



El Colegio de la Frontera Sur

**Diversidad de escarabajos Cetoniidae y Melolonthidae
(Coleoptera) en selva, vegetación secundaria y potrero en
Marqués de Comillas, Chiapas**

Tesis

presentada como requisito parcial para optar al grado de Maestro en Ciencias en
Recursos Naturales y Desarrollo Rural

Con orientación en Agricultura, Sociedad y Ambiente

Por

José Ernesto Colima Lara

27 de mayo de 2019



El Colegio de la Frontera Sur

San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, 06 de mayo de 2019.

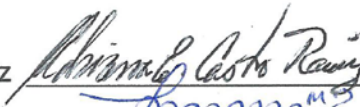





Las personas abajo firmantes, miembros del jurado examinador de:

José Ernesto Colima Lara

hacemos constar que hemos revisado y aprobado la tesis titulada

Diversidad de escarabajos Cetoniidae y Melolonthidae (Coleoptera) en selva,
vegetación secundaria y potrero en Marqués de Comillas, Chiapas

para obtener el grado de **Maestro en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural**

	Nombre	Firma
Directora	Dra. Adriana Elena Castro Ramírez	
Asesora	Dra. Lorena Ruíz Montoya	
Asesor	Dr. Darío Alejandro Navarrete Guitiérrez	
Sinodal adicional	Dr. Alfonso Angel González Díaz	
Sinodal adicional	M.C. Benigno Gómez y Gómez	
Sinodal suplente	Dr. Eduardo Naranjo Piñera	

Para cualquier persona los dos principios primordiales para el buen convivir son la humildad y sencillez, sin duda ambos lo representaban. Ahora que ya no está con nosotros físicamente nos toca tomar como estandarte sus enseñanzas y mostrale al mundo su ideología. Con todo mi cariño y respeto para uno de los entomólogos más brillantes de nuestro tiempo.

¡Muchas gracias!

Dr. Miguel Ángel Morón Ríos

¡Porque solo somos simples individuos en un mundo enorme!

J. R. R. Tolkien

AGRADECIMIENTOS

A mi familia:

Por todo el apoyo incondicional que me brindan cada momento para seguir superándome personal y profesionalmente cada día. Siempre tengo presente que cuento con ustedes, son el motor principal de mi esfuerzo, gracias infinitas.

A la Dra. Adriana Elena Castro Ramírez:

Tutora, instructora y amiga que desde el inicio de mi formación profesional ha estado presente en cada uno de mis pasos académicos. Siempre estaré agradecido por todo el apoyo brindado en todos los ámbitos. Sin duda estará siempre en mi mente y corazón porque me siento orgulloso de lo que soy.

A la Dra. Lorena Ruiz Montoya:

Por toda la ayuda brindada para mi crecimiento en la maestría y sus observaciones acertadas que me permitieron realizar un trabajo de calidad.

Al Dr. Darío Alejandro Navarrete Gutiérrez:

Elemento clave en mi desarrollo como maestrante, agradecido por todos los consejos y el tiempo sustancial para obtener una investigación bella. Las enseñanzas que obtuve de usted me las quedo para siempre, un ejemplo a seguir.

A mis sinodales:

Por ser partícipes en la elaboración de una buena investigación a través de sus excelentes observaciones que me permitieron mejorar, en gran medida, mi documento.

A mis inseparables amigos y hermanos:

A Oscar (Coca), Marco (El Buki), las señas (Arantxa, Ilse y Florinda), las marusias y marisolas (Marusia, Romana Gabriela The one Noj, Marisol Común, Marlen Palma), los sonorenses Tlaca y Eli, Ari, Kevin, Ghelen, Erick, Gimbo, Josue y a todos mis amigos que saben naufragar. Esta de más decir que este ha sido un proceso de aprendizaje ameno por su incondicional compañía, cariño y amistad. Estaré eternamente agradecido con

ustedes, irán conmigo a donde quiera que vaya. Espero contar siempre con cada uno de ustedes chicos y chicas y recuerden: NUNCA OLVIDEN EL ROMANTICISMO.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología:

Por la beca otorgada, con la cual fue posible realizar y terminar esta investigación.

A El Colegio de la Frontera Sur-Unidad San Cristóbal:

Por los recursos fiscales proporcionados al proyecto de la Dra. Adriana Elena Castro Ramírez (periodo 2018) con los que se apoyó el desarrollo de la investigación.

A las familias de los ejidos:

Por recibirme y apoyarme como uno más de su familia. Espero regresar para volver a verlos y recordar buenos tiempos.

Al Dr. Enio Cano:

Por toda la ayuda brindada en la determinación taxonómica, fundamental para la correcta explicación de los datos, gracias por todo Dr.

A Henry:

Hábil experto en plantas que me guio en la identificación de las especies vegetales. Gracias por tu tiempo y dedicación.

A la Dra. Lorena Soto:

Por todo el equipo prestado necesario para el desarrollo del trabajo de campo.

CONTENIDO	
AGRADECIMIENTOS	i
RESUMEN Y PALABRAS CLAVE	1
INTRODUCCIÓN	3
ANTECEDENTES	7
Dimensionalidad de la biodiversidad	7
Escarabajos en la REBIMA y Marqués de Comillas	7
Melolóntidos y cetónidos como potenciales indicadores ecológicos	7
Escarabajos Melolonthidae y Cetoniidae	8
Aspectos socioeconómicos de la REBIMA y Marqués de Comillas	10
JUSTIFICACIÓN	13
PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN	17
HIPÓTESIS	17
OBJETIVO GENERAL	17
Objetivos particulares	17
MÉTODO	18
Área de estudio	18
Características físicas de los ejidos	18
Trabajo de campo	21
Caracterización de los sitios de muestreo	21
Muestreo de escarabajos	25
Análisis de datos	27
RESULTADOS	32
Autocorrelación espacial	32
Caracterización y componentes estructurales de la vegetación	32
Escarabajos melolóntidos y cetónidos	35
Riqueza y abundancia	35
Acumulación de especies y eficiencia de muestreo	37
Dominancia y diversidad	41
Diversidad beta y composición de especies	44
Especificidad de hábitat	48
DISCUSIÓN	50
Autocorrelación espacial	50

Riqueza y abundancia	50
Acumulación de especies y cobertura de muestreo	54
Diversidad	55
Diversidad estacional	58
Dominancia	59
Diversidad beta, ensamblaje de escarabajos y su relación con factores físico-ambientales	61
Especificidad de hábitat	64
CONCLUSIONES	68
LITERATURA CITADA	69
ANEXOS	82

RESUMEN

Con el objetivo de entender la influencia de los factores bióticos y abióticos en la presencia y abundancia de los escarabajos cetónidos y melolóntidos (Coleoptera), se propuso evaluar el efecto de las características físicas de tres usos de suelo (selva alta perennifolia, vegetación secundaria o acahual y potrero) con contrastante cobertura vegetal, en los ejidos Boca de Chajul, Playón de la Gloria, Galacia y la Reserva de la Biosfera Montes Azules, en la Selva Lacandona de Chiapas. Se caracterizaron tres tipos de uso de suelo (los cuales no presentaron dependencia espacial) en dos parcelas para cada sitio con dimensiones de 100 y 1,000 m², donde se registró la composición (abundancia, área basal, cobertura de dosel) y componentes del hábitat (material leñoso caído), así como los parámetros de humedad relativa, temperatura, precipitación y velocidad del viento. Se tuvieron nueve sitios de muestreo, tres para cada uso de suelo. La recolecta de escarabajos de marzo a agosto de 2018, con 15 días por mes y cinco días para cada condición. Se usaron métodos diurnos y nocturnos: trampas de luz, carpotrampas y captura directa en la vegetación. Se recolectaron un total de 1,266 individuos, pertenecientes a dos familias, cuatro subfamilias, 25 géneros, 57 especies y morfoespecies. La riqueza y abundancia de los escarabajos fueron más altas en temporada de seca, pero mostraron mayor diversidad en época de lluvia. El número de individuos en la selva alta perennifolia (SAP) fue de 516, 203 en el acahual (ACA) y 547 en potrero (POT). En la SAP se registró la mayor riqueza (37), seguida por el POT (32) y el ACA (21). *Diplotaxis* sp. aff. *rita* (69) fue dominante en SAP; mientras que *Phyllophaga tenuipilis* (60) para el ACA y *Dyscinetus dubius* (322) para el POT. Este último mostró mayor inequitatividad en la composición de especies, en cambio la SAP y el ACA presentaron más equitatividad. Los números efectivos de especies (Hill) de los órdenes uno y dos resaltaron que la SAP fue 1.74 y 2.85 veces más diversa con respecto a ACA y POT. La cobertura de muestreo por arriba del 95 % para los tres usos de suelo. La rarefacción y extrapolación permitieron inferir que entre seis y ocho especies no fueron recolectadas para los usos de suelo. La diversidad beta se explicó en su mayoría por el recambio de especies. El análisis de correspondencia canónico (CCA) estimó que la humedad relativa (0.002, $p < 0.01$), cobertura del dosel (0.086, $p < 0.1$) y temperatura (0.067, $p < 0.1$) fueron las variables importantes que explicaron los ensamblajes de

escarabajos para cada uso de suelo. El ensamblaje de los sitios de selva estuvo relacionado con la humedad relativa y la cobertura de dosel, el de acahual con la temperatura y precipitación, mientras que el de potrero no se explicó por estos parámetros. El análisis CLAM mostró especialidades de escarabajos distintas para la selva, el acahual y el potrero, las cuales tuvieron relación con sus hábitos y disponibilidad de alimento.

Palabras clave: *Escarabajos lamellicornios, Reserva de la Biosfera Montes Azules, Lacandona, selva alta perennifolia, ensamblajes, usos de suelo.*

I. INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales húmedos también son referidos como selva alta perennifolia (Miranda y Hernández 1963) o bosque tropical perennifolio (Rzedowski 2006). Este tipo de vegetación cubre alrededor de 6,157,000 km² a nivel mundial (WWF 2011) y existe donde las altas temperaturas se conjuntan con abundante lluvia, por ello, su distribución geográfica está restringida a las zonas intertropicales del mundo. Al compararse con otros ecosistemas, la selva alta perennifolia se distingue como la más rica y compleja de todas las comunidades vegetales; donde el agua y el calor no son recursos limitantes para el desarrollo de las plantas a lo largo del año (Rzedowski 2006).

La selva alta perennifolia se caracteriza por ser un tipo de vegetación denso dominado por árboles de más de 30 m de altura, con abundantes bejucos y plantas epífitas, por lo que permanece verde durante todo el año. México marca el extremo boreal de su área en América continental. En nuestro país se encuentra localizada en las vertientes y planicies del Golfo en el suroeste de Campeche, Tabasco, norte de Chiapas, Veracruz (hasta la Huasteca Potosina), norte de Oaxaca y, sobre la vertiente del Pacífico, desde la región del Soconusco hasta Pijijiapan (Miranda y Hernández 1963). La Comisión Nacional Forestal Mexicana reporta para el año 2007, una superficie forestal nacional de 1,380,412.453 km², de la cual 648,000 km² (47 %) estaba cubierta por vegetación arbolada. La selva alta perennifolia representaba 34,488.68 km² (5.32 %) de esa superficie forestal, 39 % de vegetación primaria y 61 % de vegetación secundaria. (CONAFOR 2012). En el estado de Chiapas, las selvas altas perennifolias se encuentran al norte, noroeste, noreste y a lo largo de la vertiente del Pacífico en la Sierra Madre. Las selvas Lacandona y El Ocote, en la región limítrofe del estado, presentan características de vegetación que se asemejan al clímax de este ecosistema (Rzedowski 2006; Challenger y Soberón 2008), lo que ha generado, para su protección, la creación de las Áreas de Protección de Flora y Fauna Chankin, Bonampak, Nahá, Metzabok; Monumento Natural Yaxchilán y las Reservas de la Biósfera El Ocote, Lacan-Tun y Montes Azules (REBIMA) (INE 2000).

Las investigaciones, que de alguna forma contemplan los procesos y cambios en la cobertura y uso del suelo (UDS), se encuentran en la atención académica ambiental

actual. El cambio de uso de suelo se entiende como la remoción de la cobertura vegetal original, especialmente por la deforestación, para el establecimiento de zonas agrícolas y urbanización (Bocco et al. 2001; Mas et al. 2009). Este tipo de perturbaciones están asociadas a impactos ecológicos en todas las escalas del ecosistema. Localmente inducen a la pérdida y degradación de suelos, cambios en el microclima y pérdida en la diversidad de las especies (Bocco et al. 2001). La Comisión Nacional Forestal reportó una cobertura total para Chiapas, para 2014, de 1,750,951.93 ha de bosques tropicales húmedos (CONAFOR 2014). Sin embargo, Castillo y colaboradores (2007) han resaltado desde hace más de dos décadas una clara y constante reducción de este tipo de vegetación. Resaltaron las regiones Fronteriza y Marqués de Comillas con tasas de cambio de UDS altas. Mientras que, Núñez y colaboradores (2010) indicaron que la tasa de pérdida de cubierta forestal entre 1990 a 2009 fue de 4,200 ha/año, de mantenerse constante se proyectó que para el 2030 se puede llegar a observar una reducción del 50 % para la porción sur de la REBIMA y los municipios de Maravilla Tenejapa, Marqués de Comillas y Benemérito de las Américas.

El acelerado cambio de UDS para satisfacer las necesidades de desarrollo socioeconómico de las comunidades locales (Román et al. 2013) ha modificado la extensión, distribución y estado de conservación de la selva alta perennifolia, de manera que, la vegetación remanente queda constituida por una serie de fragmentos más o menos aislados, inmersos en una matriz de terrenos antropizados (Mendoza et al. 2005). A pesar de la fragmentación, deforestación y cambio de UDS de la selva alta perennifolia en la región de la selva Lacandona, la matriz de influencia, aún mantiene el 55 % de su área con cubierta forestal, en manchones de vegetación original distribuidos en el paisaje transformado y fragmentado (Navarrete y Halffter 2008; Carabias et al. 2012). Esto implica que los organismos que habitan exclusivamente en la selva alta perennifolia queden más expuestos a factores físicos, biológicos y a las actividades humanas, con lo que su persistencia se ve amenazada (Mendoza et al. 2005). Está comprobado que características como: el tamaño (área) de los fragmentos (parches), la proporción y densidad de borde, la composición de la matriz, la distancia de penetración de borde (luz y temperatura) y la estructura de la vegetación son condiciones que modifican la abundancia y riqueza de los organismos (Didham et al. 1998; Gascon et al. 1999;

Laurance 2000; Fletcher 2005). Sin embargo, la capacidad y la forma de responder hacia este tipo de eventos difieren entre especies (Didham et al. 1998).

Se sabe que para unos grupos de insectos como las mariposas (Lepidoptera: Papilionoidea), algunos coleópteros (Coleoptera: Cantharidae, Silphidae) y otros escarabajos (Coleoptera: Scarabaeidae) los cambios en la cobertura forestal, la pérdida en la heterogeneidad del paisaje, la configuración espacial del territorio, entre otros factores, condicionan y determinan las composiciones y distribuciones de ensamblajes de especies (Díaz-Rojas 2003; Favila 2004; Coral-Acosta y Pérez-Torres 2017).

Para el estudio de las consecuencias de este tipo de perturbaciones sobre los ensamblajes de insectos es importante saber cuántas especies hay y a qué grupos pertenecen. En seguida, definir y utilizar un orden, familia o géneros bien conocidos sensibles a cambios por acciones humanas como: fragmentación, defaunación, simplificación del ecosistema, efectos de la introducción de ganado, entre otros (Favila 2004).

Se sabe que existe una relación positiva entre el grado de conservación de la selva alta perennifolia y la riqueza y composición de las especies de algunos escarabajos (Coleoptera: Scarabaeidae) (Favila 2001; Favila 2004; Navarrete y Halffter 2008). Se pueden observar cambios tanto en el número de especies como en las abundancias, así como en la composición de los grupos funcionales y tamaños corporales de los organismos, en relación directa, a lo largo de un gradiente de perturbación de la selva alta perennifolia y pastizales inducidos cercanos. En otras palabras, las riquezas y abundancias son mayores en la selva alta perennifolia (Navarrete y Halffter 2008).

Los escarabajos de las familias Cetoniidae y Melolonthidae (*sensu* Cherman y Morón 2014) pueden encontrarse en casi todos los ecosistemas, desde el nivel del mar hasta los 3,800 m de altitud. Ambas están compuestas por especies eurioicas (comunes con amplia distribución), estenoicas (comunes con distribución restringida) y endémicas o relictos (pocas especies raras y exclusivas) (Morón 1997; Morón 2006). Esta mezcla de especies puede presentar abundancias irregulares con respecto al ecosistema y su estado de perturbación. Sin embargo, Morón (Morón 1997; Morón 2006) señala que en los distintos ensamblajes una o dos especies eurioicas predominan y las endémicas

siempre incluyen pocos individuos. En los sitios con algún grado de perturbación o muy perturbados es más común la alta dominancia de una eurioica, mientras que en las selvas altas y medianas tropicales poco perturbadas o bien conservadas, la composición suele ser más equitativa entre especies de distintas categorías de rareza (Morón 2006; Rivera-Gasperín et al. 2013; Morón-Ríos y Morón 2016).

Los escarabajos cetónidos (Coleoptera: Cetoniidae) y melolóntidos (Coleoptera: Melolonthidae) son holometábolos, su ciclo de vida considera huevo, tres estadios larvales, pupa y adulto (Morón et al. 2014). De acuerdo con la especie y el patrón climático de la región, se conocen tres tipos de ciclo de vida: anual, bianual y bivoltino (Rodríguez del Bosque et al. 2015). Se sabe que los adultos se alimentan con hojas flores, tallos, polen, néctar, savia, corteza y detritus vegetal, rara vez depredan adultos o inmaduros de coleópteros, homópteros o formícidos. Las larvas pueden consumir raíces, humus o xilema (Morón et al. 2014).

Las subfamilias de Melolonthidae (Dynastinae y Rutelinae) se propusieron por Morón (1997) como bioindicadoras potenciales neotropicales por su elevada diversificación ecológica y el nivel del conocimiento taxonómico. Dado que la subfamilia Melolonthinae es más diversa y presenta abundancias más altas que Dynastinae y Rutelinae, es probable que tenga mayor importancia ecológica (polinización, alimento para otros organismos, reciclaje de materia orgánica, plagas agrícolas, entre otros), sobre todo en terrenos no forestados. Las especies de Cetoniidae reúnen pocos atributos para ser consideradas indicadoras ecológicas o biogeográficas, cualidad que puede ser pertinente utilizar para reforzar el potencial de otras especies asociadas a sitios en buen estado de conservación (Morón 1997; Morón 2014). Por lo anterior, se consideró para este estudio obtener información ecológica de ambas familias de escarabajos en la selva alta perennifolia (REBIMA), vegetación secundaria o acahual y potreros (Marqués de Comillas).

El estudio tuvo como finalidad reconocer factores físico-ambientales que determinan las diferencias en la composición y ensamblaje de los escarabajos cetónidos y melolóntidos en áreas con diferente uso de suelo (UDS) en Marqués de Comillas, Chiapas.

II. ANTECEDENTES

2.1. Dimensionalidad de la biodiversidad

Recientemente se ha tratado de evaluar la biodiversidad con la integración de otras dimensiones como: la taxonómica, filogenética, funcional, genética, entre otras; a través de dos componentes de la dimensionalidad de la diversidad biológica (la correlación y variación de cada componente). Al ser analizadas las diferentes medidas sobre una misma población o comunidad se puede comprender el aporte de cada una de estas al espacio completo de diversidad (Nakamura et al. 2018 en prensa).

2.2. Escarabajos en la REBIMA y Marqués de Comillas

A través de la evaluación del proceso de fragmentación y la transformación de la selva alta perennifolia de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Navarrete y Halffter (2008) compararon la riqueza de especies y grupos funcionales de escarabajos estercoleros (Scarabaeinae) entre selva conservada, fragmentos de selva conservada y pastizales inducidos (*Cynodon nlemfuensis*). Encontraron que los cambios en el número de especies y la composición de gremios son indicadores útiles para medir las consecuencias de la fragmentación y los cambios antropogénicos en la vegetación. En los sitios fragmentados y los pastizales hubo mayor abundancia y las especies grandes se sustituyeron por las de tamaño pequeño. Además, los escarabajos tuneleros de cuerpo pequeño sustituyeron a los rodadores pequeños, lo que indica cambios en la forma de procesamiento de alimento. La composición de especies se ve influenciada directamente por la cobertura del dosel, variable que resultó como la más importante para este estudio.

2.3. Melolóntidos y cetónidos como potenciales indicadores ecológicos

En la propuesta de Yanes-Gómez y Morón (2010) hacen notar las distintas composiciones de especies de melolóntidos en diferentes usos de suelo. A partir de esta caracterización y con base en la propuesta de Morón (1997), identificaron especies de Dynastinae y Rutelinae que podrían fungir como indicadoras de conservación. Sin embargo, no utilizaron ningún criterio ecológico como factor explicativo de su propuesta más que solo el hecho de pertenecer a las subfamilias mencionadas.

En ese mismo sentido, Márquez y colaboradores (2013) analizaron la distribución de especies de *Chrysina* y *Plusiotis* (Melolonthidae: Rutelinae) en bosques de pino-encino y mesófilo de montaña, por provincias biogeográficas en el estado de Hidalgo; resaltaron el potencial de diez especies que estuvieron relacionadas con bosques en buen estado de conservación, es decir caracterizados por la existencia de un estrato arbóreo homogéneo, gran humedad y precipitación, abundancia de troncos caídos y la escasa presencia humana, entre otros aspectos.

Sin embargo, Morón (2014) sugirió a los escarabajos de Lamellicornia, como Melolonthidae (Dynastinae, Melolonthinae, Rutelinae) y Cetoniidae como bioindicadoras de gran calidad. Además, Morón (1997) ha señalado que las familias podrían evaluarse ecológicamente por poseer gran diversificación ecológica, conocimiento elevado de su taxonomía, alta abundancia y porque son fundamentales para el reciclaje de nutrientes y flujo de energía de los ecosistemas. Un desajuste en la estructura de los ensamblajes de estas familias podrían ocasionar daños agrícolas importantes (Morón 2014).

2.4. Escarabajos Melolonthidae y Cetoniidae

A mitad de la década de 1980, Morón et al. (1985) estudiaron la composición faunística de escarabajos lamellicornios del ejido Boca de Chajul, Chiapas; lugar donde confluyen distintos tipos de vegetación, como la selva alta perennifolia, selva mediana perennifolia y subperennifolia. Capturaron 110 especies de lamellicornios, distribuidas en 56 géneros, 21 tribus y once subfamilias, de las cuales 54 (49 %) especies y morfoespecies pertenecían a Melolonthidae (incluidos los Cetoniidae). Destacaron el papel vital que tienen varias especies de Scarabaeinae, Passalinae y Rutelinae en el reciclaje de excrementos, carroña y madera derribada. Asimismo, enfatizaron la importancia y necesidad de conservar la Reserva de la Biósfera Montes Azules (REBIMA) y la zona donde se encuentra el ejido por su valor como corredor biológico para la distribución de estas y otras especies. Los mismos autores (Morón et al. 1985) encontraron que, a pesar de las condiciones constantes de temperatura y humedad del ejido Boca de Chajul, la abundancia de los lamellicornios muestra cambios notorios a lo largo del año. Las especies de melolóntidos, con hábitos filófagos y saprófagos, predominan durante los

meses más secos y cálidos, mientras que, durante el verano y el otoño, con clima fresco y abundante precipitación, están representadas especies melífagas y saprófagas.

En este mismo sentido, Palacios-Ríos et al. (1990) realizaron un inventario de las especies de Lamellicornia en la zona arqueológica de Yaxchilan, Chiapas (ubicada relativamente cerca al noreste); área con características físico-ambientales muy similares a la región sur de la REBIMA y Marqués de Comillas. Registraron un total de 101 especies y 40 géneros, de los cuales 19 géneros y 53 especies pertenecieron a Melolonthidae (incluidos los Cetoniidae). Encontraron que la riqueza fue mayor en el mes con menor precipitación (mayo) y que esta descendió conforme el nivel de lluvia aumentó. Respecto a esto, Delgado (2011) y Castro-Ramírez et al. (2005) mencionan que la humedad en el ambiente y la precipitación juegan un papel fundamental en la emergencia, abundancia y vuelo para los adultos de Melolonthinae, Dynastinae y Rutelinae. Lo mismo ocurre a nivel de gremios alimenticios, las mayores abundancias de los sapro-xilófagos (Dynastinae) y sapro-rizo-filófagos (Melolonthinae, Dynastinae y Rutelinae) dependieron, de forma estricta, del régimen de lluvias (Delgado 2011).

En cuanto a los ensamblajes de especies rizófagas (Melolonthinae: *Phyllophaga*) de escarabajos, Morón (2006) resaltó que la abundancia y riqueza de las especies están condicionadas por la densidad y la diversidad de la vegetación herbácea, mientras que la riqueza y abundancia de las saprófagas son afectadas por la riqueza y diversidad de la vegetación arbórea.

Para este mismo género (*Phyllophaga*) se analizaron los patrones de dominancia/diversidad en 17 localidades con diferente tipo de hábitat y grado de alteración en el occidente de Cuba (Serrano et al. 2017). En general, los sitios de estudio menos perturbados y algunos con grado de alteración intermedio reflejaron comunidades más equitativas, mientras que en las más perturbadas ocurrió lo contrario. La alta dominancia y poca heterogeneidad son condiciones características de lugares con estrés ambiental y altamente perturbados (Serrano et al. 2017). Se ha observado que la riqueza de este género está relacionada con el buen grado de conservación y estructura del ecosistema y, por otro lado, con un estado de transición en la macrosucesión de una

comunidad, que puede suceder a un disturbio de magnitud alta y rápido (incendio, desmonte, inundación) (Morón 2006).

Asimismo, Pardo-Locarno et al. (2011) expusieron que el ensamblaje poco diverso de los escarabajos de la familia Melolonthidae obedecía al deterioro del bosque tropical perennifolio de Colombia, lo que provocó un colapso ecológico del bosque por causa de la ganadería extensiva.

2.5. Aspectos socioeconómicos de la REBIMA y Marqués de Comillas

La región Selva Lacandona ha estado inmersa en una serie de acontecimientos socioeconómicos desde la segunda mitad del siglo XX por la colonización de inmigrantes de Los Altos y el Norte de Chiapas, así como de otros estados de la República Mexicana. Los habitantes más antiguos son los lacandones, los cuales han conservado métodos de uso de los recursos naturales adecuados al ecosistema tropical (INE 2000).

La gran mayoría de habitantes no disponen de los recursos para llevar a cabo cultivos alternativos o para beneficiarse de un aprovechamiento sostenido de plantas y animales tropicales. Por lo anterior, la Selva Lacandona debe ser concebida como una unidad con límites laxos y cambiantes a lo largo del tiempo y con particularidades propias. Dentro de la cual, la REBIMA no está absuelta a estos procesos sociales de colonización y de utilización de recursos naturales (INE 2000).

La subregión de Marqués de Comillas abarca un total de 94,315 ha y se compone de 22 ejidos (Meli et al. 2015; RAN 2018). Entre estos se encuentran Boca de Chajul, Playón de la Gloria y Galacia, los cuales pertenecen a la zona ribereña del municipio. La población total es de 11,444 hab, 5,800 son hombres y 5,644 mujeres (INEGI 2015). Cuenta con agricultura de dos modalidades: la de temporal (mayo-octubre), en la cual se siembra maíz al inicio del periodo de lluvias, y la de tornamil o humedad (octubre-abril), donde se aprovecha la humedad residual del periodo de lluvias para sembrar (Carabias et al. 2015).

El ejido Boca de Chajul fue fundado en 1976 por personas procedentes de Chiapas, Guerrero, Estado de México y Michoacán (Carabias et al. 2015). La población total es de

398 personas, 192 son hombres y 206 son mujeres (INEGI 2010). Su extensión territorial es de 3,810 ha (95.98 ha son de uso común) distribuidas entre 145 ejidatarios y ocho vecindados (RAN 2018).

La población obtiene el sustento económico, principalmente, de la agricultura del maíz y frijol, así como, chile, rábano, pepino, sandía, calabaza, yuca y cacahuate y, en menor medida, de la ganadería; sin embargo, las combinan con otras actividades productivas como: la pesca, comercio local (abarrotes, panaderías, elaboración de quesos) y empleo temporal (hospedaje, lancheros, entre otros) (Rodríguez 2004; Carabias et al. 2015).

El ejido Playón de la Gloria fue fundado en 1974 por personas oriundas de distintas regiones de Chiapas y otros estados de la República (Carabias et al. 2015). Posee una superficie de 1,739 hectáreas, de las cuales 1,362 ha corresponden a áreas parceladas y 322 ha son de uso común (Carabias et al. 2012; RAN 2018). La población es de 209 personas (108 hombres y 101 mujeres), de las cuales 62 son ejidatarios y tres vecindados (INEGI 2010; Carabias et al. 2015; RAN 2018).

Mantienen como actividades económicas principales la agricultura (maíz y frijol) y la ganadería. La agricultura se desarrolla a orillas del río Lacantún, donde los suelos son muy fértiles. Asimismo, el ejido cuenta con una Unidad de Manejo y Conservación de la Vida Silvestre (UMA) de mariposas, sobre un fragmento de selva muy bien conservado de uso común, que constituye un aporte económico para 23 ejidatarios. Además, tiene una reserva ejidal (190 ha) en buena condición ecológica con una estructura vertical bien desarrollada; sin embargo, la presencia de cultivos de cacao y café han alterado los estratos bajos de la selva original (herbáceo, arbustivo y árboles pequeños). La selva en estas condiciones (“acahualada”) ocupa el 54.6 % de la superficie del ejido, sumada a un 7.2 % de selva en muy buen estado de conservación. Es decir, más de 1,000 ha de selva remanente (61.8 % del ejido) (Carabias et al. 2012; Carabias et al. 2015).

El ejido Galacia fue fundado en 1975 por personas de Chiapas y otros estados de México (Carabias et al. 2015). Cuenta con una superficie ejidal de 2627.77 ha, de las cuales 1425.33 ha están parceladas y 1194.67 ha son de uso común (RAN 2018). La población

está conformada por 152 personas (77 hombres y 75 mujeres), de los cuales 53 cuentan con registro ejidal y 13 son vecindados (INEGI 2010; RAN 2018).

De igual manera que los otros ejidos de la región, la agricultura y la ganadería son las actividades productivas que dominan. Desde su formación como ejido se llevaron a cabo actividades forestales, las cuales no prosperaron (Carabias et al. 2015).

III. JUSTIFICACIÓN

La selva alta perennifolia de la REBIMA representa uno de los últimos ecosistemas naturales tropicales que se encuentra en buen estado de conservación (extensos, compactos y con alta biodiversidad) (Carabias et al. 2015). Sin embargo, el uso de sistemas de producción como la ganadería extensiva y la demanda de nuevas tierras para cultivos han propiciado la rápida y tajante disminución de los bosques tropicales. La práctica pecuaria produce impactos más severos que la agrícola ya que, además de la eliminación total de la cobertura forestal, se realizan incendios periódicos para remover malezas. Asimismo, la compactación del suelo por el pisoteo del ganado afecta las propiedades físicas del mismo (Castillo 2009).

La selva alta perennifolia de la REBIMA ha estado en constante presión antropogénica. Procesos como la fragmentación de la selva han afectado a la vegetación de la zona desde hace más de cuatro décadas. A pesar de ello, la cobertura boscosa para el 2008 abarcaba alrededor del 55 % del área en el paisaje transformado (Navarrete y Halffter 2008). Hoy en día, la mayor parte de la superficie de los ejidos que se destina a las actividades primarias aún mantiene fragmentos significativos de la selva original o de vegetación secundaria (Carabias et al. 2015).

La REBIMA es el área natural protegida (ANP) de mayor extensión de la selva Lacandona. La biodiversidad que aquí se concentra se considera que es de la más alta del país. Donde se reconocen más de 3,400 especies de plantas vasculares (Martínez et al. 1994), 114 (24 % a nivel nacional) de mamíferos terrestres (Ramírez-Pulido et al. 2005), 488 (45 % del país) de aves (Berlango et al. 2008), 35 de anfibios, 84 de reptiles, 769 (38.5 % de la República Mexicana) de mariposas (Carabias et al. 2015) y 49 de escarabajos Scarabaeidae (Navarrete y Halffter 2008). En lo que respecta a cetónidos y melolóntidos, se estima que alrededor de 188 especies se encuentran asociadas con las selvas altas perennifolias y comunidades derivadas en todo el país (Morón et al. 2014).

La investigación que realizaron Morón y colaboradores (1985) en la región, hace más de 30 años, es la única que contempla a los melolóntidos y cetónidos, básicamente se compone de un inventario de especies. Esta se elaboró solo en la selva alta perennifolia

bien conservada dentro de la zona núcleo de la REBIMA y en cacaotales en el ejido Boca de Chajul, no consideraron la zona de influencia de Marqués de Comillas, donde la gran mayoría de la vegetación corresponde a selva alta perennifolia en diversos estadios sucesionales, pastizales inducidos, cultivos de temporal (maíz, frijol y chile) y plantaciones de cacao (Naranjo et al. 2014).

Dado que Melolonthinae es más abundante y diversa (Morón et al. 1985; Morón 1997; Delgado 2011; Morón et al. 2014) que Dynastinae y Rutelinae, es probable que tenga mayor importancia ecológica, sobre todo en terrenos no forestados. Esto por las funciones que cumplen los escarabajos en los cultivos, durante su etapa larval, como rizófagas y en el reciclaje de sustratos como estiércol, humus y materia orgánica en descomposición. Además, es uno de los grupos del que se pueden obtener muestras abundantes con facilidad (Morón 1997).

Cualquier alteración ambiental o antrópica, la disponibilidad hídrica o la fenología de la vegetación, pueden incidir de manera contundente en la composición y dinámica ecológica de los melolontidos y cetónidos, lo que afectará directa o indirectamente los procesos ecológicos como la descomposición de detritus (especies sapro-xilófagas) de manera local (Lassau et al. 2005; García-Atencia et al. 2015). Cabe recalcar que la importancia ecológica es doble debido a las distintas funciones que realizan en su etapa larvaria (rizófagos, saprófagos, xilófagos) y como adulto (fitófagos, melífagos, entre otros) (Morón et al. 2013).

Para la zona sur de la REBIMA y el ejido Boca de Chajul, Morón y colaboradores (1985) determinaron que la diversidad y composición de las especies de melolontidos y cetónidos estuvieron directamente relacionados con la marcha anual de la temperatura y las lluvias.

Las especies de las familias Melolonthidae y Cetoniidae son de los insectos de mayor talla en la región de estudio, esto para la zona se traduce como de alta importancia relativa en casi todo el año en los suelos, follajes, troncos. Por lo tanto, las actividades que las especies de estas familias realizan son fundamentales para la red trófica del ecosistema. Además, dada su biomasa, es una fuente indispensable de recursos

energéticos para los otros organismos con los que interactúan, así como plagas agrícolas potenciales por las constantes actividades agropecuarias en la región de Marqués de Comillas (Morón et al. 1985).

El análisis ecológico de los ensamblajes de escarabajos, para la selva alta perennifolia y su matriz de influencia, es fundamental para comprender los factores ambientales que promueven o limitan su diversidad. Asimismo, para entender cómo algunas perturbaciones, como la deforestación, propician el avance de especies con cualidades de adaptabilidad alta, como el dinastino *Strategus aloeus* que fue registrado por Morón y colaboradores (1985) hace más de 30 años y que se podrían convertir en futuros problemas para la agricultura ejidal.

Para tener un mejor conocimiento de los factores ambientales que influyen en las especies de melolóntidos y cetónidos, que habitan en la región sur de la REBIMA, es necesario abarcar un gradiente de uso de suelo, por lo cual se consideraron los dos extremos (selva alta perennifolia –SAP- y potrero –POT-) más uno intermedio (acahual –ACA-).

Al ser transformado el ecosistema original, los cambios en las condiciones del ambiente afectarán la sobrevivencia de las especies que ahí habitan (Favila 2004), así como los procesos naturales en que los mismos organismos participan; por ello, es pertinente realizar estudios que involucren este tipo de escarabajos que muy probablemente tengan requerimientos ecológicos y ambientales estrictos. La constante preocupación de los ecólogos es por la acelerada reducción de hábitats, especies y diversidad de genes, consecuencia de las actividades humanas que ponen en riesgo la adaptabilidad futura de los ecosistemas naturales, agroecosistemas y agropaisajes (Odum y Warret 2006); hecho que impulsa al entendimiento de las dinámicas poblacionales en regiones con configuraciones territoriales, como lo es la parte sur de la REBIMA y Marqués de Comillas. Además, el desarrollo de este tipo de investigaciones a nivel local permiten establecer criterios correctos a escalas mayores para la biología de la conservación (Odum y Warret 2006).

Por otro lado, son pocos los estudios que proponen el uso de las especies de escarabajos (riqueza y abundancia) de Melolonthidae y Cetoniidae como indicadores de algún tipo de factores de estrés ambiental, como el efecto de perturbaciones (fragmentación, deforestación y cambio de uso del suelo) en la biota (Cano y Schuster 2009). Márquez et al. (2013), de manera puntual postulan a las especies de la subfamilia Rutelinae (género *Chrysina*) como indicadoras de bosques conservados, como el mesófilo de montaña. Morón (1997) fue el primero en México que evaluó a esta familia como indicadora de conservación comparándola con los atributos establecidos por Brown (1991). Donde las subfamilias Dynastinae y Rutelinae obtuvieron las cualidades necesarias para utilizarse como bioindicadoras, mientras que se recomendó el uso de los Melolonthinae para complementar los estudios por su alta diversidad y abundancia.

PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN

¿Los ensamblajes de escarabajos Cetónidos y Melolóntidos (Dynastinae, Rutelinae y Melolonthinae) serán particularmente distintos según las características ambientales que les ofrecen los diferentes usos de suelo de selva alta perennifolia, acahual y potrero en la REBIMA y Marqués de Comillas, Chiapas?

IV. HIPÓTESIS

Si la diversidad de las especies de Cetoniidae y Melolonthidae (Dynastinae, Rutelinae y Melolonthinae) está en función de los usos de suelo, entonces los acahuales y potreros mostrarán menor riqueza y menor equitatividad; de manera inversa, los sitios con selva alta perennifolia presentarán números de especies similares, pero con equitatividad en sus abundancias.

Si el ensamblaje de Melolonthidae y Cetoniidae se modifica con el cambio de uso de suelo de la selva alta perennifolia, entonces el acahual y el potrero compartirán especies con ella, pero la estructura de cada nuevo ensamblaje responderá a las características físico-ambientales que cada uno impone relacionadas con los hábitos alimenticios de las especies.

