

IMPORTANCIA DE LOS ELEMENTOS QUE CONFORMAN UN PAISAJE TRANSFORMADO PARA LA DIVERSIDAD DE ESCARABAJAOS COPROFAGOS EN LA CUENCA MEDIA DEL RÍO SINÚ, CÓRDOBA-COLOMBIA

Coraima Martínez Vargas*, Estudiante de Biología; Roger Ayazo B, M.Sc

Universidad de Córdoba. Facultad de Ciencias Básicas. Grupo de investigación Biodiversidad Unicórdoba. Carrera 6a N° 76 – 103, Montería, Colombia.

Email*: Cmartinezvargas@correo.unicordoba.edu.co

Resumen

Los paisajes modificados originan mosaicos de áreas artificiales o seminaturales que conllevan a la pérdida o desplazamiento de especies nativas y extinciones locales, generando así, la homogeneización del paisaje que alteran la salud e integridad de los ecosistemas. El objetivo de esta investigación fue establecer la importancia de los elementos que conforman un paisaje transformado para la diversidad de escarabajos coprófagos en cuenca media del río Sinú, Córdoba-Colombia. Para establecer el valor de los elementos del paisaje que conforman el área del Centro de Investigación Turipaná (C.I) para la diversidad de escarabajos coprófagos se seleccionaron cinco coberturas vegetales. Las coberturas seleccionadas correspondieron a área boscosa seminatural (BO), sistemas silvopastoriles (SP), plantaciones forestales (PF), cultivos rotacionales (CR) y potreros de ganadería extensiva sin árboles (PT). Para cada cobertura vegetal se contó con tres repeticiones. En cada repetición de cada cobertura se trazó un transecto lineal donde se instalaron cinco trampas de caída separadas por una distancia entre 50 a 100 m entre sí. Los muestreos se realizaron entre octubre y noviembre de 2019. Se capturaron 3,813 individuos agrupados en once géneros y catorce especies. la diversidad verdadera no mostró diferencias entre las coberturas, aunque mostraron diferencias marginales entre SP y PT. El análisis NMDS evidenció la formación de cinco grupos, se muestra como las coberturas con estrato arbóreo BOs, PFs, SPs se separan de las coberturas sin árboles. la cobertura vegetal de los sistemas ganaderos es fundamental para sostener el ensamble de los escarabajos coprófagos y sobre todo los servicios ecológicos que estos ofrecen en los sistemas productivos.

palabras claves: paisajes transformados, Coleoptera, sistemas productivos, uso de suelo,

INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales albergan la mayor biodiversidad de especies en el mundo, pero también son los más amenazados por el alto índice de deforestación e intensificación del uso de suelo debido a la expansión de los sistemas agrícolas. En este contexto, los paisajes modificados originan mosaicos de áreas artificiales o seminaturales que conllevan a la pérdida o desplazamiento de especies nativas y extinciones locales, generando así, la homogeneización del paisaje que alteran la salud e integridad de los ecosistemas (Costa et al., 2017; Alvarado et al., 2019).

En Colombia, las áreas naturales han sido fuertemente intervenidas, en especial el bosque seco tropical, el cual representa solo el 8% de la cobertura total (García et al., 2014), la mayoría de la superficie nacional se encuentra en áreas denominadas por agroecosistemas, es decir, una gran parte de la biodiversidad colombiana sobrevive en paisajes transformados dominados por agroecosistemas (Mendoza – S et al. 2006), siendo la región Caribe una de las más intervenidas por procesos antrópicos principalmente por ganadería y agricultura (Sánchez – Cuervo et al., 2012).

Los elementos generados por los sistemas agrícolas, ofrecen una variedad de hábitats y recursos alimenticios para los insectos (Benet et al., 2006; Riggi et al., 2018), sin embargo, estos son considerados de poco valor para la conservación y pocas veces se tienen en cuenta en estudios de biodiversidad (Sanabria et al., 2008).

Hace aproximadamente 9 años el Centro de Investigación Turipaná (C.I) ha tenido la iniciativa de preservar las coberturas estratégicas para la conservación biológica y de servicios ecosistémicos, por lo cual hizo necesario hacer un levantamiento de la biodiversidad en cada uno de los elementos del paisaje. Los escarabajos coprófagos representan un grupo taxonómico excelente para el desarrollo de programas de inventarios y monitoreos de la biodiversidad. Al utilizar el estiércol como fuente de alimento y recurso de anidación, son proveedores clave de varios servicios ecológicos como la eliminación de desechos, la dispersión secundaria de semillas y la supresión de parásitos de vertebrados (Nichols et al., 2007; Riggi et al., 2018). Estos escarabajos son usados en evaluar el efecto de usos de suelo, además son bioindicadores y fáciles de muestrear utilizando trampas simples y metodologías estandarizadas, lo que permite una evaluación eficiente de los impactos antrópicos

en agroecosistemas, lo que podría contribuir al C.I. en la declaratoria de área protegida con el fin de aportar al desarrollo socio-ecológico del departamento de Córdoba.

Los trabajos realizados en paisajes transformados en la costa Caribe, muestran como resultado que los ambientes perturbados de uso ganadero y agrícola presentan menor riqueza de especies de escarabajos coprófagos y una gran dominancia de algunas especies frente a bosques nativos conservados (Navarro & Román, 2009; Barraza et al., 2010; Martínez & López, 2011; Rangel-Acosta et al., 2016; Rangel-Acosta & Martinez-Hernandez, 2017). En Córdoba, estudios de escarabajos coprófagos en diferentes usos de suelo han mostrado la misma tendencia (Vargas, A. 2013, Tuberquia et al. 2019, Velasquez, L y Ayazo, R. 2019). En este estudio se emplean estos escarabajos con el objetivo de saber ¿Cuál es la importancia de los elementos que conforman un paisaje transformado para la diversidad de escarabajos coprófagos en la cuenca media del río Sinú? bajo la hipótesis que los elementos de bosque semi-naturales de un paisaje transformados son más importantes para la diversidad de especies de escarabajos coprófagos, ya que al mantener condiciones ambientales más cercanas a áreas naturales nativas pueden albergar mayor diversidad y mayor abundancia de especies típicas del bosque seco tropical.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Esta investigación se realizó en el Centro de Investigaciones Turipaná de Agrosavia, ubicado en el municipio de Cereté-Córdoba. El C.I. Turipaná tiene una extensión de 1.472,93 hectáreas, se encuentra a una altitud de 18 m.s.n.m. El clima característico de esta zona corresponde al clima de bosque seco tropical (bs-T), con temperaturas promedio anual de 28°C y precipitaciones anuales entre 1.000- 2.000 mm. Presenta dos temporadas climáticas: temporada de lluvia (mayo - noviembre) y temporada seca (diciembre- marzo) (Morales, 1971).

El área del C.I. Turipaná corresponde a un paisaje modificado a causa de actividades agropecuarias, donde los usos del suelo característicos son áreas boscosas semi-naturales, cultivos transitorios, plantaciones forestales, potreros de ganadería extensiva sin árboles y sistemas silvopastoriles.

Bosque semi-natural: caracterizado por parches de regeneración natural y estructura vertical con tres estratos diferenciados; arbustivo, arbóreo y emergente. Predominan las especies espinoso (*Pithecelobium lanceolatum*), *Piper aduncum*, Campano (*Albizia saman*), Mora (*Maclura tinctoria*), *Trichila hirta*, Roble rosado (*Tabebuia rosea*), Cedro *Cedrela odorata* y Ceiba de agua (*Pachira quinata*).

