

Diversidad de coleópteros atraídos por carroña y estiércol en una región ganadera de Tlacuiloteppec, Puebla, México

G. Islas–Hernández, A. P. Martínez–Falcón,
I. J. Ortega–Martínez, S. Martínez–Hernández,
A. Ramírez–Hernández

Islas–Hernández, G., Martínez–Falcón, A. P., Ortega–Martínez, I. J., Martínez–Hernández, S., Ramírez–Hernández, A., 2023. Diversidad de coleópteros atraídos por carroña y estiércol en una región ganadera de Tlacuiloteppec, Puebla, México. *Arxius de Miscel·lània Zoològica*, 21: 289–301. DOI: <https://doi.org/10.32800/amz.2023.21.0289>

Abstract

Diversity of beetles attracted by carrion and manure in a livestock region of Tlacuiloteppec, Puebla, Mexico. Considering the importance of knowing the diversity of coprophagous and necrophagous Coleoptera in the biogeographic province of the Sierra Madre Oriental we conducted the present research in the municipality of Tlacuiloteppec, Puebla. We selected a pasture adjacent to a native forest area to compare species diversity. Six baited pit–fall traps were placed for each habitat for eight months (from July 2018 to March 2019). Two types of bait were used to attract beetles; squid in a state of decomposition to attract necrophagous insects and cow manure to attract coprophagous species. Although we recorded more individuals in the forest habitat, we did not detect differences in species richness or diversity. However, we found differences between them regarding species turnover. Ecological networks showed a nested pattern in forest and a not nested pattern in pastureland. This finding suggests that species in a forest habitat use the resources in many ways. It is necessary to study more localities to understand the distribution of copro–necrophagous Coleoptera for the whole region.

Key words: Coleoptera, Hill's numbers, Baits, Sierra Madre Oriental

Resumen

Diversidad de coleópteros atraídos por carroña y estiércol en una región ganadera de Tlacuiloteppec, Puebla, México. Considerando la importancia de conocer la diversidad de coleópteros coprófagos y necrófagos de la provincia biogeográfica de la Sierra Madre Oriental, se realizó la presente investigación en el municipio de Tlacuiloteppec, Puebla. Se seleccionó un área que comprendiera una zona de cría y pasto (potrero) dedicada al pastoreo, adyacente a una zona de bosque conservado, con la finalidad de comparar la diversidad de especies entre tipos de hábitat. Se colocaron seis trampas cebadas de tipo caída en cada hábitat durante un periodo de ocho meses (de julio de 2018 a marzo de 2019). Se utilizaron dos tipos de cebo: calamar en estado de descomposición para atraer coleópteros necrófagos y estiércol de vaca para atraer coleópteros coprófagos. No hubo

diferencias en la riqueza de especies ni en la diversidad ecológica, pero sí un recambio de especies entre tipos de hábitat. Se detectó un patrón anidado en el bosque y un patrón no anidado en la zona de potrero, lo que indica una mayor variedad en el uso de recursos de las especies que se encuentran en el bosque. Es necesario estudiar más localidades para comprender la distribución de los coleópteros copronecrófagos en toda la provincia biogeográfica de la Sierra Madre Oriental.

Palabras clave: Coleoptera, Números de Hill, Cebos, Sierra Madre Oriental

Resum

Diversitat de coleòpters atrets per carronya i fems en una regió ramadera de Tlacuilotepec, Puebla, Mèxic. Considerant la importància de conèixer la diversitat de coleòpters copròfags i necròfags de la província biogeogràfica de la Sierra Madre Oriental, es va portar a terme aquesta recerca al municipi de Tlacuilotepec, Puebla. Es va seleccionar una àrea que compringués una zona de cria i pastura de bestiar, adjacent a una zona de bosc conservat, amb la finalitat de comparar la diversitat d'espècies entre tipus d'hàbitat. Es van col·locar sis paranys de caiguda en cada hàbitat durant un període de vuit mesos (de juliol de 2018 a març de 2019). Es van utilitzar dues classes d'esquer: calamars en estat de descomposició per atreure coleòpters necròfags i fems de vaca per atreure coleòpters copròfags. No hi va haver diferències quant a la riquesa d'espècies ni a la diversitat ecològica, però sí un recanvi d'espècies entre els tipus d'hàbitat. Es va detectar un patró nidificat al bosc i un de no nidificat a la zona de cria i pastura de bestiar, la qual cosa indica més varietat en l'ús de recursos de les espècies que es troben al bosc. Cal estudiar més localitats per comprendre la distribució dels coleòpters copronecròfags en tota la província biogeogràfica de la Sierra Madre Oriental.

Paraules clau: Coleoptera, Nombres de Hill, Esquers, Sierra Madre Oriental

Received: 26/07/2023; Conditional acceptance: 07/11/2023; Final acceptance: 21/11/2023

Ana Paola Martínez–Falcón, Gerardo Islas–Hernández, Sylvia Martínez–Hernández, Área Académica de Biología, Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Carretera Pachuca–Tulancingo s/n, Mineral de la Reforma, Hidalgo.– Ilse J. Ortega–Martínez, Red de Ecoetología, Instituto de Ecología, A. C. Carretera antigua a Coatepec 351, El Haya, Xalapa 91070 Veracruz, México.– Alfredo Ramírez–Hernández, CONAHCYT–IPICYT/División de Ciencias Ambientales. Camino a la Presa de San José 2055, Col. Lomas, 4a. Sección, San Luis Potosí, SLP, C. P. 78216, México.

Corresponding author: Ana Paola Martínez–Falcón. E–mail: apmartinez@cieco.unam.mx

ORCID ID: A. P. Martínez–Falcón: 0000-0003-3307-3989; I. J. Ortega–Martínez: 0000-0002-2738-3596; A. Ramírez–Hernández: 0000-0002-7261-7443; S. Martínez–Hernández: 0000-0002-3313-4318

Introducció

En la última dècada se han convertit extensions de bosc en zones de ús ganader. Este procés de transformació converte zones boscoses amb vegetació nativa en zones obertes de pastizal amb menor proporció de dosel arbore i nombre d'espècies vegetals (Ospina *et al.*, 2012). Se ha documentat asimismo que estos llocs transformats presenten erosió del sòl i compactació (Herrero *et al.*, 2013).

