

UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA

ENSAMBLES DE ESCARABAJOS COPRONECRÓFAGOS (COLEOPTERA: SCARABAEIDAE:
SCARABAEINAE) EN CUATRO ÁREAS PROTEGIDAS DEL CARIBE GUATEMALTECO



Informe de Tesis

Emilio Olín García Piedrasanta

Biólogo

Guatemala, Noviembre del 2009

UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA

ENSAMBLES DE ESCARABAJOS COPRONECROFAGOS (COLEOPTERA: SCARABAEIDAE:
SCARABAEINAE) EN CUATRO ÁREAS PROTEGIDAS DEL CARIBE GUATEMALTECO



Informe de Tesis

Presentado por

Emilio Olín García Piedrasanta

Para optar al título de

Biólogo

Guatemala, Noviembre del 2009

JUNTA DIRECTIVA

FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA

Oscar Cobar Pinto, Ph.D.	DECANO
Pablo Ernesto Oliva Soto, M.A	SECRETARIO
Lillian Raquel Irving Antillón, M.A.	VOCAL I
Liliana Vides De Uizar, Lic.	VOCAL II
Luis Antonio Gálvez Sanchinelli, Lic.	VOCAL III
Br. Maria Estuardo Guerra Valle	VOCAL IV
Br. Berta Alejandra Morales Merida	VOCAL V

DEDICATORIA

Este trabajo lo dedico a este país y su esplendor extraordinario, que con su claros y sombras tiene un espíritu calido y entrañable en la gente del campo y en todo aquel que deja a un lado la torpeza de los estereotipos y pretensiones.

A mi familia, quienes siempre han sabido disfrutar de lo esencial y dejar lo que no te deja ser.

A mi madre, Ruth Piedrasanta, el ejemplo y la exigencia que me enseñó la riqueza de la gente y de este mal hecho mundo.

A mi hermano, Ori Andrés Bensusan, con quien comparto ese vaivén de la vida, el que nos ha dejado disfrutar y enfrentar nuestra realidad.

A mi abuelo, Salvador Piedrasanta, eterno ejemplo y reto de la búsqueda intelectual y el afán por luchar por una sociedad más humana y justa.

A mi abuela, Elba Herrera, sensibilidad que me ha enseñado a percibir las minucias de nuestras vidas y la naturaleza.

A mis amigos y a todos aquellos que me dan un poco de si mismos, quienes me han enseñado facetas de la vida

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue producto de la colaboración de mis amigos, asesores, y de las instituciones que me dieron un espacio en ellas, para apoyarlos en su trabajo. Quiero agradecer a todos ellos ya que este esfuerzo no hubiera sido posible sin el apoyo de:

Mónica Barrientos, que me ayudo en todo y más para el trabajo en Izabal,

Obdulio Javier, Antonio López, Ángel Jacinto, Gustavo y Miguel Ramírez por su extraordinaria contribución para los muestreos realizados y por los buenos viajes que hicimos.

Fundaeco y todo su personal, por brindarme recursos y un espacio dentro de la institución.

El Proyecto JADE, por dar los recursos financieros.

Enio Cano, por la asesoría, la disposición, y el buen humor de trabajo, quien colaboró tiempo antes del inicio de esta investigación para iniciarme en el conocimiento de Scarabaeidae, y quien me dio ese empuje académico para la investigación, por todo ello le doy las gracias.

A Javier Rivas, por sus cuestionamientos y sus críticas a la investigación, por su ayuda para lograr estar en estos momentos.

El Museo de Historia Natural, a Sergio Pérez, y Lucía Prado por brindarme un espacio y recursos para la identificación del material.

Finalmente agradezco a la Escuela de Biología, a la Facultad, y a todos aquellos que con sus discusiones me empujaron a trabajar con mayor profundidad.

ÍNDICE

<i>Contenido</i>	<i>Página</i>
1. Resumen	1
2. Introducción	3
3. Antecedentes	4
3.1. Generalidades de los escarabajos.	4
3.2. Ecología	4
3.2.1. Ciclo de vida	4
3.2.2. Hábitos alimenticios	5
3.2.3. Características reproductivas y grupos fusionales	6
3.2.4. División de recursos y la coexistencia de especies	8
3.2.5. Factores que influyen la distribución, la estructura y composición de los ensambles en Scarabaeinae	8
3.3. Estudios en la región	14
3.4. Características de la región de Izabal	15
3.4.1. Condiciones climáticas	15
3.4.2. Geología y fisiografía	15
3.4.3. Tipos de vegetación	16
3.4.4. Fauna y Flora	17
4. Justificación	20
5. Objetivos	21
6. Hipótesis	22
7. Materiales y Métodos	23
7.1. Área de estudio	24
7.2. Materiales	25
7.3. Diseño	25
7.4. Métodos de recolección de datos	26
7.4.1. Escarabajos	26
7.5. Análisis de datos	27
7.5.1. Caracterización de ensambles de áreas muestreadas del Caribe.	27

7.5.2. Determinación de la diversidad, equidad, y dominancia de los ensambles	28
7.5.3. Evaluación de la riqueza, abundancia, diversidad y tamaño medio de las especies.	29
7.5.4. Análisis de la organización de los ensambles según grupo funcional, dieta y período de actividad.	29
7.5.5. Análisis de correspondencia sin tendencia y variaciones en la abundancia de algunas especies en tiempo y espacio	30
8. Resultados	30
8.1.1. Caracterización de los ensambles	30
8.1.2. Diversidad, equidad, y dominancia de los ensambles	35
8.1.3. Evaluación de la riqueza, abundancia, diversidad y tamaño de las especies.	37
8.1.4. Análisis de la organización de los ensambles según grupo funcional, dieta y período de actividad.	39
8.1.5. Análisis de correspondencia sin tendencia y variaciones en la abundancia de algunas especies en tiempo y espacio	41
9. Discusión	44
9.1.1. Caracterización de los ensambles.	44
9.1.2. Evaluación de la riqueza, abundancia, diversidad y tamaño medio de las especies.	45
9.1.3. Organización de los ensambles según grupo funcional, dieta y período de actividad y tamaño de las especies.	47
9.1.4. Análisis de correspondencia sin tendencia y variaciones en la abundancia de algunas especies en tiempo y espacio	48
9.1.5. Diferenciación horizontal y altitudinal de los ensambles y verificación de hipótesis.	51
10. Conclusiones	52
11. Recomendaciones	55
12. Referencias	56

13. Anexos	62
Anexo 1. Abundancia de especies durante la época seca	62
Anexo 2. Abundancia de especies durante la época húmeda	64
Anexo 3. Información sobre las características y hábitos de las especies colectadas	66

Índice de Figuras, cuadros y graficas

<i>Contenido</i>	<i>Página</i>
Figura 7-1. Mapa de las áreas protegidas incluidas y puntos.	24
Figura 7-2. Trampa pitfall.	26
Figura 8-1. Análisis de Ordenación sin Tendencias	42
Cuadro 7-1. Diseño del estudio	25
Cuadro 8-1. Especies y número de individuos colectados	30
Cuadro 8-2. Complementariedad entre sitios	35
Cuadro 8-3. Medias y Desviaciones estándar según momento de muestreo	36
Cuadro 8-4. Medias y Desviaciones estándar según momento de muestreo	36
Cuadro 8-5. Abundancias de especies de <i>Coproghanaeus</i>	43
Grafica 8-1. Curvas de acumulación de especies	31
Grafica 8-2. Curvas de rangos de capturas de las 4 áreas muestreadas y los 2 pisos	33
Grafica 8-3. Valores medios de riqueza y error estándar	37
Grafica 8-4. Valores medios de abundancia y error estándar	38
Grafica 8-5. Valores medios de diversidad y error estándar	38
Grafica 8-6. . Tamaño medio de las especies y su error estándar	39
Grafica 8-7. Estructura del ensamble según grupo funcional	40
Grafica 8-8. Estructura del ensamble según periodo de actividad	40
Grafica 8-9. Estructura del ensamble según dieta	41

1. RESUMEN

Izabal, un departamento que presenta bosques húmedos tropicales calidos y submontanos, es el segundo en extensión dentro del Sistema Guatemalteco de Áreas Protegidas (SIGAP) con un total de 2,982.30 kilómetros cuadrados (el 36.1 % de su territorio). En el presente estudio se realizó un muestreo de escarabajos copronecrófagos con trampas pitfall en los bosques de la Reserva de Usos Múltiples Río Sarstún (RUMRS), el Área de Protección Especial Sierra Santa Cruz (APESSC), la Reserva Protectora de Manantiales Cerro San Gil (RPMCSG) y el Área de Protección Especial Sierra Caral (APESC), con objeto de hacer una caracterización de los ensamblajes para conocer sus cambios estacionales y espaciales (altitudinal y horizontalmente), y con ello sentar una base para establecer qué aspectos deben tomarse en cuenta para monitorear cambios en el estado de conservación y en fenómenos ecológicos de importancia.

Del muestreo realizado (dos por área) durante el 2008 se obtuvo un total de 2288 especímenes, pertenecientes a 32 especies. Se encontró una fuerte dominancia de *Deltochilum pseudoparile*, que represento el 48.56 % de las capturas, y de otras 8 especies que acumulan otro 45.15 %. Los ensamblajes entre áreas muestreadas presentan un gran recambio de especies ya que solo los dos pisos de Sierra Caral tienen menos del 30% de especies complementarias. En relación a la riqueza, abundancia y diversidad de las áreas se encontró que solo Sierra Caral presenta valores marcadamente bajos, probablemente debidos al deterioro de los bosques de la zona. Las áreas presentan variaciones en relación a la proporción de los grupos funcionales, la dieta, el periodo de actividad y el tamaño de especies presentes en cada una, que señalan cambios en la estructura funcional de los ensamblajes. Se encontró también cambios en la estructura y la composición de los pisos altitudinales, que diferencia los bosques de baja altura de los bosques submontanos. Por otro lado, las áreas mostraron cambios temporales principalmente en la riqueza, que están asociados a la estacionalidad en la zona. Finalmente se observo cambios estacionales y altitudinales en la distribución y abundancia de las especies de *Coprophanaeus* y *Dichotomius satanas* que parecen mostrar un fenómeno de expansión y retracción en el espacio según la época.

Se recomienda que para el monitoreo biológico futuro se muestre en dos pisos altitudinales y se realice principalmente en la época lluviosa, que es cuando se obtienen mejores datos sobre la riqueza y abundancia.

Para la mejor conservación de las áreas protegidas, se recomienda apoyar la forestería (aprovechamiento forestal sostenible, agroforestería con cultivos de sombra, etc.) y promover actividades que reduzcan la ganadería extensiva con el objeto de disminuir la deforestación de las áreas, principalmente en Sierra Caral.

2. INTRODUCCIÓN

El Caribe guatemalteco es uno de los sitios más húmedos del país, con una estación seca corta y moderada, que permite el desarrollo de las selvas tropicales mesoamericanas, las cuales por su historia y localización, son sitios de suma diversidad (Rodríguez & Asquith 2004). Por la atracción que estos bosques siempre han causado, Izabal ha sido foco de mucha atención e inversión para el desarrollo de áreas protegidas, siendo actualmente el segundo departamento con mayor extensión de las mismas.

El área posee características variadas en cuanto a su altitud (entre 0 y 1300 msnm), pendiente (de 0 hasta 90°), geología (con el bloque Chortí y el bloque Maya deslizándose entre sí) y humedad (normalmente mayor de 70% de humedad relativa y con precipitaciones entre 2000 a 3500 mm al año). Estos factores crean variaciones en la vegetación original y en la fauna asociada. En este sentido, Cerezo *et al.* (2005) reportan que existen cambios altitudinales en los ensamblajes de especies de aves, diferenciándose entonces los bosques bajos inundables y no inundables de menos de 200 msnm, los bosques de 200 a 800 msnm, y los bosques superiores a los 800 msnm. Por otro lado en cuanto a variaciones horizontales de la biota, se ha visto que tanto las comunidades de palmas (Cerezo & Barrientos 2006) y de anfibios y reptiles (Campbell 1998) difieren a lo largo de la región por razones microclimáticas y biogeográficas.

Esta investigación tuvo el objetivo de conocer la organización de los ensamblajes de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) del bosque original en las áreas protegidas de Sarstún, Cerro San Gil, Sierra Caral, y la zona norte de Sierra Santa Cruz. Con ello se obtiene información sobre las variaciones regionales en los ensamblajes, lo que permite mejorar el monitoreo que actualmente se realiza en el área con este taxón. Estos resultados, por tanto, contribuyen a la protección de la biodiversidad y al aprovechamiento de bosques naturales por comunidades o individuos particulares.

3. ANTECEDENTES

3.1. Generalidades de los escarabajos.

Los escarabajos copronecrófagos según Howden y Young (1981) son un grupo dentro de la subfamilia Scarabaeinae que morfológicamente se caracterizan por la presencia de antenas de nueve o diez segmentos que finaliza en un mazo de tres lamelas; una mandíbula y una maxila parcialmente membranosa no visibles en vista dorsal; un pigidio expuesto y no cubierto por los élitros; espiráculos dispuestos en las membranas laterales del abdomen; un mesosterno corto, con coxas medias ampliamente separadas; tibias posteriores con un único espolón apical; y uñas tarsales sencillas, cuando se presentan.

El grupo fue propuesto como un taxón indicador de biodiversidad en bosques tropicales por Halffter y Fávila (1993) debido a que forman un grupo funcional y taxonómico bien definido, por tener un importante rol ecológico en el reciclaje de desechos (excremento, cadáveres, frutas, hongos, y otros detritos) en los bosques tropicales de América y Asia, y porque se ha demostrado que el grupo refleja claramente los cambios de hábitat y la influencia de las actividades antropogénicas dentro de un área geográfica determinada.

3.2. Ecología

3.2.1. Ciclo de vida

Este grupo de organismos ha desarrollado características como la buena capacidad de localización del alimento, el traslado de paquetes de alimento a sitios con condiciones más estables, y la nidificación, aspectos que les han permitido aprovechar un recurso tan efímero como las heces, cadáveres y otras materias en descomposición (Gill 1991, Cambefort, 1991a).

El ciclo de vida en la familia Scarabaeidae comienza con deposición de los huevos dentro de las heces. Estos se desarrollan en larvas y consumen el recurso a su alrededor (lo que incluye sus propias heces para enriquecer su dieta) hasta el punto en que construyen una cámara pupal con sus excrementos para empupar y llegar a su etapa adulta (Cambefort 1991, Howden & Young 1981). El nuevo escarabajo normalmente espera allí hasta que la cámara se suaviza por la humedad del suelo, y en ciertos casos, cuando los individuos todavía no están totalmente desarrollados, pasan un periodo alimentándose hasta llegar a la total madurez, etapa que puede durar de meses a un par de años dependiendo de la especie (Hanski & Cambefort 1991).

3.2.2. Hábitos alimenticios

La localización del alimento se da principalmente por el olor (a través de las sensillas olfatorias en las antenas) aunque la forma de búsqueda es muy variable ya que mientras algunos esperan enterrados, otros perchan o vuelan, o una combinación de estas (Gill 1991).

Se ha visto que algunos escarabajos perchan a cierta altura de forma selectiva, formando un patrón que está correlacionado con el tamaño del individuo (Howden & Nealis 1978), en donde los mas pequeños permanecen en lo bajo, adaptados a la utilización de recursos como las heces de roedores, mientras los más grandes probablemente esperan a mas altura para evitar ser distraídos por fuentes muy pequeñas para ellos. Estas diferencias en la localización y aprovisionamiento de alimento los hacen más eficientes, al evitar el desperdicio de energía por el vuelo o por una mejor termorregulación al permitir el aumento de la temperatura con el sol, además de que permite dividir los recursos y evita la competencia (Gill 1991).

Los escarabajos que realizan un vuelo activo, dependiendo de su técnica o limitaciones, pueden hacer desplazamientos rápidos o lentos, por un periodo corto o largo, así por ejemplo, *Coprophanæus*, un especialista en carroña, tiene un vuelo rápido por periodos de menos de 30 minutos, posiblemente porque este tiempo es suficiente

para saber si hay disposición de un recurso poco constante (Gill 1991). El vuelo lento, por su parte, es típico de especies nocturnas y de un par de diurnas, y su razón de ser posiblemente está en que reduce los costos de energía (al moverse a una velocidad de mínimo poder) y disminuye la posibilidad de depredación de animales como los murciélagos (al disminuir el sonido producido) (Cambefort, 1991b). Estas adaptaciones en el aprovisionamiento de alimento afectan la capacidad dispersiva de las especies (Gill 1991).

El alimento que aprovechan son cadáveres o heces de mamíferos principalmente, aunque también se ha observado que pueden utilizar excremento de aves, reptiles y anfibios, e incluso detritos producidos por caracoles u hormigas, hogos, frutas podridas y materiales vegetales humificados (Cambefort, 1991, Gill, 1991, Howden & Young, 1981), lo que involucra distintas adaptaciones para el aprovechamiento del recurso. De hecho la alimentación es una característica evolutiva, ya que al parecer los grupos ancestrales eran principalmente detritívoros de materias duras, por lo que sus mandíbulas estaban adaptadas a la masticación, mientras que los grupos más nuevos tienen un aparato bucal filtrador, que aprovecha mas la parte líquida y mas nutritiva del alimento, que además se enfoca en materias pre-procesadas (Cambefort 1991).

