



Solutions for environment and development
Soluciones para el ambiente y desarrollo

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA
ESCUELA DE POSGRADO

**Diversidad y distribución potencial de escarabajos coprófagos (Coleoptera:
Scarabaeidae: Scarabaeinae) bajo escenarios de cambio climático en un
paisaje fragmentado al Sur de Costa Rica**

Por

Luz Astrid Pulido Herrera

Tesis sometida a consideración de la Escuela de Posgrado
Como requisito para optar por el grado de

Magister Scientiae en Manejo y Conservación de
Bosques Naturales y Biodiversidad

Turrialba, Costa Rica, 2009

Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por el Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación 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 Naturales y Biodiversidad**

FIRMANTES:

Bryan Finegan, PHd.
Consejero Principal

Fernando Casanoves, PHd.
Miembro del Comité Consejero

Pablo Imbach, Msc.
Miembro del Comité Consejero

Angel Solis, BSc.
Miembro del Comité Consejero

Glenn Galloway, PHd.
Decano de la Escuela de Posgrado

Luz Astrid Pulido Herrera
Candidata

DEDICATORIA

A mi familia: mi mami Rosa, mis hermanos Edith y Felipe.

AGRADECIMIENTOS

A Bryan Finegan, quien además de apoyarme como consejero académico, me brindó su amistad y apoyo en momentos complicados durante la maestría.

A los miembros de mi comité Fernando Casanoves, Pablo Imbach y Ángel Solís, que desde sus especializaciones aportaron en el desarrollo del proyecto.

A Bruno Locatelli, por introducirme en el cuento de la modelación y permitirme plantear el tópico especial de Biodiversidad y Cambio climático. Así como a Memo por sus asesorías técnicas y operativas.

A Townsend Peterson por apoyarme, asesorarme y enseñarme la técnica de modelación en GARP, además de recibirme y brindarme un espacio de trabajo en el laboratorio en el museo de historia natural y en la casa de estudiantes internacionales de KU.

A mis amigos de maestría con los que pase momentos inolvidables, con quienes aprendí y desaprendí y quienes me aguantaron y aguanté pero principalmente a quienes quiero con todo mi corazón, Adi, Ana, Tati, Nata, Eleni, Carlita, Mildred, Michel y Sergio.

A Sergio y Adi agradecimientos especiales porque aparte de ser muy buenos amigos en todos los momentos, me apoyaron durante el proceso del trabajo tanto académica como personalmente.

A Natalia Estrada por sus tan valiosas clases de ArcGis sin las cuales no hubiera sido posible terminar este trabajo, además de su valiosa y linda amistad.

A Diego Tobar, por las innumerables conversaciones de planteamientos estadísticos.

A Mildred Jiménez por las capas ambientales que me ahorraron tanto trabajo y aportes en el desarrollo del mismo.

A Lindsay Canet, por su apoyo y gestión durante el desarrollo del proyecto.

A TNC Costa Rica por el apoyo financiero.

A mis amigos y maestros Adriana Prieto, Claudia Medina y Alejandro Lopera, quienes desde la distancia me apoyaron tanto moral como académicamente.

CONTENIDO

DEDICATORIA	III
AGRADECIMIENTOS	IV
CONTENIDO	V
RESUMEN	VIII
SUMMARY	IX
ÍNDICE DE CUADROS	X
INDICE DE FIGURAS	XI
1 INTRODUCCIÓN	1
1.1 Objetivos del estudio	3
1.1.1 <i>Objetivo general</i>	3
1.1.2 <i>Objetivos específicos</i>	3
1.2 Preguntas de investigación	4
2 MARCO CONCEPTUAL	5
2.1 Patrones de distribución.....	5
2.2 Ecología del Paisaje.....	6
2.3 Conectividad.....	7
2.4 Cambio climático.....	8
2.4.1 <i>Escenarios de cambio climático</i>	10
2.5 Modelos como herramienta de predicción.....	12
2.5.1 <i>Modelos de nicho ecológico</i>	12
2.6 Escarabajos coprófagos	14
3 BIBLIOGRAFÍA	17
4 ARTÍCULO 1.	23
DISTRIBUCIÓN DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS (COLEOPTERA: SCARABAEIDAE: SCARABAEINAE), EN UN PAISAJE FRAGMENTADO AL SUR DE COSTA RICA AL SUR DE COSTA RICA.....	23
4.1 Introducción.....	24
4.2 Materiales y métodos.....	26
4.2.1 <i>Descripción del área de estudio</i>	26

4.2.2	<i>Diseño de muestreo</i>	29
4.2.3	<i>Análisis de datos</i>	33
4.2.3.1	Definición de comunidades de escarabajos coprófagos.....	33
4.2.3.2	Análisis de diversidad	34
4.2.3.3	Relación de los factores ambientales y la diversidad de escarabajos coprófagos	35
4.3	Resultados.....	36
4.3.1	<i>Definición de ensamblajes de escarabajos coprófagos</i>	38
4.3.2	<i>Especies indicadoras</i>	40
4.3.3	<i>Análisis de diversidad</i>	41
4.3.4	<i>Registros interesantes</i>	44
4.3.5	<i>Relación de los factores ambientales con la diversidad de escarabajos coprófagos</i>	45
4.4	Discusión	46
4.5	Conclusiones y Recomendaciones.....	49
4.6	Bibliografía.....	49
ANEXOS		55
5	ARTÍCULO 2	59
5.1	Introducción.....	60
5.2	Materiales y Métodos	62
5.2.1	<i>Descripción del área de estudio</i>	62
5.2.2	<i>Proyección de la fauna de Scarabaeinae</i>	63
5.2.3	<i>Insumos de la modelación</i>	64
5.2.4	<i>Modelos de Nicho ecológico</i>	66
5.2.5	<i>Riqueza de especies</i>	67
5.2.6	<i>Recambio de especies</i>	68
5.3	Resultados.....	68
5.3.1	<i>Riqueza potencial</i>	70
5.3.2	<i>Distribución potencial y variables ambientales</i>	71

5.3.3	<i>Cambios de la distribución de riqueza de especies con respecto al área</i>	75
5.3.4	<i>Recambio de especies</i>	76
5.4	Discusión	77
5.5	Conclusiones.....	79
5.6	Bibliografía.....	80
ANEXOS	84

RESUMEN

La biodiversidad se encuentra constantemente amenazada principalmente por actividades humanas, destrucción de los hábitats naturales, tala indiscriminada, contaminación. El calentamiento global también conocido como cambio climático ahora se suma como otra amenaza de la biodiversidad. El presente trabajo se realizó en un paisaje ubicado entre dos importantes áreas de conservación de Costa Rica que albergan una importante proporción de la biodiversidad del país. Se caracterizó la comunidad de escarabajos coprófagos de este paisaje y se identificaron los patrones de distribución de los grupos formados en fragmentos de bosque, modelando también los efectos del cambio climático sobre las especies de escarabajos en el paisaje. Esta región alberga el 27% de las especies de Scarabaeinae para el país; las especies encontradas son típicas de bosque y se identificaron cuatro ensamblajes principales de escarabajos coprófagos en la región, los cuales estuvieron determinados por un patrón altitudinal: ensamblaje generalista, ensamblaje de altitudes bajas, ensamblaje de zonas medias y un ensamblaje de zonas altas. Además, se determinó que la textura de suelo tiene una relación positiva con la riqueza de especies y la abundancia, directamente asociado al componente arcilla el cual permite que las galerías que realicen estos insectos sean más compactas y estables. La dominancia de suelos arcillosos en la región estaría aportando al establecimiento de los Scarabaeinae y su alta riqueza de especies. Las proyecciones de cambio indicaron que habrá un reacomodo de las especies y que éste se presentará principalmente en las zonas de bajas altitudes y cercanas a la costa, afectando sobre todo a las poblaciones de escarabajos asociadas a estas áreas. Teniendo en cuenta que solo se utilizaron variables ambientales como temperatura y precipitación habría que tener cautela con la interpretación de los resultados del presente trabajo; sin embargo a pesar de tener un grado de incertidumbre el modelaje es una herramienta importante que puede empezar a dar indicios sobre los posibles desplazamientos de las especies en los próximos años y apoyar la toma de decisiones con respecto a las estrategias que se desarrollen frente al fenómeno de un cambio climático alterado.

Palabras clave: Paisaje fragmentado, escarabajos coprófagos, modelación de nicho ecológico, cambio climático.

SUMMARY

Biodiversity is constantly threatened by human activities, natural habitat destruction, deforestation, and pollution. Global warming also known as climate change is currently another threat to biodiversity. The present work was carried out in a landscape located between two major conservation areas of Costa Rica, which maintain a significant percentage of the country's biodiversity. Dung beetles communities of forest fragments were characterized and distribution patterns of the identified groups were determined, modeling the effects of climate change on dung beetles species distribution found within this landscape. This region hosts 27% of the Scarabaeinae species of the country. The species found in the region were typically of forest and along an altitudinal gradient four major assemblages of dung beetles were identified: i) generalist, ii) low altitude, iii) medium altitude, and iv) high altitude assembly. Furthermore, a positive relation between soil texture and richness and abundance of species was determined, particularly with clay percentage, which allows the construction of solid galleries. Dominance of clay soils in the region could contribute to the establishment of the Scarabaeinae and its high species richness. Climate change projections indicated that there will be species' rearrangements especially in areas of low altitudes near to the coast, affecting primarily beetle populations associated to these areas. Cautions in the interpretations of these results must be taken into account, considering that only environmental variables, such as temperature and precipitation, were used in the modeling; however, in spite of the degree or uncertainty this modeling tool provides information about possible displacement of some species in the near future, and provides elements for decision making strategies developed to face and mitigate some of the possible effects of climate change.

Key words: Landscape, dung beetles, ecological niche modeling, climate change

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Descripción de las líneas evolutivas familias de los escenarios de cambio climático. Tomado del IPCC 2000.	11
Cuadro 2. Factores ambientales y técnicas de medición.	32
Cuadro 3. Especies indicadoras de escarabajos coprófagos identificadas a partir de un análisis de especies indicadoras utilizando la técnica de Monte Carlo (McCune y Grace 2002) para los grupos identificados en la zona de estudio.....	40
Cuadro 4. Análisis de varianza para las 10 especies indicadoras de escarabajos coprófagos resultantes de la prueba de Monte Carlo, en la red de conectividad. Las letras indican diferencias significativas ($\alpha \leq 0.05$).1 ensamblaje generalista; 2. Ensamblaje de altitudes bajas; 3 ensamblaje de altitudes medias; ensamblaje de altitudes altas.....	41
Cuadro 5. Porcentaje de recambio de especies entre los ensamblajes identificados (n = 36). ..	41

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Localización área de estudio. ACLA – P: Área de conservación Pacifico la Amistad; ACOSA: Área de Conservación OSA. PN: Parque Nacional; RF: Reserva Forestal; RVS: Refugio de Vida Silvestre; ZP: Zona Protectora.	27
Figura 2. Zonas de vida presentes en el área de estudio, de acuerdo a Jiménez 2009.	28
Figura 3. Usos de suelo presentes en el área de estudio, Céspedes 2006.	28
Figura 4. Rangos altitudinales y sitios seleccionados para el muestreo de escarabajos coprófagos.	30
Figura 5. Detalle transectos linear y trampa de caída instalados en cada punto de muestro.	31
Figura 6. Proporción en porcentaje de la riqueza de especies de Scarabaeinae de la red de conectividad con respecto a la escala nacional y Regional (Pacifico húmedo), de acuerdo a los valores de riqueza establecidos en Kolhmann et al. 2007.	36
Figura 7. Riqueza de especies estimada para el muestreo de Scarabaeinae realizado en la red de conectividad. Utilizando EstmiateS 7.52 y Chao1 como estimador de Riqueza basado en abundancias (n= 360). Sobs= riqueza de especies observadas.	37
Figura 8. Especies más abundantes y menos abundantes de Scarabaeinae para el total del muestreo.	37
Figura 9. Dendrograma de las parcelas de muestreo de acuerdo a la composición de escarabajos coprófagos. El dendrograma muestra las cuatro comunidades de escarabajos coprófagos a lo largo de la red (n = 36 parcelas.)	38
Figura 10. Distribución de los ensamblajes definidos de escarabajos coprófagos y especies indicadoras en la red de conectividad estudiada.	39
Figura 11. Riqueza de especies estimadas los ensamblajes identificados. Sobs: riqueza de especies observada; Chao1: estimador de riqueza basado en abundancia. a. ensamblaje generalista; b. ensamblaje de altitudes bajas; c. ensamblaje de altitudes medias; d. ensamblaje de altitudes altas.	42
Figura 12. Riqueza de Especies esperada de escarabajos coprófagos para los cuatro grupos definidos en la red de conectividad, Letras distintas indican diferencias significativas ($\alpha=0.05$).	43

Figura 13. Medias de valores de abundancia (N), riqueza de especies (S) y diversidad de especies, para los cuatro tipos de comunidad de escarabajos. Letras diferentes muestran diferencias significativas entre medias ($P < 0.05$, prueba e LSD de Fisher.).....	44
Figura 14. Relación de las variables ambientales y los atributos de la comunidad de Scarabaeinae N y S en la red de conectividad. a. relación entre textura de suelo y abundancia (N); b. relación entre riqueza de especies (S) y textura suelo; c. relación entre temperatura de suelo y riqueza de especies (S).	46
Figura 15. Localización área de estudio. ACLA – P: Área de conservación Pacifico la Amistad; ACOSA: Área de Conservación OSA. PN: Parque Nacional; RF: Reserva Forestal; RVS: Refugio de Vida Silvestre; ZP: Zona Protectora.	62
Figura 16. Bosques donde se realizó la Evaluación ecológica rápida para identificar las especies de Scarabainae a modelar.	64
Figura 17. Hipótesis de distribución potencial para <i>Canthon aequinoctialis</i> en dos escenarios de cambio climático para el año 2020, en un paisaje del Sur de Costa Rica. a. Distribución potencial actual, b. Distribución potencial escenario B2, c. Distribución potencial escenario A2.	69
Figura 18. Promedios de riqueza potencial de especies (S) de Scarabaeinae en la zona de estudio. a. Distribución potencial actual; b. Distribución potencial escenario B2; c. Distribución potencial escenario A2.	71
Figura 19. Promedios de riqueza potencial de especies (S) de Scarabaeinae en la zona de estudio. a. Distribución potencial actual; b. Distribución potencial escenario B2; c. Distribución potencial escenario A2.	72
Figura 20. Distribución de S de Scarabaeinae para el escenario A2_2020 en la Zona de estudio b. Rangos de precipitación; c. Temperatura d. Zonas de vida.	73
Figura 21. Distribución de S de Scarabaeinae para el escenario B2_2020 en la Zona de estudio b. Rangos de precipitación; c. Temperatura d. Zonas de vida..	74
Figura 22. Cambio en área de la Riqueza de especies (S) a través de los escenarios de cambio climático. a. Riqueza actual vs. escenario A2-2020; b. Riqueza actual vs. escenario B2-2020. El área de influencia de zona de estudio es de 70414 ha.....	75

Figura 23. Recambio de especies de Scarabaeinae en la zona de estudio, para el periodo 2020 **a.** Riqueza potencial actual (nivel 5 (37 - 42); **b.** Recambio escenario B2, **c.** Recambio escenario A2..... 76

1 INTRODUCCIÓN

Uno de los problemas ambientales que ha suscitado mayor interés mundial en los últimos años consiste en la pérdida de la biodiversidad, causada principalmente por la destrucción del hábitat a raíz de las actividades humanas, tales como la tala de bosques primarios en la zona templada y zonas lluviosas de los trópicos, el sobrepastoreo de las praderas, el drenaje de pantanos y la contaminación de los ecosistemas acuáticos continentales y marinos (Primack 1993). Este impacto ha generado la extinción de poblaciones y especies de organismos, sin que se haya podido evaluar, en la mayoría de los casos la magnitud de ésta, en el funcionamiento de los sistemas biológicos. A pesar de las evidencias sólidas, sobre la profunda influencia que tiene la diversidad taxonómica y funcional en los procesos de los ecosistemas, aún se desconoce la relación que existe entre el número de especies, la diversidad funcional y los procesos fundamentales en los ecosistemas (Red Mexicana de Investigación Ecológica a Largo Plazo 2004).

La biodiversidad es continuamente transformada por el cambio climático. Las condiciones de cambio a través de la superficie del planeta, algunas veces rápidamente, algunas veces lentamente, en grandes o pequeños incrementos, resultan en la re acomodación de las asociaciones biológicas. Pero ahora un nuevo tipo de cambio climático, traído por las actividades humanas está siendo sumado a esa variabilidad natural, acelerando la pérdida de la biodiversidad debido a otros estresores humanos (Hannah *et al.* 2005). Es importante resaltar que el efecto del cambio global, al influir en procesos ecológicos y funcionales, también influye en los servicios ecosistémicos que aportan los bosques al bienestar humano, alterando procesos naturales de los ecosistemas (IPCC 2002).

