



**CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA**

DIVISIÓN DE EDUCACIÓN

ESCUELA DE POSGRADO

**Composición, diversidad funcional y tasa de remoción por parte del ensamblaje de
escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) a lo largo de un gradiente
altitudinal en Costa Rica**

**Tesis sometida a consideración de la División de Educación y la Escuela de Posgrado
como requisito para optar al grado de**

MAGISTER SCIENTIAE

en Manejo y Conservación de Bosques Tropicales y Biodiversidad

Heidy Vanessa Garzón Tovar

Turrialba, Costa Rica

2022

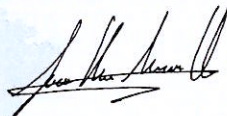
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero de la estudiante, como requisito parcial para optar por el grado de

**MAGISTER SCIENTIAE EN MANEJO Y CONSERVACIÓN DE
BOSQUES TROPICALES Y BIODIVERSIDAD**

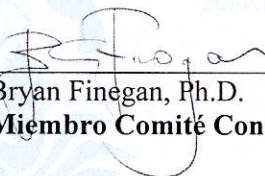
FIRMANTES:



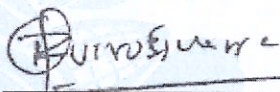
Luis Diego Delgado Rodríguez, M.Sc.
Codirector de tesis



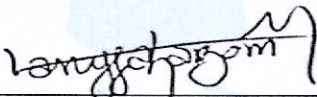
Jorge Ari Noriega Alvarado, Ph.D.
Codirector de tesis



Bryan Finegan, Ph.D.
Miembro Comité Consejero



Roberto Quiroz Guerra, Ph.D.
Decano, Escuela de Posgrado



Heidy Vanessa Garzón Tovar
Candidata

Índice de contenido

Artículo	1
Anexos	26
Anexo 1. Matriz de composición de la familia Scarabaeidae: Scarabaeinae a lo largo del gradiente altitudinal de 440 a 3200 m snm de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica	26
Anexo 2. Tribus, especies y grupos funcionales de escarabajos coprófagos, encontrados a lo largo del gradiente altitudinal de 440 a 3200 m snm de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica. En la tabla se muestra el código y el grupo funcional por especie, y por altitud, a lo largo del gradiente altitudinal de 440 a 3200 m snm de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica (Las letras en mayúscula significan los grupos funcionales, P: Paracóprido, T: Telecóprido, E: Endocóprido; las letras en minúscula significan el tamaño de los escarabajos coprófagos, g: grande, m: mediano y p: pequeño).....	29

Índice de Tablas

Tabla 1. Características y ubicación de los sitios de estudio a lo largo del gradiente altitudinal de 440 a 3200 m snm de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica. La latitud y longitud se expresan en grados (°), minutos (') y segundos (").	5
Tabla 2. Tribus y géneros de escarabajos coprófagos, encontrados a lo largo del gradiente altitudinal de 440 a 3200 m snm de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica	9
Tabla 3. Modelos de regresión lineal para las medias ponderadas de seis rasgos morfológicos en función de la altitud (ALT) a lo largo del gradiente altitudinal de 440 a 3200 m snm de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica.	13
Tabla 4. Modelos de regresión lineal para los índices de diversidad funcional en función de la altitud (ALT) a lo largo del gradiente altitudinal de 440 a 3200 m snm de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica	13
Tabla 5. Modelos de regresión lineal para las tasas de remoción a lo largo del gradiente altitudinal de 440 a 3200 m snm de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica, utilizando la fórmula de control de evaporación (g/48h) y la fórmula de peso seco (g/48h).	14

Índice de figuras

- Figura 1. Localización de sitios de muestreo (rombos) y rangos altitudinales para el estudio de escarabajos coprófagos. El mapa se muestra en escala de grises, donde lo más oscuro corresponde a tierras bajas y lo más claro a tierras altas a lo largo del gradiente altitudinal de 440 a 3200 m snm de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica.....5
- Figura 2. Curvas de rarefacción basadas en la abundancia de las especies de escarabajos coprófagos encontradas por cada rango altitudinal (440 a 3200 m snm) con un intervalo de confianza del 95%.....11
- Figura 3. Relación entre la altitud y número de especies (A. Riqueza), y entre la altitud y el número de individuos (B. Abundancia) de escarabajos coprófagos a lo largo del gradiente altitudinal de 440 a 3200 m snm de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica.....11
- Figura 4. Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMDS) a lo largo del gradiente altitudinal de 440 a 3200 m snm de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica (los códigos representan los nombres de las especies; DICSAT: *Dichotomius satanas*, DELGRP: *Deltochilum* gr. *parile*, ONTNEM: *Onthophagus nemorivagus*, COPCFL: *Copris* cf. *lugubris*, COPCFP: *Coprophanaeus* cf. *pecki*, EURCAR: *Eurysternus caribaeus*, COPMOR: *Coprophanaeus morenoi*, MEGCAN: *Megathoposoma candezei*, SCAAFF: *Scatimus* aff. *ovatus*, SULVEL: *Sulcophanaeus velutinus*, ONTCOR: *Onthophagus coriaceoumbrosus*, CANCEFE: *Canthidium* cf. *emoryi*, CAN: *Canthon* sp. 1, URODEA: *Uroxys deavilai*, ONTCYA: *Onthophagus cyanellus*. Se observan también las curvas que representan los niveles altitudinales en m snm.....12
- Figura 5. Análisis de componentes principales que ordena los sitios en el espacio multivariado de los grupos funcionales de escarabajos coprófagos en el gradiente altitudinal de 440 a 3200 m snm de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica (las letras hacen referencia a los grupos funcionales Tp: Telecóprido pequeño, Pp: Paracóprido pequeño, Ep: Endocóprido pequeño, Tm: Telecóprido mediano, Pg: Paracóprido grande, Em: Endocóprido mediano, Pm: Paracóprido mediano y Tg: Telecóprido grande).....14
- Figura 6. Relación entre la tasa de remoción del excremento por parte de los escarabajos coprófagos a lo largo del gradiente altitudinal de 440 a 3200 m snm de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica por medio de dos fórmulas: A) fórmula de control de evaporación (g/48h) y B) fórmula de peso seco (g/48h).....15

Lista de acrónimos

Sigla	Definición
ACLAC	Área de Conservación La Amistad Caribe
ALT	Altitud
Bh-M	Bosque húmedo montano
Bh-MB	Bosque húmedo montano bajo
Bh-PM	Bosque húmedo premontano
Bh-T	Bosque húmedo tropical
Bmh-T	Bosque muy húmedo tropical
Bp-MB	Bosque pluvial montano bajo
°C	Grados Celsius
CATIE	Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza
E	Endocópidos
Eg	Endocóprido grande
Em	Endocóprido mediano
Ep	Endocóprido pequeño
FDis	Dispersión Funcional
FDiv	Divergencia Funcional Multirasgo
FEve	Equidad Funcional
FRic	Riqueza Funcional
g	Gramos
LAZOE	Laboratorio de Zoología y Ecología Acuática
ml	Mililitros
mm	Milímetros
MPC	Media ponderada de la comunidad
m snm	Metros sobre el nivel del mar

NMDS	Escalamiento multidimensional no métrico
P	Paracópidos
Pg	Paracóprido grande
Pm	Paracóprido mediano
Pp	Paracóprido pequeño
SINAC	Sistema Nacional de Área de conservación
SE	Servicios ecosistémicos
T	Telecópidos
Tg	Telecóprido grande
Tm	Telecóprido mediano
Tp	Telecóprido pequeño
Tma	Temperatura media anual

Composición, diversidad funcional y tasa de remoción por parte del ensamblaje de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) a lo largo de un gradiente altitudinal en Costa Rica

Vanessa Garzón – Tovar¹, Jorge Ari Noriega², Bryan Finegan¹, & Luis D. Delgado¹

1-CATIE-Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, Costa Rica; vanessagarzn@gmail.com, bfinegan@catie.ac.cr, ddelgado@catie.ac.cr

2- Laboratorio de Zoología y Ecología Acuática - LAZOE, Universidad de Los Andes, Bogotá, Colombia; jnorieg@hotmail.com

Resumen

Introducción: Los escarabajos coprófagos son un importante referente de la biodiversidad, al ser un grupo altamente susceptible a cambios en la cobertura vegetal y disturbios ambientales, brindando servicios ecosistémicos esenciales como la remoción del excremento y la dispersión secundaria de semillas. **Objetivo:** Se evaluó la estructura, composición y diversidad funcional del ensamblaje de escarabajos coprófagos a lo largo de un gradiente altitudinal en la Cordillera Central de Talamanca en Costa Rica y se evaluaron las tasas de remoción del excremento efectuadas por este grupo. **Métodos:** De febrero a marzo de 2022, se colectaron escarabajos coprófagos en transectos de 500 m, ubicando 10 trampas distanciadas por 50 m, durante 48 horas, y se realizaron experimentos de remoción de excremento, en diez sitios de bosque maduro entre los 440 y 3200 m snm. Se evaluó la relación entre elevación y la abundancia, riqueza y tasas de remoción de excremento por medio de regresiones cuadráticas, mientras que la composición de las comunidades a lo largo del gradiente se evaluó a través de un NMDS. Además, a través de la medición de rasgos morfológicos los escarabajos fueron clasificados en grupos funcionales de acuerdo con su tamaño y categorías de relocalización de alimento. Se determinó la diversidad funcional a través de índices de riqueza, dispersión, diversidad y equidad funcional. **Resultados:** La abundancia, la riqueza, la tasa de remoción y los índices de diversidad funcional presentaron una relación negativa con la altura. Se observó un recambio en la composición a lo largo del gradiente de elevación, observando un grupo de especies de elevaciones entre los 440-1200 m snm y otro grupo diferente de especies entre los 1400 y 2600 m snm. El gremio más abundante en el gradiente correspondió a los paracrópodos, reconocido como el gremio más influyente en las tasas de remoción. **Conclusiones:** La abundancia, riqueza, composición, tasas de remoción y diversidad funcional de los escarabajos coprófagos presentan un comportamiento inverso con respecto a la elevación. Es fundamental incluir la evaluación de los servicios ecosistémicos como una herramienta complementaria para la toma de decisiones en conservación.

Palabras clave: Servicios ecosistémicos; Scarabaeinae; grupos funcionales; bosque tropical; paracrópodos; ciclaje de nutrientes.

INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales no están exentos a los cambios climáticos globales, los cuales repercuten rápidamente en cambios de distribución y en el declive de especies vegetales y animales como mamíferos e insectos (Favila & Halfter, 1997; McGeoch *et al.*, 2002; Barlow *et al.*, 2007). Los gradientes altitudinales, relacionados con cambios en temperatura y otras variables climáticas y edáficas, se relacionan con cambios en la riqueza, estructura y composición de los ensamblajes de especies de flora y fauna (Ramírez, 2002; Araujo *et al.*, 2008; Boher *et al.*, 2010), y su estudio constituye una herramienta de análisis para entender el efecto del cambio climático y contribuir a la conservación de biodiversidad y servicios ecosistémicos (Colwell *et al.*, 2008).