Dintre de les zones ganaderas, els escarabajs coprófags (Coleoptera, Scarabaeidae) desempeñen un paper important en el procesament del estiercol procedent de los diferents tipus de ganad i, aunque no son el únic grup d'invertebrats implicat en este procés, han sigut uno de los taxons més estudiats. Los escarabajs coprófags utilitzen el estiercol para la oviposició o como alimento para sus larvas y, dependiendo de su conducta de manipulación del estiercol, se clasifican en rodadores (telecópidos), cavadores (paracópidos) y residentes (endocópidos) (Hanski y Cambefort, 1991). Los rodadores son aquellos que elaboran bolas de estiercol y las alejan de donde se formaron inicialmente para enterrarlas posteriormente. Los cavadores realizan galerías subterráneas para enterrar parte del estiercol en el mismo sitio donde fue depositado. Los residentes se alimentan del estiercol y se reproducen sin desplazarse del material depositado (Halffter y Edmonds, 1982; Hanski y Cambefort, 1991). Los escarabajs coprófags ejercen un papel importante en funciones del ecosistema tales como dispersión de semillas, aireación del sòl, ciclos de nutrientes y mineralización del sòl, entre otros (Nichols *et al.*, 2007). Además, han mostrado responder rápidamente a cambios de uso de sòl derivados de las actividades humanas, por lo que han sido utilizados como indicadores de la calidad del hábitat (Favila y Halffter, 1997; Nichols *et al.*, 2007; Nichols y Gardner, 2011). Por otra parte, los escarabajs necrófagos (también denominados carroñeros) se alimentan de animales muertos en diferentes grados de descomposición (Morón y Valenzuela–González, 1993). Algunos entierran pequeños mamíferos muertos para posteriormente ovipositar en el cuerpo del animal, mientras que otros solo ovipositan sobre el animal muerto para que, una vez emergidas las larvas, estas se alimenten del cadáver. Los principales representantes de coleópteros necrófagos pertenecen a las familias Silphidae, Trogidae y Scarabaeidae, siendo especies del género *Nicrophorus* las más especializadas en degradar los restos orgánicos de origen animal. Sus integrantes poseen órganos terminales en los palpos para detectar cadáveres a grandes distancias y generalmente tienen hábitos nocturnos. Si bien la mayoría de las especies exhiben un gremio principal (p. e., coprófago), es posible que algunas se alimenten de recursos alternativos como carroña, hongos o materia vegetal en descomposición y que sus larvas se desarrollen en nidos dispuestos por los escarabajs adultos en estiercol, restos de animales muertos o materia vegetal fermentada. Las diferentes señales volátiles que emiten estos recursos definen grupos de especies copronecrófagas (Chamorro *et al.*, 2019; Sánchez–Hernández *et al.*, 2019).

La región de Tlacuilotepec, Puebla, pertenece a la Sierra Madre Oriental y es rica en biodiversidad debido a sus características geográficas y a sus diferentes tipos de vegetación, como selva perennifolia y fragmentos de bosque mesófilo de montaña que están asociados a vegetación secundaria arborea y zonas de pastizal para uso ganadero principalmente vacuno (INAFED, 2010). Si bien contamos con la obra de Morón *et al.* (2013) que recopila registros de especies de escarabajs del estado de Puebla, la información disponible resulta insuficiente y más aún para esta región en la que existen pocos estudios ecológicos y faunísticos, así como inventarios relacionados con el orden Coleoptera. Este trabajo documenta la diversidad de coleópteros copronecrófagos de la región de Tlacuilotepec en áreas de vegetación nativa y áreas transformadas por el cambio de uso de sòl a zonas aledañas ganaderas desprovistas de árboles y convertidas en pastizales. Se evalúan los cambios en patrones como riqueza, abundancia y composición (diversidades α y β ecológica).

Asimismo, se considera el uso de redes ecológicas para conocer los cambios de uso de sòl en las interacciones entre especies de escarabajs y la forma en la que estas usan

sus recursos (fuente de alimento). Es ejemplo de ello el trabajo de Ramírez–Hernández *et al.* (2019) en el que se estudian los coleópteros saproxílicos asociados a varias especies de árboles en descomposición, encontrando estructuras anidadas (más especies generalistas que especialistas) de acuerdo con el tipo de árbol y la etapa de descomposición de la madera. Otro ejemplo es el de Rosano–Hinojosa *et al.* (2019), en el que encuentran estructuras anidadas entre especies de coleópteros y especies de cactáceas en proceso de descomposición. Por lo tanto, los objetivos del trabajo son: (1) comparar la diversidad α y β de coleópteros copronecrófagos entre una zona ganadera y una zona de bosque nativo de la región de Tlacuilotepec, Puebla, y (2) describir el uso de recursos entre coleópteros copronecrófagos y el tipo de alimento por el que son atraídos tanto en zona ganadera como en zona de bosque mediante el uso de redes ecológicas. Derivado de lo anterior, nos planteamos las siguientes predicciones: la riqueza y diversidad ecológica será mayor en el bosque nativo que en la zona ganadera y habrá alta disimilitud entre ambas. De acuerdo con el uso de recursos, en el ambiente de bosque nativo se encontrarán especies núcleo necrófagas y en la zona ganadera especies exclusivamente estercoleras. Asimismo, existirá una estructura anidada en el bosque y una estructura no anidada en la zona ganadera debido a que las especies estarán organizadas en generalistas y especialistas en el uso de recursos en la zona de bosque nativo, mientras que en la zona ganadera, al ser un ecosistema alterado, no habrá un arreglo en el uso de recursos por las especies.

Material y métodos

Área de estudio

El trabajo se realizó en el municipio de Tlacuilotepec (20° 22' 06" y 20° 26' 18" N y 97° 7' 00" y 97° 53' 06" W), en el estado de Puebla, México, perteneciente a la provincia fisiográfica de la Sierra Madre Oriental, subprovincia Carso Huasteco meridional perteneciente a la región Sierra Norte de Puebla (INEGI, 2004). El clima es semicálido y húmedo con lluvias todo el año (97%), la temperatura oscila entre 16–24 °C con una precipitación entre 2.400–2.600 mm (INAFED, 2010). El área de bosque nativo seleccionado pertenece a los remanentes de bosque mesófilo de montaña, que está constantemente cubierto por neblina (Gual–Díaz y Rendón–Correa, 2014). En el área de cría y pasto (potrero) adjunta al bosque existe exclusivamente ganado bovino para venta de carne. Es un área desprovista de árboles. La zona presenta de 20 a 30 cabezas de ganado de tipo cebú *Bos primigenius* y charolais *Bos primigenius taurus*. La zona fue transformada en potrero desde los años noventa (Islas–Franco, comunicación personal).

