

DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA DE LOS ENSAMBLES DE ESCARABAJOS ESTERCOLEROS (SCARABAEOIDEA: SCARABAEINAЕ) DEL PARQUE NACIONAL MBURUCUYÁ, CORRIENTES, ARGENTINA

TRABAJO FINAL PARA OBTENER EL TÍTULO DE GRADO DE
LICENCIADA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



TESISTA

AGUSTINA GONZALEZ CARNECER

DIRECTOR : DR. MARIO IBARRA POLESEL

CO-DIRECTORA: DRA. MIRYAM DAMBORSKY

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero expresar mi más sincero agradecimiento a mi director, el Dr. Mario Ibarra Polesel, por su invaluable guía, paciencia y conocimientos. Sus consejos y orientación sobre la estructura, redacción y análisis estadísticos fueron fundamentales para el desarrollo de este trabajo.

A mi co-directora, la Dra. Miryam Damborsky, quiero agradecerle especialmente por su rigurosidad académica y su capacidad para transmitirme conocimientos de manera clara y concisa. Sus sugerencias en la búsqueda bibliográfica me permitieron mejorar significativamente este trabajo.

A mis compañeros de laboratorio, Romina, Sol, Alejandro, Richard, Matías y Darío, por su colaboración, apoyo y las enriquecedoras discusiones que tuvimos a lo largo de este proceso. Su amistad y compañerismo hicieron de este camino una experiencia más gratificante. A Gerardo, Florencia y a los profesores Cecilia y Gilberto por permitirme participar en las salidas de campo y enseñarme de su trabajo.

Un agradecimiento especial a mi pareja, Saul, por su amor y comprensión durante todo este proceso, junto con su apoyo en la revisión gráfica de este trabajo. Su presencia ha sido fundamental para mantenerme motivada en mi carrera.

A mis amigos, por sus palabras de aliento, su amistad y por estar siempre presentes en los momentos más importantes. Agradezco especialmente a Ramón y María, quienes me acompañaron en la revisión final del trabajo. Su apoyo ha significado mucho para mí.

Finalmente, quiero agradecer a mi familia por guiarme en el camino del trabajo, demostrándome que, con dedicación y voluntad, se pueden cumplir las metas.

CONTENIDO

RESUMEN	4
INTRODUCCIÓN	5
Las áreas protegidas como instrumento para la conservación de la fauna	5
Utilización del recurso	7
Antecedentes del tema	9
OBJETIVO GENERAL.....	11
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	11
HIPÓTESIS DE TRABAJO	11
MATERIALES Y MÉTODOS.....	12
Área de Estudio.....	12
Diseño de muestreo y trabajo de campo	13
Actividades de Laboratorio.....	14
Análisis de Datos	14
RESULTADOS	17
Riqueza, diversidad y estructura de los ensambles de estercoleros	17
Recambio y composición de especies.....	20
Proporción de estercoleros según la estrategia de reubicación del recurso alimenticio	21
DISCUSIÓN	24
Riqueza y estructura de los ensambles de escarabajos estercoleros	24
Recambio de especies	25
Proporción de estercoleros según la estrategia de reubicación del recurso alimenticio	26
CONCLUSIONES	29
BIBLIOGRAFÍA	30

RESUMEN

Con más de 6.800 especies, los escarabajos estercoleros son un grupo de coleópteros altamente diverso, taxonómicamente bien conocidos y que desempeñan un papel crucial en los ecosistemas terrestres. La alta sensibilidad de estos insectos a las perturbaciones ambientales los convierte en bioindicadores excepcionales. Al desempeñar un papel crucial en la utilización del estiércol, influyen directamente en la calidad del suelo y los ciclos de nutrientes. A través de sus actividades, estos coleópteros intervienen en procesos ecológicos fundamentales como la sucesión natural, la dinámica trófica y los flujos de energía. El estudio de la estructura de sus ensambles es utilizado como parámetro para evaluar cómo la homogeneización de los ambientes provocada por los diferentes usos de la tierra (ej. agroecosistemas) influyen en la riqueza de estos insectos. Sin embargo, el conocimiento sobre la diversidad de Scarabaeinae en Argentina es incipiente, y los espacios protegidos de la provincia de Corrientes no son la excepción. Por lo tanto, el objetivo del presente trabajo es conocer la diversidad y composición de especies de los ensambles de escarabajos estercoleros en dos áreas, una protegida correspondiente al Parque Nacional Mburucuyá (PNMb) y otra productiva, el Establecimiento Ganadero Santa Elena (ESE). Se realizaron colectas en dos ambientes con diferente estructura vegetal (Bosques y Pastizales) utilizando trampas con dos tipos de cebos (coprotrampas y necrotrampas). Los resultados reflejaron diferencias entre los valores de riqueza y diversidad entre áreas, no así entre ambientes donde las diferencias no fueron significativas en relación los cuatro índices de diversidad analizados (n , S , 1D , 2D). Se encontraron diferencias en cuanto a la composición de especies de los cuatro sitios estudiados. Los valores de recambio de especies entre ambientes de distintas áreas fueron elevados en pastizales y bajos en bosques. Se observaron especies indicadoras y detectoras en tres de los cuatro ambientes estudiados. Al comparar las estrategias de utilización del recurso, los Scarabaeinae mostraron distinta composición entre el ESE, dominado por paracópridos nocturnos, principalmente representado por *O. appendiculatus* y el PNMb, donde abundaron los telecópridos diurnos, donde la especie más abundante fue *C. daguerrei*. En Pastizales (Pz), los telecópridos diurnos fueron más abundantes, mientras que, en Bosques (Bq), lo fueron los pequeños no rodantes. Los resultados evidenciaron las diferentes respuestas funcionales de las especies a las alteraciones antrópicas, ya que, al comparar las áreas, la totalidad de los grupos funcionales se presentaron en el ESE, mientras que solo seis de ellos estuvieron presentes en el PNMb, y la adaptación de estos, ya que los paracópridos fueron abundantes en ambas áreas, mientras que los rodadores y endocópridos estuvieron presentes en el área protegida. Es por ello que es importante realizar más estudios que permitan conocer en profundidad los factores que intervienen en estos ecosistemas. Este estudio explora la diversidad y función ecológica de los escarabajos estercoleros en el Parque Nacional Mburucuyá, revelando su papel crucial en la adaptación a los cambios ambientales en un ecosistema de alta biodiversidad.

INTRODUCCIÓN

Las áreas protegidas como instrumento para la conservación de la fauna

Las amenazas a la biodiversidad son variadas, pero están estrechamente asociadas a las actividades antrópicas (Barnosky et al., 2011; Hochkirch, 2014; Hallmann et al., 2017). Los diferentes usos de la tierra que modifican fuertemente las condiciones naturales (ej. monocultivos a gran escala), producen importantes cambios en las comunidades, generando la pérdida de numerosas especies nativas y el dominio de otras pocas con mayor amplitud ecológica (Giménez Gómez, Verdú, Gómez-Cifuentes, et al., 2018). De esta manera las Áreas Protegidas son fundamentales para la conservación de la diversidad biológica ya que constituyen reservorios de fauna y flora autóctonas, que aseguran la continuidad en la oferta de bienes y servicios ecosistémicos esenciales para nuestra sociedad (Bezaury-Creel & Gutiérrez Carbonell, 2009).

La República Argentina cuenta con 437 áreas protegidas que cubren el 16,61% de la superficie continental (Arana et al., 2021). Los estándares de protección y compromisos internacionales adquiridos por el país citan que se debe mantener una extensión de al menos 10% de la superficie original (Gonzalez et al., 2022). El nordeste argentino ha sido una de las regiones más afectadas por las actividades antrópicas (Valenzuela, 2014; Mónaco et al., 2020; Lara et al., 2023), siendo una región compuesta por ocho áreas protegidas, que abarcan cerca de 500 mil hectáreas distribuidas en cuatro provincias (Chaco, Misiones, Corrientes y Formosa). Específicamente en la provincia de Corrientes, hay 17,12% de áreas protegidas nacionales y provinciales, y del cual 17.729 ha de superficie es representado por el Parque Nacional Mburucuyá (PNMb), lo que corresponde al 0,20% del área total (Burkart et al., 2007; Gallina-Tessaro, 2019; Arana et al., 2021). En 2016, Corrientes ha cedido 180.000 ha con el objetivo de crear a futuro un Parque y Reserva Nacional en la zona del Iberá, por lo cual el porcentaje de áreas protegidas mencionado anteriormente se modificaría (Mónaco et al., 2020). En 2018, se creó el Parque Nacional Iberá con la aprobación de la Ley N° 27.481/18, logrando un aumento de 195.094 ha de áreas protegidas en la provincia (Schnake et al., 2019).

La conservación de la diversidad de un área particular requiere de estudios abarcadores que estimen la magnitud real de su biota (Halffter & Moreno, 2005). Los insectos son un taxón extremadamente diverso y de gran importancia en los ecosistemas, principalmente por su abundancia y por las múltiples funciones que desempeñan (McGeoch

et al., 2011). El disturbio en su hábitat afecta de manera significativa sus poblaciones (Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019) y en diferentes estudios se han reportado caídas superiores al 70% en la biomasa de insectos como consecuencia de las actividades humanas (Hochkirch, 2014; Hallmann et al., 2017).

Los especialistas se han enfocado en abordar la tarea de diagnosticar la calidad de los ambientes mediante el uso de bioindicadores, es decir, grupos taxonómicos que presenten sensibilidad y rápida respuesta a cambios en el hábitat (Halffter & Moreno, 2005; Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019). Los Scarabaeoidea son mundialmente reconocidos por ser buenos indicadores de la integridad de los ecosistemas y ampliamente utilizados como taxones focales en estudios ecológicos (Halffter & Moreno, 2005; Morón, 2014). Los escarabajos esterceroleros (Scarabaeidae: Scarabaeinae), poseen más de 6.837 especies conocidas (Mota et al., 2023), representan uno de los grupos de coleópteros más diversos y relevantes para el funcionamiento de los ecosistemas, el reciclaje de nutrientes por la eliminación del estiércol de la superficie del suelo (Scholtz et al., 2009; Villamarín et al., 2014). Por ser fácilmente colectables y taxonómicamente bien conocidos, junto a su susceptibilidad a los disturbios ambientales, son reconocidos como un importante taxón bioindicador (Hanski & Cambefort, 1993; Halffter & Moreno, 2005; Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019). Además, en numerosos trabajos científicos se destaca su importancia en estudios de conservación y monitoreo de biodiversidad (Halffter & Martínez, 1968; Halffter et al., 1982; Emlen et al., 2005; Falqueto et al., 2005; Feer & Pincebourde, 2005; Scholtz et al., 2009; Hongo, 2010; Vilhelmsen et al., 2010; González, 2015; Ortega-Echeverría et al., 2019; Guerra Alonso, 2020; Palacios Rodriguez & Ayala Tovar, 2021).

A nivel ecológico, la biodiversidad tiene índices que permiten el análisis y caracterización de las comunidades, siendo la riqueza específica uno de los atributos más frecuentes para compararla (Magurran, 2004). La diversidad de especies total de un área geográfica dada (diversidad regional o gamma γ) se puede dividir en dos componentes: la diversidad dentro de las comunidades que integran dicha área (diversidad alfa α) y el cambio en la composición de especies entre comunidades (diversidad beta β) (Whittaker, 1972). La diversidad alfa mide la diversidad de especies a nivel local, es decir el promedio del número de especies en las diferentes localidades, la diversidad gamma la diversidad de especies a nivel regional y la diversidad beta es la relación entre ambas, o sea, es la razón entre la diversidad gamma (regional) y la diversidad alfa (local). La diversidad beta refleja el grado de diferenciación en la composición de las comunidades biológicas; por lo tanto, cuantifica el

número de comunidades totalmente diferentes que hay en una región (Baselga & Gómez Rodríguez, 2019).

Utilización del recurso

El nombre común de estas especies deriva de sus hábitos, ya que muchas utilizan las heces de los animales (principalmente de mamíferos) para su alimentación y nidificación, con las que construyen las bolas de crianza o crotovinas, en las cuales se desarrollan gran parte del ciclo de vida (de la Vega et al., 2014). Existen tres diferentes comportamientos que presentan estos escarabajos en relación con la utilización y reubicación del estiércol (Halffter et al., 1982; Nichols et al., 2007) (**Fig. 1**):

- A. Paracópridos o escarabajos “tuneleros”, construyen túneles de nidificación rectos o con extensas ramificaciones debajo o al lado de su fuente de estiércol y mediante la excavación, los organismos transportan el alimento al interior del sustrato, donde lo acumulan para su posterior consumo. Con este mecanismo, airean y retienen agua en el suelo (de la Vega et al., 2014).
- B. Telecópridos o escarabajos "peloteros o rodadores", construyen una bola con el estiércol, la transportan horizontalmente desde su fuente de alimento hasta su nido a cierta distancia y allí la entierran superficialmente. El estiércol es separado en pequeñas porciones que luego serán consumidas por el escarabajo adulto. Ese transporte colabora en la dispersión de semillas (de la Vega et al., 2014).
- C. Endocópridos o escarabajos “residentes”, donde se observa un patrón de nidificación in situ en el recurso, donde el estiércol no es trasladado tras la colonización, permitiendo el desarrollo del ciclo completo dentro del mismo. De esta manera aceleran la descomposición de este y contribuyen a la inhibición de los parásitos del ganado (de la Vega et al., 2014; González-Alvarado & Vaz-De-Mello, 2021).

Pessôa et al. (2017) presentan una clasificación en relación con la utilización y reubicación del estiércol y en la misma se considera, además, la exposición a las horas de luz y el tamaño de los individuos, derivando en 8 grupos funcionales (**Fig. 1**):

- a. Telecópridos nocturnos (G1): Las especies desplazan el estiércol horizontalmente y su actividad es nocturna. Especies presentes en este grupo son, por ejemplo, *Deltochilum elongatum* y *Malagoniella aff. astynanax*.

- b. Telecópridos diurnos (G2): Las especies desplazan el estiércol horizontalmente, aunque su actividad es diurna. Especies presentes en este grupo son, por ejemplo, *Canthon daguerrei* y *Canthon quinquemaculatus*.
- c. Endocópridos nidificantes (G3): Las especies construyen nidos en forma de bola o de pera. Son individuos con tamaños inferiores a 15 mm y poseen actividad tanto diurna como nocturna. Especie presente en este grupo es *Eurysternus aeneus*.
- d. Pequeños no rodantes (G4): Las especies no desplazan el recurso horizontalmente ni construyen nidos en forma de bola o pera. Son individuos con tamaños inferiores a 6 mm. Especies presentes en este grupo son, por ejemplo, *Onthophagus aff. hircus* y *Trichillum externepunktatum*.
- e. Paracópridos nidificantes nocturnos (G5): Las especies construyen nidos en forma de bola o de pera. Son individuos con tamaños inferiores a 15 mm y poseen actividad nocturna. Especies presentes en este grupo son, por ejemplo, *Ontherus appendiculatus* y *Ontherus sulcator*.
- f. Paracópridos de nidificación grande (G6): Las especies construyen nidos en forma de bola o de pera. Son individuos con tamaños superiores a 15 mm. Especies presentes en este grupo son, por ejemplo, *Coprophanaeus bonariensis* y *Coprophanaeus milon*.
- g. Paracópridos no nidificantes (G7): Las especies no desplazan el recurso horizontalmente ni construyen nidos en forma de bola o pera. Son individuos con tamaños superiores a 6 mm. Especies presentes en este grupo son, por ejemplo, *Dichotomius nisus* y *Digitonthophagus gazella*.
- h. Paracópridos de nidificación diurna (G8): Las especies construyen nidos en forma de bola o de pera. Son individuos con tamaños inferiores a 15 mm y poseen actividad diurna. Especies presentes en este grupo son, por ejemplo, *Canthidium barbacenicum* y *Gromphas inermis*.