Por otro lado, la respuesta biótica a los recientes cambios climáticos ha sido documentada sobre varios niveles de organización, desde fenología de organismos hasta rangos de poblaciones y ensamblajes de comunidades, implicando al cambio climático en la extinción de especies (Wilson *et al.* 2007, Parmesan y Yohe 2003). Sin embargo, estos estudios generalmente están relacionados con estudios a largo plazo y de monitoreo, además de estar restringidos a países del hemisferio norte. Pero, aún no existen datos en gran parte del planeta

para predecir las respuestas futuras o al menos estudios basados sobre la distribución actual y sobre el cambio climático (Wilson *et al.* 2007).

Los estudios sobre patrones de diversidad se han planteado para conocer de qué manera se manifiestan las especies en comunidades naturales. Esto nos ayuda a obtener explicaciones sobre el comportamiento de la diversidad biológica y hasta qué punto las acciones del hombre pueden transformar su dinámica, estructura y comportamiento.

El conocer la distribución de las especies y sus causas (Brown 1995), contribuye con argumentos más consistentes en el trabajo de conservación de la biodiversidad. Estudiar los patrones de distribución con respecto a factores ambientales con grupos biológicos indicadores, que se utilizan como herramienta en trabajos de conservación y biodiversidad dentro de escenarios de cambio climático, puede aportar a la toma de decisiones sobre el manejo de la biodiversidad a largo plazo.

La presencia del principal remanente de bosque lluvioso tropical en toda la vertiente del Pacífico de América Central en la Península de Osa y sus zonas adyacentes, el cual es identificado como el bosque lluvioso primario más extenso en Costa Rica ubicado en el Parque Internacional La Amistad junto con el mantenimiento de importante proporción de la biodiversidad de Costa Rica (Céspedes 2006), determinan esta zona como prioritaria para la conservación, para organizaciones tales como el Sistema Nacional de Áreas de Conservación de Costa Rica y *The Nature Conservancy*.

De otro lado, el reciente planteamiento de la zona como corredor biológico altitudinal entre la cordillera de Talamanca y la Península de Osa hacen que trabajos como el presente, contribuyan como fundamento básico sobre el conocimiento de las especies biológicas que se están moviendo en la zona y aporten al desarrollo del planteamiento del gradiente altitudinal como un criterio de diseño con relación a la vulnerabilidad de los ecosistemas al cambio climático (Céspedes 2006). Además de contribuir a corroborar la función de los corredores biológicos como medida de adaptación ante los efectos del cambio climático, la cual sería suplir demandas de dispersión de las especies (IPCC 2002). Demanda que es generada por la

alteración de la distribución de los hábitat de muchas especies, debida a los cambios en la distribución de las temperaturas y precipitación esperados a raíz del cambio climático (Malcolm *et al.* 2002 y Williams *et al.* 2004 en Céspedes 2006).

Teniendo en cuenta los anteriores argumentos, se plantea como propósito de este trabajo identificar los factores ambientales que influyen en la distribución de un grupo biológico denominado indicador (escarabajos coprófagos) en fragmentos de bosque, de un paisaje fragmentado ubicado entre las áreas de conservación Osa y La Amistad Pacífico, Costa Rica, con el fin de modelar y proyectar distribución potencial de especies de escarabajos coprófagos de la región en dos escenarios de cambio climático.

Éste estudio se enmarca dentro de un esfuerzo interdisciplinario que involucra la identificación de tipos de bosques y caracterización de comunidades vegetales de la zona, así como un diagnostico para identificar el estado de los capitales de comunidades humanas presentes en la misma, con la meta general de apoyar la conservación y uso de la biodiversidad basadas en evidencia de la región y contribuir al conocimiento a nivel de especies y comunidades. Esta investigación se establecerá como uno de los primeros aportes en cuanto a comunidades de escarabajos coprófagos en gradientes altitudinales de Costa Rica.

1.1 Objetivos del estudio

1.1.1 Objetivo general

Modelar el efecto del cambio climático en la distribución potencial de especies en un paisaje fragmentado al sur de Costa Rica Utilizando escarabajos coprófagos como grupo indicador.

1.1.2 Objetivos específicos

- Caracterizar la comunidad de escarabajos coprófagos en fragmentos de bosque de un paisaje fragmentado.
- Identificar qué factores ambientales limitan la distribución de los escarabajos coprófagos en un paisaje fragmentado.

- Evaluar la distribución potencial futura de las comunidades de escarabajos coprófagos en la red de conectividad, como respuesta al cambio climático.

1.2 Preguntas de investigación

¿Qué características tiene la comunidad de escarabajos coprófagos en fragmentos de bosque de un paisaje fragmentado?

¿Cuáles factores ambientales están determinando la distribución de escarabajos coprófagos?

¿Cuáles serán los efectos del cambio climático en la distribución potencial futura de las comunidades de escarabajos coprófagos?

2 MARCO CONCEPTUAL

2.1 Patrones de distribución

Los patrones de abundancia, distribución y diversidad, están definidos por factores ambientales bióticos y abióticos, los cuales a su vez están determinando la distribución de las especies espacial y temporalmente, diferentes autores han definido factores que determinan patrones de riqueza de especies y el área de distribución de las mismas: i) factores geográficos tales como gradientes de latitud, altitud y en el caso de ambientes acuáticos la profundidad; ii) factores correlacionados con la altitud, latitud y profundidad que podrían, explicar de cierta manera las relaciones a lo largo de estos gradientes, tales factores incluyen la variabilidad climática, insumos de energía, la productividad, y posiblemente la 'edad' del medio ambiente y la 'dureza' del entorno; iii) factores independientes de la latitud, los cuales varían geográficamente pero independiente de este gradiente como, la perturbación del hábitat y asilamiento de hábitat; iv) factores bióticos, que se pueden establecer como atributos biológicos de la comunidad y que pueden definir su estructura, tales factores incluyen la cantidad de depredación o parasitismo, competencia, heterogeneidad espacial y de arquitectura generada por los mismos organismos y los estados sucesionales de una comunidad (Begon *et al.* 2006, Soberón y Peterson 2005).

El decrecimiento y variación de la riqueza de especies y cambios en la composición de la flora y la fauna con el incremento de la altitud han sido frecuentemente descritos (Huston 1994, Terborgh 1971, Camero 2003, Escobar 2007). Rahbek (1995), plantea que aún no es posible describir una relación general entre el cambio en diversidad y el incremento de la altitud, razón por la que factores ecológicos y biogeográficos difieren en su relativo efecto dependiendo del sistema montañoso que este siendo estudiado (Escobar 2007).

Terborgh (1971), Describe tres modelos con capacidad de predicción para los patrones de distribución de las especies a lo largo de de gradientes altitudinales:

Modelo I. Los límites de distribución de las especies en un gradiente están determinados por factores en el ambiente físico o biológico que varía continuamente y en paralelo con el

gradiente. En este caso, el pico de abundancia declinara más o menos rápido dependiendo de la amplitud ecológica de las especies. Por otro lado este modelo incluye todas las características ambientales que varían de manera específica con el gradiente elevación, características que pueden ser físicas tales como temperatura, grado de nubosidad, o, características biológicas como productividad neta anual de las plantas y riqueza de especies de insectos (que decrecen con la elevación) o, la importancia de plantas epifitas en la vegetación (que se incrementa con la elevación).

Modelo II. Los límites de distribución de las especies, están determinados por exclusión competitiva. Cuando los requerimientos de especies cercanamente relacionadas son suficientemente similares, su coexistencia serán inestables y sus poblaciones se verán forzadas a ocupar mutuamente dominios exclusivos; la abundancia de las dos especies será menor en su zona de contacto y aumentará a mayor distancia de ésta. Los puntos de exclusión de las especies coincidirán en los ecotonos y las curvas de densidades poblacionales caerán también en sitios donde estén expuestas a interacciones de predación y parasitismo.

Modelo III Los límites de distribución están determinados por discontinuidades de hábitat (Ecotonos). Si la dispersión de las poblaciones es bloqueada por discontinuidades de hábitats habrá un masivo recambio de la fauna en los ecotonos, donde estos actúan como barreras que truncan abruptamente las curvas poblacionales.

Por último, de acuerdo a Ruggiero (2003), explicaciones proporcionadas por efectos ecológico-ambientales no son insuficientes para comprender los gradientes ya sean latitudinales o altitudinales sobre la riqueza de especies, además plantea que el efecto de factores geográficos que actúan a escala regional así como la historia de los taxones analizados deben ser tenidos en cuenta en los análisis

2.2 Ecología del Paisaje

La ecología del paisaje permite investigar las interacciones naturales del paisaje (tales como parches de bosques, cuencas hidrográficas, hábitats distintos, morrenas glaciales, etc.) y los

patrones actuales de uso de la tierra (minería, represas, campos agrícolas, ciudades e industrias) en escala regional; con el fin de calcular sus efectos sobre la distribución y abundancia de especies y los procesos ecosistémicos a múltiples escalas en el espacio y el tiempo (Primack *et al.* 2001).

De acuerdo a Turner *et al.* (2001), la ecología del paisaje se enfoca en dos aspectos: el primero de ellos *explica la importancia de la configuración espacial para los procesos ecológicos*, donde no solamente se tiene en cuenta, cuánto hay de un componente particular, sino como se encuentra ubicado. El segundo, se enfoca *sobre la extensión espacial la cual es mucho más grande que la estudiada tradicionalmente en ecología*; donde dirige muchas clases de dinámicas ecológicas a través de grandes áreas.

2.3 Conectividad

Los paisajes son heterogéneos a través de un amplio rango de escalas, en áreas de gran influencia humana, esta heterogeneidad se caracteriza por la presencia de parches con diferentes grados de aislamiento; factor que genera problemas para la difusión de los organismos y su capacidad de sobrevivencia cuando estos son pequeños en número. Conceptos como conectividad y corredores pueden corregir problemas del aislamiento de parches (Farina 2006).

El concepto de conectividad se utiliza para describir cómo los arreglos espaciales y la calidad de elementos en el paisaje afectan el desplazamiento de organismos entre parcelas de hábitats (Bennett 1999). Es fundamental señalar que al paisaje lo reconocen de manera diferente especies distintas y por tanto el nivel de conectividad varía entre especies y entre comunidades. Un paisaje o área local con alta conectividad es aquel en el que los individuos de una especie determinada pueden desplazarse con libertad entre hábitats adecuados, como clases preferidas de vegetación para alimentarse, o hábitats diferentes que se requieren para alimentarse y protegerse (Bennett 1999). Por otro lado, paisajes con un alto potencial de conectividad pueden asegurar más probabilidad de sobrevivencia de poblaciones aisladas (Merriam 1984).

Hay dos componentes principales que influyen en la conectividad potencial para una especie, comunidad o proceso ecológico concretos: uno estructural y otro conductual (Bennett 1999). El componente estructural de la conectividad lo determina la distribución espacial de tipos diferentes de hábitats en el paisaje. Influyen en él factores como la continuidad de hábitats adecuados, la dimensión de las brechas, la distancia que se debe atravesar, y la presencia de senderos alternativos o característicos de redes. El segundo componente, se refiere a la distribución espacial que se puede diagramar, de hábitats para los que se han propuesto una serie de índices cuantitativos. En consecuencia, aunque vivan en el mismo paisaje, las especies con respuestas conductuales contrapuestas (por ejemplo ante alteración del hábitat) experimentarán niveles diferentes de conectividad (Bennett 1999).

Los corredores biológicos son “hábitats” lineales, que difieren de la matriz y conectan dos o más fragmentos de hábitat aislados. El propósito de estos, es la conservación basada en mantener la viabilidad de poblaciones de vida silvestre principalmente plantas y animales (Tewksbu *et al.* 2002). Además, se pueden definir como estructuras funcionales en un paisaje y su presencia es fundamental para mitigar el efecto de la fragmentación (Farina 2006); éstos, pueden ser franjas angostas de hábitats rodeados por otro tipo de hábitats. A través de un corredor, plantas y animales se pueden mover más fácilmente y, una gran variabilidad en el comportamiento de especies existe a lo largo de los corredores (Farina 2006). El concepto de corredor aún no es claro y a menudo es utilizado con diferentes significados, la controversia sobre el papel exacto de los corredores en un paisaje es abierta y depende ampliamente de los diferentes contextos en los cuales los corredores son considerados (Simberloff *et al.* 2002, Collinge 2000, Farina 2006).

2.4 Cambio climático

La composición de la atmósfera está cambiando abruptamente, evidenciándose en las crecientes concentraciones de gases de efecto invernadero, como el CO₂ y el metano (CH₄), así como el clima de la Tierra (la temperatura, las precipitaciones, el nivel del mar, las capas de hielo marino, y en algunas regiones los fenómenos climáticos extremos tales como olas de calor, fuertes precipitaciones y sequías). El IPCC resume los efectos potenciales sobre la

biodiversidad de la siguiente manera: la concentración de CO₂ en la atmósfera afecta al nivel y eficiencia de la fotosíntesis y al uso de las aguas, lo que puede afectar a la productividad de las plantas y a otros procesos de los ecosistemas. Los factores climáticos también afectan a la productividad vegetal y animal, así como a otras funciones del ecosistema (IPCC 2002).

Los ecosistemas proporcionan bienes y servicios que son esenciales para la supervivencia humana. Algunas comunidades indígenas y rurales dependen en particular de muchos de estos bienes y servicios para sus formas de vida. Entre estos bienes y servicios se incluyen los alimentos, las fibras, los combustibles y la energía, los pastos, las medicinas, el agua limpia, el aire limpio, el control de las inundaciones/tormentas, la polinización, la dispersión de semillas, las plagas y el control de enfermedades, la formación y mantenimiento de los suelos, la biodiversidad, y los valores culturales, espirituales, estéticos y de actividades recreativas (IPCC 2002), los cuales son afectados directamente por el cambio climático.

Existe cierta incertidumbre acerca de la tasa y magnitud de los probables cambios inducidos por efectos invernadero, en especial a niveles regionales, pero resulta claro que existe el potencial de un impacto significativo en la situación de la flora y fauna en todo el mundo (Bennett 1999). Los análisis de los perfiles climáticos que en la actualidad utilizan las especies de plantas y animales, comparados con condiciones climáticas futuras bajo diversos escenarios, sugieren que las distribuciones geográficas actuales de muchas especies serán climáticamente inadecuadas dentro de un tiempo relativamente corto (Hannah *et al.* 2005, Wilson *et al.* 2007). Si dichos cambios se hacen realidad, la supervivencia de las especies biológicas dependerá de su capacidad para adaptarse a nuevas condiciones climáticas, o a su capacidad de modificar su distribución geográfica para seguir a climas adecuados (Bennet 1999). Los grupos que podrían ser los más afectados incluyen taxa geográficamente localizados, poblaciones periféricas o separadas, especies especializadas, dispersores limitados, especies genéticamente empobrecidas y especies montanas y alpinas (Peters y Darling 1985).

Se ha sugerido que los enlaces (corredores) pueden tener un papel importante en la conservación en respuesta a cambios climáticos, en tres sentidos (Noss 1993, Bennett 1999).

Primero, en algunas situaciones los enlaces pueden ayudar a que especies de plantas y animales amplíen su ámbito geográfico para encontrar condiciones climáticas favorables. Sin embargo, hay que tener cuidado antes de llegar a conclusiones sobre el papel que desempeñaran los enlaces en este sentido. Segundo, los enlaces tienen un papel potencialmente importante para contrarrestar el cambio climático al mantener la continuidad de las poblaciones de especies en todo su terreno de recorrido geográfico actual, con lo que maximizan la capacidad de las especies para continuar dentro de aquellas partes de su terreno de recorrido donde las condiciones climáticas pueden seguir siendo favorables. La redistribución dentro de un terreno existente de recorrido es más factible que los cambios de terreno de recorrido a nuevas áreas (Bennett 1999).

Tercero, los enlaces también desempeñan un papel en contrarrestar el cambio climático al interconectar reservas existentes y áreas protegidas con el fin de maximizar la resiliencia de la red actual de conservación. Estos enlaces que mantienen hábitats continuos grandes o que mantienen la continuidad de varias reservas a lo largo de gradientes ambientales, es probable que sean los más valiosos. Además es factible que las poblaciones grandes y que abarcan áreas ambientalmente diversas tengan mayor capacidad demográfica y genética para responder a condiciones cambiantes (Bennett 1999).

Por último, cabe resaltar que los enlaces a través de gradientes de altura facilitan los cambios efectivos de terreno de recorrido, debido a que el desplazamiento geográfico necesitado para encontrar cambios climáticos en alturas es mucho menor que en elevaciones uniformes (Bennett 1999).

2.4.1 Escenarios de cambio climático

Para analizar el cambio climático se han desarrollado herramientas denominadas escenarios de cambio, con respecto a las emisiones de gases de efecto invernadero a largo plazo.

Los escenarios son imágenes alternativas sobre lo que podría acontecer en el futuro, constituyen un instrumento apropiado para analizar la manera en que podrían influir las fuerzas determinantes en las emisiones futuras. Los escenarios son útiles para la creación de

modelos del clima, para la evaluación de los impactos y para las iniciativas de adaptación y de mitigación (IPCC 2000).

