivamente con el aumento de bosque primario en el paisaje, debido a que ambientes con mayor cantidad de bosque presentan mayor cantidad de heces y riqueza de mamíferos (Klein, 1989; Estrada *et al.*, 1998; Garmendia *et al.*, 2013) y ii) el ensamble de escarabajos coprófagos se relacione negativamente con el aumento de la heterogeneidad en el paisaje, principalmente porque la mayoría de las especies de escarabajos coprófagos especialistas de bosque primario no pueden estar presentes en ambientes heterogéneos generados por perturbación antropogénicas (Braga *et al.*, 2012). Nuestros hallazgos representan un avance significativo en términos de una mejor comprensión de los principales factores de la composición del paisaje que impulsan los patrones de la biodiversidad de escarabajos coprófagos en el límite norte de las selvas tropicales del continente americano.

II MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Sitio de estudio

El sitio de estudio se ubica dentro de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas (RBLT), es una cordillera de origen volcánico al sur de Veracruz, México (18 ° 05´ – 18 ° 43 ´ Norte y 94 ° 35 ´ – 95 ° 25 ´ Oeste) (Figura 1). La elevación de los sitios muestreados va desde el nivel del mar hasta 243.60 msnm mientras que la precipitación y temperatura media anual es de 4500 mm y 27°C, respectivamente (Soto, 2006). El régimen estacional de la región comprende un período lluvioso que va de junio a febrero y un período de secas entre marzo a mayo (Guevara *et al.*, 2000). El ecosistema de selva alta perennifolia es la vegetación nativa predominante en la región. Sin embargo, debido a factores sociales (*eg.* marginación) y antropogénicos (*eg.* deforestación) gran parte de la cobertura

forestal de la zona ha sido convertida en cultivos y pastizales en los últimos 50 años (Ávila-Bello *et al.*, 2018; García-Aguirre *et al.*, 2010; Von Thanden *et al.*, 2018).

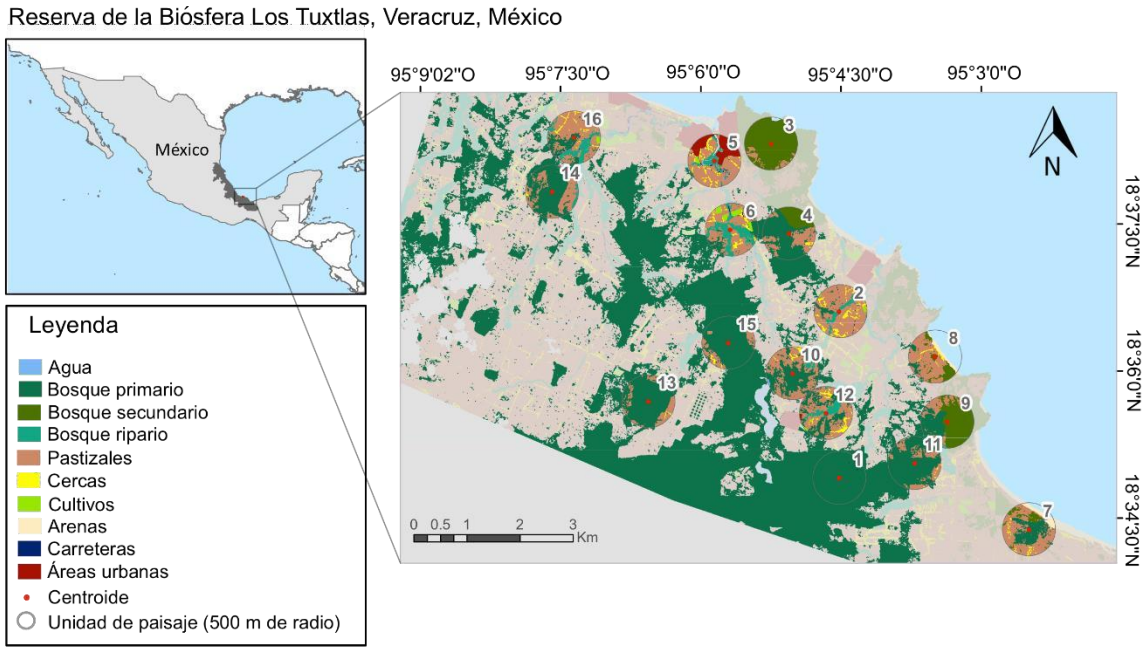

Figura 1. Ubicación de las 16 unidades de paisaje muestreadas y la clasificación de las coberturas de suelo de la Reserva de Biósfera Los Tuxtlas, Veracruz, México (modificado de Ahuatzin *et al.* 2019). Los puntos rojos indican el centro de la unidad de paisaje en donde se llevó a cabo la colecta de los escarabajos coprófagos.

2.2 Selección y caracterización del paisaje

Definimos 16 paisajes como unidad de estudio con las siguientes clases de cobertura de suelo: bosque primario, bosque secundario, bosque de galería, cercas vivas, pastos, cultivos, arenales, áreas urbanas, caminos y cuerpos de agua (Ahuatzin *et al.,* 2019) (Figura 1 y Tabla S1). En cada unidad de paisaje

determinamos un punto central delimitado por 500 m de radio ya que es la medida mínima y biológicamente relevante para la dispersión de muchas especies de escarabajos coprófagos (Silva & Hernández, 2015; Salomão *et al.,* 2018) y de mamíferos de tamaño pequeños y medianos que sirven como su recurso disponible (ver, Estrada & Coates-Estrada, 2002; Garmendia *et al.*, 2013; Salomão *et al.,* 2018; Woodcock *et al.,* 2010).

Por medio de 200 puntos de entrenamiento modulados para el sistema software IDRISI® generamos el mapa de cobertura de suelo en el sitio de estudio utilizando imágenes multiespectrales de alta resolución (QuickBird: 2.4 m de resolución) del 2014. El mapa se transformó a formato raster en el programa ArcGIS® para posteriormente obtener la composición del paisaje (*ie.* cobertura forestal y heterogeneidad del paisaje) (Ahuatzin *et al.*, 2019). Para ello, calculamos la cobertura de bosque primario (%) con un mapa binario (bosque primario=1 o no bosque primario=0) y la heterogeneidad del paisaje con el índice exponencial de Shannon que cuantifica la heterogeneidad con base en el número y proporción de las coberturas del suelo (*ie.* uso de suelo efectivo) (Corro *et al.*, 2018).

2.3 Colecta de escarabajos

Colectamos escarabajos coprófagos en la estación seca (*ie.* abril a mayo) del 2016, utilizando cinco puntos de muestreo distanciados 50 m entre ellos por unidad de estudio. En cada punto de muestreo colocamos una trampa de caída (n= 80 coprotrampas en total). La trampa consistió en un recipiente de plástico de 11 cm de diámetro y 14.3 cm de alto, donde agregamos 500 ml de agua con detergente y sal (como conservadores), y 50 gr de heces humanas como cebo (Salomão *et al.,* 2018). Las coprotrampas estuvieron activas durante 48 h, posteriormente los individuos fueron colectados y conservados en alcohol del 70 % para su determinación. La identificación se realizó a nivel de especie mediante la comparación de listados y claves taxonómicas, el material fue depositado en la Colección Entomológica del Instituto de Ecología A.C. (IEXA) (México).

a) Rasgos funcionales

Para los cálculos de diversidad funcional consideramos una matriz de rasgos morfológicos cuantitativos y cualitativos ya que indican funciones complementarias de las especies (Tabla S2 y S3). Para los rasgos cuantitativos nosotros utilizamos las medidas morfológicas (mm) de la cabeza (largo y ancho), pronoto (largo, ancho y alto), largo de élitros, prototibia (largo y ancho) y largo de la metatibia (Tong *et al*., 2005) (Figura S1). En los rasgos cualitativos utilizamos el comportamiento de anidación y utilización del recurso: teleocópridos, paracópridos y endocópridos (Halffter & Edmonds, 1982) y el periodo de actividad (diurno y nocturno) (Nichols *et al.*, 2013).

2.4 Análisis de datos

a) Biomasa promedio

Calculamos la biomasa total por unidad de paisaje como un indicador de la estructura de la comunidad de escarabajos coprófagos (Saint-Germain *et al.*, 2007). Para eso, sometimos dos individuos por especie colectada a 45°C durante 72 h en una estufa de secado y posteriormente los pesamos en una balanza analítica con una escala de precisión 0.0001 gr para obtener la masa de cada especies. Obtuvimos la biomasa promedio total por unidad de estudio mediante la fórmula:

$$Biomasa = \sum_{i=25}^{n} m_i \cdot a_i$$

donde *m* es la masa medida en gramos y *a* la abundancia relativa de las especies presentes en la unidad de paisaje.

También evaluamos la biomasa promedio de escarabajos coprófagos por unidad de paisaje para explicar la pérdida de escarabajos coprófagos en las unidades de paisaje dependiendo de su composición (*ie.* cobertura de bosque primario y heterogeneidad). Para ello, obtuvimos el promedio de la biomasa de los

escarabajos coprófagos presentes en cada unidad de paisaje. A diferencia de la biomasa por unidad de paisaje, no consideramos la abundancia de las especies.

b) Diversidad de escarabajos

Posteriormente obtuvimos para cada unidad de paisaje los índices de diversidad ecológica basados en los números de Hill (*ie.* número efectivo de especies) que determina la abundancia relativa de las especies en orden de diversidad *q* (Hseih *et al.,* 2016). La riqueza de especies (q^0) es el número total de especies colectadas, mientras la diversidad de Shannon (q^1) expresa la uniformidad de los valores de importancia a través de todas las especies colectadas (*ie.* especies efectivas) y la diversidad de Simpson (q^2) que representa la importancia de las especies más dominantes por su valor mayor de abundancia (Moreno, 2001). Además consideramos como variable respuesta el número total de individuos colectados en cada unidad de estudio. Los valores de diversidad ecológica las obtuvimos con el paquete vegan (ver. 2.5-3, Oksanen *et al.*, 2018) del programador R software. También utilizamos el paquete de iNEXT (ver. 2.0.19, Hseih *et al.*, 2019) en el software R para evaluar la cobertura de muestra de acuerdo al esfuerzo de muestreo usado (*ie.* la representación de la comunidad según los individuos muestreados) en proporción de cero a 100.