Diseño del muestreo

Se seleccionó una zona de potrero (20.335536 N, –98.074472 O) y otra de bosque mesófilo de montaña, en adelante referida como bosque (20.335936 N, –98.073683 O). En cada sitio se establecieron dos transectos con tres trampas de caída separadas cada 50 m entre sí para garantizar la independencia entre muestras (Larsen y Forsyth, 2005), sumando un total de 12 trampas de caída (potrero: 6 trampas; bosque: 6 trampas). Se utilizaron dos tipos de cebo para las trampas de caída (calamar en estado de descomposición y estiércol de bovino) con la finalidad de atraer a los coleópteros de hábito necrófago y coprófago (Caballero y León–Cortés, 2012). En ambos casos se colocó la misma cantidad de cebo (aproximadamente, entre 100 y 200 g, respectivamente) por un periodo de ocho meses (julio, septiembre, octubre y diciembre de 2018 y marzo de 2019).

Las trampas consistieron de un recipiente de plástico (19 cm de diámetro x 9 cm de alto) y se enterraron a nivel del suelo. En su interior se adicionó etilenglicol diluido en agua al 10% (aproximadamente 250 ml). Las trampas se mantuvieron activas por un lapso de

24 horas a fin de capturar la mayor cantidad de ejemplares y para que los cebos no se deshidrataran perdiendo su efectividad. Los especímenes recolectados fueron preservados en alcohol etílico al 70 %. Las muestras se llevaron al Centro de Investigaciones Biológicas (CIB) de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (UAEH) para su identificación taxonómica. La determinación se realizó de manera comparativa con ejemplares de la colección entomológica del Laboratorio de Comunidades de la UAEH, con ayuda de expertos para su identificación y revisión (ver agradecimientos). Los especímenes se identificaron a nivel de familia y algunos de especie y morfoespecie.

Análisis de datos

Para analizar la completitud del inventario con respecto al hábitat (potrero y bosque) se empleó el estimador *bootstrap* en el programa EstimateS v.9.0.1 (Colwell, 2013). Para comparar la riqueza de especies se utilizaron los números de Hill, donde 0D es la riqueza de especies, ya que es un estimador que no está influido por la abundancia de las especies. Además, se utilizó el valor de 1D que representa la riqueza y abundancia de las especies y asume que todas tienen la misma importancia en la comunidad (Jost, 2006). Los valores de ambos estimadores se compararon usando los intervalos de confianza (IC) al 95 %, donde la ausencia en el solapamiento de los I.C. indica que hay diferencias significativas entre sitios (p.ej., potrero vs. bosque). Los valores de diversidad se calcularon en el programa iNEXT (Chao and Hsieh, 2016). Se realizaron gráficas de rango–abundancia para mostrar la importancia numérica de cada especie dentro del potrero, así como en el bosque, transformando a logaritmo natural el número de individuos (Magurran, 2004).

Para estimar los cambios en la composición de las especies entre ambos sitios estudiados se realizó un análisis de similitud empleando el índice de Bray–Curtis, considerando las abundancias. Para los resultados basados en muestras y contrastados por tipo de hábitat se empleó un análisis permutacional de varianza (PERMANOVA) usando 999 permutaciones de residuales con un modelo reducido. Esto se realizó en el programa PRIMER v7 (Clarke y Gorley, 2015).

La diversidad β se calculó con base en el método de Baselga (2010), que descompone la disimilitud total (β_{cc}) en dos componentes: anidamiento (β_{rich}) y recambio (β_3). El primer componente sucede cuando los ensamblajes más pequeños (menor riqueza de especies) son subconjuntos de los ensamblajes más grandes (mayor riqueza de especies); por su parte, el segundo componente es un proceso donde unas especies reemplazan a otras generando ensamblajes con especies nuevas. El cálculo del método de Baselga (2010) se llevó a cabo en el programa R (R Development Core Team, 2015). Adicionalmente, se realizó un diagrama de Venn para representar las especies compartidas y únicas entre tipos de hábitat.

Se construyeron redes de interacciones entre las especies de coleópteros y los tipos de cebo usados en cada sitio de estudio (potrero vs. bosque). Se calculó el anidamiento cuantitativo mediante el programa WNODF (Almeida–Neto y Ulrich, 2011). Los valores de anidamiento varían desde 0 (baja proporción de anidamiento) hasta 100 (anidamiento perfecto). Para explorar la posibilidad de encontrar una estructura modular se analizó cada red mediante el índice de modularidad, que varía de 0 (ausencia de grupos) a 1 (presenta grupos separados), basado en el algoritmo de Newman empleando el software Modular (Marquitti *et al.*, 2014). Adicionalmente, se calcularon las especies núcleo (especies con mayor número de conexiones en la red) y periféricas (especies con menor número de conexiones en la red). Se consideran especies núcleo cuando presentan valores $G_c \geq 1$, mientras que los valores $G_c < 1$ corresponden a especies periféricas. Este análisis se realizó mediante la metodología propuesta por Dáttilo *et al.* (2013). Las topologías de las redes y el análisis categórico de las especies (núcleo vs. periferia) se calcularon en el programa R (R Development Core Team, 2015), usando *bipartite* (Dormann *et al.*, 2009).

Tabla 1. Lista de especies de coleópteros capturados por hábitat en la región de Tlacuilotepec, estado de Puebla, México.

Table 1. List of coprophagous and necrophagous beetle species captured by habitat type at Tlacuilotepec, in the State of Puebla, Mexico.