Plantaciones forestales: monocultivos de las especies palma africana (*Elaeis guianensis*), Abarco (*Cariniana pyriformis*), Eucalipto (*Eucalyptus grandis*), melina (*Gmelina arborea*), Teca (*Tectona grandis*) y Ceiba tolúa (*pachira quinata*). Rodeados por cercas vivas, predominaban las especies Yarumo (*Cecropia peltata*), Espinoso (*Pithecelobium lanceolatum*) y lechero (*Sapium Glandulosum*) con altura promedio a 12m

Cultivos transitorios: cultivos de ciclo corto maíz (*Zea mays*), yuca (*Manihot esculenta*) y caña flecha (*Gnerium sagittatum*)

Sistemas Silvopastoriles: cobertura caracterizada por árboles dispersos, con altura aproximadamente de 25m. predominan las especies Guácimo (*Guazuma ulmifolia*), Campano (*Albizia saman*), Ceiba de agua (*Paquira quinata*) y Orejero (*Enterolobium cyclocarpum*).

Potreros: cobertura con baja densidad arbórea dominada por pastos (*Panicum maximum*).

Muestreo de escarabajos coprófagos

Los muestreos se realizaron entre octubre y noviembre de 2019. Para establecer el valor de los elementos del paisaje que conforman el área del C.I. Turipaná para la diversidad de escarabajos coprófagos se seleccionaron cinco coberturas vegetales. Las coberturas seleccionadas correspondieron a área boscosa seminatural (BO), sistemas silvopastoriles (SP), plantaciones forestales (PF), cultivos rotacionales (CR) y potreros de ganadería extensiva sin árboles (PT). Para cada cobertura vegetal se contó con tres repeticiones. En cada repetición de cada cobertura se trazó un transecto lineal donde se instalaron cinco trampas de caída separadas por una distancia entre 50 a 100 m entre sí.

Las trampas de caída que se usaron fueron similares a las empleadas por Escobar y Chacón-Ulloa (2000), Larsen y Forhsyt (2005), Villareal et al. (2004) y consistieron en un recipiente

plástico de 1L, el cual se enterró a ras del suelo. Las trampas se cubrieron con un plato desechable sostenido por palillos de madera para protección contra desecación, lluvia o material vegetal caído. Las trampas se cebaron con excremento humano, el cual se depositó en un vaso de 25 mL sujetado por alambres en forma de L invertida por encima del recipiente para capturar los escarabajos. En el fondo del recipiente se adicionó solución salina diluida con alcohol como líquido letal entre el 50–70 %. Las trampas estuvieron activas durante 48 horas. La recolección de escarabajos se hizo cada 24 horas. Los especímenes recolectados se almacenaron en bolsas de cierre hermético con etanol 70%, debidamente rotulados.

La determinación taxonómica se realizó con claves taxonómicas de Kholmann y Solís (1997); Medina y Lopera (2001); Kholmann y Solís (2001); Solís y Kholmann (2002); González et al. (2009); Camero (2010); Edmonds et al. (2010). Chamarro et al. (2018). Las muestras están depositadas en la Colección Zoológica de la Universidad de Córdoba (CZUC).

ANÁLISIS DE DATOS

Para determinar si existían diferencias significativas en abundancia entre las coberturas, se empleó un modelo lineal generalizado (GLM) con distribución de error de Poisson ya que los datos provienen del conteo de las abundancias de las especies. Cuando se detectó sobre dispersión, se usó la distribución quasi-Poisson (Crawley, 2007).

Se utilizó el estimador de la cobertura del muestreo propuesto por Chao y Jost (2012) como medida de la completitud del muestreo para cada cobertura vegetal. La diversidad de escarabajos se evaluó utilizando los números de Hill (Hill, 1973) en unidades del número efectivo de especies o diversidad verdadera propuestos por Jost (2006), expresada con la siguiente ecuación:

$${}^q D = \left(\sum_{i=1}^s P_i^q \right)^{1/(1-q)}$$

Donde ${}^q D$ solo depende de la abundancia proporcional (número de individuos) por especie (P_i) y el exponente (Jost, 2006). ${}^q D$ es la diversidad verdadera. El exponente que determina la influencia de la abundancia de especies en los valores de diversidad y varía de 0 a infinito

(Jost, 2006). se usaron los valores de q : orden 0D (riqueza de especies) no es sensible a la abundancia de especies y, por lo tanto, otorga un peso desproporcionado a las especies raras. 1D (exponencial del índice de Shannon) se puede interpretar como la diversidad típica o número de especies comunes en la diversidad y 2D (el inverso del índice de Simpson) el número de especies dominantes en la comunidad (Jost, 2006). Estas medidas cumplen con el principio de replicación, por eso, se sugieren para estudios comparativos de diversidad (Jost, 2010).

Para comparar la estructura del ensamble de escarabajos coprófagos entre las coberturas vegetales se usaron las curvas de rango-abundancia (Whittaker, 1965). La inclinación de la curva indica la equidad o como se distribuyen los individuos encontrados en las especies registradas (Perovic, 2008).

Para establecer diferencias en la estructura y composición del ensamble entre las coberturas, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no-métrico (NMDS). Se utilizó el índice de similitud de Bray-Curtis como medida de similitud entre las repeticiones y distancias ecológicas entre especies (Clarke, 1993). Se calculó el valor del stress. Este valor permite ver la diferencia entre las distancias y las disparidades entre las coberturas. Valores inferiores a 0.20 revelan ordenaciones confiables (Sánchez, 1985). Se usó un ANOSIM (análisis de similitud) para determinar si los agrupamientos observados en el NMDS representan grupos válidos. Esta prueba es utilizada porque tiene en cuenta el aporte que cada especie hace a la composición y estructura a través de su abundancia. Para determinar qué especies contribuyen individualmente para distinguir las diferencias en la estructura de los ensambles entre las coberturas se utilizó el método SIMPER (Clarke, 1993).

RESULTADOS

Se capturaron 3,813 individuos agrupados en once géneros y catorce especies. Los géneros con mayor riqueza fueron *Canthon* Hoffmannsegg, (1817), con tres especies y *Onthophagus* Latreille (1802), con dos especies. La especie más abundante de todo el estudio fue *Canthon juvenicus* con 928 (24%), seguida por *Canthon mutabilis* con 716 (19%) y *Onthophagus marginicollis* 474 (12%), y las especies menos abundantes fueron *Dichotomius agenor* y *Canthon literatus* que representan el 1% de la abundancia (con 25 y 23 individuos respectivamente), y *Digithontophagus gazella* con 2 individuos (Tabla 1).

La abundancia de escarabajos coprófagos no mostró diferencias significativas entre las coberturas (P=0.2926) (Figura 1).

Tabla 1. Especies de escarabajos coprófagos en un paisaje transformado en el C.I. Turipaná de Agrosavia, Cereté, Córdoba-Colombia. Bosque (BO), Plantaciones forestales (PF), Cultivos rotacionales (CR), Sistemas silvopastoriles (SP) y Potreros (PT).