V. OBJETIVO GENERAL

Determinar la relación de las familias Cetoniidae y Melolonthidae (Dynastinae, Rutelinae y Melolonthinae) con las características físico-ambientales en los diferentes usos de suelo en Marqués de Comillas y la REBIMA, Chiapas.

5.1. Objetivos particulares

Evaluar la diversidad y equitatividad de los ensamblajes de escarabajos en los diferentes usos de suelo en Marqués de Comillas y la REBIMA, Chiapas.

Calcular el recambio de especies y los grupos funcionales de los melolóntidos y cetónidos en los distintos usos de suelo en Marqués de Comillas y la REBIMA, Chiapas.

VI. MÉTODO

6.1. Área de estudio

La zona de estudio abarca una porción del municipio de Marqués de Comillas, se encuentra situada en la parte sureste de la REBIMA, al oriente del estado de Chiapas, y limita al norte con el río Lacantún (INE 2000; Naranjo et al. 2014). La investigación se llevó a cabo en la zona ribereña en la cual se encuentran los ejidos de Boca de Chajul, Playón de la Gloria y Galacia.

La Reserva de la Biosfera Montes Azules (REBIMA) se encuentra en el corazón de la selva Lacandona y dentro de la cuenca del río Lacantún, Chiapas, entre los 16°05'10"-16°16'40" N y los 91°03'20"- 92°46'40" W. La cual tiene una extensión territorial de 331, 200 hectáreas (34.6 % de la Selva Lacandona) (INE 2000; Navarrete y Halffter 2008). El clima es cálido-húmedo Amw'(i)g (Navarrete y Halffter 2008) y la temperatura media anual oscila entre 25 °C en sentido sureste-noroeste. La precipitación anual de la REBIMA varía desde los 2,500 a los 3,500 mm. El mayor territorio de vegetación original corresponde a las selvas alta y mediana perennifolias; sin embargo, se encuentran otros tipos como: bosque de pino-encino, bosque mesófilo de montaña, bosque ripario, jimbales, sabanas, entre otros (INE 2000). Entre las especies características de la SAP de la REBIMA se encuentran: *Terminalia amazonia* (J.F.Gmel.) Exell (canshán), *Dialium guianense* (Aubl.) Sandwith (guapaque), *Brosimum alicastrum* Sw. (ramón), *Licania platypus* (Hemsl.) Fritsch (pío), *Manilkara zapota* (L.) P. Royen (chicozapote), *Calophyllum brasiliense* Cambess. (bari), *Guatteria anomala* R.E. Fr. (zopo), *Swietenia macrophylla* King (caoba), *Bursera simarouba* (L.) Sarg. (palo mulato), *Vatairea lundelli* (Standl.) Killip ex Record (tinco), *Schizolobium parahyba* (Vell.) S.F. Blake (palo picho), *Aspidosperma megalocarpon* Müll. Arg. (pelmash), *Pseudobombax ellipticum* (Kunth) Dugand (amapola), *Talauma mexicana* (DC.) G. Don (jolmashé) y *Aspidosperma cruentum* Woodson (bayo) (INE 2000).

6.2. Características físicas de los ejidos

La vegetación dominante en el ejido Boca de Chajul (selva alta perennifolia) está distribuida en relieves abruptos con suelos someros y drenaje deficiente, aunque también la hay en fondos de valles sobre suelos profundos y muy arcillosos (INE 2000). Presenta

tres estratos, en donde los árboles más altos pueden llegar a los 60 m o más. Árboles como el canshán (*Terminalia amazonia*), guapaque (*Dialium guianense*), ramón o mojote (*Brosimum alicastrum*), pío (*Licania platypus*), chicozapote (*Manilkara zapota*), bari (*Calophyllum brasiliense*), zopo (*Gutteria anomala*), entre otros, son característicos de este ecosistema (INE 2000; Navarrete y Halffter 2008).

Boca de Chajul se localiza entre los 16°4'30"- 16°7'30" N y 90°51'- 90°57' W, cerca de donde confluyen los ríos Chajul y Colorado, que dan origen al río Lacantún, en el extremo sureste de la REBIMA (Morón et al. 1985). Colinda al sur con Guatemala, al este con el ejido El Pirú, al norte con el ejido Playón de la Gloria y Flor de Marqués y al oeste, a través del río Chajul, con el ejido Loma Bonita y con la REBIMA a través del río Lacantún. Sus terrenos planos van de los 140 hasta los 200 m s.n.m. (lomeríos). Pertenece a la región del trópico húmedo mexicano de clima cálido húmedo, cuyas temperaturas oscilan entre los 22 °C y 28.2 °C, con temperaturas medias anuales de 25 °C. La precipitación anual es de 3,000 mm y en el mes más seco es de 29.4 mm (Carabias et al. 2012).

La vegetación de Chajul está dominada por selva mediana perennifolia con zonas inundables. Compuesta por las especies arbóreas más comunes como: *Brosimum alicastrum*, *Vatairea lundelli*, *Psidium sartorianum* (O. Berg) Nied., *Manilkara zapota*. En el estrato inferior: ciperáceas y *Cephaelis tomentosa* (Aubl.) Vahl. Mucha de la flora que se encuentra en la parte selvática de la REBIMA se distribuye en Boca de Chajul (Carabias et al. 2012).

Además, en suelos más ricos compuestos por limos, el ejido cuenta con selva alta perennifolia. Este tipo de selva presenta tres estratos, y los árboles alcanzan los 45-50 m. Aquí se encuentran especies como *Albizia leucocalyx* (Britton & Rose) L. Rico, *Dialium guianense*, *Brosimum alicastrum*, *Schizolobium parahybum*, *Swietenia macrophylla*, *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn. y *Cedrela odorata* L., entre muchas otras. Otra parte de la vegetación se desarrolla en acahuales (parches de vegetación secundaria), donde se mantiene una importante diversidad y renuevos de las especies arbóreas de la selva alta perennifolia (Carabias et al. 2012).

Playón de la Gloria se ubica en la porción suroeste de Marqués de Comillas, enmarcado entre los 16°06'59" y 16°09'45" de latitud norte y 90°51'32" y 90°55'29" de longitud oeste.

Colinda hacia el oeste con la REBIMA a través del río Lacantún, al este con Flor de Marqués de Comillas, al norte con Galacia y al sur con Boca de Chajul (Carabias et al. 2012; Carabias et al. 2015). Se caracteriza por sus terrenos planos (140 m s.n.m.) con lomeríos (200 m s.n.m.) producto del acarreo de sedimento de los ríos Lacantún, Ixcán, Chajul y Chixoy-Salinas. Pertenece a la región del trópico húmedo mexicano con clima Amw'i'g (cálido-húmedo), cuyas temperaturas oscilan entre los 28.2 y los 22 °C. La precipitación anual es de 3,000 mm y en el mes más seco de 29.4 mm (Carabias et al. 2012).

Playón de la Gloria mantiene una importante cobertura de distintos tipos de vegetación natural. La mayor parte la ocupa la selva alta perennifolia, en general en buen estado de conservación. Las especies comunes son el ramón (*Brosimum alicastrum*), guapaque (*Dialium guianense*), zapote de agua (*Pachira aquatica* Aubl.), ceiba (*Ceiba pentandra*) y chicozapote (*Manilkara zapota*) (Carabias et al. 2012).

También en el ejido hay una vasta cobertura de selva mediana subperennifolia, caracterizada por las especies antes mencionadas, además de *Bursera simaruba* (L.) Sarg. (chacá, palo mulato), *Ampelocera hottlei* (Standl.) Standl. (luín), *Blepharidium mexicanum* Standl. (popistle) y varias especies de palma. Es una zona compuesta por fragmentos de selva, cacaotales, potreros y acahuales conformados de vegetación secundaria en distintos estados sucesionales (Olea-Wagner et al. 2007). Estos ecosistemas remanentes son importantes para la conservación de la biodiversidad debido a que funcionan como corredores biológicos entre la REBIMA y los fragmentos de selva de los ejidos circundantes (Carabias et al. 2012).

Galacia se encuentra en la zona ribereña de Marqués de Comillas, entre los 16°08'54" y 16°12'56" de latitud norte y los 90°48'22" y 90°54'30" de longitud oeste. Limita al oeste con la REBIMA, al norte con el ejido Adolfo López Mateos, al este con Belisario Domínguez y Santa Rita la Frontera, y al sur con Playón de la Gloria, Flor de Marqués y El Pirú (Carabias et al. 2015). Presenta 139 m s.n.m de altitud (Velasco 2008). El clima, precipitación anual y la temperatura media anual son muy similares a las de Boca de Chajul y Playón de la Gloria. El ejido cuenta con 1,600 ha de selva alta perennifolia en buen grado de conservación (Velasco 2008).

6.3. Trabajo de campo

Se realizaron salidas de prospección durante los meses de enero y febrero de 2018 para conocer los ejidos, establecer los sitios de muestreo, corroborar la vegetación y registrar datos para la descripción de la vegetación en cada uno de estos. Mediante un sistema de información geográfica (ArcGis 10.5) se ubicaron áreas con cobertura vegetal de selva alta perennifolia (SAP), vegetación secundaria de SAP (acahual) y pastizales. Se eligieron nueve sitios de muestreo: tres con SAP (dentro de la REBIMA), tres en acahual y tres pastizales o potreros (en áreas adyacentes a la REBIMA) y que constituyen sitios con prácticas ganaderas (Figura 1).

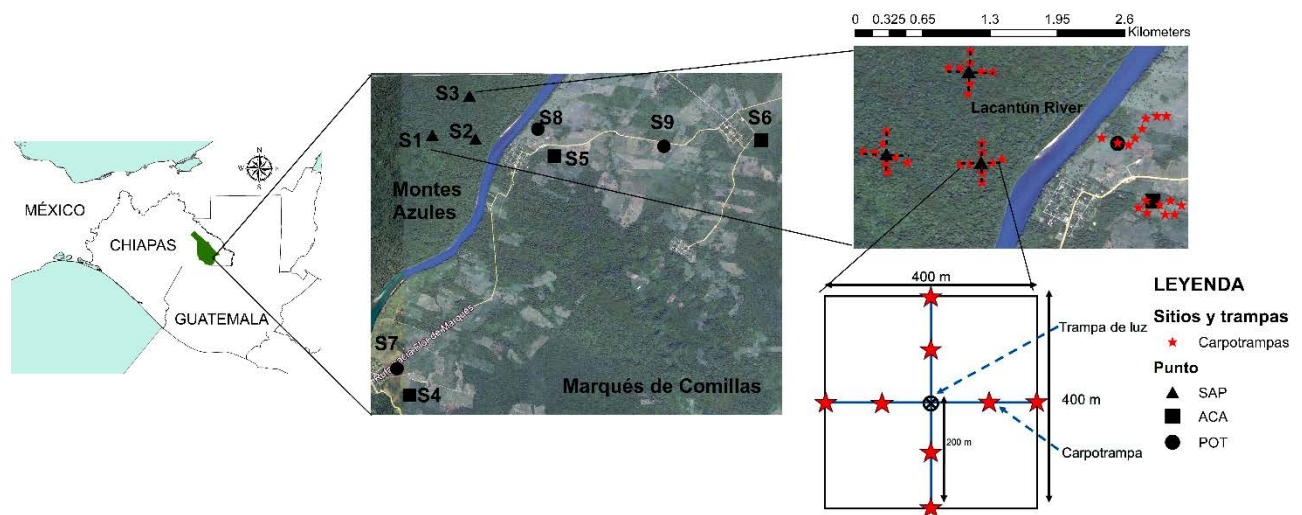


Figura 1.- Localización de los sitios de muestreo en la REBIMA y los ejidos del municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, México. ⊗ ubicación de la trampa de luz; ★ ubicación de carpotrampa.

6.4. Caracterización de los sitios de muestreo

Se determinó la estructura y la composición de la vegetación en cada sitio de muestreo, para lo cual se consideraron los siguientes elementos: estructura de tamaños, asociación florística, riqueza y diversidad de especies arbóreas, componentes de hábitat y cobertura del dosel (Favila 2004; Navarrete y Halffter 2008; Jardel 2015).

La estructura de tamaños consistió en medir el diámetro a la altura de pecho (1.30 m) de las especies arbóreas del sitio de muestreo. Para ello se establecieron dos parcelas

circulares por cada sitio, una de 100 m² (radio 5.64 m) y otra de 1,000 m² (radio 17.84 m) partiendo del punto donde se colocó la trampa de luz para las capturas nocturnas (Figura 2). En la primera superficie se midieron aquellos tallos leñosos arriba de 1.30 m de altura y con diámetros mayores de 2.5 cm hasta menos de 10 cm. En la segunda se consideraron los árboles de más de 1.30 m de altura con diámetro igual o mayor a 10 cm (Jardel 2015).

Asociación florística: Consistió en señalar la especie dominante y la codominante (la que sigue en importancia en área basal). En asociaciones mixtas sin dominancia clara se usa el nombre del tipo de vegetación y de una o dos especies que aparecen con mayor frecuencia que otras (Jardel 2015).

Sobre la riqueza y diversidad de especies arbóreas se generó la siguiente información: a) composición: lista de las especies presentes; b) riqueza: número total de especies presentes; c) abundancia por especie: número de árboles (tallos); e) frecuencia por especie: número de veces que una especie aparece en las unidades de muestreo; f) densidad por especie: área basal de cada especie calculada con la ecuación 1 (Navarrete y Halffter 2008) y g) valor de importancia: suma de los valores porcentuales de frecuencia, abundancia y densidad relativas de cada especie (Jardel 2015).

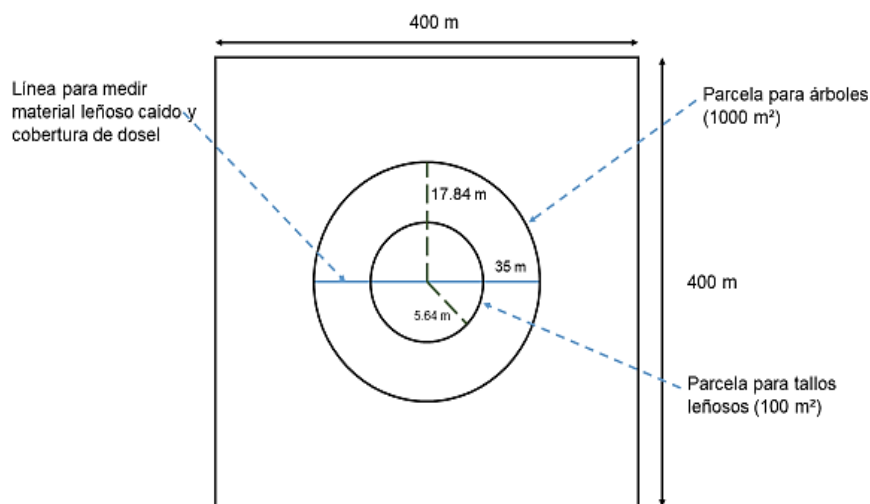


Figura 2.- Diseño de las parcelas para medir la estructura de tamaños de la vegetación.

Componentes de hábitat: Información sobre elementos estructurales que juegan un papel clave para la conservación de las especies arbóreas, como el material leñoso caído grueso (> 7.6 cm de diámetro). Se realizó de manera semi-cuantitativa y dentro de la parcela de 1,000 m². Es decir, se consideró su presencia/ausencia en categorías (0= no presente, 1= baja, 2= intermedia, 3= alta) y se midieron los diámetros de las piezas que cruzaron la línea central de la parcela de 35 m (diámetro) (Figura 2) (Jardel 2015). Además, se registró el grado de descomposición mediante la clasificación de Waddell (2002) y Woodall y Monleon (2008) (Cuadro 1).

La cobertura del dosel se midió mediante un densitómetro GRS en 40 puntos, a cada cinco metros, distribuidos en la parcela de 1000 m² (Figura 3).

Ecuación 1

$$AB = \pi\left(\frac{DAP^2}{4}\right)$$

donde: DAP: Diámetro a la altura de pecho (1.3 m).

La información se registró en un formato de campo propuesto por Jardel Peláez (2015), el cual se modificó con el propósito de recabar únicamente los datos necesarios para la caracterización de los sitios de estudio (Anexo 1).

Se recolectaron muestras de las especies de plantas presentes en los sitios y se conservaron en papel periódico y cartón en prensas botánicas. Todos los especímenes se determinaron, en primer lugar, mediante su nombre común con la ayuda de los guías de los ejidos y después taxonómicamente. El material recolectado será evaluado para su posible integración al Herbario de ECOSUR (Unidad San Cristóbal) porque en los meses que se realizó la caracterización la mayoría de las especies arbóreas no contaban con flor ni fruto.

Cuadro 1. Clasificación del estado de deterioro para restos de madera gruesa según de Waddell (2002) y Woodall y Monleon (2008).

Clase de deterioro	Integridad estructural	Textura de las porciones en descomposición	Color de la madera	Raíces invasoras	Presencia de ramas primarias y secundarias
1	Madera intacta; recién caído; troncos intactos	Intacta; no podrida; brotes presentes en las ramas; descomposición ausente	Color original	Ausente	Ramas primarias presentes, secundarias sujetas al tronco y con corteza ajustada.
2	Madera intacta	La mayor parte del tronco intacto; suave (empezando a descomponerse) pero no pueden desprenderse pedazos del tronco con la mano	Color original	Ausente	Ramas primarias presentes, muchas secundarias ausentes y aquellas que se mantienen tienen corteza que se desprende.
3	Duramen* intacto; el tronco soporta su propio peso	Dura; piezas largas; Albura* puede desprenderse con la mano o puede ya no encontrarse	Café rojizo o color original	Solo en la albura	La base de las ramas no se desprende del tronco
4	Duramen podrido; el tronco no soporta su propio peso, pero mantiene su forma	Suave en la mayor parte del tronco; un alfiler de metal puede clavarse en el corazón del tronco	Café rojizo o café claro	A través del tronco	Base de las ramas se desprende
5	Ninguna; la pieza no mantiene su forma; está esparcido en el suelo	Suave; quebradiza cuando se encuentra seco	Rojo marrón a café oscuro	A través del tronco	Ausentes o podridas

*Duramen: Parte central, más seca y compacta, del tronco y de las ramas gruesas de un árbol;

*Albura: Término utilizado para la madera que se encuentra en la porción más externa del tronco o ramas de un árbol, justo bajo la corteza.

En cada sitio, durante todos los días de muestreo a las 12:00 a.m. y 8:00 p.m., se registraron los parámetros de temperatura, humedad relativa del ambiente, velocidad del viento mediante la estación meteorológica Krestel 3000. Los datos de precipitación se obtuvieron de la estación meteorológica de la Comisión Federal de Electricidad (Subgerencia Regional de Generación Hidráulica Grijalva) que se encuentra ubicada en el ejido de Playón de la Gloria. La información de estos registros se utilizó para la descripción ecológica y ambiental de los sitios (Favila 2001).

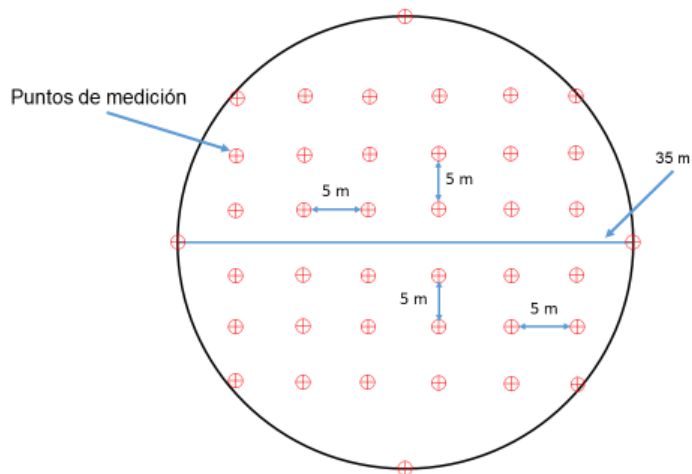


Figura 3.- Diagrama con la distribución de los puntos de medición de la cobertura de dosel en la parcela de 1000 m².

6.5. Muestreos de escarabajos

Se llevó a cabo en seis meses (marzo a agosto de 2018), durante la época seca que contempla los meses de marzo a mayo y la temporada de lluvia de junio a agosto; es decir, aquellos donde hay mayor precipitación y temperatura (INE 2000), y que representan los factores que determinan la alta abundancia y la mayor actividad para los melolóntidos y cetónidos (Castro-Ramírez et al. 2005).

Se realizaron recolectas sistemáticas nocturnas de escarabajos durante 15 días por cada mes de muestreo, distribuidos de la siguiente manera: cinco días en selva conservada (S1, S2 y S3), cinco en acahuals (S4, S5 y S6) y cinco en potrero (S7, S8 y S9) (Figura 1). Cada uno de ellos se visitó en dos ocasiones, una en la temporada seca y otra en la temporada de lluvias. Para evitar la atracción de los individuos ocasionada por la cercanía entre las trampas, los sitios de recolecta se separaron 1 km.

Los sitios S1, S2 y S3 se establecieron en selva alta perennifolia y estuvieron rodeados por selva alta perennifolia. El sitio S4 (ACA) con 10 años de reposo, delimitó con más vegetación secundaria a excepción del lado norte donde colindó con potrero; el S5 tiene 10 años en descanso, tuvo áreas de vegetación secundaria en los lados este y oeste, mientras que al norte y sur delimitó con plantaciones de palma de aceite y potrero, respectivamente; el S6 posee 18 años sin alteraciones antropogénicas y colindó con

vegetación secundaria en todas sus orientaciones. El sitio S7 lindó con otras áreas de potrero; S8 tuvo al norte vegetación secundaria, al sur plantaciones de palma de aceite, al este potrero y al oeste vegetación secundaria junto con la ribera del río Lacantún; S9 al norte y al sur limitó con vegetación secundaria, mientras que al este y oeste con potreros.

La recolecta nocturna se hizo con trampas de luz con diodos emisores SMD 3528 (LED) tipo pantalla con 360 a 600 lúmenes de intensidad, entre las 18:30 y 23:00 h (Morón 2014; Pérez-Hernández et al. 2017). Se utilizaron métodos de captura de escarabajos complementarios en las recolectas nocturnas (Morón 1997; 2014), como el lampareo sobre vegetación para la captura manual (Morón 1997) de especies no atraídas por la luz (Méndez-Aguilar et al. 2005; Castro-Ramírez et al. 2007).

Durante el día se establecieron ocho trampas con fruta fermentada y cerveza (carpotrampas) que se colocaron a distintas alturas en los árboles de las condiciones de cada sitio. Las carpotrampas se situaron sobre una línea de 200 m, a partir de la trampa de luz, orientadas cada 90° y separadas por 100 m en los sitios de selva dentro de la REBIMA (Figura 4). Para el caso de las áreas de potreros y acahuales el diseño se modificó y las trampas se colocaron conforme a las condiciones del terreno. Siempre se respetó la distancia entre trampas y tipo de vegetación. Estas permanecieron expuestas durante cinco días (Morón 1997; Morón 2014).

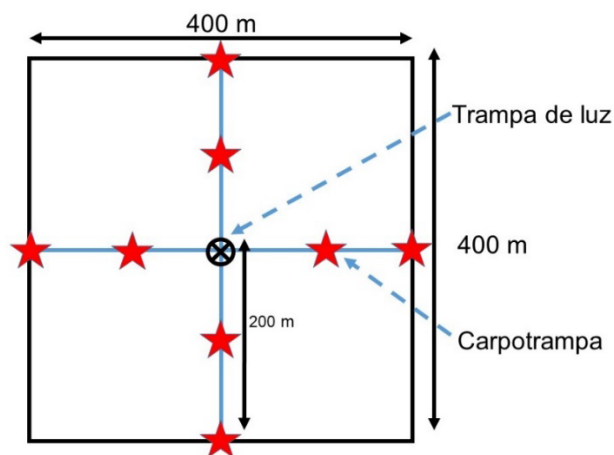


Figura 4.- Esquema de la ubicación y orientación de las carpotrampas con base en la trampa de luz en los sitios de muestreo. ⊗ ubicación de la trampa de luz; ★ ubicación de carpotrampa.

Los individuos capturados se sacrificaron en cámaras letales de acetato de etilo y luego se colocaron en alcohol etílico en una concentración del 80 %. Las muestras de escarabajos se procesaron acorde con los métodos de Morón y Terrón (1988), a través de la preparación en seco. La identificación se basó en la clasificación supragenérica e infragenérica propuesta por Endrödi en 1996 y seguida por Morón (1985), Morón et al. (1997), Vaurie (1958; 1960), Ratcliffe et al. (2013), Cherman y Morón (2014) y Filippini et al. (2016). Para la verificación y determinación de las especies se consultó la colección de escarabajos de la Universidad del Valle y la Universidad de San Carlos, ambas en Guatemala, con la ayuda de su curador el Dr. Enio Cano. Los escarabajos se encuentran depositados en la “Colección de Insectos Agrícolas del proyecto Diversidad en Sistemas de Cultivos” ECOSUR-San Cristóbal y una copia de referencia en la colección entomológica del Departamento de Ecología y Recursos Naturales-Instituto Manantlán de Ecología y Conservación de la Biodiversidad (DERN-IMECBIO), del Centro Universitario de la Costa Sur, Universidad de Guadalajara.; y se colectaron con el permiso de colecta SEMARNAT- SGPA/DGVS/001893/18.

6.6. Análisis de datos

Para detectar la presencia de autocorrelación espacial se utilizó el índice de Moran. Se generó, en primer lugar, una matriz de distancias euclidianas usando los valores de la diversidad 1D de escarabajos y longitud y latitud. Después se dividió cada valor por su distancia en una matriz inversa o de proximidad, bajo la premisa de que los valores altos indican lugares cercanos (Vilalta y Perdomo 2005). El índice de Moran evalúa la concentración o dispersión de los valores de una variable y refleja el grado de similitud entre un conjunto de objetos en unidades geográficas (Goodchild 1987; Vilalta y Perdomo 2005). Los valores de este análisis varían entre +1 y -1, donde el valor positivo se refiere a que existe autocorrelación perfecta (absoluta concentración de los datos), y negativa cuando se presenta una dispersión completa de los datos; el cero significa un patrón espacial totalmente aleatorio (Vilalta y Perdomo 2005). El índice se hizo con el paquete *ape* (Paradis et al. 2018) en R studio (R Core Team 2018).

La diversidad alfa puntual de escarabajos, definida como el número de especies que tiene una comunidad en un área determinada (Halffter y Moreno 2005), se estimó con la

riqueza de especies (S) para cada sitio de muestreo y en los tres tipos de uso de suelo. Los especímenes se clasificaron en grupos funcionales con base en sus hábitos de alimentación (Morón y Deloya 1991; Morón 2000; Alcázar-Ruiz et al. 2003; Deloya et al. 2007; Neita-Moreno y Ratcliffe 2011; Ratcliffe et al. 2013).

Se construyeron curvas de dominancia/diversidad con los paquetes BiodiversityR (Kindt y Coe 2005) y Vegan (Oksanen et al. 2019) en el programa estadístico R Studio para los usos de suelo; para mostrar en secuencia desde las especies más abundantes en el eje de las x y la proporción en \log_{10} del número de individuos de cada especie (Magurran 2004). Este análisis permite visualizar patrones de contraste de la riqueza de especies y sus abundancias al mismo tiempo para cada UDS (Magurran 2004).

Para evaluar la diversidad de las familias de Melolonthidae y Cetoniidae se calcularon los números efectivos de especies o números de Hill, que corresponden al índice de diversidad de Shannon-Weiner y Simpson con la posibilidad de establecer límites extremos que permiten interpretar y comparar la diversidad entre muestras que pueden diferir en esfuerzo de muestreo (Hill 1973; Jost 2006). La comparación *per se* de los índices de diversidad es errónea ya que se expresan en unidades distintas. Por esta razón se prefiere utilizar los números efectivos q (0,1,2) mediante la riqueza y las ecuaciones modificadas de Shannon, Simpson y equitatividad (Hill 1973; Jost 2006).

El exponente q determina la sensibilidad del índice a las abundancias relativas de las especies, es decir, la influencia que podrían tener aquellas que son comunes o raras en la medida de diversidad (Moreno et al. 2011). La de orden cero ($q = 0$) es insensible a las abundancias de las especies; equivale a la riqueza o número de especies que están presentes al menos con un individuo. Cuando $q = 1$, asume que todas son incluidas con un peso de igual proporción de abundancia en la muestra; los valores de q mayores a 1, priorizan a aquellas que son dominantes (Hill 1973; Moreno et al. 2011). Dado que cada orden de los números efectivos de especies representa a una parte de la distribución de abundancias, se estimaron los tres (0D , 1D y 2D) para comparar las diferencias en la diversidad para los usos de suelo en este estudio. Asimismo, se calculó la equidad mediante la fórmula modificada de Hill (1973) (Jost 2010).

El aporte de visualizar la diversidad mediante los números efectivos de especies es la proporción, cambio o impacto que tienen los resultados de los índices de diversidad (Shannon y Simpson). Estos permiten contemplar, de una forma más sencilla, la diferencia en la riqueza y abundancia de las especies. Además, la interpretación que brindan, permite llevar a cabo comparaciones entre sitios (comunidades, condiciones, entre otros) (Moreno et al. 2011).

Por otro lado, se estimó la efectividad del esfuerzo de muestreo mediante la metodología de rarefacción y extrapolación, usando el doble de ejemplares del sitio que obtuvo la mayor abundancia (642) y el uso de suelo con más escarabajos (1094), de la riqueza observada y esperada basada en la distribución de probabilidad multinomial para los números efectivos de especies de los tres órdenes. La cual asume que el procedimiento de muestreo, por sí mismo, no altera substancialmente las abundancias relativas de las especies. Por tal motivo considera aquellas que son raras (Colwell et al. 2012; Chao et al. 2014). Además, la cobertura de muestreo está basada en muestras de igual completitud en lugar que del mismo tamaño, caso contrario puede sobreestimar el número de especies. La riqueza estimada satisface el principio de replicación, el cual es una propiedad esencial para la caracterización de la diversidad (Chao y Jost 2012). Asimismo, se consideraron las especies que se registraron con un solo individuo (únicas o *singletons*) y de dos individuos (*doubletons*) para cada sitio de muestreo. Las estimaciones de estos parámetros se realizaron con el paquete iNext (Chao et al. 2014; Hsieh et al. 2016) en el programa R studio.

La diversidad beta (β), o tasa de recambio entre muestras (sitios y usos de suelo), se puede entender como la variación de la composición de especies entre las unidades de comparación (UDS). La cual puede representar dos diferentes aspectos, el recambio de especies (reemplazo de algunas especies por otras) y el anidamiento (proceso de pérdida o ganancia de especies que genera subconjuntos de los sitios con más riqueza) de los ensamblajes de especies (Baselga 2010). Ambos procesos (disimilitud por recambio y anidamiento) se estimaron a través del paquete betapart (Baselga y Orme 2012) con datos de incidencia en cada sitio, con el programa R studio.

Una forma de relacionar la abundancia de las especies de escarabajos con los factores físico-ambientales es a través del Análisis de Correspondencia Canónica (CCA). El cual se utiliza cuando se busca explicar las relaciones unimodales (basado en distancias de chi-cuadrada) entre una tabla con datos de las especies (variable de respuesta) y los parámetros ambientales (variables explicativas) (Legendre y Legendre 1998; Zuur et al. 2007). Los registros de las especies se ponderaron con respecto a los sitios (escalamiento tipo 1). Tanto los sitios como las variables ambientales y las especies se incluyeron en la ordenación, esto permitió una interpretación espacial directa y el biplot aproximó los promedios ponderados de las especies con respecto a las variables ambientales. En este tipo de análisis, la ordenación de la matriz de respuesta se constriñe de forma que los vectores de ordenación resultantes son combinaciones lineales de las variables de la matriz explicativa (Luzuriaga y Olano 2006).

Se utilizaron las variables físico-ambientales de temperatura, humedad relativa, velocidad de viento, precipitación y cobertura de dosel; las cuales previo al análisis se estandarizaron. Dado que velocidad de viento y cobertura de dosel mostraron colinealidad ($VIF= 16.97$ y 18.12 , respectivamente), se decidió eliminar velocidad de viento porque no explicó el comportamiento de los datos y la cobertura de dosel representa mayor sentido biológico para los escarabajos. Las estimaciones se llevaron a cabo con el programa R studio a través del paquete Vegan (Oksanen et al. 2019).

Se utilizó el índice de correlación de Pearson para determinar si las variables de vegetación (especie con el índice de valor de importancia más alto) y las diversidades de orden uno (1D) de escarabajos de los sitios de SAP y ACA presentaban algún tipo de relación. Es correlación, la cual puede ser positiva, sin relación o negativa (-1, 0, +1) (Legendre y Legendre 1998).

Por último, se aplicó el análisis CLAMP (Chao y Lin 2011; Chazdon et al. 2011) en R studio, para identificar a aquellas especies que tienen especialidad con algunos de los tipos de UDS estudiados. Este análisis es una aproximación estadística de clasificar a las especies en generalistas y especialistas de dos hábitats distintos. Emplea un modelo multinomial que se basa en las abundancias relativas sin excluir aquellas que son raras. El modelo permite clasificar a las especies en cuatro grupos: 1) generalista, 2)

especialista al hábitat A, 3) especialista al hábitat B y 4) muy rara para clasificarla con confianza (Chazdon et al. 2011).

En este caso, el análisis CLAMP se estimó en dos niveles: 1) la aproximación de categorías mayores (SAP/ACA-POT) y 2) la aproximación por tipos de UDS (selva alta perennifolia, acahual y potreros).

Además, se calculó si había diferencias estadísticas entre las abundancias y riquezas de los escarabajos entre los grupos funcionales y los usos de suelo mediante la prueba de suma de rangos de Kruskal-Wallis.

VII. RESULTADOS

7.1. Autocorrelación espacial

El índice de Moran indicó que las muestras fueron independientes espacialmente, ya que el valor observado (-0.05) y esperado (-0.12) fueron negativos y no significativos estadísticamente ($p= 0.62$) y la desviación estándar fue baja (0.13).

7.2. Caracterización y componentes estructurales de la vegetación

Se registraron un total de 79 especies y morfoespecies de plantas leñosas, de las cuales 47 pertenecieron a los sitios de la SAP (REBIMA), mientras que 38 se reportaron para los sitios de vegetación secundaria o acahual (ACA) (Anexo 2). La SAP obtuvo 41 especies exclusivas, el ACA 32 y se compartieron seis. Para el potrero (POT) solo se identificaron los pastos dominantes en cada lugar. La mayor riqueza, porcentaje de cobertura de dosel y área basal arbórea se registraron en los sitios con SAP (Cuadro 2).

Cuadro 2.- Asociación florística, números efectivos (Hill), área basal y cobertura de dosel de especies leñosas en la REBIMA y los ejidos del municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, México, 2018.

Sitio	UDS	Dominante	Codominante	0D	1D	2D	CD	AB (m ²)
S1	SAP	<i>Dialium guianense</i>	<i>Rinorea guatemalensis</i>	22	9.39	5.37	87	392252.32
S2	SAP	<i>Ampelocera hottlei</i>	<i>Myrospermum frutescens</i>	24	12.15	8.21	85	496756.07
S3	SAP	<i>Brosimum lactescens</i>	<i>Brosimum alicastrum</i>	32	11.83	5.64	100	343405.94
S4	ACA	<i>Byrsonima crassifolia</i>	<i>Luehea candida</i>	28	14.59	9.77	74	122330.76
S5	ACA	<i>Byrsonima crassifolia</i>	<i>Tabebuia guayacan</i>	12	6.81	5.21	80	201976.60
S6	ACA	<i>Bellucia grossularioides</i>	<i>Terminalia amazonia</i>	15	8.1	5.1	90	140604.66
S7	POT	<i>Brachiaria humidicola</i>		0	0	0	0	0
S8	POT	<i>Cynodon dactylon</i>	<i>Brachiaria humidicola</i>	0	0	0	0	0
S9	POT	<i>Brachiaria brizantha</i>	<i>Rhynchospora cephalotes</i>	0	0	0	0	0

S1, S2, S3, S4, S5, S6, S7, S8, S9 = sitios de muestreo. UDS= uso de suelo (SAP= selva alta perennifolia, ACA= acahual, POT= potrero). D = diversidad efectiva orden cero (0D), uno (1D) y dos (2D). CD= cobertura de dosel promedio (%). AB= Área basal.

La estructura diamétrica para los sitios de muestreo fue diferente. En los de la SAP hubo más especies leñosas en la categoría > 60 cm que en el ACA. En ACA se presentaron mayor número de especies leñosas en las categorías menores (2.5 a 5, 6 a 10 y 11 a 15 cm). El sitio S6 (ACA) presentó una estructura similar al sitio S1 (Cuadro 3).

Cuadro 3.- Estructura diamétrica (DAP) de las especies leñosas en los sitios de la REBIMA y los ejidos del municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, México, 2018.

	UDS	Sitios	Categorías diamétricas (cm)					
			2.5 a 5	6 a 10	11 a 15	16 a 30	31 a 60	> 60
Especies leñosas	SAP	S1	6	14	30	36	21	12
	SAP	S2	13	23	24	44	26	13
	SAP	S3	3	17	39	57	22	24
	ACA	S4	20	43	55	72	36	6
	ACA	S5	22	31	52	80	37	13
	ACA	S6	9	6	34	53	42	9

UDS= uso de suelo (SAP= selva alta perennifolia, ACA= acahual). S1, S2, S3, S4, S5, S6 = sitios de muestreo.

El material leñoso caído fue mucho más abundante en los sitios de SAP que en los del ACA. Además, estos fueron de categorías diamétricas mayores y con un grado de descomposición más avanzado (Cuadro 4).

Cuadro 4.- Cantidad y grado de descomposición del material leñoso caído en los sitios de muestreo en la REBIMA y los ejidos del municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, México, 2018.

UDS	Sitios	Presencia	Clase	CD	Categorías diamétricas			
					< 15 cm	15-30 cm	31-60 cm	> 60 cm
SAP	S1	Alta	I	1,2	7	1	0	0
			D	3,4,5	1	1	4	0
SAP	S2	Alta	I	1,2	2	2	0	1
			D	3,4,5	0	2	0	1
SAP	S3	Alta	I	1,2	1	0	1	1
			D	3,4,5	7	5	0	2
ACA	S4	Intermedia	I	1,2	12	0	0	0
			D	3,4,5	2	2	1	0
ACA	S5	Baja	I	1,2	6	5	4	0
			D	3,4,5	0	0	0	0
ACA	S6	Intermedia	I	1,2	8	1	0	0
			D	3,4,5	0	2	1	0

UDS= uso de suelo, SAP= selva alta perennifolia, ACA= acahual. S1, S2, S3, S4, S5, S6 = sitios de muestreo. I= intacto, D= deterioro. CD= clases de descomposición (1, 2, 3, 4 y 5).

Fuente Waddell (2002) y Woodall y Monleon (2008).