Familia	Subfamilia	Morfoespecie	Clave	Bosque	Potrero	Total
Hydrophilidae	Sphaeridiinae	Sphaeridiinae sp.	Sp_sp	2	0	2
Leiodidae	Cholevinae	Ptomaphagus sp.	Pt_sp	13	0	13
		Scarabaeinae	<i>Copris lugubris</i> Boheman, 1858	Co_lu	1	7
		<i>Deltochilum lobipes</i> Bates, 1887	De_lo	10	1	11
		<i>Dichotomius satanas</i> (Harold, 1867)	Di_sa	0	1	1
		<i>Dichotomius colonicus</i> (Say, 1835)	Di_co	0	5	5
		<i>Onthophagus longimanus</i> Bates, 1887	On_lo	1	0	1
		<i>Phanaeus sallei</i> Harold, 1863	Ph_sa	0	1	1
Silphidae	Nicrophorinae	<i>Nicrophorus olidus</i> (Matthews, 1887)	Ni_ol	6	0	6
	Silphinae	<i>Oxelytrum discicolle</i> (Brullé, 1836)	Ox_di	2	0	2
Staphylinidae	Aleocharinae	Aleocharinae sp. 1	Al_sp.1	2	2	4
		Aleocharinae sp. 2	Al_sp.2	2	0	2
		Aleocharinae sp. 3	Al_sp.3	2	1	3
		Aleocharinae sp. 4	Al_sp.4	1	0	1
		Aleocharinae sp. 5	Al_sp.5	1	0	1
	Oxytelinae	Anotylus sp.	An_sp.	1	0	1
	Staphylininae	<i>Belonuchus bidens</i> Sharp, 1885	Be_bi	0	1	1
		<i>Belonuchus colon</i> (Sharp, 1885)	Be_co	2	0	2
		Belonuchus sp.	Be_sp.	1	0	1
		Philonthus sp.	Ph_sp	1	0	1
Total				48	19	67

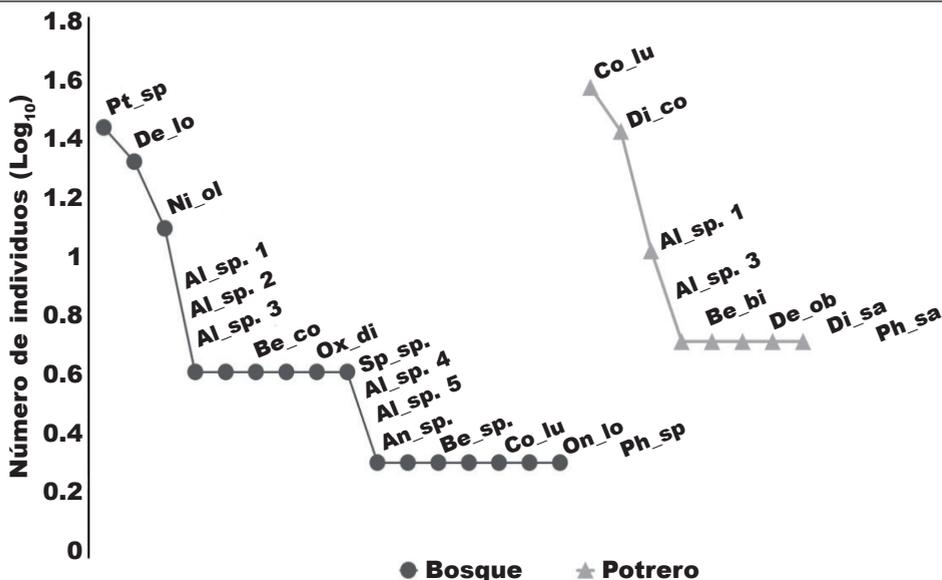


Fig. 1. Curvas de rango–abundancia por hábitat estudiado. (Las claves de las especies se muestran en la tabla 1).

Fig. 1. Rank–abundance curves by studied habitat. (Species keys are shown in table 1).

Resultados

Se recolectaron un total de 67 individuos pertenecientes a 15 especies y 5 morfoespecies (tabla 1), integrantes de las familias: Hydrophilidae, Leiodidae, Scarabaeidae, Silphidae y Staphylinidae, siendo esta última la que registró mayor número de especies y morfoespecies ($n = 10$). La familia Scarabaeidae registró el segundo lugar de importancia en riqueza de especies, con seis especies identificadas. Por tipo de hábitat, se registraron 48 individuos en el bosque nativo, con 16 especies, mientras que en el potrero se registraron 19 individuos, con ocho especies.

La completitud del inventario fue del 84% para los dos sitios estudiados usando *bootstrap*. No se apreciaron diferencias significativas en la riqueza de especies entre bosque (${}^{\circ}D = 16$, $IC = 4.18$) y el potrero (${}^{\circ}D = 8$, $IC = 2.88$) debido a que los intervalos de confianza se solapan; no obstante, el bosque tuvo el doble de especies que el potrero. La misma tendencia se aprecia con diversidad ecológica (${}^1D_{bosque} = 9.36$, $IC = 2.35$ y ${}^1D_{potrero} = 5.64$, $IC = 2.45$). El gráfico de rango–abundancia muestra que la especie con mayor importancia numérica en el bosque es *Ptomaphagus* sp. (Pt_sp), seguida de *Deltochilum lobipes* Bates, 1887 (De_lo) y *Nicrophorus olidus* (Matthews, 1887) (Ni_ol), mientras que en el potrero la especie dominante fue *Copris lugubris* Boheman, 1858 (Co_lu), seguida de *Dichotomius colonicus* (Say, 1835) (Di_col) (fig. 1).