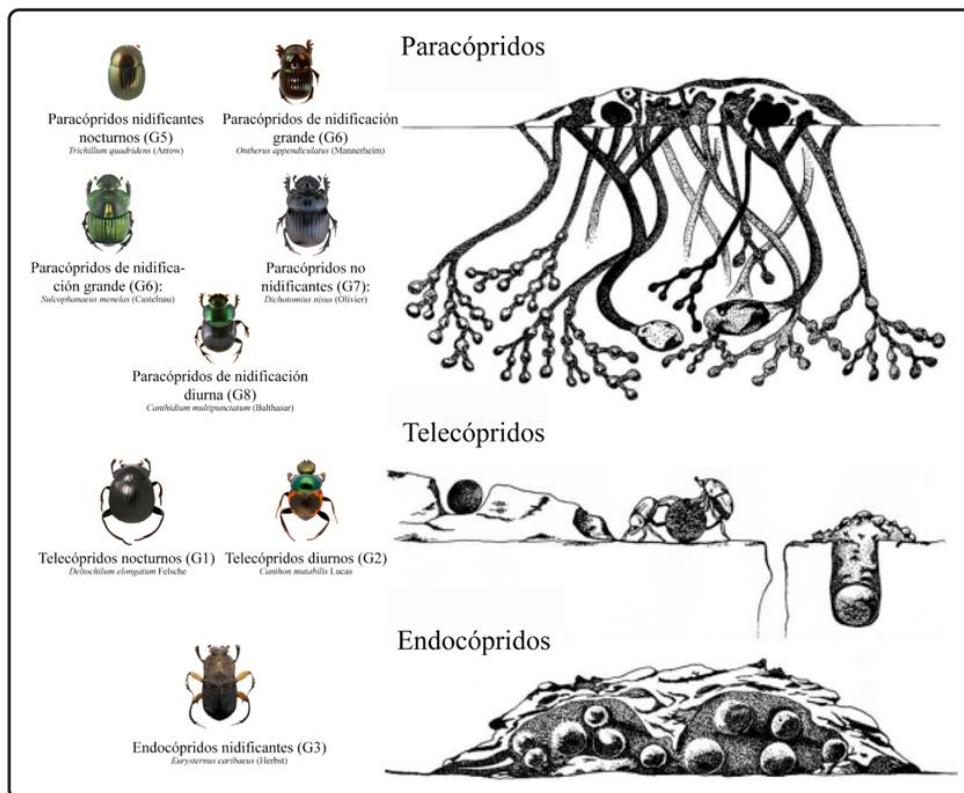


Fig.1: Principales gremios de escarabajos estercoleros: Paracópridos, Telecópridos y Endocópridos (modificado de Amat et al., 2005).

Antecedentes del tema

Investigadores de la Universidad de Friburgo, Alemania, estudiaron los parámetros del hábitat y la diversidad de los Scarabaeinae que visitan cadáveres (von Hoermann et al., 2020). Por otra parte, distintos grupos de investigación en México abordaron la diversidad (Sánchez-Hernández et al., 2018) y los efectos del manejo sobre la diversidad y movilidad (Arellano Gámez et al., 2007; Arellano & Castillo-Guevara, 2014) de los escarabajos estercoleros en paisajes con variaciones en la estructura vegetal.

En Sudamérica, la mayoría de los estudios acerca de escarabajos copronecrófagos son representativos de Colombia. Los mismos abordan la diversidad y estructura espacial del ensamble de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en fragmentos de bosque de galería (Rodríguez García, 2016; Cobos Hernández, 2017), en sistemas silvopastoriles (Grisales & Montes, 2018) y cuencas de ríos (Martínez Vargas & Ayazo, 2020). Trabajos similares se mencionan para Ecuador (Gallo-Viracocha et al., 2024) y Uruguay (González-Vainer et al., 2012). También se destacan trabajos realizados en Brasil, donde predominan los estudios taxonómicos de los Scarabaeidae (Medina Hernández, 2002; Da Silva et al., 2011; Da Silva et al., 2013; Silva et al., 2014; Cassenote et al., 2020).

En Argentina, se describen trabajos sobre el rol ecosistémico de los escarabajos esterceroleros en zonas semiáridas y áridas del país. En la región de Cuyo se analizaron la intervención de estos insectos en los ciclos de los nutrientes en tierras secas (Maldonado et al., 2019), como también los patrones de nidificación (Walsh & Gandolfo, 1996). Por otra parte, para la Patagonia, se describió un trabajo sobre rastros de parasitismo en bolas de cría fósiles de escarabajos (Sánchez & Genise, 2009).

En el nordeste de Argentina, los estudios ecológicos acerca de estos escarabajos son en su mayoría recientes, pudiendo mencionar los trabajos realizados por Damborsky et al. (2008, 2015), Ibarra-Polesel et al. (2015, 2018) y Guerra Alonso et al. (2019, 2020, 2021, 2022, 2023) en la subregión Chaqueña, los estudios de Giménez Gómez et al. (2015, 2017, 2018, 2019, 2020, 2021, 2022) y Gómez-Cifuentes et al. (2015, 2017, 2023) para la selva Paranaense y Bobadilla et al., (2024) para los Esteros del Iberá. Los mismos abordaron el efecto del reemplazo y la degradación de los bosques nativos de Chaco, Corrientes y Misiones sobre la diversidad y las funciones ecosistémicas de los esterceroleros.

Hasta el momento, el conocimiento sobre la diversidad de los ensambles de escarabajos esterceroleros presentes en espacios protegidos de la provincia de Corrientes es emergente. El Parque Nacional Mburucuyá brindó la posibilidad de realizar este trabajo de tesis debido a su ubicación geográfica, su accesibilidad y buen estado de conservación. Los resultados que se presentan pretenden fortalecer y ampliar las investigaciones que se vienen desarrollando por el grupo de Scarabaeoidología de la FaCENA, que actualmente realiza investigaciones tanto con escarabajos fitófagos (Melolonthidae) como con escarabajos esterceroleros (Scarabaeidae: Scarabaeinae). Además, permitirán ampliar el conocimiento sobre la riqueza y composición de Scarabaeinae presentes en áreas conservadas del noreste argentino y esta información servirá como parámetro para evaluar cómo la homogeneización de los ambientes provocado por los diferentes usos de la tierra (ej. agroecosistemas), influyen en la disminución de la riqueza de estos insectos ampliamente reconocidos como bioindicadores.

OBJETIVO GENERAL

Estudiar la diversidad y composición de especies de los ensambles de escarabajos estercoleros (Scarabaeoidea: Scarabaeinae) del Parque Nacional Mburucuyá (PNMb) y del Establecimiento Ganadero Santa Elena (ESE)

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Comparar la riqueza y estructura de los ensambles de escarabajos estercoleros en dos unidades de vegetación (Bosques y Pastizales), correspondientes al PNMb y al ESE.
2. Analizar el recambio de especies entre las dos unidades de vegetación y las dos áreas (PNMb – ESE); e identificar las especies indicadoras y detectoras de las mismas.
3. Conocer cómo varía la proporción de estercoleros de acuerdo a 1) la estrategia de reubicación del recurso alimenticio y 2) los ocho grupos funcionales tanto en Bosques y Pastizales, como en el Parque y el Establecimiento Ganadero.

HIPÓTESIS DE TRABAJO

1. Una mayor complejidad estructural en el ambiente provee un mayor número de nichos ecológicos, mayores recursos explotables en el hábitat y, por lo tanto, albergan comunidades más diversas. Predecimos que, en Bosques, la riqueza y diversidad alfa será mayor que en Pastizales.
2. Las áreas boscosas presentan condiciones microclimáticas más estables, resguardando especies con menor tolerancia a cambios marcados en las variables ambientales, y, por lo tanto, mayor especificidad a estos ambientes. De esta forma, se espera hallar diferencias en la composición de especies, valores de recambio elevados entre ambientes de ambas áreas y numerosas especies categorizadas como indicadoras de estos hábitats.
3. El Establecimiento Ganadero, debido a un mayor volumen de un determinado tipo de recursos (estiércol), presentará una proporción diferencial de especies con ciertas estrategias en la reubicación de los mismos. Por lo cual, se espera que en el Establecimiento Ganadero haya una mayor proporción de tuneleros que en el Parque.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de Estudio

El estudio se llevó a cabo en dos unidades de vegetación del Parque Nacional Mburucuyá y el Establecimiento Ganadero Santa Elena (**Fig 2**). El Parque Nacional Mburucuyá, abarca un área de 15.060 has y está ubicado en el centro-este de la provincia de Corrientes, a 150 km al SE de la capital provincial, en el llamado triángulo Noroeste Correntino ($27^{\circ}58' - 28^{\circ}05'$ S y $57^{\circ}59' - 58^{\circ}08'$ O). El Establecimiento Ganadero Santa Elena ($29^{\circ}01'$ S y $58^{\circ}87'$ O) está ubicado en el límite sudeste del PNMB, departamento Mburucuyá, provincia de Corrientes, Argentina. Desde el punto de vista fitogeográfico, ambas áreas están situadas en la región Neotropical, subregión Chaqueña, en la ecorregión del Chaco Húmedo, en el Distrito Oriental Chaqueño (Cabrera, 1994; Katinas et al., 2022).

El clima es subtropical húmedo con veranos calurosos y lluviosos e inviernos fríos y secos. Las medias anuales de temperatura y precipitaciones alcanzan los $21,3^{\circ}\text{C}$ y 1200 mm, respectivamente. Enero es el mes en el que se registrarán las mayores temperaturas, con un promedio de 27°C y máximas absolutas de $44,9^{\circ}\text{C}$, mientras que las más bajas son en julio, con $15,6^{\circ}\text{C}$ de promedio y mínimas absolutas de $-4,4^{\circ}\text{C}$. La época lluviosa se extiende de enero a abril y de octubre a diciembre con precipitaciones promedio de 700 mm. El período seco comprende los meses de mayo a agosto, con precipitaciones promedio de 400 mm (Mignone et al., 2022).

Los ambientes propuestos para este estudio fueron bosques y pastizales, localizados en el Parque Nacional Mburucuyá y un Establecimiento Ganadero adyacente. En el Parque Nacional Mburucuyá se reconocen 6 unidades ambientales: lagunas, esteros y cañadas, pastizales, bosque higrófilo, isletas de bosques maduros e isletas de bosques jóvenes (Burkart et al., 1999, 2007; Arana et al., 2021; Katinas et al., 2022). Además, la reserva muestra una extraordinaria riqueza florística que le otorga un valor botánico agregado, por el hecho de constituir la localidad de tipo/paratipos de varias especies vegetales, con descripciones de 933 spp de dicotiledóneas, 407 monocotiledóneas y 40 spp de pteridófitas (Arbo, 2004; Meza Torres et al., 2013). Por otra parte, el Establecimiento Ganadero es un área antropizada ubicada en el límite sudeste del Parque Nacional Mburucuyá, sobre la ruta provincial N° 86.

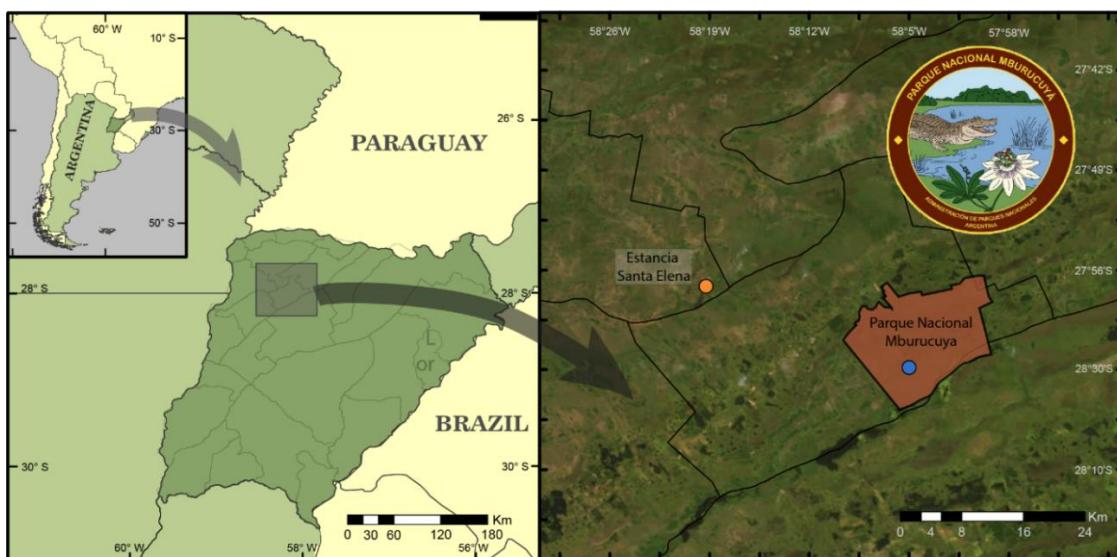


Fig.2: Localización del Establecimiento Ganadero Santa Elena y Parque Nacional Mburucuyá (Corrientes, Argentina, 2023). Vista satelital de las áreas de muestreo: Establecimiento Ganadero (ESE) representado con un círculo naranja; Parque (PNMb) con un círculo azul.

Diseño de muestreo y trabajo de campo

Este trabajo se llevó a cabo con material previamente recolectado y etiquetado en el año 2010 por Álvarez Bohle María Celeste (ABMC). De los datos colectados por ABMC, se analizaron muestras obtenidas en los meses de octubre y diciembre de dos áreas: el Parque Nacional Mburucuyá (PNMb) y en el Establecimiento Ganadero Santa Elena (ESE), ubicado en el límite sudeste del PNMb, departamento Empedrado, Corrientes. En cada área se seleccionaron tres bosques (Bq) y tres pastizales (Pz), es decir, se seleccionaron tres réplicas para cada una de las dos unidades ambientales. Para cada réplica, se trazaron 2 transectos distanciados por 200 m. Las trampas de un transecto se cebaron con materia fecal (coprotrampas) y las del otro con calamar en descomposición (necrotrampas). En cada transecto se instalaron tres trampas de caída (pitfall) separadas por al menos 50 m. Cada trampa consistió en un recipiente descartable de 1 litro (11 cm de diámetro superior x 12 cm de longitud), enterrado a ras del suelo, en el que colocó 5 gramos de cebo y permaneció expuesto durante 2 días (48hs) en cada muestreo. Se estudiaron 2 áreas (PNMb y ESE), en cada área se analizaron 2 ambientes (Bq y Pz), para cada ambiente se realizaron 3 réplicas (ej.: Bq1, Bq2 y Bq3), en cada réplica se consideraron 2 transectos (coprotrampas - necrotrampas) y cada uno de ellos con 3 trampas. Este procedimiento se realizó en los meses de octubre y diciembre. De esta forma se obtuvieron 144 muestras ($2 \times 2 \times 3 \times 2 \times 3 \times 2 = 144$).

Actividades de Laboratorio

Se procedió a cuantificar, sexar, montar y etiquetar los ejemplares recolectados. La identificación se realizó mediante el uso de claves taxonómicas (Da Silva et al., 2011; Chamorro et al., 2018; González-Alvarado & Vaz-De-Mello, 2021) y por comparación con el material de Scarabaeinae depositado en la colección de la Cátedra de Biología de los Artrópodos (CAUNNE) de la UNNE. Se contó además con la colaboración y el asesoramiento del especialista Dr. Fernando Vaz de Mello (Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá). Por último, se depositó el material identificado en la colección de la Cátedra de Biología de los Artrópodos (CAUNNE) de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, UNNE.

Análisis de Datos

Objetivo 1:

La eficiencia de captura para cada ambiente se evaluó mediante el software iNEXT por medio de la cobertura de muestreo (C_m), calculada como la proporción del número de individuos totales en el ensamble que pertenecen a las especies representadas en la muestra (Chao & Jost, 2012). La diversidad se evaluó mediante los números de Hill o especies efectivas propuesto por Jost (2006), se calculó la diversidad de orden 1 (1D), (entropía del índice de Shannon), y la diversidad de orden 2 (2D), (inverso del índice de Simpson). Para establecer si existen diferencias en la abundancia, riqueza y diversidad de los ensamblajes de escarabajos colectados en distintos ambientes, se realizó un análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis mediante el programa InfoStat (Balzarini et al., 2008). Las variables explicativas usadas fueron los índices de diversidad (variable fija, cualitativa, con cuatro niveles: abundancia, riqueza, diversidad de orden 1 y 2) y las áreas y ambientes (variable aleatoria, cualitativa, con cuatro niveles: Pz-ESE, Bq-ESE, Pz-PNMb, Bq-PNMb). Para obtener los valores tanto de las áreas como de Bq y Pz, se utilizaron 12 datos por cada variable con 11 grados de libertad, mientras que para el análisis de los cuatro ambientes se consideraron las tres réplicas, utilizando 6 datos por ambiente con 15 grados de libertad. En los 3 análisis se utilizaron un total de 24 datos para cada índice de diversidad.

Para graficar la composición y distribución de la abundancia de especies de los ensambles pertenecientes a distintas unidades de vegetación se realizaron curvas de Whittaker (Magurran, 2004). Para analizar las curvas, se consideró el porcentaje de especies raras, definidas como aquellas especies que tienen distribuciones restringidas, poblaciones poco

abundantes o combinaciones de ambos, con ≤ 10 ejemplares (Alcolado, 1998; Ceballos, 2001; Salgado Negret, 2007; Aguirre Mendoza, 2013; Martínez-Meyer et al., 2014; Clavijo-Bustos & Lopera, 2020). Además, se realizó el análisis de singletos, especies representados con un solo individuo y doubletons, y de las especies representadas por solo dos individuos (Aguirre Mendoza, 2013; Barona, 2021; Beinticinco, 2022).

Objetivo 2:

Para conocer el recambio en la composición de especies entre las distintas unidades de vegetación se utilizó el índice de Jaccard basado en incidencia y el índice de Bray-Curtis con base en abundancia. Para evaluar si existen diferencias en la composición de escarabajos entre ambientes y áreas, se realizó un escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) para ordenar los sitios en función de la similitud. Posteriormente los grupos formados en el NMDS se validaron utilizando un análisis de similitud (ANOSIM), el cual se calculó con el programa Past (Hammer et al., 2001). El análisis ANOSIM y el NMDS se realizó utilizando el índice de Bray-Curtis como medida de similitud y un valor p con la corrección de Bonferroni.

