



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS
ECOLOGÍA

**Cambios en la comunidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae:
Scarabaeinae) en paisajes fragmentados de la selva Lacandona, Chiapas**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

HILDA ALEJANDRA SÁNCHEZ DE JESÚS

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. VÍCTOR ARROYO RODRÍGUEZ
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

COMITÉ TUTOR: DRA. ELLEN ANDRESEN
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS
DR. FEDERICO ESCOBAR SARRIA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A. C.

MÉXICO, D.F. ABRIL, 2014



Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 3 de marzo del 2014, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestra en Ciencias Biológicas de la alumna **Hilda Alejandra Sánchez de Jesús** con número de cuenta **300205981** con la tesis titulada: **"Cambios en la comunidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en paisajes fragmentados de la selva Lacandona, Chiapas"** bajo la dirección del Dr. **Victor Arroyo Rodríguez**.

Presidente:	Dr. Miguel Martínez Ramos
Vocal:	Dra. Claudia Elizabeth Moreno Ortega
Secretario:	Dra. Ellen Andresen
Suplente:	Dr. Mario Enrique Favila Castillo
Suplente:	Dra. Ek del Val de Gortari

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 28 de marzo del 2014.

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por permitirme continuar mi formación profesional.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada, CVU/Becario: 440651/270072.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT), de la Dirección General de Asuntos del Personal Académico, Universidad Nacional Autónoma de México (DGAPA-UNAM), proyectos: IA-203111, IB-200812 y RR-280812.

A mi tutor principal, Dr. Víctor Arroyo Rodríguez, gracias por tu confianza al aceptarme como alumna, por tu ejemplo y por todo el apoyo durante el desarrollo de este trabajo.

A los miembros de mi Comité Tutor, Dra. Ellen Andresen y Dr. Federico Escobar Sarria, por su calidez, su apoyo durante el desarrollo de este trabajo y sus valiosos comentarios y sugerencias para mejorarlo.

A la Universidad Nacional Autónoma de México por el apoyo recibido a través del Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP).

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A los doctores: Dr. Miguel Martínez Ramos, Dra. Claudia Elizabeth Moreno Ortega, Dra. Ellen Andresen, Dr. Mario Enrique Favila Castillo y Dra. Ek del Val de Gortari, por sus importantes comentarios para mejorar este trabajo.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, que ha sido mi segunda casa y parte fundamental en mi formación profesional y personal.

Al campus Morelia y al Centro de Investigaciones en Ecosistemas (CIEco), así como a los profesores del posgrado por su gran esfuerzo y compromiso.

Al pueblo de Loma Bonita, Ocosingo, Chiapas y a la familia Jamangapé por su hospitalidad. A Miguel Antonio, Gilberto, Fermín, Adolfo y especialmente a Audón, por su invaluable asistencia en el campo.

A la Dra. Ellen Andresen y al laboratorio de Interacciones planta – animal y a Yolanda García y al laboratorio de Ecología Química por las facilidades para el uso de equipo.

Al Dr. Federico Escobar Sarria y al Biól. Fernando Escobar Hernández del Instituto de Ecología, A. C., por las facilidades y ayuda prestadas en la determinación de los ejemplares.

DEDICATORIA

A mi padre, Hilario Sánchez Contreras y a mi madre, Alicia de Jesús. Los viajes por carretera me emocionan, volví a Chiapas y me di cuenta de que mi amor por el paisaje mexicano es heredado.

A mis hermanos, Andy y Juan.

A Pablito Saúl, quien siempre sabe donde estoy.

A mi familia toda, con cariño.

ÍNDICE

RESUMEN	i
ABSTRACT	ii
1. INTRODUCCIÓN	1
2. OBJETIVO	4
3. ANTECEDENTES	5
4. METODOLOGÍA	9
4.1 Área de estudio	9
4.2 Sitios de estudio y factores analizados.....	9
4.3 Muestreo de escarabajos coprófagos	12
4.4 Análisis de datos	13
5. RESULTADOS	19
6. DISCUSIÓN	25
6.1. Importancia de la cantidad de hábitat	26
6.2 Efecto de la complejidad de la forma	27
6.3 Impacto de la composición de la matriz	28
7. CONCLUSIONES	30
8. LITERATURA CITADA	31
9. APÉNDICES	36

LISTA DE FIGURAS Y CUADROS

Figura 1. Paisaje heterogéneo en la selva Lacandona, Chiapas. El río Lacantún separa la Reserva de la Biosfera Montes Azules (al fondo) y la región de Marqués de Comillas (al frente). Esta última región está dominada por pastizales, campos agrícolas y vegetación secundaria.

Figura 2. Área de estudio en la Selva Lacandona, Chiapas. Se señalan los 21 fragmentos de bosque en la región de Marqués de Comillas y los tres sitios control dentro de la Reserva de la Biosfera Montes Azules.

Figura 3. Trampa de caída cebada para la captura de escarabajos coprófagos.

Figura 4. Curvas de rango-abundancia por cada tres sitios de acuerdo al porcentaje de hábitat remanente en el paisaje (ordenados de menor a mayor cobertura: ver configuración de los sitios en Cuadro 2). Se muestran las cuatro especies más abundantes y las cuatro especies menos frecuentes dentro de cada conjunto de sitios. Los números de las especies corresponden a los del Cuadro 3.

Figura 5. Variables explicativas incluidas en el conjunto de modelos con 95% de confianza (gris) y en los modelos dentro de las 2 unidades de AIC ($\Delta AIC < 2$; negro), a escala de fragmento. Las variables se muestran clasificadas según la suma de los pesos de Akaike de todos los modelos en los que se incluyó cada variable (Σw_i). Los signos (+) y (-) indican la dirección de los efectos de cada variable explicativa (*i.e.*, el signo del parámetro del modelo promediado; Cuadro 4) sobre cada variable de respuesta. El porcentaje mostrado en cada figura indica la devianza explicada por el modelo completo. Biomasa IP: individual promedio.

Figura 6. Variables explicativas incluidas en el conjunto de modelos con 95% de confianza (gris) y en los modelos dentro de las 2 unidades de AIC ($\Delta AIC < 2$; negro), a escala de paisaje. Las variables se muestran clasificadas según la suma de los pesos de Akaike de todos los modelos en los que se incluyó cada variable (Σw_i). Los signos (+) y (-) indican la dirección de los efectos de cada variable explicativa (*i.e.*, el signo del parámetro del modelo promediado; Cuadro 5) sobre cada variable de respuesta. El porcentaje mostrado en cada figura indica la devianza explicada por el modelo completo. *CF*: cobertura forestal, *EN*: grado de fragmentación, *AA*: áreas abiertas, Biomasa IP: individual promedio.

A1. Variables explicativas incluidas en el conjunto de modelos con 95% de confianza (gris) y en los modelos dentro de las 2 unidades de AIC ($\Delta AIC < 2$; negro) en relación con la biomasa total, a escala de fragmento (a) y de paisaje (b). Las variables se muestran clasificadas según la suma de los pesos de Akaike de todos los modelos en los que se incluyó cada variable (Σw_i). Los signos (+) y (-) indican la dirección de los efectos de cada variable explicativa (*i.e.*, el signo del parámetro del modelo promediado; Cuadros 4 y 5) sobre cada variable de respuesta. El porcentaje mostrado en cada figura indica la devianza explicada por el modelo completo. *CF*: cobertura forestal, *EN*: grado de fragmentación, *AA*: áreas abiertas.

Cuadro 1. Número de especies, individuos, *singletons* (*i.e.*, especies representadas por un único individuo) y *doubletons* (*i.e.*, especies representadas por dos individuos) en 21 fragmentos de bosque (F1 – F21) y tres sitios dentro del bosque continuo (BC1 – BC3) en la selva Lacandona, México. Se indica también la cobertura del muestreo (CM) dentro de los 24 sitios de estudio.

Cuadro 2. Atributos de los fragmentos y paisajes de estudio en la selva Lacandona, Chiapas. Se indica el tamaño (ha), forma y aislamiento (m) de los fragmentos, así como el porcentaje de bosque maduro remanente, el grado de fragmentación (número efectivo de fragmentos de hábitat, *EN*), y el porcentaje de áreas abiertas (cultivos anuales y pastizales) en paisajes de 100 ha en torno a cada fragmento. F = fragmento; BC = bosque continuo. Las barras de color hacen referencia a los grupos de la Fig. 4.

Cuadro 3. Especies capturadas en fragmentos y bosque continuo en la selva Lacandona, Chiapas, ordenadas con base en su abundancia total. Se indican la abundancia promedio (DE) en cada condición de bosque, la abundancia total y el peso medio por especie.

Cuadro 4. Resultados de la selección de modelos basada en la teoría de la información y la inferencia de modelos múltiples para las variables explicativas medidas a escala del fragmento. Se muestran los parámetros del modelo promediado (β) y su varianza incondicional (*VI*).

Cuadro 5. Resultados de la selección de modelos basada en la teoría de la información y la inferencia de modelos múltiples para las variables explicativas medidas a escala del paisaje. Se muestran los parámetros del modelo promediado (β) y la varianza incondicional (*VI*).

A2. Resultados de la selección de modelos basados en la teoría de la información y la inferencia de modelos múltiples para los factores a escala de fragmento, se detalla el conjunto de modelos con 95% de confianza^a. Se presenta el valor de inflación de la varianza (*VIF*) para las variables explicativas.

A3. Resultados de la selección de modelos basados en la teoría de la información y la inferencia de modelos múltiples para los factores a escala de paisaje, se detalla el conjunto de modelos con 95% de confianza^a. Se presenta el valor de inflación de la varianza (*VIF*) para las variables explicativas.

RESUMEN

La pérdida y fragmentación de los bosques tropicales modifican la composición (*i.e.*, tipos de cobertura) y configuración espacial (*i.e.*, arreglo espacial de cada cobertura) del paisaje. Cada uno de estos cambios puede representar diferentes amenazas para la biodiversidad, por lo que entender su impacto relativo es fundamental para diseñar estrategias de conservación y manejo más efectivas. La mayoría de los estudios sobre este tema se han llevado a cabo a escala de fragmento y no evalúan (ni controlan) el impacto de la composición y configuración espacial del paisaje sobre la diversidad. En este estudio se evaluó el impacto relativo de tres atributos del fragmento (tamaño, forma y aislamiento) y tres atributos del paisaje (porcentaje de cobertura de bosque maduro, grado de fragmentación y composición de la matriz) sobre la diversidad de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en una región fragmentada de la selva Lacandona, Chiapas. Utilizando trampas de caída se muestrearon escarabajos coprófagos en 21 fragmentos de bosque (3–92 ha) y en tres áreas control (100 ha) dentro del bosque continuo de la Reserva de la Biósfera Montes Azules. Alrededor de cada fragmento se evaluó el paisaje en un área circular de 100 ha. Se utilizaron modelos lineales generalizados y una aproximación de inferencia de modelos múltiples para identificar los atributos del fragmento y del paisaje con mayor impacto sobre la diversidad, abundancia, biomasa y equitatividad de la comunidad. Se colectaron 9418 individuos pertenecientes a 43 especies. El tamaño del fragmento y el porcentaje de bosque maduro en el paisaje fueron los factores con mayor poder explicativo. La riqueza, abundancia y biomasa total de escarabajos coprófagos estuvieron relacionadas positivamente con ambos factores, mientras que la equitatividad mostró una relación negativa. Asimismo, los fragmentos más irregulares presentaron menos especies que los de formas compactas, mientras que a escala de paisaje, la riqueza, abundancia y biomasa total de escarabajos coprófagos disminuyeron con el incremento de áreas abiertas en la matriz y la equitatividad de la comunidad aumentó. La equitatividad también estuvo positivamente asociada con el grado de fragmentación, como resultado de la simplificación de la comunidad en paisajes más fragmentados. Estos resultados indican que para mantener los ensambles de escarabajos coprófagos en paisajes tropicales fragmentados es necesario mantener la cobertura de bosque maduro y disminuir la cantidad de áreas abiertas dentro de la matriz. Esta estrategia incrementaría la conectividad en el paisaje, amortiguando los cambios en las condiciones microclimáticas producidos por la deforestación y favoreciendo la disponibilidad de alimento necesario para la reproducción y supervivencia de estos organismos.

ABSTRACT

The loss and fragmentation of tropical forests modify landscape composition (*i.e.*, land cover types) and spatial configuration (*i.e.*, the spatial arrangement of each land cover type). Each of these changes may represent different threats to biodiversity, and hence, understanding their relative impact on biodiversity is critical for improving management and conservation strategies. Most studies on this topic have been carried out at the patch scale, and do not assess (or control) the impact of landscape composition and configuration on species diversity. In this study, the relative impact of three patch-level attributes (size, shape and isolation of forest fragments) and three landscape-level attributes (percentage of old-growth forest cover, degree of fragmentation and matrix composition) on dung beetle diversity (Scarabaeidae: Scarabaeinae) was assessed for the fragmented Lacandona rainforest in Mexican state of Chiapas. Using pitfall traps, dung beetles were sampled in 21 forest fragments (3–92 ha) and three continuous forest control areas (100 ha) within the Montes Azules Biosphere Reserve. Around each fragment, landscape configuration and composition was assessed in a circular 100-ha area. Generalized linear models and a multi-model inference approach were used for identifying the patch-level and landscape-level attributes with higher impact on community diversity, abundance, biomass, and evenness. A total of 9418 individuals belonging to 43 species were collected. Patch size and the percentage of old-growth forest cover were the predictors with greatest explanatory power. Species richness, abundance and total biomass were positively related to both factors, while community evenness showed a negative relationship. Also, irregularly shaped fragments had fewer species than fragments with compact shapes, while at the landscape scale, richness, abundance and total biomass of dung beetles decreased with an increase in open areas in the matrix, while community evenness increased. Community evenness was also positively related to the degree of fragmentation (measured as the number of fragments), as a result of community simplification in more fragmented landscapes. These results indicate that for maintaining dung beetle assemblages in fragmented tropical landscapes it is necessary to maintain old-growth forest cover in the landscape and diminish the amount of open areas within the matrix. Such strategy would increase landscape connectivity, buffering changes in microclimatic conditions caused by deforestation and promoting food availability necessary for the reproduction and survival of these organisms.

1. INTRODUCCIÓN

El cambio de uso de suelo para desarrollar actividades productivas (*e.g.*, agricultura y ganadería) es considerada la principal amenaza para la biodiversidad global en ecosistemas terrestres (Sala *et al.* 2000). En este proceso, la pérdida de hábitat da lugar a la transformación de grandes extensiones de bosque en una serie de fragmentos de diferente tamaño con menor superficie total, aislados unos de otros por una matriz de coberturas diferentes de la original (fragmentación *sensu lato*). Así, la pérdida de cobertura forestal modifica la disposición espacial del hábitat remanente (*e.g.*, tamaño de fragmentos, aislamiento, cantidad de bordes; Fahrig 2003). Por tanto, identificar el impacto relativo que cada uno de estos atributos espaciales tiene sobre la distribución y abundancia de las especies en paisajes fragmentados es fundamental para diseñar estrategias de conservación y manejo más efectivas.