3.2.3. Características reproductivas y grupos funcionales

Una característica particular de los escarabajos copronecrófagos es su comportamiento reproductor, la cual puede involucrar la formación de parejas por cortos o largos periodos, un complejo proceder para la construcción de nidos en el suelo, y el cuidado parental (Huerta *et al.* 2003). Este comportamiento está asociado a la alimentación, ya que las parejas se encuentran donde estén los dispersos y efímeros recursos de los que dependen, por lo que aprovechan el alimento para la reproducción (Ocampo & Philips 2005). Al momento de encontrar alimento los dos sexos se unen (mediante el reconocimiento con señales y después de la exposición de los machos) para formar y enterrar una bola con el recurso en un nido. Ya en el nido

la hembra oviposita y en ciertos casos permanece para la protección durante el desarrollo de las crías, es decir durante la anidación (Cambefort & Hanski 1991).

El esfuerzo puesto por los dos sexos para la reproducción es variable según la especie y el sexo, ya que la hembra siempre permanece desde la formación de la bola de alimento a la oviposición, mientras que el macho puede solo aparearse e irse, puede ayudar en la formación de la bola de alimento y el nido, o permanecer hasta el desarrollo de las nuevas crías (en los casos que se dan cuidados parentales) (Cambefort & Hanski 1991).

Existen tipos de comportamiento muy particulares en la construcción de nidos en Scarabaeinae. Estos son tan marcados que dentro de la familia se hace una clasificación de grupos funcionales según el proceder de las especies en la elaboración de nidos, algo a lo que se le ha dado gran relevancia taxonómica (Halffter & Edmonds 1982). Estudios recientes, no obstante, muestran que esta similitud en el comportamiento no refleja necesariamente relaciones filogenéticas (Phillips *et al.* 2004).

Los grandes grupos funcionales se clasifican en: excavadores (endocopridos), tuneleros (paracopridos), rodadores (telecopridos) y kleptoparásitos (Huerta *et al.* 2003, Ocampo & Phillips 2005). En el primero los individuos excavan y consumen del alimento dentro de él, y allí depositan sus huevos sin construir ningún tipo de nido. Los tuneleros, por su parte, toman fragmentos del recurso y, haciendo túneles debajo o a un lado del recurso, los entierran en el suelo para construir su nido. Los rodadores (el comportamiento más reciente en términos evolutivos) tienen la particularidad de construir y rodar pequeñas bolas de alimento, transportándolas lejos del recurso para allí construir su nido. Finalmente en los escarabajos kleptoparásitos se da el robo de heces ya enterradas por un tunelero grande (Cambefort & Hanski 1991).

La anidación es una adaptación que les permite la protección de las crías de los competidores, de los depredadores, y de las condiciones climáticas desfavorables, lo

que hace más eficiente la reproducción (Cambefort & Hanski 1991). Existen variaciones en cada uno de los 4 comportamientos, por lo que se han hecho toda una categorización dentro de cada grupo (Halffer & Edmonds 1982). Todos los comportamientos son diferencias adaptativas que tienen consecuencias en las características reproductivas. Así, las hembras durante su vida pueden depositar de unos cuantos huevos (debido a la gran cantidad de energía que se gasta en la anidación), hasta un par de cientos (por la poca protección y mortandad de las crías cuando no se construye nido o no hay cuidado parental) (Cambefort & Hanski 1991).

3.2.4. División de recursos y la coexistencia de especies

Varios factores ayudan a la presencia e interacción de las especies de una región. Existe una diferenciación en el periodo de actividad diaria (relacionado a la termorregulación y a la depredación); cambian también las preferencias del tipo de alimento (en tamaño y tipo); el mismo tamaño de las especies establece necesidades distintas y por tanto da lugar a una división en los recursos que pueden utilizar; y finalmente, la temporalidad que se da a lo largo del año y la relación de los escarabajos a esta, origina una diferenciación en el momento del año en que las especies llevan sus etapas de vida (Hanski & Cambefort 1991). Otros factores que influyen en la coexistencia son la adaptación a cierto nicho térmico, que permite una variación en la distribución de las especies según la altitud (Verdu *et al.* 2007), y el comportamiento en la alimentación y la animación, que da la posibilidad de convivencia de distintas especies ya que crea grupos funcionales, y por consiguiente una estructuración de los ensambles por las interacciones intra e inter-específicas (Halffer & Edmonds 1982).

3.2.5. Factores que influyen la distribución de especies y la estructura y composición de los ensambles en Scarabaeinae

Se ha propuesto, y en algunos casos estudiado, que la estructura y composición de los ensambles está asociada a características del microclima, el suelo, la abundancia y diversidad de recursos (principalmente de heces de mamíferos, aunque también de

aves, reptiles, insectos, carroña, hongos frutos podridos, y otros detritos), y la estructura de la vegetación (Gill 1991, Andresen 2005). Se dice que estos factores se relacionan con los mecanismos bióticos y abióticos que determinan la presencia y abundancia de cada especie, principalmente de aquellas con rangos de tolerancia menores o más especializados, sin embargo, la influencia que estos ejercen es pobremente conocida (Nichols *et al.* 2005).

3.2.5.1. Influencia del suelo, la vegetación y la abundancia y diversidad de alimento

En relación al suelo, Sowing (1995) mostró, con tres especies de *Onthophagus* europeos, que existe una relación entre la cantidad de nidos y la tasa de sobrevivencia larvaria de cada especie con un tipo de textura y humedad específica, aspecto que relaciona con la asociación que cada taxón tiene a un hábitat determinado en la región.

Sobre la influencia de la vegetación, Estrada *et al.* (1998) descubre, en un bosque tropical lluvioso de México, una correlación entre el número de especies capturadas en cada hábitat y la diversidad horizontal y vertical de la vegetación, e incluso encuentra una relación entre el número de especies comunes, entre el bosque y los hábitats agrícolas muestreados, y la complejidad de la vegetación en estos. En un bosque tropical seco de México, Andresen (2005) observó que la composición de especies entre los tipos vegetación presentes (bosques deciduos y semideciduos) puede ser la misma, pero en términos de abundancia la estructura del gremio cambia, fenómeno que ella sugiere se debe a la presencia de suelos más suaves, profundos y húmedos, temperaturas más moderadas, niveles de insolación menores y mayor cantidad de recursos en los bosques semideciduos; características ambientales más favorables para la sobrevivencia y reproducción de las especies.

En relación a la abundancia y diversidad de recursos, los estudios realizados se han centrado en observar si existe una correlación entre la riqueza y abundancia de

mamíferos y de escarabajos coprófagos. Estrada *et al.* (1998) y Feer & Hingrat (2005), estudiando bosques tropicales lluviosos de México y la Guyana Francesa, respectivamente, encontraron una relación entre la riqueza, abundancia y tamaño de los escarabajos coprófagos y la riqueza de mamíferos no voladores; mientras que Andresen (2007) halla una relación significativa entre las abundancia de mamíferos y la riqueza y abundancia de escarabajos en bosques lluviosos de Panamá con diversos niveles de cacería.

3.2.5.2. El efecto de la perturbación y fragmentación

Múltiples estudios se han realizado sobre como la perturbación o perdida de un hábitat provocan cambios en el ensamble de escarabajos copronecrófagos. De ellos se ha visto en estudios sobre la fragmentación (Andresen 2003, Feer & Hingrat 2005), que el tamaño del área tiene una relación positiva con la riqueza, la abundancia y el tamaño de los escarabajos. Nichols *et al.* (2005) menciona que en algunos casos la uniformidad y similitud de los ensambles también está relacionada con el tamaño del parche, y que la distancia al parche más cercano afecta sólo en ciertas ocasiones a la riqueza y abundancia, sugiriendo que esta variación se debe, a que el grado de contraste ecológico de los elementos del paisaje circundantes media la características de los ensambles en los fragmentos, al permitir o evitar la dispersión de las especies entre hábitats, o incluso al soportar poblaciones viables dentro de la matriz en general, según el grado o distancia de insolación por aislamiento entre elementos.

Se ha señalado que otras clases de perturbación como el corte selectivo de madera, la agroforestería, las plantaciones forestales, los cultivos arbóreos y los cultivos anuales provocan cambios tanto en la riqueza, la abundancia, la uniformidad y la composición del ensamble (Nichols *et al.* 2005, Halffter & Arellano 2002).

Estrada *et al.* (1998) señala que, tomando en cuenta la riqueza de copronecrófagos que se encuentra en bosques, esta disminuye en un gradiente donde primero se encuentran las plantaciones mixtas de cacao y café (con sombra de

árboles nativos), seguido de los cercos vivos, los monocultivos de cítricos, y finalmente los monocultivos de pimienta. Sus resultados muestran que la composición de especies cambió marcadamente en los cercos vivos, los monocultivos de cítricos y de pimienta, mientras que las abundancias y la uniformidad no tenían un patrón, ya que fueron el número de individuos era mayores en los cercos vivo pero la uniformidad era menor, mientras en los monocultivos de cítricos y de pimienta las abundancias eras menores pero la uniformidad mayor a la de los bosques.

Por su parte, Davis & Philips (2005) encontró en un estudio realizado en Ghana, que las plantaciones de palma africana y de cacao conservan pocas y en muy baja abundancia las especies de bosques naturales. Los ensamblajes en las plantaciones de palma africana y de cacao mantienen una menor riqueza y diversidad, una significativa mayor abundancia que los bosques naturales, y son dominados por especies que se registran normalmente en las sabanas del oeste de África.

En Indonesia, Shahabuddin *et al.* (2005) encontró, en una zona de bosques montanos bajos, que tanto el número de especímenes como la riqueza disminuyen en hábitat perturbados (bosques secundarios jóvenes, cultivos de cacao con sombras, y maizales) en comparación con el bosque natural, aunque la diferencia no era significativa. La composición del ensamble en cada hábitat era también diferente a la del bosque, y existía una solapamiento entre aquella de las plantaciones de cacao y la de maizales. Se encontró también que existe una correlación entre la abundancia y la cantidad de sitios ocupados por las especies, es decir, entre mayor el número de individuos mayor la cantidad de hábitat en el que aparecía. Los autores postulan que esta correlación de la abundancia y la presencia en los sitios muestra que hay poca especialización a un ambiente concreto, y por tanto aunque cinco especies fueron encontradas en un solo tipo de hábitat, esto se debía solo a su rareza. El estudio concluía que la fauna de copronecrófagos era resistente a la perturbación antropogénica.

Nichols *et al.* (2005) hace un meta-análisis sobre el efecto de la perturbación en los ensamblajes de escarabajos copronecrófagos, donde determina que, con excepción de bosques donde se realiza una tala selectiva, todos los hábitats modificados (bosques secundarios avanzados y jóvenes, agroforestería, plantaciones forestales, cultivos anuales, pastizales y áreas deforestadas) tienen una disminución significativa en la riqueza total. Asimismo, tomando los parámetros de especies de bosque intactas, uniformidad y similitud para la comparación, determinan que existen 3 grupos de hábitats según la respuesta (o impactos) en los ensamblajes; aquellos con cobertura boscosa cerrada (bosques con corte selectivo, secundarios avanzados y jóvenes); aquellos con cobertura arbórea semiabierto (agroforestería, plantaciones forestales, cultivos anuales); y aquellos sin cobertura (áreas deforestadas). Además apunta que, en muchos estudios, los ambientes muy modificados se caracterizan por una mayor riqueza y una superabundancia de pequeñas especies típicas de hábitat con menor cobertura arbórea. Estas respuestas también se dan en otros grupos de coleópteros (Grimbacher *et al.* 2007) y artrópodos (Kattan *et al.* 2006), aunque existen cambios en las respuestas debidos a las diferencias ecológicas de los grupos.

Los cambios de la perturbación en los ensamblajes de Scarabaeinae afectan la estructuración de los gremios, lo que tiene implicaciones en las funciones ecológicas que estos cumplen (Andresen 2002, Chapman 2003). Nichols *et al.* 2005 señala, por ejemplo, que las especies pequeñas difícilmente tienen la misma capacidad de enterrar la misma cantidad de heces y de dispersar las semillas que las especies grandes.

El cambio en el uso del suelo en bosques de América que involucre la pérdida de la cobertura original provoca cambios drásticos en la fauna de escarabajos copronecrófagos. Nichols *et al.* (2005) señala que los pastizales y las zonas deforestadas tienen una riqueza 57 y 78 % menor a la de bosques respectivamente, y que solo mantenían el 22 y el 12 % de las especies encontradas en el hábitat original. Estrada *et al.* (1998), registró que los pastizales en zonas que originalmente eran bosques lluviosos mantenían solo una tercera parte de la riqueza y solo 4 especies del

bosque original. Ambos estudios mencionan que los ensamblajes estaban dominados por un par de especies, y que sus ensamblajes eran por tanto muy diferentes a los bosques lluviosos originales. La importancia de la cobertura arbórea en los bosques tropicales es tan marcada, que se ha visto que los cercos vivos (ambientes rodeados de pastos para ganado) tienen una mayor riqueza y uniformidad que el hábitat que los rodea (Estrada *et al.* 1998).

Diversos artículos sugieren que las diferencias en la respuesta a la perturbación, además de tener un origen en las características ecológicas internas de los hábitats, son influenciadas por el paisaje y la biogeografía de un área específica. Tal como se mencionó sobre la fragmentación, la influencia del paisaje se debe a que las características de los elementos circundantes (parches o matriz) deben tener una influencia en la capacidad de movilidad de las especies entre hábitats, y por consiguiente en la colonización. Shahabuddin *et al.* (2005) y Avendaño-Mendoza *et al.* (2005), por ejemplo, encontraron que los ensamblajes de maizales en proximidad a bosques secundarios, y los de zonas deforestadas dentro de una matriz de bosque primario, eran sorprendentemente resistentes a los cambios de hábitat y permanecían bastante similares a los de bosques. Por el contrario, Estrada *et al.* (1998) encontraron que los bordes de fragmentos de bosques inmersos en pastizales perdían el 57 % de las especies del interior del parche, lo que parece indicar un fuerte cambio en la composición por la influencia de la matriz del elemento.

El factor que se refiere a la biogeografía se debe a que los cambios que suceden en los ensamblajes con la perturbación dependen también de la historia evolutiva y biogeográfica de una región. Andresen (2007) encuentra, en un bosque seco del centro de México, que los bosques secundarios y el bosque original tienen una riqueza y una abundancia similar, e incluso transectos realizados en los bosques deciduos se parecen más a los bosques secundarios que entre sí. De hecho, Andresen (2007) observa que aun cuando las deforestadas son las únicas con valores significativamente menores de riqueza, todos los hábitats estudiados no son uniformes por la dominancia

de dos o tres especies. Esto contrasta con lo que sucede con las especies de los bosques lluviosos.

En un estudio anterior en la misma área, Andresen (2005) observó que la mayoría de especies estaban ausentes durante la época seca, y las pocas capturadas se dieron en los bosques semidecíduos, mientras que en la época húmeda no existió preferencia por ningún hábitat. Ambos aspectos sugieren que las especies de estos ecosistemas están menos asociadas a un hábitat determinado y son más resistentes a condiciones de mayor temperatura e intensidad lumínica, una capacidad que debieron desarrollar durante su evolución para poder colonizar un área mucho más extrema.

Por otro lado, Escobar *et al.* (2007) observó, comparando la fauna de copronecrófagos de una zona montañosa de México y otra de Colombia, que mientras en México el número de especies y de individuos era similar en pastizales (de origen natural o antrópico) y bosques, en la zona montañosa de los andes la diversidad era siempre mayor en el bosque. Los autores mencionan que la diferencia de los ensamblajes de pastizales estaba en que la zona norte de los Andes posee una fauna Neotropical empobrecida derivada de los bosques de la misma altitud, mientras en México, estos hábitats tienen una fauna propia de origen Holártico con algunas especies Afrotropicales, fenómeno que asocian a la historia biogeográfica de cada región.

3.3. Estudios en la región

Se han realizado varios estudios con Scarabaeinae en Guatemala de los cuales se pueden mencionar a Cano (1998) quien hizo una evaluación de la diversidad y la asociación entre hábitat del taxón en el área del Parque Nacional Tikal, con el fin de evaluar sus posibilidades para el monitoreo en la Reserva de Biósfera Maya. Ordóñez (1999) trabajó en la Laguna del Tigre, Petén, para determinar la composición, la

diversidad, la distribución y encontrar las preferencias de cebos de las especies dentro del área.

Bonham (2001), como parte de una evaluación rápida socio-ambiental, realiza una caracterización del área de Chinajá, y observa los cambios de la fauna de Scarabaeinae en una zona transición entre los bosques bajos y los bosques de altura de Alta Verapaz. Avendaño *et al.* (2005), por su parte, hacen una caracterización y evaluación de los ensamblajes de escarabajos copronecrófagos de bosques, guamiles y cultivos en la zona de amortiguamiento del Parque Nacional Lachua, en Alta Verapaz, y encuentran diferencias de acuerdo al paisaje en el que se encuentra el hábitat muestreado, y que por ello la práctica agrícola de cultivar en zonas rodeadas de bosque permite conservar mejor la fauna de Scarabaeinae.

Finalmente en Izabal, Cano (2006) realizó un análisis rápido de los ensamblajes de en la región de copronecrófagos como parte de una estudio base para el monitoreo de 4 áreas protegidas, donde encuentra diferencias entre sitios muestreados que al parecer se deben al grado de perturbación de las áreas, así como a diferencias altitudinales.

3.4. Características de la región de Izabal

3.4.1. Condiciones climáticas

El territorio de Izabal es influenciado por los vientos y la humedad provenientes del mar Caribe. Duro *et al.* (2002) indican que la precipitación anual está entre los 1500 mm, en la zona sur-oeste del valle del Motagua, hasta los 3500 mm, en el área costera y algunas zonas montañosas, presentando su mayor pico en agosto, y su nivel más bajo en marzo. En la mayor parte de la región existe una estacionalidad no muy marcada, ya que en la época seca (entre febrero y abril) pueden darse algunas lluvias, aunque esa variación en la precipitación hace ciertas zonas más estacionales. La temperatura anual promedio varía entre los 24° y 29° C, y la humedad se mantiene bastante alta en

todo el territorio, con un promedio anual de 80-85 % de humedad relativa, aunque disminuye en la zona cercana al departamento de Zacapa (Duro *et al.* 2002).

