



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA
INSTITUTO DE CIENCIAS
CENTRO DE AGROECOLOGÍA
MAESTRÍA EN MANEJO SOSTENIBLE DE AGROECOSISTEMAS

**DIVERSIDAD DE ESCARABAJOS COPRONECRÓFAGOS
ASOCIADOS A CULTIVOS DE AGAVE PULQUERO EN LA
REGIÓN DE ZACATLÁN, PUEBLA**

TESIS

PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRA EN CIENCIAS EN MANEJO SOSTENIBLE DE
AGROECOSISTEMAS

PRESENTA
IVONNE OSORIO VÁZQUEZ

COMITÉ TUTORAL

DIRECTOR DE TESIS
DR. ARCÁNGEL MOLINA MARTÍNEZ

CO-DIRECTOR DE TESIS
DR. JESÚS FRANCISCO LÓPEZ OLGUÍN

ASESORES
DRA. LUCRECIA ARELLANO GÁMEZ
DR. HECTOR BERNAL MENDOZA

Puebla, Pue.

Enero del 2020

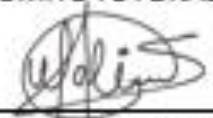


La presente tesis, titulada: **"Diversidad de escarabajos copronecrófagos asociados a cultivos de agave pulquero en la región de Zacatlán, Puebla."**, realizada por la alumna **Biól. Ivonne Osorio Vázquez**, bajo la dirección del Comité Tutorial indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:


**MAESTRA EN CIENCIAS EN
MANEJO SOSTENIBLE DE AGROECOSISTEMAS**

COMITÉ TUTORAL:


DIRECTOR: _____


Dr. Arcángel Molinà Martínez

CO-DIRECTOR: _____


Dr. Jesús Francisco López Olguín


ASESOR: _____


Dr. Héctor Bernal Mendoza

ASESOR EXTERNO: _____


Dra. Lucrecia Arellano Gámez

REVISOR: _____


Dra. Betzabeth Cecilia Pérez Torres

REVISOR EXTERNO: _____

Dr. Osvaldo Eric Ramírez Bravo

Puebla, Pue., Enero de 2020.

ÍNDICE

RESUMEN	1
I. INTRODUCCIÓN	2
1.1 Importancia de la biodiversidad en los agroecosistemas	2
1.2 Importancia de la escala espacial en los análisis de diversidad.....	2
1.3 Heterogeneidad del paisaje y su influencia en la biodiversidad.....	3
1.4 Efecto del manejo agrícola y su influencia sobre la biodiversidad	6
1.5 Macrofauna edáfica como indicadora ambiental.....	7
1.6 Características de los coleópteros como buenos bioindicadores de la calidad ambiental.....	8
II. JUSTIFICACIÓN	12
III. OBJETIVOS	13
Objetivo general.....	13
Objetivos particulares	13
IV. HIPÓTESIS	14
V. METODOLOGÍA	15
5.1 Área de estudio.....	15
5.2 Descripción del manejo agrícola en los cultivos de agave pulquero	20
5.3 Análisis del paisaje	22
5.4 Muestreo.....	23
5.5 Análisis estadístico	25
VI. RESULTADOS	27
6.1 Riqueza y abundancia de especies.....	27
6.2 Efecto del tipo de manejo agrícola sobre la diversidad	31
6.3 Efecto del paisaje sobre la diversidad.....	31
VII. DISCUSIÓN	33
VIII. CONCLUSIONES	37
IX. LITERATURA CITADA	38

ÍNDICE DE CUADROS Y FIGURAS

CUADRO 1. SUPERFICIE DEL USO DE SUELO Y TIPOS DE VEGETACIÓN DEL MUNICIPIO DE ZACATLÁN, PUEBLA	16
CUADRO 2. CARACTERIZACIÓN DE SISTEMAS DE PRODUCCIÓN DE AGAVE PULQUERO, EN EL MUNICIPIO DE ZACATLÁN, PUEBLA. ..	21
CUADRO 3. CARACTERÍSTICAS DEL PAISAJE DENTRO DE LA ZONA BUFFER DE LOS SITIOS DE MUESTREO. LOS VALORES CORRESPONDEN A HA.	22
CUADRO 4. ABUNDANCIAS PARCIALES Y TOTALES OBTENIDAS EN LOS SITIOS DE MUESTREO.	29
FIGURA 1. UBICACIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO (TOMADO DE INEGI, 2009)	15
FIGURA 2. UBICACIÓN DEL USO DE SUELO Y TIPOS DE VEGETACIÓN DEL MUNICIPIO DE ZACATLÁN, PUEBLA. LOS SITIOS INDICADOS EN EL MAPA HACEN REFERENCIA A LOS SITIOS DE MUESTREO.	18
FIGURA 3. COLOCACIÓN Y RECOLECCIÓN DE TRAMPAS DE CAÍDA: A) MUESTRA DE TRAMPAS USADAS EN CAMPO (MODIFICADO DE MORÓN Y TERRÓN, 1984); B) COLOCACIÓN; C) TRAMPA ACTIVADA; D) CAPTURA DE ESCARABAJOS; E) COLECTA DE EJEMPLARES.	24
FIGURA 4. TRABAJO DE GABINETE: A) TRANSPORTE DE MUESTRAS; B) SEPARACIÓN DE INDIVIDUOS; C) ALMACENAMIENTO; D) LIMPIEZA; E) SECADO F) DETERMINACIÓN DE EJEMPLARES.	25
FIGURA 5. CURVA DE RANGO-ABUNDANCIA DE LOS ESCARABAJOS COPRONECRÓFAGOS ASOCIADOS A LOS CULTIVOS DE AGAVE PULQUERO, EN LA REGIÓN DE ZACATLÁN, PUEBLA.....	27
FIGURA 6. CURVA DE COBERTURA DE LA MUESTRA EN EL ÁREA DE ESTUDIO	28
FIGURA 7. CURVA DE RAREFACCIÓN DE ESPECIES DE ESCARABAJOS COPRONECRÓFAGOS DENTRO DEL ÁREA DE ESTUDIO. .	28
FIGURA 8. CURVA DE RANGO-ABUNDANCIA DE LOS ESCARABAJOS COPRONECRÓFAGOS COLECTADOS DURANTE LA PRIMERA VISITA.....	30
FIGURA 9. CURVA DE RANGO-ABUNDANCIA DE LOS ESCARABAJOS COPRONECRÓFAGOS COLECTADOS DURANTE LA SEGUNDA VISITA.....	30
FIGURA 10. DIVERSIDAD DE SHANNON 1D OBTENIDA PARA LOS DISTINTOS TIPOS DE MANEJO.....	31
FIGURA 11. DIAGRAMA DE ORDENAMIENTO DEL ANÁLISIS DE CORRESPONDENCIA CANÓNICA DE LOS COMPONENTES DE LAS UNIDADES DE PAISAJE ESTUDIADAS CON LAS ESPECIES REGISTRADAS.	32

RESUMEN

En la región de Zacatlán Puebla los cultivos de agave pulquero están asociados a distintos sistemas de manejo e inmersos en unidades de paisaje que difieren en sus componentes. Estos dos factores presentan características que influyen la riqueza y abundancia de las especies de insectos que están asociadas a estos sistemas. Un grupo sensible a estos factores son los escarabajos copronecrófagos los cuales han sido reportados como un grupo indicador a los cambios en la calidad de los sistemas naturales. En el presente trabajo se evaluó el efecto del manejo agrícola y los componentes de los paisajes circundantes a las plantaciones de agave pulquero sobre la diversidad de escarabajos copronecrófagos. Se muestrearon ocho sitios con cuatro diferentes sistemas de manejo durante el año 2018. Se registraron un total de ocho especies y 253 individuos durante todo el periodo de muestreo. La mayor diversidad de especies se presentó en los sitios de cultivo con manejo agroecológico y los paisajes que contuvieron una mayor cantidad de componentes tuvieron una riqueza de especies mayor que los sitios menos heterogéneos. El tipo de manejo y la composición de los paisajes demostraron ser factores importantes en la determinación de la diversidad de especies de escarabajos copronecrófagos del área de estudio. Mantener los distintos sistemas de producción de agave pulquero en la región puede ayudar a mantener la diversidad de especies a nivel regional lo cual promovería el funcionamiento de los sistemas naturales que están sometidos a un manejo dinámico como el que se presenta en el área de estudio.

I. INTRODUCCIÓN

1.1 Importancia de la biodiversidad en los agroecosistemas

Los agroecosistemas son complejas organizaciones de recursos bióticos y abióticos modificados por el hombre, con el principal propósito de obtener alimentos, bienes y servicios ambientales (Thrupp, 2000; Khumalo *et al.*, 2012). Partiendo de esta percepción, la agrobiodiversidad es aquella que refleja la variedad biológica de genes, especies y ecosistemas, en conjunto con las dinámicas y estrechas relaciones que existen entre las sociedades humanas, hábitos culturales, prácticas de manejo y tipos de hábitats que les rodea (Gliessman, 2002; Brown *et al.*, 2011; Secretaría de Convenio sobre la Diversidad Biológica, 2008).

Al igual que en los sistemas naturales, la integridad, estabilidad, resiliencia, resistencia y complejidad trófica de los sistemas agrícolas, es basada en la diversidad biológica que albergan (Sans, 2007; de Groot *et al.*, 2002). Sin embargo, mantener la capacidad de autorregulación de los sistemas agrícolas no es el único beneficio que la biodiversidad representa. Ambientalmente provee una amplia variedad de bienes y servicios ecosistémicos, tales como polinización, dispersión de semillas, mejora en la estructura y composición florística, fertilidad, retención del suelo, captura de carbono, captación de agua, control de insectos y enfermedades, por mencionar algunos (Altieri, 1999; Thrupp, 2000; de Groot *et al.*, 2002; Brown *et al.*, 2011; Jarvis *et al.*, 2011). De igual manera, funge como un elemento de gran valor económico, cultural y social, debido a que contribuye con el mantenimiento e incremento de la productividad, generación de ingresos, aumento de valores nutricionales, salud y seguridad alimentaria (de Groot *et al.*, 2002; Kremen *et al.*, 2007; Jackson *et al.*, 2013; Jarvis *et al.*, 2011).

1.2 Importancia de la escala espacial en los análisis de diversidad

Estas evidencias resaltan el valor de la biodiversidad para el desarrollo humano, por lo tanto, conocer los factores que la promueven ha constituido el objeto de estudio de numerosos temas de investigación. Uno de ellos es el interés prevalente por determinar patrones y mecanismos que expliquen la relación entre los organismos y el ambiente, el cual reside en la capacidad analítica y de inferencia ecológica de cómo se ajustan los fenómenos naturales a la dimensión real (García, 2008). Este aspecto es relevante dado que la energía, los recursos y las especies no están presentes de manera homogénea en el espacio (Levin, 2000; Gurrutxaga y Lozano, 2008; Farina, 2011), sino que su distribución responde a un umbral crítico, en torno al cual un sistema cambia su comportamiento y conformación (Farina, 2011).

Los procesos ecológicos dependen de mecanismos que interactúan entre diferentes escalas de espacio y tiempo, de modo que la complejidad de un sistema restringe los procesos que modifican la

organización de las partes y su relación entre ellas (Peterson *et al.*, 1998; Farina, 2011); por ello, estudios han sugerido el análisis de la escala espacial como un determinante crítico en la predicción, entendimiento y emprendimiento de acciones, para el conocimiento, uso y conservación de la biodiversidad (Levin, 2000; Farina, 2011; Tschardt *et al.*, 2005; Hendrickx *et al.*, 2007). Ejemplo de ello son los estudios que exponen cómo los ensambles de diversidad de las pequeñas escalas, son condicionados por el contexto macroecológico en el que se hallan (García, 2008); esto ha generado un especial interés por comprender el papel del paisaje, la estructura de la vegetación y la heterogeneidad de hábitats, como factores importantes en la ecología de las tierras de cultivo (Farina, 2011; Benton *et al.*, 2003; Burgio *et al.*, 2015; Weibull *et al.*, 2003; Waldhardt, 2003; Arellano *et al.*, 2008; Ekroos *et al.*, 2013; Lee y Martin, 2017; Alignier y Aviron, 2017). De forma análoga, se ha señalado que la biodiversidad contenida en las macroescalas, es el resultado acumulativo de procesos y acciones que acontecen en las escalas locales (García, 2008). Con base en lo anterior diversos estudios han enfocado su interés en analizar las condiciones puntuales de los sistemas, para entender cómo la biodiversidad es determinada por la calidad y tipo de hábitat en que se encuentra. Estudios relacionados con los efectos de la extensión, intensidad y frecuencia de los procesos de perturbación, son algunos elementos que han mostrado inferir en la estructura y composición de numerosos grupos biológicos locales (Weibull *et al.*, 2003; Hutton y Giller, 2003; Barragán *et al.*, 2011; Lee y Martin, 2017; Puig-Montserrat *et al.*, 2017; Hole *et al.*, 2005).

Sin embargo ante esta información, se ha reconocido que las variables ambientales y los efectos del disturbio asociados con la diversidad a nivel local, no corresponden del todo con aquellas variables relacionadas con la diversidad beta (Halffter y Moreno, 2005). Es decir, mientras la diversidad alfa está mayormente asociada a factores locales, como el tipo de manejo y las interacciones ecológicas entre poblaciones, la diversidad beta responde a elementos de mayor escala de espacio y tiempo, como la configuración espacial del paisaje (Benton *et al.*, 2003; Thies *et al.*, 2003).

1.3 Heterogeneidad del paisaje y su influencia en la biodiversidad

Reconocer que existe una relación entre la escala espacial y la estructura de las comunidades biológicas, permite incorporar conceptos complementarios que parten de teorías clave de la ecología del paisaje, y que de manera holística y transdisciplinaria interpretan la realidad biológica y ecológica de los agroecosistemas de manera distinta (Farina, 2011). Es a partir de una perspectiva multiescalar, que diversos trabajos llevados a cabo fundamentalmente en las tres últimas décadas, han destacado la influencia que poseen diferentes variables del contexto paisajístico en el mantenimiento de la biodiversidad (Levin, 2000; Hole *et al.*, 2005; Tschardt *et al.*, 2012; Puig-Montserrat *et al.*, 2017). Atributos espaciales como las condiciones circundantes del paisaje, el aislamiento, la proporción de

bordes y la dimensión de los parches de vegetación nativa, entre otros, han revelado ser propiedades determinantes en la composición biológica de los sistemas (Tscharntke *et al.*, 2005; Pineda y Halffter, 2005; Hendrickx *et al.*, 2007; Valdés, 2011; Barragán *et al.*, 2011; García, 2008; Farina, 2011). Ante esta evidencia, se han podido distinguir dos parámetros generales como los contribuyentes más significativos para explicar la riqueza de especies: la heterogeneidad ambiental (Weibull *et al.*, 2003; Hendrickx *et al.*, 2007; Duflot *et al.*, 2017; Gallé *et al.*, 2018) y la proporción de hábitats seminaturales dentro de una matriz (Bergman *et al.*, 2004; Clough *et al.*, 2005; Hendrickx *et al.*, 2007).