Esta información es particularmente relevante para los bosques tropicales, los cuales mantienen las mayores tasas de deforestación a nivel mundial (FAO 2011, Hansen *et al.* 2013). Su pérdida anual global entre 2000 y 2012 alcanzó 37,000 km², de los cuales, en América Latina se ha estimado una pérdida neta anual de 18,366 km² (Hansen *et al.* 2013). En este periodo los bosques tropicales húmedos sumaron el 32% de pérdida de cobertura forestal global, de la cual, casi la mitad ocurrió en los bosques húmedos Neotropicales. Ya que estos bosques representan el reservorio terrestre de diversidad biológica más importante del mundo (Wilson 1988), y tienen un papel crítico en el mantenimiento de la homeostasis planetaria (Maunder y Clubbe 2002, Challenger y Soberón 2008), el cambio de uso de suelo en bosques tropicales se ha convertido en un problema ambiental global.

En México, se estima que se ha perdido cerca del 80% de los bosques tropicales húmedos (Challenger 1998, Rzedowski 2006). Entre 2000 y 2010, la pérdida neta de bosque tropical húmedo en México se ha estimado en 7,647 km² (Aide *et al.* 2013). Aunque el país experimentó un incremento neto en vegetación leñosa en este periodo, éste se dio principalmente en los biomas desértico y matorral xerófilo del norte del país (Aide *et al.* 2013). En contraste, la deforestación de los bosques tropicales ha continuado en el sureste mexicano (Aide *et al.* 2013), particularmente en varias zonas dentro del Corredor Biológico Mesoamericano (Mora 2008). Bajo este contexto, es necesario diseñar estrategias de manejo que permitan el mantenimiento de la diversidad en los, cada vez más comunes, paisajes tropicales fragmentados (Lindenmayer *et al.* 2008).

Para desarrollar estrategias para la conservación de la biodiversidad, es necesario identificar los atributos espaciales del paisaje que tienen un mayor impacto sobre la diversidad de especies (Tschamntke *et al.* 2012). Este tema ha sido evaluado en un número creciente de estudios; sin embargo, la mayoría han sido diseñados a escala de fragmento (*i.e.*, utilizan el fragmento como unidad de análisis) y han estimado el efecto de pocos atributos del fragmento, como son su tamaño y grado de aislamiento (revisado por McGarigal y Cushman 2002, Fahrig 2003, Arroyo-Rodríguez *et al.* 2013a). Para determinar la asociación entre los patrones de diversidad y la configuración del paisaje es fundamental realizar estudios a escala de paisaje (*i.e.* donde el paisaje sea la unidad de análisis; McGarigal y Cushman 2002, Fahrig 2003, Arroyo-Rodríguez *et al.* 2013a). Estos estudios permiten evaluar la respuesta de las especies a los cambios en la estructura espacial del paisaje, es decir, cambios en composición (tipos de cobertura) y configuración (arreglo espacial de cada tipo de cobertura). Desafortunadamente, los estudios a escala de paisaje son aún escasos, particularmente en los trópicos, y la mayoría de los estudios sobre este tema en bosques tropicales se han enfocado en mamíferos (*e.g.*, Thornton *et al.* 2011, Garmendia *et al.* 2013, Arroyo-Rodríguez *et al.* 2013b).

El presente estudio es el primero en evaluar los cambios en la comunidad de escarabajos coprófagos de la subfamilia Scarabaeinae asociados a diferentes atributos, tanto a nivel del fragmento como a nivel del paisaje, en la selva Lacandona, Chiapas. La información generada en este estudio será de gran valor para entender la respuesta de los escarabajos coprófagos a los cambios espaciales en el hábitat a diferentes escalas. Esta información podrá ser utilizada en planes de manejo enfocados no sólo en la conservación de este grupo de animales, sino también en la protección de las relaciones ecológicas en las que están involucrados.

Los escarabajos del estiércol (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) son un grupo diverso y abundante de insectos en los bosques tropicales húmedos (Nichols *et al.* 2007, Navarrete y Halffter 2008). Este grupo de insectos se alimenta y reproduce principalmente usando el excremento de vertebrados (escarabajos coprófagos), así como cadáveres (escarabajos necrófagos), frutos en descomposición (escarabajos saprófagos) y otros recursos (Halffter y Matthews 1966). Son reconocidos como un grupo útil en estudios aplicados de biodiversidad, ya que es posible utilizarlos como indicadores del estado de conservación del hábitat (Halffter y Favila 1993, Spector 2006). Este estudio se enfocó en los escarabajos coprófagos, cuya conservación es muy importante ya que desarrollan una actividad trófica fundamental: el

reciclaje de excremento de vertebrados terrestres, cuyos nutrientes se reincorporan a la cadena alimenticia o al ciclo de nutrientes (Nichols *et al.* 2008). Además, proveen servicios ecosistémicos importantes, como la supresión de parásitos en vertebrados y la dispersión secundaria de semillas (Ratcliffe 1980, Estrada y Coates-Estrada 1991, Andresen 2003).

2. OBJETIVO

Cuantificar el impacto relativo de atributos del fragmento (tamaño, forma y aislamiento) y atributos del paisaje (porcentaje de cobertura de bosque maduro, grado de fragmentación y composición de la matriz) sobre la diversidad, abundancia, biomasa y equitatividad de la comunidad de escarabajos coprófagos en una región fragmentada de la selva Lacandona, Chiapas, México.

3. ANTECEDENTES

Los paisajes tropicales fragmentados pueden ser muy heterogéneos. La pérdida de cobertura forestal puede resultar en el incremento de fragmentos (fragmentación *per se*; Fahrig 2003), la creación de bordes de hábitat, la pérdida de conectividad y la creación de matrices con diferente composición y configuración. Puesto que cada uno de estos cambios puede representar amenazas diferentes para la biodiversidad (*e.g.*, pérdida de recursos, limitación de dispersión), los estudios de fragmentación (*sensu lato*) deben medir o controlar el efecto de cada uno de estos cambios espaciales en el hábitat (Fahrig 2003, Fahrig *et al.* 2011).

Puesto que la mayoría de los insectos son de vida corta, tienen poblaciones grandes y son sensibles a las variaciones ambientales a diferentes escalas, su abundancia responde rápidamente a cambios en el ecosistema (Didham *et al.* 1996, Larsen *et al.* 2008). Este es el caso de los escarabajos coprófagos (Spector y Forsyth 1998); en particular, se ha visto que la transformación de la estructura espacial del paisaje (*i.e.*, su composición y configuración) como resultado del cambio de uso de suelo puede alterar características de la comunidad, como su riqueza, abundancia y biomasa (Escobar y Chacón 2000, Rös *et al.* 2012). Los atributos del fragmento y del paisaje que potencialmente pueden afectar las comunidades de escarabajos coprófagos incluyen el tamaño del fragmento (Klein 1989, Andresen 2003), el porcentaje de cobertura forestal remanente en el paisaje (Escobar 1997), la cantidad de borde de hábitat (Spector y Ayzama 2003), la conectividad entre fragmentos (Estrada *et al.*, 1998, Arellano *et al.* 2008, Escobar *et al.* 2008) y el tipo de matriz (Klein 1989, Quintero y Roslin 2005). Sin embargo, la mayoría de estos estudios hasta el momento sólo evalúan uno o pocos atributos del fragmento o del paisaje, lo que puede limitar el alcance de sus conclusiones debido a la presencia de factores de confusión (*i.e.* falta de control de variables explicativas).

El presente estudio pretende aportar información relevante que llene este vacío de conocimiento en la selva Lacandona, México, al evaluar de forma conjunta el efecto relativo de diferentes atributos de los fragmentos y del paisaje sobre la comunidad de escarabajos coprófagos. La selva Lacandona mantiene el remanente continuo de bosque tropical húmedo más extenso de México, y uno de los más importantes de Mesoamérica (Ceballos *et al.* 1998). Aquí se encuentran importantes reservas forestales como Lacan-Tun (61,874 ha) y Montes Azules (331,200 ha; CONANP 2013). Desafortunadamente, la extensa e intensa deforestación llevada a cabo durante las últimas cuatro décadas fuera de estas reservas, y en particular, en la Región de

Marqués de Comillas (RMC), ha resultado en la pérdida de aproximadamente el 60% de la cobertura original (Mora 2008). Así, hoy en día la región está compuesta por un mosaico de paisajes con diferente porcentaje de cobertura forestal y diferente grado de fragmentación *per se* (*i.e.*, diferente número de fragmentos). Los fragmentos de bosque maduro se encuentran embebidos en una matriz muy heterogénea compuesta por diferentes tipos de cultivos, pastizales para el ganado, bosques secundarios en regeneración y asentamientos humanos (Fig. 1).



Figura 1. Paisaje heterogéneo en la selva Lacandona, Chiapas. El río Lacantún separa la Reserva de la Biosfera Montes Azules (al fondo) y la región de Marqués de Comillas (al frente). Esta última región está dominada por pastizales, campos agrícolas y vegetación secundaria.

En esta región existe sólo un estudio en el que se evaluó la comunidad de escarabajos coprófagos en fragmentos de bosque y pastizales ganaderos en comparación con la del bosque maduro (Navarrete y Halffter 2008). Este estudio demuestra que la riqueza y abundancia de escarabajos coprófagos es mayor en el bosque maduro que en los fragmentos, siendo aún menor en el pastizal. Las especies residentes del bosque se pierden y son reemplazadas por otras que pueden tolerar mayor exposición al sol, y por lo tanto, temperaturas más altas. Estos autores suponen que la diversidad de especies en la región está relacionada con la cobertura del dosel y la temperatura del suelo y muestran que los fragmentos de bosque conservan un porcentaje significativo de la diversidad. Sin embargo, este estudio no permite identificar el impacto

relativo de diferentes atributos del paisaje, como son la cantidad de cobertura forestal, el grado de fragmentación o el tipo de matriz que rodea a los fragmentos, sobre los patrones de diversidad encontrados dentro de los fragmentos. Esta información es necesaria para contrastar diferentes hipótesis sobre ecología del paisaje, las cuales han sido poco exploradas en estudios con escarabajos coprófagos.

Por ejemplo, Fahrig (2003) revisa 100 estudios de fragmentación (*sensu lato*) y encuentra que, en general, el impacto de la fragmentación *per se* (*i.e.*, controlando el efecto de la cantidad de hábitat) sobre la diversidad de especies de diferentes organismos es bajo, lo que la llevó a proponer que la pérdida de hábitat representa la mayor amenaza para la biodiversidad. Sin embargo, esta autora propone que, dado que la mayoría de los estudios que revisó fueron realizados en zonas templadas, es posible que esta hipótesis no se cumpla en zonas tropicales, ya que en esta región los efectos de borde parecen tener impactos negativos sobre la diversidad, y la fragmentación *per se* lleva a un incremento en la cantidad de borde en el paisaje, por lo que para los bosques tropicales es probable que la fragmentación *per se* tenga un impacto negativo mayor sobre la diversidad que la pérdida de hábitat (Fahrig 2003).

De acuerdo con la revisión realizada por Ewers y Didham (2006), los efectos de la complejidad de la forma y la densidad de borde de los fragmentos sobre la biodiversidad pueden ser tanto positivos como negativos, dependiendo del grupo taxonómico estudiado. Los efectos negativos son más importantes en especies sensibles a los efectos de borde, *i.e.*, a los cambios bióticos y abióticos que ocurren como resultado de la interacción entre dos ambientes (Murcia 1995, Laurance *et al.* 2002). En particular, cerca de los bordes puede incrementar la luz y temperatura y disminuir la humedad ambiental y del suelo (Kapos 1989). Estos cambios abióticos pueden incrementar la mortalidad de especies vegetales que no toleran la luz (Laurance *et al.* 2002), lo que puede implicar cambios importantes en la composición de especies vegetales (Brokaw 1985, Denslow 1987, Laurance *et al.* 1998). Aunque esta situación podría tener consecuencias negativas para los escarabajos coprófagos (Escobar y Chacón 2000), se ha observado en estudios con escarabajos carábidos y tenebriónidos que fragmentos con mayor cantidad de borde son colonizados con mayor frecuencia, lo que puede reducir la probabilidad de extinción de las poblaciones (revisado por Ewers y Didham 2006).

Con base en la teoría de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson 1967) y la teoría metapoblacional (Hanski 1999), así como en evidencias previas con escarabajos coprófagos

(Estrada *et al.* 1998, Arellano *et al.* 2008, Escobar *et al.* 2008, Larsen *et al.* 2008), cabría esperar que la riqueza de especies, la abundancia de individuos y la biomasa total se relacionen de forma positiva con el tamaño del fragmento y la cantidad de cobertura forestal en el paisaje, pero negativamente con el aislamiento del fragmento. Sin embargo, un número creciente de estudios indican que estas asociaciones dependen en gran medida del tipo y calidad de la matriz que rodea a los fragmentos (Quintero y Roslin 2005, Halffter *et al.* 2007, Prevedello y Vieira 2010, Santos-Filho *et al.* 2012), ya que este elemento está directamente relacionado con la conectividad del paisaje y la disponibilidad de recursos (revisado por Ewers y Didham 2006, Prevedello y Vieira 2010). En particular, se espera que una matriz estructuralmente similar a la vegetación original favorezca el movimiento de los escarabajos coprófagos en el paisaje, permitiendo así una mayor riqueza de especies y abundancia de individuos que aquellas matrices más desarboladas (*e.g.*, dominadas por pastizales y/o cultivos anuales como frijol, maíz y chile; Klein 1989, Quintero y Roslin 2005, Halffter *et al.* 2007).

En la presente tesis se probaron estos supuestos en 21 fragmentos de bosque y tres áreas dentro del bosque continuo de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, en la selva Lacandona, Chiapas. En particular, se estimó la diversidad, abundancia, biomasa total, biomasa individual promedio y equitatividad de la comunidad de escarabajos coprófagos para asociarlas, utilizando una aproximación de inferencia de modelos múltiples, con el tamaño, la forma y el aislamiento de los fragmentos, así como con el porcentaje de cobertura de bosque maduro, el grado de fragmentación y la composición de la matriz dentro de un paisaje de 100 ha a partir del centro geográfico de los fragmentos de estudio.