Las diferentes respuestas de los insectos a lo largo de los gradientes altitudinales, incluyendo a los escarabajos coprófagos, pueden servir como insumo para el diseño experimental y la evaluación de los impactos del calentamiento climático, contribuyendo a la conservación de especies indicadores de salud de los ecosistemas (Hodkinson, 2005). Diversos estudios sugieren que la diversidad de los escarabajos coprófagos decrece en ambientes tropicales a medida que se incrementa el nivel altitudinal y disminuye en alturas máximas donde la temperatura es baja (Halffter 1991; Hanski & Cambefort, 1991; Noriega & Realpe 2018), posiblemente asociado a la tolerancia térmica al ambiente, lo cual limita su distribución geográfica (Hanna & Cobb, 2007). También se menciona que las especies de coprófagos se pueden adaptar fácilmente a cambios de temperatura ampliando la cobertura de área que pueden llegar a colonizar de manera potencial (Ramírez, 2002; Araujo *et al.*, 2008; Boher *et al.*, 2010). Además, los escarabajos coprófagos constituyen un grupo en extremo sensible a la fragmentación y a la transformación del medio, ya que se alimentan del excremento de vertebrados y de su carroña, por lo que esta relación tan estrecha los hace importantes en procesos ecológicos como la remoción de excremento (Cultid *et al.*, 2012), el cual puede verse afectado en regiones tropicales por la pérdida de especies, por la expansión agrícola (Basto-Estrella *et al.*, 2016) afectando el ciclaje de nutrientes y las características físicas del suelo (Arellano *et al.*, 2018).

Los escarabajos coprófagos cobran una gran relevancia, al ser un grupo indicador de la salud de las poblaciones de mamíferos y los ecosistemas (Favila & Halfter, 1997; McGeoch *et al.*, 2002; Barlow *et al.*, 2007) y como componente en el ciclaje de nutrientes y la dispersión de semillas, al alimentarse del excremento (Halffter & Favila 1997; Spector, 2006; Nichols *et al.*, 2008), prestando servicios ecosistémicos esenciales dentro de los ecosistemas (Nichols *et al.*, 2008). A los escarabajos coprófagos se les utiliza con frecuencia en análisis ecológicos para evaluar la salud de los ecosistemas, utilizando enfoques comportamentales y funcionales a partir de los tipos de relocalización del alimento (Murphy, 1989; Brown & Brown, 1992; Santos Filho, 1995). A nivel de los gremios de relocalización del recurso alimenticio, usualmente este grupo se divide en las siguientes cuatro categorías: i) telecópridos (T) o rodadores que hacen bolas con el excremento y las transportan al rodarlas, ii) los endocópridos (E) o residentes que viven en el excremento o en la interfase excremento-suelo, iii) los paracópridos (P) que son los cavadores que hacen galerías y llevan el excremento dentro del suelo (Halffter & Matthews, 1966; Hanski, 1991) y iv) los kleptocópridos que son los robadores, quienes parasitan o roban el recurso de otros grupos de escarabajos para

alimentarse o nidificar dentro del excremento y son conocidos en una menor proporción (Doube, 1990; Tonelli, 2021).

Un punto de partida para el estudio de las dinámicas de cambio en los hábitats es el conocimiento de las especies que los integran, sin embargo, una gran limitante es el costo asociado a este tipo de investigaciones, ya sea a una pequeña escala o en relación con un grupo determinado como los mamíferos. Los escarabajos coprófagos, además de ser un grupo indicador de la salud de los ecosistemas, es un grupo muy fácil de estudiar por su taxonomía bien conocida y métodos de muestreo de bajo costo. Este grupo de escarabajos pertenece a la subfamilia Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) y comprenden 6500 especies descritas y 279 géneros (Schoolmeesters, 2019). En el neotrópico se han identificado 92 géneros y 2000 especies (Vaz-de-Mello *et al.*, 2011) mientras que para Costa Rica se han encontrado 183 especies (Solís, 2020).

Algunos estudios se enfocan en aspectos funcionales y en evaluar las respuestas a los cambios altitudinales, considerando que diversos factores ambientales influyen en la morfología, comportamiento, reproducción y distribución espacial de las diferentes especies de insectos (Hodkinson, 2005). La diversidad funcional es un enfoque de análisis ecológico que permite identificar los rasgos funcionales presentes en una comunidad, en relación con su presencia o abundancia (Rosenfeld 2002; Villéger *et al.*, 2010). Los rasgos funcionales son definidos como características morfológicas, comportamentales, fisiológicas o fenológicas medidas a nivel individual, implicados en la relación con el crecimiento, la reproducción o sobrevivencia (Viole *et al.*, 2012, Salgado-Negret, 2015), y, por lo tanto, determinan la respuesta de las comunidades a los cambios ambientales y su impacto en procesos ecosistémicos. En este sentido, los rasgos son categorizados como rasgos respuestas o rasgos efecto, y a partir del cálculo de índices de diversidad funcional se puede determinar si el efecto de los grupos funcionales sobre un ecosistema podría ser mayor que el de la riqueza de las especies (Tilman *et al.*, 1997; Scherer-Lorenzen, 2005; Srivastava & Vellend, 2005; Balvanera *et al.*, 2006) a diferentes escalas espaciales (Tilman *et al.*, 1997; Duffy, 2002). Además, las especies pueden ser agrupadas en grupos funcionales, que se diferencian del concepto de gremio, al enfocarse en el recurso consumido y no en la estrategia de adquisición de ese recurso (Cummins, 1974; Salgado-Negret, 2015).

En el presente estudio se evaluó la estructura, diversidad taxonómica y funcional del ensamble de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae), y la tasa de remoción de excremento, a lo largo de un gradiente altitudinal en bosques lluviosos maduros de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica. El análisis de la ocurrencia de las especies de Scarabaeidae a lo largo de este gradiente constituye en una línea base para realizar evaluaciones futuras y estudiar posibles alteraciones en el ensamblaje de escarabajos en términos de riqueza, abundancia y composición, como resultado de la variabilidad y el cambio climático (Navarrete & Halfpeter, 2008; Sánchez-de-Jesús *et al.*, 2016).

El conocimiento de los patrones de distribución y abundancia y riqueza de especies indicadoras permite establecer criterios de conservación, relacionados con la provisión de servicios ecosistémicos y la resiliencia de especies indicadoras, y contribuye a frenar la crisis global de pérdida de biodiversidad (Colwell, 2009).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y selección de sitios

El estudio se desarrolló en un sector de la vertiente caribe del Sur de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica, conocido como el gradiente altitudinal Caribe-Villa Mills (Veintimilla *et al.*, 2019). La cordillera se ubica al sureste del país y tiene una altitud máxima de 3819 m snm. Hace parte de un sistema montañoso solevantado a finales del Terciario e inicio del Cuaternario (Beaudet *et al.*, 1986). La cordillera de Talamanca se caracteriza por tener una alta diversidad de flora y fauna, en estudios se reportan más de 400 especies de árboles, palmas y helechos en un área de ocho hectáreas (Veintimilla *et al.*, 2019), mamíferos como el jaguar *Panthera onca* (Linnaeus, 1758), el puma *Puma concolor* (Linnaeus, 1771), el ocelote *Leopardus pardalis* (Linnaeus, 1758), el mono Congo o aullador *Alouatta palliata* (Gray, 1849), el mono colorado o araña *Ateles geoffroyi* (Kuhl, 1820), la danta o tapir y especies de aves como la guacamaya verde *Ara ambigua* (Bechstein, 1811) y el águila arpía *Harpia harpyja* (Linnaeus, 1758) (ACLAC, 2017). Si bien, el Centro Agronómico Tropical de investigación y Enseñanza (CATIE) y el Sistema Nacional de Área de conservación (SINAC) han estado investigando durante los últimos diez años diferentes aspectos de la biodiversidad de plantas, de fauna y su relación con el clima en esta área de estudio (Finegan *et al.*, 2020), y a pesar de que Costa Rica es catalogado como uno de los países con mayor conocimiento en taxonomía y distribución de Scarabaeinae (Solís & Kohlmann, 2012), en esta cordillera no existen estudios que analicen la composición y diversidad del ensamblaje de escarabajos coprófagos, en parte asociado a la inaccesibilidad a los potenciales sitios de estudio (Kohlmann *et al.*, 2007).

El gradiente altitudinal tiene un rango de elevación entre los 420 y los 3200 m snm y las temperaturas medias anuales varían entre 24 y 10 °C (<https://www.worldclim.org/>), presentando precipitaciones anuales desde los 2000 hasta los 4000 mm (Veintimilla *et al.*, 2019). A lo largo del gradiente, se encuentran diferentes zonas de vida según la clasificación de Holdridge (1971) como bosque húmedo tropical (Bh-T), bosque húmedo premontano (Bh-PM), bosque húmedo montano bajo (Bh-MB) y bosque húmedo montano (Bh-M).

Dentro del gradiente se eligieron 10 sitios de muestreo en áreas de bosques maduros libres de intervención humana, ubicados entre el Parque Nacional Barbilla (9°57'55.4112" N - 83°26'49.4232" W) y el Parque Nacional Tapantí – Macizo de la Muerte (9°34'34.0464" N - 83°45'23.0400" W) (Fig. 1).

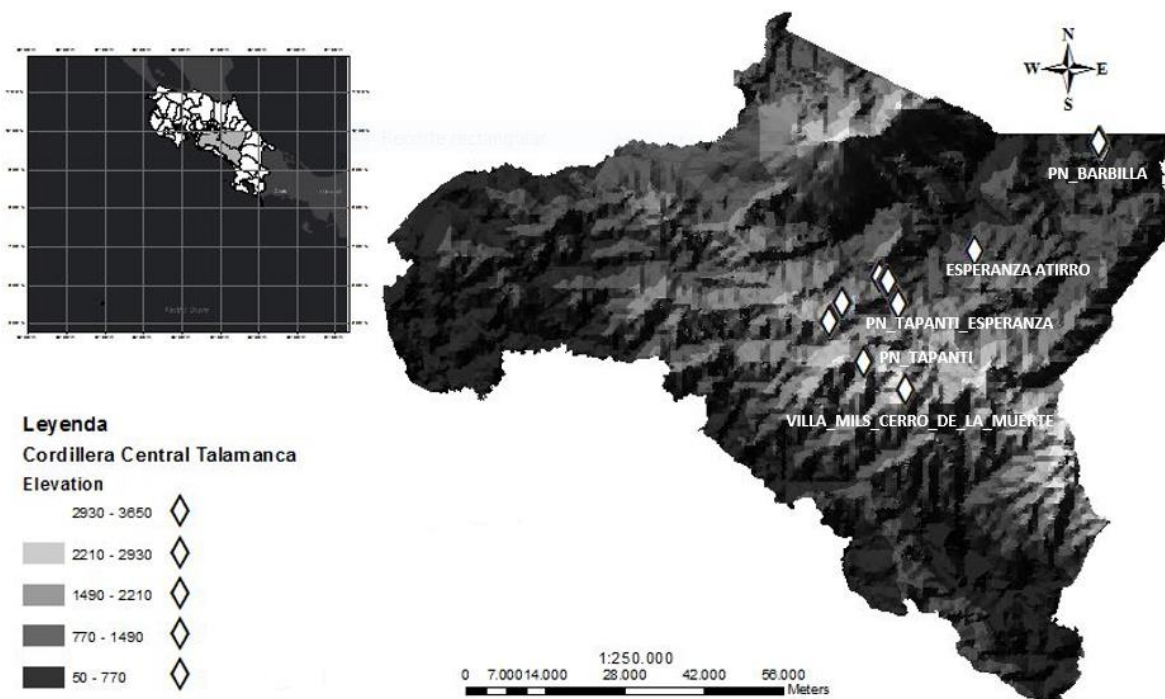


Figura 1. Localización de sitios de muestreo (rombos) y rangos altitudinales para el estudio de escarabajos coprófagos. El mapa se muestra en escala de grises, donde lo más oscuro corresponde a tierras bajas y lo más claro a tierras altas a lo largo del gradiente altitudinal de 440 a 3200 m snm de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica.