Especies	Coberturas					Total
	BO	PF	CR	SP	PT	
<i>Canthidium 01H</i>	88	111	11	5	0	215
<i>Canthon juvenicus</i>	476	244	84	102	22	928
<i>Canthon literatus</i>	0	0	2	21	0	23
<i>Canthon mutabilis</i>	1	37	503	32	143	716
<i>Coprophanæus corythus</i>	1	8	7	16	6	38
<i>Deltochilum (Hybomidium)sp</i>	2	97	83	135	33	351
<i>Diabroctis cadmus</i>	0	0	14	20	2	36
<i>Dichotomius agenor</i>	0	2	0	23	0	25
<i>Digithontophagus gazella</i>	0	0	1	1	0	2
<i>Eurysternus mexicanus</i>	12	41	2	10	0	65
<i>Onthophagus lebasi</i>	147	29	0	2	0	178
<i>Onthophagus marginicollis</i>	111	46	20	295	2	474
<i>Pseudocanthon sp</i>	188	173	14	70	14	452
<i>Uroxys sp</i>	254	39	5	12	0	310
Número total de especies	10	11	12	14	7	14

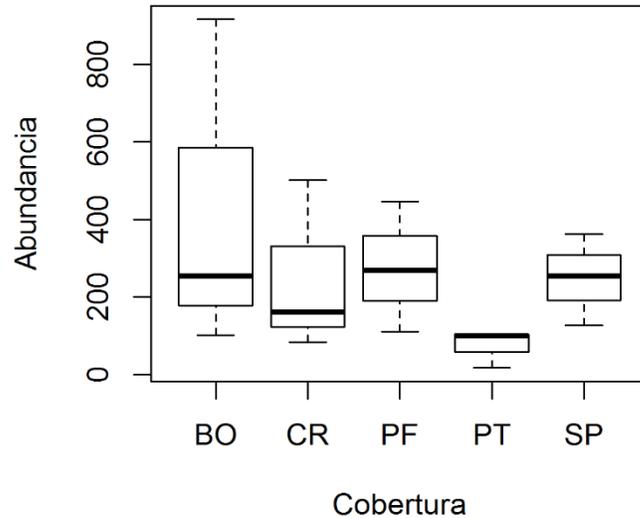


Figura 1. Abundancia de escarabajos coprófagos en un paisaje transformado en el C.I. Turipaná de Agrosavia, Cereté, Córdoba-Colombia. Bosque (BO), Plantaciones forestales (PF), Cultivos rotacionales (CR), Sistemas silvopastoriles (SP) y Potreros (PT).

El análisis de diversidad por coberturas reveló diferencias marginales en 0D (riqueza de especies) entre SPs y PTs ($H = 8.762$, $n=3$, $P = 0.067$). Los SPs mostraron mayor riqueza de especies que los PTs. Las coberturas restantes BO, CR y PF no mostraron diferencias. Tampoco hubo diferencias en la abundancia entre las coberturas en diversidad de Shannon (1D) ($n=3$, $P = 0.271$, $P = 0.507$, $P = 0.394$) y Simpson (2D) ($n=3$, $P = 0.474$, $P = 0.465$, $P = 0.571$) (Figura 2).

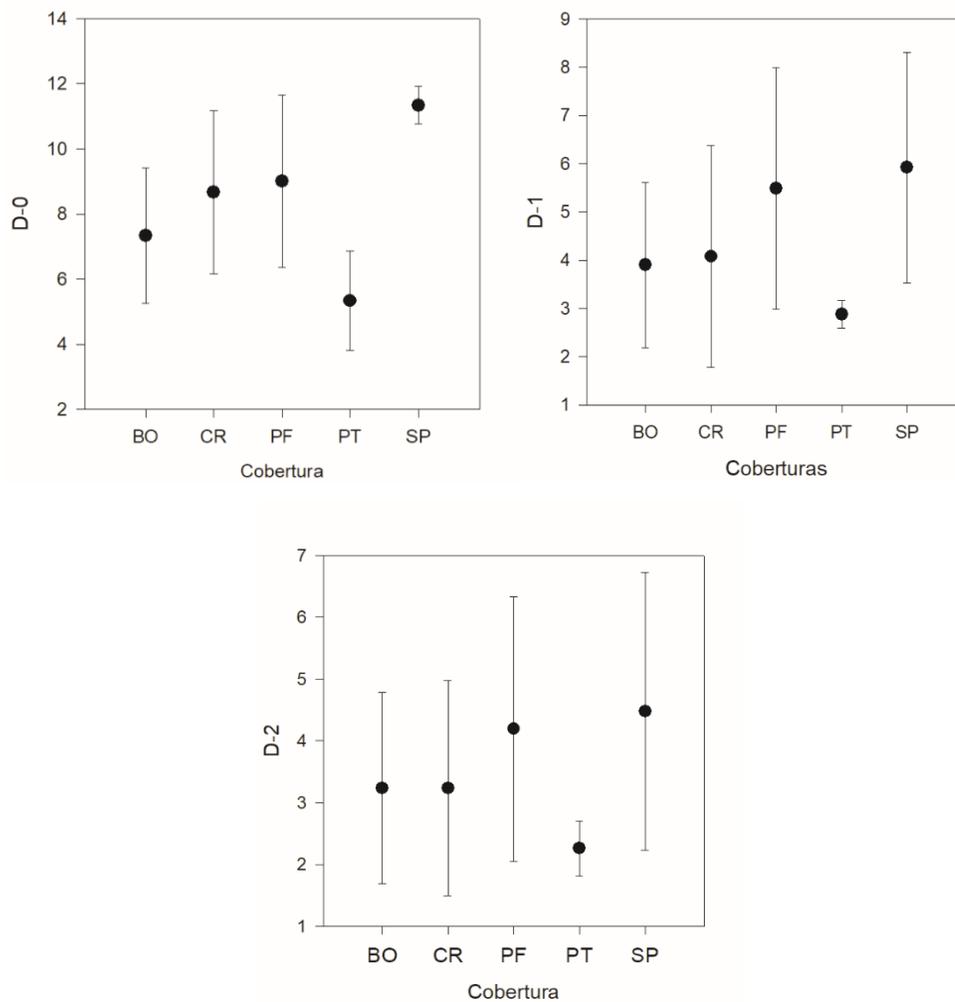


Figura 2. Diversidad verdadera para el ensamble de escarabajos coprófagos en un paisaje transformado en Cereté, Córdoba-Colombia. Bosque (BO), Plantaciones forestales (PF), Cultivos rotacionales (CR), Sistemas silvopastoriles (SP) y Potreros (PT).⁰D riqueza de especies, ¹D exponencial del índice de Shannon y ²D el inverso del índice de Simpson.

La gráfica de rango-abundancia muestra pendientes pronunciadas, siendo la curva de la cobertura CRs la más pronunciada. *Canthon mutabilis* fue dominante en las coberturas CRs y PTs. Por su parte *Canthon juvencus* fue dominante en BOs y PFS y *Onthophagus marginicollis* en SPs (Figura 3).