c) Diversidad funcional

Evaluamos diversidad funcional de los escarabajos coprófagos por unidad de paisaje utilizando tres índices diferentes. El primer es la riqueza funcional $(FRic)$ que considera la distribución de las especies en el espacio de nicho; valores bajos indican que recursos potenciales no están siendo usados (Mason *et al*., 2005), debido a que los rasgos funcionales representados por la comunidad son poco diversos. El segundo índice, consideramos la entropía funcional $(RaoQ)$, que mide la distancia entre pares de especies considerando las abundancias de todas las especies, valores altos indican diversidad de rasgos funcionales

distribuidos en abundancias variadas en la comunidad, mientras valores bajos muestra la dominancia de rasgos funcionales similares (Botta-Dukát, 2005). El tercer índice fue la dispersión funcional ($FDis$), distancia promedio del centroide de las especies más abundantes en el espacio de los rasgos, valores altos indican una alta diversidad de rasgos funcionales frente a los rasgos más abundantes representados en la comunidad, lo que evita la competencia por el recurso (Petchey & Gaston, 2002, Laliberte & Legendre, 2010). Obtuvimos los valores de diversidad funcional por unidad de estudio utilizando el paquete FD (ver. 1.0-12, Laliberté *et al.*, 2014) en software R (Laliberté & Legendre, 2010).

d) Análisis de composición del paisaje y diversidad ecológica

Para evaluar el efecto de la composición del paisaje (*ie.* cobertura forestal y heterogeneidad del paisaje) en la diversidad ecológica (número de especies (q^0), abunancia de individuos, diversidad de Shannon (q^1) y diversidad de Simpson (q^2)), biomasa, la diversidad funcional (riqueza funcional ($FRic$), entropía funcional ($RaoQ$) y dispersión funcional ($FDis$)) y la masa promedio de los escarabajos coprófagos utilizamos Modelos Lineales Generalizados (MLG). Para eso verificamos *a priori* la normalidad de los datos (prueba Shapiro-Wilk). Dependiendo de la naturaleza de las variables de respuesta (discretos o continuos), ajustamos las distribuciones de los modelos en diferentes tipos: Gaussiana (q^1, $FRic$, $RaoQ$ y $FDis$), Gamma (q^2, biomasa y masa promedio), Poisson (q^0) y Binomial Negativa (número de individuos), ninguno con dispersión. Los datos las variables independientes está disponible en la Tabla S4 y la relación con los modelos lineales generalizados se encuentran en la Tabla S5.

III RESULTADOS

3.1 Riqueza, diversidad y biomasa promedio de especies

En las 16 unidades de paisaje, colectamos 2,396 individuos distribuidos en 14 géneros y 25 especies (Tabla 1). La cobertura de la muestra indicó que se tiene representado el ensamble de escarabajos coprófagos en un 100% en el sitio de muestreo (Figura S2). El género con más número de individuos es *Onthophagus* (n= 756, 31.5% de individuos totales) mientras *Canthon* es el género con mayor número de especies presentes (n= 5 especies, 20% de especies muestreadas). La especie más abundante fue *Onthophagus batesi* (478, 19.9% individuos totales) mientras que de *Pseudocanthon perplexus* colectamos un solo individuo. *Onthophagus batesi* está presente en todas las unidades de estudio, seguido de *Canthon cyanellus cyanellus* (n=15 paisajes). Encontramos que la diversidad ecológica (Promedio ± SD, riqueza de especies (^0D) 12.6 ± 5.10, número de individuos 149.7 ± 81.4, diversidad de Shannon (^1D) 6.6 ± 4.06 SD, diversidad de Simpson (^2D) 4.9 ± 3.7) de nuestros sitios varía entre los índices utilizados. Adicionalmente, encontramos que la biomasa (gr) promedio de nuestras unidades de estudio es 4.3 ± 2.9 SD. Mientras la masa promedio es de 0.05 ± 0.02 SD. Nuestros resultados indican que las masas por especies de *Coprophanaeus corythus* (0.348 gr), *Delthochilum pseudoparile* (0.279 gr) y *Dichotomius satanas* (0.219 gr) fueron las de mayor masa, mientras *Uroxys boneti* (0.002 gr) presenta la menor masa entre las especies colectadas en nuestros sitios de estudio (Tabla S).

3.2 Riqueza y diversidad funcional

El gremio por anidación con más especies registradas en nuestras unidades de estudio fueron los paracópridos (n= 14 especies) seguido por los telecópridos (n=8) y endocóprido (n=3). Respecto a su tiempo de actividad, registramos más especies nocturnas (n= 15) que diurnas (n=10) de escarabajos coprófagos. En general, los rasgos morfológicos y consecuentemente la diversidad funcional (Promedio ±SD, riqueza funcional (*FRic*) 0.03 ± 0.02, entropía funcional (*RaoQ*) 0.02 ± 0.01, dispersión funcional (*FDis*) 0.12 ± 0.04) varían entre nuestras unidades de estudio (Tablas S2 y S4).

Tabla 1. Distribución del número de individuos de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae) registrados en las 16 unidades de paisaje (UP) ubicadas dentro de la Reserva de la Biósfera de Los Tuxtlas, Veracruz, México.

Especie	UP1	UP2	UP3	UP4	UP5	UP6	UP7	UP8	UP9	UP10	UP11	UP12	UP13	UP14	UP15	UP16
Ateuchus illaesum Harold,1868	7	0	10	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	6	0
Bdelyropsis newtoni Howden,1971	0	0	2	5	0	0	0	0	0	0	0	113	13	0	0	0
Canthidium centrale (Boucomont, 1928)	3	21	36	17	0	0	14	0	7	0	41	4	23	1	5	0
Canthidium pseudoperseptibile Kohlmann & Solis, 2006	1	3	6	20	1	1	5	0	2	0	12	3	0	0	0	0
Canthidium pseudopunticolle Solís and Kohlmann, 2004	0	0	0	0	0	11	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0
Canthon cyanellus cyanellus LeConte, 1859	8	5	11	9	1	4	3	4	49	24	53	4	19	2	23	0
Canthon euryscelis Bates, 1887	0	1	3	29	0	2	1	0	5	101	49	0	0	0	0	1
Canthon femoralis (Chevrolat, 1834)	6	148	7	0	0	0	45	0	0	4	1	0	2	3	1	3
Canthon subhyalinus Harold, 1867	0	0	1	5	0	1	0	0	6	7	7	0	1	1	2	1
Canthon vazquezae Martinez, Halffter & Halffter, 1964	5	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	7	0
Copris laeviceps Harold, 1869	8	5	44	18	0	4	0	0	17	0	45	4	5	1	11	5
Coprophanaeus corythus (Harold,1863)	7	1	0	1	0	3	0	0	0	0	4	4	1	1	2	0
Delthochilum sublaeve Bates, 1887	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	1	13	1	0
Delthochilum pseudoparile Paulian, 1938	0	1	1	4	0	0	7	0	3	0	15	2	0	0	3	0
Dichotomius satanas (Harold, 1867)	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	13	1	0
Eurysternus angustulus (Harold, 1869)	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	3	2	3	0
Eurysternus caribaeus (Herbst, 1789)	1	7	5	6	0	0	9	0	4	2	2	1	5	4	3	0
Eurysternus mexicanus (Harold, 1869)	0	1	1	0	0	6	0	0	14	7	8	0	0	0	0	5
Onthophagus batesi Howden & Cartwright, 1963	5	16	1	26	31	198	10	5	9	25	23	24	44	48	5	8
Onthophagus rhinolophus Harold, 1869	9	0	53	30	0	6	0	0	7	5	43	20	33	6	7	59
Phanaeus endymion Harold, 1863	7	1	1	2	0	20	0	0	2	3	6	2	3	3	0	13
Pseudocanthon perplexus (LeConte, 1847)	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sulcophanaeus chryseicollis (Harold, 1863)	11	0	1	1	0	1	0	0	0	0	2	1	1	1	1	0
Uroxys boneti Pereira & Halffter, 1961	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	24	0
Uroxys platypyga Howden & Young, 1981	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	22	0	10	0
Total de individuos registrados	110	210	184	175	34	257	94	9	125	183	332	195	179	99	115	95

3.3 Composición del paisaje: Cobertura forestal

La proporción de bosque primario afecta positivamente la diversidad ecológica, biomasa y diversidad funcional de los escarabajos coprófagos. Encontramos que a mayor proporción de bosque primario (%) en el paisaje aumenta la riqueza (^0D) ($\chi^2 = 13.98,\ \mathrm{DE} = 37.3\%,\ P = 0.0001$), diversidad de Shannon (^1D) ($\chi^2_1 = 180.12,\ \mathrm{DE} = 72.7\%, P < 0.0001$), diversidad de Simpson (^2D) ($\chi^2_1 = 5.30, \mathrm{DE} = 64.7\%,\ P < 0.0001$), biomasa ($\chi^2_1 = 2.19, \mathrm{DE} = 19.8\%, P = 0.01$), riqueza funcional (*FRic*) ($\chi^2_1 = 0.91, \mathrm{DE} = 58.9\%, P < 0.0001$), entropía funcional (*RaoQ*) ($\chi^2_1 = 0.001,\ \mathrm{DE} = 69.9\%, P < 0.0001$) y dispersión funcional (*FDis*) ($\chi^2_1 = 0.94,\ \mathrm{DE} = 56.5\%,\ P < 0.0001$) de escarabajos coprófagos (Figura 2). Sin embargo, no encontramos relación del número de individuos de escarabajos coprófagos con la cobertura forestal ($\chi^2_1 = 0.45, \mathrm{DE} = 2.59\%, P = 0.498$) (Figura 2).

