



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD

ECOLOGÍA

**Estructura y función de las comunidades de escarabajos coprófagos en un
bosque tropical seco: midiendo los efectos de un esfuerzo de restauración
en la región de Chamela, Jalisco**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

REBECA SOFÍA GÁMEZ YÁÑEZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. ELLEN ANDRESEN

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y
SUSTENTABILIDAD, UNAM**

COMITÉ TUTOR: DRA. EK DEL VAL DE GORTARI

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y
SUSTENTABILIDAD, UNAM**

DRA. LUCRECIA ARELLANO GÁMEZ

INSTITUTO DE ECOLOGÍA A.C. (INECOL)

MORELIA, MICHOACÁN OCTUBRE, 2017



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas

Tesis Digitales

Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©

PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD

ECOLOGÍA

**Estructura y función de las comunidades de escarabajos coprófagos en un
bosque tropical seco: midiendo los efectos de un esfuerzo de restauración
en la región de Chamela, Jalisco**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

REBECA SOFÍA GÁMEZ YÁÑEZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. ELLEN ANDRESEN

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y
SUSTENTABILIDAD, UNAM**

COMITÉ TUTOR: DRA. EK DEL VAL DE GORTARI

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y
SUSTENTABILIDAD, UNAM**

DRA. LUCRECIA ARELLANO GÁMEZ

INSTITUTO DE ECOLOGÍA A.C. (INECOL)

MORELIA, MICHOACÁN OCTUBRE, 2017

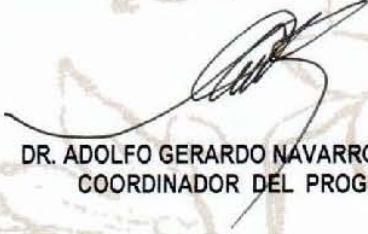
Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 12 de junio de 2017, aprobó el siguiente jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **Maestra en Ciencias Biológicas** de la alumna **GÁMEZ YÁÑEZ REBECA SOFÍA** con número de cuenta **516012083**, con la tesis titulada **"Estructura y función de las comunidades de escarabajos coprófagos en un bosque tropical seco: midiendo los efectos de un esfuerzo de restauración en la región de Chamela, Jalisco"**, dirigida por la **Dra. Ellen Andresen**:

Presidente: Dra. Cristina Martínez Garza
Vocal: Dra. Julieta Benítez Malvido
Secretario: Dra. Ek del Val de Gortari
Suplente: Dr. Federico Escobar Sarria
Suplente: Dra. Lucrecia Arellano Gámez

Sin otro particular, quedo de usted.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 13 de septiembre de 2017


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



Agradecimientos institucionales

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México y al Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad por permitirme continuar con mi formación académica.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca (583762) de maestría otorgada.

Al proyecto “Restauración ambiental y restablecimiento de funciones ecológicas en el bosque tropical caducifolio”, PAPIIT-UNAM IN205013 otorgado a la Dra. Ek del Val de Gortari.

A mi tutora la Dra. Ellen Andresen por el apoyo y guía en el desarrollo de este proyecto. Muchas gracias.

Agradezco a la UNAM por los apoyos PAEP que se me otorgaron para participar en el curso internacional de “Ecología Tropical y Conservación” de la Organización para Estudios Tropicales (OET) en Costa Rica y en el Congreso Internacional “Annual Meeting of the Association of Tropical Biology and Conservation (ATBC)” en Mérida, México.

Agradecimientos personales

A la Dra. Ellen Andresen por recibirme como su alumna, por la ayuda y comprensión que recibí de su parte durante la realización de este trabajo.

A los miembros de mi comité tutor: a la Dra. Ek del Val y a la Dra. Lucrecia Arellano por su apoyo y sugerencias durante la realización de este trabajo.

Al Dr. Francisco Mora por su apoyo en los análisis estadísticos de este trabajo, por sus comentarios y sugerencias a lo largo del proceso y finalmente por su disposición y accesibilidad en todo momento.

A los miembros del jurado por sus comentarios, sugerencias y disponibilidad.

A Fernando Escobar del Instituto de Ecología por su apoyo en la identificación de los ejemplares de escarabajos coprófagos.

A la Estación de Biología Chamela de la UNAM, y a todo el personal que en ella trabaja, por el apoyo logístico y por todas las comodidades que se me brindaron durante mi estancia.

Agradezco el apoyo logístico que se me brindó en el predio privado “Zafiro” y en la Estación de Biología Chamela de la UNAM.

A mis padres Gloria y Guillermo por todo el amor, cariño y apoyo incondicional que me han brindado a lo largo de mi vida y en todas las decisiones que he tomado. Nada de esto hubiera sido posible sin ustedes.

A mi hermana Cecilia por apoyarme y estar presente en todo momento. También a mi cuñado Chucho por sus valiosos consejos y tiempo.

A todos mis compañeros de la Maestría que con su compañía hicieron de este periodo de mi vida una experiencia enriquecedora. Especialmente agradezco a Nacho, Ángela, Ricardo, Chimo, Flor y Marina por siempre apoyarme en cuestiones académicas y personales y ser como una segunda familia.

A todos los compañeros que me acompañaron y apoyaron en mi trabajo de campo.

ÍNDICE

RESUMEN	xii
ABSTRACT	xiii
INTRODUCCIÓN.....	1
2. OBJETIVOS.....	6
3. HIPÓTESIS Y PREDICCIONES.....	7
4. MÉTODOS	8
4.1 Área de estudio	8
4.2 Sitios de estudio y diseño experimental.....	9
4.3 Comunidades de escarabajos coprófagos.....	11
4.4 Funciones ecológicas	13
4.5 Análisis de los datos	15
4.5.1 Análisis de las comunidades de Scarabaeinae a nivel de hábitat.	15
4.5.2 Análisis de los escarabajos coprófagos y sus funciones ecológicas a nivel de trampa/defecación	16
5. RESULTADOS	18
5.1 Comunidades de escarabajos coprófagos en los tres hábitats	18
5.2 Escarabajos coprófagos y sus funciones ecológicas a nivel de trampa/defecación	22
6. DISCUSIÓN.....	26
6.1 Comunidades de escarabajos coprófagos.....	26
6.2 Escarabajos coprófagos y sus funciones ecológicas	29
6.3 Regeneración y restauración de bosques tropicales.....	31
7. CONCLUSIONES.....	35
8. LITERATURA CITADA	35
APÉNDICES	49

Apéndice 1. Curvas de rango-abundancia para los escarabajos coprófagos capturados en cada uno de los tres sitios muestreados para cada hábitat (Conservado, Restaurado-A, Restaurado-B). Cada punto de la curva representa una especie de escarabajo coprófago que se identifica con un nombre abreviado (ver nombres completos en el Cuadro 1).	49
Apéndice 2. Diagrama del análisis de agrupamiento (cluster) a nivel de hábitat basado en las abundancias absolutas de los escarabajos coprófagos de la región de Chamela, Jalisco. Se utilizó la matriz de distancias de Hellinger y como método de agrupamiento UPGMA. Las letras representan el hábitat: C = conservado, RA = restaurado-A y RB = restaurado-B y los números representan los sitios (tres sitios por hábitat). Los sitios están separados en dos grupos principales, uno donde están incluidos los tres sitios del hábitat conservado (C1, C2 y C3) y uno de los grupos del hábitat restaurado-B (RB3), y otro grupo con el resto de los sitios de los hábitats restaurados.....	50
Apéndice 3. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) registrados en la región de Chamela, Jalisco. La columna ID corresponde al nombre abreviado de cada especie (las primeras dos letras pertenecen al género y las últimas dos a la especie). Se presenta el número de individuos capturados dentro de cada sitio en los tres tipos de hábitat: Conservado, Restaurado-A y Restaurado-B. La columna p corresponde a los valores de significancia de cada especie en el Modelo Lineal Generalizado (GLM) multivariado...	51
Apéndice 4. Prueba <i>post - hoc</i> del análisis multivariado por especie. Se muestran los valores de significancia de <i>p</i> para las interacciones entre hábitats: Conservado (C), Restaurado-A (RA) y Restaurado-B (RB).	52

ÍNDICE DE FIGURAS Y CUADROS

Figura 1: Región y sitios de estudio. El mapa e imagen satelital tomada desde Google Earth (consultado el 05/10/2016) (a) muestran la ubicación de la región de estudio así como la ubicación de los puntos de muestreo dentro y fuera de la reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala. La línea roja representa los límites de la reserva; el rectángulo y puntos verdes indican los sitios de bosque tropical seco conservado en la EBCh (representada con la estrella), el cuadro y puntos amarillos corresponden a la vegetación sucesional secundaria con alto y bajo esfuerzo de restauración en la localidad de San Mateo. El bosque tropical seco conservado (b) corresponde a bosque tropical caducifolio (hábitat conservado); la vegetación sucesional secundaria (terrenos antes usados para ganadería) con esfuerzo alto de restauración (c) corresponde al área donde se realizó una plantación de árboles nativos (hábitat restaurado-A) y la vegetación sucesional secundaria (terrenos antes usados para ganadería) con bajo esfuerzo de restauración (d) corresponde al área en donde únicamente se excluyó al ganado (hábitat restaurado-B). Fotos por Rebeca Sofía Gámez Yáñez (b), Ek del Val (c), Edain Cuevas (d). 10

Figura 2. Detalles de la metodología de muestreo de escarabajos y la medición: trampa de caída abierta y cebada con 50 g de heces de cerdo en el hábitat conservado (a), identificación de los escarabajos a nivel de especie en el laboratorio de la EBCh con ayuda de una colección de referencia (b); bolita de 10 g de heces frescas de cerdo con su posición marcada por una banderita (c); heces parcialmente removidas y escarabajo (flecha) rodando una bolita de heces (d). 14

Figura 3. Curvas de rango-abundancia para las comunidades de Scarabaeinae en los tres hábitats: Conservado, Restaurado-A y Restaurado-B. Cada punto de la curva representa una especie de escarabajo coprófago que se identifica con un nombre abreviado (ver nombres completos en el Cuadro 1). 21

Figura 4. Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) de las especies de escarabajos coprófagos (cada abreviación de cuatro letras representa una especie cuyo nombre completo se encuentra en el Cuadro 1) y de los nueve sitios de muestreo de los tres hábitats: conservado (cuadrados), restaurado-A (círculos) y restaurado-B (triángulos). Las eclipses punteadas marcan los grupos detectados con el análisis de agrupamiento (cluster) (ver Apéndice 2). 22

Figura 5. Promedio del número de individuos (a) y de especies (b) de escarabajos coprófagos capturados por trampa, en cada uno de tres hábitats: conservado, restaurado-A y restaurado-B. Las barras de error indican los intervalos de confianza del 95%. Letras diferentes encima de las barras representan diferencias estadísticamente significativas entre hábitats.....23

Figura 6. Porcentaje de remoción de heces en cada hábitat: conservado, restaurado-A y restaurado-B. Las barras de error corresponden a los intervalos de confianza del 95%. Letras diferentes encima de las barras representan diferencias estadísticamente significativas entre hábitats.24

Figura 7. Dispersión vertical (a), dispersión horizontal (b), distancia de dispersión vertical promedio (c) y distancia horizontal de dispersión promedio (d) de semillas artificiales en cada hábitat: conservado, restaurado-A y restaurado-B. Las barras de error corresponden a los intervalos de confianza del 95%. Letras diferentes encima de las barras representan diferencias estadísticamente significativas entre hábitats.25

Cuadro 1. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) capturados con trampas de caída (no letales) cebadas con heces de cerdo en la región de Chamela (Jalisco), entre julio y octubre del 2014, en tres hábitats: Conservado, Restaurado-A y Restaurado-B (ver descripción de los hábitats en el texto). La columna ID corresponde al nombre abreviado de cada especie (las primeras dos letras pertenecen al género y las últimas dos a la especie). Se presenta información de las características funcionales de las especies: estrategias de relocalización de alimento (E), donde R = rodador y C = cavador; actividad diaria (Ac), donde D = diurna y N = nocturna; tipo de alimentación (Al), donde G = generalista, C = coprófago y N = necrófago; y, longitud corporal promedio (Long). Las últimas cuatro columnas indican el número de individuos capturados.....20

RESUMEN

Los bosques tropicales secos han sido reconocidos como el ecosistema tropical terrestre más amenazado. En México el bosque tropical seco está mayormente representado por remanentes con diferentes niveles de conservación. En algunos casos, los esfuerzos de conservación mediante regeneración natural no son suficientes para preservar este sistema y existe la necesidad de desarrollar estrategias más intensas para restaurar sitios degradados. Generalmente los proyectos de restauración se enfocan en la recuperación de la vegetación, asumiendo que la demás biota se recuperará en consecuencia. Sin embargo, esto no necesariamente ocurre, por lo que las estrategias de restauración deberían considerar tanto a la vegetación como a la fauna y a otros organismos, así como sus interacciones bióticas. Los escarabajos coprófagos son un grupo animal utilizado en el monitoreo de la biodiversidad en hábitats degradados, ya que sus comunidades son sensibles a diferentes tipos de perturbación. En este estudio se usó este grupo para evaluar la recuperación de un bosque tropical seco en la región de Chamela. Evaluamos las comunidades de escarabajos coprófagos y dos de sus funciones ecológicas en tres tipos de vegetación: bosque tropical seco conservado (hábitat conservado), vegetación sucesional secundaria (terrenos antes usados para ganadería) con alto esfuerzo de restauración: mediante la exclusión de ganado y plantación con árboles nativos (hábitat restaurado-A); y vegetación sucesional secundaria (terrenos antes usados para ganadería) con bajo esfuerzo de restauración: mediante la exclusión de ganado (hábitat restaurado-B). Usando trampas de caída evaluamos varias características de la estructura de las comunidades a nivel de hábitat (diversidad, abundancia total, composición de especies y abundancia de cada especie), así como el número promedio de individuos y de especies capturados a nivel de trampa. Con experimentos de campo cuantificamos dos funciones ecológicas de los escarabajos coprófagos: remoción de heces y dispersión secundaria de semillas. El muestreo de las comunidades de escarabajos coprófagos alcanzó la máxima cobertura de inventario. A nivel de hábitat, las métricas de diversidad de escarabajos coprófagos fueron similares en los tres hábitats, pero la abundancia total fue mayor en el hábitat conservado. La composición de especies fue similar en los tres hábitats, pero al tomar en cuenta la abundancia de cada especie hubo diferencias entre la comunidad del hábitat conservado y las de los hábitats restaurados, pero estos últimos fueron similares entre sí. A nivel de trampa, el número de

individuos y el número de especies fueron mayores en el hábitat conservado. En relación a las funciones ecológicas, la remoción de heces y el porcentaje de semillas dispersadas verticalmente también fueron mayores en el hábitat conservado y menores, pero similares entre sí, en los hábitats restaurados. La distancia de dispersión vertical (profundidad de enterramiento) de semillas fue mayor en los hábitats conservado y restaurado-A, y menor en el restaurado-B. La dispersión horizontal (porcentaje y distancia) fue igual para los tres hábitats. Nuestros resultados sugieren que el tiempo transcurrido desde que se llevó a cabo el proyecto de restauración con plantación de árboles nativos (3 años), es poco como para observar diferencias entre el hábitat restaurado-A y el restaurado-B, por lo que la mayoría de las variables medidas tuvieron valores similares en ambos tipos de restauración. Asimismo, nuestros resultados muestran que en ambos tipos de restauración, al compararlos con el bosque conservado, aún no se logra recuperar la abundancia de las comunidades de escarabajos coprófagos, ni las funciones de remoción de heces y dispersión vertical de semillas (pero sí la profundidad de entierro en la restauración tipo A). Sin embargo, observamos recuperación en ambos tipos de hábitats restaurados, con respecto al hábitat conservado, en el número de especies de Scarabaeinae, la composición de especies, y la dispersión horizontal de semillas.

ABSTRACT

Seasonally dry tropical forests have been recognized as the most threatened tropical terrestrial ecosystem. In Mexico, dry tropical forest is mostly represented by forest remnants with different degrees of conservation. In some cases, conservation efforts through natural regeneration are not enough to preserve this system and therefore, there is a need to develop more intensive strategies to restore disturbed sites. Generally, restoration projects focus on vegetation recovery, assuming that the remaining organisms will recover as a consequence. However, this does not necessarily occur, and restoration strategies ought to consider not only vegetation, but also animals, and other organisms, as well as their biotic interactions. An animal group frequently used to monitor biodiversity in degraded habitats is the dung beetles, since their community composition and structure are sensitive to different types of disturbances. In this study, this beetle group was used to assess the success of a restoration project in a dry tropical forest in the Chamela region. We evaluated

dung beetle communities and two of their ecological functions in three vegetation types: conserved dry tropical forest (conserved habitat), secondary vegetation (land previously used for cattle grazing) with high restoration effort: through cattle exclusion and native tree plantation (restored-A habitat), and secondary vegetation (land previously used for cattle grazing) with low restoration effort: through cattle exclusion (restored-B habitat). Using pitfall traps we assessed dung beetle community structure characteristics at the habitat level (diversity, total abundance, species composition and the abundance of each species), as well as the mean number of individuals and species captured at the trap level. With field experiments we quantified two of the beetles' ecological functions: dung removal and secondary seed dispersal. Sampling of dung beetles reached maximum inventory coverage. At the habitat level, diversity metrics were similar in all three habitats, but the total abundance of beetles was higher in the conserved habitat. Species composition was similar among habitats, but once we took into consideration species abundances, the conserved habitat was different from the restored habitats, but the latter two were similar. At the trap level, both the number of individuals and the number of species were higher in the conserved habitat. Regarding ecological functions, dung removal and the percentage of vertically dispersed seeds were also higher in the conserved habitat and equally low in the two restored habitats. The vertical distance of seed dispersal (burial depth) was higher in the conserved and restored-A habitat and lower in the restored-B habitat. Horizontal seed dispersal (percentage and distance) was the same in all three habitats. Our results suggest that the time elapsed since the restoration project with tree planting was carried out (3 years), is not enough to observe differences between the two restored habitats, so that most of the measured variables had similar values in both types of restoration. Also, our results show that in both types of restoration, when comparing them with the conserved forest, the abundance of dung beetles has not yet been recovered, and neither have the functions of dung removal and vertical seed dispersion (but depth of burial did recover in restoration type A). However, we observed recovery in both types of restored habitats, with respect to the conserved habitat, in the number of species of Scarabaeinae, species composition, and horizontal seed dispersal.

INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales secos (BTS) representan una gran porción (aproximadamente 42%) del territorio continental mundial (Murphy y Lugo 1986). En América encontramos BTS desde el noroeste de México hasta el noreste de Argentina y sudeste de Brasil (Ceballos 1995; Linares-Palomino et al. 2011). La zona de BTS de mayor tamaño al norte de la línea ecuatorial se localiza en el oeste de México, abarcando desde el sur de Sonora hasta el norte y centro de Chiapas (Rzedowski 2006), en elevaciones que varían desde el nivel del mar hasta los 1500 m de altitud. En México, el BTS representa el 31% de la superficie boscosa total del país (Masera et al. 1997).

Lamentablemente, los BTS también han sido reconocidos como el ecosistema terrestre tropical más amenazado (Janzen 1988; Miles et al. 2006), principalmente debido a las altas tasas de deforestación, estimándose que en Centro y Norte América sólo el 5.7% se encuentra bajo cierto tipo de protección (Miles et al. 2006). En México, la situación es aún más alarmante puesto que sólo el 0.2% está protegido (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa 2010). Desafortunadamente, no se conoce a ciencia cierta cuánto BTS se ha perdido a nivel mundial, ya que se estima que mucho de lo que hoy es matorral y bosque espinoso era originalmente bosque tropical seco (Murphy y Lugo 1986). Para estimar la pérdida de BTS se han implementado diversas metodologías. En el año 2002, la Comisión Centroamericana de Ambiente y Desarrollo estimó que la pérdida de BTS era del 37.4% y causada principalmente por el cambio de uso de suelo (Chazdon et al. 2011). Hoekstra y colaboradores (2005) estimaron que el 48% de BTS a nivel mundial había sido convertido a distintos tipos de uso de suelo, señalando a las actividades agropecuarias como la principal causa de deforestación. En un estudio más reciente se estimó que el 66% de BTS a nivel mundial, el 72% a nivel de Centro y Norte América, y el 71% en México, han sido convertidos a otros tipos de uso de suelo, principalmente urbano y agrícola (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa 2010).

Gran parte de los esfuerzos de conservación de bosques en el trópico se enfocan principalmente en disminuir la deforestación y promover la regeneración natural de la vegetación en áreas degradadas (Dobson et al. 1997; Young 2000; Fernández y Fernández 2013). Estas opciones para el manejo de ecosistemas naturales son más rentables económicamente, por lo que pueden aplicarse a mayor escala espacial (Lamb et al. 2005;

Uriarte y Chazdon 2016). La regeneración natural de la vegetación original puede ser una estrategia de restauración adecuada en áreas con baja erosión del suelo, y que se encuentren cercanas a remanentes de bosque original, con alta diversidad de especies polinizadoras y dispersoras, entre otras características ecológicas (Chazdon 2013). No obstante, en algunos casos la regeneración natural puede tomar demasiado tiempo (Dobson et al. 1997), y en otros se puede incluso haber perdido la trayectoria natural de la sucesión secundaria (Lamb et al. 2005). Además, en muchas regiones, los remanentes de bosque maduro posiblemente son muy pequeños como para favorecer de manera efectiva la regeneración natural de áreas degradadas a gran escala (Bierregaard et al. 1992; Hobbs y Harris 2001). Este es el caso para los paisajes de BTS que están mayormente constituidos por pequeños fragmentos con diferentes niveles de conservación (Pennington et al. 2009). Por este motivo, y a pesar de su más alto costo económico, frecuentemente existe la necesidad de implementar estrategias para restaurar sitios degradados mediante prácticas intensivas (Janzen 1988; Holl et al. 2000; Griscom y Ashton 2010).

De manera general, la restauración ecológica intenta regresar un ecosistema en el que ocurrió una perturbación, ya sea natural o antropogénica, a una condición lo más similar posible a la condición original (SER 2016). Mediante la restauración se intenta recuperar la estructura física de los ecosistemas, su biodiversidad y funciones ecológicas (Stanturf et al. 2001; Allison 2004), de manera que el ecosistema restaurado pueda autosostenerse (Jackson et al. 1995). El funcionamiento de los ecosistemas está dado por procesos fisicoquímicos, pero también por las actividades colectivas de plantas, animales y microbios, así como por las interacciones entre los distintos factores abióticos y bióticos (Naeem et al. 1999).

Tradicionalmente, debido a los altos costos, los esfuerzos de restauración se han enfocado en la recuperación de la vegetación (Young 2000; Hilderbrand et al. 2005; McAlpine et al. 2016). En estos casos, la restauración se basa en la recreación de estados de vegetación pre-disturbio a partir de sitios de referencia y se asume que la biota asociada a la vegetación y las funciones ecosistémicas se recuperan como consecuencia natural (Hilderbrand et al. 2005; Ruiz-Jaén y Aide 2005; Majer 2009; Jones y Davidson 2016). Sin embargo, a pesar de que muchas funciones de los ecosistemas están correlacionadas con la estructura física y composición de la vegetación (Cairns 1986), la restauración de la

vegetación no implica necesariamente la restauración de los demás elementos bióticos, ni de la funcionalidad del sistema (Ehrenfeld y Toth 1997; Brady et al. 2002; Seabloom y van der Valk 2003; Hilderbrand et al. 2005). Por esta razón, a pesar de que se recupere la estructura física de la vegetación, la restauración puede no tener el éxito esperado (Jones y Davidson 2016).

Pero entonces, ¿Cuándo se puede decir que una restauración es verdaderamente exitosa? Existe polémica al momento de intentar evaluar los esfuerzos de restauración. Por esta razón, algunos experimentos proponen que para lograr evaluaciones más realistas de los esfuerzos de restauración es importante considerar que los ecosistemas son sistemas dinámicos que pueden tomar distintas trayectorias de recuperación (Hobbs y Harris 2001; Stanturf et al. 2001; Choi 2004; Hilderbrand et al. 2005). Si bien existen diferentes enfoques acerca de qué variables deben ser cuantificadas al momento de evaluar y monitorear el éxito de proyectos de restauración (McAlpine et al. 2016), se ha identificado como deseable la incorporación de diversos tipos de medidas que tomen en cuenta variados grupos de organismos, así como sus interacciones bióticas (Sekercioglu et al. 2004; Holl et al. 2011; Audino et al. 2014; McAlpine et al. 2016). En este sentido, incluir variables relacionadas con grupos faunísticos y las funciones que desempeñan permite evaluar de manera más integral el grado de recuperación de los ecosistemas que se pretende restaurar (Neal 1998; Audino et al. 2014).

Un grupo de animales que ha sido muy usado en las últimas décadas como un taxón útil para el monitoreo de la biodiversidad en hábitats perturbados, es el de los escarabajos coprófagos (Insecta: Coleoptera) pertenecientes a la subfamilia Scarabaeinae (Halfpeter et al. 1992; Favila y Halfpeter 1997; Spector 2006; Scholtz et al. 2009). La preferencia por este taxón, particularmente en bosques tropicales, se debe en parte a características tales como su accesibilidad taxonómica, su fácil muestreo y su importancia ecológica, pero también a que sus comunidades son sensibles a diferentes tipos de perturbaciones del hábitat (Nichols et al. 2008). La comunidad de escarabajos coprófagos responde a cambios en la estructura física de la vegetación (Halfpeter y Arellano 2002; Hernández et al. 2014), en las comunidades de mamíferos (Andresen y Laurance 2007; Culot et al. 2013), y en la composición y configuración del paisaje (Halfpeter et al. 1992; Arellano et al. 2008; Sánchez-de-Jesús et al. 2016), modificando su riqueza, composición de especies y

estructura temporal y funcional (Andresen y Feer 2005). Además, la actividad de los escarabajos coprófagos ha resultado ser un buen indicador de la recuperación de los servicios ecosistémicos (Gollan et al. 2013).

Los escarabajos coprófagos son un componente importante de la diversidad de insectos en los bosques tropicales en general, existiendo un alto número de especies que habitan en los BTS (Hanson 2011). Estos escarabajos desempeñan funciones ecológicas muy importantes en los ecosistemas (Nichols et al. 2008), ya que entierran excremento de animales (principalmente de vertebrados, tanto silvestres como domésticos) y materia orgánica en descomposición (e.g. carroña, frutos, hongos), utilizando estos recursos para alimentarse y ovipositar (Hanski y Cambefort 1991). La gran mayoría de las funciones ecológicas de los escarabajos se derivan precisamente de su comportamiento de remover heces y materia en descomposición de la superficie del suelo mediante su enterramiento (Scholtz et al. 2009). Este comportamiento, ayuda a la fertilización y aireación del suelo, acelera las tasas de mineralización e incrementa la disponibilidad de nutrientes del suelo y su asimilación por las plantas (Nichols et al. 2008). Además, la actividad de los Scarabaeinae también contribuye al control de plagas y parásitos y en otros procesos ecológicos importantes, como la dispersión secundaria de semillas defecadas por animales frugívoros (Andresen y Feer 2005; Amézquita y Favila 2010).

Los escarabajos coprófagos afectan de manera accidental el destino final de las semillas que se encuentran dentro de las heces de los mamíferos, ya que la actividad de remoción involucra el movimiento de las semillas tanto en el eje vertical, como en el eje horizontal (Andresen y Feer 2005). Ambos movimientos tienen efectos positivos para la regeneración de las plantas (Andresen y Levey 2004; Lawson et al. 2012). Al enterrar las semillas, éstas pueden tener mayor probabilidad de sobrevivencia y germinación, comparado a las semillas que se mantienen en la superficie (Andresen y Feer 2005). Además, las condiciones de humedad del sustrato pueden beneficiar la sobrevivencia de las semillas que han sido enterradas (Chambers y MacMahon 1994). Por otra parte, el movimiento horizontal de las semillas puede evitar el agrupamiento, disminuyendo la competencia (Howe 1989). Sin embargo, el destino final de la semilla dependerá no sólo de las características de los escarabajos coprófagos, como son su comportamiento (rodadores, cavadores y moradores) y tamaño, sino que también dependerá de características propias de las semillas,

principalmente su tamaño. Así, muchas semillas grandes ($> 5\text{mm}$) son separadas de las heces y quedan sobre la superficie del suelo, mientras que la mayoría de semillas chicas ($< 3\text{mm}$) son enterradas por los escarabajos durante el procesamiento de las heces (Andresen y Feer 2005).

En el presente estudio se utilizó a los escarabajos coprófagos como taxón focal en la evaluación de un proyecto de restauración en una región de BTS del Pacífico Mexicano. Para esto, se cuantificaron algunos parámetros de la estructura de las comunidades de escarabajos coprófagos (diversidad, abundancia, composición de especies, abundancia de cada especie) y dos de sus funciones ecológicas (remoción de heces y dispersión secundaria de semillas) en tres hábitats con diferentes grados de conservación: BTS conservado, vegetación sucesional secundaria (terrenos antes usados para ganadería) con alto esfuerzo de restauración: mediante la exclusión de ganado y plantación con árboles nativos; y vegetación sucesional secundaria (terrenos antes usados para ganadería) con bajo esfuerzo de restauración: mediante la exclusión de ganado. En particular, se pretendió responder las siguientes preguntas: (1) ¿Cómo varía la comunidad de escarabajos coprófagos entre los tres hábitats? y (2) ¿Cómo varían las funciones de remoción de heces y dispersión de semillas entre los tres hábitats?

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo general

Evaluar la respuesta de la comunidad de Scarabaeinae a las actividades de restauración de bosque tropical seco realizadas tres años atrás, en terrenos antes usados para ganadería, como parte de un proyecto desarrollado en la región de Chamela, Jalisco.

2.2 Objetivos particulares:

- i. Comparar características de la estructura de las comunidad de escarabajos coprófagos en tres hábitats: (a) bosque tropical seco conservado, (b) vegetación sucesional secundaria (terrenos antes usados para ganadería) con alto esfuerzo de restauración: mediante la exclusión de ganado y la plantación con árboles nativos y (c) y vegetación sucesional secundaria (terrenos antes usados para ganadería) con bajo esfuerzo de restauración: mediante la exclusión de ganado.
- ii. Cuantificar y comparar las funciones de remoción de heces y dispersión secundaria de semillas por escarabajos coprófagos en los tres hábitats mencionados.

3. HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

Hipótesis General

Un alto esfuerzo de restauración, mediante la exclusión del ganado y plantación con árboles nativos, acelera la recuperación de un hábitat para los escarabajos en comparación a un bajo esfuerzo de restauración, mediante la exclusión de ganado, donde la sucesión vegetal se presente de manera natural, lo cual a su vez se verá reflejado en las funciones ecológicas que estos insectos desempeñan.

Hipótesis particulares

H1. Tras tres años de haber realizado un esfuerzo de restauración, habrá un cambio con tendencia a la recuperación en la comunidad de escarabajos coprófagos de la vegetación sucesional secundaria con alto esfuerzo de restauración, en comparación a la vegetación sucesional secundaria con bajo esfuerzo de restauración.

Predicción 1. Las comunidades de escarabajos coprófagos mostrarán mayores valores de diversidad y abundancia en la vegetación sucesional secundaria con alto esfuerzo de restauración, en comparación a la vegetación sucesional secundaria con bajo esfuerzo de restauración, pero menores respecto a los valores de referencia registrados en el bosque conservado. Asimismo, las comunidades, teniendo en cuenta las especies que las conforman y sus abundancias, serán diferentes en los tres hábitats.

H2. Reflejando los cambios que se espera ocurran en las comunidades de Scarabaeinae, las funciones ecológicas de estos insectos también mostrarán cierto grado de recuperación en la vegetación sucesional secundaria con alto esfuerzo de restauración, en comparación a la vegetación sucesional secundaria con bajo esfuerzo de restauración.

Predicción 2. El porcentaje de remoción de heces y dispersión de semillas serán más bajos en la vegetación sucesional secundaria con bajo esfuerzo de restauración, seguidos por la vegetación sucesional secundaria con alto esfuerzo de restauración y los valores más altos se observarán en el bosque conservado.

4. MÉTODOS

4.1 Área de estudio

El trabajo se llevó a cabo en la región de Chamela, Jalisco (Figura 1), en donde se encuentra la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala (19° N, 105° W) y la Estación de Biología Chamela (EBCh). La temperatura media anual y la precipitación media anual en la EBCh son de 25°C y 750 mm, respectivamente (Bullock 1986; Maass et al. 2005). La precipitación es altamente estacional, concentrada mayormente (80%) entre junio y octubre (Bullock 1986). Sin embargo, la cantidad mensual de lluvia puede variar debido a la incidencia de tormentas tropicales a lo largo de la costa (Noguera et al. 2002).

La vegetación dominante es el bosque tropical seco (Noguera et al. 2002), donde la altura del dosel está generalmente por debajo de los 20 m (Miranda y Hernández 1963; Durán et al. 2002). La característica más evidente de este tipo de vegetación es la pérdida de hojas en la mayoría de los árboles durante la época seca (Bullock y Solís-Magallanes 1990). Sin embargo, también encontramos bosque tropical subcaducifolio (selva mediana) a lo largo de los cauces temporales de agua (Ceballos et al. 1999; Pescador-Rubio et al. 2002; INE 2007). Este segundo tipo de vegetación se caracteriza por una menor proporción de especies deciduas y por presentar árboles más altos y con diámetros más gruesos (Durán et al. 2002).

Puesto que las heces de los mamíferos son la principal fuente de alimentación para los escarabajos coprófagos, es importante destacar que en Chamela habitan 70 especies de mamíferos pertenecientes a ocho órdenes, 21 familias y 59 géneros, siendo el orden Chiroptera el más numeroso (34 especies). Entre las especies de mamíferos no voladores, medianos y grandes (> 1 kg), los más estudiados han sido los carnívoros y los artiodáctilos, destacando el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus* Zimmermann), el jabalí de collar (*Tayassu tajacu* Linnaeus), el coatí (*Nasua narica* Linnaeus), el coyote (*Canis latrans* Say), el zorrillo pigmeo (*Spilogale pygmaea* Thomas), el linco (*Lynx rufus* Schreber), el ocelote (*Leopardus pardalis*, Linnaeus), el jaguar (*Panthera onca* Linnaeus) y el puma (*Puma concolor* Linnaeus; Miranda 2002).

De las 1863 especies de insectos registradas en la región de Chamela, el taxón con mayor número de especies (739) es el orden Coleópteros, representado por 14 familias (12% de las familias conocidas en Norteamérica; Borror et al. 1989; Pescador-Rubio et al.

2002). Con respecto a los Scarabaeinae en Chamela, Morón et al. (1988) registraron mediante un muestreo de cinco años con diferentes métodos de colecta (trampas de luz, copro- y necro-trampas temporales, trampas Malaise y colecta directa), 19 especies de esta subfamilia. Andresen (2005, 2008b) registró 15 especies de bosque capturadas mediante trampas de caída cebadas con heces de vaca y carroña en la EBCh, y dos especies adicionales en áreas perturbadas aledañas a la Estación Biológica. Finalmente, Demeza-Deara y Arellano (2013) registraron 15 especies de escarabajos coprófagos, capturadas mediante trampas de caída cebadas con heces de vaca, en parcelas de bosque tropical seco y en terrenos antes usados para ganadería dentro de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala.

En cuanto al uso del suelo, las zonas núcleo de la Reserva de la Biósfera y la Estación de Biología están dedicadas a la investigación y conservación. Sin embargo, la región de Chamela-Cuixmala está dominada por agricultura comercial y de subsistencia y ganadería extensiva (INE, 2007). Así, por ejemplo, la mayor parte del Municipio de La Huerta, al norte de la Reserva de la Biósfera y de la EBCh, tiene uso forestal y la tenencia de la tierra, en su mayoría corresponde a la propiedad ejidal (INAFED 2010). Estudios llevados a cabo en esta zona indican que la tasa de deforestación de BTS alcanza el 3.8% por año (Maser et al. 1997).

4.2 Sitios de estudio y diseño experimental

Debido a que las comunidades de escarabajos coprófagos en la zona de estudio responden a los cambios estacionales, estando principalmente activos durante los meses de lluvia (Morón et al. 1998; Andresen 2005), el trabajo de campo se llevó a cabo durante la temporada de lluvias del año 2014, entre los meses de junio y octubre. La toma de datos correspondiente al BTS conservado (que de ahora en adelante llamaremos hábitat conservado) se realizó en el bosque tropical caducifolio de la EBCh. La toma de datos para la vegetación sucesional secundaria (terrenos antes usados para ganadería) con alto y con bajo esfuerzo de restauración (que llamaremos hábitat restaurado-A y hábitat restaurado-B, respectivamente), se realizó en el predio privado “Zafiro” ubicado en la localidad de San Mateo, en el Municipio La Huerta (19°29'N, 105°01 O) a 4 km de la EBCh (Figura 1).