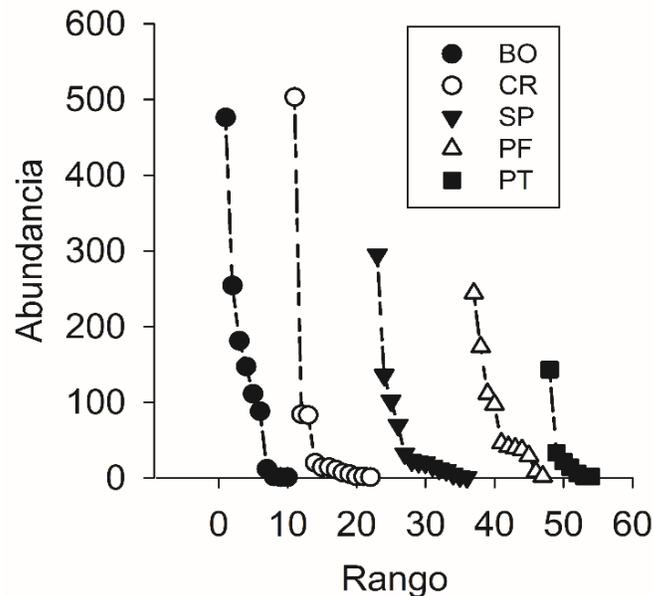


Figura 3. Curva de rango-abundancia de los escarabajos coprófagos en un paisaje transformado en C.I. Turipaná de Agrosavia, Cereté, Córdoba-Colombia. Bosque (BO), Plantaciones forestales (PF), Cultivos rotacionales (CR), Sistemas silvopastoriles (SP) y Potreros (PT).

El análisis de escalonamiento multidimensional no-métrico NMDS evidencia la formación de cinco grupos (valor stress 0.13). Además, se muestra como las coberturas con estrato arbóreo BOs, PFs, SPs se separan de las coberturas sin árboles (Figura 4). El análisis de similitud ANOSIM, mostró que existen diferencias significativas entre la estructura de los ensambles de las distintas coberturas, validando la formación de los grupos conformados en el NMDS ($R= 0.4296$, $P= 0.002$). El análisis SIMPER mostró las especies que están marcando las diferencias entre las coberturas. En las coberturas con árboles se observó a *Canthon juvenus*, *Onthophagus lebasi* y *Uroxys* sp. (en BOs), *Canthidium 01H*, *Speudocanthon* sp. (en PFs), *Onthophagus marginicollis* y *Deltochilum Hybomidium* sp. (en SPs). Mientras que *Canthon mutabilis* fue más abundante en coberturas sin árboles, CRs y PTs (Anexo 1).

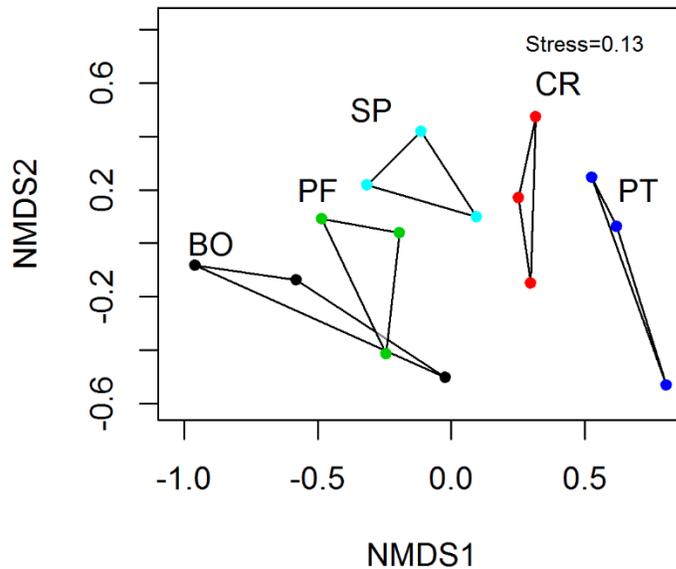


Figura 4. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NDMS) basado en una matriz de distancias calculada con el índice de similitud de Bray-Curtis en un paisaje transformado en C.I. Turipaná de Agrosavia, Cereté, Córdoba-Colombia. Bosque (BO), Plantaciones forestales (PF), Cultivos rotacionales (CR), Sistemas silvopastoriles (SP) y Potreros (PT).

DISCUSIÓN

En términos generales los escarabajos coprófagos del centro de investigaciones Turipaná representan un ensamble característico de un paisaje transformado del bosque seco. Este resultado es consistente con el contexto del paisaje en el que está embebido el C.I. Turipaná y con su propia historia de manejo. El área del C.I. Turipaná ha estado sometida a actividades productivas y de investigación agropecuaria por más de 50 años donde se resalta el uso del suelo para la ganadería extensiva y monocultivos. Este historial de disturbio ha simplificado el paisaje y ha reducido la diversidad de especies de escarabajos coprófagos típicos del bosque seco en la zona. Al comparar la riqueza de especies que se ha registrado en fragmentos de bosque seco en Córdoba, se podría estimar que el área del C.I. Turipaná en el

pasado, cuando era un área boscosa, pudo haber albergado entre 15 y 24 especies (Velásquez y Ayazo 2018; Tuberquia *et al.* 2019). Las especies más abundantes en el C.I. Turipaná (*Canthon juvencus*, *Canthon mutabilis* y *Onthophagus marginicollis*) han sido ampliamente registradas en zonas perturbadas de la región Caribe (Navarro & Román, 2009; Martínez & López, 2011; Delgado- Gómez *et al.*, 2016; Rangel-Acosta *et al.*, 2016; Rangel & Martínez, 2017). A pesar de lo anterior, la riqueza de especies del C.I. Turipaná corresponde a cerca del 5% de las especies reportadas para Colombia (Medina *et al.* 2001) y al 43,75% de las especies para la región caribe (IAVH, 1997). Desde el punto de vista regional este resultado es interesante si se tiene en cuenta que el C.I. Turipaná solo representa el 1.11% de la superficie de la región Caribe (Sosa, 2016).

El hecho de que no se detectaron diferencias entre las coberturas con respecto a la diversidad D1 y D2, pudo ser por la variación que existió en las repeticiones, los sitios tuvieron diferentes densidades arbóreas e inestables y el efecto borde era muy abrupto lo que quizás causó la variación en las coberturas, estos resultados fueron similar a Carvajal & Córdoba (2008) quienes no encontraron diferencias significativas en la composición de reptiles entre fragmentos de distintas áreas, posiblemente por el tamaño pequeño de los fragmentos que fue incapaz de excluir el efecto borde y estaría compuesto por especies generalistas que toleran el disturbio o que los reptiles como grupo no responden a la pérdida de hábitat. Según Escobar & Chacón de Ulloa, (2000) en zonas de pastizales, las diferencias entre sitios de muestreos, se debe a factores como tamaño del potrero, homogeneidad e intensidad, y su distancia a los remanentes de bosque. Las áreas perturbadas albergan principalmente especies de escarabajos generalistas y tolerantes (Cajaiba *et al.*, 2017).