Tabla 1. Características y ubicación de los sitios de estudio a lo largo del gradiente altitudinal de 440 a 3200 m snm de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica. La latitud y longitud se expresan en grados (°), minutos (') y segundos (").

Sitio	Altitud (m snm)	Latitud	Longitud	Zona de Vida (Holdridge 1971)
Parque Nacional Barbilla	440	9 ° 57 ' 55.4112 N	83 ° 26 ' 49.4232 " W	Bosque muy húmedo tropical (Bmh-T)
Parque Nacional Barbilla	620	9 ° 57 ' 25.8264" N	83 ° 26 ' 43.3140" W	Bosque muy húmedo tropical (Bmh-T)
La Esperanza de Aturro	1000	9 ° 47 ' 34.9872" N	83 ° 38 ' 55.9500" W	Bosque húmedo premontano (Bh-PM)
Parque Nacional Tapantí	1400	9 ° 44 ' 50.7516" N	83 ° 47 ' 11.5296" W	Bosque pluvial montano bajo (Bp-MB)
Parque Nacional Tapantí	1660	9 ° 45 ' 35.6328" N	83 ° 47 ' 50.4780" W	Bosque pluvial montano bajo (Bp-MB)
Parque Nacional Tapant (Punto nuevo 1)	1900	9 ° 42 ' 54.7668" N	83 ° 46 ' 11.3484" W	Bosque pluvial montano bajo (Bp-MB)

Parque Nacional Tapantí - La Esperanza	2220	9 ° 43 ' 1.3656" N	83 ° 51 ' 26.2800" W	Bosque húmedo montano bajo (Bh-MB)
Parque Nacional Tapantí - La Esperanza	2600	9 ° 41 ' 1.4460" N	83 ° 52 ' 39.1980" W	Bosque húmedo montano bajo (Bh-MB)
Reserva Forestal Río Macho Tres de Junio Tapantí-Macizo de la muerte. Punto páramo (punto nuevo 2)	2920	9 ° 37 ' 13.2816" N	83 ° 49 ' 20.6580" W	Bosque húmedo Montano (Bh-M)
	3200	9 ° 34 ' 18.6168" N	83 ° 45 ' 16.3044" W	Bosque húmedo Montano (Bh-M)

Muestreo e identificación taxonómica de los escarabajos coprófagos

Siguiendo la metodología propuesta por Noriega & Fagua (2009), entre los meses de febrero a marzo del 2022 se muestreó la comunidad de escarabajos coprófagos en cada uno de los diez sitios seleccionados.

El muestreo se realizó a lo largo de transectos de 500 m, instalando trampas de caída cada 50 m (Schoenly, 1983; Lobo *et al.*, 1988). Los transectos y las trampas fueron ubicados espacialmente con una unidad de GPS referencia Montana 680 GARMIN. Las trampas de caída fueron construidas con vasos desechables de 500 ml de capacidad, enterrados a ras del suelo con 300 ml de etanol al 70%. El cebo consistió en 100 g de excremento de cerdo y humano en una relación 3:1 (tres veces más la porción de cerdo que la de humano). El cebo se envolvió en una gasa quirúrgica y se instaló encima de los vasos desechables por medio de una estructura de metal (alambres metálicos de calibre grueso, para soportar el peso), el cebo se amarró con una fibra a los alambres y luego, se colocó un plato plástico sobre cada trampa asegurando la protección ante la lluvia y la desecación. La instalación de las trampas se realizó entre las 11:00 am y las 2:00 pm (dependiendo de la accesibilidad del lugar) y se expusieron durante 48 horas hasta coleccionar los escarabajos, los cuales se recolectaron en bolsas herméticas y se transportaron al laboratorio de ecología del CATIE, donde se transfirieron a frascos de vidrio con alcohol al 70% para su conservación y posterior análisis.

Una vez en el laboratorio, el material colectado se colocó en coladores finos traspasando alcohol para su limpieza con la ayuda de pinceles. La determinación taxonómica se realizó a nivel de especie por medio de claves taxonómicas (Génier, 1996; Kohlmann & Solís, 1997; Kohlmann & Solís, 2001; Génier & Kohlmann, 2003; Kohlmann *et al.*, 2003; Solís & Kohlmann, 2002; Solís & Kohlmann, 2004; Génier, 2009; Edmonds & Zidek, 2010; Vaz-De-Mello *et al.*, 2011; Edmonds & Zidek, 2012; Solís & Kohlmann, 2013; Edmonds, 2020); utilizando un Microscopio estereoscópico con zoom OPTIMA Modelo ZM-160AT.

Rasgos funcionales

A cada uno de los individuos recolectados se les midió un total de seis rasgos funcionales: (i) ancho, (ii) alto, (iii) largo, (iv) el largo de la metatibia, (v) largo de las protibias (pTl) y (vi) ancho de las protibias (pTw) (Noriega, 2015), usando como instrumento de medida un calibrador digital caliper 6 Modelo 3415. Luego se clasificaron en tres categorías de tamaño, cuantificado en términos del largo total desde el borde del clípeo al pigidio: p) pequeños (< 10 mm), m) medianos (10 a 18 mm) y g) grandes (>18 mm) (Noriega *et al.*, 2021a), Además,

los individuos fueron clasificados en relación con el tipo de relocalización al que pertenecen: P: paracópridos (cavadores), E: endocópridos (residentes) y/o T: telecópridos (peloteros) (Doube, 1990). Finalmente se definieron nueve grupos funcionales con base en las categorías de tamaño y relocalización: Pg: Paracóprido grande, Pm: Paracóprido mediano, Pp: Paracóprido pequeño, Tg: Telecóprido grande, Tm: Telecóprido mediano, Tp: Telecóprido pequeño, Eg: Endocóprido grande, Em: Endocóprido mediano, y Ep: Endocóprido pequeño. Los rasgos medidos, fueron seleccionados por la posible relación que tienen con la tasa de remoción y con la relocalización de alimento (Andresen, 2002; Vulinec, 2002; Slade et al., 2007; Noriega, 2021a), pues es conocido que al rodar el excremento con sus patas entran en competencia entre coprófagos y otras especies, con lo cual buscan alimentarse, nidificar o encontrar pareja, aspectos relacionados con el comportamiento de este grupo que se desconoce a fondo (Amézquita, 2018). Como dato adicional, se tomó el peso de los individuos utilizando una balanza de precisión al 0.001g.

Tasa de remoción

Para la medición de la tasa de remoción, se siguió la metodología de Noriega *et al.* (2021), adaptándose para utilizar 100 g de cebo (excremento cerdo-humano). Se utilizaron los mismos sitios y transectos en los que se realizó el muestro de escarabajos, la tasa de remoción se realizó con 48 horas de diferencia, anterior a la captura de los escarabajos. Se coloraron trece unidades de excremento, diez experimentales y otras como control. En las unidades control se evitó el acceso de los escarabajos con el uso de una malla fina de nailon, fijada con goma elástica alrededor de los controles. Las unidades se distanciaron 50 m entre sí. Todas las 13 unidades experimentales se cebaron con 100 g de excremento de cerdo-humano (el equivalente a lo que produce un animal mediano) en una relación 3:1. También, se hizo un control de controles, el cual consistió en pesar 100 g de excremento en campo, empacarlo en bolsa de papel y llevarlo directamente al laboratorio, con el fin de evitar los efectos ambientales y el ingreso de insectos, para hacer el mismo tratamiento en horno de las otras muestras y poder utilizar posteriormente los datos en la fórmula de peso seco, para los cálculos de la tasa de remoción del excremento. El excremento se pesó directamente en campo con una balanza digital de precisión D: 0.001 max: 125 g Model: STX123, marca OHAUS Corporation. Las unidades muestrales se colocaron entre las 11:00 am y las 2:00 pm, pasadas 48 horas, se volvió a pesar en campo el excremento que había quedado, y se colocó en bolsa de papel para su posterior secado en el laboratorio del CATIE. Las muestras fueron secadas en un horno a 80 grados centígrados durante 12 horas, para efectos de aplicar las fórmulas para el cálculo de las tasas de remoción.

Análisis de datos

Se realizó una curva de rarefacción / extrapolación de especies basada en el total de individuos capturados durante el muestreo (Chao *et al.*, 2014), usando los intervalos de confianza al 95%. Se empleó el método de remuestreo Bootstrap con 100 repeticiones en el software en línea iNEXT (<https://chao.shinyapps.io/iNEXTOnline/>) (Chao *et al.*, 2016). Para evaluar la relación entre la abundancia (número de individuos) y la riqueza (número de especies) con la altitud se hicieron regresiones con un ajuste logarítmico en base 2. Para el caso de la riqueza se ajustaron las distribuciones a un modelo Poisson y para el caso de la abundancia un modelo de Binomial negativa, usando una función de enlace logarítmico. Estos análisis se realizaron en RStudio utilizando las librerías *Dharma*, *lme4* y *mgcv*. La composición del ensamblaje de escarabajos coprófagos se analizó por medio de una

ordenación de escala multidimensional no métrica (NMDS) bidimensional (función *metaMDS*) en la librería Vegan en R. Se realizó el cálculo de la media ponderada de la comunidad (MPC) para los rasgos de los escarabajos (ancho, alto, largo del cuerpo, largo de la metatibia, largo de la protibia (pTl) y ancho de la protibia (pTw) en el programa FDiversity (Casanoves *et al.*, 2011) y para observar la relación entre las medias ponderadas de los rasgos medidos y la altitud se realizaron regresiones lineales en el programa INFOSTAT (Di Rienzo *et al.*, 2009). Para cada rango altitudinal (sitio), se estimó la riqueza funcional (FRiq), la equitatividad funcional (FEve) (Villéger *et al.*, 2008), la dispersión funcional (FDis) (Laliberté & Legendre 2010) y la divergencia funcional multirasgo (FDiv) en el programa FDiversity (Casanoves *et al.* 2011), la relación de estos índices con la elevación también se evaluó a través de regresiones lineales en el programa INFOSTAT. Se hicieron componentes principales para relacionar los grupos funcionales de escarabajos coprófagos con la altitud en el gradiente altitudinal, determinado por la abundancia.

Análisis tasas de remoción del excremento

Para determinar las tasas de remoción se utilizaron las siguientes fórmulas:

1-Fórmula que controla el efecto de la evaporación:

$$TR = (UE1 - (UE2 + UC)) / \text{Tiempo}$$

TR: tasa de remoción (g).

UE1: peso inicial húmedo en campo (g).

UE2: peso final húmedo en campo (g).

UC: Evaporación del control (peso promedio de los tres controles usados en campo en gramos) (Noriega *et al.*, 2021).

En esta fórmula se considera el efecto de la evaporación en el peso del excremento remanente en campo, luego de 48 horas de exposición a la acción de los escarabajos (lo que no fue removido por este grupo) y de esta manera, poder comparar las tasas de remoción en cada uno de los rangos altitudinales, ya que cuentan con condiciones climáticas diferentes.

2- Fórmula peso seco:

$$TR = (UCC - UE) / \text{Tiempo}$$

TR: tasa de remoción (g).

UCC: Peso seco del control del control secado en horno (g).

UE: Peso final remanente en campo secado en horno (g) (Noriega *et al.*, 2021).

En esta segunda fórmula no se considera el efecto de la humedad del excremento remanente en campo (que no fue removido por los escarabajos), de esta manera se elimina por completo la intervención de la humedad en el excremento y se utilizan únicamente los pesos secos.

Para cada uno de los resultados de las dos fórmulas se hicieron regresiones lineales para analizar la tasa de remoción con la altitud. Estos análisis se realizaron en el programa INFOSTAT.

