



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
Y AGRIMENSURA.



Licenciatura en Ciencias Biológicas.

Trabajo Final de Graduación.

PREFERENCIAS TRÓFICAS DE ESCARABAJOS COPRO-NECRÓFAGOS EN
ÁREAS REFAUNADAS Y GANADERAS DE LOS ESTEROS DEL IBERÁ



Autor: Bobadilla, Yanina Tamara.

Director: Dr. Zurita, Gustavo Andrés.

Co-director: Dr. Ibarra Polesel, Mario Gabriel.



AGRADECIMIENTOS

En primer lugar a mi familia por apoyarme y enseñarme el verdadero significado del amor, el trabajo y la dedicación. Porque con su cariño y ejemplo me transformaron en una mejor persona.

A mi director, el Dr. Gustavo Andrés Zurita, por la revisión cuidadosa que ha realizado de este texto y sus valiosas sugerencias en momentos de duda. También agradecer al equipo de profesionales de apoyo a la investigación (CPA) del Instituto de Biología Subtropical (IBS) por sus valiosos aportes y colaboración tanto en el diseño como en la campaña de muestreo.

A mi co-director, el Dr. Mario Ibarra Polesel, por la dedicación y apoyo que ha brindado a este trabajo, la asistencia en los análisis estadísticos y procesamiento de muestras; y por el respeto a mis sugerencias e ideas.

A la Dra. Miryam Damborsky por permitirme la realización de este trabajo en el laboratorio de Biología de los Artrópodos de la facultad.

A las amigas que me regaló esta hermosa carrera, principalmente a Clara, por su paciencia, sus palabras de aliento y su colaboración en el manuscrito.

Gracias a todas las personas que fueron partícipes de este proceso.



INDICE

RESUMEN.....	4
INTRODUCCION	5
Los escarabajos estercoleros como modelo de estudio y su importancia ecosistémica	5
Mecanismos determinantes de las comunidades	7
- <i>Filtrado ambiental y nicho ecológico</i>	8
- <i>Interacciones ecológicas (la competencia)</i>	9
Procesos de refaunación o rewilding: el caso del Iberá.....	10
OBJETIVOS GENERALES Y ESPECÍFICOS.....	12
HIPÓTESIS.....	12
MATERIALES Y MÉTODOS	13
Área de estudio.....	13
Diseño experimental.....	14
Análisis de datos	15
RESULTADOS.....	17
Riqueza, abundancia y equitatividad de escarabajos estercoleros.....	17
Recambio y composición de especies	20
Análisis de preferencias tróficas a nivel de comunidad	21
Análisis de preferencias tróficas a nivel de especie	22
DISCUSIÓN	24
Riqueza, abundancia y equitatividad de estercoleros	24
Cambios en la diversidad y composición específica de escarabajos.....	25
Preferencias alimentarias por los diferentes tipos de cebos	26
CONCLUSIONES	28
BIBLIOGRAFIA.....	29



RESUMEN

Los escarabajos estercoleros (Scarabaeidae: Scarabaeinae) constituyen un grupo de coleópteros muy diverso y son utilizados en estudios de biodiversidad debido a su abundancia en regiones de bosque tropical y subtropical y su vulnerabilidad al reemplazo y degradación del hábitat. Tienen una estrecha relación con los mamíferos, ya que numerosas especies dependen de sus excrementos para su alimentación y nidificación. De esta manera, promueven el reingreso de materia orgánica en el ciclo de nutrientes y aumentan la aireación del suelo.

El objetivo del presente Trabajo Final de Graduación es describir los cambios en la comunidad de escarabajos estercoleros asociados al proceso de refaunación del Iberá (estructura trófica y diversidad de especies). La hipótesis de trabajo propone que la reintroducción de grandes mamíferos en el Iberá (*Tapirus terrestris*, *Pecari tajacu*, *Ozotoceros bezoarticus*, *Blastocerus dichotomus*, etc.), cambia la estructura (riqueza, diversidad y composición) de la comunidad de estercoleros, por el incremento en la diversidad de recursos tróficos.

Para cumplir con los objetivos, se determinaron cinco sitios de muestreo en cada área de estudio, donde fueron colocadas las trampas tipo pitfall cebadas con siete recursos potenciales, que permanecieron activas durante un periodo de 10 días. Las trampas fueron inspeccionadas cada 48h. Los escarabajos se conservaron en alcohol 70% y fueron transportados al laboratorio donde se determinaron a nivel específico empleando claves taxonómicas.

La introducción de grandes mamíferos cambió marcadamente la composición de la comunidad de estercoleros, si bien la riqueza se mantuvo constante. Estos cambios estuvieron asociados a diferencias en las preferencias tróficas de las especies. El cebo de tapir y mono fueron los preferidos, capturando la mayor parte de las especies. Los resultados ponen en evidencia los efectos en cascada asociados a los procesos de refaunación y la necesidad de realizar estudios de largo plazo para entender los cambios en la funcionalidad de los ecosistemas.



INTRODUCCION

Los escarabajos estercoleros como modelo de estudio y su importancia ecosistémica

Los escarabajos estercoleros (Scarabaeidae: Scarabaeinae), con más de 6.000 especies conocidas en el mundo (Halfpeter y Edmonds, 1982), constituyen uno de los grupos de coleópteros más diversos, y con mayor importancia en el funcionamiento de los ecosistemas (Nichols *et al.*, 2008). Las especies en este grupo presentan una gran diversidad en su morfología, fisiología y comportamiento, lo que les permite explotar una gran variedad de nichos (Halfpeter y Edmonds, 1982). Su nombre deriva de su nicho trófico, ya que muchas especies utilizan las heces de los animales (principalmente de mamíferos) para su alimentación y nidificación. Existen tres comportamientos diferentes que presentan estos escarabajos en relación con la utilización y reubicación del estiércol (Halfpeter y Edmonds, 1982; Nichols *et al.*, 2008): **Paracópridos**, los cuales construyen túneles de nidificación debajo o al lado de su fuente de alimento; **Telecópridos**, quienes transportan horizontalmente una esfera de estiércol desde su fuente de alimento, construyendo su nido a cierta distancia de ésta; y **Endocópridos**, aquellos que realizan su nido al interior de su fuente de alimento, no existiendo reubicación del estiércol luego de ser colonizado, como en los casos anteriores (Figura 1).

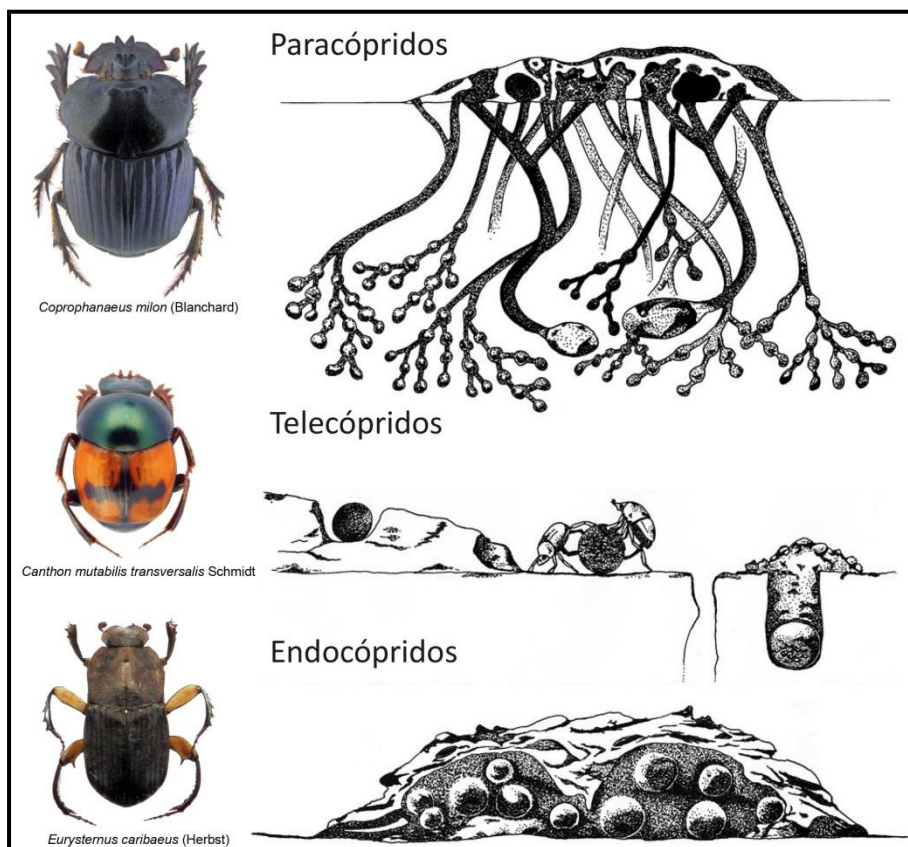


Figura 1: Principales gremios de escarabajos estercoleros: Paracópridos, Telecópridos y Endocópridos (modificado de Amat *et al.*, 2005).