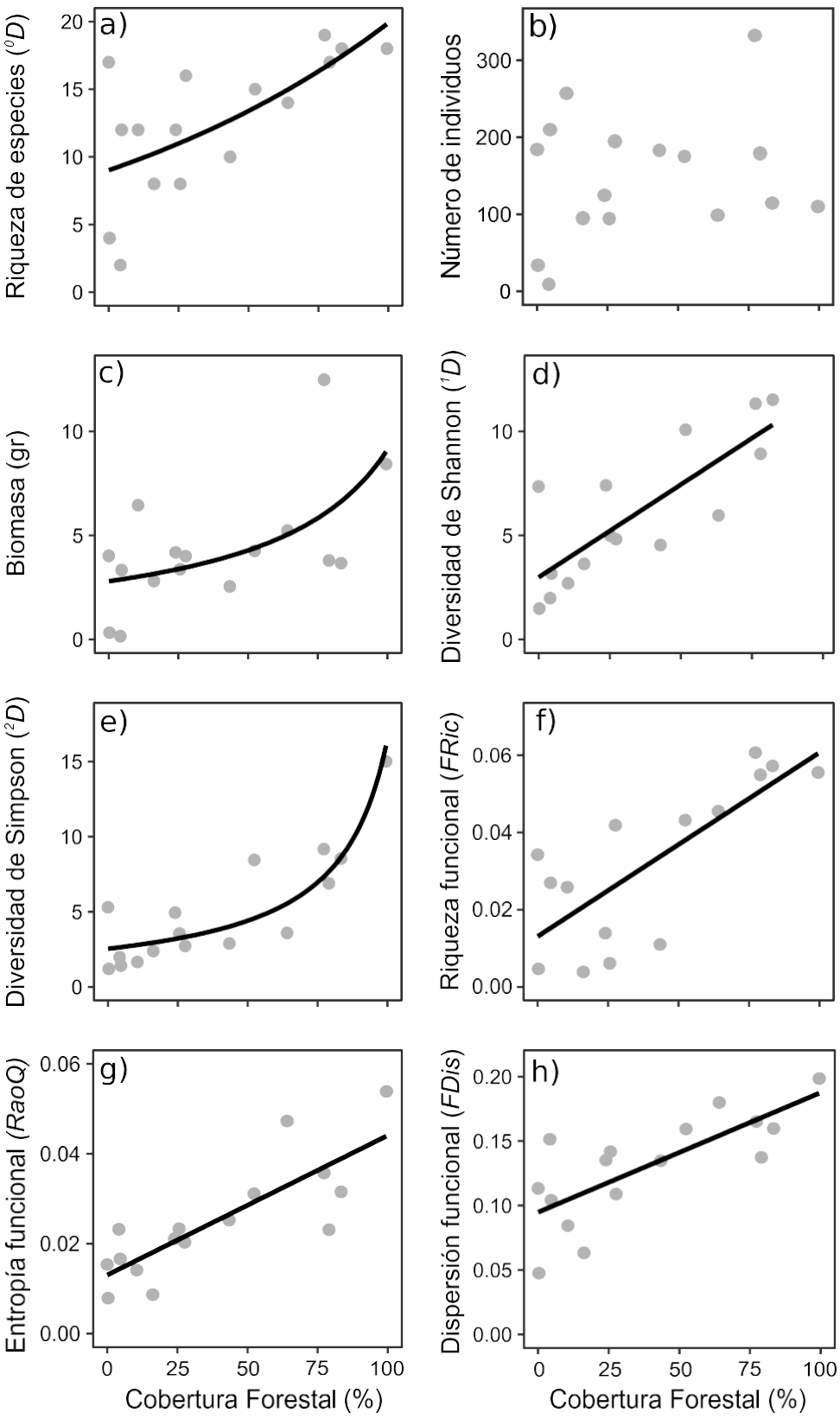
a)
b)
c)
d)
e)
f)
g)
h)
Riqueza de especies (0D)
Número de individuos
Biomasa (gr)
Diversidad de Shannon (1D)
Diversidad de Simpson (2D)
Riqueza funcional (FRic)
Entropía funcional (RaoQ)
Dispersión funcional (FDis)
Cobertura Forestal (%)
Cobertura Forestal (%)

Figura 2. Relación de la cobertura forestal con las variables de diversidad. La relación de la cobertura de bosque primario (%) con la (a) riqueza (^0D) de escarabajos coprófagos, (b) número de individuos, (c) biomasa , (d) diversidad de Shannon (^1D), (e) diversidad de Simpson (^2D), (f) riqueza funcional (*FRic*), (g) entropía funcional (*RaoQ*) y (h) dispersión funcional (*FDis*). Cada punto representa una unidad de paisaje en la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas (n= 16) y la línea de tendencia representa el mejor ajuste de distribución de los datos (ver los métodos para más información).

3.4 Composición del paisaje: Heterogeneidad del paisaje

En nuestras unidades de paisaje cuanto más heterogéneo es un paisaje menor es la diversidad ecológica, biomasa y diversidad funcional de escarabajos coprófagos. Encontramos que disminuye la riqueza (^0D) ($\chi^2 \mp 20.09$, $\mathrm{DE} = 53.6\%, P < 0.0001$), diversidad de Shannon (^1D) ($\chi^2_1 = 150.65, \mathrm{DE} = 60.8\%, P < 0.0001$), diversidad de Simpson (^2D) ($\chi^2_1 = 4.49, \mathrm{DE} = 54.9\%, P < 0.0001$), biomasa ($\chi^2_1 = 1.91, \mathrm{DE} = 17.3\%$, $P < 0.05$), riqueza funcional (*FRic*) ($\chi^2_1 = 0.003, \mathrm{DE} = 52.7\%, P = 0.0001$), entropía funcional (*RaoQ*) ($\chi^2_1 = 0.0007, \mathrm{DE} = 32\%, P = 0.01$) y dispersión funcional (*FDis*) ($\chi^2_1 = 0.006, \mathrm{DE} = 27.2\%, P < 0.01$) de escarabajos coprófagos en paisajes más heterogéneos (Figura 3). Sin embargo, no encontramos relación del número de individuos de escarabajos coprófagos con la heterogeneidad del paisaje ($\chi^2_1 = 1.48, \mathrm{DE} = 7.95\%, P = 0.22$) (Figura 3).

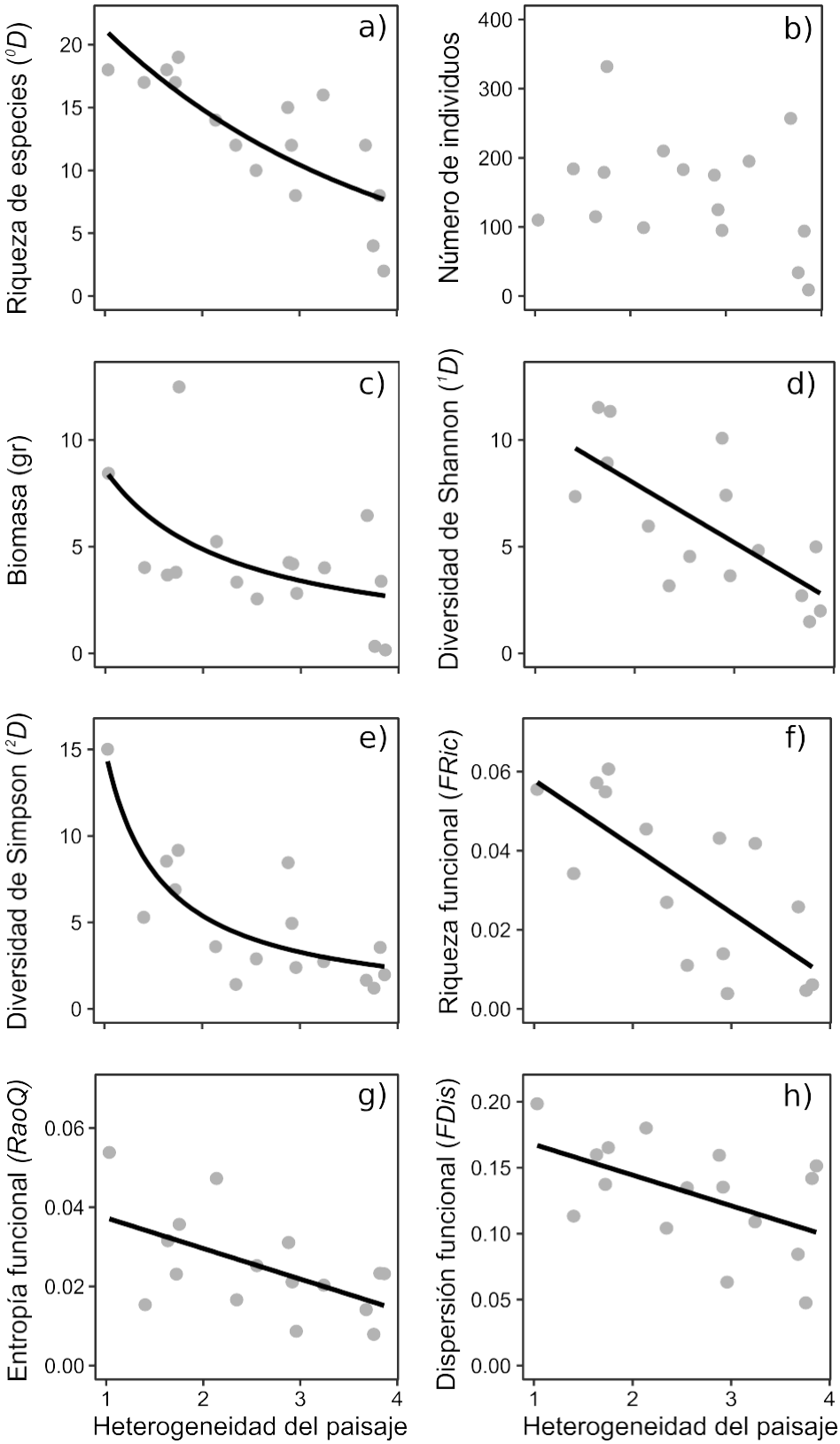
a)
b)
c)
d)
e)
f)
g)
h)
Riqueza de especies (0D)
Número de individuos
Biomasa (gr)
Diversidad de Shannon (1D)
Diversidad de Simpson (2D)
Riqueza funcional (FRic)
Entropía funcional (RaoQ)
Dispersión funcional (FDis)
Heterogeneidad del paisaje
Heterogeneidad del paisaje

Figura 3. Relación de la heterogeneidad del paisaje con la (a) riqueza (^0D) de escarabajos coprófagos, (b) número de individuos, (c) biomasa, (d) diversidad de Shannon (^1D), (e) diversidad de Simpson (^2D), (f) riqueza funcional (*FRic*), (g) entropía funcional (*RaoQ*) y (h) dispersión funcional (*FDis*). Cada punto representa una unidad de paisaje en la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas (n= 16) y la línea de tendencia representa el mejor ajuste de distribución de los datos (ver los métodos para más información).