4. METODOLOGÍA

4.1 Área de estudio

Este estudio se realizó en la selva Lacandona, Chiapas, en el sureste de México. En particular, se trabajó dentro de la Reserva de la Biosfera Montes Azules (REBIMA), dominada por bosques maduros poco alterados, y en la región de Marqués de Comillas (RMC), en donde la pérdida y fragmentación del bosque han resultado en un paisaje antropogénico muy heterogéneo (Figs. 1 y 2). El clima de la región es cálido y húmedo con una temperatura media anual que varía de 24 a 26 °C (INE 2000) y una precipitación anual promedio de 3,000 mm, altamente estacional (el 80% de la precipitación ocurre entre junio y diciembre). En esta área existe un mosaico de tipos de vegetación que incluye bosque húmedo de tierras bajas, bosque húmedo de montaña, vegetación tipo sabana, bosque enano y bosque de pinos (Gómez-Pompa y Dirzo 1995). Asimismo, existen al menos cuatro unidades geomorfológicas diferentes definidas con base en criterios edafológicos y topográficos (Ibarra-Manriquez y Martínez-Ramos 2002): terrazas aluviales, planicies de inundación, colinas bajas y sitios cársticos. Este estudio se restringió a bosque tropical húmedo de tierras bajas (100-200 m s.n.m.) formadas por material aluvial, para evitar posibles factores de confusión relacionados con la altitud y el suelo (Garmendia *et al.* 2013). Se trata de suelos fértiles con un drenaje moderado donde el dosel arbóreo alcanza 40±3 m (Ibarra-Manriquez y Martínez-Ramos 2002). La deforestación y fragmentación en RMC desde 1960 ha resultado en la rápida pérdida y fragmentación del bosque y el aumento de la extracción de fauna (Gómez-Pompa y Dirzo 1995, Mendoza y Dirzo 1999, Arriaga *et al.* 2000). Sin embargo, comparado con otras regiones fragmentadas de México, como Los Tuxtlas en Veracruz, esta región aún mantiene la diversidad original de vertebrados terrestres (Garmendia *et al.* 2013) y altas densidades de primates (Arroyo-Rodríguez *et al.* 2013b).

4.2 Sitios de estudio y factores analizados

Utilizando imágenes de satélite actualizadas (SPOT, marzo 2011), se seleccionaron 21 fragmentos de bosque en la RMC de entre 3 y 92 ha (Fig. 2). Utilizando el Sistema de Información Geográfica GRASS (Geographic Resources Analysis Support System), se estimó el tamaño y la forma de cada fragmento focal. La forma del fragmento se calculó utilizando el índice propuesto por Forman y Godron (1986):

$$IF = P/\sqrt{A\pi}$$

donde P y A son el perímetro y área, en metros, respectivamente. Este índice da valores de 1 a fragmentos circulares, y aumenta su valor a medida que aumenta la complejidad de la forma.

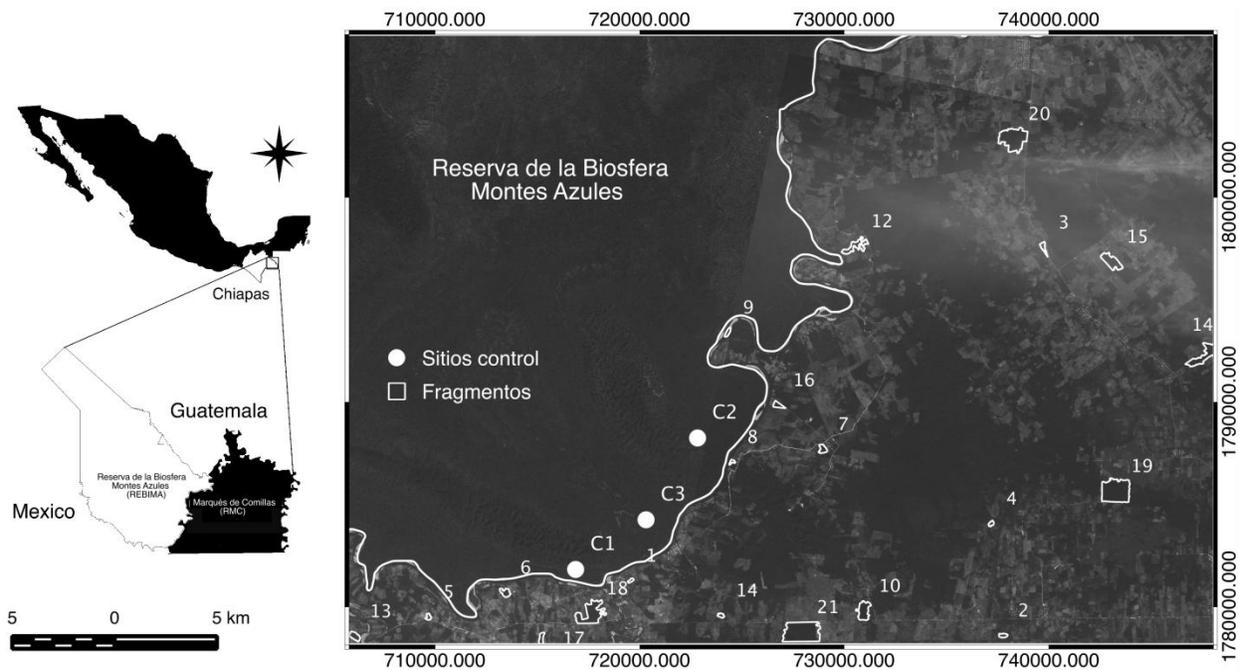


Figura 2. Área de estudio en la Selva Lacandona, Chiapas. Se señalan los 21 fragmentos de bosque en la región de Marqués de Comillas y los tres sitios control dentro de la Reserva de la Biosfera Montes Azules.

Con el fin de evaluar las características de los paisajes que rodean a los fragmentos, se delimitó un área circular de 100 ha para cada fragmento (con un radio de 564 m a partir de su centro geográfico). Con ayuda del sistema de información geográfica SPRING (Camara *et al.*, 1996), se realizó una clasificación supervisada, proceso mediante el cual píxeles de identidad conocida se utilizan para clasificar píxeles de identidad desconocida. Se consideraron seis tipos de cobertura: bosque maduro, bosque secundario, cultivos arbolados (plantaciones de palma y hule), cultivos anuales (plantaciones de maíz y frijol), pastizales y asentamientos humanos. Para estimar la precisión de esta clasificación se evaluó la relación entre datos de referencia y la categorización de los píxeles realizada por el clasificador, dividiendo el número total de píxeles correctamente clasificados entre el número total de píxeles de referencia, expresada como porcentaje. La precisión de esta clasificación fue adecuada (77%).

Con esta información se estimó el aislamiento de los fragmentos, como la distancia promedio entre el fragmento focal y todos los fragmentos de bosque maduro presentes en el paisaje. Además, se estimaron las siguientes métricas de la configuración espacial del paisaje: el porcentaje de bosque maduro, el grado de fragmentación y la composición de la matriz. La fragmentación se midió como el “número efectivo de fragmentos de hábitat” (J. Jaeger, datos no publicados) mediante la fórmula:

$$EN = \frac{A_{hab}^2}{\sum_{i=1}^n A_i^2}$$

donde A_{hab} es el área total de hábitat en el paisaje y A_i es el tamaño de cada uno de los n fragmentos en el paisaje. EN es el recíproco de la probabilidad de que dos puntos cualesquiera en el paisaje estén localizados en el mismo fragmento, y es una medida de fragmentación *per se*, ya que es independiente de la cantidad de hábitat en el paisaje.

En cuanto a la composición de la matriz, se sabe que la distribución de los Scarabaeinae en bosques tropicales húmedos está regulada por el grado de cobertura vegetal, principalmente por la cobertura arbórea (Klein 1989, Quintero y Roslin 2005, Navarrete y Halfpter 2008). Asimismo, se ha observado que las áreas abiertas representan una barrera para la dispersión de las especies de interior del bosque (Escobar y Chacón 2000). Debido a que el porcentaje de matriz correspondiente a bosque secundario y cultivos arbolados no mostró relación con las variables de respuesta en análisis preliminares, para caracterizar la matriz en este estudio se consideró únicamente el porcentaje de matriz correspondiente a áreas abiertas (*i.e.*, cultivos anuales y pastizales).

Además de los 21 paisajes fragmentados se seleccionaron tres paisajes circulares de 100 ha dentro de la REBIMA (100% de cobertura forestal) como áreas control. Estas áreas estuvieron separadas al menos 4 km entre sí con el fin de incrementar la independencia entre ellas, y a 1 km de distancia del río Lacantún para evitar efectos de borde (Fig. 2). Además de tener 100% de cobertura forestal, estas áreas fueron consideradas con la forma más simple ($IF=1$), con conectividad completa (distancia media entre fragmentos = 0 m), con el menor grado de fragmentación ($EN = 1$) y sin matriz (áreas abiertas = 0 %).

4.3 Muestreo de escarabajos coprófagos

Se utilizaron trampas de caída letales cebadas con 25 g de una mezcla de excremento humano y de cerdo en una proporción 7:3 respectivamente. El muestreo fue realizado una sola vez en cada sitio durante la temporada de lluvias (julio-septiembre de 2012) ya que es la época de mayor actividad de estos insectos. Se instalaron transectos con cuatro trampas cada uno, separadas 50 m entre sí. Siguiendo un muestreo proporcional al tamaño del fragmento (Schoereder *et al.* 2004), se colocó un transecto de cuatro trampas por cada 20 ha; en los paisajes dentro del bosque continuo se colocaron cinco transectos (20 trampas). Los transectos se colocaron en el centro del fragmento/paisaje, separados entre sí por al menos 150 m, y evitando el borde del fragmento (≥ 50 m del borde). Las trampas fueron contenedores plásticos de 11.5 cm de diámetro y 14 cm de profundidad, parcialmente llenas con agua y detergente y enterradas a ras del suelo. Las trampas fueron cubiertas con hojas amplias colocadas 20 cm por encima de la trampa para protegerlas de la lluvia. El cebo fue suspendido bajo las hojas en malla de tela, pendiente de un alambre en forma de L inversa, aproximadamente 15 cm por encima de la trampa (Fig. 3). Las trampas fueron abiertas entre las 8:00 y las 18:00 horas y el material colectado *ca.* 48 horas después. Los especímenes fueron almacenados y transportados al laboratorio en alcohol al 70%, donde fueron ordenados, contados y determinados. La determinación se llevó a cabo en el Instituto de Ecología, A. C. (Red de Ecoetología), con la ayuda del Biól. Fernando Escobar. Ejemplares de muestra están depositados en el Laboratorio de Paisajes Fragmentados del Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM.

Como una medida de la cantidad relativa de biomasa de los escarabajos presentes en un sitio dado, hasta 20 individuos de cada especie (siempre que el número de individuos colectados lo permitió; $\text{media} \pm \text{DE} = 16.2 \pm 6.2$ individuos) fueron secados en horno por 24 horas y pesados individualmente. Se obtuvo un promedio de la masa individual para cada especie y se calcularon la biomasa total y la biomasa individual promedio.



Figura 3. Trampa de caída cebada para la captura de escarabajos coprófagos.

4.4 Análisis de datos

Con el fin de evaluar la efectividad de los muestreos en cada sitio se estimó la cobertura del muestreo utilizando el estimador mejorado de cobertura de muestra propuesto por Chao y Jost (2012):

$$\hat{C}_n = 1 - \frac{f_1}{n} \left[\frac{(n-1)f_1}{(n-1)f_1 + 2f_2} \right]$$

donde f_1 y f_2 son el número de *singletons* y *doubletons* en la muestra, respectivamente, y n es el número total de individuos. Para todos los fragmentos, los muestreos alcanzaron una cobertura igual o superior al 92% (Cuadro 1). De acuerdo con Chao y Jost (2012), la riqueza estimada mediante cobertura del muestreo satisface el principio de replicación. Al evaluar comunidades en fragmentos de bosque de tamaños distintos, el muestreo proporcional caracteriza de forma adecuada el grado de diferencia entre la riqueza de las comunidades (según los valores de cobertura obtenidos) más que muestras de tamaño fijo, cuya riqueza estimada no mantiene el principio de replicación. Las variables de respuesta analizadas fueron la diversidad, abundancia,

biomasa total, biomasa individual promedio y equitatividad de la comunidad de escarabajos coprófagos. Para corregir el efecto de muestreo asociado al muestreo proporcional, la biomasa total y el número de individuos fueron promediados por transecto. En el caso de la diversidad, se consideraron los valores totales por sitio (*i.e.*, considerando todas las trampas), ya que el análisis de cobertura de las muestras indicó que todos los sitios tienen valores de cobertura muy altos y similares (Cuadro 1), lo que implica que están igualmente completos. Así, los datos pueden ser comparados directamente y no es necesario hacer un análisis de rarefacción o extrapolación con los datos obtenidos (Chao y Jost 2012). En particular, la diversidad fue evaluada con el número efectivo de especies de orden 0 (0D , riqueza de especies), orden 1 (1D , exponencial de la entropía de Shannon) y orden 2 (2D , inverso de la concentración de Simpson). Estas medidas de diversidad son ampliamente recomendables en estudios de diversidad, ya que cumplen con el criterio de replicación y son fáciles de interpretar y comparar (Jost 2006, Chao y Jost 2012). 0D no es sensible a las abundancias de los individuos, por lo que es muy sensible a la variación en las especies raras. 1D da un peso proporcional a las especies con base en su abundancia, por lo que puede considerarse como una medida del número de especies comunes (o típicas) dentro de una comunidad. Finalmente, 2D da un mayor peso a las especies abundantes, por lo que es considerado como una medida del número de especies dominantes en la comunidad (ver fórmulas detalladas de cada índice en Jost 2006). Estas medidas se estimaron con el programa SPADE (Chao y Shen 2010). Para evaluar las diferencias entre comunidades en la distribución de abundancias, se estimó el índice de equitatividad propuesto por Jost (2010), llamado factor de equitatividad (EF):

$$EF = \frac{{}^2D}{S}$$

donde 2D es el inverso de la concentración de Simpson y S es la riqueza específica, y se refiere, aproximadamente, a la proporción de especies dominantes en la comunidad (Jost 2010). Ya que los resultados mostraron una relación negativa entre el porcentaje de bosque maduro en el paisaje y la equitatividad de la comunidad; con el fin de contrastar patrones de equitatividad y de riqueza de especies con respecto al bosque continuo (100% de cobertura forestal), se construyeron curvas de rango-abundancia por cada tres sitios de menor a mayor porcentaje de bosque maduro en el paisaje (Cuadro 2). Estas curvas permiten observar cambios en dominancia y composición de especies entre comunidades (Magurran 2004).