Para cuantificar el valor indicador de las especies, se utilizó el método de IndVal (Dufrêne & Legendre, 1997). Este método combina medidas de especificidad de una especie con un estado ecológico (como el tipo de hábitat), así como su fidelidad a ese estado ecológico. Los valores de los indicadores van desde 0% (sin indicación) hasta 100% (indicación perfecta). Los índices IndVal altos corresponden a especies indicadoras fiables no sólo porque son específicas de una localidad, sino también porque tienen una alta probabilidad de ser muestreadas en esa localidad durante el monitoreo y la evaluación. Este análisis se realizó con el programa PC ORD (McCune & Mefford, 2016). Las especies con resultados de IndVal significativos ($p < 0,05$) superiores al 70% se consideraron especies indicadoras para la condición de hábitat dada. Las especies con IndVal intermedio, entre el 45% y el 70%, fueron consideradas especies detectoras.

Objetivo 3:

Se calculó para ambas unidades de vegetación y las dos áreas, la riqueza y abundancia de estercoleros categorizadas de acuerdo con las distintas estrategias de reubicación del recurso alimenticio (paracópridos, telecópridos y endocópridos). Para determinar si existen diferencias en la abundancia y riqueza de los escarabajos colectados en ambas áreas y

distintos ambientes, se realizó un análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis mediante el programa InfoStat (Balzarini et al., 2008).

Se utilizó la clasificación propuesta por Pessôa et al. (2017) para comparar la estructura funcional de los ensambles entre áreas y ambientes, para lo cual se clasificaron las especies en ocho grupos funcionales de acuerdo con su actividad diaria (Medina Hernández, 2002; Pessôa et al., 2017), sus patrones de alimentación y nidificación (Halffter et al., 1982; Doube, 1990; Pessôa et al., 2017), los cuales se distinguieron en ocho grupos (G1): Telecópridos nocturnos; (G2): Telecópridos diurnos; (G3): Endocópridos nidificantes; (G4): Pequeños no rodadores; (G5): Paracópridos nidificantes nocturnos; (G6): Paracópridos nidificantes grandes; (G7): Paracópridos no nidificantes y (G8): Paracópridos nidificantes diurnos. Para verificar si existen diferencias en la abundancia de los ensamblajes de coleópteros colectados en los ambientes de ambas áreas, se realizó un análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis mediante el programa Past (Hammer et al., 2001). Las variables explicativas usadas fueron la abundancia y la riqueza (variable fija, cualitativa, con dos niveles) y las estrategias de reubicación del recurso (variable aleatoria, cualitativa, con ocho niveles). Para obtener los valores tanto de las áreas como de Bq y Pz, se utilizaron 16 datos por cada variable, con un total de 32 datos analizados para cada índice con 15 grados de libertad, mientras que para el análisis de los ocho grupos funcionales se consideraron los datos según comparación entre ambientes o áreas, utilizando 8 datos por variable, con un total de 16 datos analizados por área o ambiente con 7 grados de libertad.

RESULTADOS

Se recolectaron un total de 3116 ejemplares, pertenecientes a 40 especies, agrupadas en 12 géneros y 6 tribus (**Tabla I**). La tribu mejor representada fue Deltochilini con 13 especies, seguida por Ateuchini con 11 especies, mientras que los géneros con mayor riqueza fueron Canthon (S=9) y Canthidium (S=6). En cuanto a las especies capturadas, las 10 más abundantes fueron *Canthon chalybaeus* Blanchard (14,2%), *Onthophagus hircus* Billberg (13,0%), *Onthophagus* sp. 1 (11,3%), *Ontherus appendiculatus* (Mannerheim) (10,7%), *Canthon daguerrei* Martinez (8,9%), *Eurysternus caribaeus* (Herbst) (8,7%), *Ontherus sulcator* (Fabricius) (6,6%), *Canthon* sp. 2 (5,7%), *Canthidium* sp. 1 (4,4%) y *Dichotomius carbonarius* (Mannerheim) (3,5%); las cuales reunieron el 87,0% del total de individuos colectados en el estudio. De acuerdo al índice de cobertura de muestreo (cm) se capturó más del 99,5% de las especies (PNMb= 99,8%; ESE= 99,6%), mientras que el estimador Chao1 indicó una eficiencia de captura superior al 90% en las dos áreas estudiadas (PNMb= 97,8%; ESE= 91,9%).

Riqueza, diversidad y estructura de los ensambles de estercoleros

En cuanto a las áreas estudiadas, en el ESE se registraron los mayores valores de riqueza, abundancia y diversidad (S= 34; N= 1738; $^1D= 12,03$; $^2D= 9,23$) que en el PNMb (S= 22; N= 1378; $^1D= 8,90$; $^2D= 7,47$). De acuerdo al análisis de varianza no paramétrico (Kruskal-Wallis), hubo diferencias significativas entre ESE y PNMb en relación a los valores de riqueza [S (H= 9,4; $p= 0,002$)], no así en los de abundancia y diversidad [N (H= 2,1; $p= 0,149$); 1D (H= 3,6; $p= 0,057$) y 2D (H= 3,6; $p= 0,057$)].

En lo que respecta a los ambientes estudiados, los Bq presentaron mayor abundancia (N= 1635; S= 21; $^1D= 8,43$; $^2D= 6,73$), mientras que en Pz se encontraron mayor número de especies (N= 1481; S= 35; $^1D= 11,73$; $^2D= 8,29$). No se registraron diferencias significativas (K-W) entre Bq y Pz en ninguno de los cuatro atributos de diversidad estudiados [S (H= 0,0; $p= 0,954$), N (H= 0,3; $p= 0,603$), 1D (H= 0,3; $p= 0,563$) y 2D (H= 0,3; $p= 0,563$)].

Al comparar los ambientes de cada área, se encontró una mayor abundancia, riqueza y diversidad en Pz-ESE (S= 31; N= 847; $^1D= 9,29$; $^2D= 5,39$) que en Pz-PNMb (S= 17; N= 634; $^1D= 4,76$; $^2D= 3,48$). En Bq, los resultados fueron similares a los antes mencionados, siendo los valores de riqueza, abundancia y diversidad mayores en el ESE (S= 19; N= 891; $^1D= 8,50$; $^2D= 7,04$) que en el PNMb (S= 12; N= 744; $^1D= 6,50$; $^2D= 5,32$). Se registraron diferencias significativas (K-W) entre ambientes de cada área en relación a la riqueza [S (H=

9,9; $p= 0,018$]), no así en los otros tres atributos de diversidad [N ($H= 2,6$; $p= 0,463$); 1D ($H= 4,0$; $p= 0,259$); 2D ($H= 4,0$; $p= 0,259$)].

Tabla I: Abundancia de especies de escarabajos estercoleros en *Establecimiento Ganadero* (ESE) y *Parque Nacional* (PNMb), Corrientes, Argentina.

Tribu	GF	Género y especie	Estancia Santa Elena			Parque Nacional Mburucuyá			Total
			Bq	Pz	Total	Bq	Pz	Total	
Ateuchini	G5	<i>Ateuchus</i> sp. 1			0			1	1
	G8	<i>Canthidium barbaceicum</i> Preudhomme de Borre, 1886		1	1			0	1
	G8	<i>Canthidium cupreum</i> (Blanchard, 1845)		1	1		2	2	3
	G8	<i>Canthidium multipunctatum</i> (Balthasar, 1939)		33	33			0	33
	G8	<i>Canthidium</i> sp. 1	124	6	130	5	2	7	137
	G8	<i>Canthidium</i> sp. 2		1	1		2	2	3
	G8	<i>Canthidium</i> sp. 5		1	1			0	1
	G4	<i>Trichillum exterme punctatum</i> Preudhomme de Borre, 1880			0		2	2	2
	G4	<i>Trichillum heydeni</i> Harold 1868	172	39	211	218	14	232	443
	G4	<i>Trichillum quadridens</i> (Arrow, 1932)		13	13		2	2	15
Coprini	G4	<i>Trichillum</i> sp. 1			0		276	276	276
	G7	<i>Dichotomius bicuspidis</i> (Germar, 1824)		1	1			0	1
	G7	<i>Dichotomius carbonarius</i> (Mannerheim, 1828)		19	19			0	19
	G7	<i>Dichotomius nisus</i> (Olivier, 1789)		7	7		1	1	8
	G7	<i>Dichotomius</i> sp. 1	16	3	19	19	28	47	66
	G5	<i>Ontherus appendiculatus</i> (Mannerheim, 1829)		3	3		175	175	178
	G5	<i>Ontherus carinicollis</i> Luederwakht, 1931		2	2		4	4	6
	G5	<i>Ontherus</i> sp. 1		1	1			0	2
	G5	<i>Ontherus sulcator</i> (Fabricius, 1775)		2	2	7		7	9
	G2	<i>Canthon bispinus</i> (Germar, 1824)	27	4	31	78	1	79	110
Deltochilini	G2	<i>Canthon chalybaeus</i> Blanchard, 1843		8	72	80		0	80
	G2	<i>Canthon curvodilatatus</i> Schmidt, 1920			2	2		0	2
	G2	<i>Canthon daguerrei</i> Martinez, 1951	15	3	18	21	1	22	40
	G2	<i>Canthon mutabilis</i> Lucas, 1859	112	7	119	151		151	270
	G2	<i>Canthon paraguayanus</i> Raimundo, 2018			0		1	1	1
	G2	<i>Canthon podagricus</i> Harold, 1868			13	13		0	13
	G2	<i>Canthon quinquemaculatus</i> (Castelnau, 1840)	14	319	333			0	333
	G2	<i>Canthon</i> sp. 2			1	1		0	1
	G1	<i>Deltochilum elongatum</i> Felsche, 1907		1	1			0	1
	G1	<i>Deltochilum pseudoicarus</i> Balthasar 1939	90	114	204			0	204
Oniticellini	G1	<i>Holocanthon</i> sp. 1	181	56	237	97	70	167	404
	G1	<i>Malagoniella puncticollis aenicollis</i> (Blanchard, 1846)	113	56	169	131	52	183	352
	G3	<i>Eurysternus aeneus</i> Génier, 2009			0	8		8	8
	G3	<i>Eurysternus caribaeus</i> (Herbst, 1789)		2	2			0	2
	G4	<i>Onthophagus hircus</i> Billberg, 1815		1	3	4		0	4
Onthophagini	G4	<i>Onthophagus</i> sp. 1		1	1	2		0	2
	G4	<i>Onthophagus</i> sp. 2			3	3		0	3
	G4	<i>Onthophagus</i> sp. 5		1	4	5		0	5
	G4	<i>Onthophagus</i> sp. 6	10	58	68	7		7	75
	G6	<i>Sulcophanaeus menelas</i> (Castelnau, 1840)			0	2		2	2
Estancia Santa Elena			Parque Nacional Mburucuyá			Total			
Bq	Pz	Total	Bq	Pz	Total	Bq	Pz	Total	
Abundancia total			891	847	1738	744	634	1378	3116
Riqueza total			19	31	34	12	17	22	40
Diversidad de Orden 1 (1D)			8,50	9,29	12,03	6,50	4,76	8,90	13,99
Diversidad de Orden 2 (2D)			7,04	5,39	9,23	5,32	3,48	7,47	11,22

Por otra parte, las curvas de ranking-abundancia de especies no mostraron similitud entre los ambientes de cada área (**Fig. 3**). Bq-ESE se caracterizó por una curva con pendiente levemente pronunciada hacia la zona superior y media y las especies que componen el ensamble distribuidas equitativamente en acumulaciones por zonas. El 42.1% de las especies colectadas en este ambiente, fueron categorizadas como especies raras ($Er= n \leq 10$), en la que se incluyeron cinco especies con tan solo un ejemplar (singletons) y una única especie con dos ejemplares (doubletons). Por otro lado, Pz-ESE presentó una curva con pendiente pronunciada en toda su longitud y una distribución equitativa en la abundancia de las especies

que componen el ensamble. Además, el número de especies raras fue mayor que en el Bq-ESE (64.5%), en la cual se incluyeron ocho singletons y dos doubletons. Por otra parte, los ambientes del PNMB mostraron una distribución similar a los ambientes del ESE, con la presencia de mayor número de especies raras en Pz que en Bq. En Bq-PNMB la curva presentó una leve pendiente y la distribución de las especies se demuestra en la zona superior de la curva. Dentro de las especies raras (41,7%) se incluyó una única especie con dos ejemplares (doubletons). Por otro lado, Pz-PNMB presentó una pendiente ligeramente superior a la anterior, debido a un mayor número de especies y la presencia de pocas muy abundantes, resaltando que es el ambiente con menor diversidad en comparación a los otros analizados. Del 64.7% de las especies raras colectadas en este ambiente, se detectaron cinco singletons y cinco doubletons.

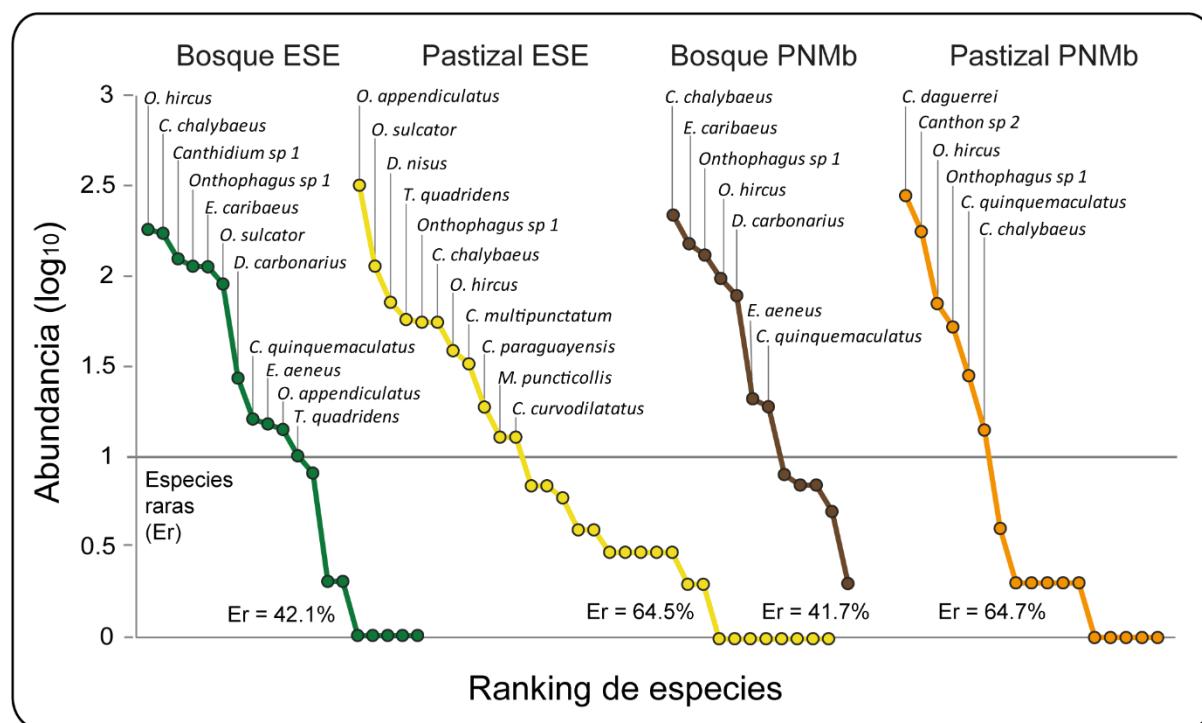


Fig.3: Curvas de ranking-abundancia de especies para las dos áreas estudiadas, el Establecimiento Ganadero y el Parque Nacional, Corrientes. Se indica el porcentaje de especies raras (Er), que corresponden a todas aquellas especies que se encuentran por debajo de la línea horizontal de abundancia (\log_{10}).

Al comparar las especies más abundantes, se encontraron diferencias entre los cuatro ambientes estudiados. En el ESE, *O. hircus* fue la especie dominante de Bq-ESE, mientras que *O. appendiculatus* lo fue en Pz-ESE. Por otra parte, *C. chalybaeus* fue la especie dominante en Bq-PNMB, y *C. daguerrei* lo fue de Pz-PNMB. *Canthon chalybaeus* representó a una de las especies abundantes en los cuatro ambientes, mientras que, *E. caribaeus* fue la

dominante en los Bq-PNMB y Bq-ESE, siendo categorizada como rara en los Pz-PNMB y Pz-ESE.

Recambio y composición de especies

Al analizar la composición de especies entre áreas, el índice de Bray-Curtis calculó un valor del 49%, por lo cual, habría un recambio intermedio de especies entre áreas. Así mismo, al estudiar la composición de especies de los mismos ambientes entre áreas, el índice antes mencionado calculó un valor de recambio elevado entre pastizales ($B-C=19\%$); mientras que, en los bosques, el valor de recambio fue bajo ($B-C= 69\%$). Al representar las relaciones de similitud entre especies entre los cuatro ambientes estudiados (dos por cada área), el NMDS mostró cuatro grupos claramente diferenciados (**Fig. 4**). Esta separación fue validada a partir del análisis de similaridad (ANOSIM), en el cual se registraron diferencias significativas en la composición de los escarabajos en los ambientes de cada área ($R= 0,93$; $p= 0,0003$).

