



INSTITUTO POTOSINO DE INVESTIGACIÓN
CIENTÍFICA Y TECNOLÓGICA, A.C.

POSGRADO EN CIENCIAS AMBIENTALES

Índice morfométrico como indicador de la variación morfológica de los escarabajos
estercoleros (Coleoptera: Scarabaeidae)

Tesis que presenta

Miguel Andrés Pérez Carreón

Para obtener el grado de

Maestro(a) en Ciencias Ambientales

Codirectores:

Dr. Felipe Barragán Torres

Dr. Alfredo Ramírez Hernández

San Luis Potosí, S.L.P., agosto de 2021



Constancia de aprobación de la tesis

La tesis “Índice morfométrico como indicador de la variación morfológica de los escarabajos estercoleros (Coleoptera: Scarabaeidae)” presentada para obtener el Grado de Maestro(a) en Ciencias Ambientales fue elaborada por **Miguel Andrés Pérez Carreón** y aprobada el **día de mes de 2021** por los suscritos, designados por el Colegio de Profesores de la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

Dr. Felipe Barragán Torres
Codirector de la tesis

Dr. Alfredo Ramírez Hernández
Codirector de la tesis

Dr. David Douterlungne Rotsaert
Miembro del Comité Tutorial

Dr. Julián Bueno Villegas
Miembro del Comité Tutorial

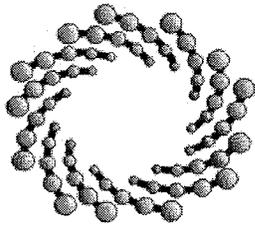


Créditos Institucionales

Esta tesis fue elaborada en el Laboratorio de Biotecnología de Productos Naturales del Consorcio de Investigación, Innovación y Desarrollo para las Zonas Áridas (CIIDZA), bajo la codirección de los Doctores Felipe Barragán Torres y Alfredo Ramírez Hernández.

Durante la realización del trabajo el autor recibió una beca académica del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, No. De registro: 873200 y del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

El trabajo de campo realizado durante la elaboración de esta tesis fue financiado gracias al apoyo económico del proyecto CONACYT (FORDECYT – CIIDZA: 296354)



IPICYT

Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

Acta de Examen de Grado

El Secretario Académico del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., certifica que en el Acta 093 del Libro Primero de Actas de Exámenes de Grado del Programa de Maestría en Ciencias Ambientales está asentado lo siguiente:

En la ciudad de San Luis Potosí a los 6 días del mes de agosto del año 2021, se reunió a las 10:00 horas en las instalaciones del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., el Jurado integrado por:

Dr. David Douterlungne Rotsaert	Presidente	IPICYT
Dr. Alfredo Ramírez Hernández	Secretario	IPICYT
Dr. Felipe Barragán Torres	Sinodal	IPICYT

a fin de efectuar el examen, que para obtener el Grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS AMBIENTALES

sustentó el C.

Miguel Andrés Pérez Carreón

sobre la Tesis intitulada:

Índice morfométrico como indicador de la variación morfológica de los escarabajos estercoleros (Coleoptera: Scarabaeidae)

que se desarrolló bajo la dirección de

Dr. Alfredo Ramírez Hernández
Dr. Felipe Barragán Torres

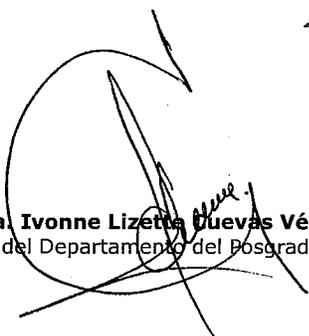
El Jurado, después de deliberar, determinó

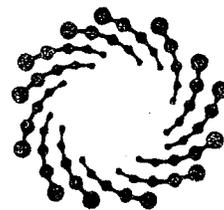
APROBARLO

Dándose por terminado el acto a las 12:20 horas, procediendo a la firma del Acta los integrantes del Jurado. Dando fe el Secretario Académico del Instituto.

A petición del interesado y para los fines que al mismo convengan, se extiende el presente documento en la ciudad de San Luis Potosí, S.L.P., México, a los 6 días del mes de agosto de 2021.


Dr. Marcial Bonilla Marín
Secretario Académico


Mtra. Ivonne Lizetta Dueñas Vélez
Jefa del Departamento del Posgrado



IPICYT
SECRETARÍA ACADÉMICA
INSTITUTO POTOSINO DE
INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA
Y TECNOLÓGICA, A.C.

Dedicatoria

Al científico mexicano y su ardua labor, quien actualmente vive en un ambiente de desprestigio e incertidumbre.

Agradecimientos

A mis directos de tesis, el Dr. Felipe Barragán y el Dr. Alfredo Ramírez, por su invaluable apoyo y guía a lo largo de este proyecto, asimismo, les agradezco por las facilidades que me otorgaron a lo largo de la maestría y su vital apoyo en el trabajo de campo. También les agradezco por las ocasiones que los tuve como mis maestros, contribuyendo a mi formación como ecólogo.

A mis sinodales, Dr. David Douterlungne Rotsaert y Dr. Julián Bueno Villegas, por dedicar tiempo y esfuerzo para la revisión de esta tesis, así como sus comentarios y aportaciones invaluable para mejorar el trabajo.

En el ámbito personal, estoy profundamente agradecido con mis compañeras de maestría con quienes pase ratos agradables y estresantes a lo largo de la maestría. Me decepciona que la pandemia no me permitió compartir más momentos con ustedes, pero agradezco los que tuve oportunidad de disfrutar. Hago especial mención a Claudia Rosales que me apoyo y enseñó a ser un buen ecólogo en campo, cuyos regaños me inculcaron disciplina y dedicación.

Asimismo, le agradezco a Isabel Hernández quien continúa enseñándome día a día, cuyo apoyo sigo disfrutando y cuyas palabras de aliento siempre atesoro. Le deseo mucho éxito en su vida profesional y personal, y espero poder mantener su amistad muchos años más y poder ser testigo de sus muchos logros.

Finalmente, agradezco a mi familia por su apoyo constante y amor inigualable.

Abreviaturas

Longitud de la cabeza (l.cabeza)	Longitud total (l.total)
Longitud del clípeo (l.clípeo)	Ancho promedio (a.promedio)
Ancho de la cabeza (a.cabeza)	Volumen del pronoto (v.pronoto)
Longitud del pronoto (l.pronoto)	Área de la protibia (ar.protibia)
Ancho del pronoto (a.pronoto)	Coeficiente entre la longitud de la tibia anterior y posterior (rtatb)
Longitud del abdomen (l.abdomen)	Tamaño del cuerpo (t.delcuerpo)
Ancho del abdomen (a.abdomen)	Área de la cabeza (ar.cabeza)
Longitud del tórax (l.torax)	Longitud de la pata anterior (l.p.ant.)
Longitud del protórax (l.protorax)	Longitud de la pata posterior (l.p.post)
Ancho del tórax (a.torax)	Coeficiente entre la longitud de la pata anterior y posterior (rpapp)
Longitud de la protibia (l.protibia)	Coeficiente entre la longitud y el ancho del tórax (rltat)
Ancho de la protibia (a.protibia)	Coeficiente entre la longitud total y el ancho promedio (rltap)
Longitud del protarso (l.protarso)	Coeficiente entre el peso y la peso máximo a nivel de comunidad (rbmbma)
Longitud de la metatibia (l.metatibia)	Coeficiente entre la longitud de la cabeza y el área de la cabeza (rica).
Ancho de la metatibia (a.metatibia)	
Longitud del metatarso (l.metatarso)	
Profundidad de la cabeza (p.cabeza)	
Profundidad del tórax (p.torax)	
Profundidad del abdomen (p.abdomen)	

Contenido

Constancia de aprobación de la tesis	2
Créditos institucionales	3
Acta de examen	4
Abreviaciones	7
Resumen	9
Abstract	10
Introducción	11
Objetivo general y específicos	16
Hipótesis	16
Materiales y métodos	17
Resultados	25
Discusión	41
Conclusiones	48
Perspectivas	49
Referencias	50

Resumen

Los escarabajos estercoleros (Coleoptera: Scarabaeidae) se distinguen por utilizar el estiércol de mamíferos como su fuente de alimento (coprofagia) y sitio de nidificación. Los rasgos morfológicos de estos escarabajos están asociados con sus funciones ecosistémicas y adaptaciones a las condiciones ambientales. En un esfuerzo por cuantificar distintas variables ecológicas, se han generado una variedad de índices matemáticos que permiten sintetizar e interpretar componentes principales del fenómeno o variable ecológica de interés. El objetivo de este trabajo consistió en proponer un índice basado en rasgos morfológicos relacionados a la remoción de estiércol, que permita cuantificar y comparar entre comunidades, la variación morfológica de los escarabajos estercoleros. En dos sitios con actividad ganadera, pero distinto tipo de manejo, recolectamos escarabajos estercoleros, encontrando un total de 1,706 escarabajos (618 escarabajos de 9 especies estuvieron en el sitio con manejo intermedio y 1706 individuos de 11 especies en el sitio con manejo moderado). Se evaluaron ambas comunidades utilizando el índice propuesto y se determinó que el sitio con manejo intermedio presenta una variación morfológica significativamente mayor respecto del otro sitio. Se realizaron una serie de análisis estadísticos con los datos morfológicos de ambos sitios, y se lograron comprobar los resultados del índice. Se concluyó que es factible cuantificar la variación morfológica entre comunidades de escarabajos estercoleros, a través de rasgos morfológicos asociados a la función de remoción de estiércol, presentes en el índice propuesto. Para realizar la comprobación general del índice, hace falta realizar más investigaciones que tomen en cuenta factores como el tipo de ecosistema, composición funcional o grado de perturbación.

Palabras clave: morfología, variación intraespecífica, índice ecológico

Abstract

Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) are distinguished for using mammalian manure as their food source (coprophagia) and nesting site. The morphological features of these beetles are associated with their ecosystem functions and adaptations to environmental conditions. In an effort to quantify different ecological variables, a variety of mathematical indices have been generated that allow the synthesis and interpretation of main components of the phenomenon or ecological variable of interest. The objective of this work was to propose an index based on morphological traits related to manure removal, which allows quantifying and comparing between communities, the morphological variation of dung beetles. In two sites with livestock activity, but different types of management, we collected dung beetles, finding a total of 1,706 beetles (618 beetles of 9 species were in the site with intermediate management and 1706 individuals of 11 species in the site with moderate management). Both communities were evaluated using the proposed index and it was determined that the site with intermediate management presents a significantly greater morphological variation compared to the other site. A series of statistical analyzes were carried out with the morphological data of both sites, and the results of the index were verified. It was concluded that it is feasible to quantify the morphological variation between communities of dung beetles, through morphological features associated with the manure removal function, present in the proposed index. To carry out the general check of the index, more research is needed that takes into account factors such as the type of ecosystem, functional composition or degree of disturbance.

Key words: morphology, intraspecific variation, ecological index

Introducción

Los escarabajos estercoleros (Coleoptera: Scarabaeidae) presentan una serie de cualidades, como facilidad de muestreo, vasto conocimiento taxonómico, elevada abundancia y riqueza de especies, plasticidad morfológica, fenotípica y fisiológica (Derhé *et al.*, 2016; Emlen *et al.*, 2005; Moczek & Nijhout, 2004; Nichols *et al.*, 2007), por lo que son un grupo bioindicador modelo para estudios de biodiversidad y conservación (Derhé *et al.*, 2016; Spector, 2006), funciones ecosistémicas (Nichols *et al.*, 2008), variación intraespecífica (Griffiths *et al.*, 2016; Raine *et al.*, 2018; Violle *et al.*, 2012), perturbaciones antropogénicas (Audino *et al.*, 2014; Carvalho *et al.*, 2020), entre otros.

Este grupo taxonómico de insectos se distingue por utilizar el estiércol de mamíferos como su fuente de alimento (coprofagia) y sitio de nidificación, además, dependiendo de la conducta de relocalización del estiércol se pueden distinguir tres grupos (Halffter y Edmonds 1982). Por un lado, están los escarabajos telecópridos o rodadores, los cuales toman un pedazo del estiércol, le dan forma de bola y lo ruedan cierta distancia (e.g. para la especie *Canthon humectus hidalgoensis* (Bates, 1887) se han reportado distancias lineares en un rango de 0.28-9.65 m [Ortega-Martínez *et al.*, 2014]), para después enterrarlo en el suelo y construir su nido en este (Halffter y Edmonds 1982; Hanski & Cambefort, 1991). Los paracópridos o enterradores, construyen galerías debajo del estiércol, en un ángulo oblicuo y lo entierran en estos túneles. Finalmente, los endocópridos o moradores, construyen su nido directamente en el estiércol y solamente algunas especies dentro de esta categoría lo entierran (Hanski & Cambefort, 1991).

A la par, los escarabajos estercoleros pueden ser rápidamente muestreados en comparación a otros grupos de insectos, utilizando protocolos estandarizados y de bajo costo (Halffter y Edmonds 1982; Lobo *et al.*, 1988). Por lo que fácilmente se puede analizar la composición y abundancia de las comunidades de escarabajos estercoleros (Saha *et al.*, 2021).

Importancia funcional de los escarabajos estercoleros

La variedad de patrones en el rompimiento y la relocalización del estiércol, trae por consecuencia una serie de procesos ecológicos que inciden de manera significativa en la funcionalidad del ecosistema (Griffiths *et al.*, 2015; Nichols *et al.*, 2008; Slade *et al.*, 2007).

Por ejemplo, la bioturbación (manipulación de la matriz del suelo), el reciclaje de nutrientes, la dispersión secundaria de semillas, entre otros; que representan una valiosa variedad de funciones ecosistémicas (Nichols *et al.*, 2008), las cuales, contribuyen significativamente a los servicios ecosistémicos. El servicio ambiental más destacable es la remoción de estiércol debido a que se le puede considerar como el indicador principal de la funcionalidad de los escarabajos estercoleros como consecuencia de su alta conexión con el resto de las funciones (Nervo *et al.*, 2014; Nichols *et al.*, 2008; Santos-Heredia *et al.*, 2018).