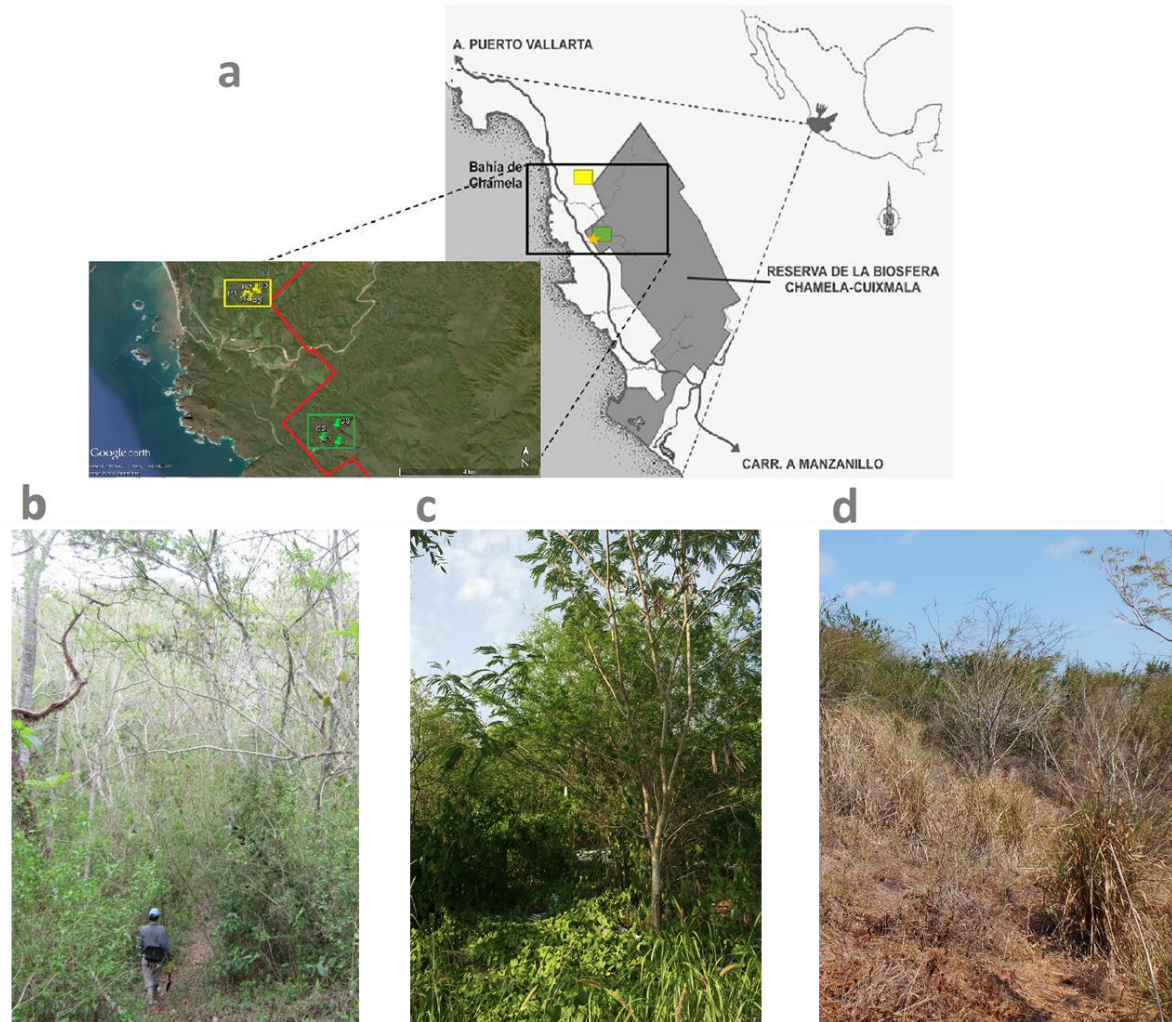


Figura 1: Región y sitios de estudio. El mapa e imagen satelital tomada desde Google Earth (consultado el 05/10/2016) (a) muestran la ubicación de la región de estudio así como la ubicación de los puntos de muestreo dentro y fuera de la reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala. La línea roja representa los límites de la reserva; el rectángulo y puntos verdes indican los sitios de bosque tropical seco conservado en la EBCh (representada con la estrella), el cuadro y puntos amarillos corresponden a la vegetación sucesional secundaria con alto y bajo esfuerzo de restauración en la localidad de San Mateo. El bosque tropical seco conservado (b) corresponde a bosque tropical caducifolio (hábitat conservado); la vegetación sucesional secundaria (terrenos antes usados para ganadería) con esfuerzo alto de restauración (c) corresponde al área donde se realizó una plantación de árboles nativos (hábitat restaurado-A) y la vegetación sucesional secundaria (terrenos antes usados para ganadería) con bajo esfuerzo de restauración (d) corresponde al área en donde únicamente se excluyó al ganado (hábitat restaurado-B). Fotos por Rebeca Sofía Gámez Yáñez (b), Ek del Val (c), Edain Cuevas (d).

Los sitios de hábitat restaurado-A y restaurado-B se localizaron dentro de un terreno privado de 12 ha en el cual se había implementado un proyecto de restauración entre 2010-2011. Los propietarios habían dedicado esa extensión, aproximadamente por 50 años, al pastoreo extensivo de ganado vacuno. La vegetación que se encontraba presente antes del proyecto de restauración estaba dominada por especies arvenses y pastos exóticos

(*Panicum máximum* (Jacq.) Simon y Jacobs y *Cenchrus ciliaris* (L.) Link, Poaceae), con presencia de algunos árboles aislados de ca. 10 m de altura de las especies *Cordia elaeagnoides* D.C. (Boraginaceae) y *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb (Fabaceae). En octubre del 2010 se excluyó al ganado de todo el terreno. Posteriormente, en el año 2011 se cercaron tres parcelas de aproximadamente 200 x 300 m cada una, con alambre de púas, separadas por 300 m entre ellas. Cada parcela se dividió en 9 subparcelas de 36 x 30 m cada una, en las cuales se llevaron a cabo las plantaciones de restauración ecológica experimental bajo dos técnicas de manejo: tres subparcelas con remoción de pastos y tres con acolchado plástico, con la finalidad de acelerar la recuperación del bosque; y finalmente tres subparcelas donde no se llevó a cabo ninguna técnica especial de manejo (González-Tokman et al. 2017; Saucedo-Morquecho 2016). En cada parcela se plantaron 110 individuos pertenecientes a 11 especies de árboles nativos (seleccionados por su disponibilidad y tolerancia a la alta radiación solar): *Cordia alliodora* Ruiz y Pav Oken, *Cordia elaeagnoides* D.C., *Guazuma ulmifolia* Lam, *Heliocarpus pallidus* Rose, *Apoplinesia paniculata* C. Presl, *Caesalpinia eriostachys* Benth, *Caesalpinia platyloba* S. Watson, *Caesalpinia pulcherrima* L. Sw., *Gliricidia sepium* Jacq Kunth ex Walp., *Leucaena leucocephala* Lam de Wit y *Lysiloma microphyllum* Benth. En la plantación se usaron plántulas de aproximadamente cuatro meses de edad y ca. 1 m de altura (González-Tokman et al. 2017; Saucedo-Morquecho 2016).

Para el presente estudio se seleccionaron tres sitios en cada uno de los tres tipos de hábitat. En el caso del hábitat conservado, se seleccionaron tres sitios dentro de la EBCh, con una distancia aproximada de 500 m entre ellos. Los sitios del hábitat restaurado-A fueron tres parcelas con plantaciones descritas anteriormente, existiendo una distancia de aproximadamente 200–300 m entre sitios. Estos sitios se encontraban inmersos en una matriz de vegetación con la misma historia de uso que fueron cercadas para lograr la exclusión del ganado en 2010. En dicha matriz fue donde se eligieron tres sitios para el tratamiento de restauración-B, los cuales estuvieron aproximadamente a 150 m de distancia de cada uno de los tres sitios de hábitat restaurado-A (en un diseño pareado).

4.3 Comunidades de escarabajos coprófagos

Para abordar el primer objetivo se llevaron a cabo muestreos de escarabajos coprófagos usando trampas de caída cebadas. Se colocaron 10 trampas en cada uno de los

nueve sitios. En cada sitio, las 10 trampas se colocaron manteniendo una distancia ≥ 50 m entre trampas, para minimizar la interferencia entre ellas (Larsen y Forsyth 2005). El presente muestreo se realizó antes de que se propusiera que 100 m de distancia mínima entre trampas pudiera ser más adecuado (Silva y Hernández 2015). Cada trampa consistió en un recipiente de un litro (20 cm de altura y 15 cm de diámetro), con agujeros de drenaje en la parte inferior. Las trampas se enterraron de tal modo que el borde superior quedó al ras del suelo. Sobre la abertura del recipiente se colocó un embudo que facilitó que los escarabajos atraídos al cebo cayeran dentro de la trampa, al mismo tiempo que impidió que pudieran salirse. Siguiendo las recomendaciones de Halfpeter y Favila (1993) dentro del recipiente se colocó tierra y hojarasca (aproximadamente 10 cm), para llevar a cabo un muestreo no letal. De esta manera, una vez que fueron categorizados y contados por especie en el laboratorio de la EBCh, los individuos capturados fueron liberados en su hábitat correspondiente.

Cada trampa se cebó usando 50 g de heces de cerdo colectadas en la mañana del día que se abrieron las trampas y mantenidas frescas en una caja con hielo hasta su uso. Se utilizaron heces de cerdo ya que se ha visto que las heces de omnívoros son las más atractivas para los escarabajos coprófagos (Marsh et al. 2013). El cebo se colocó dentro de una bolsita de tul, la cual fue suspendida a unos 7 cm por encima del borde superior de cada trampa. Por encima de la trampa y del cebo se colocó un plato de plástico a manera de techo para protección contra la lluvia (Figura 2a). Las trampas fueron abiertas al atardecer, entre las 16:00 y 18:00 h, y se mantuvieron abiertas por aproximadamente 40 horas. Las 90 trampas se abrían en el transcurso de 3-4 días en cada muestreo. En total se realizaron cinco muestreos, entre julio y octubre del 2014, aproximadamente uno cada tres semanas, sin cambiar la ubicación de las trampas.

Los individuos colectados se identificaron a nivel de especie con la ayuda de la colección de referencia del Laboratorio de Interacción Planta-Animal del IIES, UNAM (Figura 2b) y con el apoyo de Fernando Escobar del Instituto de Ecología A.C. (INECOL). Con base en la literatura se obtuvo el tamaño corporal promedio, la estrategia de relocalización de alimento, actividad diaria y tipo de alimentación para cada especie.

4.4 Funciones ecológicas

Para cumplir con el segundo objetivo se colocaron en cada uno de los nueve sitios, pequeñas porciones de 10 g de heces frescas de cerdo a lo largo de transectos (un transecto por sitio), usando una separación de 10 m entre bolitas de heces. La ubicación exacta de cada bolita se marcó con una banderita (Figura 2c). Dentro de cada bolita de heces se colocó una cuenta de plástico, a manera de semilla artificial. El uso de cuentas de plástico ha demostrado ser un método efectivo para cuantificar la dispersión secundaria de semillas por escarabajos coprófagos (Andresen 2002; Slade et al. 2007; Derhé et al. 2016). Se utilizaron dos tamaños de cuentas: pequeñas (3.5 x 3 mm, 0.08g) y grandes (7 x 5 mm, 0.27g), similares a las utilizados en otras investigaciones (Derhé et al. 2016). A cada cuenta se le ató un hilo delgado pero resistente, de aproximadamente 50 cm de largo; el otro extremo del hilo se dejó libre. De esta manera fue fácil dar seguimiento al destino final de la cuenta, y se pudo cuantificar la distancia de dispersión vertical (enterramiento) y/u horizontal (desplazamiento) de las cuentas por parte de los escarabajos (Andresen 2002). Este experimento se llevó a cabo varios días (2-4 días) después de haber realizado las capturas de escarabajos y haber liberado en cada sitio los individuos capturados.

Las bolitas fueron colocadas entre las 16:00 y 18:00 h y se registró remoción de heces y dispersión de semillas después de 24 y 48 horas. Para medir la remoción de heces (Figura 2d), cada bolita de 10 g se clasificó en una de tres categorías: remoción alta (cuando >75% de la bolita había desaparecido), intermedia (25-75%) y baja (<25%). Otros autores como Gollan et al. (2013), también han medido la cantidad de estiércol removido mediante el porcentaje desaparecido. La clasificación se llevó a cabo de manera visual. Con respecto a la dispersión de las cuentas, éstas fueron clasificadas según su destino en las siguientes categorías: no dispersadas (cuando la cuenta estaba visible sobre la superficie del suelo en el mismo lugar donde había sido colocada la bolita), dispersión únicamente horizontal (cuando la cuenta estaba visible sobre la superficie a cierta distancia de la banderita que marcaba la posición inicial), dispersión vertical (cuando la cuenta estaba enterrada, sin importar que hubiera sido o no desplazada horizontalmente). Para cada cuenta se midieron las distancias vertical y horizontal a las que se encontraban las cuentas respecto a la posición original.

En cada uno de los nueve sitios se colocaron 40 bolitas con cuentas (20 bolitas con cuentas grandes y 20 con cuentas pequeñas), durante cada mes, repitiéndolo cuatro veces (julio, agosto, septiembre y octubre). En una de las repeticiones se colocaron sólo la mitad de las bolitas en cada sitio (10 con cuentas grandes y 10 con cuentas chicas). De esta manera se dispusieron un total de 1260 bolitas de heces con cuentas (420 por cada hábitat), en todo el experimento.

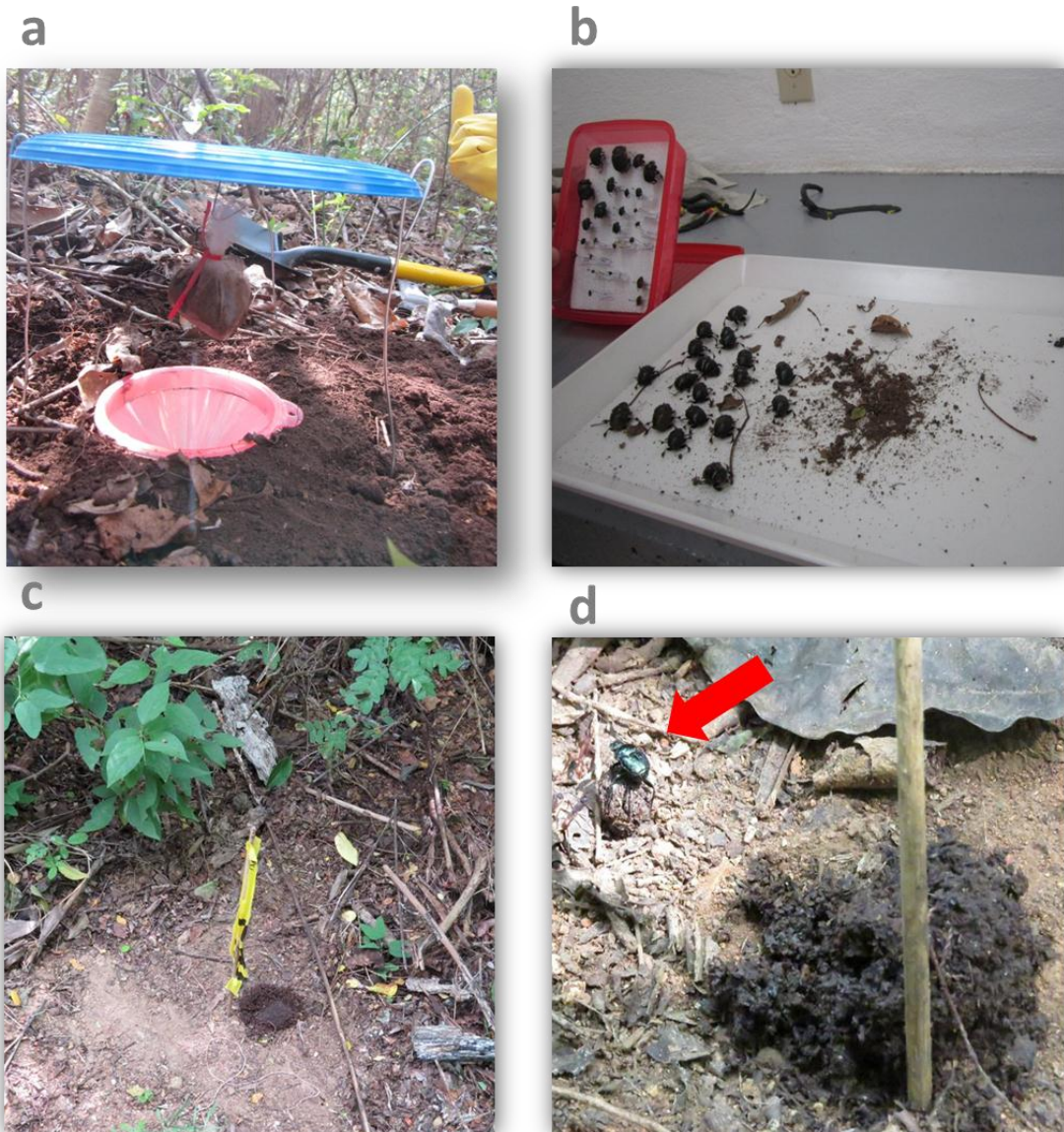


Figura 2. Detalles de la metodología de muestreo de escarabajos y la medición: trampa de caída abierta y cebada con 50 g de heces de cerdo en el hábitat conservado (a), identificación de los escarabajos a nivel de especie en el laboratorio de la EBCh con ayuda de una colección de referencia (b); bolita de 10 g de heces

frescas de cerdo con su posición marcada por una banderita (c); heces parcialmente removidas y escarabajo (flecha) rodando una bolita de heces (d).

4.5 Análisis de los datos

4.5.1 *Análisis de las comunidades de Scarabaeinae a nivel de hábitat.*

Debido a que la comparación de la diversidad de especies entre los hábitats sólo es ecológicamente adecuada bajo la misma cobertura de la muestra (Chao y Jost 2012), para cada tipo de hábitat se calculó la cobertura (\hat{C}_m). Este valor indica la proporción de la comunidad local que está representada por las especies capturadas (Good 1953; Chao y Jost 2012), es decir, la integridad de inventario. La cobertura (\hat{C}_m) tiene valores de 0 (completitud mínima) a 100 (máxima exhaustividad). Cuando la cobertura es cercana al 100% (déficit de muestreo ≈ 0) y similar entre los conjuntos de muestras, los valores de diversidad de especies pueden compararse directamente. Los valores de \hat{C}_m se calcularon utilizando el programa iNEXT (Hsieh et al. 2013).