Cuadro 1. Número de especies, individuos, *singletons* (*i.e.*, especies representadas por un único individuo) y *doubletons* (*i.e.*, especies representadas por dos individuos) en 21 fragmentos de bosque (F1 – F21) y tres sitios dentro del bosque continuo (BC1 – BC3) en la selva Lacandona, México. Se indica también la cobertura del muestreo (CM) dentro de los 24 sitios de estudio.

Sitio	Especies	Individuos	Singletons	Doubletons	CM ^a
F1	12	81	5	0	0.94
F2	13	53	4	4	0.93
F3	19	272	4	3	0.99
F4	17	82	6	4	0.93
F5	14	56	2	4	0.97
F6	12	109	3	0	0.97
F7	15	136	3	4	0.98
F8	13	232	3	2	0.99
F9	12	94	2	3	0.98
F10	15	112	5	1	0.96
F11	18	239	9	1	0.96
F12	17	209	4	2	0.98
F13	20	391	3	3	0.99
F14	18	173	5	2	0.97
F15	16	115	5	1	0.96
F16	15	203	0	1	1.00
F17	13	85	3	3	0.97
F18	22	734	1	1	1.00
F19	26	545	7	1	0.99
F20	19	139	2	3	0.99
F21	17	449	1	3	1.00
BC1	33	1189	6	3	0.99
BC2	32	1762	3	1	1.00
BC3	34	1958	6	4	1.00

^aLa cobertura del muestreo representa la proporción de especies observadas del total (*i.e.*, riqueza) presente en cada comunidad. Ésta fue estimada utilizando la fórmula propuesta por Chao y Jost (2012; ver detalles en Métodos).

Para cuantificar el impacto relativo de los atributos del fragmento (tamaño, forma y aislamiento) y del paisaje (porcentaje de cobertura de bosque maduro, grado de fragmentación y composición de la matriz) que afectaron en mayor medida las variables de respuesta (diversidad, abundancia, biomasa total, biomasa individual promedio y equitatividad de la comunidad), se utilizaron modelos lineales generalizados, considerando sólo los factores principales (*i.e.*, sin

tomar en cuenta la interacción entre factores). Para evitar problemas de multicolinealidad en los análisis de regresión múltiple, se evaluó la relación entre las variables explicativas mediante el cálculo del factor de inflación de la varianza (VIF). Valores de $VIF > 4$ indican una posible colinealidad entre factores (Neter *et al.* 1996) y $VIF > 10$ indica una colinealidad severa (Quinn y Keough 2002). En estos análisis el tamaño de los fragmentos resultó colineal con la cantidad de bosque maduro en el paisaje ($VIF= 27.44$), por lo que los análisis a escala de fragmento y de paisaje se realizaron por separado con el fin de determinar cuál de estos atributos tuvo un efecto mayor sobre las variables de respuesta. A escala de fragmento, la cantidad de borde fue colineal con la forma de los fragmentos ($VIF= 9.45$). Ya que el impacto de la forma de los fragmentos sobre la biodiversidad está relacionado con los efectos de borde (Ewers y Didham 2006), la cantidad de borde fue excluida de los análisis, de modo que los modelos a escala de fragmento y de paisaje, con tres factores cada uno, fueran comparables. El resto de variables explicativas no resultaron colineales (ver Apéndices A2 y A3). Los datos de la distancia media entre fragmentos fueron transformados a logaritmo con el fin de uniformizar su varianza. Los valores de los factores analizados se presentan en el Cuadro 2.

Para simplificar los modelos e identificar los factores que presentaron una asociación mayor con cada variable de respuesta, se utilizó la aproximación de inferencia de modelos múltiples (multi-model inference; Burnham y Anderson 2002). Esta aproximación asume que no existe un solo modelo que explique la realidad, sino que pueden existir varios modelos con plausibilidad (probabilidad) variable. La idea con esta aproximación es probar la plausibilidad de todos los modelos posibles a partir de una serie de factores (variables explicativas). La plausibilidad de los modelos fue evaluada con base en el criterio de información Akaike (AIC) corregido para muestras pequeñas (AICc). El AICc permite comparar entre modelos con diferente número de parámetros, siendo el modelo con menor AICc el más plausible. Sin embargo, modelos con AICc similar pueden ser igualmente plausibles. Por esta razón, se calcula la diferencia en AICc ($\Delta AICc$) entre cada modelo y el modelo más plausible. Una diferencia menor que 2 (*i.e.*, $\Delta AICc < 2$) indica que los modelos son igualmente plausibles (Burnham y Anderson 2002). Además, para comparar los modelos entre sí se calcularon los pesos de Akaike, w_i , que indican la probabilidad de que el modelo i sea seleccionado como el mejor ajustado si los datos fuesen colectados nuevamente en idénticas circunstancias (Burnham y Anderson 2002). En otras palabras, w_i indica la probabilidad de que el modelo i sea el modelo real (o verdadero) que

Cuadro 2. Atributos de los fragmentos y paisajes de estudio en la selva Lacandona, Chiapas. Se indica el tamaño (ha), forma y aislamiento (m) de los fragmentos, así como el porcentaje de bosque maduro remanente, el grado de fragmentación (número efectivo de fragmentos de hábitat, *EN*), y el porcentaje de áreas abiertas (cultivos anuales y pastizales) en paisajes de 100 ha en torno a cada fragmento. F = fragmento; BC = bosque continuo. Las barras de color hacen referencia a los conjuntos de la Fig. 4.

Sitio	Tamaño (ha)	Forma	Aislamiento (m)	Bosque Maduro (%)	<i>EN</i>	Áreas Abiertas (%)
F1	2.80	3.37	2.55	3.1	1.21	44.73
F2	6.01	3.91	2.55	6.01	1	64.65
F3	12.71	6.68	2.68	19.98	1.91	47.09
F4	20.56	5.60	2.53	24.11	1.34	38.16
F5	20.28	5.09	3.23	26.46	1.65	40.60
F6	14.46	5.28	2.83	30.38	3.17	93.42
F7	33.22	5.42	1.65	36.62	1.20	45.63
F8	33.37	7.95	2.40	37.80	1.26	82.75
F9	37.83	5.80	1.51	37.85	1	65.76
F10	37.82	5.60	2.25	37.92	1.01	64.14
F11	28.05	6.52	2.71	40.95	1.82	13.95
F12	42.25	5.43	2.51	43.36	1.05	78.60
F13	33.24	5.01	2.32	46.00	1.67	79.39
F14	51.27	7.56	0	51.27	1	21.36
F15	12.69	5.51	2.83	52.89	1.63	28.23
F16	32.98	5.11	2.78	58.27	2.56	14.67
F17	62.92	7.92	0	62.92	1	78.78
F18	65.46	6.02	2.78	65.84	1.01	61.71
F19	72.08	4.90	1.51	72.38	1.01	32.87
F20	75.85	4.25	0	75.85	1	73.87
F21	91.93	2.70	2.20	91.93	1	55.02
BC1	100	1	0	100	1	0
BC2	100	1	0	100	1	0
BC3	100	1	0	100	1	0

explica la variable de respuesta. Así, considerando el conjunto de modelos cuyos w_i sumaron 0.95 (*i.e.*, $\Sigma w_i = 0.95$), podemos tener un 95% de confianza de que el modelo real está entre los modelos seleccionados. Después, a partir del conjunto de modelos seleccionados se estimaron los parámetros de cada factor promediando su valor dentro de cada modelo y calculando sus varianzas incondicionales (Burnham y Anderson 2002). Este parámetro mide la asociación entre cada factor y la variable respuesta, indicando si la asociación es positiva o negativa. Además, comparando el promedio y la varianza incondicional se puede tener una medida de la precisión del parámetro. En general, parámetros con valores similares o menores al de su varianza incondicional deben ser considerados poco confiables (Burnham y Anderson 2002). El impacto (importancia) relativo de cada factor sobre la variable de respuesta se evaluó sumando el w_i de cada modelo candidato en el que dicho factor aparece (*i.e.*, Σw_i), lo que representa la probabilidad de que dicho factor se encuentre en el modelo real o verdadero que explica la variable de respuesta (Whittingham *et al.* 2005; Apéndices A2 y A3).

Como es sugerido para variables tipo conteo, la riqueza de especies y la abundancia de individuos fueron evaluadas utilizando un error tipo *Poisson* y corrigiendo por sobredispersión de los datos (utilizando QAICc en vez de AICc). El resto de las variables de respuesta fueron evaluadas utilizando un error tipo normal (Crawley 2002). Los modelos se construyeron utilizando el programa R versión 3.0.1 (R Core Team 2013) y el paquete *glmulti* (Calcagno y Mazancourt 2010). Para evaluar la bondad de ajuste de cada uno de los modelos, se estimó el porcentaje de devianza explicada por el modelo completo en comparación con el modelo nulo (*i.e.*, que sólo tiene el intercepto; Crawley 2007). Este valor es análogo al coeficiente de determinación (R^2) en modelos de regresión lineal.

5. RESULTADOS

Se registraron un total de 43 especies ($n = 9418$ individuos; Cuadro 3) en 196 trampas. Dentro de la REBIMA fueron colectadas 39 especies (90.7% de la riqueza, 52.1% de los individuos y 47.7% de la biomasa), de las cuales, tres (7%, 0.39% y 0.12%) fueron exclusivas de este bosque. En los fragmentos de bosque de la RMC se colectaron 40 especies (93%, 47.9% y 52.3%), cuatro de las cuales (9.3%, 2.2% y 0.22%) fueron exclusivas del área fragmentada (Cuadro 3). Las especies con mayor número de individuos en la REBIMA fueron *Copris laeviceps* (21.7% de los individuos colectados), *Eurysternus caribaeus* (9%) y *Uroxys microcularis* (3.7%), mientras que aquellas con mayor biomasa fueron *Deltochilum gibbosum sublaeve* (28.3%), *Copris laeviceps* (21.7%) y *Eurysternus caribaeus* (19.9%). En los fragmentos (RMC), las especies más abundantes fueron *Copris laeviceps* (12.1% de los individuos colectados), *Eurysternus caribaeus* (6.7%) y *Canthon femoralis* (3.8%; Fig. 4), en tanto que las especies que aportaron mayor biomasa fueron *Deltochilum gibbosum sublaeve* (21.3%), *Dichotomius amplicollis* (15%) y *Eurysternus caribaeus* (13.4%).

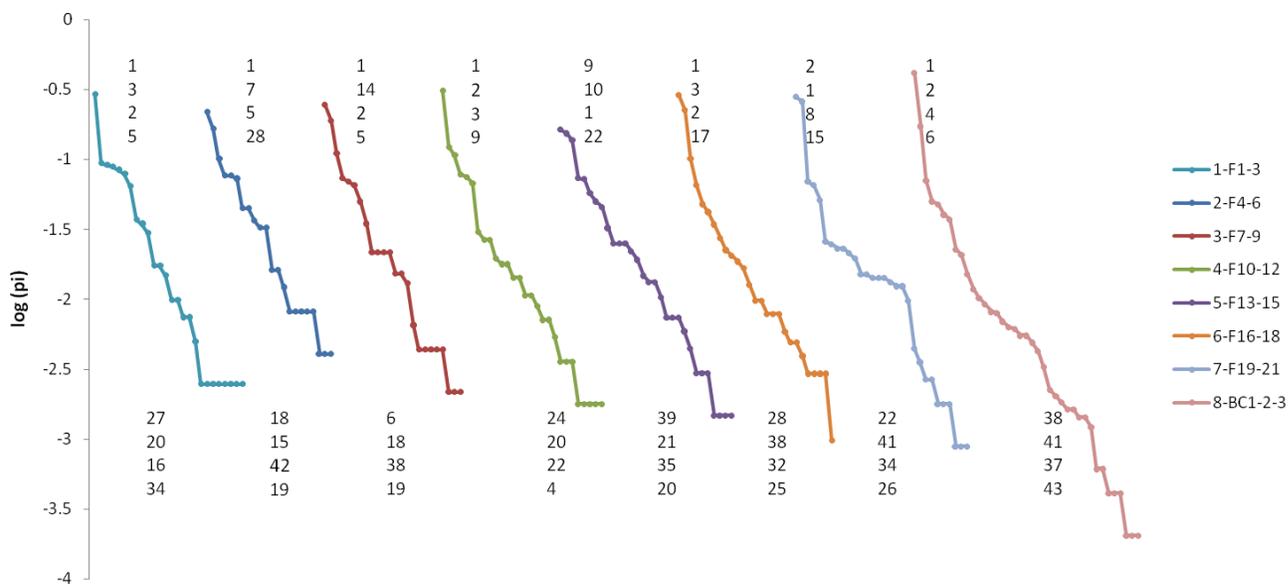


Figura 4. Curvas de rango-abundancia por cada tres sitios de acuerdo al porcentaje de hábitat remanente en el paisaje (ordenados de menor a mayor cobertura: ver configuración de los sitios en Cuadro 2). Se muestran las cuatro especies más abundantes y las cuatro especies menos frecuentes dentro de cada conjunto de sitios. Los números de las especies corresponden a los del Cuadro 3.

Cuadro 3. Especies capturadas en fragmentos y bosque continuo en la selva Lacandona, Chiapas, ordenadas con base en su abundancia total. Se indican la abundancia promedio (DE) en cada condición de bosque, la abundancia total y el peso medio por especie.