El índice de valor de importancia definió aquellas especies que son fundamentales para la estructura vegetal para cada sitio de muestreo. Los organismos leñosos con alto valor

para SAP y ACA fueron distintos; *Rinorea guatemalensis* se mostró como la más importante para SAP, mientras que para ACA lo fue *Byrsonima crassifolia*. La magnitud de valor de importancia fue mayor entre los sitios de ACA respecto a los de SAP (Cuadro 5).

Cuadro 5.- Especies leñosas con los valores de importancia más altos por sitio y uso de suelo en la REBIMA y los ejidos del municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, México, 2018.

Sitio	UDS	Especie	FR	AR	DR	VI
S1	SAP	<i>Rinorea guatemalensis</i>	0.01	0.36	0.05	0.44
		<i>Dialium guianense</i>	0.01	0.03	0.05	0.31
		<i>Guarea glabra</i>	0.02	0.16	0.04	0.24
S2	SAP	<i>Rinorea guatemalensis</i>	0.01	0.23	0.01	0.26
		<i>Dialium guianense</i>	0.02	0.15	0.04	0.22
		<i>Myrospermum frutescens</i>	0.02	0.13	0.06	0.22
S3	SAP	<i>Myrospermum frutescens</i>	0.02	0.37	0.08	0.48
		<i>Dialium guianense</i>	0.02	0.14	0.15	0.32
		<i>Brosimum lactescens</i>	0.01	0.06	0.16	0.25
S4	ACA	<i>Byrsonima crassifolia</i>	0.01	0.17	0.46	0.66
		<i>Tapirira mexicana</i>	0.01	0.19	0.06	0.27
		<i>Luehea candida</i>	0.01	0.11	0.70	0.20
S5	ACA	<i>Byrsonima crassifolia</i>	0.01	0.25	0.48	0.76
		<i>Pourouma aspera</i>	0.007	0.26	0.11	0.39
		<i>Bellucia grossularioides</i>	0.02	0.20	0.10	0.33
S6	ACA	<i>Bellucia grossularioides</i>	0.02	0.38	0.34	0.75
		<i>Terminalia amazonia</i>	0.02	0.06	0.21	0.30
		<i>Lonchocarpus sp.</i>	0.01	0.07	0.13	0.23

UDS= uso de suelo, SAP= selva alta perennifolia, ACA= acahual. S1, S2, S3, S4, S5, S6 = sitios de muestreo. FR= frecuencia relativa por especie; AB= abundancia relativa; DR= densidad relativa; VI= valor de importancia por especie.

En general la temperatura y la velocidad de viento fueron menores en los sitios con SAP que con ACA y POT. La humedad relativa fue mayor en la SAP. La precipitación osciló a lo largo de los meses de muestreo; sin embargo, fue mayor en los meses de mayo a agosto, el mes con más lluvia fue junio (Cuadro 6).

Cuadro 6.- Variables ambientales por sitio y uso de suelo en la REBIMA y los ejidos del municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, México, 2018.

Sitio	UDS	T (\bar{x})	T (s)	VV (\bar{x})	VV (s)	HR (\bar{x})	HR (s)	Pp (\bar{x})	Pp (s)	Mes	Ppm
S1	SAP	26.25	1.38	0.30	0.10	81.6	3.94	13.33	14.85	Marzo	19.20
S2	SAP	26.49	1.81	0.36	0.09	84.5	6.70	8.71	11.78	Abril	15.80
S3	SAP	27.76	2.23	0.46	0.05	81.3	8.58	19.47	36.92	Mayo	284.70
S4	ACA	29.13	2.83	0.46	0.16	69.8	8.78	13.33	14.85	Junio	367.50
S5	ACA	28.82	2.18	0.49	0.18	74.1	10.16	8.71	11.78	Julio	140.90
S6	ACA	29.12	2.80	0.60	0.31	77.2	9.18	19.47	36.92	Agosto	221.52
S7	POT	27.28	2.98	1.05	0.29	73.9	11.94	13.33	14.85		
S8	POT	26.72	3.25	0.88	0.31	75.3	10.70	8.71	11.78		
S9	POT	29.31	2.64	0.97	0.28	75.9	9.49	19.47	36.92		
Total											1049.62

S1, S2, S3, S4, S5, S6, S7, S8, S9 = sitios de muestreo. UDS= uso de suelo, SAP (selva alta perennifolia), ACA (acahual) y POT (potrero). \bar{x} = promedio, s= desviación estándar, T= temperatura (°C), VV= velocidad del viento (m/s), HR= humedad relativa, Pp= precipitación (mm), Ppm= precipitación mensual (mm).

7.3. Escarabajos melolóntidos y cetónidos

7.3.1. Riqueza y abundancia

Se recolectaron un total de 1266 individuos, pertenecientes a dos familias, cuatro subfamilias, 25 géneros y 57 especies y morfoespecies. De las tres subfamilias de Melolonthidae registradas, Melolonthinae obtuvo el mayor número de individuos (529, 41.78 %), incluidos en cinco géneros y 17 especies (12.28 %). Le siguió Dynastinae con 490 individuos (38.70 %), pertenecientes a diez géneros y 20 especies (35.08 %). Por último, Rutelinae con 104 (8.21 %) individuos distribuidos en seis géneros y 12 especies (21.05 %). Para Cetoniidae (Cetoniinae) se capturaron 142 individuos (11.21 %) incluidos en cuatro géneros y ocho especies (14.03 %).

El sitio en el que se registró el mayor número de especies de escarabajos fue el S2 (27 especies) en SAP, le siguieron el S1 (SAP) y S9 (POT) con 23 especies. En referencia con los usos de suelo, la SAP fue en la que se obtuvo la riqueza más alta con 37 especies, seguido por el POT (32) y por último el ACA (21). Las abundancias de individuos entre la selva alta perennifolia (SAP) y el potrero (POT) difirieron en menor medida (516, 40.75 %

y 547, 43.20 %). En el acahual (ACA) se obtuvo la menor cantidad, con 203 individuos (16.03 %) (Cuadro 7).

Cuadro 7.- Abundancias y riquezas de especies de Cetoniidae y Melolonthidae por sitio, uso de suelo y temporadas en la REBIMA y los ejidos del municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, México, 2018.

	SAP			ACA			POT		
	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8	S9
Abundancia total/sitio	224	123	169	50	22	131	105	321	121
Riqueza total/sitio	23	27	20	12	10	17	16	13	23
Abundancia total/UDS		516			203			547	
Riqueza total/UDS		37			21			32	
Abundancia total	1,266								
Riqueza total	57								
Abundancia total/Seca	920								
Abundancia total/Lluvia	346								
Riqueza total/Seca	48								
Riqueza total/Lluvia	36								

S1, S2, S3, S4, S5, S6, S7, S8, S9 = sitios de muestreo. UDS= uso de suelo, SAP= selva alta perennifolia, ACA= acahual y POT= potrero.

Cyclocephala obtuvo la mayor riqueza (diez), seguida por *Phyllophaga* con nueve. El género con el mayor número de ejemplares fue *Phyllophaga* con 332, seguido por *Dyscinetus* con 329 individuos. Las especies más abundantes fueron *Dyscinetus dubius*, *Phyllophaga tenuipilis*, *Diplotaxis* sp. aff. *rita*, *Chlorota limbaticollis*, *Cyclocephala lunulata*, *Ceraspis mexicana* y *Phyllophaga sturmi*, las cuales representan el 55.72 % de la abundancia total. Las especies más abundantes en SAP fueron: *Diplotaxis* sp. aff. *rita* (69, 13.37 %), *Ceraspis mexicana* (51, 9.88 %) y *Chlorota limbaticollis* (48, 9.30 %). Respecto al ACA, *Phyllophaga tenuipilis* (60, 29.55 %), *Amithao cavifrons* (33, 16.25 %) y *Amithao haematopus* (25, 12.31 %). *Dyscinetus dubius* (322, 58.86 %), *Cyclocephala lunulata* (58, 10.60 %) y *Euethoea humilis* (44, 8.04 %) obtuvieron las cantidades más altas en el POT (Anexo 3).

La comparación entre temporadas (seca y lluvia) arrojó que los escarabajos melolóntidos y cetónidos fueron más abundantes y con mayor riqueza en secas (920, 48) que en lluvias (346, 36) para los tres tipos de uso de suelo (Cuadro 7). Los mayores picos de

abundancias para gran parte de las especies se presentaron a partir de la mitad del mes de mayo, cuando las precipitaciones se volvieron constantes (Anexo 4).

7.3.2. Acumulación de especies y eficiencia de muestreo

El porcentaje de cobertura de la muestra total fue de 98 %. Para los sitios osciló entre el 68 y 97 %. El S5 (ACA) obtuvo la cobertura más baja (68 %); mientras que para los usos de suelo fue entre 96 y 98 % (Cuadro 8). Por otra parte, el mayor número de especies raras con uno y con dos individuos (singletons y doubletons) se presentó en la SAP (Cuadro 8 y Figura 5).

Cuadro 8.- Cobertura de la muestra de escarabajos, singletons (especies con un solo individuo) y doubletons (especies con dos individuos), por sitio y uso de suelo, en la REBIMA y los ejidos del municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, México, 2018.

Sitio	n	SC	S.Obs	Single	Double	UDS	n	S.Obs	SC	Single	Double
S1	224	0.96	23	8	4						
S2	123	0.89	27	13	3	SAP	516	37	0.97	13	7
S3	169	0.95	20	8	2						
S4	50	0.88	12	6	2						
S5	22	0.68	10	7	1	ACA	203	21	0.96	7	3
S6	131	0.93	17	8	2						
S7	105	0.92	16	8	3						
S8	321	0.97	13	9	2	POT	547	32	0.98	10	4
S9	121	0.95	23	2	2						

Sitios S1, S2, S3 = selva alta perennifolia (SAP); sitios S4, S5, y S6 = acahual (ACA); sitios S7, S8, y S9 = potrero (POT). UDS= uso de suelo. n= número de individuos. SC= porcentaje de cobertura de la muestra. S. Obs= riqueza observada. Single= singletons (especies con un solo individuo); Double= doubletons (especies con dos individuos).

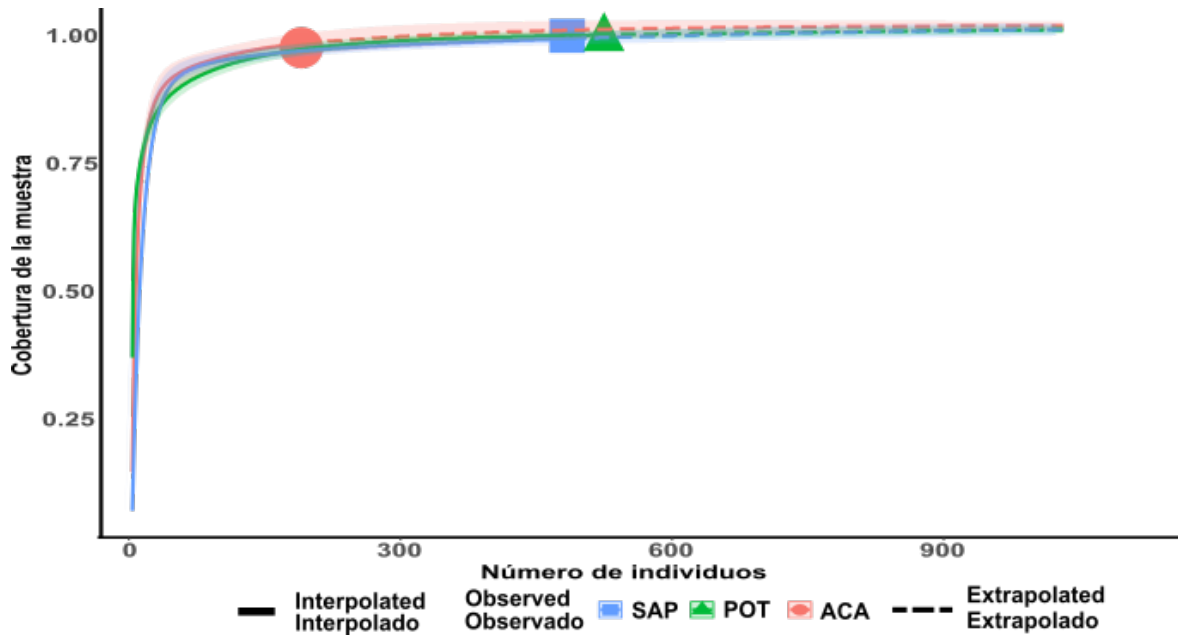


Figura 5.- Cobertura de la muestra de escarabajos (observada y extrapolada) por usos de suelo (SAP = selva alta perennifolia, ACA = acahual y POT = potrero) en la REBIMA y los ejidos del municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, México, 2018.

La rarefacción y extrapolación por cada sitio, calculada para $q=0$, mostró la cantidad de especies que podrían ser recolectadas (qD) con un esfuerzo de captura mayor (642 individuos) y los límites de confianza tanto para la riqueza de orden 0 ($qD.LCL$ y $qD.UCL$) como para la cobertura de la muestra ($SC.LCL$ y $SC.UCL$). Con base en el análisis se esperarían recolectar entre seis y 13 especies más para alcanzar un nivel de inventario del 100 %. Los sitios S2 (SAP) y S5 (ACA) son los que requerirían de mayor esfuerzo de muestreo para encontrar 24 y 23 especies más, respectivamente. Caso contrario al S9 (POT) donde solo faltarían por capturar seis especies (Cuadro 9).

Cuadro 9.- Extrapolación de la riqueza (qD) y cobertura de la muestra (SC) con sus límites de confianza (LCL y UCL), por sitio, en la REBIMA y los ejidos del municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, México, 2018.

Sitio	UDS	qD	qD.LCL	qD.UCL	SC	SC.LCL	SC.UCL
S1	SAP	29.73	20.91	38.55	0.99	0.98	1.00
S2	SAP	51.00	28.44	73.55	0.98	0.95	1.01
S3	SAP	32.00	17.51	46.49	0.98	0.96	1.01
S4	ACA	20.81	-1.15	42.78	1	0.99	1.00
S5	ACA	33.38	0.04	66.71	1	0.99	1.00
S6	ACA	30.64	14.29	46.99	0.99	0.97	1.01
S7	POT	26.34	6.77	45.90	0.99	0.97	1.01
S8	POT	20.25	12.60	27.91	0.98	0.97	0.99
S9	POT	29.00	16.71	41.29	0.99	0.98	1.00

Sitios S1 S2, S3 = selva alta perennifolia (SAP); sitios S4, S5, S6 = acahual (ACA); sitios S7, S8, S9 = potrero (POT). UDS= uso de suelo; qD= riqueza del orden 0 (N0); qD.LCL= nivel de confianza inferior de la riqueza; qD.UCL = nivel de confianza superior de la riqueza; SC.LCL= nivel de confianza inferior de la cobertura de la muestra; SC.UCL= nivel de confianza superior de la cobertura de la muestra. La extrapolación se realizó con el doble del número de individuos tomando en cuenta el sitio con mayor abundancia.

La curva de acumulación de especies para el orden cero (0D) sugiere que para ACA se puede alcanzar la asíntota con el triple (600) de individuos, mientras que para SAP y POT con el doble del esfuerzo de muestreo (1,000 individuos). Los intervalos de confianza de los usos de suelo se superponen y sugieren que comparten riquezas (Figura 6).

La acumulación de especies para el orden uno (1D) señaló que todos los usos de suelo alcanzarían la asíntota con poco esfuerzo de muestreo adicional. La SAP y el ACA quedaron por debajo de una especie sobre la estimación en este orden. Es decir, para la SAP se registró una riqueza de 16 y se estimó de 17 y para ACA se registraron nueve y se estimaron 10. La curva del POT sí alcanzó la asíntota con la riqueza capturada. Este orden de diversidad permite observar que la riqueza es diferente entre SAP, ACA y POT (Figura 7).

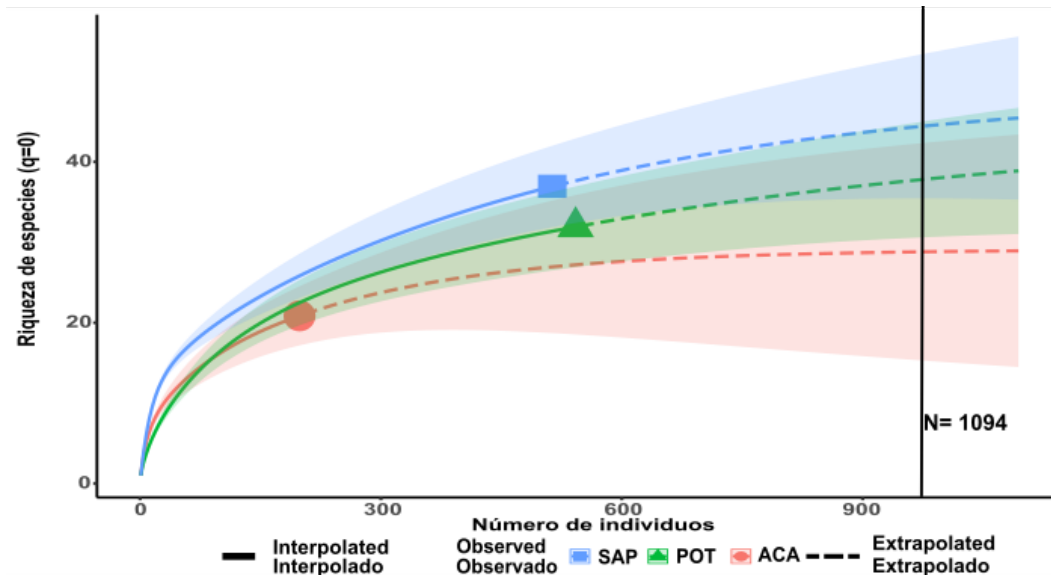


Figura 6.- Interpolación y extrapolación de especies de escarabajos (0D), por UDS (SAP = selva alta perennifolia, ACA = acahual y POT = potrero), capturados en la REBIMA y los ejidos del municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, México, 2018.

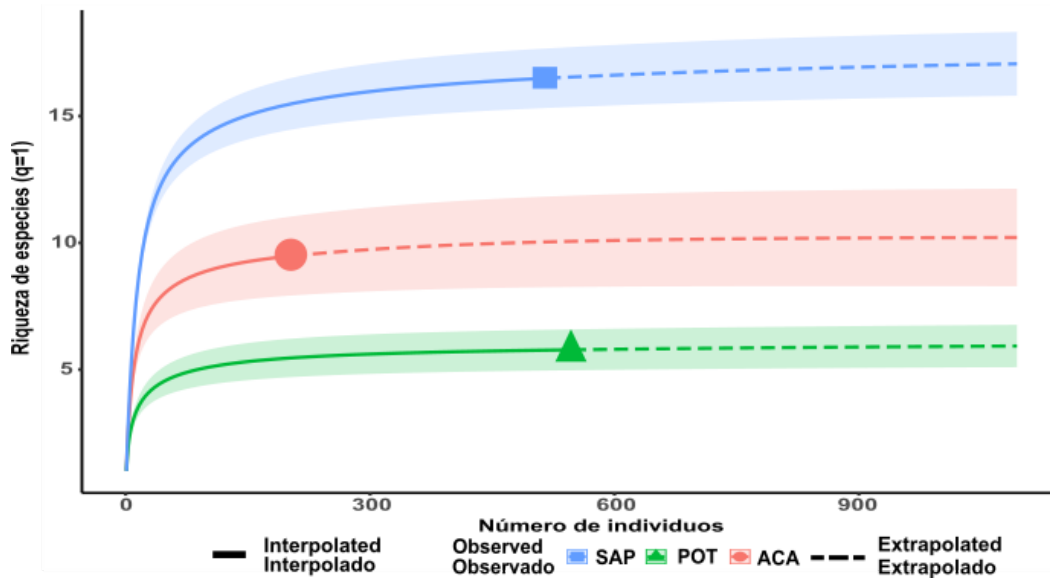


Figura 7.- Interpolación y extrapolación de especies (1D) de escarabajos, por UDS (SAP = selva alta perennifolia, ACA = acahual y POT = potrero), capturados en la REBIMA y Marqués de Comillas, Chiapas, México, 2018.

La interpolación y extrapolación para el orden dos (2D) mostró que la captura de escarabajos en SAP, ACA y POT alcanzaron la asíntota. Prácticamente no hubo

diferencias marcadas entre las riquezas observada y estimada para este orden (Figura 8).

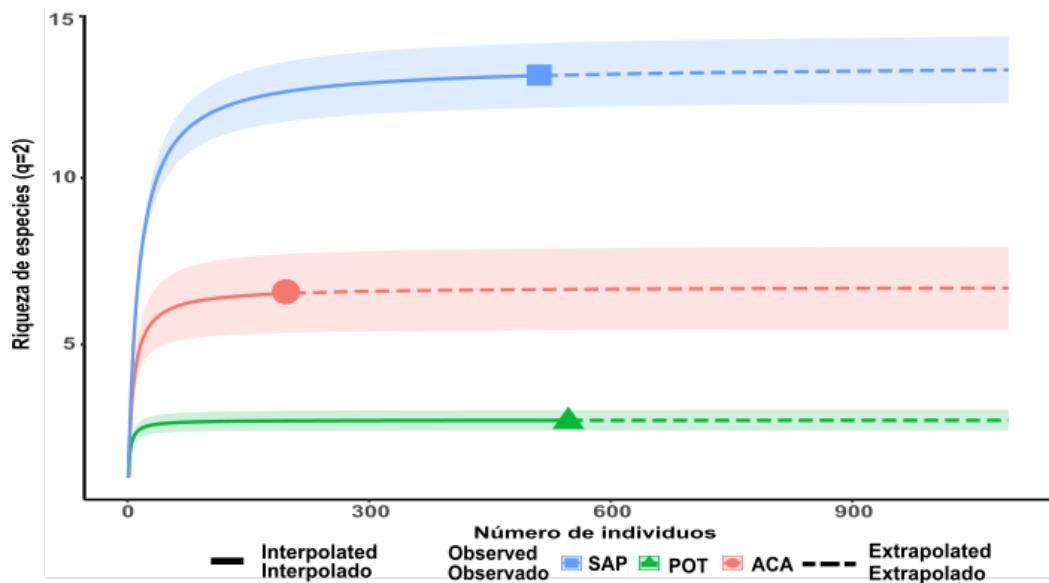


Figura 8.- Interpolación y extrapolación de especies (2D) de escarabajos, por UDS (SAP = selva alta perennifolia, ACA = acahual y POT = potrero), capturados en la REBIMA y los ejidos del municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, México, 2018.

7.3.3. Dominancia y diversidad

La dominancia de las especies fue distinta para los usos de suelo y estuvo representada por diferentes especies. Las que mostraron dominancias mayores a 25 individuos en SAP fueron *Diplotaxis* sp. aff. *rita*, *Ceraspis mexicana* y *Chlorota limbaticollis*; en ACA *Phyllophaga tenuipilis*, *Amithao cavifrons* y *A. haematopus*; y en POT *Dyscinetus dubius*, *Cyclocephala lunulata* y *Euetheola humilis*. *Dyscinetus dubius* dominó y solo se registró en POT; *Diplotaxis* sp. aff. *rita* fue dominante en SAP y en acahuales se encontró, pero con abundancias mínimas (un ejemplar); y *Phyllophaga tenuipilis* fue muy abundante en ACA y mostró abundancias intermedias en SAP y POT. Se observó que una misma especie puede presentar abundancias muy contrastantes según el tipo de UDS, por ejemplo: *Amithao cavifrons*, *Ceraspis mexicana*, *Cyclocephala lunulata* y *Euetheola humilis* (Figura 9).

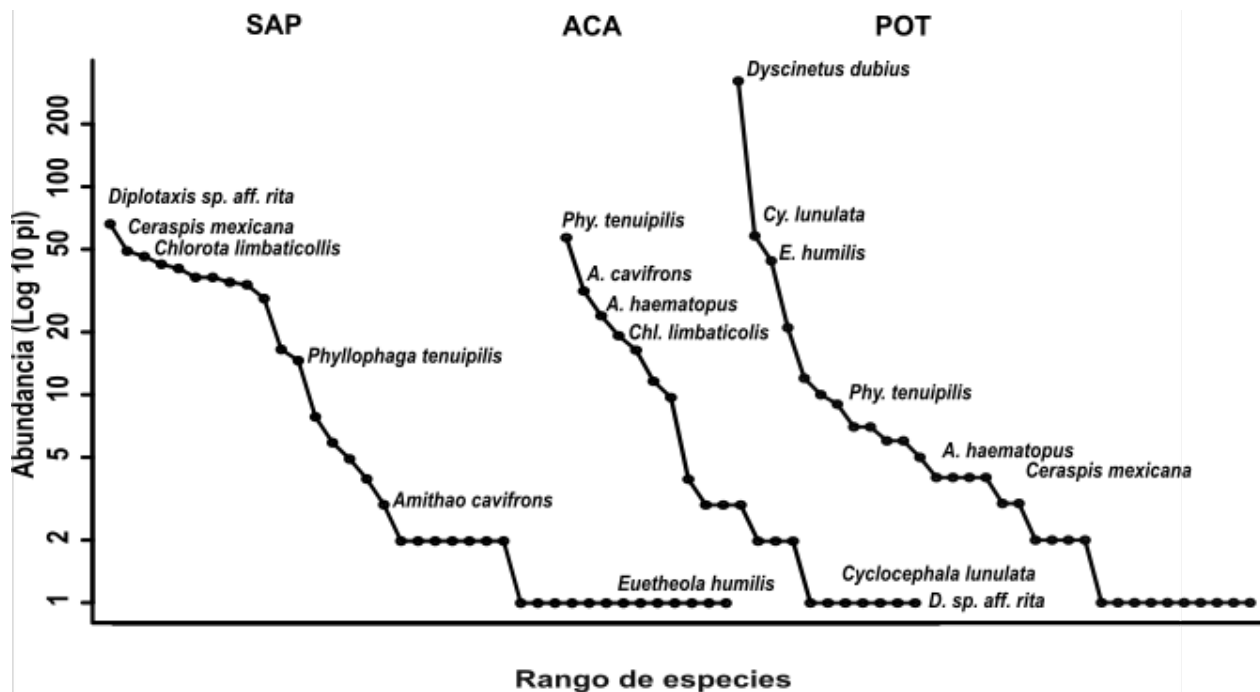


Figura 9.- Curvas de dominancia/diversidad de las especies de escarabajos capturadas para los usos de suelo (SAP= selva alta perennifolia, ACA= acahual y POT= potrero) en la REBIMA y los ejidos del municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, México, 2018. (Phy.= *Phyllophaga*, A.= *Amithao*, Chl.= *Chlorota*, D.= *Diplotaxis*, Cy.= *Cyclocephala*, E.= *Euetheola*).

La mayor equitatividad se presentó en S9 (POT, 0.81) y S3 (SAP, 0.76). En cambio, el S8 resultó con el mayor grado de dominancia para ese ensamblaje de especies (0.35). Respecto a los usos de suelo, SAP fue la que obtuvo el valor más alto de equidad (0.77), contrario a lo que ocurrió con el POT, el cual presentó la mayor dominancia (0.24).

El S2 (SAP) tuvo el mayor número de especies (27), mientras el S5 (ACA) la menor riqueza (10). Con la medida de diversidad de orden uno (1D) se encontró que el S9 (POT) tuvo el valor de riqueza teórica de especies más alto (17.17), seguido por el S2 (15.67, SAP); mientras que el S8 (POT) el valor más bajo (1.61). La medida de orden dos mostró la misma tendencia que el 1D . El orden cero (0D) diferenció a la SAP como la más rica en especies (37), seguido por el POT (32) y por último el ACA (21). La SAP obtuvo un valor teórico más alto, para el orden uno, de 16.49 especies. Por otra parte, el ACA alcanzó una diversidad de 9.47 especies efectivas y el POT logró 5.77. Es decir, la SAP es 1.74 y 2.84 veces más diversa que el ACA y el POT, respectivamente. Finalmente, la

diversidad de orden dos apuntó de nuevo a la SAP como la más diversa y equitativa, mientras al POT como el menos diverso (Cuadro 10).

Los números efectivos fueron diferentes en cada temporada del año (seca y lluvia); así para 0D se obtuvieron los valores de 48 y 36, para 1D de 15.55 y 19.36, mientras que para 2D de 7.46 y 15 respectivamente.

El coeficiente de correlación de Pearson fue significativo (0.009, $p=0.01$). El índice de valor de importancia de las especies arbóreas y la diversidad (1D) de los escarabajos (Cuadro 10) estimaron una correlación negativa fuerte (-0.92).

Cuadro 10.- Números efectivos de especies de Cetoniidae y Melolonthidae, por sitio y usos de suelo, en la REBIMA y los ejidos del municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, México, 2018.

Sitio	0D	1D	2D	$E' = ({}^2D-1)/({}^1D-1)$	UDS	0D	1D	2D	$E' = ({}^2D-1)/({}^1D-1)$
S1	23	11.63	8.73	0.72					
S2	27	15.67	11.62	0.72	SAP	37	16.49	13.06	0.77
S3	20	11.15	8.79	0.76					
S4	12	5.00	2.78	0.44					
S5	10	6.24	4.03	0.57	ACA	21	9.47	6.53	0.65
S6	17	8.15	6.09	0.71					
S7	16	6.59	4.38	0.60					
S8	13	1.61	1.22	0.35	POT	32	5.77	2.17	0.24
S9	23	17.17	14.17	0.81					

Sitios S1, S2, S3 = selva alta perennifolia (SAP); sitios S4, S5, S6 = acahual (ACA); S7, S8, S9 = potrero (POT); ${}^0D(S)$ = números efectivos de orden 0, riqueza de especies; 1D = números efectivos de orden 1; 2D = números efectivos de orden 2; E= equitatividad de los números efectivos de especies. UDS= usos de suelo.

7.3.4. Diversidad beta y composición de especies

La diversidad beta de los ensamblajes de especies total fue de $\beta_{SOR} = 0.78$. La cual se explicó en un 90.21 % ($\beta_{SIM} = 0.71$) por el recambio y un 8.89 % por el anidamiento ($\beta_{NES} = 0.07$) (Figura 10).

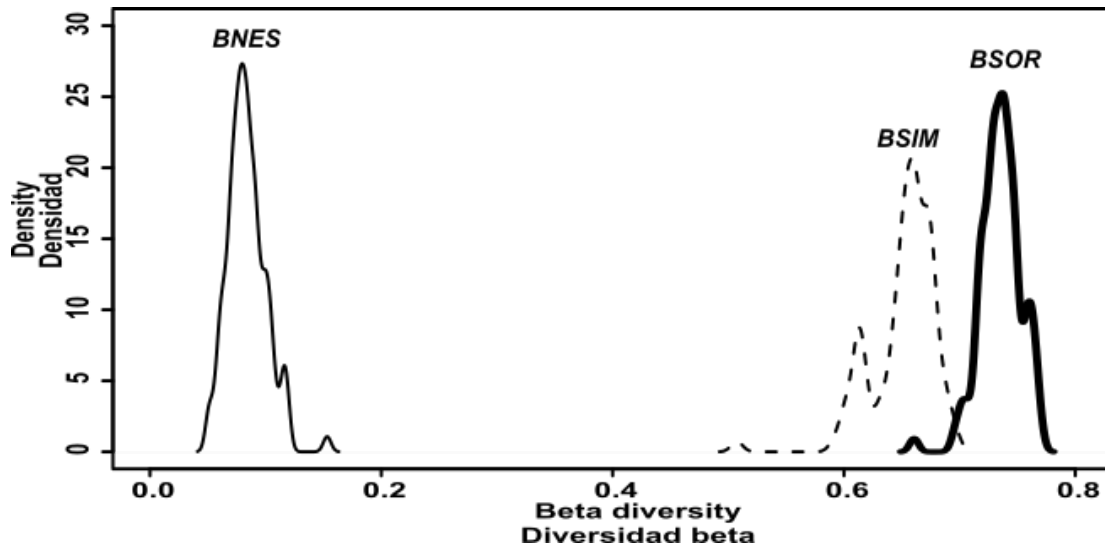


Figura 10.- Distribución de los valores de disimilitud total (β_{SOR}), por recambio (β_{SIM}) y por anidamiento (β_{NES}) para nueve sitios de captura de melolóntidos y cetónidos en la REBIMA y los ejidos del municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, México, 2018.

La separación de los sitios en dos clados, explicada por el recambio, mostró claramente la diferencia en los grupos de especies entre los sitios de SAP (S1, S2 y S3) y ACA (S4, S5 y S6) con respecto a los sitios de POT (S7, S8 y S9) (Figura 11). Mientras que el S9 fue categorizado como subconjunto de la selva alta perennifolia, los S7 y S8 lo fueron para acahual (Figura 12).

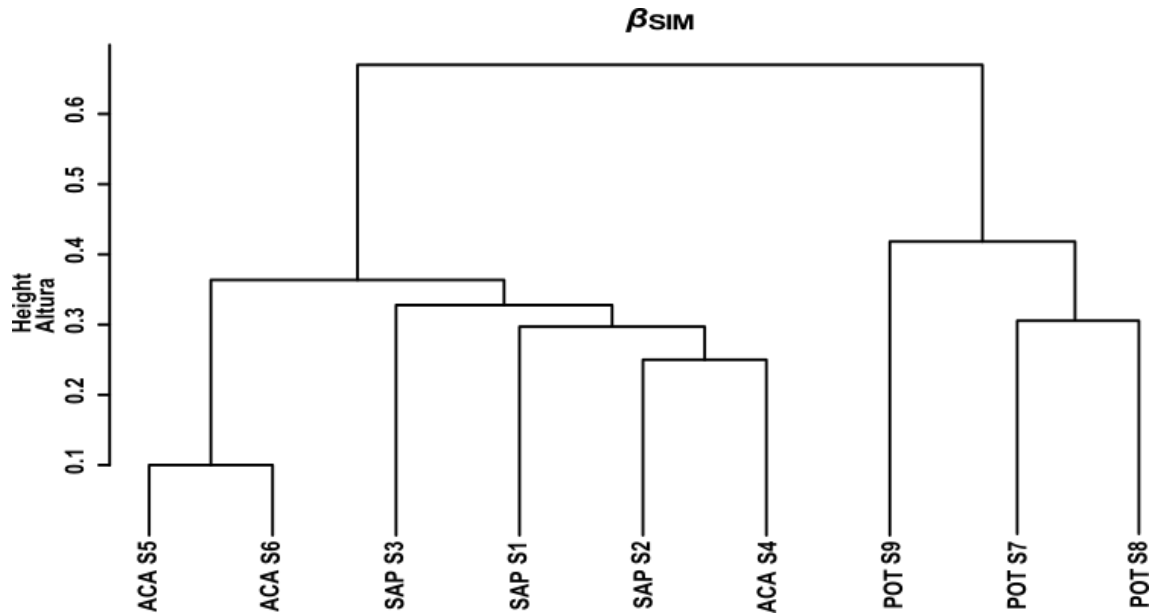


Figura 11.- Variación de la composición de especies de melolóntidos y cetónidos, explicada por el recambio (β_{SIM}), recolectados en nueve sitios de la REBIMA y los ejidos del municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, México, 2018. S= sitios de captura; ACA= acahual, SAP= selva alta perennifolia, POT= potrero.

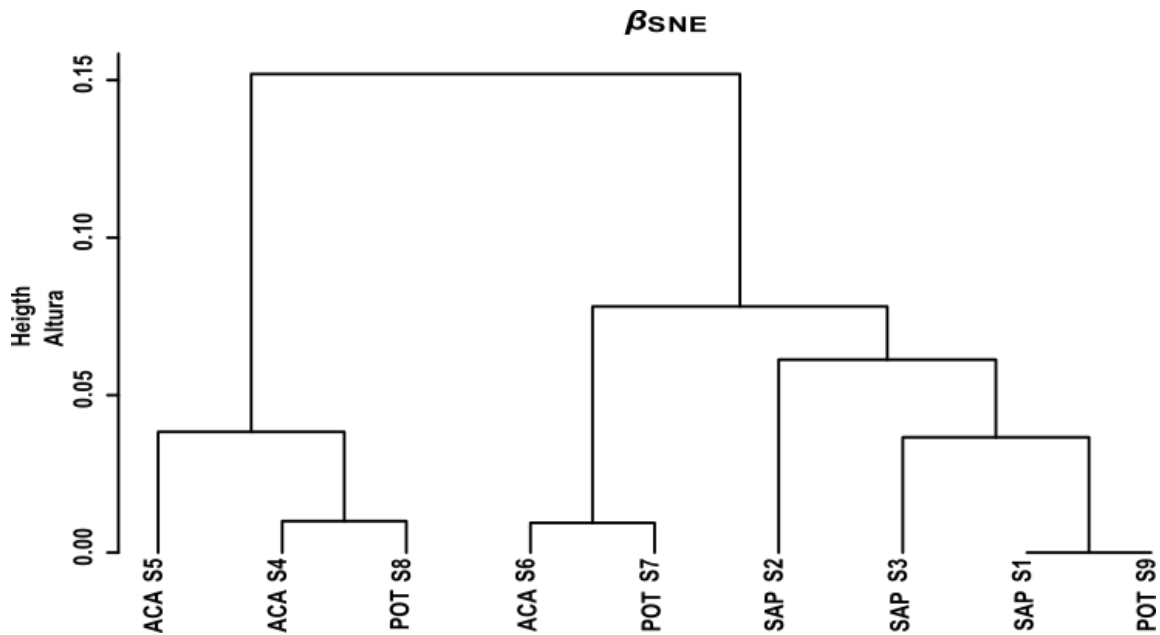


Figura 12.- Variación de la composición de especies de melolóntidos y cetónidos, explicada por el anidamiento (β_{SNE}), recolectados en nueve sitios de la REBIMA y los ejidos del municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, México, 2018. S= sitios de captura; ACA= acahual, SAP= selva alta perennifolia, POT= potrero.

El análisis de correspondencia canónico (ejes CCA1 y CCA2) explicó el 60 % de la varianza del ensamblaje de escarabajos total con significancia estadística (0.019, $p < 0.05$). Los parámetros que resultaron significativos fueron la temperatura (0.067, $p < 0.1$), humedad relativa (0.002, $p < 0.01$) y cobertura de dosel (0.094, $p < 0.1$). Los sitios y el ensamblaje de escarabajos de selva alta perennifolia estuvieron relacionados con la humedad relativa y la cobertura de dosel; los sitios de acahual y su ensamblaje de escarabajos con la precipitación y temperatura; mientras que los sitios de potrero y su ensamblaje de escarabajos mostraron la relación más baja con las variables analizadas (Figura 13).

El mismo análisis agrupó los sitios de muestreo y las especies asociadas que representaron a la SAP (sitios: S1, S2 y S3), lo mismo ocurrió para ACA (S4, S5 y S6) y POT (S7, S8 y S9). Se observó mayor cantidad de especies compartidas entre los ensamblajes de SAP y ACA. Por el contrario, POT obtuvo menor riqueza en común con respecto a la SAP (Figura 13 y cuadro 11).