La heterogeneidad ambiental es un rasgo común que se da tanto en la parte física como en la biológica, expresada a través de la interacción de sus componentes espaciales, temporales y funcionales (Weibull *et al.*, 2003). Por tanto es considerada un factor clave, independiente y de carácter eminente en la comprensión de procesos y patrones que definen la complejidad ecológica de un área (Farina, 2011). En zonas agrícolas este carácter adquiere notable relevancia, dado que la mayoría de las especies viven en paisajes fragmentados, conformados por parches de vegetación que simulan islas, zonas de transición y corredores, adyacentes a un diverso y dinámico mosaico ambiental (Tscharntke *et al.*, 2005; Hendrickx *et al.*, 2007; Lee y Martin, 2017); por lo tanto, vincular la agrobiodiversidad con la heterogeneidad del paisaje, asume la intervención de diferentes mecanismos ecológicos que interactúan bajo diferentes escalas de espacio y tiempo: 1) la presencia de nichos vacíos generados por procesos disturbio; 2) la coexistencia de especies competidoras por la diferenciación de sus nichos; 3) la conformación de hábitats similares a través de la recolonización de parches circundantes; 4) Patrones de desplazamiento promovidos por mecanismos de competencia y 5) la multifuncionalidad de las especies (Roxburgh *et al.*, 2004; Pineda y Halffter, 2005; Hendrickx *et al.*, 2007; Valdés, 2011; Flohre *et al.*, 2011; Barragán *et al.*, 2011; Gaxiola y Armesto, 2016).

Existe evidencia de cómo en áreas convencionales, la heterogeneidad ambiental del paisaje puede ejercer un efecto más fuerte sobre la diversidad de especies, en comparación con los efectos del uso de suelo y el manejo local de las tierras de cultivo (Schmidt *et al.*, 2005; Hendrickx *et al.*, 2007; De Concepción *et al.*, 2012; Lee y Martin, 2017). Este punto puede ilustrarse a través de investigaciones como la de Schmidt *et al.*, (2005), en la cual demostraron que la diversidad de arañas que habitan en el suelo, era independiente del manejo agrícola orgánico o convencional. En cambio, indicaron que la riqueza de especies estaba relacionada con la complejidad del paisaje, principalmente con la proporción de hábitats no agrícolas que existían en la matriz. Esto indica que para algunos grupos taxonómicos, la alta proporción de parches conlleva un aumento de especies (Weibull *et al.*, 2003; Steffan-Dewenter y Tscharntke, 2000; Klingbeil y Willing, 2009) debido a la disponibilidad de hábitats para la alimentación, reproducción, pernoctación, refugio e hibernación, que los organismos demandan

(Farina, 2011). Asimismo se ha señalado que el tamaño y la configuración espacial de los parches, conforman parámetros de alto valor predictivo para la dinámica espacial de los organismos, así como implicaciones directas e indirectas en el mantenimiento de algunas poblaciones de especies (Steffan-Dewenter y Tscharrntke, 2000; Fahrig, 2003; Weibull *et al.*, 2003; Krauss *et al.*, 2003; Tscharrntke *et al.*, 2005).

Los artrópodos han recibido especial atención en este campo de estudio, debido a que son de los grupos más afectados por el aislamiento y/o reducción de los remanentes de hábitat seminatural (Robinson *et al.*, 1995; Kishbaugh *et al.*, 2000; Steffan-Dewenter y Tscharrntke, 2000; Weibull *et al.*, 2003; Pineda y Halffter, 2005; Hendrickx *et al.*, 2007; Váldez, 2011; Baños, 2011; Barragán *et al.*, 2011; Dufлот *et al.*, 2017; Lee y Martin, 2017). Se ha señalado que entre mayor sea el aislamiento de los parches, los rangos de extinción local incrementan al no poder ser compensados por la recolonización, si la movilidad de las especies involucradas es baja o específica (Thomas *et al.*, 2002; Weibull *et al.*, 2003; Hendrickx *et al.*, 2007; Baños, 2011). Este efecto ha sido observado sobre todo en áreas tropicales, donde los espacios abiertos generados a consecuencia de la fragmentación, figuran como barreras que impiden el desplazamiento de un considerable número de especies, principalmente de invertebrados (Barragán *et al.*, 2011). No obstante, este efecto suele ser menos acentuado en el resto de los biomas y, en particular de los templados, donde las especies son capaces de atravesar áreas hostiles y por tanto, mantener cierta conectividad entre hábitats locales (Farina, 2011).

Se ha demostrado que la respuesta de la biodiversidad ante la heterogeneidad del ambiente puede ser diferenciada, entre gremios, especies del mismo Orden y grupos taxonómicos (Booij y Noorlander 1992; Weibull *et al.*, 2003; Krauss *et al.*, 2003; Pineda y Halffter, 2005; Hole *et al.*, 2005; de Concepción *et al.*, 2012; Hendrickx *et al.*, 2007; Klingbeil y Willing, 2009; Dufлот *et al.*, 2017), dado que las especies pueden considerar a los mosaicos como una barrera, un hábitat tolerable o bien no percibirlos como una discontinuidad ambiental. Tscharrntke *et al.*, (2002) proporcionan una visión general de cómo la conectividad del hábitat o el tamaño de los fragmentos naturales, puede ser de menor importancia para taxones con amplios rangos dispersión; recalando que son los atributos biológicos de cada especie, los que establecen los umbrales de tolerancia y respuesta ante las condiciones de fragmentación en el paisaje. Es por ello que a pesar de tener una preferencia por un tipo de hábitat particular, la escala espacial que experimentan los organismos reside principalmente en su dinámica ecológica y en su movilidad (Thies *et al.*, 2003; Klingbeil y Willing, 2009; Gaxiola y Armesto, 2016); de modo que las especies son capaces de utilizar diferentes recursos del paisaje, como corredores biológicos y parches, para garantizar su supervivencia (Waldhardt, 2003). Lo cual indica que a mayor heterogeneidad de la matriz, se incrementa la proporción de nichos y elementos naturales

complementarios que permitan a la diversidad alfa estar fuera de su hábitat óptimo (Dunning *et al.*, 1992; Benton *et al.*, 2003; Halffter y Moreno, 2005).

1.4 Efecto del manejo agrícola y su influencia sobre la biodiversidad

La transformación de los ecosistemas naturales en sistemas productivos, ha generado fragmentos aislados de vegetación, delimitados por superficies asociadas a una amplia heterogeneidad de condiciones biofísicas y químicas. Estas matrices de paisaje no suelen ser elementos completamente hostiles, por el contrario, representan un flujo continuo de recursos entre sistemas, que propician la preservación de condiciones bióticas y abióticas convenientes para la persistencia, dispersión y colonización de algunas especies (Zunino y Zullini, 2003). Este aspecto es importante, ya que a diferencia de los ecosistemas naturales donde las fuerzas de selección natural favorecen a individuos de mayor capacidad competitiva, los agroecosistemas pueden exhibir una mayor disponibilidad de elementos en condiciones de ser utilizados por otras especies, que difícilmente podrían competir en un ecosistema maduro (Pineda y Halffter, 2005; Roxburgh *et al.*, 2004). Sin embargo, la diversidad *in situ* de los agroecosistemas no sólo responde a las capacidades biológicas y ecológicas de las especies, también obedece a una amplia variedad de prácticas agrícolas definidas por conocimientos tecnológicos y saberes campesinos. El creciente interés por explicar esta relación, ha generado que diversas investigaciones opten por evaluar los efectos de la extensión, intensidad, severidad, frecuencia y predictibilidad de las prácticas agrícolas, a través del uso de diversos grupos taxonómicos, utilizados como parámetros de calidad ambiental (Hole *et al.*, 2005).

La respuesta de la biodiversidad ante el manejo de los cultivos ha sido variada. Una gran cantidad de estudios científicos, en su mayoría en ambientes Paleárticos y Neárticos, han demostrado el impacto positivo de la agricultura orgánica en parámetros de riqueza, abundancia y diversificación de taxones (FAO, 2003; Feber *et al.*, 1997; Hole *et al.*, 2005; Bengtsson *et al.*, 2005; Weibull *et al.*, 2003). El trabajo realizado por Bengtsson *et al.*, (2005) ilustra claramente este punto. De 66 investigaciones comparativas, la agricultura orgánica obtuvo una media de 30% más riqueza de especies y 50% más abundancia, respecto de los cultivos con manejo convencional. En trabajos realizados con artrópodos, las proporciones de dicho efecto aumentan, reportándose hasta el doble de polinizadores, depredadores y parasitoides (Gabriel y Tschardtke, 2007; Schmidt *et al.*, 2005; Rundlöf y Smith 2006; Popov *et al.*, 2018). Asimismo se ha demostrado que el manejo orgánico, disminuye la abundancia de plagas e influye positivamente en las interacciones depredador-presa que se desarrollan dentro y alrededor de las parcelas (Gabriel y Tschardtke, 2007; Jacobsen *et al.*, 2019).

Si bien se ha demostrado que las prácticas agrícolas intensivas disminuyen de manera drástica la diversidad de plantas y animales (Hendrickx *et al.*, 2007), no siempre se ha encontrado el mismo efecto. Algunos trabajos comparativos han reportado poca o ninguna diferencia significativa en la riqueza de arañas, escarabajos, mariposas y lombrices de tierra (Jacobsen *et al.*, 2019; Hole *et al.*, 2005; Tschardtke *et al.*, 2005). Pocos son los grupos que han manifestado beneficiarse de la agricultura convencional; la investigación de Moreby *et al.*, (1994) es ejemplo de cómo algunas comunidades de artrópodos y sus depredadores naturales tienden a ser más abundantes en campos convencionales que en orgánicos, dado al rápido crecimiento y abundancia de un mismo recurso alimenticio. Resultados similares han sido reportados para lombrices de tierra y carábidos.

Con base en los resultados obtenidos por trabajos anteriores se puede manifestar que: 1) los efectos de las prácticas agrícolas no afectan a todos los grupos taxonómicos por igual. 2) El manejo agrícola no siempre es un factor determinante en la estructura y composición de las especies. 3) La respuesta de la diversidad ante el manejo agrícola está fuertemente relacionada con las propiedades biológicas de los organismos, así como de los mecanismos ecológicos que se propician a su alrededor. 4) La diversidad de especies con alta capacidad de dispersión no puede ser explicada únicamente con referencia en la intervención de la escala local (Hole *et al.*, 2005; Weibull *et al.*, 2003; Puig *et al.*, 2017; Burgio *et al.*, 2015; Tschardtke *et al.*, 2005; Klingbeil y Willing, 2009; Ekroos *et al.*, 2013).

1.5 Macrofauna edáfica como indicadora ambiental

Las especies bioindicadoras juegan un papel clave en la caracterización de los procesos de perturbación (Guzmán-Mendoza *et al.*, 2016). Por su distribución, abundancia, dispersión y éxito reproductivo, pueden ser usadas para estimar el estatus de otras especies, o condiciones ambientales de interés, que resultan difíciles, inconvenientes o costosas de medir directamente, o en donde otros elementos suelen ser menos sensibles. Si bien la gama de taxones utilizada en estos análisis es amplia, la mayoría de los trabajos han optado por usar a los artrópodos como objeto de estudio, principalmente por la abundancia, diversidad, amplio espectro de hábitats y rangos funcionales que ocupan dentro de los sistemas naturales y seminaturales.

El suelo es uno de los ecosistemas con mayor complejidad y diversidad de hábitats (FAO, 2015). En él se llevan a cabo dos procesos vitales: la descomposición y el flujo de nutrientes, controlados principalmente por la actividad biológica de la fauna edáfica (Fragoso *et al.*, 2001; Brown *et al.*, 2011); por lo tanto, estudiar su macro y micro fauna conforma un requisito indispensable en la evaluación de los agroecosistemas (Brown *et al.*, 2011). Desde el punto de vista técnico, la macrofauna representa una herramienta eficaz dada la facilidad de captura de los organismos, la cantidad de

individuos obtenidos por colecta, y el bajo costo-tiempo que representa desde la fase de muestreo hasta la determinación taxonómica. Desde la perspectiva ecológica, su variabilidad espacial y temporal radica en la disponibilidad de recursos y ambientes que promueven en su conjunto una estructura de nicho multidimensional (Gliessman, 2002; Brown *et al.*, 2011). Por lo tanto cualquier alteración en su arreglo, condición y composición, determinará el flujo y las conversiones de energía, así como el grado de interacciones tróficas entre los distintos organismos que cohabitan en él (Hole *et al.*, 2005; Brown *et al.*, 2011; Val y Boege, 2016).

1.6 Características de los coleópteros como buenos bioindicadores de la calidad ambiental

Las coleópteros son de los grupos más usados para evaluar y comparar sistemas productivos. La estrategia de seleccionar a estos organismos como indicadores biológicos reside en la sensibilidad a la transformación de su hábitat, la rapidez de respuesta ante el cambio, así como el amplio conocimiento de su taxonomía e historia natural (Pineda *et al.*, 2005). Destacan por la funcionalidad ecológica que desempeñan, al regular directa o indirectamente la disponibilidad de recursos para otras especies, alterar la estructura física del suelo, además de participar en la dispersión secundaria de semillas, fertilización, aireación y otros procesos que reflejan la complejidad trófica de un ecosistema (Halffter y Arellano, 2001; Navarrete, 2009; Kevan y Wojcik, 2011; Brown *et al.*, 2011; Morón, 2014). Asimismo, estos insectos brindan servicios ambientales trascendentales para la sustentabilidad de los agroecosistemas (Halffter y Arellano, 2001; López-Collado *et al.*, 2017). El uso de estiércol de grandes herbívoros para la reproducción y alimentación de adultos y crías, ayuda a mantener limpios los pastizales ganaderos. De igual manera influyen en el manejo sanitario de zonas rurales, al disminuir la infestación por parásitos gastrointestinales, pulmonares y ectoparásitos que afectan tanto hombre como al ganado (Cruz y Romero, 2016; Suárez e Ibáñez-Bernal, 2016). Simultáneamente intervienen en la aeración y el reciclamiento de nutrientes, incrementando la fertilidad del suelo, favoreciendo el crecimiento de pasto y otras plantas de importancia comercial (Nichols *et al.*, 2007); además de disminuir la liberación de metano y otros gases del estiércol que inducen el efecto invernadero (Lassey, 2008).

Cada vez son más los trabajos de investigación que adoptan a la heterogeneidad ambiental, como un factor determinante en el ensamble de las comunidades biológicas de escarabajos (Waldhardt, 2003; Weibull *et al.*, 2003; Weibull y Ostman, 2003; Lassau *et al.*, 2005; Aviron *et al.*, 2005; Hendrickx *et al.*, 2007). Estos resultados han exhibido una correlación positiva entre los patrones de diversidad y la complejidad del hábitat (Aviron *et al.*, 2005; Lassau *et al.*, 2005); sin embargo, la mayoría de estos estudios ha centrado su atención en una sola familia, Carabidae (Lassau *et al.*, 2005). Los ensamblajes de estos organismos, han mostrado ser altamente sensibles a la composición y

disposición espacial del contexto paisajístico (Aviron *et al.*, 2005; Weibull y Ostman, 2003; Weibull y *et al.*, 2003). Su marcada preferencia por elementos permanentes del paisaje, muestra la influencia que ejerce la cantidad de parches y linderos en la conservación de sus comunidades (Aviron *et al.*, 2005; Hendrickx *et al.*, 2007). Sin embargo, la dimensión de estos fragmentos no siempre es proporcional con la riqueza y densidad de las especies (Usher *et al.*, 1993; Niemelä, 2001). En este sentido, la complejidad de la estructura vertical y el tipo de cobertura vegetal destacan el impacto que desempeñan los ecotonos en la selección del microhábitat y en la plasticidad de la distribución de los organismos, generando respuestas diferenciadas ante la cobertura del dosel de árboles, arbustos y hierbas (Dennis *et al.*, 2002).