RESULTADOS

Composición y diversidad taxonómica

Se capturaron un total de 508 individuos, pertenecientes a 16 géneros, 26 especies y seis tribus de la subfamilia Scarabaeinae (Tabla 2). Los géneros con mayor número de especies corresponden al género *Onthophagus* con cuatro especies, *Canthidium* y *Deltochilum* con tres especies cada uno. Las especies más abundantes fueron *Ontherus pseudodidymus* (Linnaeus, 1758) con 121 individuos y presente en cinco de los diez sitios evaluados (440, 1000, 1400, 1635 y 1900 m snm), y la especie *Sylvicanthon aequinoctialis* (Harold, 1868) con 94 individuos la cual fue registrada en dos sitios a los 440 y los 620 m snm. Algunas especies fueron halladas únicamente en ciertas localidades como el caso de *Canthidium ardens* (Bates, 1887) y *Deltochilum panamensis* (Howden, 1966) exclusivas de los 440 m snm; *Phanaeus pyrois* (Bates, 1887), *Trichillidium pilosum* (Robinson, 1948) y *Canthidium centrale* (Boucomont, 1928) encontradas a 1000 m snm; *Canthidium* cf. *emoryi* (Solís & Kohlmann, 2004) y *Sulcophanaeus velutinus* (Murray, 1856) a 1440 m snm; *Scatimus* aff. *ovatus* (Harold, 1862) a 620 m snm y *Onthophagus cyanellus* (Bates, 1887) y *Canthon* sp. 1 a los 2600 m snm.

Tabla 2. Tribus y géneros de escarabajos coprófagos, encontrados a lo largo del gradiente altitudinal de 440 a 3200 m snm de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica.

Tribu	Especie	Tipo de Relocalización	Tamaño	Grupo funcional	Abundancia	Abundancia Relativa	Altitud m snm
Ateuchini	<i>Scatimus</i> aff. <i>ovatus</i> (Harold, 1862)	P	p	Pp	3	0.006	620
	<i>Trichillidium pilosum</i> (Robinson, 1948)	P	p	Pp	4	0.008	1000
	<i>Uroxys deavilai</i> (Delgado & Kohlmann, 2006)	P	p	Pp	4	0.008	1635 y 1900
Coprini	<i>Canthidium ardens</i> (Bates, 1887)	P	p	Pp	1	0.002	440
	<i>Canthidium centrale</i> (Boucomont, 1928)	P	m	Pm	4	0.008	1000
	<i>Canthidium</i> cf. <i>emoryi</i> (Solís & Kohlmann, 2004)	P	p	Pp	1	0.002	1400
	<i>Copris</i> cf. <i>lugubris</i> (Boheman, 1858)	P	m	Pm	11	0.022	440-620 y 1000
	<i>Dichotomius satanas</i> (Harold, 1867)	P	m	Pm	48	0.094	440-620 y 1000
	<i>Ontherus pseudodidymus</i> (Génier, 1996)	P	m	Pm	121	0.238	440-1000-1400-1635 y 1900
	<i>Ontherus azteca</i> (Harold, 1869)	P	m	Pm	11	0.022	1400 y 1635
Deltochilini	<i>Canthon</i> sp1 (Hoffmannsegg, 1817)	T	m	Tm	1	0.002	2600
	<i>Deltochilum</i> gr. <i>parile</i> (Bates, 1887)	T	m	Tm	34	0.067	440-620-1000-1400 y 1635
	<i>Deltochilum panamensis</i> (Howden, 1966)	T	g	Tg	1	0.002	440

	<i>Deltochilum burmeisteri</i> (Harold, 1867)	T	g	Tg	58	0.114	1000-1400-1635-1900 y 2220
	<i>Megathoposoma candezei</i> (Harold, 1873)	T	g	Tg	2	0.004	440 y 620
	<i>Sylvicanthon aequinoctialis</i> (Harold, 1868)	T	p	Tp	94	0.185	440 y 620
Oniticellini	<i>Eurysternus caribaeus</i> (Herbst, 1789)	E	m	Em	6	0.012	440 y 620
	<i>Eurysternus foedus</i> (Guérin-Méneville, 1844)	E	m	Em	25	0.049	440-1000-1400 y 1635
Onthophagini	<i>Onthophagus landolti</i> (Harold, 1880)	P	p	Pp	40	0.079	440 y 1000
	<i>Onthophagus coriaceoumbrosus</i> (Kohlmann & Solis, 2001)	P	p	Pp	2	0.004	1400 y 1635
	<i>Onthophagus cyanellus</i> (Bates, 1887)	P	p	Pp	2	0.004	2600
	<i>Onthophagus nemorivagus</i> (Kohlmann & Solis, 2001)	P	p	Pp	16	0.031	440-620 y 1000
Phanaeini	<i>Coprophanaeus cf. pecki</i> (Howden & Young, 1981)	P	g	Pg	7	0.014	440-620 y 1000
	<i>Coprophanaeus morenoi</i> (Arnaud, 1982)	P	g	Pg	6	0.012	440 y 620
	<i>Phanaeus pyrois</i> (Bates, 1887)	P	m	Pm	4	0.008	1000
	<i>Sulcophanaeus velutinus</i> (Murray, 1856)	P	g	Pg	2	0.004	1400

Nota. Las letras en mayúscula significan los grupos funcionales, P: Paracóprido, T: Telecóprido, E: Endocóprido; las letras en minúscula significan el tamaño de los escarabajos coprófagos, g: grande, m: mediano y p: pequeño.

La curva de rarefacción de interpolación/extrapolación de las especies mostró una tendencia asintótica (Fig. 2), y el esfuerzo de muestreo para cada sitio estuvo entre el 83% y el 100%.

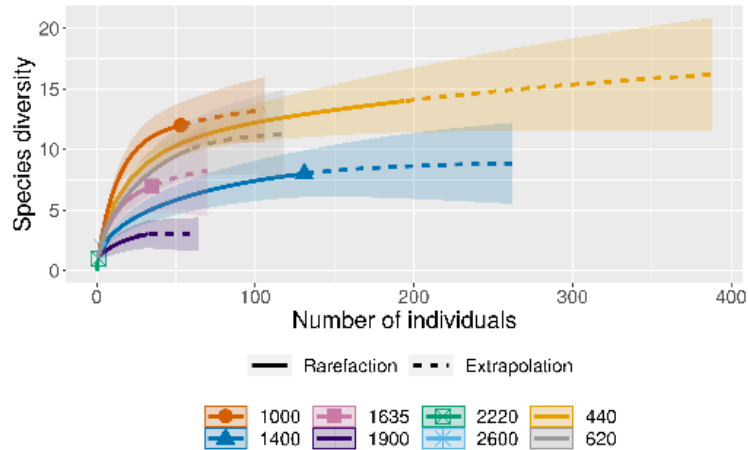


Figura 2. Curvas de rarefacción basadas en la abundancia de las especies de escarabajos coprófagos encontradas por cada rango altitudinal (440 a 3200 m snm) con un intervalo de confianza del 95%.

Al observar las curvas de rarefacción, se encontró que entre las altitudes de 440, 620 y 1000 m snm no existen diferencias de riqueza, a causa del traslape entre los intervalos de confianza de las altitudes mencionadas, al igual que entre las altitudes de 1400 y 1635 m snm, mientras que entre los 1900 m snm, los 1400 y 1635 m snm y los 440, 620 y 1000 m snm, sí existen diferencias entre sí, observando que a medida que decrece la altitud dentro del gradiente se incrementa la riqueza.

El número de individuos (abundancia) y el número de especies (riqueza), declina a medida que aumenta la altitud, a lo largo del gradiente (Fig. 3). Los modelos de las regresiones cuadráticas de las relaciones entre: (i) la altitud y la abundancia resultaron significativos con un p-valor 0.002 y $R^2: 0.73$ y (ii) entre la altitud y la riqueza con un p-valor $<2e-16$ y $R^2:0.72$.

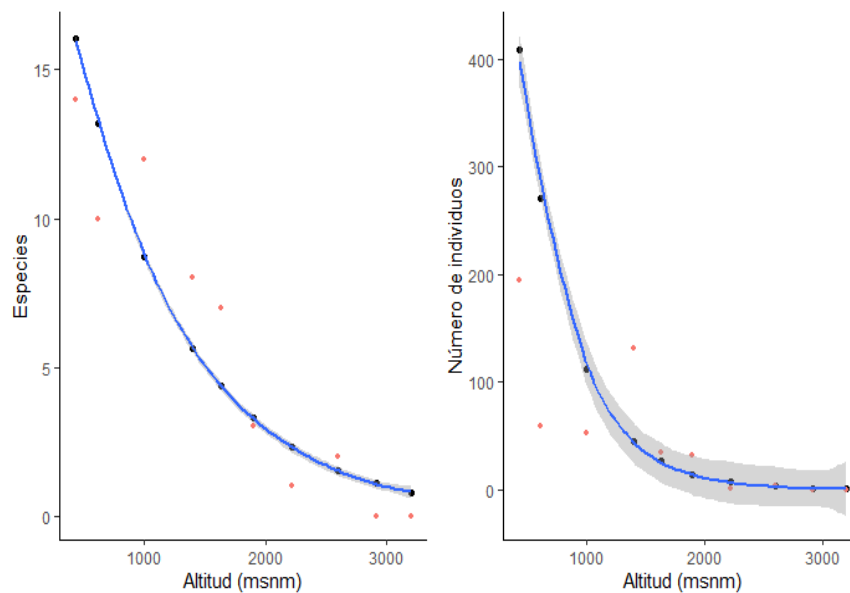


Figura 3. Relación entre la altitud y número de especies (A. Riqueza), y entre la altitud y el número de individuos (B. Abundancia) de escarabajos coprófagos a lo largo del gradiente altitudinal de 440 a 3200 m snm de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica.

A partir del análisis de NMDS se observan las especies asociadas a los sitios de menor nivel altitudinal (entre los 440,620 y 1000 m s.n.m.) con valores negativos en el primer eje y corresponden a: *Dichotomius satanas* (Harold, 1867), *Onthophagus nemorivagus* (Kohlmann & Solís, 2001), *Deltochilum* gr. *parile* (Bates, 1887), *Copris* cf. *lugubris* (Boheman, 1858), *Eurysternus caribaeus* (Herbst, 1789), *Coprophanaeus morenoi* (Arnaud, 1982), versus las especies observadas con valores positivos en el eje derecho que corresponden a los sitios de mayor nivel altitudinal (entre los 1400, 1635, 1900 y 2200 m s.n.m.) como: *Megathoposoma candezei* (Harold, 1873), *Scatimus* aff. *ovatus*, *Sulcophanaeus velutinus*, *Onthophagus coriaceoumbrosus* (Kohlmann & Solís, 2001), *Canthidium* cf. *emoryi*, *Canthon* sp. 1, *Uroxys deavilai* (Delgado & Kohlmann, 2006) y *Onthophagus cyanellus* (Fig. 4). En resumen, se observa un recambio en el ensamblaje a lo largo del gradiente altitudinal. El stress en la ordenación NMDS fue de 9.09e-05, lo que quiere decir que el modelo es muy confiable en el marco de los modelos de ordenación de escala multidimensional no métrica.