Espece [†]	Abundancia Fragmentos		Abundancia Bosque Continuo		Total	Peso (mg)
1 <i>Copris laeviceps</i> (Harold, 1869)	34.5	(26.5)	136.2	(74.4)	3182	32
2 <i>Eurysternus caribaeus</i> (Herbst, 1789)	19	(19.6)	56.5	(59.4)	1475	70
3 <i>Canthon femoralis femoralis</i> (Chevrolat, 1834)	32.3	(46.2)	15.6	(18.7)	589	16
4 <i>Uroxys microocularis</i> (Howden & Young, 1981)	6.5	(8.4)	24.8	(25.5)	419	3
5 <i>Deltochilum pseudoparile</i> (Paulian, 1938)	5.6	(6.2)	13.2	(6.5)	367	60
6 <i>Scatimus ovatus</i> (Harold, 1862)	5.3	(5.6)	16.4	(13.5)	363	10
7 <i>Dichotomius amplicollis</i> (Harold, 1869)	8.8	(8.9)	8	(7.6)	349	208
8 <i>Deltochilum gibbosum sublaeve</i> (Bates, 1887)	5	(4.1)	12.1	(8.6)	332	464
9 <i>Ateuchus chrysopege</i> (Bates, 1887)	15.3	(16.0)	8	(9.9)	200	15
10 <i>Uroxys micros</i> ** (Bates, 1887)	13.9	(14.2)	–	–	194	5
11 <i>Canthidium centrale</i> (Boucomont, 1928)	4.6	(6.2)	8.5	(6.5)	189	21
12 <i>Canthidium ardens</i> (Bates, 1887)	5.8	(6.7)	2.7	(2.2)	170	5
13 <i>Ateuchus candezei</i> (Harold, 1868)	4.9	(6.3)	5.7	(3.3)	157	15
14 <i>Bdelyopsis bowditchi</i> (Paulian, 1939)	20.1	(33.4)	8	–	149	6
15 <i>Deltochilum scabriusculum scabriusculum</i> (Bates, 1887)	5.1	(4.2)	5.7	(3.8)	142	382
16 <i>Onthophagus crinitus</i> (Harold, 1869)	4.6	(4.4)	3	(1.8)	126	22
17 <i>Canthon euryscelis</i> (Bates, 1887)	6.5	(10.8)	2	(1.2)	119	8
18 <i>Onthophagus maya</i> (Zunino, 1981)	3.3	(5.0)	3.6	(3.2)	103	14
19 <i>Onthophagus yucatanus</i> (Delgado, 2006)	5.8	(9.4)	1	–	101	3
20 <i>Onthophagus acuminatus</i> (Harold, 1880)	2.2	(2.0)	4.8	(3.5)	89	11
21 <i>Canthon cyanellus cyanellus</i> (LeConte, 1859)	2.8	(1.9)	3.1	(1.8)	77	20
22 <i>Onthophagus batesi</i> (Howden & Cartwright, 1963)	7	(15.2)	1	–	72	11
23 <i>Coprophanaeus corythus</i> (Harold, 1863)	1.9	(1.2)	2.7	(2.3)	67	487
24 <i>Eurysternus foedus</i> (Guérin 1844)	1.8	(1.1)	2.2	(1.4)	54	94
25 <i>Deltochilum lobipes</i> (Bates, 1887)	2.9	(2.5)	1	–	48	370
26 <i>Uroxys platypyga</i> (Howden & Young, 1981)	1	–	4.5	(4.7)	46	3
27 <i>Eurysternus mexicanus</i> (Harold, 1869)	3.3	(2.4)	1.8	(1.6)	37	27
28 <i>Dichotomius satanas</i> (Harold, 1867)	6.0	(3.5)	1.5	(1)	36	348
29 <i>Megathoposoma candezei</i> (Harold, 1837)	1	–	2.7	(2.1)	32	238
30 <i>Canthon angustatus</i> * (Harold, 1867)	–	–	4.5	(3.0)	27	15
31 <i>Onthophagus coscineus</i> (Bates, 1887)	5	–	1.8	(1.2)	26	2
32 <i>Phanaeus sallei</i> (Harold, 1863)	1.5	(0.6)	1.4	(0.5)	13	224
33 <i>Onthophagus rhinolophus</i> (Harold, 1869)	2	–	1.7	(0.5)	12	9
34 <i>Phanaeus endymion</i> (Harold, 1863)	1	–	1.8	(0.9)	11	140
35 <i>Canthon subhyalinus subhyalinus</i> ** (Harold, 1867)	1.7	(1.6)	–	–	10	7
36 <i>Eurysternus angustulus</i> * (Harold, 1869)	–	–	2.3	(1.3)	9	19
37 <i>Copris lugubris</i> (Boheman, 1858)	3	(1.4)	1	–	7	87
38 <i>Onthophagus</i> sp.	2	(1.4)	1	–	6	10

Especie	Abundancia Fragmentos		Abundancia Bosque Continuo		Total	Peso (mg)
39 <i>Canthidium vespertinum</i> (Howden & Young, 1981)	1	–	1.5	(0.7)	4	7
40 <i>Onthophagus carpophilus</i> ** (Pereira & Halfpter, 1961)	4	–	–	–	4	10
41 <i>Canthon morsei</i> (Howden, 1966)	1	–	1	–	3	9
42 <i>Dichotomius annae</i> ** (Kohlmann & Solís, 1997)	1	–	–	–	1	295
43 <i>Sulcophanaeus chryseicollis</i> * (Harold, 1863)	–	–	1	–	1	134
Número total de individuos	4509		4909		9418	

* Especies exclusivas de bosque continuo, ** especies exclusivas de fragmentos. † La caracterización de estas especies según su historia natural puede consultarse en Navarrete y Halfpter 2008.

La riqueza de especies (0D) fue la variable de respuesta más fuertemente asociada con los atributos de los fragmentos (69.2% de devianza explicada; Fig. 5) y de los paisajes (75.9%; Fig. 6). En particular, a escala de fragmento, 0D se asoció de forma positiva con el tamaño del fragmento y negativamente con su forma (Fig. 5; Cuadro 4). A escala de paisaje, la riqueza de especies incrementó en fragmentos rodeados por un mayor porcentaje de bosque maduro y un menor porcentaje de áreas abiertas (pastizales y cultivos anuales) en la matriz (Fig. 6; Cuadro 5).

El tamaño del fragmento también estuvo positivamente asociado con la abundancia de individuos (Fig. 5) y la biomasa total (Apéndice A1), pero negativamente asociado con la equitatividad (Fig. 5; Cuadro 4). A escala de paisaje, el patrón fue similar, ya que la cobertura forestal (que está correlacionada con el tamaño del fragmento), estuvo positivamente asociada con la abundancia de individuos (Fig. 6) y la biomasa total (Apéndice A1), pero negativamente asociado con la equitatividad (Fig. 6; Cuadro 5).

Asimismo, la abundancia de individuos, la biomasa total y la equitatividad estuvieron asociadas con el porcentaje de áreas abiertas en la matriz (Fig. 6): los paisajes con mayor porcentaje de áreas abiertas en la matriz presentaron menos individuos y biomasa total, así como comunidades más equitativas (Cuadro 5). La fragmentación estuvo relacionada de forma positiva con la equitatividad (Fig. 6; Cuadro 5).

En general, los porcentajes de devianza explicada en los modelos a escala de paisaje fueron mayores (entre 36 y 76%) que a escala de fragmento (entre 27 y 69%), sin embargo, el exponencial de la entropía de Shannon (1D ~ número de especies comunes), el inverso de la concentración de Simpson (2D ~ número de especies dominantes) y la biomasa individual promedio no estuvieron asociados con los atributos del fragmento (Fig. 5), ni del paisaje (Fig. 6), con devianzas explicadas $\leq 9\%$ en todos los casos, y baja precisión en los parámetros estimados

(β) (*i.e.*, las varianzas incondicionales de los parámetros fueron similares o mayores al valor promedio de β ; Cuadros 4 y 5).

Las curvas de dominancia-diversidad apoyan estos resultados, ya que la riqueza de especies fue 1.5 veces mayor en los tres sitios con mayor cobertura (REBIMA; 39 especies) que en los tres sitios con menor cobertura (fragmentos F1-2-3, 26 especies). La equitatividad también fue notablemente mayor en los paisajes con menor cobertura que en los sitios control (Fig. 4).

Cuadro 4. Resultados de la selección de modelos basada en la teoría de la información y la inferencia de modelos múltiples para las variables explicativas medidas a escala del fragmento. Se muestran los parámetros del modelo promediado (β) y su varianza incondicional (VI).

Variables	Tamaño		Forma		Aislamiento	
	β	VI	β	VI	β	VI
0D	0.0069	0.0000	-0.0313	0.0011	-0.0027	0.0010
1D	0.0003	0.0001	-0.0074	0.0114	-0.0128	0.0383
2D	-0.0024	0.0001	0.0285	0.0147	0.0464	0.0485
Abundancia	0.0088	0.0000	-0.0021	0.0005	0.0283	0.0048
Biomasa T	0.1208	0.0034	-0.0757	0.1500	0.4148	1.2706
Biomasa IP	0.0000	0.0000	-0.0001	0.0000	-0.0012	0.0000
EF	-0.0021	0.0000	0.0028	0.0001	0.0061	0.0005

0D : riqueza de especies, 1D : exponencial de la entropía de Shannon (~ especies comunes), 2D : inverso de la concentración de Simpson (~ especies dominantes), Biomasa T: total, IP: individual promedio, EF : factor de equitatividad.

Cuadro 5. Resultados de la selección de modelos basada en la teoría de la información y la inferencia de modelos múltiples para las variables explicativas medidas a escala del paisaje. Se muestran los parámetros del modelo promediado (β) y la varianza incondicional (VI).

Variables	Bosque Maduro		EN		Áreas abiertas	
	β	VI	B	VI	β	VI
0D	0.0071	0.0000	-0.0190	0.0039	-0.0041	0.0000
1D	0.0011	0.0001	0.0873	0.1678	0.0000	0.0001
2D	-0.0014	0.0001	0.3109	0.3769	0.0032	0.0001
Abundancia	0.0063	0.0000	0.0317	0.0051	-0.0059	0.0000
Biomasa T	0.0973	0.0035	0.0083	1.0021	-0.0351	0.0025
Biomasa IP	0.0000	0.0000	-0.0029	0.0001	0.0001	0.0000
EF	-0.0014	0.0000	0.0575	0.0035	0.0009	0.0000

EN : grado de fragmentación, 0D : riqueza de especies, 1D : exponencial de la entropía de Shannon (~ especies comunes), 2D : inverso de la concentración de Simpson (~ especies dominantes), Biomasa T: total, IP: individual promedio, EF : factor de equitatividad.

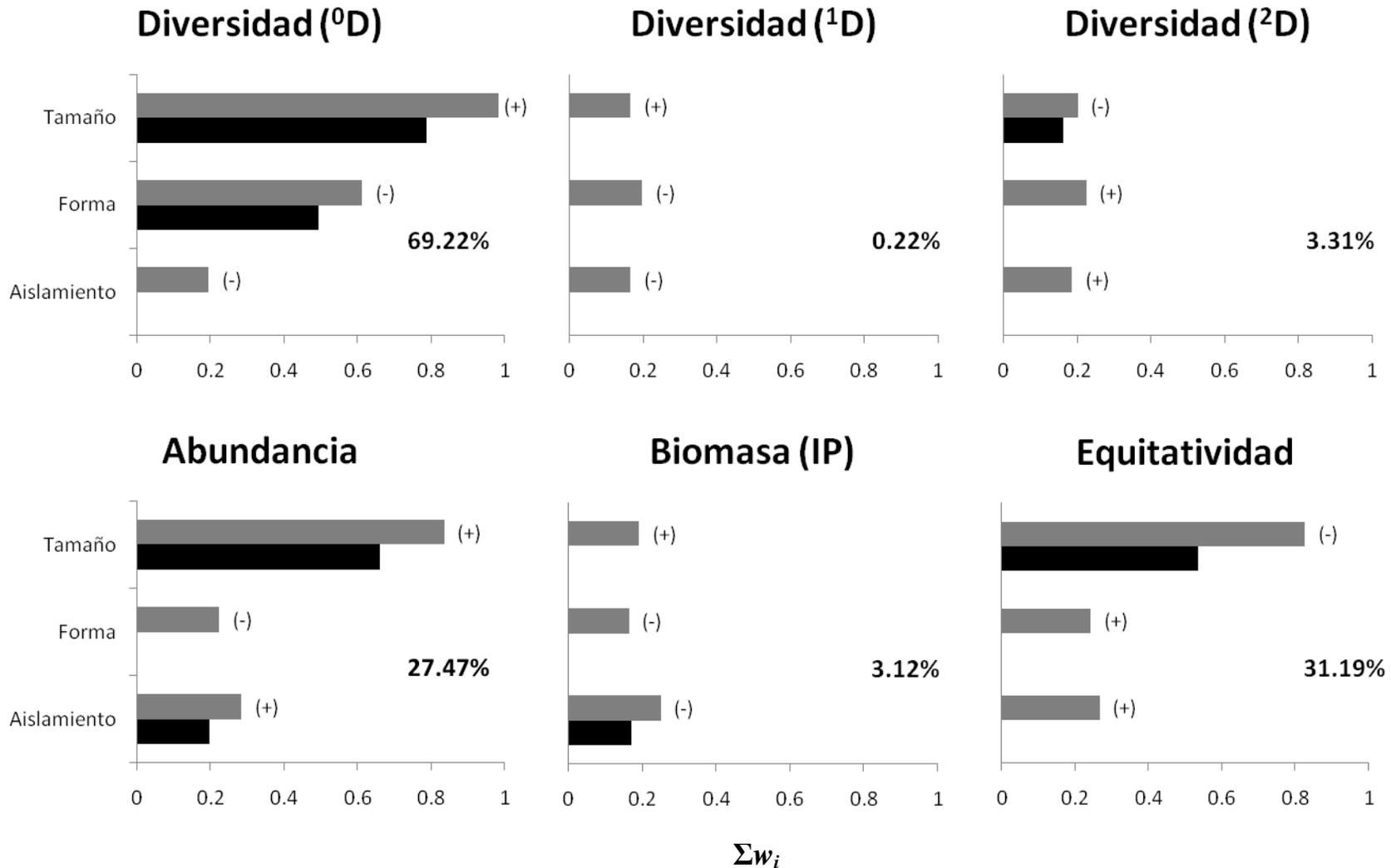


Figura 5. Variables explicativas incluidas en el conjunto de modelos con 95% de confianza (gris) y en los modelos dentro de las 2 unidades de AIC ($\Delta AIC < 2$; negro), a escala de fragmento. Las variables se muestran clasificadas según la suma de los pesos de Akaike de todos los modelos en los que se incluyó cada variable ($\sum w_i$). Los signos (+) y (-) indican la dirección de los efectos de cada variable explicativa (*i.e.*, el signo del parámetro del modelo promediado; Cuadro 4) sobre cada variable de respuesta. El porcentaje mostrado en cada figura indica la devianza explicada por el modelo completo. Biomasa IP: individual promedio.