Aunque no se detectaron diferencias estadísticas en la abundancia de escarabajos entre coberturas, y que, en términos de la diversidad de especies, los sistemas silvopastoriles apenas tuvieron marginalmente mayor riqueza que los potreros ganaderos, los resultados en este estudio revelaron que las coberturas vegetales que incluyen árboles presentaron un ensamble de escarabajos diferenciado de aquellas sin árboles. El ensamble de escarabajos de las coberturas con árboles se caracterizó por un incremento de la abundancia de especies como *Canthon juvencus*, *Onthophagus lebasii*, *Uroxys sp.*, y *Deltichilum Hybomidium sp.*, especies comunes en áreas perturbadas, pero que en paisajes agropecuarios se han encontrado

asociadas a áreas con árboles (Barraza, 2010; Cultid et al., 2012; Giraldo et al., 2018). Por su parte, en las coberturas sin árboles *Canthon mutabilis* representó la especie dominante. Esta especie se ha asociado a áreas abiertas como cultivos y potreros (Rangel-Acosta et al., 2017), es una especie generalista, poco exigente en calidad de hábitat, tolerantes a ambientes fuertemente alterados (Martínez & López, 2011; Giraldo et al., 2018). Los árboles en los paisajes agropecuarios es el factor más influyente en la composición y riqueza de escarabajos coprófagos. En los trópicos, los servicios brindados por los árboles y arbustos son más importantes para los escarabajos que la abundancia de alimento (Giraldo et al., 2010, Riggi et al., 2018). Los árboles mejoran la complejidad de los sistemas productivos, favoreciendo en la recuperación de los suelos, la regulación del microclima y permite la introducción de especies nativas, haciendo menos vulnerable la producción en la temporada seca o lluvia muy intensos (Zuluaga et al., 2011).

Con respecto a lo anterior, estudios realizados en sistemas productivos por Sanabria et al., (2008) y Sanabria & Chacón de Ulloa, (2011) reportan que las coberturas con árboles presentan mayor riqueza y diversidad de especies de hormigas cazadoras y escarabajos staphylinidae respectivamente, indicando que las coberturas con árboles mantienen condiciones más propicias para las especies. Así mismo, para Giraldo et al., (2010) y Montoya-Molina et al., (2016) los sistemas silvopastoriles pueden ser importantes para los escarabajos coprófagos porque ayudan a mantener la riqueza de este grupo en paisajes transformados. Además, porque los sistemas silvopastoriles funcionan como reservorios para las especies de escarabajos en áreas productivas y pueden ser una alternativa complementaria a la función de los bosques nativos. La combinación de árboles y pastos de los sistemas silvopastoriles mejoran las condiciones microclimáticas, creando un adecuado hábitat para los escarabajos en sistemas agrícolas (Murgueitio et al., 2011).

CONCLUSIÓN

El paisaje del C.I. Turipaná se encuentra embebido en una matriz dedicada a la ganadería extensiva y monocultivos que mantienen una diversidad de escarabajos coprófagos dominada por especies adaptadas a áreas abiertas y perturbadas. Nuestros resultados sugieren que la cobertura arbórea en los paisajes ganaderos es fundamental para sostener el ensamble de los

escarabajos coprófagos y sobre todo los servicios ecológicos que estos ofrecen en los sistemas productivos.

AGRADECIMIENTOS

Al Centro de Investigación Turipaná de Agrosavia por la financiación de esta investigación, bajo el marco del proyecto “Declaratoria del centro de investigación Turipaná como área protegida”. A la Universidad de Córdoba por permitirme realizar mi formación académica, al grupo de investigación Biodiversidad Unicórdoba por hacerme participe de este proyecto. A mi asesor Roger Ayazo, por brindarme el apoyo, conocimiento y confianza en esta investigación. Al profesor José Alejandro Vergara e Ides Herazo por el acompañamiento en campo y a Anthony Tuberquia por la ayuda logística en campo y en la determinación taxonómica de los especímenes.

BIBLIOGRAFÍA

Amézquita M, S. J., Forsyth, A., Lopera T, A., Camacho M, A. 1999. Comparación de la composición y riqueza de especies de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en remanentes de bosques de la Orinoquia Colombiana. *Acta Zoológica mexicana*. P 113-126.

Barraza M, J., Montes F, J., Martínez H, N., Deloya, C. 2010. Ensamblaje de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) del bosque tropical seco, Bahía Concha, Santa Marta (Colombia). *Revista Colombiana de Entomología*. P 285-291.

Bennet, A. F., Radford, J. Q., Haslem, A. 2006. Properties of land mosaics: Implications for nature conservation in agricultural environments. *Biological Conservation*. P 250-264.

Cajaiba, R. L., Périco, E., Schmidt D, M., Barreto Da Silva, W., Bastos, R., Cabral, J. A., Santos, M. 2017. Does the composition of Scarabaeidae (Coleoptera) communities reflect the exten of land use changes in the Brazilian Amazon?. *Ecological Indicators*. P 285-294.

Carvajal-Cogollo, J. E. and Urbina-Cardona, J. N. 2008. Patrones de diversidad y composición de reptiles en fragmentos de bosque seco tropical en Córdoba, Colombia. *Tropical Conservation Science* Vol.1 (4):397-416.

Camero Rubio, E. 2010. Los Escrabajos del género *Eurysternus* DALMAN, 1824 (COLEOPTERA: SCARABAEIDAE) DE COLOMBIA. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*. P 147_179.

Chamorro, Marín-Aemijos, Granada, Vaz-De-Mello. 2018. Listado de especies y clave de géneros y subgéneros de escarabajos estercoleros (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) presentes y presuntos para Ecuador. *Revista Colombiana de Entomología* 44 (1): 72-100.

Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*. 18, 117-143.

Crawley, M. J. 2007. *The R book*. John Wiley & Sons, West Sussex, U.K.

Costa, F. C., Pessoa T, K. K., LiberaL, C. N., Bruno K. C., FilgueiraS, Salomão, R. P., Iannuzzi, L. 2013. What is the importance of open hábitat in a predominantly closed forest área to the dung beetle (Coleoptera, Scarabaeinae) assemblage? *Revista Brasileira de Entomologia*. P 329-334.

Cultid, C. A., Medina, C. A., Martínez-Quintero, B., ESCOBAR, A. F., CONSTANTINO, L. M., BETANCUR, N. (2012). *Escarabajos coprófagos (Scarabaeinae) del Eje Cafetero: guía para el estudio ecológico*. Villa María, Colombia: WCS - Colombia, CENICAFé y Federación Nacional de Cafeteros. 196 pp.

Delgado-Gómez, P., Lopera, A. & RangeL-CH, J.O., 2012.- Variación espacial del ensamblaje de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en remanentes de bosque seco en Chimichagua (Cesar, Colombia). En Rangel-Ch, J.O. (Editor) *Colombia Diversidad Biótica XII: La región Caribe de Colombia*, pp. 833–849. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá-Colombia.

Edmonds, W. D. And Zidek J. 2010. A taxonomic review of the neotropical genus *Coprophanaeus* Olsoufieff, 1924. (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae) *Insecta Mundi* 0129: 1-111.

Escobar, F.; Chacón De Ulloa, P. 2000. Distribución espacial y temporal en un gradiente de sucesión de la fauna de coleópteros coprófagos (Scarabaeidae, Aphodiinae) en un bosque Tropical Montano, Nariño, Colombia. *Revista de Biología Tropical* 48 (4): 961-975.

García, H., Corzo, G., Isaacs, P., Etter, A. 2014. Distribución y estado actual de los remanentes del bioma de bosque seco tropical en Colombia: insumos para su gestión. En: Pizano, C y H. García (Editores). 2014. *El bosque seco tropical en Colombia*. Instituto de investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt (IAvH). Bogotá, D.C., Colombia. P 195-213.

Giraldo, C., Escobar, F., Chará, J. D., Calle, Z. 2010 The adoption of silvopastoral systems promotes the recovery of ecological processes regulated by dung beetles in the Colombian Andes. *Insect Conservation and Diversity*. P 1-7.

Giraldo, C., Montoya, S. & Escobar, F. 2018. *Escarabajos del estiércol en paisajes ganaderos de Colombia*. Fundación CIPAV. Cali, Colombia. 140p.