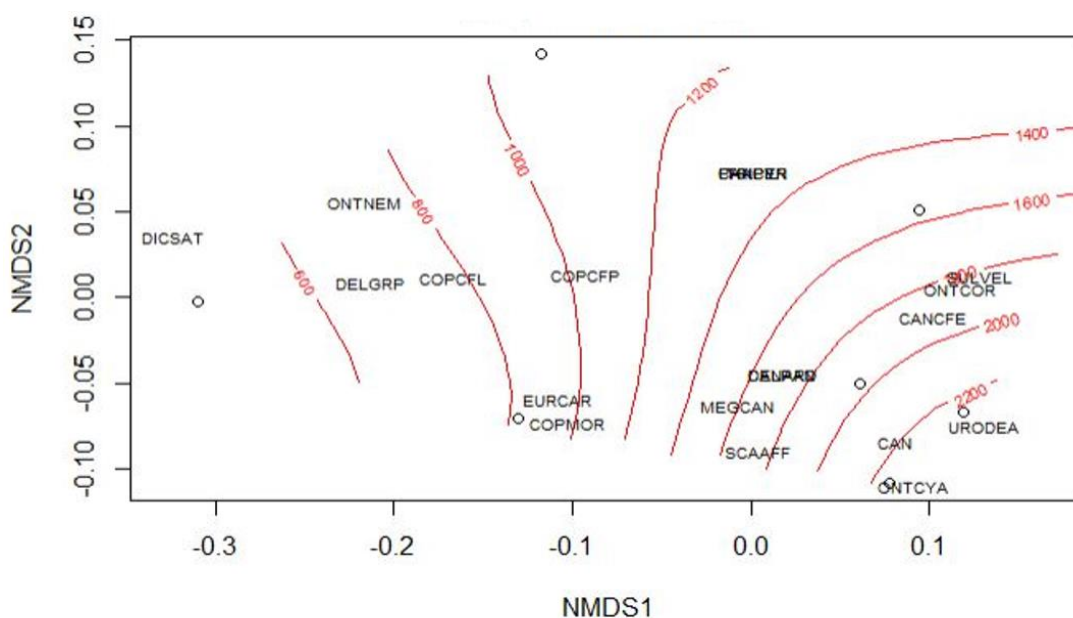


Figura 4. Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMDS) a lo largo del gradiente altitudinal de 440 a 3200 m snm de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica (los códigos representan los nombres de las especies; DICSAT: *Dichotomius satanas*, DELGRP: *Deltochilum* gr. *parile*, ONTNEM: *Onthophagus nemorivagus*, COPCFL: *Copris* cf. *lugubris*, COPCFP: *Coprophanaeus* cf. *pecki*, EURCAR: *Eurysternus caribaeus*, COPMOR: *Coprophanaeus morenoi*, MEGCAN: *Megathoposoma candezei*, SCAAFF: *Scatimus* aff. *ovatus*, SULVEL: *Sulcophanaeus velutinus*, ONTCOR: *Onthophagus coriaceoumbrosus*, CANCFE: *Canthidium* cf. *emoryi*, CAN: *Canthon* sp. 1, URODEA: *Uroxys deavilai*, ONTCYA: *Onthophagus cyanellus*. Se observan también las curvas que representan los niveles altitudinales en m snm.

Composición y diversidad funcional

Los modelos relacionados que relacionan las medias ponderadas de los rasgos medidos con la altitud no resultaron significativos (Tabla 3).

Tabla 3. Modelos de regresión lineal para las medias ponderadas de seis rasgos morfológicos en función de la altitud (ALT) a lo largo del gradiente altitudinal de 440 a 3200 m snm de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica.

Media Ponderada (rasgo)	Modelo	R^2	p
CWM.Largo.mm	Y=15.22-0.002 ALT	0.12	0.4088
CWM.Alto.mm	Y=5.58-0.0007 ALT	0.05	0.5933
CWM.Ancho.mm	Y=8.74-0.001 ALT	0.15	0.3420
CWM.Peso.g	Y=9.69-0.004 ALT	0.21	0.1442
CWM.Protibia.pTL.mm	Y=3.97-0.0005 ALT	0.07	0.5234
CWM.Protibia.pTW.mm	Y=1.28-0.0002 ALT	0.22	0.2413
CWM.Metatibia.mTL.mm	Y=4.54-0.0005 ALT	0.03	0.6873

Los modelos que relacionan los índices de diversidad funcional con la altitud resultaron solo significativos para el índice FDis con un p-valor 0.0251 (Tabla 4). FDis disminuyó en función a la altitud a lo largo del gradiente altitudinal, indicando que a mayor elevación existe una menor diversidad funcional.

Tabla 4. Modelos de regresión lineal para los índices de diversidad funcional en función de la altitud (ALT) a lo largo del gradiente altitudinal de 440 a 3200 m snm de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica.

Índice	Modelo	R^2	p
FDis	Y=7.26 - 0.002 ALT	0.59	0.0251
FRic	Y=2.07 - 0.0007 ALT	0.28	0.1778
FEve	Y=0.58 - 0.00004ALT	0.02	0.7614
FDiv	Y=0.68 - 0.00005 ALT	0.002	0.7144

En la clasificación de los grupos funcionales, se encontraron 31 individuos endocópridos, 288 paracópridos y 189 telecópridos a lo largo del gradiente altitudinal.

En el análisis de componentes principales (ACP), los ejes 1 y 2 explicaron un 70% de la variabilidad total de los datos. El primer componente explicó un 43% de la variabilidad total, separando los sitios ubicados a los 1900 y 2200 m snm del resto de los sitios en una clara relación con el grupo funcional de los telecópridos grandes (Tg) (Fig. 5). En el segundo eje, el sitio a 2600 m snm se separa de los demás sitios asociado a la abundancia de telecópridos pequeños (Tp), al igual que el sitio de tierras bajas a los 440 m snm asociado a Endocópridos pequeños (Ep) y Paracópridos pequeños (Pp), mientras que los sitios a elevaciones intermedias entre los 620 y 1635 m snm se agrupan asociados a una mayor diversidad de grupos funcionales incluidos los Paracópridos grandes (Pg), Endocópridos medianos (Em), Paracópridos medianos (Pm).

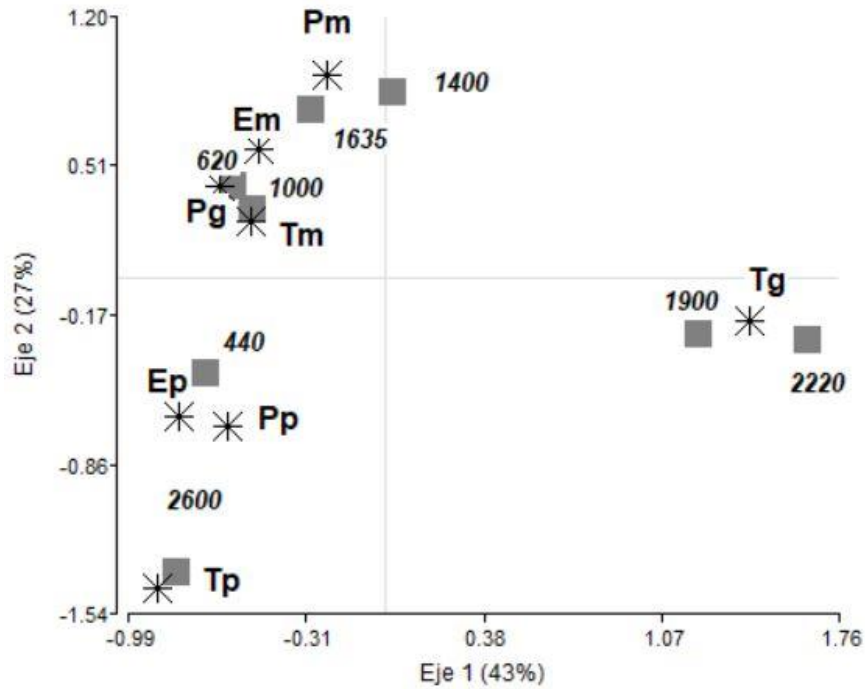


Figura 5. Análisis de componentes principales que ordena los sitios en el espacio multivariado de los grupos funcionales de escarabajos coprófagos en el gradiente altitudinal de 440 a 3200 m snm de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica (las letras hacen referencia a los grupos funcionales Tp: Telecóprido pequeño, Pp: Paracóprido pequeño, Ep: Endocóprido pequeño, Tm: Telecóprido mediano, Pg: Paracóprido grande, Em: Endocóprido mediano, Pm: Paracóprido mediano y Tg: Telecóprido grande).

Tasas de remoción del excremento

Los modelos que relacionan las tasas de remoción con la altitud resultaron significativos con un p-valor <0.0001 (Tabla 5). Para ambas fórmulas, la tasa de remoción disminuyó muy marcadamente conforme aumentó la altitud siguiendo la forma de un modelo cuadrático (Figura 6). Los R^2 de los modelos que utilizan la fórmula de control de evaporación (g/48h) y la fórmula de peso seco(g/48h), explicando un 98 y un 90% de la variabilidad de la tasa de remoción, respectivamente.

Tabla 5. Modelos de regresión lineal para las tasas de remoción del excremento por parte de los escarabajos coprófagos a lo largo del gradiente altitudinal de 440 a 3200 m snm de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica, utilizando la fórmula de control de evaporación (g/48h) y la fórmula de peso seco (g/48h).

Fórmula	Modelo	R^2	p
1 control evaporación (g/48h)	$Y = 96.03 - 0.07ALT + 0.00001 ALT^2$	0.98	0.0001
2 Fórmula Peso seco(g/48h)	$Y = 54.97 - 0.004ALT + 0.000008 ALT^2$	0.90	0.0001