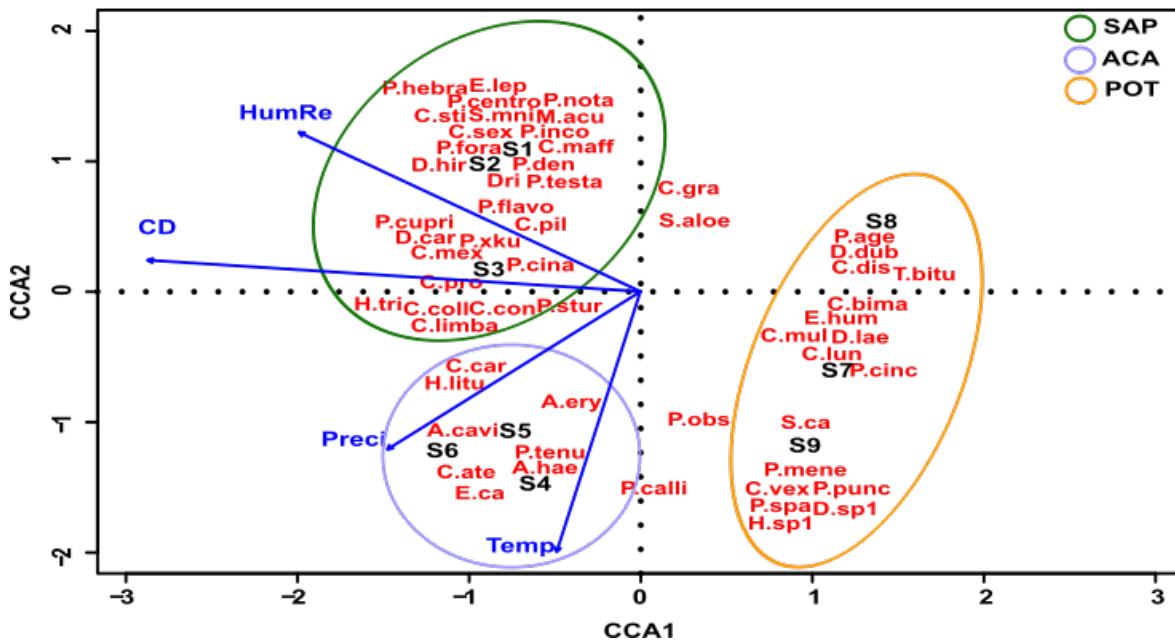


Figura 13.- Análisis de Correspondencia Canónica entre las variables ambientales y los ensamblajes de escarabajos recolectados en la REBIMA y los ejidos del municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, México, 2018. (S1, S2, S3= sitios de muestreo selva alta perennifolia (SAP); S4, S5, S6= sitios de muestreo acahual (ACA); S7, S8, S9= sitios de muestreo potrero)

(POT). Vectores: HumRe= humedad relativa, CD= cobertura de dosel, Preci= precipitación, Temp= temperatura. Clave de las especies en el Anexo 3.

Cuadro 11.- Especies de escarabajos asociadas a los usos de suelo, según el análisis de correspondencia canónica, pertenecientes a la REBIMA y los ejidos del municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, México, 2018.

Selva alta perennifolia	Acahual	Potrero	Compartidas (SAP/ACA)
<i>Ceraspis pilatei</i>	<i>Amithao cavifrons</i>	<i>Callisthetus bimaculatus</i>	<i>Cyclocephala concolor</i>
<i>Ceraspis mexicana</i>	<i>Amithao erythropus</i>	<i>Chlaenobia vexata</i>	<i>Cyclocephala prolongata</i>
<i>Cyclocephala sexpunctata</i>	<i>Cnemida aterrima</i>	<i>Cyclocephala discolor</i>	<i>Chasmodia collaris</i>
<i>Diplotaxis</i> sp. aff. <i>rita</i>	<i>Cyclocephala carbonaria</i>	<i>Cyclocephala lunulata</i>	<i>Chlorota limbaticollis</i>
<i>Diplotaxis</i> sp. aff. <i>carinifrons</i>	<i>Euphoria candezei</i>	<i>Cyclocephala multiplex</i>	<i>Homophileurus tricuspis</i>
<i>Diplotaxis hirsuta</i>	<i>Hoplopyga liturata</i>	<i>Diplotaxis</i> sp. 1	<i>Phyllophaga sturmi</i>
<i>Euphoria</i> sp. aff. <i>leprosa</i>	<i>Paranomala calligrapha</i>	<i>Dyscinetus dubius</i>	(SAP/POT)
<i>Mimeoma acuta</i>	<i>Phyllophaga tenuipilis</i>	<i>Dyscinetus laevipunctus</i>	<i>Cyclocephala gravis</i>
<i>Paragymnetis flavomarginata poecila</i>		<i>Euetheola humilis</i>	<i>Strategus aloeus</i>
<i>Paragymnetis hebraica difficilis</i>		<i>Hoplia</i> sp. 1	
<i>Paranomala cupricollis</i>		<i>Paranomala cincta</i>	
<i>Paranomala foraminosa</i>		<i>Phyllophaga obsoleta</i>	
<i>Paranomala inconstans</i>		<i>Phyllophaga menetriesi</i>	
<i>Pelidnota notata</i>		<i>Phyllophaga</i> sp. aff. <i>spaethi</i>	
<i>Pelidnota centroamericaca</i>		<i>Pelidnota punctulata</i>	
<i>Phyllophaga densata</i>		<i>Podischnus agenor</i>	
<i>Phyllophaga testaceipennis</i>		<i>Stenocrates canuli</i>	
<i>Phyllophaga xkumuka</i>		<i>Tomarus bituberculatus</i>	
<i>Spodistes mniszechi</i>			

7.3.5. Especificidad de hábitat

Al agrupar el ACA y POT en una sola categoría y comparándola con la SAP, el análisis CLAM mostró que, de las 57 especies registradas, ocho (14.03 %) fueron especialistas a los sitios de selva (*Ceraspis mexicana*, *Diploptaxis* sp. aff. *carinifrons*, *D.* sp. aff. *rita*, *Paragymnetis flavomarginata poecila*, *Phyllophaga cinnamomea*, *Phy. densata*, *Phy. testaceipennis* y *Phy. xkumuka*); mientras que las especies *Amithao cavifrons*, *Ami. haematopus*, *Cyclocephala lunulata*, *Dyscinetus dubius*, *Euetheola humilis* con los tipos de uso de suelo agrupados (ACA y POT). *Chasmodia collaris*, *Chlorota limbaticollis*, *Cyclocephala multiplex*, *Phyllophaga sturmi* y *Phy. tenuipilis* quedaron categorizadas como especies generalistas (Anexo 6).

Con respecto a la comparación de especies entre la SAP y el ACA, el análisis señaló que, de las 43 presentes en ambas condiciones, nueve (20.9 %) fueron especialistas a estos usos de suelo. En este caso, *Ceraspis mexicana*, *Diploptaxis* sp. aff. *rita*, *Phyllophaga densata*, *Phy. testaceipennis* y *Phy. xkumuka* se relacionaron con la SAP. Por otro lado, *Amithao cavifrons*, *Ami. haematopus*, *Euphoria candezei* y *Phyllophaga tenuipilis* resultaron asociadas con el ACA. Como especies generalistas se etiquetaron a: *Chlorota limbaticollis*, *Diploptaxis* sp. aff. *carinifrons*, *Hoplopyga liturata* y *Paragymnetis flavomarginata poecila* (Anexo 6).

En la comparación entre SAP y POT, 14 especies (25.45 %) de las 55 utilizadas en este contraste, mantuvieron especialidad con los usos de suelo expuestos. El número de especies utilizado en esta comparación tuvo que ver con la combinación de los organismos presentes en SAP y POT. *Ceraspis mexicana*, *Chasmodia collaris*, *Chlorota limbaticollis*, *Diploptaxis* sp. aff. *carinifrons*, *D.* sp. aff. *rita*, *Paragymnetis flavomarginata poecila*, *Phyllophaga cinnamomea*, *Phy. densata*, *Phy. sturmi*, *Phy. testaceipennis* y *Phy. xkumuka* presentaron asociación con la SAP. En cambio, solo *Cyclocephala lunulata*, *Dyscinetus dubius* y *Euetheola humilis* se asociaron con POT. *Cyclocephala multiplex* y *Phyllophaga tenuipilis* fueron catalogadas como especies generalistas (Figura 14). Para mayor detalle sobre la clasificación de las demás especies revisar el Anexo 6.

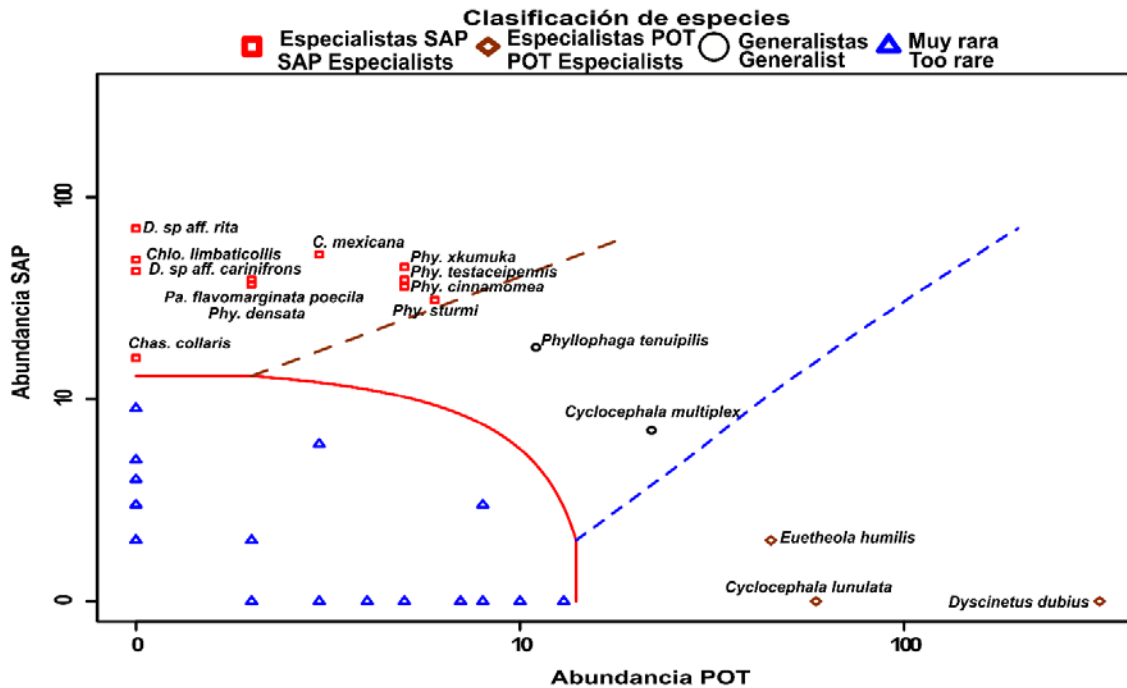


Figura 14.- Clasificación de las especies de escarabajos (SAP vs. POT) capturados en la REBIMA y los ejidos del municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, México, 2018. Asociadas SAP= especies clasificadas como especialistas a selva alta perennifolia. Asociadas POT= especies clasificadas como especialistas a potrero. Generalistas= especies que se encuentran tanto en SAP como POT. Muy rara= especies consideradas muy raras para poder ser clasificadas. Las líneas representan los umbrales de CLAM para cada una de las categorías.

Los escarabajos melolontidos y cetónidos recolectados pertenecieron a seis grupos funcionales (por los hábitos alimenticios de larvas-adultos): rizo-filófagos, sapro-melífagos, termito-fleófago, sapro-antófagos, xilo-filófagos y sapro-caulófagos. El grupo rizo-filófago fue el más rico (27 especies) y abundante (882 individuos) en los tres usos de suelo; el sapro-melífago se conformó por ocho especies y 142 individuos, sapro-antófago por 11 y 100, xilo-filófago por 6 y 92, sapro-caulófago por 4 y 49 y termito-fleófago por 1 y 1. La SAP fue el uso de suelo donde se registraron todos los grupos funcionales, seguido por POT (5) y ACA (4); las especies rizo-filófagas fueron las más ricas y abundantes en los tres UDS (Anexo 5). De las pruebas de Kruskal-Wallis solo se obtuvo significancia estadística de la riqueza (0.009, $p=0.01$) y abundancia (0.013, $p=0.05$) entre los grupos funcionales de SAP y ACA.

VIII. DISCUSIÓN

8.1. Autocorrelación espacial

Bajo la hipótesis nula de que no hay autocorrelación espacial entre las variables de diversidad de escarabajos (1D) y las coordenadas de los sitios seleccionados, el índice de Moran estimó valores esperados y observados negativos con desviación estándar baja; además, valor de p no significativo. Por lo que se procedió con confianza para obtener la fauna de escarabajos propia de cada uno de los usos de suelo.

Negreiros (2004) resaltó que la autocorrelación espacial aleatoria es difícil de detectar visualmente porque los parches de vegetación muestran información similar y la mayoría de los patrones se presentan entre aleatorios o agrupados. Con este análisis se cumple una de las principales suposiciones de la estadística clásica, la independencia de las observaciones. Aunque se sabe por experiencia que los organismos no se encuentran distribuidos aleatoria o uniformemente debido a procesos como la reproducción, alimentación, mortalidad, entre otros, que generan autocorrelación espacial (Odum y Warret 2006).

8.2. Riqueza y abundancia

La riqueza registrada para Melolonthidae en el área de estudio representa 18.29 % de la conocida para el estado de Chiapas (117 especies), mientras que para Cetoniidae 20 % (40 especies). A nivel de subfamilias, Melolonthinae con 26 especies corresponde al 22.22 %, Dynastinae con 20 (21.50 %), Rutelinae con 16 (15.38 %) de la riqueza del estado (Morón et al. 2014). La riqueza de Cetoniidae fue de ocho especies, menor que la reportada en Calakmul por Morón-Ríos y Morón (2016) y por arriba de lo registrado por Palacios-Ríos et al. (1990) y Morón et al. (1985).

En este estudio la riqueza registrada quedó por debajo de lo reportado previamente en selvas altas perennifolias en Los Tuxtlas, Veracruz, donde se capturaron 56 especies de melolóntidos y cuatro de cetónidos (Morón 1979); sin embargo, fue ligeramente superior a lo encontrado en Boca de Chajul (Chiapas) donde se registraron 52 especies de melolóntidos y dos de cetónidos (Morón et al. 1985); en Rancho Canaletas (Veracruz) 39 especies de Melolonthidae y tres de Cetoniidae (Rivera-Gasperín et al. 2013); y en

Calakmul (Campeche) 20 melolóntidos y nueve cetónidos (Morón-Ríos y Morón 2016). La riqueza observada indica que la SAP de la REBIMA es un ecosistema que alberga notable diversidad de escarabajos, es probable que de hacerse un esfuerzo mayor de recolecta aún se encuentren más especies que las registradas en el presente estudio.

La SAP fue el uso de suelo que presentó el número de especies más alto, seguido por el POT y el ACA. El hecho de que el potrero haya tenido más riqueza y abundancia que el ACA podría responder a la disponibilidad de alimento no solo en potreros sino en zonas agrícolas, el cual es elevado y constante durante todo el año, lo que da pie a que las larvas, de importancia agropecuaria, se alimenten mejor y los adultos se reproduzcan con mayor éxito para el beneficio de sus poblaciones. La configuración espacial de la zona de estudio, es decir, un conjunto de parches con diferentes usos de suelo, manejo y estados de conservación, podría explicar la alta riqueza del POT. Asimismo, se ha comprobado que la composición específica difiere entre los distintos usos de suelo. Esto fue corroborado por Pardo-Locarno et al. (2011), los cuales encontraron que la abundancia de algunas especies rizófagas fue mayor en zonas de potreros que en el bosque muy húmedo tropical de Colombia, contrario a lo que ocurrió con las saprófagas. Además, Morón y colaboradores (1985) mencionaron hace más de treinta años que, para la zona del ejido Boca de Chajul la deforestación extensiva propició el avance de especies consideradas como plagas potenciales como: *Cyclocephala lunulata*, *Podischnus agenor*, *Strategus aloeus* y especies de los géneros *Phyllophaga* y *Paranomala*, las cuales se obtuvieron en este estudio. El establecimiento de potreros modifica el ambiente, lo que hace que algunas especies se restrinjan a las condiciones de la selva mientras que otras se establecen en los lugares perturbados. Evidencia de las diversas preferencias de hábitat y potencialidad de las especies invasoras (Morón et al. 1985; Pardo-Locarno et al. 2011).

De igual manera que en lo expuesto por Morón et al. (1985), Rivera-Gasperín et al. (2013) y Morón-Ríos y Morón (2016), Melolonthidae obtuvo el mayor número de individuos. El género con la mayor riqueza fue *Cyclocephala*, mientras que el más abundante fue *Phyllophaga*. La mayoría de las veces *Phyllophaga* resulta como el más rico y abundante

(Rivera-Gasperín et al. 2013; Morón-Ríos y Morón 2016), en este estudio quedó solo por debajo de *Cyclocephala* por una especie.

Melolonthinae representó la mayor abundancia (529), seguido por Dynastinae y Rutelinae. Respecto a la abundancia de Cetoniidae (142), lo reportado en este estudio resultó más alto que los trabajos mencionados anteriormente. Asimismo, Melolonthinae fue la subfamilia más abundante en la SAP (373) y en el ACA (91); no obstante, para el POT, Dynastinae (468) obtuvo la mayoría de especímenes. El ACA presentó la mayor cantidad de cetónidos (86). La riqueza y abundancia de los escarabajos cetónidos fue mayor respecto a otras selvas altas perennifolias (Los Tuxtlas, Rancho Canaletas y Calakmul) porque la configuración territorial tenía menos áreas con vegetación secundaria; uso de suelo donde la alta cantidad de alimento (savia y materia orgánica) proporcionada por el material vegetal, flores y frutos de la alta riqueza de árboles e hierbas crean las condiciones necesarias para el establecimiento y desarrollo de las especies de Cetoniidae.

El género que exhibió la abundancia más alta para los tres usos de suelo fue *Phyllophaga*, mientras que, la mayor riqueza la tuvo *Cyclocephala*. Al igual que lo reportado por la investigación de Rivera-Gasperín et al. (2013), en el estado de Veracruz (Rancho Canaletas), donde se capturaron escarabajos melolóntidos y cetónidos en dos usos del suelo contrastantes (selva alta perennifolia y área agrícola), la zona agrícola estuvo representada por el mayor número de individuos. Para este estudio, la especie con el mayor número de individuos en SAP fue *Diplotaxis sp. aff. rita*, mientras que en Veracruz *Phyllophaga dasypoda*. Rivera-Gasperín y colaboradores (2013) encontraron que en la zona agrícola, *Phyllophaga* fue el más rico; similar a lo que aquí se reporta para el POT. De igual manera, en el ACA el género *Phyllophaga* presentó la mayor abundancia e incluyó a la especie con mayor número de individuos (*Phyllophaga tenuipilis*) para este uso del suelo. En la SAP se registró la mayor cantidad de especies exclusivas (16), seguido por POT con 13 y, por último, ACA con dos (Anexo 7). El hecho de que SAP obtuviera más especies exclusivas es de vital importancia ya que las funciones que realizan, durante la mayor parte del año en el suelo, troncos, desperdicios animales y el

follaje, así como, alimento para muchos vertebrados, son fundamentales para el correcto funcionamiento de la selva alta perennifolia (Morón et al. 1985).

Contrastado con otros trabajos (Morón et al. 1985; Rivera-Gasperín et al. 2013; Morón-Ríos y Morón 2016), el porcentaje de especies que se comparten con esta investigación fue de 33.33 % con Boca de Chajul (Morón et al. 1985), 22.80 % con Rancho Canaletas (Rivera-Gasperín et al. 2013) y 21.05 % con Calakmul (Morón-Ríos y Morón 2016). La diferencia en porcentajes de especies compartidas se podría explicar por las condiciones de cada área de estudio. Boca de Chajul comparte la mayor cantidad de especies similares porque tiene el mismo tipo de vegetación, altitud, clima, precipitación y temperatura que este estudio (Cuadro 12).

Cuadro 12.- Especies de Melolonthidae y Cetoniidae capturadas en la REBIMA y Marqués de Comillas compartidas con otros estudios realizados en selvas tropicales y zonas agrícolas.

Boca de Chajul	Rancho Canaletas	Calakmul
<i>Ceraspis mexicana</i>	<i>Chlaenobia vexata</i>	<i>Amithao cavifrons</i>
<i>Ceraspis pilatei</i>	<i>Cyclocephala lunulata</i>	<i>Amithao erythropus</i>
<i>Amithao cavifrons</i>	<i>Cyclocephala stictica</i>	<i>Chasmodia collaris</i>
<i>Chlorota limbaticollis</i>	<i>Diplotaxis hirsuta</i>	<i>Chlaenobia vexata</i>
<i>Cyclocephala lunulata</i>	<i>Dyscinetus dubius</i>	<i>Cyclocephala gravis</i>
<i>Cyclocephala prolongata</i>	<i>Paranomala cincta</i>	<i>Cyclocephala lunulata</i>
<i>Dyscinetus laevipunctatus</i>	<i>Paranomala inconstans</i>	<i>Hoplopyga liturata</i>
<i>Euphoria candezei</i>	<i>Pelidnota notata</i>	<i>Phyllophaga sturmi</i>
<i>Homophileurus tricuspis</i>	<i>Phyllophaga cinnamomea</i>	<i>Pelidnota centroamericana</i>
<i>Mimeoma acuta</i>	<i>Phyllophaga sturmi</i>	<i>Pelidnota punctulata</i>
<i>Paranomala cincta</i>	<i>Phyllophaga tenuipilis</i>	<i>Stenocrates canuli</i>
<i>Paranomala foraminosa</i>	<i>Phyllophaga testaceipennis</i>	<i>Strategus aloeus</i>
<i>Pelidnota centroamericana</i>	<i>Strategus aloeus</i>	
<i>Pelidnota notata</i>		
<i>Phyllophaga cinnamomea</i>		
<i>Phyllophaga tenuipilis</i>		
<i>Podischnus agenor</i>		
<i>Spodistes mnizechi</i>		
<i>Tomarus bituberculatus</i>		

Fuentes: Boca de Chajul, Morón et al. (1985); Rancho Canaletas, Rivera-Gasperín et al. (2013) y Calakmul, Morón-Ríos y Morón (2016).

En cambio, la investigación de Rivera-Gasperín et al. (2013) se realizó en SAP y zonas agrícolas, pero en altitudes entre los 492 y 550 m, con precipitación anual de 3,200 mm,

temperatura promedio de 25.5 °C y clima semicálido húmedo. En el mismo sentido, el trabajo de Morón-Ríos y Morón (2016) se llevó a cabo en diversas asociaciones de vegetación tropical (selva alta y mediana subperennifolia, selva mediana subcaducifolia, selva baja subcaducifolia, palmares y sabanas) en altitud promedio de 200 m s.n.m., temperatura media de 25.5 °C y precipitación anual de 1,150. mm.

8.3. Acumulación de especies y cobertura de muestreo

La completitud del inventario para cada sitio varió entre el 68 % y 97 %; el S5 (ACA) fue el que obtuvo el valor más bajo (68 %). Probablemente condiciones del sitio como la dominancia de la especie arbórea *Byrsonima crassifolia* y el pasto abundante del subdosel (*Rhynchospora cephalotes*) no permiten la descomposición adecuada de la materia orgánica y el establecimiento de otro tipo de especies de gramíneas (fuentes de alimento fundamental para el desarrollo de las larvas de escarabajos). Además, las colindancias de este sitio con áreas de potreros y plantaciones de palma de aceite no permiten que los escarabajos de los lugares vecinos se muevan hacia al S5.

El porcentaje de la cobertura de muestreo promedio para los sitios de estudio fue de 90 %. Para los usos de suelo alcanzó el 97 %, los cuales son bastantes aceptables y permiten decir que la cobertura de la muestra en ambos niveles de análisis fue muy buena. Las pocas especies faltantes quizá pertenezcan a aquellas consideradas raras (singletons y doubletons) como: *Coelosis biloba*, *Strategus longichomperus*, *S. hipposiderus*, *Heterogomphus chevrolati*, *Golofa tersander*, *Megasoma elephas*, *Philerus didymus*, *P. valgas*, *Hemiphileurus dejeani*, *H. microps*, *H. punctatostratus*, entre otras. De acuerdo con Villarreal et al. (2004) y Legendre y Legendre (1998) las especies representadas por un individuo (singletons) son resultado de fluctuaciones al azar, migraciones o cambios locales por fuerzas externas como: la temperatura y humedad relativa, factores físicos importantes que operan de manera conjunta en los ecosistemas. Bajo el supuesto de que en la naturaleza no existen individuos solos, sino poblaciones, si se tienen muchas especies registradas con un solo ejemplar, indica que no se ha censado un número suficiente o que no se han realizado las repeticiones de muestreo necesarias para un inventario más eficiente. Chao y Jost (2012) llaman al porcentaje faltante de la muestra como “deficit de cobertura”; es decir, aquella proporción de la

comunidad que pertenece a las especies no muestreadas. Esto también se traduce como la probabilidad de que una nueva especie sea encontrada al volver a muestrear. La cobertura de muestreo en este estudio fue muy completa considerando los diferentes medios de captura; para cada ambiente se debe de obtener información tanto de aquellas especies más comunes como de las más raras. Es necesario aplicar el mayor número de técnicas de recolecta conocidas para lograr la eficiencia de muestreo requerida, aun así, siempre faltarán algunas (Morón 1997).

A pesar de haber empleado tres tipos de muestreo (trampa de luz, carpotrampas y captura directa) pocas especies no se pudieron registrar en este trabajo. Los diferentes comportamientos específicos como son los periodos de desplazamiento limitado (vuelan o caminan por corto tiempo, en horarios determinados y solo durante unos días o semanas al año), el fototactismo negativo, entre otros. Lo cual responde al por qué no aparecen en las trampas (Morón 1997). Cabe resaltar que por lo menos para los sitios de recolecta localizados en la REBIMA existieron limitaciones, como la movilidad y el traslado de material para colocar trampas o la eficiencia del cebo, los cuales empeoran cuando las lluvias son muy fuertes. Se requeriría mayor mano de obra y tiempo para poder aplicar el conjunto de métodos propuestos por Morón (1997; 2014) de manera simultánea en todos los sitios.

Los porcentajes de cobertura y del esfuerzo de muestreo obtenidos en este estudio para la SAP son muy similares a lo reportado por Morón-Ríos y Morón (2016). Los autores estimaron ambos parámetros a través del paquete iNext, el cual estimó un esfuerzo de recolecta cercano al 95 % para las especies de Melolonthidae y Cetoniidae en los bosques tropicales de Calakmul.

8.4. Diversidad

En general, los mayores valores de diversidad obtenidos con los números de Hill de orden cero, uno y dos (0D , 1D y 2D) se presentaron en los sitios de la SAP. Con excepción del sitio nueve (S9, POT) que obtuvo el puntaje más alto en los tres órdenes de todos los lugares muestreados. La distribución espacial de las especies es heterogénea y la riqueza observada puede depender de la duración del estudio, las condiciones ambientales de un año a otro, los periodos de captura, etc. En otros taxa se ha observado

que en algunos de los sitios de recolecta con cierto grado de perturbación se puede lograr el mayor número de registro de especies (por ejemplo murcielágos, peces y mariposas) (García-Morales et al. 2011; Scipioni et al. 2016; Coral-Acosta y Pérez-Torres 2017). Esto podría sugerir que los sitios donde abundan recursos como raíces, materia orgánica y gramíneas, a lo largo del año, fungen como fuente de alimento tanto para las especies propias de las áreas de potrero como para aquellas que se mueven entre parches con cobertura arbórea. Es decir, las especies con hábitos rizo-filófagos de la vegetación secundaria podrían experimentar competencia intra e inter específica por alimento, lo que las incita a dispersarse a los potreros en busca del recurso. Probablemente las historias de vida complejas (generalistas) permiten a ciertas especies explotar más de un hábitat y nichos (Odum y Warret 2006).

El valor de riqueza (orden cero) separó claramente a las especies de la SAP de las dos condiciones restantes (ACA y POT). Si se analiza la diversidad en cada uno de los órdenes de números efectivos de especies, es fácil notar que, aunque el POT, en 0D (que no se ve afectado por las abundancias de las especies) presentó la mayor riqueza efectiva con respecto al ACA, este último obtuvo mayores valores en los dos órdenes restantes (1D y 2D). En otras palabras, el conjunto de números efectivos permitió inferir que la diversidad del ACA fue dos y tres veces más grande que la de POT. A través de estas estimaciones se pudo comparar la magnitud de la diferencia en la diversidad entre la selva alta perennifolia y los otros usos del suelo (ACA y POT) (Jost 2006; Moreno et al. 2011). Además, la correlación de los valores de importancia de las especies arbóreas y las diversidades de orden uno de los escarabajos, sugieren que la diversidad de melolóntidos y cetónidos baja cuando se tienen valores de importancia altos (ACA), los cuales pertenecen a una sola especie. A medida que la estructura vegetal se simplifica (dominancia por pocas especies) la diversidad de melolóntidos y cetónidos disminuye, porque la oferta de recursos y nichos de la SAP moldea sus ensamblajes con distintos gremios de escarabajos.

Estos resultados señalan que existe pérdida gradual de especies desde la SAP hasta el POT; en este último la diversidad es baja porque la dominancia se concentró en una sola especie. La estructura del ensamblaje de escarabajos se simplifica a especies afines a

ambientes con intervenciones antropogénicas altas, como potreros, plantaciones de palma de aceite (*Alaëis guinnensis* Jacq.) y otros monocultivos con predominio poblacional de unas pocas especies (García-Atencia et al. 2015).

El hecho de que en el POT (S9) se haya registrado casi la misma riqueza (0D) y gran cantidad de especies raras que en la SAP se podría explicar por las especies (o individuos) “turistas”. Es decir, aquellas que en forma estocástica llegaron a ser capturadas en el lugar y al momento del muestreo, se encuentran por periodos breves, no se reproducen ni mantienen poblaciones estables (Halffter y Moreno 2005). Pineda y colaboradores (2005) encontraron, para diferentes áreas de bosque tropical montano nublado y cafetales de sombra, que la diversidad alfa y la composición de especies, de una misma comunidad de escarabajos (Scarabaeinae), varió tanto o más entre los mismos sitios de bosque o entre el bosque y los cafetales. Los autores señalaron que la alta diversidad en los cafetales estaba relacionada con la permeabilidad de los bordes de hábitat en el paisaje, lo cual generó ofertas de alimento y la presencia de especies ocasionales. También resaltaron que algunas especies solo se encontraron en el bosque montano, lo cual podría ser resultado de las características microclimáticas (nubosidad, lluvia, humedad), así como, perturbaciones antrópicas y la peculiar composición arbórea, elementos propios de los ecotonos entre los dos tipos de uso de suelo. La presencia de especies raras parece ser mayor en las selvas tropicales y se asocia a la mayor complejidad estructural de estas comunidades vegetales (Halffter y Moreno 2005).

Otros estudios donde consideraron los números efectivos (o números de Hill) para medir la diversidad de escarabajos (Scarabaeidae) encontraron que al usar los órdenes cero, uno y dos para comparar diversidades entre fragmentos con diferentes asociaciones de bosque (pino, eucalipto y casuarina) y vegetación secundaria (González-Hernández et al. 2015); selva mediana perennifolia, policultivo de café y vegetación secundaria (Sánchez-Hernández et al. 2018); fue en el bosque y la selva donde se presentó la mayor diversidad. Lo mismo sucedió con la diversidad en fragmentos de bosques riparios, a diferencia de lo encontrado en los potreros que obtuvieron bajos valores de diversidad para los tres órdenes de Scarabaeidae (Rangél-Acosta et al. 2016). En bosques de pino-encino, la diversidad de escarabajos copro-necrófagos se vio mermada en las áreas con

algún tipo de intervención de corta sobre la vegetación (Ruíz-Pérez 2017); es decir, los sitios sin intervención fueron cuatro veces más diversos que aquellos con cortas para los órdenes 1D y 2D . Al parecer, tanto la diversidad como la dominancia de escarabajos en este estudio responden a las distintas intensidades de intervención humana para los diferentes usos del suelo; lo que genera ensamblajes de escarabajos particulares para la SAP, ACA y POT. En la SAP estuvo integrado en su mayoría por especies con hábitos rizo-filófagas, sapro-melífagas y algunos grupos funcionales especializados como los xilo-filófagos y termito-fleófagos; en ACA por sapro-melífagas y rizo-filófagas; mientras que en POT por especies rizo-filófagas, sapro-antófagas y sapro-caulófagas las cuales se alimentan de gramíneas, materia orgánica y partes vegetales, alimento disponible todo el tiempo y, por lo tanto, son especies que podrían potencialmente convertirse en dañinos para los cultivos (White 1990; Stechauner-Rohringer y Pardo-Locarno 2010).

8.5. Diversidad estacional

Los escarabajos melolóntidos y cetónidos fueron más ricos y abundantes en época de seca (marzo a mayo). Sin embargo, los números de Hill estimaron mayor diversidad para la temporada de lluvia. En este sentido, García-Atencia et al. (2015) reportaron para Dynastinae, Melolonthinae y Rutelinae en un bosque tropical caducifolio, que los mayores valores de diversidad de orden uno y dos se presentaron en la época de lluvia (${}^1D= 4$, ${}^2D= 2.83$). No obstante, eso ocurrió por la característica de ese ecosistema al presentar las temporadas de seca y precipitación bien marcadas. De igual manera, en este estudio las mayores diversidades de los órdenes uno (${}^1D= 19.36$) y dos (${}^2D= 15.55$) fueron para la época de lluvia. Aunque en la selva alta perennifolia no se presenta la misma estacionalidad que en el bosque tropical caducifolio, sí hubo diferencia en la cantidad de precipitación acumulada, siendo mayor para los meses de junio, julio y agosto (seca= 319.70 mm, lluvia= 729.92 mm); lo que ocasionó que para la mayor parte de las especies presentaran la abundancia más alta a partir de la mitad del mes de mayo, cuando la precipitación se hizo constante.

8.6. Dominancia

Las curvas de dominancia/diversidad (rango/abundancia) confirman los ensamblajes distintos de escarabajos para cada uso de suelo (SAP, ACA y POT). La especie con mayor dominancia para la SAP fue *Diplotaxis* sp. aff. *rita*, mientras que *Phyllophaga tenuipilis* lo fue para el ACA y *Dyscinetus dubius* para el POT. Cabe mencionar que *D. dubius* contó con la mayor abundancia para todo el estudio. Este análisis mostró una composición específica más equilibrada en términos de la distribución de las abundancias de las especies para la SAP, resultado que se refuerza a través de la estimación de la equitatividad con los órdenes de diversidad verdadera (números de Hill). Por el contrario, el ensamblaje de ACA presentó abundancias en menor equilibrio que la SAP; el POT expuso un ensamblaje determinado por la dominancia (inequitatividad). Esto se corrobora con los números efectivos de orden dos (2D), los cuales señalaron que la dominancia en el POT se centra en pocas especies. Odum y Warret (2006) mencionaron que los ecosistemas que experimentan perturbaciones continuas se caracterizan por tener alta dominancia y exclusión competitiva intensas.

Las curvas de dominancia/diversidad permitieron observar el cambio en la dominancia de las mismas especies en los diferentes usos de suelo. Es decir, los organismos que presentaron las mayores abundancias en SAP, ACA o POT se encuentran en diferente posición de la curva para cada uso de suelo; tal es el caso de *Diplotaxis* sp. aff. *rita*. Otras, como *Cyclocephala lunulata*, fue de las más abundantes en POT, pero no se registró en SAP. Al respecto, se ha dicho que existe todo un sistema complejo de condiciones para que un organismo prospere (factor o condición limitativa). Entre dichas condiciones se encuentran requisitos físicos como alimento, estructura de la vegetación, luminosidad, temperatura, humedad, compactación y humedad del suelo, precipitación, entre otras (Morón et al. 1985; Favila 2004; Castro-Ramírez et al. 2005; Navarrete y Halffter 2008; Rivera-Gasperín et al. 2013); así como, la competencia y depredación (Odum y Warret 2006). No obstante, cada especie puede presentar intervalos de restricción y tolerancia para ciertos factores (físicos y biológicos) que amplían o restringen su distribución hacia otros sitios (Odum y Warret 2006); lo que podría explicar el cambio en los ensamblajes y las dominancias de las especies a través de los distintos usos de suelo.

Morón y colaboradores (1985) reportaron que de las especies del género *Phyllophaga*, *Phyllophaga tenuipilis* fue la dominante en Boca de Chajul, Chiapas. Esta cuenta con una distribución que va desde el centro del país (Puebla) hacia el sur (Guatemala y Chiapas) y su actividad de vuelo coincide con las primeras lluvias para Chiapas (Castro-Ramírez et al. 2005; Delgado 2011). Sus altas abundancias y la característica de rizófaga estricta (estado larvario) hacen que sea considerada de importancia agrícola.

Dyscinetus dubius es de amplia distribución, se puede encontrar desde México hasta Argentina. Su fenología ocurre prácticamente todo el año. Se le ha recolectado en diferentes ecosistemas tropicales desde secos, lluviosos, bajos y montanos, en elevaciones que van desde los 100 hasta los 1,900 m s.n.m. (Ratcliffe et al. 2013). Los mismos autores resaltan que gran cantidad de individuos pueden ser atraídos por la luz.

Para otros estudios en bosques tropicales perennifolios de América se ha registrado que las especies que dominan son diferentes a las recolectadas en este trabajo. Por ejemplo, Pardo-Locarno et al. (2011) reportaron que la morfoespecie *Bolax* sp. (Rutelinae) presentó dominancia sobre las otras especies en predios ganaderos con relictos selváticos (bosque muy húmedo tropical) en el departamento de Caquetá, Colombia. En el mismo sentido, García-López y colaboradores (2010) señalaron que en los bosques húmedos tropicales de Costa Rica, *Cyclocephala carbonaria* fue la dominante. Mientras que para México, en la SAP de Calakmul (Morón-Ríos y Morón 2016), la REBIMA (Morón et al. 1985) y Rancho Canaletas, Veracruz (Rivera-Gasperín et al. 2013), *Phyllophaga pallidicornis*, *Phy. tenuipilis* y *Phy. dasypoda* fueron las que obtuvieron la mayor dominancia.

Queda claro que la configuración de la diversidad de los ensamblajes de escarabajos melolóntidos y cetónidos (estructura que resulta de la distribución de organismos en el entorno y su interacción con el mismo) se debe a la relación entre los parches de tipos de vegetación o hábitats físicos contrastantes (Odum y Warret 2006). Estos mismos autores resaltan que en lugares transformados y enriquecidos con nutrientes, en este caso los potreros que son fertilizados, ocasionan que aquellas especies con capacidad de adaptación alta prosperen en esta condición, contribuyendo así a reducir la diversidad y aumentar la dominancia de pocas especies del ensamblaje de escarabajos. Al respecto,

Halffter y Moreno (2005) mencionan que la heterogeneidad del paisaje en regiones tropicales influye en la variación de la diversidad alfa al permitir que las especies puedan estar desplazándose en diferentes componentes del paisaje (Stevens 1989).