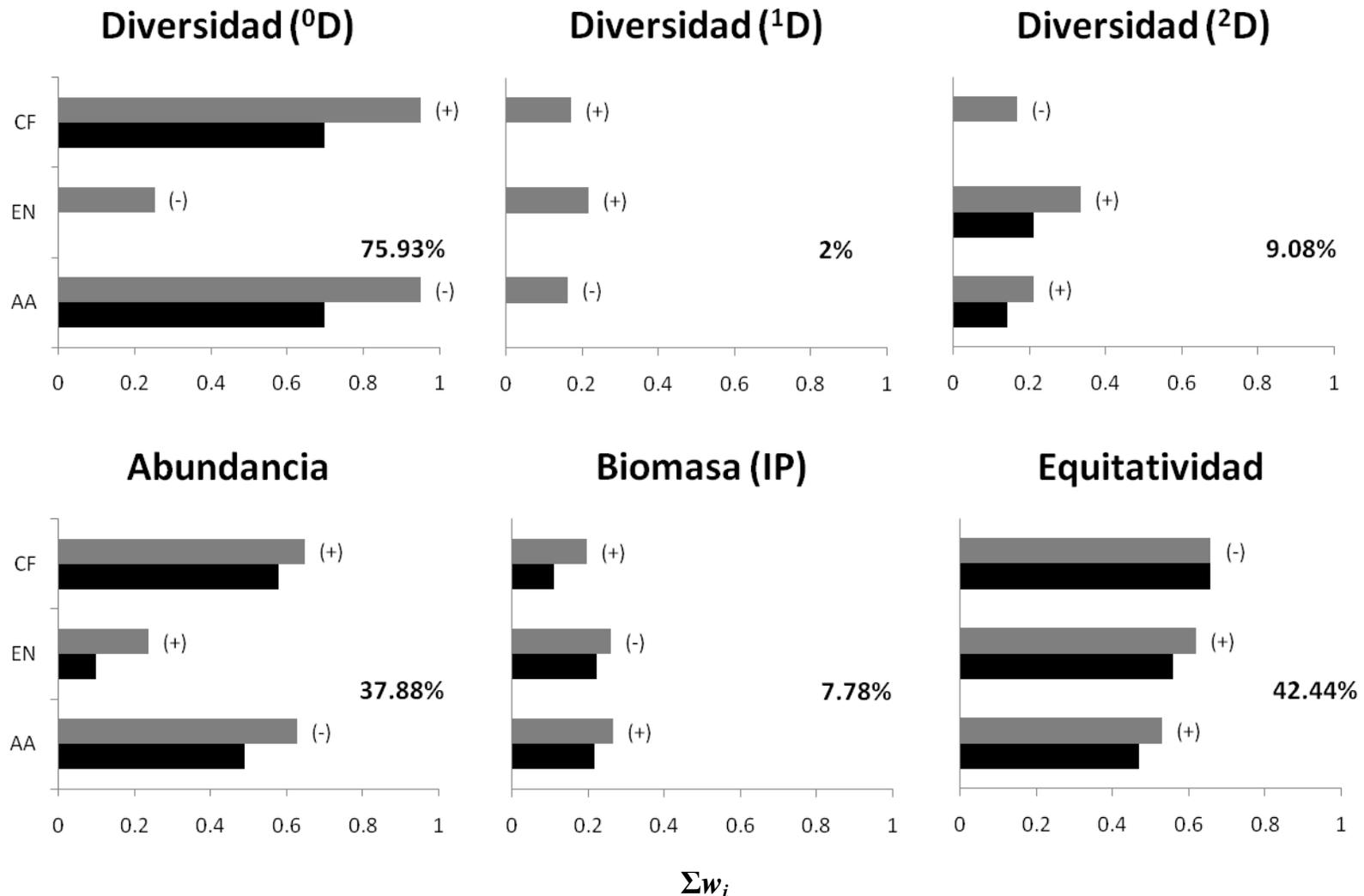


Figura 6. Variables explicativas incluidas en el conjunto de modelos con 95% de confianza (gris) y en los modelos dentro de las 2 unidades de AIC ($\Delta AIC < 2$; negro), a escala de paisaje. Las variables se muestran clasificadas según la suma de los pesos de Akaike de todos los modelos en los que se incluyó cada variable (Σw_i). Los signos (+) y (-) indican la dirección de los efectos de cada variable explicativa (*i.e.*, el signo del parámetro del modelo promediado; Cuadro 5) sobre cada variable de respuesta. El porcentaje mostrado en cada figura indica la devianza explicada por el modelo completo. *CF*: cobertura forestal, *EN*: grado de fragmentación, *AA*: áreas abiertas, Biomasa IP: individual promedio.

6. DISCUSIÓN

Este es el primer estudio en el que se evalúan conjuntamente atributos a nivel de fragmento y de paisaje sobre la comunidad de escarabajos coprófagos de la subfamilia Scarabaeinae. En ambas escalas se encontraron efectos importantes sobre la riqueza, abundancia, biomasa total y equitatividad de la comunidad. El porcentaje de variación explicado fue mayor en los modelos a nivel del paisaje, lo que podría deberse a que las variables de respuesta mostraron relación principalmente con dos factores en esta escala (cobertura forestal y áreas abiertas), en contraste con un factor a escala de fragmento (tamaño). Sin embargo, en ambos casos la variación total explicada fue alta solamente para la riqueza de especies (69 y 76%). Para el resto de las variables de respuesta, el porcentaje de variación explicada por los modelos fue menor a 43%. Esto podría deberse a que existen otros factores, no incluidos en este estudio, que pueden ser importantes para los Scarabaeinae (*e.g.* compactación y contenido de humedad del suelo, disponibilidad de heces, precipitación; Hanski y Cambefort 1991, Navarrete y Halffer 2008). Estos factores podrían explorarse en estudios futuros, no obstante, los resultados del presente trabajo confirman la importancia de realizar análisis que incluyan atributos de ambas escalas.

Los resultados indican que, al igual que demuestra Fahrig (2003) para otros organismos en sistemas templados, la pérdida de hábitat tiene un impacto negativo mayor sobre la diversidad de escarabajos coprófagos que la fragmentación *per se*. Posiblemente en relación con los efectos de borde, la riqueza de especies se relacionó de forma negativa con el aumento en la complejidad de la forma del fragmento, como se ha reportado para otros invertebrados (revisado por Ewers y Didham 2006). Conforme a lo esperado con base en evidencias previas (Estrada *et al.* 1998, Arellano *et al.* 2008, Escobar *et al.* 2008, Larsen *et al.* 2008), la riqueza de especies, la abundancia de individuos y la biomasa total se relacionaron de forma positiva con el tamaño del fragmento y la cantidad de cobertura forestal en el paisaje. Sin embargo, estas variables de respuesta no mostraron relación con el aislamiento del fragmento, con el grado de fragmentación, ni con el porcentaje de matrices arboladas en el paisaje (no mostrado). A continuación se discuten estos hallazgos y se indican las implicaciones ecológicas y de conservación más importantes.

6.1. Importancia de la cantidad de hábitat

Como se ha reportado para otros organismos en zonas templadas (Fahrig 2003), la existencia de grandes cantidades de hábitat nativo en la selva Lacandona, Chiapas (*i.e.*, aumento del tamaño de fragmentos y del porcentaje de bosque maduro en el paisaje) parece favorecer a las comunidades de escarabajos coprófagos. Acorde con evidencias previas, la riqueza y abundancia (Arellano *et al.* 2008, Escobar *et al.* 2008), así como la biomasa total (Larsen *et al.* 2008) de escarabajos coprófagos estuvieron fuerte y positivamente asociadas con ambas variables explicativas. Esto puede estar relacionado con el hecho de que áreas más grandes contienen mayor heterogeneidad ambiental, lo que puede sostener comunidades más diversas (Tscharntke *et al.* 2002, Navarrete y Halfpeter 2008). Asimismo, la cantidad de hábitat favorece a aquellas poblaciones que requieren grandes extensiones de bosque (Halfpeter y Halfpeter 1989) y, generalmente, los fragmentos grandes contienen a las especies más sensibles de interior de bosque (Forman y Godron 1986). Además, en la zona de estudio, los fragmentos de mayor tamaño y con mayor cobertura forestal en el contexto del paisaje mantienen un mayor número de especies de mamíferos medianos y grandes (Garmendia *et al.* 2013), lo que puede favorecer esta relación al aumentar la disponibilidad de recursos para los escarabajos coprófagos (Klein 1989, Escobar y Chacón 2000). Por tanto, de acuerdo con estos resultados, la pérdida de hábitat parece ser la mayor amenaza para este grupo de organismos.

En relación con sus funciones en el ecosistema, tanto la diversidad de escarabajos coprófagos como su biomasa total se han relacionado con la tasa de descomposición del excremento (Horgan 2005). Los resultados de este estudio sugieren que, como demuestra Horgan (2005) en un bosque húmedo premontano, la pérdida de hábitat podría resultar en la reducción de la eficiencia en la descomposición de excremento por los escarabajos coprófagos. La remoción de excremento por los ensambles de Scarabaeinae se ha asociado además con la reducción del número de moscas que se reproducen en éste (Horgan 2005), lo que sugiere que la cantidad de hábitat, al modificar la biomasa total de escarabajos coprófagos, podría tener un efecto indirecto sobre el número de moscas que emergen del excremento.

La biomasa individual promedio se ha relacionado positivamente con la eficiencia en la dispersión y enterramiento de semillas (Vulinec 2002). En contraste con evidencias previas (Klein 1989, Andresen 2003), en el presente estudio la biomasa individual promedio no mostró relación con la cantidad de hábitat. Esto sugiere que no hay diferencias en la distribución de

tamaños de los escarabajos coprófagos entre los sitios de estudio. Por lo tanto, es posible que la eficiencia en la dispersión secundaria y el enterramiento de semillas llevados a cabo por los escarabajos coprófagos no haya sido afectada hasta ahora por la alteración del hábitat.

Aunque el aumento de la equitatividad de la comunidad de escarabajos coprófagos se ha relacionado con una mayor cantidad de hábitat (Klein 1989, Nichols 2007, Navarrete y Halffer 2008), en este trabajo la equitatividad estuvo relacionada de forma negativa con el aumento del tamaño del fragmento y del porcentaje de bosque maduro. Adicionalmente, observamos que paisajes más fragmentados y con mayor porcentaje de áreas abiertas se relacionaron con una mayor equitatividad. Este resultado aparentemente contradictorio puede ser debido al uso de distintos índices de equitatividad. El índice de equitatividad utilizado en el presente estudio, el factor de equitatividad propuesto por Jost (2010), es un indicador aproximado de la proporción de especies dominantes en la comunidad. Al dividir el número aproximado de especies dominantes (2D) entre la riqueza total (S), para un número dado de especies, toma su valor mínimo cuando la abundancia del ensamble se concentra en una especie, y su valor máximo cuando todas las especies son igualmente comunes. Así, al reducirse la cantidad de bosque maduro y aumentar la cantidad de áreas abiertas y el grado de fragmentación, la proporción de especies dominantes incrementó, posiblemente debido a la desaparición de especies poco frecuentes. Esto concuerda con la idea de que existe un gradiente de vulnerabilidad a la extinción entre especies (Ewers y Didham 2006). Es decir, los fragmentos más pequeños, los paisajes más fragmentados y aquellos con menor cobertura arbórea (de fragmentos de bosque y en la matriz), contienen comunidades más equitativas como resultado de la pérdida de especies. De acuerdo con estos resultados, la permanencia de especies poco frecuentes depende del mantenimiento e incremento de cobertura forestal en el paisaje. La fragmentación del paisaje estuvo mayormente asociada con la equitatividad de la comunidad, lo que pone de manifiesto que, al igual que en zonas templadas, el efecto de la fragmentación *per se* sobre la biodiversidad es débil (revisado por Fahrig 2003).

6.2 Efecto de la complejidad de la forma

La complejidad de la forma puede tener efectos tanto positivos como negativos sobre la biodiversidad (revisado por Ewers y Didham 2006). En la presente investigación se encontró que la riqueza de especies estuvo negativamente asociada con la complejidad de la forma. Esta

relación puede estar vinculada al efecto de borde, pues se sabe que fragmentos con formas más complejas tienen mayor proporción de su área expuesta al borde con la matriz, acentuando así el grado en que los efectos de borde penetran dentro del hábitat (Ewers y Didham 2006). En el caso de los escarabajos coprófagos, se ha observado que las especies típicas del interior del bosque son sensibles al efecto de borde (Halffter *et al.* 1992, Spector y Ayzama 2003) y que éste puede modificar su distribución (Escobar y Chacón 2000). En particular, en los bordes se pierde humedad y aumenta la temperatura (Kapos 1989), lo que puede provocar la desecación del excremento y afectar la supervivencia de las larvas en el suelo (Klein 1989). Por otra parte, la complejidad de la forma del fragmento puede dar lugar a la división del hábitat central en múltiples áreas centrales, separadas por regiones de hábitat afectadas por borde (Ewers y Didham 2006). Esta división podría afectar a las poblaciones de escarabajos coprófagos, que requieren grandes extensiones de bosque para su supervivencia (Halffter y Halffter 1989). Los resultados de este trabajo son consistentes con estas ideas e indican que la complejidad de la forma de los fragmentos y la densidad de borde tienen un impacto negativo sobre los escarabajos coprófagos. Promover activamente el crecimiento de la vegetación a lo largo de los bordes de los fragmentos de bosque se ha sugerido como estrategia para mitigar el efecto de borde y disminuir el aislamiento del fragmento en la matriz (Díaz *et al.* 2010).

6.3 Impacto de la composición de la matriz

Un número creciente de estudios sugiere que la calidad de la matriz es de crucial importancia en la determinación de la abundancia y composición de especies dentro de los fragmentos (Ewers y Didham 2006, Prevedello y Vieira 2010). En particular, la riqueza de Scarabaeinae en hábitats perturbados está influenciada por la naturaleza arbórea de la matriz (Halffter *et al.* 1992, Quintero y Roslin 2005, Halffter *et al.* 2007). Se ha observado que los bosques en regeneración y las plantaciones arbóreas pueden contribuir a contrarrestar la pérdida de especies en bosques tropicales fragmentados y contribuir a su recuperación (Quintero y Roslin 2005, Nichols *et al.* 2007), sin embargo, en el presente estudio el porcentaje de bosques secundarios y cultivos arbolados en la matriz no mostró relación con las variables de respuesta (no mostrado). Aunque se ha descrito que el crecimiento secundario disminuye la barrera impuesta por las áreas abiertas (Klein 1989), y que las especies de bosque son más abundantes en bosques secundarios que en pastizales (Halffter *et al.* 1992); también se ha atribuido un bajo

valor de conservación a los bosques secundarios y las plantaciones, al mantener una comunidad muy empobrecida de especies de bosque primario, con menor abundancia y biomasa promedio (Gardner *et al.* 2008). Adicionalmente, existen factores de confusión que pueden influir la relación entre el porcentaje de bosques secundarios y cultivos arbolados en la matriz y la comunidad de escarabajos coprófagos. Por ejemplo, la cercanía a los fragmentos de bosque (Díaz *et al.* 2010), efectos de borde (Barlow *et al.* 2007), la configuración espacial del paisaje y diferencias en la historia de uso de suelo (Quintero y Roslin 2005), así como diferencias en los tipos de hábitat incluidos dentro de las categorías bosque secundario y cultivos arbolados (*e.g.* plantaciones de diferentes especies de árboles y diferentes tipos de vegetación del sotobosque; Gardner *et al.* 2008).