Para analizar los cambios en la estructura de las comunidades de escarabajos coprófagos entre hábitats y entre sitios se construyeron curvas de rango-abundancia y se llevaron a cabo dos análisis exploratorios y uno de prueba de hipótesis. Los primeros consistieron en un análisis de agrupamiento (cluster) basados en el método de UPGMA (Sokal y Michener 1958), utilizando la matriz de disimilitud de Hellinger (ya que esta fue la que permitió obtener agrupaciones más claramente diferenciadas), como medida de distancia calculada a partir de la abundancia absoluta de cada especie. Para saber si los sitios del hábitat restaurado se parecían más a los sitios del hábitat conservado, se llevó a cabo un Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) basado en la misma matriz de disimilitud de Hellinger y sobre el cual colocamos los resultados del cluster ya mencionado. El PCoA nos sirvió para observar las relaciones entre las especies dentro de cada hábitat en un plano, de tal manera que las distancias en el espacio multidimensional son preservadas tanto como sea posible en el espacio reducido. Finalmente, se realizó una prueba de diferencias entre las comunidades de los hábitats, por medio de un modelo lineal generalizado para datos multivariados utilizando el paquete „mvabund“ (Wang et al. 2012) en el programa estadístico R versión 3.2.3 (R Core Team 2015).

Para analizar los cambios en diversidad se estimaron los índices de diversidad verdadera basados en los números de Hill (Jost y González-Oreja 2012), utilizando el

paquete „entropart“ (Marcon y Hérault 2014) en R. La ecuación para el cálculo de las diversidades verdaderas es:

$${}^qD = \left(\sum_{i=1}^S p_i^q \right)^{1/(1-q)}$$

donde,

qD = diversidad verdadera de orden q

p_i = abundancia relativa (proporcional) de la i -ésima especie

S = número de especies observadas

q = orden de diversidad

El exponente q determina la influencia de las especies comunes y las especies raras en la medida de la diversidad. La diversidad de orden 0 (0D , donde $q=0$) equivale a la riqueza de especies. Por lo tanto, 0D , le da una importancia desproporcionada a las especies raras. La diversidad de orden 1 (1D , donde $q=1$) considera que todas las especies tienen un peso exactamente proporcional a su abundancia en la comunidad (Moreno et al. 2011), y se puede interpretar como el número de especies „comunes“ o „típicas“ en una comunidad. La diversidad de orden 2 (2D , donde $q=2$), da más peso a las especies abundantes (Fuentes-Agueda et al. 2014), por lo que puede interpretarse como el número de especies dominantes en una comunidad.

4.5.2 *Análisis de los escarabajos coprófagos y sus funciones ecológicas a nivel de trampa/defecación*

Para evaluar el efecto de la restauración sobre los escarabajos coprófagos capturados a nivel de trampa, se realizaron Modelos Lineales Generalizados Mixtos (GLMM). Para las variables de respuesta número de individuos y número de especies se utilizó la distribución Poisson, considerando a „hábitat“ como factor fijo y a „paisaje“, „pares de sitio“, „sitio“, „trampa“ y „tiempo“ como factores aleatorios anidados. La inclusión de los factores aleatorios „paisaje“ y „pares de sitio“ nos permitieron tomar en cuenta la naturaleza del diseño experimental, en donde los sitios del hábitat restaurado-A y restaurado-B se encontraban alejados de aquellos del hábitat conservado (variación tomada en cuenta mediante la inclusión del factor „paisaje“ en los modelos) y cada sitio restaurado-A tenía un

sitio restaurado-B cercano que fue considerado su sitio control (tomado en cuenta mediante la inclusión del factor „pares de sitios“). Puesto que el GLMM mostró una influencia del hábitat en la variable de respuesta número de especies, consideramos de interés realizar un modelo lineal generalizado multivariado para averiguar específicamente cuáles especies estaban siendo afectadas por el hábitat. De esta manera, utilizando la función *manyglm* del paquete estadístico „mvabund“ en el programa R, se ajustó un GLM con distribución binomial negativa a cada una de las especies para obtener un valor de significancia para cada una de ellas. Se utilizó la distribución binomial negativa ya que esta es apropiada para datos de conteo (Wang et al. 2012).

Para evaluar el efecto del hábitat sobre las funciones ecológicas también se realizaron GLMM's. Para este análisis las variables de respuesta fueron: porcentaje de remoción de heces, porcentaje de cuentas dispersadas verticalmente (enterradas), porcentaje de cuentas dispersadas únicamente de manera horizontal (i.e. cuentas que quedaron sobre la superficie a cierta distancia del punto de colocación), distancia de dispersión horizontal (considerando tanto cuentas movidas horizontalmente que además fueron enterradas, como cuentas movidas horizontalmente que quedaron sobre la superficie) y distancia de dispersión vertical (profundidad de enterramiento).

Las variables expresadas en porcentajes (remoción de heces, dispersión vertical y dispersión horizontal) fueron analizadas con GLMM's utilizando una distribución del error binomial. En el caso de la variable de remoción de heces se utilizaron únicamente los resultados de remoción alta a las 24 h (hubo muy poca remoción adicional de heces a las 48 h), considerando al hábitat como factor fijo y al „paisaje“, „pares de sitios“, „sitios“ y „tiempo“ como factores aleatorios anidados. Para la dispersión vertical de semillas se utilizó como factor fijo únicamente al hábitat (ya que no se observó efecto del tamaño de cuenta) y como factores aleatorios anidados a „paisaje“, „pares de sitios“ y „sitio“. Para el porcentaje de cuentas dispersadas horizontalmente, se utilizaron los mismos factores aleatorios que en el caso de la dispersión vertical, y al „hábitat“ y „tamaño de las cuentas“ como factores fijos. Finalmente, para el análisis de las variables continuas (distancias verticales y horizontales de dispersión) se llevaron a cabo Modelos Lineales Mixtos (LMM) transformando los datos con la función de logaritmo natural y utilizando como factores aleatorios a „paisaje“, „pares de sitios“, „sitios“ y „tiempo“ y como factores fijos al „hábitat“ y „tamaño de las cuentas“,

aunque este último factor no fue significativo por lo que no se discriminó entre tamaño de cuenta.

La sobredispersión fue tomada en cuenta en todos los análisis. Cuando esta fue detectada, se incluyó en los modelos el efecto aleatorio sobre cada observación, como lo recomienda Harrison (2014). Las pruebas a posteriori (*post-hoc*) se realizaron por medio de comparaciones múltiples, utilizando el ajuste de Bonferroni.

5. RESULTADOS

5.1 Comunidades de escarabajos coprófagos en los tres hábitats

En los tres hábitats se capturaron un total de 5858 individuos pertenecientes a 16 especies de 11 géneros (Cuadro 1). Se encontró que la cobertura de la muestra en cada hábitat fue del 100%. Los tres hábitats fueron semejantes en diversidad: la riqueza de especies (0D) fue de 14, el número de especies comunes (1D) fue cercano a 6 y el número de especies dominantes (2D) fue cercano a 3 para los tres hábitats. En el hábitat conservado se encontró una mayor abundancia de escarabajos (2974 individuos, 51%), en comparación al hábitat restaurado-A (1566 individuos, 27%) y al hábitat restaurado-B (1318 individuos, 22%; prueba de bondad de ajuste: $\chi^2 = 816.265$, gl = 2, $p < 0.001$). Sin embargo, en los tres hábitats se registraron 14 especies (Cuadro 1). La mayoría de las especies (71% en total) fueron compartidas entre los tres hábitats. *Digitonthophagus gazella* Fabricius se encontró en el hábitat restaurado-A y en el hábitat restaurado-B, pero no en el hábitat conservado; *Glaphyrocathus pacificus* Rivera-Cervantes y Halfiter se encontró en el hábitat conservado y en el restaurado-B pero no en el restaurado-A. Hubo dos especies exclusivas para un hábitat: *Deltochilum tumidum* Howden, que se encontró únicamente en el hábitat conservado y *Copris lugubris* Boheman, que fue exclusivo del hábitat restaurado-A. Cabe mencionar que, salvo *G. pacificus*, que fue abundante, el número de individuos capturados para las otras tres especies fue ≤ 4 .

La especie más abundante en el estudio fue *Onthophagus landolti* Harold con 45% del total de individuos capturados. La segunda especie más abundante del hábitat conservado y el hábitat restaurado-B fue *Dichotomius amplipennis* Harold mientras que para el hábitat restaurado-A fue *Ateuchus rodriguezi* Preudhomme de Borre. La tercera especie más abundante en los hábitats conservado y restaurado-B fue *A. rodriguezi*, pero

Dichotomius carriolloi González-Alvarado y Vaz-de-Mello fue la tercera más abundante en el hábitat restaurado-A. (Cuadro 1, Figura 3). La curva de rango-abundancia nos muestra que la equidad en los tres tipos de hábitat es similar (Figura 3). Adicionalmente se construyeron curvas de rango-abundancia a nivel de sitio, observándose que la especie más abundante en todos los sitios de los tres hábitats siempre fue *O. landolti* (Apéndice 1).

Cuadro 1. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) capturados con trampas de caída (no letales) cebadas con heces de cerdo en la región de Chamela (Jalisco), entre julio y octubre del 2014, en tres hábitats: Conservado, Restaurado-A y Restaurado-B (ver descripción de los hábitats en el texto). La columna ID corresponde al nombre abreviado de cada especie (las primeras dos letras pertenecen al género y las últimas dos a la especie). Se presenta información de las características funcionales de las especies: estrategias de relocalización de alimento (E), donde R = rodador y C = cavador; actividad diaria (Ac), donde D = diurna y N = nocturna; tipo de alimentación (Al), donde G = generalista, C = coprófago y N = necrófago; y, longitud corporal promedio (Long). Las últimas cuatro columnas indican el número de individuos capturados.

Especie	ID	E ^{1,2}	Ac ^{1,3,4,5,6}	Al ^{1,2,6,7}	Long ^{1,8} (mm)	Conservado	Restaurado- A	Restaurado- B	No. Total de individuos
<i>Ateuchus rodriguezi</i> Preudhomme de Borre, 1886	ATRO	C	N	G	7.1	323	345	149	817
<i>Canthidium pseudopuncticolle</i> Solís y Kohlmann, 2004	CAPS	C	D/N	G	5.2	29	46	22	97
<i>Canthon cyanellus cyanellus</i> LeConte, 1859	CACY	R	D	N	8.6	14	1	2	17
<i>Canthon indigaceus chevrolati</i> Harold, 1868	CAIN	R	D	C	10.2	111	16	23	150
<i>Copris lugubris</i> Boheman, 1858	COLU	C	N	C	15.4	0	1	0	1
<i>Deltochilum carrilloi</i> González-Alvarado y Vaz-de-Mello, 2014	DECA	R	N	G	22.2	161	151	105	417
<i>Deltochilum tumidum</i> Howden, 1966	DETU	R	N	N	20	1	0	0	1
<i>Dichotomius amplicollis</i> Harold, 1869	DIAM	C	N	G	18.2	703	123	163	989
<i>Dichotomius colonicus</i> Say, 1835	DICO	C	N	C	22.8	110	70	130	310
<i>Digitonthophagus gazella</i> Fabricius, 1787	DIGA	C	D	C	10.6	0	2	2	4
<i>Glaphyrocantion pacificus</i> Rivera-Cervantes y Halfiter, 1999	GLPA	R	D	G	4.2	134	0	34	168
<i>Onthophagus hoepfneri</i> Harold, 1869	ONHO	C	D	C	4	2	46	14	62
<i>Onthophagus igualensis</i> Bates, 1887	ONIG	C	D	C	3.7	36	3	6	45
<i>Onthophagus landolti</i> Harold, 1880	ONLA	C	D	C	4.7	1266	688	598	2552
<i>Phanaeus obliquans</i> Bates, 1887	PHOB	C	D	C	15.9	73	63	35	171
<i>Uroxys deavilai</i> Delgado y Kohlmann, 2007	URDE	C	N	C	3.3	11	11	35	57
Número total de individuos						2974	1566	1318	5858
Número total de especies						14	14	14	

¹ Andresen 2005; ² Basto-Estrella et al. 2012; ³ Sánchez-Velázquez et al. 2012; ⁴ Klemperer 1982; ⁵ Ferrer-Paris 2014; ⁶ Reyes et al. 2007; ⁷ Nichols 2012; ⁸ Andresen 2008b.

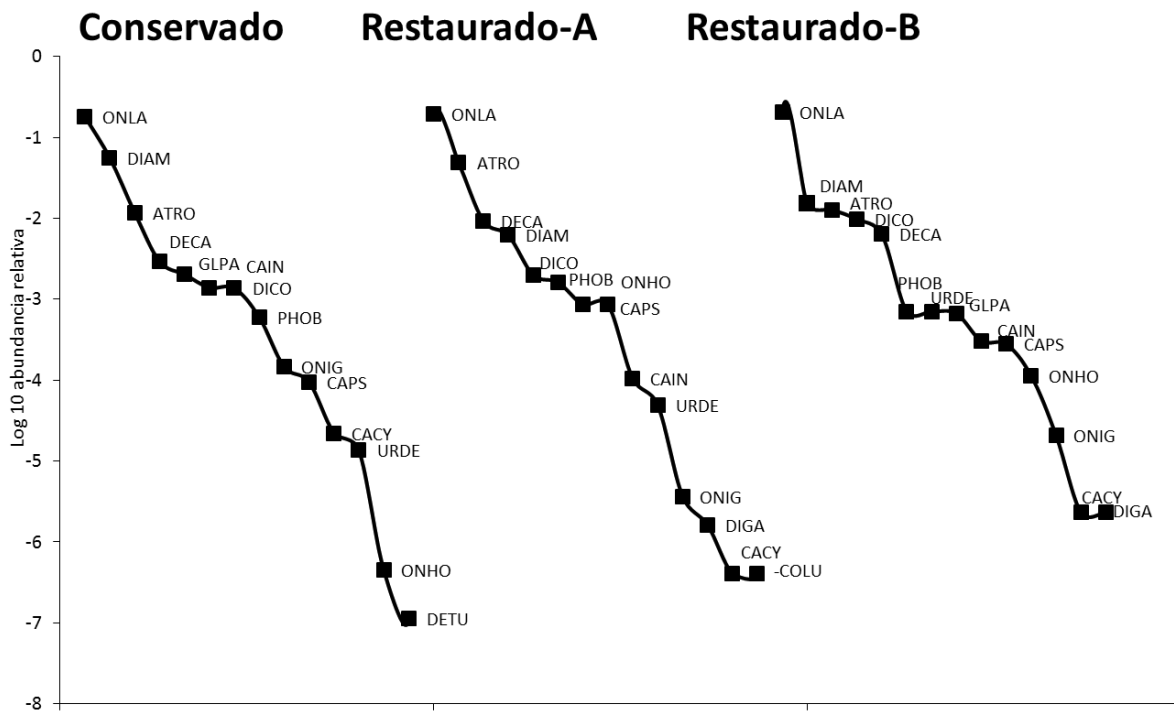


Figura 3. Curvas de rango-abundancia para las comunidades de Scarabaeinae en los tres hábitats: Conservado, Restaurado-A y Restaurado-B. Cada punto de la curva representa una especie de escarabajo coprófago que se identifica con un nombre abreviado (ver nombres completos en el Cuadro 1).

Los dos primeros ejes del PCoA explicaron el 72% de la varianza ($p = 0.025$; Figura 4). Las pruebas *post-hoc* mostraron diferencias significativas entre el hábitat conservado con respecto a los hábitats restaurado-A y restaurado-B ($p = 0.033$ y $p = 0.054$, respectivamente), pero no entre los hábitats restaurados ($p = 0.282$).

El análisis de agrupamiento indicó la existencia de dos grupos: 1) el grupo uno estuvo compuesto por los tres sitios del hábitat conservado y uno de los sitios del hábitat restaurado-B, 2) el grupo dos estuvo formado por los sitios de hábitat restaurado-A y los otros dos sitios del hábitat restaurado-B (Figura 4; Apéndice 2). La prueba de diferencias entre comunidades mostró que el hábitat conservado es diferente de los hábitats restaurados ($p = 0.039$ y $p = 0.048$ respectivamente), pero entre estos la estructura de la comunidad no difirió ($p = 0.305$).

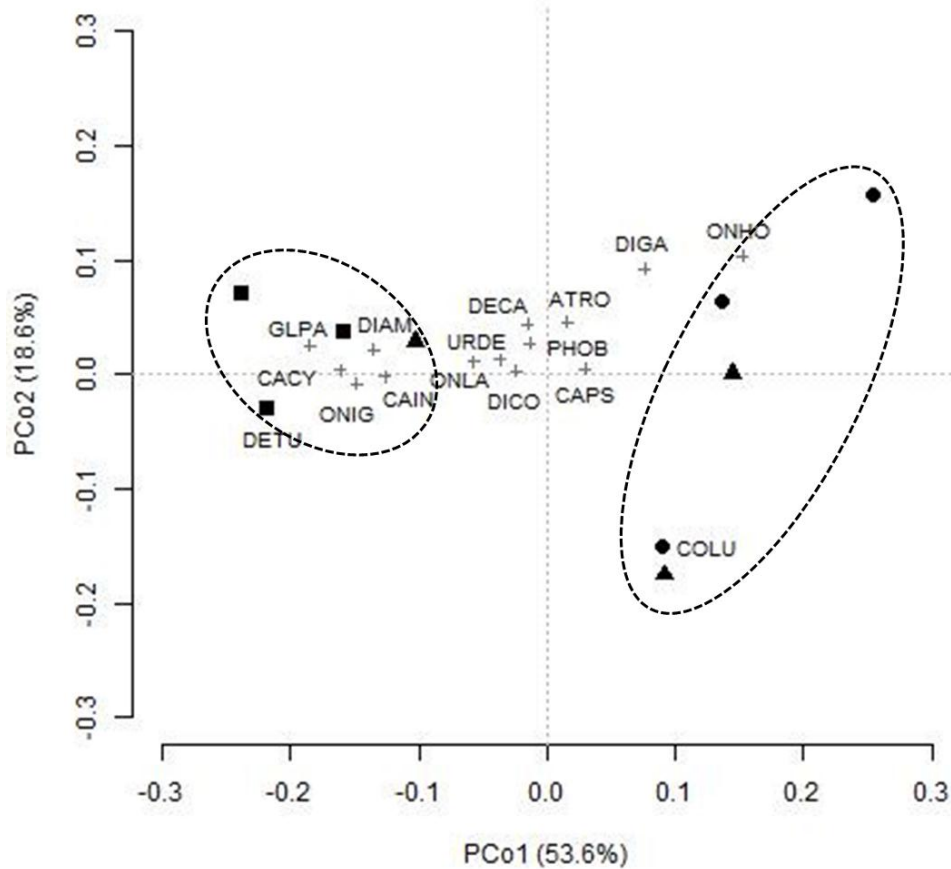


Figura 4. Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) de las especies de escarabajos coprófagos (cada abreviación de cuatro letras representa una especie cuyo nombre completo se encuentra en el Cuadro 1) y de los nueve sitios de muestreo de los tres hábitats: conservado (cuadrados), restaurado-A (círculos) y restaurado-B (triángulos). Las eclipses punteadas marcan los grupos detectados con el análisis de agrupamiento (cluster) (ver Apéndice 2).