Si bien son menos las investigaciones que han estudiado otras familias de escarabajos, los resultados obtenidos hasta el momento son similares a los conseguidos con los carábidos. A través de parámetros como la riqueza y abundancia, se ha observado que las preferencias de microhábitat de algunos grupos funcionales, están influenciadas no sólo por sus hábitos alimenticios, sino también por la complejidad del hábitat (Lassau *et al.*, 2005). Especies de la familia Leiodidae han manifestado estar estrechamente relacionadas con espacios de mayor radiación solar, generalmente dominados por hierbas y suelos ricos en materia orgánica (Lassau *et al.*, 2005). Por otro lado, la persistencia de familias como Corticariidae y Anobiidae, están vinculadas con la dominancia de cobertura vegetal arbustiva y hojarasca (Lassau *et al.*, 2005); mientras que varias especies de la familia Scarabaeidae, han mostrado estar ligadas a la cobertura arbórea, lo cual ha sido útil para la generación de información sobre comunidades con diferentes gradientes de pérdida y fragmentación del hábitat (Halffter y Arellano, 2001; Lassau *et al.*, 2005; Rös *et al.*, 2012; Araujo *et al.*, 2005; Alignier y Aviron 2017). En contraste, Curculionidae y Staphylinidae han demostrado poseer afinidades ecológicas más generalistas, lo que sugiere que su riqueza y abundancia puede estar asociada a diferentes grados de disturbio (Lassau *et al.*, 2005). Estudios como el de Alignier y Aviron (2017), han demostrado que la riqueza y composición local de escarabajos es significativamente determinada por la proporción de superficies forestales y de cultivos, ubicados en un radio de 50 metros; asimismo, Alvarado *et al.*, (2017) encontraron que la riqueza de especies, la biomasa y el ensamblaje de las comunidades de escarabajos peloteros, están más relacionadas con la estructura del paisaje que con la intensificación del ganado. En la mayoría de los casos, la cubierta forestal ha demostrado ser el valor más predictivo para los conjuntos de escarabajos peloteros, además de estar relacionada positivamente con la diversidad de especies y la biomasa en múltiples escalas espaciales (Jankielsohn *et al.*, 2001).

Las evidencias anteriores sugieren dos aspectos importantes: 1) la heterogeneidad en la estructura y composición de hábitats dentro de un mismo ecosistema, admite más nichos potenciales tanto para un conjunto de organismos funcionalmente diverso, como para especies con características ecológicas sobrelapadas. 2) Las comunidades de escarabajos responden al disturbio de manera diferenciada con referencia en la plasticidad ecológica de cada grupo. Esta interpretación expone principalmente que paisajes agrícolas con un manejo basado en principios agroecológicos, pueden mantener elementos importantes de la biodiversidad y convertirse incluso en una alternativa para la conservación de las especies (Alignier y Aviron; 2017).

Diversos estudios han reconocido que las perturbaciones no son externas a la organización ecológica de los sistemas productivos, sino que forman parte integral del ensamblaje de su biodiversidad (Peterson *et al.*, 1998). Es por ello que la implementación excesiva y constante de agroquímicos en los sistemas de cultivo, ha estimulado la necesidad de comprender los impactos que genera la agricultura sobre la biodiversidad. En este sentido, numerosas investigaciones han optado por utilizar la riqueza y abundancia de los escarabajos como parámetros de la calidad ambiental, a través de diferentes perspectivas. Algunos estudios han hecho referencia en las características próximas del hábitat agrícola, como elementos importante en la distribución y ecología de los escarabajos coprófagos (Weibull *et al.*, 2003). Entre esta serie de investigaciones se ha demostrado que un cambio en la cubierta vegetal del suelo puede generar mayores efectos en las especies competidoras más grandes, mientras que a las especies de menor tamaño dicho cambio no parece afectarles. Esta evidencia denota no sólo un impacto en la dominancia, sino también una disminución en la eficacia de un servicio ambiental, respecto a la cantidad de estiércol que se incorpora al suelo (Jankielsohn *et al.*, 2001). Asimismo, la reducción y/o erradicación de setos circundantes a los sistemas de cultivo, han mostrado ejercer un efecto en la estructura y composición de las comunidades de carábidos, al influir en la abundancia y limitar la presencia de organismos afines a lugares con menor incidencia de luz. En cambio, en márgenes seminaturales asociados al pastoreo, se ha demostrado que promueven la presencia tanto de especies asociadas a cultivos, como de especies forestales, utilizando los setos como corredores de conexión entre parches de vegetación.

Por otro lado, se ha señalado al manejo agrícola como un factor determinante en la estructura y composición de los escarabajos; sin embargo, los resultados que se han obtenido hasta el momento contrastan entre sí. Muchas investigaciones concuerdan en que existe una relación entre la riqueza de especies y el tipo de manejo, evidenciando que la administración agroecológica promueve y mantiene la diversidad, en contraste con la agricultura convencional. En cambio, existen trabajos que manifiestan que el manejo agrícola no ejerce un efecto significativo en la diversidad y abundancia de las especies,

en comparación con otros factores que intervienen en una escala mayor (Hutton y Giller, 2003; Hole *et al.*, 2005).

Otro aspecto constantemente evaluado es la frecuencia o intensidad con que se realizan las acciones de manejo. Algunos estudios muestran que la densidad y riqueza específica de especies disminuyen a medida que aumenta la intensidad del manejo agrícola (Gobbi y Fontaneto, 2008). De igual manera, es conocido que en la agricultura intensiva, el uso de agroquímicos y la escarda mecanizada, entre otras actividades, promueven la pérdida de especies hasta en un 38%, en comparación con sistemas de manejo menos intensivo (Booij y Noorlander, 1992; Hutton y Giller; 2003). Igualmente se ha demostrado que la mecanización y el sobrepastoreo modifican algunas propiedades físicas del suelo que pueden ser importantes para las poblaciones de escarabajos; sitios con mayor compactación han demostrado ser más susceptibles a la inundación, por lo que poseen mayores implicaciones en el establecimiento de nidos y el desplazamiento de los individuos.

II. JUSTIFICACIÓN

A pesar de la importancia que tiene la biodiversidad para la agricultura, la acrecentada simplificación de los agroecosistemas amenaza la provisión de bienes y servicios ambientales a través de la pérdida de especies (Tscharrntke *et al.*, 2005). Muchas son las investigaciones que se han realizado con la finalidad de entender esta relación, sin embargo, la mayoría restringe su análisis a la escala local; por lo tanto, entender el funcionamiento de los sistemas agrícolas, exige el uso de una perspectiva tanto local como del paisaje, para determinar patrones y procesos ecológicos que generen un claro entendimiento en la planeación e implementación de mejores programas para el manejo sustentable de una región.

En este sentido, la presente tesis busca determinar si existe una relación entre la configuración de la escala espacial, el uso de suelo y la estructura de las comunidades biológicas, a través del uso de escarabajos copronecrófagos como bioindicadores del medio.

III. OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar el efecto del manejo agrícola y los componentes del paisaje, sobre la diversidad de escarabajos copronecrófagos asociados a sistemas de cultivo de agave pulquero, en la región de Zacatlán, Puebla.

Objetivos particulares

- Caracterizar los cultivos de agave pulquero con base en su manejo agrícola.
- Evaluar la diversidad de escarabajos copronecrófagos en los distintos cultivos de agave pulquero en la región de Zacatlán, Puebla.
- Explorar la relación que existe entre el manejo agrícola de los cultivos de agave pulquero y la diversidad de escarabajos copronecrófagos en la región de Zacatlán, Puebla.
- Evaluar la relación que existe entre los elementos que conforman las unidades de paisaje en las que se ubican los cultivos de agave y la presencia de escarabajos copronecrófagos en la región de Zacatlán, Puebla.

IV. HIPÓTESIS

Como hipótesis de partida, planteamos que la riqueza y abundancia de especies de escarabajos copronecrófagos en los sistemas productivos de agave pulquero de la región de Zacatlán, Puebla; estarán determinados por el manejo agrícola de los agroecosistemas y los elementos que conforman las unidades de paisaje como los usos de suelo y el grado de cobertura vegetal.

V. METODOLOGÍA

5.1 Área de estudio

5.1.1 Localización geográfica

Esta investigación se realizó en el municipio de Zacatlán, ubicado en la Sierra Norte del estado de Puebla (19° 50' 06"-20° 08' 12" N, 97° 51' 06"- 98° 12' 36" O), dentro de la provincias fisiográficas del Eje Neovolcánico Transversal y la Sierra Madre Oriental., cuenta con una extensión territorial de 512.8 Km² que representan 1.28% de la superficie del Estado, ubicándolo en el 7º lugar estatal. Al Norte colinda con los municipios de Ahuazotepec, Huauchinango y Chiconcuautla; al Sur con Aquixtla, Tetela de Ocampo y Chignahuapan; al Oriente con Ahuacatlán, Tepezintla, y Cuautempan; y al Poniente con el municipio de Cuauhtepec de Hinojosa, perteneciente al Estado de Hidalgo (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

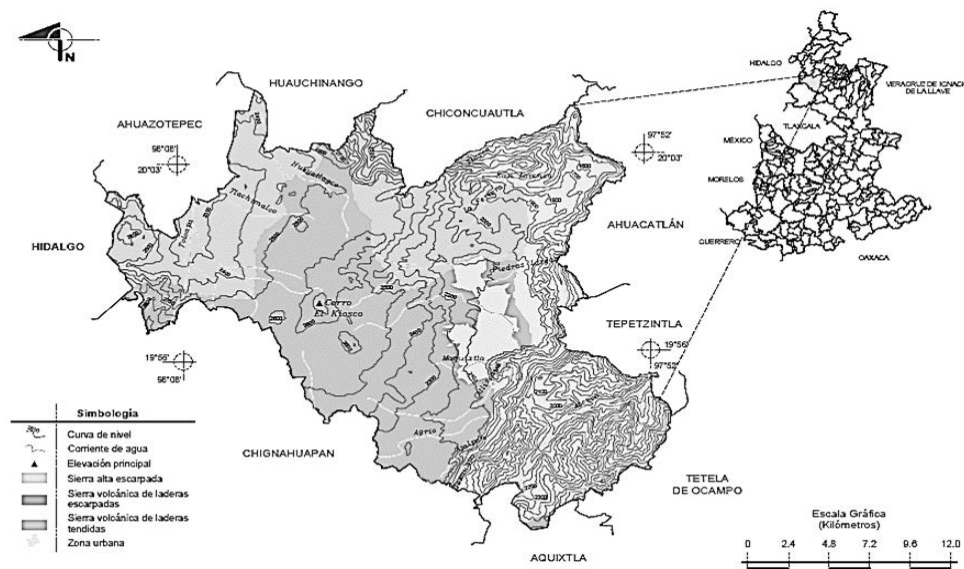


Figura 1. Ubicación del área de estudio (tomado de INEGI, 2009)

5.1.2 Orografía y geología

La orografía de la región se caracteriza generalmente por sistemas de serranías de origen volcánico, conformadas en su mayoría por roca ígnea extrusiva y sedimentaria, con edades geológicas que oscilan entre el Neógeno, el Cretácico y el Cuaternario (INEGI, 2009). La topografía es un factor muy importante para determinar los usos del suelo de la región, especialmente para el crecimiento urbano, debido a que se conforma con base en el límite físico de las pendientes. Prácticamente toda la zona aledaña a Zacatlán (a excepción del municipio de Chiconcuautla y una porción de los municipios de Huauchinango y Ahuacatlán) está compuesta por roca ígnea extrusiva, lo que permite conformar una

gran zona homogénea, con laderas escarpadas y tendidas que forman pequeñas altiplanicies intermontañas, con altitudes que oscilan entre los 900 y 2900 msnm (INEGI, 2009).

5.1.3 Vegetación y usos de suelo

La zona presenta un amplio mosaico de comunidades vegetales correspondientes en su mayoría a climas templados de tipo húmedo con abundantes lluvias en todo el año y subhúmedo con lluvias en verano, además de escasos sitios semicálidos húmedos en las porciones de menor altitud. Posee un rango de precipitación entre los 700 y los 2100 mm y una temperatura entre los 12°C y 20°C (INEGI, 2009). Dadas las condiciones de constante cambio en el uso de suelo, la mayor parte de la superficie es destinada a la agricultura, en contraste con el área que ocupa la zona urbana. Sin embargo, la región presenta considerables extensiones de vegetación propia del lugar, donde predominan bosques de pinos y pequeñas zonas de encino (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**). Sin embargo, debido a la similitud de las exigencias ecológicas entre ambos ecosistemas, es frecuente encontrarlos en coexistencia, conformando fragmentos de vegetación mixta (INAFED, 2015; INEGI, 2009).