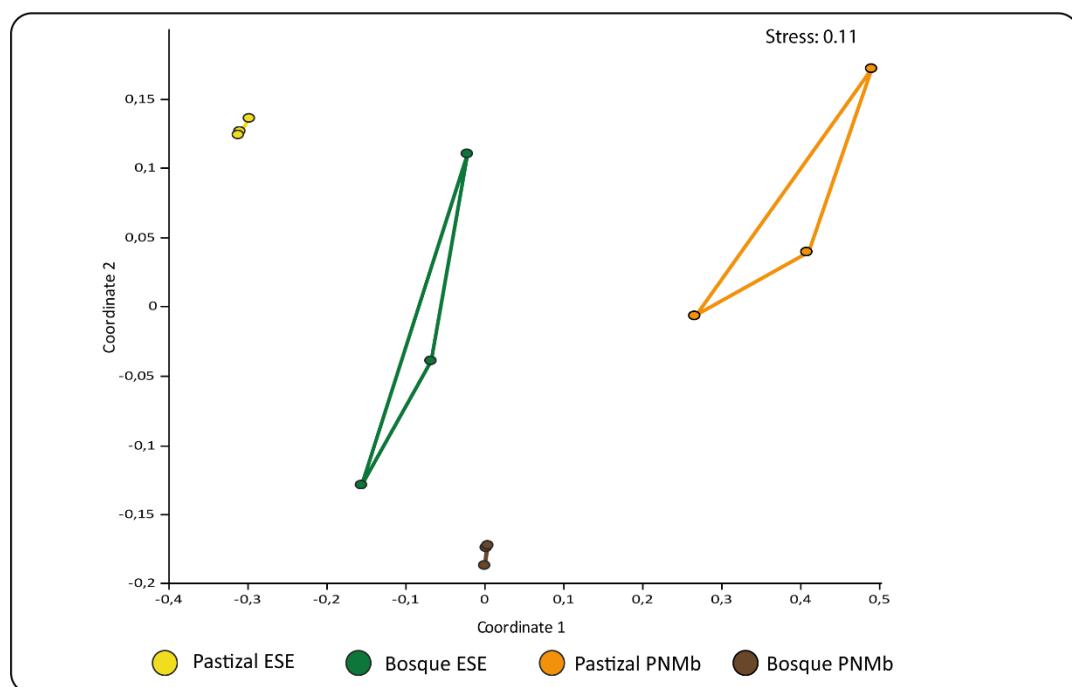


Fig.4: Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de escarabajos estercoleros en el Establecimiento Ganadero y el Parque Nacional, Corrientes, Argentina. Los puntos representan las réplicas (sitios) de cada uno de los ambientes estudiados: los puntos amarillos (●) corresponden a Pastizales del Establecimiento Ganadero Santa Elena (ESE), los naranjas (●) a Pastizales del Parque Nacional Mburucuyá (PNMB); los verdes (●) a Bosques del Establecimiento Ganadero; y los marrones (●) a Bosques del Parque.

De las 40 especies analizadas, ocho (20%) mostraron valores IndVal significativos ($p < 0,05$) (**Tabla II**), correspondientes a *C. multipunctatum*, *M. puncticollis*, *C. paraguayensis* y

T. externe punctatum en Pz-ESE, mientras que, en los ambientes del PNMb, *C. daguerrei*, *Canthon* sp. 2 lo fueron en Pz-PNMb y, *D. bicuspis* y *Ontherus* sp. 2 en Bq-PNMb.

Tabla II. Cuantificación del valor indicador de las especies según el método de IndVal

Área	Ambiente	Género y especie	%	p
Establecimiento ganadero	Pastizal	<i>Canthidium multipunctatum</i> (Balthasar, 1939)	100	0,0045
		<i>Canthon paraguayensis</i> Raimundo, 2018	66,67	0,0479
		<i>Malagoniella puncticollis aenicollis</i> (Blanchard, 1846)	100	0,0045
		<i>Trichillum externe punctatum</i> Preudhomme de Borre, 1880	66,67	0,0483
Parque Nacional Mburucuyá	Pastizal	<i>Canthon daguerrei</i> Martínez, 1951	100	0,0056
		<i>Canthon</i> sp. 2	98,31	0,0453
	Bosque	<i>Dichotomius bicuspis</i> (Germar, 1824)	77,78	0,0182
		<i>Ontherus</i> sp. 2	66,67	0,0446

Proporción de estercoleros según la estrategia de reubicación del recurso alimenticio

Al analizar la proporción de estercoleros de acuerdo a la estrategia de reubicación del recurso alimenticio (telocópridos, endocópridos y paracópridos) entre en Bq y Pz (**Tabla III**), se pudo observar que en Pz los paracópridos fueron los más abundantes (S= 20; N= 866) que los telecópridos (S=14; N=604), siendo los endocópridos más escasos (S=2; N=11). Dentro de los paracópridos, la especie dominante fue *O. appendiculatus* representando el 21,5% del total de ejemplares capturados en Pz. Los paracópridos en Bq también fueron los dominantes (S=16; N=910), seguido por los telecópridos (S=3; N=426) y endocópridos (S=2; N=299). Dentro de los paracópridos, la especie dominante fue *O. hircus*, representando el 17,0% del total colectado en este ambiente. No se obtuvieron diferencias significativas en la N (H= 0,3; p= 0,558) ni S (H= 1,5; p= 0,212) de estercoleros de acuerdo con las distintas estrategias de reubicación del recurso alimenticio para las dos unidades de vegetación.

Por otra parte, al comparar las áreas muestreadas (**Tabla III**), se pudo observar que en el ESE los paracópridos presentaron mayor riqueza y abundancia (S=22; N=1311), seguidos de los telecópridos (S=10; N=290) y endocópridos (S=2; N=137). Dentro de los

paracópridos, la especie más abundante fue *O. appendiculatus* (N= 333; 19,2% de ESE). Por el contrario, en el PNMB, los telecópridos fueron los más abundantes (S=9; N=740), seguidos de los paracópridos (S=11; N=465) y endocópridos (S=2; N=173). Dentro de los telecópridos, la especie más abundante fue *C. daguerrei* (N= 276; 20,0% del PNMB). No se obtuvieron diferencias significativas en la N ($H= 2,5; p= 0,116$) y S ($H= 4,5; p= 0,030$) de estercoleros de acuerdo con las distintas estrategias de reubicación del recurso alimenticio para las dos áreas.

Al estudiar los ocho grupos funcionales entre en Bq y Pz (**Tabla III**), se pudo observar que en Pz hubo más abundancia de los telecópridos diurnos (G2) (N= 584; 39,4% del Pz), seguido por los paracópridos nidificantes nocturnos (N= 434; 29,3% del Pz). Por otro lado, en Bq, los pequeños no rodantes (N= 553; 33,8% del Bq) fueron los más abundantes, seguido por los telecópridos diurnos (N= 425; 26% del Bq). Las diferencias en la abundancia de estercoleros según los grupos funcionales en las dos unidades de vegetación no fueron significativas ($H= 0,04; p= 0,833$).

Por otra parte, al relacionar las áreas muestreadas (**Tabla III**), se pudo observar que, en el ESE, los paracópridos nidificantes nocturnos (G5) fueron los más abundantes (N= 539; 31,0% de ESE), seguidos de los pequeños no rodantes (G4) (N= 488; 28,1% de ESE) y telecópridos diurnos (N= 273; 15,7% de ESE). Dentro de los paracópridos nidificantes nocturnos, la especie más abundante fue *O. appendiculatus* (N= 333; 19,2% de ESE). Por el contrario, en el PNMB, los telecópridos diurnos (G2) fueron los más diversos y abundantes (S= 8; N= 736; 53,4% del PNMB), seguidos de los pequeños no rodantes (N= 368; 26,7% del PNMB) y endocópridos nidificantes (N= 173; 12,6% del PNMB). Dentro de los telecópridos diurnos, *C. daguerrei* fue la especie dominante (N= 276; 20,0% del PNMB). Las diferencias en la abundancia de estercoleros referente a los grupos funcionales en las dos áreas no fueron significativas ($H= 0,9; p= 0,344$).

Tabla III: Abundancia de escarabajos estercoleros según la estrategia de reubicación del recurso alimenticio y los grupos funcionales en *Establecimiento Ganadero* (ESE) y *Parque Nacional* (PNMb), Corrientes, Argentina

Estrategia	Grupos Funcionales	Tribu	Establecimiento			Parque Nacional			Total
			Bq	Pz	Total	Bq	Pz	Total	
Telecópridos	(G1) Telecópridos diurnos	Deltochilini	188	85	273	237	499	736	1009
	(G2) Telecópridos nocturnos	Deltochilini	1	16	17		4	4	21
Endocópridos	(G3) Endocópridos nidificantes	Oniticellini	127	10	137	172	1	173	310
Paracópridos	(G4) Pequeños no rodantes	Ateuchini	11	65	76	9	1	10	86
	(G5) Paracópridos nidificantes nocturnos	Onthophagini	297	115	412	236	122	358	770
	(G6) Paracópridos nidificantes grandes	Coprini	105	434	539			0	539
	(G7) Paracópridos no nidificantes	Phanaeni	1	1	2			0	2
	(G8) Paracópridos nidificantes diurnos	Coprini	37	78	115	85	1	86	201
		Ateuchini	124	43	167	5	6	11	178
	Abundancia total		891	847	1738	744	634	1378	3116

Al analizar la estructura funcional de los ocho grupos antes mencionados en relación con los ambientes en cada área (**Fig. 5**), se observó que los telecópridos diurnos (G2) fueron los más abundantes en los Pz-PNMb (N=499), seguido por los paracópridos nidificantes nocturnos (G5) en los Pz-ESE (N=434), los cuales, además, solo estuvieron presentes en los ambientes de ESE. Al comparar las áreas, se demostró que la totalidad de los grupos funcionales se presentaron en el ESE, mientras que solo seis de ellos estuvieron presentes en el PNMb, siendo representados por los rodadores y endocópridos. Cabe destacar que, los paracópridos nidificantes grandes (G6) solo estuvieron presentes en el ESE, representado por la especie *Sulcophanaeus menelas* (N=2). Por otra parte, los paracópridos nidificantes diurnos (G8) presentaron una abundancia hasta 15 veces superior en el ESE (N=167) en relación con el PNMb (N=11), lo que se evidenció en los Bq-ESE (N=124).

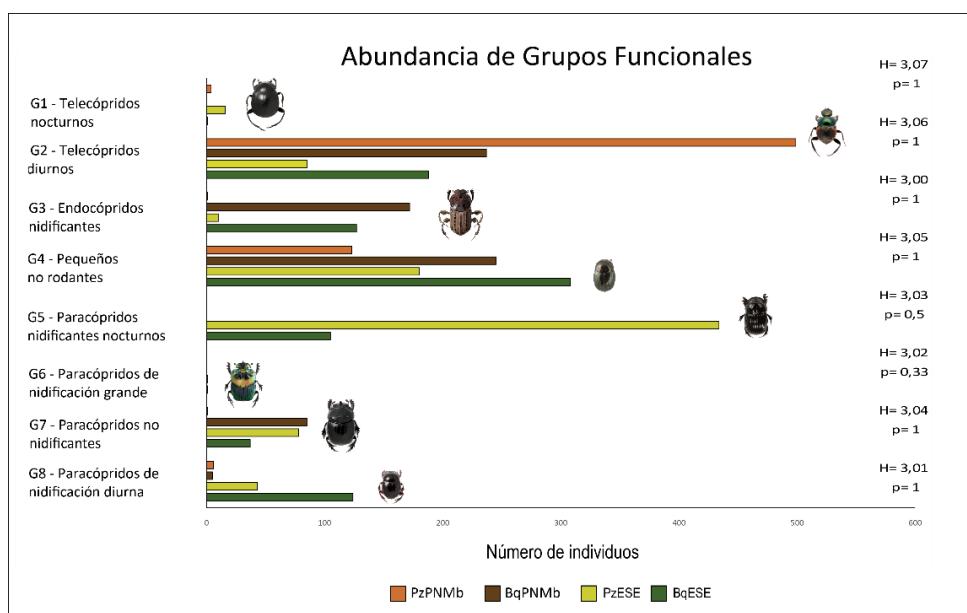


Fig.5: Abundancia de grupos funcionales de escarabajos estercoleros en el Establecimiento Ganadero y el Parque, Corrientes, Argentina. Las barras representan cada uno de los ambientes estudiados: las amarillas (●) corresponden a pastizales del Establecimiento Ganadero Santa Elena (ESE), las naranjas (●) a pastizales del Parque Nacional Mburucuyá (PNMb); las verdes (●) a bosques del Establecimiento Ganadero; y las marrones (●) a bosques del Parque.

DISCUSIÓN

La mayoría de los estudios sobre ensambles de Scarabaeinae en el país abordaron el efecto del reemplazo y la degradación de los bosques nativos del nordeste argentino sobre la diversidad y las funciones ecosistémicas de los mismos, principalmente en la subregión chaqueña (Damborsky et al., 2008, 2015; Ibarra-Polesel et al., 2015, 2018), la selva Paranaense (Giménez Gómez et al., 2018, 2019, 2020, 2021, 2022) y los Esteros del Iberá (Bobadilla et al., 2024). Este trabajo introduce aportes acerca de la diversidad y composición de especies de escarabajos estercoleros en el Parque Nacional Mburucuyá.

Riqueza y estructura de los ensambles de escarabajos estercoleros

En relación con la primera hipótesis, si bien se esperaba encontrar una mayor riqueza y diversidad en bosques debido a su mayor complejidad estructural, los resultados obtenidos indican lo contrario, ya que la riqueza y diversidad alfa fue mayor en Pz que en Bq. Estas diferencias podrían deberse a que las especies fueron capaces de subsistir en estos ambientes abiertos a partir del estiércol del ganado y que los individuos presentes cuentan con suficiente recurso para completar su ciclo de vida en ese lugar (de la Vega et al., 2014; Aucejo Ibáñez & Manzano Baena, 2024). Además de lo mencionado anteriormente, los pastizales pueden presentar una mayor heterogeneidad del suelo y disponibilidad de recursos a pequeña escala, lo que genera una mayor variedad de nichos ecológicos y una mayor diversidad de especies (Martínez-Falcón et al., 2018; Noureen et al., 2021). Es así que, los pastizales son ecosistemas dinámicos, sujetos a frecuentes perturbaciones naturales como incendios o sequías, que pueden crear parches de vegetación en diferentes etapas de sucesión, lo que favorece la coexistencia de especies con diferentes requerimientos (González, 2015; Ríos Díaz, 2018).

Los estudios que realizaron comparaciones entre diferentes ambientes en el Chaco Húmedo en distintos grupos taxonómicos (Coleoptera, Hymenoptera y Diptera), han hallado mayor riqueza en bosques nativos y con ganado que en pasturas abiertas (Chaparro Fariña, 2018; Guerra Alonso et al., 2019; Assunção et al., 2020; Dufek et al., 2024; Larrea et al., 2024). En este estudio se observaron diferencias en la abundancia, riqueza y diversidad de especies entre el PNMB y el ESE, los cuales fueron mayores en este último, con predominio en Pz y en segundo lugar Bq. Esto podría deberse a la presencia de ganado que pastorea en los pastizales y circula a través de las isletas de bosques inmersas en los campos (Guerra Alonso et al., 2019; Guzmán, 2020).

La transformación de bosques nativos en pastizales, como demuestran estudios sobre escarabajos estercoleros (Giménez Gómez et al., 2018, 2020; Gómez-Cifuentes et al., 2015, 2017) y sobre la pérdida de dosel arbóreo (Guerra Alonso et al., 2019), altera la riqueza y composición de las comunidades, reduciendo la biodiversidad. Sin embargo, en este trabajo, al comparar los atributos de diversidad alfa, se observó que la riqueza, abundancia y diversidad fueron superiores en el ESE que en el PNMB. Esto podría deberse a que en las áreas ganaderas la oferta de alimento es mayor, esto posiblemente dio lugar a una alta dominancia de las especies predominantemente coprófagas por sobre las restantes (de la Vega et al., 2014; Giménez Gómez et al., 2019; Bobadilla, 2022). Las pendientes de la curva de Whittaker revelan que los Pz-ESE presentan la mayor abundancia de especies, evidenciando un patrón similar a los Pz-PNMB.