3.5 Biomasa promedio

En nuestras unidades de paisaje, observamos que en cuanto mayor es la cobertura de bosque primario presente mayor es la masa promedio de las especies de escarabajos coprófagos en estos paisajes ($\chi^2 \mp 8278.5$, $\mathrm{DE} = 49.2\%$, $P < 0.0001$) (Figura 4). Sin embargo, encontramos que mientras más heterogéneo es un paisaje menor es la masa (promedio) de los escarabajos coprófagos en estos ambientes ($\chi^2_1 = 4.6061$, $\mathrm{DE} = 35.6\%$, $P < 0.01$) (Figura 4).

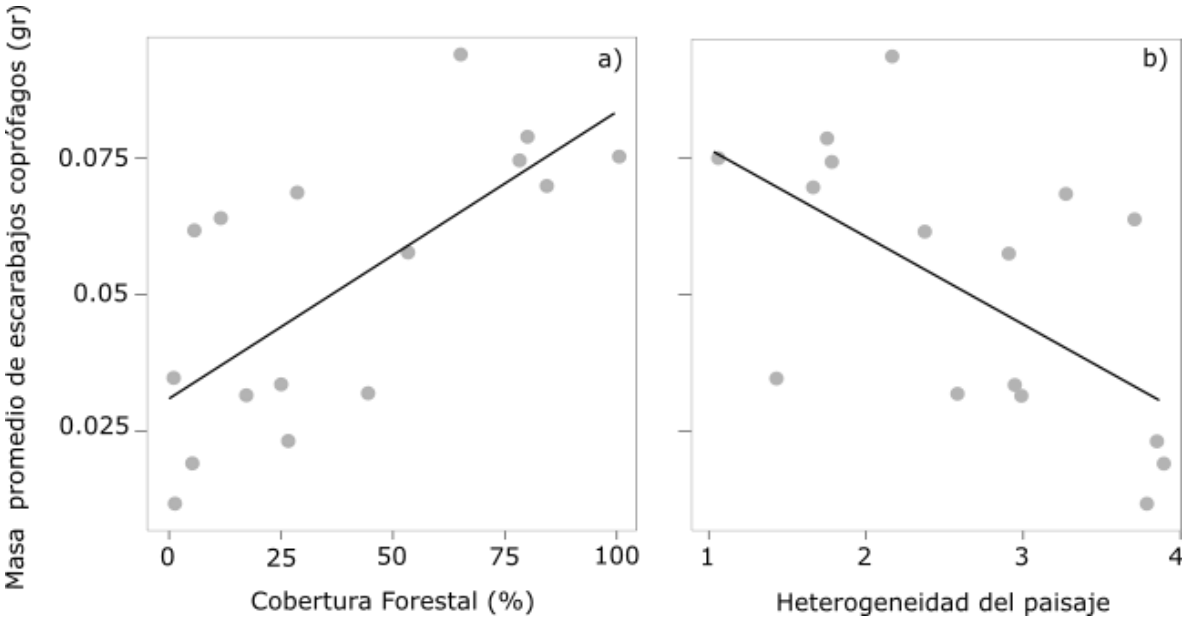

Figura 4. Relación entre la masa promedio (en gramos) de las especies de escarabajos coprófagos con la (a) cobertura forestal y la (b) heterogeneidad del paisaje. Cada punto representa una unidad de paisaje en la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas (n= 16) y la línea de tendencia representa el mejor ajuste de distribución de los datos (ver los métodos para más información).

IV DISCUSIÓN

En el presente estudio evaluamos la relación entre la composición del paisaje (*ie.* cobertura forestal y heterogeneidad del paisaje) y el ensamble de escarabajos coprófagos de una región de una selva alta perennifolia altamente fragmentada. En general, observamos que diferentes componentes del ensamble de escarabajos coprófagos (*ie.* diversidad ecológica, biomasa y diversidad funcional) se ven afectados por la composición del paisaje. Específicamente, encontramos evidencias que el ensamble de escarabajos coprófagos se relaciona positivamente con el aumento en la cobertura de bosque primario y negativamente con el aumento de la heterogeneidad en el paisaje.

Tradicionalmente, los estudios han evaluado cómo la diversidad taxonómica de escarabajos coprófagos se ve afectada por la pérdida de ambientes naturales, fragmentación de bosque y atributos del paisaje (*eg.* tamaño de parche y borde)

(Garmendia *et al.*, 2013; Alvarado *et al.*, 2017; Giovâni da Silva *et al.*, 2019). Estos estudios han demostrado que la riqueza de especies es menor en bosques fragmentados comparado con bosques continuos y, que disminuye aún más en áreas abiertas (*ie.* pastizales) (Klein, 1989; Estrada *et al.*, 1998; Estrada & Coates-Estrada, 2002; Derhé *et al.*, 2016). Esto se explica porque a nivel local, los cambios producto de la fragmentación del bosque modifican el microclima (*ie.* aumento de temperatura y disminución de la humedad), afectando la condición fisiológica de los individuos (*eg.* disminuye la probabilidad de supervivencia de las larvas) (Slade *et al.*, 2007; Alvarado *et al.*, 2017; Portela *et al.*, 2018). De hecho, la variación de las condiciones ambientales es un factor que influye en la supervivencia de los escarabajos coprófagos al interior de los bosques (Bierregaard *et al.*, 1992). Sin embargo, los efectos de la fragmentación del bosque también se encuentran a nivel de ensamble de los escarabajos coprófagos (Halffter & Edmonds, 1982). Por ejemplo, estudios han mostrado que los mamíferos silvestres medianos y grandes son más abundantes dentro de los bosques que en otros usos de suelo (*ie.* cultivos y pastizales) (Garmendia *et al.*, 2013), lo que conlleva a una mayor riqueza de escarabajos coprófagos en estos ambientes (*ie.* mayor disponibilidad de recurso) (Klein, 1989; Estrada *et al.*, 1998). Nuestros resultados también confirmar estos hallazgos, ya que mostramos la relación de paisajes con más cobertura de bosque primario (*ie.* menos fragmentado) tiene una mayor diversidad ecológica (*ie.* riqueza de especies, diversidad de Shannon y diversidad de Simpson) de escarabajos coprófagos.

Además de perder diversidad taxonómica, también está la pérdida de la diversidad de funciones que los organismo pueden ejercer en el ambiente (Braga *et al.*, 2012). En este caso, al perder la diversidad de funciones de los organismos también podría generar la pérdida de la función de las especies con servicios ecosistémicos importantes para los ambientes (Gagic *et al.*, 2015). Por ejemplo, la fragmentación del bosque es una aproximación de cómo se puede perder la función por perturbación (Martínez *et al.*, 2015). En este sentido, la diversidad de rasgos funciones de las especies tienden a ser menor en bosques fragmentados o en restauración cuando se compara con bosques primarios y continuos (Derhé *et*

al., 2016). De igual manera, al consider tres índices complementarios de diversidad funcional (*FRic, RaoQ*, *FDis*), encontramos que la diversidad funcional de los escarabajos coprófagos es menor en paisajes con menor cantidad de bosque. Estos hallazgos indican que los paisajes con más cobertura de bosque primario, tienen la mayor diversidad de rasgos funcionales, empleando diferentes nichos ecológicos que se complementan, evitando la competencia y permite la coexistencia entre los organismos (Barragán *et al.*, 2011; Beiroz *et al.*, 2018; Corre *et al.*, 2019).

Aunque se propone una relación entre el número de individuos y la biomasa de las comunidades de invertebrados (Saint-Germain *et al.*, 2007), nosotros mostramos que el número de individuos y la biomasa promedio de los escarabajos coprófagos tienen respuestas diferentes a la composición del paisaje Específicamente, encontramos que la proporción de bosque primario no explica el número de individuos de escarabajos coprófagos, en contraste con previos estudios mostraron que la pérdida de bosque pueden afectar negativamente el número de individuos (Estrada & Coates-Estrada, 2002). Además, encontramos que *Onthophagus batesi* y *Onthophagus rhinolophus* son las especies más abundantes, representa el 31.1% de los individuos registrados. Sin embargo, aunque la cobertura forestal no afecte el número de individuos en los escarabajos coprófagos; encontramos que la biomasa disminuye en los paisajes con menor cobertura de bosque primario, debido a la ausencia de escarabajos coprófagos de tamaños grandes (Nervo *et al.*, 2014). Esto concuerda con nuestros resultados, donde la masa promedio de los escarabajos coprófagos disminuye conforme la proporción de bosque primario disminuye en el paisaje. De hecho, la pérdida de especies grandes (*ie.* mayor biomasa) es muy común debido a que requieren de una alta cantidad de recurso (Slade *et al.*, 2007) y a que son más sensibles al cambio del hábitat (*eg.* deforestación) que las especies chicas (Barragán *et al.*, 2011). Por lo que hay una compensación en el número de individuos que no se ve afectada por la proporción de bosque pero si la diversidad ecológica, la biomasa y la diversidad funcional del ensamble de escarabajos coprófagos registrados en nuestras unidades de estudio.

El mosaico de paisajes naturales son un factor importante al proporcionar condiciones ambientales diversas que permiten a las especies con diferentes historias de vida u requerimientos ecofisiológicos coexistir (Turner, Gardner & O´Neill, 2001). De esta manera, la diversidad de paisajes naturales *(ie*. heterogeneidad) mantiene la diversidad de organismos en los ambientes naturales. Sin embargo, paisajes heterogéneos causados por perturbaciones antropogénicos (*ie.* cambio de uso de suelo) afectan negativamente la diversidad de diferentes grupos de organismos (Laurance *et al.*, 1997). En nuestros resultados, nosotros también mostramos que la heterogeneidad de nuestros paisajes afecta negativamente la diversidad ecológica de los escarabajos coprófagos, posiblemente porque la heterogeneidad evaluada en nuestros paisajes es causada por actividades humanas (*eg.* pastizales, cultivos, áreas urbanas) (García-Aguirre *et al.*, 2010), en donde la disponibilidad de heces de mamíferos es menor (Alvarado *et al.* 2017). Por lo tanto, es posible que la heterogeneidad del paisaje afecte positivamente la diversidad ecológica de los escarabajos coprófagos solamente cuando esta heterogeneidad sea generada por ambientes naturales.