Rasgos morfológicos de los escarabajos estercoleros

En general, este grupo taxonómico presenta una serie de características morfológicas en común: 1) usualmente son redondos del cuerpo; 2) con alas cortas esclerotizadas (élitro); y 3) patas delanteras con bordes serrados para mayor capacidad para excavar el suelo. La diversidad en su tamaño es muy variable (2mm – 60mm de longitud del cuerpo) y la mayoría son de color negro (Saha *et al.*, 2021).

A la par, las características morfológicas de los escarabajos estercoleros varían entre conductas de relocalización. Por ejemplo, los paracópridos tienen un protórax más alargado para acomodar una mayor cantidad de tejido muscular lo que les permite poder ejercer una mayor fuerza para excavar el suelo, una mayor área superficial-dorsal en la cabeza para usarla como pala () y patas anteriores relativamente cortas y gruesas para excavar (Hanski & Cambefort, 2014). Mientras que los telecópridos presentan patas posteriores alargadas y con forma elíptica para una mejor manipulación del estiércol (Hanski & Cambefort, 2014), asimismo , están limitados a áreas libres de obstáculos que pudieran impedir el proceso de remoción (Nichols *et al.*, 2013; Scholtz *et al.*, 2009).

En la literatura está ampliamente reportado que los rasgos morfológicos de los escarabajos estercoleros están asociados con sus funciones ecosistémicas (deCastro-Arrazola *et al.*, 2020; Hanski & Cambefort, 1991), adaptaciones a las condiciones ambientales (Bui *et al.*, 2020; Griffiths *et al.*, 2015) y perturbaciones antropogénicas (Bui *et al.*, 2020; Correa *et al.*, 2019). Asimismo, se han reportado una variedad de rasgos morfológicos específicos (e.g. longitud del cuerpo, longitud de la pata anterior, entre otras) como relacionados a su capacidad para remover el estiércol (Ortega-Martínez *et al.*, 2020).

En los últimos años, ha incrementado el interés por usar las características morfológicas de los escarabajos para predecir su comportamiento funcional (Griffiths *et al.*, 2016; Raine *et al.*, 2018) y su respuesta morfológica ante el cambio de uso de suelo (Bui *et al.*, 2020). Asimismo, ha ido en aumento el interés por tomar en cuenta la variación intraespecífica en estas características, con la finalidad de poder interpretar mejor los efectos que tiene el cambio de uso de suelo en la variación morfológica (Albert *et al.*, 2012; Griffiths *et al.*, 2016; Violle *et al.*, 2012), sin embargo, su inclusión en las investigaciones de ecología ha sido mayoritariamente omitida (Albert *et al.*, 2010).

Por lo que existe la necesidad de generar una nueva herramienta, diseñada específicamente para este grupo taxonómico y con base a un conjunto reducido de rasgos morfológicos, que permita evaluar de forma cuantitativa la variación morfológica en los escarabajos estercoleros y observar los efectos que tiene el cambio de uso de suelo, a nivel de comunidad. Asimismo, esta nueva herramienta debe tomar en cuenta la variación que existe entre conductas de relocalización. Sin embargo, es importante recalcar que la inclusión de esta variación está limitada a ser de forma cualitativa, debido a que se requiere una amplia cantidad de estudios extensos para determinar de forma cuantitativa el efecto de la conducta de relocalización en las características funcionales de los escarabajos (deCastro-Arrazola *et al.*, 2020).

Índices matemáticos y la ecología

En un esfuerzo por cuantificar distintas variables ecológicas, tales como: diversidad funcional (Mason *et al.*, 2003; Schleuter *et al.*, 2010), área de hoja (Gower *et al.*, 1991), interacciones entre plantas (Armas *et al.*, 2004), entre otras (Kopecký *et al.*, 2010; Pettorelli *et al.*, 2011); se han generado una variedad de índices matemáticos que permiten sintetizar e interpretar los componentes principales del fenómeno o variable ecológica de interés. Asimismo, existe una amplia variedad de enfoques para cuantificar un fenómeno en particular, lo que permite proponer distintos índices relacionados a un mismo objetivo de investigación (Armas *et al.*, 2004; Mason *et al.*, 2003; Schleuter *et al.*, 2010).

Para proponer un nuevo índice, es necesario tener en claro cuáles son las variables más indicadas para explicar el comportamiento del fenómeno bajo estudio. A la par, la combinación de estas variables y su medición, puede ser clave para obtener una nueva

herramienta matemática que facilite la interpretación de los datos observados (Armas *et al.*, 2004).

No existe un método único para elaborar un nuevo índice, sin embargo, Mason *et al.*, (2003) propusieron una serie de 10 criterios (Anexo II) para el desarrollo de índices como herramienta para cuantificar las características funcionales a nivel de comunidad. Estos criterios engloban cuatro puntos generales:

- Conformidad con los criterios *a priori* usando datos artificiales
- El rango del índice, usando datos generados al azar y con datos morfológicos colectados en campo
- La habilidad del índice para distinguir entre comunidades
- Correlaciones con los datos de campo, como una prueba preliminar e ilustrativa.

De manera similar, Schleuter *et al.* (2010) definen la precisión de un índice en ecología como “la coincidencia entre el comportamiento observado y la definición verbal de sus propiedades” y plantean la importancia de generar comunidades artificiales de manera sistemática, variando una propiedad de la comunidad a la vez (e.g. grupo funcional, abundancia, riqueza) y generando varias réplicas.

Un nuevo índice morfométrico

Para este trabajo, se propuso definir un nuevo índice que permita cuantificar e interpretar, a nivel de comunidad, la variación morfológica de los escarabajos estercoleros. Debido a la relación que existe entre la morfología y las funciones que estos realizan (deCastro-Arrazola *et al.*, 2020; Nichols *et al.*, 2008), y considerando que la remoción del estiércol es considerada su función principal (Nervo *et al.*, 2014; Nichols *et al.*, 2008; Santos-Heredia *et al.*, 2018), se decidió que el índice estuviera basado en rasgos morfológicos que han sido reportados en la literatura como relacionados con la remoción de estiércol. A la par, este conjunto reducido de rasgos morfológicos, fue agrupado de forma cualitativa en el índice conforme a variables categóricas relevantes para explicar e interpretar la variación morfológica (e.g. especie y conducta de relocalización).

Finalmente, debido a las dificultades que implica medir los rasgos morfológicos de una gran cantidad de escarabajos estercoleros y considerando la importancia de la variación intraespecífica en la interpretación de la variación morfológica, se decidió tomar en cuenta el trabajo de Griffiths *et al.* (2016). Quienes determinaron que, para los escarabajos

estercoleros, es suficiente medir 30 individuos por especie para determinar cuáles rasgos morfológicos varían significativamente dentro de una misma especie. Esta consideración adicional disminuye la precisión del índice, pero permite considerar una mayor cantidad de rasgos morfológicos y por ende una mayor cantidad de información de los escarabajos estercoleros.

Objetivos

- **General**

Proponer un índice basado en rasgos morfológicos relacionados a la remoción del estiércol, que permita cuantificar y comparar entre comunidades la variación morfológica de los escarabajos estercoleros.

- **Específicos**

- Determinar los principales rasgos morfológicos, relacionados con la remoción del estiércol, que expliquen la variación morfológica de una comunidad de escarabajos estercoleros
- Realizar la derivación matemática del índice morfométrico, tomando en cuenta los rasgos morfológicos seleccionados.
- Analizar las propiedades matemáticas del índice, con base a los criterios planteados por Mason *et al.*, (2003) y Schleuter *et al.* (2010).
- Evaluar la variación morfológica de comunidades reales en dos ambientes con manejo ganadero contrastante, utilizando el índice propuesto.

Hipótesis

A partir de una serie de rasgos morfológicos bien definidos, y relacionados con la remoción de estiércol, se puede proponer un índice que muestre de forma cuantitativa la variación morfológica (en relación a la función de remoción) de una comunidad de escarabajos estercoleros.

Materiales y métodos

Sitio de estudio

El trabajo de campo se realizó en el rancho “El Jagüey” (22°11.278' N, 100°42.536' W), tiene una extensión de 800 hectáreas y está localizado entre los municipios de Zaragoza y Armadillo de los Infante en San Luis Potosí. La zona se caracteriza por un clima semiseco templado, con un rango de temperatura entre 14 y 20°C. La precipitación anual es entre 300-700 mm (Clave geoestadística 24004, INEGI).

Dentro del Rancho “El Jagüey” se seleccionaron dos potreros contrastantes con respecto a la intensidad de manejo, separados a una distancia geográfica planar de 1.3 km:

Sitio de manejo moderado (SMM): El segundo potrero “Mazmorras” tiene un manejo moderado con una densidad promedio de ganado de 0.4 cabezas/ha. En este potrero se presenta una mayor cobertura de bosque de encino y pastizal natural (Figura 1A)

Sitio de manejo intermedio (SMI): El potrero “Encinitos” tiene una extensión de 70 ha que son sometidas a un manejo intermedio, con una densidad promedio de ganado de 0.7 cabezas/ha. La vegetación es de pastizal con presencia parcial de encinos (Figura 1B).

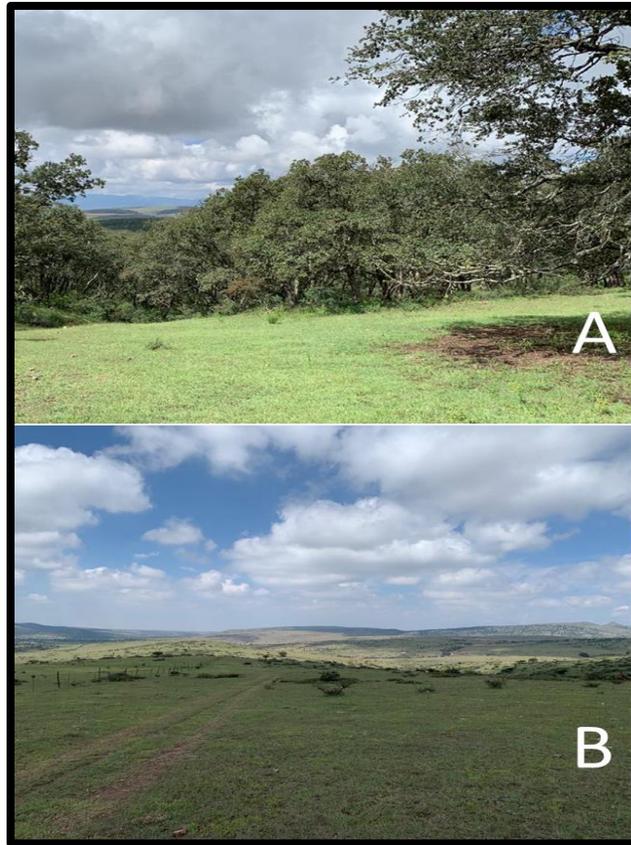


Figura 1. Sitio de estudio. Diferencias en el tipo de manejo entre los potreros (A) "Mazmorras" (sitio con manejo intermedio) y (B) "Encinitos", ubicados en el rancho "El Jagüey" en San Luis Potosí (Foto: M. Pérez).

Colecta de escarabajos

El muestreo se llevó a cabo durante cinco días consecutivos, del 8 al 12 de septiembre de 2020, durante la temporada de lluvias con el fin de capturar la mayor cantidad de escarabajos y la mayor variedad de especies (Saha *et al.*, 2021).

Para la colecta de escarabajos se utilizaron cinco trampas de caída (*pitfall*) cebadas con una combinación de estiércol de vaca, cerdo y borrego en proporciones iguales (100 g en total), con el fin de dar mejor consistencia al cebo y atraer la mayor variedad de especies posible (Figura 2). A los recipientes se les colocó agua con jabón para romper la tensión superficial del agua y como líquido conservante. Las trampas se distribuyeron a lo largo de dos transectos (separados una distancia mínima de 100 m entre sí), en cada potrero, todas estuvieron separadas al menos 150 m entre cada una, buscando la máxima independencia

entre trampas (Silva *et al.*, 2015). Las trampas fueron revisadas cada 24 h, con cada revisión se renovó el cebo por uno fresco y los escarabajos capturados fueron preservados en recipientes con alcohol etílico al 70%. Después, fueron separados y determinados a nivel de especie utilizando claves taxonómicas. El material fue depositado en la colección entomológica húmeda del IPICYT.



Figura 2. Colecta de escarabajos estercoleros Trampa de caída (pitfall) cebada para el muestreo de escarabajos (Foto: M. Pérez).

Revisión de literatura

Para la consecución del primer objetivo, se realizó una revisión sistemática de literatura en el mes de Julio de 2020, utilizando Scopus y Web of Science Core Collection (WoS). La combinación de palabras claves que se utilizaron fueron: "dung" AND "beetles" AND "morphology" OR "morphological" OR "functional" OR "function" OR "traits" OR "land" AND "use" OR "biomass". La revisión no fue limitada con la palabra clave "dung removal", debido a que existen rasgos cuya relación con esta función es indirecta y requieren ser seleccionados bajo un criterio más cuidadoso que considere la variación en el comportamiento funcional de los escarabajos.

Por ello, para generar una lista de rasgos morfológicos basados en la literatura, se tomó en consideración como varía el proceso de remoción según la conducta de relocalización (tele-, para- y endocóprido) y se seleccionaron los rasgos correlacionados con la manipulación del estiércol, la capacidad para excavar el suelo, para enterrar el estiércol y la remoción.

Medición de rasgos morfológicos

Se utilizaron los escarabajos capturados en campo para realizar las mediciones morfométricas. Debido a que se requiere un mínimo de 30 individuos por especie para dar rigurosidad a los análisis de las mediciones y tomar en cuenta la variación intraespecífica, con base a lo reportado por Griffiths *et al.* (2016), se seleccionaron las especies más abundantes. Los escarabajos fueron humedecidos durante 24 h para obtener el peso húmedo y reducir los errores en las mediciones como consecuencia de las diferencias en la retención de la humedad (Radtke *et al.*, 2005). Se utilizó un estereomicroscopio Leica EZ4 W con cámara acoplada para tomar las fotos y el software ImageJ fue utilizado para realizar las mediciones morfológicas seleccionadas con base a literatura (Anexo III).