3.4.2. Geología y fisiografía

Dengo (1973) menciona que esta región presenta numerosas zonas de deslizamiento y corrimiento al ser un área de unión de la placa de Norte América y la del Caribe. El autor señala que las características tectónicas provocaron una orogénesis de la Sierra del Merendón por los movimientos entre las fallas del Motagua y las del Chamelecon (mas al sur) en la placa del Caribe, y de la Sierra de las Minas y Sierra Chama, por los movimientos de las fallas del Motagua y las del Polochic en la placa de Norte América. Las depresiones intermedias (grabens) son así los valles que con los cuerpos montañosos forman las tres principales cuencas de la región (Dengo 1973).

El territorio está formado por muy diversos materiales, de distinta edad y proveniencia, según su posición y origen geológico. *Grosso modo*, en las zonas montañosas de mayor altura existen rocas metamórficas superficiales del Paleozoico o Mesozoico; karst o rocas sedimentarias marinas del Cretácico en las zonas de mediana altitud; y aluviones y otros materiales de diversa índole del Terciario o Cuaternario en los valles bajos (Duro *et al.* 2002).

El terreno presenta una variación altitudinal similar en los tres cuerpos montañosos, que va desde los 0 a los 1300 msnm. La Sierra del Merendon es un bloque formada por arcos montañosos en dirección nor-este; la sección de Sierra de las Minas formado por una sola línea montañosa con varias cúspides de un poco mas de 500 m que terminan en las Montañas del Mico, formada por bloque con unas pequeñas crestas en la parte alta; y finalmente el complejo montañoso de Sierra Santa cruz, formado por un bloque sur (de un poco más de 1000 m. de altitud en sus puntos altos) y por pequeños pliegues (de menos de

500 m de altitud) separados del bloque (Dengo 1973). Este relieve origina 4 cuencas, la del Río Motagua, la de Sarstún, el complejo Cahabón-Polochic, y el lago de Izabal-Río Dulce, todas vertientes del mar Caribe.

3.4.3. Tipos de vegetación

La vegetación original predominante en la región es la selva alta perennifolia, aunque también existen grandes extensiones de bosques inundables, bosques de mangle con influencia marina (principalmente de *Rhizophora mangle*) y bosques nubosos bajos en las zonas altas. Por sus condiciones climáticas la zona presenta una zona de vida de bosque muy húmedo tropical y subtropical. Mas del 50 % de la cobertura boscosa se ha perdido, principalmente en los valles, y ha sido sustituida por cultivos anuales, plantaciones forestales, banano, palma africana, pastizales cultivados (exóticos) o naturales para ganadería, y otros. Los bosques que permanecen sufren de diversos tipos de perturbación, por lo que pueden semejar más bosques secundarios. (Duro *et al.* 2002)

3.4.4. Fauna y Flora

La región caribeña de Guatemala es área muy diversa por el conjunto de condiciones climáticas permiten el desarrollo de bosques húmedos, cálidos y con una estacionalidad moderada (Rodriguez & Asquith 2001). En relación a la fauna, se han reportado 426 especies de aves, lo que corresponde al 58% de las especies del país en tan solo el 18% de su extensión (Cerezo *et al.* 2005a y 2005b; Eiserman 2001); 49 especies de anfibios, 13 de distribución restringida a la región caribeña (Campbell 1998); 145 especies de mamíferos (de las cuales 51 están bajo alguna categoría de amenaza según la listas rojas del CONAP y la UICN), 6 restringidas a la zona mesoamericana (Valle 1998, Cerezo 2002). Entre los mamíferos existen numerosas especies de mediano a gran tamaño, tal como el mico león (*Potos flavus*), las dos especies de monos aulladores (*Alouatta pigra* y

A. palliata), el perico ligero (*Eira barbara*), el ocelote (*Leopardus pardalis*), el venado de cola blanca (*Odocoileus virginianus*), el cabrito de monte (*Mazama americana*), y dos especies de coches de monte (de collar y de labio blanco, *Dicotyles pecari* y *Tayassu tajacu* respectivamente), el jaguar (*Pantera onca*), y el danto (*Tapirus bairdii*) (Valle 1998, Villar 1992), aunque de estos últimos dos no se han tenido reportes desde hace ya un par de años.

Rodríguez *et al.* (2002) relizaron un estudio de la flora de Izabal donde caracterizan 4 asociaciones vegetales. Ellas reportan 1889 especies de plantas, pertenecientes a 158 familias, de las cuales 1280 pertenecen a bosques o pantanos, y 761 especies son propias de bosques húmedos. El estudio menciona que el área es un caso típico de regiones muy diversas del neotrópico, donde existe un gran número de familias con pocas especies y un pequeño número de familias con muchas especies. La primera de las asociaciones vegetales identificada, constiuye una rareza de las zonas montañosas ya que presentan bosques nubosos a elevaciones muy bajas (desde los 700 msnm), donde se presentan especies como *Quercus oleoides* (Fagaceae), *Persea chideana* (Lauraceae) y *Podocarpus guatemalensis* (Podocarpaceae). Este fenómeno, señalan, debe originarse por la gran cantidad de humedad y los vientos frios provenientes del Caribe.

Según Rodríguez *et al.* (2002), en zonas bajas entre los 100 a 700 msnm se presentan asociaciones de bosque tropicales de baja altura; con doseles mas altos con especies de hasta 50-60 m de alto, como, *Pouteria mammosa*, *Pouteria izabalensis*, (Sapotaceae), *Brosimum alicastrum*, *Pseudolmedia spuria*, *Ficus crassiuscula* (Moraceae), *Cederela longipes*, *Swietenia macrophylla*, (Meliaceae), *Decazyx marophyllus*, *Zanthoxylum kellermanii* (Rutaceae), *Protium copal* (Burseraceae), *Andira inermis*, *Pterocarpus hayesi*, *Vatairea lundellii* (Fabaceae), *Licania platypus* (Chrysobalanaceae), *Luehea seemanii* (Tiliaceae), *Vitex gaumeri*, *Vitex kuylenii* (Verbenaceae), *Albizia adinocephala*, *Pithecolobium arboreum*,

(Mimosaceae), *Virola guatemalensis* (Myristicaceae), y *Dialium guianense*, (Caesalpinaceae). En el segundo nivel de dosel se presentan arboles de de 25 a 30 m de alto como *Annona scleroderma*, *Desmopsis schippii* (Annonaceae), *Alibertia edulis* (Rubiaceae), *Bumelia retusa* (Sapotaceae), *Celtis schippii* (Ulmaceae), *Lonchocarpus hondurensis* (Fabaceae), *Ficus colubrinae*, *Ficus glabrata*, *Ficus glaucescens*, *Pourouma aspera* (Moraceae), *Tetragastris panamensis* (Burseraceae), *Trichillia moschata* (Meliaceae), *Nectandra glabrescens*, *Ocotea eucuneata*, (Lauraceae), *Simarouba glauca* (Simaroubiaceae), *Avicennia germinans* (Verbenaceae), *Licania sparsipilis* (Chrysobalanaceae), *Inga belizensis* (Mimosaceae), *Myristica fragans* (Myristicaceae) *Zanthoxylum microcarpum* (Rutaceae), *Coccoloba schiedianna*, (Polygonaceae), *Zuelania guidonia* (Flacourtaciae).

Debajo de los 100 msnm Rodríguez *et al.* (2002) indica que existe una asociación de bosques estacionalmente inundables que se caracterizan por tener una mayor cantidad de lianas y especies como *Philodendron popoenoi* (Araceae), *Bauhinia sericella*, *Caesalpinia bonduc* (Caesalpinaceae), *Hiraea quapara*, *Mascagnia maccinifolia*, *Stigmaphyllon ciliatum* (Malpighiaceae), *Callophyllum brasilenze* (Clusiaceae), *Lonchocarpus castilloi* (Fabaceae) *Micropholis mexicana* (Sapotaceae), *Decazyx macrophylus* (Rutaceae), *Cederela longipes* (Meliaceae), *Inga belizensis* (Mimosaceae) y *Coccoloba schiedeana* (Poligonaceae). Un último tipo de asociación vegetal encontrado es la que se encuentra en las orillas de cuerpos de agua, donde se presentan varias especies de árboles como *Ficus glaucescens* (Moraceae), *Simarouba glauca* (Simarubaceae), *Coccoloba mayana* (Polygonaceae), *Cynometra retusa* (Caesalpinaceae), *Lonchocarpus rugosus*, *Muelleria frutescens* (Fabaceae), *Enterolobium cyclocarpum* (Mimosaceae), y *Citharexylum cooperi*, (Verbenaceae).

En otras zonas bajas con mayor influencia salina existen bosques inundables pantanosos, manglares y esteros que forman otro tipo de asociaciones vegetales.

4. JUSTIFICACIONES

Los escarabajos copronecrófagos han sido propuestos y usados como indicadores biológicos de perturbación ya que responden a diversos factores como la fragmentación, el cambio de uso de suelo y otras clases de disturbio (Favila & Halffter, 1997), además de cumplir con otra serie de funciones ecológicas importantes como la dispersión de semillas (Andresen 2005b). No obstante, dentro de la vegetación original, los ensambles son muy variables en cuanto a su organización en bosques similares (Estrada *et al.* 1998, Gill, 1991) aun en lugares más o menos cercanos a una misma altitud (ver Avendaño *et al.* 2005, Cano 2006). Debido a lo anterior, y a que en la actualidad se está realizando un monitoreo con este grupo como parte del proyecto JADE, la investigación proporciona más elementos sobre las características de los ensambles, y por tanto una base para determinar qué aspectos deben tomarse en cuenta para observar cambios en el tiempo en las cuatro áreas protegidas, como los debidos a la perturbación que puedan ocurrir. La información obtenida permite tener una mejor referencia para monitorear el estado de conservación de los ecosistemas de bosques y sus componentes, y para salvaguardar la viabilidad ecológica de las áreas que donde ocurre un aprovechamiento, lo que podrá evitar problemas como el de la disminución de la regeneración de ciertos árboles con valor comercial por la falta de estos organismos dispersores.

5. OBJETIVOS

2.1. General.

2.1.1. Caracterizar los ensamblajes de escarabajos copronecrófagos en cuatro áreas protegidas del Caribe guatemalteco.

2.2. Específicos.

2.2.1. Establecer la riqueza, abundancia y la complementariedad de los ensamblajes en las áreas protegidas de Sarstún, Cerro San Gil, Sierra Santa Cruz y Sierra Caral.

2.2.2. Determinar la diversidad, equidad, y dominancia de los ensamblajes.

2.2.3. Establecer su estructura en base al grupo funcional, dieta, período de actividad y tamaño de las especies.

6. HIPÓTESIS

- Los ensambles de escarabajos copronecrófagos presentan variaciones espaciales horizontales y altitudinales en la composición
- Existen diferencias espaciales horizontales y altitudinales en la estructura funcional de los ensambles de Scarabaeinae.

7. MATERIALES Y MÉTODOS

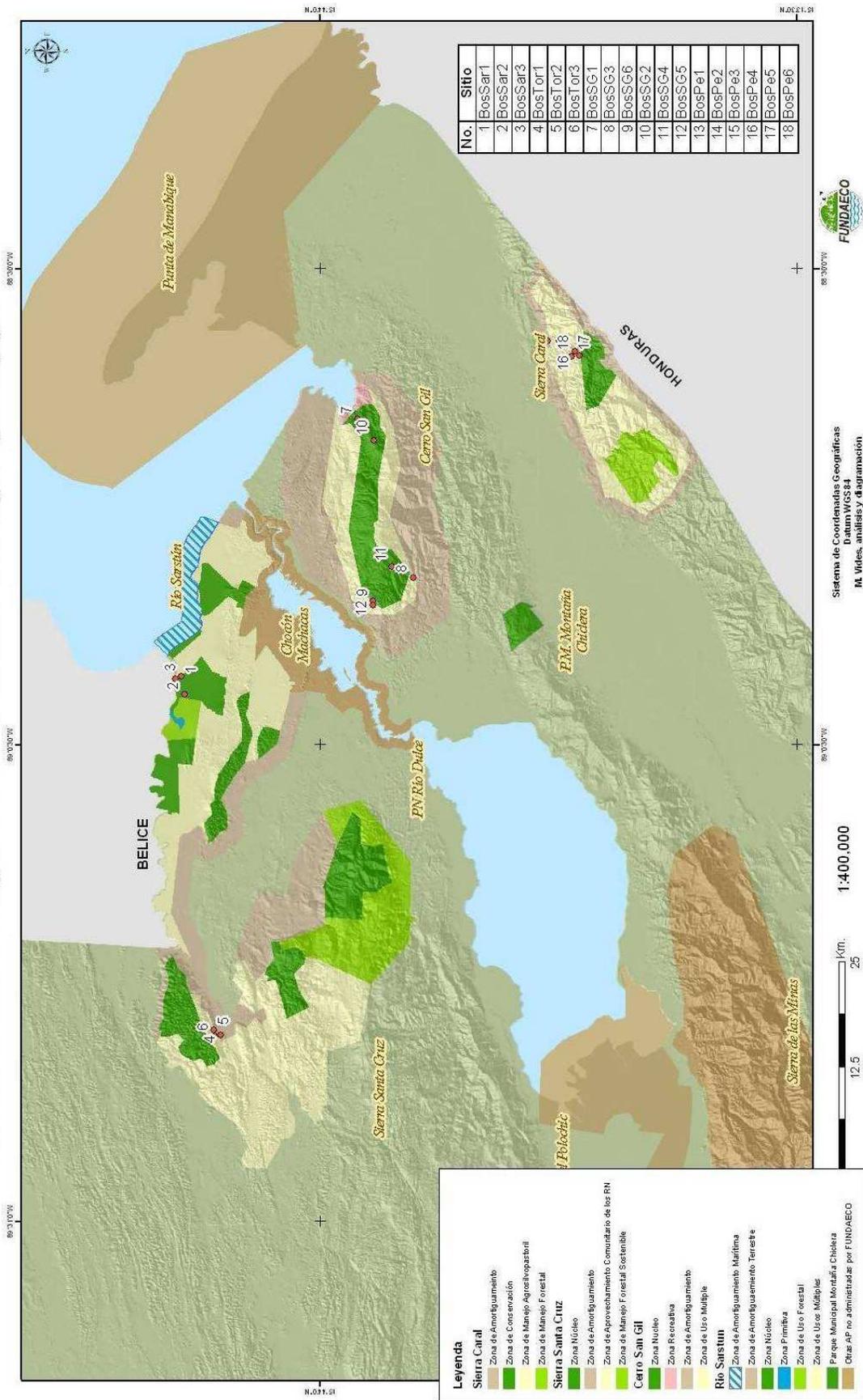
7.1. Área de estudio

La región caribeña de Guatemala comprende una de las áreas más húmedas del país y se localiza en el departamento de Izabal el cual se encuentra en las coordenadas N 15°33'09" O 89°37'45" y N 15°04'30" O 89°08'43" en su límite oeste, y N 15°53'38" O 88°55'15" y N 15°43'07" O 88°14'13" al este. La región es geológicamente importante al ser el área de deslizamiento de las placas de Norteamérica y el Caribe, lo que crea un relieve característico, en general de poca altura, cubierto de un bosque tropical húmedo de baja elevación, con precipitaciones de más de 2500 mm anuales y una temperatura media de 26° C, condiciones que sostienen una gran diversidad animal y vegetal (Rodríguez & Asquith 2001). Al ser un área costera, esta ha sido un puerto comercial y un foco industrial y agrícola desde hace mucho tiempo, aunque restringido a las zonas bajas y localizadas en polos de desarrollo a lo largo de las carreteras principales.

De las áreas donde se realizó el muestreo Leonardo *et al.* (2007) mencionan:

- La Reserva de Usos Múltiples Río Sarstún fue declarada por decreto legislativo número 12-2005. Tiene una extensión de 35,202 ha, y elevaciones desde el nivel del mar hasta aproximadamente los 400 msnm.
- La Reserva de Manantiales Cerro San Gil fue declarada en 1996, con una extensión de 47,428 hectáreas; tiene una altitud que va desde los 0 hasta 1267 msnm
- El Área de protección Sierra Caral esta en proceso de declaratoria, con una extensión de 35,888 ha, abarca rango altitudinal que va desde aproximadamente 100 a 1300 msnm.
- El Área de protección especial Sierra Santa Cruz está en proceso de declaratoria. Tiene una extensión de 3,142 hectáreas en la zona sur y 6,108 ha en la norte. Tiene elevaciones que van desde los 100 a 1019 msnm. La investigación aquí se hace específicamente en la finca registrada como Chocón Nacional, que es la zona norte de la sierra, con elevaciones entre 10 y los 400 msnm.