Para describir las relaciones entre las fuerzas determinantes de las emisiones y su evolución, el IPCC (2000) ha creado cuatro líneas evolutivas, o familias de escenarios A1, A2, B1, B2 (Cuadro 1), donde cada una representa un cambio o tendencia ya sea en un contexto demográfico, social, económico, tecnológico y ambiental; contextos que están directamente relacionados con la fuerzas determinantes demográficas, económicas y tecnológicas de las emisiones de gases de efecto invernadero generadas por las actividades humanas.

Cuadro 1. Descripción de las líneas evolutivas familias de los escenarios de cambio climático. Tomado del IPCC 2000.

A2	Describe un mundo muy heterogéneo. Sus características más distintivas son la autosuficiencia y la conservación de las identidades locales. Las pautas de fertilidad en el conjunto de las regiones convergen muy lentamente, con lo que se obtiene una población mundial en continuo crecimiento. El desarrollo económico está orientado básicamente a las regiones, y el crecimiento económico por habitante así como el cambio tecnológico están más fragmentados y son más lentos que en otras líneas evolutivas.
B1	Describe un mundo convergente con una misma población mundial que alcanza un máximo hacia mediados del siglo y desciende posteriormente, como en la línea evolutiva A1, pero con rápidos cambios de las estructuras económicas orientados a una economía de servicios y de información, acompañados de una utilización menos intensiva de los materiales y de la introducción de tecnologías limpias con un aprovechamiento eficaz de los recursos. En ella se da preponderancia a las soluciones de orden mundial encaminadas a la sostenibilidad económica, social y medioambiental, así como a una mayor igualdad, pero en ausencia de iniciativas adicionales en relación con el clima.
B2	Describe un mundo en el que predominan las soluciones locales a la sostenibilidad económica, social y medioambiental. Es un mundo cuya población aumenta progresivamente a un ritmo menor que en A2, con unos niveles de desarrollo económico intermedios, y con un cambio tecnológico menos rápido y más diverso que en las líneas evolutivas B1 y A1. Aunque este escenario está también orientado a la protección del medio ambiente y a la igualdad social, se centra principalmente en los niveles local y regional.

2.5 Modelos como herramienta de predicción

La implementación de modelos para la predicción del comportamiento de las diferentes especies ecosistemas y paisajes, es una de las tendencias actuales en estudios de ecología y conservación de biodiversidad, mediante la representación de los ecosistemas, la presencia de especies y las variables que influyen en la distribución de las especies. Turner *et al.* (2001) definen un modelo como una representación abstracta de un sistema o de procesos que se pueden determinar de diferentes maneras. Una de las principales características de los modelos es que permiten hacer predicciones, sin embargo, hay que tener en cuenta que los modelos deben ser utilizados más como una herramienta que como un fin.

Los modelos se utilizan para registrar o predecir la respuesta de una especie en un ambiente, se presentan dos principales tipos de predicción que se pueden derivar de ellos, la primera, es la explicación de los patrones observados en la presencia o abundancia de una especie en el tiempo y en el espacio en el momento en el que se tomaron los datos originalmente (estado actual); la segunda, corresponde a la predicción de la respuesta de la especie en condiciones de espacio y tiempo no representadas por los datos usados para generar el modelo (Morrison *et al.* 1992). Los modelos predictivos deben ser validados, debido a que los sistemas biológicos cambian en el tiempo, por lo que la mayoría de modelos son específicos para una determinada área y periodo de tiempo. No obstante la especificidad de los modelos, estos se constituyen como una herramienta útil para la planificación de áreas protegidas, la toma de decisiones para su conservación (Retamosa 1999).

2.5.1 Modelos de nicho ecológico

La selección de áreas prioritarias de conservación es fundamental en la planeación sistemática de la conservación, particularmente en países de mega-diversidad, en donde la alta deforestación es una de las amenazas a la biodiversidad. Debido a los sesgos taxonómicos y geográficos de colecta de los inventarios biológicos, es indispensable generar modelos robustos de distribución de especies (Navarro *et al.* 2003). Al modelar el nicho ecológico de especies usando localidades de colecta, mapas digitales de variables ambientales y sistemas de

información geográficos se proyectan las distribuciones potencial y actual en hábitat transformados y no transformados por la deforestación. Estas hipótesis de distribución proveen un marco teórico para predecir presencia y ausencia de especies, como indicadores de la biodiversidad existente en áreas prioritarias seleccionadas con base en los principios de rareza y complementariedad (Sánchez-Cordero *et al.* 2005).

Los análisis de distribución geográfica se basan en localidades individuales y registros puntuales de las especies, aspecto que de alguna manera limita el conocimiento adecuado de la distribución de especies ya que para la mayoría se carece de un número suficiente de especímenes colectados o de observaciones confiables (Guisan y Zimmermann 2000, Sánchez-Cordero y Martínez Meyer 2000, Graham *et al.* 2004, Guisan y Thuiller 2005, Soberón y Peterson 2005, Araujo *et al.* 2005, Elith *et al.* 2006). Por lo tanto se requieren métodos que estén disponibles y que permitan delinear con alguna precisión aproximada la distribución de un taxón (Navarro *et al.* 2003, Graham *et al.* 2004). Diferentes autores han discutido al respecto y han llegado a la conclusión que la relación entre las condiciones ambientales y las localidades conocidas (el nicho ecológico) de un taxón puede ser una forma de explicar los patrones de distribución de las especies (Graham *et al.* 2004, Guisan y Thuiller 2005, Cirelli 2005).

Genetic Algorithm for Rule-Set Prediction (GARP) (Stockwell 1999, Stockwell y Peters 1999), es un método computacional que permite generar modelos de nichos ecológicos, cuya proyección genera distribuciones potenciales de especies sugiriendo puntos de presencia donde estas no han sido registradas. Este método relaciona las características ecológicas de los puntos de muestreo con las condiciones ambientales medidas, con el fin de crear una lista de reglas condicionales que predicen una presencia o ausencia de una especie a través de un paisaje (Navarro *et al.* 2003).

El Algoritmo GARP, se encuentra relacionado con procesos lógicos (Pressey *et al.* 1997, Cirelli 2005), por lo que se utiliza en estudios comparativos y exploratorios donde la variabilidad y el potencial para sugerir soluciones múltiples es una condición deseable (Stockwell 1999). GARP es un sistema basado en un algoritmo heurístico, que maneja sesgos

de muestreo generando aproximaciones al modelado predictivo (Cirelli 2005). Este tipo de algoritmos heurísticos en general, se acerca a una solución mínima o sub-óptima dando múltiples soluciones aproximadas al conjunto de áreas que mejores condiciones tienen en cuanto a los objetivos planeados. Por lo que los objetivos entre modelos puede transformarse en una ventaja, ya que el análisis combinado de las celdas seleccionadas con presencia de una especie, provenientes de múltiples modelos, estaría mostrando tendencias hacia patrones predictivos generales y determinando cuantos predicen un conjunto en particular de celdas con presencias (Anderson *et al.* 2002). A pesar que el funcionamiento del Algoritmo no se afecta por la escala (Erasmus *et al.* 1998, Cirelli 2005), el uso de datos de mayor resolución espacial incrementa la calidad de los modelos. Lo mismo ocurre al incluir mayor detalle sobre la ubicación y número de registros de presencia de las especies (Anderson *et al.* 2003, Carroll y Pearson 1998, Cirelli 2005).

2.6 Escarabajos coprófagos

Los escarabajos coprófagos son coleópteros agrupados bajo la familia Scarabaeidae y la subfamilia Scarabaeinae. Se caracterizan por alimentarse de excrementos principalmente de vertebrados, aunque también pueden alimentarse de carroña (necrófagos), frutas y restos vegetales en descomposición (Morón 2004, Hanski y Cambefort 1991).

Estos insectos se pueden encontrar en todo tipo de hábitats, en su mayoría son especies generalistas, que se encuentran tanto en claros como en bosques, también se encuentran especies más especializadas sólo en el interior del bosque debido a sus características microclimáticas (baja radiación y temperatura). La selección de hábitat por parte de los escarabajos puede deberse a ciertas limitaciones como; a) cobertura vegetal, uno de los factores primordiales que limitan su dispersión; b) el tipo de suelo o sustrato donde se permite la nidificación; c) influencia de tipo de excremento y d) influencia del clima y microclima dentro y fuera del hábitat (Hanski y Cambefort 1991).

La selección de microhábitats por parte de los escarabajos coprófagos resalta su alto grado de especialización con respecto a otros insectos. No sólo por estar asociados a recursos

alimenticios efímeros, sino también por la selección de estos, de acuerdo a las características necesarias para cada especie. Así es común encontrar individuos que puedan alimentarse tanto de carroña como de estiércol y frutas en descomposición, especies obligadas a nidos o madrigueras de vertebrados donde se mantienen estables las condiciones de temperatura y humedad, e inclusive asociadas a comunidades de hormigas en diferentes grados o a restos descompuestos de hongos agaricales (saprófagos) (Cambefort 1991, Gill 1991, Morón 2004). Esta variedad de hábitos alimenticios eleva los índices de riqueza de especies y los patrones de distribución de los individuos.

Los escarabajos coprófagos acuden rápidamente al excremento una vez depositado, alimentándose directamente del mismo. Por otra parte encontramos los grupos de especies que sustraen el recurso enterrándolo en cámaras y galerías bien en la zona adyacente o bien en lugares más o menos apartados. De una forma general podemos decir que de estos hábitos de alimentación derivaron los de nidificación y cría, de los cuales los más complicados los poseen la familia Scarabaeidae.

Varias características hacen a este grupo de insectos ecológicamente importantes (Halffter y Matthews 1966, Hanski y Cambefort 199, Vulinec 2000) y particularmente interesantes para trabajos de conservación: son particularmente sensibles la perturbación en sus ambientes puesto que los afecta directamente en cuanto a la alteración de la temperatura, la humedad, o características del suelo, esta particularidad los hace útiles como indicadores de salud de los ecosistemas, de tal manera que son tenidos en cuenta en la realización de estudios de diversidad a corto y largo plazo (Vulinec 2000); debido a que están principalmente asociados a la fauna mamífera, también pueden ser utilizados como indicadores de la abundancia y posible diversidad de esta fauna (Estrada y Coates-Estrada 1991, Estrada *et al.* 1993); hay que tener en cuenta que la función de los escarabajos coprófagos en sistemas ecológicos va más allá del estatus de un indicador. Ellos contribuyen en servicios que incluyen el ciclado de nutrientes, aeración del suelo, y enterramiento de semillas en el suelo, cumpliendo el papel de dispersores secundarios de semillas, característica que los puede convertir en elementos esenciales para la reforestación y restauración (Vulinec 2000).

La subfamilia Scarabaeinae es un grupo adaptado principalmente a condiciones de temperaturas calientes a muy calientes por lo tanto el decrecimiento de la riqueza con respecto al incremento de la altitud es notable (Lobo y Halffter 2000). En este mismo sentido estos autores proponen dos hipótesis sobre los procesos para la conformación de la biota de montaña, los patrones de riqueza de especies y variación en la composición: colonización horizontal originada por linajes que habita altitudes superiores, y colonización vertical por linajes circundantes de tierras bajas en la misma latitud.

Según Lobo y Halffter 2000, el efecto relativo de ambos procesos depende de la orientación y localización de la montaña, y de su grado de aislamiento e historia biogeográfica estas características influencia ampliamente la capacidad de refugio y “corredor” de las áreas de montaña. Por otro lado, la capacidad de comprender patrones biogeográficos contemporáneos también depende de la comprensión del impacto humano, y específicamente de cómo el impacto humano afecta ecosistemas naturales, modificando la distribución espacial de especies, comunidad y estructura de la población a través de grandes áreas geográficas (Lomolino y Perault 2004). Una de tales actividades es el pastoreo de ganado en las montañas de la región Neotropical, la cual ha resultado en un continuo incremento en el área cubierta por pasturas y es responsable por la homogenización del paisaje de montaña (Kappelle y Brown 2001). Durante estos procesos, las áreas abiertas con mayor exposición al sol son creadas y las condiciones ambientales allí se vuelven mucho más severas. Adicionalmente, la cantidad de excremento principalmente de ganado, es más grande, el cual ha sido relacionado con la modificación de la estructura de los ensamblajes de los escarabajos coprófagos a nivel local y de paisaje e las diferentes regiones tropicales y subtropicales del mundo (Halffter 1991). Por otro lado también se ha observado que la preferencia de las especies por ciertos hábitats, tanto naturales como antropogénicos, varía con la altitud de diferentes formas, la cual depende entre otras cosas de la posición geográfica y de la afinidad biogeográfica de la fauna presente (Halffter *et al.* 1995, Davis *et al.* 1999, Romero-Alcaraz y Ávila 2000, Errouissi *et al.* 2004).

3 BIBLIOGRAFÍA

- Ávila, JM; Pascual F. 1988. Contribución al conocimiento de los escarabaeidos coprófagos (Coleoptera, Scarabaeoidea) de Sierra Nevada: III. Distribución altitudinal y temporal. *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, 6(1): 217-240.
- Bennett, A. 1999. Enlazando el paisaje: el papel de los corredores y la conectividad en la conservación de la vida silvestre. UICN, Gland, CH/ Cambridge, RU. 276 p.
- Brown, JH. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Camero, RE. 2003. Caracterización de la fauna de carábidos (Coleoptera: Carabidae) en un perfil altitudinal de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc*, 27(105): 491-516.
- Carroll, SS; Pearson, DL. 1998. The effects of scale and sample size on the accuracy of spatial predictions of tiger beetle (Cicindelidae) species richness. *Ecography*, 21:401-414.
- Céspedes, MV. 2006. Diseño de una red ecológica de conservación entre la Reserva de Biosfera La Amistad y las áreas protegidas del Área de Conservación Osa, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE.164p.
- Cirelli-Villanova, V. 2005. Restauración ecológica en la Cuenca Apatlaco - Tembembe. Estudio de caso: Modelado de la distribución de la nutria de río, *Lontra longicaudis annectens*. Tesis Mag. Sc. México, MX, UNAM.142p.
- Collinge, SK. 2000. Effects of grassland fragmentation on insect species loss, colonization, and movement patterns. *Ecology*, 81:2211-2226
- Díaz, A. 1997. Ecología y comportamiento de escarabajos rodadores del estiércol (Scarabaeidae: Scarabaeinae) de selvas y pastizales en los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México, México D.F.
- Erasmus, BFN; Freitag, S; Gaston, KJ; Erasmus BH; van Jaarsveld, AS. 1998. Scale and conservation planning in the real world. *Proceedings of the Royal Society of London*, 266:315-319.
- Errouissi, F; Jay-Robert, P; Lumaret, J; Piau, O. 2004. Composition and structure of dung beetle (Coleoptera: Aphodiidae, Geotrupidae, Scarabaeidae) assemblages in mountain grasslands of the southern Alps. *Ann. Entomol. Soc. Am*, 97: 710-209.

- Estrada, A; Coates-Estrada, R. 1991. Howling monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 7: 459–474.
- Estrada, A; Halffter, G; Coates-Estrada, R; Meritt, D. 1993. Dung beetles attracted to mammalian herbivore (*Alouatta palliata* Gray) and omnivore (*Nasua narica* Linneaus) dung in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 9: 45–54.
- Farina, A. 2006. Principles and methods in landscape ecology: toward a science of landscape. Springer. The Netherlands. 412 p.
- Graham, CH; Ferrier S; Huettman, F; Moritz, C; Peterson, AT. 2004 New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends Ecol. Evol.*, 19, 497–503.
- Guisan, A; Zimmermann, NE. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Model*, 135, 147–186.
- Guisan, A; Thuiller, W. 2005 Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8: 993–1009.
- Halffter, G. 1991. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomol. Mex.* 82: 195-238.
- Hannah, L; Lovejoy, TE; Schneider, SH. 2005. Biodiversity and climate change in context. In: Lovejoy T E y Hannah L. (Eds) 2005. *Climate Change and Biodiversity*. Yale University Press New Haven y London.
- Hanski, I. 1983. Distributional ecology and abundance of dung and carrion-feeding beetles (Scarabaeidae) in tropical rain forest in Sarawak, Borneo. *Acta Zool. Fenn.* 167:1-45.
- Hanski, I; Cambefort, Y. (Eds). 1991. *Dung Beetles Ecology*. Princeton University Press. Princeton New Jersey. U.S.A.
- Hanski, I; Krikken, J. 1991. Dung beetles in tropical forest in Southeast Asia, pp. 179-197. In I. Hanski and Y. Cambefort Ed(s), *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. Princeton New Jersey. U.S.A.
- Hijmans, RJ; Cameron, SE; Parra, JL; Jones, PG; Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas international. *Journal of climatology* 25: 1965–1978.