8.7. Diversidad beta, ensamblaje de escarabajos y su relación con factores físico-ambientales

Los resultados de diversidad beta para la comparación de múltiples sitios arrojaron que, la disimilitud en el ensamblaje de escarabajos melolóntidos y cetónidos se explicó por la combinación de ambos procesos de la partición de la diversidad beta (Baselga 2010); es decir, el recambio espacial y el anidamiento. Sin embargo, el que determinó la diferencia en la composición en un 90 % fue el recambio espacial, mientras que el anidamiento el 9 %. Está claro que la variación específica se debió al remplazo de unas especies por otras de un sitio a otro (Baselga 2012). Asimismo, los agrupamientos permitieron visualizar que las áreas de recolecta se separaron en dos grupos bien formados; el primero, incluyó a los sitios de la SAP y a los del ACA, mientras que el segundo solo a los de POT. Esta separación de condiciones se dio por la cantidad de especies que se comparten entre SAP, ACA y POT. En otras palabras, el porcentaje de especies del ACA que compartió con la SAP fue de 71 % (15 especies), mientras que la proporción del POT con la SAP fue de 43 % (14 especies). Al respecto, Koleff et al. (2003) mencionaron que el recambio es alto cuando la proporción de especies en común entre dos lugares (sitios, condiciones, entre otros) es bajo y las proporciones de movimiento de pérdida y ganancia de uno a otro son similares. Se ha documentado al respecto que en ecosistemas como los bosques tropicales lluviosos, las variaciones en la diversidad beta son influenciadas por un conjunto de factores como: la dispersión, la especiación y la heterogeneidad del hábitat en escalas locales (Condit et al. 2002).

En bosques tropicales premontanos de Costa Rica que los ensamblajes de escarabajos de las subfamilias de Melolonthidae varían en el espacio y tiempo. Las composiciones a nivel de sitio de estudio mostraron importantes recambios espaciales a pesar de la proximidad, el clima y la estructura del bosque en cada uno de estos. Además, la disimilitud de los sitios no estuvo relacionada con la distancia geográfica. Estos hechos enfatizaron la alta complejidad de los bosques tropicales y resaltaron que los patrones de

composición en la diversidad de escarabajos melolóntidos pueden variar en distancias cortas, aún en el mismo tipo de ecosistema (García-López et al. 2010).

Con base en lo reportado por García-López et al. (2013) para ensamblajes de escarabajos melolóntidos (Dynastinae, Rutelinae y Melolonthinae) en bosques montanos tropicales, la capacidad de dispersión, las distintas asociaciones ecológicas, la competencia interespecífica y los hábitos tróficos de las especies fueron los factores que influyeron en la diversidad beta. Asimismo, resaltaron que la capacidad de dispersión fue la razón principal que explicó los patrones de disimilitud, dado que la zona de estudio fue bosque continuo. Los mismos autores resaltaron la adaptabilidad de las especies de Dynastinae, las cuales tienen grandes tolerancias climáticas que les facilita el movimiento a través del ecosistema, cualidad determinante para la diferencia de ensamblajes entre los sitios de muestreo del paisaje montañoso con diversas estructuras climáticas. Asimismo, agregaron que, si bien la mayoría de especies pueden rastrear las oscilaciones climáticas en los ecosistemas forestales tropicales de montaña en distancias espaciales cortas, esto difiere en las tierras bajas tropicales como es el caso de la REBIMA y su zona de influencia (Marqués de Comillas), donde la selva alta perennifolia se ha transformado en un paisaje heterogéneo, con parches de SAP en diferentes estados de sucesión, parcelas agrícolas, de monocultivos perennes y potreros. Aquí la variabilidad climática causa cambios en áreas boscosas de mayor extensión. En consecuencia, el rastreo de hábitat requiere de una dispersión de mayor alcance, lo que genera especies con dispersiones de rangos grandes y mayor homogenización en sus distribuciones.

En la investigación de Novotny et al. (2007) obtuvieron bajas tasas de cambio en la composición específica (diversidad beta) para tres grupos de insectos herbívoros (Lepidoptera, Coleoptera y Diptera), en 75,000 km² de bosque tropical lluvioso continuo de tierra baja en Papua Nueva Guinea (selva alta perennifolia en zonas de altitud que van de los 0 a los 800 m s.n.m.). Se observó que la dispersión limitada no tuvo un rol substancial en la distribución de las especies de insectos. Además, los autores mencionaron que patrones similares de baja diversidad beta pueden esperarse en este tipo de ecosistemas, situados en las extensas cuencas bajas de los principales ríos tropicales.

Sin embargo, la diferencia en los ensamblajes aquí reportados, incluso para sitios con el mismo uso de suelo, mostró un resultado distinto a lo documentado por Novotny et al. (2007). Baselga (2010) mencionó que el recambio en el espacio sugiere la existencia de alguna barrera o diferenciación selectiva entre los ensamblajes. Asimismo, se sabe que aún sin cambios ambientales marcados, el recambio es muy fuerte conforme se recorren estos bosques. Por lo general, algunas especies sustituyen a otras afines, en nichos iguales o muy similares, lo que podría justificar la presencia/ausencia de especies entre los sitios de selva (Halffter y Moreno 2005). El recambio en la composición y características estructurales para cada ensamblaje de especies no pareció haberse presentado por la capacidad de dispersión de los escarabajos o la distancia que hubo entre sitios con diferente uso de suelo (Nekola y White 1999; Gaston y Blackburn 2000). El recambio de especies expresado por la diversidad beta se explica mejor por efecto de factores ambientales, los distintos requerimientos fisiológicos o algún otro proceso de la configuración territorial (Freijeiro y Baselga 2016); asimismo, el cambio de cobertura forestal por la influencia humana, lo que ha permitido el establecimiento de ensamblajes específicos para potreros formados por algunas especies contenidas en la selva alta perennifolia bien conservada más aquellas especies adaptadas a zonas con muy alta perturbación (Navarrete y Halffter 2008).

El análisis CCA reveló que la humedad relativa, cobertura de dosel, temperatura y precipitación son parámetros esenciales para definir los ensamblajes de escarabajos melolóntidos y cetónidos en los diferentes UDS de la REBIMA y Marqués de Comillas. Estas variables conjuntas parecen explicar los ensamblajes particulares para los usos de suelo SAP y ACA. La ordenación del CCA mostró que los tres usos de suelo difirieron en la composición de especies y que se compartieron más entre SAP y ACA que con POT. La clara separación del ensamblaje en los sitios de potrero (S7, S8 y S9) responde a parámetros diferentes, propios de lugares abiertos con cambios bruscos de temperatura, menor humedad y mayores vientos.

En otros estudios se ha observado que la cobertura de dosel influye fuertemente en la abundancia de las especies de escarabajos de la familia Scarabaeidae (Lassau et al. 2005; Navarrete y Halffter 2008). En este mismo sentido, García-López et al. (2012) en

bosque tropical de tierras bajas y montaña (Costa Rica) señalaron que, de manera conjunta, la temperatura y humedad explicaron los patrones de diversidad de Melolonthidae; para Dynastinae y Rutelinae la temperatura fue el parámetro más relacionado con altas riquezas de especies, mientras que Melolonthinae no estuvo relacionada con una variable en particular, sino el conjunto de esas. En esta misma investigación, los autores señalaron que la humedad obtuvo menor relación con los ensamblajes, caso contrario a lo que ocurrió para los escarabajos de la REBIMA y Marqués de Comillas. Queda claro que conforme aumenta el gradiente de perturbación (de selva alta perennifolia a potrero) los cambios en los factores físico-ambientales definen y moldean los ensamblajes de escarabajos. En otras palabras, la reducción de nichos y recursos alimenticios provoca que en las zonas perturbadas dominen especies generalistas, oportunistas y tolerantes sin que haya equidad en sus abundancias (Cajaiba et al. 2017).

8.8. Especificidad de hábitat

El análisis CLAM para la clasificación de categorías por comparación de UDS (SAP vs. ACA/POT, SAP vs. ACA y SAP vs. POT) resaltó las diferencias en la categorización para las mismas especies en distintos escenarios. La importancia de hacerlo en dos categorías de análisis permitió identificar aquellos organismos que realmente presentaron especialidad a los usos de suelo examinados. Por ejemplo, *Chasmodia collaris* (Rutelinae) en la primera categoría resultó como generalista y en la segunda especialista a la SAP, porque registró 15 individuos en SAP y tres en ACA, mientras que fue nula en POT. En este caso, queda claro que la estimación correcta es la de especialista a la SAP.

Las especies de la subfamilia Melolonthinae (*Ceraspis mexicana*, *Diplotaxis* sp. aff. *carinifrons*, *D.* sp. aff. *rita*, *Phyllophaga densata*, *Phy. xkumuka*, *Phy. cinnamomea* y *Phy. testaceipennis*) y de la familia Cetoniidae (*Paragymnetis flavomarginata poecila*) conformaron la asociación con la SAP. Resulta interesante que la composición de escarabajos especialistas al uso de suelo con mejor estado de conservación estuviera caracterizada por melolóntinos, específicamente por los géneros *Phyllophaga* y *Diplotaxis* y no por dinastinos y rutelinos, dadas las particularidades expuestas por Morón (1997) como subfamilias con capacidad de ser bioindicadoras ecológicas. No obstante, es

conveniente mencionar, que el potencial y la importancia ecológica de los melolóntinos y, en particular, *Phyllophaga* y *Diplotaxis* sobresalen por sus densidades y funciones como rizófagos, fitófagos y saprófagos. En otros estudios se corroboró que los ensamblajes de *Phyllophaga* fueron más equitativos en sitios con menor perturbación; además algunas especies de este género como *Phyllophaga trinitariensis* no estuvo presente en los UDS con alto grado de antropización, sino que se presentó en los poco y medianamente perturbados por el hombre (Serrano et al. 2017). Características como su gran abundancia y la capacidad de adaptación han sido contundentes para postular a algunas especies de este género como potenciales indicadores ecológicos y zoogeográficos (Morón 2006; Morón 2014; Serrano et al. 2017). Es de notar que el CLAM se basa en las abundancias de las especies, lo que puede ser una debilidad del análisis para categorizar a las especies raras que cumplen roles importantes en los ecosistemas.

Al tomar en cuenta las características y estructura de la vegetación de los sitios de SAP es posible inferir que las altas abundancias y especialidad de *Ceraspis mexicana*, *Chasmodia collaris*, *Diplotaxis* sp. aff. *carinifrons*, *D.* sp. aff. *rita*, *Phyllophaga densata*, *Phy. xkumuka*, *Phy. cinnamomea*, *Phy. testaceipennis* (rizo-filófagos) y *Paragymnetis flavomarginata poecila* (sapro-melifago) están relacionadas con las especies leñosas *Rinorea guatemalensis*, *Dialium guianense* y *Myrospermum frutescens*; las cuales mostraron los más altos índices de valor de importancia y hacen viable el fácil desarrollo y reproducción de estos escarabajos al poner a disposición recursos alimenticios suficientes (raíces y partes vegetales).

Por otro lado, *Amithao cavifrons*, *A. haematopus*, *Euphoria candezei* (Cetónidos) y *Phyllophaga tenuipilis* (Melolonthinae) se clasificaron como especialistas al ACA. Esta relación podría presentarse por las condiciones que Morón (1997) menciona, los cetóninos adultos se caracterizan por tener movilidad elevada, sin embargo, son escarabajos que mantienen exigencia respecto a los sitios para la ovoposición y desarrollo de sus larvas, lo cual genera una dispersión limitada. Parece ser que la especialización de las larvas saprófagas de Cetoniidae (Morón-Ríos y Morón 2016), en este estudio, está relacionada con el aporte de materia orgánica que ocurre en los ACA. En particular, el sitio seis registró abundancias intermedias de material leñoso caído con

categorías diamétricas entre los 15 y 60 cm, en descomposición avanzada. Asimismo, está determinado que la mayoría de estas especies son adaptables, tienen distribución geográfica y ecológica amplia y se les encuentra en ambientes muy perturbados (Morón-Ríos y Morón 2016). Además, las especies con altos valores de importancia para ACA (*Byrsonima crassifolia* y *Bellucia grossularioides*) podrían configurar de alguna forma la especialidad de estos cetónidos a este uso de suelo por el alimento que generan (flores, savia y frutos).

Los escarabajos especialistas con el POT fueron: *Cyclocephala lunulata*, *Dyscinetus dubius* y *Euetheola humilis*; *C. lunulata* es uno de los dinastinos más comunes en Mesoamérica, se distribuye desde México hasta Argentina. Sus larvas casi siempre se han registrado con abundancias altas en zonas agrícolas (maíz, caña) consumiendo raíces de leguminosas, gramíneas y materia orgánica, aunque, al parecer, prefieren los suelos con nutrimentos orgánicos, lo que las convierte en facultativas (Díaz et al. 2006). Los adultos pueden ser plagas ocasionales de algunos árboles frutales (Morón et al. 1997; Stechauner-Rohringer y Pardo-Locarno 2010; Aragón-García et al. 2012; Ratcliffe et al. 2013); se encuentran activos durante casi todo el año, pero presentan dos picos de emergencia: al comienzo y en la segunda mitad de la estación húmeda, lo que indica que esta especie presenta ciclos bivoltinos (Ratcliffe et al. 2013).

Por otra parte, las larvas de *E. humilis* se desarrollan en el suelo consumiendo raíces de hierbas o materia vegetal en descomposición. Los adultos son de hábitos nocturnos y se alimentan con el tejido de la base de los tallos de gramíneas (Morón et al. 1997). Ambas etapas del ciclo de vida de este organismo han sido reportadas como plagas de gran importancia y afines a cultivos como: caña de azúcar, maíz, arroz, pastos, fresa, particularmente donde el porcentaje de materia orgánica de los suelos era bajo. También ha sido documentada como plaga potencial de árboles como el eucalipto (White 1990; Flanders et al. 2000; Bernardi et al. 2008). Es una especie de ciclo anual, muy común que habita en bosques tropicales perennifolios y caducifolios, sin embargo, se ha relacionado con mayor frecuencia para áreas agrícolas y urbanas. Tiene una amplia distribución que abarca desde el sur de Estados Unidos hasta Argentina. En México se

ha reportado para los estados de Sonora, Nayarit, Jalisco, Veracruz, Tabasco, Chiapas y Tamaulipas (Morón et al. 1997; Ratcliffe et al. 2013).

Por último, *D. dubius* es una especie relacionada con diferentes ecosistemas tropicales y vegetaciones secundarias (Morón et al. 1997; Ratcliffe et al. 2013). En este estudio solo se registró en POT desde marzo hasta julio. Ratcliffe y colaboradores (2013) y Morón y coparticipantes (1997) mencionaron que las larvas se alimentan de raíces y otros materiales orgánicos en el suelo. En este caso se puede afirmar que las especies de pastos utilizadas en los potreros les proporcionan todas las condiciones y el alimento suficiente para abastecer y mantener a sus poblaciones.

Hubo diferencias significativas en la riqueza y abundancia de los grupos funcionales, considerando como factor el UDS, entre la selva alta perennifolia y el acahual, mientras que con POT no existió alguna; al usar los grupos funcionales (factor) no existió significancia dado que se comparten la mayoría de estos entre las tres condiciones. Esto ocurrió por las diferencias en el número de individuos de rizo-filófagos entre los UDS, donde ACA contó con 22.92 % comparado con SAP y POT.

Es importante recalcar que a pesar de la riqueza y abundancia de rizo-filófagos en POT (20, 397), solo una especie (*Dyscinetus dubius*) abarca el 81 % del total; por el contrario, en SAP son 16 especies y la abundancia de este grupo funcional se distribuye en nueve especies (> 17 individuos). En este mismo sentido, cabe señalar que, aunque la prueba estadística no determinó diferencias significativas entre los grupos funcionales, los xilo-filófagos y termito-fleófagos son los más afectados por el cambio de uso de suelo de la selva alta perennifolia.

IX. CONCLUSIONES

- Los adultos de las especies de escarabajos melolóntidos y cetónidos, asociados a selva alta perennifolia, vegetación secundaria o acahual y potrero, en la zona sur de la REBIMA y Marqués de Comillas, Chiapas, pertenecen a tres subfamilias, 25 géneros y 57 especies y morfoespecies.
- Los cambios en el uso del suelo de la selva alta perennifolia de la REBIMA y los ejidos de Marqués de Comillas generaron tres ensamblajes de escarabajos melolóntidos y cetónidos característicos para SAP, ACA y POT; con riquezas (observadas y esperadas), diversidades y equitatividad propias. La SAP fue la más rica, equitativa y diversa, parámetros que disminuyeron conforme el gradiente de perturbación aumentó.
- La mayor riqueza y abundancia de escarabajos se presentaron en la época de seca (marzo a mayo), sin embargo, la diversidad más alta ocurrió en la época de lluvia.
- La diversidad beta de los ensamblajes de escarabajos está determinada principalmente por el recambio de especies para cada uso de suelo. El potrero resultó con la menor riqueza compartida respecto a SAP y ACA; el cual fue catalogado como un subconjunto de la SAP. La cobertura de dosel y humedad explican el ensamblaje de escarabajos para la SAP, mientras que la temperatura y precipitación lo hacen para el ACA. Las especies que conforman el ensamblaje de POT están adaptadas a menor humedad, mayor velocidad de viento y a cambios bruscos de temperatura.
- CLAM permitió categorizar las especies especialistas con los usos de suelo. Las de SAP pertenecen principalmente al grupo funcional rizo-filófago (*Phyllophaga*, *Diploaxis* y *Ceraspis*); en el ACA a sapro-melífago (*Amithao*) y en el POT a rizo-filófago (*Dyscinetus*), sapro-caulófago (*Euetheola*) y sapro-antófagos (*Cyclocephala*).

X. LITERATURA CITADA

- Alcázar-Ruiz JA, Morón-Ríos A, Morón MÁ. 2003. Fauna de Coleoptera Melolonthidae de Villa Las Rosas, Chiapas, México. *Acta Zool. Mex.* 88:59–86.
- Aragón-García A, Morón MÁ, Damián-Huato MÁ, López-Olguín JF, Pinson-Rincón EP, Pérez-Quintanilla JN. 2012. Fauna de Coleoptera Lamellicornia de la zona cañera del ingenio de Atencingo, Puebla, México. *Acta Zool. Mex.* 28:161–171.
- Baselga A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 19:134–143.
- Baselga A. 2012. The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21:1223–1232.
- Baselga A, Orme CDL. 2012. Betapart: An R package for the study of beta diversity. *Methods Ecol. Evol.* 3:808–812.
- Berlanga H, Oliveras de Ita A, Escobar M, Rodríguez L, Vieyra J, Vargas V. 2008. Red de Conocimientos sobre las Aves de México (AVESMX). CONABIO; [consultada 2019 abril 8]. <http://avesmx.conabio.gob.mx/Mapa.html#>
- Bernardi O, Garcia MS, Da Cunha US, Back ECU, Bernardi D, Ramiro GA, Finkenauer EE. 2008. Ocorrência de *Euethola humilis* (Burmeister) (Coleoptera: Scarabaeidae) em *Eucalyptus saligna* Smith (Myrtaceae), no Rio Grande do Sul. *Neotrop. Entomol.* 37:100–103.
- Bocco G, Mendoza M, Masera OR. 2001. La dinámica del cambio del uso del suelo en Michoacán. Una propuesta metodológica para el estudio de los procesos de deforestación. *Investig. Geográficas, Boletín del Inst. Geogr. UNAM*:18–38.
- Brown KS. 1991. Conservation of neotropics environments: insects as indicators. En: Collins NM, Thomas JA, editores. *Conservation of insects and their environments*. London - New York: Academic Press. p. 349–404.
- Cajaiba RL, Périco E, Dalzochio MS, da Silva WB, Bastos R, Cabral JA, Santos M. 2017. Does the composition of Scarabaeidae (Coleoptera) communities reflect the extent of land use changes in the Brazilian Amazon? *Ecol. Indic.* 74:285–294.

- Cano EB, Schuster JC. 2009. Beetles as indicators for forest conservation in Central America. En: Del Klaro K, Oliveira PS, Rico-Gray V, editores. Tropical biology and conservation management. Oxford, United Kingdom: Encyclopedia of life support systems (EOLSS). p. 99–124.
- Carabias J, Meli P, Hernández G. 2012. Evaluación de los impactos de proyectos de desarrollo sustentable sobre la reducción del cambio de uso de suelo en ejidos de Marqués de Comillas, Chiapas.
- Carabias J, de la Maza J, Cadena R. 2015. Conservación y desarrollo sustentable en la selva Lacandona. 25 años de actividades y experiencias. México: Natura y Ecosistemas Mexicanos.
- Castillo M-Á. 2009. Análisis con imágenes satelitales de los recursos forestales en el trópico húmedo de Chiapas: Un estudio de caso en Marqués de Comillas. [Tesis de Doctorado en Ciencias] Universidad Nacional Autónoma de México, 117 p.
- Castillo M-A, de Jong B, Maldonado Montero V, Olguín Alvarez M, de la Cruz Arías V, Paz Pellat F, Jiménez Ferrer G. 2007. Modelo de deforestación para el estado de Chiapas. Chiapas, México.
- Castro-Ramírez AE, Delfín-González H, Parra-Tabla V, Morón MÁ. 2005. Fauna de melolóntidos (Coleoptera: Scarabaeoidea) asociados al maíz (*Zea mays* L.) en Los Altos de Chiapas, México. *Folia Entomol. Mex.* 44:339–365.
- Castro-Ramírez AE, Méndez Aguilar M de J, Ramírez-Salinas C. 2007. Herramientas metodológicas para el estudio agroecológico de melolóntidos (Coleoptera). En: López Olguín JF, Aragón García A, Tapia Rojas AM, editores. Avances en agroecología y ambiente. Vol. 1. Puebla, México.: Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. p. 289–302.
- Challenger A, Soberón J. 2008. Los ecosistemas terrestres. En: Capital Natural de México, vol I: Conocimiento actual de la biodiversidad. México: CONABIO. p. 87–108.
- Chao A, Lin S-Y. 2011. Program CLAM (Classification Method). Program and User's Guide. <http://purl.oclc.org/clam>

- Chao A, Jost L. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93:2533–2547.
- Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC, Sander EL, Ma KH, Colwell RK, Ellison AM. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecol. Monogr.* 84:45–67.
- Chazdon RL, Chao A, Colwell RK, Lin S-Y, Norden N, Letcher SG, Clark DB, Finegan B, Arroyo JP. 2011. A novel statistical method for classifying habitat generalists and specialists. *Ecology* 92:1332–1343.
- Cherman MA, Morón MA. 2014. Validación de la familia Melolonthidae Leach, 1819 (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Acta Zool. Mex* 30:201–220.
- Colwell RK, Chao A, Gotelli NJ, Lin S-Y, Mao CX, Chazdon RL, Longino JT. 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *J. Plant Ecol.* 5:3–21.
- CONAFOR. 2012. Inventario Nacional Forestal y de Suelos. Zapopan, Jalisco, México.
- CONAFOR. 2014. Inventario Estatal Forestal y de Suelos Chiapas. Zapopan, Jalisco, México.
- Condit R, Pitman N, Leigh EG, Chave J, Terborgh J, Foster RB, Núñez P, Aguilar S, Valencia R, Villa G, et al. 2002. Beta-Diversity in Tropical Forest Trees. *Sci. New Ser.* 295:666–669.
- Coral-Acosta N, Pérez-Torres J. 2017. Diversidad de mariposas diurnas (Lepidoptera: Papilionoidea) asociadas a un agroecosistema cafetero de sombra (Curití, Santander). *Rev. Colomb. Entomol.* 43:91–99.
- Delgado JM. 2011. Diversidad de Scarabaeoidea (Coleoptera) en los principales tipos de vegetación de Montebello, Chiapas, México. [Tesis de Maestría en Ciencias] El Colegio de la Frontera Sur, 133 p.
- 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. Neotrop. Entomol. 36:005-021.

Díaz-Rojas A. 2003. Efecto de la fragmentación de selvas en poblaciones de Scarabaeidae y Silphidae (Coleoptera) de los Tuxtlas, México. [Tesis de Doctorado] Universidad de Alicante, 226 p.

Díaz P, Nájera Rincón MB, Lezama Gutiérrez R, Rebolledo Domínguez O, Flores López HE, Martínez Sifuentes JA. 2006. Especies de gallina ciega (Coleoptera: Melolonthidae) y su asociación con factores agroclimáticos y de manejo del maíz en los Altos de Jalisco. Fitosanidad 10:209–215.

Didham RK, Hammond PM, Lawton JH, Eggleton P, Stork NE. 1998. Beetle species responses to tropical forest fragmentation. Ecol. Monogr. 68:295–323.

Favila ME. 2001. Fragmentación de la selva de Los Tuxtlas y sus efectos genéticos y ecológicos en los escarabajos del estiércol (Coleoptera: Scarabaeinae). Xalapa, Veracruz, México.

Favila ME. 2004. Los Escarabajos y la fragmentación. En: Los Tuxtlas: el paisaje de la sierra. Xalapa, Veracruz: INECOL. p. 135–157.

Filippini V, Micó E, Galante E. 2016. Checklist and identification key of Anomalini (Coleoptera, Scarabaeidae, Rutelinae) of Costa Rica. Zookeys 2016:63–136.

Flanders KL, DeLamar ZD, Lago PK. 2000. Phyllophaga and related species (Coleoptera: Scarabaeidae) collected in black-light traps in Alabama pastures. J. Entomol. Sci. 35:311–326.

Fletcher RJJ. 2005. Multiple edge effects and their implications in fragmented landscapes. J. Anim. Ecol. 74:342–352.

Freijeiro A, Baselga A. 2016. Spatial and environmental correlates of species richness and turnover patterns in European cryptocephaline and chrysomeline beetles. Zookeys 597:81–99.

García-Atencia S, Martínez-Hernández N, Luis Y, Pardo-Locarno C. 2015. Escarabajos fitófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un fragmento de bosque seco tropical del departamento del Atlántico, Colombia. Rev. Mex. Biodivers. 86:754–763.

- García-López A, Micó E, Galante E. 2012. From lowlands to highlands: Searching for elevational patterns of species richness and distribution of scarab beetles in Costa Rica. *Divers. Distrib.* 18:543–553.
- García-López A, Micó E, Numa C, Galante E. 2010. Spatiotemporal variation of scarab beetle assemblages (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae, Melolonthinae, Rutelinae) in the premontane rain forest in Costa Rica: A question of scale. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 103:956–964.
- García-López A, Micó E, Múrria C, Galante E, Vogler AP. 2013. Beta diversity at multiple hierarchical levels: Explaining the high diversity of scarab beetles in tropical montane forests. *J. Biogeogr.* 40:2134–2145.
- García-Morales R, Moreno CE, Bello-Gutiérrez J. 2011. Renovando las medidas para evaluar la diversidad en comunidades ecológicas: El número de especies efectivas de murciélagos en el sureste de Tabasco, México. *THERYA* 2:205–215.
- Gascon C, Lovejoy TE, Bierregaard ROJ, Malcolm JR, Stouffer PC, Vasconcelos HL, Laurance WF, Zimmerman B, Tocher M, Borges S. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biol. Conserv.* 91:223–229.
- Gaston KJ, Blackburn TM. 2000. *Pattern and Process in Macroecology*. Oxford: Blackwell Science.
- González-Hernández AL, Navarrete-Hereida JL, Quiroz-Rocha GA, Deloya C. 2015. Coleópteros necrócolos (Scarabaeidae: Scarabaeinae, Silphidae y Trogidae) del bosque Los Colomos, Guadalajara, Jalisco, México. *Rev. Mex. Biodivers.* 86:764–770.
- Goodchild MF. 1987. A spatial analytical perspective on geographical information systems. *Int. J. Geogr. Inf. Syst.* 1:327–334.
- Halffter G, Moreno CE. 2005. Significado biológico de la diversidades alfa, beta y gamma. En: Gonzalo Halffter JS, Patricia Koleff & Antonio Melic, editores. *Sobre Diversidad Biológica: El significado de las diversidades*. Vol. 4. Zaragoza, España: m3m-Monografías 3er Milenio, SEA, CONABIO, Grupo DIVERSITAS, CONACYT. p. 5–18.
- Hill MO. 1973. Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences. *Ecology*

54:427–432.

Hsieh TC, Ma KH, Chao A. 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods Ecol. Evol.* 7:1451–1456.

INE. 2000. Programa de manejo Reserva de la Biósfera Montes Azules. Primera ed. Dirección de Publicaciones de la Dirección Ejecutiva de Participación Social E y C, editor. México: Instituto Nacional de Ecología.

INEGI. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. 2010. Censo de población y vivienda 2010. Principales resultados por localidad (ITER).

INEGI. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. 2015. Encuesta Intercensal 2015.

Jardel EJ. 2015. Guía para la caracterización y clasificación de hábitats forestales. Primera Ed. Zapopan, Jalisco: Comisión Nacional Forestal, Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo.

Jost L. 2006. Entropy and diversity. *OIKOS* 113:363–375.

Jost L. 2010. The relation between evenness and diversity. *Diversity* 2:207–232.

Kindt R, Coe R. 2005. Tree diversity analysis. A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies. Nairobi, Kenya: World Agroforestry Centre (ICRAF).

Koleff P, Gaston KJ, Lennon JJ. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *J. Anim. Ecol.* 72:367–382.

Lassau SA, Hochuli DF, Cassis G, Reid C. 2005. Effects of habitat complexity on forest beetle diversity: do functional groups respond consistently? *Divers. Distrib.* 11:73–82.

Laurance WF. 2000. Do edge effects occur over large spatial scales? *Trends Ecol. Evol.* 15:134–135.

Legendre P, Legendre L. 1998. *Numerical Ecology*. Second Eng. Amsterdam, The Netherlands: Elsevier B.V.

Luzuriaga AL, Olano JM. 2006. Con los pies en el suelo: incluyendo la estructura espacial de

los datos en los análisis multivariantes. *Ecosistemas* 15:59–67.

Magurran AE. 2004. *Measuring Biological Diversity*. United Kingdom: Blackwell publishing.

Márquez J, Asiain J, Morón MÁ, Hornung-Leoni CT. 2013. Escarabajos gema (Insecta: Coleoptera, Melolonthidae) como indicadores del grado de conservación de los bosques del estado de Hidalgo, México. *Interciencia* 38:410–417.

Martínez E, Ramos CH, Chiang F. 1994. Lista Florística de la Lacandona, Chiapas. *Bol. Soc. Bot. México* 54:99–177.

Mas J-F, Velázquez A, Couturier S. 2009. La evaluación de los cambios de cobertura/uso del suelo en la República Mexicana. *Investig. Ambient.* 1:23–39.

Meli P, Hernández G, Castro E. 2015. Vinculando paisaje y parcela : un enfoque multi- escala para la restauración ecológica en áreas rurales. *Investig. Ambient.* 7:43–53.

Méndez-Aguilar M de J, Castro-Ramírez AE, Alvarado Barrantes R, Pacheco-Flores C, Ramírez-Salinas C. 2005. Eficacia de dos tipos de recolecta para registrar la diversidad de melolóntidos nocturnos (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Acta Zool. Mex. (n. s.)* 21:109–124.

Mendoza E, Fay J, Dirzo R. 2005. A quantitative analysis of forest fragmentation in Los Tuxtlas, southeast Mexico: patterns and implications for conservation. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 78:451–467.

Miranda F, Hernández E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. México* 28:29–179.

Moreno CE, Barragán F, Pineda E, Pavón NP. 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Rev. Mex. Biodivers.* 82:1249–1261.

Morón MÁ. 1979. Fauna de coleópteros lamelicornios de la estación de biología tropical, “Los Tuxtlas”, Veracruz, UNAM. México. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México* 50, ser. Zool. 1:375–454.

Morón MÁ. 1997. Inventarios faunísticos de los Coleoptera Melolonthidae Neotropicales con potencial como bioindicadores. *G. it. Ent.* 8:265–274.

- Morón MÁ. 2000. Curso identificación de larvas y adultos de gallina ciega (Coleoptera: Melolonthidae). Puebla, México. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Instituto de Ecología.
- Morón MÁ. 2006. Composición de comunidades de Phyllophaga en México (Coleoptera: Melolonthidae: Melolonthinae). En: Castro-Ramírez AE, Morón MÁ, Aragón García A, editores. Diversidad, importancia y manejo de escarabajos edafícolas. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México: El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR). p. 11–36.
- Morón MÁ. 2014. Los escarabajos lamelicornios como indicadores ecológicos y biogeográficos. En: González Zuarth CA, Vallarino A, Pérez Jiménez JC, Low Pfeng AM, editores. Bioindicadores: guardianes de nuestro futuro ambiental. México: INNEC-ECOSUR. p. 309–326.
- Morón MÁ, Terrón R. 1988. Entomología práctica: una guía para el estudio de los insectos con importancia agropecuaria, médica, forestal y ecológica de México. México: Instituto de Ecología A.C. Sociedad Mexicana de Entomología.
- Morón MÁ, Deloya C. 1991. Los coleópteros lamelicornios de la Reserva de la Biosfera “La Michilía” Durango, México. Folia Entomol. Mex. 81:209–283.
- Morón MÁ, Villalobos FJ, Deloya C. 1985. Fauna de coleópteros lamelicornios de Boca del Chajul, Chiapas, México. Folia Entomol. Mex. 66:57–118.
- Morón MÁ, Ratcliffe BC, Deloya C. 1997. Atlas de los escarabajos de México. Coleoptera: Lamellicornia. Vol. I. Familia Melolonthidae. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y Sociedad Mexicana de Entomología (SME).
- Morón MA, Aragón-García A, Carrillo H, editores. 2013. Fauna de escarabajos del estado de Puebla. Veracruz, México: Escarabajos Mesoamericanos A.C.
- Morón MÁ, Nogueira G, Rojas-Gómez C V., Arce-Pérez R. 2014. Biodiversidad de Melolonthidae (Coleoptera) en México. Rev. Mex. Biodivers. 85:298–302.
- Morón-Ríos A, Morón MÁ. 2016. Evaluación de la Fauna de Coleoptera Scarabaeoidea en la Reserva de la Biósfera de Calakmul, Campeche, México. Southwest. Entomol. 41:469–

- Nakamura G, Gonçalves L, Duarte L. 2018. Revisiting the dimensionality of biological diversity.
- Naranjo EJ, Rangel Salazar JL, Tejeda Cruz C. 2014. El manejo comunitario de fauna silvestre como instrumento para la conservación en Marqués de Comillas, Selva Lacandona, Chiapas. En: Medina Sansón L, Tejeda Cruz C, Reyes Carrillo A, Rioja Paradela TM, editores. Gestión territorial y manejo de recursos naturales: fauna silvestre y sistemas agropecuarios. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas: Universidad Autónoma de Chiapas. p. 149–173.
- Navarrete D, Halffter G. 2008. Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) diversity in continuous forest, forest fragments and cattle pastures in a landscape of Chiapas, México: the effects of anthropogenic changes. *Biodivers. Conserv.* 17:2869–2898.
- Negreiros JGM. 2004. SAKWeb-Spatial autocorrelation and kriging web, a W3 geocomputation perspective. [Tesis de Doctorado en Ciencias] Universidad de Nova de Lisboa, 449 p.
- Neita Moreno JC, Ratcliffe BC. 2011. Immature stages of *Homophileurus tricuspis* Prell (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Phileurini) with notes on natural history and distribution in Colombia. *Zootaxa* 2915:20–28.
- Nekola JC, White PS. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *J. Biogeogr.* 26:867–878.
- Novotny V, Miller SE, Hulcr J, Drew RAI, Basset Y, Janda M, Setliff GP, Darrow K, Stewart AJA, Auga J, et al. 2007. Low beta diversity of herbivorous insects in tropical forests. *Nature* 448:692–695.
- Núñez JM, Rodríguez Y, Carrillo K, Madrigal JM. 2010. Esquema para el monitoreo de impacto sobre la cubierta forestal en corredores biológicos de Chiapas. México. p. 8.
- Odum EP, Warren GW. 2006. Fundamentos de ecología. México: Thomson.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, Mcglinn D, Minchin PR, O'hara RB, Simpson GL, Solymos P, et al. 2019. vegan: Community Ecology Package. 297. Paquete de R versión 2.5-4. <https://cran.r-project.org>

- Olea-Wagner A, Lorenzo C, Naranjo E, Ortiz D, León-Paniagua L. 2007. Diversidad de frutos que consumen tres especies de murciélagos (Chiroptera: Phyllostomidae) en la selva lacandona, Chiapas, México. *Rev. Mex. Biodivers.* 78:191–200.
- Palacios-Ríos M, Rico-Gray V, Fuentes E. 1990. Inventario preliminar de los Coleoptera Lamellicornia de la zona de Yaxchilan, Chiapas, México. *Folia Entomol. Mex.* 78:49–60.
- Paradis E, Blomberg S, Bolker B, Brown J, Claude J, Cuong HS, Desper R. 2018. ape: Analyses of Phylogenetics and Evolution. :286. Paquete de R versión 5.2. <http://ape-package.ird.fr/>
- Pardo-Locarno LC, Ramírez-Pava B, Villota H, Villanueva O, Bahamón W. 2011. Ensamblaje de escarabajos Melolonthidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) asociados con pasturas en el departamento del Caquetá y su posible relación con la salubridad edáfica. *Acta Agronómica* 60:273–284.
- Pérez-Hernández CX, Luna-Gómez MI, Fuentes Barradas AE, Rodríguez Miranda LA, Guerrero Fuentes DR, Ramírez Ballesteros M, García Calzada F, Rodríguez-Moreno Á, Gutiérrez-Granados G. 2017. Eficiencia de trampas “pitlight” con LED para el muestreo de Coleoptera nocturnos (Insecta) en selvas tropicales. *Acta Zool. Mex.* 33:314–327.
- Pineda E, Moreno C, Escobar F, Halffter G. 2005. Frog, Bat, and Dung Beetle Diversity in the Cloud Forest and Coffee Agroecosystems of Veracruz, Mexico. *Conserv. Biol.* 19:400–410.
- R Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing.
- Ramírez-Pulido J, Arroyo-Cabrales J, Castro-Campillo A. 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zool. Mex.* 21:21–82.
- RAN. 2018. Padrón e Historia de Núcleos Agrarios. *Regist. Agrar. Nac. México.*
- Rangél-Acosta JL, Martínez-Hernández NJ, Gutierrez-Rapalino BP, Gutierrez-Moreno LC, Borja-Acuña RA. 2016. Efecto del tamaño de la ronda hidráulica sobre las comunidades de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en la cuenca media y baja del río Cesar, Colombia. *Entomotropica* 31:109–130.
- Ratcliffe BC, Cave RD, Cano EO. 2013. *The Dynastinae Scarab Beetles of Mexico, Guatemala*

and Belize. Ratcliffe BC, editor. Nebraska, United States of America: Bulletin of the Nebraska State Museum.