González A, F., Molano R, F., Medina, C. 2009. Los subgéneros *Calhyboma*, *Hybomidium* y *Telhyboma* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: *Deltochilum*) en Colombia. *Revista Colombiana de Entomología* 35 (2): 253-274.

Grisales B, J. M., MonteS C, N. 2018. *biodiversidad de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae) asociados a arreglos silvopastoriles, y pradera convencional*. Tesis de pregrado. Universidad tecnológica de Pereira.

Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt IAvH. 1997a. Análisis regional de la comunidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de los bosques secos de la región Caribe de Colombia. Páginas 72–75 en

Informe nacional sobre el estado de la Biodiversidad. Informe presentado por el Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Colombia.

Kohlmann B. & Solís A. 1997. El género *Dichotomius* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica. *Giornale Italiano Di Entomologia* (8): 343-382.

KOHLMANN B. & SOLIS A. 2001 El género *Onthophagus* en Costa Rica *Giornale Italiano Di Entomologia* 49(9):159-261.

Larsen, T. & Forhsyt, A. 2005 Trap spacing and transect design for dung beetle biodiversity studies. *Biotropica*, 37, 322-325.

Martínez Álvarez, E. J., López Ospina, R. D. 2011. Ensamblaje de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en cultivos de banano bajo manejo en Buritaca, Magdalena, Colombia. Tesis de pregrado. Universidad del Magdalena. P 1-116.

Medina, C., Lopera, A. 200 Clave ilustrada para la identificación de géneros de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de Colombia. *Biota Colombiana*. p 131-144

Medina C.A., Lopera, A., Vítolo, A., Gill, B. 2001. Escarabajos Coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia. *Biota Colombiana* 2: 131–144.

Mendoza-S, J. E., Lozano-Zambrano, F. H., Kattán, G. 2006. Composición y estructura de la biodiversidad en paisajes transformados en Colombia (1998 - 2005). Tomo II. P 67-84. En: Chaves, M.E. y Santamaría, M. (eds). 2006. Informe sobre el avance en el conocimiento y la información de la biodiversidad 1998 - 2004. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C., Colombia. 2 Tomos.

Montoya-Molina, S., Gildardo-Echeverri, C., Montoya_Lerma, J., Charán, J., Escobar, F., Calle, Z. 2015. Land sharing vs. Land sparing in the dry Caribbean lowlands: A dung beetles' perspective. *Applied Soil Ecology*. P 1-9.

Morales V, J M. 1971. Reconocimiento detallado de suelos del C:N:I:A. Turipana. Municipio de Cereté (Córdoba). Ministerio de Agricultura. Programa Nacional de Suelos - ICA.

Murgueitio, E., Calle, Z., Uribe, F., Calle, A., Solorio, B. 2011. Native trees and shrubs for the productive rehabilitation of tropical cattle ranching lands. *Forest Ecology and Management*. P 16554-1663

Navarro Iriarte, L. E., Román Alviz, K. M. 2009. comparación de la comunidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en una zona de uso ganadero y un relictio de bosque tropical del Departamento de Sucre. Tesis de pregrado. Universidad de Sucre. P 11-79.

Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezcua, S., Favila, M. E. 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*. P 1461-1474.

Perovic, P., C. Trucco, A. Tálamo, V. Quiroga, D. Ramallo, A. Lacci, A. Baungardner Y F. Mohr. 2008. Guía técnica para el monitoreo de la biodiversidad. Programa de Monitoreo de Biodiversidad - Parque Nacional Copo, Parque y Reserva Provincial Copo, y Zona de Amortiguamiento. APN/GEF/BIRF. Salta, Argentina.

Rangel-Acosta, J. L., Blanco-Rodríguez, O. R., Martínez-Hernández, N. J. 2016. Escarabajos Copro-necrófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en diferentes usos del suelo en la reserva campesina la montaña (RCM) en el departamento del Atlántico, Colombia. *Boletín Científico Centro de Museos Historia Natural*. P 78-97.

Rangel-Acosta, J. L., Martínez-Hernandez, N. J. 2017. Comparación de los ensamblajes de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) entre fragmentos de bosque seco tropical y la matriz adyacente en el departamento del Atlántico-Colombia. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. P 389-401.

Riggi, A. B., Sandoval, C., Elisângela, N.L., Ferreira Wesley, A.C., Congnato, A. I. 2018. Microclimatic conditions for dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) occurrence: land use system as a determining factor. *Environment Entomology*. P 1420–1430.

Rodríguez García, S. 2016. Estructura espacial del ensamble de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en fragmentos de bosque de galería del municipio de San Martín, departamento del Meta, Colombia. Tesis de pregrado universidad pedagógica Nacional. P 1-62.

Sanabria B, C., Armbrrecht, I., Gutiérrez-Chacón, C.2008. Diversidad de estafilínidos (Coleoptera: Staphylinidae) en cinco sistemas productivos de los Andes Colombianos. Revista Colombiana de Entomología. P 217-223.

Sanabria-Blandón, M, C., Chacón de Ulloa, P. 2011. Hormigas cazadoras en sistemas productivos del piedemonte amazónico colombiano: diversidad y especies indicadoras. Acta Amazónica. P 503-512.

Sánchez C, J. J. 1985. Introducción al análisis multidimensional no-métrico. REIS. Revista Española de Investigaciones Sociológicas. P 187-218.

Sánchez-Cuervo AM, Aide TM, Clark ML, Etter A. (2012) Land Cover Change in Colombia: Surprising Forest Recovery Trends between 2001 and 2010. PLoS ONE. P 1- 14.

Solís, A., Kohlmann, B. 2002. El género *Canthon* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica. Giornale Italiano Di Entomologia. (10): 1-68

Sosa Botero C. 2016. Biodiversidad a nivel regional: el Caribe, una región de contrastes. Pp. 49-51. En: Mesa-S. L.M., Santamaría M., García H. y J. Aguilar-Cano (Eds.). 2015. Catálogo de biodiversidad de la región caribe. Volumen 3. Serie Planeación ambiental para la conservación de la biodiversidad en áreas operativas de Ecopetrol. Proyecto Planeación ambiental para la conservación de la biodiversidad en las áreas operativas de Ecopetrol. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt – Ecopetrol S.A. Bogotá D.C., Colombia. 452p.

VillareaL, H., Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., Mendoza, H., OSPINA, M. Y UMAÑA. M. 2004. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa de Inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D.C.236 pp.

Whittaker, R.H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. *Science*, 147:250-260.

Zuluaga A.F., Giraldo C., Chará J. 2011. Servicios ambientales que proveen los sistemas silvopastoriles y los beneficios para la biodiversidad. Manual 4, Proyecto Ganadería Colombiana Sostenible. GEF, BANCO MUNDIAL, FEDEGAN, CIPAV, FONDO ACCION, TNC. Bogotá, Colombia. 36 p.

Anexo 1.