5.2 Escarabajos coprófagos y sus funciones ecológicas a nivel de trampa/defecación

En promedio, en una trampa de caída colocada en el hábitat conservado se colectaron 19.83 individuos (SE = 1.45), mientras que en el hábitat restaurado-A se capturaron 10.44 individuos (SE = 1.03) y en el restaurado-B 8.78 individuos (SE = 0.84; $\chi^2 = 6.76$, gl = 2, $p = 0.03$). La prueba *post-hoc* confirmó que existen diferencias significativas entre el hábitat conservado y el hábitat restaurado-B ($z = -4.030$, $p = 0.0002$), y entre el hábitat conservado y el hábitat restaurado-A ($z = -3.486$, $p = 0.0014$), sin embargo, no existen diferencias significativas entre los hábitats restaurados ($z = 0.573$, $p = 1$; Figura 5a). El análisis para el número promedio de especies por trampa mostró exactamente el mismo resultado que para el número de individuos (Figura 5b). En promedio se atraparon 4.14 especies de escarabajos coprófagos por trampa en el hábitat conservado, 2.42 en el restaurado-A y 2.54 en el restaurado-B ($\chi^2 = 6.5$, gl = 2, $p = 0.04$; conservado vs.

restaurado-B, $z = -3.904$, $p = 0.0002$; conservado vs. restaurado-A, $z = -4.29$, $p < 0.0001$, restaurado-A vs. restaurado-B, $z = -0.43$, $p = 1$).

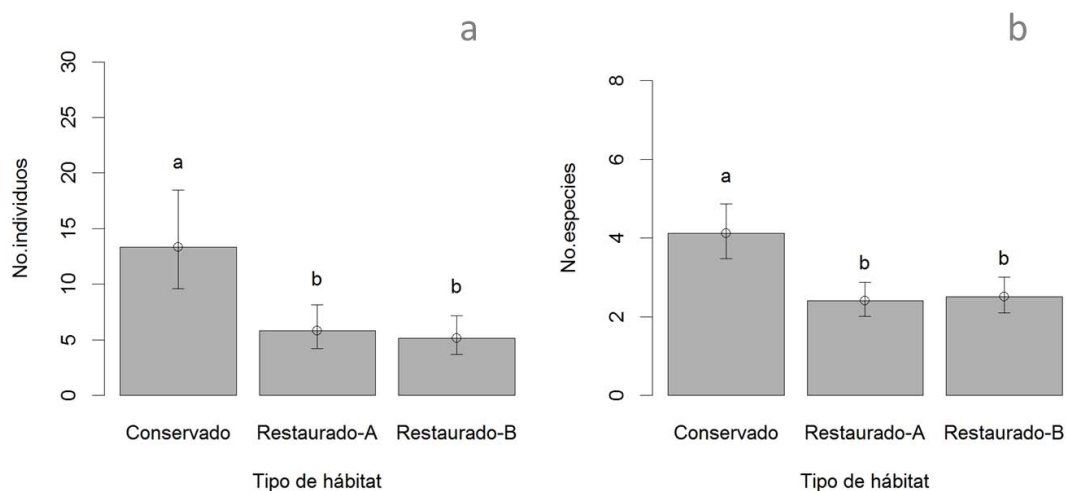


Figura 5. Promedio del número de individuos (a) y de especies (b) de escarabajos coprófagos capturados por trampa, en cada uno de tres hábitats: conservado, restaurado-A y restaurado-B. Las barras de error indican los intervalos de confianza del 95%. Letras diferentes encima de las barras representan diferencias estadísticamente significativas entre hábitats.

Las especies *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte, *Canthon indigaceus chevrolati* Harold, *D. amplicollis*, *G. pacificus* y *Onthophagus igualensis* Bates mostraron una tendencia fuerte a tener mayores abundancias en el hábitat conservado en comparación a los otros dos hábitats (Apéndice 3). Las pruebas estadísticas corroboraron esta observación, excepto en el caso de *C. indigaceus chevrolati* y *O. igualensis* (Apéndice 4).

La remoción de heces en el hábitat conservado fue tres veces mayor (68.9 %) que en el hábitat restaurado-A y el restaurado-B (24 % y 17% respectivamente, $\chi^2 = 7.18$, $gl = 2$, $p = 0.03$; Figura 6). Al igual que con el número de individuos y especies, la prueba *post-hoc* mostró diferencias entre el hábitat conservado y el hábitat restaurado-B ($z = -4.17$, $p < 0.001$) y entre el hábitat conservado y el hábitat restaurado-A ($z = -3.47$, $p = 0.001$), pero no entre los hábitats restaurados ($z = 0.74$, $p = 1$).

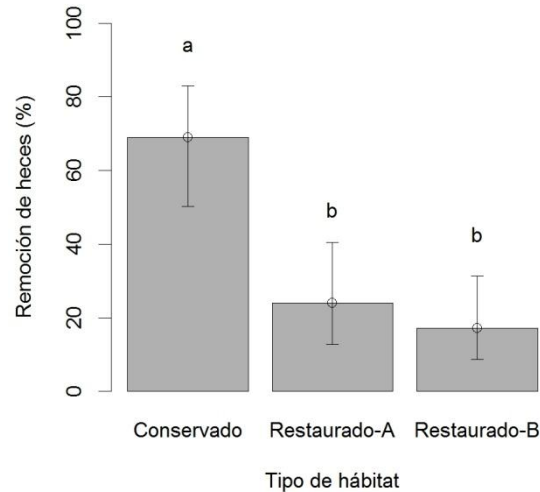


Figura 6. Porcentaje de remoción de heces en cada hábitat: conservado, restaurado-A y restaurado-B. Las barras de error corresponden a los intervalos de confianza del 95%. Letras diferentes encima de las barras representan diferencias estadísticamente significativas entre hábitats.

Tanto en el hábitat restaurado-A como en el hábitat restaurado-B el porcentaje de cuentas dispersadas verticalmente fue muy bajo en comparación con el hábitat conservado ($\chi^2 = 9.51$, $gl = 2$, $p = 0.008$) y no hubo diferencia entre cuentas chicas y grandes ($\chi^2 = 0.334$, $gl = 1$, $p = 0.56$). Tampoco se observó efecto de la interacción entre hábitat y el tamaño de las cuentas ($\chi^2 = 4.73$, $gl = 2$, $p = 0.09$). Las pruebas *post-hoc* indicaron que el porcentaje de dispersión vertical (Figura 7a) en el hábitat conservado fue mayor que el hábitat restaurado-A ($z = -5.701$, $p < 0.0001$) y que en el hábitat restaurado-B ($z = -6.2$, $p < 0.0001$), pero igual en los hábitats restaurados ($z = 0.6$, $p = 1$). En el caso de la dispersión horizontal no se observó efecto de hábitat ($\chi^2 = 1.5$, $gl = 2$, $p = 0.468$; Figura 7b), ni del tamaño de cuenta ($\chi^2 = 1.621$, $gl = 1$, $p = 0.202$), y tampoco de la interacción ($\chi^2 = 7.81$, $gl = 5$, $p = 0.1$).

En el caso de la distancia de dispersión vertical, la profundidad a la que los escarabajos enterraron las cuentas en el hábitat conservado fue en promedio de 10.6 cm (distancia máxima = 60 cm, mediana = 10 cm), de 11.33 cm en el hábitat restaurado-A (distancia máxima = 30 cm, mediana = 10 cm) y de 6.52 cm en el hábitat restaurado-B (distancia máxima = 30 cm, mediana = 1.5 cm). Se encontró un efecto significativo del hábitat ($\chi^2 = 8.67$, $gl = 2$, $p = 0.01$; Figura 7c), pero no del tamaño de cuenta ($\chi^2 = 0.13$, $gl = 1$, $p = 0.72$) y tampoco de la interacción ($\chi^2 = 1.06$, $gl = 2$, $p = 0.58$). La prueba *post-hoc* mostró que existen diferencias entre el hábitat conservado y el hábitat restaurado-B ($z = -$

2.45, $p = 0.04$), y entre los hábitats restaurados ($z = 2.709$, $p = 0.02$), sin embargo, el hábitat conservado y el restaurado-A no mostraron diferencias estadísticamente significativas ($z = 814$, $p = 1$).

Por último, la distancia horizontal a la que fueron dispersadas las cuentas en el hábitat conservado fue en promedio de 17.44 cm (distancia máxima = 100 cm, mediana = 10 cm), de 25.91 cm en el hábitat restaurado-A (distancia máxima = 200 cm, mediana = 20 cm) y en el hábitat restaurado-B fue de 25.54 cm (distancia máxima = 200 cm, mediana = 10 cm). No hubo efecto significativo del hábitat ($\chi^2 = 2.61$, $gl = 2$, $p = 0.27$; Figura 7d), ni del tamaño de cuenta ($\chi^2 = 0.105$, $gl = 1$, $p = 0.75$), ni de la interacción ($\chi^2 = 9.03$, $gl = 5$, $p = 0.1$).

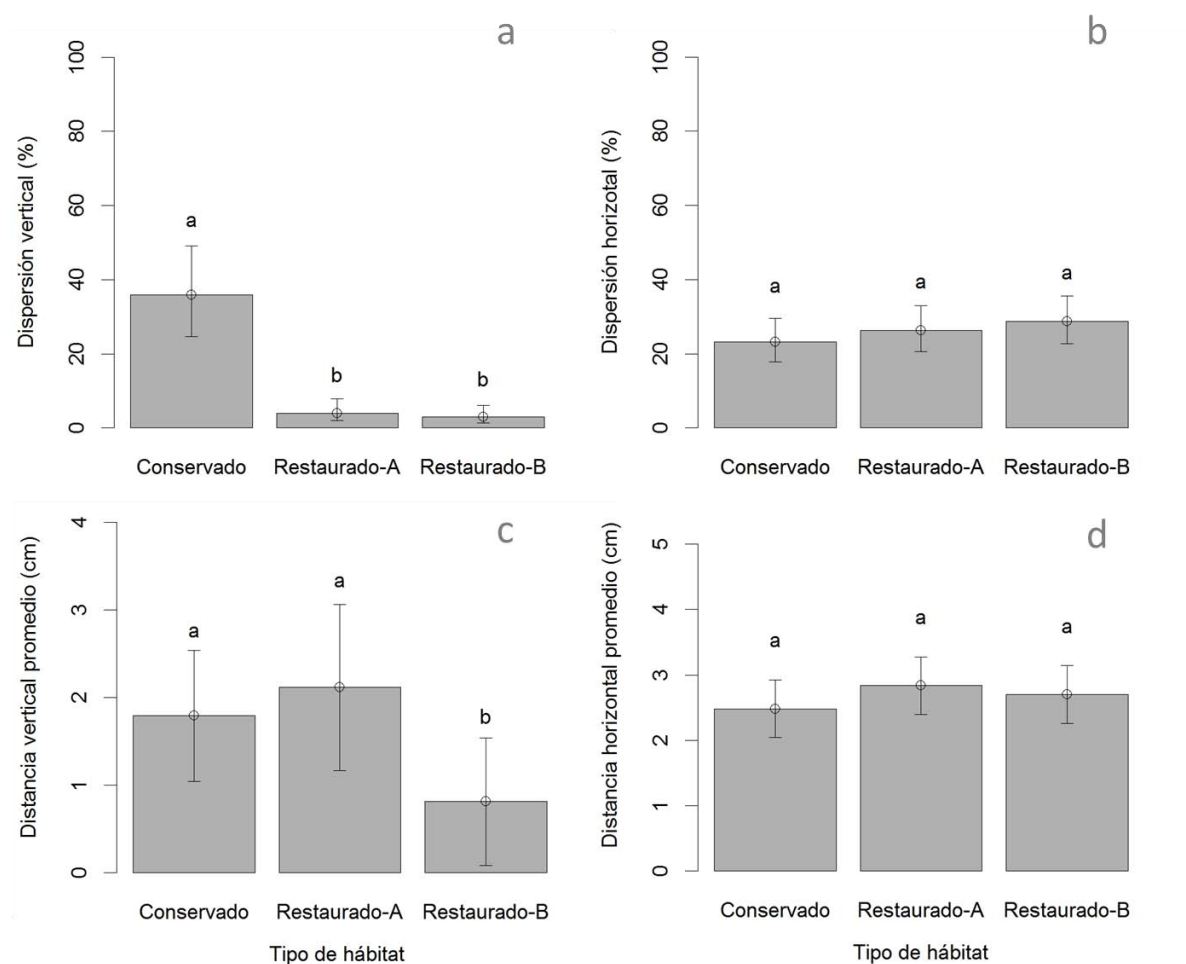


Figura 7. Dispersión vertical (a), dispersión horizontal (b), distancia de dispersión vertical promedio (c) y distancia horizontal de dispersión promedio (d) de semillas artificiales en cada hábitat: conservado, restaurado-A y restaurado-B. Las barras de error corresponden a los intervalos de confianza del 95%. Letras diferentes encima de las barras representan diferencias estadísticamente significativas entre hábitats.

6. DISCUSIÓN

6.1 Comunidades de escarabajos coprófagos

En términos generales, y contrario a nuestra predicción, la comunidad de escarabajos difirió únicamente entre el hábitat conservado y los otros dos hábitats, mientras que fue similar entre los hábitats restaurado-A y restaurado-B. A nivel de hábitat y a nivel de trampa, encontramos mayores abundancias de escarabajos en el hábitat conservado. Sin embargo, la diversidad total de cada hábitat presentó valores similares. A nivel de trampa, el número promedio de especies fue mayor en el bosque conservado y menor en los hábitats restaurados. Después de cuatro años de haber eliminado la presencia de ganado y tres años de haber realizado la plantación de restauración, no parece haber mejoría en cuanto a las abundancias de escarabajos coprófagos. Esto podría indicar que la edad de la restauración todavía no es lo suficientemente avanzada como para observar una recuperación en las comunidades de estos insectos. Sin embargo, la composición de especies en los hábitats prácticamente la misma, aunque hay diferencias en la abundancia de algunas especies.

Estudios similares llevados a cabo en bosques tropicales lluviosos (Grimbacher y Catterall 2007; Audino et al. 2014; Derhé et al. 2016; González-Tockman et al. en prensa) reportan resultados similares, en donde el número de individuos, la riqueza de especies y la composición de las comunidades de escarabajos coprófagos son muy parecidas entre los hábitats perturbados (pastizales) y los sitios con restauración temprana (plantaciones de 0 y 5 años de edad). Sin embargo, restauraciones avanzadas (> 5 años) muestran valores más parecidos a los del bosque conservado. Esto ocurre posiblemente debido a que en este periodo de tiempo es cuando el dosel de las áreas restauradas comienza a cerrarse (Derhé et al. 2016), y los animales frugívoros son más abundantes (Reid et al. 2015). El aumento en la cobertura del dosel tiene influencia sobre atributos ambientales (como son la retención de humedad del suelo y aire), que a su vez tienen consecuencias positivas en la comunidad de escarabajos coprófagos (Grimbacher y Catterall 2007). Por su parte, Andresen (2008b) encontró que las comunidades de escarabajos coprófagos de un bosque secundario >10 años en la región de Chamela fue similar a la del bosque conservado, posiblemente debido a que la estructura física de la vegetación entre bosques era muy parecida, a pesar de ser diferentes en cuanto a diversidad vegetal. En nuestro sitio de estudio, a los dos años de haberse realizado la plantación de restauración, se encontró un aumento en ciertas

características morfológicas de la vegetación, tales como la altura, el diámetro y la cobertura de los árboles utilizados en las plantaciones de reforestación (Saucedo-Morquecho 2016; González-Tokman et al. 2017). Sin embargo, no existe información que compare la estructura de la vegetación entre los sitios donde se llevó a cabo la plantación de la reforestación y aquellos donde no, es decir, entre los sitios del hábitat restaurado-A y los sitios del hábitat restaurado-B. Por lo tanto, es posible que el principal agente de modificación de la vegetación, al menos en los primeros años posteriores a la plantación, esté siendo la regeneración natural, favorecida por la exclusión del ganado. Si este fuera el caso, uno no esperaría diferencias entre el hábitat restaurado-A y el hábitat restaurado-B. Durante la toma de datos del presente estudio, se observó que, fisionómicamente ambos hábitats eran muy parecidos, en particular, ambos eran predominantemente hábitats abiertos cubiertos por pastos, con la presencia de arbustos y algunos árboles (Gámez-Yáñez, obs. pers).

Es importante notar que el número de individuos y de especies de Scarabaeinae registrados por Andresen (2008b) en las áreas abiertas con uso activo (terrenos con ganado vacuno y áreas agrícolas) fue mucho menor (8 especies) a lo encontrado en nuestro estudio en los hábitats restaurado-A y restaurado-B (14 especies). Sin embargo, las diferencias podrían también deberse a aspectos metodológicos ya que, mientras que en el presente estudio se utilizó heces de cerdo como cebo, Andresen (2008b) utilizó como cebo heces de vaca y calamar en descomposición.

Por otra parte, Andresen (2008b) registró en zonas abiertas a más de 25 individuos de *Digitonthophagus gazella*, una especie exótica especialista de zonas abiertas antropogénicas (Montes de Oca y Halfpeter 1998; Noriega et al. 2010). La presencia de *D. gazella* está ligada a la presencia de heces de ganado bovino, y a su vez está limitada por la cobertura vegetal, la cual puede llegar a ser una barrera para esta especie (Montes de Oca y Halfpeter 1988; Montes de Oca 2001; Halfpeter y Arellano 2002; Ferrer-Paris 2014). En el presente estudio *D. gazella* fue registrado solamente en los hábitats restaurados, pero en abundancias muy bajas. Probablemente la baja abundancia de esta especie en estos dos hábitats se deba a la ausencia de terrenos ganaderos activos cercanos y/o al tipo de cebo utilizado (heces de cerdo). Sin embargo, también es posible que la baja abundancia de *D. gazella* se deba a que la vegetación en los sitios de estudio presenta una estructura física

más compleja, en comparación a terrenos ganaderos y campos agrícolas activos. Esta hipótesis requiere más estudios para su corroboración, pero de encontrarse correcta, podría considerarse que una baja abundancia de *D. gazella* será indicadora de cierto avance en la regeneración de la vegetación (ya sea natural o asistida). Los resultados de este estudio, y la comparación con estudios previos, nos permiten sugerir que la sucesión natural que ha ocurrido en ambos hábitats restaurados ha mejorado las condiciones para la comunidad de escarabajos coprófagos, en comparación a sitios con agricultura y/o ganadería activas.