Rivera-Gasperín SL, Carrillo-Ruiz H, Morón MÁ, Yanes-Gómez G. 2013. Fauna de Coleoptera Melolonthidae (Scarabaeoidea) en el rancho Canaletas, Paso del Macho, Veracruz, México. *Acta Zool. Mex.* 29:194–208.

Rodríguez del Bosque LÁ, Hernández Velázquez VM, Nájera Rincón MB, Ramírez Salinas C. 2015. Gallinas ciegas (Coleoptera: Melolonthidae). En: *Casos de control biológico en México*, Vol. 2. 1 Edición. Guadalajara, Jalisco, México: Colegio de Postgraduados. p. 123–139.

Rodríguez L. 2004. Sustentabilidad: Representaciones sociales en dos comunidades de la selva Lacandona. El Colegio de la Frontera Sur.

Román FJ, Levy Tacher S, Aguirre Rivera R, Sánchez Gonzáles A. 2013. Árboles de la Selva Lacandona útiles para la restauración ecológica. Zapopan, Jalisco, México: El Colegio de la Frontera Sur, CONAFOR.

Ruíz-Pérez I. 2017. Efecto del manejo forestal sobre los escarabajos copro-necrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en el Ejido Monte Sinai II, Cintalapa, Chiapas. [Tesis de Maestría en Ciencias] El Colegio de la Frontera Sur, 116 p.

Rzedowski J. 2006. Bosque tropical perennifolio. En: *Vegetación de México*. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. p. 504.

Sánchez-Hernández G, Gómez B, Delgado L, Rodríguez-López ME, Chamé-Vázquez ER. 2018. Diversidad de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México. *Caldasia* 40:144–160.

Scipioni N, Casciotta JR, Almirón AE, Santinón JJ, Ruiz-Díaz FJ. 2016. Análisis de la diversidad de peces en ambientes asociados al río Paraná en el área de la represa de Yacyretá. *Rev. Vet.* 27:86–92.

Serrano A, Morón MÁ, Barro A, Molina G. 2017. Comparación entre ensamblajes de Phyllophaga (Coleoptera: Melolonthidae) del Occidente de Cuba. *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol)* 65:351–363.

- Stechauner-Rohringer R, Pardo-Locarno LC. 2010. Redescripción de inmaduros, ciclo de vida, distribución e importancia agrícola de *Cyclocephala lunulata* Burmeister (Coleoptera: Melolonthidae: Dynastinae) en Colombia. *bol.cient.mus.hist.nat.* 14:203–220.
- Stevens GC. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *Am. Nat.* 133:240–256.
- Vaurie P. 1958. A revision of the genus *Diplotaxis* (Coleoptera, Scarabaeidae, Melolonthinae). Part 1. *Bull. Am. Museum Nat. Hist.* 115:269–396.
- Vaurie P. 1960. A revision of the genus *Diplotaxis* (Coleoptera, Scarabaeidae, Melolonthinae). Part 2. *Bulletin Am. Museum Nat. Hist.* 120:167–432.
- Velasco G. 2008. Propuesta metodológica para la reglamentación interna de ejidos ubicados en corredores biológicos. Benemérito de las Américas, Marqués de Comillas y Maravilla Tenejapa. México.
- Vilalta y Perdomo CJ. 2005. Cómo enseñar autocorrelación espacial. *Econ. Soc. y Territ.* 5:323–333.
- Villarreal H, Álvarez M, Córdoba S, Escobar G, Fagua G, Gast F, Mendoza H, Ospina M, Umaña AM. 2004. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Bogotá, Colombia: Programa de Inventarios de Biodiversidad.
- Waddell KL. 2002. Sampling coarse woody debris for multiple attributes in extensive resource inventories. *Ecol. Indic.* 1:139–153.
- White WH. 1990. Flight and feeding activity of the sugarcane beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) in Louisiana. *J. Agric. Entomol.* 7:103–111.
- Woodall CW, Monleon VJ. 2008. Sampling protocol, estimation, and analysis procedures for the down woody materials indicator of the FIA program. Newtown Square, Pennsylvania.
- WWF. 2011. Forests for a living planet. En: Living forest report. Gland, Switzerland: WWF. p. 36.
- Yanes-Gómez G, Morón M-A. 2010. Fauna de coleópteros Scarabaeoidea de Santo Domingo Huehuetlán, Puebla, México. Su potencial como indicadores ecológicos. *Acta Zool. Mex.* 26:123–145.

Zuur AF, Leno EN, Smith GM. 2007. *Analysing Ecological Data*. New York: Springer Verlag.

ANEXOS

Anexo 1.- Formato de campo para el registro de datos para la caracterización de la vegetación a escala de rodal/sitio en la REBIMA y los ejidos del municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, México, 2018.

Predio _____ **Fecha** _____

Sitio N°

Localización (Coordenadas UTM)

X **Y**

Altitud _____ m s.n.m. **Pendiente** _____ %

Posición topográfica

Cima Ladera A Ladera M Ladera B

Barranca Ribera Mesa Parteaguas Llanura

Tipo de vegetación

Especies arbóreas

Dosel	Nombre Común	Nombre Científico	Cobertura (%)	DAP	Altura
Sp1	_____	_____	_____	_____	_____
Sp2	_____	_____	_____	_____	_____

Subdosel	Nombre Común	Nombre Científico	DAP	Altura
Sp1	_____	_____	_____	_____

Árboles (categorías diamétricas)

	1	2	3	4	5	
Categorías	2.5–5 cm	6-10 cm	11-15 cm	16-30 cm	30-60 cm	>60 cm

Material leñoso caído (MLC)

Criterios de Waddell (2002) y Woodall y Monleon (2008).

Categoría	1	2	3	4
	< 15 cm	15-30 cm	30-60 cm	> 60 cm

MLC Firme

(1 y 2)

MLC Podrido

(3, 4 y 5)

Abundancia de Material Leñoso Caído

Alta Media Baja Nula

Asociación florística

Especie arbórea dominante _____

Especie arbórea codominante _____

Nombre de la persona que tomo los datos

Anexo 2.- Abundancia de especies arbóreas en la REBIMA y los ejidos del municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, México, 2018.

Nombre común	Nombre científico	SAP			ACA		
		S1	S2	S3	S4	S5	S6
Aguacate de monte	<i>Zuelania guidonia</i> (Sw.) Britton & Millsp.				5	1	
Algodoncillo	<i>Luehea candida</i> (DC.) Mart.				27	8	
Árbol de camarón	<i>Licania</i> sp. 2				13	1	3
Bari*	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.*			1	3		
Cafetillo	<i>Casaria</i> sp.	3	1	3			
Canelilla	<i>Clidemia</i> sp. <i>aff hirta</i>				6	1	17
Canelillo	<i>Cinnamomum effusum</i> (Meisn.) Kosterm.	3	1	2			
Canshan*	<i>Terminalia amazonia</i> (J.F. Gmel.) Exell*			1	2		10
Caoba	<i>Swietenia macrophylla</i> King			1			
Capulín	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume				1		12
Capulincillo	<i>Xylopia frutescens</i> Aubl.				1		
Caspirol	<i>Inga punctata</i> Aubl.				7		
Cedrillo*	<i>Guarea glabra</i> Vahl*	20	17	12		4	
Chalum	<i>Inga vera</i> Willd.				3		13
Chilillo	<i>Aphananthe monoica</i> (Hemsl.) J.-F. Leroy			4			
Chucul/Molinillo	<i>Quararibea funebris</i> (La Llave) Vischer		1	4			
Cinco negritos	<i>Conostegia</i> sp.				1		
Cola de lagarto*	<i>Zanthoxylum kellermanii</i> P. Wilson*			3		3	
Colorín	<i>Ormosia schippii</i> Pierce ex Standl. & Steyererm.	1					
Cordoncillo	<i>Piper</i> sp.			2			
Cornesuelo	<i>Vachellia cornigera</i> (L.) Seigler & Ebinger	1	1	1			
Cuerillo	<i>Myrospermum frutescens</i> Jacq.	12	19	61			
Cuerno de toro	<i>Lonchocarpus</i> sp.				2		12
Desmayador				1			
Fierrillo	<i>Hirtella triandra</i> Sw.			1			
Guapaque	<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith	8	22	23			
Guapinol	<i>Hymenaea courbaril</i> L.						1
Guarumbo*	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.*	4					
Guarumo de montaña	<i>Pourouma aspera</i> Trécul				1	62	
Guayaba de monte	<i>Psidium</i> sp.						1
Guayabillo	<i>Psidium sartorianum</i> (O. Berg) Nied.				4		11
Guayacan	<i>Tabebuia guayacan</i> (Seem.) Hemsl.					7	
Huesito	<i>Faramea occidentalis</i> (L.) A. Rich.			1			
Huevo de gato	<i>Tabernaemontana alba</i> Mill.				4		
Huevo de toro	<i>Tabernaemontana donnell-smithii</i> Rose			3			
Hule	<i>Castilla elastica</i> Sessé ex Cerv.	1	4				
Jobo	<i>Spondias mombin</i> L.	1	2				
Lengua de vaca	<i>Curatella americana</i> L.	1					

Llora sangre					14
Luin blanco	<i>Ampelocera hottlei</i> (Standl.) Standl.	5	3		
Macablanca	<i>Vochysia guatemalensis</i> Donn. Sm.			4	2 3
Memela	<i>Bellucia grossularioides</i> (L.) Triana			7	47 59
Morro	<i>Crescentia alata</i> L.	1	1		
Nanche	<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth			41	61
Negrilo				3	
Orijuela	<i>Cymbopetalum bailloni</i>	1	1		
Pacallita	<i>Chamaedorea</i> sp.	5			
Palma	<i>Bractis</i> spp.			3	
Palma corozo	<i>Attalea butyracea</i> (Mutis ex L. f.) Wess. Boer			1	
Palo bofe	<i>Casearia silvestris</i> Sw.			4	
Palo de corcho	<i>Trichospermum mexicanum</i> (DC.) Baill.				1
Palo de elote		2	1		
Palo de garabato				2	
Palo de humo	<i>Phoebe cinnamomifolia</i> (Kunth) Nees	1	5		
Palo de pozol*	<i>Neea psychotrioides</i> Donn. Sm.*	1			8
Palo de zarna	<i>Miconia</i> sp.				1
Palo duro		1	4		
Palo esquinero	<i>Amaioua corymbosa</i> Kunth				8
Palo jolote/frijolillo	<i>Cojoba arborea</i> (L.) Britton & Rose	1			
Papelillo	<i>Alseis yucatanensis</i> Standl.	1			
Paterna silvestre	<i>Inga jinicuil</i> Schltdl.	3	2	1	
Perfume					11
Pimienta	<i>Pimenta dioica</i> (L.) Merr.				1
Pinillo					1 23
Plumillo	<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) S.F. Blake			2	
Popistle	<i>Blepharidium mexicanum</i> Standl.			1	
Quina	<i>Croton</i> sp.			1	
Ramon	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	1	4	2	
Ramon chico	<i>Trophis racemosa</i> subsp. <i>ramon</i> (Schltdl. & Cham.) <i>W.C. Burger</i>	1	1		
Ramon mediano	<i>Brosimum lactescens</i> (S. Moore) C.C. Berg	4		10	
Siempre vive	<i>Rinorea guatemalensis</i> (S. Watson) Bartlett	44	34		
Siete vidas	<i>Guettarda</i> sp.				19
Sunzapote	<i>Licania platypus</i> (Hemsl.) Fritsch	3	1		
Vara chicotera	<i>Licania</i> sp.				4
Vara cohetera	<i>Tapirira mexicana</i> Marchand				45 1
Vara negra	<i>Psychotria costivenia</i> var. <i>costivenia</i> Griseb.	4	4		
Zanate	<i>Trichilia havanensis</i> Jacq.	1	1		
Zapotillo	<i>Pouteria</i> sp.	7	5		
Zarza	<i>Mimosa</i> sp.				1

Anexo 3.- Abundancia de las especies de Cetoniidae y Melolonthidae en la REBIMA y los ejidos del municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, México, 2018.

Código	Especie	Selva alta			Acahuales			Potrereros			Total/ individuos
		S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8	S9	
A.cavi	<i>Amithao cavifrons</i> (Burmeister, 1842)	2		2			33				37
A.ery	<i>Amithao erythropus</i> (Burmeister, 1842)					1	1	1			3
A.hae	<i>Amithao haematopus</i> (Schaum, 1848)				1	1	23			4	29
C.bima	<i>Callistethus bimaculatus</i> Blanchard, 1850							1			1
C.mex	<i>Ceraspis mexicana</i> Harold, 1863	3	18	30						2	53
C.pil	<i>Ceraspis pilatei</i> Harold, 1863		7	1	1						9
C.coll	<i>Chasmodia collaris</i> Blanchard, 1850	2	1	12	2		1				18
C.vex	<i>Chlaenobia vexata</i> Horn, 1885									12	12
C.limba	<i>Chlorota limbaticollis</i> Blanchard, 1850	6	11	31	5	1	14				68
C.ate	<i>Cnemida aterrima</i> Bates, 1888						1				1
C.car	<i>Cyclocephala carbonaria</i> Arrow, 1911			2			1				3
C.con	<i>Cyclocephala concolor</i> Burmeister, 1847			1							1
C.dis	<i>Cyclocephala discolor</i> Herbst, 1792							1	1		2
C.gra	<i>Cyclocephala gravis</i> Bates, 1888	1							1		2
C.lun	<i>Cyclocephala lunulata</i> Burmeister, 1847				1			42	1	15	59
C.maff	<i>Cyclocephala mafaffa</i> Buermeister, 1847	1	1								2
C.mul	<i>Cyclocephala multiplex</i> Casey, 1915	2		4				12	2	7	27
C.pro	<i>Cyclocephala prolongata</i> Arrow, 1902			1							1
C.sex	<i>Cyclocephala sexpunctata</i> Laporte, 1840		1								1
C.sti	<i>Cyclocephala stictica</i> Buermeister, 1847	1									1
D.hir	<i>Diplotaxis hirsuta</i> Vaurie, 1958		1								1
D.sp1	<i>Diplotaxis</i> sp. 1									1	1
D.car	<i>Diplotaxis</i> sp. aff. <i>carinifrons</i>	13	8	21	3						45
D.ri	<i>Diplotaxis</i> sp. aff. <i>rita</i>	45	17	7			1				70
D.dub	<i>Dyscinetus dubius</i> Olivier, 1789							17	290	15	322
D.lae	<i>Dyscinetus laevipunctatus</i> Bates, 1888							3	2	2	7
E.hum	<i>Euetheola humilis</i> Burmeister, 1847		1					17	18	9	45
E.ca	<i>Euphoria candezei</i> Jason, 1875				1	1	8				10
E.lep	<i>Euphoria</i> sp. aff. <i>leprosa</i>		1								1
H.tri	<i>Homophileurus tricuspis</i> Prell, 1914			1							1
H.sp1	<i>Hoplia</i> sp. 1									6	6
H.litu	<i>Hoplopyga liturata</i> Olivier, 1789	2	2	1	1	3	8	1	1		19
M.acu	<i>Mimeoma acuta</i> (Arrow, 1902)		1								1
P.flavo	<i>Paragymnetis flavomarginata poecila</i> Schaum, 1848	19	7	12	1		2		1		42
P.hebra	<i>Paragymnetis hebraica difficilis</i> Burmeister, 1842		1								1
P.calli	<i>Paranomala calligrapha</i> Bates, 1888					1				1	2

P.cinc	<i>Paranomala cincta</i> Say, 1835							2	1	3	
P.cupri	<i>Paranomala cupricollis</i> Chevrolat, 1834	1	1							2	
P.fora	<i>Paranomala foraminosa</i> Bates, 1888		2							2	
P.inco	<i>Paranomala inconstans</i> Burmeister, 1847	1	2							3	
P.centro	<i>Pelidnota centroamericana</i> (Ohaus, 1913)	1	1							2	
P.nota	<i>Pelidnota notata</i> Blanchard, 1850	1	1							2	
P.punc	<i>Pelidnota punctulata</i> (Linnaeus, 1758)								1	1	
P.cina	<i>Phyllophaga cinnamomea</i> (Blanchard, 1850)	11	9	15	2	1	1			4	43
P.den	<i>Phyllophaga densata</i> (Moser, 1918)	32	3	1		1	1			1	39
P.mene	<i>Phyllophaga menetriesi</i> (Blanchard, 1850)									3	3
P.obs	<i>Phyllophaga obsoleta</i> (Blanchard, 1850)	1	1				1			7	10
P.spa	<i>Phyllophaga</i> sp. aff. <i>spaethi</i>									6	6
P.stur	<i>Phyllophaga sturmi</i> Bates, 1888	17	5	8	3	10	4	1		4	52
P.tenu	<i>Phyllophaga tenuipilis</i> (Bates, 1888)	14	3		29	2	29	2		8	87
P.testa	<i>Phyllophaga testaceipennis</i> (Blanchard, 1850)	37		1			2	1		3	44
P.xku	<i>Phyllophaga xkumuka</i> Morón, 1999	11	16	17					1	3	48
P.age	<i>Podischnus agenor</i> (Olivier, 1789)								1		1
S.mni	<i>Spodistes mniszechi</i> (Thomson, 1860)		1								1
S.ca	<i>Stenocrates canuli</i> Delgado, 1991							2	1	6	9
S.aloe	<i>Strategus aloeus</i> Linnaeus, 1906	1						1			2
T,bitu	<i>Tomarus bituberculatus</i> Palisot de Beauvois, 1811							1	1		2

SAP= selva alta perennifolia, ACA= acahual, POT= potrero.

Anexo 4.- Fenología específica (por mes y uso de suelo) de las especies de Cetoniidae y Melolonthidae en la REBIMA y los ejidos del municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, México, 2018.

Especie	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	SAP		ACA		POT	
							Seca	Lluvia	Seca	Lluvia	Seca	Lluvia
<i>Amithao cavifrons</i>			35	2			2	2	33			
<i>Amithao erythropus</i>			1	1	1				1	1		1
<i>Amithao haematopus</i>			27	1	1				23	2	4	
<i>Callistethus bimaculatus</i>				1								1
<i>Ceraspis mexicana</i>		18	32	3			48	3			2	
<i>Ceraspis pilatei</i>	1	7	1				8		1			
<i>Chasmodia collaris</i>			12	4	1	1	11	4	1	2		
<i>Chlaenobia vexata</i>			12								12	
<i>Chlorota limbaticollis</i>	3	1	45	8	2		42	6	16	4		
<i>Cnemida aterrima</i>			1						1			
<i>Cyclocephala carbonaria</i>			3				2		1			
<i>Cyclocephala concolor</i>			1				1					
<i>Cyclocephala discolor</i>	1	1									2	
<i>Cyclocephala gravis</i>		1		1				1			1	
<i>Cyclocephala lunulata</i>	43		4	2	1	11			1		44	14
<i>Cyclocephala mafaffa</i>				1	1			2				
<i>Cyclocephala multiplex</i>			11	14	2		4	2			7	14
<i>Cyclocephala prolongata</i>			1				1					
<i>Cyclocephala sexpunctata</i>		1			1		1	1				
<i>Cyclocephala stictica</i>				1				1				
<i>Diplotaxis hirsuta</i>		1					1					
<i>Diplotaxis sp. 1</i>												1
<i>Diplotaxis sp. aff. carinifrons</i>	1		2	15	8	2	19	23	2	2		
<i>Diplotaxis sp. aff. rita</i>	28	17	7	17			52	17				
<i>Dyscinetus dubius</i>	14	272	15	3	18						301	21
<i>Dyscinetus laevipunctatus</i>	3		3		2						6	2
<i>Euetheola humilis</i>	9		9	8	19			1			18	26
<i>Euphoria candezei</i>			8	1	1				8	2		
<i>Euphoria sp. aff. leprosa</i>		1					1					
<i>Homophileurus tricuspis</i>			1				1					
<i>Hoplia sp1</i>			6								6	
<i>Hoplopyga liturata</i>	1	4	9	2	2		3	2	10	2	1	1
<i>Mimeoma acuta</i>					1			1				
<i>Paragymnetis flavomarginata poecila</i>	11	7	13	9	1	1	29	9	2	1		1
<i>Paragymnetis hebraica difficilis</i>		1					1					
<i>Paranomala calligrapha</i>					1	1				1		1
<i>Paranomala cincta</i>	2	1					1				2	1

<i>Paranomala cupricollis</i>														
<i>Paranomala foraminosa</i>		1	1				2							
<i>Paranomala inconstans</i>				1	2			3						
<i>Pelidnota centroamericana</i>		1		1			1	1						
<i>Pelidnota notata</i>				1	1			2						
<i>Pelidnota punctulata</i>			1										1	
<i>Phyllophaga cinnamomea</i>		2	15	13	8	5	13	22		4			4	
<i>Phyllophaga densata</i>	1	1	3	31	3		3	33		2			1	
<i>Phyllophaga menetriesi</i>			3										3	
<i>Phyllophaga obsoleta</i>	1		8		1		1	1	1				7	
<i>Phyllophaga sp. aff. spaethi</i>			6										6	
<i>Phyllophaga sturmi</i>			14	21	15	2	6	24	4	13			4	1
<i>Phyllophaga tenuipilis</i>	33	5	37	12			5	12	60				10	
<i>Phyllophaga testaceipennis</i>			5	38			1	37	2				2	1
<i>Phyllophaga xkumuka</i>	2	13	2	9	4		31	13					4	
<i>Podischnus agenor</i>		1											1	
<i>Spodistes mniszewski</i>		1					1							
<i>Stenocrates canuli</i>	2	1	6										9	
<i>Strategus aloeus</i>	1			1			1							1
<i>Tomarus bituberculatus</i>	1	1											2	

Anexo 5.- Grupos funcionales con base en sus hábitos de alimentación de los escarabajos melolótididos y cetónidos para los usos de suelo (SAP, ACA y POT) en la REBIMA y los ejidos del municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, México, 2018.

Especie	Grupo funcional	SAP	ACA	POT
<i>Amithao cavifrons</i>	Sapro-melífago	4	33	0
<i>Amithao erythropus</i>	Sapro-melífago	0	2	1
<i>Amithao haematopus</i>	Sapro-melífago	0	25	4
<i>Hoplopyga liturata</i>	Sapro-melífago	5	12	2
<i>Euphoria candezei</i>	Sapro-melífago	0	10	0
<i>Euphoria</i> sp. aff. <i>leprosa</i>	Sapro-melífago	1	0	0
<i>Paragymnetis flavomarginata poecila</i>	Sapro-melífago	38	3	1
<i>Paragymnetis hebraica difficilis</i>	Sapro-melífago	1	0	0
<i>Cyclocephala carbonaria</i>	Sapro-antófago	2	1	0
<i>Cyclocephala concolor</i>	Sapro-antófago	1	0	0
<i>Cyclocephala discolor</i>	Sapro-antófago	0	0	2
<i>Cyclocephala gravis</i>	Sapro-antófago	1	0	1
<i>Cyclocephala lunulata</i>	Sapro-antófago	0	1	58
<i>Cyclocephala mafaffa</i>	Sapro-antófago	2	0	0
<i>Cyclocephala multiplex</i>	Sapro-antófago	6	0	21
<i>Cyclocephala prolongata</i>	Sapro-antófago	1	0	0
<i>Cyclocephala sexpunctata</i>	Sapro-antófago	1	0	0
<i>Cyclocephala stictica</i>	Sapro-antófago	1	0	0
<i>Dyscinetus dubius</i>	Rizo-filófago	0	0	322
<i>Dyscinetus laevipunctatus</i>	Rizo-filófago	0	0	7
<i>Euetheola humilis</i>	Sapro-caulófago	1	0	44
<i>Homophileurus tricuspis</i>	Termito-fleófago	1	0	0
<i>Mimeoma acuta</i>	Rizo-filófago	1	0	0
<i>Podischnus agenor</i>	Sapro-caulófago	0	0	1
<i>Spodistes mniszehi</i>	Sapro-caulófago	1	0	0
<i>Stenocrates canuli</i>	Rizo-filófago	0	0	9
<i>Strategus aloeus</i>	Sapro-caulófago	1	0	1
<i>Tomarus bituberculatus</i>	Rizo-filófago	0	0	2
<i>Ceraspis mexicana</i>	Rizo-filófago	51	0	2
<i>Ceraspis pilatei</i>	Rizo-filófago	8	1	0
<i>Chlaenobia vexata</i>	Rizo-filófago	0	0	12
<i>Diplotaxis hirsuta</i>	Rizo-filófago	1	0	0
<i>Diplotaxis</i> sp. 1	Rizo-filófago	0	0	1
<i>Diplotaxis</i> sp. aff. <i>carinifrons</i>	Rizo-filófago	42	3	0
<i>Diplotaxis</i> sp. aff. <i>rita</i>	Rizo-filófago	69	1	0
<i>Hoplia</i> sp. 1	Rizo-filófago	0	0	6
<i>Phyllophaga cinamomea</i>	Rizo-filófago	35	4	4
<i>Phyllophaga densata</i>	Rizo-filófago	36	2	1
<i>Phyllophaga menetriesi</i>	Rizo-filófago	0	0	3

<i>Phyllophaga obsoleta</i>	Rizo-filófago	2	1	7
<i>Phyllophaga</i> sp. aff. <i>spaethi</i>	Rizo-filófago	0	0	6
<i>Phyllophaga sturmi</i>	Rizo-filófago	30	17	5
<i>Phyllophaga tenuipilis</i>	Rizo-filófago	17	60	10
<i>Phyllophaga testaceipenis</i>	Rizo-filófago	38	2	4
<i>Phyllophaga xkumuka</i>	Rizo-filófago	44	0	4
<i>Callistethus bimaculatus</i>	Rizo-filófago	0	0	1
<i>Chasmodia collaris</i>	Xilo-filófago	15	3	0
<i>Chlorota limbaticolis</i>	Xilo-filófago	48	20	0
<i>Cnemida aterrima</i>	Xilo-filófago	0	1	0
<i>Paranomala calligrapha</i>	Xilo-filófago	0	1	1
<i>Paranomala cincta</i>	Xilo-filófago	0	0	3
<i>Paranomala cupricollis</i>	Rizo-filófago	2	0	0
<i>Paranomala foraminosa</i>	Rizo-filófago	2	0	0
<i>Paranomala inconstans</i>	Rizo-filófago	3	0	0
<i>Pelidnota centroamericana</i>	Xilo-filófago	2	0	0
<i>Pelidnota notata</i>	Xilo-filófago	2	0	0
<i>Pelidnota punctulata</i>	Xilo-filófago	0	0	1

Anexo 6.- Clasificación de CLAM para la agrupación (SAP vs. ACA y POT) y usos de suelo (SAP vs. ACA y SAP vs. POT) en la REBIMA y los ejidos del municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, México, 2018.

Familia	Subfamilia	Especie	SAP vs. ACA-POT	SAP vs. ACA	SAP vs. POT
C	Cetoniinae	<i>Amithao cavifrons</i>	Asociada ACA-POT	Asociada ACA	Muy rara
C	Cetoniinae	<i>Amithao erythropus</i>	Muy rara	Muy rara	Muy rara
C	Cetoniinae	<i>Amithao haematopus</i>	Asociada ACA-POT	Asociada ACA	Muy rara
M	Rutelinae	<i>Callistethus bimaculatus</i>	Muy rara		Muy rara
M	Melolonthinae	<i>Ceraspis mexicana</i>	Asociada SAP	Asociada SAP	Asociada SAP
M	Melolonthinae	<i>Ceraspis pilatei</i>	Muy rara	Muy rara	Muy rara
M	Rutelinae	<i>Chasmodia collaris</i>	Generalista	Muy rara	Asociada SAP
M	Melolonthinae	<i>Chlaenobia vexata</i>	Muy rara		Muy rara
M	Rutelinae	<i>Chlorota limbaticollis</i>	Generalista	Generalista	Asociada SAP
M	Rutelinae	<i>Cnemida aterrima</i>	Muy rara	Muy rara	
M	Dynastinae	<i>Cyclocephala carbonaria</i>	Muy rara	Muy rara	Muy rara
M	Dynastinae	<i>Cyclocephala concolor</i>	Muy rara	Muy rara	Muy rara
M	Dynastinae	<i>Cyclocephala discolor</i>	Muy rara		Muy rara
M	Dynastinae	<i>Cyclocephala gravis</i>	Muy rara	Muy rara	Muy rara
M	Dynastinae	<i>Cyclocephala lunulata</i>	Asociada ACA-POT	Muy rara	Asociada POT
M	Dynastinae	<i>Cyclocephala mafaffa</i>	Muy rara	Muy rara	Muy rara
M	Dynastinae	<i>Cyclocephala multiplex</i>	Generalista	Muy rara	Generalista
M	Dynastinae	<i>Cyclocephala prolongata</i>	Muy rara	Muy rara	Muy rara
M	Dynastinae	<i>Cyclocephala sexpunctata</i>	Muy rara	Muy rara	Muy rara
M	Dynastinae	<i>Cyclocephala stictica</i>	Muy rara	Muy rara	Muy rara
M	Melolonthinae	<i>Diplotaxis hirsuta</i>	Muy rara	Muy rara	Muy rara
M	Melolonthinae	<i>Diplotaxis</i> sp. 1	Muy rara		Muy rara
M	Melolonthinae	<i>Diplotaxis</i> sp. aff. <i>carinifrons</i>	Asociada SAP	Generalista	Asociada SAP
M	Melolonthinae	<i>Diplotaxis</i> sp. aff. <i>rita</i>	Asociada SAP	Asociada SAP	Asociada SAP
M	Dynastinae	<i>Dyscinetus dubius</i>	Asociada ACA-POT		Asociada POT
M	Dynastinae	<i>Dyscinetus laevipunctatus</i>	Muy rara		Muy rara
M	Dynastinae	<i>Euetheola humilis</i>	Asociada ACA-POT	Muy rara	Asociada POT
C	Cetoniinae	<i>Euphoria candezei</i>	Muy rara	Asociada ACA	
C	Cetoniinae	<i>Euphoria</i> sp. aff. <i>leprosa</i>	Muy rara	Muy rara	Muy rara
M	Dynastinae	<i>Homophileurus tricuspis</i>	Muy rara	Muy rara	Muy rara

M	Melolonthinae	<i>Hoplia</i> sp1	Muy rara		Muy rara
C	Cetoniinae	<i>Hoplopyga liturata</i>	Generalista	Generalista	Muy rara
M	Dynastinae	<i>Mimeoma acuta</i>	Muy rara	Muy rara	Muy rara
C	Cetoniinae	<i>Paragymnetis flavomarginata poecila</i>	Asociada SAP	Generalista	Asociada SAP
C	Cetoniinae	<i>Paragymnetis hebraica difficilis</i>	Muy rara	Muy rara	Muy rara
M	Rutelinae	<i>Paranomala calligrapha</i>	Muy rara	Muy rara	Muy rara
M	Rutelinae	<i>Paranomala cincta</i>	Muy rara		Muy rara
M	Rutelinae	<i>Paranomala cupricollis</i>	Muy rara	Muy rara	Muy rara
M	Rutelinae	<i>Paranomala foraminosa</i>	Muy rara	Muy rara	Muy rara
M	Rutelinae	<i>Paranomala inconstans</i>	Muy rara	Muy rara	Muy rara
M	Rutelinae	<i>Pelidnota centroamericana</i>	Muy rara	Muy rara	Muy rara
M	Rutelinae	<i>Pelidnota notata</i>	Muy rara	Muy rara	Muy rara
M	Rutelinae	<i>Pelidnota punctulata</i>	Muy rara		Muy rara
M	Melolonthinae	<i>Phyllophaga cinnamomea</i>	Asociada SAP	Generalista	Asociada SAP
M	Melolonthinae	<i>Phyllophaga densata</i>	Asociada SAP	Asociada SAP	Asociada SAP
M	Melolonthinae	<i>Phyllophaga menetriesi</i>	Muy rara		Muy rara
M	Melolonthinae	<i>Phyllophaga obsoleta</i>	Muy rara	Muy rara	Muy rara
M	Melolonthinae	<i>Phyllophaga</i> sp. aff. <i>spaethi</i>	Muy rara		Muy rara
M	Melolonthinae	<i>Phyllophaga sturmi</i>	Generalista	Generalista	Asociada SAP
M	Melolonthinae	<i>Phyllophaga tenuipilis</i>	Generalista	Asociada ACA	Generalista
M	Melolonthinae	<i>Phyllophaga testaceipennis</i>	Asociada SAP	Asociada SAP	Asociada SAP
M	Melolonthinae	<i>Phyllophaga xkumuka</i>	Asociada SAP	Asociada SAP	Asociada SAP
M	Dynastinae	<i>Podischnus agenor</i>	Muy rara		Muy rara
M	Dynastinae	<i>Spodistes mniszehi</i>	Muy rara	Muy rara	Muy rara
M	Dynastinae	<i>Stenocrates canuli</i>	Muy rara		Muy rara
M	Dynastinae	<i>Strategus aloeus</i>	Muy rara	Muy rara	Muy rara
M	Dynastinae	<i>Tomarus bituberculatus</i>	Muy rara		Muy rara

M= Melolonthidae, C= Cetoniidae; SAP= selva alta perennifolia, ACA= acahual, POT= potrero.

Anexo 7.- Especies exclusivas y compartidas entre los usos de suelo (SAP, ACA y POT) en la REBIMA y los ejidos del municipio de Marqués de Comillas, Chiapas, México, 2018.

Especies	SAP	ACA	POT
Exclusivas	<i>Cyclocephala concolor</i> , <i>Cy. maffafa</i> , <i>Cy.</i> <i>prolongata</i> , <i>Cy.</i> <i>sexpunctata</i> , <i>Cy. stictica</i> , <i>Diplotaxis hirsuta</i> , <i>Euphoria</i> sp. aff. <i>leprosa</i> , <i>Homophileurus tricuspis</i> , <i>Mimeoma acuta</i> , <i>Paragymnetis hebraica</i> <i>difficilis</i> , <i>Paranomala</i> <i>cupricollis</i> , <i>Para.</i> <i>foraminosa</i> , <i>Para.</i> <i>inconstans</i> , <i>Pelidnota</i> <i>centroamericana</i> , <i>Pelid.</i> <i>notata</i> y <i>Spodistes</i> <i>mniszewski</i> .	<i>Cnemida aterrima</i> y <i>Euphoria candezei</i>	<i>Callistethus bimaculatus</i> , <i>Chlaenobia vexata</i> , <i>Cyclocephala discolor</i> , <i>Diplotaxis</i> sp. 1, <i>Dyscinetus</i> <i>dubius</i> , <i>Dys. Laevipunctatus</i> , <i>Hoplia</i> sp. 1, <i>Paranomala</i> <i>cincta</i> , <i>Pelidnota punctulata</i> , <i>Phyllophaga menetriesi</i> , <i>Phyllophaga</i> sp. aff. <i>spaethi</i> , <i>Podischnus agenor</i> y <i>Stenocrates canuli</i> .
	SAP/ACA	SAP/POT	ACA/POT
Compartidas	<i>Amithao cavifrons</i> , <i>Ceraspis pilatei</i> , <i>Chasmodia collaris</i> , <i>Chlorota limbaticollis</i> , <i>Cyclocephala carbonaria</i> , <i>Diplotaxis</i> sp. aff. <i>carinifrons</i> , <i>Diplotaxis</i> sp. aff. <i>rita</i> , <i>Hoplopyga</i> <i>liturata</i> , <i>Paragymnetis</i> <i>flavomarginata poecila</i> y <i>Phyllophaga</i> <i>cinnamomea</i> , <i>Phy.</i> <i>densata</i> , <i>Phy. obsoleta</i> , <i>Phy. strumi</i> , <i>Phy.</i> <i>tenuipilis</i> y <i>Phy.</i> <i>testaceipennis</i> .	<i>Ceraspis mexicana</i> , <i>Cyclocephala gravis</i> , <i>Cy. Multiplex</i> , <i>Euetheola</i> <i>humilis</i> , <i>Hoplopyga</i> <i>liturata</i> , <i>Paragymnetis</i> <i>flavomarginata poecila</i> , <i>Phyllophaga</i> <i>cinnamomea</i> , <i>Phy.</i> <i>densata</i> , <i>Phy. obsoleta</i> y <i>Phy. sturmi</i> , <i>Phy.</i> <i>tenuipilis</i> , <i>Phy.</i> <i>testaceipennis</i> , <i>Phy.</i> <i>xkumuka</i> y <i>Strategus</i> <i>aloeus</i> .	<i>Amithao erythropus</i> , <i>Ami.</i> <i>Haematopus</i> , <i>Cyclocephala</i> <i>lunulata</i> , <i>Hoplopyga liturata</i> , <i>Paragymnetis</i> <i>flavomarginata poecila</i> , <i>Paranomala calligrapha</i> , <i>Phyllophaga cinnamomea</i> , <i>Phyllophaga densata</i> , <i>Phyllophaga obsoleta</i> , <i>Phy.</i> <i>tenuipilis</i> <i>Phy.</i> <i>testaceipennis</i> .

Anexo 8.- Artículo sometido a la revista Neotropical Entomology.

Title page

Ecology, Behavior and Bionomics

Beetle diversity (Coleoptera: Melolonthidae: Cetoniidae) in different land uses in Marques de Comillas, Chiapas

JE Colima-Lara ¹, AE Castro-Ramírez ², DA Navarrete Gutierrez ², L Ruíz Montoya ².

¹M.C. Recursos Naturales y Desarrollo Rural, Orientación en Agricultura, Sociedad y Ambiente, ECOSUR El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR). ²Investigadores de ECOSUR Unidad San Cristóbal.

José Ernesto Colima Lara, jecolima@ecosur.edu.mx, 317-108-14-41

Beetle diversity in Marques de Comillas, Chiapas

ORCID: 0000-0002-2425-6073, 0000-0001-7051-6633, 0000-0002-4210-1817, 0000-0003-1039-7374.

Abstract

The Montes Azules Biosphere Reserve tropical forest is described as one of the relictual areas in Mexico with high biological diversity. For more than four decades the forest's original vegetation has been transformed into agricultural and pastures areas for use by local populations. The diversity of Melolonthidae and Cetoniidae beetles that inhabit the southern area of the Montes Azules Biosphere Reserve and the adjacent common land were analyzed according to their presence in areas associated with three types of land use: high tropical evergreen forest, secondary vegetation, and paddock. The fieldwork was conducted from March to August 2018, and samples were obtained using LED light traps, carpotraps, and direct sampling. Sampling efforts collected 516 specimens and 37 species in the tropical evergreen forest, 203 and 21 in secondary vegetation areas, and 547 and 32 in pastures. The composition and dominance of beetles showed differentiated results according to the type of land use. The largest difference was found in pasture areas, and the tropical evergreen forest was the most diverse. 91% of the beta diversity was explained by species turnover. Canonical correspondence analysis (CCA) and CLAM clearly separated species

collectivity into areas pertaining to a specific type of land use. Final results demonstrated that melolonthids and cetonids species respond to the environmental conditions found in areas characterized by each of the three types of land use. Their distribution is associated with three structures of beetles: eight species related to high tropical evergreen forest, four to secondary vegetation and three to pastures.