ANOSIM

statistic R: 0.4296

Significance: 0.002

> summary(sim)

Contrast: BO_CR

	average	sd	ratio	ava	avb	cumsum	
Canthon_mutabilis	0.152257	0.099456	1.5309	0.3333	11.0758	0.2369	
Canthon_juvenus	0.086562	0.066536	1.3010	11.3901	4.7398	0.3716	
Onthophagus_lebasi	0.066395	0.050550	1.3135	5.6693	0.0000	0.4749	
Pseudocanthon_sp	0.063895	0.028289	2.2587	7.2602	2.1574	0.5743	
Uroxys_sp	0.060945	0.066064	0.9225	5.9371	0.7454	0.6691	
Deltochilum_.Hybomidium.sp	0.059445	0.054100	1.0988	0.6667	4.5375	0.7616	
Onthophagus_marginicollis	0.055086	0.037054	1.4866	5.4984	1.9517	0.8473	
Canthidium_01H	0.032724	0.030042	1.0892	4.0972	1.7926	0.8982	
Diabroctis_cadmus	0.020266	0.032828	0.6173	0.0000	1.2472	0.9297	
Eurysternus_mexicanus	0.018931	0.010016	1.8900	1.6330	0.6667	0.9592	
Coprophanaeus_corythus	0.014699	0.011911	1.2341	0.3333	1.4120	0.9821	
Canthon_literatus	0.006119	0.009675	0.6324	0.0000	0.4714	0.9916	
Digithontophagus_gazella	0.005416	0.008774	0.6173	0.0000	0.3333	1.0000	

Dichotomius_agenor 0.000000 0.000000 NaN 0.0000 0.0000 1.0000

Contrast: BO_PF

	average	sd	ratio	ava	avb	cumsum	
Canthon_juvenus	0.069266	0.051498	1.3450	11.3901	8.3561	0.1518	
Uroxys_sp	0.061795	0.045910	1.3460	5.9371	3.3878	0.2872	
Deltochilum_.Hybomidium.sp	0.058172	0.030522	1.9059	0.6667	5.3314	0.4147	
Onthophagus_lebasi	0.056241	0.037742	1.4901	5.6693	2.4454	0.5379	
Canthidium_01H	0.052450	0.033456	1.5677	4.0972	4.8686	0.6528	
Pseudocanthon_sp	0.038799	0.044806	0.8659	7.2602	7.3214	0.7378	
Onthophagus_marginicollis	0.038639	0.035646	1.0840	5.4984	3.4593	0.8225	
Canthon_mutabilis	0.033027	0.022388	1.4752	0.3333	3.1338	0.8949	
Eurysternus_mexicanus	0.029730	0.021891	1.3581	1.6330	2.9907	0.9600	
Coprophanaeus_corythus	0.013578	0.009675	1.4033	0.3333	1.2879	0.9898	
Dichotomius_agenor	0.004661	0.007223	0.6453	0.0000	0.4714	1.0000	
Canthon_literatus	0.000000	0.000000		NaN	0.0000	0.0000	1.0000
Diabroctis_cadmus	0.000000	0.000000		NaN	0.0000	0.0000	1.0000
Digithontophagus_gazella	0.000000	0.000000		NaN	0.0000	0.0000	1.0000

Contrast: BO_PT

	average	sd	ratio	ava	avb	cumsum
Canthon_juvenus	0.159535	0.08661	1.8421	11.3901	2.4120	0.2108
Canthon_mutabilis	0.115408	0.07138	1.6169	0.3333	6.3332	0.3633
Onthophagus_marginicollis	0.089394	0.05175	1.7274	5.4984	0.4714	0.4814
Onthophagus_lebasi	0.081813	0.06333	1.2918	5.6693	0.0000	0.5895
Pseudocanthon_sp	0.081294	0.03334	2.4385	7.2602	2.0809	0.6970
Uroxys_sp	0.072300	0.08285	0.8726	5.9371	0.0000	0.7925

Canthidium_01H	0.058677	0.03426	1.7129	4.0972	0.0000	0.8700
Deltochilum_.Hybomidium.sp	0.046198	0.04099	1.1271	0.6667	2.9164	0.9311
Eurysternus_mexicanus	0.024293	0.01994	1.2183	1.6330	0.0000	0.9632
Coprophanaeus_corythus	0.019437	0.01427	1.3621	0.3333	1.1381	0.9889
Diabroctis_cadmus	0.008425	0.01382	0.6095	0.0000	0.4714	1.0000
Canthon_literatus	0.000000	0.00000		NaN	0.0000	0.0000
Dichotomius_agenor	0.000000	0.00000		NaN	0.0000	0.0000
Digithontophagus_gazella	0.000000	0.00000		NaN	0.0000	0.0000

Contrast: BO_SP

	average	sd	ratio	ava	avb	cumsum
Deltochilum_.Hybomidium.sp	0.073599	0.040624	1.812	0.6667	6.3284	0.1326
Onthophagus_marginicollis	0.068748	0.066214	1.038	5.4984	8.0398	0.2564
Canthon_juvenus	0.062410	0.046753	1.335	11.3901	5.7538	0.3689
Onthophagus_lebasi	0.057820	0.036842	1.569	5.6693	0.6667	0.4730
Uroxys_sp	0.055598	0.054982	1.011	5.9371	1.5255	0.5732
Pseudocanthon_sp	0.037461	0.016506	2.270	7.2602	4.7752	0.6407
Canthon_mutabilis	0.033593	0.026697	1.258	0.3333	2.6654	0.7012
Dichotomius_agenor	0.033107	0.019308	1.715	0.0000	2.5444	0.7608
Canthon_literatus	0.023823	1.195	0.0000	2.1596	0.8656	0.028476
Canthidium_01H	0.028322	0.030586	0.926	4.0972	1.2761	0.9166
Coprophanaeus_corythus	0.023233	0.007086	3.279	0.3333	2.2655	0.9585
Eurysternus_mexicanus	0.019001	0.016999	1.118	1.6330	1.0541	0.9927
Digithontophagus_gazella	0.004054	0.006375	0.636	0.0000	0.3333	1.0000

Contrast: CR_PF

	average	sd	ratio	ava	avb	cumsum
Canthon_mutabilis	0.110925	0.101073	1.0975	11.0758	3.1338	0.2102
Pseudocanthon_sp	0.076712	0.044546	1.7221	2.1574	7.3214	0.3555
Canthon_juvenus	0.064665	0.029902	2.1626	4.7398	8.3561	0.4781
Canthidium_01H	0.054318	0.019643	2.7653	1.7926	4.8686	0.5810
Deltochilum_.Hybomidium.sp	0.041287	0.034724	1.1890	4.5375	5.3314	0.6592
Uroxys_sp	0.034828	0.020078	1.7346	0.7454	3.3878	0.7252
Eurysternus_mexicanus	0.034131	0.018469	1.8480	0.6667	2.9907	0.7899
Onthophagus_marginicollis	0.031590	0.020667	1.5285	1.9517	3.4593	0.8497
Onthophagus_lebasi	0.028268	0.022355	1.2645	0.0000	2.4454	0.9033
Diabroctis_cadmus	0.019367	0.030674	0.6314	1.2472	0.0000	0.9400
Coprophanaeus_corythus	0.015532	0.013584	1.1433	1.4120	1.2879	0.9694
Canthon_literatus	0.005930	0.009225	0.6428	0.4714	0.0000	0.9807
Digithontophagus_gazella	0.005176	0.008198	0.6314	0.3333	0.0000	0.9905
Dichotomius_agenor	0.005025	0.007562	0.6645	0.0000	0.4714	1.0000