Se ha sugerido que la mayoría de los escarabajos coprófagos de los bosques tropicales de México están mejor adaptados a los bosques conservados, debido a su origen biogeográfico en los bosques tropicales de Sudamérica (Kohlmann 1991). Sin embargo, a diferencia del estudio de Andresen (2008b) en el que únicamente se registraron 8 especies de Scarabaeinae en las áreas ganaderas y agrícolas, en el presente estudio encontramos que la mayoría de las especies estuvieron presentes en los tres hábitats. La comunidad de escarabajos coprófagos de Chamela parece estar compuesta por un grupo estable de especies a lo largo del tiempo (Morón et al. 1988; Andresen 2005; Andresen 2008a; Andresen 2008b; Demeza-Deara y Arellano 2013). Posiblemente esto se deba a la posición geográfica estratégica y la antigüedad geológica de esta región (Morón et al. 1988).

Se ha encontrado una alta variabilidad en los patrones de abundancia de los escarabajos coprófagos. Por ejemplo, en la región de Chamela, la especie de hábitos coprófagos *Onthophagus landolti* ha sido registrada, en periodos de tiempo muy cercanos, como una de las especies más abundantes pero también como una de las especies menos abundantes de bosque semideciduo y bosque deciduo (Andresen 2005; Andresen 2008a; Andresen 2008b). Asimismo, en Yucatán, *O. landolti* también ha sido registrada como una de las especies más abundantes tanto en el BTS como en zonas ganaderas (Basto-Estrella 2012, Basto-Estrella 2016). En el presente estudio, *O. landolti* fue la especie más abundante en los tres tipos de hábitat. Posiblemente las diferencias entre estudios se deban al uso de diferentes tipos de cebo (heces de cerdo vs. vaca) y a la duración de los muestreos. A diferencia de los otros estudios en los que se realizó uno o dos muestreos en la época de lluvias, en el presente se realizaron cinco muestreos durante los cuatro meses de mayor precipitación, con lo cual se pretendió obtener resultados más representativos de las comunidades en cada hábitat para la temporada, como ha sido sugerido por Andresen

(2008a). Es posible que muestreos realizados en periodos de tiempo más corto arrojen resultados limitados.

Finalmente, en los análisis multivariados de agrupamiento y ordenación, la comunidad se dividió en dos grupos, el primero conformado por los tres sitios del hábitat conservado y un sitio del hábitat restaurado-B, y el segundo grupo conformado por los tres sitios del hábitat restaurado-A y el resto de los sitios del hábitat restaurado-B. Nuestros resultados son similares a los resultados encontrados en un estudio realizado en Los Tuxtlas, en donde la comunidad de escarabajos del hábitat restaurado fue más parecida a la del pastizal que a la del bosque primario (González-Tokman et al. en prensa). Por otra parte, asumimos que la agrupación del sitio del hábitat restaurado-B junto con los sitios del hábitat conservado pudo deberse a la presencia de la especie *G. pacificus*, la cual estuvo presente en todos los sitios del hábitat conservado y también en dicho sitio del hábitat restaurado-B, pero no en los demás sitios. Asimismo, *D. amplicollis*, a pesar de estar presente en todos los sitios de los tres hábitats, fue más abundante en los tres sitios del hábitat conservado y en el mismo sitio del hábitat restaurado-B, en comparación a los demás sitios.

6.2 Escarabajos coprófagos y sus funciones ecológicas

Los resultados obtenidos, tanto para los escarabajos coprófagos capturados a nivel de trampa, como para las funciones ecológicas a nivel de defecación, no apoyan nuestra predicción. La remoción de heces y el porcentaje de semillas enterradas (dispersión vertical) fueron mayores en el hábitat conservado, pero igualmente bajos en los otros dos hábitats, mientras que la dispersión horizontal fue igual en los tres hábitats. Nuestros resultados coinciden con los resultados registrados por González-Tokman y colaboradores, quienes no encontraron recuperación en la remoción de heces después de 10 años de haber realizado un esfuerzo de restauración. A pesar de que en dicho estudio la remoción de heces en sitios de bosque primario, sitios restaurados y sitios con pastizal activo fue similar, la remoción en los sitios restaurados no fue atribuida a los escarabajos coprófagos, si no a la actividad de otros invertebrados (González-Tokman et al. en prensa).

En nuestro estudio, la mayor remoción de heces observada en el hábitat conservado seguramente se debió a la mayor abundancia de escarabajos coprófagos. Halfpiter y Matthews (1966) incluyen a *C. indigaceus chevrolati*, *A. rodriguezi*, *P. obliquans* Bates y

D. gazella como especies con mayor importancia como recicladoras de estiércol. Es interesante mencionar que todas estas especies, con excepción de *D. gazella*, se encontraron presentes en todos los sitios de los tres hábitats, pero en mayor abundancia en el hábitat conservado. Dados nuestros resultados, no podemos concluir que la presencia de alguna especie o gremio en particular esté provocando el mayor porcentaje de remoción de heces en el bosque conservado.

Con respecto a la dispersión vertical de semillas, es importante resaltar que los escarabajos coprófagos, al enterrar las semillas junto con las heces, ayudan a la supervivencia de las semillas, evitando que éstas sean depredadas (Andresen y Feer 2005), y aumentando la probabilidad de establecimiento de plántulas (Andresen y Levey 2004). En hábitats abiertos en regiones de bosque tropical se ha observado que la depredación de las semillas puede ser muy alta, mayor que en hábitats conservados, constituyendo un fuerte filtro para la regeneración natural de la vegetación (Hammond 1995; Holl et al. 2000, Reid y Holl 2012). En ejidos alrededor de la estación de Chamela, principalmente en Juan Gil Preciado, se ha observado remoción y depredación de semillas de guamúchil por hormigas (Arellano, comunicación personal). También se ha observado que en este tipo de ambientes, las semillas que se encuentran enterradas tienen una probabilidad mayor de sobrevivir (García-Orth y Martínez-Ramos 2008). En este sentido, los escarabajos coprófagos al enterrar las semillas que se encuentran en las heces de los vertebrados, podrían estar jugando un papel muy importante en disminuir el filtro de depredación y favorecer la regeneración de la vegetación en áreas degradadas.

Por otra parte, se ha documentado que los escarabajos coprófagos al enterrar las heces, incrementan la infiltración del agua y la porosidad del suelo (Brown et al. 2010) y modifican la diversidad microbiana (Slade et al. 2016). La interacción entre los escarabajos coprófagos y la microfauna afecta la biogeoquímica de los procesos de descomposición que ocurren sobre y debajo de la superficie del suelo (Slade et al. 2016). A pesar de encontrar mayor dispersión vertical de semillas en el hábitat conservado, con respecto a los otros dos hábitats, la distancia a la que estas semillas fueron enterradas fue igual en el hábitat conservado y restaurado-A, pero menor en el restaurado-B. Nuestros resultados sugieren que a tres años de haber realizado el alto esfuerzo de restauración, se comienza a recuperar la dispersión vertical de semillas por parte de los escarabajos, al menos con respecto a la

profundidad de entierro. A simple vista, en los sitios de los hábitats restaurados el suelo era muy compacto y con poca humedad (Gámez-Yáñez, obs. pers). Sin embargo, probablemente los sitios del hábitat restaurado-A presentaran mayor humedad disponible en el suelo que los sitios del hábitat restaurado-B, ya que a los dos años de haber realizado el alto esfuerzo de restauración, se registró un efecto positivo en la humedad disponible en el suelo gracias a los tratamientos utilizados (Saucedo-Morquecho 2016). Creemos que es importante realizar estudios más detallados sobre las características del suelo ya que este es un atributo clave en el crecimiento de las plantas (Kozłowski, 1999) y, al menos en este ecosistema con una estacionalidad de lluvia tan marcada, la disponibilidad de humedad en el suelo afecta fuertemente la supervivencia y crecimiento de los árboles utilizados en la restauración (Saucedo-Morquecho 2016).

6.3 Regeneración y restauración de bosques tropicales

Los resultados de una restauración ecológica pueden estar determinados por el tipo de uso suelo histórico y el banco de semillas de las áreas restauradas y áreas adyacentes (Dorrough y Moxham 2005; Derroire et al. 2016). En algunos casos el ecosistema podría recuperarse mediante la eliminación del disturbio y la regeneración natural (Sampaio et al. 2007). Sin embargo, cuando el ecosistema ha sido sometido a disturbios severos o por periodos largos de tiempo, por ejemplo, sitios que fueron usados para ganadería y/o agricultura por mucho tiempo, podrían no ser candidatos (ecológicamente y económicamente) a una restauración (McAlpine et al. 2016). Incluso cuando se llevan a cabo acciones como la remoción de los pastos exóticos, la probabilidad de regeneración de estos sitios puede ser baja (Dorrough y Moxham 2005). En estos casos, es necesario implementar otro tipo de alternativas de restauración y tal vez se requiera de más tiempo de recuperación (Zedler y Callaway 1999; Hobbs y Harris 2001; Martin 2016; Derroire et al. 2016). En el presente estudio es necesario tomar en cuenta que los sitios restaurados fueron utilizados por más de 50 años como terrenos para ganadería, por lo que es posible que demanden un mayor esfuerzo de restauración, o bien, la recuperación sea más lenta de lo que se podría esperar.

Aunque existe discrepancia acerca de si la lluvia de semillas es la principal limitante en la recuperación del bosque en áreas que han sufrido disturbios antropogénicos (Holl 1999; Reid y Holl 2012), sin duda es uno de los principales filtros, puesto que de ella

depende la llegada de semillas de plantas del bosque maduro (Chazdon 2014). En los bosques tropicales, la dispersión primaria de semillas por animales frugívoros es la principal estrategia de dispersión de las plantas (Howe y Smallwood 1982; Wunderle 1997). La presencia de animales dispersores de semillas en las áreas degradadas depende en gran medida de la distancia entre los sitios perturbados y los parches de vegetación madura, así como de la disponibilidad de alimento en las áreas perturbadas (Brady et al. 2002; Wunderle 1997). En el presente estudio, los sitios de los hábitats restaurados estaban rodeados por áreas perturbadas, pero el límite de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala se ubicó a unos 500 m de distancia. Además, notamos la presencia de árboles remanentes altos en ambos hábitats restaurados, los cuales suelen promover la llegada de animales frugívoros y por lo tanto de la lluvia de semillas (Holl 1999). A pesar de esto, la dispersión y llegada de semillas no asegura la supervivencia de las mismas (Reid y Holl 2012). Además, el diseño y el tamaño de las parcelas de restauración pueden afectar tanto la presencia de animales, incluyendo a los escarabajos coprófagos (Arellano et al. 2008), como la sobrevivencia de las semillas y el establecimiento de las plántulas (Holl et al. 2011; Bertoncello et al. 2016; Zahawi et al. 2013). Es posible que en el presente estudio la llegada de semillas provenientes de los árboles remanentes y del bosque maduro fuera muy baja como para reflejarse en la recuperación de la vegetación de los hábitats restaurados.

En el caso de los coleópteros, la proximidad (<900 m) de los sitios perturbados a parches de vegetación conservada tiene efectos positivos sobre las poblaciones de escarabajos coprófagos (Grimbacher y Catterall 2007). Sin embargo, la baja disponibilidad de recursos alimenticios para los escarabajos coprófagos puede ser una variable restrictiva de los hábitats restaurados. Los escarabajos coprófagos dependen de las heces de los vertebrados (principalmente de mamíferos) para alimentarse y reproducirse. Se ha sugerido tomar en cuenta técnicas de restauración que atraigan a estas especies a los sitios de restauración (Hobbs y Cramer 2008). La recuperación de las poblaciones de algunos mamíferos en sitios con restauración es de importancia relevante para la recuperación de las especies de escarabajos coprófagos (Audino et al. 2014; Culot et al. 2013; Nichols et al. 2009). Sin embargo, algunos estudios que evalúan la respuesta de estos insectos ante cambios en la cobertura vegetal, la distancia a parches de bosque maduro y la disponibilidad de recursos alimenticios, muestran que la comunidad de escarabajos

coprófagos responde en mayor medida a cambios en la estructura de la vegetación, incrementando su riqueza conforme incrementa la heterogeneidad en las áreas reforestadas (Halffter y Arellano 2002; Hernández et al. 2014; Grimbacher y Catterall 2007). Por esta razón, hay quienes opinan que la recuperación de la estructura de la vegetación debería ser el objetivo principal en la restauración, ya que el aumento de la cobertura vegetal tiene influencia sobre otros atributos ambientales y por ende en los ensamblajes de escarabajos coprófagos y otros grupos faunísticos (Grimbacher y Catterall 2007; Arellano et al. 2013). Esta sugerencia se ve apoyada por los resultados obtenidos por Solís-Gabriel et al. (2017) para la comunidad de lepidópteros. En dicho estudio se evaluó la diversidad de lepidópteros en los mismos sitios y tratamientos de restauración que en el presente estudio, encontrando que la depredación de orugas fue mayor en los sitios control (equivalentes al hábitat restaurado-B), que en los sitios restaurados (equivalentes al hábitat restaurado-A), aunque no fue diferente para las mariposas adultas. Este estudio muestra la importancia de conocer la respuesta de la fauna ante los cambios en la estructura vegetal en proyectos de restauración (Solís-Gabriel et al. 2017).

El esfuerzo de restauración realizado en el sitio de estudio se enfocó en la recuperación de la estructura vegetal. La reforestación, entendida como el re-establecimiento de árboles nativos en áreas de bosque previamente desmontados (Lamb et al. 2005), es vista de dos diferentes maneras: como una restauración incompleta o bien, como el primer paso para poder restablecer las funciones ecosistémicas (Stanturf et al. 2001). Por una parte, se ha sugerido que una de las estrategias de restauración más efectivas es la del enriquecimiento por medio de la reforestación con plántulas, ya que estas ayudan a la recuperación del ecosistema, al mejorar las condiciones microclimáticas extremas e incrementar la lluvia de semillas (Holl et al. 2011). Dependiendo del objetivo de la restauración y el tipo de ecosistema, se ha sugerido reforestar utilizando especies nativas (Holl 1999), especies de valor comercial (Lamb et al. 2005), especies pioneras y no pioneras (Bertoncello et al. 2016), especies que han desaparecido o con baja probabilidad de rebrote (Sampaio et al. 2007), entre otras (Reid et al. 2015). En los sitios de estudio, las especies utilizadas para llevar a cabo el esfuerzo alto de restauración fueron las especies nativas que se encontraban disponibles (Saucedo-Morquecho 2016). Por otra parte, la composición de especies arbóreas podría nunca llegar a igualar a aquella dentro de un

bosque maduro (Derroire et al. 2016), puesto que los sistemas son dinámicos y puede haber distintos resultados a corto y largo plazo. Por esta razón, otros investigadores opinan que el principal objetivo de la restauración debería ser el de recuperar la funcionalidad del ecosistema, enfocándonos en el desarrollo de técnicas para establecer comunidades forestales que produzcan las condiciones deseadas en el futuro, en lugar de intentar imitar un sistema de referencia pre-disturbio por medio de plantaciones (Pfadenhauer y Grootjans 1999; Lockwood y Pimm 1999; Stanfurf et al. 2001).

Restaurar la función de un ecosistema no está determinado por la introducción de combinaciones específicas de especies ni por la re-introducción de especies nativas (Lockwood y Pimm 1999), sino por la recuperación de las interacciones entre los organismos y el ambiente, ya que estas son las que producen los patrones de presencia y abundancia que observamos (Jones y Davidson 2016). Se ha propuesto a la restauración parcial de la estructura vegetal como una técnica para lograr mejores resultados de restauración. De esta manera, se pretende la introducción de grupos de especies nativas que, sin ser necesariamente originales del sitio, cumplan con las funciones ecosistémicas que se tenían originalmente (Lockwood y Pimm 1999), y beneficien tanto a plantas como a animales (McAlpine et al. 2016).

Finalmente, el monitoreo de proyectos de restauración es una herramienta que debe tomarse en cuenta para futuras tomas de decisión acerca de qué estrategias implementar para la recuperación de áreas tropicales degradadas. La sensibilidad de ciertos grupos de animales a las condiciones ambientales los hace mejores indicadores que la vegetación misma en el monitoreo de sitios restaurados (Andersen y Sparling 1997). Por esta razón, es necesario tomar en cuenta diversos grupos faunísticos para poder obtener un panorama más completo de los beneficios de la restauración. Por último, debido a la imposibilidad de evaluar a toda la fauna de las áreas restauradas, es necesario enfocarse en taxones que respondan a las condiciones ambientales, como es el caso de los escarabajos coprófagos (Audino et al 2014); entre los cuales incluso se puede encontrar especies que sirven como indicadoras ecológicas de diversos hábitats (Shahabuddin et al. 2014).

7. CONCLUSIONES

1. A nivel del hábitat (diversidad total por hábitat), encontramos que la diversidad y composición de especies de escarabajos coprófagos fueron similares en los tres hábitats. Sin embargo en términos de la abundancia, esta fue mayor en el hábitat conservado e igualmente baja en los otros dos hábitats. Asimismo, la estructura de la comunidad fue similar en los hábitats restaurados, pero diferente en el hábitat conservado.
2. A nivel de trampa, encontramos mayor número promedio de especies y de individuos en el hábitat conservado en comparación con los otros dos hábitats, los cuales tuvieron valores similares entre sí.
3. En los hábitats restaurados la remoción de heces y la dispersión vertical de semillas después de tres años de haber realizado las acciones altas de restauración, siguen siendo bajas y significativamente menores que en el hábitat conservado.
4. La distancia de dispersión vertical de semillas fue mayor en los hábitats conservado y restaurado-A y menor en el restaurado-B.
5. La dispersión horizontal de semillas (porcentaje y distancia) no se vio afectada por el tipo de hábitat.
6. Al parecer el tiempo que ha transcurrido desde que se llevó a cabo la exclusión del ganado y la plantación aún es muy poco, por lo que no se observan resultados positivos en términos de la recuperación de la abundancia de las comunidades de escarabajos coprófagos y tampoco de la remoción de heces. Sin embargo, observamos recuperación en la profundidad en la que los escarabajos coprófagos enterraron las semillas.