Key words: high tropical evergreen forest, secondary vegetation, pastures, Montes Azules Biosphere Reserve, evenness, beta diversity

Introduction

Studies of tropical beetle communities have demonstrated a heterogeneous spatial diversity (García-López *et al* 2013) and suggests that this distribution may be due to spatial turnover and nestedness, which have their origins in two antithetical processes: 1) the replacement of species and 2) the loss (or gain) of species (Baselga 2010). Species turnover is attributed to deterministic processes such as adaptation to climatic or substrate differences but can also result from organisms' limited dispersal capacity (Condit *et al* 2002).

Low turnover in groups of insects (Lepidoptera, Coleoptera, and Diptera) has been documented in lowland tropical evergreen forests (Novotny *et al* 2007). García-López and collaborators (2013) attribute this situation to low levels of local, climatic variability. Turnover in these types of ecosystems can also be observed on a larger territorial scale compared to evergreen tropical forests located in mountains. However, intense species replacement has also been documented in the absence of strong environmental changes as is the case when a species is replaced by a related species with similar or very similar niches (Halffter & Moreno 2005).

Today, anthropogenic factors may also determine the diversity of beetle species, as well as their replacement patterns and changes in their composition. Anthropogenic intervention and particularly land use change are factors that often cause beetle habitats to become fragmented or modified (Tabarelli *et al* 2012). Human intervention often leads to species replacement when these activities abruptly substitute original vegetation with areas designated for agriculture or livestock. Species with an affinity for undisturbed forest areas will be relegated to the patches of their

habitat that still preserve the original vegetation, while more tolerant species will occupy and dominate the transformed landscapes as a result of tolerance and adaptive capabilities (Tabarelli *et al* 2012).

Most of the high tropical evergreen forests (Miranda & Hernández 1963) in Chiapas are located in two areas: the Lacandona region and the Montes Azules Biosphere Reserve (REBIMA acronym in Spanish). The concentration of the high tropical evergreen forest in these two zones can be explained by the fact that these are the areas where vegetation still remains in good condition (Rzedowski 2006; Challenger & Soberón 2008). The expansion of agricultural areas, pastures and urban centers are among the most prominent changes in land use. These replacements are responsible for transforming the territory into a set of fragmented, often isolated, forests that are integrated into a matrix of anthropized land used for livestock and agriculture (Bocco *et al* 2001, Mendoza *et al* 2005, Mas *et al* 2009).

The changes described above expose organisms that live exclusively in high tropical evergreen forests to new physical conditions, biotic interactions, and human activities that threaten their ability to continue living in these areas (Mendoza *et al* 2005). Consequently, the diversity, distribution, and assemblage patterns of specific groups of insect species such as beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) have become conditioned upon reductions in forest cover, loss of habitat in the landscape, and the territory's spatial configuration (Favila 2004, Navarrete & Halffter 2008). Any alteration caused by environmental or anthropic factors, water availability, or vegetation phenology can have a decisive impact on the composition and ecological dynamics of melolonthids and cetonids. In turn, these impacts will directly or indirectly affect ecological processes such as the decomposition of local detritus (Lassau *et al* 2005; García-Atencia *et al* 2015).

Two families of beetles, Cetoniidae and Melolonthidae, are comprised of eurioic species (common with a wide distribution), stenoic (common with a restricted distribution), and endemic or relict (a few rare and exclusive species) (Morón 1997, Morón 2006). Eurioic and stenoic beetle abundance of species is related to the ecosystem and its state of disturbance. However, it is common for one or two eurioic species to predominate and the endemic's species to include few specimens. In places with some degree of disturbance or that are highly disturbed, it is common for a eurioic species to dominate, while high and medium tropical evergreen forests that hardly been disturbed or that are

well-conserved tend to have a more evenness species composition (Morón 2006, Rivera-Gasperín *et al* 2013, Morón-Ríos & Morón 2016).

The high tropical evergreen forest in REBIMA has been under constant anthropogenic pressure. Processes such as forest fragmentation have affected this area's vegetation for more than four decades. Despite this disturbance, in 2008 the forest covered approximately 55% of the area in the transformed landscape (Navarrete & Halffter 2008). Today, most of the surface area used for primary activities (agriculture and livestock) still preserves significant fragments of original forest and secondary vegetation (Carabias *et al* 2015). The ecological analysis of these beetle assemblages has great importance because allows to understand how environmental factors occasioned by the change in land use promote or limit its diversity and ecological functions in the ecosystem.

Given the context described above, our research seeks to answer the following question: Are the differences found in the composition and spatial turnover of melolonthid and cetonid beetle assemblages in the REBIMA and Marques de Comillas regions directly related to land use in a high tropical evergreen forest? Accordingly, we evaluate whether the composition and species replacement of Melolonthidae and Cetoniidae beetles inhabiting in areas characterized by three different types of land use (LU) in three common lands of the Marques de Comillas region and the southern part of the REBIMA. Our hypothesis was the beetle assemblage more diverse and the species are equally distributed in conserved high tropical evergreen forest than secondary or paddock areas.

Materials and methods

Study area

The study was conducted in the southern part of the REBIMA and the common lands at Boca de Chajul, Playón de la Gloria, and Galacia. They belong to the municipality of Marques de Comillas in the state of Chiapas, Mexico, which area is located between 16 ° 4'30 " - 16 ° 16'40 " N and 90 ° 48'22 " - 91 ° 03'20 " W. The climate is warm-humid (García 2004) with a mean annual temperature between 25 ° C. Annual rainfall ranges between 2,500 and 3,500 mm. The altitude ranges from 100 to 900 meters above sea level. The type of territory with the most original vegetation consists of high and medium tropical evergreen forest (INE 2000). The first type of forest has three strata, and the trees reach heights of 45-50 meters. The species of vegetation that characterize the area are: *Albizia leucocalyx*

(Britton & Rose) L. Rico, *Dialium guianense* (Aubl.) Sandwith, *Brosimum alicastrum* Sw., *Schizolobium parahyba* (Vell.) S.F. Blake, *Swietenia macrophylla* King, *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn. and *Cedrela odorata* L., among others (INE 2000).

The Lacandona forest region has been affected by human settlement as early as the second half of the 20th century when immigrants from the northern and highlands region of Chiapas and other Mexican states moved into the area. The region's oldest inhabitants, the Lacandones, have preserved methods for using natural resources that are adapted to the tropical ecosystem (INE 2000). Therefore, the Lacandona forest must be understood as a territorial unit with lax boundaries that change over time and also have their own specific characteristics. The REBIMA, which is located in the Lacandona forest, has also been part of these human settlement processes, which, in turn, have affected how its natural resources are used (INE 2000).

Field work

During January and February of 2018, we visited the study area in order to familiarize ourselves with the common lands, establish sampling sites, and corroborate the region's vegetation and types of land use. The sampling sites were defined with the help of information collected during these first visits, which we visualized afterwards using open-source software (QGIS Development Team 2018). Based on this information we defined three classes of land use: (1) high tropical evergreen forest (HTEF) in the REBIMA, (2) secondary vegetation (SV) in the common lands of the area of influence of REBIMA and (3) paddock (PAD) with livestock activity. Nine sampling sites were established: three in HTEF (S1, S2 and S3), three in SV (S4, S5 and S6) and three in PAD (S7, S8 and S9) (Figure 1). The nine sampling sites defined for each of the three land use categories were located at least 1 km from each other in order to ensure the sites' spatial independence and the specimens' attraction. This method also decreased the autocorrelation between diversity estimators that could arise if the sampling sites were too close together.

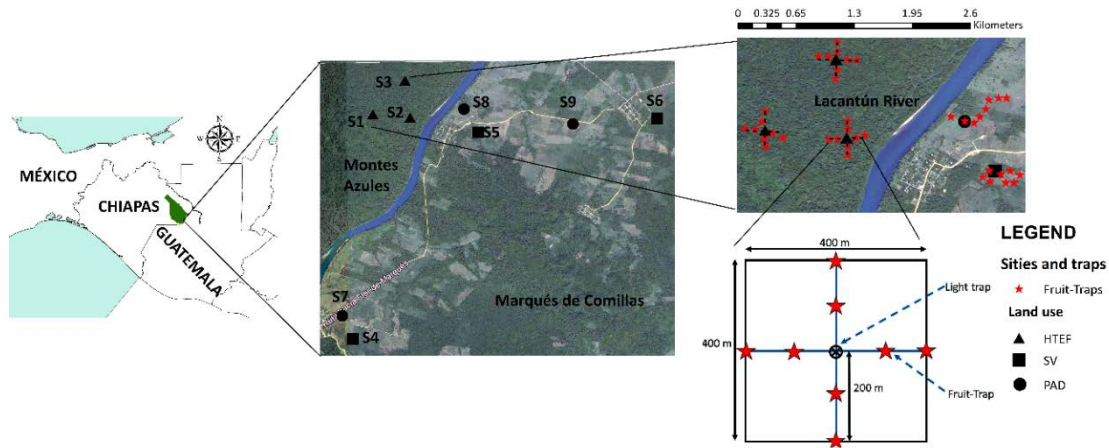


Fig 1 Location of the sampling sites in the REBIMA and the ejidos of the municipality of Marques de Comillas, Chiapas, México. Sites: S1, S2, S3 in HTEF= high tropical evergreen forest, S4, S5 y S6 in SV= secondary vegetation, S7, S8 y S9 in PAD= paddock. ⊙ light trap location; ★ fruit trap location.

The beetles were collected between March and August 2018 during the period when precipitation levels are lowest (March to May) and highest (June to August) (INE 2000). We used different methods for sampling beetles in order to increase the efficiency of species sampling. These methods included sampling at night with LED light traps and flashlights as well as using carpotraps for beetles with diurnal activity.

The nocturnal samples were conducted between 6:30 pm and 11:00 pm (UTC-6) during five days per month two times in each site. We used light traps with SMD 3528 (LED) emitting diodes type screen with 360 to 600 lumens of intensity, (Morón 2014; Pérez-Hernández *et al* 2017). To improve sampling results, we visually inspected vegetation in order to manually capture specimens not attracted by light (Morón 1997, Morón 2014, Méndez-Aguilar *et al* 2005, Castro-Ramírez *et al* 2007). To catch beetles with diurnal activity we placed eight traps with fermented fruit and beer (carpotraps) in trees. The carpotraps were hung on a 200 m line, starting at the light trap and oriented every 90 ° and separated by 100 m (Figure 1). In PAD and SV areas the traps were installed randomly according to each site conditions present in these LU. All specimens were sacrificed in lethal chambers with ethyl acetate and then placed in 80% alcohol.

We registered the temperature, relative humidity of the environment, and wind speed twice a day on sampling days. These measurements were taken at 12:00 a.m. and 8:00 p.m. using the Krestel 3000 meteorological station. The

canopy coverage was measured twice at each HTEF and SV site using a GRS densiometer (Paletto & Tosi 2009). Precipitation data was obtained from the Comisión Nacional de Electricidad meteorological station (Grijalva Regional Hydraulic Generation – Subgerencia Regional de Generación Hidráulica Grijalva) located in the common lands of Playón de la Gloria. We used the information from these records to describe each sampling site’s ecological and environmental characteristics and to perform the CCA analyses (Table 1).

Table 1 Environmental variables obtained by site and land use (UDS) during the months of sampling beetles in the REBIMA and the ejidos of municipality of Marques de Comillas, Chiapas, México.

Site	LU	T (\bar{X})	T (s)	VV (\bar{X})	VV (s)	HR (\bar{X})	HR (s)	Pp (\bar{X})	Pp (s)	Month	Ppm
S1	HTEF	26.25	1.38	0.30	0.10	81.6	3.94	13.33	14.85	March	19.20
S2	HTEF	26.49	1.81	0.36	0.09	84.5	6.70	8.71	11.78	April	15.80
S3	HTEF	27.76	2.23	0.46	0.05	81.3	8.58	19.47	36.92	May	284.70
S4	SV	29.13	2.83	0.46	0.16	69.8	8.78	13.33	14.85	June	367.50
S5	SV	28.82	2.18	0.49	0.18	74.1	10.16	8.71	11.78	July	140.90
S6	SV	29.12	2.80	0.60	0.31	77.2	9.18	19.47	36.92	August	221.52
S7	PAD	27.28	2.98	1.05	0.29	73.9	11.94	13.33	14.85		
S8	PAD	26.72	3.25	0.88	0.31	75.3	10.70	8.71	11.78		
S9	PAD	29.31	2.64	0.97	0.28	75.9	9.49	19.47	36.92		
Total											1049.62

Site= sampling site (S1, S2, S3, S4, S5, S6, S7, S8, S9); LU= land use, HTEF (high tropical evergreen forest), SV (secondary vegetation) y PAD (paddock). \bar{X} = mean, s= standard deviation, T= temperature (°C), VV= wind speed (m/s), HR= relative humidity (%), Pp= precipitation (mm), Ppm= monthly precipitación (mm).

Taxon identification

Samples were processed through dry preparation using the methodology outlined by Morón & Terrón (1988). Species identification was based on the classification proposed by Endrödi in 1966 and further developed by Vaurie (1958; 1960), Morón *et al* (1985), Morón *et al* (1997), Ratcliffe *et al* (2013) and Filippini *et al* (2016) which defines male genitalia and the beetles’ morphological characteristics as their diagnostic traits. The beetles are stored in the

Agricultural Insects Collection at ECOSUR-San Cristóbal de las Casas, which is part of the university's project "Diversity in Crop Systems". Specimens were collected under the collection permit SEMARNAT-SGPA / DGVS / 001893/18.

Data analyses

The number of specimens was obtained per subfamily and family for each site and LU category (HTEF, SV, POD). For each LU, a dominance/diversity curve was created using two packages available through the R statistical program (R Core Team 2018): "BiodiversityR" (Kindt & Coe 2005) and "Vegan" (Oksanen *et al* 2019). This curve uses the species' relative abundance (\log_{10} of the number of specimens for each species) and the species' frequency given a certain abundance (Magurran 2004). This analysis allowed us to visually document patterns of species richness between different LU (Magurran 2004).

Likewise, the effective number of species, known as Hill numbers, were calculated for the orders 0D , 1D , and 2D , for the sites and LU. These indices correspond to the richness exponent of the Shannon-Weiner and Simpson diversity index, and they make it possible to establish extreme limits for interpreting and comparing the diversity between samples that can differ in sampling effort (Hill 1973, Jost 2006).

The sampling effort's effectiveness was estimated through rarefaction and extrapolation analysis, using twice as many specimens from the site that obtained the highest abundance ($n = 642$ specimens) and the LU with more beetles ($n = 1094$), from the observed and expected richness. This analysis is based on the multinomial probability distribution for the effective numbers of species of the three orders (0D , 1D y 2D). When the samples are standardized based on coverage and not on size, the estimated richness satisfies the replication principle. This is an essential property for characterizing diversity (Chao & Jost 2012). Likewise, singletons (species with a single individual) and doubletons (species with two specimens) were estimated for each sampling site and were used as indicators of the samples' representativity (Villarreal *et al* 2004). All of these steps were done using the "iNext" package (Chao *et al* 2014; Hsieh *et al* 2018) in R.

Beta (β) diversity or turnover rate between samples (sites and land uses) was calculated, understood as the variation of species composition among the comparison units. Beta diversity (β) can reflect two different phenomena: 1) the turnover of species that results as a consequence of environmental or historical and spatial limiting factors (Gaston

2000), and 2) nestedness, which occurs when subsets of species from other richer sites are created as a consequence of some element that causes assemblages of species to disaggregate in an orderly fashion (Qian *et al* 2005). These phenomena result from two contrasting processes, replacement and loss (or gain) of species respectively (Baselga 2010). Both processes (dissimilarity by turnover and nestedness) were estimated through the “betapart” package in R (Baselga & Orme 2012) using data in a binomial format that indicates whether the species was found at each site.

We used canonical correspondence analysis (CCA) to determine whether the abundance of beetle species was related to physical-environmental factors. This type of analysis seeks to explain unimodal relationships (based on chi-square distances) between a table with species data (response variable) and environmental parameters (explanatory variables) (Legendre & Legendre 1998, Zuur *et al* 2007). The number of species records was weighted with respect to the sites (type 1 scaling). Sites, environmental variables, and species were included in the ordination analysis, which allowed for a direct, spatial interpretation; the biplot approximated the species’ weighted averages given certain environmental variables. In this type of analysis, the way the response matrix is ordered remains constrained so that the resulting ordering vectors are linear combinations of the variables in the explanatory matrix (López de Luzuriaga & Olano 2006). The physical-environmental variables (transformed with the Hellinger method) that we considered for the different LU were temperature, relative humidity, wind speed, precipitation and canopy cover. Because wind speed and canopy cover showed colinearity (VIF = 16.97 and 18.12, respectively), we chose to include canopy cover because it has a stronger biological relevance for the species (Lassau *et al* 2005; Navarrete & Halffter 2008). These calculations were done with the “vegan” package in R.

CLAM analysis (Chazdon *et al* 2011) was applied in R to identify those species that have affinity with some of the LU types studied. This analysis is a statistical approach used to classify species into generalists and specialists from two different habitats. It employs a multinomial model based on relative abundances that does not exclude rare species. The algorithm allows for classifying the species into four groups: 1) generalist, 2) specialist to habitat A, 3) specialist to habitat B and 4) very rare to classify it with confidence (Chazdon *et al* 2011). The CLAM analysis was estimated for two groups: 1) HTEF/SV-PAD, and 2) each type of LU.

Results

Richness and abundance

We collected 1266 beetles from two families: Melolonthidae and Cetoniidae. From the first family, 1124 specimens of three subfamilies were collected from 25 genera and 57 species and morphospecies (Electronic supplementary material-ESM1). The subfamily for which we collected the largest number of organisms was the Melolonthinae subfamily (529, 42%), which included specimens from five genera and 17 species (30%). We obtained specimens from the Dynastinae subfamily (490, 39%) belonging to 10 genera and 20 species (35%). Specimens from Rutelinae (104, 8%) were distributed in 6 genera and 12 species (21%). Of the second family, 142 specimens (11%) were captured and represented 4 genera and 8 species (14%).

The most abundant species were *Dyscinetus dubius* (Olivier, 1789), *Phyllophaga tenuipilis* (Bates, 1888), *Diplotaxis* sp. aff. *rita* (Vaurie, 1958), *Chlorota limbaticollis* (Blanchard, 1850), *Cyclocephala lunulata* (Burmeister, 1847), *Ceraspis mexicana* (Harold, 1863) and *Phyllophaga sturmi* (Bates, 1888), which represent 55.72% of the total abundance. The most abundant in HTEF (high tropical evergreen forest) were: *D.* sp. aff. *rita* (69), *C. mexicana* (51) y *C. limbaticollis* (48). In SV (secondary vegetation): *P. tenuipilis* (60), *Amithao cavifrons* (Burmeister, 1842) (33) y *Amithao haematopus* (Schaum, 1848) (25). The most abundant species in PAD (paddock) were *D. dubius* (322), *C. lunulata* (58), and *Euetheola humilis* (Burmeister, 1847) (44). Regarding temporality, the highest richness and abundance occurred in the months with the lowest rainfall (March to May) (ESM2).

When grouping the data by land uses (LU), the highest richness (37 species) was found in the HTEF, followed by the PAD (32) and the SV (21). The smallest number of beetles was collected in the SV (203, 16.03%) (Table 2).

Table 2 Abundance, sample coverage, observed richness, singletons, doubletons, effective numbers of species and evenness of Cetoniidae and Melolonthidae by land use.

LU	n	S.Obs	SC	Single	Double	0D	1D	2D	$E' = ({}^2D-1)/({}^1D-1)$
HTEF	516	37	0.97	13	7	37	16.49	13.06	0.77
SV	203	21	0.96	7	3	21	9.47	6.53	0.65
PAD	547	32	0.98	10	4	32	5.77	2.17	0.24

LU= land use (HTEF= high tropical evergreen forest, SV= secondary vegetation and PAD= paddock); n = number of individuals; SC= percentage of sample coverage; S.Obs= observed richness; Single= singletons; Double= doubletons;

0D (S)= effective numbers of order 0, species richness; 1D = effective numbers of order 1; 2D = effective numbers of order 2; E' = evenness of the effective numbers of species.

The site in which the greatest number of species was recorded was S2 (HTEF) in the REBIMA (27 species), followed by S1 (HTEF) and S9 paddock (PAD), both with 23 species (Table 3). The abundance values of specimens between HTEF and PAD were similar to the values calculated when comparing HTEF versus SV and PAD versus SV (516, 40.75% and 547, 43.20% respectively).

Species accumulation and sampling efficiency

The percentage of sampling effort for the entire study was 98%; for each LU it ranged from 96 to 98% (Table 2 and Figure 2A). HTEF presented the largest number of rare species with one (singletons) and two specimens (doubletons) (Table 2). The percentage of sampling effort for each site ranged between 68 and 97%; the S5 (SV) site had the lowest sampling efficiency (68%) (Table 3).

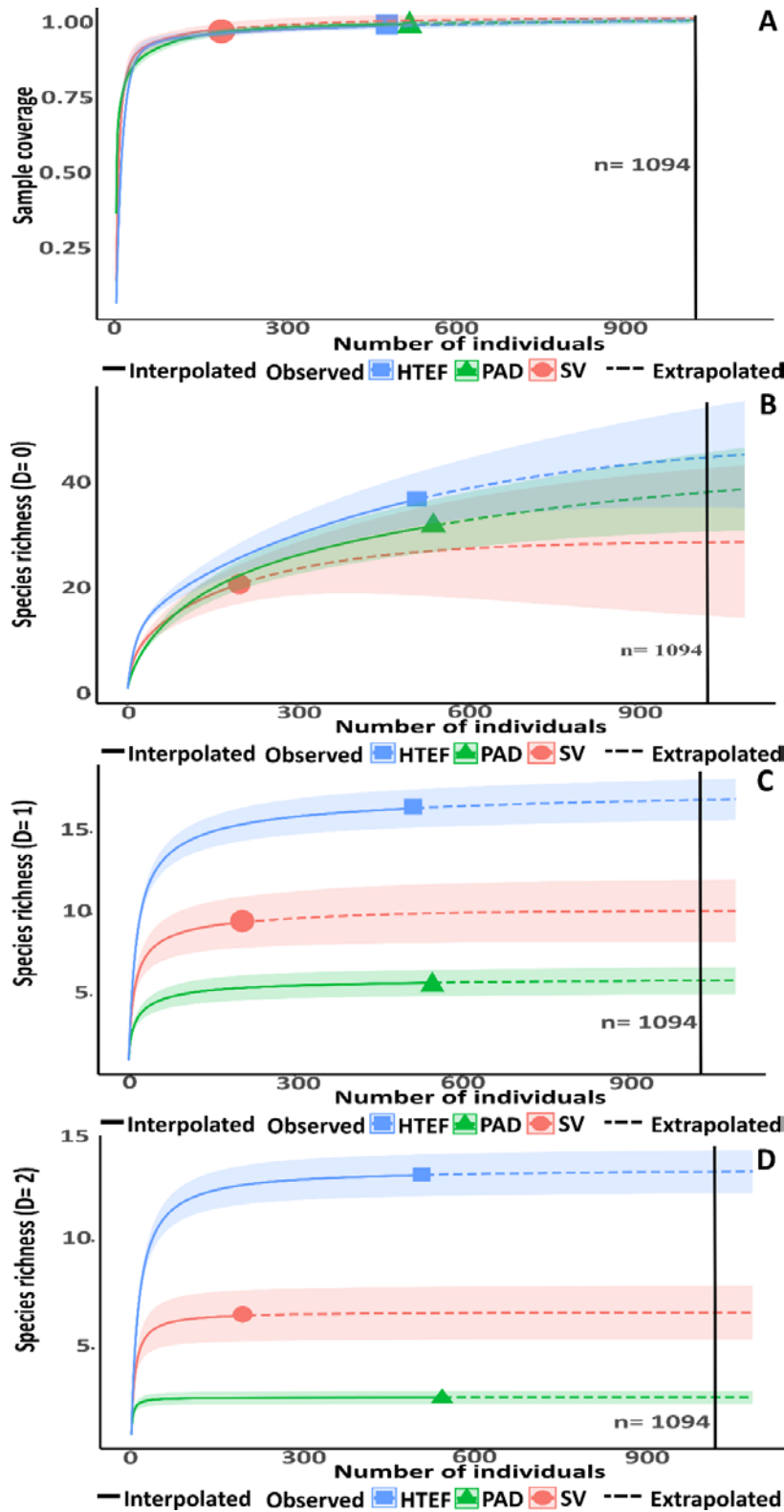


Fig 2 Sample coverage and curve of accumulation of beetle species (3A) for the orders 0D (3B), 1D (3C) y 2D (3D) by land use (HTEF= high tropical evergreen forest, SV= secondary vegetation y PAD= paddock) in the REBIMA and the ejidos of the municipality of Marques de Comillas, Chiapas, México.

1 Table 3 Abundance, sample coverage, observed richness, singletons, doubletons, richness (D 0) and sample coverage extrapolated (SC) with its confidence levels (LCL y UCL),
 2 effective number of species and evenness of Cetoniidae and Melolonthidae by site and land use, in the REBIMA and the ejidos of the municipality of Marques de Comillas,
 3 Chiapas, México.

Sitio	n	SC	S.Obs	Single	Double	D (0)	qD.LCL	qD.UCL	SC	SC.LCL	SC.UCL	¹ D	² D	E' = (² D-1)/(¹ D-1)
S1	224	0.96	23	8	4	29.73	20.91	38.55	0.99	0.98	1	11.63	8.73	0.75
S2	123	0.89	27	13	3	51	28.44	73.55	0.98	0.95	1.01	15.67	11.62	0.74
S3	169	0.95	20	8	2	32	17.51	46.49	0.98	0.96	1.01	11.15	8.79	0.77
S4	50	0.88	12	6	2	20.81	-1.15	42.78	1	0.99	1	5	2.78	0.55
S5	22	0.68	10	7	1	33.38	0.04	66.71	1	0.99	1	6.24	4.03	0.64
S6	131	0.93	17	8	2	30.64	14.29	46.99	0.99	0.97	1.01	8.15	6.09	0.74
S7	105	0.92	16	8	3	26.34	6.77	45.9	0.99	0.97	1.01	6.59	4.38	0.66
S8	321	0.97	13	9	2	20.25	12.60	27.91	0.98	0.97	0.99	1.61	1.22	0.75
S9	121	0.95	23	2	2	29	16.71	41.29	0.99	0.98	1	17.17	14.17	0.78

4 Sites S1, S2, S3 = high tropical evergreen forest (HTEF); S4, S5, y S6 = secondary vegetation (SV); S7, S8, y S9 = paddock (PAD); n = number of individuals; SC= sample coverage
 5 percentage; S.Obs= observed richness; Single= singletons; Double= doubletons; D(0)= expected richness of order 0; qD.LCL=lower confidence level of richness; qD.UCL=uper
 6 confidence level of richness; SC= expected sample coverage, SC.LCL= lower confidence level of the expected coverage; SC.UCL= uper confidence level of the expected
 7 coverage; ⁰D (S)= effective numbers of order 0, species richness; ¹D= effective numbers of order 1; ²D= effective numbers of order 2; E'= evenness of the effective numbers
 8 of species.

9

The species accumulation curve for the zero order (0D) indicated that none of the LU reached the asymptote. For SV to reach the asymptote it would take three times as many specimens (600 specimens), while for HTEF and PAD it would take twice as many (1,000 specimens). There is no difference in richness when comparing the confidence intervals for different classes of LU and the species they shared; 15 species between HTEF (40.54%) and SV (71.42%), 14 between HTEF (37.83%) and PAD (43.75%) and 11 between SV (52.38%) and PAD (34.37%) (Figure 2B).

The accumulation of species for order one (1D) indicated that two LU did not reach their respective asymptote. Results indicate, however, that they would reach their asymptote with little additional sampling effort. The HTEF registered an observed richness of 16.49 and the expected richness was estimated at 17.06, while the observed richness for the SV was 9.47 and the expected richness was 10.21. The PAD did reach the asymptote and the observed richness was 5.77 and the expected richness 5.92. This order of diversity clearly identify differentiated levels of richness for each LU (Figure 2C). Regarding the richness of the order two (2D), all the LU reached the asymptote. There were practically no marked differences in the observed and estimated richness for the LU (Figure 2D).

To obtain a total inventory of the species that could be present in all the study sites, the rarefaction and extrapolation analyses (calculated for $D = 0$) indicated that between 6 and 13 species would be missing. The S9 site was the one with the highest number of species and the S2 and S5 sites recorded the lowest number of species (Table 3).

Dominance and alfa diversity

Regarding LU, HTEF had the highest value of evenness (0.77) and PAD had the highest dominance (0.24) (Table 2). In terms of species richness, the zero order (0D) showed the HTEF to be the richest in species (37), followed by the PAD (32), and SV (21). For the order one, the HTEF obtained the highest theoretical value (16.49 species) followed by SV (9.47 species), and the PAD (5.77 species). Therefore, the HTEF is 1.74 and 2.84 times more diverse than the SV and the PAD respectively. In a similar fashion, the diversity of order two points to the HTEF as being the most diverse and the PAD as the least diverse (Table 2).

In terms of the individual sampling sites, the greatest evenness was presented in S9 (PAD, 0.81) and S3 (HTEF, 0.76). In contrast, site S8 had the highest degree of dominance (PAD, 0.35). In terms of species richness, site S2 showed the highest number of species (HTEF, 27), while site S5 showed the lowest number of species (SV, 10). Based on the

measure of diversity of order one (1D), site S9 obtained the greatest theoretical richness of species (PAD, 17.17), followed by S2 (HTEF, 15.67), with site S8 obtaining the lowest value (PAD, 1.61). The measures of order two showed the same tendency as 1D (Table 3).

Each LU's dominance/diversity curve behaved differently. The species with more than 25 specimens were different between the HTEF, the SV, and the PAD. *D. dubius* predominated and was only registered in PAD. *D. sp. aff. rita* was dominant in HTEF, and, although it was found in SV, its abundance was minimal (one individual). *P. tenuipilis* was very abundant in SV and showed intermediate abundances in HTEF and PAD. We also observed that a certain species can have differing abundances depending on the type of LU, for example: *A. cavifrons*, *C. mexicana*, *C. lunulata* and *E. humilis* (Figure 3).

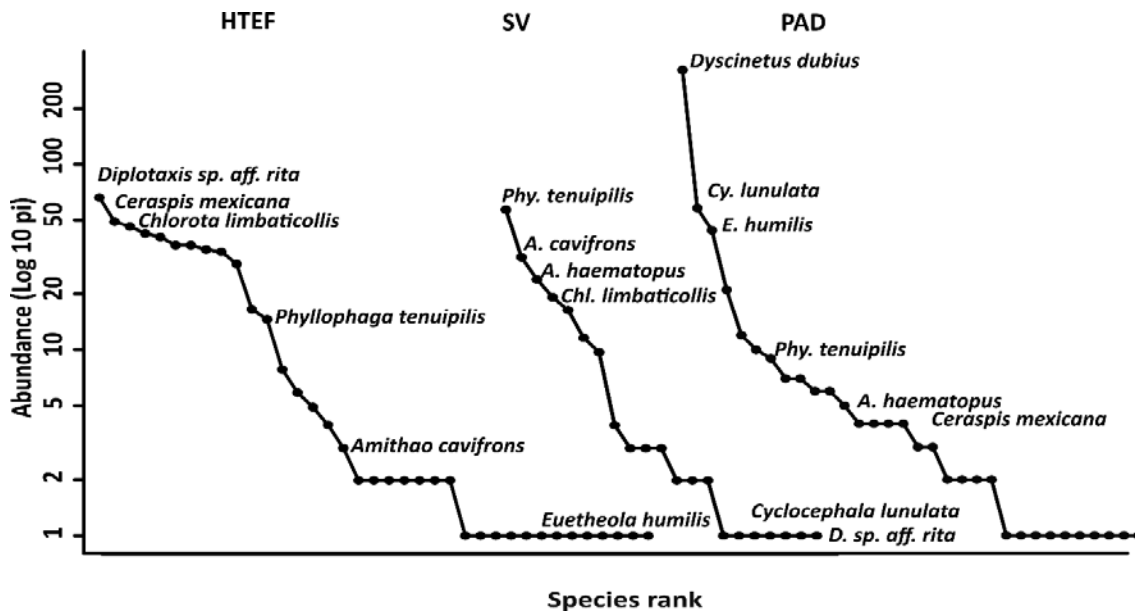


Fig 3 Dominance/diversity plot of the beetle species captured for land use (HTEF= high tropical evergreen forest, SV= secondary vegetation and PAD= paddock) of the REBIMA and the ejidos of the municipality of Marques de Comillas, Chiapas, México. (Phy.= *Phyllophaga*, A.= *Amithao*, Chl.= *Chlorota*, D.= *Diplotaxis*, Cy.= *Cyclocephala*, E.= *Euetheola*).

Beta diversity and characteristic of species turnover

The difference in the species' records given different sampling sites (β_{SOR}) was 0.78, while the processes of nestedness and turnover were β_{NES} = 0.07 (8.89 %), and β_{SIM} = 0.71 (90.21 %) respectively (Figure 4). The beta

diversity for the set of sites was explained primarily by species turnover (β_{SIM} , Figure 5A) and to a lesser extent by nestedness (β_{NES} , Figure 5B). Separating the sites into two classes (Figure 5A) explained beetle species turnover and indicates a clear difference between the HTEF sites (S1, S2 and S3), as well as SV (S4, S5 and S6) with PAD (S7, S8 and S9). Through nestedness we found that sites S9, S7 and S8 could be categorized as subsets of HTEF and SV (Figure 5B).

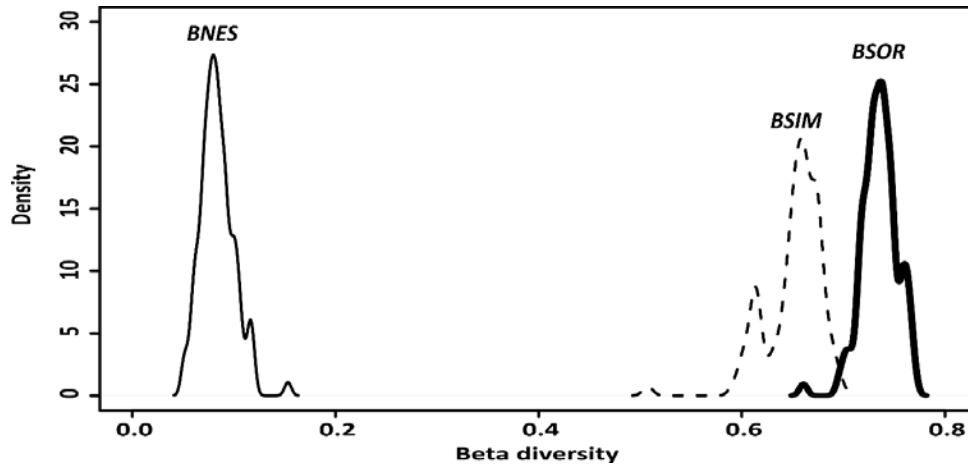


Fig 4 Distribution of the values of beta diversity, total dissimilarity (β_{SOR}), by turnover (β_{SIM}) and by nestedness (β_{NES}) of beetles collected in the high tropical evergreen forest, secondary vegetation and paddock in the REBIMA and the ejidos of the municipality of Marques de Comillas, Chiapas, México.

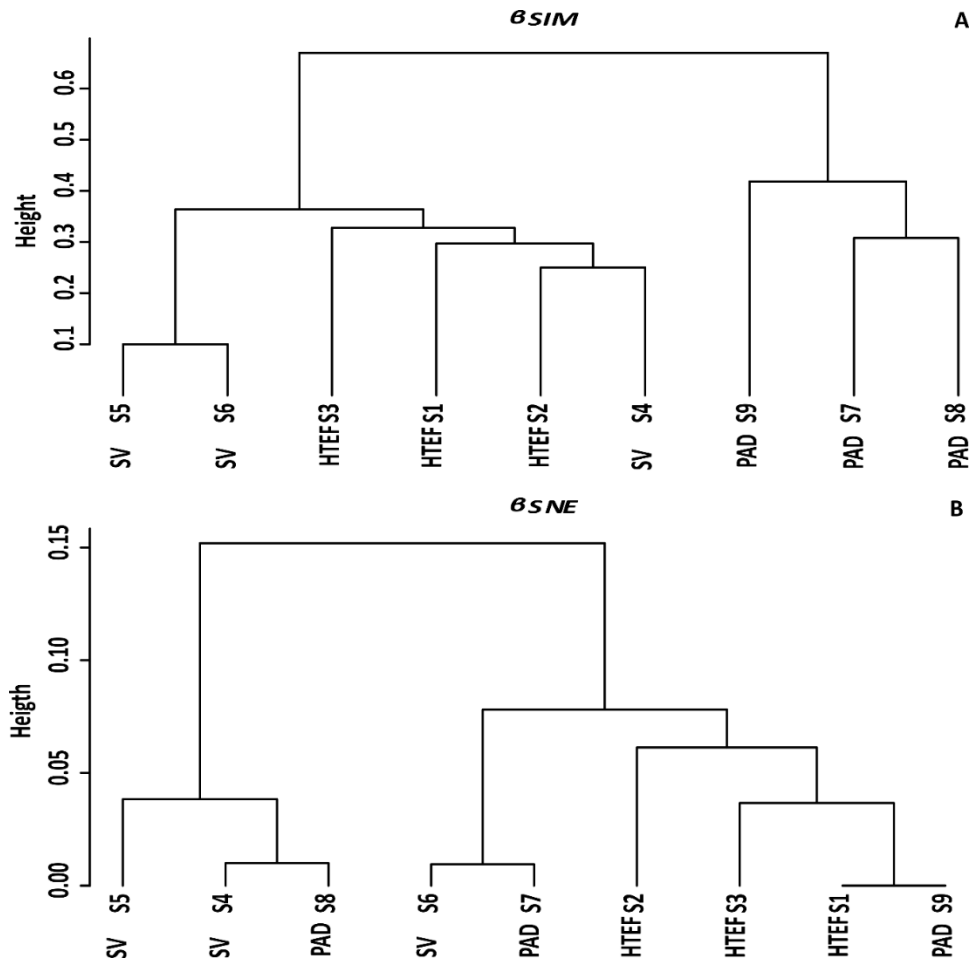


Fig 5 Beetle assembly variation explained by turnover (β_{SIM} , **A**) and nestedness (β_{SNE} , **B**) in the capture sites (S) in the REBIMA (HTEF= high tropical evergreen forest) and the ejidos in the municipality of Marques de Comillas (SV= secondary vegetation, PAD= paddock), Chiapas, México.