Monitoreo del Corredor Biológico del Caribe de Guatemala - Escarabajos Copronecrófagos



7.2. Materiales

- Lápiz
- Rapidografo indeleble
- Hojas de papel algodón 100%
- Etiquetas
- Propanol al 95%
- Bandejas
- Pinzas finas
- Pinceles finos
- Cajas petri de plástico
- Picetas
- Navaja
- Piocha
- Recipiente plástico de 1 lt.
- Pescado
- GPS
- Servilletas de papel
- Lavatrastos o lavamanos para el lavado frecuente
- Jabón o detergente
- Frascos de plástico de 50 ml
- Estéreo microscopio
- Luz de estéreo microscopio
- Guías de identificación de especies
- Alfileres entomológicos
- Hoja de registro de individuos y especies
- Cajas y gabinetes

7.3. Diseño Experimental

Cuadro 7.1. Diseño del estudio

Universo	Bosques de la Reserva de Usos Múltiples Río Sarstún (RUMRS), el Área de Protección Especial Sierra Santa Cruz (APESSC), la Reserva Protectora de Manantiales Cerro San Gil (RPMCSG) y el Área de Protección Especial Sierra Caral (APESC)
Muestra	Se establecieron tres transectos como unidades de muestreo en cada área arriba mencionada, en los cuales se colocaron 10 trampas pitfall. En Cerro San Gil y en Sierra Caral se definieron dos pisos altitudinales (menor a 700 msnm, y más de 800 msnm).
VARIABLES	Estructura y composición referidas a riqueza, abundancia total, diversidad, tamaño promedio, grupo funcional, dieta y periodo de actividad de los escarabajos copronecrófagos.
Dimensión temporal	Dos períodos de muestreo. El primero de abril a junio, y el siguiente de agosto a octubre de 2008.
Dimensión espacial	Departamento de Izabal

7.4. Métodos de recolección de datos

7.4.1. Escarabajos

En cada Área protegida y piso altitudinal (para el caso del Cerros San Gil y Sierra Caral) se realizaron tres transecto de 250 metros de longitud, y en cada uno se colocaron cinco trampas pitfall cebadas con 100 g de heces humanas y 5 cebadas con 20 gramos de pescado podrido (para un total de 10), intercaladas y separadas cada 25 metros.



Figura 7-2. Trampa pitfall. Consiste de un bote de plástico de 11 cm. alto y 10 cm. diámetro, con una tapadera con un agujero de forma triangular de 2.5 cm. de cada lado. Cada trampa es enterrada a ras del suelo, por lo que la única entrada es la abertura en la tapa.

Los 18 transectos fueron establecidos, y en cada trampa se colocó un número y el tipo de cebo usado. Las trampas se instalaron por 24 horas entre las 7:00 y 10:00 horas en cada área muestreada. Al recogerlas cada trampa fue rotulada y llevada al centro de trabajo, en donde se extrajeron los escarabajos, los cuales fueron preservados en alcohol al 95% para luego ser determinados en el laboratorio con una clave realizada por Cano (1998) para escarabajos copronecrófagos de la RBM. Ejemplares de todas las especies fueron montados, etiquetados y depositados junto con las muestras líquidas en la

colección del Museo de Historia Natural (MusHNat) de la Universidad de San Carlos de Guatemala (USAC).

7.5. Análisis de datos

7.5.1. Caracterización de los ensamblajes.

Las 4 áreas fueron descritas en función de la riqueza y abundancia de especies. Utilizando el modelo de rarefacción de Coleman (Coleman et al. 1992) se construyó para cada área una curva de acumulación de especies.

Para observar la estructura se realizaron curvas de rangos de abundancia, las cuales muestran la organización de los ensamblajes en relación a la abundancia relativa de las especies según su número de capturas transformadas a su Log_{10} , con lo que se obtiene una gráfica sobre los organismos presentes y su importancia numérica.

Se evaluó también la diversidad beta, es decir el recambio de especies entre sitios (que ecológicamente representa la respuesta de los organismos a la heterogeneidad espacial), utilizando porcentaje de complementariedad (% de especies únicas de cada sitio del total de especies comunes de cada par) (Moreno 2001).

7.5.2. Determinación de la diversidad, equidad, y dominancia de los ensamblajes

La estructura también fue evaluada con índices de diversidad, equidad y dominancia mediante el programa EstimateS 8.0 (Colwell, 2006) para luego darles un tratamiento posterior a los datos en una hoja de cálculo. El índice de Shannon-Wiener fue seleccionado debido a que integra la complejidad de los datos y porque es menos sensible a los tamaños de muestra pequeños (Krebs, 1999). Los índices de dominancia de Simpson y equidad de Shannon se utilizaron porque permiten una

mejor interpretación para determinar la heterogeneidad y equidad de los sitios, al ser complementarios al índice de Shannon-Wiener.

7.5.3. Evaluación de la riqueza, abundancia, diversidad y tamaño medio de las especies.

Para establecer si existían variaciones de la riqueza, abundancia, diversidad y tamaño medio de las especies según el tiempo y el espacio, se calcularon medias y el error estándar en dos vías. La primera uniendo datos de los tres transectos de área o piso, y calculando los valores con el momento uno y dos, es decir, un promedio de medidas repetidas. En la segunda, por su parte, uniendo los dos muestreos y computando las medias entre transectos con los totales obtenidos, es decir, un promedio de los valores de cada unidad muestral. Con los resultados anteriores se construyeron Cajas de Tukey de la riqueza, abundancia, diversidad y tamaño medio de las especies, y con éstas se observó el traslape de la variación de los datos de cada área.

7.5.4. Análisis de la organización de los ensambles según grupo funcional, dieta y período de actividad de las especies.

Para observar las particulares de los ensambles en cuanto a estas características ecológicas, se elaboraron barras de error de la abundancia promedio de cada grupo funcional (pequeños y grandes cavadores, y de pequeños y grandes rodadores), período de actividad (nocturnos o diurnos), y dieta (coprófagos, necrófagos y generalistas).

Para determinar diferencias ecológicas de los ensambles se realizaron pruebas G de independencia (McDonald 2008) del conjunto de áreas para ver si existía discrepancia en las proporciones de cada categoría mencionada en relación al sitio.

7.5.5. Análisis de correspondencia sin tendencia y variaciones en la abundancia de algunas especies en tiempo y espacio

Finalmente, para hacer una primera observación sobre la ordenación de los sitios muestreados y los posibles factores ambientales que lo originan, se efectuó un análisis de correspondencia sin tendencia (DCA por sus siglas en inglés) mediante el uso del programa PC-ORD 3.12 (McCune & Mefford 1997), ya que este ordena los sitios y especies mediante promedios recíprocos, mostrándolos en un plano con distintas dimensiones (posibles variables) que permiten distinguir gradientes y patrones (Hill y Gauch, 1980).

Debido a que se observó que la distribución de las dos especies de *Coprophanæus* presentes en la región de Izabal no parecían tener ser aleatoria, se especifican las abundancias en cada momento y piso altitudinal de muestreo. Los valores de las especies de *Coprophanæus* fueron evaluados con una prueba de Ji cuadrado para determinar una desviación de un patrón al azar en la distribución de estas según altitud y tiempo.

8. RESULTADOS

8.1.1. Caracterización de los ensamblajes

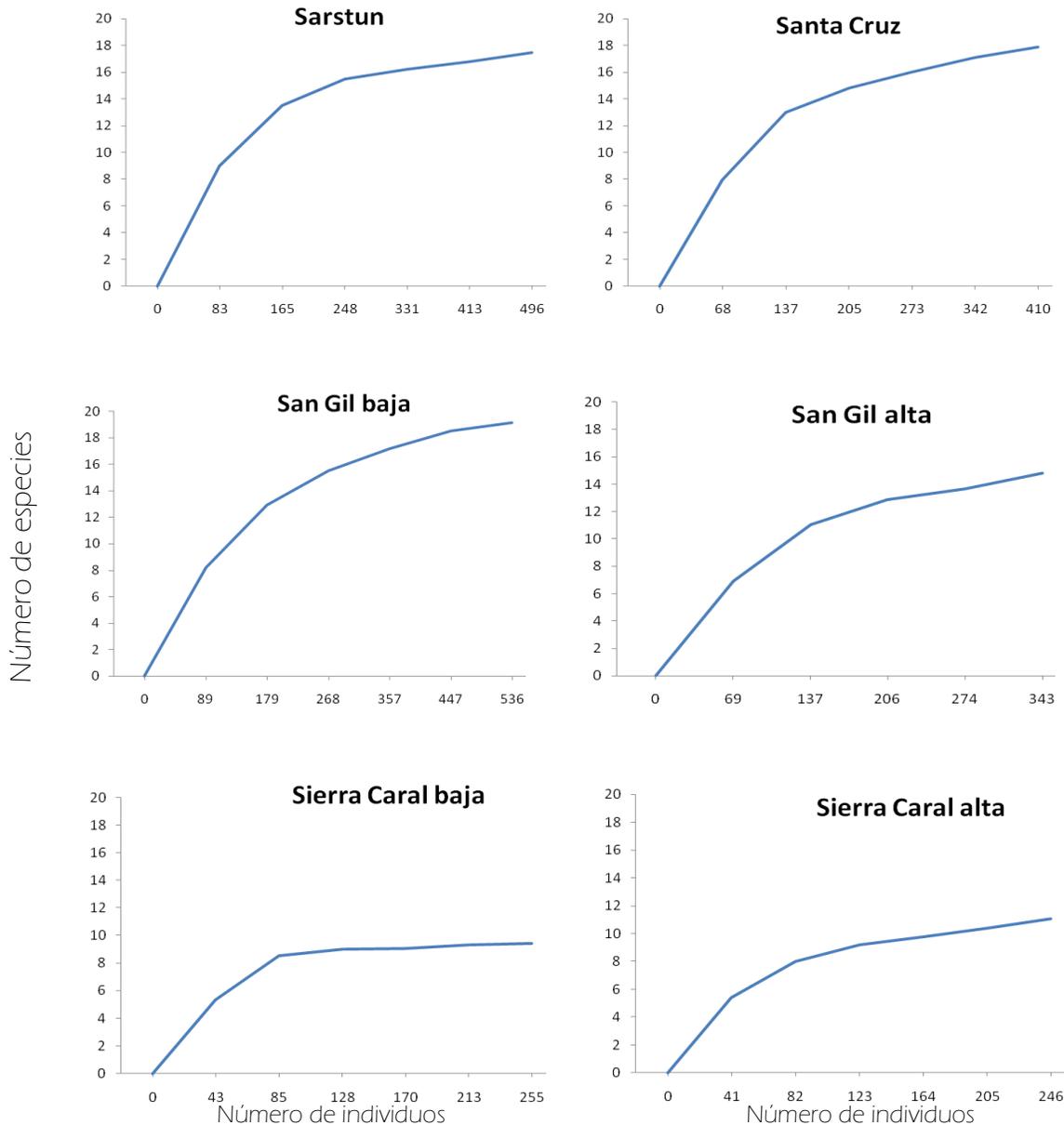
Se colectaron un total de 2288 especímenes, pertenecientes a 32 especies (Cuadro 1).

En conjunto, en el primer muestreo se obtuvieron 889 individuos de 23 especies, y 1399 de 30 especies en el segundo.

Especies	Sierra Caral Baja	Sierra Caral Alta	Sarstún	San Gil Baja	San Gil Alta	Santa Cruz
<i>Ateuchus candezei</i>	8	0	2	1	0	5
<i>Bdelyroptis bowditchi</i>	9	0	0	9	0	0
<i>Canthidium centrale</i>	0	3	0	1	0	0
<i>Canthidium sp. O</i>	0	0	0	0	0	12
<i>Canthidium sp. M</i>	0	0	0	0	0	3
<i>Canthon angustatus</i>	2	0	0	0	0	0
<i>Canthon cyanellus</i>	0	0	0	29	0	0
<i>Canthon eurycelis</i>	0	0	0	8	0	0
<i>Canthon montanus</i>	0	14	62	22	49	14
<i>Canthon morsei</i>	0	0	8	0	0	1
<i>Canthon subhyalinus</i>	0	1	1	0	0	0
<i>Copris laeviceps</i>	0	0	7	6	0	7
<i>Copris lugubris</i>	0	0	1	0	0	2
<i>Copris nubilosus</i>	0	0	0	0	2	0
<i>Coprophanæus gilli</i>	6	58	0	11	57	5
<i>Coprophanæus telamon</i>	30	13	10	72	17	26
<i>Deltochilum gibbosum</i>	0	5	26	3	0	51
<i>Deltochilum mexicanum</i>	0	0	0	0	2	0
<i>Deltochilum pseudoparile</i>	188	102	223	311	115	172
<i>Dichotomius satanas</i>	1	5	0	1	8	2
<i>Eurysternus caribæus</i>	0	0	0	0	1	1
<i>Ontherus mexicanus</i>	0	0	0	0	1	0
<i>Onthophagus batesi</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Onthophagus belorhinus</i>	6	38	80	19	66	12
<i>Onthophagus brevicornis</i>	0	0	0	0	1	0
<i>Onthophagus maya</i>	0	0	4	0	0	0
<i>Onthophagus sharpi</i>	0	0	4	1	0	0
<i>Onthophagus sp.</i>	0	0	0	0	1	0
<i>Onthophagus verde</i>	0	0	3	0	0	0
<i>Onthophagus yucatanicus</i>	0	0	0	8	0	0
<i>Phanaeus endymion</i>	5	7	28	33	23	65
<i>Uroxys micros complex</i>	0	0	38	1	0	32
Totales	255	246	498	536	343	410

Cuadro 2. Especies y número de individuos colectados en cada área y piso altitudinal.

Las curvas de acumulación de especies de las cuatro áreas (Grafica 1), basadas en el total de los transectos y momentos, muestran que todas las áreas tienen un patrón todavía en crecimiento, y solo la zona baja de Sierra Caral se acerca a la asíntota. Todas las curvas tienen su punto de inflexión alrededor de los 150 individuos, a excepción de los dos pisos de Sierra Caral, donde se da en un punto inferior a los 80 individuos.



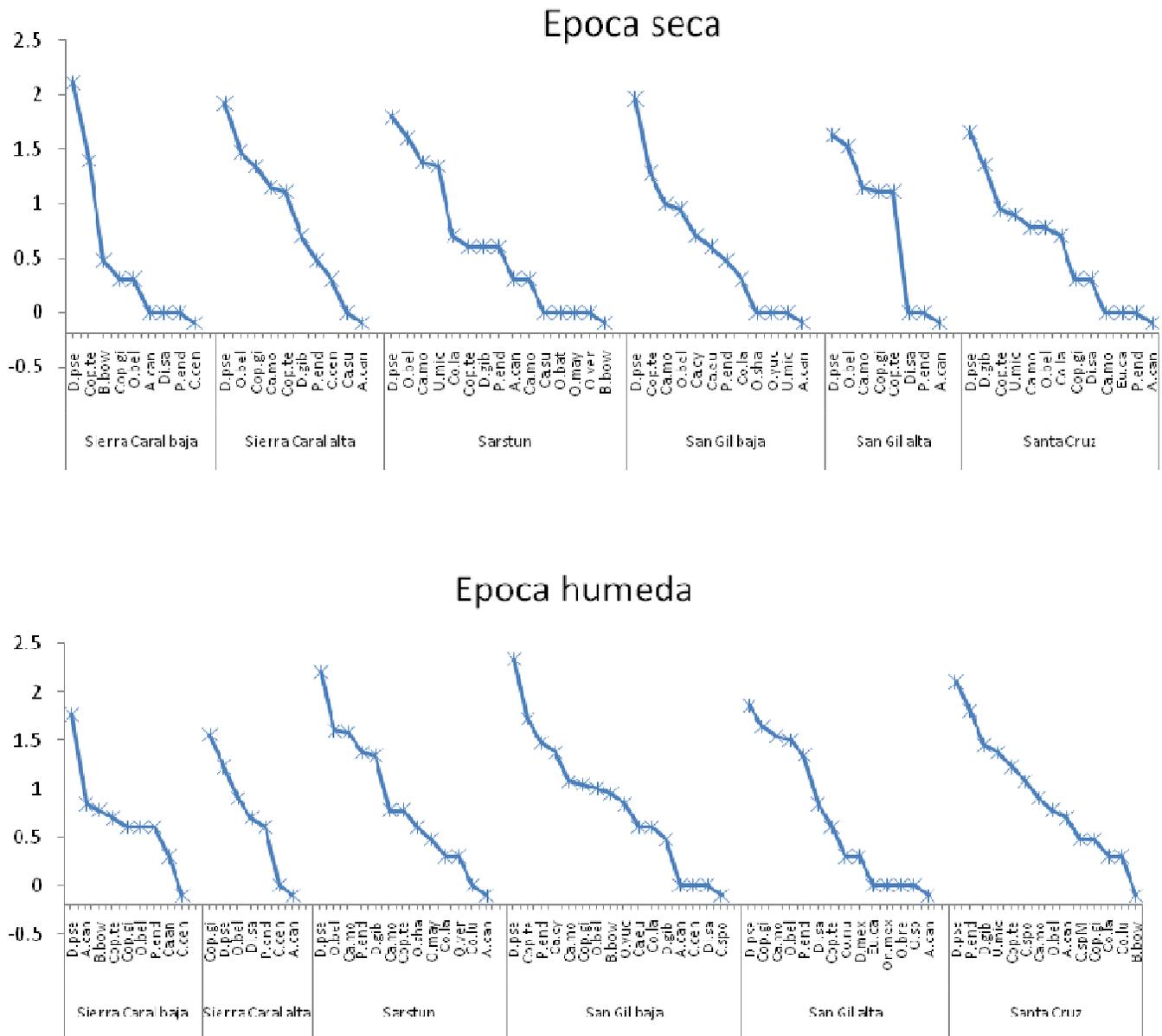
Grafica 8-1. Curvas de acumulación de especies de cada área y piso usando el modelo de rarefacción de Coleman.

El patrón de las curvas de las áreas bajas y la zona alta de Sierra Caral dan cuenta de una disminución del crecimiento de la riqueza acumulada, mientras en el piso superior de Cerro San Gil la curva sigue teniendo un aumento marcado en su última sección

Por otro lado, las curvas de rangos de abundancia (Grafica 2) muestran la dominancia de unas pocas especies (en rangos algunas veces mayores de 0.5 en escala logarítmica) en un patrón (por la forma e inclinación) similar en todas las áreas y las dos épocas.