Si bien la mayor parte de especies en este grupo utilizan el estiércol de mamífero para su alimentación y nidificación, otras utilizan carroña, o productos en descomposición (hongos, frutos) (Larsen *et al.*, 2009; Da Silva y Bogoni, 2014). Según Inward *et al.* (2011), los recursos tróficos explotados por los escarabajos estercoleros son efímeros y heterogéneamente distribuidos, promoviendo la competencia interespecífica y la diferenciación del nicho ecológico entre las especies (Hanski y Cambefort, 1991). En relación con la amplitud de nicho trófico, existen especies *especialistas* dependientes de recursos específicos y *generalistas* capaces de utilizar una amplia gama de recursos (Hanski y Cambefort, 1991; da Silva *et al.*, 2012). Teniendo en cuenta las diferencias inter-específicas en el tipo de recursos utilizado por este grupo, es esperable que una disminución en la abundancia y, principalmente, la diversidad de recursos disminuya la diversidad de



especies de estercoleros (particularmente aquellas especialistas) (Giménez-Gómez *et al.*, 2018).

Desde una perspectiva funcional, la remoción y enterramiento del excremento es un paso importante en el mantenimiento de los ecosistemas (tanto naturales como antrópicos); ya que ayuda a la fertilización y aireación del suelo, incrementa sus nutrientes, acelera las tasas de mineralización, contribuye al control de plagas y a la post-dispersión de las semillas (Nichols *et al.*, 2008). Además, la actividad de los escarabajos estercoleros influye de forma positiva en las propiedades hidrológicas del suelo, ya que incrementan la filtración de agua y porosidad del mismo (Brown *et al.*, 2010). Por lo tanto, los cambios en las comunidades de escarabajos podrían modificar la dinámica tanto de los ambientes naturales como de aquellos antropizados (Giraldo *et al.*, 2011).

En el norte de Argentina, los estudios ecológicos acerca de estos escarabajos son escasos y en su mayoría recientes, pudiendo mencionar los trabajos realizados por Damborsky *et al.* (2008), Ibarra-Polesel *et al.* (2015) y Guerra-Alonso *et al.* (2020) en la región chaqueña y los estudios de Giménez-Gómez *et al.* (2018, 2019) y Gómez-Cifuentes *et al.* (2017, 2019, 2020) para la selva Paranaense. Los mismos abordaron el efecto del reemplazo y la degradación de los bosques nativos del Chaco y Misiones sobre la diversidad y las funciones ecosistémicas de los estercoleros. En la ecorregión del Iberá aún no existen estudios específicos vinculados a la ecología de este grupo.

Mecanismos determinantes de las comunidades

El ensamblado de las comunidades biológicas (tanto riqueza como composición) a escala local, está principalmente determinado por dos procesos: el *filtrado ambiental* y las *interacciones biológicas* (Kraft *et al.*, 2015). En el primer caso, los *filtros* seleccionan al subconjunto de especies del pool regional que forman parte de una comunidad local a partir de los requerimientos de condiciones ambientales de su nicho ecológico. En el segundo caso, las *interacciones ecológicas* influyen en la estructura de las comunidades a partir de procesos como la exclusión competitiva, la depredación o los mutualismos.



- **Filtrado ambiental y nicho ecológico**

En su definición original, el nicho ecológico de una especie puede definirse como un hipervolumen n-dimensional, donde n son los factores y recursos necesarios para la supervivencia, crecimiento y reproducción (Hutchinson, 1957). Una definición alternativa es el conjunto de recursos y condiciones que requiere una especie para su desarrollo y reproducción (nicho fundamental), y las interacciones con otras especies (nicho realizado) (Gliessman, 2002). El nicho ecológico no solo hace referencia al espacio físico ocupado por un organismo, sino también a su papel funcional en la comunidad y a su posición en los gradientes ambientales de temperatura, humedad, pH, suelos, etc. (nicho multidimensional) (Kormondy, 1985; Margalef, 1986). Desde una perspectiva teórica, el estudio del nicho en las comunidades está vinculado al entendimiento de los mecanismos que estructuran las comunidades biológicas (riqueza y composición de especies) (Pianka, 1982). Desde una perspectiva aplicada, el estudio del nicho ecológico permite predecir la respuesta de los organismos frente al disturbio antrópico ya que la acción humana modifica los recursos y condiciones de los ecosistemas naturales (Vargas Ríos, 2011; Giménez-Gómez *et al.*, 2018).

El concepto de *filtros ambientales* hace referencia al efecto de las condiciones ambientales en el establecimiento o la supervivencia de una especie en un determinado sitio (Götzemberger *et al.*, 2012). Está vinculado al nicho ecológico, específicamente al nicho fundamental, ya que se excluye el efecto de las interacciones ecológicas. Este concepto se centra en la relación entre un organismo y el medio ambiente, reconociendo que no todos los organismos podrán establecerse y persistir con éxito en todas las condiciones abióticas. Desde esta perspectiva, el medio ambiente es visto como una fuerza selectiva, excluyendo especies que no son capaces de tolerar condiciones en un lugar particular (Kraft *et al.*, 2015). Desde una perspectiva aplicada, el filtrado ambiental permite predecir y mitigar los efectos del disturbio antrópico en la biodiversidad, al generar sistemas de uso del suelo que mantengan las condiciones necesarias para el establecimiento y supervivencia de los organismos.

Si bien el filtrado ambiental ha sido objeto de varias discusiones recientes (Kraft *et al.* 2015), los resultados obtenidos por Guerra Alonso (2020) apoyan el supuesto del



filtrado ambiental como mecanismo de ensamblado de las comunidades de estercoleros. El uso simultáneo de métricas taxonómicas y funcionales para evaluar el mecanismo de ensamblado propuesto (filtrado ambiental) puede ayudar a entender y predecir las consecuencias del disturbio antrópico.

- ***Interacciones ecológicas (la competencia)***

Debido a que los organismos coexisten con numerosas especies en los ecosistemas (particularmente en bosques tropicales y subtropicales de alta diversidad), las interacciones ecológicas constituyen uno de los principales mecanismos estructurantes de las comunidades (Götzenberger *et al.*, 2012). Tradicionalmente se consideró que la competencia interespecífica juega un papel central en la conformación de comunidades, particularmente por el principio de *exclusión competitiva*, según el cual dos especies que compiten por el mismo recurso limitante, no pueden coexistir en tiempo y espacio (Begon *et al.*, 2006). Según la teoría clásica, la coexistencia de especies es posible debido a la diferenciación en el uso de recursos. Trabajos recientes han propuesto una serie de mecanismos estabilizadores e igualadores que podrían prevenir que ocurra la exclusión competitiva y así hacer posible la coexistencia de especies a largo plazo (Götzenberger *et al.*, 2012). A su vez, muchos de los patrones atribuidos a la competencia también podrían explicarse por la colonización aleatoria de las comunidades.

Particularmente, el estiércol es un recurso relativamente escaso, efímero y distribuido en forma aleatoria por lo que la competencia entre quienes lo utilizan como fuente de alimento es en general intensa. Existe consenso entre quienes estudian estercoleros en que el comportamiento de reubicación del alimento es una estrategia que se habría originado tempranamente en este grupo (Halffter y Edmonds, 1982). Se considera que este comportamiento en los estercoleros constituye una respuesta a una intensa competencia por el estiércol y habría favorecido su radiación adaptativa.



Procesos de refaunación o rewilding: el caso del Iberá

El Iberá representa una de las regiones biológicas más importantes de Argentina. Este enorme sistema de humedales, presenta una gran diversidad de especies tanto animales como vegetales (Neiff, 2004). El 15 de abril de 1983, a través de la ley 3771, un área de unos 13.000 km² (dividida entre los departamentos San Miguel, Concepción, Santo Tomé, San Martín y Mercedes), fue declarada Reserva Natural Provincial por el Gobierno de la Provincia de Corrientes. Tal reserva es el área protegida más extensa con la que actualmente cuenta nuestro país, y fue considerado un humedal de importancia internacional en los términos de la Convención de Ramsar en enero del 2002 (Giraudó, 2003). La actividad antrópica en el área se manifiesta por la presencia de cultivos de arroz, forestaciones de especies exóticas y cría de ganado. Principalmente, esta última, ha tenido una fuerte influencia sobre el paisaje de este territorio (Canziani *et al.*, 2003; Neiff, 2004).

Los diferentes procesos de poblamiento del territorio nacional provocaron la retracción y desaparición local de muchas especies nativas, especialmente aquellas que por su mayor tamaño son más vulnerables a la persecución directa (cacería y recolección de individuos), y a los efectos de la degradación y fragmentación de sus hábitats (Berkunsky y Di Giacomo, 2015). La provincia de Corrientes fue escenario durante la primera mitad del siglo XX del mayor proceso de defaunación del norte argentino. En esa época desaparecieron de este territorio seis especies de grandes mamíferos: oso hormiguero gigante (*Myrmecophaga tridactyla*), pecarí de collar (*Pecari tajacu*), tapir (*Tapirus terrestres*), lobo gargantilla (*Pteronura brasiliensis*), ocelote (*Leopardus pardalis*) y el yaguararé (*Panthera onca*) (Di Martino *et al.*, 2015).