En contraste, el aumento de la cantidad de áreas abiertas en la matriz mostró un efecto negativo sobre la riqueza, abundancia y biomasa total de escarabajos coprófagos. Esto puede deberse a que para los escarabajos coprófagos las áreas abiertas representan barreras a la dispersión, posiblemente debido a diferencias microclimáticas (Klein 1989). La composición de la matriz es un factor determinante de las condiciones a las que los fragmentos de bosque están expuestos, y regula la dispersión de especies a través de ellos (Passamani y Ribeiro 2009). Para los escarabajos coprófagos, el borde entre el bosque y el pastizal representa un “borde duro”, que no permite el movimiento entre fragmentos a través del pastizal (Díaz *et al.* 2010). Si los escarabajos coprófagos permanecen en fragmentos aislados desde los que no pueden dispersarse, podrían ser susceptibles a depresión por endogamia; así como a la extinción selectiva debido al aislamiento de las poblaciones, a procesos estocásticos y a la desaparición de vertebrados en los fragmentos (Klein 1989, Vulinec 2002). Se ha observado que las cercas vivas conectadas a fragmentos de bosque actúan como corredores de hábitat para los escarabajos coprófagos (Díaz *et al.* 2010), y que la heterogeneidad del paisaje favorece el mantenimiento de la diversidad en hábitats modificados (Halffter *et al.* 1992, Rös *et al.* 2012). Por ello, disminuir la cantidad de áreas abiertas en la matriz con árboles del bosque original, promoviendo la heterogeneidad espacial y las condiciones de sombra y humedad, así como establecer corredores de vegetación entre los fragmentos, asegurando el desplazamiento de los individuos, podría favorecer el mantenimiento de los ensambles de escarabajos coprófagos y sus funciones ecológicas en paisajes tropicales de dominio humano.

7. CONCLUSIONES

En contraste con otros grupos taxonómicos en la región (*e.g.* primates: Arroyo-Rodríguez *et al.* 2013b; mamíferos grandes: Garmendia *et al.* 2013; mamíferos pequeños: San José y Alcalde 2013; árboles: Hernández-Ruedas *et al.* 2014), los escarabajos coprófagos parecen ser mucho más sensibles a la modificación del hábitat. Este hallazgo apoya la idea de que la subfamilia Scarabaeinae es un buen grupo indicador para medir las consecuencias de la transformación de los ecosistemas forestales sobre la biodiversidad (Halffter y Favila 1993).

La distribución y abundancia de los escarabajos de hábitos coprófagos está influenciada por múltiples factores, incluyendo la cantidad de hábitat, atributos estructurales (*e.g.*, la forma de los fragmentos), la composición de la matriz y la disponibilidad de recursos (en particular la presencia de vertebrados). Entre los factores evaluados, la cobertura forestal tuvo mayor influencia sobre la comunidad de escarabajos coprófagos, lo que sugiere que el mantenimiento de grandes áreas de bosque maduro es indispensable para la conservación del grupo y la permanencia de especies poco frecuentes. Estos resultados indican que además de mantener la cobertura de bosque maduro, fomentar las formas de fragmento compactas, promover el crecimiento de la vegetación a lo largo de los bordes de los fragmentos y disminuir la cantidad de áreas abiertas dentro de la matriz, es necesario para mantener los ensambles de escarabajos coprófagos, así como sus funciones ecológicas, en paisajes tropicales dominados por la presencia humana. Estas estrategias podrían mitigar los efectos de borde y fomentar la conectividad en el paisaje. También podrían amortiguar los cambios en las condiciones microclimáticas producidos por la deforestación, y favorecer la disponibilidad de alimento necesario para la reproducción y supervivencia de estos organismos.

La deforestación en el área de estudio es relativamente reciente (desde 1960; Gómez-Pompa y Dirzo 1995) pero la región de Marqués de Comillas ha sufrido las mayores tasas de pérdida de bosque maduro dentro del corredor biológico mesoamericano (Mora 2008). Si las tendencias actuales de deforestación y defaunación continúan, la diversidad de este grupo de insectos y sus funciones en el ecosistema se verán fuertemente amenazadas.

La comunidad de escarabajos coprófagos mostró relación con el contexto del fragmento y del paisaje, destacando la importancia de realizar estudios que incluyan ambas escalas para identificar de manera más precisa los factores con mayor influencia sobre la distribución y abundancia de los organismos en bosques tropicales fragmentados.

8. LITERATURA CITADA

- Aide T.M., Clark M.L., Grau H.R., López-Carr D., Levy M.A., Redo D. *et al.* 2013. Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001–2010). *Biotropica* 45: 262–271.
- Andresen E. 2003. Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. *Ecography* 26: 87–97.
- Arellano L., León Cortés J., Halffter G. 2008. Response dung beetle assemblages to landscape structure in remnant natural and modified habitats in southern Mexico. *Insect Conserv. Diver.* 1: 253–262.
- Arriaga L., Espinoza J.M., Aguilar C., Martínez E., Gómez L., Loa E. (Coords). 2000. Lacandona, en: *Regiones terrestres prioritarias de México*. CONABIO, México. pp. 537–540.
- Arroyo-Rodríguez V., Cuesta-del Moral E., Mandujano S., Chapman C.A., Reyna-Hurtado R., Fahrig L. 2013a. Assessing habitat fragmentation effects on primates: the importance of evaluating questions at the correct scale, en: Marsh L.K., Chapman C.A. (Eds), *Primates in fragments. Complexity and resilience, Developments in primatology: progress and prospects*. Springer, New York. Pp. 13–28.
- Arroyo-Rodríguez V., González-Perez I.M., Garmendia A., Solà M., Estrada A. 2013b. The relative impact of forest patch and landscape attributes on black howler monkey populations in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Landscape Ecol.* 28: 1717–1727.
- Barlow J., Gardner T.A., Araujo I.S., Ávila-Pires T.C., Bonaldo A.B., Costa J.E. *et al.* 2007. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104:18555-18560.
- Brokaw N.V.L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66: 682–687.
- Burnham K.P., Anderson D.R. 2002. *Model selection and multi-model inference. A Practical Information-Theoretic Approach*. 2a ed. Springer, New York.
- Calcagno V., Mazancourt C. 2010. glmulti: An R package for easy automated model selection with (Generalized) Linear Models. *J. Stat. Softw.* 34: 1–29.
- Camara G., Souza R.C.M., Freitas U.M., Garrido J. 1996. SPRING: Integrating remote sensing and GIS by object-oriented data modeling. *Comput. Graph.* 20: 395–403.
- Ceballos G., Rodríguez P., Medellín R. 1998. Assessing conservation priorities in megadiverse Mexico: mammalian diversity, endemism and endangerment. *Ecol. Appl.* 8: 8–17.
- Challenger A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro*. Instituto de Biología, UNAM; CONABIO, México.
- Challenger A., Soberón J. 2008. Los ecosistemas terrestres, en *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., Shen T.J. 2010. Program SPADE (species prediction and diversity estimation). Programa y guía del usuario publicados en <http://chao.stat.nthu.edu.tw>.
- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2013. *Áreas protegidas decretadas*. Disponible desde Internet en http://www.conanp.gob.mx/que_hacemos/, Revisado: noviembre 2013.
- Crawley M.J. 2002. *Statistical computing. An introduction to data analysis using S-plus*. John Wiley & Sons, Londres.

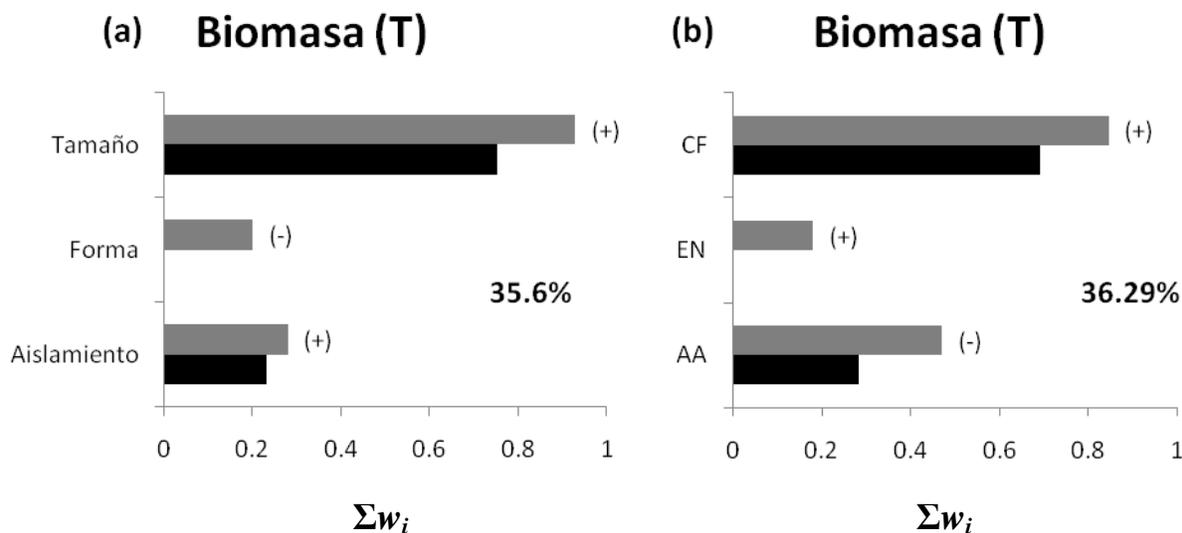
- Crawley M.J. 2007. The R book. John Wiley & Sons Ltd.
- Denslow J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18: 431–451.
- Díaz A, Galante E, Favila ME. 2010. The effect of the landscape matrix on the distribution of dung and carrion beetles in a fragmented tropical rain forest. *J. Insect Sci.* 10:81 disponible desde Internet: insectscience.org/10.81
- Didham R.K., Ghazoul J., Stork N.E., Davis A.J. 1996. Insects in fragmented forest: a functional approach. *Trends Ecol. Evol.* 11: 255–260.
- Escobar F. 1997. Estudio de la comunidad de coleópteros coprófagos (Scarabaeidae) en un remanente de bosque seco al norte del Tolima, Colombia. *Caldasia* 19: 419-430.
- Escobar F., Chacón de Ulloa P. 2000. Distribución espacial y temporal en un gradiente de sucesión de la fauna de coleópteros coprófagos (Scarabaeidae, Aphodiinae) en un bosque tropical montano, Nariño, Colombia. *Rev. Biol. Trop.* 48: 961–975.
- Escobar F., Halfpeter G., Solis A., Halfpeter V., Navarrete D. 2008. Temporal shifts in dung beetle community structure within a protected area of tropical wet forest: a 35-year study and its implications for long term conservation. *J. Appl. Ecol.* 45: 1534–1592.
- Estrada A., Coates-Estrada R. 1991. Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 7: 459–474.
- Estrada A., Coates-Estrada R., Anzures A., Cammarano P. 1998. Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 14: 577–593.
- Ewers R.M., Didham R.K. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biol. Rev.* 81: 117–142.
- Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 487–515.
- Fahrig L., Baudry J., Brotons L., Burel F., Crist T.O., Fuller R.J., Sirami C., Siriwardena G.M., Martin J.L. 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol. Lett.* 14: 101–112.
- FAO (Food and Agriculture Organization). 2011. Situación de los bosques del mundo 2011. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma. 176 p.
- Forman R., Godron M. 1986. Landscape ecology. John Wiley and Sons. New York, NY.
- Gardner T.A., Hernandez M.I.M., Barlow J., Peres C.A. 2008. Understanding the biodiversity consequences of habitat change: The value of secondary and plantation forests for neotropical dung beetles. *J. Appl. Ecol.* 45: 883–893.
- Garmendia A., V. Arroyo-Rodríguez, A. Estrada, E. Naranjo, K.E. Stoner. 2013. Landscape and patch attributes impacting medium- and large-sized terrestrial mammals in a fragmented rain forest. *J. Trop. Ecol.* 29: 331–344.
- Gómez-Pompa A., Dirzo R. (Coords.). 1995. Reservas de la biosfera y otras áreas naturales protegidas de México. INE (Instituto Nacional de Ecología) – CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). México, D.F.
- Halfpeter G., Favila M., Halfpeter V. 1992. A comparative study of the structure of the scarab guild in Mexican tropical rain forests and derived ecosystems. *Folia Entomol. Mex.* 84: 131-156.

- Halffter G., Favila M.E. 1993. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analysing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biol. Intern.* 27:15–21.
- Halffter G., Halffter V. 1989. Behavioral evolution of the non-rolling roller beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acta Zool. Mex.* 32: 1–53.
- Halffter G., Matthews E.G. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomol. Mex.* 12:1–312.
- Halffter G., Pineda E., Arellano L., Escobar F. 2007. Instability of copronecrophagous beetle assemblages (Coleoptera: Scarabaeinae) in a mountainous tropical landscape of Mexico. *Environ. Entomol.* 6:1367–1407.
- Hansen M.C., Potapov P.V., Moore R., Hancher M., Turubanova S. A., Tyukavina A. *et al.* 2013. High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science* 342: 850–853.
- Hanski I. 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Hanski, I., Cambefort, Y. (Eds.), 1991. *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Hernández-Ruedas M.A., Arroyo-Rodríguez V., Meave J.A., Martínez-Ramos M., Ibarra-Manríquez G., Martínez E., Jamangapé G., Melo F.P.L., Santos B.A. 2014. Conserving tropical tree diversity and forest structure: the value of small rainforest patches in moderately-managed landscapes. *PLoS ONE* (en prensa).
- Horgan, F. 2005. Effects of deforestation on diversity, biomass and function of dung beetles on the eastern slopes of the Peruvian Andes. *For. Ecol. Manage.* 216: 117–133.
- Ibarra-Manríquez, G., Martínez-Ramos M. 2002. Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest. *Plant Ecol.* 60: 91–112.
- INE (Instituto Nacional de Ecología). 2000. Programa de manejo Reserva de la Biosfera Montes Azules. Instituto Nacional de Ecología, Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca, México.
- Jost L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113: 363–375.
- Jost L. 2010. The relation between evenness and diversity. *Diversity* 2: 207–232.
- Kapos V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *J. Trop. Ecol.* 5: 173–185.
- Klein B.C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia. *Ecology* 70: 1715–1725.
- Larsen T.H., Lopera A., Forsyth A. 2008. Understanding trait-dependent community disassembly: dung beetles, density functions and forest fragmentation. *Conserv. Biol.* 22: 1288–1298.
- Laurance W.F., Ferreira L.V., Rankin-de Merona J.M., Laurance S.G., Hutchings R., Lovejoy T.E. 1998. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. *Conserv. Biol.* 12: 460–464.
- Laurance W.F., Lovejoy T.E., Vasconcelos H.L., Bruna E.M., Didham R.K., Stouffer P.C. *et al.* 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: A 22-year investigation. *Conserv. Biol.* 16: 605–618.
- Lindenmayer D., Hobbs R.J., Montague-Drake R., Alexandra J., Bennett A., Burgman M. *et al.* 2008. A checklist for ecological management of landscapes for conservation. *Ecol. Lett.* 11: 78–91.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press.
- Magurran A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, Oxford.