Cuadro 1. Superficie del uso de suelo y tipos de vegetación del municipio de Zacatlán, Puebla

Uso de suelo y tipos de vegetación (INEGI, 2016)	Superficie (Ha)	Superficie (%)
Vegetación secundaria arbórea de bosque mesófilo de montaña	612.8554	1.25
Vegetación Secundaria arbustiva de Bosque Mesófilo de Montaña	589.17	1.20
Bosque de Pino	10295.2142	21.06
Vegetación Secundaria Arbórea de Bosque de Pino	882.9038	1.81
Vegetación Secundaria arbustiva de Bosque de Pino	2634.7225	5.39
Bosque de Pino-Encino	3232.2931	6.61
Vegetación Secundaria Arbórea de Bosque de Pino-Encino	303.6049	0.62
Vegetación Secundaria arbustiva de Bosque de Pino-Encino	18.2058	0.04
Bosque de Encino-Pino	486.2158	0.99
Bosque de Encino	566.4103	1.16
Vegetación Secundaria Herbácea de Bosque de Encino	210.8818	0.43
Agricultura de Temporal Anual y Permanente	8417.6826	17.22
Agricultura de Temporal Anual	20116.026	41.14

Uso de suelo y tipos de vegetación (INEGI, 2016)	Superficie (Ha)	Superficie (%)
Pastizal Inducido	333.1452	0.68
Zona Urbana	195.3584	0.40

Para obtener información más precisa respecto a la distribución de la vegetación en el área de estudio, se actualizó la información geográfica que se tenía para el municipio de Zacatlán. Se tomó como fuente principal el Prontuario de Información Geográfica Municipal de los Estados Unidos Mexicanos, de INEGI, 2009. Posteriormente se realizó un mapa con referencia en el Marco Geoestadístico de INEGI, 2016, así como una capa de uso de suelos y tipos de vegetación de INEGI, 2013, sobre una imagen Raster de Google Earth Pro, 2017 (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

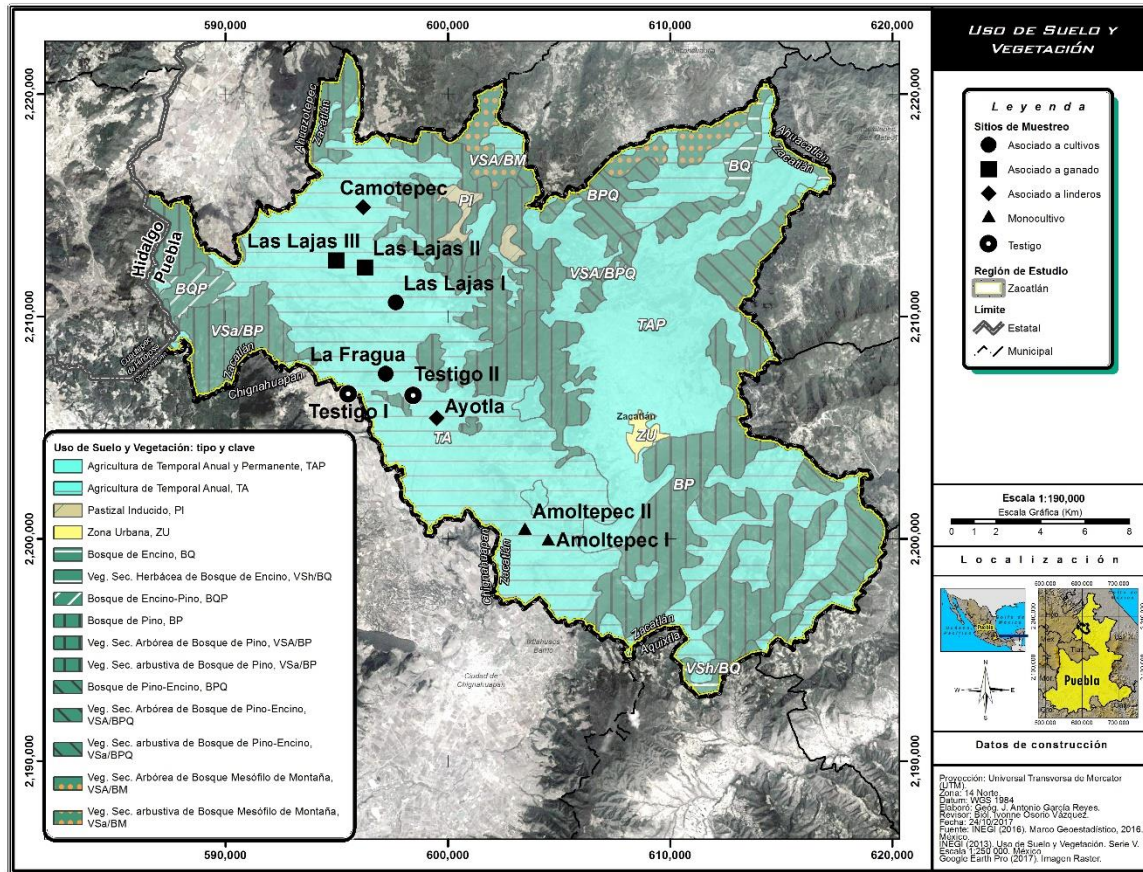


Figura 2. Ubicación del uso de suelo y tipos de vegetación del municipio de Zacatlán, Puebla. Los sitios indicados en el mapa hacen referencia a los sitios de muestreo.

En la **¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.** se puede apreciar como en la porción norte del municipio, destacan distintas conformaciones boscosas bajo diferentes estados sucesionales, principalmente pinares y fragmentos de bosque mesófilo de montaña; alternados por usos de suelo de tipo agrícola. En tanto, el oriente está conformado en su mayoría por sistemas de cultivo, con franjas continuas de vegetación que limitan su frontera con Ixquihuacán y Ahuacatlán.

5.1.4 Importancia del cultivo de agave pulquero en el área de estudio

El cultivo de agave pulquero ha sido por mucho tiempo un recurso natural de suma importancia en México, especialmente en la región del Altiplano, comprendida por los estados de Tlaxcala, Hidalgo, Puebla y Estado de México (SIAP, 2018). El uso de todas las partes, incluso sus plagas, es consecuencia de su interacción con el hombre desde tiempos ancestrales (Vela, 2014); en este sentido, diferentes estudios han registrado las distintas formas de aprovechamiento que le dan a la planta (Álvarez, 2016; Narváez *et al.*, 2016; Flores *et al.*, 2009; MNCP, 1989; Vela, 2014); sin embargo, las innovaciones biotecnológicas de los últimos años han incrementado el número de productos con alto valor agregado

(Narváez *et al.*, 2016); por lo que se ha manifestado que la planta por sí sola, puede proporcionar todo lo necesario para la subsistencia de una familia campesina (Narváez *et al.*, 2016).

5.1.4.1 Valor económico

En la región de Zacatlán, el cultivo de agave pulquero contribuye con una pequeña parte de la economía, tanto de pequeñas familias como en sitios de producción a mediana escala. Los productos de mayor valor comercial que se pueden obtener, sin el uso de tecnología moderna son: aguamiel, pulque, gusanos de maguey y la venta de pencas. Sin embargo, todos los productores suelen dar otro tipo de aprovechamiento al terreno donde cultivan sus agaves (Álvarez, 2016).

En la zona norte del municipio, una fuente importante de ingresos la constituyen las plantaciones del agave pulquero destinadas principalmente a la elaboración de pulque envasado, el cual es exportado por algunas empresas a Estados Unidos y Canadá, siendo los migrantes mexicanos sus principales consumidores. Actualmente el producto busca incursionar en los mercados de China y Alemania, entre otros países (información obtenida por comunicación personal).

Por otro lado, en algunas comunidades del sur de Zacatlán es frecuente observar plantaciones de agave asociadas a ganado ovino, debido a que la demanda de carne de borrego ha sido superada por la oferta para la producción de barbacoa, lo que ha motivado al mismo tiempo la producción de agave para uso de la penca.

El avance de la biotecnología ha potencializado el manejo integral del agave, abriendo la oportunidad a nuevos nichos de mercado que no existían únicamente con la venta del pulque y la penca (Narváez *et al.*, 2016); debido a que esta planta puede utilizarse en la obtención de biocombustible, inulina, celulosa, carbón activado, destilados, bioplásticos, inoculantes para ensilados, saborizantes, prebióticos y probióticos, entre otros productos de nueva generación.

Es de destacar que en Zacatlán se encuentra la mayor parte de la infraestructura del estado para el aprovechamiento del agave pulquero; debido a que cuenta con los medios para la producción masiva de plantas tanto en vivero como a cielo abierto, centros de acopio destinados a la elaboración de pulque y destilados, así como centros de transformación para el envasado de algunos productos (información obtenida por el Sistema Producto Agave Pulquero de Puebla).

5.1.4.2 Valor turístico

El turismo rural y cultural también ha representado otra opción para los productores de la zona, porque han aprovechado las mismas plantaciones para atraer visitantes de distintas urbes; esto ha influido en la generación alojamientos, espacios para eventos sociales y toda una serie de empleos

directos e indirectos que influyen en la economía de la región. Por otra parte, “La Ruta del Pulque”, “El Festival del Maguey y El Pulque”, “La Feria del Pulque” y “La Feria del Pulque y La Barbacoa” son algunas de las actividades que se han diseñado por parte de algunas instituciones, para atraer el turismo nacional y extranjero hacia la región; este último con una asistencia de 18000 personas el año pasado (Barrios, 2017).

5.1.4.3 Valor cultural

La producción de agave pulquero representa un patrimonio cultural tangible e intangible, debido a que constituye una herencia de saberes y materialidades que son transmitidas de generación en generación (Vela, 2014). Los conocimientos que poseen los pobladores respecto al agave pulquero forman parte de una herencia sociocultural, delegada mediante un proceso de aprendizaje. La familia como institución es el medio directo para tal efecto, sin embargo no es la única, dado que también intervienen los conocimientos de vecinos u otros productores, asociaciones e instituciones educativas, por mencionar algunos. Así mismo, las plantaciones de agave no sólo aportan un valor estético al paisaje, sino a pesar de que muchas no son aprovechadas, suelen ser plantadas a orillas de los terrenos, con fines ornamentales, agrícolas, o por el vínculo nacionalista al que se encuentra asociado.

5.2 Descripción del manejo agrícola en los cultivos de agave pulquero

Dentro del municipio existe una gran variedad de productores, desde los que tienen al agave como única fuente de ingresos y aquellos para los que el agave es una actividad complementaria. La mayor parte de los campesinos son productores primarios, por lo que ocupan o rentan sus plantaciones de agave, para sembrar cultivos como maíz, frijol, cebada, trigo y haba, entre otros. Por otro lado, la ganadería ovina, seguida en menor medida de la bovina, son actividades que han generado mejores ingresos que la agricultura, por lo que algunos productores han incursionado en ella, frecuentándose los cultivos de maguey asociados a forrajes y/o ganado, principalmente en la porción sur del municipio.

Asimismo, existen productores que tienen un mercado asegurado, ya sea que cuenten con la infraestructura para la transformación o envasado de la producción, tengan ventas para la industria, o cuenten con diferentes puntos de venta en algunas ciudades. Estos productores tienen la capacidad de producir en algunas ocasiones miles de litros de pulque al día por lo que manejan el agave como cultivo principal; generalmente en monocultivos conformados por plantas de diferentes edades y etapas de desarrollo, de tal manera que puedan tener una producción constante todo el tiempo. Otro tipo de productores son aquellos que cuentan con pocas plantas, y que tienen una menor producción a las anteriores, no realizan un manejo adecuado, soliendo utilizar a los agaves como límites de parcelas o

en bordos. La finalidad de su producción es la comercialización local, principalmente en la misma comunidad o para autoconsumo.

Con la finalidad de evaluar si la heterogeneidad ambiental ejerce un efecto sobre la diversidad de escarabajos, se categorizaron pares de sitios con relación en la similitud del manejo agrícola que presentaron. De esta manera, se determinaron cinco tipos de manejo agrícola referentes al agave pulquero: 1) manejo agroecológico, 2) asociado a linderos, 3) asociado a ganado, 4) asociado a cultivos y 5) asociado a manejo forestal (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**). Otro de los criterios considerados para la selección de sitios, fue la distancia entre zonas de muestreo, esto con la finalidad de evitar pseudomuestras y un sesgo en el solapamiento entre el efecto de las trampas y la riqueza específica de especies en cada lugar (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

Cuadro 2. Caracterización de sistemas de producción de agave pulquero, en el municipio de Zacatlán, Puebla.

Tipo de manejo	Características
Manejo agroecológico	Grandes extensiones de agave pulquero, bajo producción intensiva. Debido a que la producción es destinada a productos de exportación, no se utilizan insecticidas, fertilizantes y herbicidas; en este último caso, se hace uso de pastoreo rotativo de ganado ovino, para el control de hierbas. Los productos derivados de este tipo de manejo agrícola, están en proceso de adquirir una certificación verde.
Asociado a linderos	Hileras de agaves usados para delimitar terrenos, asociados a otras especies arbustivas y arbóreas, sin ningún tipo de manejo agrícola. Generalmente se encuentran en bordos o en la periferia de monocultivos de Maíz, frijol, trigo, cebada y haba, destinados principalmente al autoconsumo o como complemento de silo para ganado; es común la aplicación de fertilizantes, herbicidas e insecticidas.
Asociado a ganado	Sistema de producción de agave pulquero, sin uso de agroquímicos, destinados principalmente al corte de penca y pastoreo intensivo de ganado ovino, bovino y equino. Sin embargo, al ser el ganado el principal impulsor económico, es común el uso de desparasitantes químicos.
Asociado a cultivos	Hileras de agaves intercaladas entre sí, cada seis metros, con otro tipo de cultivos básicos, generalmente maíz. Se da uso de maquinaria pesada y agroquímicos, la producción de los cultivos es destinada a la comercialización o para la preparación de silaje.
Asociado a manejo forestal	Plantaciones de agave pulquero ubicadas en sitios cuyo impacto antropogénico es bajo, aunado a vegetación arbórea y arbustiva tanto en estado silvestre como de manejo forestal; destacan pinos y encinos como los principales componentes del dosel arbóreo, mientras que en el estrato arbustivo destacan por su abundancia especies de la familia Lamiaceae.

5.3 Análisis del paisaje

Para analizar si el paisaje circundante a los cultivos de agave pulquero ejerce una influencia sobre la presencia de los escarabajos copronecrófagos en los sitios de muestreo, se generó una fotointerpretación de las zonas buffer, considerando los distintos tipos de uso de suelo identificados, los cuales correspondieron a: Cultivos de agave pulquero, agricultura de temporal, potreros, vegetación nativa y urbano, en un radio de 0.5 km. Tomando como referencia el centro del sitio donde fueron colocadas las trampas (**iError! No se encuentra el origen de la referencia.**). La delimitación de polígonos fue generada por medio de la fotointerpretación de imágenes Raster, provenientes de Google Earth Pro 2017. Estas aportaron información más precisa de las superficies de vegetación y de la heterogeneidad del paisaje tomando como base la capa de uso de suelo y tipos de vegetación de la Serie V de INEGI (2013). La corroboración de los criterios de interpretación se realizó durante las salidas al campo.

Cuadro 3. Características del paisaje dentro de la zona buffer de los sitios de muestreo. Los valores corresponden a Ha.

Sitio de muestreo	Tipo de manejo agrícola	Vegetación nativa	Cultivos de agave pulquero	Agricultura de temporal	Potrero	Urbano
Testigo I	Asoc. a manejo forestal	3.58	0	74.63	0	0.33
Testigo II	Asoc. a manejo forestal	19.09	0	57.63	0	1.81
Amoltepec I	Manejo agroecológico	0.89	41.68	25.56	7.69	2.69
Amoltepec II	Manejo Agroecológico	19.67	26.54	27.16	0	5.15
La Fragua	Asoc. a cultivos	7.01	0	69.62	0	1.90
Las Lajas I	Asoc. a cultivos	6.18	38.87	32.75	0	0.72
Las Lajas III	Asoc. a ganado	4.84	14.33	56.04	0	3.31
Las Lajas II	Asoc. a ganado	0	30.11	39.97	0	8.44

Ayotla	Asoc. a linderos	3.93	9.1	62.14	0	3.37
Camotepec	Asoc. a linderos	3.26	5.82	25.56	0	43.9

5.4 Muestreo

Se establecieron diez sitios de muestreo (dos por cada tipo de manejo), los cuales fueron visitados en dos ocasiones entre los meses de Junio a septiembre del 2018. Esto con referencia en el incremento de interacciones ecológicas y de diversidad de especies que han sido registradas en ecosistemas templados, en comparación con otros ecosistemas y épocas del año. Cada sitio de muestreo estuvo conformado de manera alternada por doce trampas de caída (ocho con excremento humano y cuatro con calamar en descomposición), estableciendo un total de 240 unidades muestrales. Cada trampa estuvo conformada por tres piezas: 1) un contenedor de plástico con capacidad de un litro (11.5 cm de diámetro x 14 cm de profundidad), enterrado a nivel de la superficie del suelo, con una cuarta parte de líquido conservante (solución de agua y jabón) depositado en su interior, para prevenir el escape de los organismos colectados. 2) Un plato de plástico de 21 cm de diámetro, invertido y atornillado a tres soportes, adheridos a las paredes del bote, cuya función consistió en evitar la entrada del agua de lluvia, hojarasca o algún otro elemento que pudiera incidir en la efectividad de la trampa. 3) Un recipiente de alta aireación (5.5 cm de diámetro x 2 cm de profundidad) atornillado a la tapa a modo de suspensión. En este último se depositaron 20 g de excremento fresco de humano o calamar en estado de descomposición, el cual fue transportado en botes y bolsas herméticas para evitar su desecación (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).