En este contexto de pérdida global de biodiversidad y de funcionalidad de los ecosistemas, en las últimas décadas se han iniciado procesos de reintroducción de grandes mamíferos en diferentes ecosistemas del mundo, denominados *reconstrucción de ecosistemas* o “*rewilding*” (Soulé y Noss, 1998). La reconstrucción de ecosistemas generalmente involucra la reintroducción de especies claves, como así también la recuperación de ecosistemas degradados para restaurar su funcionalidad (Brown *et al.*, 2011). En este sentido, desde hace una década se inició en la región del Iberá uno de los mayores proyectos de reconstrucción de ecosistemas del mundo, que está centrado



especialmente en la reintroducción de mamíferos y aves de mediano y gran porte desaparecidos localmente. Este proyecto de refaunación es llevado adelante por Fundación Rewilding (<https://rewildingargentina.org/>). Entre las especies en proceso de reintroducción, se encuentra el pecarí de collar (*Pecari tajacu*), tapir (*Tapirus terrestris*), venado de las pampas (*Ozotoceros bezoarticus*), yaguararé (*Panthera onca*), entre otros (Jiménez Pérez, 2008).

Uno de los fenómenos más impactantes que se desencadenan luego de la extinción de un consumidor tope o un gran depredador en un ecosistema es la extinción de otras especies “en cascada” a través de efectos que se multiplican entre las numerosas relaciones existentes que se dan en una red de interacciones (Berkunsky y Di Giacomo, 2015). Estos efectos en cascada pueden llegar a afectar procesos ecosistémicos tales como el ritmo de los incendios naturales, el control natural de enfermedades infecciosas, la invasión de especies exóticas, y hasta la composición de la atmósfera, el suelo, y el agua (Berkunsky y Di Giacomo, 2015).

En particular, los escarabajos estercoleros mantienen una fuerte dependencia de los grandes mamíferos ya que utilizan sus heces como fuente de alimento y material de anidamiento. Se ha predicho que la disminución en la biomasa de mamíferos puede asociarse con una disminución en la abundancia, riqueza y tamaño corporal de los escarabajos, lo que podría conducir a que se vean afectadas las funciones ecológicas que estos cumplen. (Nichols *et al.*, 2009, Camargo y Mendoza, 2018, Raine y Slade, 2019).



OBJETIVOS GENERALES Y ESPECÍFICOS

Teniendo en cuenta la dependencia de gran parte de las especies de estercoleros de las heces de mamíferos medianos y grandes, el programa de re-introducción de grandes mamíferos en el Iberá ofrece la oportunidad única de explorar los mecanismos que determinan los patrones de diversidad en este grupo.

En este contexto, el objetivo general del presente estudio, es describir los cambios en la comunidad de escarabajos estercoleros asociados al proceso de refaunación del Iberá (diversidad de especies y estructura trófica).

Objetivos específicos:

1. Describir y comparar la riqueza, abundancia y diversidad de especies de escarabajos estercoleros en áreas ganaderas y refaunadas del Iberá.
2. Comparar la composición y recambio específico de estercoleros en ambos sistemas de manejo (ganaderos y refaunados).
3. Caracterizar la estructura y preferencias tróficas de los escarabajos estercoleros en áreas con fauna nativa reintroducida y ganadera del Iberá.

HIPÓTESIS

La re-introducción de grandes mamíferos en los Esteros del Iberá incrementa la diversidad de recursos tróficos (heces) para los escarabajos estercoleros y, consecuentemente, la diversidad de este grupo. A partir de esta hipótesis se plantean las siguientes predicciones:

1. La diversidad de escarabajos estercoleros en áreas refaunadas es mayor en relación con áreas ganaderas.
2. La composición específica de escarabajos es distinta entre ambas áreas debido a la diferencia en la disponibilidad de recursos tróficos.
3. Las áreas con fauna nativa presentan una mayor proporción de especies de escarabajos especialistas, mientras que las áreas ganaderas están dominadas por especies generalistas.



MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Los muestreos se realizaron en ecosistemas naturales (pastizales) con fauna nativa reintroducida y en áreas ganaderas en los Esteros del Iberá ($28^{\circ}36'00''$ S, $57^{\circ}49'0''$ O). Pese a ubicarse en zona subtropical, el clima del Iberá es netamente tropical debido a la elevada humedad (Neiff, 2004). La temperatura media anual varía entre $19,8^{\circ}\text{C}$ y $21,4^{\circ}\text{C}$, con valores medios mínimos entre 14°C y 15°C y medios máximos entre 20°C y 22°C y con valores absolutos comprendidos entre -2°C y 44°C (Ferrati *et al.*, 2003). Las precipitaciones anuales rondan los 1700 mm (Neiff, 2004).

Dentro del Iberá, se seleccionó la Estancia Rincón del Socorro y la Estancia Iberá ($28^{\circ}39'35.03''$ S, $57^{\circ}26'03.65''$ O) (Figura 2), en donde se escogieron dos áreas: áreas refaunadas (R), que es donde se presenta la mayor abundancia de mamíferos reintroducidos y no hay ingreso de ganado; y áreas ganaderas (G) de la misma zona ($28^{\circ}43'01.83''$ S, $57^{\circ}25'42.95''$ O), donde se registra baja actividad de fauna nativa.

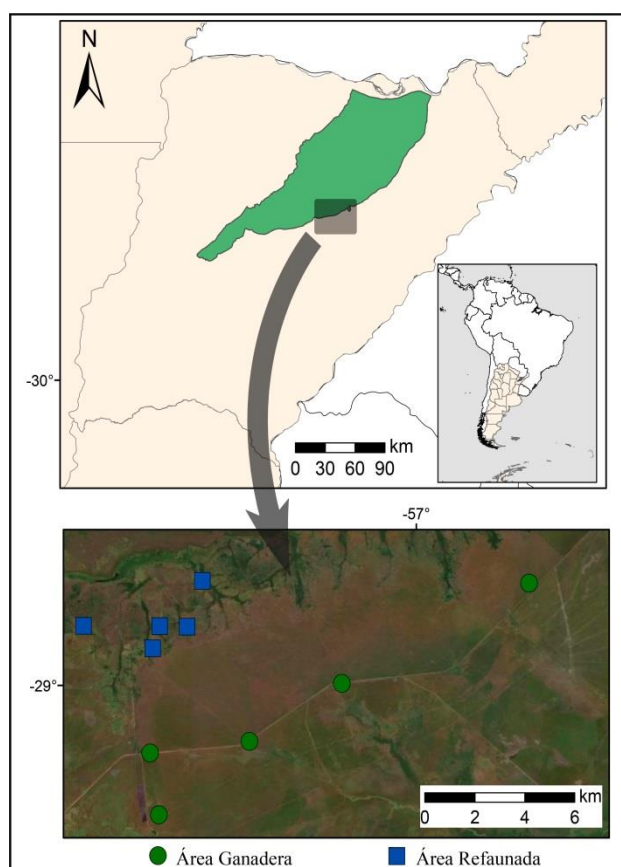




Figura 2: Localización de la Estancia Rincón del Socorro y Estancia Iberá (Iberá, Corrientes, Argentina, 2019). Vista satelital de los sitios de muestreo: áreas refaunadas (R) representadas con un cuadrado azul; áreas ganaderas (G) con un círculo verde.

Diseño experimental

Los muestreos fueron desarrollados durante el verano de 2019, estación de mayor actividad de los escarabajos estercoleros en regiones subtropicales (Hernández y Vaz-de-Mello, 2009; da Silva *et al.*, 2013). Dentro de la Estancia Rincón del Socorro se escogieron cinco sitios en áreas refaunadas (R) y cinco en áreas ganaderas (G) para la colocación de las trampas (Figura 2). Los sitios estuvieron separados por una distancia mínima de 1 km para garantizar independencia de las observaciones.

En cada sitio se estableció una cuadrícula de 150m por 200m, con 16 trampas separadas por 50m para minimizar la interferencia ellas (16 trampas x 5 sitios x 2 áreas= 160 trampas). Las trampas consistieron en un recipiente de plástico (12cm de diámetro y profundidad), rellenas con agua y sal para evitar la descomposición de los individuos y una gota de detergente para romper la tensión superficial, sin interferir con la atracción (Nichols *et al.*, 2007). Las 16 trampas de cada sitio fueron cebadas aleatoriamente con siete recursos potenciales, que se conocía a priori que los escarabajos utilizan en el ambiente natural (dos trampas por cebo como submuestras): materia fecal de (I) tapir (*Tapirus terrestris*), (II) ñandú (*Rhea americana*), (III) venado de las pampas (*Ozotoceros bezoarticus*), (IV) mono carayá (*Alouatta caraya*), (V) vaca (*Bos taurus*) y (VI) carpincho (*Hydrochoerus hydrochaeris*), como así también (VII) menudencia de pollo en descomposición. Además, se colocaron dos trampas no cebadas (VIII) que fueron utilizadas como controles.

La menudencia de pollo fue extraída del congelador 12h antes de colocarla en las trampas y el proceso de descomposición final se produjo en el campo durante el período de muestreo de 48h. El resto de los cebos se obtuvieron en el campo. Se llevaron a cabo cinco períodos de muestreo de 48h (10 días), recogiendo el material y renovando el cebo en cada período (da Silva y Bogoni, 2014; da Silva y Hernández, 2016). Todas las muestras fueron conservadas en alcohol 70%. En el laboratorio, se procedió a identificar los especímenes a nivel de género o especie, mediante la utilización de claves taxonómicas y la asistencia de



especialistas. Las muestras fueron depositadas en la colección de la Cátedra de Biología de los Artrópodos (CARTROUNNE).