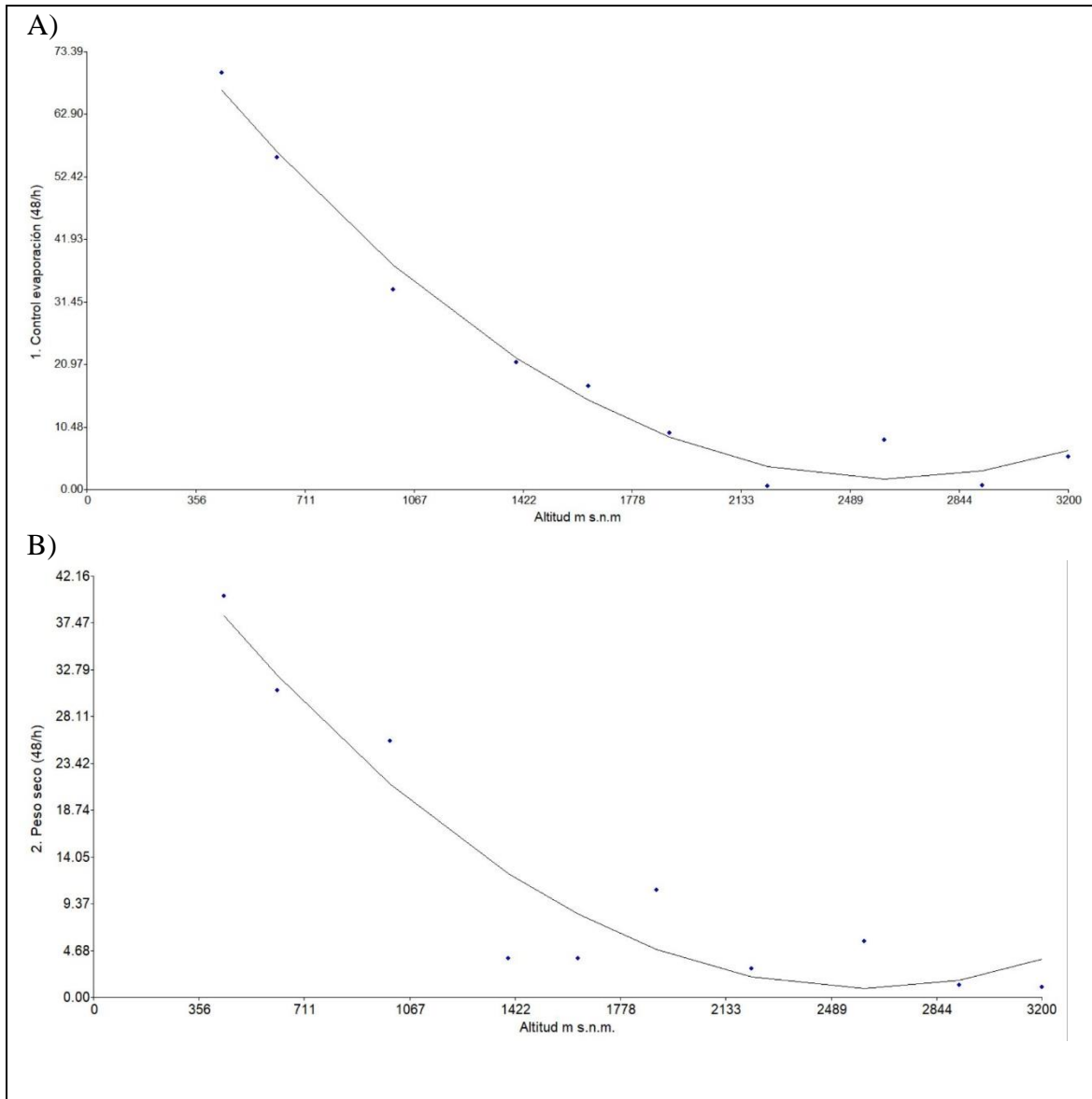


Figura 6. Relación entre la tasa de remoción del excremento por parte de los escarabajos coprófagos a lo largo del gradiente altitudinal de 440 a 3200 m snm de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica por medio de dos fórmulas: A) fórmula de control de evaporación (g/48h) y B) fórmula de peso seco (g/48h).

Se puede observar que la tasa de remoción a los 1800 m snm alcanza un punto mínimo donde pareciera ser constante en adelante.

DISCUSIÓN

La metodología y los resultados de este estudio permitieron evaluar la relación entre la composición y la diversidad taxonómica y funcional de las comunidades de escarabajos coprófagos con la elevación en un gradiente altitudinal en una zona de alta diversidad en el neotrópico. Además, de representar uno de los pocos estudios del recambio de composición de este grupo de organismos, también fue posible evaluar la relación negativa de la altitud con la tasa de remoción de excremento por este grupo de organismos, permitiendo la evaluación de este proceso ecosistémico, que es relevante en los bosques tropicales.

Estructura y composición del ensamblaje de escarabajos coprófagos

El aumento esperado de la temperatura y otras variaciones en la precipitación o frecuencia de eventos extremos, como resultado del cambio climático en zonas de bosques lluviosos de montaña puede tener efectos en las distribuciones altitudinales de diferentes grupos de organismos, incluyendo a los insectos, y la provisión de los servicios ecosistémicos que estos puedan brindar al medio (Imbach *et al.*, 2017). Para este estudio, en lo que respecta a los servicios ecosistémicos asociados a los rasgos funcionales de los escarabajos y su servicio directo de la remoción de excremento o indirecto como la dispersión de semillas; se puede observar que, a medida que aumenta el nivel altitudinal existe un cambio en las especies y una disminución tanto en especies como de la abundancia de los individuos, lo cual puede potencialmente repercutir en las tasas de remoción afectándolas a medida que el aumenta la elevación. Colwell *et al.* (2008) afirman que las especies pueden estar sujetas a un desgaste biótico o pérdida de riqueza en las tierras bajas, brechas de cambio de rango y extinciones en la cima de las montañas a causa del calentamiento global. En los trópicos, el gradiente de temperatura hace que los cambios en tierras altas sean más probables que los cambios en tierras bajas (Colwell *et al.*, 2008).

Los bosques de montaña en los trópicos son considerados puntos calientes de biodiversidad, y son a su vez de los ecosistemas más vulnerables a los efectos negativos del cambio climático, incluyendo cambios en la temperatura y la precipitación y una mayor exposición a eventos climáticos extremos (Marshall *et al.*, 2010; Delgado *et al.*, 2016). La alta diversidad de estas zonas montañosas hace difícil anticipar las respuestas individuales de las especies allí encontradas (Delgado *et al.*, 2016).

A pesar de que en Costa Rica se cuenta con un adecuado conocimiento de varios grupos de insectos entre los cuales sobresalen los escarabajos estercoleros (Solís 2022), no existen estudios desarrollados con un enfoque de comunidades en gradientes altitudinales o análisis de diversidad funcional, como si existe en otros países como Colombia o Ecuador (Martínez *et al.*, 2009; Escobar & Chacón de Ulloa, 2000; Noriega *et al.*, 2012, Martínez *et al.*, 2012; Espinoza & Noriega, 2018; Sermeño-Correa *et al.*, 2022) que comparten similitudes con la familia de coprófagos encontradas en Panamá y en Costa Rica. Solís (2020) afirma que el 70% de las especies de escarabajos coprófagos que se encuentran en el país están asociadas a zonas boscosas.

La diversidad de escarabajos encontrados, especialmente en tierras bajas del Parque Nacional Barbilla, coincide con otros estudios realizados en la vertiente del caribe y la Cordillera de Talamanca, que las reconocen como área de alta diversidad de especies de mariposas (De

Vries 1997), de anfibios y reptiles (Savage 2002, Kohlmann *et al.*, 2007), y plantas (Finegan *et al.* 2020) Es posible que el ensamblaje de escarabajos se encuentre también asociado al tipo de vegetación presente en estos lugares, rango en el cual se encuentra presente la especie coprófaga *Delthochilum burmeisteri* desde los 1400 hasta los 2220 m snm, cabe destacar, que se necesitan estudios que puedan comprobar esta relación.

Diversidad funcional y su relación con la altitud

En este estudio, no se registraron Endocópridos grandes (Eg), generando potencialmente una pérdida en el ecosistema de sus servicios funcionales, como es la dispersión de semillas (Rodríguez-García *et al.*, 2021).

La presencia de varias especies dentro de un grupo funcional aumenta la resiliencia de los ecosistemas al obtener una ganancia en la capacidad de responder o adaptarse frente a cambios ambientales (Walker 1992) gracias a la redundancia funcional, logrando inferir que la riqueza y los grupos funcionales tienen un nivel óptimo a lo largo del gradiente. (Stanbrook *et al.*, 2021), sin embargo, no resulta tan efectivo para los Endocópridos grandes, los cuales no fueron encontrados para este caso.

Un factor que puede estar afectando la presencia del gremio de los endocópridos grandes (Eg), puede atribuirse a la competencia generada por especies de paracópridos y telecópridos las cuales representan una fuerte interacción por el recurso, especialmente cuando las oportunidades para anidar y establecerse son bajas (Hanski & Cambefort, 1991). En este estudio se encontró que el grupo de los telecópridos grandes (Tg) predominó en zonas entre los 1900 y 2220 m snm, mientras que los endocópridos de tamaños pequeños (Ep) y medianos (Em) se encontraron agrupados mayormente en altitudes bajas entre 440 y 620 m snm, posiblemente por esa competencia intraespecífica y la disponibilidad de recursos, siendo esta más amplia en altitudes bajas.

Aunque existen numerosos estudios ecológicos, no se conoce acerca de la relación entre la abundancia, la diversidad funcional y los procesos fundamentales en los ecosistemas con respecto al grupo de los escarabajos coprófagos, ya que dichos estudios se centran más en plantas, aves, anfibios y peces (Negret, 2015). Sin embargo, es un tema bastante importante, contando con los cambios climáticos acelerados que afectan a los ecosistemas terrestres del planeta.

Al establecer la relación de los índices de diversidad (FRic, FEve y FDiv) con la altitud a lo largo del gradiente altitudinal no se obtuvo una relación significativa, mientras que FDis sí resulto relacionado con la altitud, lo cual puede deberse a la diferenciación de las especies a lo largo del gradiente altitudinal, incrementando el número de procesos ecológicos en este aspecto no se conoce mucho en literatura de coprófagos con lo cual se puedan contrastar los resultados obtenidos.

Tasas de remoción del excremento

La estructura y composición del ensamblaje de los escarabajos se encuentra estrechamente relacionada con la altitud, lo mismo que la tasa de remoción realizada por este grupo. Este trabajo permitió comprender que el proceso de remoción del excremento tiene un patrón similar al que mostró la riqueza, abundancia y composición. La remoción disminuye a

medida que aumenta la altitud, lo mismo que registra Amore *et al.* (2018). Procesos como la remoción de estiércol, tienen implicaciones que van más allá de lo que pueda verse a simple vista, ya que pueden contribuir con la incorporación de nutrientes que contiene el excremento al suelo (Herrick & Lal, 1996; Andresen, 2003; Amezquita & Favila, 2010; Braga *et al.*, 2013; Batilani-Filho & Hernández, 2017; Amore *et al.*, 2018). Las tasas de remoción del presente estudio están positivamente correlacionadas con la abundancia y la riqueza de coprófagos lo que concuerda con lo señalado por Noriega *et al.* (2021b) quienes registran que la diversidad de escarabajos y la riqueza de grupos funcionales contribuyen aumentando las tasas de remoción.

A partir de las dos Fórmulas utilizadas para calcular la tasa de remoción se pudo analizar que ambas Fórmulas son válidas para explicar cómo cambia la tasa de remoción negativamente en relación con el gradiente altitudinal, teniendo como referencia pocos estudios de tasas de remoción en bosques tropicales, ya que normalmente son experimentos realizados en laboratorio.

CONCLUSIONES

En conclusión, este estudio confirma resultados donde la abundancia, riqueza y las características del ensamblaje de escarabajos coprófagos, varían con respecto a la altitud sobre el nivel del mar; a mayor altitud, menor es la abundancia, riqueza y diversidad de este grupo, lo cual concuerda con las exploraciones realizadas para la vegetación en la misma zona. Se evidencia que la mayor riqueza se encuentra en tierras bajas en contraste con la riqueza encontrada en tierras altas, tanto para el número de especies y número de individuos como para la diversidad funcional.

Se determinó que los índices de diversidad calculados (FRiq, FEve, FDis y FDiv) y las medias ponderadas de los rasgos medidos en la comunidad (largo y ancho de la protibia, largo de la metatibia, ancho, alto y largo del cuerpo) tuvieron una relación negativa con la altitud, mostrando una relación directa con lo que sucede con las características del ensamblaje mencionadas anteriormente, reafirmando que a medida que la altitud aumenta en el gradiente la dispersión funcional (FDis) como los demás procesos en el gradiente (abundancia y riqueza) sufren una disminución, en este caso una disminución de la diversidad funcional, que podría causar pérdidas importantes de servicios ecosistémicos como la remoción de excremento y que además son especies difícilmente reemplazables.

Dentro del gradiente altitudinal estudiado también se encontró que el gremio de los paracrópodos es quien cuenta con mayor abundancia, en menor proporción los telecrópodos y muy reducidos los endocrópodos. No se encontraron endocrópodos grandes (Eg) a lo largo del gradiente altitudinal, este hecho puede tener implicaciones para el proceso de remoción del excremento debido a que es el grupo caracterizado por enterrar el excremento, con lo que contribuye de manera indirecta con la dispersión de semillas.