Physical-environmental variables and beetles' assemblage

The temperature and the wind speed were lower in the HTEF sites compared with SV and PAD sites. The relative humidity was higher in HTEF. The precipitation oscillated over the course of the sampling months; it was greater between May and August, and the highest levels of rainfall were documented in June (Table 1).

The canonical correspondence analysis explained 60% (both main axes) of the variance in total beetle assembly and this finding is statistically significant (0.019, $p < 0.05$). The most important environmental parameter was relative humidity (0.002, $p < 0.01$), followed by temperature (0.067, $p < 0.1$), canopy cover (0.084, $p < 0.1$), wind speed (0.093,

$p < 0.1$), and precipitation ($p > 0.911$). The beetles' assemblages from HTEF sites were related to relative humidity and canopy cover while beetle assemblages at SV sites was associated with precipitation and temperature. The HTEF and SV assemblages showed the greatest number of shared species (Figure 6).

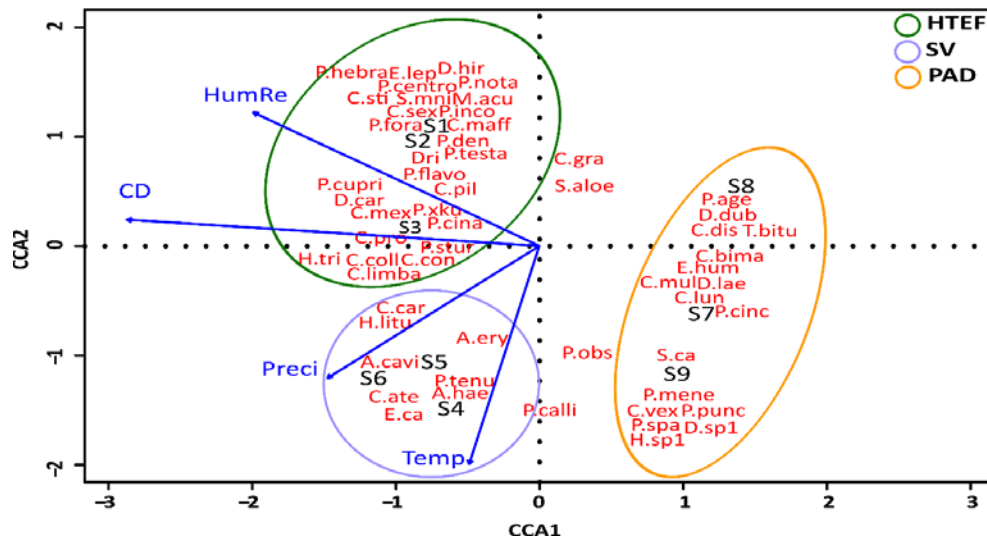


Fig 6 Canonical correspondence analysis between environmental variables and the assemblages of beetles collected in the REBIMA and the ejidos of the municipality of Marques de Comillas, Chiapas, México. (S1, S2, S3= sample sites of high tropical evergreen forest –HTEF-; S4, S5, S6= sample sites of secondary vegetation –SV-; S7, S8, S9= sample sites of paddock –PAD-). Vectors: HumRe= relative humidity, CD= canopy cover, Preci= precipitation, Temp= temperature (Key of the species in ESM1).

When grouping the SV and PAD into a single category and comparing this category with HTEF, CLAM analysis showed that 8 (14.04%) out of 57 registered species are specialist for the HTEF sites *C. mexicana*, *Diploptaxis* sp. aff. *carinifrons* (Bates, 1887), *D. sp. aff. rita*, *Paragymnetis flavomarginata poecila* (Schaum, 1848), *Phyllophaga cinnamomea* (Blanchard, 1850), *Phyllophaga densata* (Moser, 1918), *Phyllophaga testaceipennis* (Blanchard, 1850), and *Phyllophaga xkumuka* (Morón, 1999). The species *A. cavifrons*, *A. haematopus*, *C. lunulata*, *D. dubius*, and *E. humilis* were specialists for the SV and PAD sites. Finally, *Chasmodia collaris* (Blanchard, 1850), *C. limbaticollis*, *Cyclocephala multiplex* (Casey, 1915), *P. sturmi* (Bates, 1888), and *P. tenuipilis* were categorized as generalist species.

CLAM analysis also indicates that 43 species are present in the conditions that characterize both HTEF and SV sites; 9 (20.9%) were specialist to these LU. The following species are specialist to the HTEF: *C. mexicana*, *D. sp. aff. rita*, *P. densata*, *P. testaceipennis*, and *P. xkumuka*. For SV: *A. cavifrons*, *A. haematopus*, *Euphoria candezei* (Jason, 1875), and *P. tenuipilis*. The following species were classified as generalist species: *C. limbaticollis*, *D. sp. aff. carinifrons*, *Hoplopyga liturata* (Olivier, 1789), and *P. flavomarginata poecila*.

The comparison between HTEF and PAD indicated that 55 species are present in both conditions and 14 (25.45%) were specialists to these LU. The following species are specialist to HTEF: *C. mexicana*, *C. collaris*, *C. limbaticollis*, *D. sp. aff. carinifrons*, *D. sp. aff. rita*, *P. flavomarginata poecila*, *P. cinnamomea*, *P. densata*, *P. sturmi*, *P. testaceipennis*, and *P. xkumuka*. For PAD, *C. lunulata*, *D. dubius*, and *E. humilis* are specialist. *C. multiplex* and *P. tenuipilis* were classified as generalist species (Figure 7).

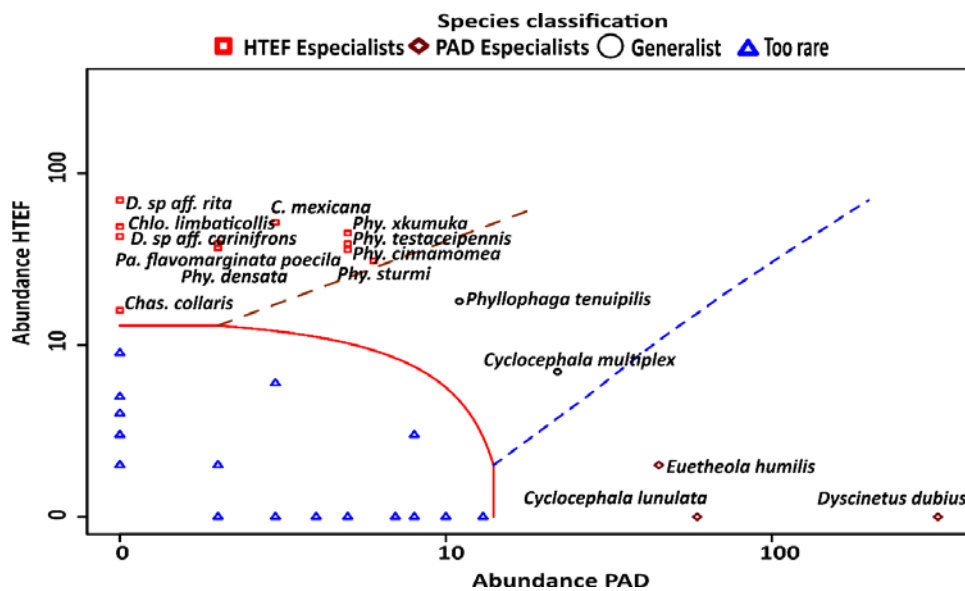


Fig 7 Classification of beetle species (HTEF vs. PAD) captured in the REBIMA and the ejidos of the municipality of Marques de Comillas, Chiapas, México. SAP Specialists= specialists to high tropical evergreen forest; PAD Specialists = specialists to paddock. Generalists= species present in both HTEF and PAD. Too rare= species considered too rare to be classified. The lines represent the CLAM thresholds for each categories. Classification of species in ESM3.

Discussion

Richness and abundance

In this study, species richness for Melolonthidae represents 18.29% of what is known for the Mexican state of Chiapas, while for Cetoniidae species richness is 20%. At the subfamily level, Melolonthinae corresponds to 22.22%, Dynastinae to 21.5%, Rutelinae to 15.38% of the state's richness (Morón *et al* 2014). Our results show that the hypothesis proposed was true. The richness of Cetoniidae was similar to that reported for the Calakmul forest (Morón-Ríos & Morón 2016). The HTEF of the REBIMA is shown to be an ecosystem that provides environmental and biotic conditions for melolonthids and cetonids beetles to assemble, whether they be eurioic or stenoic species, or relict or rare species (Morón 1997, Morón 2006). The HTEF presented the highest number of species, which indicates that it is a vegetation system that houses a remarkable diversity of these beetles. Extrapolations of the observed richness suggest that more species than 57 recorded could be found with greater sampling effort.

The spatial configuration of the study area, the mosaic of elements associated with each LU, and the status of land management and conservation are all factors that could explain the high number of species in the PAD, remembering that the species count in the PAD was below that of the HTEF by only five species. Our results also demonstrate that the richness and the number of specimens differs between different LU, according to previous studies with the insect groups studied. More than thirty years ago, Morón *et al* (1985) documented that extensive deforestation in the Boca de Chajul common lands would favor greater beetle species richness due to the potential for plaguics, that is, eurioics. The establishment of common lands and related development activities in the area of influence of REBIMA transformed the HTEF ecosystem to the current landscape, where seasonal agriculture, as well as the establishment of pastures for livestock are as frequent as areas of SV in different successional stages. Therefore, some species are restricted to the environmental conditions of the HTEF, while others are established without any problem in the disturbed places like SV and PAD. However, habitat degradation brings homogenization to the landscape and therefore endangers the populations of many species (especially rare), which could disappear with the extension of anthropic activities (García-Atencia *et al* 2015).

Dominance and diversity

The dominance/diversity curves showed that the compositions and structures of beetle assemblies are different for each LU. It is clear that, although they share some species, HTEF presented greater evenness. *D. sp. aff. rita* was the

dominant species in HTEF and, although little is known about its biology and ecology, this species showed affinity for the conditions that the high tropical evergreen forest offers like more humidity, canopy coverage and food availability. In contrast, the specie *D. dubius* registered the highest abundance in PAD. PAD presented the lowest level of evenness among the assemblages' members and only a few species were found in abundance. In these contexts, *D. dubius*, *C. lunulata* and *E. humilis* determined the strong unevenness of this LU. Richness reduction and species with high dominance are two patterns seen worldwide and are the result of forest areas being replaced by grasslands (Nichols *et al* 2007). The structure of the beetle assemblage is reduced to a dozen species found in intense agricultural environments such as paddocks, oil palm plantations and other monocultures in comparison to original vegetation assemblage; the species that dominate agricultural lands generally belong to the genera *Euetheola* and *Cyclocephala* (García-Atencia *et al* 2015). Some authors (Morón *et al* 1997; Díaz *et al* 2006; Ratcliffe *et al* 2013) suggest that these species have dominant abundance due to their ability to adapt to different substrates and resources like organic matter and the stems of grasses. The wide variety of food (foliage, nectar and decomposing plant material) available to beetles in crop matrices adjacent to HTEF areas guarantee the reproductive success of the species adapted to SV and PAD (García-Atencia *et al* 2015). Their levels of abundance in these areas confirm this association.

Diversity and species composition

The richness value (0D) clearly separated the HTEF beetle assembly from the SV and PAD. Even when PAD has greater effective richness than that of the SV in the zero order (0D) (which is insensitive to the abundances of the species), the latter obtained higher values in the two remaining orders (1D y 2D). Thus, the set of effective numbers allows us to infer that the diversity of SV was two and three times greater than that of PAD. Through these estimates, the magnitude of the difference in diversity is clear and can be compared (Jost 2006, Moreno *et al* 2011). The results indicate loss of species from HTEF to PAD in the three orders. In the latter, diversity is low because dominance was concentrated in only one species. The heterogeneity of ecosystems with high structural complexity, such as HTEF, enable them to support more potential habitats for a diverse group of fauna and sustain more extensive networks of interactions than less complex habitats (Klopfer & MacArthur 1960) such as the SV and the PAD.

Findings generated by some authors (González-Hernández *et al* 2015; Rangél-Acosta *et al* 2016; Sánchez-Hernández *et al* 2018;) are similar to these results. They sampled beetles (Scarabaeinae) at different types of ecosystems (pine-oak forest, tropical evergreen forest, riparian forest and paddock). They noted that the diversity orders for beetles' assemblies were low in areas without vegetation or with some degree of disturbance than zones with forest. In this sense, Pineda *et al* highlighted that some species were only found in the tropical forest, which could be the result of climatic characteristics (cloudiness, rain, humidity), anthropogenic disturbances, and the particularities of tree composition. Other studies (Rangél-Acosta *et al* 2016, Ruíz-Pérez 2017) also coincide with our results by showing that the diversity found in each of the three orders (0D , 1D , and 2D) is greater at sites with forest cover. They further find that the absence of such diversity is associated with a loss of species and note that assemblies are composed differently in different LU.

The different environments that characterize each LU not only modify the number of beetle species and their abundance distribution, it also alters the structure and specific composition of the beetle assembly found in each LU. The great abundance and presence of eurioic species with high adaptation responses find themselves immersed in a transition between local extirpation and colonization that is leading HTEF beetle assemblages to be replaced by species related to the conditions of the SV and PAD (Alcázar-Ruiz *et al* 2003). The dominant roles that are maintained over time of eurioic species are more important for the constant functioning of the ecosystem, however, the absence of some species belonging to rare functional groups could affect long-term ecological processes (Alcázar-Ruiz *et al* 2003; García-Atencia *et al* 2015).

Beta diversity and environmental conditions

Ninety-one percent (91%) of the beta diversity was explained by species turnover, while the remaining percentage was explained by nestedness. The specific variation between beetle assemblages is due to some species being lost and replaced by others among the different LU (Baselga 2012). The percentage of beetle species shared between SV and HTEF was 71%, while the proportion of beetle species shared between PAD and HTEF was 43%. Koleff *et al* (2003) mention that the turnover is high when the proportion of species in common between two places (e.g. sites, conditions, among others) is low and the proportions of movement of loss and gain from one to another are similar. The proportion of beetle species shared between SV and PAD with HTEF can be directly related to the spatial

configuration between fragments of vegetation in different successional stages (Silva *et al* 2016). The patches that are better connected will tend to share a high number of species (Filgueiras *et al* 2016) and our results find evidence of this dynamic in the three HTEF sites.

Earlier studies have documented that variations in beta diversity in ecosystems such as tropical rainforests are influenced by a set of factors that include dispersion, speciation, and habitat heterogeneity at the site level (Condit *et al* 2002). The assemblages of the beetle species are related to the complexity of the habitats and the processes that exist in the different LU (Lassau *et al* 2005).

Anthropized landscapes can radically rearrange the spatial structure of HTEF beetle assemblages and are where species replacements occur; the configuration at the habitat level strongly influences beta diversity (Filgueiras *et al* 2016). Increased turnover between species of different LU is expected to occur among non-forest-dwelling beetle communities, particularly those that are adapted to contrasting habitat matrices in terms of vegetation composition and structure (Filgueiras *et al* 2016). Replacing rainforests with paddocks reduces richness and encourages the exchange of species. Paddocks have completely different species from adjacent tree fragments, which is indicative of some beetle species' high capacity for colonization and adaptation. The connectivity and proximity of the different LU (which is due to fragmentation) influences the patterns of alpha and beta diversities (Silva *et al* 2016).

Our results reveal that relative humidity, canopy cover, temperature and precipitation are essential environmental parameters that define assemblages of melolonthid and cetonid beetles in the different LU of the REBIMA and Marques de Comillas. These factors are particularly important in HTEF and SV. Precipitation is considered one of the main environmental variables that explain the high abundances of these beetles (Castro-Ramírez *et al* 2005).

The CCA analysis showed differences in species composition for the three LU and demonstrated that HTEF and SV shared more species than with PAD. The analysis also grouped the beetle species within sampling sites in the same way as the CLAM analysis. The clear separation of beetle assembly in PAD (S7, S8 and S9) responds to different parameters that are typical of open places with sudden changes in temperature, lower humidity, and higher wind speeds.

Other studies observed that canopy cover strongly influences the abundance of beetle species belonging to the Scarabaeidae family (Lassau *et al* 2005, Navarrete & Halffter 2008). García-López *et al* (2012) noted the factors

explaining diversity patterns for different beetle species in Costa Rica's lowland and mountain tropical forests. For Melolonthidae, temperature and humidity were important for explaining these patterns, while for Dynastinae and Rutelinae the temperature was the parameter related to high species richness. Melolonthinae did not respond to a particular variable, but to a set of variables. These same authors pointed out that humidity was less related to the assemblies; contrary to what we observed with the beetles in REBIMA and Marques de Comillas. It is clear that as the perturbation gradient increases (from HTEF to PAD) the changes in the physical-environmental factors define and shape the assemblages of beetles. In other words, as niches and resources are reduced, generalist, opportunistic and tolerant species become dominant in disturbed zones, although their abundances are not even (Cajaiba *et al* 2017). Regarding the task of classifying categories based on comparisons between different LU (HTEF vs. SV/PAD, HTEF vs. SV and SV vs. PAD), our analysis highlighted differences for the same species in different scenarios. By comparing between two categories of analysis we were able to identify which organisms are associated with specific LU. For example, *C. collaris* (Rutelinae) in the first category (HTEF vs. SV/PAD) was classified as a generalist species, but in the second category (HTEF vs. SV) it came out as a specialist to HTEF. This difference is due to the fact that the species registered 15 specimens in HTEF, three in SV, and was not captured in PAD. Therefore, in this case, the correct estimate is specialist to HTEF.

The subfamily Melolonthinae (*C. mexicana*, *D. sp. aff. carinifrons*, *D. sp. aff. rita*, *P. densata*, *P. xkumuka*, *P. cinnamomea* y *P. testaceipennis*) and the Cetoniidae family (*P. flavomarginata poecila*) were specialist for HTEF. It is noteworthy that species composition associated with the LU that has a better conservation status (HTEF) was characterized by melolonthids, specifically by the genera *Phyllophaga* and *Diplotaxis* and not by dynastids and rutelins, given the particularities exposed by Morón (1997) as subfamilies with the capacity to be ecological indicators.

Serrano *et al* (2017) found that *Phyllophaga* assemblages showed even greater evenness in sites with less disturbance. In addition, *Phyllophaga trinitariensis* was not present in the LU with a high degree of anthropization. Characteristics such as great abundance and adaptability have been strong signals that some species of this genus could be potential ecological and zoogeographic indicators (Morón 2006, Morón 2014, Serrano *et al* 2017). It should

be noted that the CLAM is based on the relative abundances of the species, which may be an analytical weakness when attempting to categorize rare species that fulfill important roles in the ecosystems.

On the other hand, *A. cavifrons*, *A. haematopus*, *E. candezei* (Cetonidae), and *P. tenuipilis* (Melolonthinae) were associated with SV. This relationship could be attributed to the conditions that Morón (1997) mentions; the author explains that adult cetonids are characterized by high mobility, nevertheless, they are beetles with high associations to the places where they develop (e.g. they are born, reproduce, and oviposit their larvae), which, in turn, limits their dispersion. It has also been determined that most of these species are adaptable, have a wide geographical and ecological distribution, and are found in very disturbed environments (Morón-Ríos & Morón 2016).

The species that showed association with PAD were: *C. lunulata*, *D. dubius*, and *E. humilis*. *C. lunulata* is one of the most common dynastid in Mesoamerica and is distributed all the way from Mexico to Argentina (Díaz *et al* 2006, Morón *et al* 1997, Stechauner-Rohringer & Pardo-Locarno 2010, Aragón-García *et al* 2012, Ratcliffe *et al* 2013). Although they are active throughout nearly the entire year, they have two emergence peaks: at the beginning of the year and in the second half of the wet season (Ratcliffe *et al* 2013). This pattern indicates that this species has bivoltine cycles.

Larval and adult stages of *E. humilis* are reported as pests of great importance and are associated with crops such as sugar cane, corn, rice, grasses, and strawberries, and they tend to be found where the percentage of organic matter in the soil is low (Morón *et al* 1997). This species also been documented as a potential pest for trees such as eucalyptus (White 1990, Flanders *et al* 2000, Bernardi *et al* 2008). It is a very common species with an annual cycle that lives in tropical evergreen and deciduous forests; however, it is more frequently related to agricultural and urban areas. Its wide distribution ranges from the southern United States to Argentina. In Mexico it has been reported in the states of Chiapas, Jalisco, Nayarit, Sonora, Tabasco, Tamaulipas, and Veracruz (Morón *et al* 1997, Ratcliffe *et al* 2013).

Finally, *D. dubius* is related to different tropical ecosystems and secondary vegetations (Morón *et al* 1997, Ratcliffe *et al* 2013). Our study only registered this species in PAD from March to July. Ratcliffe *et al* (2013), and Morón *et al* (1997) mentioned that their larvae feed on roots and other organic materials in the soil. In this case, it can be affirmed

that the grasses used in the paddocks provide them with all the conditions and food they need to supply, sustain, and increase their populations.

Thus, we conclude that the beetle assemblage of the Cetoniidae and Melolonthidae families found in the high tropical evergreen forest (HTEF) of the REBIMA presented greater diversity and evenness among its species as opposed to other LU. The assemblages found in secondary vegetation (SV) and paddock (PAD) are uneven and less diverse. The beta diversity among the three LU is explained by the replacement of beetle species. The differences in the composition and spatial turnover of assemblages of melolonthids and cetonids beetles are directly related to changes in environmental variables (temperature, relative humidity, precipitation, and canopy cover) caused by anthropogenic disturbance to HTEF. The species of the Melolonthinae subfamily (*C. mexicana*, *D. sp. aff. carinifrons*, *D. sp. aff. rita*, *P. densata*, *P. xkumuka*, *P. cinnamomea*, and *P. testaceipennis*) and Cetoniidae family (*P. flavomarginata poecila*) are specialist of HTEF. *A. cavifrons*, *A. haematopus*, *E. candezei* (cetonid), and *P. tenuipilis* (Melolonthinae) were specialists of SV. *C. lunulata*, *D. dubius* y *E. humilis* were specialists of PAD.

Acknowledgments

The authors thank to ejidatarios of Boca de Chajul, Playón de la Gloria, Galacia and CONANP for support this investigation. We also thank to Enio Cano for corroborated the taxonomic identification. The first author thanks to Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología for the master scholarship .

Author Contribution Statement

JE, AE, DE and L wrote the manuscript and JE and DA conducted data analyses.

Reference List

Alcázar-Ruiz JA, Morón-Ríos A, Morón MÁ (2003) Fauna de Coleoptera Melolonthidae de Villa Las Rosas, Chiapas, México. Acta Zool. Mex. 88:59–86

Aragón-García A, Morón MÁ, Damián-Huato MÁ, López-Olguín JF, Pinson-Rincón EP, Pérez-Quintanilla JN (2012) Fauna de Coleoptera Lamellicornia de la zona cañera del ingenio de Atencingo, Puebla, México. Acta Zool. Mex. 28:161–171

Baselga A (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. Glob. Ecol. Biogeogr. 19:134–143. doi: 10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x

Baselga A (2012.) The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. Glob. Ecol. Biogeogr. 21:1223–1232. doi: 10.1111/j.1466-8238.2011.00756.x

- Baselga A, Orme CDL (2012) Betapart: An R package for the study of beta diversity. *Methods Ecol. Evol.* 3:808–812. doi: 10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x
- Bernardi O, Garcia MS, Da Cunha US, Back ECU, Bernardi D, Ramiro GA, Finkenauer EE (2008) Ocorrência de *Euethela humilis* (Burmeister) (Coleoptera: Scarabaeidae) em *Eucalyptus saligna* Smith (Myrtaceae), no Rio Grande do Sul. *Neotrop. Entomol.* 37:100–103
- Bocco G, Mendoza M, Masera OR (2001) La dinámica del cambio del uso del suelo en Michoacán. Una propuesta metodológica para el estudio de los procesos de deforestación. *Investig. Geográficas, Boletín del Inst. Geogr. UNAM*:18–38
- Cajaiba RL, Périco E, Dalzochio MS, da Silva WB, Bastos R, Cabral JA, Santos M. 2017. Does the composition of Scarabaeidae (Coleoptera) communities reflect the extent of land use changes in the Brazilian Amazon? *Ecol. Indic.* 74:285–294. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.11.018>
- Carabias J, de la Maza J, Cadena R (2015) Conservación y desarrollo sustentable en la selva Lacandona. 25 años de actividades y experiencias. México: *Natura y Ecosistemas Mexicanos*, p 694
- Castro-Ramírez AE, Méndez Aguilar M de J, Ramírez-Salinas C. 2007. Herramientas metodológicas para el estudio agroecológico de melolóntidos (Coleoptera). In: López Olguín JF, Aragón García A, Tapia Rojas AM (eds) *Avances en agroecología y ambiente*. Vol. 1. Puebla, México.: Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. p. 289–302.
- Castro-Ramírez AE, Delfín-González H, Parra-Tabla V, Morón MÁ (2005) Fauna de melolóntidos (Coleoptera: Scarabaeoidea) asociados al maíz (*Zea mays* L.) en Los Altos de Chiapas, México. *Folia Entomol. Mex.* 44:339–365
- Challenger A, Soberón J (2008) Los ecosistemas terrestres. In: *Capital Natural de México, vol I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO, México, pp 87–108
- Chao A, Jost L (2012) Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93:2533–2547
- Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC, Sander EL, Ma KH, Colwell RK, Ellison AM (2014) Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecol. Monogr.* 84:45–67
- Chazdon RL, Chao A, Colwell RK, Lin S-Y, Norden N, Letcher SG, Clark DB, Finegan B, Arroyo JP (2011) A novel statistical method for classifying habitat generalists and specialists. *Ecology* 92:1332–1343
- Condit R, Pitman N, Leigh EG, Chave J, Terborgh J, Foster RB, Núñez P, Aguilar S, Valencia R, Villa G, Muller-Landau HC, Losos E, Hubbell, SP (2002) Beta-Diversity in Tropical Forest Trees. *Sci. New Ser.* 295:666–669
- Díaz P, Nájera Rincón MB, Lezama Gutiérrez R, Rebolledo Domínguez O, Flores López HE, Martínez Sifuentes JA (2006) Especies de gallina ciega

(Coleoptera: Melolonthidae) y su asociación con factores agroclimáticos y de manejo del maíz en los Altos de Jalisco. *Fitosanidad* 10:209–215

Favila ME (2004) Los Escarabajos y la fragmentación. En: *Los Tuxtlas: el paisaje de la sierra*. INECOL, Xalapa, Veracruz, pp 135–157

Filgueiras BKC, Tabarelli M, Leal IR, Vaz-de-Mello FZ, Peres CA, Iannuzzi L (2016) Spatial replacement of dung beetles in edge-affected habitats: Biotic homogenization or divergence in fragmented tropical forest landscapes? *Divers. Distrib.* 22:400–409. doi: 10.1111/ddi.12410

Filippini V, Micó E, Galante E (2016) Checklist and identification key of Anomalini (Coleoptera, Scarabaeidae, Rutelinae) of Costa Rica. *Zookeys* 2016:63–136. doi: 10.3897/zookeys.621.7565

Flanders KL, DeLamar ZD, Lago PK (2000) Phyllophaga and related species (Coleoptera: Scarabaeidae) collected in black-light traps in Alabama pastures. *J. Entomol. Sci.* 35:311–326

García-Atencia S, Martínez-Hernández N, Luis Y, Pardo-Locarno C (2015) Escarabajos fitófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un fragmento de bosque seco tropical del departamento del Atlántico, Colombia. *Rev. Mex. Biodivers.* 86:754–763. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.rmb.2015.07.009>

García E (2004) Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía-UNAM, México, p 90

García-López A, Micó E, Galante E (2012) From lowlands to highlands: Searching for elevational patterns of species richness and distribution of scarab beetles in Costa Rica. *Divers. Distrib.* 18:543–553. doi: 10.1111/j.1472-4642.2011.00846.x

García-López A, Micó E, Múrria C, Galante E, Vogler AP (2013) Beta diversity at multiple hierarchical levels: Explaining the high diversity of scarab beetles in tropical montane forests. *J. Biogeogr.* 40:2134–2145. doi:10.1111/jbi.12148

Gaston KJ (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature* 405:220–227. doi: <https://doi.org/10.1038/35012228>

González-Hernández AL, Navarrete-Hereida JL, Quiroz-Rocha GA, Deloya C (2015) Coleópteros necrócolos (Scarabaeidae: Scarabaeinae, Silphidae y Trogidae) del bosque Los Colomos, Guadalajara, Jalisco, México. *Rev. Mex. Biodivers.* 86:764–770. doi: <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2015.07.006>

Halffter G, Moreno CE (2005) Significado biológico de la diversidades alfa, beta y gamma. In: Gonzalo Halffter JS, Patricia Koleff & Antonio Melic (eds) *Sobre Diversidad Biológica: El significado de las diversidades*. m3m-Monografías 3er cer Milenio, SEA, CONABIO, Grupo DIVERSITAS, CONACYT Zaragoza, España, pp 5–18

Hill MO (1973) Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences. *Ecology* 54:427–432

Hsieh TC, Ma KH, Chao A (2016) Interpolation and Extrapolation for Species Diversity. (Hill numbers). *Methods Ecol. Evol.* 7:1451–1456. doi: 10.1111/2041-210X.12613

INE (2000) Programa de manejo Reserva de la Biósfera Montes Azules. Dirección de Publicaciones de la Dirección Ejecutiva de Participación Social E y C, editor. Instituto Nacional de Ecología, México, p 256

Jost L (2006) Entropy and diversity. *OIKOS* 113:363–375

Kindt R, Coe R (2005) Tree diversity analysis. A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies. Agroforestry Centre (ICRAF), Nairobi, Kenya: World, p 197

Klopfer PH, MacArthur RH (1960) Niche Size and Faunal Diversity. *Am. Nat.* 94:293–300

Koleff P, Gaston KJ, Lennon JJ (2003) Measuring beta diversity for presence-absence data. *J. Anim. Ecol.* 72:367–382

Lassau SA, Hochuli DF, Cassis G, Reid C (2005) Effects of habitat complexity on forest beetle diversity: do functional groups respond consistently? *Divers. Distrib.* 11:73–82

Legendre P, Legendre L (1998) Numerical Ecology. Elsevier B.V., Amsterdam, The Netherlands, p 853

López de Luzuriaga A, Olano JM (2006) Con los pies en el suelo: incluyendo la estructura espacial de los datos en los análisis multivariantes. *Ecosistemas* 15:59–67

Magurran AE (2004) Measuring Biological Diversity. Blackwell publishing. United Kingdom, p 256

Mas J-F, Velázquez A, Couturier S (2009) La evaluación de los cambios de cobertura/uso del suelo en la República Mexicana. *Investig. Ambient.* 1:23–39

Méndez-Aguilar M de J, Castro-Ramírez AE, Alvarado Barrantes R, Pacheco-Flores C, Ramírez-Salinas C (2005) Eficacia de dos tipos de recolecta para registrar la diversidad de melolóntidos nocturnos (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Acta Zool. Mex. (n. s.)* 21:109–124

Mendoza E, Fay J, Dirzo R (2005) A quantitative analysis of forest fragmentation in Los Tuxtlas, southeast Mexico: patterns and implications for conservation. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 78:451–467

Miranda F, Hernández E (1963) Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. México* 28:29–179

Moreno CE, Barragán F, Pineda E, Pavón NP (2011) Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Rev. Mex. Biodivers.* 82:1249–1261

Morón MÁ (1997) Inventarios faunísticos de los Coleoptera Melolonthidae Neotropicales con potencial como bioindicadores. *G. it. Ent.* 8:265–274

Morón MÁ (2006) Composición de comunidades de Phyllophaga en México (Coleoptera: Melolonthidae: Melolonthinae). In: Castro-Ramírez AE,

Morón MÁ, Aragón García A (eds) Diversidad, importancia y manejo de escarabajos edafícolas. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México, pp 11–36

Morón MÁ (2014) Los escarabajos lamelicornios como indicadores ecológicos y biogeográficos. In: González Zuarth CA, Vallarino A, Pérez Jiménez JC, Low Pfeng AM, editores. Bioindicadores: guardianes de nuestro futuro ambiental. INNEC-ECOSUR, México, pp 309–326

Morón MÁ, Terrón R (1988) Entomología práctica: una guía para el estudio de los insectos con importancia agropecuaria, médica, forestal y ecológica de México. Instituto de Ecología A.C. Sociedad Mexicana de Entomología, México, p 504

Morón-Ríos A, Morón MÁ (2016) Evaluación de la Fauna de Coleoptera Scarabaeoidea en la Reserva de la Biósfera de Calakmul, Campeche, México. Southwest. Entomol. 41:469–484

Morón MÁ, Villalobos FJ, Deloya C (1985) Fauna de coleópteros lamelicornios de Boca del Chajul, Chiapas, México. Folia Entomol. Mex. 66:57–118

Morón MÁ, Ratcliffe BC, Deloya C (1997) Atlas de los escarabajos de México. Coleoptera: Lamellicornia. Vol. I. Familia Melolonthidae. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y Sociedad Mexicana de Entomología (SME), México, p 280

Morón MÁ, Nogueira G, Rojas-Gómez C V., Arce-Pérez R (2014) Biodiversidad de Melolonthidae (Coleoptera) en México. Rev. Mex. Biodivers. 85:298–302. doi: 10.7550/rmb.31834

Navarrete D, Halffter G (2008) Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) diversity in continuous forest, forest fragments and cattle pastures in a landscape of Chiapas, México: the effects of anthropogenic changes. Biodivers. Conserv. 17:2869–2898

Nichols E, Larsen T, Spector S, Davis AL, Escobar F, Favila M, Vulinec K (2007) Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. Biol. Conserv. 137:1–19. doi:10.1016/j.biocon.2007.01.023.

Novotny V, Miller SE, Hulcr J, Drew RAI, Basset Y, Janda M, Setliff GP, Darrow K, Stewart AJA, Auga J, Isua B, Molem K, Manumbor M, Tamtai E, Mogia M, Weiblen GD (2007) Low beta diversity of herbivorous insects in tropical forests. Nature 448:692–695. doi:10.1038/nature06021

Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, Mcglinn D, Minchin PR, O'hara RB, Simpson GL, Solymos P, Henry M, Stevens H, Szoecs E, Wagner H (2019) vegan: Community Ecology Package. R package versión 2.5-4. <https://cran.r-project.org>

Paletto A, Tosi V (2009) Forest canopy cover and canopy closure: comparison of assessment techniques. Eur J For. Res 128:265–272. doi: 10.1007/s10342-009-0262-x

Pardo-Locarno LC, Ramírez-Pava B, Villota H, Villanueva O, Bahamón W (2011) Ensamblaje de escarabajos Melolonthidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) asociados con pasturas en el departamento del Caquetá y su posible relación con la salubridad edáfica. Acta Agronómica 60:273–284

Pérez-Hernández CX, Luna-Gómez MI, Fuentes Barradas AE, Rodríguez Miranda LA, Guerrero Fuentes DR, Ramírez Ballesteros M, García Calzada F, Rodríguez-Moreno Á, Gutiérrez-Granados G (2017) Eficiencia de trampas “pitlight” con LED para el muestreo de Coleoptera nocturnos (Insecta) en selvas tropicales. *Acta Zool. Mex.* 33:314–327

QGIS Development Team (2018) QGIS Geographic Information System.

Qian H, Ricklefs RE, White PS (2005) Beta diversity of angiosperms in temperate floras of eastern Asia and eastern North America. *Ecol. Lett.* 8:15–22. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00682.x

R Core Team (2018) R: A language and environment for statistical computing. Version 3.5.2.

Rangél-Acosta JL, Martínez-Hernández NJ, Gutierrez-Rapalino BP, Gutierrez-Moreno LC, Borja-Acuña RA (2016) Efecto del tamaño de la ronda hidráulica sobre las comunidades de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en la cuenca media y baja del río Cesar, Colombia. *Entomotropica* 31:109–130

Ratcliffe BC, Cave RD, Cano EO (2013) The Dynastinae Scarab Beetles of Mexico, Guatemala and Belize. Ratcliffe BC, editor. *Bulletin of the Nebraska State Museum, Nebraska, United States of America*, p 666

Rivera-Gasparín SL, Carrillo-Ruiz H, Morón MÁ, Yanes-Gómez G (2013) Fauna de Coleoptera Melolonthidae (Scarabaeoidea) en el rancho Canaletas, Paso del Macho, Veracruz, México. *Acta Zool. Mex.* 29:194–208

Ruiz-Pérez I (2017) Efecto del manejo forestal sobre los escarabajos copro-necrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en el Ejido Monte Sinai II, Cintalapa, Chiapas. Tesis de Maestría en Ciencias. El Colegio de la Frontera Sur, p 117

Rzedowski J (2006) Bosque tropical perennifolio. In: *Vegetación de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, p 504

Sánchez-Hernández G, Gómez B, Delgado L, Rodríguez-López ME, Chamé-Vázquez ER (2018) Diversidad de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México. *Caldasia* 40:144–160. doi: <https://dx.doi.org/10.15446/caldasia.v40n1.68602>

Serrano A, Morón MÁ, Barro A, Molina G (2017) Comparación entre ensamblajes de Phyllophaga (Coleoptera: Melolonthidae) del Occidente de Cuba. *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol.)*. 65:351–363

Silva RJ, Storck-Tonon D, Vaz-de-Mello FZ (2016) Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeinae) persistence in Amazonian forest fragments and adjacent pastures: biogeographic implications for alpha and beta diversity. *J. Insect Conserv.* 20:549–564. doi:10.1007/s10841-016-9885-7

Stechauner-Rohringer R, Pardo-Locarno LC (2010) Redescrición de inmaduros, ciclo de vida, distribución e importancia agrícola de *Cyclocephala lunulata* Burmeister (Coleoptera: Melolonthidae: Dynastinae) en Colombia. *bol.cient.mus.hist.nat.* 14:203–220

Tabarelli M, Peres CA, Melo FPL (2012) The “few winners and many losers” paradigm revisited: Emerging prospects for tropical forest biodiversity. *Biol. Conserv.* 155:136–140. doi:<http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2012.06.020>

Vaurie P (1958) A revision of the genus *Diplotaxis* (Coleoptera, Scarabaeidae, Melolonthinae). Part 1. *Bull. Am. Museum Nat. Hist.* 115:269–396

Vaurie P (1960) A revision of the genus *Diplotaxis* (Coleoptera, Scarabaeidae, Melolonthinae). Part 2. *Bulletin Am. Museum Nat. Hist.* 120:167–432

Villarreal H, Álvarez M, Córdoba S, Escobar G, Fagua G, Gast F, Mendoza H, Ospina M, Umaña AM (2004) Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa de Inventarios de Biodiversidad, Bogotá, Colombia, p 235

White WH (1990) Flight and feeding activity of the sugarcane beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) in Louisiana. *J. Agric. Entomol.* 7:103–111

Zuur AF, Ieno EN, Smith GM (2007) *Analysing Ecological Data*. Springer Verlag, New York, p 672