8. LITERATURA CITADA

- Allison K.S. 2004. What do we mean when we talk about restoration. *Ecological Restoration* 22: 281-286.
- Andersen A.N. y Sparling G.P. 1997. Ants as indicators of restoration success: Relationship with soil microbial biomass in the Australian seasonal tropics. *Restoration Ecology* 5: 109-114.

- Andresen E. 2002. Dung beetles in a Central Amazonian rainforest and their ecological role as secondary seed dispersers. *Ecological Entomology* 27: 257-270.
- Andresen E. y Levey D.J. 2004. Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees. *Oecologia* 139: 145-154.
- Andresen E. 2005. Effects of season and vegetation type on community organization of dung beetles in a tropical dry forest. *Biotropica* 37: 291-300.
- Andresen E. y Feer F. 2005. The role of dung beetles as secondary seed dispersers and their effect on plant regeneration in tropical rainforests. En: Forget P.M., Lambert P.E.H., y Vander S.B. (Eds.). *Seed fate: Predation, dispersal and seedling establishment* (pp. 331-349). Londres, Reino Unido: CABI.
- Andresen E. y Laurance S.G. 2007. Possible indirect effects of mammal hunting on dung beetle assemblages in Panama. *Biotropica* 39: 141-146.
- Andresen E. 2008a. Short-term temporal variability in the abundance of tropical dung beetle. *Insect Conservation and Diversity* 1: 120-124.
- Andresen E. 2008b. Dung beetle assemblages in primary forest and disturbed habitats in a tropical dry forest landscape in western Mexico. *Journal of Insect Conservation* 12: 639-650.
- Arellano L., León-Cortés J. y Halffter G. 2008. Response of dung beetle assemblages to landscape structure in remnant natural and modified habitats in southern Mexico. *Insect Conservation and Diversity* 1: 253-262.
- Arellano L., León-Cortés J., Halffter G. y Montero J. 2013. Acacia woodlots, cattle and dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in a Mexican silvopastoral landscape. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 650-660.
- Audino D.L., Louzada J. y 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.
- Basto-Estrella G., Rodríguez-Vivas R.I., Delfin-González H. y Reyes-Novelo E. 2012. Escarabajos estercoleros (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de ranchos ganaderos de Yucatán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 380-386.

- Basto-Estrella G., Rodríguez-Vivas R.I., Delfín-González H., Navarro-Alberto J.A., Favila M.E. y Reyes-Novelo E. 2016. Dung removal by dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) and macrocyclic lactone use on cattle ranches of Yucatan, México. *Revista de Biología Tropical* 64: 945-954.
- Bertoncello R., Oliveira A.A., Holl D.K, Pansonato P.M. y Martini M.Z.A. 2016. Cluster planting facilitates survival but not growth in early development of restored tropical forest. *Basic and Applied Ecology* 17: 489-496.
- Bierregaard R.O., Lovejoy T.E, Kapos V., Dossantos A.A. y Hutchings E.W. 1991. The biological dynamics of tropical rain-forest fragments. *Bio Science* 42: 859-66.
- Borror D.J., Triplehorn C.H. y Johnson N.F. 1989. An introduction to the study of insects. En: F.A. Noguera, J.H. Vega-Rivera, A.N. García-Aldrete y M. Quesada-Avendaño (Eds.). *Historia Natural de Chamela* (pp. 185). D.F., México: Instituto de biología, UNAM.
- Brady V.J., Cardinale B.J., Gathman J.P y Burton T.M. 2002. Does facilitation of faunal recruitment benefit ecosystem restoration? An experimental study of invertebrate assemblages in wetland mesocosms. *Restoration Ecology* 10: 617-626.
- Brown J., Scholtz C.H., Janeau J.L., Grellier S. y Podwojewski P. 2010. Dung beetles (Coleoptera : Scarabaeidae) can improve soil hydrological properties. *Applied Soil Ecology* 1: 9-16.
- Bullock S.H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and Trends in the South Coastal Region of Mexico. *Archives for Meteorology Geophysics and Bioclimatology* 36: 297-316.
- Bullock S.H. y Solís-Magallanes J.A. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22: 22-35.
- Bullock, S.H., Mooney H.A. y Medina E. (Eds.). 1995. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Cairns J. Jr. 1986. Restoration, reclamation, and regeneration of degraded or destroyed ecosystems. En: Stanturf A.J., Schoenholtz H.S., Schweitzer J.C. y Shepard P.J. 2001. *Achieving Restoration Success: Tyths in Bottomland Hardwood Forest*. *Restoration Ecology* 9: 198-200.

- Ceballos G. 1995. Vertebrate diversity, ecology, and conservation in neotropical dry forest. En: S.H. Bullock, H.A. Mooney y E. Medina (Eds.). Seasonally dry tropical forests (pp. 195-220). Cambridge, UK: University Press.
- Ceballos G., Szekely A., García A., Rodríguez P. y Noguera F. 1999. Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala. Instituto Nacional de Ecología D.F., México: SEMARNAP.
- Chambers J.C. y MacMahon J.A. 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25: 263-292.
- Chao A. y Jost L. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93: 2533-2547.
- Chazdon R.L., Harvey C.A., Martínez-Ramos M., Balvanera P., Stoner K.E., Schondube J.E., Avila L.D.C. y Flores-Hidalgo M. 2011. Seasonally Dry Tropical Forest Biodiversity and Conservation Value in Agricultural Landscapes of Mesoamerica. En: Dirzo R., Young H., Mooney H. y Ceballos G. Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation. Washington, DC, U.S.A: Island Press.
- Chazdon R.L. 2013. Making Tropical Succession and Landscape Reforestation Successful. *Journal of Sustainable Forestry* 32: 649-658.
- Chazdon R. L. 2014. Second growth - the promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation (pp. 137). Chicago, IL, U.S.A: University of Chicago Press.
- Choi, Y. D. 2004. Theories for ecological restoration in changing environment: Toward „futuristic“ restoration. *Ecological Research* 19: 75-81.
- Culot L., Bovy E., Vaz-de-Mell, F.Z., Guevara R. y Galetti M. 2013. Selective defaunation affects dung beetle communities in continuous Atlantic rainforest. *Biological Conservation* 163: 79-89.
- Demeza-Deara y Arellano-Gómez L. 2013. Remoción de estiércol por escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un gradiente de duración de la actividad ganadera, en Chamela, Jalisco. *Entomología Mexicana* 12: 611-616.

- Derhé M.A., Murphy H., Monteith G. y Menéndez R. 2016. Measuring the success of reforestation for restoring biodiversity and ecosystem functioning. *Journal of Applied Ecology* 53: 1714-1724.
- Derroire G., Tigabu M., Christer P.O. y Healey J.R. 2016. The Effects of Established Trees on Woody Regeneration during Secondary Succession in Tropical Dry Forests. *Biotropica* 48: 290-300.
- Dirzo R., Young H., Mooney H. y Ceballos G. 2011. Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation. Washington, DC, U.S.A: Island Press.
- Dobson A.P., Bradshaw A.D. y Baker A.J.M. 1997. Hopes for the Future: Restoration Ecology and Conservation Biology. *Science* 277: 515-522.
- Dorrough J. y Moxham C. 2005. Eucalypt establishment in agricultural landscapes and implications for landscape-scale restoration. *Biological Conservation* 123: 55-66.
- Durán E., Balvanera P., Lott E., Segura G., Pérez-Jiménez A., Islas A. y Franco M. 2002. Estructura, composición y dinámica de la vegetación. En: F.A. Noguera, J.H. Vega-Rivera, A.N. García-Aldrete y M. Quesada-Avendaño (Eds.). *Historia natural de Chamela* (pp. xv-xxi). D.F., México: Instituto de Biología, UNAM.
- Ehrenfeld J.G. y Toth L.A. 1997. Restoration ecology and the ecosystem perspective. *Restoration Ecology* 5: 307-317.
- FAO. (s/f). *Ganadería y deforestación*. Recuperado el 01/12/2015 de <http://www.fao.org/3/a-a0262s.pdf>
- Favila M.E. y Halffter G. 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zoológica Mexicana* 72: 1-25.
- Fernández y Fernández D. 2013. Tendencias de Investigación sobre estudios de artrópodos terrestres en la restauración ecológica: un análisis bibliométrico (Tesis de Licenciatura). Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Ferrer-Paris R.J. 2014. El escarabajo estercolero africano, *Digitonthophagus gazella*, (Coleoptera: Scarabaeidae) en la región Neotropical, ¿beneficioso o perjudicial? *Boletín de la Red Latinoamericana para el Estudio de Especies Invasoras* 4: 41-48.

- Fuentes-Agueda S.A., Juárez-Orozco S.M., Ribeiro dos Santos E.M. y Arroyo-Rodríguez V. 2014. Manteniendo la diversidad de palmas y helechos en un bosque tropical húmedo: ¿Cuál es el papel del síndrome de dispersión? *The Mexican Naturalist* 5: 1-4.
- García-Orth X. y Martínez-Ramos M. 2008. Seed dynamics of early and late successional tree species in tropical abandoned pastures: Seed burial as a way of evading predation. *Restoration Ecology* 16: 435-443.
- Gollan J.R., Lobry de Bruyn L., Reid N. y Wilkie L. 2013. Monitoring the ecosystem service provided by dung beetles offers benefits over commonly used biodiversity metrics and a traditional trapping method. *Journal for Nature Conservation* 21: 183-188.
- González-Tokman D., Barradas V.L., Boege K., Domínguez C., del-Val E., Saucedo E. y Martínez-Garza C. 2017. Performance of 11 tree species under different management treatments in restoration plantings in a tropical dry forest. *Restoration Ecology* artículo en prensa.
- González-Tokman D., Cultid-Medina C., Díaz A., Escobar F., Ocampo-Palacio L. y Martínez-Garza C. En prensa. Success or failure: the role of ecological restoration on the recovery of dung beetle diversity and function in a tropical rainforest. *Revista Mexicana de Biodiversidad*.
- Good I. J. 1953. The population frequencies of species and the estimation of population parameters. *Biometrika* 40: 237-264.
- Grimbacher P.S y Catterall C.P. 2007. How much do site age, habitat structure and spatial isolation influence the restoration of rainforest beetle species assemblages? *Biological Conservation* 135: 107-118.
- Griscom H.P. y Ashton M.S. 2010. Restoration of dry tropical forests in Central America: A review of pattern and process. *Forest Ecology and Management* artículo en prensa.
- Halffter G., Favila M.E. y Halffter V. 1992. A comparative study of the structure of the scarab guild in Mexican tropical rain forest and derived ecosystems. *Folia Entomológica Mexicana* 84: 131-156.

- Halfpeter G. y Favila M.E. 1993. The Scarabaeinae an animal group for analysing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biology International* 27: 15-21.
- Halfpeter G. y Matthews E. G. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana* 45: 1-308.
- Halfpeter G. y Arellano L. 2002. Response of dung beetle diversity to human-induced changes in a tropical landscape. *Biotropica* 34: 144-154.
- Hammond D.S. 1995. Post-Dispersal seed and seedling mortality of tropical dry forest trees after shifting agriculture, Chiapas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 11: 295-313.
- Hanski I. y Cambefort Y. (Eds.). 1991. *Dung Beetle Ecology* (pp. 36-50, 463). Princeton, New Jersey: University Press.
- Hanson E.P. 2011. Insect diversity in seasonally dry tropical forests En: Dirzo R., Young H., Mooney H. y Ceballos G. *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation* (pp. 71-106). Washington, DC, U.S.A: Island Press.
- Harrison X.A. 2014. Using observation-level random effects to model overdispersion in count data in ecology and evolution. *Peer Journal* 1-19.
- Hernández M.I.M., Barreto S.C.S., Costa H.V., Creão-Duarte J. y Favila M.E. 2014. Response of a dung beetle assemblage along a reforestation gradient in Restinga forest. *Journal of Insect Conservation* 18: 539-546.
- Hilderbrand H.R., Watts C.A. y Randle M.A. 2005. The Myths of Restoration Ecology. *Ecology and Society* 10:19.
- Hobbs J.R. y Cramer A.V. 2008. Restoration Ecology: Interventionist Approaches for Restoring and Maintaining Ecosystem Function in the Face of Rapid Environmental Change. *Annual Review of Environment and Resources* 33: 39-61.
- Hobbs J.R. y Harris A.J. 2001. Restoration ecology: repairing the Earth's ecosystems in the new millennium. *Restoration Ecology* 9: 239-246.
- Hoekstra M.J., Boucher M.T., Ricketts H.T. y Roberts C. 2005. Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. *Ecology Letters* 8: 23-29.

- Holl D.K. 1999. Factors Limiting Tropical Rain Forest Regeneration in Abandoned Pasture: Seed Rain, Seed Germination, Microclimate, and Soil. *Biotropica* 31: 229-242.
- Holl D.K., Loik E.M., Lin H.V.E y Samuels A.I. 2000. Tropical Montane Forest Restoration in Costa Rica: Overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology* 8: 339-349.
- Holl D.K., Zahawi A.R., Cole J.E., Ostertag R. y Cordell S. 2011. Planting Seedlings in Tree Islands Versus Plantations as a Large-Scale Tropical Forest Restoration Strategy. *Restoration Ecology* 19: 431-551.
- Howe H.F. y Smallwood J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Howe H.F. 1989. Scatter- and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia* 79: 417-426.
- Hsieh T.C., K. H. Ma y A. Chao. 2013. iNEXT online: interpolation and extrapolation (Version 1.3.0) [Software]. Disponible en: <http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-download/>
- INE. 2007. Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala. Recuperado el 01/12/2015 de <http://www2.inecc.gob.mx/publicaciones/libros/2/chamela.html>
- Instituto para el Federalismo y el desarrollo Municipal (INAFED). Enciclopedia de los Municipios y delegaciones de México. Estado de Jalisco. Municipio la Huerta (2010). Recuperado el 01/05/2016 de: <http://www.inafed.gob.mx/work/enciclopedia/EMM14jalisco/index.html>
- Jackson L.L., Lopoukhine N. y Hillyard D. 1995. Ecological restoration: a definition and comments. *Restoration Ecology* 3: 71-76.
- Janzen H.D. 1988. Tropical Dry Forests The Most Endangered Major Tropical Ecosystem. En: Wilson E.O. *Biodiversity* (pp. 130-137). Washington, DC: National Academies Press.
- Jones E.M. y Davidson N. 2016. Applying an animal-centric approach to improve ecological restoration. *Restoration Ecology* 24: 836-842.
- Jost L. y González-Oreja J.A. 2012. Midiendo la diversidad biológica: más allá del índice de Shannon. *Acta Zoológica Lilloana* 56: 3-14.

- Klemperer G.H. 1982. Normal and atypical nesting behaviour of *Copris zunaris* (L.): comparison with related species (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology* 7: 69-83.
- Kohlmann B. 1991. Dung beetles in subtropical North America. En: I. Hanski y Y. Cambefort (Eds). *Dung beetle Ecology* (pp. 116-133). New Jersey, U.S.A: Princenton University Press.
- Kozlowski T.T. 1999. Soil compaction and growth of woody plants. *Scandinavian Journal of Forest Research* 14: 596-619.
- Lamb D., Erskine D.P. y Parrotta A.J. 2005. Restoration of Degraded Tropical Forest Landscapes. *Science* 310: 1628-1632.
- Larsen H.T. y Forsyth A. 2005. Trap spacing and transect design for dung beetle biodiversity studies. *Biotropica* 37: 322-325.
- Lawson R.C., Mann J.D. y Lewis T.O. 2012. Dung beetles reduce clustering of tropical tree seedlings. *Biotropica* 44: 271-275.
- Linares-Palomino R., Oliveira-Filho A.T. y Pennington R.T. 2011. Neotropical Seasonally Dry Forest: Diversity, Endemism, and Biogeography of Woody Plants. En: Dirzo R., Young H., Mooney H. y Ceballos G. *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation* (pp. 3-21). Washington, DC, U.S.A: Island Press.
- Lockwood L.J. y Pimm L.S. 1999. When does restoration succeed? En: Weiher E. y Keddy P.A. (Eds.). *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances and Retreats* (pp. 363-392). United Kingdom, U.K: Cambridge University Press.
- Maass J.M., Balvanera P., Castillo A., Daily C.G., Mooney A.H., Ehrlich P., Quesada M., Miranda A., Jaramillo J.V., García-Oliva F., Martínez-Yrizar A., Cotler H., López-Blanco J., Pérez-Jiménez A., Búrquez A., Tinoco C., Ceballos G., Barraza L., Ayala R. y Sarukhán J. 2005. Ecosystem services of tropical dry forests: insights from long-term ecological and social research on the Pacific Coast of Mexico. *Ecology and Society* 10: 17.
- Majer D.J. 2009. Animals in the Restoration Process - Progressing the Trends. *Restoration Ecology* 17: 315-319.

- McAlpine C., Catterall P.C., Nally R.M., Lindenmayer D., Reid J.L., Holl D.K., Bennett F.A., Runting K.R., Wilson K., Hobbs J.R., Seabrook L., Cunningham S., Moilanen A., Maron M., Shoo L., Lunt I., Vesk P., Rumpff L., Martin G.T. Thomson J. y Possingham H. 2016. Integrating plant- and animal- based perspectives for more effective restoration of biodiversity. *Frontiers in Ecology and the Environment* 14: 37-45.
- Marcon E. y Hérault B. 2014. Entropart: An R Package to measure and partition Diversity. *Journal of Statistical Software* 67: 26.
- Marsh J.C., Louzada J., Beiroz W. y Ewers M.R. 2013. Optimising bait for pitfall trapping of Amazonian dung beetles (Coleoptera:Scarabaeinae). *Plos One* 8:1-8.
- Martin P. 2016. Ecological restoration of rural landscapes: stewardship, governance, and fairness. *Restoration Ecology Opinion Article*: 1-6.
- Masera R.O., Ordoñez J.M. y Dirzo R. 1997. Carbon emissions from Mexican forest: situation and long-term scenarios. *Climate Change* 35: 265-295.
- Miles L., Newton A. C., DeFries R.S., Ravilious C., May I., Blyth S., Kapos V. y Gordon J. E. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33: 491-505.
- Miranda F., Hernández-X. E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Sociedad Botánica de México* 28: 29-179.
- Miranda A. 2002. Diversidad, historia natural, ecología y conservación de los mamíferos de Chamela. En F.A. Noguera, J.H. Vega-Rivera, A.N. García-Aldrete y M. Quesada-Avendaño (Eds.). *Historia Natural de Chamela*. D.F., México: Instituto de Biología, UNAM.
- Montes de Oca E. y Halffter G. 1998. Invasion of Mexico by two dung beetles previously introduced into de United States. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 33: 37-45.
- Montes de Oca E. 2001. Escarabajos coprófagos de un escenario ganadero típico de la región de los Tuxtlas, Veracruz, México: Importancia del paisaje en la composición de un gremio funcional. *Acta Zoológica Mexicana* 82: 111-132.