- Martínez E., Ramos C., Chiang F. 1994. Lista florística de la Lacandona, Chiapas. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 54: 99–177.
- Maunder M., Clubbe C. 2002. Conserving tropical botanical diversity in the real world, en: Maunder M., Clubbe C., Hankamer C., Groves M. (Eds.), *Plant conservation in the tropics*. The Royal Botanic Garden, Kew. pp. 30–48.
- McGarigal, K., Cushman, S.A. 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecol. Appl.* 12:335–345.
- Mendoza E., Dirzo R. 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodivers. Conserv.* 8:1621–1641.
- Mora F. 2008. Caracterización de la cobertura forestal en el Corredor Biológico Mesoamericano-México: patrones espaciales en la pérdida y fragmentación de bosques, en: Centro de Investigación en Geografía y Geomática, Centro Geo. Importancia del capital ecológico de la región del Corredor Biológico Mesoamericano-México: evaluación de la biodiversidad, ciclo hidrológico y dinámica de la cobertura forestal. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad; Corredor Biológico Mesoamericano México. México. pp. 55–83.
- Murcia C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends Ecol. Evol.* 10: 58–62.
- Navarrete D., Halffter G. 2008. Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) diversity in continuous forest, forest fragments and cattle pastures in a landscape of Chiapas, Mexico: the effects of anthropogenic changes. *Biodivers. Conserv.* 17: 2869–2898.
- Neter J., Kutner M.H., Nachtsheim C.J., Wasserman W. 1996. *Applied linear statistical models*. 4a Ed. Irwin, Chicago.
- Nichols E., Larsen T., Spector S., Davis A., Escobar F., Favila M., Vulinec K. 2007. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: a review and meta-analysis. *Biol. Conserv.* 137: 1–19.
- Nichols E., Larsen T., Spector S., Amezcuita S., Favila M.E. 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biol. Conserv.* 141: 1461–1474.
- Passamani M., Ribeiro D. 2009. Small mammals in a fragment and adjacent matrix in southeastern Brazil. *Braz. J. Biol.* 69: 305–309.
- Peres C.A., Dolman P.M. 2000. Density compensation in Neotropical primate communities: evidence from 56 hunted and nonhunted Amazonian forests of varying productivity. *Oecologia* 122: 175–189.
- Prevedello J.A., Vieira M.V. 2010. Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. *Biodivers. Conserv.* 19: 1205–1223.
- Quinn G., Keough M. 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, Londres.
- Quintero I., Roslin T. 2005. Rapid recovery of dung beetle communities following habitat fragmentation in Central Amazonia. *Ecology* 86: 3303–3311.
- R Core Team. 2013. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible desde Internet en: <http://www.R-project.org>
- Ratcliffe B.C. 1980. Take a beetle to lunch today, or the natural history of dung beetles. *University of Nebraska News* 59: 1–4. (Museum Notes No. 66).

- Rös M., Escobar F., Halffter G. 2012. How dung beetles respond to a human-modified variegated landscape in Mexican cloud forest: a study of biodiversity integrating ecological and biogeographical perspectives. *Divers. Distrib.* 18: 377–389.
- Rzedowski J. 2006. *Vegetación de México*. 1ra edición digital, CONABIO, México, 504 pp.
- San José y Alcalde M. 2013. Respuesta de los roedores a la pérdida y fragmentación del hábitat: un enfoque paisajístico en la selva Lacandona, Chiapas. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM. Morelia, Michoacán.
- Sala O.E., Chapin F.S., Armesto J.J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo R. *et al.* 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770–1774.
- Santos-Filho M., Peres C.A., da Silva D.J., Sanaiotti T.M. 2012. Habitat patch and matrix effects on small-mammal persistence in Amazonian forest fragments. *Biodivers. Conserv.* 21: 1127–1147.
- Schoereder J.H., Galbiati C., Ribas C.R., Sobrinho T.G., Sperber C.F., DeSouza O. *et al.* 2004. Should we use proportional sampling for species-area studies? *J. Biogeogr.* 31:1219–1226.
- Spector S. 2006. Scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): An invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. *The Coleopterists Bulletin* 5:71–83.
- Spector S., Ayzama S. 2003. Rapid turnover and edge effects in dung beetle assemblages (Scarabaeidae) at a Bolivian neotropical forest–savanna ecotone. *Biotropica* 35: 394–404.
- Spector, S., Forsyth A. B. 1998. Indicator taxa in the vanishing tropics, en: Balmford A., Mace G. (Eds.), *Conservation in a Changing World*. Cambridge University Press, Cambridge. p. 181–210.
- Thornton D.H., Branch L.C., Sunquist M.E. 2011. Passive sampling effects and landscape location alter associations between species traits and response to fragmentation. *Ecol. Appl.* 21:817–829.
- Tscharntke T., Steffan-Dewenter I., Kruess A., Thies C. 2002. Characteristics of insect populations on habitat fragments: a mini review. *Ecol. Res.* 17: 229–239.
- Tscharntke T., Tylianakis M., Rand T.A., Didham R.K., Fahrig L., Batáry P. *et al.* 2012. Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biol. Rev.* 87: 661–685.
- Vulinec, K. 2002. Dung beetle communities and seed dispersal in primary forest and disturbed land in Amazonia. *Biotropica*. 34:297–309.
- Whittingham M.J., Swetnam R.D., Wilson J.D., Chamberlain D.E., Freckleton R.P. 2005. Habitat selection by yellowhammers *Emberiza citrinella* on lowland farmland at two spatial scales: implications for conservation management. *J. Appl. Ecol.* 42: 270–280.
- Wilson, E.O. (Ed.), 1988. *Biodiversity*. National Academy of Sciences, Washington, DC.

9. APÉNDICES



A1. Variables explicativas incluidas en el conjunto de modelos con 95% de confianza (gris) y en los modelos dentro de las 2 unidades de AIC ($\Delta AIC < 2$; negro) en relación con la biomasa total (T), a escala de fragmento (a) y de paisaje (b). Las variables se muestran clasificadas según la suma de los pesos de Akaike de todos los modelos en los que se incluyó cada variable (Σw_i). Los signos (+) y (-) indican la dirección de los efectos de cada variable explicativa (es decir, el signo del parámetro del modelo promediado; Cuadros 4 y 5) sobre cada variable de respuesta. El porcentaje mostrado en cada figura indica la devianza explicada por el modelo completo. CF: cobertura forestal, EN: grado de fragmentación, AA: áreas abiertas.

A2. Resultados de la selección de modelos basados en la teoría de la información y la inferencia de modelos múltiples para los factores a escala de fragmento, se detalla el conjunto de modelos con 95% de confianza^a. Se presenta el valor de inflación de la varianza (VIF) para las variables explicativas.

⁰D – Riqueza de especies

Modelo	Intercepto	Tamaño	Forma	Aislamiento ^b	AICc ^c	$\Delta AICc^d$	w_i^e
1	x	x	x		181.45	0.00	0.50
2	x	x			182.51	1.06	0.29
3	x	x	x	x	184.33	2.88	0.12
4	x	x		x	185.14	3.69	0.08
VIF		3.36	1.81	2.40			

¹D – ~ Especies comunes

Modelo	Intercepto	Tamaño	Forma	Aislamiento ^b	AICc ^c	$\Delta AICc^d$	w_i^e
1	x				105.95	0.00	0.49
2	x		x		108.54	2.59	0.14
3	x			x	108.54	2.60	0.14
4	x	x			108.55	2.61	0.13

5	x		x	x	111.43	5.48	0.03
6	x	x	x		111.44	5.50	0.03
VIF		2.88	1.44	2.29			

²D - ~ Especies dominantes

Modelo	Intercepto	Tamaño	Forma	Aislamiento ^b	AICc ^c	Δ AICc ^d	w_i^e
1	x				104.82	0.00	0.42
2	x	x			106.76	1.94	0.16
3	x			x	106.96	2.14	0.15
4	x		x		106.96	2.14	0.15
5	x	x	x		109.58	4.76	0.04
6	x		x	x	109.62	4.80	0.04
VIF		2.88	1.44	2.29			

Abundancia

Modelo	Intercepto	Tamaño	Forma	Aislamiento ^b	AICc ^c	Δ AICc ^d	w_i^e
1	x	x			28.69	0.00	0.46
2	x	x		x	30.38	1.69	0.20
3	x	x	x		31.27	2.58	0.13
4	x				32.80	4.11	0.06
5	x		x		33.15	4.46	0.05
6	x	x	x	x	33.19	4.49	0.05
7	x			x	33.68	4.99	0.04
VIF		2.97	1.82	2.04			

Biomasa Total

Modelo	Intercepto	Tamaño	Forma	Aislamiento ^b	AICc ^c	Δ AICc ^d	w_i^e
1	x	x			154.86	0.00	0.52
2	x	x		x	156.46	1.60	0.23
3	x	x	x		157.65	2.79	0.13
4	x	x	x	x	159.64	4.78	0.05
5	x		x		160.83	5.97	0.03
VIF		2.88	1.44	2.29			

Biomasa Individual Promedio

Modelo	Intercepto	Tamaño	Forma	Aislamiento ^b	AICc ^c	Δ AICc ^d	w_i^e
1	x				-94.39	0.00	0.43
2	x			x	-92.51	1.88	0.17
3	x	x			-92.26	2.13	0.15
4	x		x		-91.86	2.52	0.12

5	x	x		x	-89.61	4.78	0.04
6	x		x	x	-89.60	4.78	0.04
VIF		2.88	1.44	2.29			

EF – Factor de equitatividad de la comunidad

Modelo	Intercepto	Tamaño	Forma	Aislamiento ^b	AICc ^c	Δ AICc ^d	w_i^e
1	x	x			-27.49	0.00	0.53
2	x	x	x		-24.78	2.71	0.14
3	x	x		x	-24.59	2.89	0.13
4	x			x	-23.51	3.98	0.07
5	x		x	x	-22.27	5.22	0.04
6	x		x		-22.14	5.35	0.04
7	x	x	x	x	-21.58	5.91	0.03
VIF		2.88	1.44	2.29			

^a Conjunto de modelos para los cuales la suma de los pesos de Akaike > 0.95 ; X indica la inclusión de la variable en cada modelo individual.

^b Logaritmo $(m+1)$ de la distancia media entre fragmentos.

^c Criterio de información Akaike corregido para tamaño de muestra pequeño.

^d Diferencias en el AICc en comparación con el modelo más parsimonioso.

^e Pesos Akaike.

VIF: valor de inflación de la varianza.

A3. Resultados de la selección de modelos basados en la teoría de la información y la inferencia de modelos múltiples para los factores a escala de paisaje, se detalla el conjunto de modelos con 95% de confianza^a. Se presenta el valor de inflación de la varianza (*VIF*) para las variables explicativas.

⁰D – Riqueza de especies

Modelo	Intercepto	Bosque Maduro	EN ^b	Áreas abiertas Matriz	AICc ^c	Δ AICc ^d	w_i^e
1	x	x		x	220.40	0.00	0.70
2	x	x	x	x	222.44	2.04	0.25
VIF		1.64	1.18	1.42			

¹D - ~ Especies comunes

Modelo	Intercepto	Bosque Maduro	EN ^b	Áreas abiertas Matriz	AICc ^c	Δ AICc ^d	w_i^e
1	x				105.95	0.00	0.48
2	x		x		108.34	2.39	0.15
3	x	x			108.49	2.54	0.13
4	x			x	108.57	2.63	0.13

5	x	x	x		111.01	5.07	0.04
6	x		x	x	111.24	5.29	0.03
VIF		1.36	1.10	1.24			

²D - ~ Especies dominantes

Modelo	Intercepto	Bosque Maduro	EN ^b	Áreas abiertas Matriz	AICc ^c	ΔAICc ^d	w _i ^e
1	x				104.82	0.00	0.35
2	x		x		105.83	1.01	0.21
3	x			x	106.62	1.80	0.14
4	x	x			107.03	2.21	0.12
5	x		x	x	108.08	3.26	0.07
6	x	x	x		108.66	3.84	0.05
VIF		1.36	1.10	1.24			

Abundancia

Modelo	Intercepto	Bosque Maduro	EN ^b	Áreas abiertas Matriz	AICc ^c	ΔAICc ^d	w _i ^e
1	x			x	28.18	0.00	0.26
2	x	x			28.25	0.07	0.25
3	x	x		x	28.41	0.23	0.23
4	x	x	x		30.09	1.92	0.10
5	x		x	x	30.80	2.63	0.07
6	x	x	x	x	30.83	2.65	0.07
VIF		1.72	1.21	1.47			

Biomasa Total

Modelo	Intercepto	Bosque Maduro	EN ^b	Áreas abiertas Matriz	AICc ^c	ΔAICc ^d	w _i ^e
1	x	x			155.46	0.00	0.41
2	x	x		x	156.17	0.70	0.29
3	x			x	158.24	2.77	0.10
4	x	x	x		158.34	2.87	0.10
5	x	x	x	x	159.38	3.92	0.06
6	x		x	x	160.86	5.40	0.03
VIF		1.36	1.10	1.24			

Biomasa Individual Promedio

Modelo	Intercepto	Bosque Maduro	EN ^b	Áreas abiertas Matriz	AICc ^c	ΔAICc ^d	w _i ^e
1	x				-94.39	0.00	0.41
2	x		x		-92.56	1.83	0.16
3	x			x	-92.49	1.90	0.16
4	x	x			-91.83	2.56	0.11
5	x		x	x	-90.59	3.80	0.06
6	x	x		x	-90.11	4.28	0.05
7	x	x	x		-89.66	4.73	0.04
VIF		1.36	1.10	1.24			

EF – Factor de equitatividad de la comunidad

Modelo	Intercepto	Bosque Maduro	EN ^b	Áreas abiertas Matriz	AICc ^c	ΔAICc ^d	w _i ^e
1	x	x	x		-26.57	0.00	0.21
2	x		x	x	-26.56	0.01	0.21
3	x	x			-26.36	0.21	0.19
4	x	x	x	x	-25.87	0.70	0.15
5	x	x		x	-25.43	1.14	0.12
6	x			x	-24.05	2.52	0.06
7	x		x		-24.05	2.52	0.06
VIF		1.36	1.10	1.24			

^a Conjunto de modelos para los cuales la suma de los pesos de Akaike > 0.95; X indica la inclusión de la variable en cada modelo individual.

^b EN: grado de fragmentación.

^c Criterio de información Akaike corregido para tamaño de muestra pequeño.

^d Diferencias en el AICc en comparación con el modelo más parsimonioso.

^e Pesos Akaike.

^f VIF: valor de inflación de la varianza.