El análisis de varianza permutacional (PERMANOVA) mostró diferencias significativas en la composición de las especies entre potrero y bosque ($F_{pseud} = 2.24$, $gl = 1$, $P = 0.02$). Las diferencias se aprecian claramente en el gráfico MDS (fig. 2A). De acuerdo con el diagrama de Venn, se detectaron cuatro especies de coleópteros que comparten el hábitat,

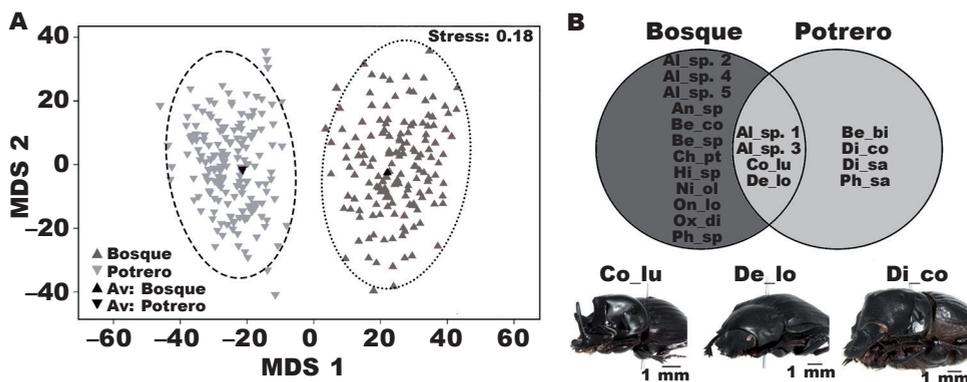


Fig. 2. A, MDS que muestra la composición de especies en ambos tipos de hábitat. B, diagrama de Venn mostrando las especies compartidas y exclusivas entre bosque y potrero. Imágenes de especies de escarabeidos presentes en el potrero: *Copris lugubris* Boheman, 1858, *Deltochilum lobipes* Bates, 1887 y *Dichotomius colonicus* (Say, 1835). (Para las abreviaturas para las especies, véase la tabla 1).

Fig. 2. A, MDS showing species composition in the two habitat types. B, Venn diagram showing shared and exclusive species between forest and pastureland. Images of species of scarabaeids present in pastureland: *Copris lugubris* Boheman, 1858, *Deltochilum lobipes* Bates, 1887 and *Dichotomius colonicus* (Say, 1835). (For abbreviations of species see table 1).

12 especies exclusivas de bosque y cuatro especies exclusivas de potrero (fig. 2B). Se detectó una alta disimilitud (diversidad β) entre las especies de potrero y bosque (80%). Al descomponer este valor, se encontró que el 40% corresponde a recambio y el 40% restante a anidamiento, por lo que los dos procesos influyen en el cambio de especies entre ambos ecosistemas.

En cuanto al uso de recursos por parte de los coleópteros, las redes cuantitativas mostraron una estructura anidada en el bosque ($WNODF = 10.35$, $P = 0.02$), mientras que en el potrero la estructura no fue anidada ($WNODF = 1.31$, $P = 0.06$). En ninguno de los dos sitios se presentaron patrones modulares ($M_{bosque} = 6$, $P = 0.41$; $M_{potrero} = 5$, $P = 0.12$). Se encontró a *D. lobipes* ($Gc = 2.7$) y *Ptomaphagus* sp. ($Gc = 1.9$) como especies núcleo del bosque. Por otra parte, en el potrero la especie núcleo fue *C. lugubris* ($Gc = 2.4$). La posición de las especies núcleo dentro de cada red (bosque vs. potrero), se muestra en la figura 3.

Discusión

Contrariamente a la hipótesis inicial, los resultados ponen de manifiesto que no hay diferencias significativas en términos de riqueza de especies (0D) y diversidad ecológica (1D) entre el bosque nativo y la zona ganadera. Las principales diferencias se observaron en la abundancia y la composición de especies. En este sentido, las curvas de rango de abundancia mostraron un patrón de conjunto con pocas especies dominantes, con una tendencia de muchas especies con poca abundancia, un resultado similar al reportado por Deloya *et al.* (2007) para el bosque mesófilo de montaña de la zona centro del estado de Veracruz, México.

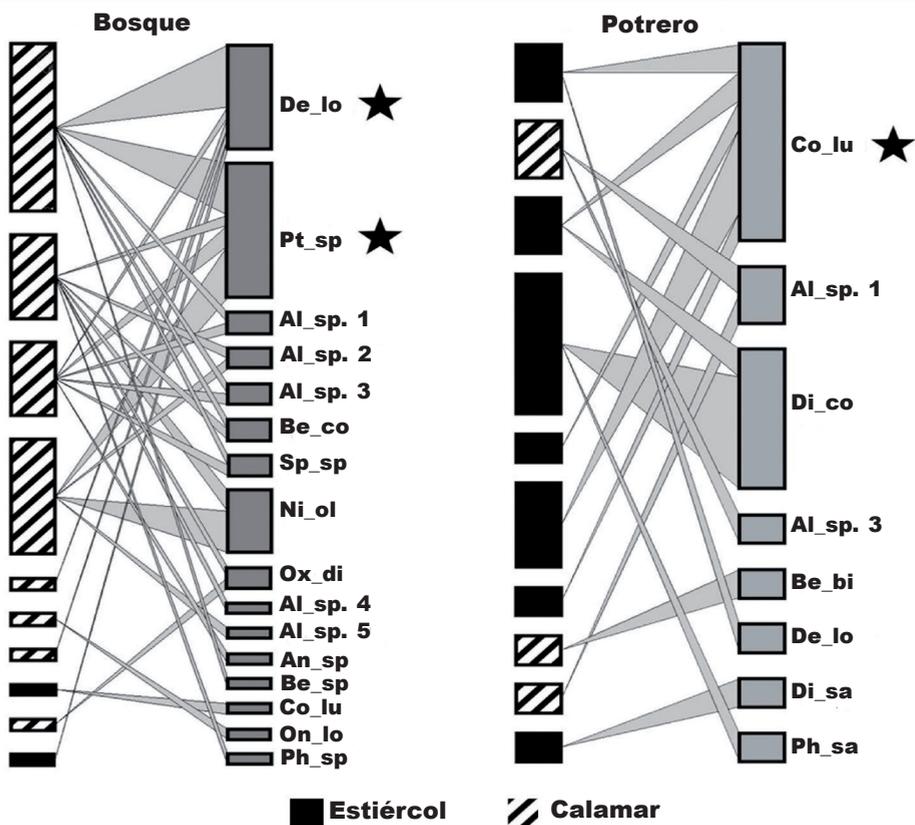


Fig. 3. Redes ecológicas de las asociaciones coleóptero–trampa colocadas en el bosque y el potrero de Tlacuilotepec. Cada nodo representa una trampa cebada con estiércol o con calamar (izquierda) y las especies de coleópteros registradas (derecha) por tipo de hábitat. La estrella representa a las especies núcleo dentro de las redes. (Para las abreviaturas para las especies, véase la tabla 1).