- Huston, MA. 1994. Biological diversity. Cambridge Univ. Press.
- Instituto Meteorológico Nacional. 2005. Clima Costa Rica, Pacífico Sur. Consultado 04 feb. 2008. Disponible en: <http://www.imn.ac.cr/educacion/climacr/pacificosur.html>.
- IPCC (Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático). 2000. Resumen para responsables de políticas Escenarios de emisiones. 27p.(Informe especial del grupo de trabajo III del IPCC). Consultado 11 dic. 2007. Disponible en: <http://www.ipcc.ch/pdf/special-reports/spm/sres-sp.pdf>.
- IPCC (Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático). 2002. Cambio climático y biodiversidad. Gitay, H; Suárez, A; Watson, RT; Dokken, DJ. eds. 85 p. (Documento técnico V del IPCC). Consultado 11 dic. 2007. Disponible en: http://www.ipcc.ch/pub/tpbiodiv_s.pdf.
- ITCR (Instituto Tecnológico de Costa Rica). 2004. Atlas digital de Costa Rica. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Escuela de Ingeniería Forestal, Laboratorio de Información Geográfica, Cartago, CR.
- Jay-Robert, P; Lobo, JM; Lumaret, JP. 1997. Altitudinal turnover and species richness variation in European montane dung beetle assemblages. *Arctic and Alpine Research*, 29: 196– 205.
- Jones, RG; Noguer, M; Hassell, DC; Hudson, D; Wilson, SS; Jenkins, GJ. and Mitchell, JFB. (2004) Generating high resolution climate change scenarios using PRECIS, Met Office Hadley Centre, Exeter, UK, 40p.
- Kappelle, K; Brown, AD. 2001. Bosques Nublados del Neotrópico. _ Inst. Nacional de la Biodiversidad-INBio, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica
- Kohlmann, B; Solis, A; Ortwin, E; Soto, X; Russo, R. 2007 Biodiversity, conservation, and hotspot atlas of Costa Rica: a dung beetle perspective (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Zootaxa*, 1457: 1- 34.
- Lomolino, MV; Perault, D. R. 2004. Geographic gradients of deforestation and mammalian communities in a fragmented, temperate rain forest landscape. *Global. Ecol. Biogeogr*, 13: 55-64.
- Lumaret, JP; Stienet, N. 1991. Montane dung beetles. In: Hanski, I. and Cambefort, Y. Ed(s), *Dung beetles ecology*. Princeton Univ. Press, 242-254.

- Martín Piera, F; Lobo, JM. 1993. Altitudinal distribution patterns of copro-necrophage Scarabaeoidea (Coleoptera) in Veracruz, Mexico. *Coleopt. Bull*, 47: 321-334.
- McCoy, ED. 1990. The distribution of insects along elevational gradients. *Oikos*, 58: 313-322.
- Merriam, G. 1984. Connectivity: a fundamental ecological characteristic of landscape pattern. In: Brandt, J; Agger, P. (eds). *Methodologies in landscape ecological research and planning*. Vol I Proceedings of the first international seminar of the International Associations of landscape ecology. Roskilde, Denmark, October 15-19, 5-15
- Morón, MA. 2004. Escarabajos. 200 millones de años de evolución. Instituto de Ecología. A. C. y Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza (Segunda edición).
- Morrison, M; Marcot, G; Mannan, W. 1992. *Wild-life habitat relationships. Concepts and applications*. The Univ of Wisconsin Press. Wisconsin USA. 343p.
- Murrieta, E. 2006. Caracterización de cobertura vegetal y propuesta de una red de conectividad ecológica en el Corredor Biológico Volcánica Central - Talamanca, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE 117p.
- Navarro, AG; Townsend-Peterson, A; Yoshinori, J; Nakazawa, U; Liebig-Fossas, I. 2003. Colecciones Biológicas, modelaje de nichos ecológicos y los estudios de la biodiversidad. En: *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía* Juan J. Morrone, Jorge Llorente Bousquets Ed.(s). México. UNAM, Facultad de Ciencias. 2003. VI, 307 P.
- Noss, RF. 1993. Wildlife corridors. In: *Ecology of Minnesota* Smith, DS; Hellmund, PC. Ed(s). Press: Minneapolis. USA.
- Parmesan, C; Yohe, G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421:37-42.
- Peters, RL; Darling, JDS. 1985. The greenhouse effect and nature reserves. *Bioscience* 35: 707-717.
- Peterson, AT. 2001. Predicting species' geographic distributions based on ecological niche modeling. *Condor*, 103:599-605.
- Pressey, RL; Possingham, HP; Day JR. 1997. Effectiveness of alternative heuristic algorithms for identifying indicative minimum requirements for conservation reserves. *Biological Conservation*, 80(1997):207-219.

- Primack, RB. 1993. *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer Associates Inc. Sunderland Massachusetts USA.
- Primack, R; Rozzi, R; Feisinger, P; Dirzo, FM. 2001. *Fundamentos de conservación biológica*. México: FCE.
- Rahbek, C. 1995. The altitudinal gradient of species richness: a uniform pattern?. *Ecography*, 18: 200-205.
- RED MEXICANA DE INVESTIGACIÓN ECOLÓGICA A LARGO PLAZO. 2004. Propuesta de creación.
- Retamosa, M. 1999. Selección de hábitat y características de paisaje asociadas con la distribución del pájaro sobrilla (*Cephaloptheris glabricollis*: Cotingidae) en la cordillera de Tilarán y su Vertiente Atlántica, Costa Rica: implicaciones para su conservación. Tesis Mag. Sc. Heredia, Costa Rica. Universidad Nacional. 83p.
- Rodríguez, P. 1999. Megadiversidad, diversidad beta y conservación de los mamíferos de México. *Circular Guanabios* 1(10):37. Disponible en: <http://www.guanabios.org/circular/1-10/1-10-37.html>.
- Romero-Alcaraz, E; Ávila, JM. 2000. Effect of altitude and type of habitat on the abundance and diversity of Scarabaeoidea dung beetles (Scarabaeoidea) assemblages in a Mediterranean area southern Iberian Peninsula. *Zool. Stud*, 39: 351-359.
- Sánchez-Cordero, V; Cirelli, V; Murguía M; Sarkar, S. 2005. Place prioritization for biodiversity representation using species' ecological niche modeling. *Biodiversity Informatics*, 2: 11-23.
- Schiffler, G. 2003. Fatores determinantes da riqueza local de espécies de Scarabaeidae (Insecta: Coleoptera) em fragmentos de floresta estacional semidecídua. Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia, área de concentração em Entomologia, para a obtenção do título de "Mestre".
- Simberloff, D; Farr, JA; Cox, J; Mehlman, DW. 1992 Movement corridors: conservation bargains or poor investment?, *Conservation Biology*, 6: 493-504.
- Stockwell, DRB. 1999. Machine learning methods for ecological applications: Genetic Algorithms II. *Species Distribution Modeling*, chapter 5: 123-144.

- Stockwell, D; Peters, D. 1999. The GARP modeling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *int. j. geographical information science*, 13(2): 143- 158.
- Terborgh, J. 1971. Distribution on Environmental Gradients: Theory and a Preliminary Interpretation of Distributional Patterns in the Avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology*, 52 (1): 23-40.
- Tewksbury, JJ; Levey, DJ; Haddad, NM; Sargent, S; Orrock, JL; Weldon, A; Danielson, BJ; Brinkerhoff, J; Damschen, EI; Townsend, P. 2002. Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99 (20): 12923-12926.
- Townsend-Peterson, A; Ortega-Huerta, MA; Bartley, J; Sánchez-Cordero, V; Soberón, J; Buddemeier, RH; Stockwell, RB. 2002. Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature*, 426: 626-629.
- Turner, MG; Gardner, H.R; O'Neill, R.V. 2001. *Landscape ecology in theory and practice. Pattern and process*. Springer Science Business Media, Inc. USA. 400p
- Vulinec, K. 2000. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae), monkeys, and conservation in Amazonia. *Florida Entomologist*, 83(3): 229-241.
- Wilson, RD; Trueman, JWH; Williams, SE; Yeate, DK. 2007. Altitudinally restricted communities of Schizophoran flies in Queensland's Wet Tropics: vulnerability to climate change. *Biodiversity and Conservation*, 16 (11): 3163-3177.

4 ARTÍCULO 1.

DISTRIBUCIÓN DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS (COLEOPTERA: SCARABAEIDAE: SCARABAEINAE), EN UN PAISAJE FRAGMENTADO AL SUR DE COSTA RICA AL SUR DE COSTA RICA.

Resumen

Durante los meses de abril y junio del año 2008 se caracterizó la comunidad de escarabajos coprófagos en 36 fragmentos de bosques a los largo de un paisaje fragmentado al sur de Costa Rica. Se capturaron 3410 individuos correspondientes a 47 especies, representando el 27% de la fauna de Scarabaeinae del país. Mediante el análisis de conglomeradas y un análisis de varianza multivariado Se identificaron cuatro ensamblajes de escarabajos en el paisaje, significativamente diferentes ($F_{(3,32)}=45.44; 32; p < 0.0001$) asociados a un patrón altitudinal determinado por la composición de especies. Las estimaciones de riqueza indicaron que se colectó un alto porcentaje de las especies de la región de de cada uno de los ensamblajes con valores superiores al 90%. No se encontraron diferencias significativas entre la riqueza de especies, se observó que el ensamblaje con mayor abundancia es el de altitudes medias y que los ensamblajes más diversos son el generalista y el de altitudes medias.

La textura de suelo fue la variable que se relacionó significativamente con la riqueza de especies y abundancia de los escarabajos en la región. El mayor porcentaje de arcilla en la textura y la predominancia de suelos arcillosos en la región, estaría influyendo en el establecimiento exitoso de este grupo de insectos allí, lo cual estaría asociado a su comportamiento cavador.

4.1 Introducción

La distribución de las especies está determinada por un complejo conjunto de relaciones entre especies - ambiente (Brown 1995, Soberón y Peterson 2005), en las cuales intervienen factores tanto bióticos como abióticos. Innumerables trabajos han planteado los factores que pueden estar interviniendo en la distribución de las especies ya sean directos o indirectos: i) factores geográficos tales como gradientes de latitud, altitud y en el caso de ambientes acuáticos la profundidad; ii) factores correlacionados con la altitud, latitud y profundidad que podrían explicar de cierta manera las relaciones a lo largo de estos gradientes, tales factores incluyen la variabilidad climática, insumos de energía, la productividad, y posiblemente la 'edad' del medio ambiente y la 'dureza' del entorno; iii) factores independientes de la latitud, los cuales varían geográficamente pero independiente de este gradiente como, la perturbación del hábitat y aislamiento de hábitat; iv) y finalmente, factores bióticos, que se pueden establecer como atributos biológicos de la comunidad y que pueden definir su estructura, tales factores incluyen la cantidad de depredación o parasitismo, competencia, heterogeneidad espacial y de arquitectura generada por los mismos organismos y los estados sucesionales de una comunidad (Terborgh 1971, Rosenzweig 1992, Willig *et al.* 2003, Soberón y Peterson 2005, Begon *et al.* 2006).

El conocimiento de la distribución espacial de las especies se propone como un requisito previo para establecer la prioridad de los esfuerzos de conservación en grandes escalas (ajuste de las prioridades mundiales), en escalas regionales y locales (establecimiento de las prioridades nacionales) de tal manera que se contribuya con argumentos consistentes en la conservación de la biodiversidad (Brown 1995, Begon *et al.* 2006); por otro lado, estudiar patrones de distribución de grupos biológicos denominados “indicadores” o focales (como los escarabajos coprófagos) podría reforzar los trabajos que los utilizan como herramientas para desarrollar estrategias de conservación a corto, mediano y largo plazo ya que estas especies son identificadas por establecer una fuerte relación con algunas características de su ambiente inmediato (Noss 1990, McGeoch *et al.* 2002, Davis 2001).

Los escarabajos coprófagos se caracterizan por alimentarse de excrementos de vertebrados principalmente mamíferos (Halffter y Matthews 1966, Díaz 1997), aunque también pueden hacerlo de carroña, frutas y restos vegetales en descomposición (Halffter y Matthews 1966, Morón 2004, Hanski y Cambefort 1991, Bustos-Gómez y Lopera 2003). Actúan como dispersores secundarios de semillas (Estrada y Coates-Estrada 1991, Estrada *et al.* 1993, Halffter y Favila 1993, Favila y Halffter 1997, Vulinec 2000) contribuyendo así, con la estabilidad de los ecosistemas y jugando un papel importante en el reciclaje y reincorporación de nutrientes al suelo como resultado de su actividad enterradora del excremento; de esta manera generan beneficios tales como: retención de nitrógeno, disminución de la polución en los ecosistemas, drenaje y aireación del suelo, control sobre estadios infecciosos de parásitos gastrointestinales de mamíferos (Lobo y Veiga 1990). Éste grupo de insectos es particularmente sensible a perturbaciones en su ambiente, puesto que se afecta factores ambientales directamente como, la temperatura, la humedad o características del suelo, razón por lo cual también pueden ser útiles como indicadores de salud de los ecosistemas y por lo tanto ser utilizados en estudios de diversidad y conservación a corto mediano y largo plazo (Halffter y Favila 1993, Favila y Halffter 1997, Vulinec 2000, Medina *et al.* 2001, Pulido *et al.* 2003, Escobar 2003, 2005, 2006, 2007).

Patrones de diversidad de escarabajos coprófagos han sido abordados desde diferentes puntos de vista tanto en el Trópico como en Zonas templadas (Hanski y Cambefort 1991). En América, este tipo de estudios aunque no profundamente se han venido desarrollando en países como Bolivia, Brasil, México, Panamá y Colombia (Howden y Young 1981, Gill 1991, Escobar 2000, 2003, Escobar *et al.* 2005, 2006, 2007, Halffter y Arellano 2002, Lobo y Halffter 2000, Medina *et al.* 2002, Bustos-Gómez y Lopera 2003, Pulido *et al.* 2003, Schifler 2003, Spector y Forsyth 1998, Spector y Ayzama 2003). En Costa Rica, los estudios han sido enfocados principalmente en inventarios regionales y nacionales, trabajos que han sido aprovechados en cuanto al estudio de su taxonomía permitiendo tener un claro conocimiento del mismo (Revisar en Solís s.f.); también se presentan trabajos sobre distribución de escarabajos en el país, patrones de respuesta de escarabajos en agroecosistemas y bosques manejados realizando comparaciones entre hábitats (Aguilar *et al.* 2000, Sabido *et al.* 2001, Suatunce *et al.* 2004, Harvey *et al.* 2003, 2006), y trabajos de diversidad (Solís *et al.* s.f.,

Kohlmann *et al.* 2007, González-Maya y Mata-Lorenzen 2008); sin embargo, aun son pocos los que estén dirigidos a responder preguntas básicas en ecología que incluyan aspectos de interacciones competitivas, repartición del recurso o la interacción con factores ambientales que puedan estar determinando el establecimiento de estos escarabajos en los diferentes ecosistemas del país.

teniendo en cuenta los anteriores argumentos, el propósito de este estudio es caracterizar la comunidad de escarabajos coprófagos en una red de conectividad en un paisaje fragmentado al sur de costa rica y evaluar su relación con factores ambientales y, así tratar de responder las siguientes preguntas: ¿qué características tiene la comunidad de escarabajos coprófagos en fragmentos de bosque de un paisaje fragmentado? y, ¿cuáles factores ambientales están determinando la distribución de escarabajos coprófagos?

4.2 Materiales y métodos

4.2.1 Descripción del área de estudio

El área de estudio se localiza en la zona sur de Costa Rica, entre las Áreas de Conservación Osa (ACOSA) y La Amistad Pacífico (ACLA-P), en una red ecológica de conectividad propuesta por Céspedes (2006), entre las coordenadas 08°39'25.1"N 083°10'14.4"W y 08°59'38.6"N 082°58'15.8"W (Figura 1). El rango altitudinal va desde el nivel del mar en inmediaciones de Golfito hasta aproximadamente los 1800 msnm en la zona de Santa María de Pittier.

De acuerdo al Atlas de Costa Rica (ITCR 2004) en el área de estudio se encuentran representadas cinco zonas de vida que corresponden a Bosque muy húmedo tropical (bmh-T), Bosque muy húmedo premontano (bmh-P), Bosque muy húmedo montano bajo (bmh-MB), Bosque pluvial premontano (bp-P) (Figura 2). El paisaje se establece como fragmentado (paisaje que mantiene entre 10 y 60% de cobertura forestal), de acuerdo a la clasificación de McIntyre y Hobbs (1999), debido a que mantiene aproximadamente un 31 % de bosque; por otro lado, los principales usos de suelo presentes en la región son: Bosque, Charrales y

tacotales, plantaciones, café, palma de aceite, pastos, cultivos anuales y cultivos de piña (Céspedes 2006) (Figura 3).