Contrast: CR_PT

	average	sd	ratio	ava	avb	cumsum
Canthon_mutabilis	0.130632	0.115330	1.1327	11.0758	6.3332	0.2835
Canthon_juvenus	0.066923	0.045382	1.4747	4.7398	2.4120	0.4288
Deltochilum_.Hybomidium.sp	0.065786	0.054100	1.2160	4.5375	2.9164	0.5715
Onthophagus_marginicollis	0.041277	0.042395	0.9736	1.9517	0.4714	0.6611
Canthidium_01H	0.041112	0.020791	1.9774	1.7926	0.0000	0.7503
Diabroctis_cadmus	0.032890	0.040822	0.8057	1.2472	0.4714	0.8217
Coprophanaeus_corythus	0.021416	0.018486	1.1585	1.4120	1.1381	0.8682
Uroxys_sp	0.018163	0.027717	0.6553	0.7454	0.0000	0.9076

Eurysternus_mexicanus	0.014130	0.011250	1.2560	0.6667	0.0000	0.9383
Pseudocanthon_sp	0.011817	0.006899	1.7127	2.1574	2.0809	0.9639
Canthon_literatus	0.008495	0.012860	0.6606	0.4714	0.0000	0.9824
Digithontophagus_gazella	0.008123	0.012395	0.6553	0.3333	0.0000	1.0000
Dichotomius_agenor	0.000000	0.000000		NaN	0.0000	0.0000
Onthophagus_lebasi	0.000000	0.000000		NaN	0.0000	0.0000

Contrast: CR_SP

	average	sd	ratio	ava	avb	cumsum
Canthon_mutabilis	0.108066	0.086521	1.2490	11.0758	2.6654	0.2269
Onthophagus_marginicollis	0.087719	0.076668	1.1441	1.9517	8.0398	0.4110
Deltochilum_.Hybomidium.sp	0.045783	0.033902	1.3505	4.5375	6.3284	0.5072
Dichotomius_agenor	0.035972	0.017829	2.0176	0.0000	2.5444	0.5827
Pseudocanthon_sp	0.035609	0.008728	4.0800	2.1574	4.7752	0.6574
Canthon_juvenus	0.031206	0.025647	1.2168	4.7398	5.7538	0.7230
Canthon_literatus	0.028813	0.021211	1.3584	0.4714	2.1596	0.7834
Diabroctis_cadmus	0.027834	0.016667	1.6700	1.2472	2.3259	0.8419
Uroxys_sp	0.020009	0.015209	1.3156	0.7454	1.5255	0.8839
Eurysternus_mexicanus	0.017128	0.013926	1.2300	0.6667	1.0541	0.9198
Coprophanaeus_corythus	0.013016	0.008162	1.5947	1.4120	2.2655	0.9472
Canthidium_01H	0.010185	0.008712	1.1691	1.7926	1.2761	0.9686
Onthophagus_lebasi	0.008747	0.006624	1.3206	0.0000	0.6667	0.9869
Digithontophagus_gazella	0.006231	0.007493	0.8316	0.3333	0.3333	1.0000

Contrast: PF_PT

	average	sd	ratio	ava	avb	cumsum
Pseudocanthon_sp	0.103185	0.067273	1.5338	7.3214	2.0809	0.1675

Canthon_juvenus	0.096098	0.050493	1.9032	8.3561	2.4120	0.3236
Canthon_mutabilis	0.076721	0.059924	1.2803	3.1338	6.3332	0.4481
Canthidium_01H	0.069322	0.053037	1.3070	4.8686	0.0000	0.5607
Uroxys_sp	0.060561	0.021161	2.8619	3.3878	0.0000	0.6590
Deltochilum_.Hybomidium.sp	0.051054	0.032436	1.5740	5.3314	2.9164	0.7419
Onthophagus_marginicollis	0.048334	0.024423	1.9790	3.4593	0.4714	0.8204
Eurysternus_mexicanus	0.042946	0.032603	1.3173	2.9907	0.0000	0.8901
Onthophagus_lebasi	0.034465	0.027063	1.2735	2.4454	0.0000	0.9461
Coprophanaeus_corythus	0.019212	0.017976	1.0688	1.2879	1.1381	0.9773
Diabroctis_cadmus	0.007991	0.012777	0.6254	0.0000	0.4714	0.9902
Dichotomius_agenor	0.006007	0.009051	0.6637	0.4714	0.0000	1.0000
Canthon_literatus	0.000000	0.000000		NaN	0.0000	0.0000
Digithontophagus_gazella	0.000000	0.000000		NaN	0.0000	0.0000

Contrast: PF_SP

	average	sd	ratio	ava	avb	cumsum
Onthophagus_marginicollis	0.068417	0.072157	0.9482	3.4593	8.0398	0.1544
Canthidium_01H	0.048279	0.023121	2.0881	4.8686	1.2761	0.2633
Canthon_juvenus	0.046148	0.016254	2.8393	8.3561	5.7538	0.3674
Pseudocanthon_sp	0.037364	0.028238	1.3232	7.3214	4.7752	0.4517
Deltochilum_.Hybomidium.sp	0.034274	0.029736	1.1526	5.3314	6.3284	0.5290
Eurysternus_mexicanus	0.029350	0.022532	1.3026	2.9907	1.0541	0.5953
Diabroctis_cadmus	0.028772	0.015756	1.8261	0.0000	2.3259	0.6602
Dichotomius_agenor	0.028406	0.019434	1.4617	0.4714	2.5444	0.7243
Canthon_literatus	0.027563	0.022339	1.2338	0.0000	2.1596	0.7865
Canthon_mutabilis	0.025240	0.021144	1.1937	3.1338	2.6654	0.8434
Uroxys_sp	0.024656	0.015282	1.6133	3.3878	1.5255	0.8990

Onthophagus_lebasi	0.023993	0.014501	1.6545	2.4454	0.6667	0.9532
Coprophanaeus_corythus	0.016814	0.015988	1.0517	1.2879	2.2655	0.9911
Digithontophagus_gazella	0.003942	0.006107	0.6454	0.0000	0.3333	1.0000

Contrast: PT_SP

	average	sd	ratio	ava	avb	cumsum
Onthophagus_marginicollis	0.127631	0.103069	1.2383	0.4714	8.0398	0.2132
Canthon_mutabilis	0.072686	0.035221	2.0637	6.3332	2.6654	0.3347
Deltophilum_.Hybomidium.sp	0.066757	0.046447	1.4373	2.9164	6.3284	0.4462
Canthon_juvenus	0.059897	0.032476	1.8444	2.4120	5.7538	0.5463
Dichotomius_agenor	0.046112	0.023778	1.9393	0.0000	2.5444	0.6233
Pseudocanthon_sp	0.045597	0.012090	3.7713	2.0809	4.7752	0.6995
Canthon_literatus	0.039817	0.030755	1.2947	0.0000	2.1596	0.7660
Diabroctis_cadmus	0.034898	0.022322	1.5634	0.4714	2.3259	0.8243
Uroxys_sp	0.026813	0.022723	1.1800	0.0000	1.5255	0.8691
Coprophanaeus_corythus	0.022376	0.019729	1.1342	1.1381	2.2655	0.9065
Canthidium_01H	0.022298	0.002948	7.5638	0.0000	1.2761	0.9437
Eurysternus_mexicanus	0.017195	0.025986	0.6617	0.0000	1.0541	0.9725
Onthophagus_lebasi	0.010958	0.008344	1.3132	0.0000	0.6667	0.9908
Digithontophagus_gazella	0.005521	0.008345	0.6615	0.0000	0.3333	1.0000

Permutation: free

Number of permutations: 0