Análisis de datos

- **Objetivo específico 1:** Riqueza, abundancia y equitatividad de escarabajos

A partir del software iNEXT (Chao *et al.*, 2016) se evaluó para cada área de estudio (refaunadas y ganaderas) la completitud de los inventarios 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 y Jost, 2012). El número estimado de especies para cada unidad ambiental se obtuvo mediante el estimador Chao 1, el cual fue calculado con el programa EstimateS 9.1 (Colwell, 2006). Se consideró como valor eficiente de muestreo cuando la riqueza observada fue equivalente o superior al 80% de las especies predichas por los estimadores.

La diversidad se evaluó mediante el uso de número Hill o especies efectivas (Jost, 2006), en donde el exponente q determina la sensibilidad del índice a las abundancias relativas de las especies; es decir, la influencia que pueden tener las especies comunes o las especies raras (aquellas con ≤ 9 ejemplares) en la medida de la diversidad. Para este análisis se utilizó la diversidad de orden 1 (1D) que es el exponencial de la entropía del índice de Shannon, y la diversidad de orden 2 (2D), que es el inverso del índice de Simpson. Los análisis se realizaron con el programa estadístico Past (Hammer *et al.*, 2014). Para poner a prueba la primera predicción planteada se comparó entre ambas áreas la riqueza, abundancia y diversidad de orden 1 y 2 utilizando un análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis con cinco réplicas (sitios). El mismo se realizó mediante el programa InfoStat (Di Rienzo 2009). La estructura de los ensambles de las áreas estudiadas se comparó mediante curvas de Whittaker o ranking-abundancia (Whittaker 1965).



- **Objetivo específico 2:** Recambio y composición de especies

La similaridad de la composición de especies entre áreas se estimó con 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, primero 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.*, 2014). Tanto el análisis ANOSIM como NMDS se realizaron utilizando el índice de Bray-Curtis como medida de similitud y un valor p con la corrección de Bonferroni.

- **Objetivo específico 3:**

- a) *Estructura trófica a nivel de comunidad*

Para establecer si existen diferencias en cuanto a riqueza, abundancia y diversidad (1D - 2D) de escarabajos capturados con los distintos tipos de cebos en ambas áreas, se realizó un análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis. El mismo se calculó mediante el programa Past (Hammer *et al.*, 2014).

- b) *Estructura trófica a nivel de especies*

Para analizar la preferencia alimentaria de las especies por los distintos tipos de cebo, se consideraron los taxones con abundancia superior a 9 individuos, esto se realizó con el fin de minimizar el sesgo de bajo valor numérico. Las especies se categorizaron como *especialistas* cuando más del 75% de los individuos de una especie se recolectaron en un determinado tipo de cebo, y como *generalistas*, aquellas en las que el porcentaje de individuos fue menor al 75% ya que fueron atraídos por diferentes cebos (Ibarra-Polesel *et al.*, 2015).



RESULTADOS

Riqueza, abundancia y equitatividad de escarabajos estercoleros

Se recolectaron un total de 1583 ejemplares, pertenecientes a 30 especies, agrupadas en 11 géneros y 5 tribus (Tabla I). La tribu mejor representada fue Deltachilini con 15 especies, seguida por Onthophagini con 6 especies, mientras que los géneros con mayor riqueza fueron *Canthon* (S=12) y *Onthophagus* (S=5). En cuanto a las especies capturadas, las más abundantes fueron *Canthon daguerrei* Martinez (34.9%), *Gromphas inermis* Harold (26%), *Ontherus sulcator* Fabricius (9.7%), *Canthon podagricus* Harold (5.6%), *Onthophagus hircus* Billberg (4.4%), *Deltachilum elongatum* Felsche (4.2%) y *Bolbitis onitoides* Harold (3.3%); las cuales reunieron el 88.1% del total de individuos colectados en el estudio.

De acuerdo al índice de cobertura de muestreo (*cm*) se capturó más del 98.5% de las especies en ambas áreas (G=99.4%; R=98.7%). Por otra parte, el estimador de riqueza Chao1, indicó un esfuerzo de captura eficiente en áreas ganaderas, donde se habrían colectado al menos un 80% del total de especies respectivamente, mientras que en las áreas refaunadas el porcentaje de captura fue menor (70%).

Al comparar los atributos de diversidad de las dos áreas estudiadas, en ambas se capturó el mismo número de especies (S=21). Si bien el valor de diversidad en las áreas ganaderas (${}^1D=6.84$, ${}^2D=3.98$) y abundancia (n=839) fue mayor con respecto a las áreas refaunadas (${}^1D=4.86$, ${}^2D=3.01$, n=744); de acuerdo al análisis de varianza no paramétrico (Kruskal-Wallis) no se registraron diferencias significativas entre ambientes en ninguno de los cuatro atributos de diversidad [riqueza ($H=0.04$, $p=0.83$), abundancia ($H=0.01$, $p=0.92$), diversidad tanto de orden 1 ($H=0.39$, $p=0.52$) y de orden 2 ($H=0.17$, $p=0.68$)].



Tabla I: Abundancia de especies de escarabajos estercoleros en áreas ganaderas (G) y refaunadas (R) del Iberá, Corrientes, Argentina.

Tribu	Género y especie	G	R	Total
Ateuchini	<i>Trichillum externepunctatum</i> Preudhomme de Borre, 1880	2		2
Coprini	<i>Ontherus aphodioides</i> Burmeister, 1874		2	2
	<i>Ontherus</i> sp1	1		1
	<i>Ontherus</i> sp2	35		35
	<i>Ontherus sulcator</i> Fabricius, 1775	43	110	153
Deltochilini	<i>Anisocanthus pygmaeus</i> (Gillet, 1911)	39		39
	<i>Canthon bispinus</i> (Germar, 1824)	23	2	25
	<i>Canthon curvipes</i> (Harold, 1868)	4		4
	<i>Canthon daguerrei</i> Martinez, 1951	152	401	553
	<i>Canthon denticulatus</i> Schmidt, 1922	7		7
	<i>Canthon mutabilis transversalis</i> Schmidt, 1920	10	5	15
	<i>Canthon ornatus thoracicus</i> Harold, 1868	4	1	5
	<i>Canthon podagricus</i> Harold, 1868	14	74	88
	<i>Canthon quinquemaculatus</i> Castelnau, 1840	1		1
	<i>Canthon</i> sp1		1	1
	<i>Canthon</i> sp2	1		1
	<i>Canthon</i> sp3		1	1
	<i>Canthon</i> sp4		1	1
	<i>Deltochilum elongatum</i> Felsche, 1907	51	16	67
	<i>Malagoniella magnifica</i> Balthasar, 1939		4	4
Onthophagini	<i>Digitonthophagus gazella</i> (Fabricius, 1787)	9	1	10
	<i>Onthophagus hircus</i> Billberg, 1815	35	35	70
	<i>Onthophagus</i> sp1		1	1
	<i>Onthophagus</i> sp2		1	1
	<i>Onthophagus</i> sp3		2	2
	<i>Onthophagus</i> sp4	27		27
Phanaeini	<i>Bolbites onitoides</i> Harold, 1868	1	52	53
	<i>Coprophanæus aff.milon</i>	1	1	2
	<i>Coprophanæus</i> sp		1	1
	<i>Gromphas inermis</i> Harold, 1869	379	32	411
Abundancia total		839	744	1583
Riqueza total		21	21	30
Diversidad de orden 1 (1D)		6.84	4.86	7.57
Diversidad de orden 2 (2D)		3.98	3.01	4.79



Si bien los índices de diversidad presentaron valores similares entre áreas refaunadas y ganaderas, las curvas de ranking-abundancia de especies mostraron diferencias notables entre ambas áreas de estudio (Figura 3). El área ganadera se caracterizó por una curva con pendiente poco pronunciada hacia la zona media y una distribución más equitativa en la abundancia de las especies que componen el ensamble. El 47.6% de las especies colectadas en esta área, fueron categorizadas como especies raras ($Er = n \leq 9$), en la que se incluyeron cinco especies con tan solo un ejemplar (singletons) y una única especie con dos ejemplares (doubletons). Por otro lado, el área refaunada presentó una pendiente mucho más pronunciada, debido a un menor número de especies con abundancias intermedias y la presencia de pocas muy abundantes. Además, el número de especies raras fue mayor que en las áreas ganaderas (66.6%); en donde se incluyeron nueve singletons y tres doubletons. Al comparar las especies más abundantes, se encontraron diferencias entre áreas, donde *G. inermis* fue la especie dominante en áreas ganaderas, mientras que *C. daguerrei* y *O. sulcator* lo fueron en áreas refaunadas. *Bolbites onitoides* fue una de las especies dominantes en el área refaunada, sin embargo, estuvo representada por solo un ejemplar en el área ganadera.