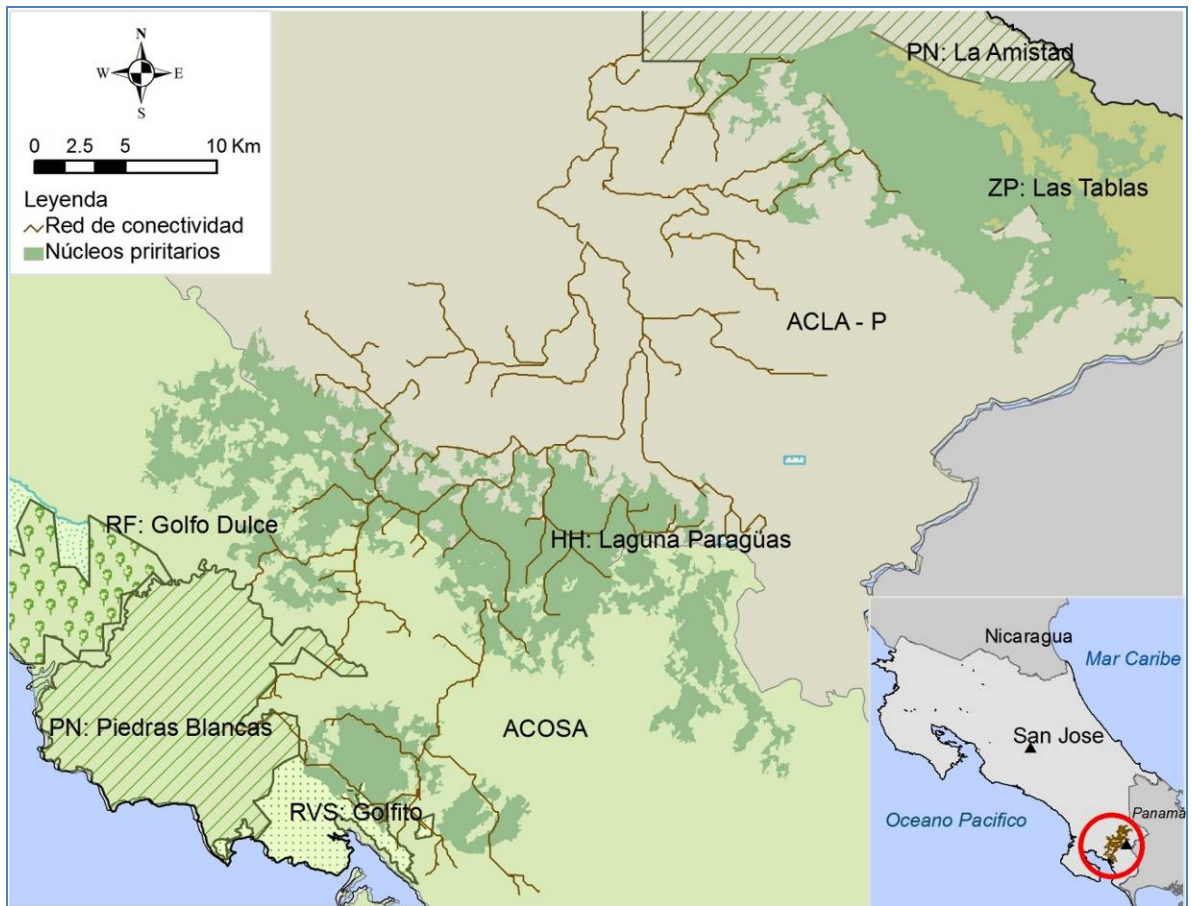


Figura 1. Localización área de estudio. ACLA – P: Área de conservación Pacifico la Amistad; ACOSA: Área de Conservación OSA. PN: Parque Nacional; RF: Reserva Forestal; RVS: Refugio de Vida Silvestre; ZP: Zona Protectora.

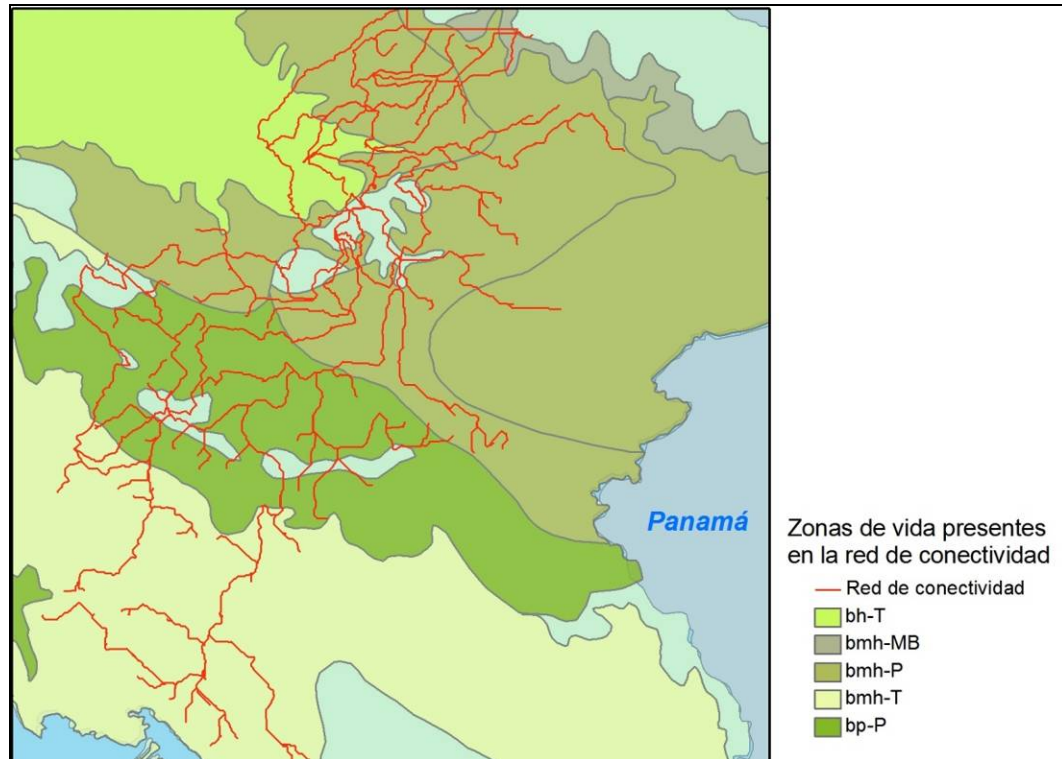


Figura 2. Zonas de vida presentes en el área de estudio, de acuerdo a Jiménez 2009.

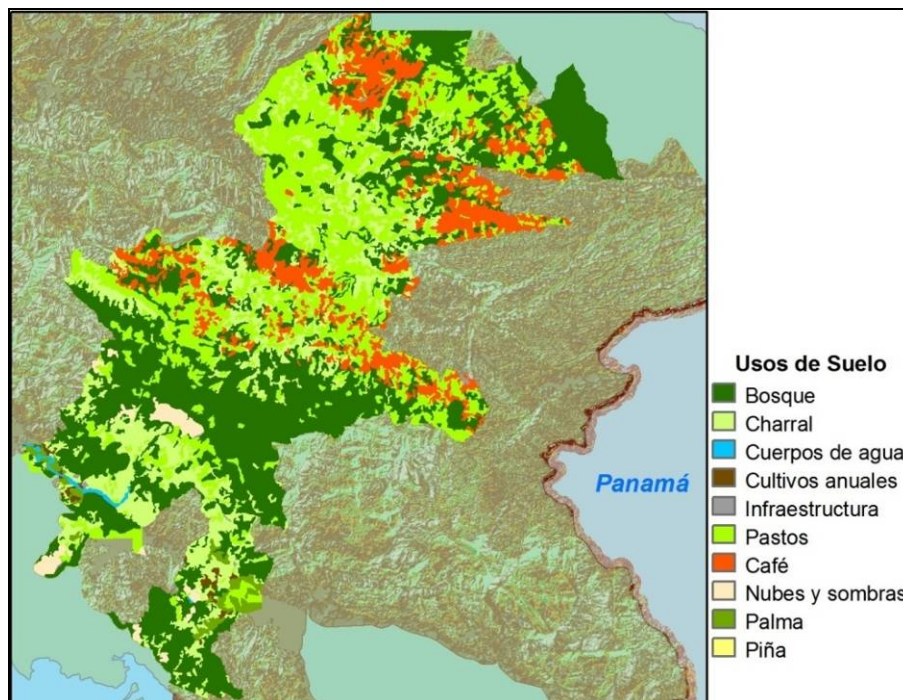


Figura 3. Usos de suelo presentes en el área de estudio, Céspedes 2006.

En la zona se presentan dos estaciones climáticas bastante definidas, Seca y lluviosa, la estación seca inicia a finales de diciembre y termina alrededor de abril, mientras que la estación lluviosa abarca los meses restantes del año. El mes más lluvioso suele ser octubre y el más seco, febrero. Las temperaturas medias anuales se encuentran alrededor del los 26° C en los lugares próximos a la costa, y 10 °C en las zonas más elevadas.

4.2.2 Diseño de muestreo

El trabajo de campo se llevó a cabo entre los meses de abril y julio del 2008, en el período de transición entre época seca y lluviosa. Se establecieron seis rangos altitudinales a priori, entre los 0 msnm y 1500 msnm distanciados cada 250 m altitudinalmente (identificados como: R1, R2, R3, R4, R5 y, R6, siendo los 1 el más bajo y 6 el más alto). Para cada rango se establecieron seis replicas (Figura 4). Se tuvieron en cuenta criterios como altitud, cobertura de bosque, tamaño mínimo de 2 ha, y parche de forma regular para seleccionar los sitios de muestreo.

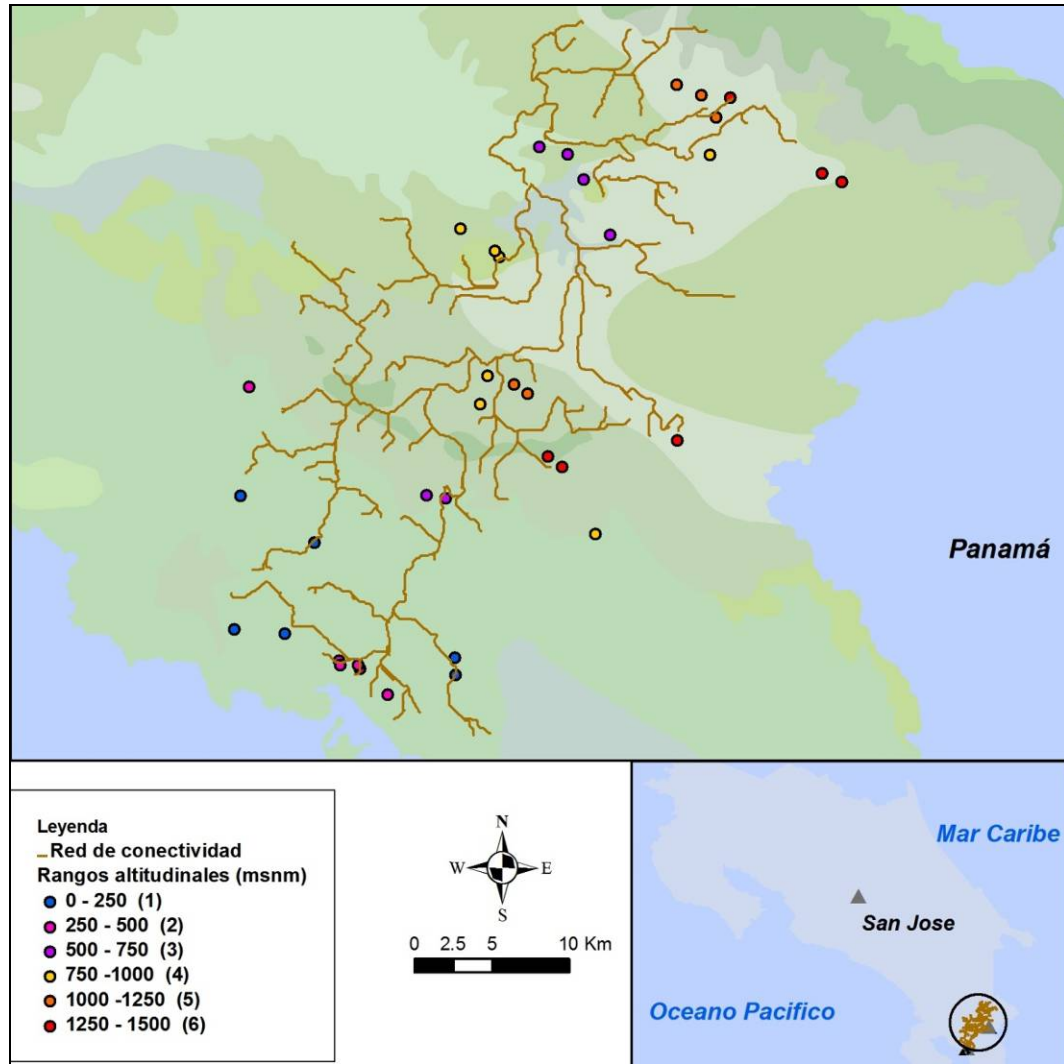


Figura 4. Rangos altitudinales y sitios seleccionados para el muestreo de escarabajos coprófagos.

Para la colecta de los escarabajos, se tomó como base la metodología planteada por Larsen y Forsyth (2005) con modificaciones, donde para cada sitio se establecieron dos transectos lineales paralelos de 200 m cada uno, distanciados entre 70m y 100m aproximadamente, en cada transecto se instalaron cinco trampas de caída cebadas con excremento de cerdo distanciadas 50 m entre sí (Figura 5), las cuales permanecieron por un periodo de 48 horas. Las muestras se preservaron en alcohol al 70 % y se etiquetaron debidamente en campo; posteriormente se realizaron colecciones de referencia en seco y en líquido, para luego ser identificados con ayuda de claves y revisiones taxonómicas para el Neotrópico y Costa Rica

de los géneros de Scarabaeinae colectados (Edmonds 1994, Edmonds 2002, Génier y Kohlmann 2003, Kohlmann y Solís 1997, Kohlmann y Solís 2001, Solís y Kohlmann 2002, Solís y Kohlmann 2005) y con el apoyo del especialista en el grupo Ángel Solís, del Instituto Nacional de Biodiversidad (INBIO). Se montó una colección de referencia de las especies encontradas en la zona, la cual será depositada en la colección de entomología del INBIO y, se mantendrán duplicados en la colección entomológica del CATIE.

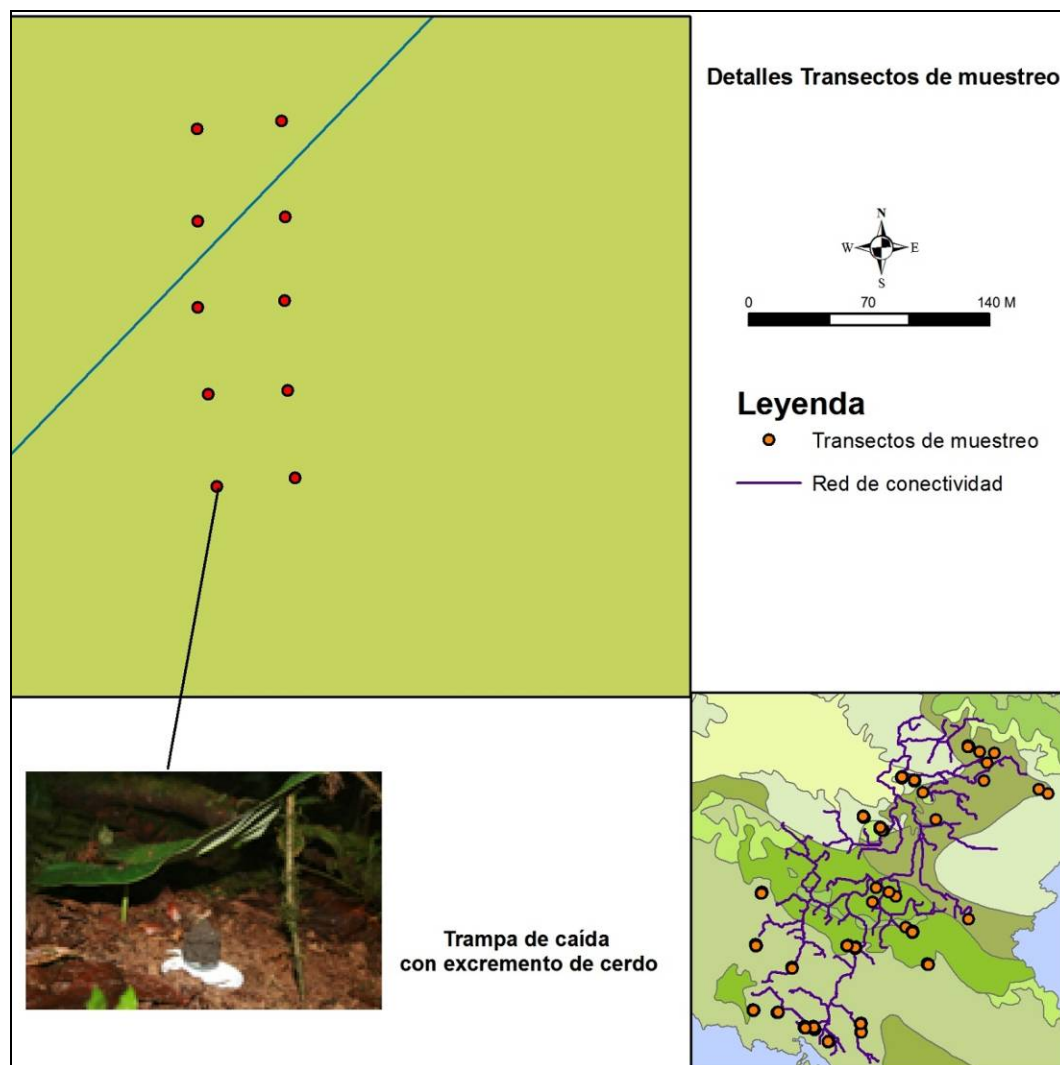


Figura 5. Detalle transectos linear y trampa de caída instalados en cada punto de muestro.