La perturbación ambiental generada por impacto humano es una causa de la pérdida de riqueza en los escarabajos coprófagos y de sus funciones asociadas a ellos (Alvarado *et al.*, 2017; Braga *et al.*, 2013). Algunos autores muestran que la diversidad funcional de los escarabajos coprófagos puede ser alta cuando los ambientes sufren algún tipo de perturbación (Barragán *et al.*, 2011; Beiroz *et al.*, 2018; Woodcock *et al.*, 2010). Sin embargo, encontramos que la diversidad funcional (*ie. FRic* y *RaoQ*) disminuye con la heterogeneidad de nuestras unidades de paisaje. Estos hallazgos indican que escarabajos coprófagos con rasgos funcionales similares están usando el recurso de manera similar. Esta baja complementariedad de diversidad de rasgos funcionales podría indicar un aumento en la competencia por los recursos en ambientes heterogéneos generados por algún tipo de perturbación. Debido a que los rasgos funcionales se están homogeneizando en la comunidad de escarabajos coprófagos. Adicionalmente, se sabe que la biomasa de los escarabajos coprófagos también

disminuye en hábitats perturbados (Braga *et al.*, 2013; Derhé *et al.*, 2016). En nuestros resultados, la biomasa de las especies de escarabajos coprófagos fue menor conforme más heterogéneo fueron nuestras unidades de paisajes. Posiblemente debido a la disponibilidad de recurso (*ie.* heces) en paisaje con una alta heterogeneidad (Garmendia *et al.*, 2013). Considerando que la heterogeneidad afecta la movilidad de los mamíferos entre paisajes por los usos de suelos (*ie.* pastizales y cultivos) definidos en los paisajes (Barragán *et al.*, 2011). Por lo que podría afectar la distribución y presencia de algunos escarabajos coprófagos en paisajes heterogéneos. Sin embargo, no es una relación directa de la pérdida de biomasa con la pérdida de escarabajos coprófagos. Es conocido que, para escarabajos coprófagos, el número de especies pequeñas generalistas puede ser favorecido en ambientes perturbados (Tilman *et al.*, 1997; Woodcock *et al.*, 2010; Barragán *et al.*, 2011; Portela *et al*., 2018). Sin embargo, los escarabajos coprófagos de tamaños grandes son susceptibles a la perturbación en los ambientes generada por actividades antropogénicas (Corro *et al.*, 2019). Encontramos que la biomasa promedio de los escarabajos coprófagos disminuye cuando más heterogéneo es un paisaje. Es decir, los escarabajos coprófagos de tamaños grandes no están presentes en paisajes con una alta heterogeneidad causada por perturbación humana. En cambio, existe evidencia que las especies especialistas de bosque primarios son más susceptibles a la pérdida del bosque (Braga *et al.*, 2012). Dichas especies son las más abundantes en la comunidad de escarabajos coprófagos por lo que afecta el número de individuos (Alvarado *et al.*, 2017).En este estudio, encontramos que el número de individuos no tiene relación con la heterogeneidad de nuestros sitios de estudio. Se explican nuestros resultados porque consideramos todas las especies muestreadas en nuestras unidades de paisaje sin basarnos en lo que pasa por especie. Ya que el grupo de los escarabajos coprófagos es diverso en su comportamiento y su especialización en ambientes naturales (Halffter & Edmonds, 1982). Otro aspecto que no consideramos es la estacionalidad de los escarabajos coprófagos, tampoco el cambio en la comunidad a través de los meses o años. Por lo tanto, lo que

encontramos en la comunidad de escarabajos coprófagos presentes en nuestras unidades de paisaje no es permanente y está sujeta al cambio.

V CONCLUSIÓN

En este estudio, demostramos la importancia de considerar la diversidad ecológica y biomasa promedio y la diversidad funcional para evaluar el efecto de la pérdida de cobertura forestal y el aumento de la heterogeneidad del paisaje causada por perturbación humana en los ensambles de los escarabajos coprófagos. Nosotros concluimos que la composición del paisaje es un importante factor que explica diferentes componentes que caracterizan la comunidad de escarabajos coprófagos en una región de una selva alta perennifolia. Específicamente, encontramos que la pérdida de especies es proporcional a la pérdida de bosque primario e inversamente proporcional a la heterogeneidad del paisaje. Por lo tanto, implementar distintos predictores de la diversidad (*ie.* cobertura forestal y heterogeneidad del paisaje) y componentes de diversidad (*ie.* diversidad ecológica, diversidad funcional y biomasa) es complementario y eficiente para evaluar el efecto de la composición del paisaje en los ensambles de escarabajos coprófagos de bosques tropicales húmedos.

VI BIBLIOGRAFÍA

Ahuatzin DA, Corro EJ, Jaimes EJ, Armando-Aguirre J, Valenzuela-González JE, Feitosa RM, Ribeiro MC, Acosta LJC, Coates R, Dáttilo W (2019) Forest cover drives leaf litter ant diversity in primary rainforest remnans within human-modified tropical landscapes. Biodivers Conserv 28(5): 1091-1107

Alvarado F, Andrade ER, Santos BA, Prescott G, Souza G, Escobar F (2018) Forest cover is more important than farmland heterogeneity and livestock intensification for the retention of dung beetle phylogenetic diversity. Ecological indicators 93: 524-532

Alvarado F, Escobar F, Williams DR, Arroyo-Rodríguez V, Escobar-Hernández F (2017) The role of livestock intensification and landscape structure in maintaining tropical biodiversity. Appl Ecol 55: 185-94

Ávila-Bello CH, Hernández-Romero AH, Mendoza-Briseño MA, Vázquez-Luna D (2018) Complex systems, agroecological matrices, and management of forest resources: an example of an application in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. Sustainability 10: 3496

Barlow J, Lennox GD, Ferreira J, Berenguer E, Lees AC, Nally RM, Thomson, JR, Ferraz SF, Louzada J, Oliveira VHF, Parry L, Ribeiro de Castro Solar R, Vieira ICG, Aragão LEOC, Begotti RA, Braga RF, Cardoso TM, Raimundo CO, Souza Jr CM, Moura NG, Nunes SS, Siqueira JV, Pardini R, Silveira JM, Vaz-de-Mello FZ, Veiga RCS, Venturieri A, Gardner TA (2016) Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. Nature 535: 144

Barragán F, Moreno CE, Escobar F, Halffter G, Navarrete D (2011) Negative impacts of human land use on dung beetle functional diversity. PloS ONE 6(3): e17976

Beiroz W, Sayer E, Slade EM, Audino L, Braga RF, Louzada J, Barlow J (2018) Spatial and temporal shifts in functional and taxonomic diversity of dung beetles in a human-modified tropical forest landscape. Ecolgical Indicators 95: 518-526

Baudry J, Burel F (2001) Ecología del paisaje: definición de una aproximación pluridisciplinar. En Ecología del paisaje conceptos, métodos y aplicaciones (41-118). España: Mundi-Prensa Libros, S.A.

Bierregaard RO, Lovejoy TE, Kapos V, Dos Santos AA, Hutchings RW (1992) The biological dynamics of tropical rainforest fragments. Biosciences 42(11): 859-866

Botta-Dukát, Z (2005) Rao´s quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. Journal of Vegetation Science 16:533-540

Braga RF, Karasaki V, Audino LD, Louzada J (2012) Are dung beetles driving dung-fly abundance in traditional agricultural áreas in the amazon? Ecosystems 15(7): 1173-1181

Braga RF, Korasaki V, Andersen E, Louzada J (2013) Dung beetles community and functions along a habitat-disturbance gradient in the amazon: A rapid assessment of ecological functions associated to biodiversity. PLoS ONE 8(2): 57786

Brown JH,Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West BG (2004) Toward a metabolic theory of ecology. Ecology 85: 1771-1789

Buddle CM, Langor DW, Pohl G, Spence JR (2006) Arthropod responses to harvesting and wildfire: implications for emulation of natural disturbance in forest management. Biological Conservation 128: 346-357

Chidumayo EN, Gumbo DJ (2013) The environmental impacts of charcoal production in tropical ecosystems of the world: a synthesis. Energy for Sustainable Development 17: 86-94

Chin K, Gill BD (1996) Dinosaurs, dung beetles and conifers: participants in a cretaceous food. PALAIOS 11(3): 280-285

Córdova-Tapia F, Zambrano L (2015) La diversidad funcional en la ecología de comunidades. Ecosistemas 24(3): 78-87

Correa CMA, Braga RF, Puker A, Korasaki V (2019) Patterns of taxonomic and functional diversity of dung beetles in a human-modified variegated landscape in Brazilian Cerrado. J Insect Conserv 23: 89-99

Corro EJ, Ahuatzin DA, Aguirre AJ, Favila ME, Ribeiro MC, López-Acosta J, Dáttilo W (2018) Forest cover and landscape heterogeneity shape ant-plant co-occurrence networks in human-dominated tropical rainforests. Landscape Ecology 34(1): 93-104

Cutid-Medina CA, Escobar F (2016) Assessing the ecological response of dung beetles in an agricultural landscape using number of individuals and biomass in diversity measures. Environmental Entomology 45(2): 310-319

De Groot RS, Wilson MA, Boumans RMJ (2002) A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. Ecological Economics 41: 393-408

Derhé MA, Murphy H, Monteith G, Menéndez R (2016) Measuring the success of reforestation for restoring biodiversity and ecosystem functioning. Journal of Applied Ecology 53(6): 1714-1724

Dunning JB, Danielson BJ, Pulliam HR (1992) Ecological processes that affect populations in complex landscapes. Oikos 65(1): 169-175

Escobar F, Halffter G, Solís A, Halffter V, Navarrete D (2008) Temporal shifts in dung beetles community structure within a protected area of tropical wet forest: a 35-year study and its implications for long-term conservation. Journal of Applied Ecology 45(6): 1584-1592

Estrada A, Coates-Estrada R, Dadda AA, Cammarano P (1998) Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. Tropical Ecology 14(5): 577-593

Estrada A, Coates-Estrada R (1991) Howler monkeys (*Alouatta palliate*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. Journal of Tropical Ecology 7(4): 459-474

Estrada A, Coates-Estrada R (2002) Dung Beetles in continuous forest, forest fragments and in agricultural mosaic habitat island at Los Tuxtlas, Mexico. Biodivers Conserv 11: 1903-1918

Ezcurra E (2016) Anthropogenic disturbances infiltrate forest fragments. PNAS 113: 5150-5152

Gagic V, Bartomeus I, Jonsson T, Taylor A, Winqvist C, Fischer C, Slade EM, Steffan-Dewenter I, Emmerson M, Potts SG, Tscharntke T, Weisser W, Bommarco R (2015) Functional diversity and diversity of animals predict ecosystem functioning better tha species-based índices. Proceedings B 282: 20142620