Análisis de datos

Para determinar cuáles mediciones morfológicas explican la mayor variación en los datos, así como para determinar cuáles están correlacionadas entre sí, se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA).

Primero se seleccionaron los escarabajos colectados en campo como las muestras, y sus rasgos morfológicos como los componentes. Mientras que los rasgos taxonómicos y funcionales seleccionados, por ser variables categóricas, se utilizaron como variables de soporte. Después, se elaboró una gráfica de doble proyección para determinar cuáles son los rasgos morfológicos que explican la mayor cantidad de variación en los datos, evaluar cuales se correlacionan entre sí y visualizar cómo se comportan los datos a lo largo de las dos componentes principales (Holland, 2008; Janžekovič *et al.*, 2012). Además, se elaboró una gráfica de correlación (coeficiente de Pearson) para visualizar a detalle la correlación entre los distintos rasgos morfológicos.

Para determinar si los rasgos morfológicos varían más entre especies (variación interespecífica) o dentro de una misma especie (variación intraespecífica), se siguió el método planteado por Dawson *et al.* (2019). El método consiste en utilizar los coeficientes de variación (CV) para determinar ambos tipos de variación. Para obtener la variación intraespecífica, se calcularon los CVs para cada especie y para cada medición independiente y se tomó el promedio de todos estos coeficientes. Para la variación interespecífica, se promediaron los valores para cada especie y para cada medición, a este conjunto de promedios se le calculo un único CV.

Finalmente, con base a los tres análisis para los rasgos morfológicos (PCA, correlación y CVs) y la revisión de la literatura, se seleccionaron los rasgos que se incluirán para el índice con base a los siguientes criterios: 1) que expliquen la mayor variación de los datos; 2) no estén correlacionados entre sí; 3) los que presenten una mayor variación intraespecífica que interespecífica; y 4) estén reportados en la literatura como relacionados a la remoción del estiércol.

Elaboración del índice

Para definir el índice, se tomaron algunas consideraciones previas. Con base a lo reportado en la literatura, se consideró incluir los rasgos morfológicos por especie y por conducta de relocalización, con la finalidad de tomar en cuenta la variación morfológica que existe entre cada tipo de conducta (deCastro-Arrazola *et al.*, 2020; Hanski & Cambefort, 1991 y 2014). Asimismo, se incluyó un factor de peso cuantitativo que tome en cuenta la abundancia relativa para cada especie (Gagic *et al.*, 2015; Tixier *et al.*, 2015; Slade *et al.*, 2017) y un factor de escala que limite el rango del índice (Mason *et al.*, 2003). La derivación completa del índice se encuentra en el Anexo VI.

Para la consecución del tercer objetivo, se siguieron los criterios definidos por Mason *et al.* (2003) y Schleuter *et al.* (2010). Los pasos para evaluar el índice con base a lo planteado por Mason *et al.* (2003), se enlistan a continuación:

- I. Se elaboró un programa (Anexo V) para generar comunidades artificiales con una riqueza aleatoria o determinada, y se incorporó la opción de generar la abundancia dentro de un rango específico o de forma aleatoria en el rango de 1 - 8337. De manera similar, los valores para los rasgos morfológicos pueden ser determinados dentro de un rango fijo o de forma aleatoria entre 1 - 105.
- II. Se llevaron a cabo 10 pruebas distintas, correspondientes a los criterios establecidos por Mason *et al.* (2003). Para cada prueba, a excepción de la primera, se generó un par de comunidades (A y B) con características específicas. A menos que se indique lo contrario, ambas comunidades tuvieron la misma riqueza:
 - 1) Se generaron 1000 comunidades artificiales, con una riqueza fija de 11 especies cuya abundancia fue generada de forma aleatoria entre 1 - 8337, de igual manera, los valores para sus rasgos morfológicos fueron aleatorizados en una escala aritmética entre 1 - 105.

- 2) Los rasgos morfológicos de la comunidad A fueron generados de forma aleatoria dentro del rango 1 - 50, mientras que los rasgos de la comunidad B en el rango 50 - 105.
 - 3) En la comunidad A, las especies con rasgos morfológicos extremos presentaron baja abundancia. Para la comunidad B, cada especie tuvo la misma abundancia.
 - 4) La comunidad A fue diseñada con una especie cuyos rasgos morfológicos fueron generados dentro del rango 100-105 y con una abundancia determinada de forma aleatoria. En la comunidad B esta misma especie tuvo el mismo rango de valores para sus rasgos, pero con una abundancia menor respecto a la comunidad A.
 - 5) La comunidad A fue generada con una especie con una abundancia baja (e.g. 10 individuos), mientras que en la comunidad B, esta especie no estuvo presente.
 - 6) En la comunidad A los rasgos morfológicos fueron generados en milímetros, mientras que en la comunidad B fueron generados en centímetros
 - 7) Las especies de ambas comunidades, A y B, fueron generadas con abundancias aleatorias y los rasgos morfológicos de cada una de las especies estuvo dentro del rango 50-55.
 - 8) En la comunidad A, el peso fue generado en kilogramos y en la comunidad B en gramos
 - 9) Ambas comunidades fueron diseñadas con una riqueza aleatoria y con una abundancia fija.
 - 10) Ambas comunidades fueron diseñadas con la misma riqueza y abundancia por especie, sin embargo, una de las especies en la comunidad B fue separada en dos especies distintas.
- III. Cada una de las comunidades generadas para las pruebas, fue evaluada con el índice diseñado para este trabajo. Los valores obtenidos para cada prueba, fueron comparados entre sí de forma cualitativa y se verificó si cumplieron con los criterios *a priori*.

Los pasos para evaluar las propiedades del índice, con base a Schleuter *et al.* (2010), se enlistan a continuación:

- I. Se elaboró un programa (Anexo V) para generar comunidades artificiales con una riqueza fija de 25 especies, asimismo, la abundancia para cada especie fue fijada en un

individuo. Mientras que los rasgos morfológicos fueron generados de forma aleatoria en un rango de 1 – 10. Finalmente, la conducta de relocalización para cada especie fue generada de forma aleatoria.

II. Se diseñaron cinco tratamientos distintos. Para cada tratamiento se generó una comunidad artificial original, la cual fue sometida tres veces, de manera independiente, al tratamiento correspondiente. Estas tres repeticiones fueron denominadas como “escenario”. Los tratamientos fueron los siguientes:

- 1) Se adicionó una especie cuyas características fueran contrastantes respecto a la comunidad artificial original. El contraste fue incrementando con cada escenario o repetición
- 2) Se sustrajeron cuatro especies aleatorias de una comunidad artificial original, ocasionalmente se eliminó una o dos conductas de relocalización del estiércol. Para cada escenario, el grupo de especies sustraídas fue distinto.
- 3) Se incrementó la abundancia de una especie en específico. El incremento fue mayor con cada escenario
- 4) Se generaron comunidades con una especie altamente dominante, tanto en abundancia como en sus rasgos morfológicos. En cada escenario la especie fue distinta.
- 5) Se generaron comunidades con dos especies altamente dominantes, cuyas características fueron aumentando en contraste según el número del escenario.

III. Cada una de las comunidades generadas en el paso anterior, fueron evaluadas con el índice y se comparó su valor entre escenarios de una misma prueba. Los cambios en los valores del índice fueron evaluados siguiendo el método semi-cuantitativo planteado por Schleuter *et al.* (2010). Este método consiste en utilizar tres símbolos para indicar si el valor del índice fue menor (-), mayor (+), o igual (=), respecto a la CAO. Los símbolos fueron replicados para dar una visión cuantitativa del cambio, siendo: + < ++ < +++ y - < -- < ---.

Para generar todas las comunidades artificiales, así como para llevar a cabo las distintas pruebas utilizadas en ambos métodos, se utilizó Spyder v. 5.0.0 con Python v. 3.7.10 (Raybaut, P., 2009).

Finalmente, para lo consecución del cuarto y último objetivo, se consideró cada trampa de muestreo (cinco trampas por sitio) como una comunidad diferente. Para cada trampa, se

determinó: 1) la abundancia de las especies finalmente seleccionadas; 2) la riqueza por trampa; y 3) la variación morfológica a nivel de trampa utilizando el índice propuesto.

Considerando que solamente se midieron los rasgos morfológicos de 30 individuos para cada una de las especies más abundantes, se determinó el siguiente método para evaluar las comunidades reales (a nivel de trampa) con el índice:

1. Se incluyeron y sumaron las mediciones de los rasgos morfológicos finalmente seleccionados, para cada especie, conforme a la estructura matemática del índice. Esto tuvo por resultado un valor morfológico único para cada especie (e.g. *Canthon humectus* (Say, 1831) = 10.18), independiente de la comunidad evaluada.
2. Una vez determinado este valor morfológico, se utilizó la abundancia observada a nivel de trampa para la especie correspondiente y se sustituyó su valor en el índice. Este paso se realizó para ambos sitios, respectivamente.
3. Después de ponderar el valor morfológico conforme a la abundancia para cada una de las especies, se sumaron estos valores y se determinó la variación morfológica a nivel de trampa. De igual manera, esto se realizó para las trampas de ambos sitios.

Se realizaron ANOVAs de una vía para determinar si existen diferencias significativas en la riqueza y abundancia por trampa, entre los sitios. Asimismo, se determinó y graficó el promedio de la abundancia y la riqueza por trampa, para cada sitio. De igual manera, se realizó un ANOVA de una vía para determinar si existen diferencias significativas en la variación morfológica (determinada con el índice), entre sitios. Finalmente, se determinó y graficó el valor promedio del índice por trampa, para cada sitio.

Resultados

Para los análisis de los rasgos morfológicos, se utilizaron 13 especies de escarabajos estercoleros que resultaron los más abundantes en los sitios de estudio (8 especies en el SMM; 5 especies en el SMI), en el SMM se midieron 240 escarabajos y en el SMI 150 escarabajos (Tabla 1).

Tabla 1. Listado de especies recolectadas en campo, se incluye el sitio (SMI = sitio con manejo intermedio y SMM = sitio con manejo moderado), longitud mínima y máxima registrada (en milímetros [mm]), y el peso promedio registrada (en gramos).

Especie	Sitio	Longitud min- máx. (mm)	Peso promedio (gramos)
<i>Canthon humectus</i> (Say, 1831).	SMI	12.06 -15.37	0.25
<i>Onthophagus mexicanus</i> (Bates, 1887).	SMI	6.63 - 8.77	0.031
<i>Aphodius nigrata</i> (Fabricius, 1801).	SMI	6.46 -8.57	0.033
<i>Euniticellus intermedius</i> (Reiche, 1848).	SMI	6.86 - 9.3	0.038
<i>Onthophagus longimanus</i> (Bates, 1887).	SMI	5.06 -6.82	0.027
<i>O. mexicanus.</i>	SMM	6.66 -8.21	0.05
<i>O. longimanus.</i>	SMM	5.27 - 6.9	0.013
<i>Copris lugubris</i> (Boheman, 1858).	SMM	16.78 -19.33	0.62
<i>Onthophagus clavijeroi</i> (Moctezuma, Rossini & Zunino, 2016).	SMM	8.58 -11.34	0.16
<i>Onthophagus mycetorum</i> (Zunino & Halffter, 1988).	SMM	8.09 -10.47	0.101
<i>Onthophagus cyanellus</i> (Bates, 1887).	SMM	9.22 - 12.1	0.14
<i>Onthophagus aff. Andersoni</i> (Howden & Gill, 1987).	SMM	7.45 -9.45	0.07
<i>Onthophagus aff. Anthracinus</i> (Harold, 1873).	SMM	5.24 -7.04	0.026

Rasgos morfológicos, taxonómicos y funcionales seleccionados a partir de la literatura

En total, se encontraron 36 artículos que identifican uno o más rasgos relacionados a la remoción del estiércol. El rango de las publicaciones va del año 2002 al 2020. El resultado de esta revisión se ilustra en la tabla 2.

Tabla 2. Rasgos morfológicos, taxonómicos y funcionales de los escarabajos estercoleros relacionados con: manipulación del estiércol, la capacidad para excavar el suelo, para enterrar el estiércol, con la remoción. SD = Sin Dato.