En cada sitio se midieron factores ambientales (Cuadro 1), adaptando la metodología propuesta por Schiffler (2003), las mediciones de las variables ambientales con excepción de humedad de suelo y textura de suelo, se tomaron lateralmente, entre cinco y 10m de distancia de cada trampa.

Cuadro 2. Factores ambientales y técnicas de medición.

Factores ambientales		Técnica de medición
Zona de Vida		Asignada de acuerdo al atlas de Costa Rica 2000
Nivel altitudinal		Altitud proporcionada por un Gps de referencia Garmin 60CSX.
Bióticos	Cobertura de dosel	densitómetro esférico
	Estratos verticales	5 estratos verticales tomando la altura de manera subjetiva: 1) 0-2 m, 1) 2-9 m, 3) 10-20 m, 4) 20-30 m, y 5) >30 m. se tomo como valor de los estratos de cada sitio el promedio de las mediciones del mismo.
	Presencia de epífitas en porcentaje	Se seleccionó un árbol por punto medición, realizando una estratificación vertical del individuo en cinco niveles, para se realizar el conteo de individuos de epífitas por nivel, asignando un valor subjetivo de 1 a 5, siendo 5 el 100%. (metodología modificada de Johansson 1974)
Abióticos	Textura de Suelo	Se tomó una de muestra de suelo, en cada transecto con un barreno, para su posterior análisis en el laboratorio.
	Humedad del suelo	Se tomaron tres muestras homogéneas de suelo en cada transecto, utilizando un anillo infiltración, para un posterior análisis de laboratorio, donde el valor final fue el promedio de las tres medidas realizadas.
	Compactación	Se midió con un penetrometro de suelo de acero, con unidades de medición en Kg/cm ² .
	Temperatura ambiental	Se midió con un Hrigotermometro ambiental en °C
	Humedad ambiental	Se midió con un Hrigotermometro ambiental en %.

4.2.3 Análisis de datos

Se definieron como atributos de la comunidad de escarabajos: composición de especies (lista de especies), riqueza de especies (número de especies), abundancia (número total de individuos por especie y para el muestreo) y diversidad (índices de diversidad), los cuales sirvieron de referente para desarrollar los análisis del estudio.

4.2.3.1 Definición de comunidades de escarabajos coprófagos

Para identificar las comunidades de escarabajos se realizó un análisis de conglomerados (cluster analysis), con distancias euclidianas y el método de Ward, como soporte a la selección de las comunidades obtenidas se utilizó el criterio de análisis de especies indicadoras (*Indicator Species Analysis*), a través de la prueba de Monte Carlo, tomando como referente el máximo valor indicador observado (IV) y el promedio del valor p (McCune y Grace 2002) utilizando el paquete PCORD4 (McCune y Mefford 1999). Este análisis incorpora la abundancia y la frecuencia de una especie en un grupo dado, para identificar las especies que podrían permitir diferenciar las agrupaciones a establecer, teniendo en cuenta un valor de significancia $p \leq 0.05$. Así mismo, para determinar el número óptimo de grupos a establecer, calcula el valor promedio de p del número total de las especies indicadoras, donde el valor más bajo de p y el mayor número de especies indicadoras son los criterios a tener en cuenta.

Se realizó un Análisis de varianza multivariado con pruebas de comparación de Hotelling (InfoStat 2008), con el fin de corroborar si hay diferencias significativas entre los grupos definidos tomando como variables dependientes las comunidades y como variables independientes las especies indicadoras. Adicionalmente, para fortalecer la identificación de las especies indicadoras y su pertenencia a los grupo definidos se realizó un Análisis de varianza de una sola vía utilizando como prueba de comparación LSD de Fisher ($\alpha=0.05$) (InfoStat 2008). Se realizó un Análisis de varianza multivariado con pruebas de comparación de Hotelling (InfoStat 2008), con el fin de corroborar si hay diferencias significativas entre los grupos definidos tomando como variables dependientes las comunidades y como variables independientes las especies indicadoras. Adicionalmente, para fortalecer la identificación de las especies indicadoras y su pertenencia a los grupo definidos se realizó un Análisis de

varianza de una sola vía utilizando como prueba de comparación LSD de Fisher ($\alpha=0.05$) (InfoStat 2008).

4.2.3.2 Análisis de diversidad

Se estimó la riqueza de especies, evaluando la representatividad de especies con el esfuerzo de muestreo aplicado, mediante la realización de curvas de rarefacción (Gotelli y Colwell 2001, Jiménez Valverde y Hortal 2003) de especies para el total del muestreo y para cada una de las agrupaciones identificadas, mediante el programa EstimateS versión 7.52 (Colwell 2005). Se estableció la trampa como unidad de muestreo y, como estimador de riqueza basado en abundancia se utilizó Chao 1.

Se realizaron Índices de diversidad basados en la equidad H' y la abundancia proporcional de especies como: **i.** índice de Shannon $H' = -\sum p_i \ln p_i$, donde p_i es la proporción de individuos hallados en la especie i -ésima, este índice expresa la uniformidad de los valores de importancia a través de todas las especies de la muestra, además asume que los individuos son seleccionados al azar y que todas las especies están representadas en la muestra (Moreno 2001); **ii.** Índice de Simpson, $D = \sum p_i^2$, donde p_i = abundancia proporcional de la especie i , es decir, el número de individuos de la especie i dividido entre el número total de individuos de la muestra, este índice, señala la probabilidad de que dos individuos tomados al azar de una muestra sean de la misma especie, a su vez está fuertemente influenciado por las especies más abundantes de la muestra (Magurran 1988, Moreno 2001).

Para determinar si había diferencias estadísticas entre los grupos de Scarabaeinae conformados, se realizó un Análisis de Varianza, utilizando como prueba de comparación de medias LSD de Fisher ($\alpha= 0.05$) y, como variables respuesta los atributos de la comunidad; riqueza de especies (S), abundancia (N), Índices de diversidad (Shannon y Simpson).

Se midió el recambio de especies mediante la aplicación del Índice de complementariedad (Colwell y Coddington 1994): $C_{jk} = U_{jk}/S_{jk}$, ($U_{jk} = S_j + s_k - 2v_{jk}$) y ($S_{jk} = s_j + s_k - v_{jk}$), donde S_j es el valor de riqueza de especies para un sitio a , S_k es el valor de riqueza de especies para un

sitio b y, v_{jk} es el número de especies compartidas entre s_j y s_k ; el valor de este índice varía entre 0 y 1, siendo 1 el valor de mayor recambio.

4.2.3.3 Relación de los factores ambientales y la diversidad de escarabajos coprófagos

La respuesta de la comunidad de escarabajos con respecto a las variables ambientales, se evaluó mediante un análisis de regresión lineal múltiple, entre las variables ambientales medidas y los atributos de la comunidad, se utilizaron como criterios de selección de modelos el r^2 , r^2 ajustado y el error cuadrático medio de predicción (ECM), como método de selección de las variables en el modelo se utilizó Stepwise, el cual incluye en el modelo una por una las variables regresoras y retiene la que mejor relación presenta con la variable respuesta.

Se asumieron como variables respuesta los atributos de la comunidad: riqueza de especies (S), abundancia (N), y diversidad (índice de Shannon y Simpson) y, como variables regresoras las variables ambientales seleccionadas (temperatura ambiental, temperatura del suelo, humedad ambiental, humedad de suelo, compactación de suelo, textura de suelo (porcentaje de limo, arcilla, arena), cobertura de dosel, presencia de epifitas en porcentaje y altitud).

Para la variable de textura del suelo se realizó un análisis de componentes principales con los tres compuestos de textura (limo, arcilla y arena), de tal manera que se agruparon en el primer Componente (CP1, asumido este como textura), ya que este componente explicó el 54% de la variabilidad de los datos

Para evitar el efecto de colinialidad entre variables regresoras y no caer en la inestabilidad del modelo o la confusión de la proporción explicada se realizó una selección previa de las variables regresoras mediante un análisis de conglomerados. Se utilizó como método de agrupamiento **Encadenamiento promedio** (Average Linkage) y como medida de distancia la correlación de Pearson, con la línea de corte o de correlación 0.55. Además, se realizó análisis de correlación de Pearson entre las variables de atributos de la comunidad con las variables regresoras para determinar cuáles podrían influir más en explicar los atributos de la comunidad de escarabajos.

4.3 Resultados

Durante el muestreo se colectaron 3140 especímenes de escarabajos, pertenecientes a 47 especies (Anexo 1), lo cual representa el 27.0% de la especies reportadas para el país y el 39% de la región pacifico sur, de acuerdo a lo establecido por Kohlmann *et al.* (2007) (Figura 6), la curva de acumulación de especies que utilizó como estimador de riqueza de especies a Chao 1, indica que la eficiencia del muestro total fue del 94%, denotando un alto valor de representatividad de las especies de la región en el muestreo (Figura 7).

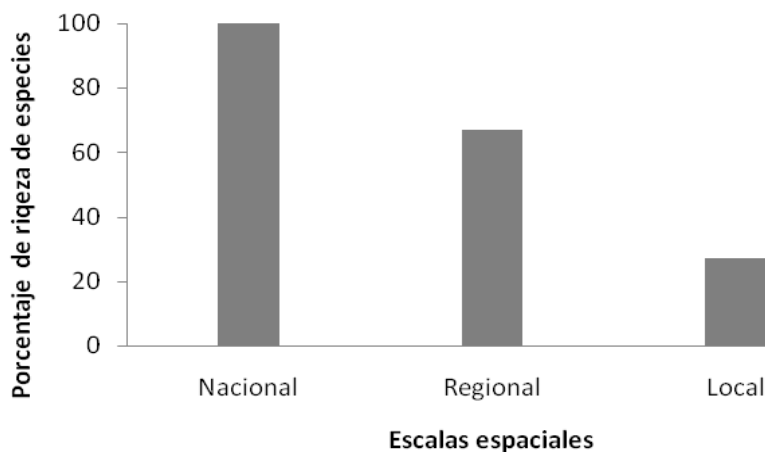


Figura 6. Proporción en porcentaje de la riqueza de especies de Scarabaeinae de la red de conectividad con respecto a la escala nacional y Regional (Pacífico húmedo), de acuerdo a los valores de riqueza establecidos en Kohlmann *et al.* 2007.

Las especies más abundantes fueron *Canthon aequinoctialis*, *Scatimus erynnios* y *Eurysternus plebejus* con un 59% del total de las capturas, mientras que las especies menos abundantes fueron *Canthon vazquezae*, *Copris incertus*, *Dichotomius amicitiae*, *Dichotomius femoratus*, *Onthophagus crinitus*, *Onthophagus orphnoides* y *Onthophagus propaecellens* con un 0.2% de las capturas. En general estas especies se encuentran asociadas a bosques húmedos a muy húmedos características que presenta la Región del Pacífico sur de Costa Rica. Algunas de estas especies prefieren hábitats de bajas altitudes como el caso de *C. aequinoctialis* y *E. plebejus* o zonas un poco más elevados como *S. erynnios*, algunas de estas especies se han encontrado con mayor frecuencia en zonas de alta montaña y con particulares tendencias

alimenticias como semillas para el caso de *O. orphnoides* o carroña como, *D. amicitiae* (Solis y Kohlmann 2002, Kohlmann y Solis 2001) (Figura 8).

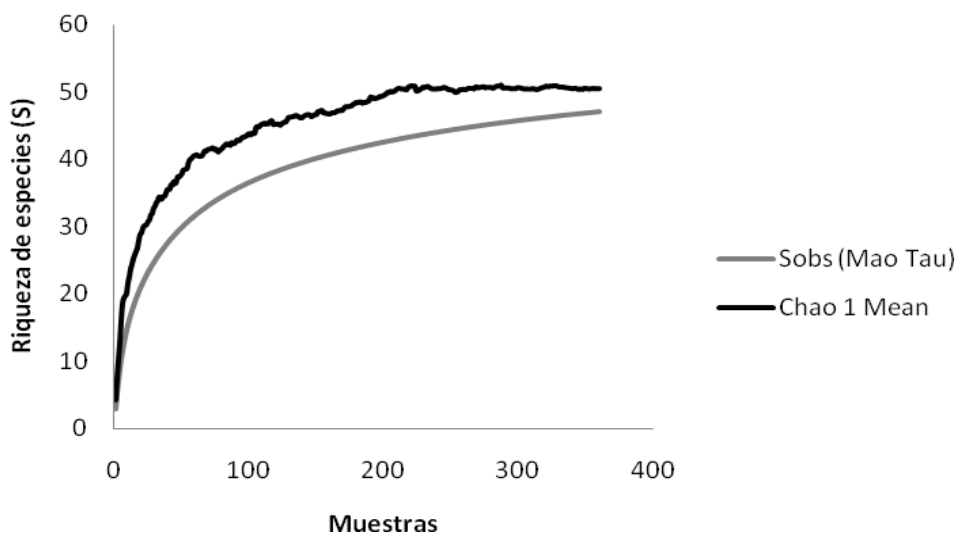


Figura 7. Riqueza de especies estimada para el muestreo de Scarabaeinae realizado en la red de conectividad. Utilizando EstmiateS 7.52 y Chao1 como estimador de Riqueza basado en abundancias ($n = 360$). Sobs= riqueza de especies observadas.

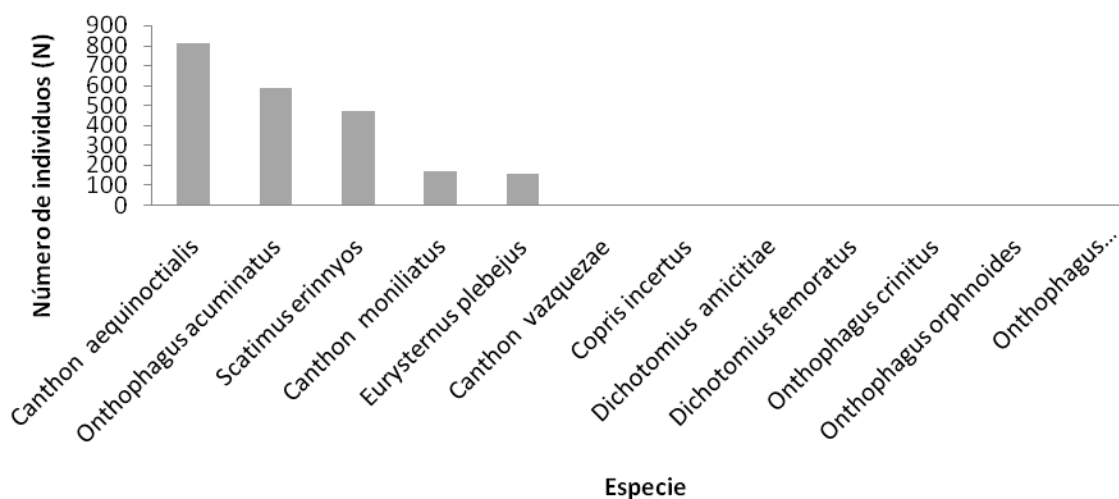


Figura 8. Especies más abundantes y menos abundantes de Scarabaeinae para el total del muestreo.

4.3.1 Definición de ensamblajes de escarabajos coprófagos

A partir del análisis de conglomerados se identificaron cuatro ensamblajes de escarabajos coprófagos en la zona de estudio (Figura 9), el análisis de especies indicadoras generó 10 especies que podrían diferenciar las comunidades identificadas (Cuadros 2 y 3), y el Análisis de Varianza multivariado encontró significativamente diferentes los ensamblajes establecidos ($F_{(3,32)}=45.44; 32; p < 0.0001$).