Fig. 3. Ecological networks of beetle associations in traps placed in forest and pastureland in Tlacuilotepec. Each node represents a dung or squid–baited trap (left) and recorded Coleoptera species (right) by habitat type. The star represents the core species within the networks. (For abbreviations of species see table 1).

En nuestro estudio, la familia Staphylinidae registró una mayor riqueza de especies, seguida por la familia Scarabaeidae. Este resultado es similar al reportado por Caballero y León–Cortés (2012) en bosque de encinas del suroeste de México. Esto se debe a que ambas familias se encuentran en una gran variedad de hábitats, representando a diferentes gremios tróficos al alimentarse de materia orgánica en descomposición de origen animal, vegetal u hongos (Navarrete–Heredia *et al.*, 2002).

Las diez especies de la familia Staphylinidae fueron recolectadas exclusivamente en las trampas de calamar tanto en el bosque como en el potrero y solo tres especies se registraron en potrero, de las cuales *Belonuchus bidens* Sharp, 1885 fue exclusiva de este

hábitat. Este resultado podría indicar que estas especies se distribuyen preferentemente en el bosque. Además, la mayoría de las especies de esta familia son depredadoras, alimentándose de otros insectos, incluyendo a otras especies de Staphylinidae (Navarrete–Heredia *et al.*, 2002). Muchas de estas especies viven de manera exclusiva en los nidos o detritos de diferentes animales; por ejemplo, algunas especies de *Philonthus* y de Aleocharinae están asociados a detritos de hormigas (Márquez–Luna y Navarrete–Heredia, 1994). No obstante, otros estudios han reportado que algunas especies de *Philonthus* también han sido registradas en estiércol bovino debido a que en este sustrato se encuentran sus presas, que son estrictamente coprófagas (p.ej., Navarrete–Heredia, 2003; Márquez *et al.*, 2004; Gelviz–Gelvez *et al.*, 2023).

En cuanto a las especies de la familia Scarabaeidae y su biología, la mayoría son consideradas como copronecrófagas, tal es el caso de las especies *C. lugubris*, *D. lobipes*, *Dichotomius satanas* (Harold, 1867), *Phanaeus sallei* Harold, 1863 y *Onthophagus longimanus* Bates, 1887. En cambio, la especie *D. colonicus* ha sido considerada como coprófaga, siendo altamente territorial ya que invade rápidamente terrenos recién abiertos. Se encontró solo en potrero y únicamente en cebo de estiércol. Por tipo de hábitat, los escarabeidos que dominaron en el potrero son especies cavadoras, como *C. lugubris* y *D. colonicus*, mientras que en el bosque la segunda especie más dominante fue la rodadora y carroñera *D. lobipes*. Cabe mencionar que dentro de los escarabajos que se alimentan de estiércol, los más grandes llegan a tolerar una menor calidad de alimento, concentrándose en partículas muy pequeñas y más nutritivas que incluyen bacterias y células epiteliales muertas del intestino de algunos herbívoros (Holter *et al.*, 2002).

En general, se sabe que la apertura del bosque para el establecimiento de pastizales destinados al ganado modifica los patrones de selección de recursos (estiércol o carroña), ya que las especies generalistas tienden a cambiar su selección de fuente de alimento en función del tipo de hábitat (Bourg *et al.*, 2016).

En este trabajo cabe mencionar que la mayoría de las especies de escarabajos estercoleros son de mayor talla corporal, lo que a su vez se asocia a una mayor degradación y remoción de estiércol en los ecosistemas. Por lo tanto, la ausencia de estas especies tendría consecuencias negativas en el funcionamiento de los ecosistemas puesto que su actividad contribuye, entre otras funciones ecológicas, al reciclaje de nutrientes (Nichols *et al.*, 2008; Nervo *et al.*, 2014; Ortega–Martínez *et al.*, 2016). Por ende, si se mantienen comunidades diversas en escarabajos peloteros se mantienen funciones ecosistémicas óptimas (Ortega–Martínez *et al.*, 2021).

En la familia Silphidae, la especie *Oxelytrum discicolle* (Brullé, 1836) es de amplia distribución en Latinoamérica y se encuentra durante todo el año. Por su parte, *N. olidus* es de amplia distribución en México y Centroamérica y ha sido colectada prácticamente todo el año. Ambas especies pertenecen al grupo de insectos más común asociado a la carroña (Navarrete–Heredia, 2009). Sin embargo, este trabajo reporta pocos individuos. Los sílfidos destacan junto con otros insectos por reciclar los nutrientes y remover los sustratos (Anderson y Peck, 1985).

En cuanto a las redes ecológicas, tal y como se predijo, se encontraron redes anidadas en el bosque y no anidadas en el potrero debido a que en el bosque hay más variedad de recursos y especies que pueden aprovecharlos, mientras que en el potrero tienden a homogeneizarse los mismos y esto ocasiona que solo algún gremio los aproveche, principalmente. En cuanto a las especies núcleo, *C. lugubris* fue la única especie núcleo del potrero. Es una especie coprófaga de talla corporal mediana (14 a 18 mm), nocturna, común y abundante en ambientes tropicales y subtropicales (Morón, 2003; INECOL y FMCN, 2022). En el bosque hubo dos especies núcleo, *D. lobipes* y *Ptomaphagus* sp. La primera ya se mencionó anteriormente como una de las más abundantes de talla corporal grande (11 a 30 mm), se encuentra en varios estados del trópico mexicano y se ha documentado que puede cortar pedazos de carroña y trasladarlos a otras partes. Se considera desmenuzadora de cadáveres (Moron, 2003; INECOL y FMCN, 2022). *Ptomaphagus* sp. se ha

reportado con hábitos variados, pero principalmente como habitante de carroña, estiércol o materia vegetal en descomposición.

Debe destacarse que, a pesar del esfuerzo de muestreo y tras varios meses de colecta, se registró una baja abundancia de las especies en general, lo que puede deberse a una alarmante pérdida de sus poblaciones.

Este es el primer trabajo que documenta la diversidad de coleópteros copronecrófagos en la región de Tlacuilotepec y, a pesar de la baja diversidad registrada, se aprecian especies con biología variadas y de orígenes biogeográficos principalmente neotropicales, lo que potencialmente puede contribuir al conocimiento faunístico de insectos en la zona boscosa del estado de Puebla.