Recambio de especies

Los resultados confirman la segunda hipótesis, ya que se hallaron diferencias en la composición de especies, los valores de recambio fueron elevados en Pz, no así en Bq y se categorizaron ocho especies como indicadoras de estos hábitats. Tales resultados se explican porque los bosques, que presentan condiciones microclimáticas más estables y albergan especies con menor tolerancia a perturbaciones, mostraron mayor similitud entre sí, con *D. bicuspis* y *Ontherus* sp. 2 como especies características. Por el contrario, las observaciones en los pastizales revelaron la presencia de diferentes especies de *Canthon* como especies indicadoras del ambiente. Además, se halló una marcada variación en la composición de especies, con especies indicadoras distintivas: *C. multipunctatum* y *M. puncticollis* en el ESE, y *C. daguerrei* y *Canthon* sp. 2 en el PNMB. Registros obtenidos previamente en estudios realizados en ambientes similares respaldan estos resultados, denotando que las áreas ganaderas presentan a los Deltochilini como tribu con especies indicadores de pastizales (Bobadilla, 2022; Guerra Alonso et al., 2022, 2023) y Coprini en bosques (Giménez Gómez et al., 2018; Gómez-Cifuentes et al., 2017, 2023).

En relación a la composición de especies, los resultados obtenidos del análisis el índice de similaridad de Bray-Curtis, Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMDS) y ANOSIM indican que el ambiente (Pz o Bq) es un factor determinante en la composición de especies, y que cada uno de los ambientes estudiados alberga una comunidad biológica única. Estas diferencias entre los conjuntos de ambientes podrían estar asociadas a la utilización del recurso entre las diferentes especies en un mismo espacio, generando distintos nichos ecológicos con especies de alta tolerancia a las áreas ganaderas (de la Vega et al., 2014;

Gómez-Cifuentes et al., 2015; González, 2015; Guzmán Miranda, 2018; Rios Díaz, 2018). Bobadilla (2022) afirma que las especies raras juegan un importante rol al analizar la similaridad entre ensamblajes, lo que podría llevar a inferir valores exagerados de recambio. La composición de las especies ha sufrido alteraciones, según lo registrado en investigaciones previas, como consecuencia de las actividades ganaderas en distintas regiones, incluyendo el Chaco Argentino (Damborsky et al., 2008; Ibarra-Polesel et al., 2015; Guerra Alonso, 2020; Bobadilla et al., 2024) y el Bosque Atlántico (Gómez-Cifuentes et al., 2015, 2017; Giménez Gómez et al., 2018, 2019, 2020, 2021, 2022; Soto et al., 2019). Estudios comparativos en bosques subtropicales revelan una fuerte relación entre la vegetación y la estructura de las comunidades de escarabajos estercoleros (Montenegro & Vargas Ríos, 2008; Ibarra-Polesel et al., 2015; Giménez Gómez et al., 2018; Guzmán Miranda, 2018; Guerra Alonso et al., 2023; Morales Alba et al., 2023). En este estudio, el resultado podría atribuirse a la diferencia en la disponibilidad de recursos y a las estructuras de la vegetación de cada ambiente. Como respuestas a estos resultados, Nichols et al. (2013) resaltan la importancia de considerar el contexto regional al evaluar los impactos de las perturbaciones antropogénicas. La heterogeneidad en la disponibilidad de recursos y en la estructura de la vegetación entre diferentes ambientes influye directamente en la respuesta funcional de los escarabajos estercoleros. Esta variabilidad regional sugiere que las generalizaciones sobre los efectos de las perturbaciones en estos insectos pueden ser limitadas y que es necesario un enfoque más localizado para comprender plenamente sus dinámicas poblacionales y ecológicas. Por otro lado, (da Silva & Cassenote, 2019) expusieron que el principal determinante de la respuesta funcional de los escarabajos es la estacionalidad climática. Además, la marcada disparidad ambiental entre los hábitats originales y los usos actuales de la tierra es un fuerte predictor de los cambios en las comunidades biológicas.

Proporción de estercoleros según la estrategia de reubicación del recurso alimenticio

En cuanto a la tercera hipótesis, tal lo esperado, en el ESE hubo una mayor proporción de tuneleros, representado por una mayor abundancia de los paracópridos nidificantes nocturnos que en el PNMB, donde predominaron los rodadores. Esto se explica debido a que los paracópridos son diversos en tamaño y actividad diaria por lo que pueden adaptarse a las variaciones de los factores ambientales (Doube, 1990; Pessôa et al., 2017; Casas et al., 2021), mientras que los rodadores (telecópridos) habitan en el PNMB donde la intervención antrópica, como el pastoreo o la agricultura, que pueden alterar la comunidad de escarabajos, no son factores interviniéntes (Doube, 1990; Hallmann et al., 2017; Pessôa et al., 2017).

Al analizar la estrategia de utilización del recurso, se observó una marcada tendencia hacia una mayor presencia de paracópridos en el ESE, particularmente en los Pz por sobre Bq. Esto puede deberse a que las condiciones climáticas presentes en los pastizales (Giménez Gómez et al., 2018), tales como los cambios en la temperatura (Ibarra-Polesel et al., 2015) o la disminución de la humedad del suelo (Ortega-Echeverría et al., 2019), llevan a la deshidratación del estiércol, afectando el desarrollo de las especies de estercoleros que movilizan el recurso, estrategia utilizada por los telecópridos (Medina Hernández, 2002; Martínez et al., 2009). Es así como las especies que no desplazan el recurso y construyen túneles, estrategia utilizada por los paracópridos, se adaptan a las condiciones mencionadas anteriormente (Casas et al., 2021). Estos hallazgos resaltan la importancia de los pastizales como hábitat para estos organismos y sugieren que las prácticas de manejo ganadero podrían influir en su distribución.

Además, en el presente estudio se ha observado que los telecópridos diurnos predominaron en los Pz, destacando los del PNMB, lo cual puede explicarse con un proceso de colonización, junto con mejores condiciones de adaptación a las condiciones microclimáticas de los pastos (Silva et al., 2014) que les permite la utilización de las heces como fuente de alimento y anidación. En contraste a los Pz, los endocópridos fueron más abundantes en Bq, lo que se debe a que estos coprófagos han desarrollado adaptaciones fisiológicas y comportamentales para completar su ciclo en el interior de las heces (Martínez et al., 2009). La humedad y la temperatura son factores determinantes para el mantenimiento del estiércol en el suelo (Giménez Gómez et al., 2018). En Bq, al contrario que en Pz, la estructura vegetal más compleja proporciona un microclima más estable para las heces, lo que favorece la presencia de los endocópridos (Noriega et al., 2007). Además, los pequeños no rodantes ocuparon el primer lugar en Bq en comparación con Pz, lo que se debe a que las especies pequeñas no son tan eficientes en funciones ecológicas como eliminar estiércol o remover tierra (Simmons & Ridsdill-Smith, 2011; Morales Alba et al., 2023).

Este trabajo contribuye al conocimiento de la diversidad y composición de los escarabajos estercoleros del Parque Nacional Mburucuyá, uno de los Parques nacionales con más relevancia gracias a la protección de la diversidad florística de bosques subxerófilos, hidrófilos, pastizales, esteros y cañadas, junto a una amplia variedad de aves, anfibios, reptiles, mamíferos y peces (Kurtz et al., 2001; Ruf et al., 2003; Martinez & Ferucci, 2005; Rubio et al., 2006; Chatellenaz et al., 2010; Meza Torres & Meza Torres, 2012; Damborsky et al., 2015). La importancia de crear proyectos de estudio de las especies que habitan este

ecosistema constituye una fuente imprescindible para conocer las especies nativas y su rol invaluable en cada hábitat. Los hallazgos de esta investigación evidencian que la comunidad de escarabajos estercoleros desempeña un papel crucial en la regulación de los flujos de nutrientes en ecosistemas terrestres. Al remover y enterrar materia fecal de vertebrados, estos insectos aceleran la descomposición orgánica, incrementando la disponibilidad de nutrientes en el suelo y contribuyendo a la fertilidad del mismo. (Halffter et al., 1982; Soto et al., 2019; deCastro-Arrazola et al., 2020; Giménez Gómez et al., 2020; Guerra Alonso et al., 2021).

Teniendo en cuenta estos primeros resultados, se describen las diferentes respuestas funcionales de las especies a las alteraciones antrópicas y la adaptación de los seres vivos, por lo cual es fundamental encontrar un equilibrio entre el desarrollo social y la protección de los ambientes nativos, considerando el gran impacto que tienen los cambios en los ecosistemas locales y buscar soluciones sostenibles manteniendo las áreas protegidas en la medida en que se expanden las áreas ganaderas y urbanas.

CONCLUSIONES

- Se encontró que el ESE presenta mayor diversidad y abundancia que el PNMB y el análisis de varianza no paramétrico (K-W) evidencia diferencias significativas en cuanto a riqueza y diversidad.
- Se registraron mayores valores de diversidad en los ambientes del ESE que en los del PNMB.
- *Canthon daguerrei* fue la especie dominante en el PNMB, mientras que *O. appendiculatus* lo fue en el ESE.
- La presencia de especies raras fue mayor en los ambientes del PNMB, evidenciándose mayormente en los Pz-PNMB.
- Los Pz presentaron un recambio elevado de especies, mientras que en los Bq fue bajo, demostrado por un alto valor de similaridad de especies.
- *Canthidium multipunctatum* y *M. puncticollis* resultaron especies indicadoras en Pz-ESE, mientras que *C. daguerrei* y *Canthon* sp. 2 lo fueron en los Pz-PNMB.
- Los paracópridos fueron los más abundantes tanto en Pz como en Bq.
- Los endocópridos demostraron ser un grupo funcional más asociado a los bosques, donde su abundancia fue notablemente mayor.
- En el ESE los paracópridos fueron los más diversos y abundantes, mientras que, en el PNMB, lo fueron los telecópridos.
- Los telecópridos diurnos constituyeron el 39.4% de la composición taxonómica de los Pz, predominando en los Pz-PNMB. Los pequeños no rodantes representaron, por su parte, el 33.8% del total de los Bq, evidenciando una distribución diferencial entre ambos grupos.
- En el ESE predominaron los paracópridos nidificantes nocturnos (31,0% del área) y que representaron a los Pz-ESE, mientras que en el PNMB los más abundantes fueron los telecópridos diurnos (53,4% del área).
- Este estudio demuestra la necesidad de implementar estrategias de conservación efectivas que aseguren la protección de los ecosistemas y su biodiversidad.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre Mendoza, Z. (2013). Guía de métodos para medir la biodiversidad. *Área Agropecuaria y de Recursos Naturales Renovables. Carrera de Ingeniería Forestal, Universidad Nacional de Loja*, 37(6), 82.
- Alcolado, P. M. (1998). Conceptos e índices relacionados con la diversidad. *Avicennia*, 8(9), 7–21. <https://www.researchgate.net/publication/265963780>
- Arana, M. D., Natale, E., Ferretti, N., Romano, G., Oggero, A., Martínez, G., Posadas, P., & Morrone, J. J. (2021). Esquema biogeográfico de la República Argentina. In Myriam Catania, Gustavo Sánchez, & Andrés Ortiz (Eds.), *Fundación Miguel Lillo: Vol. Opera Lilloana 56* (1st ed.). Fundación Miguel Lillo.
- Arbo, M. M. (2004). Flórula del Parque Nacional Mburucuyá. *INSUGEO*, 12, 117–124.
- Arellano Gámez, L., León Cortés, J. L., Halffter Salas, G., & Ferguson, B. G. (2007). Efectos del manejo y de la estructura del paisaje sobre la diversidad y movilidad de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en selvas bajas caducifolias de Chiapas. *El Colegio de la Frontera Sur*, 1–3.
- Arellano, L., & Castillo-Guevara, C. (2014). Efecto de los incendios forestales no controlados en el ensamble de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un bosque templado del centro de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(3), 854–865. <https://doi.org/10.7550/rmb.41756>
- Assunção, V. A., Da Silva, D. M., Dalponti, G., Sartori, Â. L. B., Casagrande, J. C., & De Freitas Mansano, V. (2020). Environmental filters structure plant communities in the Brazilian Chaco. *Acta Botanica Brasilica*, 34(4), 746–754. <https://doi.org/10.1590/0102-33062020abb0205>
- Aucejo Ibáñez, M., & Manzano Baena, P. (2024). *Sostenibilidad asociada a la trashumancia y su similitud con los procesos naturales mediados por herbívoros*.
- Balzarini, M., Gonzalez, L. A., Tablada, M., & Casanoves, F. (2008). *Infostat: manual del usuario* (2008). Grupo InfoStat. <https://www.researchgate.net/publication/283491340>
- Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O. U., Swartz, B., Quental, T. B., Marshall, C., McGuire, J. L., Lindsey, E. L., Maguire, K. C., Mersey, B., & Ferrer, E. A.

- (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? In *Nature* (Vol. 471, Issue 7336, pp. 51–57). <https://doi.org/10.1038/nature09678>
- Barona, D. (2021). Propiedades de los índices de equidad según su relación con atributos comunitarios. *SouthSustainability*, 2(1), 1–5.
- Baselga, A., & Gómez Rodríguez, C. (2019). Alpha, beta and gamma diversity: measuring differences in biological communities. *Nova Acta Científica Compostelana (Bioloxía)*, 26, 39–45.
- Beinticinco, L. (2022). Distintos grados de endemidad en el Parque Nacional Lihué Calel, La Pampa, Argentina. *Semiárida: Revista de La Facultad de Agronomía UNLPam*, 32(1), 57–60. [https://doi.org/10.19137/semiarida.2022\(01\).57-60](https://doi.org/10.19137/semiarida.2022(01).57-60)
- Bezaury-Creel, J., & Gutiérrez Carbonell, D. (2009). *Áreas naturales protegidas y desarrollo social en México* (S. Graf Montero & A. Gómez-Pompa, Eds.; Vol. 2). CONABIO.
- Bobadilla, Y. (2022). *Preferencias tróficas de escarabajos copro-necrófagos en áreas refaunadas y ganaderas de los Esteros del Iberá*. Universidad Nacional del Nordeste.
- Bobadilla, Y., Ibarra-Polesel, M., Zurita, G., & Gómez-Cifuentes, A. (2024). Ecological cascades following trophic rewilling: a case of study with dung beetles in the Iberá wetlands of Argentina. *Biological Conservation*, 291, 1. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.biocon.2024.110478>
- Burkart, R., Bárbaro, N. O., Sánchez, R. O., & Gómez, D. A. (1999). *Eco-regiones de la Argentina*.
- Burkart, R., Carpinetti, B., Molinari, R., Carminati, A., Martín, G., Balabusic, A., Raffo, L., Machain, N., Almirón, M., Paz Barreto, D., Ochoa, M., Melhem, S., Gazibe, V., Rodríguez, V., Monguillot, J., Somma, D., Moreno, D., Fourcade de Ruiz, M., Simonetti de Uribelarrea, D., ... Rojas, P. (2007). *Las Áreas Protegidas en la Argentina. Herramienta Superior para la conservación de nuestro patrimonio natural y cultural*.
- Cabrera, A. L. (1994). Regiones Fitogeográficas Argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*, 2(1).
- Casas, C., Pineda, N., Monroy, D., Realpe, E., & Noriega, J. A. (2021). Seasonal variation of the biomass of a dung beetle assemblage (Coleoptera: Scarabaeinae) in a high andean

grassland. *Acta Biologica Colombiana*, 26(3), 318–326.
<https://doi.org/10.15446/abc.v26n3.84603>

Cassenote, S., Valois, M. C., Maldaner, M. E., & Vaz-De-Mello, F. Z. (2020). Taxonomic revision of dichotomius (Selenocopris) nesus (Olivier, 1719) and Dichotomius (Selenocopris) superbus (Felsche, 1901). *Revista Brasileira de Entomologia*, 64(3).
<https://doi.org/10.1590/1806-9665-RBENT-2020-0007>

Ceballos, C. (2001). Especies raras, el conocimiento de la diversidad biológica y la conservación. *CONABIO, 38(Biodiversitas)*, 9–13.

Chamorro, W., Marín-Armijos, D., Granda, V., & Vaz-De-Mello, F. Z. (2018). Checklist with a key to genera and subgenera of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) present and supposed for Ecuador. *Revista Colombiana de Entomología*, 44(1), 72–100.
<https://doi.org/10.25100/socolen.v44i1.6545>

Chao, A., & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecological Society of America*, 93(12), 2533–2547.

Chaparro Fariña, S. (2018). *Comparación de la abundancia y distribución espacial de mamíferos en diferentes ecosistemas del Chaco Húmedo*. Universidad Nacional de Asunción.

Chatellenaz, M. L., Cano, ;, Paula D, Saibene, ;, Carlos, Ball, ;, & Héctor A. (2010). Inventario de las aves del Parque Nacional Mburucuyá (Provincia de Corrientes, Argentina). In *Acta zoológica lilloana* (Vol. 54, Issue 2).

Clavijo-Bustos, J., & Lopera, A. (2020). Notas sobre la recolecta de especies raras de Scarabaeoidea neotropicales con énfasis en Colombia. In LC Pardo-Locarno, MC Gallego-Ropero, & J Montoya-Lerma (Eds.), *VII Curso Escarabajos de Colombia (Coleoptera: Scarabaeoidea): taxonomía, biología y ecología* (pp. 65–75). Editorial Universidad del Pacífico. <https://www.researchgate.net/publication/359365744>

Cobos Hernández, R. M. (2017). *Diversidad de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) y su relación con factores ambientales en tres zonas de vida en Norte de Santander, Colombia*. [Grado]. Facultad de Ciencias Básicas-Universidad de Pamplona.