Figura 3. Colocación y recolección de trampas de caída: A) Muestra de trampas usadas en campo (modificado de Morón y Terrón, 1984); B) Colocación; C) Trampa activada; D) Captura de escarabajos; E) Colecta de ejemplares.

El patrón y espaciado del trampeo dependió del tamaño del área muestreada; por lo tanto, para parcelas con forma regular, la disposición de las unidades muestrales fueron al centro del área, mientras que para zonas de forma irregular, las trampas estuvieron dispuestas de manera lineal; la distancia mínima entre trampas fue de 30 metros. Pasadas 48 horas de activadas las trampas, todas fueron revisadas y retiradas, recolectando todos los organismos que se encontraron en ellas. Las muestras obtenidas fueron almacenadas en bolsas de plástico debidamente etiquetadas y llenadas con alcohol al 70% para la conservación de los ejemplares y para su posterior transporte y separación.

Las muestras de escarabajos copronecrófagos fueron lavadas y separadas por visita, número de trampa, sitios de muestreo y tipo de cebo. Los ejemplares fueron colocados en camas de algodón y secados a una temperatura de 60°C, por cinco días. Posteriormente fueron identificados en el laboratorio de la Red de Ecoetología del Instituto de Ecología, A. C. Una vez determinadas las especies, se ingresaron a una base de datos (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).



Figura 4. Trabajo de gabinete: A) Transporte de muestras; B) Separación de individuos; C) Almacenamiento; D) Limpieza; E) Secado F) Determinación de ejemplares.

5.5 Análisis estadístico

La completitud del muestreo fue analizada mediante una curva de cobertura de la muestra. Este enfoque evalúa la proporción que representan los individuos de cada especie dentro de la muestra con respecto al número total de individuos (López-Mejía *et al.*, 2017). Para estimar el porcentaje de representatividad de las especies observadas con relación en las especies que potencialmente pudieron haberse registrado, se construyó una curva de rarefacción de especies para toda el área de estudio. Para esto se hizo uso del enfoque sugerido por Jost (2006) denominado medidas de diversidad verdadera. En este caso se utilizó la diversidad de orden 0 (0D) o riqueza de especies la cual es insensible a las abundancias por lo tanto equivale a la riqueza de especies equitativa de una comunidad virtual (Jost, 2006; Moreno *et al.*, 2011). Ambos análisis de datos fueron realizados utilizando el paquete iNEXT 1.3.0 (Chao *et al.*, 2016) en el software R[®]. El número total de individuos colectados por especie en cada uno de los sitios durante las dos visitas fue considerado como la abundancia total. Este parámetro fue analizado a través de la construcción de curvas de rango de abundancia para cada temporada de muestreo y de manera global.

Para evaluar de forma comparativa la diversidad de los ensambles de escarabajos copronecrófagos colectados en los distintos sitios de muestreo, se hizo uso de la medida de diversidad verdadera de orden 1 (1D) (Jost, 2006). 1D corresponde al exponencial del índice de Shannon y se

caracteriza por incluir a todas las especies con un peso proporcional a su abundancia dentro de la comunidad (Jost, 2006; Moreno *et al.*, 2011). La influencia de la conformación de las distintas unidades de paisaje evaluadas sobre la presencia de las especies de escarabajos registradas fue analizada a través de un análisis de correspondencia canónica (Ter Braak y Smilauer, 1998). La extensión de los elementos de las unidades de paisaje fue utilizada como variables ambientales, mientras que la abundancia de cada una de las especies en las unidades de paisaje fue la variable de respuesta. Los valores de 1D fueron generados utilizando el paquete iNEXT 1.3.0 (Chao *et al.*, 2016) en el software R®, mientras que el análisis de correspondencia canónica fue generado utilizando el software PAST 2.17 (Hammer *et al.*, 2001).

VI. RESULTADOS

6.1 Riqueza y abundancia de especies

Se registraron un total de 253 individuos pertenecientes a dos familias, cinco géneros y ocho especies. La mayor riqueza de especies se concentró en el género *Onthophagus*, sin embargo, el de mayor abundancia fue el género *Canthon* con el 49.8% de los registros (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

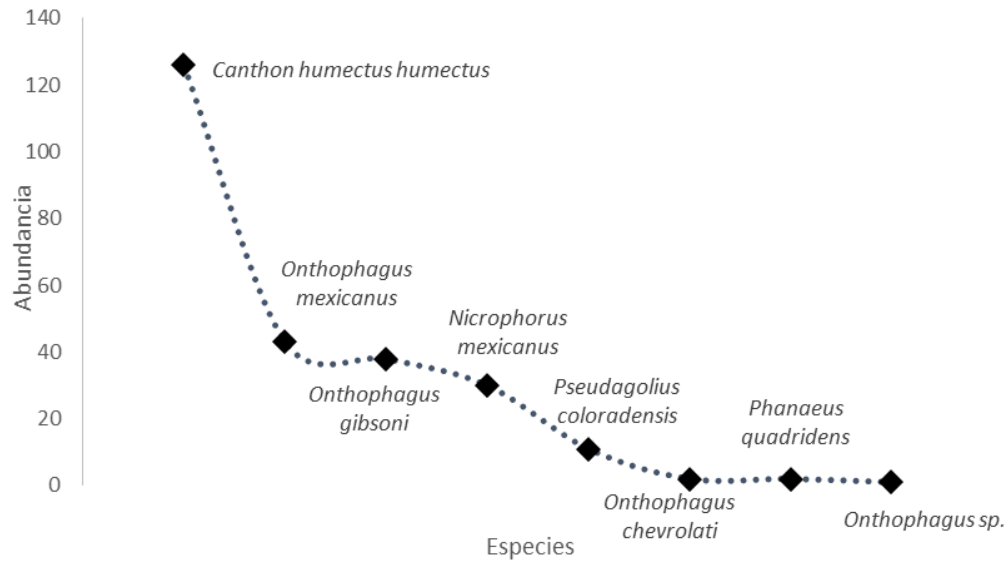


Figura 5. Curva de rango-abundancia de los escarabajos copronecrófagos asociados a los cultivos de agave pulquero, en la región de Zacatlán, Puebla.

La curva de cobertura de la muestra indicó que la proporción total de individuos obtenidos en los muestreos se equipara al valor extrapolado, con casi el 100% de la representatividad (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

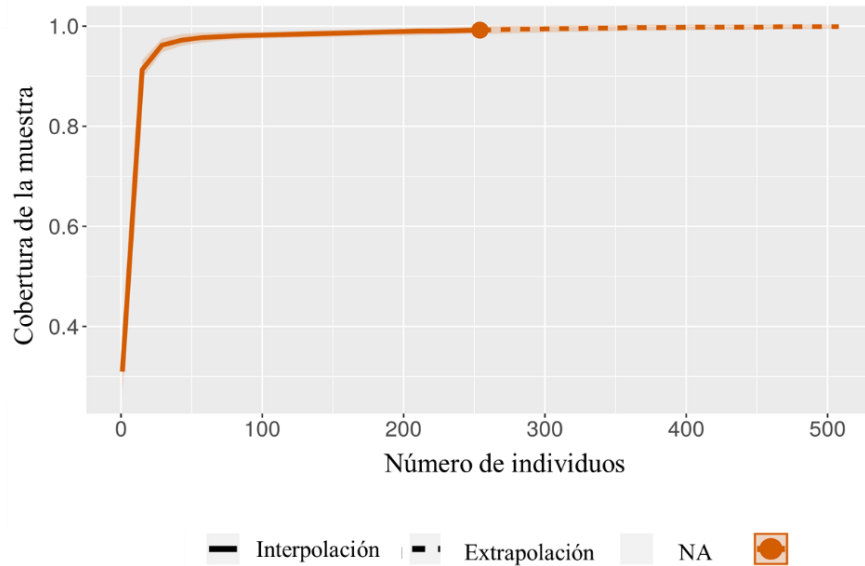


Figura 6. Curva de cobertura de la muestra en el área de estudio

Mientras que la curva de rarefacción estimó una diversidad de diez especies óptimas con una n de 500 individuos (el doble de la muestra obtenida). Por lo tanto, el muestreo realizado en el sitio de estudio arrojó una diversidad aproximada del 90% de especies totales con 253 organismos colectados (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

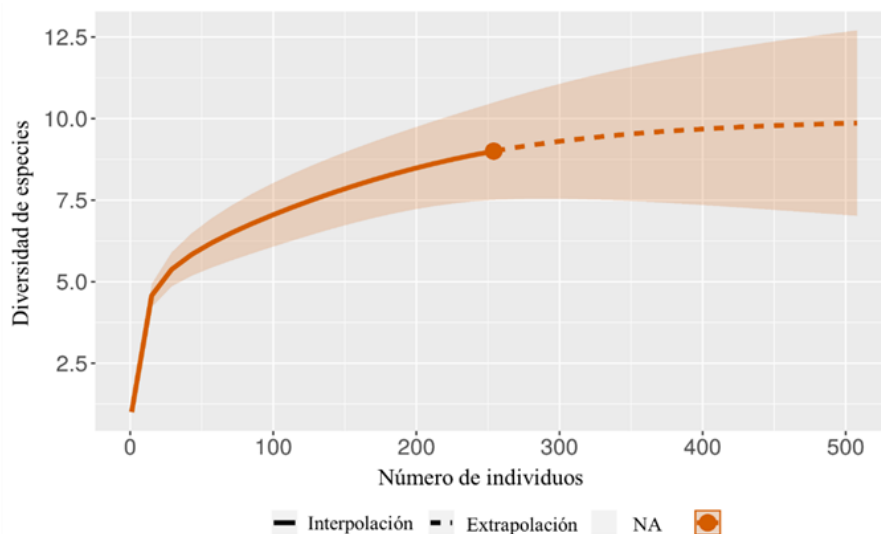


Figura 7. Curva de rarefacción de especies de escarabajos copronecrófagos dentro del área de estudio.

El manejo agrícola que presentó mayor abundancia fue el agroecológico con 83% de los individuos, en contraste con los registros obtenidos en los manejos agrícolas asociados a ganado, cultivos y manejo

forestal. Es importante resaltar que el cultivo de agave pulquero asociado a linderos, no presentó ningún registro durante los tiempos de muestreo (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

Cuadro 4. Abundancias parciales y totales obtenidas en los sitios de muestreo.

Sitio de muestreo	Tipo de manejo agrícola	Abundancia Visita 1	Abundancia Visita 2	Abundancia Total
Testigo I	Asoc. a manejo forestal	0	10	10
Testigo II	Asoc. a manejo forestal	2	0	2
Amoltepec II	Manejo agroecológico	87	114	201
La Fragua	Asoc. a cultivos	1	3	4
Las Lajas I	Asoc. a cultivos	8	3	11
Las Lajas III	Asoc. a ganado	4	1	5
Amoltepec I	Manejo agroecológico	5	4	9
Las Lajas II	Asoc. a ganado	11	1	12

De las dos visitas realizadas al área de estudio, la primera se caracterizó por la riqueza de cinco especies, donde *Canthon humectus humectus* demostró ser la de mayor abundancia, por lo tanto la especie más dominante, en contraste con *Onthophagus mexicanus*, que demostró ser la especie más rara con sólo un registro (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

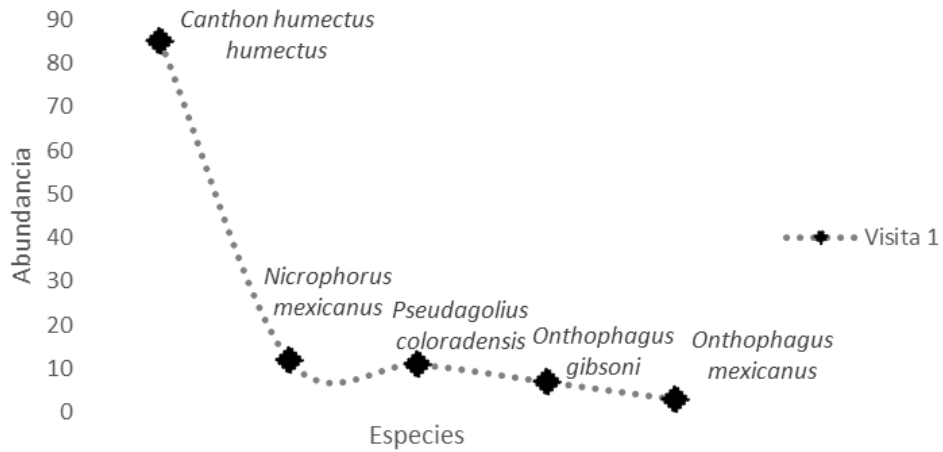


Figura 8. Curva de rango-abundancia de los escarabajos copronecrófagos colectados durante la primera visita.

La segunda visita mostró una mayor diversidad de especies, comparada con la primera. De los ocho taxones registrados, cuatro corresponden al género *Onthophagus*, siendo en este caso *Onthophagus mexicanus* la especie más abundante del género. Al igual que en la primera visita, *C. humectus humectus* fue la especie más abundante con el 30.1% de los individuos colectados, seguida de *O. mexicanus* con el 29.4%. La especie con menor número de registros fueron *Onthophagus sp.* (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

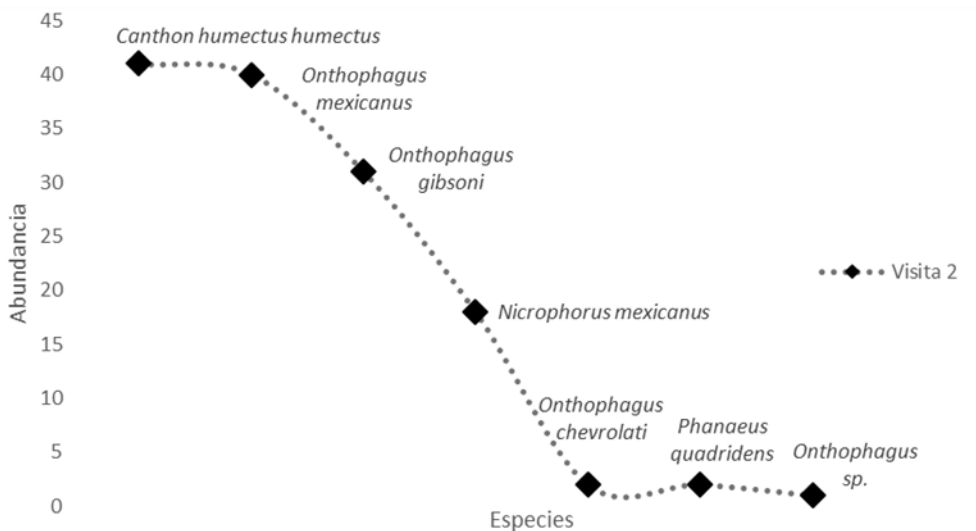


Figura 9. Curva de rango-abundancia de los escarabajos copronecrófagos colectados durante la segunda visita.