Rasgo	Tipo	Medición	Correlación	Cita
Número de especies por trampa	Ensamblaje	Número de especies/ Número de Trampas	Remoción de estiércol	Santos-Heredia <i>et al.</i> , 2018
Riqueza de especies	Ensamblaje	Número de especies	Remoción de estiércol	Dangles <i>et al.</i> , 2012; Slade <i>et al.</i> , 2011
Abundancia	Ensamblaje	Número de individuos por especie	Remoción de estiércol	Dangles <i>et al.</i> , 2012; Frank <i>et al.</i> , 2017; Tixier <i>et al.</i> , 2015
Grupo funcional (tele-, para- y endocóprido)	Funcional	-	Comportamiento funcional	Griffiths <i>et al.</i> , 2015
Periodo de actividad	Funcional	-	Comportamiento funcional	Griffiths <i>et al.</i> , 2015
Dieta	Funcional	-	Comportamiento funcional	Griffiths <i>et al.</i> , 2015
Riqueza funcional	Funcional	FRic (FD package for R)	Remoción de estiércol	Griffiths <i>et al.</i> , 2015
Grupo funcional (escarabajos grandes)	Funcional	-	Remoción de estiércol	Slade <i>et al.</i> , 2011
Tibia media	Morfológico	SD	Capacidad para empujar el estiércol y estabilidad	Leung <i>et al.</i> , 2020; Ignasov <i>et al.</i> , 2018
Longitud dorso-ventral	Morfológico	SD	Dispersión y remoción	Ortega-Martínez <i>et al.</i> , 2020
Longitud del clípeo	Morfológico	SD	Dispersión y remoción	Ortega-Martínez <i>et al.</i> , 2020
Longitud de la cabeza	Morfológico	SD	Dispersión y remoción	Ortega-Martínez <i>et al.</i> , 2020
Longitud del pronoto	Morfológico	SD	Dispersión y remoción	Ortega-Martínez <i>et al.</i> , 2020

Rasgo	Tipo	Medición	Correlación	Cita
Longitud de las patas posteriores	Morfológico	Longitud metatibia + Longitud metatarso	Dispersión y remoción	Ortega-Martínez <i>et al.</i> , 2020
Longitud de las patas anteriores	Morfológico	Longitud protibia + Longitud protibia	Dispersión y remoción	Ortega-Martínez <i>et al.</i> , 2020
Protibia	Morfológico	SD	Excavación	deCastro-Arrazola <i>et al.</i> , 2020
Volumen del pronoto	Morfológico	Área del pronoto X altura del pronoto	Excavación y entierro	Griffiths <i>et al.</i> , 2016
Relación entre tibia anterior y posterior	Morfológico	Tibia anterior/Tibia posterior	Excavación, entierro	Griffiths <i>et al.</i> , 2016
Área de la protibia	Morfológico	SD	Excavación, entierro y dispersión de semillas	Griffiths <i>et al.</i> , 2015; Griffiths <i>et al.</i> , 2016
Biomasa	Morfológico	Biomasa seca	Remoción de estiércol	Frank <i>et al.</i> , 2017; Griffiths <i>et al.</i> , 2016
Longitud del cuerpo	Morfológico	Longitud del cuerpo/Longitud promedio de la especie	Remoción de estiércol	Nervo <i>et al.</i> , 2014; Raine <i>et al.</i> , 2018; Nichols <i>et al.</i> , 2008
Área superficial-dorsal de la cabeza	Morfológico	Longitud de la cabeza X Ancho de la cabeza	Remoción de estiércol y Excavación	deCastro-Arrazola <i>et al.</i> , 2020
Longitud del protórax	Morfológico	SD	Remoción, Excavación y manipulación del estiércol	deCastro-Arrazola <i>et al.</i> , 2020
Relación entre ancho y longitud del tórax	Morfológico	Ancho del tórax / longitud del tórax	Remoción de estiércol	deCastro-Arrazola <i>et al.</i> , 2020; Ortega-Martínez <i>et al.</i> , 2020

Rasgo	Tipo	Medición	Correlación	Cita
Relación entre la longitud del cuerpo y el ancho	Morfológico	L. total / a. promedio	Remoción de estiércol	deCastro-Arrazola <i>et al.</i> , 2020; Ortega-Martínez <i>et al.</i> , 2020
Relación entre la longitud de la pata anterior y posterior	Morfológico	L. pata anterior / l. pata posterior	Remoción de estiércol	deCastro-Arrazola <i>et al.</i> , 2020; Ortega-Martínez <i>et al.</i> , 2020
Especie	Taxonómica	-	Comportamiento funcional	Tixier <i>et al.</i> , 2015; Piccini <i>et al.</i> , 2020

Mediciones morfológicas y correlación

El análisis de las mediciones morfológicas (Figura 3) mostró que la gran mayoría de las medidas están correlacionadas entre sí y tienen un buen poder explicativo, a excepción de la longitud del cuerpo (t.del cuerpo). El componente principal 1 (PC1) explica el 74.5 % de la variación total de los datos y el componente principal 2 (PC2) el 10.4 % (Figura 3).

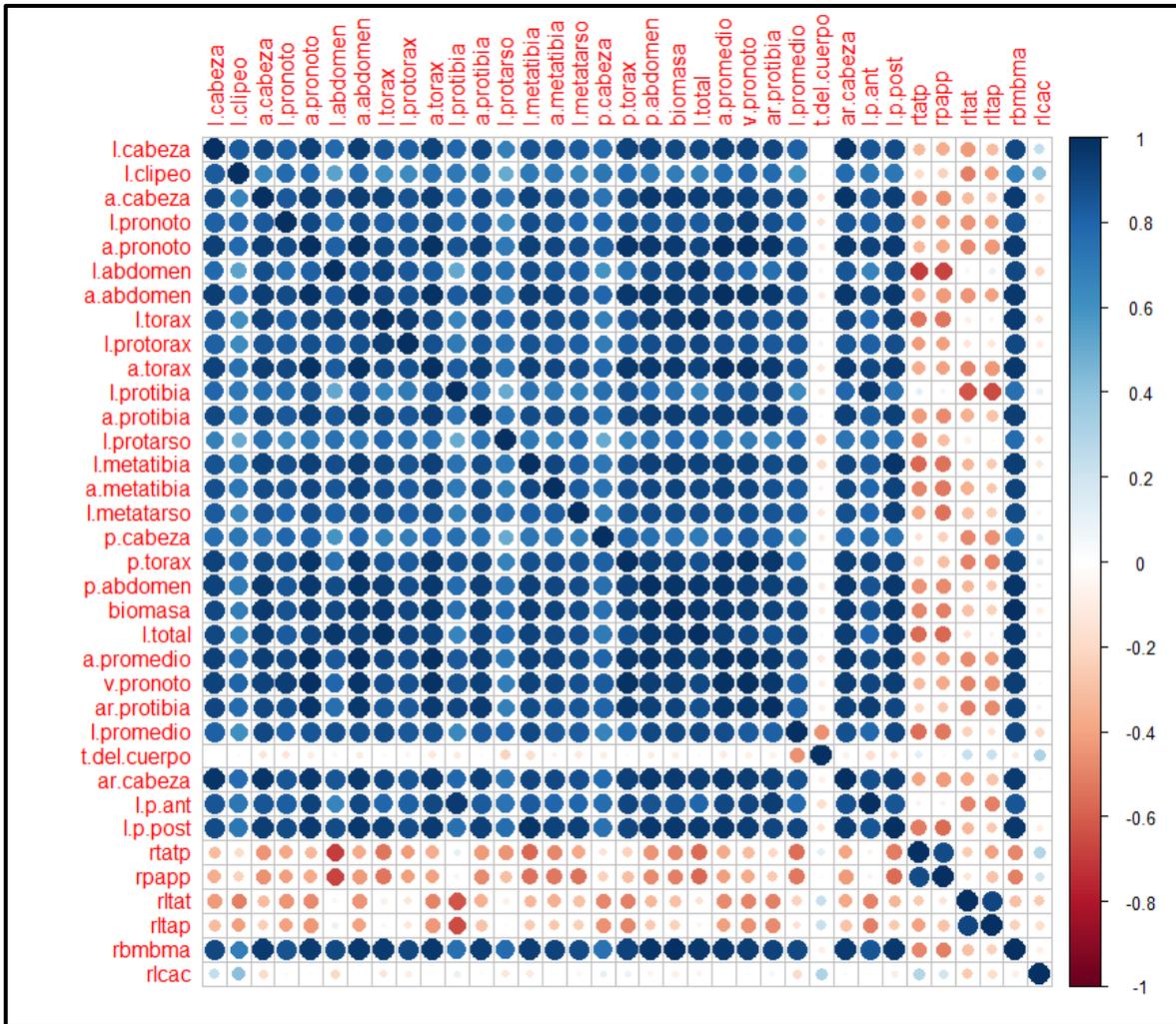


Figura 4. Grafica de correlación de las mediciones morfológicas, utilizando el coeficiente de Pearson. Entre más oscuro el color azul del círculo correspondiente, implica mayor correlación y entre más oscuro color el rojo implica anticorrelación.

Mediciones morfológicas con distintas variables de soporte: especie, conducta de relocalización y periodo de actividad

Cuando la especie fue seleccionada como variable de soporte, se puede observar que los datos se agrupan en clústeres claramente definidos y separados entre sí (Figura 5).

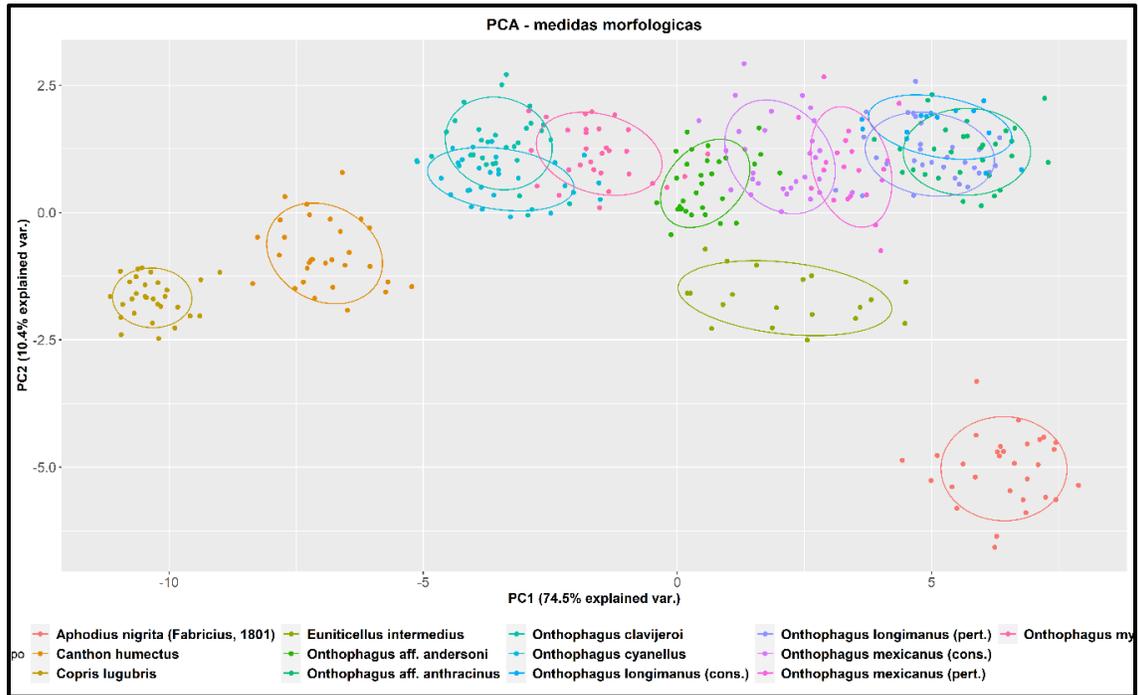


Figura 5. PCA de las medidas morfológicas de los escarabajos estercoleros colectados en campo, con la especie como variable de soporte. Cada clúster corresponde a una especie diferente.

La conducta de relocalización como variable de soporte mostró clústeres claramente definidos y separados entre sí (Figura 6). Hubo un solo paracóprido (*Copris lugubris*) que, debido a sus dimensiones contrastantes, se separa notablemente del clúster de los paracópridos.

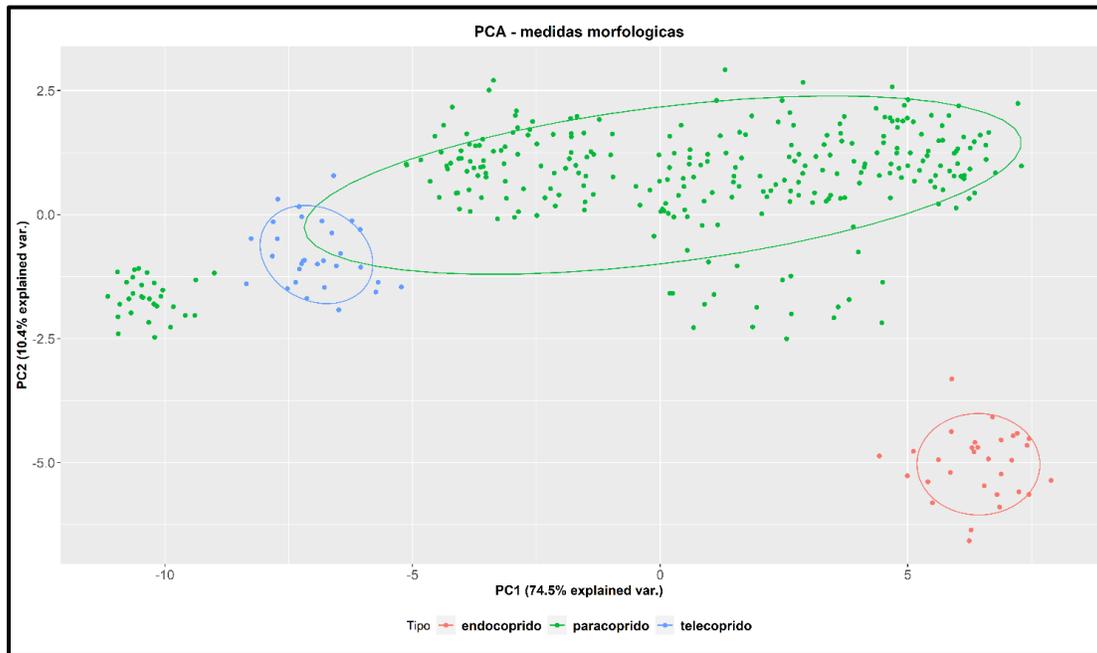


Figura 6. PCA de las medidas morfológicas de los escarabajos estercoleros colectados en campo con el grupo funcional como variable de soporte. Cada clúster corresponde a un grupo funcional diferente.

Finalmente, el periodo de actividad como variable de soporte, no generó clústeres que estuvieran separados entre sí, ni tampoco bien definidos (Figura 7).