- da Silva, P. G., & Cassenote, S. (2019). Environmental drivers of species composition and functional diversity of dung beetles along the Atlantic Forest–Pampa transition zone. *Austral Ecology*, 44(5), 786–799. <https://doi.org/10.1111/aec.12749>
- Da Silva, P. G., Vaz-de-Mello, F. Z., & Di Mare, R. A. (2013). Diversity and seasonality of Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) in forest fragments in Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brazil. *Anais Da Academia Brasileira de Ciências*, 85(2), 679–697. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=32727844022>
- Damborsky, M. P., Alvarez Bohle, M. C., Ibarra Polesel, M. G., Porcel, E. A., & Fontana, J. L. (2015). Spatial and Temporal Variation of Dung Beetle Assemblages in a Fragmented Landscape at Eastern Humid Chaco. *Neotropical Entomology*, 44(1), 30–39. <https://doi.org/10.1007/s13744-014-0257-2>
- Damborsky, M. P., Bar, M. E., Álvarez Bohle, M. C., & Oscherov, E. B. (2008). Comunidad de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en dos bosques del Chaco Oriental Húmedo, Argentina. *Rev. Soc. Entomol. Argent.*, 67(1–2), 145–153.
- de la Vega, H. F., Elizalde V, M., González C, C., & Reyes S, C. G. (2014). *Boletín INIA No 295 Escarabajos estercoleros para la ganadería de la región de Aysén*.
- deCastro-Arrazola, I., Hortal, J., Noriega, J. A., & Sánchez-Piñero, F. (2020). Assessing the functional relationship between dung beetle traits and dung removal, burial, and seedling emergence. *Ecology*, 101(10). <https://doi.org/10.1002/ecy.3138>
- Doube, B. M. (1990). A functional classification for analysis of the structure of dung beetle assemblages. *Ecological Entomology*, 15, 371–383.
- Dufek, M. I., Larrea, D. D., Damborsky, M. P., & Mulieri, P. R. (2024). Diversity response of necrophagous dipteran communities and their functional groups to an anthropization gradient. *Acta Tropica*, 253, 107164. <https://doi.org/10.1016/J.ACTATROPICA.2024.107164>
- Dufrêne, M., & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67(3), 345–366. <https://doi.org/10.2307/2963459>

- Emlen, D. J., Marangelo, J., Ball, B., & Cunningham, C. W. (2005). Diversity in the weapons of sexual selection: Horn evolution in the beetle genus *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Evolution*, 59(5), 1060–1084.
- Falqueto, S. A., Vaz-de-mello, F. Z., & Schoereder, J. H. (2005). Are fungivorous Scarabaeidae less specialist? *Ecología Austral*, 15, 17–22.
- Feer, F., & Pincebourde, S. (2005). Diel flight activity and ecological segregation within an assemblage of tropical forest dung and carrion beetles. *Journal of Tropical Ecology*, 21(1), 21–30. <https://doi.org/10.1017/S0266467404002056>
- Gallina-Tessaro, S. (2019). Ecology and Conservation of Tropical Ungulates in Latin America. In S. Gallina-Tessaro (Ed.), *Ecology and Conservation of Tropical Ungulates in Latin America*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-28868-6>
- Gallo-Viracocha, F., Chamorro, W. R., Enríquez, S., Guasumba, V., Delgado, S., Araujo, P., & López-Iborra, G. (2024). Biodiversity and Altitudinal Variation of Dung Beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) in the Oglán Alto Watershed, Ecuadorian Amazon. *Acta Zoologica Lilloana*, 68(1), 117–139. <https://doi.org/10.30550/j.azl/1892>
- Giménez Gómez, V. C., Lomáscolo, S. B., Zurita, G. A., & Ocampo, F. (2018). Daily activity patterns and thermal tolerance of three sympatric dung beetle species (Scarabaeidae: Scarabaeinae: Eucraniini) from the Monte Desert, Argentina. *Neotropical Entomology*, 47(6), 821–827. <https://doi.org/10.1007/s13744-017-0567-2>
- Giménez Gómez, V. C., Verdú, J. R., Casanoves, F., & Zurita, G. A. (2022). Functional responses to anthropogenic disturbance and the importance of selected traits: A study case using dung beetles. *Ecological Entomology*, 47(4), 503–514. <https://doi.org/10.1111/een.13135>
- Giménez Gómez, V. C., Verdú, J. R., Gómez-Cifuentes, A., Vaz-de-Mello, F. Z., & Zurita, G. A. (2018). Influence of land use on the trophic niche overlap of dung beetles in the semideciduous Atlantic forest of Argentina. *Insect Conservation and Diversity*, 11(6), 554–564. <https://doi.org/10.1111/icad.12299>
- Giménez Gómez, V. C., Verdú, J. R., Guerra Alonso, C. B., & Zurita, G. A. (2018). Relationship between land uses and diversity of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae)

in the southern Atlantic forest of Argentina: which are the key factors? *Biodiversity and Conservation*, 27(12), 3201–3213. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1597-8>

Giménez Gómez, V. C., Verdú, J. R., Velazco, S. J. E., & Zurita, G. A. (2021). Dung beetle trophic ecology: are we misunderstanding resources attraction? *Ecological Entomology*, 46(3), 552–561. <https://doi.org/10.1111/een.13001>

Giménez Gómez, V. C., Verdú, J. R., & Zurita, G. A. (2019). Factores claves que afectan a la preferencia trófica y diversidad de coleópteros copro-necrófagos del bosque Atlántico de Argentina: una propuesta de conservación. *Cuadernos de Biodiversidad*, 56, 26. <https://doi.org/10.14198/cdbio.2019.56.03>

Giménez Gómez, V. C., Verdú, J. R., & Zurita, G. A. (2020). Thermal niche helps to explain the ability of dung beetles to exploit disturbed habitats. *Scientific Reports*, 10(1), 1–14. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-70284-8>

Giovâni Da Silva, P., Zagury Vaz-De-Mello, F., & Di Mare, R. A. (2011). Guia de identificação das espécies de Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) do município de Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil. *Biota Neotrop*, 11(4). <http://www.biotaneotropica.org.br/v11n4/pt/abstract?article+bn03411042011> <http://www.biotaneotropica.org.br/v11n4/en/abstract?article+bn03411042011>

Gómez-Cifuentes, A., Gimenez-Gómez, V., Munevar-Lozano, A., & Zurita, G. A. (2015). Estructura y composición de las comunidades de escarabajos esterceroleros (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en diferentes sistemas ganaderos del bosque atlántico de Argentina. *Entomología Mexicana*, 2, 588–594.

Gómez-Cifuentes, A., Munevar, A., Gimenez, V. C., Gatti, M. G., & Zurita, G. A. (2017). Influence of land use on the taxonomic and functional diversity of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in the southern Atlantic forest of Argentina. *Journal of Insect Conservation*, 21(1), 147–156. <https://doi.org/10.1007/s10841-017-9964-4>

Gómez-Cifuentes, A., Munévar, A., & Zurita, G. (2023). Dung beetles diversity and their role in nutrient cycling in livestock systems of the dry Chaco. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 358. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2023.108708>

- Gonzalez, C. D., Gonzalez Taboas, F. L., Corvalan, C., Jauri, N. G., & Granato, F. (2022). Resolución 787/2022. In *Administración de Parques Nacionales: Vol. 11/10/2024* (RESFC-2022-787-APN-D#APNAC; pp. 1–5). Boletín Oficial de la República Argentina.
- González, E. J. L. (2015). *Diversidad de escarabajos coprófagos Scarabaeidae Scarabaeinae de un paisaje fragmentado de uso ganadero en el Magdalena Medio Antioqueño*. Universidad Nacional de Colombia.
- González-Alvarado, A., & Vaz-De-Mello, F. Z. (2021). Towards a comprehensive taxonomic revision of the Neotropical dung beetle subgenus Deltochilum (Deltohyboma) Lane, 1946 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): Division into species-groups. *PLoS ONE*, 16(1 January), 1–79. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0244657>
- González-Vainer, P., Morelli, E., & Defeo, O. (2012). Differences in Coprophilous Beetle Communities Structure in Sierra de Minas (Uruguay): a Mosaic Landscape. *Neotropical Entomology*, 41(5), 366–374. <https://doi.org/10.1007/s13744-012-0062-8>
- Guerra Alonso, C. B. (2020). *Influencia de la estacionalidad en la respuesta al disturbio antrópico: diversidad taxonómica y funcional de escarabajos estercoleros en bosques subtropicales*. Universidad Nacional de Misiones.
- Guerra Alonso, C. B., Zurita, G. A., & Bellocq, M. I. (2019). Livestock areas with canopy cover sustain dung beetle diversity in the humid subtropical Chaco forest. *Insect Conservation and Diversity*, 12(4), 296–308. <https://doi.org/10.1111/icad.12340>
- Guerra Alonso, C. B., Zurita, G. A., & Bellocq, M. I. (2021). Response of dung beetle taxonomic and functional diversity to livestock grazing in an arid ecosystem. *Ecological Entomology*, 46(3), 582–591. <https://doi.org/10.1111/een.13004>
- Guerra Alonso, C. B., Zurita, G. A., & Bellocq, M. I. (2022). Livestock grazing impact differently on the functional diversity of dung beetles depending on the regional context in subtropical forests. *Scientific Reports*, 12(1), 16–36. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-05616-x>
- Guerra Alonso, C. B., Filloy, J., & Zurita, G. A. (2023). Climate as a determinant of dung beetle response to native forest replacement by cattle pastures in South America. *Austral Ecology*, 00, 1–15. <https://doi.org/10.1111/aec.13334>

- Guzmán, A. E. (2020). *Comparación de los patrones de distribución de ensambles de anuros del Chaco Semiárido argentino en ambientes con diferente grado de disturbio. Uso de modelos de ocupación*. Universidad Nacional de La Plata.
- Guzmán Miranda, A. V. (2018). *Efecto del manejo ganadero en la diversidad de escarabajos estercoleros (Scarabaeidae) de la Huasteca Potosina* [Posgrado]. Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica.
- Halffter, G., Edmonds, W. D., & Fabre, J. H. (1982). *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach* (Vol. 1). Instituto de Ecología.
- Halffter, G., & Martínez, Y. A. (1968). Revisión monográfica de los Canthonina americanos (Coleoptera, Scarabaeidae) (3a parte). *Revista de La Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 103–115.
- Halffter, G., & Moreno, C. E. (2005). Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma Mediciones de la biodiversidad. In G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff, & A. Melic (Eds.), *Sobre Diversidad Biológica: El significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. (1st ed., Vol. 4, pp. 5–18). M3m:Monografías Tercer Milenio. www.sea-entomologia.org/m3m
- Hallmann, C. A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörren, T., Goulson, D., & De Kroon, H. (2017). More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS ONE*, 12(10), 1–21. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809>
- Hammer, O., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1). http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.
- Hanski, I., & Cambefort, Y. (1993). Dung Beetle Ecology. *Journal of Animal Ecology*, 62(2), 396–397.
- Hochkirch, A. (2014). Bee fertility A spherical electron? Biodiversity: Ecuador Deters Protection Efforts. *Science*, 343(6168), 248. www.sciencemag.org
- Hongo, Y. (2010). Does flight ability differ among male morphs of the Japanese horned beetle Trypoxylus dichotomus septentrionalis (Coleoptera Scarabaeidae)? *Ethology Ecology and Evolution*, 22(3), 271–279. <https://doi.org/10.1080/03949370.2010.502322>

- Ibarra Polesel, M. G., & Damborsky, M. P. (2018). Changes in the structure of Melolonthidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) assemblages along a temporal gradient in a natural reserve in Chaco, Argentina. *Austral Entomology*, 57(4), 377–386. <https://doi.org/10.1111/aen.12288>
- Ibarra-Polesel, M. G., Damborsky, M. P., & Porcel, E. (2015). Copronecrophagous scarab beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) from Colonia Benítez Educativa Natural Reserve, Chaco, Argentina. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86(3), 744–753. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2015.05.011>
- Jost, J. T. (2006). The end of the end of ideology. In *American Psychologist* (Vol. 61, Issue 7, pp. 651–670). <https://doi.org/10.1037/0003-066X.61.7.651>
- Katinas, L., Guerrero, E. L., & Dosil Hiriart, F. D. (2022). La Fitogeografía de Joaquín Frenguelli y de Ángel Lulio Cabrera y el predominio de una visión biogeográfica histórica. *Revista Del Museo de La Plata*, 7(2), 81–94. <https://doi.org/10.24215/25456377e159>
- Kurtz, B., -Vanni, R. O., & -Ligier, H. D. (2001). Estudios de la vegetación del Parque Nacional Mburucuyá, mediante imágenes satelitales y datos de campo. *Comunicaciones Científicas y Técnicas, Fac. Ciencias Agrarias, UNNE*, 1–3.
- Lara, B., Gandini, M., & Salese, S. (2023). Changes in regulating ecosystem services and their relationship with land use changes in the Argentina Pampas. *Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y Del Ambiente*, 29(3), 1–16. <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2022.10.073>
- Larrea, D. D., Damborsky, M. P., & Dufek, M. I. (2024). Structure of ant assemblages and effect of environmental conditions in gallery forests with different conservation status in the Humid Chaco ecoregion of Argentina. *Journal of Insect Conservation*, 28(4), 675–687. <https://doi.org/10.1007/s10841-024-00585-0>
- Lucía Montenegro, A., & Vargas Ríos, O. (2008). Caracterización de bordes de bosque altoandino e implicaciones para la restauración ecológica en la Reserva Forestal de Cogua (Colombia). *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol. ISSN)*, 56(3), 1543–1556.
- Magurran, A. E. (2004). The commonness, and rarity, of species. In *Measuring Biological Diversity* (1st ed., pp. 64–70). Blackwell Science.

- Maldonado, M. B., Aranibar, J. N., Serrano, A. M., Chacoff, N. P., & Vázquez, D. P. (2019). Dung beetles and nutrient cycling in a dryland environment. *CATENA*, 179, 66–73. <https://doi.org/10.1016/J.CATENA.2019.03.035>
- Manuel Grisales, J., & Montes, N. (2018). *Biodiversidad de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae) asociados a arreglos silvopastoriles, y pradera convencional* [Grado]. Universidad Tecnológica de Pereira.
- Martínez, N. J., García, H., Pulido, L. A., Ospino, D., & Narváez, J. C. (2009). Escarabajos Coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de la Vertiente Noroccidental, Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Neotropical Entomology*, 38(6), 708–715.
- Martínez Vargas, C., & Ayazo, R. (2020). *Importancia de los elementos que conforman un paisaje transformado para la diversidad de escarabajos coprófagos en la cuenca media del río Sinú, Córdoba-Colombia* [Grado]. Facultad de Ciencias Básicas. Universidad de Córdoba.
- Martinez, W., & Ferucci, M. (2005). Estudio florístico del Parque Nacional Mburucuyá con énfasis en Verbenaceae. *XVI Reunión de Comunicaciones Científicas y Técnicas y VIII Reunión de Extensión. FCA- UNNE*, 1–3.
- Martínez-Falcón, A. P., Zurita, G. A., Ortega-Martínez, I. J., & Moreno, C. E. (2018). Populations and assemblages living on the edge: Dung beetles responses to forests-pasture ecotones. *PeerJ*, 2018(12), 18–42. <https://doi.org/10.7717/peerj.6148>
- Martínez-Meyer, E., Sosa-Escalante, J. E., & Álvarez, F. (2014). The study of the biodiversity in Mexico: A route with a course? *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(SUPPL.), 1–9. <https://doi.org/10.7550/rmb.43248>
- McCune, B., & Mefford, M. J. (2016). *PC-ORD TM Multivariate Analysis of Ecological Data* (7). MjM Software Design.
- McGeoch, M. A., Sithole, H., Samways, M. J., Simaika, J. P., Pryke, J. S., Picker, M., Uys, C., Armstrong, A. J., Dippenaar-Schoeman, A. S., Engelbrecht, I. A., Braschler, B., & Hamer, M. (2011). Conservation and monitoring of invertebrates in terrestrial protected areas. *Koedoe*, 53(2), 1–13. <https://doi.org/10.4102/koedoe.v53i2.1000>