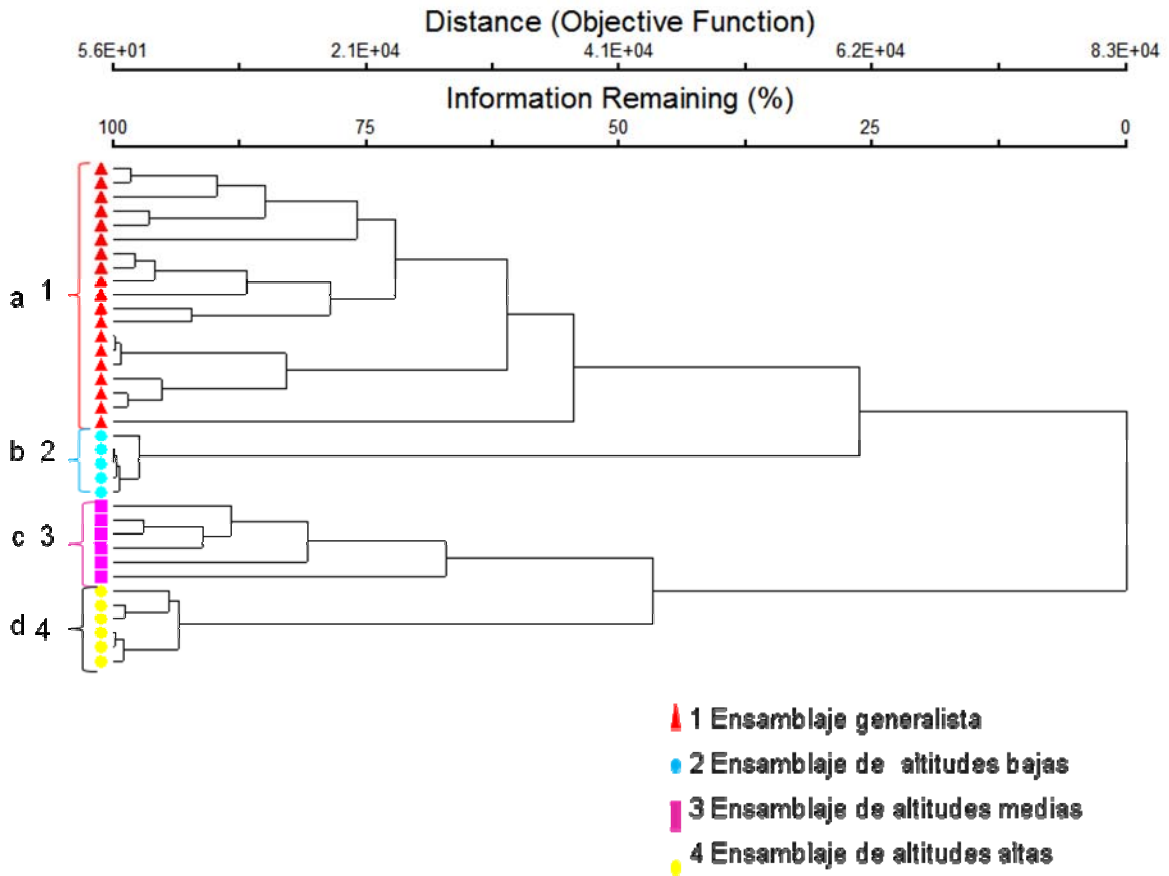


Figura 9. Dendrograma de las parcelas de muestreo de acuerdo a la composición de escarabajos coprófagos. El dendrograma muestra las cuatro comunidades de escarabajos coprófagos a lo largo de la red ($n = 36$ parcelas.)

El ensamblaje 1 incluyó especies de 19 bosques, se denominó **generalista**. Se encontraron especies que se distribuyen desde los 100 msnm, hasta los 1300msnm, como *O. acuminatus* y *O. coriaceombrosus*.

El ensamblaje 2 se denominó de altitudes “bajas”, incluyó especies asociadas a bosques de alturas intermedias entre los 47msnm y 775msnm cercanos a la costa, con texturas de suelo arcillosa en todos los sitios. El ensamblaje 3 se denominó de altitudes medias, presentó especies asociadas a los bosques principalmente de la zona intermedia de la red cercanos a la reserva indígena Guaymí con suelos de texturas arenosas principalmente, una parcela presentó textura franco arcillo-arenosa. Mientras que el ensamblaje 4, denominado de altitudes altas contiene especies asociadas a bosques de altura entre los 1200msnm y 1359 msnm. Como *Ontherus pseudodidymus*, con texturas de suelo arenosas en todos los sitios (Figura 10).

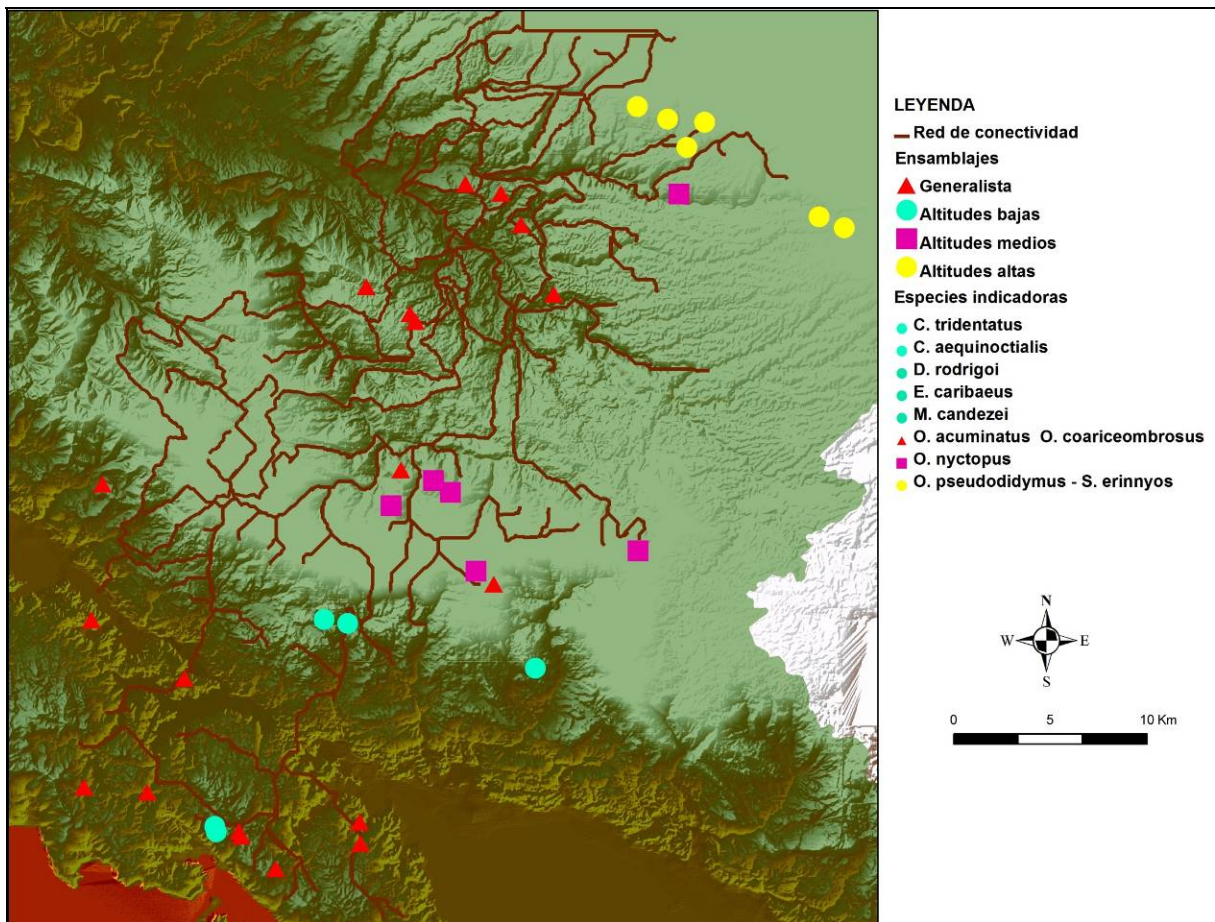


Figura 10. Distribución de los ensamblajes definidos de escarabajos coprófagos y especies indicadoras en la red de conectividad estudiada.

4.3.2 Especies indicadoras

Mediante la prueba de especies indicadoras se identificaron 10 especies con valores de significancia $p \leq 0.05$ (entre $p = 0.004$ y $p = 0.001$), junto con valores indicadores (IV) superiores al 40% indicando una alta confiabilidad como especie indicadora (Cuadro 2).

Por otro lado, el Análisis de varianza estableció la significancia estadística de cada una de las especies identificadas en la prueba de Monte Carlo y su correspondencia al grupo que indicaba (Cuadro 4), *Eurysternus caribaeus* a pesar de seleccionada con significancia en la prueba de Monte Carlo no presenta significancia estadística para éste análisis.

Cuadro 3. Especies indicadoras de escarabajos coprófagos identificadas a partir de un análisis de especies indicadoras utilizando la técnica de Monte Carlo (McCune y Grace 2002) para los grupos identificados en la zona de estudio.

Especies indicadoras	Grupo	Valor (IV)	Media	S.Dev	p *
<i>Onthophagus acuminatus</i>	1	77.5	31	7.3	0.001
<i>Onthophagus coriaceombrosus</i>	1	75.5	26.5	8.89	0.002
<i>Canthon aequinoctialis</i>	2	82.2	31.2	8.84	0.001
<i>Eurysternus caribaeus</i>	2	59.1	21.5	8.99	0.004
<i>Copris tridentatus</i>	2	40	13.5	5.95	0.018
<i>Megatophosoma candezei</i>	2	40	13.7	6.23	0.022
<i>Dichotomius rodrigo</i>	2	60	15.1	7.67	0.004
<i>Onthophagus nyctopus</i>	3	71.1	22.6	10.29	0.001
<i>Ontherus pseudodydimus</i>	4	66.8	18.6	8.79	0.002
<i>Sctaimus erynnios</i>	4	70.7	30.5	8.42	0.001

Cuadro 4. Análisis de varianza para las 10 especies indicadoras de escarabajos coprófagos resultantes de la prueba de Monte Carlo, en la red de conectividad. Las letras indican diferencias significativas ($\alpha \leq 0.05$). 1 ensamblaje generalista; 2. Ensamblaje de altitudes bajas; 3 ensamblaje de altitudes medias; ensamblaje de altitudes altas.

Especies indicadoras	Grupos				F	P
	1	2	3	4		
<i>Canthon aequinoctialis</i>	10.99±3.13 b	70.54±4.49 c	4.1±2.16 ab	0.18±0.18 a	48.52	<0.0001
<i>Ontherus pseudodydimus</i>	0±0 a	0±0 a	9.78±9.78 ab	19.68±4.6 b	6.18	0.002
<i>Onthophagus acuminatus</i>	26.61±4.33 b	4.04±2.25 a	1.65±1.09 a	0.22±0.14 a	9.04	0.0002
<i>Onthophagus coriaceombrosus</i>	9.28±1.93 b	0.42±0.27 a	0±0 a	0±0 ba	6.29	0.0018
<i>Onthophagus nyctopus</i>	0.67±0.67 a	0±0 a	14.48±5.44 b	1.82±0.83 a	9.5	0.0001
<i>Scatimus erynnios</i>	4.71±1.88 a	1.18±0.73 a	19.48±5.97 b	61.23±4.62 c	57.75	<0.0001
<i>Copris tridentatus</i>	0±0 a	1.72±1.05 b	0±0 a	0±0 a	6.12	0.0021
<i>Dichotomius rodrigo</i>	0±0 a	1.06±0.59 b	0±0 a	0±0 a	7.42	0.0007
<i>Eurysternus caribaeus</i>	1.47±0.58 a	2.12±0.93 a	0±0 a	0±0 a	1.78	0.1711
<i>Megathoposoma candezei</i>	0±0 a	1.08±0.69 b	0±0 a	0±0 a	5.66	0.0032

El índice de recambio de especies sugirió que el mayor recambio se encuentra entre los ensamblajes de altitudes bajas y el de altitudes altas con un 80%, mientras que el menor recambio se encuentra entre el ensamblaje de altitudes altas y el de altitudes medias con un 46%. Los valores superiores al 50% podrían señalar que cada grupo mantiene una fauna de Scarabaeinae particular y propia (Cuadro 5) (Colwell y Coddington 1994, Escobar 2000).

Cuadro 5. Porcentaje de recambio de especies entre los ensamblajes identificados (n = 36).

Ensamblaje	Generalista	Altitudes bajas	Altitudes medias	Altitudes altas
Riqueza	31	19	26	23
Generalista	-	15	18	14
Altitudes bajas	0.57	-	11	7
Altitudes medias	0.53	0.67	-	17
Altitudes altas	0.65	0.8	0.46	-

4.3.3 Análisis de diversidad

La estimación de riqueza de especies realizada para cada ensamblaje fue alta de acuerdo al estimador de riqueza utilizado (Chao 1), donde el menor valor de representatividad de especies

fue para el ensamblaje de altitudes altas 89% (Figura 11); por otro lado, de acuerdo a la comparación de las estimaciones obtenidas se esperaría encontrar más especies en el ensamblaje generalista (Figura 12).

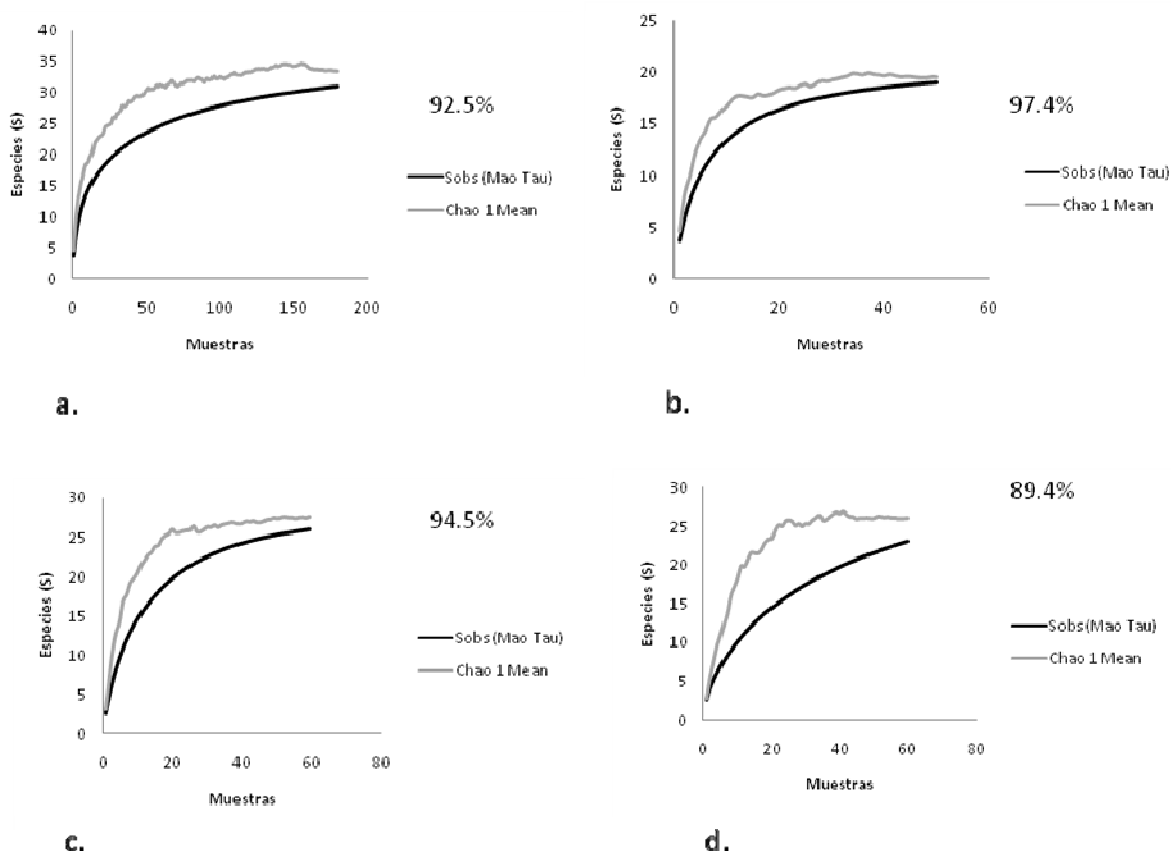


Figura 11. Riqueza de especies estimadas los ensamblajes identificados. Sobs: riqueza de especies observada; Chao1: estimador de riqueza basado en abundancia. a. ensamblaje generalista; b. ensamblaje de altitudes bajas; c. ensamblaje de altitudes medias; d. ensamblaje de altitudes altas.

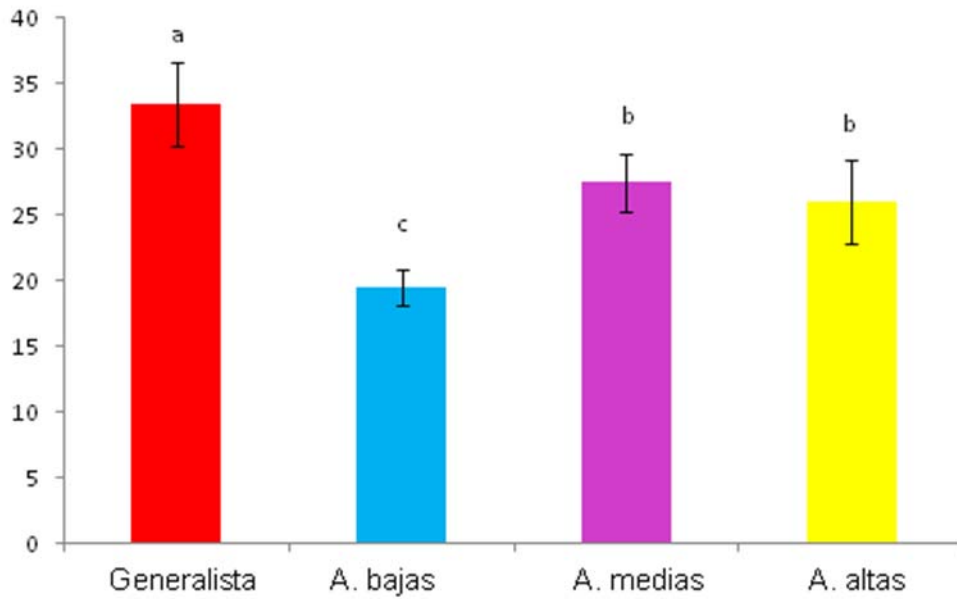


Figura 12. Riqueza de Especies esperada de escarabajos coprófagos para los cuatro grupos definidos en la red de conectividad, Letras distintas indican diferencias significativas ($\alpha=0.05$).