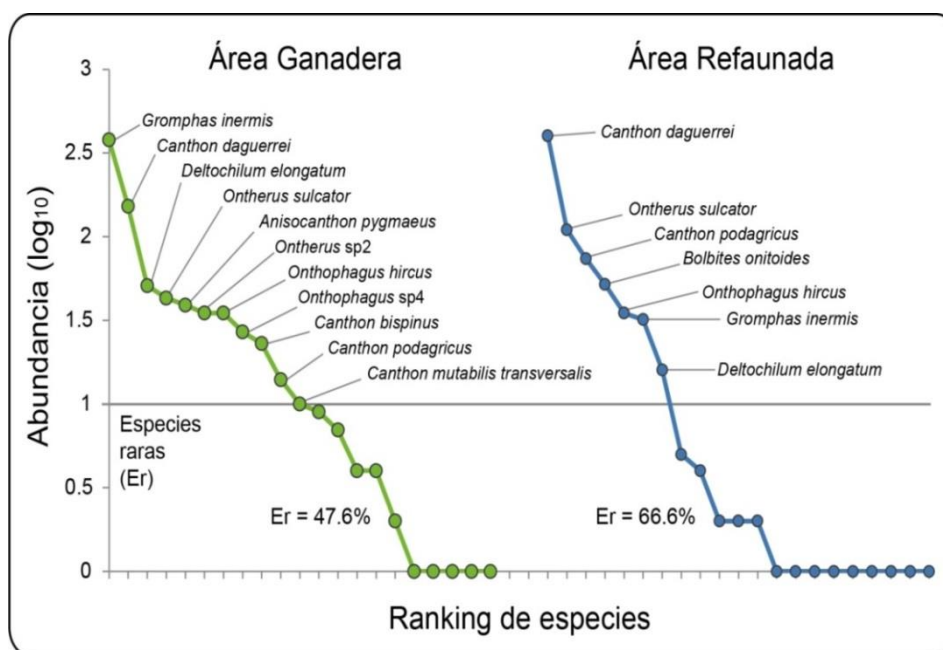


Figura 3: Curvas de ranking-abundancia de especies para las dos áreas estudiadas del Iberá. Se detalla el nombre de las especies más abundantes de cada área y se indica el porcentaje de especies raras (Er), que corresponden a todas aquellas que se encuentran por debajo de la línea horizontal de abundancia ($\log_{10}$) 1.



Recambio y composición de especies

Al analizar la similitud de especies entre áreas, tanto el índice de Jaccard (presencia-ausencia) como el de Bray-Curtis (abundancia) calcularon valores similares (40% y 38% respectivamente), por lo cual, habría un recambio de escarabajos elevado entre áreas. Al comparar la composición de especies, el NMDS mostró a las áreas ganaderas y refaunadas formando dos grupos claramente diferenciados (Figura 4). Esta separación fue validada a partir del análisis de similitud (ANOSIM), en el cual se registraron diferencias significativas en la composición de escarabajos de las dos áreas ($R=0.72$; $p<0.0075$).

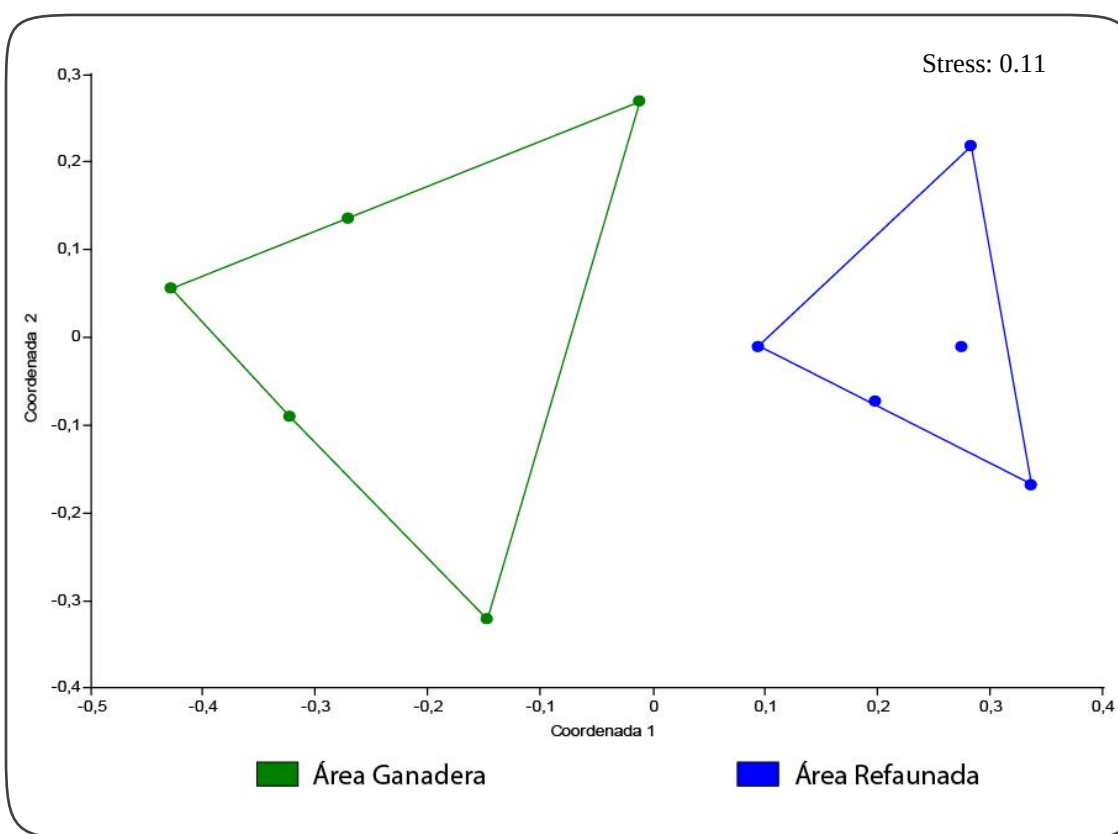


Figura 4: Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de escarabajos estercoleros en las áreas estudiadas del Iberá, Corrientes, Argentina. Los puntos verdes (●) representan las réplicas (sitios) de las áreas ganaderas, mientras que las réplicas de las áreas refaunadas se encuentran representadas por puntos azules (●).



Análisis de preferencias tróficas a nivel de comunidad

En relación a la riqueza de especies capturadas con los distintos tipos de cebos, se observó que el estiércol de tapir fue el recurso más seleccionado tanto en áreas ganaderas (G, S=17) como en refaunadas (R, S=11), seguido de carroña (G, S=10; R, S=9) y estiércol de mono (G, S=8; R, S=9) (Figura 5a). Por el contrario, el recurso trófico con menor preferencia en ambas áreas fue el estiércol de venado (G, S=2; R, S=3). En lo que respecta a la abundancia de individuos, se observó un patrón similar al antes mencionado, ya que, mediante el estiércol de tapir se colectó entre el 65.6% al 78.4% del total de individuos (Figura 5b), seguido de carroña (G, n=12%; R, n=10.8%) y estiércol de mono (G, n=6.1%; R, n=16.3). El estiércol de venado, fue el recurso con el que se colectó el menor número de ejemplares (G, n=0.4%; R, n=0.5%).