En conclusión, los resultados muestran pocos cambios en la riqueza de especies de coleópteros copronecrófagos para los dos hábitats estudiados y, por otra parte, de acuerdo con el tipo de hábitat, el tipo de cebo influyó en la composición y abundancia de especies de estos insectos. Sin embargo, es necesario ampliar el número de sitios con bosque nativo y potrero para analizar si este patrón se mantiene en la región. Este trabajo ofrece un punto de partida para estudiar otro tipo de vegetación en la región, considerando opciones de manejo y conservación ya que existen áreas de selva perennifolia con diferentes perturbaciones antrópicas, por lo que para tener un inventario completo de la región debería considerarse ese ecosistema. Al parecer, las especies de bosque están organizadas en generalistas y especialistas, mientras que el potrero tiene principalmente estercoleros con bajo número de individuos y menor interacción con cebos de diferente origen.

Agradecimientos

A la máster en ciencias Julieta Asiain por la ayuda en la identificación taxonómica de los insectos necrófagos, así como al biólogo Fernando Escobar del Instituto de Ecología A. C. (INECOL) por la ayuda en la revisión taxonómica y toma de fotografías de los escarabajos estercoleros y al biólogo Josué D. Silva Hurtado por su apoyo en la toma de datos en campo. Agradecemos al Dr. Jorge Juan–Vicedo la corrección gramatical del resumen en catalán. Extendemos nuestra gratitud a los dos revisores anónimos por sus valiosos comentarios, que ayudaron a mejorar este manuscrito.

Referencias

- Almeida–Neto, M., Ulrich W., 2011. A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling and Software*, 26(2): 173–178. DOI: [10.1016/j.envsoft.2010.08.003](https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2010.08.003)
- Anderson, R. S., Peck, S. B., 1985. The carrion beetles of Canada and Alaska (Coleoptera: Silphidae and Agyrtidae). *The Insects and Arachnids of Canada*, 121. Agriculture Canada Publication, Ottawa.
- Baselga, A., 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology Biogeography*, 19(1): 134–43. DOI: [10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x](https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x)
- Bourg, A., Escobar, F., MacGregor–Fors, I., Moreno, C. E., 2016. Got dung? Resource selection by dung beetles in Neotropical forest fragments and cattle pastures. *Neotropical Entomology*, 45: 490–498. DOI: [10.1007/s13744-016-0397-7](https://doi.org/10.1007/s13744-016-0397-7)
- Caballero, U., León–Cortés, J. L., 2012. High diversity beetle assemblages attracted to carrion and dung in threatened tropical oak forests in Southern Mexico. *Journal of Insect Conservation*, 16: 537–547. DOI: [10.1007/s10841-011-9439-y](https://doi.org/10.1007/s10841-011-9439-y)
- Chamorro, W. R., Gallo, F. O., Delgado, S., Enríquez, S. I., Guasumba, V., López–Iborra, G., 2019. Los escarabajos estercoleros (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) del Bosque Protector Oglán Alto, Pastaza, Ecuador. *Biota Colombiana*, 20(1): 34–49.

- Chao, A., Hsieh, T. C., 2016. iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity. Program and User's Guide published at http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/
- Clarke, K. R., Gorley R. N., 2015. PRIMER v7: User Manual/Tutorial. PRIMER–E, Plymouth, United Kingdom.
- Colwell, R. K., 2013. Estimates: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. Version 9. User's Guide and Application. <http://purl.oclc.org/estimates>
- Dáttilo, W., Guimarães, P. R. Jr., Izzo, T. J., 2013. Spatial structure of ant–plant mutualistic networks. *Oikos*, 122: 1643–1648. DOI: [10.1111/j.1600-0706.2013.00562.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00562.x)
- Deloya, C., Parra–Tabla, V., Delfín–González, H., 2007. Fauna de coleópteros Scarabaeidae Laparosticti y Trogidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) asociados al bosque mesófilo de montaña, cafetales bajo sombra y comunidades derivadas en el centro de Veracruz, México. *Neotropical Entomology*, 36: 5–21. DOI: [10.1590/S1519-566X2007000100002](https://doi.org/10.1590/S1519-566X2007000100002)
- Dormann, C. F., Fründ, J., Blüthgen, N., Gruber, B., 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *Open Journal of Ecology*, 2: 7–24. DOI: [10.2174/1874213000902010007](https://doi.org/10.2174/1874213000902010007)
- Favila, M. E., Halffter, G., 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 72: 1–25.
- Gelviz–Gelvez, S. M., Ramírez–Hernández, A., Barragán, F., Flores–Cano, J. A., Amador–Cázares, S. G., 2023. Diversity and composition of beetle assemblages attracted to dung in cloud forests under active and passive restoration practices. *Environmental Entomology*, 52(3): 341–349. DOI: [10.1093/ee/nvad037](https://doi.org/10.1093/ee/nvad037)
- Gual–Díaz, M., Rendón–Correa, A., 2014. *Bosques Mesófilos de Montaña de México: Diversidad, Ecología y Manejo*, 352. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F.
- Halffter, G., Edmonds, W. D., 1982. The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). *An ecological and evolutive approach*, 176. Instituto de Ecología, México, D.F.
- Hanski, I., Cambefort, Y., 1991. *Dung beetle ecology*, 482. Princeton University Press, Princeton, N. J.
- Herrero, M., Havlík, P., Valin, H., Notenbaert, A., Rufino, M. C., Thornton, P. K., Blümmel, M., Weiss, F., Grace, D., Obersteiner, M., 2013. Biomass use, production, feed efficiencies and greenhouse gas emissions from global livestock systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(52): 20888–20893. DOI: [10.1073/pnas.1308149110](https://doi.org/10.1073/pnas.1308149110)
- Holter, P., Scholtz, C. H., Wardhaugh, K. G., 2002. Dung feeding in adult scarabaeines (tunnellers and endocoprids): even large dung beetles eat small particles. *Ecological Entomology*, 27(2): 169–176. DOI: [10.1046/j.1365-2311.2002.00399.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2002.00399.x)
- INAFED, 2010. Enciclopedia de los municipios y delegaciones de México [en línea]: [consulta: 27 mayo 2020]. <http://www.inafed.gob.mx/work/enciclopedia/EMM15mexico/index.html>
- INECOL, FMCN, 2022. *Guía de escarabajos estercoleros de Chiapas y el centro–sur de Veracruz*, 31. Agencia Francesa de Desarrollo, México.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática), 2004. Sistema Fisiográfico DGGTENAL, 56. Escrito de la Subdirección de Actualización de Recursos Naturales: “Las Provincias Fisiográficas de México y sus Subdivisiones”.
- Jost, L., 2006. Entropy and diversity. *Oikos*, 113: 363–365. DOI: [10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x](https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x)
- Larsen, T. H., Forsyth, A., 2005. Trap spacing and transect design for dung beetle biodiversity studies. *Biotropica*, 37: 322–325. DOI: [10.1111/j.1744-7429.2005.00042.x](https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00042.x)
- Magurran, A., 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell, London.
- Márquez, J., Asiain, J., Santiago–Jiménez, Q. J., 2004. Especies de Staphylininae (Coleoptera: Staphylinidae) de ‘El Mirador’, Veracruz, México. *Dugesiana*, 10(2): 21–46.
- Márquez–Luna, J., Navarrete–Heredia, J. L., 1994. Especies de Staphylinidae (Insecta: Coleoptera) asociados a detritus de *Atta mexicana* (F. Smith) (Hymenoptera: Formicidae) en dos localidades de Morelos, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 91: 31–46.