Los resultados sugieren que para la parte estructural y de composición, el estudio fue predecible en la disminución de abundancia, riqueza y composición a lo largo del gradiente, como lo mencionan algunos autores en otros estudios altitudinales. En cambio, se requieren más estudios que permitan establecer si los resultados de la parte funcional son a causa de la

redundancia de las apreciaciones morfométricas, disminución o pérdida en algún grupo de los mamíferos asociados a la zona o realmente el comportamiento de las especies coprófagas se presenta de esa manera en este sitio en Costa Rica.

REFERENCIAS

- Área de conservación La Amistad Caribe. (2017). *Sistematización de la Experiencia del Corredor Biológico Talamanca Caribe*. <https://www.sinac.go.cr/ES/publicaciones/Sistematizacin%20experiencias%20local es/INFORME%2016%20-%20CB%20TALAMANCA.pdf>
- Amézquita, S. (2018). *Comportamiento en escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): competencia por el recurso y por la pareja en la región neotropical*. S y G Editores
- Amore, V., da Silva, P., Carpintero, M., Medina, M. & Lobo, J. (2018). Variation in dung removal by dung beetles in subtropical Atlantic Rainforests. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 166: 854–862. <https://doi.org/10.1111/eea.12724>
- Araujo, D., Rheims, A., Brescovit, D. & Cella, D. (2008). Extreme degree of chromosome number variability in species of the spider genus *Scytodes* (Araneae, Haplogynae, Scytodidae). *Systematics and Evolutionary Research*, 46:89-95.
- Balvanera, P., Pfisterer, A.B., Buchmann, N., He, J.S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D. & Schmid, B. (2006). Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 9:1146-1156.
- Barlow, J., Gardner, T. A., Araujo, I. S., Avila-Pires, T. C. S., Bonaldo, A. B. & Costa, J. E. (2007). Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary and plantation forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(47):18555-18560. <https://doi.org/10.1073/pnas.0703333104>
- Beaudet, G., Gabert, P. & Bergoeing, J. (1986). La Cordillera de Talamanca y su piedemonte (Notectónica y variaciones morfoclimáticas en el SW de Costa Rica). *Revista Geográfica*, 103:87-95.
- Casanoves, F., Pla, L., Di Rienzo, J.A. & Díaz, S. (2011). FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 2: 233–237.
- Chao, A., Gotelli, N.J., Hsieh, T.C., Sander, E.L., Ma, K.H., Colwell, R.K. & Ellison, A.M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monograph*, 84(1):45–67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>

- Chao, A., Ma, K.H. & Hsieh, T.C. (2016). *iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) online: Software for interpolation and extrapolation of species diversity. Program and user's guide.* <https://chao.shinyapps.io/iNEXTOnline>
- Colwell, R., Brehm, G., Cardelús, C., Gilman, A. & Longino, J. (2008). Global Warming, Elevational Range Shifts, and Lowland Biotic Attrition in the Wet Tropics. *Science*, 322:258-261.
- Delgado, D., Finegan, B., Martin, M., Acosta, M., Carrillo, F., Hernández, T., Bejarano, L., Nieto, V., Lara, D. & Ribalaygua, J. (2016). *Análisis de la vulnerabilidad al cambio climático de bosques de montaña en Latinoamérica.* CATIE.
- Di Rienzo, JA., Casanoves, F., Balzarini, MG., Conzalez, L., Tablada, M. & Robledo, C.W. (2009). InfoStat versión 2009. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba.
- Doube, B. (1990). A functional classification for analysis of the structure of dung beetle assemblages. *Ecological Entomology*, 15: 371-383.
- Duffy, J.E. (2002). Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos*, 99: 201-219.
- Escobar, F. & Chacón de Ulloa, P. (2000). Distribución espacial y temporal en un gradiente de sucesión de la fauna de coleópteros coprófagos (Scarabaeinae, Aphodiinae) en un bosque tropical montano, Nariño - Colombia. *Revista Biología Tropical*, 48(4): 961-975.
- Edmonds, W.D. (2000). Revision of the Neotropical dung beetle genus *Sulcophanaeus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Heyrovskyana*, 6: 1-62.
- Edmonds, W.D. & Zidek, J. (2010). A taxonomic review of the neotropical genus *Coprophanaeus* Olsoufieff, 1924 (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Insecta Mundi*, 0129: 1-111.
- Edmonds, W.D. & Zidek, J. (2012). Taxonomy of *Phanaeus* revisited: Revised keys to and comments on species of the New World dung beetle genus *Phanaeus* MacLeay, 1819 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: Phanaeini). *Insecta Mundi*, 0274: 1-108.
- Espinoza, V. & Noriega, J. (2018). Diversity of the dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in an altitudinal gradient in the east slope of the Andes, Napo province, Ecuador. *Neotropical Biodiversity*, 4:(1)144-150.
- Favila, M. E. & Halffter, G. (1997). The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zoológica Mexicana*, 72:1-25.

- Finegan, B., Medellín, C. & Delgado, D. (2020). *Biodiversidad y servicios ecosistémicos de bosques de montaña de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica: investigación aplicada a la gestión para la adaptación al cambio climático*. CATIE.
- Génier, F. (1996). A revision of the Neotropical genus *Ontherus* Erichson (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 170: 1-169.
- Génier, F. (2009). Le genre *Eurysternus* Dalman, 1824 (Scarabaeidae: Scarabaeinae: Oniticellini), revisión taxonomique et clés de détermination illustrées. *Pensoft Series Faunistica*, 85: 1-430.
- Génier, F., & Kohlmann, B. (2003). Revision of the Neotropical dung beetle genera *Scatimus* Erichson and *Scatrichus* gen. nov. (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Faberies*, 28(2): 57-111.
- Halffter, G. & Matthews, E.G. (1966). The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana*, 12(14): 1-312.
- Halffter, G. (1991). Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera. Scarabaeidae. Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 82: 195–238.
- Halffter, G. & Favila M.E. (1997). The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analysing, inventoring and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biology International*, 27: 15-21.
- Hanna, C.J. & Cobb, V.A. (2007). Critical thermal maximum of the green lynx spider *Peucetia viridans* (Araneae, Oxyopidae). *The Journal of Arachnology*, 35: 193–196.
- Hanski, I. & Cambefort, Y. (1991). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press.
- Hodkinson, I. (2005). Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biological Reviews*, 80: 489-513.
- Imbach, P., Fung, E., Hannah, L., Navarro-Racines, C., Roubik, D., Ricketts, T., Harvey, C., Donatti, C., Läderach, P., Locatellif, B. & Roehrdanz, P. (2017). Coupling of pollination services and coffee suitability under climate change. *PNAS Early Edition*, 1-5.
- Kohlmann, B. & Solís, A. (1997). El género *Dichotomius* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica. *Giornale italiano di Entomologia*, 8: 343-382.
- Kohlmann, B., y Solís, A. (2001). El género *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica. *Giornale italiano di Entomologia*, 49(9): 159-261.

- Kohlmann, B., Cano, E. & Delgado, L. (2003). New species and records of *Copris* (Coleoptera: Scarabaeidae; Scarabaeinae) from Central America. *Zootaxa*, 167: 1-16.
- Kohlmann, B., Solís, A., Elle, O., Soto, X. & Russo, R. (2007). Biodiversity, conservation, and hotspot atlas of Costa Rica: a dung beetle perspective (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Zootaxa*, 1457: 1-34.
- Larsen, T.H. & Forsyth, A. (2005). Trap spacing and transect design for dung beetle biodiversity studies. *Biotropica*, 37: 322-325.
- Lobo, J., Martín-Piera F. & Veiga, C.M. (1988). Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeoidea (Col.). I. Características determinantes de su capacidad de captura. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 251: 77-100.
- Martínez, N., García, H., Pulido, L., Ospino, D. & Narváez, J. (2009). Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) asociados a excrementos de mamíferos en un fragmento de bosque seco tropical en el Departamento del Atlántico, Colombia. *Ecología Austral*, 22: 203-210.
- Martínez, N., Salcedo, G., Sierra, K. & Barraza, J. (2012). Escarabajos Coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de la Vertiente Noroccidental, Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Neotropical Entomology*, 38(6): 708-715.
- McGeoch, M. A., Van Rensburg, B. T. & Botes, A. (2002). The verification and application of Bioindicators: A case study of dung beetles in a Savanna ecosystem. *Journal of Applied Ecology*, 39: 661-672. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00743.x>
- Navarrete, D.A. & Halffter, G. (2008). Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) diversity in continuous forest, forest fragments and cattle pastures in a landscape of Chiapas, Mexico: the effects of anthropogenic changes. *Biodiversity and Conservation*, 17: 2869–2898. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9402-8>
- Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amézquita, S. & Favila, M. E. The Scarabaeinae Research Network. (2008). Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, 141(6): 1461-1474. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.04.011>
- Noriega, J.A. & Fagua, G. (2009). *Monitoreo de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en la región neotropical. Técnicas de campo en ambientes tropicales, manual para el monitoreo en ecosistemas acuáticos y artrópodos terrestres*. Acosta, G. Fagua y A.M. Zapata (eds.).
- Noriega, J. A., Palacio, J. M., Monroy-G. J. & Valencia E. (2012). Estructura de un ensamblaje de escarabajos coprófagos (coleoptera: scarabaeinae) en tres sitios con diferente uso del suelo en Antioquia, Colombia. *Actualidades Biológicas*, 34 (96): 43-54.

- Noriega, J.A. (2015). Protocol of the experimental measurement of dung removal rate on a worldwide scale. 1-12.
- Noriega, J.A., Santos, A., Calatayud, J., Chozas, S. & Hortal, J. (2021). Short- and long-term temporal changes in the assemblage structure of Amazonian dung beetles. *Oecologia*, 195: 719-736.
- Noriega, J.A., March-Salas, M., Castillo, S., García-Q, H., Hortal, J. & Santos, A.M. (2021). Human perturbations reduce dung beetle diversity and dung removal ecosystem function. *Biotrópica*, 00: 1-14.
- Rodríguez-García, S., Carretero-Pinzón, X., Monroy, D., Medellín, F., García, M. & Noriega, J. A. (2021). Influencia de la fragmentación de bosques de galería en la Orinoquia Colombiana sobre la diversidad y estructura funcional del ensamblaje de escarabajos coprófagos. *Boletín Científico Centro de Museos Museo de Historia Natural*, 25:119-137.
- Rosenfeld, J.S. (2002). Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98: 156-162.
- Salgado-Negret, B. (2015). *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Sánchez-de-Jesús, H., Arroyo-Rodríguez, V., Andresen E. & Escobar, F. (2016). Forest loss and matrix composition are the major drivers shaping dung beetle assemblages in a fragmented rainforest. *Landscape Ecology*, 31: 843–854. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0293-2>
- Santos Filho, P. (1995). Fragmentacao de habitats: Implicacoes para consevacao in situ. *Oecologia Brasiliensis*, 365-393.
- Schoolmeesters, P. (2019). Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 2019 Annual Checklist (Roskov Y., Ower G., Orrell T., Nicolson D., Bailly N., Kirk P.M., Bourgoin T., DeWalt R.E., Decock W., Nieukerken E. van, Zarucchi J., Penev L., eds. Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 2019 annual checklist. Netherlands). <https://catalogueoflife.org/annual-checklist/2019>.
- Sermeño-Correa, C., Lopera-Toro, A., Moreno-Mancilla, O., Candamil-Baños, J., Ramírez-Restrepo, L. & Taboada C. (2022). Diversidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en tres zonas urbanizadas del caribe colombiano. *Revista Peruana De Biología*, 29 (1): e20887. <https://doi.org/10.15381/rpb.v29i1.20887>.
- Solís, A. & Kohlmann, B. (2002). El género *Canthon* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica. *Giornale italiano di Entomologia*, 10: 1-68.