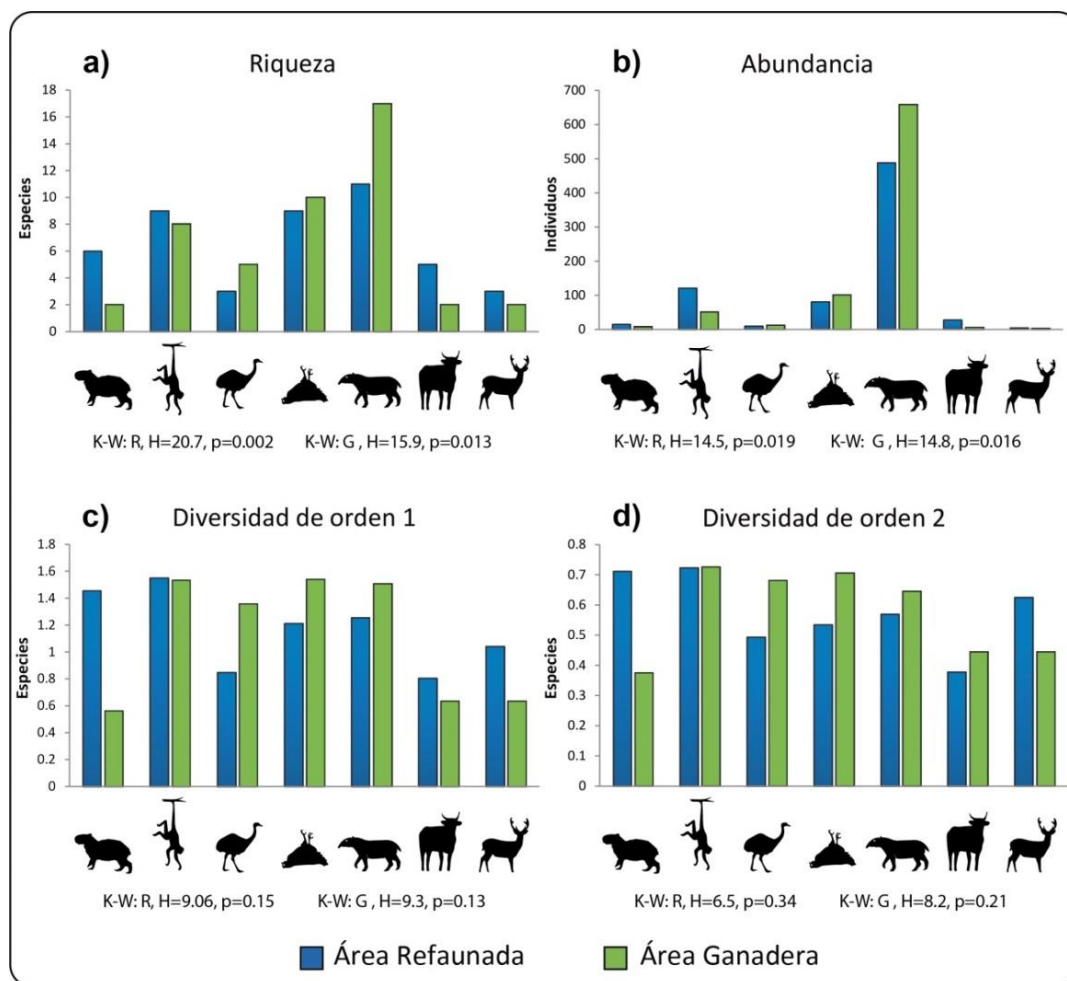


Figura 5: Riqueza (a), abundancia (b), diversidad de orden 1 y 2 (c, d) de escarabajos estercoleros colectados con diferentes tipos de cebos (carpincho, mono, ñandú, carroña, tapir, vaca y venado) en áreas ganaderas y refaunadas del Iberá, Corrientes, Argentina. Se incluyen los resultados de Kruskal-Wallis (K-W).



Teniendo en cuenta la diversidad (1D y 2D), el estiércol de mono fue el cebo que obtuvo el mayor valor en los dos ambientes, junto con el estiércol de tapir y la carroña (Figura 5c, 5d). Para el estiércol de carpincho y de ñandú también se calcularon valores elevados en comparación con los demás cebos; mientras que el estiércol de vaca y de venado fueron los recursos tróficos con menor diversidad. La prueba de Kruskal-Wallis indico diferencias significativas en cuanto a los tipos de cebos utilizados en ambas áreas, tanto en riqueza (Figura 5a) como en abundancia (Figura 5b), no así en diversidad de orden 1 y orden 2 (Figura 5c, 5d).

Análisis de preferencias tróficas a nivel de especie

Del análisis de preferencias tróficas se pudo observar que en las áreas refaunadas el 57.2% de las especies presentaron un comportamiento *generalista*, mientras que las restantes (42.8%) fueron categorizadas como *especialistas*; a diferencia de lo observado en las áreas ganaderas, donde predominaron las especies categorizadas como *especialistas* (Esp=66.6%, Gen=33.3%), (Tabla II). Estos resultados contradicen la predicción planteada. Se observó que la gran parte de las especies que se comportaron como *especialistas* presentaron una mayor preferencia por el estiércol de tapir y la carroña que por sobre los demás cebos, principalmente tres especies del genero *Canthon* (*C. daguerrei*, *C. bispinus* y *C. denticulatus*), como también *G. inermis*, *Ontherus* sp2, *Onthophagus* sp4 y *B. onitoides*. Por otra parte, *D. elongatum* y *O. hircus* presentaron un comportamiento *especialista* en áreas ganaderas, mientras que en áreas refaunadas fueron categorizadas como *generalistas*.



Tabla II: Selección de recursos tróficos (carpincho, mono, ñandú, carroña, tapir, vaca y venado) de escarabajos estercoleros en las dos áreas de estudio (ganaderas y refaunadas) del Iberá, Corrientes, Argentina.

Area / % de tipo de Cebo	Ganadera								Refaunada							
																
Especies																
<i>Canthon daguerrei</i>	0	1	0	1	98	0	0	Esp	1	13	1	2	77	5	0	Esp
<i>Canthon podagricus</i>	0	14	0	7	64	14	0	Gen	0	20	0	72	8	0	0	Gen
<i>Deltophilum elongatum</i>	0	0	4	92	4	0	0	Esp	0	6	13	38	44	0	0	Gen
<i>Gromphas inermis</i>	1	4	0	0	94	0	0	Esp	3	0	0	0	94	3	0	Esp
<i>Ontherus sulcator</i>	0	44	14	0	33	9	0	Gen	5	30	1	0	63	1	0	Gen
<i>Onthophagus hircus</i>	0	9	6	0	83	0	3	Esp	3	26	0	0	57	9	6	Gen
<i>Bolbites onitoides</i>									0	13	0	0	87	0	0	Esp
<i>Anisocanthon pygmaeus</i>	15	18	3	36	23	0	5	Gen								
<i>Canthon bispinus</i>	0	0	0	100	0	0	0	Esp								
<i>Canthon denticulatus</i>	0	0	0	0	100	0	0	Esp								
<i>Ontherus sp2</i>	0	0	0	0	100	0	0	Esp								
<i>Onthophagus sp4</i>	0	0	0	0	100	0	0	Esp								
<i>Canthon mutabilis transversalis</i>	0	0	0	70	30	0	0	Gen								
Generalistas	33.3 %							57.2 %								
Especialistas	66.6 %							42.8 %								

Se muestran las especies con abundancia superior a 9 individuos. *Especialistas* (Esp): especies donde más del 75% de los individuos fueron recolectados con un determinado tipo de cebo (números en negrita). *Generalistas* (Gen) aquellas en los que el porcentaje de individuos recolectados con un determinado tipo de cebo fue menor al 75%.



DISCUSIÓN

En nuestro país, la mayoría de los estudios basados en ensambles de escarabajos estercoleros, abordaron el efecto del reemplazo y la degradación de los bosques nativos sobre la diversidad y las funciones ecosistémicas de los mismos, principalmente en la región chaqueña (Damborsky *et al.* 2008 e Ibarra-Polesel *et al.* 2015); y la selva Paranaense (Giménez-Gómez *et al.* 2018, 2019). Este trabajo representa el primer aporte acerca de la riqueza y composición de especies de escarabajos estercoleros en los Esteros del Iberá, donde también se aborda sus preferencias tróficas, tanto en áreas ganaderas como refaunadas. Además, representa el primer estudio en Argentina sobre los efectos en cascada en estercoleros asociados al proceso de refaunación con grandes mamíferos de un ecosistema.

Riqueza, abundancia y equitatividad de estercoleros

En cuanto a los estimadores de diversidad, el índice de cobertura de muestreo (*cm*) estimó un inventario altamente fiable para ambas áreas, mientras que el estimador de diversidad Chao1 predijo una mayor eficiencia de captura en área ganadera que en área refaunada. Esto podría deberse a un mayor número de especies raras representadas por tan solo uno o dos individuo en áreas refaunadas.

Un gran número de estudios ha demostrado que la sustitución, fragmentación y degradación de los bosques tropicales y subtropicales por el uso intensivo y semi-intensivo de la tierra (por ejemplo, ganadería, plantaciones de árboles y agricultura) puede cambiar la riqueza de especies y la composición de escarabajos estercoleros (Scheffler, 2005; Nichols *et al.*, 2007; Audino *et al.*, 2014; Gómez-Cifuentes *et al.*, 2017). Sin embargo, estos cambios dependen del grado de conservación de los recursos y la condición del hábitat original (Nichols *et al.*, 2007; Gómez-Cifuentes *et al.*, 2017). En nuestro estudio, al comparar los atributos de diversidad alfa se observó una misma riqueza ($S=21$) en ambas áreas, mientras que, tanto la abundancia como la diversidad fue superior en el área ganadera. Esto podría deberse a que en las áreas refaunadas se observa una alta dominancia de una de las especies (*C. daguerrei*, $n=401$) por sobre las demás. Este resultado es evidente al observar la pendiente resultante para ambas áreas en la curva de Whitaker. Esta



curva, mostró en áreas ganaderas un importante contraste en relación al reparto de las abundancias de especies, el cual fue más equitativo que en áreas refaunadas.

En relación con el primer objetivo, contrario a lo esperado, no se observaron diferencias en la riqueza y diversidad de especies entre áreas refaunadas y ganaderas. Esta falta de diferencias podría deberse a que, como consecuencia del proceso de defaunación histórico ocurrido en el área, un conjunto de especies dependientes de los recursos de mamíferos nativos (especialistas) ya se encuentra extinguidas localmente. En este caso, el proceso de recolonización del área sería lento debido a la baja capacidad de dispersión natural de los estercoleros. Una explicación alternativa, es que no existen en el área especies dependientes exclusivamente del estiércol de mamíferos nativos, sino que la mayor parte de las especies fueron capaces de subsistir a partir del estiércol de vaca.

Cambios en la diversidad y composición específica de escarabajos

En contraste a lo observado para la riqueza de especies, la composición de las comunidades entre áreas ganaderas y refaunadas fueron marcadamente diferentes (objetivo 2). Si bien el conjunto total de especies fue similar, las abundancias relativas y las relaciones de dominancia entre las diferentes comunidades cambiaron. Estas diferencias podrían estar asociadas a las preferencias tróficas observadas entre las diferentes especies u otros componentes del nicho que permiten una mayor tolerancia a las áreas ganaderas en algunas especies. Estudios previos documentaron cambios en la composición de especies asociados al manejo ganadero en diferentes regiones; incluyendo el Chaco Argentino (Damborsky *et al.*, 2008; Ibarra-Polesel *et al.*, 2015 y Guerra Alonso *et al.*, 2020) y el bosque Atlántico en Misiones (Giménez-Gómez *et al.* (2018, 2019); Gómez-Cifuentes *et al.*, (2017,2019, 2020). En el caso particular de Misiones, estas diferencias estuvieron asociadas principalmente a la tolerancia a altas temperaturas de algunas especies. En el Iberá no existen estudios previos que describan la tolerancia al disturbio de las especies observadas.