- Marquitti, F. M. D., Guimarães, P. R., Pires, M. M., Bittencourt, L. F., 2014. MODULAR: software for the autonomous computation of modularity in large network sets. *Ecography*, 37: 221–224. DOI: [10.1111/j.1600-0587.2013.00506.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00506.x)
- Morón, M. A., 2003. *Atlas of the scarabaeids of Mexico: Coleoptera: Lamellicornia. Vol. II. Families Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae and Lucanidae*, 227. Argania Editio, Barcelona, España.
- Morón, M. A., García, A. A., Ruiz, H. C., 2013. *Fauna de escarabajos del estado de Puebla*, 465. Groppe Libros. México.
- Morón, M. A., Valenzuela–González, J. E., 1993. Estimación de la biodiversidad de insectos en México; análisis de un caso. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 44: 303–312.
- Navarrete–Heredia, J. L., 2003 A new species of Philonthus (Coleoptera: Staphylinidae) from Sonora, México. *Zootaxa*, 390(1): 1–7. DOI: [10.11646/zootaxa.390.1.1](https://doi.org/10.11646/zootaxa.390.1.1)
- Navarrete–Heredia, J. L., 2009. *Silphidae (Coleoptera) de México: Diversidad y distribución*, 159. Universidad de Guadalajara, Guadalajara, Jalisco, México.
- Navarrete–Heredia, J. L., Newton, A. F., Thayer, M. K., Ashe, J. S., Chandler, D. S., 2002. *Guía ilustrada para los géneros de Staphylinidae (Coleoptera) de México*, 401. Universidad de Guadalajara y CONABIO, México.
- Nervo, B., Tocco, C., Caprio, E., Palestini, C., Rolando, A., 2014. The effects of body mass on dung removal efficiency in dung beetles. *Plos One*, 9(9): e107699. DOI: [10.1371/journal.pone.0107699](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0107699)
- Nichols, E., Larsen, T., Spector, S., Davis, A. L., Escobar, F., Favila, M. E., Vulinec, K., 2007. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: a quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation*, 137: 1–19. DOI: [10.1016/j.biocon.2007.01.023](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.01.023)
- Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T. H., Amezcua, S., Favila, M. E., 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, 141(6):1461–1474. DOI: [10.1016/j.biocon.2008.04.011](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.04.011)
- Nichols, E. S., Gardner, T. A., 2011. Dung beetles as a candidate study taxon in applied biodiversity conservation research. *Ecology and evolution of dung beetles*, 267–291.
- Ortega–Martínez, I. J., Moreno, C. E., Arellano, L., Castellanos, I., Rosas, F., Ríos–Díaz, C. L., 2021. The relationship between dung beetle diversity and manure removal in forest and sheep grazed grasslands. *Community Ecology*, 22(2): 135–145. DOI: [10.1007/s42974-021-00043-w](https://doi.org/10.1007/s42974-021-00043-w)
- Ortega–Martínez, I. J., Moreno, C. E., Escobar, F., 2016. A dirty job: manure removal by dung beetles in both a cattle ranch and laboratory setting. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 161(1): 70–78. DOI: [10.1111/eea.12488](https://doi.org/10.1111/eea.12488)
- Ospina, S., Rusch, G. M., Pezo, D., Casanoves, F., Sinclair, F. L., 2012. More stable productivity of semi natural grassland than sown pastures in a seasonally dry climate. *Plos One*, 7(5): e35555. DOI: [10.1371/journal.pone.0035555](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035555)
- R Development core team., 2015. R Foundation for Statistical Computing <https://www.r-project.org/>
- Ramírez–Hernández, A., Martínez–Falcón, A. P., Almendarez, S., Micó, E., Reyes–Castillo, P., Escobar, F., 2019. Diversity and deadwood–based interaction networks of saproxylic beetles in remnants of riparian cloud forest. *Plos One*, 14(4): e0214920. DOI: [10.1371/journal.pone.0214920](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0214920)
- Rosano–Hinojosa, A. M., Martínez–Falcón, A. P., Martínez–Hernández, S., Ramírez–Hernández, A., 2019. Temporal shifts and cactus–beetle networks in an intertropical semiarid zone in Mexico. *Environmental Entomology*, 48(1): 88–96. DOI: [10.1093/ee/nvy175](https://doi.org/10.1093/ee/nvy175)
- Sánchez–Hernández G., Agustín–Sánchez, J., Bueno–Villegas, J., Gómez, B., 2019. Utilizando un recurso inusual: escarabajos del estiércol atraídos a milpiés (Diplopoda: Spirobolida). *Revista Peruana de Biología*, 26(4): 499–502. DOI: [10.15381/rpb.v26i4.15598](https://doi.org/10.15381/rpb.v26i4.15598)