6.2 Efecto del tipo de manejo agrícola sobre la diversidad

Con la medida de diversidad de orden 1 se encontró que el manejo agroecológico del agave pulquero, posee la mayor diversidad de especies respecto a los demás tipos de manejo; sin embargo sólo se mostraron diferencias significativas con los valores obtenidos para cultivos de agave asociados con el manejo forestal (¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.).

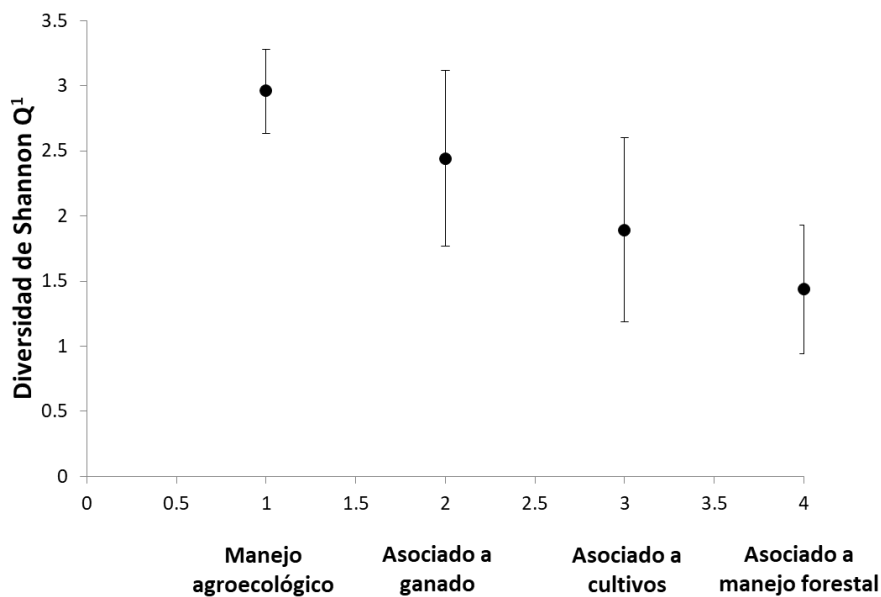


Figura 10. Diversidad de Shannon 1D obtenida para los distintos tipos de manejo.

6.3 Efecto del paisaje sobre la diversidad

Los dos primeros ejes del análisis de correspondencia canónica acumularon el 93.4% de la varianza explicada. La relación generada sugiere que la presencia de *C. humectus humectus*, *P. quadridens*, *O. mexicanus* y *O. sp* están asociados a la presencia de parches de vegetación nativa, en este caso fragmentos de bosque con diferentes grados de perturbación, y a la agricultura permanente, representada por cultivos de árboles frutales y agaves. *O. gibsoni* se encontró asociada a la presencia de potreros, mientras que las especies *P. coloradensis* y *N. mexicanus* estuvieron asociadas con algunos elementos de la agricultura de temporal (¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.).

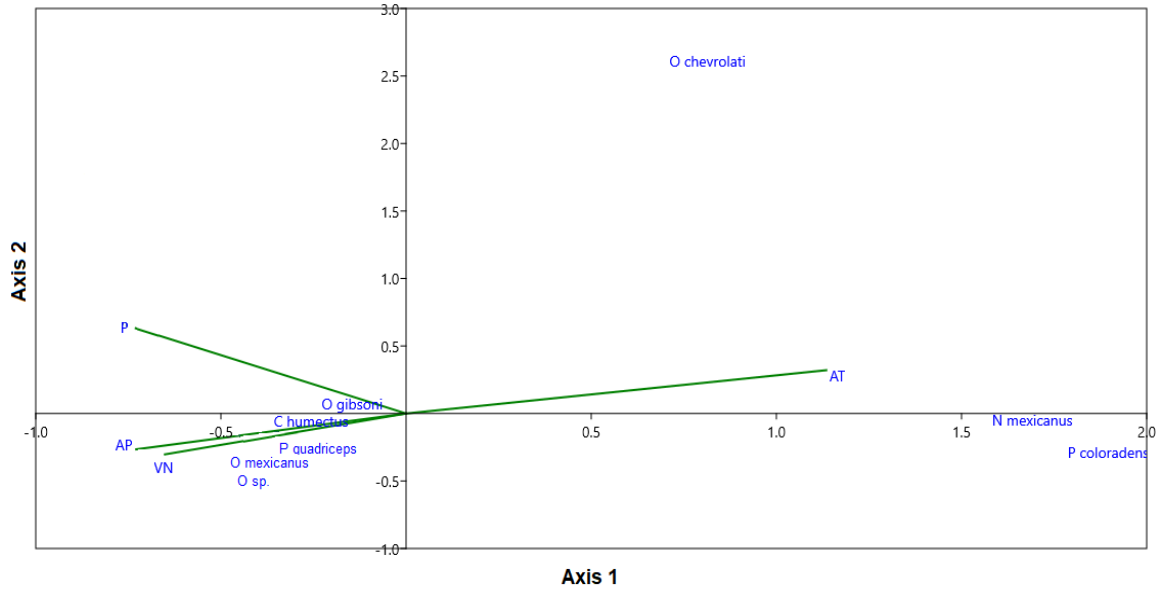


Figura 11. Diagrama de ordenamiento del análisis de correspondencia canónica de los componentes de las unidades de paisaje estudiadas con las especies registradas.

VII. DISCUSIÓN

Los resultados sugieren que el manejo agrícola interviene en la estructura y composición de las comunidades locales de escarabajos copronecrófagos. Este efecto ha sido analizado a través de diferentes estudios que demuestran cómo los métodos agrícolas con características agroecológicas, generalmente aumentan la riqueza de especies, la abundancia y la diversidad de distintos grupos taxonómicos (Weibull y Ostman, 2003; Weibull *et al.*, 2003; Hole *et al.*, 2005). Este mismo efecto se ha demostrado a través del meta-análisis realizado por Bengtsson *et al.*, (2005), quienes concluyen que la diversidad depende de la intensidad y frecuencia de las prácticas agrícolas, tanto de la escala local como de su efecto acumulativo en el paisaje. En contraste, Hole *et al.*, (2005) evidencian que el manejo agroecológico no siempre se relaciona de manera positiva con los parámetros de diversidad, además de que la respuesta de los diferentes grupos taxonómicos no siempre es la misma.

En este estudio, el manejo agroecológico fue el que mostró una mayor diversidad de escarabajos, comparado con otros tipos de manejo agrícola; sin embargo sólo se presentaron diferencias estadísticamente significativas con cultivos asociados al manejo forestal. Esto es posible de explicar mediante tres aspectos: 1) por el efecto de las prácticas agrícolas locales, 2) por la composición del paisaje y 3) por la biología de las especies.

En este sentido, el efecto del manejo agroecológico influye sobre la diversidad local, posiblemente porque evita el uso de insecticidas, fertilizantes inorgánicos y herbicidas, estos últimos remplazados por el pastoreo rotativo de ovinos; que promueven en general un sistema con impactos ambientales reducidos y una mayor diversidad en la estructura y composición de especies vegetales (Jankielsohn *et al.*, 2001). Bruggisser *et al.*, (2010) han demostrado que la respuesta de la biodiversidad ante la agricultura agroecológica, no es la misma en cultivos anuales que en sistemas perennes, debido a que la intensidad de perturbación es diferente para ambos casos. Algunos estudios sugieren que esta relación podría estar regida por la hipótesis del disturbio intermedio. De acuerdo a esta hipótesis, la diversidad está vinculada a la perturbación en una relación no lineal; es decir, la perturbación baja particularmente es asociada a la exclusión competitiva de las especies dominantes, mientras que la perturbación alta reside sobre pocos organismos tolerantes al estrés. Por su parte, la perturbación intermedia parece favorecer la coexistencia de ambos (Roxburgh *et al.*, 2004). Como consecuencia la diferencia de la biodiversidad entre el manejo agroecológico y el convencional no es unívoco (Hole *et al.*, 2005; Tscharrntke *et al.*, 2005).

Asimismo, las características del paisaje han manifestado influir en la configuración de los ensamblajes de diversos grupos de escarabajos, y se ha reportado que los sitios con mayor diversidad de

escarabajos copronecrófagos, estaban relacionados con matrices de paisaje que poseían una mayor proporción de vegetación no agrícola (Weibull *et al.*, 2003; Tschardtke *et al.*, 2005; Aviron *et al.*, 2005; Schmidt *et al.*, 2005). De acuerdo con Dennis *et al.*, (2002) este aspecto es importante, porque denota que la composición estructural del paisaje aunado a los efectos del pisoteo y defecación del pastoreo por ganado selectivo, dan como resultado un hábitat más heterogéneo, capaz de sustentar comunidades de artrópodos más diversas.

Por otro lado, la biología de las especies podría explicar los patrones de la biodiversidad a escala local y de paisaje. Se ha demostrado que las condiciones generadas por el disturbio moderado, actúan como un filtro de especies en función de sus características biológicas (Hendrickx *et al.*, 2007). Organismos especializados son particularmente propensos a bajos niveles de distribución, debido a la estrechez de su nicho y al número limitado de hábitats adecuados, mientras que los generalistas se mueven más fácilmente a través del paisaje, al poder interactuar con varios tipos de hábitat (Hendrickx *et al.*, 2007). Asimismo, se ha demostrado que la variación de la diversidad alfa de un punto, puede estar influenciada por fenómenos demográficos que ocurren fuera del sitio, impulsados principalmente por interacciones de competencia inter e intra específicas (Halffter y Moreno 2005; Val y Boege, 2016).

Si bien sólo se presentaron diferencias significativas en la riqueza de las especies, entre los cultivos asociados al manejo agroecológico y los asociados al manejo forestal, las abundancias mostraron lo contrario. En este sentido, los datos indican que los cultivos de agave pulquero asociados al manejo agroecológico, proveen significativamente de una mayor abundancia de especies, en comparación con los diferentes sistemas de manejo que fueron evaluados; este aspecto es importante porque denota una mejor eficiencia para remover mayores cantidades de estiércol en menor tiempo, y por lo tanto, una mejora en la calidad de un servicio ambiental (Jankielsohn *et al.*, 2001). Los datos de este estudio coinciden con lo reportado por Tschardtke *et al.*, (2005), donde se demostró que la riqueza no es afectada significativamente por el manejo agrícola, sin embargo, la densidad sí. En lombrices de tierra se ha demostrado que el manejo agrícola puede no influir en la diversidad de las especies, pero si en la densidad de los estadios, encontrándose una mayor densidad de individuos inmaduros en campos convencionales que en los agroecológicos (Estrada *et al.*, 2006).

La riqueza de especies obtenida en los sistemas de cultivo de agave pulquero en la región de Zacatlán, es consistente con la diversidad de especies encontrada en otras investigaciones, ubicadas en la misma zona biogeográfica y adyacentes a la región de estudio. Percino-Figueroa y Morón (2013), realizaron muestreos a 2040, 2100 y 2500 msnm en la región de Zacatlán, obteniendo para la familia

Scarabaeidae una riqueza total de ocho especies, siendo el género *Onthophagus* el más diverso y el único con presencia en los tres gradientes altitudinales muestreados.

Otro estudio similar es el de Delgado *et al* (2013), quienes encontraron en cuatro localidades del Sistema Volcánico Transversal una riqueza total de once especies para la familia Scarabaeidae, siendo *Onthophagus mexicanus* y *O. chevrolati* las de mayor rango de distribución altitudinal; los autores observaron que la frecuencia de estas especies estaba relacionada con la perturbación de los sitios.

En dos montañas ubicadas al Oriente del Sistema Volcánico Transversal, Moctezuma (2014) obtuvo en altitudes similares a nuestros sitios de muestreo, una riqueza total de 18 especies, cinco para Las Derrumbadas y catorce para El Pinal, siendo *Onthophagus* el género más diverso; en este caso, los sitios de muestreo con mayor diversidad, se caracterizaron por presentar una menor cobertura forestal y pastoreo poco intensivo.

Arellano y Castillo-Guevara (2014), analizaron los ensamblajes de escarabajos coprófagos en sitios quemados, no quemados y de borde, en un bosque templado del centro de México, obteniendo un total de seis especies, siendo el género *Onthophagus* el más representativo del gremio. A pesar de que no existieron diferencias significativas en la riqueza de las tres condiciones evaluadas, la abundancia total en los sitios de borde y en los sitios quemados fue mayor que en los sitios control.

En conjunto, estas evidencias sugieren que la diversidad de escarabajos coprófagos, con tendencias biogeográficas similares a la nuestra, es baja. Sin embargo, los distintos manejos agrícolas que recibe el agave pulquero en la región de Zacatlán, han demostrado mantener niveles de diversidad similares a los reportados en sitios con y sin perturbaciones frecuentes.

Por otro lado, el análisis de correspondencia canónica reveló que la mayor parte de la diversidad de escarabajos copronecrófagos está asociada a fragmentos de vegetación nativa y agricultura permanente; esto se debe probablemente a que la presencia de varias especies de la familia Scarabaeidae han mostrado estar estrechamente relacionadas con la cobertura arbórea (Halffter y Arellano, 2001; Lassau *et al.*, 2005; Rös *et al.*, 2012; Araujo *et al.*, 2005; Alignier y Aviron 2017). En este sentido, se ha encontrado que la distribución geográfica del grupo *Phanaeus* está principalmente determinada por la cobertura vegetal de bosques montanos (Lizardo, 2015); en tanto que los patrones de distribución de *Canthon humectus humectus* se relacionan más con condiciones heliófilas, aunque periféricamente pueden localizarse en bosques poco densos (Halffter *et al.*, 2015). Otro de los aspectos que es importante destacar es la riqueza del género *Onthophagus*, cuyas afinidades ecológicas derivan en un amplio rango distribución (Figuroa y Morón, 2013; Delgado *et al.*, 2013; Moctezuma, 2014;

Arellano y Castillo-Guevara, 2014); posiblemente por los hábitos más generalistas reportados para algunas especies, como *O. mexicanus* y *O. Chevrolati* (Zunino, 2003; Halffter *et al.*, 2008), así como la posible inferencia de su fisiología, en mecanismos de competencia interespecífica (Jankielsohn *et al.*, 2001). Esto podría explicar la presencia de *O. chevrolati* aunada a la presencia *Nicrophorus mexicanus* y *Pseudagolius coloradensis* en sitios con mayor perturbación, mostrando así una mayor relación hacia la agricultura de temporal, y *O. gibsoni* hacia condiciones de potrero.