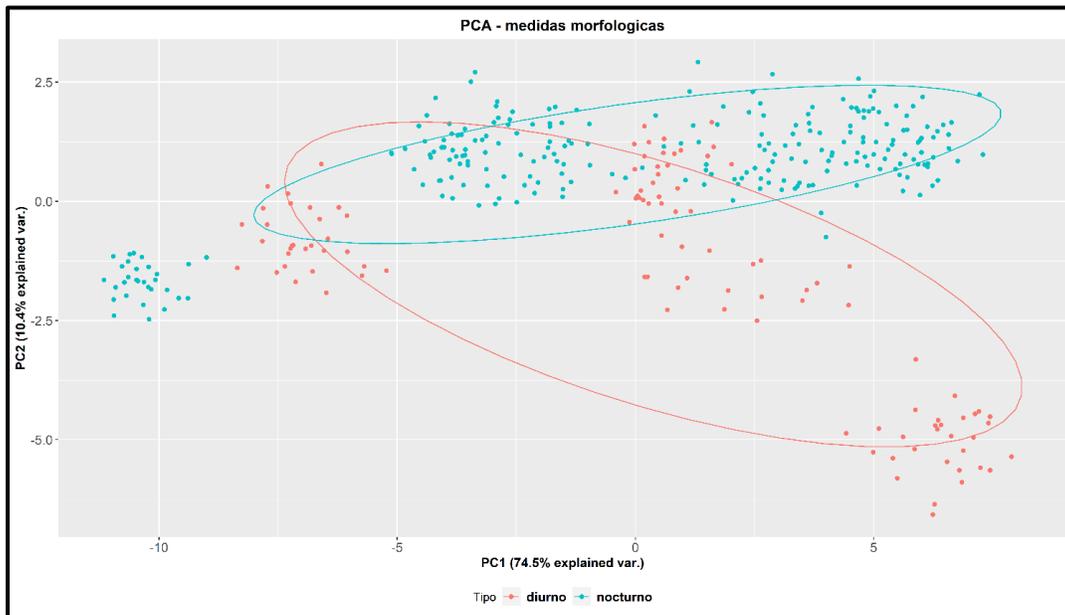


Figura 7. PCA de las medidas morfológicas de los escarabajos estercoleros colectados en campo con la actividad como variable de soporte. Cada clúster corresponde a un tipo de actividad distinto.

Variación intraespecífica e interespecífica de las mediciones morfológicas

Se observó una mayor variación interespecífica en comparación a la intraespecífica (Tabla 3). Solamente la longitud de la pata posterior y anterior, así como en algunos coeficientes (e.g. rpapp, rltat, rltap, rbmbma y rlcac), mostraron una mayor variación intraespecífica (Tabla 3).

Tabla 3. Tabla de los coeficientes de variación intraespecíficos (cv.intra) e interespecíficos (cv.inter) de cada medición morfológica seleccionada. Se incluye además la proporción entre los dos (ratio = cv.inter / cv.intra).

Medición morfológica	cv.intra	cv.inter	ratio (cv.inter / cv.intra)
l.cabeza	8.92	41.96	4.7
l.clipeo	15.16	43.35	2.86
a.cabeza	5.86	51.22	8.74
l.pronoto	8.46	25.78	3.05
a.pronoto	6.09	37.76	6.2
l.abdomen	7.58	37.74	4.98
a.abdomen	5.66	38.07	6.73
l.torax	8.99	36	4
l.protorax	13.08	31.44	2.4
a.torax	6.91	39.25	5.68
l.protibia	9.18	28.16	3.07
a.protibia	11.61	43.6	3.76
l.protarso	15.43	32.99	2.14
l.metatibia	8.96	44.29	4.94
a.metatibia	12.56	41.41	3.3
l.metatarso	12.36	31.29	2.53
p.cabeza	16.16	30.93	1.91
p.torax	7.18	35.17	4.9
p.adbomen	6.86	35.88	5.23
peso	21.39	131.77	6.16
l.total	6.73	37.2	5.53
a.promedio	5.73	38.61	6.74
v.pronoto	19.06	99.46	5.22
ar.protibia	17.44	72.28	4.15
rtatb	9.1	22.99	2.53
t.delcuerpo	6.72	16.84	2.51
ar.cabeza	12.48	107.58	8.62
l.p.ant	13.34	2.44	0.18
l.p.post	20.48	3.94	0.19
rpapp	17.65	3.13	0.18
rltat	11.54	0.89	0.08
rltap	6.25	0.33	0.05
rpmpma	35.83	5.88	0.16
rlcac	11.94	1.09	0.09

Estructura matemática del índice

Con base en los resultados de los PCA realizados y de la variación intra- e interespecífica observada en las mediciones morfológicas, se elaboró el índice morfométrico (Ecuación 1).

$$I = 0.001 \sum_G^3 \sum_E p(E) \sum_I \sum_C^5 \log \mu_{GEIC}$$

Ecuación 1. Índice morfométrico para evaluar la variación morfológica de una comunidad de escarabajos estercoleros.

Siendo μ los rasgos morfológicos definidos en la tabla 4, y los rasgos finalmente seleccionados. Siendo “p(E)” que representa la abundancia de la especie E-ésima dividida entre la abundancia total de la comunidad. El factor de 0.001, es un factor de escala para evitar valores excesivamente grandes para el índice.

El índice “G” representa las tres conductas de relocalización, el índice “E” las especies de la comunidad, el índice “I” los individuos de la especie E-ésima y finalmente “C” el coeficiente morfológico.

Tabla 4. Significado de cada coeficiente μ del índice morfométrico. Se incluye las características morfológicas que representan, el valor que se espera de acuerdo a la literatura y el significado de dicho valor.

Coficiente μ	Característica morfológica	Valor esperado	Significado del valor esperado
μ_{GEI1} (C = 1)	Peso / peso máximo	≈ 1	Uniformidad en el peso a nivel de especie
μ_{GEI2} (C = 2)	Ancho del tórax / longitud del tórax	> 1	Mayor musculatura en el tórax
μ_{GEI3} (C = 3)	Área de la cabeza / área de la cabeza máx.	≈ 1	Uniformidad en el área de la cabeza a nivel de especie
μ_{GEI4} (C = 4)	L. total / a. promedio	> 1	Cuerpo más alargado
μ_{GEI6} (C = 5 y G \neq 2)	l. pata posterior / l. pata anterior	> 1	Característica propia de la conducta de relocalización
μ_{GEI6} (C = 5 y G = 2)	l. pata anterior / l. pata posterior	> 1	

El índice tiene la característica de que el valor numérico obtenido es adimensional. Asimismo, un valor numérico más positivo implica que la comunidad de escarabajos estercoleros tiene una mayor variación morfológica, respecto a otra comunidad de referencia. La derivación matemática del índice se encuentra en el Anexo IV.

Asimismo, el índice fue evaluado con base a los criterios establecidos por Mason *et al.*, (2003). Para cada criterio, se generó una comunidad artificial A y B con características específicas. Los resultados de esta evaluación se muestran en la Tabla 5. Se cumplieron siete de los 10 criterios.

Tabla 5. Resultados de la evaluación de los 10 criterios establecidos por Mason *et al.*, (2003), utilizando comunidades artificiales. S = riqueza, N = rango de la abundancia, RM = rango de los rasgos morfológicos, RME = rasgos morfológicos extremos

Criterio	Comunidad A		Comunidad B		¿Se cumple el criterio?
	Características	Valor del índice	Características	Valor del índice	
1	Valor máximo del índice = 5.703 Valor mínimo del índice = 2.076 Valor promedio del índice = 4.38				NO
2	S = 11 N = 1 – 500 RM = 1 - 50	2.378	S = 11 N = 1 – 500 RM = 50 - 105	3.5136	SI
3	S = 11 N = 500 RM = 100 – 105 Dos especies con RME (N = 50).	3.922	S = 11 N = 500 RM = 100 – 105 Dos especies con RME (N = 500).	3.995	SI
4	S = 11 N = 500 RM = 1 – 105 Una especie con RME (N = 50).	3.985	S = 11 N = 500 RM = 1 – 105 Una especie con RME (N = 25).	3.967	SI
5	S = 11 N = 1 - 500 RM = 1 – 105 Una especie con una N = 10.	2.7050	S = 10 N = 1 - 500 RM = 1 – 105 La especie con N = 10 no está presente.	2.7137	SI
6	S = 11 N = 1 - 500 RM = 1 – 105	2.671	Riqueza = 11 A = 1 - 500 RM = 1 – 105	2.671	SI

Criterio	Comunidad A		Comunidad B		¿Se cumple el criterio?
	Características	Valor del índice	Características	Valor del índice	
	Los RM fueron generados en milímetros		Los RM fueron generados en centímetros		
7	S = 11 N = 1 - 500 RM = 50 - 55	2.653	S = 11 N = 1 - 500 RM = 50 - 55	2.9979	NO
8	S = 11 N = 1 - 500 RM = 1 - 105 El peso fue generado en gramos	3.1836	S = 11 N = 1 - 500 RM = 1 - 105 El peso fue generado en kilogramos	3.1836	SI
9	S = 9 N = 500 RM = 1 - 105 La riqueza fue generada de forma aleatoria	4.007	S = 5 N = 500 RM = 1 - 105 La riqueza fue generada de forma aleatoria	4.02	SI
10	S = 11 N = 500 RM = 1 - 105 Una especie con RM = 50 - 70.	3.237	S = 12 N = 500 RM = 1 - 105 Una especie con RM = 50 - 70 fue separada en dos especies distintas.	2.866	NO

A la par, se utilizó la evaluación semi-cuantitativa propuesta por Schleuter *et al.*, (2010). Para ello se generaron cinco comunidades artificiales de referencia, las cuales, fueron modificadas de manera sistemática conforme a un criterio particular (e.g. aumento en la abundancia de una especie). Los resultados de esta evaluación se muestran en la Tabla 6. Cabe resaltar que todos los valores mostrados en esta tabla fueron multiplicados por mil para facilitar su comparación.

Tabla 6. Resultados de la evaluación semi-cuantitativa del índice con base a los criterios establecidos por Schleuter *et al.*, 2010, utilizando comunidades artificiales. CAO = comunidad artificial original de referencia, E1 = escenario 1, E2 = escenario 2 y E3 = escenario 3. Los símbolos “-” indican un valor menor respecto a CAO, “+” un valor mayor y “=” sin cambios. El número de símbolos indican la magnitud del cambio.

Tratamiento	Escenario			
	CAO	E1	E2	E3
T1	3.1836	3.308 +	3.412 ++	3.455 ++
T2	3.168	3.144 =	3.1 =	3.67 ++
T3	0.341	1.146 ++	3.174 +++	9.263 ++++
T4	0.338	1.57 ++	6.492 ++	8.263 ++
T5	3.654	3.651 =	3.625 =	3.51 -

Comunidades colectadas en campo

Con los datos colectados en campo, encontramos que las 13 especies de escarabajos estercoleros más abundantes en los sitios, se distribuyeron de la siguiente manera: 1,706 individuos pertenecientes a 11 especies estuvieron presentes en el SMM y 618 individuos de 9 especies tuvieron presencia en el SMI (Tabla 7). En ambos sitios se colectaron escarabajos pertenecientes a los tres tipos de conducta de relocalización. Asimismo, la mayoría de las especies pertenecen al grupo de los paracópidos, siendo en el sitio con manejo moderado donde este grupo es particularmente abundante. Finalmente, en el sitio con manejo intermedio los tres tipos estuvieron presentes en proporciones similares (Tabla 7).

Tabla 7. Abundancia por especie, por trampa y sitio. Cada número representa la abundancia correspondiente. Se muestra también la abundancia total por trampa, la riqueza por trampa y el valor del índice correspondiente a nivel de trampa. T1 = trampa 1, T2 = trampa 2, T3 = trampa 3, T4 = trampa 4 y T5 = trampa 5.

Especie	Sitio con manejo moderado (SMM)					Sitio con manejo intermedio (SMI)				
	T1	T2	T3	T4	T5	T1	T2	T3	T4	T5
<i>A. nigrita</i>	0	0	1	0	0	22	38	66	32	66
<i>C. humectus</i>	4	4	0	0	5	87	48	30	37	65
<i>C. lugubris</i>	6	12	1	0	9	6	3	5	5	3
<i>E. intermedius</i>	0	0	0	0	1	4	7	7	7	6
<i>O. aff. andersoni</i>	91	102	46	317	313	1	1	0	0	0
<i>O. aff. anthracinus</i>	12	33	34	82	40	1	1	0	0	0
<i>O. clavijeroi</i>	23	14	9	25	29	0	0	0	0	0
<i>O. cyanellus</i>	73	79	43	105	90	1	0	1	0	2
<i>O. longimanus</i>	8	6	5	8	4	3	10	6	10	6
<i>O. mexicanus</i>	15	12	3	1	0	22	2	3	3	1
<i>O. mycetorum</i>	15	3	1	9	13	0	0	0	0	0
Abundancia total por trampa	247	265	143	547	504	147	110	118	94	149
Riqueza por trampa	9	9	9	7	9	9	8	7	6	7
Valor del índice (variación morfológica) por trampa	2.019	1.967	1.518	2.326	2.582	6.431	4.534	2.595	4.143	4.405

Finalmente, se observó que la riqueza por trampa no fue significativamente diferente entre sitios ($F = 3.429$; $p > 0.05$) (Figura 8a). Mientras que la abundancia por trampa fue significativamente mayor en el sitio con manejo moderado ($F = 7.57$; $p < 0.05$) (Figura 8b). Por último, la variación morfológica por trampa y cuantificada utilizando el índice propuesto, fue significativamente mayor en el sitio con manejo intermedio ($F = 13.5$; $p < 0.01$) (Figura 8c).

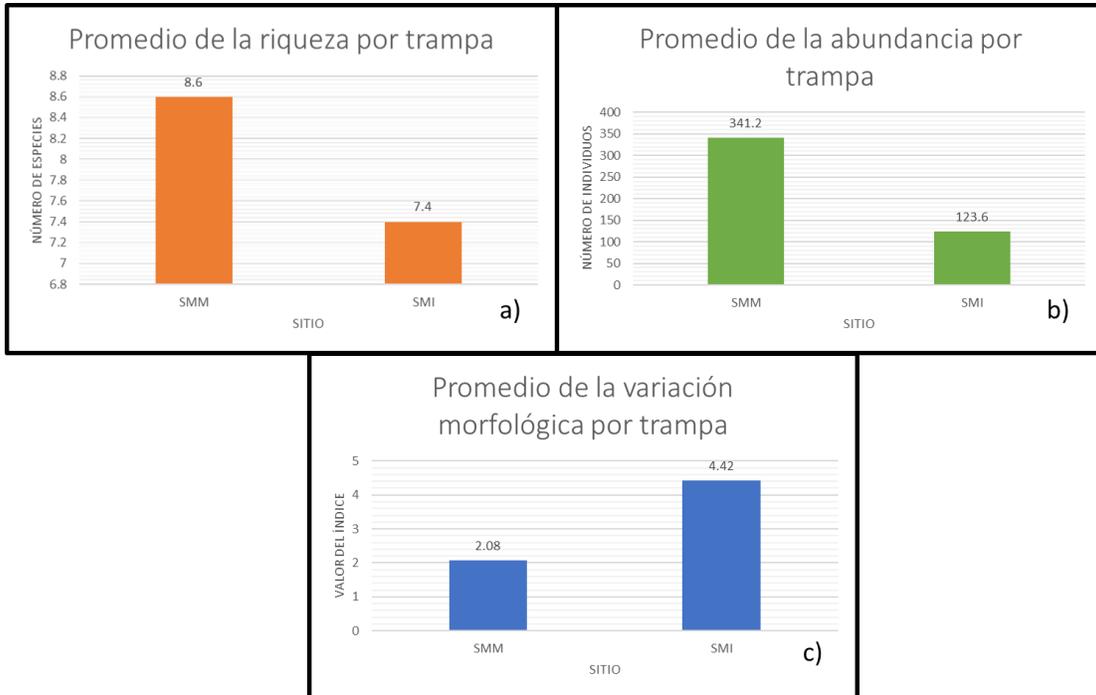


Figura 8. a) Valor promedio de la riqueza por trampa b) Valor promedio de la abundancia por trampa c) Valor promedio de la variación morfológica por trampa, cuantificada con el índice propuesto en este trabajo. Para las tres gráficas, SMM = sitio con manejo moderado y SMI = sitio con manejo intermedio.