- Medina Hernández, M. I. (2002). The night and day of dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) in the Serra do Japi, Brazil: elytra colour related to daily activity. *Revista Brasileira de Entomologia*, 46(4), 597–600.
- Meza Torres, E., de la Sota, E., & Ferrucci, M. S. (2013). Sinopsis de los helechos y licofitos del Parque Nacional Mburucuyá (Corrientes, Argentina). Claves de especies. *Boletín de la Sociedad Argentina*, 48(1), 121–138.
- Meza Torres, E., & Meza Torres, P. E. (2012). Las plantas vasculares del Parque Nacional Mburucuyá. Nombres vernáculos y usos. In M. Dematteis & M. S. Ferrucci (Eds.), *Catálogo de Plantas Vasculares del Parque Nacional Mburucuyá* (pp. 1–42). IBONE-CONICET-UNNE.
- Mignone, A., Torre Geraldi, A., Zurlo, M., & Arnaiz, J. (2022). *Características climáticas del nordeste argentino*. (4; GEOHOY). <http://hum.unne.edu.ar/revistas/geohoy/index.htm>
- Mónaco, M. H., Luis Peri, P., Ariel Medina, F., Pablo Colomb, H., Abel Rosales, V., Berón, F., Manghi, E., Lorena Miño, M., Bono, J., Ramón Silva, J., José González Kehler, J., Ciuffoli, L., Presta, F., García Collazo, A., Navall, M., Carranza, C., López, D., & Gómez Campero, G. (2020). *Causas e impactos de la deforestación de los bosques nativos de Argentina y propuestas de desarrollo alternativas* (1st ed., Vol. 1). Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible Argentina.
- Morales Alba, A. F., Carvajal-Cogollo, J. E., & Morales, I. (2023). Diversidad de escarabajos coprófagos en dos períodos de precipitación anual en un fragmento de bosque andino, Santander, Colombia. *Intropica*, 50–64. <https://doi.org/10.21676/23897864.4625>
- Morón, M. Á. (2014). Los escarabajos lamelicornios como indicadores ecológicos y biogeográficos. In C. A. González Zuarth, A. Vallarino, J. C. Pérez Jiménez, & A. M. Low Pfeng (Eds.), *Bioindicadores: Guardianes de nuestro futuro ambiental* (1st ed., Vol. 1, pp. 309–326). Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático.
- Mota, A. A., Carvalho, E., Correa, C. M. A., & Vaz-de-Mello, F. Z. (2023). Identification guide of dung beetle species (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) of the Brazilian Pantanal. *Biota Neotropica*, 23(2), 1–21. <https://doi.org/10.1590/1676-0611-bn-2022-1443>

- Nichols, E., Larsen, T., Spector, S., Davis, A. L., Escobar, F., Favila, M., & Vulinec, K. (2007). Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation*, 137(1), 1–19. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.01.023>
- Nichols, E., Uriarte, M., Bunker, D. E., Favila, M. E., Slade, E. M., Vulinec, K., Larsen, T., Vaz-De-Mello, F. Z., Louzada, J., Naeem, S., & Spector, S. H. (2013). Trait-dependent response of dung beetle populations to tropical forest conversion at local and regional scales. *Ecology*, 94(1), 180–189.
- Noriega, J. A., Realpe, E., & Fagua, G. (2007). Diversidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un bosque de galería con tres estadios de alteración. *Universitas Scientiarum*, 12(1), 51–63. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=49912104>
- Noureen, N., Hussain, M., Malik, M. F., Umar, M., Abbas, Z., & Munawar, S. (2021). Habitat Types Effect on Diversity, Distribution and Abundance of Dung Beetles. *Pakistan Journal of Scientific and Industrial Research Series B: Biological Sciences*, 64(3), 217–224.
<https://link.gale.com/apps/doc/A681002363/AONE?u=anon~93bbbad3&sid=googleScholar&xid=cf91c12a>
- Ortega-Echeverría, C., Navas S., G. R., & Noriega, J. A. (2019). Seasonality of the assemblage of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) of the botanical garden of Cartagena “Guillermo Piñeres” Bolívar-Colombia. *Caldasia*, 41(1), 124–138. <https://doi.org/10.15446/caldasia.v41n1.72107>
- Pessôa, M. B., Izzo, T. J., & Vaz-de-Mello, F. Z. (2017). Assemblage and functional categorization of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) from the Pantanal. *PeerJ*, 2017(11), 1–19. <https://doi.org/10.7717/peerj.3978>
- Rios Díaz, C. (2018). *Comunidades de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae) en sitios de bosque templado y pastizales con ganadería ovina* [Área Académica de Biología]. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Rodríguez García, S. (2016). *Estructura espacial del ensamblaje de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en fragmentos de bosque de galería del municipio de San Martín, departamento del Meta, Colombia* [Grado]. Universidad Pedagógica Nacional.

- Rubio, G., Minoli, I., & Piacentini, L. (2006). Patrones de abundancia de cinco especies de arañas lobo (Araneae: Lycosidae) en dos ambientes del Parque Nacional Mburucuyá, Corrientes, Argentina. *BRENESIA*, 67, 59–67.
- Ruf, L., Mazzucconi, S. A., & Bachmann, A. O. (2003). Heteroptera Acuáticos y Semiacuáticos del Parque Nacional Mburucuyá (Provincia de Corrientes, Argentina). *Rev. Soc. Entomol. Argent.*, 62(2), 65–71.
- Salgado Negret, B. (2007). *Definición de tipos funcionales de especies arbóreas y caracterización de su respuesta a diferentes intensidades de perturbación en un bosque muy húmedo tropical mesoamericano*. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza.
- Sánchez, M. V., & Genise, J. F. (2009). Cleptoparasitism and detritivory in dung beetle fossil brood balls from Patagonia, Argentina. *Palaeontology*, 52(4), 837–848. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2009.00877.x>
- Sánchez-Bayo, F., & Wyckhuys, K. A. G. (2019). Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. In *Biological Conservation* (Vol. 232, pp. 8–27). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>
- Sánchez-Hernández, G., Gómez, B., Delgado, L., Rodriguez-Lopez, M. E., & Chamé-Vázquez, E. R. (2018). Diversidad de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas, México. *Caldasia*, 40(1), 144–160. <http://www.revistas.unal.edu.co/index.php/cal>
- Schnake, P., Vallejos, V. ;, & Hugo, V. (2019). Acaparamiento verde de tierras y áreas naturales protegidas. Aportes para su discusión. In B. Fernandez (Ed.), *Fiebre por la tierra. Debates sobre el land grabbing en Argentina y América Latina*. (1st ed., pp. 201–235). El Colectivo. www.memoria.fahce.unlp.edu.ar
- Scholtz, C., Davis, A., & Kryger, U. (2009). *Evolutionary biology and conservation of dung beetle* (1st ed.). Pensoft. <https://www.researchgate.net/publication/265350967>
- Sebastian Palacios Rodriguez, & Nicolás Ayala Tovar. (2021). *Diversidad de coleópteros en tres coberturas vegetales de la alta montaña tropical, Bogotá, Colombia*. UNIVERSIDAD DISTRITAL FRANCISCO JOSÉ DE CALDAS.

- Silva, R. J., Coletti, F., Costa, D. A., & Vaz-De-Mello, F. Z. (2014). Rola-bostas (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de florestas e pastagens no sudoeste da Amazônia brasileira: Levantamento de espécies e guildas alimentares. *Acta Amazonica*, 44(3), 345–352. <https://doi.org/10.1590/1809-4392201304472>
- Simmons, L. W., & Ridsdill-Smith, T. J. (2011). Reproductive competition and its impact on the evolution and ecology of dung beetles. In W. Blackwell (Ed.), *Ecology and evolution of dung beetles* (1st ed., Vol. 2, pp. 1–20). Blackwell Publishing Ltd.
- Soto, C. S., Giombini, M. I., Giménez Gómez, V. C., & Zurita, G. A. (2019). Phenotypic differentiation in a resilient dung beetle species induced by forest conversion into cattle pastures. *Evolutionary Ecology*, 33(3), 385–402. <https://doi.org/10.1007/s10682-019-09987-y>
- Valenzuela, C. (2014). Principales problemáticas y potencialidades de la región Nordeste. *Geograficando*, 10(2), 1. <http://www.geograficando.fahce.unlp.edu.ar/ARTÍCULOS/ARTICLEShttp://www.geograficando.fahce.unlp.edu.ar/article/view/Geov10n02a07>
- Vilhelmsen, L., Mikó, I., & Krogmann, L. (2010). Beyond the wasp-waist: Structural diversity and phylogenetic significance of the mesosoma in apocritan wasps (Insecta: Hymenoptera). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 159(1), 22–194. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2009.00576.x>
- Villamarín, J. J., Carrascal, A., Cortez, J., & Montúfar, P. (2014). *Influencia de asentamientos humanos en la diversidad funcional de escarabajos estercoleros (Scarabaeidae: Scarabaeinae) de la reserva de Biosfera Sumaco* [Magister]. Pontificia Universidad Católica del Ecuador.
- von Hoermann, C., Weithmann, S., Deißler, M., Ayasse, M., & Steiger, S. (2020). Forest habitat parameters influence abundance and diversity of cadaver-visiting dung beetles in Central Europe. *Royal Society Open Science*, 7(3). <https://doi.org/10.1098/rsos.191722>
- Walsh, G. C., & Gandolfo, D. (1996). Nidification of Thirteen Common Argentine Dung Beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Annals of the Entomological Society of America*, 89(4), 581–588. <https://doi.org/10.1093/aesa/89.4.581>

Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21(2–3), 213–251. <https://doi.org/10.2307/1218190>

Justificaciones de las devoluciones por parte de los evaluadores:

Comentarios de Juan Manuel Coronel:

- 1) ¿No es CARTROUNNE?

Respuesta: La actualización de las siglas correspondientes a la Colección de Biología de los Artrópodos de la Universidad Nacional del Nordeste es CAUNNE.

- 2) Esto se puede eliminar: “*los cuales se distinguieron en ocho grupos (G1): Telecópridos nocturnos; (G2): Telecópridos diurnos; (G3): Endocópridos nidificantes; (G4): Pequeños no rodadores; (G5): Paracópridos nidificantes nocturnos; (G6): Paracópridos nidificantes grandes; (G7): Paracópridos no nidificantes y (G8): Paracópridos nidificantes diurnos.*”

Respuesta: Se considera información relevante en el apartado de análisis de datos, ya que nombra la clasificación que se tiene en cuenta para el análisis de los resultados obtenidos correspondientes al objetivo 3 que cita “*Conocer cómo varía la proporción de estercoleros de acuerdo a 1) la estrategia de reubicación del recurso alimenticio y 2) los ocho grupos funcionales tanto en Bosques y Pastizales, como en el Parque y el Establecimiento Ganadero*”.

Comentarios de Valeria Gomez:

- 1) Esta imagen fue utilizada como portada de otro TFG. Sugiero reemplazarla

Respuesta: Se ha reemplazado la imagen de la portada.

- 2) Agregar referencia ya que es la primer mención. "pastizales (Pz)"

Respuesta: Se agregó la referencia correspondiente.

- 3) Idem comentario anterior "bosques (Bq)"

Respuesta: Se agregó la referencia correspondiente.

- 4) Poner la referencia completa, ya que es la primer mención en el texto principal.
"Parque Nacional Mburucuyá (PNMb)"

Respuesta: Se agregó la referencia correspondiente.

- 5) Reemplazar por: El nombre común de estas especies deriva...

Respuesta: Se ha reemplazado la oración solicitada.

- 6) "se realizó un análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis mediante el programa InfoStat" Explicar más detalladamente como se usaron los datos. Cuáles fueron las variables y criterios de clasificación, cantidad de datos usados, etc. Ver comentarios en resultados.

Respuesta: Se agregó una oración con una breve explicación de la disposición de los datos y las variables. Se cita "Las variables explicativas usadas fueron los índices de diversidad (variable fija, cualitativa, con cuatro niveles: abundancia, riqueza, diversidad de orden 1 y 2) y las áreas y ambientes (variable aleatoria, cualitativa, con cuatro niveles: Pz-ESE, Bq-ESE, Pz-PNMb, Bq-PNMb). Para obtener los valores tanto de las áreas como de Bq y Pz, se utilizaron 12 datos por cada variable con 11 grados de libertad, mientras que para el análisis de los cuatro ambientes se consideraron las tres réplicas, utilizando 6 datos por ambiente con 15 grados de libertad. En los 3 análisis se utilizaron un total de 24 datos para cada índice de diversidad".

- 7) "se realizó un análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis mediante el programa Past" Explicar más detalladamente como se usaron los datos. Cuáles fueron las variables y criterios de clasificación, n, etc.)

Respuesta: Se agregó una oración con una breve explicación de la disposición de los datos y las variables. Se cita "Las variables explicativas usadas fueron la abundancia y la riqueza (variable fija, cualitativa, con dos niveles) y las estrategias de reubicación del recurso (variable aleatoria, cualitativa, con ocho niveles). Para obtener los valores tanto de las áreas como de Bq y Pz, se utilizaron 16 datos por cada variable, con un total de 32 datos analizados para cada índice con 15 grados

de libertad, mientras que para el análisis de los ocho grupos funcionales se consideraron los datos según comparación entre ambientes o áreas, utilizando 8 datos por variable, con un total de 16 datos analizados por área o ambiente con 7 grados de libertad”.

- 8) “*De acuerdo al análisis de varianza no paramétrico (Kruskal-Wallis), hubo diferencias significativas entre ESE y PNMb en relación a los valores de riqueza y diversidad [S ($H= 8,3; p= 0,004$); 1D ($H= 8,3; p= 0,004$) y 2D ($H= 8,3; p= 0,004$)], no así en los de abundancia [n ($H= 0,9; p= 0,337$)].*”

Explicar cómo se realizaron estos análisis.

ambiente	S	N	D1	D2
ESE	34	1738	12,03	9,23
PNMb	22	1378	8,9	7,47

Si los datos se usaron como la tabla que se muestra arriba, no se realizó el análisis correcto. Aunque sea un test no paramétrico se necesitan, como mínimo, 5 datos por variable para realizarlo.

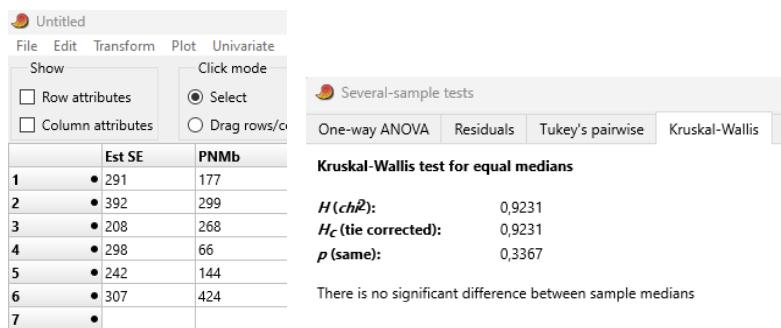
En especial los índices de diversidad, que no se pueden comparar directamente, es por eso que los softwares realizan directamente las comparaciones entre ellos, indicando si hay diferencias o no.

Respuesta: Al final del documento se adjunta la disposición de los datos analizados en el programa. La explicación detallada se agregó en el apartado de materiales y método. Aquí se comparte una de las bases de datos utilizada para el análisis no paramétrico.

Lugar	Fecha	Ambiente	Sub-Ambiente	N	S	1D	2D
Est SE	-dic-2010	Pastizal	Pastizal 1	178	17	2,33	1,18
Est SE	-dic-2010	Pastizal	Pastizal 2	169	15	2,10	1,35
Est SE	-dic-2010	Pastizal	Pastizal 3	64	8	1,96	1,49
Est SE	oct-10	Pastizal	Pastizal 1	120	12	2,39	1,15
Est SE	oct-10	Pastizal	Pastizal 2	73	11	2,12	1,33
Est SE	oct-10	Pastizal	Pastizal 3	243	12	1,95	1,50
Est SE	-dic-2010	Bosque	Bosque 1	185	9	2,22	1,25
Est SE	-dic-2010	Bosque	Bosque 2	288	13	2,29	1,21
Est SE	-dic-2010	Bosque	Bosque 3	104	8	2,13	1,32
Est SE	oct-10	Bosque	Bosque 1	106	12	2,06	1,38
Est SE	oct-10	Bosque	Bosque 2	104	9	2,13	1,32
Est SE	oct-10	Bosque	Bosque 3	104	13	2,27	1,22
PNMb	-dic-2010	Bosque	Bosque 1	130	9	2,27	1,22
PNMb	-dic-2010	Bosque	Bosque 2	228	11	2,32	1,19
PNMb	-dic-2010	Bosque	Bosque 3	218	10	2,25	1,23
PNMb	oct-10	Bosque	Bosque 1	47	4	1,57	2,22
PNMb	oct-10	Bosque	Bosque 2	71	4	1,32	3,62
PNMb	oct-10	Bosque	Bosque 3	50	5	1,45	2,69
PNMb	-dic-2010	Pastizal	Pastizal 1	63	4	1,77	1,75
PNMb	-dic-2010	Pastizal	Pastizal 2	131	4	1,36	3,27
PNMb	-dic-2010	Pastizal	Pastizal 3	370	12	1,79	1,72
PNMb	oct-10	Pastizal	Pastizal 1	3	2	1,95	1,50
PNMb	oct-10	Pastizal	Pastizal 2	13	8	2,52	1,08
PNMb	oct-10	Pastizal	Pastizal 3	54	6	1,47	2,59

Pregunta de Evaluadora: ¿De qué manera se usaron los datos?

Respuesta: En la tabla dinámica se fue seleccionando cada índice y se compararon los datos según área y ambiente. Por ejemplo, en valores se seleccionó N, en filas Ambiente o Sub-Ambiente y en columnas Lugar. Luego, la tabla obtenida se copiaba a Past y este proceso se realizó para cada índice de diversidad.