Las discrepancias más marcadas en las curvas de rangos se dan entre áreas por los cambios en la composición entre ellas, ya que la mayoría de especies aparecen sólo en alguno de los sitios, e incluso el pequeño grupo de especies ubicuas (*Coprophanaeus telamón*, *Canthon montanus*, *Phanaeus endymion* y *Deltochilum gibbosum*) cambian en importancia de un lugar a otro, a excepción de *Deltochilum pseudoparile*. En relación a la época, la composición general de un sitio dado se mantiene (Grafica 2) y los cambios están en que existen diferencias originadas por la variación en abundancia y el recambio temporal de algunas especies. A lo interno de las áreas existen también cambios entre transectos pero estos son mucho más tenues.

Comparando las curvas de rangos de captura podemos observar que solo en la época húmeda de Sierra Santa Cruz *Deltochilum pseudoparile* no es la especie más abundante, si no *Coprophanaeus gilli*. La importancia de las demás especies cambia entre sitios y períodos de muestreo porque aumentan o disminuyen en número, lo cual denota cambios de la dominancia en el tiempo (de época seca a lluviosa) y el espacio, que tiene características particulares dependiendo del área.



Grafica 8-2. Curvas de rangos de capturas de las 4 áreas muestreadas y los 2 pisos realizados en la época seca y lluviosa. Cada punto representa el Log₁₀ de la abundancia de las especies escritas en el eje X. Para fines ilustrativos, solo se incluyen las especies presentes en cada área.

De las especies más abundantes, *Deltochilum pseudoparile*, un escarabajo rodador de mediano tamaño, nocturno y generalista en la dieta domina abrumadoramente toda la región, ya que representa el 48.56 % de las capturas. Otras ocho especies (*Coprophanaeus telamon*, *Onthophagus belorhinus*, *Canthon montanus*, *Phanaeus endymion*, *Coprophanaeus gilli*, *Deltochilum gibbosum*, *Uroxys micros* y *Canthon cyanellus*, según orden de importancia) (Cuadro 1) acumulan otro 45.15 %.

Coprophanaeus telamon, *Coprophanaeus gilli* y *Deltochilum gibbosum* son grandes cavadores crepusculares o nocturnas que se alimentan de carroña. *Phanaeus endymion* es también un gran cavador pero de hábitos diurnos y con dieta generalista. *Onthophagus belorhinus* es una especie cavadora nocturna generalista en la dieta, aunque prefiere la carroña. Finalmente *Canthon montanus* y *Canthon cyanellus*, son pequeños rodadores generalistas en el período de actividad o en la dieta. Las 23 especies restantes representan solo el 6.29% de los individuos, y solo fueron capturadas en unos cuantos sitios específicos. De *Ontherus mexicanus*, *Onthophagus batesi* y *Onthophagus brevicornis* solo se obtuvo un espécimen de cada uno en todo el estudio.

Por su parte, la complementariedad entre sitios demuestra el hecho de que la mayoría de especies aparecen solo en ciertos sitios, ya que casi todas las áreas tienen porcentajes de complementariedad altos (Cuadro 2), es decir, un gran recambio de especies. Sarstún y la parte alta de Cerro San Gil son los sitios con mayores diferencias en la composición de especies (solo 34.47% de especies en común), mientras que la parte alta y baja de Sierra Santa Cruz son las menos desiguales (78.95% de especies comunes).

Sierra Caral baja – Sierra Caral alta	Sierra Caral baja - Sarstún	Sierra Caral baja – San Gil baja	Sierra Caral baja – San Gil alta
21.05	60	35.71	45.45
Sierra Caral baja –Santa Cruz	Sierra Caral alta - Sarstún	Sierra Caral alta - San Gil baja	Sierra Caral alta - San Gil alta
40	46.15	33.33	39.13
Sierra Caral alta –Santa Cruz	Sarstún- San Gil baja	Sarstún- San Gil alta	Sarstún-Santa Cruz
34.615	39.39	65.52	31.25
San Gil baja - San Gil alta	San Gil baja –Santa Cruz	San Gil alta –Santa Cruz	
53.33	33.33	44.83	

Cuadro 8-2. Complementariedad entre sitios. Los valores se refieren al porcentaje de especies que cada par de sitios no comparten entre si, tomando de base el total de especies entre ambos.

8.1.2. Diversidad, equidad, y dominancia de los ensamblajes

Como se muestra en el cuadro 3, los índices de Shannon-Wiener son mayores de 1.5 a excepción de Sierra Caral. La equidad está en una rango de 0.3 a 0.8, y las dominancias son mayores a 0.5 a excepción de Sarstún y la parte alta de Cerro San Gil, lo que muestra la poca homogeneidad de las abundancias en todos los ensamblajes, por la dominancia de unas pocas especies. De forma general, Sarstún, la parte alta de Cerro San Gil y Santa Cruz es donde se presentan los ensamblajes con menor dominancia y mayor diversidad y equidad, mientras que la parte baja de Sierra Caral es la menos diversa y equitativa. Los bajos valores en diversidad y equidad, y la alta dominancia en Sierra Caral son producto de la menor riqueza y la diferencia en las abundancias de las especies encontradas aquí.

A) Tiempo	X +/- s	Sierra Caral Baja	Sierra Caral Alta	Sarstún	San Gil Baja	San Gil Alta	Santa Cruz
Riqueza	8 +/- 0.00	7.5 +/- 2.12	7.5 +/- 2.12	13.5 +/- 0.71	13 +/- 2.83	10 +/- 4.24	12.5 +/- 0.71
Abundancia	13.14 +/- 4.91	12.96 +/- 7.71	12.96 +/- 7.71	25.92 +/- 10.67	26.8 +/- 16.97	18.62 +/- 8.10	20.5 +/- 13.58
Shannon	1.033 +/- 0.449	1.497 +/- 0.194	1.497 +/- 0.194	1.945 +/- 0.178	1.555 +/- 0.180	1.874 +/- 0.300	2.109 +/- 0.179
Dominancia	0.964 +/- 0.247	0.774 +/- 0.539	0.774 +/- 0.539	0.394 +/- 0.027	0.609 +/- 0.220	0.345 +/- 0.097	0.582 +/- 0.279
Equidad (e ^{H/S})	0.369 +/- 0.161	0.609 +/- 0.056	0.609 +/- 0.056	0.521 +/- 0.065	0.369 +/- 0.015	0.686 +/- 0.095	0.669 +/- 0.156

Cuadro 8-3. Medias y Desviaciones estándar de las áreas y pisos muestreados según momento de muestreo. Para obtener las medias (X) y las desviaciones estándar (s) se unieron los datos de los 3 transectos de cada área según la época de muestreo, y con esto se calculó la media entre el momento 1 y 2 de colecta.

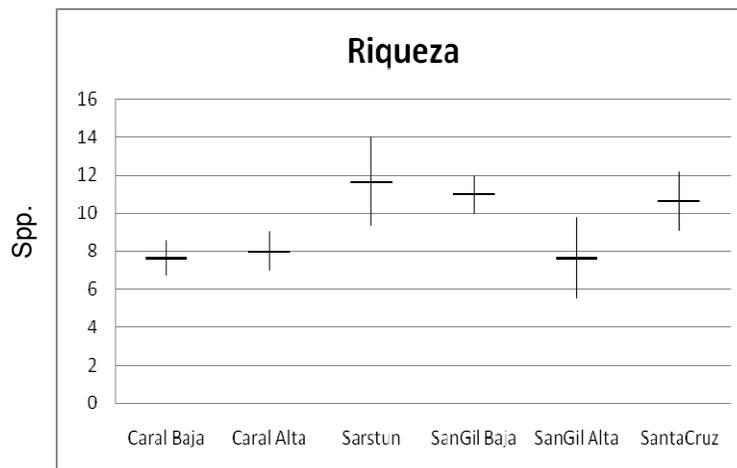
B) Espacio	X +/- s	Sierra Caral Baja	Sierra Caral Alta	Sarstún	San Gil Baja	San Gil Alta	Santa Cruz
Riqueza	7.67 +/- 1.53	8 +/- 1.00	8 +/- 1.00	11.67 +/- 2.31	11 +/- 1.00	7.67 +/- 2.08	10.67 +/- 1.53
Abundancia	8.76 +/- 2.82	8.64 +/- 3.28	8.64 +/- 3.28	17.28 +/- 4.22	17.87 +/- 1.25	12.41 +/- 9.89	13.67 +/- 2.51
Shannon	0.908 +/- 0.179	1.723 +/- 0.194	1.723 +/- 0.194	1.927 +/- 0.357	1.530 +/- 0.283	1.815 +/- 0.223	1.913 +/- 0.430
Dominancia	1.037 +/- 0.331	0.638 +/- 0.156	0.638 +/- 0.156	0.490 +/- 0.053	0.687 +/- 0.158	0.463 +/- 0.210	0.554 +/- 0.239
Equidad (e ^{H/S})	0.342 +/- 0.119	0.706 +/- 0.072	0.706 +/- 0.072	0.604 +/- 0.112	0.427 +/- 0.093	0.822 +/- 0.064	0.715 +/- 0.435

Cuadro 8-4. Medias y Desviaciones estándar de las áreas y pisos muestreados según transectos. Para el espacio, se unieron los datos de las dos épocas y con estos se calcularon los promedios y las desviaciones que se dan entre los tres transectos.

8.1.3. Evaluación de la riqueza, abundancia, diversidad y tamaño de las especies.

No se encontraron diferencias entre áreas para la riqueza abundancia y tamaño de las especies cuando se hizo el análisis de mediadas repetidas (valores calculados con los valores totales del muestreo 1 y el 2), mientras que si existían cambios cuando el contraste se realizo con los valores obtenidos de las unidad muestréales (transectos).

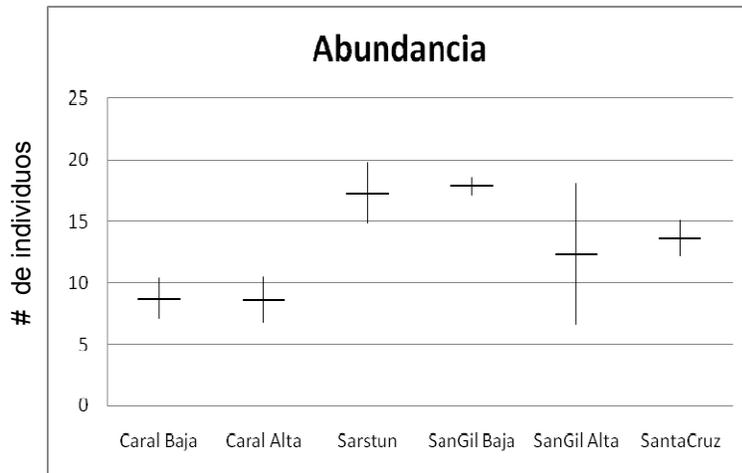
En relación a la riqueza existe diferencias entre la zona baja de Sierra Caral con la baja de Cerro San Gil, y también entre la zona alta de Sierra Caral con la baja de San Gil (Grafica 3). Los valores de error se traslapan entre los demás sitios de San Gil, Sierra Caral, Sarstún y Sierra Santa Cruz.



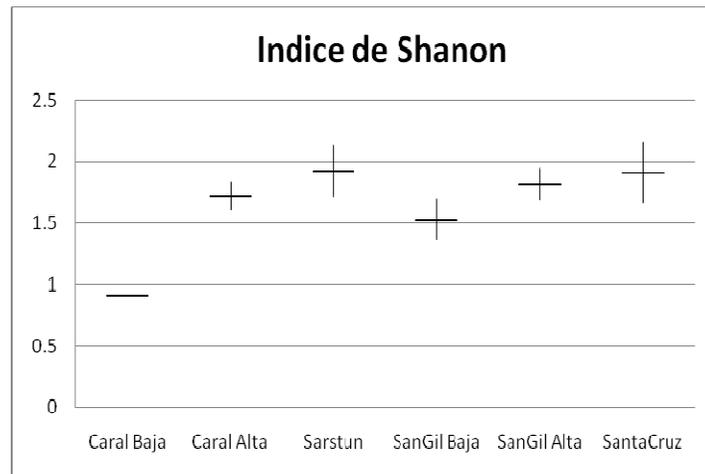
Grafica 8-3. Valores medios de riqueza y su error estándar para cada área y piso altitudinal

En la Grafica 4, se observa que las zonas más diferenciadas son los dos pisos de Sierra Caral con los dos de Cerro San Gil. Las demás áreas traslapan sus valores de error.

Con la diversidad (Grafica 5) existen diferencias entre la zona baja de Sierra Caral, y todas las demás áreas (zona alta de Sierra Caral, Sarstún, Sierra Santa Cruz, y el piso bajo y alto de Cerro San Gil). Todos los demás sitios tienen un traslape del error.



Grafica 8-4. Valores medios de abundancia y su error estándar para cada área y piso

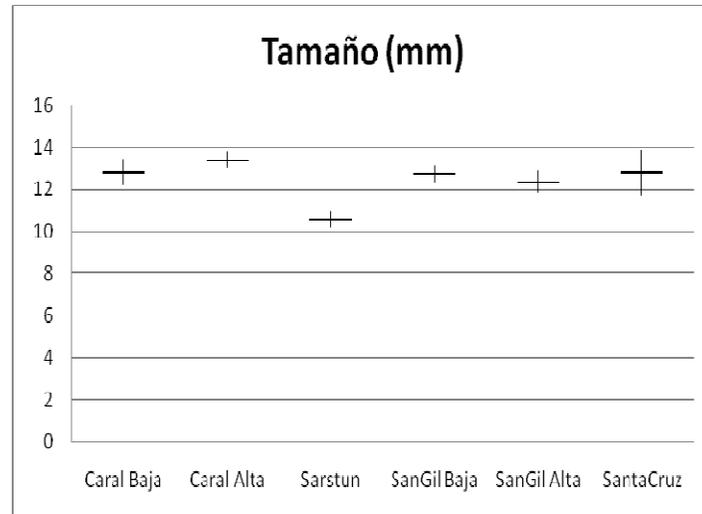


Grafica 8-5. Valores medios del índice de Shannon-Wiener y su error para cada área y piso

Las diferencias en la riqueza, abundancia y diversidad se dan entre las áreas con valores más altos y más bajos de estos factores, es decir, entre el sitio más pobre (Sierra Caral) y los más diversos (Sarstún y San Gil), a excepción de la diferencia de la diversidad entre la parte baja y alta de Caral, la cual se debe a que la zona alta aunque baja en riqueza, es más homogénea (Grafica 3, 4 y 5), y por tanto con mayor índice de diversidad.

El tamaño medio de las especies es marcadamente diferente entre Sarstún y todos los demás sitios (zona alta y baja de Sierra Caral, Sierra Santa Cruz, y el piso bajo y alto

de Cerro San Gil). Todas áreas presentan tamaños similares. Los cambios significativos se deben a que en Sarstún hay una menor presencia de especies como *Coprophanæus telamon*, y *Deltochilum gibbosum* (Cuadro 1 y Anexo 3), a la vez que son más abundantes especies como *Onthophagus belorhinus*, *Canthon montanus*, lo que lo hace que el sitio presente un tamaño medio más bajo.



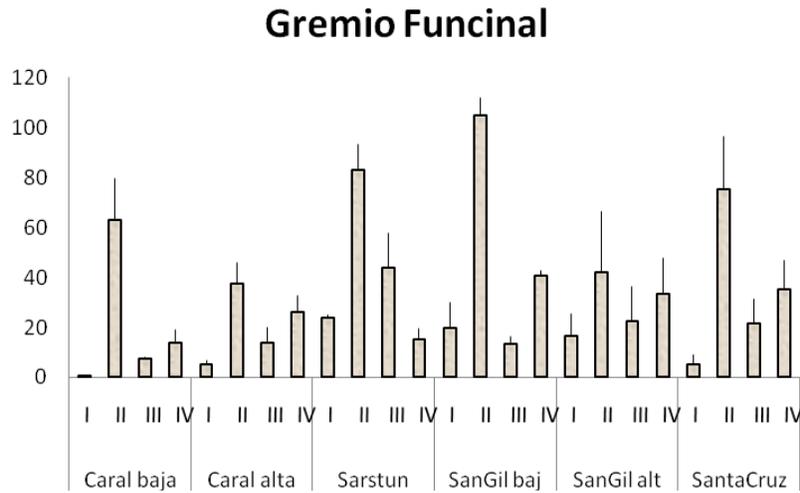
Grafica 8-6. Tamaño medio de las especies y su error para cada área y piso altitudinal

Que solo existan cambios significativos cuando se comparan los valores de riqueza, abundancia, diversidad y tamaño haciendo comparaciones según transectos, demuestra que existe una diferenciación más clara según el espacio que por el tiempo (al perder la similitudes que existen dentro de las áreas e introducir más variabilidad interna).

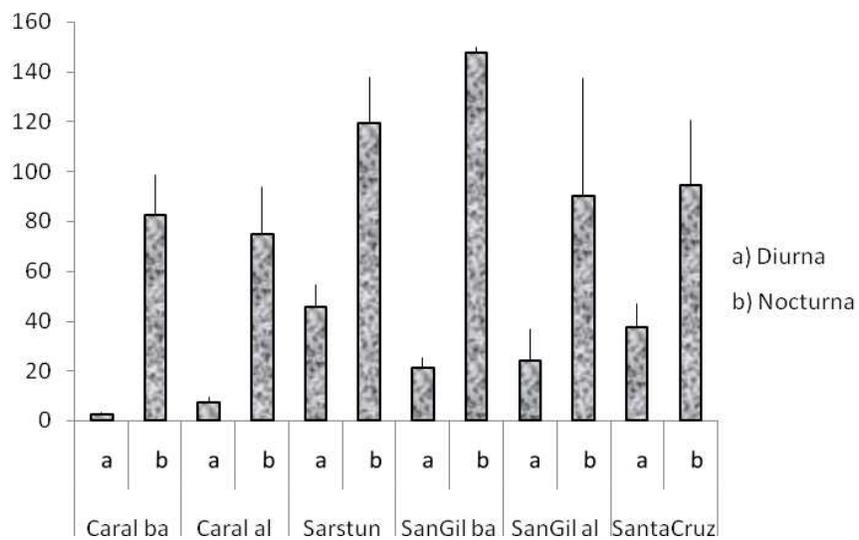
8.1.4. Análisis de la organización de los ensamblas según grupo funcional, dieta y período de actividad.