Discusión

Esta tesis representa un primer esfuerzo por elaborar un índice morfométrico enfocado y basado en características morfológicas relacionadas con la función principal de los escarabajos estercoleros, con la finalidad de mostrar de forma cuantitativa la variación morfológica presente a nivel de comunidad.

Tal como se había planteado en la hipótesis, fue posible seleccionar una serie de rasgos morfológicos (nueve en total) que explican la mayor variación morfológica, presentan una mayor variación intraespecífica vs la v. interespecífica, han sido reportados en la literatura como relacionados a la remoción de estiércol y que además pueden ser ponderados y resumidos en un solo valor numérico. A la par, fue posible considerar, de forma cuantitativa, la abundancia por especie y de forma cualitativa la conducta de relocalización del alimento.

Rasgos morfológicos de los escarabajos estercoleros

La mayoría de las mediciones que consisten en la proporción entre dos rasgos morfológicos (e.g., la longitud de la pata posterior vs. anterior, el ancho y la longitud del cuerpo, el peso y el peso máximo, el ancho y la longitud del tórax, así como el ancho y largo de la cabeza) mostraron una baja correlación con el resto de las mediciones y un alto poder explicativo. Una posibilidad es que, por tratarse de valores adimensionales, su correlación con las mediciones directas (e.g. longitud de la cabeza, ancho del abdomen, entre otras) disminuyó notablemente. Asimismo, la inclusión de dos rasgos morfológicos en una sola medida, implica considerar una mayor cantidad de información de la comunidad, respecto a las mediciones directas.

Casi todas las mediciones morfológicas analizadas mostraron un alto poder explicativo de la variación de los datos, la única medición que se destacó por tener un bajo poder explicativo fue el tamaño del cuerpo. Cabe destacar que esta medición incluye la longitud promedio reportada para la especie (Raine *et al.*, 2018), la cual es un valor ajeno a la composición de las comunidades y a la perturbación antropogénica observada en los sitios, por lo que es probable que el valor de esta medición adimensional no sea un reflejo de las características morfológicas de las comunidades colectadas en ambos sitios.

La gran mayoría de las mediciones morfológicas mostraron una mayor variación entre especies que dentro de una misma especie. Estos resultados coinciden con lo reportado por Griffiths *et al.* (2016), sin embargo, ellos atribuyen sus resultados a la falta de separación geográfica entre los sitios de estudio y un gradiente de perturbación no lo suficientemente

contrastante. Cabe la posibilidad de que estas mismas razones sean la causa por la que no se observó una mayor variación intraespecífica ya que nuestros sitios estaban separados XXX de distancia y el manejo era contrastante pero no reflejaba un gradiente.

A la par, las mediciones adimensionales que incluyen dos rasgos morfológicos (e.g. proporción entre la longitud y el ancho del tórax), junto con la longitud de las patas posteriores y anteriores, mostraron una mayor variación intraespecífica. Esto último coincide con lo reportado por Raine *et al.* (2018), quienes observaron una gran variación entre una misma especie conforme a un gradiente de perturbación antropogénica. Es posible que, en general, las proporciones entre rasgos morfológicos de los escarabajos estercoleros sean muy variables entre individuos. Sin embargo, la gran mayoría de las bases de datos disponibles en la literatura no incluyen estas proporciones, limitándose a mostrar el promedio de mediciones directas de un reducido conjunto de rasgos morfológicos (Buse *et al.*, 2018; Ortega-Martínez *et al.*, 2020; Raine *et al.*, 2018), por lo que existe la necesidad de generar bases de datos donde se mida una amplia variedad de rasgos y se incluya los valores por individuo. Asimismo, es importante que estudios posteriores se enfoquen en determinar si estas proporciones entre rasgos morfológicos están correlacionadas con las perturbaciones antropogénicas o con la diversidad funcional.

Por otro lado, se observó que los datos de los rasgos morfológicos se agruparon en clústeres bien definidos según la especie, lo que implica que esta variable facilita la interpretación de la variación morfológica observada. De igual manera, los rasgos morfológicos se agruparon en clústeres bien definidos conforme a la conducta de relocalización, sin embargo, cabe destacar que uno de los paracópridos (*Copris lugubris*) recolectados en el SMM contrastó significativamente del resto del grupo, como consecuencia de su gran tamaño (incluir valor del tamaño). Esto ocasionó que el clúster de los paracópridos estuviera ligeramente alargado en dirección a esta especie. Es importante tomar en cuenta que solamente se colectó un telecóprido y un endocóprido, por lo que es necesario llevar a cabo estudios más extensos que contemplen una mayor cantidad de comunidades, cuyas especies presenten una mayor variación en su morfología y pertenecientes a los distintos tipos de conducta de relocalización.

Finalmente, el periodo de actividad no mostro clústeres bien definidos. Debido a que no se incluyeron todas las especies recolectadas, como consecuencia de los requisitos para tomar en cuenta la variación intraespecífica en los rasgos morfológicos, es posible que esta sea la razón por la que el periodo de actividad no facilitó la interpretación de los datos

morfológicos. Asimismo, en otros estudios se han observado resultados mixtos respecto a la relación entre el periodo de actividad y la variación morfológica (Griffiths *et al.*, 2016; Raine *et al.*, 2018).

Estructura matemática del índice

Los resultados de la variación intra- e interespecífica fueron claves para determinar la estructura del índice. En el supuesto que ningún rasgo morfológico hubiera presentando una variación intraespecífica mayor a la interespecífica, el índice no hubiera contemplado las mediciones a nivel de individuo, por el contrario, estaría limitado a utilizar los promedios de los rasgos morfológicos para cada especie. De igual manera, debido a que las mediciones que mostraron una mayor variación intraespecífica corresponden a coeficientes de dos rasgos morfológicos, las variables μ del índice se volvieron adimensionales y, por ende, también el valor del índice.

Tomando en cuenta que solo uno de los coeficientes μ cambia dependiendo de la conducta de relocalización, se considera que existe la posibilidad de mejorar su inclusión en el índice, por ejemplo, agregando un factor de peso dependiente de esta clasificación. Sin embargo, para determinar este factor de peso se necesita evaluar una mayor cantidad de comunidades cuya composición varíe significativamente.

Propiedades matemáticas del índice.

Los 10 criterios evaluados resultaron ser una guía útil para determinar los alcances y limitaciones del índice propuesto en este trabajo. El primero de los criterios, evaluar que el rango de valores del índice esté limitado entre cero y uno (por tratarse de una característica conveniente [Mason *et al.*, 2003]), no se cumplió debido a que el logaritmo como función tiene un rango de $(-\infty, \infty)$. A la par, debido a que teóricamente los rasgos morfológicos pueden tomar cualquier valor entre cero e infinito, determinar un rango específico para los valores del índice no es posible

El segundo criterio era de especial importancia que se cumpliera, dado que el rango de valores observados para los rasgos morfológicos de una comunidad, se debe ver reflejado en el valor del índice, ya que es parte de lo que intenta cuantificar. Con base en los resultados obtenidos a partir de las comunidades artificiales, este criterio se cumplió.

En cuanto a los tres criterios relacionados a la contribución de cada especie en proporción a su abundancia (criterio III, IV y V), el índice cumplió cada uno de manera satisfactoria.

Principalmente, fue influenciado debido a que se agregó la abundancia relativa de cada especie como factor de peso. Sin embargo, cabe destacar que algunos escarabajos estercoleros difícilmente son recolectados (Marsh *et al.*, 2013) o presentan de manera natural una baja abundancia debido a su gran tamaño (Tixier *et al.*, 2015), por lo que es necesario en estudios posteriores definir un factor que tome en consideración estos escarabajos.

Por otro lado, por definición el índice no se ve afectado por las unidades en que se midan los rasgos morfológicos (criterios VI y VIII). A pesar de ello, es necesario que los rasgos sean incluidos en el índice con las mismas unidades, evitando llevar a cabo las mediciones con distintas escalas (e.g. centímetros con milímetros, kilogramos con gramos). Asimismo, debido a que el quinto coeficiente μ es dependiente de la conducta de relocalización, intercambiar los valores de rasgos morfológicos entre especies modifica el valor del índice (criterio VII). Estos resultados resaltan la importancia de determinar la conducta de relocalización de cada especie y la necesidad de definir un factor de peso para cada conducta.

Finalmente, se obtuvieron resultados mixtos en cuanto al rol que juega la riqueza. Por un lado, se encontró que la riqueza no modifica de manera notable el valor del índice cuando los rasgos morfológicos de los escarabajos se generan al azar (criterio IX), sin embargo, al mismo tiempo se observó que separar una especie en dos modifica notablemente el valor numérico (criterio X). La razón principal por lo que esto ocurre es debido al uso de la abundancia relativa como factor de peso, lo que trae por consecuencia que aumentar el número de especies modifica la ponderación de los rasgos.

De acuerdo con Schleuter *et al.* (2010), al evaluar un índice, el criterio principal debe ser su capacidad para medir lo que intenta describir. Para el índice propuesto, esto consiste en su capacidad para reflejar los cambios en los rasgos morfológicos de la comunidad, tomando en cuenta la frecuencia individual de cada especie, la conducta de relocalización y el rango de valores de estos rangos. Tomando en consideración este criterio general, para los cinco tratamientos propuestos por Schleuter *et al.* (2010) se obtuvieron resultados congruentes con el propósito del índice.

La adición de una especie con rasgos morfológicos altamente contrastantes (e.g. un telecóprido de gran tamaño) tuvo un efecto notable en el índice. Conforme a lo esperado, añadir una especie de talla grande a la comunidad artificial original (CAO), incrementa el

valor numérico obtenido, como reflejo del incremento en la variación morfológica de la comunidad. Asimismo, las modificaciones en la composición de la comunidad se ven reflejadas numéricamente en el índice, sin embargo, este reflejo es dependiente del tipo de modificaciones. Por ejemplo, la extracción de especies pequeñas no tuvo un efecto significativo, mientras que añadir una especie dominante, tanto en abundancia como en sus rasgos morfológicos, incrementa drásticamente el valor numérico del índice. A la par, la abundancia relativa de cada especie juega un papel importante, tomando en cuenta que la adición de una especie muy abundante a una CAO se ve reflejado en el índice de forma considerable, independientemente del rango de sus rasgos morfológicos.

Por otro lado, el quinto tratamiento, agregar dos especies contrastantes entre sí a una CAO, mostró los resultados más relevantes. En el primer escenario de este tratamiento, donde se añadieron dos especies ligeramente contrastantes (especie 1 = 35 milímetros del largo del cuerpo; especie 2 = 49 milímetros del largo del cuerpo), no se observó ningún cambio considerable, este resultado es congruente con los criterios previamente evaluados (criterio IX propuesto por Mason *et al.*, 2003). Para el segundo escenario, con dos especies moderadamente contrastantes (especie 1 = 20 milímetros del largo del cuerpo; especie 2 = 70 milímetros del largo del cuerpo), se observó un aumento en el valor del índice, posiblemente como consecuencia de agregar una especie de talla grande. En el tercer escenario, dos especies altamente contrastantes en su tamaño corporal (especie 1 = 4 milímetros del largo del cuerpo; especie 2 = 109 milímetros del largo del cuerpo), fue donde se notó un comportamiento fuera de lo previsto, dado que el valor numérico disminuyó. Aunque esta disminución es moderada, con base a los criterios previamente evaluados se esperaba observar un incremento, dado que se determinó que añadir una especie con rasgos morfológicos extremos incrementa notablemente el valor del índice.

Variación morfológica de los escarabajos estercoleros colectados

Las comunidades de escarabajos estercoleros en ambos sitios presentaron una misma variedad de géneros, con cinco en total: *Euniticellus*, *Canthon*, *Onthophagus*, *Copris* y *Aphodius*. En el sitio con manejo intermedio los dos géneros más abundantes fueron *Canthon* y *Aphodius*, mientras que para los otros tres géneros solamente se recolectaron algunos individuos. Por el contrario, en el sitio con manejo moderado, se capturo una gran cantidad de escarabajos del género *Onthophagus* y una escasa cantidad de individuos para el resto de los géneros.

Probablemente, la cantidad de individuos por género fue distinta entre sitios ya que los escarabajos presentes en el SMI son capaces de aprovechar las áreas abiertas libres de vegetación, como consecuencia de la deforestación, y se ven beneficiados por la cantidad adicional de estiércol disponible (Barragán *et al.*, 2011) ocasionada por la presencia continua de ganado. Asimismo, con base al rango de valores de sus rasgos morfológicos, es plausible suponer que los escarabajos presentes en el SMM no requieren de una cantidad adicional de alimento para cumplir con sus necesidades metabólicas (Dangles *et al.*, 2012) y se ven beneficiados por la extensa cobertura de vegetación (Gómez-Cifuentes *et al.*, 2020).