En relación al segundo objetivo específico, los índices de similaridad mostraron que el recambio en la composición de especies entre áreas fue elevado y el análisis ANOSIM mostró diferencias significativas en la composición de especies de ambos ambientes. El



análisis de Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMDS) resume gráficamente los resultados calculados por los índices de similaridad antes mencionados. En el mismo se observa que la composición de escarabajos de ambas áreas conforma grupos claramente distintos.

Estudios previos en bosques tropicales y subtropicales que compararon hábitats abiertos (pastizales) y cerrados mostró que la vegetación era el factor principal que determinaba las comunidades de escarabajos estercoleros (Damborsky *et al.*, 2015; Gómez-Cifuentes *et al.*, 2017; Guerra Alonso *et al.*, 2019). En nuestro estudio, este resultado podría atribuirse, junto a las diferencias en la disponibilidad de recursos tróficos, al contraste en la composición y estructura de la vegetación que existe entre ambas áreas. Las especies raras juegan un importante rol al analizar la similaridad entre ensamblajes y podrían llevar a inferir valores exagerados de recambio. Mace *et al.* (2008) proponen que la rareza aumenta el riesgo de extinción, ya sea a través de la estocasticidad demográfica o porque las especies que ocupan un hábitat restringido son vulnerables a su modificación; por lo cual, la rareza es un factor que puede tomarse en cuenta al tomar la decisión de incluir especies amenazadas o en el desarrollo de planes de gestión.

Preferencias alimentarias por los diferentes tipos de cebos

De acuerdo con los resultados obtenidos, el recurso trófico con el que se capturó la mayor riqueza y abundancia de especies fue el estiércol de tapir. Esto podría deberse a que, en estado natural, estos herbívoros se alimentan de plantas nativas, sin embargo, es importante tener en cuenta que los tapires reintroducidos estaban siendo suplementados con alimento balanceado para caballos, frutas y hojas; lo que puede haber incrementado su capacidad de atracción para los estercoleros. Estudios previos en el bosque Atlántico mostraron una baja atracción de este recurso para las especies nativas (Giménez Gómez *et al.*, 2018). Por otra parte, teniendo en cuenta la diversidad, se obtuvo un valor específico superior en las trampas cebadas con estiércol de mono. Este resultado es consistente con los hallazgos de estudios previos (Filgueiras *et al.*, 2009; Marsh *et al.*, 2013), los cuales muestran que, en la región neotropical, los escarabajos estercoleros prefieren el estiércol de mamíferos omnívoros en lugar de los de carnívoros o herbívoros, sobre todo porque les aporta más nutrientes.



Trabajos anteriores sobre el grado de especialización trófica sugieren que los estercoleros subtropicales tienden a ser relativamente *generalistas*, con una baja especificidad por un tipo de recurso (Giménez-Gómez *et al.*, 2018). Esto concuerda parcialmente con nuestros resultados, ya que en áreas refaunadas, la mayoría de las especies recolectadas no mostraron una clara afinidad por algún tipo de estiércol (*generalistas*). Por el contrario, en las áreas ganaderas predominaron especies categorizadas como *especialistas*, las cuales prefirieron el estiércol de tapir principalmente. Como se mencionó anteriormente, esto podría deberse a la dieta suplementada que reciben estos herbívoros y que la convierte en un recurso muy atractivo. Incluso algunas especies fueron categorizadas como *especialistas* de este tipo de recurso (*B. onitoides*).

El cebo de bovino arrojó una capacidad de captura muy baja en comparación con los demás cebos, lo que sugiere que es poco efectivo al momento de realizar monitoreos ecológicos. Resultados similares fueron reportados por Bohórquez y Montoya (2009). Sin embargo, este resultado contrasta con la alta diversidad observada en áreas ganaderas; donde las heces bovinas constituyen casi exclusivamente el único recurso para las especies coprófagas en estos sectores. Como se mencionó anteriormente, es posible que al no existir alternativas, la mayor parte de las especies sean capaces de utilizar y subsistir en base a este recurso.

Este trabajo constituye el primer aporte a la diversidad y ecología de los estercoleros del Iberá, uno de los humedales con mayor diversidad a nivel global. El Iberá en Corrientes sufrió un marcado proceso de defaunación como consecuencia de la presión de cacería, la ganadería y otros usos de la tierra. La creación de grandes reservas y los proyectos de refaunación constituyen una importante iniciativa para recuperar la funcionalidad de este ecosistema. Los resultados de este estudio muestran que la introducción de medianos y grandes mamíferos y aves cambió marcadamente la composición de la comunidad de escarabajos estercoleros; principales responsables por el enterramiento de las heces animales. La diferente respuesta de las especies al disturbio ganadero es consecuencia de sus diferentes requerimientos ecológicos y fisiológicos. Teniendo en cuenta estos primeros resultados, es necesario realizar estudios de mediano y largo plazo para entender los efectos sobre el funcionamiento del ecosistema de estos cambios en cascada.



CONCLUSIONES

El presente estudio es el primero en aportar información referida a la diversidad y la estructura de estercoleros pertenecientes a la región del Iberá.

Este trabajo constituye uno de los primeros en analizar la variación de las preferencias alimentarias de Scarabaeinae en áreas con diversos recursos.

En ambas áreas se encontró el mismo número de especies, sin embargo, las áreas ganaderas presentaron mayor diversidad total y abundancia con respecto a las refaunadas.

Gromphas inermis fue la especie dominante en áreas ganaderas, mientras que en las áreas refaunadas fueron *C. daguerrei*, *O. sulcator* y *B. onitoides*.

La presencia de especies raras fue mayor en áreas refaunadas que en ganaderas.

La composición de especies fue considerablemente variable entre áreas ganaderas y refaunadas. Los índices de similaridad calcularon valores de recambio elevado entre las mismas.

El estiércol de tapir fue el recurso preferido, con el que se colectó la mayor riqueza y abundancia en ambas áreas, mientras que, con el estiércol de mono se obtuvieron los mayores valores de diversidad.

El 57.2% de las especies presentaron un comportamiento *generalista* en áreas refaunadas, por el contrario, en las áreas ganaderas el 66.6% de las mismas se comportaron como *especialistas*.



BIBLIOGRAFIA

- Amat, G.; H. Gasca y E. Amat. 2005. Guía para la cría de Escarabajos. *Fundación Natura*. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia. 80p.
- Audino, L.; J. Louzada y L. Comita. 2014. Dung beetles as indicators of tropical forest restoration success: is it possible to recover species and functional diversity? *Biological Conservation* 169:248-257.
- Begon, M.; C.R. Townsend y J.L. Harper. 2006. Ecology from individuals to ecosystems. *Blackwell Publishing*. 738p.
- Berkunsky, I. y A. Di Giacomo. 2015. Proyecto de reintroducción experimental de Muitú (*Crax fasciolata*) y Guacamayo Rojo (*Ara chloropterus*) en la Reserva Natural Iberá. *The Conservation Land Trust*. 29p.
- Bohórquez Mielles, J.C. y J. Montoya Lerma. 2009. Abundancia y preferencia trófica de *Dichotomius belus* (Coleoptera: Scarabaeidae) en la reserva forestal de Colosó, Sucre. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle* 10:1-7.
- Brown, J.; C. H. Scholtz; J.L. Janeau; S. Grellier y P. Podwojewski. 2010. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) can improve soil hydrological properties. *Applied Soil Ecology* 46:9-16.
- Brown, C.; R. McMorran y M. F. Price. 2011. Rewilding – A New Paradigm for Nature Conservation in Scotland?. *Scottish Geographical Journal* 127:288-314.
- Camargo, A. y E. Mendoza. 2018. Impactos ecológicos de la defaunación de mamíferos herbívoros tropicales. En: Ramírez-Bautista, A. y R. Pineda-López. (Eds.). *Ecología y Conservación de Fauna en Ambientes Antropizados*. REFAMA-CONACyT-UAQ, pp 5-17. Querétaro. México.
- Canziani, G.; C. Rossi; S. Loiselle y R. Ferrati. 2003. Los Esteros del Iberá. Informe del Proyecto “El manejo sustentable de humedales en el MERCOSUR”. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, Argentina. 258p.
- Chao, A. y L. Jost. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93:2533-2547.
- Chao, A.; K.H. Ma, y T.C. Hsieh. 2016. iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) online: software for interpolation and extrapolation of species diversity. Program and User's