Por lo tanto, una agricultura con menores impactos en el suelo y una mayor diversidad vegetal, como lo es el manejo agroecológico del agave pulquero, podría representar oportunidades de hábitat para varias especies de escarabajos copronecrófagos; que de aquellos sistemas con una cobertura forestal homogénea o de aquellos completamente expuestos a la erosión.

VIII. CONCLUSIONES

Los resultados indican que tanto el manejo agrícola de los sistemas de agave pulquero como los componentes de las unidades de paisaje dentro del área de estudio tienen un efecto diferencial sobre la diversidad y la abundancia de escarabajos copronecrófagos. La mayor diversidad y abundancia está asociada a sistemas de agave con manejo agroecológico mientras que los sistemas de agave inmersos en sitios con manejo forestal son los que presentan una diversidad y abundancia menor. Los elementos que conforman las unidades de paisajes y los requerimientos ecológicos de las especies son aspectos importantes para explicar la asociación de los escarabajos copronecrófagos a determinados sistemas de manejo. No obstante que el área de estudio presenta una dinámica intensiva en el manejo agrícola, los diferentes sistemas de agave pulquero son capaces de mantener niveles importantes de diversidad de escarabajos que son equiparables con sitios con características ambientales y de manejo similares en sitios biogeográficamente afines. La persistencia de los diferentes manejos en los sistemas de agave pulquero del área de estudio puede influir en el mantenimiento de la diversidad de especies de la región y promover el funcionamiento de los sistemas naturales a través de la continuidad de los diferentes servicios ambientales que brindan los escarabajos copronecrófagos.

IX. LITERATURA CITADA

- Alignier, A. and Aviron, S. 2017. Time-lagged response of carabid species richness and composition to past management practices and landscape context of semi-natural field margins. *Journal of Environmental Management*. 204: 282-290.
- Altieri, M. A. 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 74: 19-31.
- Alvarado, F., F. Escobar, D. R. Williams, V. Arroyo-Rodríguez y F. Escobar-Hernández. 2017. The role of livestock intensification and landscape structure in maintaining tropical biodiversity. *Journal Applied Ecology*. 55 (1): 185-194.
- Álvarez, D. M. del C. 2016. Conocimiento tradicional, producción y gestión del maguey pulquero en Puebla y Tlaxcala. Tesis de maestría. Colegio de Postgraduados. 104 pp.
- Araujo, L. S., A. Komonen and C. Lopes-Andrade. 2015. Influences of landscape structure on diversity of beetles associated with bracket fungi in Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation*. 191: 659-666.
- Arellano, L. and 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, J. L. and Halffter, G. 2008. Response of dung beetle assemblages to landscape structure in remnant natural and modified habitats in southern Mexico. *Insect Conservation and Diversity*. 1(4): 253-262.
- Arellano, L. y C. Castillo-Guevara. 2014. Efecto de los incendios forestales no controlados en el ensamble de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un bosque templado del centro de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. (85): 854-865.
- Arqueomex. 2014. El maguey. *Revista de Arqueología Mexicana*. Editorial Raíces. Instituto Nacional de Antropología e Historia. Edición Especial. 57: 8-90.
- Aviron, S., F. Burel, J. Baudry and N. Schermann. 2005. Carabid assemblages in agricultural landscapes: impacts of habitat features, landscape context at different spatial scales and farming intensity. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. (108): 205-217.
- Baños P. L. 2011. La heterogeneidad en paisajes agrícolas: Análisis de su influencia en la diversidad e interacciones biológicas de las comunidades de avispas y abejas nidificantes aéreas (Hymenoptera: Apoidea) como indicadores sensibles de la calidad del medio. Tesis para obtener el título de Doctor en Ciencias. Universidad de Salamanca. 282 pp.
- Barragán, F., Moreno, C. E., Escobar, F., Halffter, G., y Navarrete, D. 2011. Negative impacts of human land use on dung beetle functional diversity. *Plos One*. 6(3): 1-8.

- Barrios, R. J. (2017, Julio 31). Degustan 18 mil personas barbacoa y pulque en feria de Chignahuapan. El sol de Puebla. Consultado en <https://www.elsoldepuebla.com.mx/local/degustan-18-mil-personas-barbacoa-y-pulque-en-feria-de-chignahuapan-864928.html>
- Basedow, T. 1998. The species composition and frequency of spiders (Araneae) in fields of winter wheat grown under different conditions in Germany. *Journal of Applied Entomology*. 122: 585–590.
- Bengtsson, J., Ahnström, J., Weibull, A.C., 2005. The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *J. Appl. Ecol.* 42, 261–269
- Benton, T. G., Vickery, J. A., and Wilson, J. D. 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology and Evolution*. 18: 182-188.
- Bergman, K.-O., J. Askling, O. Ekberg, H. Ignell, H. Wahlman and P. Milberg. 2004. Landscape effects on butterfly assemblages in an agricultural region. *Echography*. (27): 619–628.
- Berr, E. C. and Karlen, D. L. 1993. Comparasion of alternative farming systems. Earthworm population density and species diversity. *American Journal of Alternative agricultura*. 8-21.
- Boege K. y D. Carmona. 2016. Interacciones entre múltiples especies. En Val, E. del y K. Boege, coords. *Ecología y evolución de las interacciones bióticas*. Fondo de Cultura Económica. Ediciones Científicas Universitarias. Segunda reimpresión. Universidad Nacional Autónoma de México. Impreso en México. 275 pp.
- Bengtsson, J., Ahnström, J., Weibull, A.C., 2005. The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *J. Appl. Ecol.* 42, 261–269
- Booij C. J. H. and J. Noorlander. 1992. Farming system and insect predators. *Agriculture Ecosystems & Environment* 40: 125–135.
- Brooks, D., J. Bater, H. Jones and P. A. Shah. 1995. Invertebrate and weed seed food-sources for birds in organic and conventional farming systems. BTO Report No. 154, BTO, Thetford.
- Brown, G. G., M.J. Swift, D. E. Bennack, S. Bunning, A. Montañez y L. Brussard. 2011. Manejo de la biodiversidad del suelo en los ecosistemas agrícolas. En Jarvis D.I., C. Padoch y H. D. Cooper, Eds. *Manejo de la biodiversidad en los ecosistemas agrícolas*. Biodiversity International. Impreso en Roma. 503 pp.
- Brown, R.W. 1999. Grass margins and earthworm activity in organic and integrated systems. *Aspects of Applied Biology*. (54): 207–210.
- Bruggisser, O. T., M. H. Schmidt-Entling and S. Bacher. Effects of vineyard management on biodiversity at three trophic levels. 2010. *Biological Conservation*. 143 (6): 1521-1528.
- Burgio, G. Sommaggio, D., Muzzi, E., Masetti, A., Marini, M., Puppi, G., and... Van Lenteren, J. 2015. The Influence of Vegetation and Landscape Structural Connectivity on Butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperiiidae), Carabids (Coleoptera: Carabidae), Syrphids (Diptera: Syrphidae), and Sawflies (Hymenoptera: Symphyta) in Northern Italy Farmland. *Environmental Entomology*. 44(5): 1299-1307.

- Chao, A., Ma, K. H., and Hsieh, T. C. (2016) iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online. Program and User's Guide published at http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/
- Chávez, L. R. y A. Rocha R. 2016. Poblaciones ecológicas, métodos de estudio. Universidad Autónoma de México. Primera edición. Impreso en México. 489 pp.
- Clark, M. S. 1999. Ground beetle abundance and community composition in conventional and organic tomato systems of California's Central Valley. *Applied Soil Ecology*. (11): 199–206.
- Clough, Y., A. Kruess, D. Kleijn and T. Tscharntke. 2005. Spider diversity in cereal fields: comparing factors at local, landscape and regional scales. *Journal of Biogeography*. (32): 2007–2014.
- Colwell, R. K. 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. Persistent <purl.oclc.org/estimates>, rather than making a secondary copy.
- Cruz, R. M. y D. Romero, S. 2016. La parasitosis gastrointestinal en el ganado bovino. Pp. 89-111. En: Huerta, C. C. y Cruz R. M. (compiladoras). 2016. *Hacia una Ganadería Sustentable y Amigable con la Biodiversidad. Estudio de Caso: Xico, Veracruz*. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz, México. 191 pp.
- De Concepción, E., M. Díaz, D. Kleijn, A. Báldi, P. Batáry, Y. Clough, C. Gabriel, F. Herzog, A. Holzschuh, E. Knop, E. J. P. Marshall, T. Tscharntke y J. Verhulst. 2012. Interactive effects of landscape context constrain the effectiveness of local agri-environmental management. *Journal of Applied Ecology*. (49):695-705.
- De Groot, R. S., M. A. Wilson and R. M. J. Boumans. 2002. A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecological Economics*. 41: 393-408.
- Delgado-Solano, J. M., Aragón, A. y Morón M. A. 2013. Capítulo 8. Región de Chignahuapan. Pp. 167-186. En: M. A. Morón, A. Aragón y H. Carrillo-Ruiz (Eds). *Fauna de escarabajos del estado de Puebla*. M. A. Morón, Coatepec, Veracruz, México.
- Dennis, P., R. J. Aspinnall and J. Gordon 2002. Spatial distribution of upland beetles in relation to landform, vegetation and grazing management. *Basic Applied Ecology*. (3): 183-193.
- Duflot, R., A. Ernoult, S. Aviron, L. Fahrig and F. Burel. 2017. Relative effects of landscape composition and configuration on multi-habitat gamma diversity in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. (241): 62-69.
- Dunning, J. B., Danielson B. J. and Pulliam H.R. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65: 169–175.
- Ekroos, J., M. Kuussaari, J. Tiainen, J. Heliölä, T. Seimola and J. Helenius. 2013. Correlations in species richness between taxa depend on habitat, scale and landscape context. *Ecological Indicators*. 34: 528-535.
- FAO. 2015. *Suelos y biodiversidad*. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura. 4 pp.
- Farina, A. 2011. *Ecología del paisaje*. Publicaciones Universidad de Alicante. España. 692 pp.

- Feber, R. E., J. Bell, P. J. Johnson, L. G. Firbank and D. W. Macdonald. 1998. The effects of organic farming on surface-active spider (Araneae) assemblages in wheat in southern England, UK. *Journal of Arachnology*. (26): 190–202.
- Feber, R. E., L. G. Firbank, P. J. Johnson and D. W. Macdonald. 1997. The effects of organic farming on pest and non-pest butterfly abundance. *Agriculture Ecosystems and Environment*. (64): 133–139.
- Flohre, A., C. Fischer, T. Aavik, J. Bengtsson, F. Berendse, R. Bommarco ... T. Tscharntke. 2011. Agricultural intensification and biodiversity partitioning in European landscapes comparing plants, carabids, and birds. *Ecological Applications* 21(5): 1772-1781.
- Fragoso C., P. Reyes-Castillo y P. Rojas. 2001. La importancia de la biota edáfica en México. *Acta Zoológica Mexicana*. (n. s.), 1:1-10.
- Gabriel, D. and T. Tscharntke. 2007. Insect pollinated plants benefit from organic farming. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. (118): 43-48.
- Gallé, R., P. Császár, T. Makra, N. Gallé-Szpisjak (...), P. Szilassi. 2018. Small-scale agricultural landscapes promote spider and ground beetle densities by offering suitable overwintering sites. *Landscape Ecology*. 12 pp.
- García, M. A. J. 2007. Los agaves de México. *Ciencias. Revista de la facultad de ciencias de la UNAM*. 87: 14-23.
- García, D. 2008. El concepto de escala y su importancia en el análisis de la escala espacial. 35-73 pp. En: Maestre, T. F., A. Escudero y A. Bonet (Eds). 2008. *Introducción al análisis espacial de datos en Ecología y Ciencias Ambientales: Métodos y aplicaciones*. Editorial DYKINSON S. L. Madrid, España. 849 pp.
- Gaxiola, A. y J. J. Armesto. 2016. Competencia. En Val, E. del y K. Boege (coords.). *Ecología y evolución de las interacciones bióticas*. Fondo de Cultura Económica. Ediciones Científicas Universitarias. Segunda reimpresión. Universidad Nacional Autónoma de México. Impreso en México. 275 pp.
- Gerhardt, R. A. 1997. A comparative analysis of the effects of organic and conventional farming systems on soil structure. *Biological. Agriculture & Horticulture* (14): 139–157.
- Gkissakis, V. D., D. Kollaros, P. Bàrberi, I. C. Livieratos and E. M. Kabourakis. 2015. Soil arthropod diversity in organic, integrated, and conventional olive orchards and different agroecological zones in Crete, Greece. *Agroecology and Sustainable Food Systems*. Vol.39 (3): 276-294.
- Gliessman S., R. 2002. *Agroecología: procesos ecológicos en agricultura sostenible*. Turrialba. Impreso en Costa Rica. 359 pp.
- Gluck, E. and S. Ingrisch. 1990. The effect of biodynamic and conventional agriculture management on Erigoninae and Lycosidae spiders. *Journal of Applied Entomology* (110): 136–148.
- Gurrutxaga, S. V. M. y P. J. Lozano V. 2008. *Ecología del paisaje. Un marco para el estudio integrado de la dinámica territorial y su incidencia en la vida silvestre*. *Estudios geográficos*. (265): 519-543.