- Solís, A. & Kohlmann, B. (2004). El género *Canthidium* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica. *Giornale italiano di Entomologia*, 52(11): 1-73.
- Solís, A. & Kohlmann, B. (2012). Checklist and distribution atlas of the Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) of Costa Rica. *Zootaxa*, 3482: 1-32.
- Solís, A., & Kohlmann, B. (2013). El género *Uroxys* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica. *Giornale Italiano di Entomologia*, 13(58): 289-340.
- Solís, A. (2020). Clave para reconocer las subfamilias de la familia Scarabaeidae. <http://identomologica.com/uncategorized/clave-para-reconocer-las-subfamilias-de-la-familia-scarabaeidae>.
- Spector, S. 2006. Scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): An invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. *Coleopt. Bull.* 5: 71-83.
- Srivastava, D.S. & Vellend, M. (2005). Biodiversity-ecosystem function research: is it relevant to conservation? *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 36: 267-294.
- Stanbrook, R.A., Harris, W.E., Wheeler, C.P. & Jones, M. (2021). Evidence of phenotypic plasticity along an altitudinal gradient in the dung beetle *Onthophagus proteus*. *PeerJ*, 9: e10798. <https://doi.org/10.7717/peerj.10798>
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. & Siemann, E. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277: 1300-1302.
- Tonelli, M. (2021). Algunas consideraciones sobre la terminología aplicada a los grupos funcionales de los escarabajos coprófagos. *Entomología Ecológica*, 46 (4): 772-776 <https://doi.org/10.1111/een.13017>
- Vaz-de-Mello, F.Z., Edmonds, W.D., Ocampo F.C. & Schoolmeesters, P. (2011). A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae of the New World (Coleoptera: Scarabaeidae). *Zootaxa*, 2854: 1-73. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.2854.1.1>
- Veintimilla, D., Ngeo Bieng, M., Delgado, D., Vilchez-Mendoza, S., Zamora, N. & Finegan, B. (2019). Drivers of tropical rainforest composition and alpha diversity patterns over a 2520 m altitudinal gradient. *Ecology and Evolution*, 9: 5720-5730.
- Villéger, S., Miranda, J.R., Hernández, D.F. & Mouillot, D. (2010). Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, 20: 1512-1522.

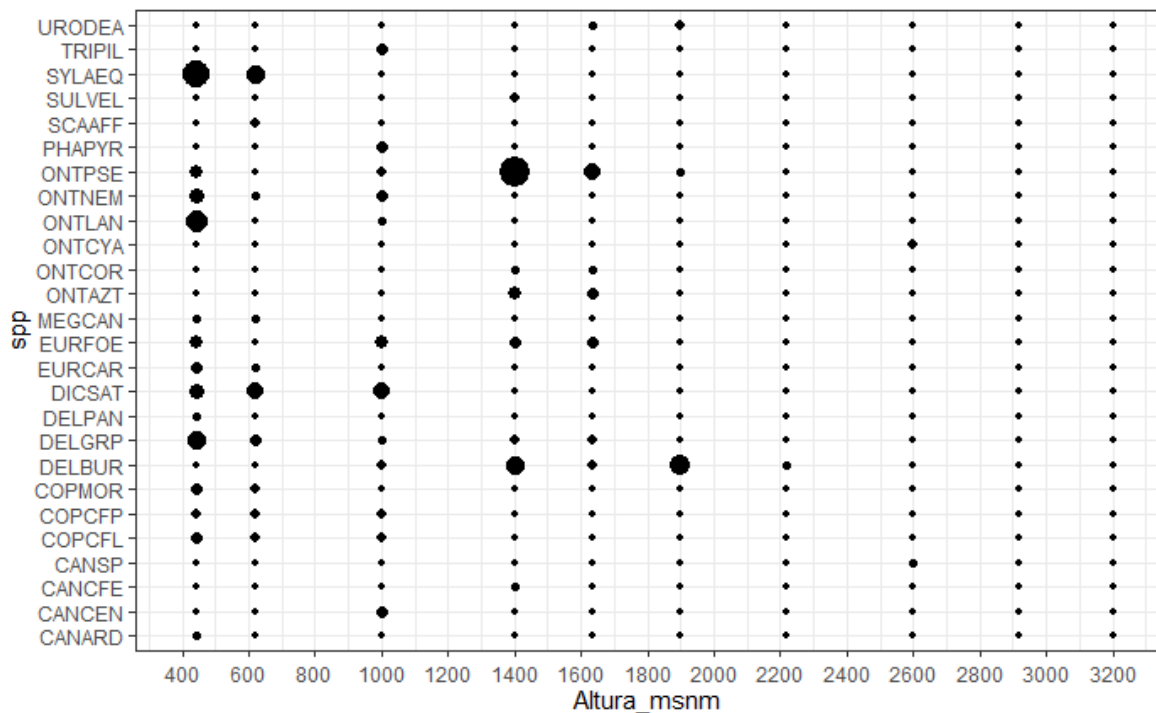
Walker, B.H. (1992). Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*,6: 18–23.

Walker, B., Holling, C.S., Carpenter, S.R. & Kinzig, A. (2004). Resilience, adaptability and transformability in social-ecological systems. *Ecology and Society*, 9: 5
<http://www.ecologyandsociety.org/vol9/iss2/art5/>

www.worldclimb.org (2022). Global climate and weather data. <http://www.worldclimb.org>

ANEXOS

Anexo 1. Matriz de composición de la subfamilia Scarabaeidae: Scarabaeinae a lo largo del gradiente altitudinal de 440 a 3200 m snm de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica.



Anexo 1. Los puntos al interior de la gráfica representan las abundancias por especie (entre mayor es la abundancia, el círculo es más grande), la especie esta identificada por el código; URODEA: *Uroxys deavilai*, TRIPIL: *Trichillum pilosum*, SYLAEQ: *Sylvicanthon aequinoctialis*, SULVEL: *Sulcophanaeus velutinus*, SCAAFF: *Scatimus* aff. *ovatus*, PHAPYR: *Phanaeus pyrois*, ONTPSE: *Ontherus pseudodidymus*, ONTNEM: *Onthophagus nemorivagus*, ONTLAN: *Onthophagus landolti*, ONTCYA: *Onthophagus cyanellus*, ONTCOR: *Onthophagus coriaceoumbrosus*, ONTAZT: *Ontherus azteca*, MEGCAN: *Megathoposoma candezei*, EURFOE: *Eurysternus foedus*, EURCAR: *Eurysternus caribaeus*, DICSAT: *Dichotomius satanas*, DELPAN: *Deltochilum panamensis*, DELGRP: *Deltochilum* gr. *Parile*, DELBUR: *Deltochilum burmeisteri*, COPMOR: *Coprophanaeus morenoi*, COPCFP: *Coprophanaeus* cf. *Pecki*, COPCFL: *Copris* cf. *lugubris*, CANSP: *Canthon* sp1, CANCFE: *Canthidium* cf. *emoryi*, CANCEN: *Canthidium centrale*, CANARD: *Canthidium ardens*.

Anexo 2. Tribus, especies y grupos funcionales de escarabajos coprófagos, encontrados a lo largo del gradiente altitudinal de 440 a 3200 m snm de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica. En la tabla se muestra el código y el grupo funcional por especie, y por altitud, a lo largo del gradiente altitudinal de 440 a 3200 m snm de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica (Las letras en mayúscula significan los grupos funcionales, P: Paracóprido, T: Telecóprido, E: Endocóprido; las letras en minúscula significan el tamaño de los escarabajos coprófagos, g: grande, m: mediano y p: pequeño).

Tribu	Especie	Código	Rasgo comportamental	Tamaño	Grupo funcional	Altitud m snm
Ateuchini	<i>Scatimus aff. ovatus</i> (Harold, 1862)	SCAAFF	P	p	Pp	620
	<i>Trichillum pilosum</i> (Robinson, 1948)	TRIPIL	P	p	Pp	1000
	<i>Uroxys deavilai</i> (Delgado & Kohlmann, 2006)	URODEA	P	p	Pp	1635
			P	p	Pp	1900
Coprini	<i>Canthidium ardens</i> (Bates, 1887)	CANARD	P	p	Pp	440
	<i>Canthidium centrale</i> (Boucomont, 1928)	CANCEN	P	m	Pm	1000
	<i>Canthidium cf emoryi</i> (Solís & Kohlmann, 2004)	CANCFE	P	p	Pp	1400
	<i>Copris cf lugubris</i> (Boheman, 1858)	COPCFL	P	m	Pm	440
			P	m	Pm	620
			P	m	Pm	1000
	<i>Dichotomius satanas</i> (Harold, 1867)	DICSAT	P	m	Pm	440
			P	g	Pg	620
			P	g	Pg	1000
	<i>Ontherus pseudodidymus</i> (Génier, 1996)	ONTPSE	P	m	Pm	440

			P	p	Pp	1000
			P	m	Pm	1400
			P	m	Pm	1635
			P	m	Pm	1900
	<i>Ontherus azteca</i> (Harold, 1869)	ONTAZT	P	m	Pm	1400
			P	m	Pm	1635
Deltochilini	<i>Canthon</i> sp1 (Hoffmannsegg, 1817)	CANSP	T	m	Tm	2600
	<i>Deltochilum gr. parile</i> (Bates, 1887)		T	m	Tm	440
			T	m	Tm	620
			T	m	Tm	1000
			T	m	Tm	1400
			T	m	Tm	1635
	<i>Deltochilum panamensis</i> (Howden, 1966)	DELPAN	T	g	Tg	440
	<i>Deltochilum burmeisteri</i> (Harold, 1867)	DELBUR	T	g	Tg	1000
			T	g	Tg	1400
			T	g	Tg	1635
			T	g	Tg	1900
			T	g	Tg	2220
	<i>Megathoposoma candezei</i> (Harold, 1873)	MEGCAN	T	g	Tg	440
			T	g	Tg	620

	<i>Sylvicanthon aequinoctialis</i> (Harold, 1868)	SYLAEQ	T	p	Tp	440
			T	p	Tp	620
Oniticellini	<i>Eurysternus caribaeus</i> (Herbst, 1789)	EURCAR	E	m	Em	440
			E	m	Em	620
	<i>Eurysternus foedus</i> (Guérin-Méneville, 1844)	EURFOE	E	m	Em	440
			E	m	Em	1000
			E	m	Em	1400
			E	m	Em	1635
Onthophagini	<i>Onthophagus landolti</i> (Harold, 1880)	ONTLAN	P	p	Pp	440
			P	p	Pp	1000
	<i>Onthophagus coriaceoumbrosus</i> (Kohlmann & Solís, 2001)	ONTCOR	P	p	Pp	1400
			P	p	Pp	1635
	<i>Onthophagus cyanellus</i> (Bates, 1887)	ONTCYA	P	p	Pp	2600
	<i>Onthophagus nemorivagus</i> (Kohlmann & Solís, 2001)	ONTNEM	P	p	Pp	440
			P	p	Pp	620
			P	p	Pp	1000
Phanaeini	<i>Coprophanæus cf. pecki</i> (Howden & Young, 1981)	COPCFP	P	g	Pg	440
			P	g	Pg	620
			P	g	Pg	1000

	<i>Coprophanaeus morenoi</i> (Arnaud, 1982)	COPMOR	P	g	Pg	440
			P	g	Pg	620
	<i>Phanaeus pyrois</i> (Bates, 1887)	PHAPYR	P	m	Pm	100
	<i>Sulcophanaeus velutinus</i> (Murray, 1856)	SULVEL	P	g	Pg	1400