García-Aguirre MA, Álvarez R, Dirzo R, Ortiz MA, Eng MM (2010) Delineation of biogeomorphic land units across a tropical natural and humanized terrain in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. Geomorphology 121: 245-256

Gardner TA, Hernández MIM, Barlow J, Peres CA (2008) Understanding the biodiversity consequences of habitat change: the value of secondary and plantations forest of neotropical dung beetles. Journal of Applied Ecology 45 (3): 883-893

Garmendia A, Arroyo-Rodríguez V, Estrada A, Naranjo EJ, Stoner KE (2013) Landscape and patch attributes impacting medium and large sized terrestrial mammals in a fragmented rain forest. Tropical Ecology 29: 331-344

Giovâni-da-Silva P, Nunes CA, Ferreira LF, Braga RF, Beiroz W, Neves LP, Solar RR, Neves FS (2019) Patch and landscape effects on forest-dependent dung beetles are masked by matrix-tolerant dung beetles in a mountaintop rainforest archipelago. Sci Total Envir 651: 1321-1331

Guevara SS, Laborde DJ, Sánchez-Ríos G (2000) La Reserva de la biosfera Los Tuxtlas (México). UNESCO, París, pp. 49

Halffter G, Edmonds WD (1982) The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae): an ecological and evolutive approach. Instituto de Ecología A.C, México pp. 31 50

Hsien T, Ma KH, Chao A (2016) iNEXT: 0an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). Methods Ecol Evol 7: 1451-1456

Hsien T, Ma KH, Chao A (2019). iNEXT: iNterpolation and EXTrapolation for species diversity. R packages version 2.0.19 URL: http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-downlaod/

Hughes RD, Ferrar P, Macqueen A, Durie P, McKinney GT, Morley FHW (1975) Introduced dung beetles and Australian pasture ecosystems: papers presented at symposium during the meeting of the Australia and New Zealand association for the advancement of science at Canberra in January 1997. Journal of Applied Ecology 12(3): 819-837

Oksanen J, Guillaume-Blanchet F, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin PR; O'Hara RB, Simpson GL; Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E, Wagner H (2018). Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-3. https://CRAN.R-project.org/package=vegan

Klein BC (1989) Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central amazonia. Ecology 70(6): 1715-1725

Krell FT, Krell-Westerwalbesloh S, WeiB I, Eggleton P, Linsenmair KE (2003) Spatial separation of Afrotropical dung beetle guilds: a trade-off between competitive superiority and energetic constraints (Coleoptera: Scarabaeidae). Ecography 26: 210-222

Laliberté E, Legendre P (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiples traits. Ecol Soc Ame 99(1): 299-305

Laliberté E, Legendre P, Shipley B (2014) FD: measuring functional diversity from multiple traits and other tools for functional ecology. R package version 1.0-12

Laurance WF, Laurance SG, Ferreira LV, Rankin-de Merona JM, Gascon C, Lovejoy TE (1997) Biomass collapse in amazonian forest fragments. Science 278 (5340): 1117-1118

Laurance WF, Sayer J, Cassman KG (2014) Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. Trends ecology evolution 29: 107-116

Martínez E, Rös M, Bonilla MA, Dirzo R (2015) Habitat heterogeneity affects plant and arthropod species diversity and turnover in traditional cornfields. PLoS ONE 10(7): e012950

Mason NW, Mouillot D, Lee WG, Wilson JB (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. Oikos 111: 112-118

Moreno CE (2001) Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y Tesis SEA, Zaragoza. 1: 84

Nervo B, Tocco C, Caprio E, Palestrini C, Rolando A (2014) The effects of body mass on dung removal efficiency in dung beetles. PLoS ONE 9(9): e107699

Nichols E, Larsen T, Spector S, Davis AL, Escobar F, Favila M,Vulinec K, The Scarabaeinae Research Network (2007) Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. Biol Conserv 137: 1-19

Nichols E, Spector S, Louzada J, Larsen T, Amezquita S, Favila ME, The Scarabaeinae Research Netword (2008) Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. Biological Conservation 141(6): 1461-1472

Nichols E, Uriarte M, Bunker DE, Favila ME, Slade M, Vulinec K, Larsen T, Vaz-deMello FZ, Louzada J, Naeem S, Spector SH (2013) Trait-dependent response of dung beetles populations to tropical forest conversion at local and regional scales. Ecology 94(1): 180-189

Nunes CA, Braga RF, Figueira JEC, Neves FdS, Fernandes GW (2016) Dung beetles along a tropical altitudinal gradient: environmental filtering on taxonomic and functional diversity PLoS ONE 11(6): e0157442

Pakeman RJ (2014) Functional traitmentrics are sensitice to the completeness of the species' trait data? Methods in Ecology and Evolution 5: 9-15

Petchey OL, Gaston KJ (2002) Functional diversity (FD), species richness and community composition. Ecol Letters 5: 402-411

Petchey OL, Gaston KJ (2006) Functional diversity: back to basic and looking forward. Ecol Letters 9: 741-758

Portela SR, González-Tokman D, Dáttilo W, López-Acosta JC, Favila ME (2018) Landscape structure and composition define the body condition of dung beetles (Coleptera: Scarabaeinae) in a fragmented tropical rainforest. Ecol Indic 88:141-151

Roslin T, Koivunen A (2001) Distribution and abundance of dung beetles in fragmented landscapes. Oecologia 127: 69-77

Saint-Germain M, Buddle CM, Larrivée M, Mercado A, Motchula T, Reichert E, Sackett TE, Sylvain Z, Webb A (2007) Should biomass be considered more frequently as a currency in terrestrial arthropod community analyses?. Journal of Applied Ecology 44: 330-339

Salomão RP, Gonzales-Tokman D, Dáttilo W, López-Acosta JC, Favila ME (2018) Landscape structure and composition define the body condition of dung beetles (Coleptera: Scarabaeinae) in a fragmented tropical rainforest. Ecological indicators 88: 144-151

Sánchez-de-Jesús HA, Arroyo-Rodríguez V, Andresen E, Escobar F (2016) Forest loss and matrix composition are the major drivers shaping dung beetle assemblages in a fragmented rainforest. Landsc Ecol 31:843-854

Silva PGd, Hernández MIM (2015) Scale-dependence of processes structuring dung beetle metacommunities using functional diversity and community deconstruction approaches. PLoS ONE 10(3): e0123030

Silva PGd, Hernández MIM (2015) Spatial patterns of movement of dung beetles species in a tropical forest suggest a new trap spacing for dung beetles biodiversity studies. PLoS ONE 10(5): e0126112

Slade EM, Mann DJ, Villanueva JF, Lewi OT (2007) Experimental evidence for the effects of dung beetles functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. Animal Ecol 76: 1094-1104

Soto M (2006) El Clima. En: Los Tuxtlas: El paisaje de la sierra. Guevara SS, Laborde DJ, Sánchez-Ríos G (Eds). Instituto de Ecologia A.C. y Unión Europea. México. 195-200.

Souza TB, Franca FM, Barlow J, Dodonov P, Santos JS, Faria D, Baumgarten JE (2020) The relative influence of different landscape attributes on dung beetle communities in the Brazilian Atlantic forest. Ecological indicators 117(106534)

Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E (1997) The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. Science 277: 1300-1302

Tong J, Sun J, Chen D, Zhang S (2005) Geometrical features and wettability of dung beetles and potential biomimetic engineering applications in tillage implements. Soil Till Reach 80: 1-11

Turner MG, Gardner RH, O'Neill RV (2001) Landscape ecology in theory and practice: pattern and process. Springer-Verlac New York, United States of America pp. 1-23

Vaz-de-mello FZ, Edmonds WD, Ocampo FC, Shoolmeesters P (2011) A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae of the New World (Coleoptera: Scarabaeidae). Zootaxa 2854: 1-73

Villéger S, Manson NHW, Mouillot D (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. Ecology 89(8): 2290-2301

Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007) Let the concept of trait be functional. Oikos 116(5): 882-892

Von Thaden JJ, Laborde J, Guevara S, Venegas-Barrera CS (2018) Forest cover change in Los Tuxtlas Biosphere Reserve and its future: The contribution of the 1998 protected natural area decree. Land Use Policy 72:443-450

Weibull AC, Begtsson J, Nohlgren E (2000) Diversity of butterflies in the agricultural landscape: the role of farming system and landscape heterogeneity. Ecograhy 23: 743-750

Weiher E (2011) A primer of trait and functional diversity. En Magurrab AE, McGill BJ (editores), Biological diversity frontiers in measurement and assessment (175-193). Oxford University Press

Woodcock BA, Redhead J, Vanbergen AJ, Hulmes L, Hulmes S, Peyton J, Nowakowski M, Pywell RF, Heard MS (2010) Impact of habitat type and landscape structure on biomass, species richness and functional diversity ofground beetles. Agric Ecosyst Environ 139:181-186

MATERIAL SUPLEMENTARIO

Tabla S1. Coberturas de uso de suelo que clasifican las 16 unidades de estudio en la Reserva de la Biósfera de los Tuxtlas, Veracruz, México.

Cobertura de suelo	Características
Bosque primario	Selva alta perennifolia. Se puede localizar desde el nivel del mar hasta los 700 m de altitud. Se identifican tres estratos arbóreos: el primer nivel (más de 30 m de altura), un segundo nivel (15 a 22 m de altura) y un tercer nivel (6 a 15 m de altura)
Bosque secundario	Acahual. Representa el producto de los procesos de sucesión secundaria de diferentes tipos de vegetación como la selva. Las especies representativas en general son heliófilas de crecimiento rápido.
Bosque de galería	Bosque de galería o vegetación ribereña. Comunidades vegetales que se desarrollan a lo largo de corrientes de agua más o menos permanentes.
Cercos	Línea de árboles o arbustos que delimitan el área de una propiedad.
Pastizales	Comunidad vegetal dominada por pastos. Son empleados principalmente para actividades ganaderas.
Cultivos	Se encuentra en terrenos planos con suelos profundos, representados por la siembra de maíz, caña de azúcar, tabaco y otros vegetales de importancia comercial.
Arena	Dunas móviles, semimóviles y estabilizadas. Puede presentar una comunidad vegetal en las hondonadas de estos hábitats.
Zona urbana	Asentamiento humano.
Caminos	Terrenos y caminos construidos que conectan a las comunidades locales en la región.
Agua	Cuerpos o extensiones de agua que se encuentran en la superficie terrestre o marina.