De manera similar, las comunidades de ambos sitios tuvieron al menos una especie perteneciente a cada tipo de conducta (tele-, para- y endocóprido). En el sitio con manejo moderado, el grupo de los paracópridos fue sumamente abundante en comparación a los otros dos grupos. Mientras que en el SMI las abundancias entre tipos de conductas fueron similares. Esto puede deberse a que la actividad ganadera puede llegar a beneficiar a algunas especies resilientes a la perturbación (e.g. especies exóticas) (Buse *et al.*, 2020; Mamantov *et al.*, 2021) o que requieren una gran cantidad de alimento (e.g. escarabajos telecóprios) debido a su gran tamaño (Dangles *et al.*, 2012).

En cuanto a la variación morfológica determinada con el índice propuesto, se observó que, a nivel de trampa, la variación fue significativamente mayor en el sitio con manejo intermedio. Esto es un resultado muy interesante y congruente con lo observado en los distintos análisis. Por un lado, en el SMI se observó una gran cantidad de individuos pertenecientes a la especie *C. humectus* y *A. nigrita*, ambas especies se caracterizan por tener rasgos morfológicos muy contrastantes entre sí. Al mismo tiempo, se observó que los tres tipos de conductas de relocalización tuvieron abundancias similares para este sitio. Estas características en la composición de las comunidades del sitio SMI, traen por consecuencia una mayor variación en los rasgos morfológicos observados.

Mientras que en el SMM se observó que la gran mayoría de las especies pertenecen al género *Onthophagus* y son paracópridos, asimismo, se capturo una gran cantidad de individuos correspondientes a ambas categorías, respectivamente. Esto trajo por consecuencia que el rango de valores fuera similar para los rasgos morfológicos de las especies presentes en estas comunidades. Por ende, la variación morfológica fue mucho menor en comparación a las comunidades del SMI.

Es importante resaltar que la riqueza a nivel trampa, para ambos sitios, no fue significativamente diferente, por lo que es razonable suponer que la riqueza no fue determinante para los valores del índice. A la par, la abundancia a nivel de trampa fue significativamente mayor en el SMM, sin embargo, debido a la ponderación de la abundancia en la ecuación del índice, estos valores no tuvieron un impacto desproporcional para determinar y cuantificar la variación morfológica. Estos dos resultados son de suma importancia debido a que son congruentes con las pruebas realizadas para evaluar las propiedades matemáticas del índice, donde se determinó que la riqueza no es un factor determinante para el valor del índice y la abundancia influye en el índice en proporción a la abundancia total observada en la comunidad.

Finalmente, cabe recalcar que estos resultados son necesarios, para comprobar que el índice cuantifica la variación morfológica observada a nivel de comunidad. No obstante, es necesario realizar estudios más extensos que tomen en cuenta distintos tipos de perturbación, variables ambientales y composiciones funcionales diferentes. Asimismo, cabe la posibilidad de correlacionar este índice con la capacidad para remover el estiércol a nivel de comunidad, para ello se requiere medir de manera empírica la tasa de remoción para varias comunidades, donde se tome en cuenta variables ambientales y funcionales que pudieran influir en estas tasas.

Conclusiones

Se comprobó que es factible cuantificar la variación morfológica entre comunidades de escarabajos estercoleros, a través de rasgos morfológicos asociados a la función de remoción de estiércol, presentes en el índice propuesto.

Se observó que la abundancia por género y conducta de relocalización, varía dependiendo del grado de manejo al que están sometidas las comunidades. Asimismo, la abundancia a nivel de trampa fue significativamente diferente entre comunidades, pero no se observaron diferencias en la riqueza a nivel de trampa.

Con base en las pruebas realizadas, el índice tiene la capacidad para reflejar los cambios en los rasgos morfológicos de la comunidad, tomando en cuenta el rango de valores de estos rasgos y la abundancia relativa de cada especie.

La variación morfológica, determinada con el índice propuesto, fue significativamente mayor en la comunidad del sitio con manejo intermedio, como consecuencia de su composición (e.g. abundancia por conducta de relocalización). Asimismo, se especula que el tipo de manejo influyó en la variación morfológica observada.

Perspectivas

El índice propuesto cumplió con las propiedades matemáticas deseadas para medir la variación morfológica a nivel de comunidad. Para su comprobación general es necesario: 1) realizar recolectas de escarabajos en distintos ecosistemas, sometidos a distintos grados de perturbación y con composiciones funcionales diferentes; 2) medir los distintos rasgos morfológicos considerados en este trabajo y verificar que los rasgos utilizados en el índice tengan un buen poder explicativo para cualquier comunidad de escarabajos; y 3) analizar la composición de varias comunidades, evaluar su variación morfológica utilizando el índice propuesto y analizar si los valores del índice coinciden con la variación observada.

Asimismo, cabe destacar que existen oportunidades para mejorar la estructura del índice: 1) Incluir factores de peso que aumenten el contraste entre conductas de relocalización; 2) considerar variables adicionales que pudieran mejorar la interpretación de la variación morfológica, tales como el sexo o el periodo de actividad; y 3) Modificar los coeficientes de los rasgos morfológicos con el fin de aumentar la capacidad del índice para analizar e interpretar la mayor cantidad de información de la comunidad.

Bibliografía

Albert, C. H., de Bello, F., Boulangeat, I., Pellet, G., Lavorel, S., & Thuiller, W. (2012). On the importance of intraspecific variability for the quantification of functional diversity. *Oikos*, 121(1), 116-126.

Albert, C. H., Thuiller, W., Yoccoz, N. G., Douzet, R., Aubert, S., & Lavorel, S. (2010). A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra-vs. interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology*, 24(6), 1192-1201.

Armas, C., Ordiales, R., & Pugnaire, F. I. (2004). Measuring plant interactions: a new comparative index. *Ecology*, 85(10), 2682-2686.

Audino, L. D., Louzada, J., & Comita, L. (2014). Dung beetles as indicators of tropical forest restoration success: is it possible to recover species and functional diversity?. *Biological Conservation*, 169, 248-257.

Barragán, F., Moreno, C. E., Escobar, F., Halffter, G., & Navarrete, D. (2011). Negative impacts of human land use on dung beetle functional diversity. *PloS one*, 6(3), e17976.

Bui, V. B., Ziegler, T., & Bonkowski, M. (2020). Morphological traits reflect dung beetle response to land use changes in tropical karst ecosystems of Vietnam. *Ecological Indicators*, 108, 105697.

Buse, J., & Entling, M. H. (2020). Stronger dung removal in forests compared with grassland is driven by trait composition and biomass of dung beetles. *Ecological Entomology*, 45(2), 223-231.

Buse, J., Šlachta, M., Sladeczek, F. X., & Carpaneto, G. M. (2018). Summary of the morphological and ecological traits of Central European dung beetles. *Entomological science*, 21(3), 315-323.

Carvalho, R. L., Andresen, E., Barônio, G. J., Oliveira, V. H., Louzada, J., & Braga, R. F. (2020). Is dung removal a good proxy for other dung beetle functions when monitoring for conservation? A case study from the Brazilian Amazon. *Ecological Indicators*, 109, 105841.

Correa, C. M., Braga, R. F., Louzada, J., & Menéndez, R. (2019). Dung beetle diversity and functions suggest no major impacts of cattle grazing in the Brazilian Pantanal wetlands. *Ecological Entomology*, 44(4), 524-533.

Dawson, S. K., & Jönsson, M. (2020). Just how big is intraspecific trait variation in basidiomycete wood fungal fruit bodies?. *Fungal Ecology*, 46, 100865.

Dangles, O., Carpio, C., & Woodward, G. (2012). Size-dependent species removal impairs ecosystem functioning in a large-scale tropical field experiment. *Ecology*, 93(12), 2615-2625.

Decastro-Arrazola, I., Hortal, J., Noriega, J. A., & Sanchez-Pinero, F. (2020). Assessing the functional relationship between dung beetle traits and dung removal, burial, and seedling emergence. *Ecology*, 101(10), e03138.

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

Emlen, D. J., Marangelo, J., Ball, B., & Cunningham, C. W. (2005). Diversity in the weapons of sexual selection: horn evolution in the beetle genus *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Evolution*, 59(5), 1060-1084.

Frank, K., Hülsmann, M., Assmann, T., Schmitt, T., & Blüthgen, N. (2017). Land use affects dung beetle communities and their ecosystem service in forests and grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 100(243), 114-122.

Gagic, V., Bartomeus, I., Jonsson, T., Taylor, A., Winqvist, C., Fischer, C & Bommarco, R. (2015). Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1801), 20142620.

Gómez-Cifuentes, A., Vespa, N., Semmartín, M., & Zurita, G. (2020). Canopy cover is a key factor to preserve the ecological functions of dung beetles in the southern Atlantic Forest. *Applied Soil Ecology*, 154, 103652.

Gower, S. T., & Norman, J. M. (1991). Rapid estimation of leaf area index in conifer and broad-leaf plantations. *Ecology*, 72(5), 1896-1900.

Griffiths, H. M., Bardgett, R. D., Louzada, J., & Barlow, J. (2016). The value of trophic interactions for ecosystem function: dung beetle communities influence seed burial and seedling recruitment in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1844), 20161634.

- Griffiths, H. M., Louzada, J., Bardgett, R. D., Beiroz, W., França, F., Tregidgo, D., & Barlow, J. (2015). Biodiversity and environmental context predict dung beetle-mediated seed dispersal in a tropical forest field experiment. *Ecology*, 96(6), 1607-1619.
- Halffter, G., & Arellano, L. (2002). Response of dung beetle diversity to human-induced changes in a tropical landscape 1. *Biotropica*, 34(1), 144-154.
- Halffter, G., and W. D. Edmonds. 1982. The nesting behavior of dung beetles (Scarabaiena) an ecological and evolutive approach. Edited by Instituto de Ecología, A.C. México.
- Hanski, I., & Cambefort, Y. (Eds.). (2014). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press.
- Holland, S. M. (2008). *Principal components analysis (PCA)*. Department of Geology, University of Georgia, Athens, GA, 30602-2501.
- Ignasov, J., Kapilavai, A., Filonenko, K., Larsen, J. C., Baird, E., Hallam, J. & Manoonpong, P. (2018). Bio-inspired design and movement generation of dung beetle-like legs. *Artificial Life and Robotics*, 23(4), 555-563.
- Janžekovič, F., & Novak, T. (2012). PCA—A Powerful Method for Analyze Ecological Niches. Edited by Parinya Sanguansat, 127-142.
- Kopecký, M., & Čížková, Š. (2010). Using topographic wetness index in vegetation ecology: does the algorithm matter?. *Applied Vegetation Science*, 13(4), 450-459.
- Leung, B., Bijma, N., Baird, E., Dacke, M., Gorb, S., & Manoonpong, P. (2020). Rules for the Leg Coordination of Dung Beetle Ball Rolling Behaviour. *Scientific reports*, 10(1), 1-8.
- Lobo, J. M., Martin-Piera, F., & Veiga, C. M. (1988). Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprofagas de Scarabaeoidea (Col.) I. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 25, 77-100.
- Mamantov, M. A., & Sheldon, K. S. (2021). Behavioural responses to warming differentially impact survival in introduced and native dung beetles. *Journal of Animal Ecology*, 90(1), 273-281.
- Marsh, C. J., Louzada, J., Beiroz, W., & Ewers, R. M. (2013). Optimising bait for pitfall trapping of Amazonian dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). *PLoS One*, 8(8), e73147.

Mason, N. W., MacGillivray, K., Steel, J. B., & Wilson, J. B. (2003). An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science*, 14(4), 571-578.

Mason, N. W., Mouillot, D., Lee, W. G., & Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111(1), 112-118.

Moczek, A. P., & Nijhout, H. F. (2004). Trade-offs during the development of primary and secondary sexual traits in a horned beetle. *The American Naturalist*, 163(2), 184-191.

Nervo, B., Tocco, C., Caprio, E., Palestini, C., & Rolando, A. (2014). The effects of body mass on dung removal efficiency in dung beetles. *PLoS one*, 9(9), e107699.

Nichols, E., Larsen, T., Spector, S., Davis, A. L., Escobar, F., Favila, M. & Network, T. S. R. (2007). Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: a quantitative literature review and meta-analysis. *Biological conservation*, 137(1), 1-19.

Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezcuita, S., Favila, M. E., & Network, T. S. R. (2008). Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological conservation*, 141(6), 1461-1474.

Nichols, E., Uriarte, M., Bunker, D. E., Favila, M. E., Slade, E. M., Vulinec, K. & Spector, S. H. (2013). Trait-dependent response of dung beetle populations to tropical forest conversion at local and regional scales. *Ecology*, 94(1), 180-189.

Ortega-Martínez, I. J., Moreno, C. E., Rios-Díaz, C. L., Arellano, L., Rosas, F., & Castellanos, I. (2020). Assembly mechanisms of dung beetles in temperate forests and grazing pastures. *Scientific reports*, 10(1), 1-10.

Ortega-Martínez, I. J., Moreno, C. E., Sánchez-Rojas, G., & Barragán, F. (2014). The role of *Canthon humectus hidalgoensis* (Bates)(Coleoptera: Scarabaeidae) in dung removal from a cattle pasture. *The Coleopterists Bulletin*, 68(4), 656-658.

Ortega-Martínez, I. J., Moreno, C. E., & Escobar, F. (2016). A dirty job: manure removal by dung beetles in both a cattle ranch and laboratory setting. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 161(1), 70-78.

Pettorelli, N., Ryan, S., Mueller, T., Bunnefeld, N., Jędrzejewska, B., Lima, M., & Kausrud, K. (2011). The Normalized Difference Vegetation Index (NDVI): unforeseen successes in animal ecology. *Climate research*, 46(1), 15-27.