Las pruebas G de independencia mostraron diferencias significativas en las proporciones de los grupos funcionales, el período de actividad y la dieta entre áreas y pisos ($p=0.001$; $p=2.62E^{-8}$; $p=2.28E^{-7}$, respectivamente).

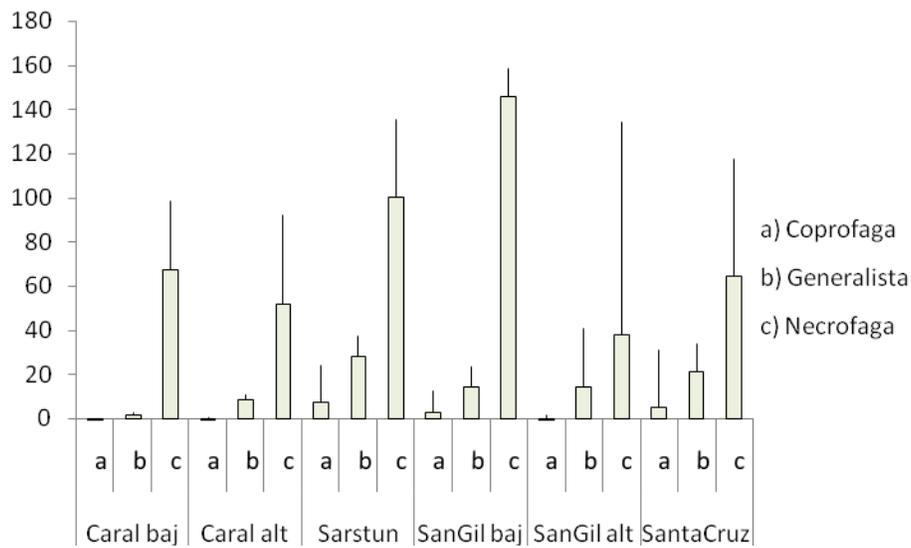
La presencia de grandes rodadores, por ejemplo, es muy fuerte en la parte baja de Sierra Caral, mientras en la parte baja de Cerro San Gil es parecido a los demás grupos funcionales (Grafica 7); otro ejemplo es el de grandes cavadores, que son significativamente menos abundantes en Sarstún o la parte baja de Sierra Caral.



Grafica 8-7. Estructura del ensamble según grupo funcional. Las barras se refieren al número de individuos y al error estandar por sitio y piso altitudinal. Se integra por pequeños rodadores (I), los grandes rodadores (II), los pequeños cavadores (III) y los grandes cavadores (IV).



Grafica 8-8. Estructura del ensamble según periodo de actividad. Las barras se refieren al número de individuos y el error estandar por sitio y piso altitudinal



Grafica 8-9. Estructura del ensamblaje según dieta. Las barras se refieren al número individuos y al error estandar por sitio y piso altitudinal.

En cuanto al período de actividad de las especies (Grafica 8), se observó que en la parte baja de Sierra Caral las especies diurnas son raras, y poco abundantes en la zona alta de Caral y baja de San Gil; mientras tanto en la parte alta de San Gil, Sarstún y Santa Cruz las especies diurnas son bastante abundantes (representando más del 20 % de los individuos colectados). Finalmente en relación a la dieta (Grafica 9), en ambos pisos de Sierra Caral y en la zona alta de Cerro San Gil se colectaron muy pocas especies coprófagas, mientras que en el resto de las áreas se capturaron en mayor número. Por su parte las especies necrófagas fueron colectadas en mayor número únicamente en Sarstún.

8.1.5. Análisis de correspondencia sin tendencia y variaciones en la abundancia de algunas especies en tiempo y espacio

Finalmente en el DCA de todos los transectos (áreas, pisos y momentos de muestreo) de la figura 12, el Eje 1 de la ordenación se puede correlacionar con la altitud, ya que separa los puntos según los pisos. Todos los círculos del lado derecho de la línea

integran el conjunto de transectos del piso superior de Sierra Caral y de Cerro San Gil, y todos los del la izquierda las áreas bajas.

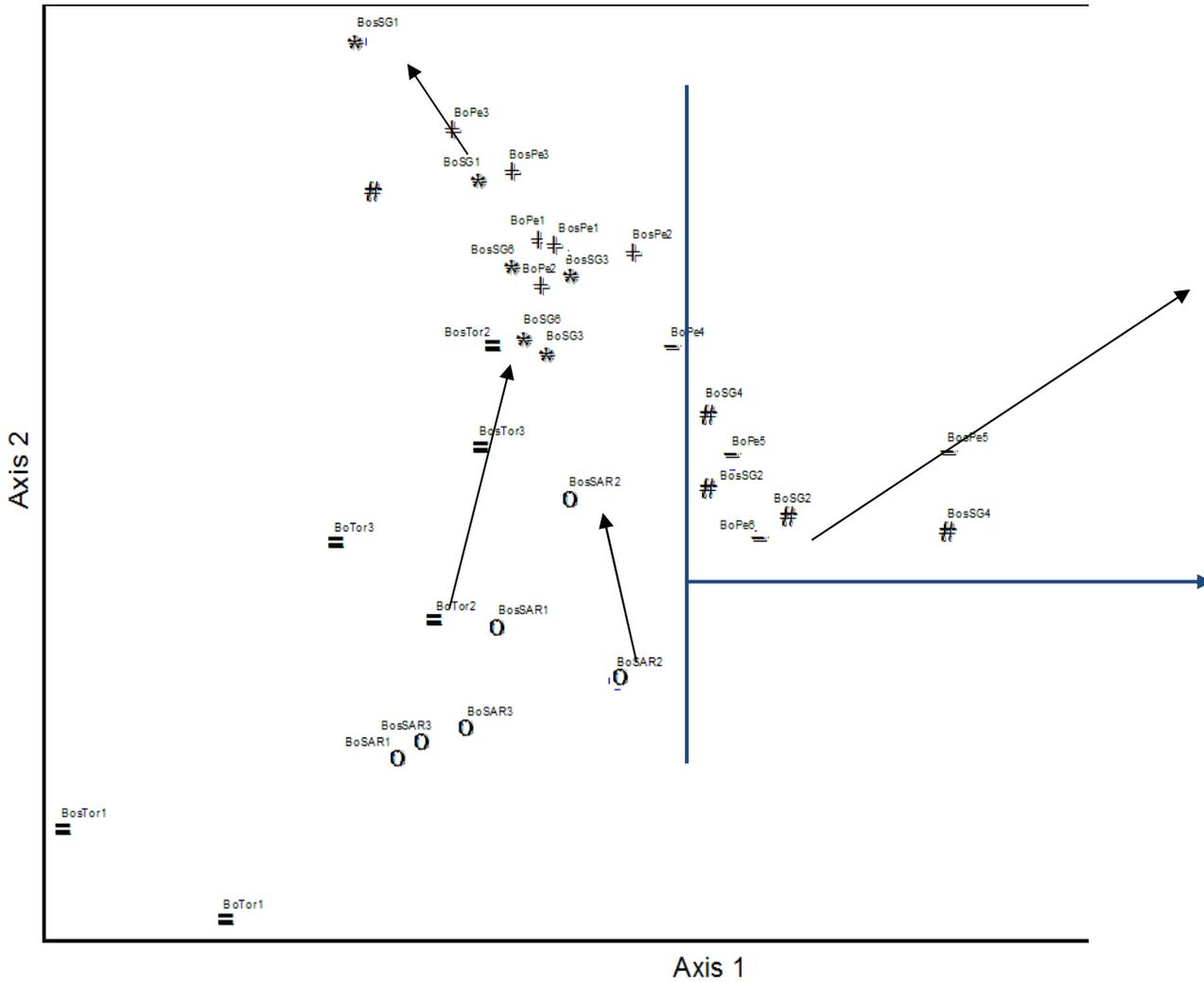


Figura 8-1. Análisis de Ordenación sin Tendencias (DCA) con conjunto completo de transectos de las cuatro áreas, pisos y periodos de muestreo. Los asteriscos (*) se refieren a los transectos de los dos periodos de muestreo de la zona baja de Cerro San Gil; el símbolo de numeral (#) son el piso alto de Cerro San Gil; el signo igual (=) son de Sierra Santa Cruz; el círculo (O) de Sarstún; el signo más (+) de la parte baja de Sierra Caral; y el guion lo de la parte alta de Caral. Las iniciales “Bo” hacen referencia al primer muestreo y “Bos” al segundo.

El Eje 2 por su parte, no parece tener una relación con factor específico, pero si muestra una cierta influencia del momento de muestreo, ya que como señalan las flechas delgadas (Grafica 3) todos los transectos de la primera colecta están por debajo de su respectivo de la segunda. El análisis de ordenación muestra también que hay una cercanía en los transectos de una misma área (puntos con un mismo símbolo).

En relación a esta variación altitudinal y temporal ocurre un caso especial con las especies *Coprophanaeus* de la zona. Tal como se observa en el cuadro 5, existe una diferenciación en la distribución altitudinal, la cual es estadísticamente significativa en los dos momentos de muestreo ($p=6.06E^{-5}$ en la seca y $p=1.70E^{-19}$ en la húmeda). Además hay una variación marcada de la abundancia de cada especie de la primera a la segunda colecta, que en el caso de *Coprophanaeus telamon* es significativa ($p=0.00001$).

Este cambio temporal también se expresa por la variación de la riqueza de especies del primer al segundo muestreo (de 23 a 30), como por ejemplo pasa en el piso superior con la aparición de *Copris nubilosus*, *Deltochilum mexicanum* y *Onthophagos brevicornis* hasta en la segunda colecta.

Muestreo	Piso altitudinal	<i>Coprophanaeus gilli</i>	<i>Coprophanaeus telamon</i>
1er	Zona baja	2	44
	Zona alta	35	26
2do	Zona baja	15	58
	Zona alta	80	4

Cuadro 8-4. Abundancias de especies de *Coprophanaeus* de la zona por momento de colecta y piso altitudinal.

9. DISCUSIÓN

9.1.1. Caracterización de los ensambles.

Según las curvas de acumulación de especies el muestreo no fue exhaustivo. Tomando en cuenta los reportes realizados para la zona, que señalan que hasta el momento existe un registro de 48 especies (número que está en los niveles de otros bosque tropicales; ver Escobar *et al.* 2007, Andresen 2002), el valor de la riqueza encontrada durante el estudio significaría un 67% de la total, un valor bajo, aunque hay que señalar que la investigación añadió el registro de 6 especies (*Canthon angustatus*, *Canthon subhyalinus*, *Copris nubilosus*, *Coprophanæus gilli*, *Ontherus mexicanus* y *Onthophagus brevicornis*).

Tomando en cuenta las curvas de rangos de abundancia y al observar otros estudios sobre escarabajos copronecrófagos (Andresen, 2002; Estrada *et al.*, 1998; Davis & Philips, 2005; Shahabuddin, *et al.* 2005), los ensambles con dominancia son una característica común en los trópicos, de tal manera que en general un grupo de especies son muy abundantes y ampliamente distribuidas, mientras una buena parte son poco abundantes e incluso raras. Las razones que se dirimen para explicar este fenómeno son que la especificidad hacia cierto recurso, hábitat o microclima (Larsen *et al.* 2006; Sowing 1995) y las tasas de reproducción (Cambefort & Hanski 1991) hacen que las especies sean menos comunes. Estas mismas razones, es decir los cambios en los hábitats y la historia natural de las especies, serían el origen de la variación en la composición, expresada en el gran recambio de especies entre transectos de las 4 áreas y pisos (Cuadro 2), tal como se menciona para bosques de México (Estrada & Coates-Estrada 2002; Estrada *et al.*, 1998). La época del muestreo no cambia tan marcadamente el ensamble en una localidad determinada, lo que parece señalar que la estacionalidad cambia levemente las características del microhabitat, causando la aparición o desaparición temporal de un pequeño grupo de especies (Grafica 2).

Las especies más abundantes en el estudio (*Deltochilum pseudoparile*, *Onthophagus belorhinus* o *Deltochilum gibbosum*) tienen en general una distribución restringida a la región Mesoamericana y 2 a casi todo el Neotrópico (Cano 1998, Avendaño-Mendoza *et al* 2005; Estrada *et al*, 1993; Howden H & Young O. 1981), y al parecer su desarrollo ha hecho que dominen en ciertas áreas de Centroamérica.

Un aspecto interesante a estudiar es el origen de los cambios en la dominancia, que permitan explicar porque especies como *Deltochilum pseudoparile* sean abrumadoramente dominantes en Izabal, pero no lo sean tanto en bosques tropicales de los Tuxtlas (Estrada *et al*, 1998), y menos aun en lugares más cercanos como Lachuá (Avendaño-Mendoza *et al*. 2005).

De las especies colectadas, una gran parte de ellas (*Canthon morsei* y *Onthophagus maya* por ejemplo) son propias de bosques primarios o secundarios, y solo unas pocas (*Coprophanaeus telamon* y *Canthon cyanellus*) aparecen en zonas más abiertas, ya que pueden habitar en bosques secos (Padilla & Halffter 2007). Hanski & Cambefort (1991b) mencionan que los escarabajos copronecrófagos del Neotrópico han evolucionado en un continente boscoso, por lo que están asociados a esos hábitats con cobertura arbórea, más que áreas abiertas como pasa con las especies de África, que se han desarrollado mucho en sabanas.

9.1.2. Evaluación de la riqueza, abundancia, diversidad y tamaño medio de las especies.

Sarstún, Cerro San Gil, y Sierra Santa Cruz muestran niveles similares de riqueza, abundancia y diversidad, mientras Sierra Caral presenta diferencias claras con respecto a los primeros. El fenómeno podría deberse a que el bosque remanente de Sierra Caral está altamente fragmentado, en un paisaje conformado por parches de bosque, que si bien son numerosos, están rodeados de pastizales, cultivos sin cobertura arbórea y guamiles jóvenes.

Se ha observado que la fragmentación provoca que los pequeños remanentes boscosos mantengan una menor variedad de especies de escarabajos (Andresen 2003; Feer & Hingrat 2005). Ya que este fenómeno es resultado de la menor capacidad de sostener mucha de la fauna de mamíferos y de otros grupos de la que dependen las poblaciones de escarabajos (Fahrig 1997), así como de las condiciones ecológicas más extremas, el empobrecimiento en Sierra Caral indica un deterioro de la integridad del área. Esto es preocupante porque hay una tendencia de los fragmentos a continuar estrechándose, lo que podría provocar que los parches remanentes se encuentren aislados y sean menores a 10 ha, o a la transformación total de los bosques a un conjunto de potreros y zonas agrícolas. El área puede aún recuperar la integridad del ensamble de copronecrófagos, ya que todavía existen áreas forestales de buen tamaño, y un buen conjunto de las especies de bosques de la zona, algunas de las cuales son importantes por sus asociaciones ecológicas (como *Canthon subhyalinus* y *Canthon angustatus*).

Observando las características de Sierra Caral, existen diferencias en la diversidad entre su parte alta y baja, encontrándose mayor homogeneidad en las abundancias en el piso superior, probablemente porque las características de los bosques submontanos hace que la estructuración de las especies sea distinta a la de los bosques bajos.

Los índices de dominancia y equidad (cuadro) reiteran el hecho de que en los trópicos los ensambles tienden a estar marcadamente dominados por unas pocas especies.

En relación al estado de conservación se pueden anotar que Cerro San Gil, Sierra Santa Cruz y Sarstún tienen una alta diversidad (Cuadro 3) y especies restringidas a ciertos hábitats específicos como *Onthophagus sharpi* y *Onthophagus yucatanicus*.

En algunos transectos hay indicios de perturbación, por la presencia de especies como *Copris lugubris* en Sierra Santa Cruz, la cual es característica de áreas abiertas y

que en la zona aparece en potreros y maizales. Igual sucede con *Canthon cyanellus* en el bosque de Las Escobas, que es una especie versátil que incluso habita en bosques secos (Hernández 2003), pero que en la zona se presentan en ambientes intervenidos. Ambos transectos tienen un contexto o manejo (por su cercanía a áreas abiertas, la apertura de espacios sin bosque, etc.) que debe dar lugar a la presencia de estas especies.

Un fenómeno particular sucede en Cerro San Gil, donde a pesar del esfuerzo empleado y según el registro que se hace desde hace tres años, no se han capturado especies asociadas a monos (por ejemplo *Canthon subhyalinus*) (Estrada 1993), tal como si aparecen en Sarstún y Sierra Caral donde todavía existe este tipo de mastofauna. La no aparición de estas especies puede indicar que los organismos más especializados están sufriendo por la pérdida de los recursos a los que se asocian, lo que traerá consecuencias ecológicas secundarias, en este caso, con la dispersión y germinación de las especies de árboles que son consumidas primeramente por los monos y que posteriormente son enterradas por los escarabajos.

9.1.3. Organización de los ensambles según grupo funcional, dieta y período de actividad y tamaño de las especies.

El fenómeno que sucede con los grupos funcionales, la preferencia en la dieta, el período de actividad y el tamaño de las especies señala cambios espaciales en la estructuración de los ensambles, ya que como se dijo, existen diferencias significativas cuando se comparan las proporciones de los mismos entre ensambles de cada área. Estos cambios también nos sugieren la influencia de otro factor, el de las relaciones interespecíficas, que de hecho ha sido señalado como un factor importante para la dominancia y organización general del grupo de especies presentes en una zona determinada (Horgan & Fuentes 2005; Hutton & Giller 2004)

Hay que tomar en cuenta, no obstante, que *Deltochilum pseudoparile* influyó marcadamente en las proporciones de los grupos funcionales, la preferencia en la dieta,

y el período de actividad, por lo que sus hábitos determinaron la importancia de los generalistas, nocturnos y grandes rodadores.