- Guide published at http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/ [Acceso: Septiembre, 2019].
- Colwell, R.K. 2006. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples (software and user's guide). Versión 8.0. <http://purl.oclc.org/estimates> [Acceso: Septiembre, 2019].
- da Silva, P.G.; F.Z. Vaz-de-Mello y R.A. Di Mare. 2012. Attractiveness of different bait to the Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) in forest fragments in extreme Southern Brazil. *Zoological Studies* 51:429-441.
- da Silva, P.G.; F.Z. Vaz-de-Mello y R.A. Di Mare. 2013. Diversity and seasonality of Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) in forest fragments in Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brazil. *Annals of the Brazilian Academy of Sciences* 85:679-697.
- da Silva, P.G. y J.A. Bogoni. 2014. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) attracted to rotten eggs in the Atlantic Forest in Subtropical Southern Brazil. *The Coleopterists Bulletin* 68:339-342.
- da Silva, P.G. y M.I.M. Hernández. 2016. Spatial variation of dung beetle assemblages associated with forest structure in remnants of southern Brazilian Atlantic Forest. *Revista Brasileira de Entomologia* 60:73-81.
- Damborsky, M.P.; M.E. Bar; M.C. Álvarez y E.B. Oscherov. 2008. Comunidad de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en dos bosques del Chaco Oriental Húmedo, Argentina. *Sociedad Entomologica Argentina* 67:145-153.
- Damborsky, M.P.; A. Bohle; M.G. Ibarra Polesel; E.A. Porcel y J.L. Fontana,. 2015. Variación espacial y temporal de conjuntos de escarabajos coprófagos en un paisaje fragmentado del Chaco Húmedo Oriental. *Entomología neotropical* , 44 (1):30-39.
- Di Martino, S.; I.J. Pérez y J. Peña. 2015. Estrategia para la reintroducción de tapires (Tapirus terrestres) en la Reserva Natural Iberá (Corrientes, Argentina). *The Conservation Land Trust*.
- Di Rienzo, J. A. 2009. InfoStat versión 2009. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. <http://www.infostat.com.ar>.
- Ferrati, R.; G. Canziani y D.R. Moreno. 2003. Caracterización hidrometeorológica e hidrológica del sistema Iberá. En: Canziani, G.; C. Rossi; S. Loiselle y R.M. Ferrati



- (Eds.) *Los Esteros del Iberá, Informe del Proyecto «El Manejo Sustentable de Humedales en el Mercosur»*, pp. 83–101. Fundación Vida Silvestre Argentina-International Rivers Network, Buenos Aires.
- Filgueiras, B.C.; C.N. Liberal; C.M. Aguiar; M.I. Hernandez y L. Iannuzzi. 2009. Attractivity of omnivore carnivore and herbivore mammalian dung to Scarabaeinae (Coleoptera Scarabaeidae) in a tropical Atlantic Forest remnant. *Revista Brasileira de Entomología* 53:422-427.
- Giménez-Gómez, V.C.; J.R. Verdú; A. Gómez-Cifuentes; F.Z. Vaz-de-melo y G.A. Zurita. 2018. Influence of land use on the trophic niche overlap of dung beetles in the semideciduous Atlantic forest of Argentina. *Insect Conservation and Diversity* 11:1-8.
- Giménez-Gómez, V.C.; J.R. Verdú y G.A. Zurita. 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* 56:26-47.
- Giraldo, C.; F. Escobar; J.D. Chará y Z. Calle. 2011. The adoption of silvopastoral systems promotes the recovery of ecological processes regulated by dung beetles in the Colombian Andes. *Insect Conservation and Diversity* 4:115-122.
- Giraud, A.R. 2003. Aves de los Esteros del Iberá: Síntesis del proyecto. En: Alvarez, B.B. (Ed.). *Fauna del Iberá. EUDENE*, pp 183-194. Corrientes.
- Gliessman, S.R. 2002. *Agroecología: Procesos ecológicos en la agricultura sostenible*. CATIE, Costa Rica. 359 p.
- Gómez-Cifuentes, A.; A. Munevar; V.C. Giménez; M.G. Gatti y G.A. Zurita. 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* 21:147–156.
- Gómez-Cifuentes, A.; V.G. Gómez; C.E. Moreno y G.A. Zurita. 2019. Tree retention in cattle ranching systems partially preserves dung beetle diversity and functional groups in the semideciduous Atlantic forest: The role of microclimate and soil conditions. *Basic and Applied Ecology* 34:64-74.
- Gómez-Cifuentes, A.; N. Vespa; M. Semmartin y G.A. Zurita. 2020. Canopy cover is a key factor to preserve the ecological functions of dung beetles in the southern Atlantic Forest. *Applied Soil Ecology* 154:103652.



- Göttemberger, L.; F. de Bello; K.A. Bråthen; J. Davison; A. Dubuis; A. Guisan; ... y L. Pellissier. 2012. Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological reviews* 87(1):111-127.
- Guerra Alonso, C.B.; G.A. Zurita y M.I. Bellocq. 2019. Las áreas ganaderas con cubierta de dosel sustentan la diversidad de escarabajos coprófagos en el bosque húmedo subtropical del Chaco. *Conservación y diversidad de insectos* 12 (4):296-308.
- 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. Tesis Doctoral. Instituto de Biología Subtropical-Nodo Puerto Iguazú-Conicet-UNaM. 164p.
- Guerra Alonso, C.B.; G.A. Zurita y M.I. Bellocq. 2020. Dung beetles response to livestock management in three different regional contexts. *Scientific reports* 10(1):1-10.
- Halfpeter, G. y W. D. Edmonds. 1982. The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach. *New York Entomological Society* 91:512-523.
- Hammer, O.; D.A. Harper y P.D. Ryan. 2014. PAST - Paleontological Statistics software package for education and data analysis. Version 9.
- Hanski, I. y Y. Cambefort. 1991. Resource partitioning. En: Hanski, I y Y. Camberfort (eds.). *Dung Beetle Ecology*, pp. 330–349. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Hernández, M.I.M. y F.Z. Vaz-de-Mello. 2009. Seasonal and spatial species richness variation of dung beetle (Coleoptera, Scarabaeidae s. str.) in the Atlantic Forest of southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 53:607-613.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22:415-427.
- Ibarra-Polesel, M.G.; M.P. Damborsky y E. Porcel. 2015. Escarabajos copronecrófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) de la Reserva Natural Educativa Colonia Benítez, Chaco, Argentina. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78:459-482.
- Inward, D.J.G.; R.G. Davies; C. Pergande; A.J. Denham y A.P. Vogler. 2011. Local and regional ecological morphology of dung beetle assemblages across four biogeographic regions. *Journal of Biogeography* 38:1668-1682.



- Jiménez Pérez, I. 2008. Participatory planning in large mammal restoration: the Esteros del Iberá case in Argentina. Proceedings from the seminar series on Iberian lynx ex-situ conservation. Session 4. Reintroduction of wild carnivores: applicable experiences to the Iberian lynx. Doñana National Park. November 20th-21st. Ministerio de Medio Ambiente/Fundación Biodiversidad. The Conservation Land Trust Argentina.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113:363-375.
- Kraft, N. J.; P.B. Adler; O. Godoy; E.C. James; S. Fuller y J.M. Levine. 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional ecology*, 29:592-599.
- Kormondy, E.J. 1985. Conceptos de Ecología. 4ª ed. Alianza Universidad, Madrid. 278 p.
- Larsen, T.H.; A. Lopera; A. Forsyth y F. Genier. 2009. From coprophagy to predation: a dung beetle that kills millipedes. *Biology Letters* 5:152-155.
- Mace, G.M.; N.J. Collar; K.J. Gaston; C. Hilton-Taylor; H.R. Akçakaya; N. Leader-Williams; E.J. Milner-Gulland y S.N. Stuart. 2008. Quantification of extinction risk: IUCN's system for classifying threatened species. *Conservation Biology* 22:1424-1442.
- Margalef, R. 1986. Ecología. 4ª ed. Editorial Omega, Barcelona. 252 p.
- Marsh, C.J.; J. Louzada; W. Beiroz y R.M. Ewers. 2013. Optimising bait for pitfall trapping of Amazonian dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). *PLoS ONE* 8:e73147.
- Neiff, J. J. 2004. El Iberá... ¿en peligro?. 1ª ed. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires. 89p.
- Nichols, E.; T. Larsen; S. Spector; A.L. Davis; F. Escobar; M. Favila y K. Vulinec. 2007. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: a quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation* 137:1-19.
- Nichols, E.; S. Spector; J. Louzada; T. Larsen; S. Amezquita y M. E. Favila. 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation* 141:1461-1474.
- Nichols, E.; T.A. Gardner; C.A. Peres; S. Spector y Scarabaeinae Research Network. 2009. Co-declining mammals and dung beetles: an impending ecological cascade. *Oikos* 118(4):481-487.
- Pianka, R.E. 1982. Ecología Evolutiva. Editorial Omega, Barcelona. 365p.



- Raine, E. H. y E.M. Slade. 2019. Dung beetle–mammal associations: methods, research trends and future directions. *Proceedings of the Royal Society B* 286:20182002.
- Scheffler, P.Y. 2005. Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) diversity and community structure across three disturbance regimes in eastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 21:9-19.
- Soulé, M. y R. Noss. 1998. Complementary goals for continental conservation. Rewilding and biodiversity. *Wild Earth* 8:22-26.
- Vargas Ríos, O. 2011. Restauración ecológica: biodiversidad y conservación. *Acta Biológica Colombiana* 16:221-246.
- Whittaker, R.H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. *Science* 147:250-260.