- Moreno E.C., Barragán F., Pineda E. y Pavón P.N. 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 1249-1261.
- Morón M.A., Deloya C. y Delgado-Castillo L. 1988. Fauna de coleópteros Melolonthidae, Scarabaeidae y Trogidae de la región de Chamela, Jalisco, México. *Folia Entomológica Mexicana* 313-378.
- Murphy G.P. y Lugo E.A. 1986. Ecology of Tropical Dry Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.
- Naeem S., Chair F.S., Chapin III, Costanza R., Ehrlich P.R., Golley F.B., Hooper D.U., Lawton J.H., O'Neill V.R., Mooney A.H., Sala E.O., Symstad A.J. y Tilman D. 1999. La biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas: Manteniendo los procesos naturales que sustentan la vida. *Ecological Society of America* 4: 1-13.
- Neal P.R. 1998. Pollinator restoration. *Science* 13: 132-133.
- E., Larsen T., Spector S., Davis A.L., Escobar F., Favila M. y Vulinec K. 2007. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: a quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation* 137: 1-19.
- Nichols E., Spector S., Louzada J., Larsen T., Amezquita S. y Favila M.E. 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation* 141: 1461-1474.
- Nichols E., Gardner T.A., Peres C.A., Spector S. y The Scarabaeinae Research Network. 2009. Co-declining mammals and dung beetles: an impending ecological cascade. *Oikos* 118: 481-487.
- Nichols S.E. 2012. The Causes and Consequences of Community Disassembly in Human Modified Tropical Forest: Scarabaeine Dung Beetles as a Model System (Tesis de doctorado) Columbia University, N.Y.
- Noguera F.A., Vega-Rivera J.H., García-Aldrete A.N y Quesada-Avendaño M. (Eds.). 2002. *Historia Natural de Chamela*. D.F., México: Instituto de Biología, UNAM.
- Pennington R.T., Lavin M. y Oliveira-Filho A. 2009. Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 437-457.

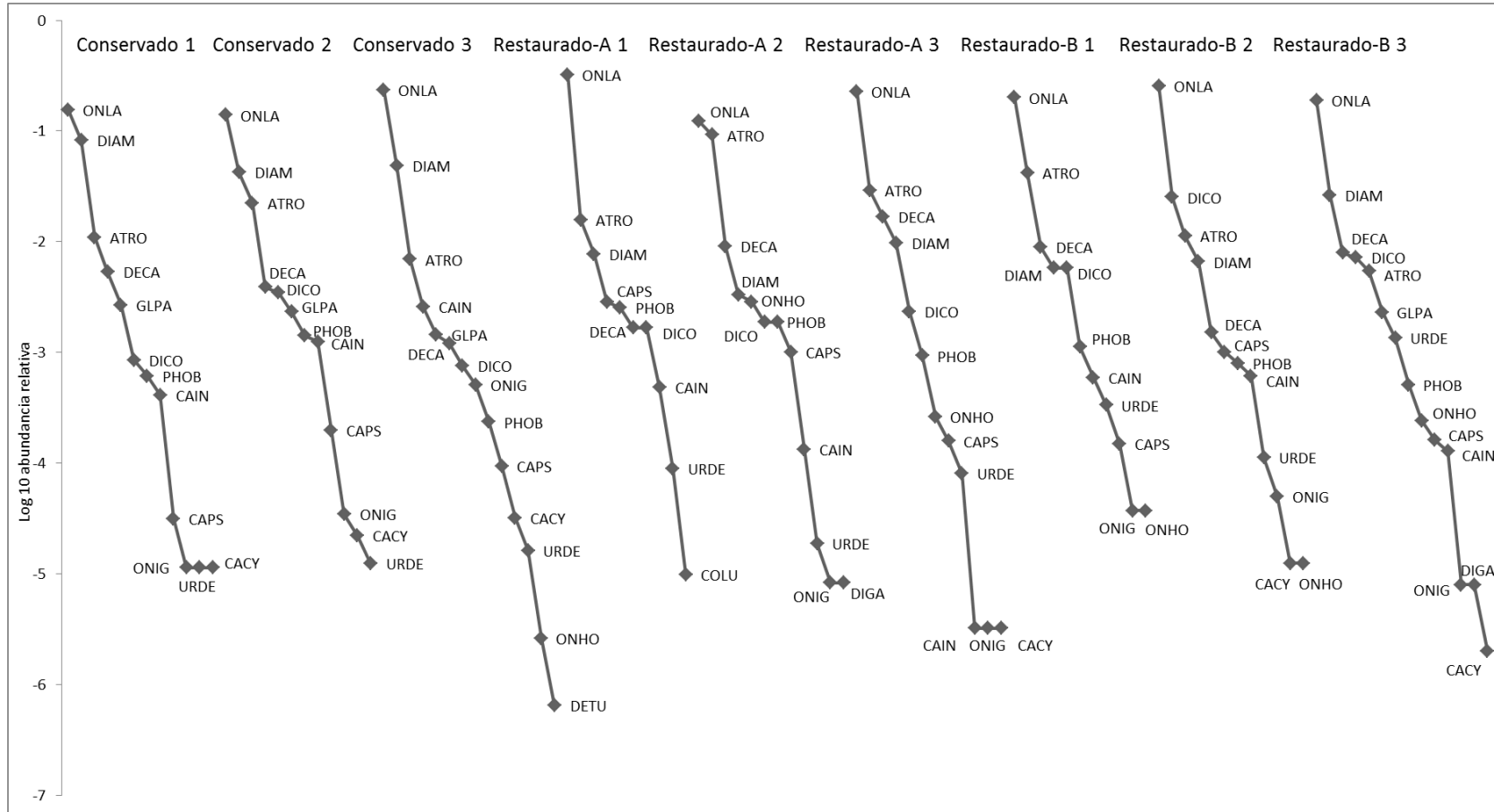
- Pescador-Rubio A., Rodríguez-Palafox A. y Noguera F.A. 2002. Diversidad y Estacionalidad de Arthropoda. En F.A. Noguera, J.H. Vega-Rivera, A.N. García- Aldrete y M. Quesada-Avendaño (Eds.). Historia Natural de Chamela (pp.183-201). D.F., México: Instituto de Biología, UNAM.
- Pfadenhauer J. y Grootjans A. 1999. Wetland restoration in Central Europe: aims and methods. *Applied Vegetation Science* 2: 95-106.
- Portillo-Quintero C.A. y Sánchez-Azofeifa G.A. 2010. Extent and conservation of tropical dry forest in the Americas. *Biological Conservation* 143: 144-155.
- Reid L.J., y Holl D.K. 2012. Arrival \neq Survival. *Restoration Ecology* 21: 153-155.
- Reid L.J., Holl D.K. y Zahawi A.R. 2015. Seed dispersal limitations shift over time in tropical forest restoration. *Ecological Applications* 25: 1072-1082.
- Reyes N.E., Delfín-González H. y Morón M.A. 2007. Copro-necrophagous beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) diversity in an agroecosystem in Yucatan, Mexico. *International Journal of Tropical Biology and Conservation* 55: 83-99.
- Ruiz-Jaén C.M. y Aide M.T. 2005. Vegetation structure, species diversity, and ecosystem processes as measures of restoration success. *Forest Ecology and Management* 218: 159-173.
- Rzedowski J. 2006. Vegetación de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (pp. 200). D.F., México.
- Sampaio B.A., Holl D.K. y Scariot A. 2007. Does restoration enhance regeneration of seasonal deciduous forest in pastures in central Brazil? *Restoration Ecology* 15: 462-471.
- Sánchez-de-Jesús A.H., Arroyo-Rodríguez V., Andresen E. y Escobar F. 2016. Forest loss and matrix composition are the major drivers shaping dung beetle assemblages in a fragmented rainforest. *Landscape Ecology* 31: 843-854.
- Sánchez-Velázquez B., Carrillo-Ruiz H., Morón M.A. y Rivas-Arancibia S.P. 2012. Especies de Scarabaeidae e Hybosoridae (Coleoptera: Scarabaeoidea) que habitan en la comunidad del Rancho El Salado, Jolalpan, Puebla, México. *Dugesiana* 18: 201-215.
- Saucedo-Morquecho E. 2016. Desempeño y atributos funcionales de árboles en plantaciones de restauración ecológica en el bosque tropical caducifolio de

- Chamela, Jalisco. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Ecología. D.F., México.
- Scholtz C. H., Davis L.V. A. y Kryger U. 2009. *Evolutionary Biology and Conservation of Dung Beetles* (pp. 40). Sofia, Bulgaria: Pensoft Publishers.
- Seabloom W.E. y van der Valk G.A. 2003. Plant Diversity, composition, and invasion of restored and natural prairie pothole wetlands: implications for restoration. *The Society of Wetland Scientist* 23: 1-12.
- Sekercioglu H.C., Daily C.G. y Ehrlich R.P. 2004. Ecosystem consequences of bird declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 18042-18047.
- Shahabuddin, Hasanah U. y Elijonahdi. 2014. Effectiveness of dung beetles as bioindicators of environmental changes in land-use gradient in Sulawesi, Inonesia. *Biotropica* 1: 48-58.
- Silva P. Gd. y Hernández M.M.I. 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: 1-18.
- Slade E.M., Mann J.D., Villanueva J.F. y 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: 1094-1104.
- Slade E.M., Roslin T, Santalahti M. y Bell T. 2016. Disentangling the „brown world“ faecal–detritus interaction web: dung beetle effects on soil microbial properties. *Oikos* 125: 629-635.
- Spector S. 2006. Scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): an invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. *The Coleopterists Bulletin* 5: 71-83.
- Society for Ecological Restoration (SER). 2016. International standards for the practice of ecological restoration- Including principles and key concepts. Washington, DC.
- Sokal R. R. y Michener C. D. 1958. A statistical method for evaluating systematic relationships. *University of Kansas Science Bulletin* 1409-1438.

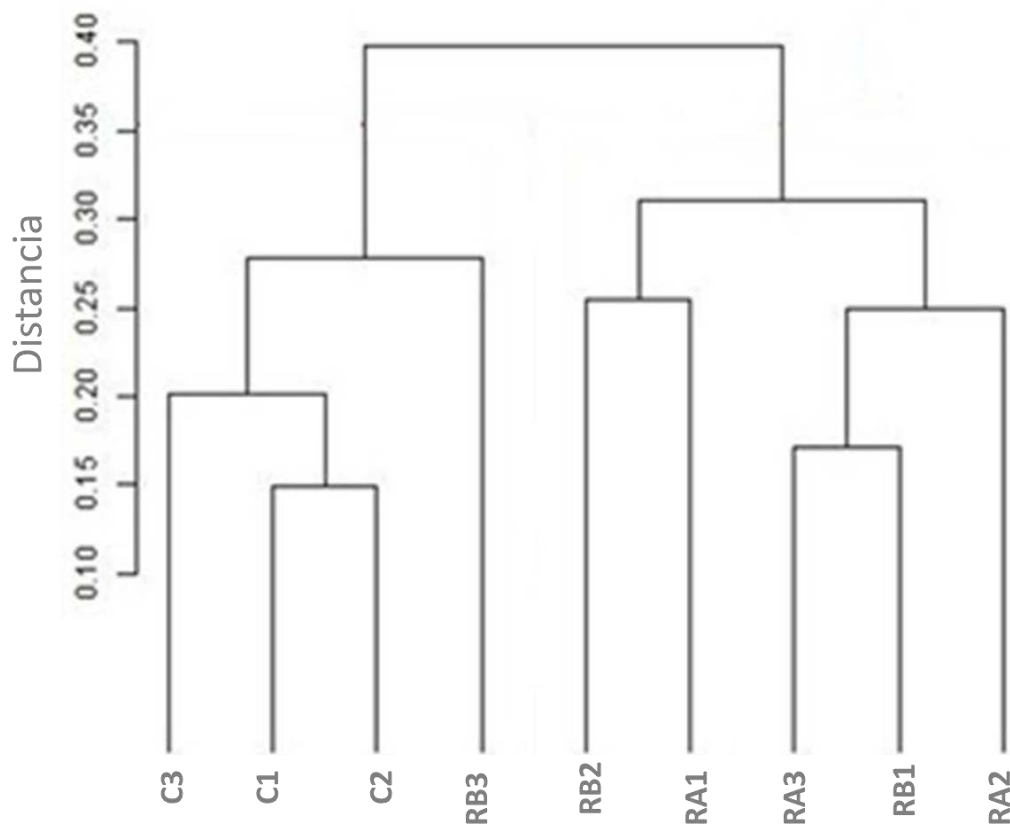
- Solís-Gabriel L., Mendoza-Arroyo W., Boege K. y del-Val Ek. 2017. Restoring lepidopteran diversity in a tropical dry forest: relative importance of restoration treatment, tree identity and predator pressure. *Peer Journal* 1-15.
- Stanturf A.J., Schoenholtz H.S., Schweitzer J.C. y Shepard P.J. 2001. Achieving restoration success: myths in bottomland hardwood forests. *Restoration Ecology* 9: 189-200.
- Uriarte M. y Chazdon L.R. 2016. Incorporating natural regeneration in forest landscape restoration in tropical regions: synthesis and key research gaps. *Biotropica* 48: 915-924.
- Wang Y., Naumann U., Wright T.S. y Warton I.D. 2012. Mvabund- an R package for model-based analysis multivariate abundance data. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 471-474.
- Wunderle Jr. J.M. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forestry Ecology and Management* 99: 223-235.
- Young P.T. 2000. Restoration ecology and conservation biology. *Biological Conservation* 92: 73-83.
- Zahawi A.R., Holl D.K., Cole J.R. y Reid L.J. 2013. Testing applied nucleation as a strategy to facilitate tropical forest recovery. *Journal of Applied Ecology* 50: 88-96.
- Zedler B.J. y Callaway C.J. 1999. Tracking wetland restoration: Do mitigation sites follow desired trajectories? *Restoration Ecology* 7: 69-73.

APÉNDICES

Apéndice 1. Curvas de rango-abundancia para los escarabajos coprófagos capturados en cada uno de los tres sitios muestreados para cada hábitat (Conservado, Restaurado-A, Restaurado-B). Cada punto de la curva representa una especie de escarabajo coprófago que se identifica con un nombre abreviado (ver nombres completos en el Cuadro 1).



Apéndice 2. Diagrama del análisis de agrupamiento (cluster) a nivel de hábitat basado en las abundancias absolutas de los escarabajos coprófagos de la región de Chamela, Jalisco. Se utilizó la matriz de distancias de Hellinger y como método de agrupamiento UPGMA. Las letras representan el hábitat: C = conservado, RA = restaurado-A y RB = restaurado-B y los números representan los sitios (tres sitios por hábitat). Los sitios están separados en dos grupos principales, uno donde están incluidos los tres sitios del hábitat conservado (C1, C2 y C3) y uno de los grupos del hábitat restaurado-B (RB3), y otro grupo con el resto de los sitios de los hábitats restaurados.



Apéndice 3. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) registrados en la región de Chamela, Jalisco. La columna ID corresponde al nombre abreviado de cada especie (las primeras dos letras pertenecen al género y las últimas dos a la especie). Se presenta el número de individuos capturados dentro de cada sitio en los tres tipos de hábitat: Conservado, Restaurado-A y Restaurado-B. La columna p corresponde a los valores de significancia de cada especie en el Modelo Lineal Generalizado (GLM) multivariado.

Especie	ID	Conservado			Restaurado-A			Restaurado-B			p
		C1	C2	C3	RA1	RA2	RA3	RB1	RB2	RB3	
<i>Ateuchus rodriguezi</i> Preudhomme Borre, 1886	ATRO	93	127	103	40	210	95	67	30	52	0.226
<i>Canthidium pseudopuncticolle</i> Solís y Kohlmann, 2003	CAPS	5	12	12	17	22	7	4	9	9	0.214
<i>Canthon cyanellus cyanellus</i> LeConte, 1860	CACY	3	4	7	0	0	1	0	1	1	0.017
<i>Canthon indigaceus chevrolati</i> Harold, 1869	CAIN	18	30	63	7	8	1	8	7	8	0.014
<i>Copris lugubris</i> Boheman, 1858	COLU	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0.281
<i>Deltochilum (Hybomidium) carrilloi</i> González-Alvarado y Vaz-de-Mello, 2014	DECA	65	53	43	13	66	72	31	11	63	0.638
<i>Deltochilum tumidum</i> Howden, 1966	DETU	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0.456
<i>Dichotomius amplicollis</i> , Harold, 1869	DIAM	255	175	273	28	40	55	25	23	115	0.031
<i>Dichotomius colonicus</i> Say, 1835	DICO	26	50	34	13	30	27	25	45	60	0.240
<i>Digitonthophagus gazella</i> Fabricius, 1787	DIGA	0	0	0	0	2	0	0	0	2	0.653
<i>Glaphyrocanton pacificus</i> Rivera-Cervantes y Halffter, 1999	GLPA	46	41	47	0	0	0	0	0	34	0.047
<i>Onthophagus hoepfneri</i> Harold, 1869	ONHO	0	0	2	0	37	9	2	1	11	0.302
<i>Onthophagus igualensis</i> Bates, 1887	ONIG	3	5	28	0	2	1	2	2	2	0.046
<i>Onthophagus landolti</i> Harold, 1880	ONLA	349	317	600	180	242	266	147	143	308	0.086
<i>Phanaeus obliquans</i> Bates, 1887	PHOB	22	32	19	16	30	17	11	8	16	0.089
<i>Uroxys deavilai</i> Delgado y Kohlmann, 2007	URDE	3	3	5	3	3	5	6	3	26	0.164

Apéndice 4. Prueba *post - hoc* del análisis multivariado por especie. Se muestran los valores de significancia de *p* para las interacciones entre hábitats: Conservado (C), Restaurado-A (RA) y Restaurado-B (RB).

Especie	C:RA	C:RB	RA:RB
<i>Canthon cyanellus cyanellus</i> LeConte, 1859	0.014	0.021	0.946
<i>Canthon indigaceus chevrolati</i> Harold, 1868	0.066	0.085	0.976
<i>Dichotomius amplicollis</i> Harold, 1869	0.003	0.005	0.926
<i>Glaphyrocantion pacificus</i> Rivera-Cervantes y Halfpter, 1999	0.007	0.027	0.49
<i>Onthophagus igualensis</i> Bates, 1887	0.288	0.346	0.987