El origen y las implicaciones ecológicas que involucran las características de cada área en relación a estos factores son importantes a investigar. La ausencia de especies con mayor preferencia coprófaga en Sierra Caral podría implicar una poca disponibilidad de este recurso a consecuencia de baja abundancia de mastofauna. La mayor abundancia de especies diurnas en Sarstún y Sierra Santa Cruz puede originarse por la menor presión de depredación o por condiciones ambientales que evitan la desecación y la insolación. Estas preguntas deberán responderse posteriormente.

9.1.4. Análisis de correspondencia sin tendencia y variaciones en la abundancia de algunas especies en tiempo y espacio

En las áreas estudiadas hay rasgos del análisis de ordenación que son importantes de analizar. En este sentido en el DCA podemos ver que existen distancias marcadas entre los transectos "1" y "2" de Sierra Santa Cruz (distancia de 1.54 del eigenvalue para el eje 1 y de 2.03 en el eje 2), que se encuentran a 620 metros de distancia, mientras que los transectos de la parte baja de Cerro San Gil son muy similares (rango de distancia entre 0 a 1 del eigenvalue para el eje 1 y 2), pese a que la separación entre ellos está entre 5 y 25 km en línea recta. Los contrastes probablemente se deben a los cambios en las características del hábitat, ya que en Sierra Santa Cruz se observan variaciones de la vegetación entre transectos (en relación al tamaño de los árboles, las características del sotobosque y el tipo de vegetación), mientras en Cerro San Gil esta parece ser más homogénea. Estrada *et al.* (1998) encontró que la vegetación influye en la composición y estructura de los ensamblajes.

Lo que puede anotarse sobre cambios que ocurren con la distribución de algunas especies, es la variación en la presencia y abundancia entre transectos y áreas de las especies dominantes que en algunos casos parecen indicar cierta división del espacio y

los recursos. De tal forma que, por ejemplo, donde hay una fuerte presencia de *Coprophanæus telamon*, *Deltochilum gibbosum* aparece en abundancia muy bajas o no aparece (prueba de Ji^2 df 16 $p < 0.05$).

La mayoría de especies en la región se distribuyen a lo largo de la zona mesoamericana (desde México hasta Panamá o Colombia), por lo que el conjunto de especies es común en toda Izabal. Las variaciones pueden deberse más bien a que las especies raras aparecen únicamente bajo ciertas condiciones de humedad y tipo de vegetación.

El fenómeno más claro que se observa en el DCA es la separación de los sitios según la altitud, y es que entre pisos existe una variación de los ensamble, ya que existe un conjunto de especies propios para cada piso. *Copris nubicolosus*, *Deltochilum mexicanum* y *Onthophagos breviconus*, *Coprophanæus gilli*, *Dichotomius satanas* y en menor grado *Canthon montanus* están presentes en el piso superior, mientras que *Ateuchus candezei*, *Bdelyopsis bowditchi*, *Onthophagus maya* y otros se presentan solo en zonas bajas.

Las variaciones altitudinales según Verdú *et al.* (2007), se deben a que cada especie tiene un nicho termal óptimo y un rango altitudinal de sobrevivencia, y que esto interviene en las relaciones interespecíficas y la distribución espacial, por lo que es de esperar que, al tomar en cuenta la abundancia de cada especie, se observe diferencias entre sitios a distinta altitud. En este sentido un caso observado es la diferenciación en la distribución de *Coprophanæus telamon* y *C. gilli* ya que en los sitios de baja altura solo aparece la primera, y mientras se sube, la segunda va tomando más importancia hasta que la primera es poco común (Cuadro 4). Este par de especies no solo se dividen el espacio según la altitud, sino además cambian su abundancia y su distribución en el tiempo, de tal forma que en la época húmeda *Coprophanæus gilli* se hace más común en la parte alta y aparece en las partes bajas, mientras que *Coprophanæus telamon* disminuye en abundancia en la parte alta (Anexo 1 y 2), fenómeno que pareciera ser un

ciclo de expansión y retracción en la distribución debido a la competencia interespecifica por la similitud en los hábitos de las dos especies (Anexo 3).

Existe un cambio en la riqueza y abundancia, e incluso un recambio de especies entre momentos de muestreo debido a la época. En los muestreos de la segunda colecta, que corresponde a la época lluviosa, aparecen 9 especies, algunas en la parte baja (por ejemplo las dos especies de *Canthidium sp* y *Canthon angustatus*) y otras en las zonas altas (como *Copris nubilosus*, *Deltochilum mexicanum* y *Onthophagos breviconus*). Esta aparición puede tener cuatro orígenes. La primera debido a que la poca abundancia y por tanto a la baja probabilidad de captura no permitió la colecta de los mismos; una segunda, que se referiría a la latencia de las mismas por encontrarse en estado larvario a la espera de la emersión; una tercera, que se refiere a la combinación de las dos primeras; y la cuarta que es un resultado por azar en las capturas. Esto será un punto interesante a investigar posteriormente.

Gill (1991) menciona que los bosques tropicales tienen una estacionalidad, originada por los cambios de la producción primaria. Andresen (2005), en un bosque seco del centro de México, asocia estos cambios a los ciclos fenológicos de la vegetación que crean condiciones determinadas en la época seca, y en el inicio y mitad de la época de lluvias. Esto mismo parece suceder en Izabal, aunque el proceso es mucho más moderado que la variación que ocurre en un bosque seco.

Tal como se anotó sobre las especies de *Coprophanaeus*, existe un interesante fenómeno conjunto de la altitud y la variación anual de la humedad, ya que *Dichotomius satanas* y *Coprophanaeus gilli*, aparecen más abundantemente en la estación lluviosa, y en determinados casos aparecen en la zona media (Anexo 1 y 2), al parecer como un ciclo de expansión y retracción probablemente por las mejores condiciones o más recursos en determinado momento del año. *Copris nubilosus*, *Deltochilum mexicanum* y *Onthophagos breviconus* son otro caso, ya que éstas únicamente aparecieron cuando la humedad es alta.

Los cambios de distribución de especies según la altitud y fenómenos como los que suceden entre *Coprophanaeus telamon* y *C. gilli*, serán de utilidad para observar si hay desplazamientos en la distribución asociada a cambios climáticos de la región.

9.1.5. Diferenciación horizontal y altitudinal de los ensambles y la verificación de hipótesis.

En relación a la variación de la composición y estructura en el plano horizontal podemos mencionar dos cosas. Una es que existen diferencias en la composición horizontal de las áreas que se expresan por los altos niveles de recambio de especies (la mayoría de especies aparecen sólo en alguno de los sitios) y por la ordenación de los sitios en el DCA. En segundo lugar que la variación en la dominancia de especies y de las proporciones de cada grupo funcional, la dieta, el periodo de actividad y el tamaño de los individuos entre áreas demuestran que existen cambios en la estructura de los ensambles en el plano horizontal.

Si nos referimos a la variación altitudinal de la composición y de la estructura, el cambio más claro se da por la predominancia de especies como *Coprophanaeus gilli*, *Copris nubilosus*, *Deltochilum mexicanum* *Onthophagos breviconus* y *Ontherus mexicanus* en el piso superior, o de *Ateuchus candezei*, *Copris laeviceps*, *Bdelyopsis bowditchi*, y *Onthophagus maya* en las zonas bajas, y la división de los transectos que ocurre en el análisis de correspondencia restringido, corrobora la separación que existe en la composición y estructura según la altitud.

Existen ciertas diferencias en la dominancia entre pisos que muestran cambios en la estructura de los ensambles entre pisos, no obstante no se encontró un patrón que asociara la variación de los grupos funcionales, dieta, período de actividad y tamaño de especies a la altitud.

10. CONCLUSIONES

- 10.1. Se colectaron un total de 32 especies y 2288 especímenes, lo que representa el 67% de la total de especies reportadas para la región.
- 10.2. El estudio añade el registro para Izabal de *Canthon angustatus*, *Canthon subhyalinus*, *Copris nubilosus*, *Coprophanaeus gilli*, *Ontherus mexicanus* y *Onthophagus breviconus*.
- 10.3. Los ensamblas de la región de Izabal muestran un patrón muy marcado de dominancia, donde *Deltochilum pseudoparile*, *Coprophanaeus telamon*, *Onthophagus belorhinus*, *Canthon montanus*, *Phanaeus endymion*, *Coprophanaeus gilli*, *Deltochilum gibbosum*, y *Uroxys micros* son las especies más comunes y ubicuas.
- 10.4. Existen diferencias en la composición horizontal de las áreas que se expresan por los altos niveles de recambio de especies y la ordenación de los sitios en el DCA.
- 10.5. La variación en la dominancia de especies y las proporciones de los grupos funcionales, la dieta, el periodo de actividad y el tamaño de los individuos entre áreas demuestran cambios en la estructura de los ensamblas en el plano horizontal.
- 10.6. La división de las áreas en el análisis de ordenación demuestran cambios en la composición de los ensamblas según la altitud, que separa los bosques de baja altura (a menos de 700 msnm) de los bosques submontanos (a más de 800 msnm)
- 10.7. Los ensamblas de los bosques submontanos se caracterizan por las especies *Coprophanaeus gilli*, *Copris nubilosus*, *Deltochilum mexicanum* *Onthophagos breviconus* y *Ontherus mexicanus*, mientras los bosques de baja altura por *Ateuchus candezei*, *Copris laeviceps*, *Bdelyroptis bowditchi*, y *Onthophagus maya*.
- 10.8. Dentro de las variables estudiadas, la dominancia fue el único factor que mostró variación en relación a la altitud.

- 10.9. En relación a la complementariedad, Sarstún y la parte alta de Cerro San Gil son los sitios con mayores diferencias en la composición (34.47% de especies comunes), mientras que la partes alta y baja de Sierra Santa Cruz son las menos desiguales (78.95% de especies comunes).
- 10.10. Sobre la diversidad, Sarstún, la parte alta de Cerro San Gil y Santa Cruz son las áreas con ensamblajes de menor dominancia y mayor diversidad y equidad, mientras que la parte baja de Sierra Caral es la menos diversa y equitativa.
- 10.11. Las diferencias en la riqueza, abundancia y diversidad se presentan entre el sitio más pobre, Sierra Caral, y los más diversos, Sarstún y San Gil.
- 10.12. Los bajos valores de riqueza, abundancia y diversidad de Sierra Caral se deben probablemente al fuerte deterioro que ha sufrido el bosque remanente, por fenómenos como la fragmentación.
- 10.13. Hay indicios de perturbación en transectos de Sierra Santa Cruz por la presencia de especies como *Copris lugubris*, y en Cerro San Gil por la aparición de *Canthon cyanellus*, ya que estas son especies que en la zona se presentan en ambientes intervenidos.
- 10.14. La variación en la composición de especies, expresada en el gran recambio de especies entre transectos de las 4 áreas y pisos, parece deberse a los cambios en los hábitats entre áreas, la historia natural de las especies y/o aspectos como la división de recursos.
- 10.15. La relación inversa en la abundancia de *Coprophanaeus telamon* y *Deltochilum gibbosum*, parece indicar cierta división del espacio y los recursos entre las mismas.
- 10.16. Entre *Coprophanaeus telamón* y *C. gilli* existe una diferenciación en la distribución altitudinal, y una variación temporal en la distribución, que parece indicar un ciclo de expansión y retracción de la presencia de las especies debida a la competencia interespecifica.
- 10.17. La composición general de un sitio dado se mantiene en relación a la época, y los cambios que se dan son diferencias originadas por la variación en abundancia y el recambio temporal de algunas especies.

- 10.18. Se observó un cambio temporal en la riqueza total en la región de Izabal, ya que esta aumento de 23 a 30, por la aparición en la época lluviosa de especies como *Canthon angustatus*, *Copris nubilosus*, *Deltochilum mexicanum* y *Onthophagos brevicornis*.
- 10.19. En la región se observa un fenómeno conjunto de la altitud y la estacionalidad, que provoca una diferenciación de los ensamblajes según los pisos y a la vez una variación temporal del área de distribución de especies que caracteriza cada uno, tal como lo muestra la expansión y retracción de la presencia de *Coprophanaeus spp.*

11. RECOMENDACIONES

- 11.1. Un aspecto de interés para posteriores estudios es el origen de los cambios en la dominancia, lo que permita explicar porque hay cambios tan marcados en ambientes parecidos a distancias tan cortas.
- 11.2. El origen y las implicaciones ecológicas que involucran las variaciones en la proporción de los grupos funcionales, dieta, periodo de actividad y tamaño de las especies de cada área serán preguntas importantes a responder para conocer los fenómenos ecológicos que afectan la región, y sus consecuencias.
- 11.3. Es necesario investigar si la ausencia de capturas de especies como *Canthon subhyalinus* y la extinción de especies de monos mayores en Cerro San Gil están teniendo consecuencias ecológicas secundarias, en este caso, con la dispersión y germinación de las semillas de frutos que son consumidas por los monos y que posteriormente son enterradas por los escarabajos.
- 11.4. Para el monitoreo biológico futuro debe tomarse en cuenta dos aspectos. El primero es que existe una variación estacional en los ensamblajes, siendo la época lluviosa donde se obtienen mejores datos sobre la riqueza y abundancia; y el segundo, que hay cambios altitudinales en la estructura y composición de los ensamblajes por lo que es necesario realizar muestreos en los bosques de baja altura y los bosque submontanos.
- 11.5. Otro aspecto importante para mejorar el monitoreo biológico del área es el calcular la tasa de tala o de conversión de bosque a guamil y la tasa de pérdida de cobertura arbórea, ya que esto será clarificante para determinar el nivel y la progresión del problema.
- 11.6. Ya que la propiedad de la tierra es en general privada fuera de las zonas núcleo, para mejorar el estado de conservación de las áreas protegidas, se recomienda promover la forestería y otras actividades que reduzcan la ganadería extensiva, con el objeto de crear empresas comunitarias que generen ingresos. Este tipo de acciones ayudara no solo a disminuir la deforestación sino también al desarrollo local.

12. REFERENCIAS

- **Andresen E.** 2002. Dung beetles in Central Amazonian rainforest and their ecological role as secondary seed dispersers. *Ecological Entomology*; 27:257-270
- **Andresen E.** 2003. Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. *Ecography*; 26: 87-97
- ————a. 2005. Effects of season and vegetation type on Community organization of dung beetles in Tropical Dry Forest. *Biotropica*; 37(2): 291-300
- ————b. 2005. Interacción entre primates, semillas y escarabajos coprófagos en bosques tropicales húmedos: Un caso de diplocoria. *Universidad y Ciencia; Número Especial II: 73-84*
- ————. 2007. Possible Indirect Effects of Mammal Hunting on Dung Beetle Assemblages in Panama. *Biotropica*; 39(1): 141-146
- **Arellano L. & Halffter G.** 2003. Gamma diversity: Derived from and a determinant of alpha and beta diversity. An analysis of the tropical Landscapes. *Acta Zool. Mex.*; 90: 27-76
- **Avendaño-Mendoza C, Morón-Ríos A, Cano E & León-Cortés J.** 2005. Dung beetle community (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in a tropical landscape at the Lachua Region, Guatemala. *Biodiversity and Conservation*; 14: 801-822.
- **Bonham C.** 2001. Biodiversity and Conservation of Sierra Chinajá: A rapid assessment of biophysical, socioeconomic, and management factor in Alta Verapaz, Guatemala. Tesis de Maestría, Universidad de Montana, EE.UU.
- **Cambefort Y.** 1991a. From Saprohagy to Coprophagy. pp 22-35. In Hanski, I Cambefort (eds.) *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. NJ, EEUU.
- ————. 1991b. Dung beetles in tropical savannas. pp 157-178. In Hanski, I Cambefort (eds.) *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. NJ, EEUU.
- **Cambefort Y & Hanski I.** 1991. Dung Beetles Population Biology. pp 36-49. In Hanski, I Cambefort (eds.) *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. NJ, EEUU.
- **Campbell J.A.** 1998. Amphibian and Reptiles of Northern Guatemala, Yucatan and Belize. University of Oklahoma Press, EE.UU.

- **Cano E.** 1998. Escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) de la Reserva de Biosfera Maya, Peten, Guatemala: Taxonomía, ecología y su potencial para el monitoreo. Tesis de Maestría, Universidad del Valle, Guatemala.
- **Cano E.** 2006. Comunidades de Escarabajos copronecrófagos de la región Caribeña de Guatemala. Fundación para el Eco-desarrollo y la Conservación (Fundaeeco), Guatemala.
- **Cerezo A.** 2002. Evaluación preliminar de la cacería en Cerro San Gil. Informe técnico, Fundación para el Ecodesarrollo y la Conservación, Guatemala.
- **Cerezo A, Ramírez M. & Hernández J.F.** 2005. Determinación de Áreas Prioritarias para la Conservación de la Biodiversidad en la Costa Caribeña de Guatemala, utilizando el Taxón Aves como Grupo Indicador. Informe técnico del proyecto FODECYT 59-01. Fundación para el Ecodesarrollo y la Conservación. Guatemala.
- **Cerezo A, Ramírez M & Enríquez H.** 2005. Listado de campo de las aves de Cerro San Gil y alrededores. Fundación para el Ecodesarrollo y la Conservación (FUNDAECO). Guatemala.
- **Chapman C, Chapman L, Vulinec K, Zanne A, Lawes M.** 2003. Fragmentation and alteration of seed dispersal processes: an initial evaluation of dung beetles, seed fate, and seedling diversity. *Biotropica* 35, 382–393.
- **Coleman B, Mares M, Willig M & Hsieh Y.** 1982. Randomness, area, and species richness. *Ecology* 63, 1121-1133
- **Colwell R K.** 1997. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. User's guide and application. University of Connecticut, Storrs. Available from <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>
- **Davis A, Scholtz C & Philips K.** 2002. Historical biogeography of Scarabaeine dung beetles. *Journal of Biogeography*; 29: 1217–1256
- **Davis A. & Philips K.** 2005. Effect of deforestation on a southwest Ghana dung beetle assemblage (Coleoptera: Scarabaeidae) at the periphery of Ankasa conservation area. *Environmental Entomology*; 34:1081–1088.