- Guzmán-Mendoza, R., J. Calzontzi-Marín, M., D. Salas-Araiza y R. Martínez-Yáñez. 2016. La riqueza biológica de los insectos: análisis de su importancia multidimensional. *Acta Zoológica Mexicana*. 32(3): 370-379.
- Halffter, G. y Arellano. 2001. Variación de la diversidad en especies de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) como respuesta a la antropización de un paisaje tropical. En Navarrete-Heredia, J. L., H. E. Fierros-López y A. Burgos-Solorio (Eds.). *Tópicos sobre Coleoptera de México*. Universidad de Guadalajara. 35:53 pp.
- Halffter G. y C. Moreno. 2005. Significado biológico de las diversidades Alfa Beta y Gamma. 5-18 pp. En: Halffter, G., J. Soberon y P. Koleff (eds). *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografía Tercer Milenio, Vol. 4, SEA, CONABIO, Grupo DIVERSITAS & CONACYT, Zaragoza. IV + 242 pp.
- Halffter, G., J. R. Verdú, j. Márquez y C. E. Moreno. 2008. Biogeographical analysis of Scarabaeinae and Geotrupinae along a transect in Central Mexico (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Fragmenta entomologica*. 40 (2): 273-322.
- Halffter, G., L. E. Rivera-Cervantes y V. Halffter. 2015. Diversificación del grupo humectus del género *Canthon* (Coleoptera: Scarabaeidae) en el occidente de México. *Acta Zoológica Mexicana*- (31): 208-220.
- Hammer, O., Harper, D. A.T. and Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontología Electrónica* 4 (1): 9.
- Hendrickx, F., J.-P. Maelfait, W. Van Wingerden, O. Schweiger, M. Speelmans, S. Aviron, I. Augenstein, R. Billeter, D. Bailey, R. Bukacek, F. Burel, T. Diekötter, J. Dirksen, F. Herzog, J. Liira, M. Roubalova, V. Vandomme and R. Bugter. 2007. How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes: agricultural factors and arthropod biodiversity. *Journal of Applied Ecology*. (44): 340-351.
- Hernández, B., J. M. Maes, C. A. Harvey, S. Vílchez, A. Medina y D. Sánchez. 2003. Abundancia y diversidad de escarabajos coprófagos y mariposas diurnas en un paisaje ganadero en el departamento de Rivas, Nicaragua. *Agroforestería en las Américas* (10): 34-40.
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones and A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* (25): 1965-1978.
- Hole, D. G; A. J. Perkins; J. D. Wilson; I. H. Alexander; P. V. Grice and A. D. Evans. 2005. Does Organic farming benefit biodiversity? *Biological Conservation*. 122 (2005): 113-130.
- Hutton, S. A. and P. S Giller. 2003. The effects of the intensification of agriculture on northern temperate dung beetle communities. *Journal of Applied Ecology* 40, 994–1007.
- INAFED. 2015. Enciclopedia de los municipios y las delegaciones de México: Estado de Puebla. Consultado el 18 de noviembre de 2016. <http://www.inafed.gob.mx/work/enciclopedia/EMM21puebla/municipios/21208a.html>

- INEGI. 2009. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos: Zacatlán, Puebla. Consultado el 18 de noviembre de 2016. <http://www3.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/datos-geograficos/21/21208.pdf>
- INEGI. 2013. Carta de Uso de Suelo y Tipos de Vegetación. Serie V. 1:250,000, México.
- Jackson, L. E., L. Brussard., P. C. de Ruiter; P. Unai; C. Perrings and K. Bawa. 2013. Agrobiodiversity. En Levin, S. A. Encyclopedia of Biodiversity. Segunda edición. Volumen 1. Elsevier Inc. 126-135.
- Jacobsen, S. K., G. J. Morales, H. Sørensen, L. Sigsgaard. 2019. Organic cropping practice decreases pest abundance and positively influences predator-prey interactions. Agriculture, Ecosystems and Environment. Vol. (272): 1-9.
- Jankielsohn, A., C. H. Scholtz and S. VDM. Louw. 2001. Effect of habitat transformation on dung beetle assemblages: A comparison between a South African nature reserve and neighboring farms. Environmental Entomology. 30 (3): 474-483.
- Jarvis D.I., C. Padoch y H. D. Cooper (Eds.). 2011. Manejo de la biodiversidad en los ecosistemas agrícolas. Biodiversity International. Impreso en Roma. 503 pp.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. Oikos. 2006; (113): 363-375
- Kevan P. G. y V. A. Wojcik. 2011. Servicios de los polinizadores. En Jarvis D.I., C. Padoch y H. D. Cooper Eds. Manejo de la biodiversidad en los ecosistemas agrícolas. Biodiversity International. Impreso en Roma. 503 pp.
- Khumalo, S., P.W. Chirwa, B.H. Moyo and S. Syampungani. 2012. The status of agrobiodiversity management and conservation in major agroecosystems of southern Africa. Agriculture, Ecosystems and Environment. 157: 17-23.
- Kishbaugh, M. A., D. H. Yocom and D. H. Yocum. 2000. The Impact of Habitat Fragmentation on Arthropod Biodiversity: An Experimental Study. The American Biology Teacher. 62 (6): 414-420.
- Klingbeil, B., T. and M. R. Willing. 2009. Guild-specific responses of bats to landscape composition and configuration in fragmented Amazonian rainforest. Journal of Applied Ecology. (46): 203-213.
- Krauss, J., I. Steffan-Dewenter and T. Tscharntke. 2003. How does landscape context contribute to effects of habitat fragmentation on diversity and population density of butterflies? Journal of Biogeography. (30): 889-900.
- Kremen, C., N. M. Williams, M. A. Aizen, B. Gemmill-Herren, G. LeBuhn, R. Minckley, L. Packer, S. G. Potts, T. Roulston, I. Steffan-Dewenter, D. P. Vázquez, R. Winfree, L. Adams, E. E. Crone, S. S. Greenleaf, T. H. Keitt, A. M. Klein, J. Regetz and T. H. Ricketts. 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. Ecology Letters. 10: 299-214.
- Lassau, S. A., Hochuli, D. F., Cassis, G. and Reid, A. M., C. 2005. Effects of habitat complexity on forest beetle diversity: Do functional groups respond consistently? Diversity and Distributions. Vol. 11(1): 73-82.

- Lassey, K. R. 2008. Livestock methane emission and its perspective in the global methane cycle. *Australian Journal Experimental Agriculture*. 48 (2): 114-118.
- Lee, M. and Martin, J. 2017. Avian species and functional diversity in agricultural landscapes: Does landscape heterogeneity matter? *Plos ONE*. Vol. 12(1): 1-21.
- Levin, S. A. 2000. Fast and slow variables in ecosystems: Multiple scales and the maintenance of biodiversity. *Ecosystems*. (3): 498-506.
- Liebig, M. A. and J. W. Doran. 1999. Impact of organic production practices on soil quality indicators. *Journal of Environmental Quality*. (28): 1601–1609.
- Lizardo, B., V. 2015. Distribución potencial de Phanaeini (Coleoptera: Scarabaeinae) en México y su posible modificación por el cambio en el uso de suelo. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Lobo, J. M., F. Martín-Piera y C. M. Veiga. 1988. Las trampas pit-fall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeoidea (Col.). I. Características determinantes de su capacidad de captura. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 25:77-100.
- López-Collado, J., M. Cruz-Rosales, J. Vilaboa-Arroniz, I. Martínez-Morales y H. González-Hernández. 2017. Contribution of dung beetles to cattle productivity in the tropics: A stochastic-dynamic modeling approach. *Agricultural Systems*. (155): 78-87.
- López-Mejía, M., C. E. Moreno, I. Zuria, G. Sánchez-Rojas y A. Rojas-Martínez. 2017. Comparación de dos métodos para analizar la proporción de riqueza de especies entre comunidades: un ejemplo con murciélagos de selvas y hábitats modificados. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 88: 183-191.
- Lores A., A. Leyva y T. Tejeda. 2008. Evaluación espacial y temporal de la agrobiodiversidad en los sistemas campesinos de la comunidad “Zaragoza” en la abana. *Cultivos Tropicales*. Vol. 29 (1): 5-10.
- Márquez, L., L. E. 2009. Estudio del manejo de *Agave* sp. como elemento para la restauración de parcelas agrícolas abandonadas y la viabilidad social del esquema de restauración en el municipio de La Esperanza, Puebla. Tesis para obtener el grado de Maestro en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México. 172 pp.
- Moctezuma, J. V. P. 2014. Diversidad biológica y biogeografía de los escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeoidea y Silphidae) de dos montañas de la parte oriental del Sistema Volcánico Transversal, México. Tesis de maestría. Instituto de Ecología A.C. 156 pp.
- Moreby, S.J., Aebischer, N.J., Southway, S.E. y Sotherton, N.W. 1994. A comparison of the flora and arthropod fauna of organically and conventionally grown winter-wheat in southern England. *Annals of applied Biology*. (125): 13-27.
- Moreno, C. E., F. Barragán, E. pineda y N. P. Pavón. 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre las comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. (82): 1249-1261.

- Morón, M., Ratcliffe, B. y Deloya, C. 1997. Atlas de los escarabajos de México, Coleoptera: Lamellicornia, Vol. I. Familia Melolonthidae. CONABIO-SME.
- Morón, M. A. 2014. Los escarabajos lamellicornios como indicadores ecológicos y biogeográficos. Pp. 307-324. En: González- Zuarth, C. A., A. Vallarino, J. C. Pérez-Jiménez y A. M. Low-Pfeng (editores). Bioindicadores: guardianes de nuestro futuro ambiental. Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático (INECC)-Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR). México.
- Museo Nacional de Culturas Populares (1988). El maguey: "árbol de las maravillas". Gobierno del estado de Hidalgo. México. 179 pp.
- Narváez, S. A. U., T. Martínez S. y M. A Jiménez, V. 2016. El cultivo de maguey pulquero: opción para el desarrollo de comunidades rurales del altiplano mexicano. Revista de Geografía Agrícola. 56: 33-44.
- Narváez-Suárez, A. U., Jiménez-Velázquez, M. A., Martínez-Saldaña, T., y Cruz-Galindo, B. 2016. Maguey pulquero (*Agave salmiana* Otto ex Salm-Dyck): Opción para desarrollo. Agroproductividad. 9(10): 56-62
- Navarrete G. A. 2009. Diversidades α , β y γ de escarabajos copro-necrófagos (Coleoptera: Scarabaeoidea) en un paisaje de selva siempre verde en Chiapas, México. Tesis para obtener el grado de Doctor en Ciencias en Ecología y Manejo de Recursos Naturales. Instituto de Ecología A. C. 152 pp.
- Nichols, E., T. Larsen, S. Spector, A. L. Davis, F. Escobar, M. Favila. 2007. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation*. (137): 1-19.
- Niemelä, J. 2001. Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) and habitat fragmentation: A review. *European Journal Entomology*. 98(2): 127-132.
- Percino-Figueroa, S. M. y Morón, M. A. 2013. Capítulo 9. Región de Zacatlán. Pp. 187-204. En: M. A. Morón, A. Aragón y H. Carrillo-Ruiz (Eds). Fauna de escarabajos del estado de Puebla. M. A. Morón, Coatepec, Veracruz, México.
- Perfecto, I. and J. Vandermeer. 2008. Biodiversity conservation in tropical agroecosystems: a new conservation paradigm. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 1134: 173-200.
- Peterson, G. D., A. Craig R. and C. Holling, S. 1998. Ecological Resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems*. 1: 6-18.
- Pfiffner, L. and H. Luka. 2003. Effects of low-input farming systems on carabids and epigeal spiders a paired farm approach. *Basic and Applied Ecology*. (4): 117–
- Pineda, E. y G. Halffter. 2005. Relaciones entre la fragmentación del bosque de niebla y la diversidad de ranas en un paisaje de montaña de México. 165-176 pp. En: Halffter, G., J. Soberon y P. Koleff (eds). Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma. Monografía Tercer Milenio, Vol. 4, SEA, CONABIO, Grupo DIVERSITAS & CONACYT, Zaragoza. IV + 242 pp.

- Pineda, E., G. Halffter, C. E. Moreno y F. Escobar. 2005. Transformación del bosque de niebla en agroecosistemas cafetaleros: cambios en las diversidades alfa y beta de tres grupos faunísticos. 177-190 pp. En: Halffter, G., J. Soberon y P. Koleff (eds). Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma. Monografía Tercer Milenio, Vol. 4, SEA, CONABIO, Grupo DIVERSITAS & CONACYT, Zaragoza. IV + 242 pp.
- Popov, V., E. Kostadinova, E. Rancheva and C. Yancheva. 2017. Causal relationship between biodiversity of insect population and agro-management in organic and conventional Apple. Springer Nature.
- Puig-Montserrat, X., Stefanescu, C., Torre, I., Palet, J., Fábregas E., Dantart, J., Arrizabalaga, A., and Flaquer, C. 2017. Effects of organic and conventional crop management on vineyard biodiversity. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 24319-26.
- Robinson, G.R., R. D. Holt, M. S. Gaines, S. P. Hamburg (...), E. A. Marlinko. 1992. Diverse and contrasting effects of habitat fragmentation. *Science*. (257): 524-526.
- Rös, M., F. Escobar and G. Halffter. 2012. How dung beetles respond to a human-modified varied landscape in Mexican cloud forest: a study of biodiversity integrating ecological and biogeographical perspectives. *Diversity and Distributions*. (18): 377-384.
- Roxburgh, S. H., K. Shea and J. B. Wilson. 2004. The intermediate disturbance hypothesis: Patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology* 85(2): 359-371.
- Sans, F. X. 2007. La diversidad de los agroecosistemas. *Ecosistemas*. Vol. 16 (1): 44-79.
- Schmidt, M.H., Roschewitz, I., Thies, C. and Tschardtke, T. 2005. Differential effects of landscape and management on diversity and density of ground-dwelling farmland spiders. *Journal Applied Ecology*. (42): 281-287.
- Secretaría de Convenio sobre la Diversidad Biológica. 2008. La biodiversidad y la agricultura: salvaguardando la biodiversidad y asegurando alimentación para el mundo. Montreal. 56 pp.
- Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera. 2018. Maguey pulquero: el estado de Hidalgo destacó en 2017 con 69.6% de la producción nacional. Consultado el 15 de mayo de 2018. <https://www.gob.mx/siap/articulos/maguey-pulquero>
- Steffan-Dewenter and Tschardtke, T. 2000. Butterfly community structure in fragmented habitats. *Ecology Letters*. (3): 449-456.
- Suárez, L., M. T. y S. Ibáñez-Bernal. 2016. Las moscas en los sistemas ganaderos. Pp. 113-133. En: Huerta, C. C. y Cruz R. M. (compiladoras). 2016. *Hacia una Ganadería Sustentable y Amigable con la Biodiversidad. Estudio de Caso: Xico, Veracruz*. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz, México. 191 pp.
- Thies, C., Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. 2003: Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos* 101: 18-25.

- Thomas, S.R., Noordhuis, R., Holanda, J.M., Goulson, D., 2002. Botanical diversity of the beetle banks effects of age and comparison with conventional arable field margins in southern UK. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. (93): 403-412.
- Thrupp, L. A. 2000. Linking agricultural biodiversity and food security: the valuable role of agrobiodiversity for sustainable agriculture. *International affairs*. Vol. 76 (2): 265-281.
- Tscharntke, T., A. M. Klein, A. Kruess, I. Steffan-Dewenter and C. Thies. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity- ecosystem service management. *Ecology Letters*. 8: 857-874.
- Tscharntke, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A. and Thies, C. 2002. Characteristics of insect populations on habitat fragments – a mini review. *Ecology Restoration*. 17, 229–239.
- Usher, M. B., J. Field and S. Bedford. 1993. Biogeography and diversity of ground-dwelling arthropods in farm woodlands. *Biodiversity Letters*. (1): 54-62.
- Val, E. del y K. Boege, coords. 2016. *Ecología y evolución de las interacciones bióticas*. Fondo de Cultura Económica. Ediciones Científicas Universitarias. Segunda reimpresión. Universidad Nacional Autónoma de México. Impreso en México. 275 pp.
- Valdés, A. 2011. Modelos de paisaje y análisis de fragmentación: de la biogeografía de islas a la aproximación de paisaje continuo. *Ecosistemas* 20(2-3):11-20.
- Vela, E. 2014. El maguey. *Arqueología Mexicana*. Editorial Raíces. Instituto Nacional de Antropología e Historia. Edición Especial. 57: 8-90.
- Waldhardt, R. 2003. Biodiversity and landscape: Summary, conclusions and perspectives. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 98: 305-309.
- Weibull, A. C. and Ö. Östman. 2003. Species composition in agroecosystems: The effect of landscape, habitat, and farm management. *Basic and Applied Ecology*. (4): 349-361.
- Weibull, A. C., O. Östman and A. Granqvist. 2003. Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management. *Biodiversity and Conservation*. 12: 1335-1355.
- Zunino, M. 2003. Tribu Onthophagini. 66-74 pp. En Morón, M. A (editor). *Atlas de los escarabajos de México. Coleoptera: Lamellicornia. Volumen II, familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae, y Lucanidae*.