- Piccini, I., Caprio, E., Palestini, C., & Rolando, A. (2020). Ecosystem functioning in relation to species identity, density, and biomass in two tunneller dung beetles. *Ecological Entomology*, 45(2), 311-320.
- Radtke, M. G., & Williamson, G. B. (2005). Volume and linear measurements as predictors of dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) biomass. *Annals of the Entomological Society of America*, 98(4), 548-551.
- Raine, E. H., Gray, C. L., Mann, D. J., & Slade, E. M. (2018). Tropical dung beetle morphological traits predict functional traits and show intraspecific differences across land uses. *Ecology and Evolution*, 8(17), 8686-8696.
- Raybaut, P. (2009). Spyder- documentation. Available Online at: pythonhosted.org.
- Saha, S., Biswas, A., Ghosh, A., & Raychaudhuri, D. (2021). Dung beetles: key to healthy pasture? An overview. *World Scientific News*, 153(2), 93-123.
- Santos-Heredia, C., Andresen, E., Zárate, D. A., & Escobar, F. (2018). Dung beetles and their ecological functions in three agroforestry systems in the Lacandona rainforest of Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 27(9), 2379-2394.
- Schleuter, D., Daufresne, M., Massol, F., & Argillier, C. (2010). A user's guide to functional diversity indices. *Ecological monographs*, 80(3), 469-484.
- Scholtz, C.H., Davis, A.L.V., Kryger, U., 2009. Evolutionary biology and conservation of dung beetles. Pensoft Sofia-Moscow.
- Silva, P. G. D., & Hernández, M. I. M. (2015). Spatial patterns of movement of dung beetle species in a tropical forest suggest a new trap spacing for dung beetle biodiversity studies. *PloS one*, 10(5), e0126112.
- Slade, E. M., Mann, D. J., & Lewis, O. T. (2011). Biodiversity and ecosystem function of tropical forest dung beetles under contrasting logging regimes. *Biological Conservation*, 144(1), 166–174.
- Slade, E. M., Mann, D. J., Villanueva, J. F., & Lewis, O. T. (2007). Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. *Journal of Animal Ecology*, 76(6), 1094–1104.

Slade, E. M., Kirwan, L., Bell, T., Philipson, C. D., Lewis, O. T., & Roslin, T. (2017). The importance of species identity and interactions for multifunctionality depends on how ecosystem functions are valued. *Ecology*, 98(10), 2626–2639.

Spector, S. (2006). Scarabaeine Dung Beetles (coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): An Invertebrate Focal Taxon for Biodiversity Research and Conservation. *The Coleopterists Bulletin*, 60(5), 71–83.

Tixier, T., Bloor, J. M., & Lumaret, J. P. (2015). Species-specific effects of dung beetle abundance on dung removal and leaf litter decomposition. *Acta Oecologica*, 69, 31–34.

Violle, C., Enquist, B. J., McGill, B. J., Jiang, L., Albert, C. H., Hulshof, C., Jung, V., & Messier, J. (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(4), 244–252.

Anexo I: Ecuaciones

$$\bar{x} = \frac{\sum_i \omega_i X_i}{\sum_i \omega_i}$$

Ecuación 2.- Promedio ponderado.

En la ecuación 2, ω_i = factor de peso de la i-ésima variable, X_i = variable i-ésima.

$$\overline{\log x} = \sum_i \omega_i \log x_i$$

Ecuación 3.- Promedio logarítmico ponderado.

En la ecuación 3, ω_i = factor de peso de la i-ésima variable, x_i = variable i-ésima.

Anexo II: Criterios de Mason *et al.* (2003)

A continuación, se enlista los 10 criterios establecidos por Mason *et al.*, (2003) para evaluar índices de diversidad funcional, usando datos artificiales:

- I. Estar limitado a un rango entre 0-1 (por conveniencia) y que se use apropiadamente el rango.
- II. Reflejar el carácter del rango de los valores presentes de las características funcionales.
- III. Reflejar la contribución de cada especie en proporción a su abundancia.
- IV. Disminuir su valor cuando la abundancia de una especie menor, con una característica funcional extrema, decrece.
- V. No cambiar su valor de manera significativa cuando una especie presente en una pequeña cantidad, desaparece.
- VI. No ser afectado por las unidades en las que son medidas las características funcionales.
- VII. Ser simétrico entre valores grandes y pequeños de las características funcionales.
- VIII. No ser afectado por las unidades en las que se mide la abundancia de las características funcionales.
- IX. No ser afectado por el número de especies.
- X. No ser afectado cuando una especie es clasificada como dos especies distintas.

Anexo III: Mediciones morfológicas

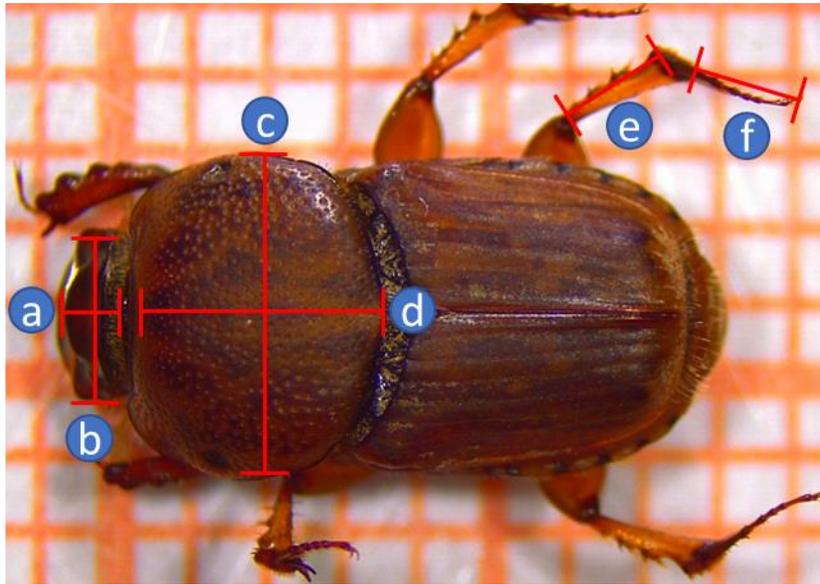


Figura 9. Vista dorsal de *E. intermedius*: a) longitud de la cabeza; b) ancho de la cabeza; c) ancho del pronoto; d) longitud del pronoto; e) longitud de la metatibia; y f) longitud del metatarso (Foto: M. Pérez)

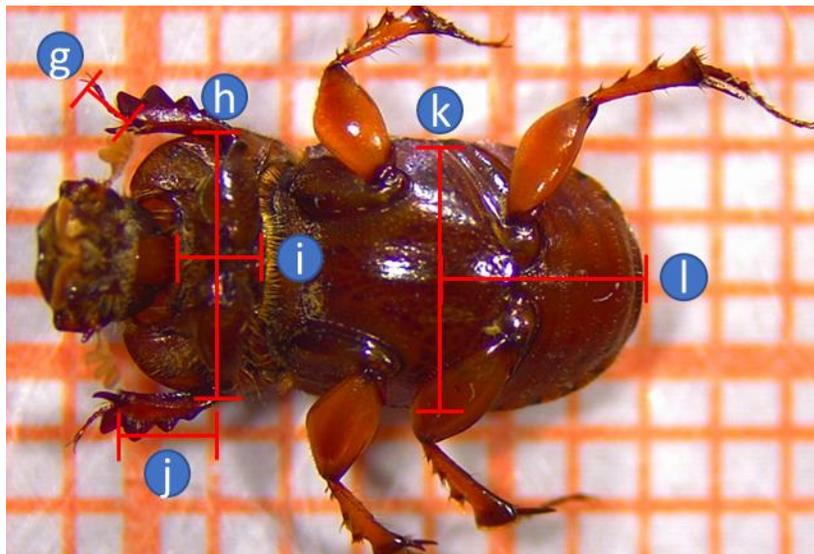


Figura 10. Vista Ventral de *E. intermedius*: g) longitud del protarso; h) ancho del protórax; i) longitud del protórax; j) longitud de la protibia; k) ancho del abdomen; l) longitud del abdomen (Foto: M. Pérez)

Tabla 8. Rasgos morfológicos de los escarabajos estercoleros. Breve descripción técnica de cómo se llevó a cabo su medición.

Rasgo morfológico	Medición
Longitud dorso-ventral del cuerpo	La longitud más larga a lo largo del eje dorso-ventral.
Longitud del clípeo	La longitud más larga del ápice del clípeo a la base del clípeo
Longitud de la cabeza	Del ápice del clípeo al vértex.
Longitud de la tibia anterior	Del ápice de la tibia anterior a la parte basal.
Longitud de la tibia posterior	Del ápice de la tibia posterior a la parte basal.
Ancho del pronoto	Distancia entre los puntos más laterales a la altura del pronoto.
Longitud del pronoto	La longitud más larga del ápice del pronoto a la base del pronoto
Longitud dorso-ventral del pronoto	La longitud más larga, a lo largo del eje dorso-ventral, a la altura del pronoto
Ancho de la protibia	Distancia entre los puntos más laterales, a la mitad de la longitud de la protibia.
Ancho de la cabeza	Distancia entre los puntos más laterales a la altura de la carena transversal.
Longitud del protórax	La longitud más larga del ápice del protórax a la base del protórax
Longitud del cuerpo	Del ápice del clípeo al ápice del abdomen.
Longitud del protarso	Del ápice del tarso anterior a la parte basal.
Longitud del metatarso	Del ápice del tarso posterior a la parte basal.
Peso	Determinado con una balanza de precisión utilizando el peso húmedo de los especímenes.

Anexo IV: Derivación matemática del índice.

Para tomar en cuenta los rasgos morfológicos de cada individuo y de cada especie de una comunidad, se requiere de una ecuación base que permita resumir y ponderar la variación morfológica de la comunidad.

Tomando en cuenta que la gran mayoría de los índices de diversidad de funcional utilizados en ecología utilizan la ecuación del promedio ponderado como estructura base (Schleuter *et al.*, 2010), la derivación parte de su versión logarítmica (Anexo I).

$$\overline{\log x} = \sum_i \omega_i \log x_i$$

Se determinó que el índice “I” de la primera sumatoria corresponda al individuo i-ésimo, asimismo, el factor de peso se dejó como un factor independiente y se escogió el símbolo μ para representar los rasgos morfológicos por individuo.

$$I = \sum_I \omega \log \mu_I$$

Para separar los rasgos morfológicos por especie, se agregó una segunda sumatoria con el índice “E” para representar la especie e-ésima.

$$I = \sum_E \sum_I \omega \log \mu_{EI}$$

Debido a que se medirá más de un rasgo morfológico, se añadió una sumatoria adicional con el índice “F” que tome en cuenta cada uno de los rasgos morfológicos finalmente seleccionados.

$$I = \sum_E \sum_I \sum_F \omega \log \mu_{EIF}$$

Se escogió que ω fuera la abundancia relativa de cada especie.

$$I = \sum_E p(E) \sum_I \sum_F \log \mu_{EIF}$$

con $p(E) = \frac{\text{Abundancia de la especie E}}{\text{Abundancia total}}$

Después, para separar los datos por conducta de relocalización, se añadió una cuarta sumatoria con el índice “G” para tomar en cuenta cada uno de los tipos de conducta.

$$I = \sum_G \sum_E p(E) \sum_I \sum_F \log \mu_{GEIF}$$

Finalmente, para tomar limitar el rango del índice, se añadió un factor de escala A(N) dependiente de la abundancia total de la comunidad.

$$I = A(N) \sum_G \sum_E p(E) \sum_I \sum_F \log \mu_{GEIF}$$

Sin embargo, con base a las evaluaciones preliminares del índice utilizando los criterios propuestos por Mason *et al.* (2003) y Schleuter *et al.*, (2010), se determinó que un factor de escala dependiente de la composición de la comunidad, modifica considerablemente el valor numérico obtenido. Por tanto, se decidió que A(N) fuera un valor constante, el cual fue determinado con base a los resultados obtenidos después de generar mil comunidades artificiales con una abundancia aleatoria.

$$I = 0.001 \sum_G \sum_E p(E) \sum_I \sum_F \log \mu_{GEIF}$$

Anexo V: Código en Python v. 3.7.10 para generar comunidades artificiales.

```
def indice(r,mc,md):  
    mfd,fd,s,abnt = np.zeros((r,1)),0,0,0  
  
    for i in range(r): #pequeño paso para calcular la abundancia total  
        abnt += mc[i][1]  
        continue  
    abnt = abnt.astype(int)  
  
    for i in range (r):  
        abn = mc[i][1]  
        abn = abn.astype(int)  
  
        for j in range (abn):  
            for k in range (5):  
                if md[s][1] != 2 and k == 0:  
                    mfd[i][0] += (abn/abnt)*math.log10(md[s][k+2])  
                if md[s][1] == 2 and k == 0:  
                    mfd[i][0] -= (abn/abnt)*math.log10(md[s][k+2])  
                else:  
                    mfd[i][0] += (abn/abnt)*math.log10(md[s][k+2])  
                continue  
            s+=1  
            continue  
        continue  
    for i in range(r):  
        fd += mfd[i][0]  
        continue  
    return fd/1000
```

```
def comunidad(r,ab0,ab1,rm0,rm1,et): #r = riqueza, ab = valor max. abundancia, rm = valor má  
    mc = np.zeros((r+2,2)) #matriz de resumen  
    md = np.zeros((r*ab1,7)) #matriz de datos  
  
    i = 1 #contador para especies  
    f = 0 #contador para individuos  
    while(i<=r):  
        abn = rangos(ab0,ab1,rm0,rm1)[0] #genera una abundancia  
        g = rangos(ab0,ab1,rm0,rm1)[2]  
        for j in range(abn):  
            for k in range(5):  
                md[f][k+2], md[f][0], md[f][1] = rangos(ab0,ab1,rm0,rm1)[1],i,g+1  
                continue  
            f+=1  
            mc[i-1][0], mc[i-1][1] = i, abn  
            continue  
        i+=1  
        continue  
    md = md[~np.all(md==0, axis=1)] #quita los ceros de la matriz  
    mc = mc[~np.all(mc==0, axis=1)]  
  
    fd = indice(r,mc,md)  
  
    with open('Comunidad-'+str(et)+'-'+str("{0:.4f}".format(fd))+'.txt', 'w') as testfil  
        for row in md:  
            testfile.write('\t'.join([str(a) for a in row]) + '\n')  
    return mc, md, fd
```