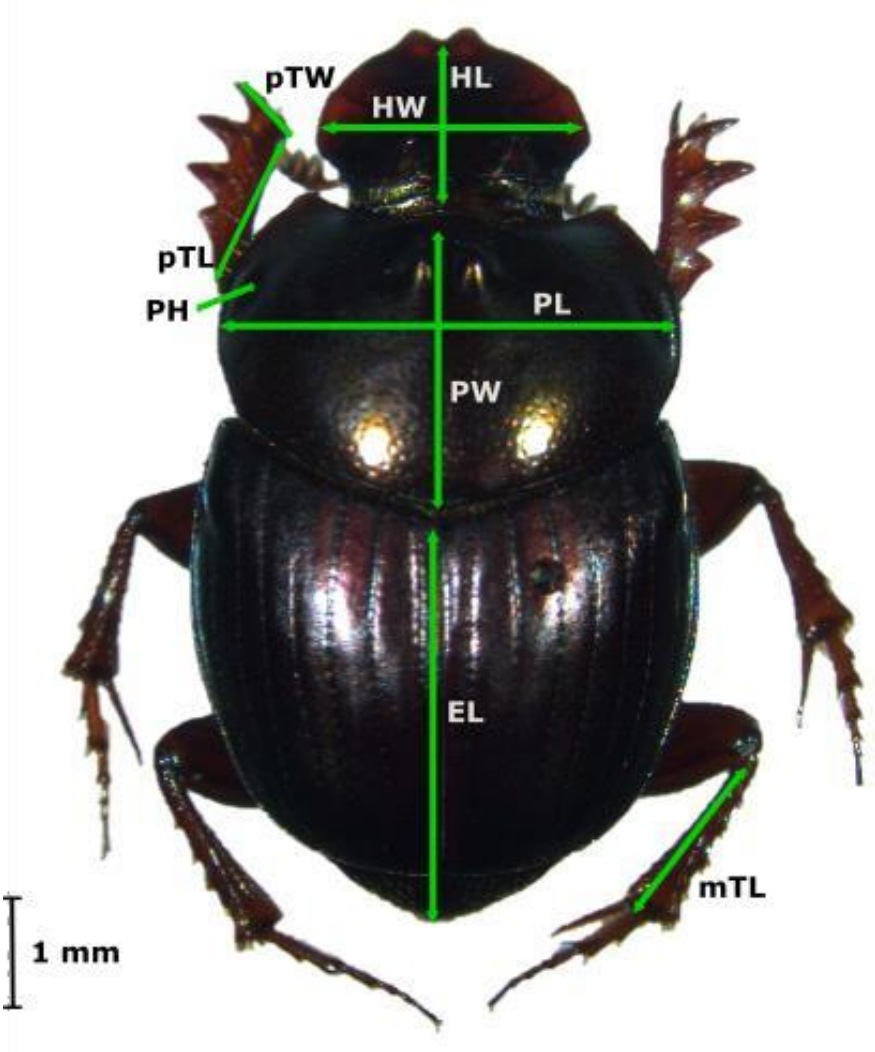

Figura S1. Descripción de los rasgos cuantitativos medidos. La especie de ejemplo representa a un individuo de *Onthophagus rhinolophus* Harold, 1869 (Scarabaeidae). Las medidas son ancho de la cabeza (HW), largo de la cabeza (HL), largo del pronoto (PW), ancho del pronoto (PL), alto del pronoto (PH), largo de élitros (EL), largo de protibia (pTL), ancho de protibia (pTW) y largo de la metatibia (mTL).

Tablas S2. Rasgos cualitativos (colocación del recurso y periodo de actividad) y cuantitativos (incluyendo la biomasa) de los escarabajos coprófagos muestreados en la Reserva de Biósfera Los Tuxtlas. Los promedios de los rasgos cuantitativos medidos (mm) son ancho de la cabeza (HW), largo de la cabeza (HL),largo del pronoto (PW), ancho del pronoto (PL), alto del pronoto (PH), largo de élitros (EL), largo de protibia (pTL), ancho de protibia (pTW) y largo de la metatibia (mTL).

Especie	Relocalización de alimento	Período de actividad	Biomasa (gr)	HW (mm)	HL (mm)	PW (mm)	PL (mm)	EL (mm)	PH (mm)	pTL (mm)	pTW (mm)	mTL (mm)
Ateuchus illaesum Harold,1868	Paracoprido	Nocturno	0.015	2.434	1.443	3.745	2.260	3.931	1.512	1.433	0.480	1.768
Bdelyropsis newtoni Howden,1971	Paracoprido	Diurno	0.005	1.799	1.065	3.021	1.498	3.154	2.279	1.602	0.498	1.378
Canthidium centrale (Boucomont, 1928)	Paracoprido	Nocturno	0.020	3.703	2.340	5.442	2.483	5.381	2.287	2.399	1.025	2.454
Canthidium pseudoperseptibile Kohlmann & Solis, 2006	Paracoprido	Nocturno	0.004	1.768	1.279	2.407	1.883	2.527	1.217	0.985	0.452	1.023
Canthidium pseudopunticolle Solís and Kohlmann, 2004	Paracoprido	Nocturno	0.005	1.993	1.129	3.622	2.656	2.919	2.612	1.431	0.620	1.354
Canthon cyanellus cyanellus LeConte, 1859	Telecoprido	Diurno	0.028	2.969	1.677	5.662	2.677	3.969	2.624	1.861	1.033	2.730
Canthon euryscelis Bates, 1887	Telecoprido	Diurno	0.007	2.303	19.321	3.928	1.973	2.993	1.915	1.874	0.935	2.251
Canthon femoralis (Chevrolat, 1834)	Telecoprido	Diurno	0.008	2.623	1.915	4.421	3.002	4.233	2.311	2.104	0.918	2.368
Canthon subhyalinus Harold, 1867	Telecoprido	Diurno	0.004	2.283	1.284	3.379	2.230	3.026	1.243	1.352	0.624	1.914
Canthon vazquezae Martinez, Halffter & Halffter, 1964	Telecoprido	Diurno	0.015	2.505	1.751	4.501	2.463	3.738	1.936	2.012	0.686	2.325
Copris laeviceps Harold, 1869	Paracoprido	Nocturno	0.030	4.272	2.441	5.654	3.439	6.559	2.440	1.846	0.936	2.465
Coprophanaeus corythus (Harold,1863)	Paracoprido	Nocturno	0.348	9.332	6.227	15.162	10.048	11.038	8.334	5.608	2.415	6.100
Delthochilum sublaeve Bates, 1887	Telecoprido	Nocturno	0.041	3.893	2.866	5.750	2.841	6.704	2.652	2.508	0.746	4.290
Delthochilum pseudoparile Paulian, 1938	Telecoprido	Nocturno	0.279	7.996	4.906	12.056	7.184	14.237	5.489	5.707	1.723	10.319
Dichotomius satanas (Harold, 1867)	Paracoprido	Nocturno	0.219	3.364	2.197	5.377	3.040	4.698	2.746	1.955	0.832	2.102
Eurysternus angustulus (Harold, 1869)	Endocoprido	Nocturno	0.024	2.494	1.369	3.982	3.045	4.999	2.470	1.742	0.537	2.908
Eurysternus caribaeus (Herbst, 1789)	Endocoprido	Nocturno	0.063	3.947	1.906	7.001	5.646	7.887	4.027	3.012	0.920	4.960
Eurysternus mexicanus (Harold, 1869)	Endocoprido	Diurno	0.044	3.360	1.833	5.636	4.686	6.392	2.906	2.500	0.620	3.992
Onthophagus batesi Howden & Cartwright, 1963	Paracoprido	Nocturno	0.009	2.929	2.223	32.896	3.712	3.739	3.288	2.236	0.937	1.667
Onthophagus rhinolophus Harold, 1869	Paracoprido	Diurno	0.009	2.553	1.371	4.257	2.392	3.263	1.733	1.939	0.921	1.932
Phanaeus endymion Harold, 1863	Paracoprido	Diurno	0.139	3.058	1.373	4.685	3.066	3.277	2.181	1.902	0.721	2.046
Pseudocanthon perplexus (LeConte, 1847)	Telecoprido	Nocturno	0.003	1.580	0.902	2.370	1.460	2.010	1.290	0.895	0.202	1.280
Sulcophanaeus chryseicollis (Harold, 1863)	Paracoprido	Diurno	0.143	6.505	4.666	10.273	7.482	8.028	3.445	5.529	1.326	4.802
Uroxys boneti Pereira & Halffter, 1961	Paracoprido	Nocturno	0.002	1.764	0.972	1.944	1.129	2.312	0.803	0.962	0.486	0.904
Uroxys platypyga Howden & Young, 1981	Paracoprido	Nocturno	0.003	1.601	1.044	2.313	1.294	2.447	0.906	1.044	0.483	1.107

Tabla S3. Rasgos cuantitativos seleccionados y su importancia para evaluar la diversidad funcional en escarabajos coprófagos.

Carácter	Medida (mm)	Importancia funcional	Fuente
Cabeza	Ancho de la cabeza (HW) Largo de la cabeza (HL)	La cabeza presenta un clypeus además de uno u más cuernos, actuando como palas naturales cortando el estiércol; colocando la cabeza al suelo cuando rueda estiércol.	Tong et al. (2005), Halffter & Edmonds (1982)
Pronoto	Largo del pronoto (PW) Ancho del pronoto (PL) Alto del pronoto (PH)	El pronoto se encuentras en contacto con estiércol y suelo húmedos por lo que tiene alta capacidad anti adhesiva. El alto del pronoto se relaciona con PW y PL con la masa muscular que sugiere capacidad de cavar.	Pessoa, Izzo & Vaz-de-Mello (2017), Tong et al. (2005)
Élitros	Largo de élitros (EL)	Los élitros son placas rígidas que ocultan y protegen las alas y el abdomen, también involucrado e movimientos aerodinámicos durante el vuelo para su dispersión.	(2012), Frantsevich (2010)
Protibia	Largo de protibia (pTL) Ancho de protibia (pTW)	La protibia son extremidades delanteras en formas de dientes capaces de formar madrigueras fuertes en estiércol y suelo.	Tong et al. (2005), Halffter & Edmonds (1982)
Metatibia	Largo de metatibia (mTL)	La metatibia son patas traseras que soportan el tamaño de la bola de estiércol y su movilidad. El comportamiento de rodar o cavar usualmente es caracterizado por la metatibia.	Pessoa, Izzo & Vaz-de-Mello (2017), Tong et al. (2005)

Tablas S4. Ubicación geográfica, variables independientes (cobertura de bosque primario y heterogeneidad del paisaje) y dependientes (riqueza de especies, número de individuos, biomasa, diversidad de Shannon, diversidad de Simpson, riqueza funcional, entropía funcional, dispersión funcional y biomasa promedio) de las 16 unidades de paisaje (UP) estudiados en la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas, Veracruz, México.