- **Dengo G.** 1973. Estructura Geológica, Historia Tectónica y Morfología de America Central. Instituto Centroamericano de Investigación y Tecnología Industrial (ICAITI) y AID, Guatemala.
- **Duro J, Mardoqueo R, Vásquez R, González G, García G, Argueta J & González O.** 2002. Atlas Temático de la Republica de Guatemala. Ministerio de Agricultura Ganadería y Alimentación (MAGA), Guatemala.
- **Eisermann K.** 2001. Caracterización de la Avifauna de Punta Manabique, Izabal. Informe tecnico, Fundación Mario Dary, Guatemala.
- **Escobar F, Halffter G, & Arellano L.** 2007. From forest to pasture: an evaluation of the influence of environment and biogeography on the structure of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages along three altitudinal gradients in the Neotropical region. *Ecography*; 30: 193-208
- **Estrada A, Coates-Estrada R, Anzures A. & Cammarano P.** 1998. Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*; 14, 577–593.
- **Estrada A & Coates-Estrada R.** 2002. Dung beetles in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 11, 1903–1918.
- **Fahrig L.** 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on species extinction. *Journal of Wildlife Management* 61: 603-610.
- **Favila M. & Halffter G.** 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zool. Mex.; (n.s.)* 72:1-25.
- **Feer F & Hingrat Y.** 2005. Effects of forest fragmentation on a Dung Beetle community in French Guiana. *Conservation Biology*; 19, 1103–1112.
- **Gill, B.** 1991. Dung beetles in tropical American Forest, pp 211-229. In Hanski, I Cambefort (eds.) Dung beetle ecology. *Princeton University Press*. NJ, EEUU
- **Grimbacher P, Catterall C, Kanowski J & Proctor H.** 2007. Responses of ground-active beetle assemblages to divergent styles of reforestation on cleared rainforest land. *Biodiversity Conservation*; 16: 2167–2184

- Halffter G. & Arellano L. 2002. Response of dung beetle diversity to human-induced changes in a tropical landscape. *Biotropica*; 34: 144-154.
- Halffter G. & Edmonds D. 1982. The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae): an ecological and evolutive approach. *Instituto de Ecología; publ. 10*
- Halffter G. & Favila M. 1993. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analyzing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biology International*; 27: 15-21.
- Hanski I & Cambefort Y. 1991. Resource Partitioning pp 331-348. In Hanski, I Cambefort (eds.) *Dung beetle ecology. Princeton University Press. NJ, EEUU.*
- Hanski I & Cambefort Y. 1991b. Species Richness. pp 350-360. In Hanski, I Cambefort (eds.) *Dung beetle ecology. Princeton University Press. NJ, EEUU.*
- Hill M. & Gauch G. 1980. Detrended Correspondence Analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio*; 42: 47-58.
- Horgan F. & Fuentes R. 2005. Asymmetrical competition between Neotropical dung beetles and its consequences for assemblage structure. *Ecological Entomology 30: 182-193*
- Howden H & Nealis V. 1978. Observation on height of perching in some tropical dung beetles (Scarabaeidae). *Biotropica*; 10:43-46
- Howden H & Young O. 1981. Panamanian Scarabaeinae: Taxonomy, distribution, and habits (Coleoptera: Scarabaeidae). *Contributions of the American Entomological Institute*; 18 (1): 1-204.
- Huerta C, Halffter G, Halffter V & Lopez R. 2003. Comparative analysis of reproductive and nesting behavior in several species of *Eurysternus* Dalman (Coleoptera: Scarabaeinae: Eurysternini). *Acta Zool. Mex.*; 88: 1-41
- Hutton S. & Giller P. 2004. Intra- and interspecific aggregation of north temperate dung beetles on standardised and natural dung pads: the influence of spatial scale *Ecological Entomology 29: 594-605*
- Jiménez-Valverde A. & Hortal J. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*.8, 151-161.

- **Kattan G, Correa D, Escobar F, & Medina C.** 2006. Leaf-Litter Arthropods in Restored Forests in the Colombian Andes: A Comparison between Secondary Forest and Tree Plantations. *Restoration Ecology*; 14 (1): 95–102
- **Krebs C.** 1999. Ecological Methodology. 2ed Edition. Benjamin Cummings, California, USA.
- **Leonardo R, Betoulle J & Garcia E.** 2007. El conocimiento de la biodiversidad a servicio de la conservación. Fundaeco, Guatemala.
- **McDonald J.** 2008. Handbook of Biological Statistics. Sparky House Publishing, Baltimore, Maryland, USA.
- **McCune B & Mefford M.** 1997. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 3.12. MjM Software, Oregon, EE.UU.
- **Moreno C.** 2001. Métodos para medir la biodiversidad. *Manuales y Tesis SEA, vol. 1.* Zaragoza (España).
- **Nichols E, Larsen T, Spector S, Davis A, Escobar F, Favila M & Vulinece K.** 2005. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation*; 137: 1–19
- **Ocampo F. & Philips K.** 2005. Food relocation and nesting behavior of the Argentinian dung beetle genus *Eucranium* and comparison with the southwest African *Scarabaeus (Pachysoma)* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Rev. Soc. Entomol. Argent.*; 64 (1-2): 53-54.
- **Ordóñez J.** 1999. Escarabajos Copronecrófagos y Saprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) del Parque Nacional Laguna del Tigre, Petén, Guatemala: Diversidad, Distribución, Riqueza, Dominancia de Especies y Preferencia de Cebos. Universidad de San Carlos (Tesis de licenciatura, Facultad de CC. OO. Y Farmacia), Guatemala.
- **Orozco L.** 2003. Evaluación de las Comunidades de Palmas en el Area de Protección Especial Sierra Caral, Departamento de Izabal, Guatemala. Informe Técnico. Fundación para el Ecodesarrollo y la Conservación.

- **Padilla D & Halffter G.** 2007. Biogeography of the areas and Canthonini (Coleoptera: Scarabaeidae) of tropical Dry Forest in Mesoamerica and Colombia. *Acta Zoológica Mexicana* 23(1): 73-108
- **Philips K, Pretorius E & Scholtz C.** 2004. A phylogenetic analysis of dung beetles (Scarabaeinae: Scarabaeidae): unrolling and evolutionary history. *Invertebrate Systematics*; 18: 53-88
- **Rodríguez C. & Asquith N** (editors). 2001. Mesoamerica Biodiversity Hotspots. The Critical Ecosystem Partnership Fund (CEPF), CI.
- **Rodríguez C & Asquith N** (editors). 2004. Northern Region of The Mesoamerica Biodiversity Hotpot. Critical Ecosystem Partnership Fund (CEPF), Conservation International.
- **Rodríguez G, Cerezo A & Ramírez M.** 2002. Evaluación de la flora de Izabal, con énfasis en Cerro San Gil. Informe técnico, Fundación para el Ecodesarrollo y la Conservación, Guatemala.
- **Roberts D.** 1986. Ordination on the basis of fuzzy set theory. *Vegetatio*; 66:123-131.
- **Shahabuddin, Schulze C, & Tscharnatke T.** 2005. Changes of dung beetle communities from rainforests towards agroforestry systems and annual cultures in Sulawesi (Indonesia). *Biodiversity and Conservation*; 14: 863-877.
- **Sowing P.** 1995. Habitat selection and offspring survival rate in three paracoprid dung beetles: the influence of soil type and soil moisture. *Ecography*; 18, 147-154.
- **Valle. L.** 1998. Estudio Técnico de los Mamíferos Presentes en el Área de Protección Especial "Sierra Santa Cruz", Izabal, Guatemala. Informe técnico, Fundación para el Ecodesarrollo y la Conservación, Guatemala.
- **Verdu J, Arellano L, Numa C & Mica E.** 2007. Roles of endothermy in niche differentiation for ball-rolling dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) along an altitudinal gradient. *Ecological Entomology*; 32: 544-551.
- **Villar L.** 1992. Estudio técnico del Área de Protección Especial "Refugio de Vida Silvestre Bocas del Polochic". Doc. Tec. Fundación Mario Dary Rivera, Guatemala.

13. ANEXOS

Anexo 1. Abundancia de especies durante la época seca

<i>Especie</i>	<i>Sierra Caral ba1</i>	<i>Sierra Caral ba2</i>	<i>Sierra Caral ba3</i>	<i>Sierra Caral al1</i>	<i>Sierra Caral al2</i>	<i>Sierra Caral al3</i>	<i>Sarst ún 1</i>	<i>Sarstú n 2</i>	<i>Sarstú n 3</i>
<i>A.can</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	0
<i>B.bow</i>	0	1	2	0	0	0	0	0	0
<i>C.cen</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>C.spO</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>C.spM</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ca.an</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ca.cy</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ca.eu</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ca.mon</i>	0	0	0	5	1	8	6	10	8
<i>Ca.mor</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Ca.su</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Co.la</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	3
<i>Co.lu</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Co.nu</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cop.gi</i>	1	1	0	8	1	13	0	0	0
<i>Cop.te</i>	2	3	20	4	1	8	1	0	3
<i>D.gib</i>	0	0	0	0	0	5	4	0	0
<i>D.mex</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>D.pse</i>	16	77	36	32	6	47	27	24	12
<i>Di.sa</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eu.ca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>On.mex</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O.bat</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>O.bel</i>	0	2	0	3	2	25	15	21	4
<i>O.bre</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O.may</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>O.sha</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O.sp</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O.ver</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>O.yuc</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P.end</i>	0	0	1	1	0	2	0	3	1
<i>U.mic</i>	0	0	0	0	0	0	14	5	3
<i>Total</i>	19	85	60	53	13	109	71	64	39

Continuación...

<i>Especie</i>	San Gil ba1	San Gil ba2	San Gil ba3	San Gil al1	San Gil al2	San Gil al3	Santa Cruz1	Santa Cruz2	Santa Cruz3
<i>A.can</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>B.bow</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>C.cen</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>C.spO</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>C.spM</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ca.an</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ca.cy</i>	5	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ca.eu</i>	4	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ca.mon</i>	3	1	6	9	5	0	5	0	1
<i>Ca.mor</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Ca.su</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Co.la</i>	2	0	0	0	0	0	2	0	3
<i>Co.lu</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Co.nu</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cop.gi</i>	0	0	0	8	5	0	0	1	1
<i>Cop.te</i>	9	2	8	12	1	0	0	2	7
<i>D.gib</i>	0	0	0	0	0	0	3	10	10
<i>D.mex</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>D.pse</i>	39	17	37	26	17	0	2	24	19
<i>Di.sa</i>	0	0	0	1	0	0	0	1	1
<i>Eu.ca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>On.mex</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O.bat</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O.bel</i>	4	2	3	32	2	0	0	6	0
<i>O.bre</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O.may</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O.sha</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O.sp</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O.ver</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O.yuc</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P.end</i>	0	2	1	1	0	0	0	1	0
<i>U.mic</i>	0	0	1	0	0	0	3	2	3
<i>Total</i>	68	24	56	89	30	0	15	48	46

Anexo 2. Abundancia de especies durante la época húmeda

<i>Especie</i>	<i>Sierra Caral ba1</i>	<i>Sierra Caral ba2</i>	<i>Sierra Caral ba3</i>	<i>Sierra Caral al1</i>	<i>Sierra Caral al2</i>	<i>Sierra Caral al3</i>	<i>Sarstún 1</i>	<i>Sarstún 2</i>	<i>Sarstún 3</i>
<i>A.can</i>	3	3	1	0	0	0	0	0	0
<i>B.bow</i>	2	1	3	0	0	0	0	0	0
<i>C.cen</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>C.spO</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>C.spM</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ca.an</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ca.cy</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ca.eu</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ca.mon</i>	0	0	0	0	0	0	12	15	11
<i>Ca.mor</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	4
<i>Ca.su</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Co.la</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Co.lu</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Co.nu</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cop.gi</i>	1	3	0	16	10	10	0	0	0
<i>Cop.te</i>	2	0	3	0	0	0	4	1	1
<i>D.gib</i>	0	0	0	0	0	0	4	1	17
<i>D.mex</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>D.pse</i>	27	18	14	1	14	2	67	56	37
<i>Di.sa</i>	0	0	0	0	5	0	0	0	0
<i>Eu.ca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>On.mex</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O.bat</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O.bel</i>	2	1	1	1	7	0	23	8	9
<i>O.bre</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O.may</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	1
<i>O.sha</i>	0	0	0	0	0	0	0	4	0
<i>O.sp</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O.ver</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>O.yuc</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P.end</i>	2	2	0	2	1	1	13	11	0
<i>U.mic</i>	0	0	0	0	0	0	14	0	2
<i>Total</i>	40	29	22	21	37	13	145	96	83

Continuación...

<i>Especie</i>	San Gil ba1	San Gil ba2	San Gil ba3	San Gil al1	San Gil al2	San Gil al3	Santa Cruz1	Santa Cruz2	Santa Cruz3
<i>A.can</i>	0	1	0	0	0	0	0	5	0
<i>B.bow</i>	1	5	3	0	0	0	0	0	0
<i>C.cen</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>C.spO</i>	0	0	0	0	0	0	12	0	0
<i>C.spM</i>	0	0	0	0	0	0	2	1	0
<i>Ca.an</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ca.cy</i>	24	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ca.eu</i>	0	4	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ca.mon</i>	4	6	2	22	13	0	8	0	0
<i>Ca.mor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ca.su</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Co.la</i>	3	0	1	0	0	0	1	0	1
<i>Co.lu</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Co.nu</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Cop.gi</i>	0	8	3	17	23	4	0	2	1
<i>Cop.te</i>	21	12	20	4	0	0	5	5	7
<i>D.gib</i>	2	0	1	0	0	0	16	5	7
<i>D.mex</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>D.pse</i>	53	100	65	57	15	0	13	63	51
<i>Di.sa</i>	0	1	0	0	7	0	0	0	0
<i>Eu.ca</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>On.mex</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>O.bat</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O.bel</i>	5	2	3	18	9	5	0	2	4
<i>O.bre</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>O.may</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O.sha</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O.sp</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>O.ver</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O.yuc</i>	7	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P.end</i>	3	15	12	12	10	0	12	16	36
<i>U.mic</i>	0	0	0	0	0	0	24	0	0
<i>Total</i>	123	155	110	130	81	13	93	99	109

Anexo 3. Información sobre las características y hábitos de las especies colectadas. El grupo funcional se refiere al comportamiento de las especies para la reproducción, y se clasifica en I pequeños rodadores, II grandes rodadores, III pequeños cavadores, y IV grandes cavadores. El periodo de actividad fue determinado mediante la revisión de literatura y otros registros. La dieta aquí señalada se determinó mediante una prueba de Chi cuadrado para establecer si existía una desviación significativa del azar, es decir una variación en la probabilidad de encontrar el 50% de los individuos en heces y 50 % en pescado.

Especie	Tamaño (mm)	Grupo funcional	Periodo de actividad	Dieta
<i>A.can</i>	6	III	Nocturna	Necrófago
<i>B.bow</i>	5.5	III	Nocturna	Necrófago
<i>C.cen</i>	9	III	Nocturna	Generalista
<i>C.spO</i>	5	III	?	Coprófago
<i>C.spM</i>	5	III	?	Coprófago
<i>Ca.an</i>	8	I	Diurna	Necrófago
<i>Ca.cy</i>	8.25	I	Sin preferencia	Necrófago
<i>Ca.eu</i>	6	I	Diurna	Coprófago
<i>Ca.mon</i>	7.333	I	Diurna	Generalista
<i>Ca.mor</i>	5.25	I	Diurna	Necrófago
<i>Ca.su</i>	5	I	Diurna	Coprófago
<i>Co.la</i>	10.5	IV	Nocturna	Coprófago
<i>Co.lu</i>	17	IV	Nocturna	Generalista
<i>Co.nu</i>	15	IV	Nocturna	Generalista
<i>Cop.gi</i>	18.7	IV	Nocturna y crepuscular	Necrófago
<i>Cop.te</i>	21.6	IV	Nocturna y crepuscular	Necrófago
<i>D.gib</i>	21	II	Nocturna	Necrófago
<i>D.mex</i>	20	II	Nocturna	Necrófago
<i>D.pse</i>	12	II	Nocturna	Necrófago
<i>Di.sa</i>	18.666	II	Nocturna	Generalista
<i>Eu.ca</i>	16	II	Nocturna	Necrófago
<i>On.mex</i>	13.5	IV	Nocturna	Coprófago
<i>O.bat</i>	6	III	Nocturna y crepuscular	Coprófago
<i>O.bel</i>	7	III	Nocturna	Necrófago
<i>O.bre</i>	10	III	Nocturna	Generalista
<i>O.may</i>	7	III	Nocturna	Generalista
<i>O.sha</i>	7	III	Nocturna y crepuscular	Necrófago
<i>O.sp</i>	6	III	?	?
<i>O.ver</i>	6	III	?	Generalista
<i>O.yuc</i>	4.333	III	Nocturna	Coprófago
<i>P.end</i>	15	IV	Diurna	Generalista
<i>U.mic</i>	3.5	III	Diurna	Coprófago