Pregunta de Evaluadora: ¿Se comparo cada uno de los índices de manera directa entre sí?

Respuesta: No se comparó cada uno de los índices de manera directa entre sí. Se realizó un análisis individual para cada uno de ellos.

Pregunta de Evaluadora: ¿Los ambientes se consideraron variables independientes y los índices como variables dependientes?

Respuesta: Los índices son variables independientes. Las áreas o los ambientes se consideran variables dependientes.

9) “En lo que respecta a los ambientes estudiados, los Bq presentaron mayor abundancia ($n= 1635$; $S= 21$; $ID = 8,43$; $2D = 6,73$), mientras que en Pz se encontraron mayor número de especies ($n= 1481$; $S= 35$; $ID = 11,73$; $2D = 8,29$). No se registraron diferencias significativas (K-W) entre Bq y Pz en ninguno de los cuatro atributos de diversidad estudiados [S ($H= 0,0$; $p= 0,954$), n ($H= 0,3$; $p= 0,603$), ID ($H= 0,3$; $p= 0,564$) y $2D$ ($H= 0,3$; $p= 0,564$)].”

Ídem comentario anterior. Explicar con más detalle cómo fueron analizados los datos

Respuesta: Al final del documento se adjunta la disposición de los datos analizados en el programa. La explicación detallada se agregó en el apartado de materiales y método.

10) “Al comparar los ambientes de cada área, se encontró una mayor abundancia, riqueza y diversidad en Pz-ESE ($S= 31$; $n= 847$; $ID = 9,29$; $2D = 5,39$) que en Pz-PNMb ($S= 17$; $n= 634$; $ID = 4,76$; $2D = 3,48$). En Bq, los resultados fueron similares a los antes mencionados, siendo los valores de riqueza, abundancia y diversidad mayores en el ESE ($S= 19$; $n= 891$; $ID= 8,50$; $2D = 7,04$) que en el PNMb ($S= 12$; $n= 744$; $ID = 6,50$; $2D = 5,32$). Se registraron diferencias significativas (K-W) entre ambientes de cada área en relación a la riqueza [S ($H= 9,9$; $p= 0,018$)], no así en los otros tres atributos de diversidad [n ($H= 2,6$; $p= 0,463$); ID ($H= 4,0$; $p= 0,256$); $2D$ ($H= 4,0$; $p= 0,256$)].”

Igual en este caso. Explicar mejor como se tomaron los datos para el análisis.

Respuesta: Al final del documento se adjunta la disposición de los datos analizados en el programa. La explicación detallada se agregó en el apartado de materiales y método.

- 11) ¿Cómo se estimaron estos totales? ¿La diversidad para ambos ambientes juntos?
 ¿Qué indicaría?

	Estancia Santa Elena			Parque Nacional Mburucuyá			Total
	Bq	Pz	Total	Bq	Pz	Total	
Abundancia total	891	847	1738	744	634	1378	3116
Riqueza total	19	31	34	12	17	22	40
Diversidad de Orden 1 (1D)	8,50	9,29	12,03	6,50	4,76	8,90	13,99
Diversidad de Orden 2 (2D)	7,04	5,39	9,23	5,32	3,48	7,47	11,22

Respuesta: Los valores totales de la diversidad de orden 1 y 2 se estimaron con la fórmula de Excel que contempla los valores de los índices de Shannon e inverso del índice de Simpson respectivamente obtenidos del Past.

- 1- La fórmula para obtener valor de diversidad de orden 1 es =SI(valor del índice de Shannon=0;1;EXP(valor del índice de Shannon))
- 2- La fórmula para obtener valor de diversidad de orden 2 es =SI(valor del índice inverso de Simpson=0;1;1/(1- valor del inverso del índice de Simpson))

Referencia: SI= prueba lógica [valor SI verdadero; valor SI falso]

	Total general
Taxa_S	40
Individuals	3116
Dominance_D	0,08907
Simpson_1-D	0,9109
Diver Orden 2	11,22
Shannon_H	2,639
Diver Orden 1	14,00
Evenness_eH/S	0,3501
Brillouin	2,619
Mehnertick	0,7166
Margalef	4,848
Equitability_J	0,7155
Fisher_alpha	6,474
Berger-Parker	0,1422
Chao-1	43

- 12) ¿Abundancia? reemplazar por N. Todo lo referente a abundancia unificar en mayúscula.

Respuesta: Se ha reemplazado el símbolo en el documento, ya que nos basamos en la simbología propuesta por Moreno (2001).

- 13) Reemplazar por: presentaron mayor riqueza y abundancia. Los resultados hacen referencia a riqueza. En este contexto, el término "diversidad" tiene connotaciones específicas.

Respuesta: Se ha realizado el reemplazo solicitado.

- 14) Esta oración la reformularía, porque se contrapone a la primera conclusión enunciada. La mayor diversidad y abundancia se observó en hábitats ganaderos.

Respuesta: Se ha reformulado la oración “*Este estudio demuestra la importancia de los hábitats protegidos en el resguardo de la diversidad de las comunidades de escarabajos*” por “*Este estudio demuestra la necesidad de implementar estrategias de conservación efectivas que aseguren la protección de los ecosistemas y su biodiversidad*”.

Análisis de K-W para objetivo 1

ESE/PNMb

S 11 grados de libertad

ESE	PNMb
17	9
15	11
8	10
12	4
11	4
12	5
9	4
13	4
8	12
12	2
9	8
13	6

Several-sample tests

One-way ANOVA Residuals Tukey's pairwise Kruskal-Wallis

Kruskal-Wallis test for equal medians

$H(ch^2)$: 9,363
 H_c (tie corrected): 9,487
 p (same): 0,002069

There is a significant difference between sample medians

N 11 grados de libertad

ESE	PNMb
178	130
169	228
64	218
120	47
73	71
243	50
185	63
288	131
104	370
106	3
104	13
104	54

Several-sample tests

One-way ANOVA Residuals Tukey's pairwise Kruskal-Wallis

Kruskal-Wallis test for equal medians

$H(ch^2)$: 2,083
 H_c (tie corrected): 2,087
 p (same): 0,1486

There is no significant difference between sample medians

1D 11 grados de libertad

ESE	PNMb
2,33	2,27
2,10	2,32
1,96	2,25
2,39	1,57
2,12	1,32
1,95	1,45
2,22	1,77
2,29	1,36
2,13	1,79
2,06	1,95
2,13	2,52
2,27	1,47

Several-sample tests

One-way ANOVA Residuals Tukey's pairwise Kruskal-Wallis

Kruskal-Wallis test for equal medians

$H(ch^2)$: 3,63
 H_c (tie corrected): 3,635
 p (same): 0,05659

There is no significant difference between sample medians

2D 11 grados de libertad

ESE	PNMb
1,18	1,22
1,35	1,19
1,49	1,23
1,15	2,22
1,33	3,62
1,50	2,69
1,25	1,75
1,21	3,27
1,32	1,72
1,38	1,50
1,32	1,08
1,22	2,59

Several-sample tests

One-way ANOVA Residuals Tukey's pairwise Kruskal-Wallis

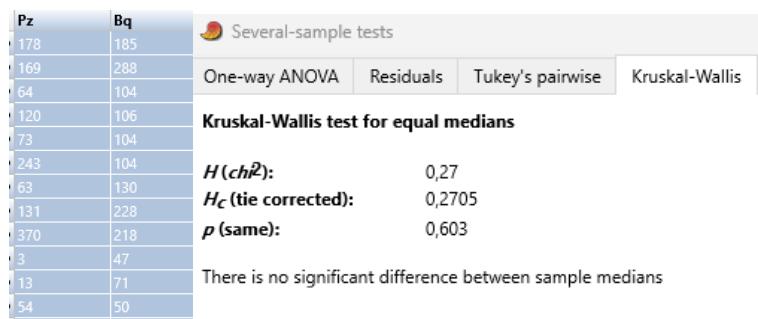
Kruskal-Wallis test for equal medians

$H(ch^2)$: 3,63
 H_c (tie corrected): 3,635
 p (same): 0,05659

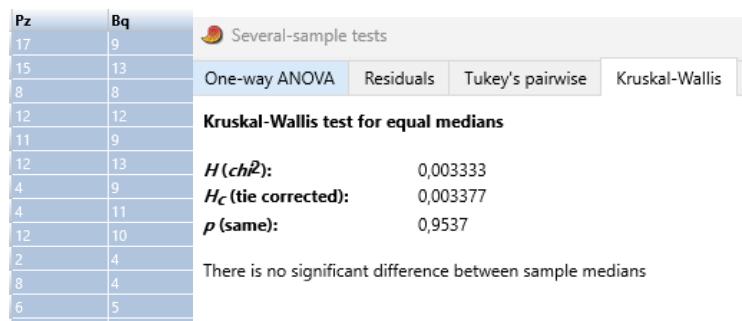
There is no significant difference between sample medians

Pz/Bq

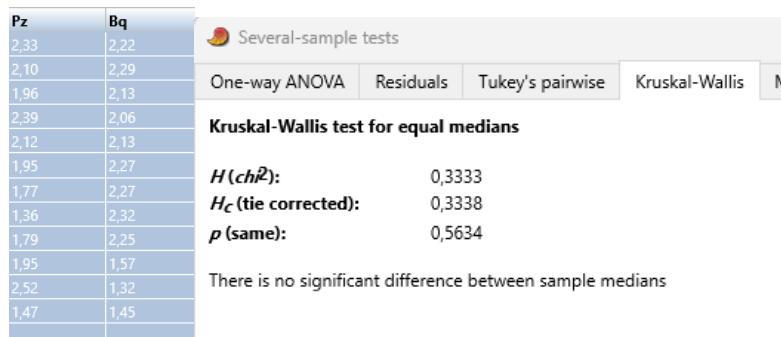
N 11 grados de libertad



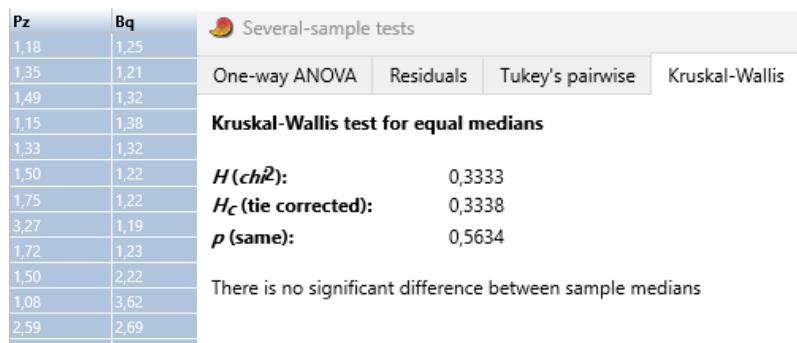
S 11 grados de libertad



1D 11 grados de libertad



2D 11 grados de libertad



Pz-ESE/Bq-ESE/Bq-PNMb/Pz-PNMb

N 15 grados libertad

PZESE	BQESE	BQPNMB	PZPNMB	
178	185	130	63	
169	288	228	131	
64	104	218	370	
120	106	47	3	
73	104	71	13	
243	104	50	54	

Several-sample tests

One-way ANOVA | Residuals | Tukey's pairwise | Kruskal-Wallis

Kruskal-Wallis test for equal medians

$H(ch^2)$: 2,567
 H_c (tie corrected): 2,571
 p (same): 0,4626

There is no significant difference between sample medians

S 15 grados libertad

PZESE	BQESE	BQPNMB	PZPNMB	
17	9	9	4	
15	13	11	4	
8	8	10	12	
12	12	4	2	
11	9	4	8	
12	13	5	6	

Several-sample tests

One-way ANOVA | Residuals | Tukey's pairwise | Kruskal-Wallis

Kruskal-Wallis test for equal medians

$H(ch^2)$: 9,93
 H_c (tie corrected): 10,06
 p (same): 0,01805

There is a significant difference between sample medians

1D 15 grados libertad

PZESE	BQESE	BQPNMB	PZPNMB	
2,33	2,22	2,27	1,77	
2,10	2,29	2,32	1,36	
1,96	2,13	2,25	1,79	
2,39	2,06	1,57	1,95	
2,12	2,13	1,32	2,52	
1,95	2,27	1,45	1,47	

Several-sample tests

One-way ANOVA | Residuals | Tukey's pairwise | Kruskal-Wallis

Kruskal-Wallis test for equal medians

$H(ch^2)$: 4,017
 H_c (tie corrected): 4,022
 p (same): 0,2591

There is no significant difference between sample medians

2D 15 grados libertad

PZESE	BQESE	BQPNMB	PZPNMB	
1,18	1,25	1,22	1,75	
1,35	1,21	1,19	3,27	
1,49	1,32	1,23	1,72	
1,15	1,38	2,22	1,50	
1,33	1,32	3,62	1,08	
1,50	1,22	2,69	2,59	

Several-sample tests

One-way ANOVA | Residuals | Tukey's pairwise | Kruskal-Wallis

Kruskal-Wallis test for equal medians

$H(ch^2)$: 4,017
 H_c (tie corrected): 4,022
 p (same): 0,2591

There is no significant difference between sample medians

Análisis de K-W para objetivo 3

ESE/PNMb

N 15 grados libertad

ESE	PNMb	Several-sample tests			
		One-way ANOVA	Residuals	Tukey's pairwise	Kruskal-Wallis
Kruskal-Wallis test for equal medians					
10	1				
43	6				
1	0				
434	0				
78	1				
180	123				
85	499				
16	4				
127	172				
124	5				
1	0				
105	0				
37	85				
308	245				
188	237				
1	0	There is no significant difference between sample medians			

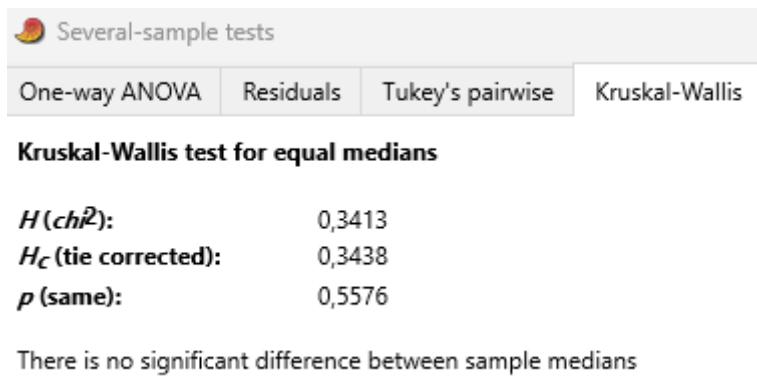
S 15 grados libertad

ESE	PNMb	Several-sample tests			
		One-way ANOVA	Residuals	Tukey's pairwise	Kruskal-Wallis
Kruskal-Wallis test for equal medians					
2	1				
6	3				
1	0				
3	0				
3	1				
6	3				
7	8				
3	1				
2	2				
1	1				
1	0				
3	0				
3	2				
6	5				
2	2				
1	0	There is a significant difference between sample medians			

Bq/Pz

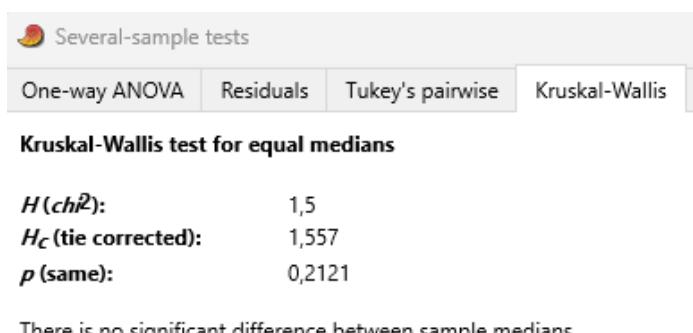
N 15 grados libertad

Bq	Pz
127	10
124	43
1	1
105	434
37	78
308	180
188	85
1	16
172	1
5	6
0	0
0	0
85	1
245	123
237	499
0	4



S 15 grados libertad

Bq	Pz
2	2
1	6
1	1
3	3
3	3
6	6
2	7
1	3
2	1
1	3
0	0
0	0
2	1
5	3
2	8
0	1



GFxAmb

N 7 grados libertad

Bosque	Pastizal	Several-sample tests			
		One-way ANOVA	Residuals	Tukey's pairwise	Kruskal-Wallis
299	11				
129	49				
1	1				
105	434				
122	79				
553	303				
425	584				
1	20				

Kruskal-Wallis test for equal medians

$H(ch^2)$: 0,04412
 H_C (tie corrected): 0,04438
 p (same): 0,8332

There is no significant difference between sample medians

GFXArea

N 7 grados libertad

PNMb	ESE	Several-sample tests			
		One-way ANOVA	Residuals	Tukey's pairwise	Kruskal-Wallis
173	137				
11	167				
0	2				
0	539				
86	115				
368	488				
736	273				
4	17				

Kruskal-Wallis test for equal medians

$H(ch^2)$: 0,8934
 H_C (tie corrected): 0,8947
 p (same): 0,3442

There is no significant difference between sample medians