	UP1	**UP2**	**UP3**	**UP4**	**UP5**	**UP6**	**UP7**	**UP8**	**UP9**	**UP10**	**UP11**	**UP12**	**UP13**	**UP14**	**UP15**	**UP16**
Coordenada geográfica	-95.07° W	-95.05° W	-95.07° W	-95.04° W	-95.08° W	-95.07° W	-95.08° W	-95.09° W	-95.08° W	-95.05° W	-95.06° W	-95.09° W	-95.09° W	-95.12° W	-95.12° W	-95.11° W
	18.58°N	18.60°N	18.61°N	18.57°N	18.60°N	18.59°N	18.62°N	18.63°N	18.64°N	18.59°N	18.58°N	18.62°N	18.60°N	18.63°N	18.64°N	18.59°N
Cobertura de bosque primario (%)	0.9951	0.0461	0	0.5234	0.0028	0.1052	0.2559	0.0416	0.24	0.4342	0.7725	0.276	0.7902	0.641	0.8334	0.1622
Heterogeneidad del paisaje	1.0316	2.3447	1.4017	2.879	3.7572	3.6788	3.8212	3.8653	2.9172	2.5526	1.7535	3.2424	1.7232	2.1373	1.6349	2.9591
Riqueza de especies (^0D)	18	12	17	15	4	12	8	2	12	10	19	16	17	14	18	8
Número de individuos	110	210	184	175	34	257	94	9	125	183	332	195	179	99	115	95
Biomasa (gr)	8.4361	3.3362	4.0212	4.2582	0.3275	6.4564	3.3753	0.1574	4.1866	2.5517	12.4874	4.0071	3.7991	5.2353	3.6692	2.8117
Diversidad de Shannon (^1D)	16.0041	3.1656	7.3533	10.0828	1.4849	2.7012	4.9878	1.9876	7.4067	4.5408	11.34	4.8171	8.924	5.9617	11.5257	3.6375
Diversidad de Simpson (^2D)	15.0124	1.4153	5.2966	8.4529	1.1991	1.6576	3.5543	1.9756	4.9461	2.8922	9.17	2.7295	6.892	3.5966	8.5377	2.3907
Riqueza funcional (*FRic*)	0.0555	0.0269	0.0342	0.0431	0.0046	0.0257	0.0061	NA	0.0139	0.0109	0.0606	0.0418	0.0548	0.0454	0.0571	0.0038
Entropía funcional (*RaoQ*)	0.0538	0.0166	0.0153	0.031	0.0078	0.0141	0.0233	0.0232	0.0211	0.0252	0.0356	0.0203	0.0231	0.0472	0.0315	0.0086
Dispersión funcional (*FDis*)	0.1984	0.1041	0.1133	0.1593	0.0475	0.0843	0.1418	0.1513	0.1352	0.1347	0.1651	0.1089	0.1373	0.18	0.1597	0.0632
Biomasa promedio	0.0755	0.0618	0.0344	0.0577	0.0110	0.0641	0.0227	0.0185	0.0332	0.0315	0.0748	0.0689	0.0792	0.0945	0.0701	0.0312

Tabla S5. Tabla de análisis de devianza de modelos lineales generalizados con las variables independientes (Cobertura forestal y Heterogeneidad del paisaje) en relación con las variables dependientes (riqueza de especies, número de individuos, biomasa, biomasa promedio, diversidad de Shannon, diversidad de Simpson, riqueza funcional, entropía funcional, y dispersión funcional de las 16 unidades de estudio en la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas, Veracruz, México. El número de individuos es la única variable dependiente que no mostro relación con las variables independientes del paisaje (número resaltados en negro).

	Distribución	**Chi**	**Devianza explicada %**	***P*(>Ixl)**
Cobertura forestal x Riqueza (q^0)	Poisson	13.98	37.3	0.0001
Cobertura forestal x número de individuos	Binomial negativa	0.45	**2.59**	**0.498**
Cobertura forestal x diversidad de Shannon (q^1)	Gaussiana	180.12	72.7	<0.0001
Cobertura forestal x diversidad de Simpson (q^2)	Gamma	5.30	64.7	<0.0001
Cobertura forestal x biomasa	Gamma	2.19	19.8	0.01
Cobertura forestal x biomasa promedio	Gamma	8278.5	49.2	<0.0001
Cobertura forestal x riqueza funcional ($FRic$)	Gaussiana	0.91	58.9	<0.0001
Cobertura forestal x entropía funcional ($RaoQ$)	Gaussiana	0.001	69.9	<0.0001
Cobertura forestal x dispersión funcional ($FDis$)	Gaussiana	0.94	56.5	<0.0001
Heterogeneidad x Riqueza (q^0)	Poisson	20.09	53.6	<0.0001
Heterogeneidad x número de individuos	Binomial negativa	1.48	**7.95**	**0.22**
Heterogeneidad x diversidad de Shannon (q^1)	Gaussiana	150.65	60.8	<0.0001
Heterogeneidad x diversidad de Simpson (q^2)	Gamma	4.49	54.9	<0.0001
Heterogeneidad x biomasa	Gamma	1.91	17.3	<0.05
Heterogeneidad x biomasa promedio	Gamma	4.6061	35.6	<0.01
Heterogeneidad x riqueza funcional ($FRic$)	Gaussiana	0.003	52.7	0.0001
Heterogeneidad x entropía funcional ($RaoQ$)	Gaussiana	0.0007	32	0.01
Heterogeneidad x dispersión funcional ($FDis$)	Gaussiana	0.006	27.2	<0.01

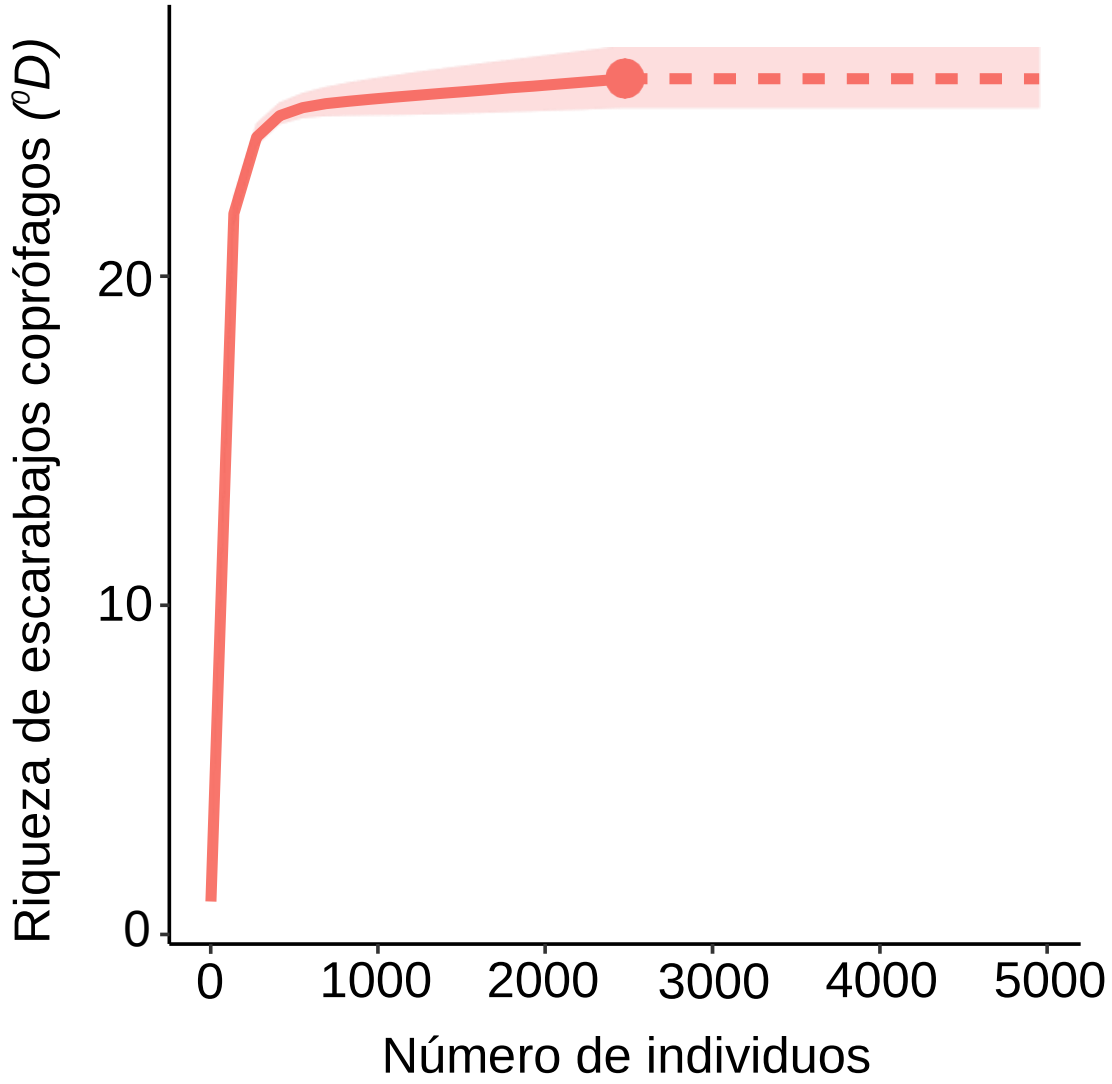

Figura S2. Curva de la cobertura de muestra para rarefacción (línea sólida) y extrapolación (línea punteada) de la riqueza (${}^0D$) de escarabajos coprófagos en la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas. El área sombreada representa el intervalo de confianza al 95% en las 16 unidades de paisaje muestreadas