De acuerdo al análisis de varianza no se observaron diferencias significativas entre los cuatro ensamblajes para la riqueza de especies (S) ($F_{(3,32)} = 0.49$; $p = 0.6933$); mientras que para la abundancia N, si se observaron diferencias significativas ($F_{(3, 32)} = 7.69$; $p = 0.0006$), donde el ensamblaje generalista, el de altitudes medias y el de altitudes altas tienen menor abundancia que el ensamblaje de zonas bajas (Figura 13 a y b).

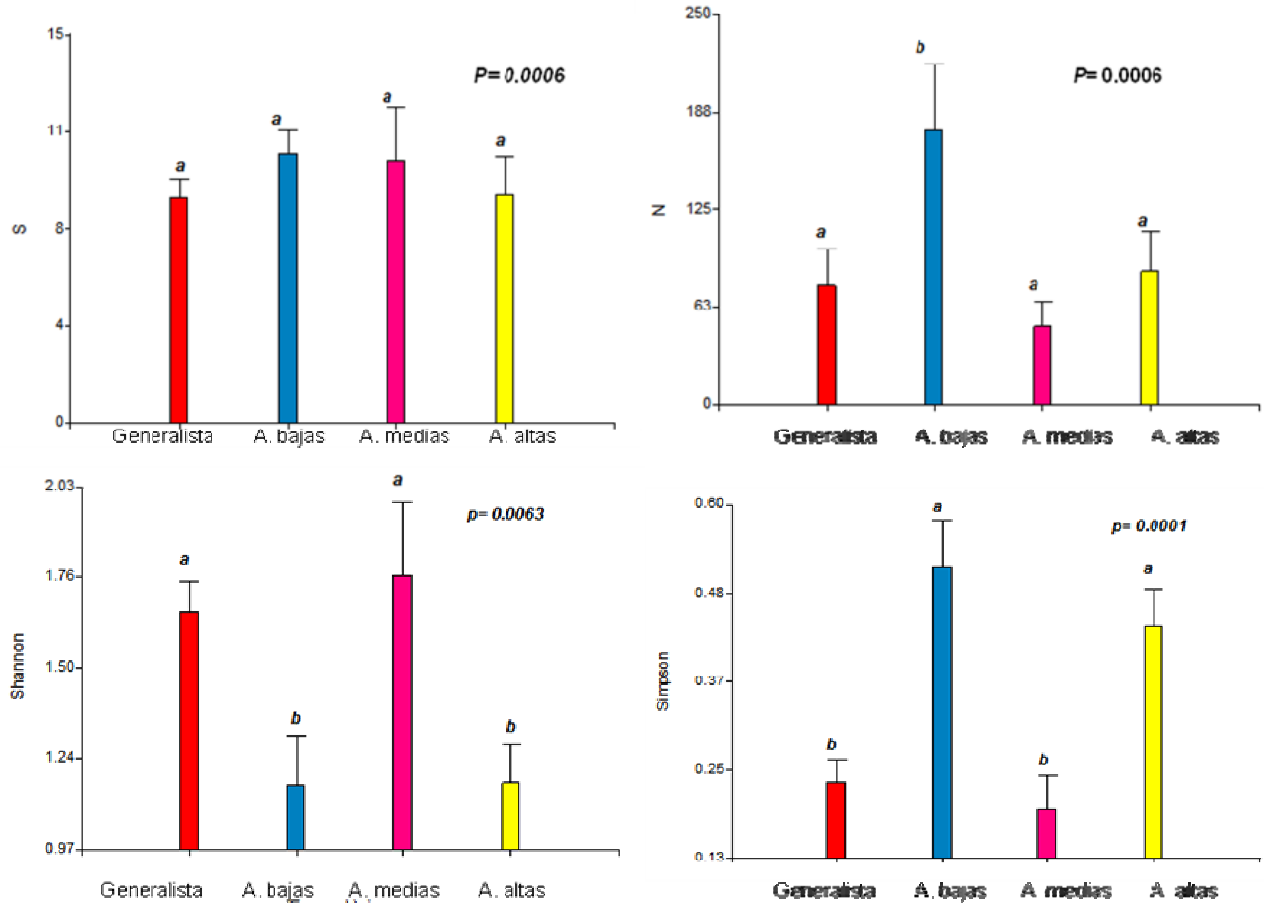


Figura 13. Medias de valores de abundancia (N), riqueza de especies (S) y diversidad de especies, para los cuatro tipos de comunidad de escarabajos. Letras diferentes muestran diferencias significativas entre medias ($P < 0.05$, prueba e LSD de Fisher.)

Con respecto a los índices de diversidad hubo diferencias significativas, Shannon ($F_{(3, 32)} = 4.94$; $p = 0.0063$), Simpson ($F_{(3, 32)} = 11.23$; $p < 0.0001$), siendo los generalista y de altitudes medias los más diversos (Figura 13 c y d).

4.3.4 Registros interesantes

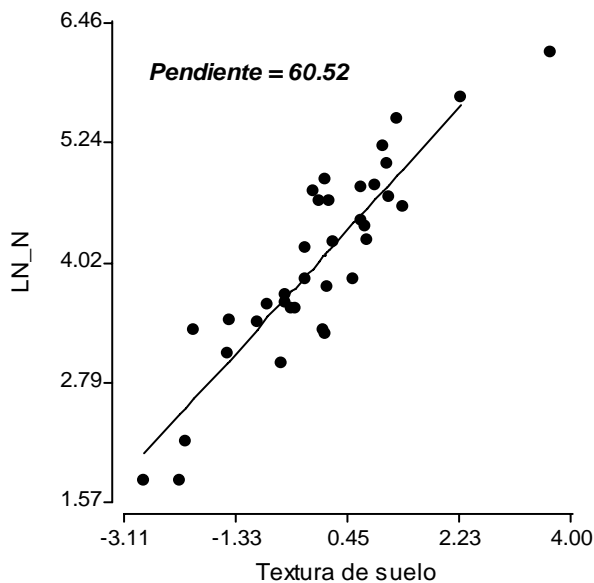
En este estudio se registraron especies como: *Dichotomius femoratus* endémica de Costa Rica, registrada hasta ahora para la Provincia de Heredia y el Área de conservación Volcanica central, con este estudio se amplía su distribución geográfica; se colectó *Dichotomius rodrigo* endemico de Costa Rica al igual que *Coprohanaeus solisi* y *Copris tridentatus*, endemica de

Costa Rica, registrado para la Provincia de San Jose por lo tanto se amplia su distribución a partir de este estudio.

4.3.5 Relación de los factores ambientales con la diversidad de escarabajos coprófagos

De las nueve variables ambientales asumidas en los modelos de regresión múltiple para explicar la abundancia, la riqueza y la diversidad de escarabajos, la variable textura de suelo y temperatura de suelo es la determina algunos atributos de la comunidad de escarabajos (Anexos 2-3). La riqueza especies (S) de escarabajos fue explicada por la textura del suelo ($T_{(35)}=10.65$; $p=0.0001$) y la temperatura de suelo ($T_{(35)}=-3.33$; $p=0.0022$) que en conjunto explican el 78 % de la variabilidad de los datos ($r^2=0.78$), la relación con la textura del suelo fue positiva, mientras que con la temperatura de suelo fue negativa (Figura 11b y c). La abundancia fue explicada por la textura de suelo ($T_{(35)}=11.82$; $p=0.0001$) explicando el 81 % ($r^2=0.81$) de la variabilidad de los datos, esta relación fue positiva (Figura 11a). La variación de Los índices de diversidad de escarabajos no fue explicada por ninguna variable ambiental.

a



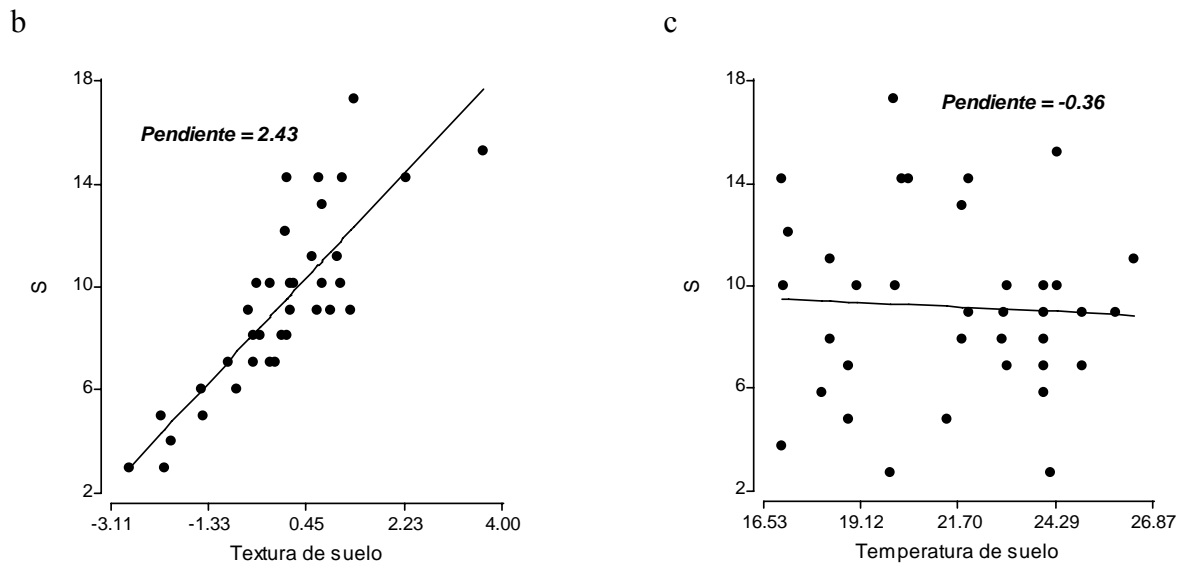


Figura 14. Relación de las variables ambientales y los atributos de la comunidad de Scarabaeinae *N* y *S* en la red de conectividad. a. relación entre textura de suelo y abundancia (*N*); b. relación entre riqueza de especies (*S*) y textura suelo; c. relación entre temperatura de suelo y riqueza de especies (*S*).

4.4 Discusión

Los patrones de distribución de las especies dependen de la respuesta de las especies frente a un conjunto de variables ambientales; adicionalmente, estas respuestas suelen ser especie-dependientes. Los escarabajos coprófagos tropicales de la subfamilia Scarabaeinae son insectos asociados a condiciones de temperaturas altas a muy altas y bosque húmedos a muy húmedos por lo tanto su riqueza y diversidad tienden a disminuir con respecto a la altitud y latitud (Lobo y Halffter 2000, Escobar *et al.* 2006, 2007). Los resultados del presente estudio no sugirieron un decrecimiento de la riqueza de especies con respecto a la altitud, más si un patrón de distribución con respecto a este factor geográfico.

Se establecieron cuatro ensamblajes de escarabajos coprófagos en la región definidos por la composición de especies exclusiva de cobertura boscosa y su afinidad altitudinal. Estos ensamblajes pueden estar definidos por especies características como *Canthon aequinotialis*, especie de amplia distribución típica de bosques húmedos de bajas altitudes, o, *Ontherus*

pseudodydimus que define al grupo característico de bosques de ubicados a mayor altura sobre el nivel del mar. El encontrar elementos típicos en cada ensamblaje se está indicando que estos están bien establecidos en estos rangos, diferenciándose claramente la correspondencia altitudinal.

Las estimaciones de riqueza especies así como la riqueza real no indicaron diferencias significativas entre los ensamblajes, sin embargo el recambio de especies entre el ensamblaje de zonas bajas con respecto al de zonas altas es bastante alto con un valor del 80% de recambio. Los índices diversidad sugieren que los ensamblajes más diversos son el generalista y el de zonas medias. A pesar de que los escarabajos coprófagos se caracterizan por presentar altos recambios de especies con respecto a la altitud, este trabajo sugiere que en el rango muestreado no se presentan tales cambios, posiblemente porque el rango altitudinal propuesto no fue suficiente para evidenciar este cambio y la variación de riqueza de especies con respecto a la altitud se puede evidenciar en niveles superiores a los 2000 msnm (Lobo y Halffter 2000, Escobar 2000, Escobar *et al.* 2006, 2007).

La alta riqueza de especies en la zona 27% del total de la riqueza para el país puede estar asociada a la dominancia de bosques húmedos en la región, reflejado en la amplia extensión de las Zonas de vida: Bosque muy húmedo premontano (bmh-P), Bosque húmedo tropical (bh-T) y bosque muy húmedo tropical (bmh-T), las cuales presentan variedad de recursos, en especial alimenticios, condición que podría estar influyendo en el éxito del establecimiento de la especies de Scarabaeinae en la región. Los bosques tropicales de América ofrecen una amplia diversidad de recursos alimenticios que pueden explotar los escarabajos coprófagos; ya que estos insectos no solo presentan hábitos alimenticios coprófagos si no que también pueden presentar tendencias alimenticias saprófagas, explotando otros recursos como: hongos, materia orgánica en descomposición, carroña, excrementos de caracoles y hasta otro tipo de artrópodos heridos, (Halffter y Matthews 1966, Young 1981, Gill 1991, Halffter 1991, Cano 1994, Quintero 1999, Bustos y Lopera 2003, Escobar 2003, Pulido *et al.* 2003, Morón 2004).

A pesar de haber capturado una alta representatividad de las especies de Scarabaeinae de la región (94%), es posible que para este paisaje se encuentren más especies si se tiene en cuenta

que se colectó solamente en un tipo de uso del suelo (bosque) de los ocho que se presentan en la región, las especies son típicas de bosque pero se debe tener en cuenta que la zona de estudio es un paisaje con un mosaico complejo de diversos usos de suelo, los cuales pueden albergar especies exclusivas de los mismos. Por otro lado, el estudio se llevó a cabo en una muestra 36 fragmentos de bosque de los 127 identificados como prioritarios en la región para ser incluidos en una red de conectividad.

La abundancia y la riqueza de especies establecieron una relación positiva con la variable textura de suelo, y una relación negativa entre riqueza y la temperatura del suelo, (Figura 12). La actividad enterradora de los Scarabaeinae establece una estrecha relación con el suelo y sus características, la región de estudio presenta dominancia de suelos con textura arcillosa (Vázquez Morera 1991), condición que permite que la construcción de las galerías realizadas por estos insectos ya sea para nidificación o alimento tengan mayor estabilidad (Halffter y Mathews 1966, Halffter y Edmonds 1982, Hanski y Cambefort 1991) y por ende que se establezcan exitosamente en la zona, circunstancia que también apoya los altos valores de riqueza y diversidad de especies en la región; la zona también presenta suelos con características arenosas aunque en menor proporción pero debido a su granulosidad los Scarabaeinae no podrían construir galerías compactas y consistentes (Hanski y Cambefort 1991, Schiffler 2003).

A pesar que en el análisis de este estudio no se encontró relación directa entre los atributos de diversidad y otras variables ambientales, no se podría afirmar que estas no están aportando o influyendo por lo menos de manera indirecta en el establecimiento y distribución de estos escarabajos, ya que ellos también pueden estar respondiendo condiciones microclimáticas como temperatura ambiental, humedad, densidad y cobertura arbórea (Halffter y Mathews 1966, Hanski y Cambefort 1991, Vulinec 2000, Schiffler 2003).

4.5 Conclusiones y Recomendaciones

- El paisaje estudiado alberga una alta riqueza de especies de Scarabaeinae de Costa Rica, que en su mayoría son de origen neotropical.
- La presencia y dominancia de bosques húmedos en la zona permite que se establezcan exitosamente los Scarabaeinae.
- Se presentan un patrón de distribución altitudinal
- La textura del suelo esta influyendo en características de la comunidad como riqueza y abundancia
- Para comprender un poco más los factores que influyen en la distribución en la región, se recomienda realizar estudios de monitoreo en diferentes escalas espaciales y temporales, incluyendo otros factores ambientales.
- En el paisaje se esta proponiendo un corredor biológico de carácter altitudinal, sería importante plantear estudios con un rango altitudinal más amplio para determinar si hay diferencias en las comunidades de escarabajos con respecto a la altitud.
- Es necesario complementar el estudio con otros taxa que permitan comparar los resultados obtenidos.

4.6 Bibliografía

- Aguilar, N; Finegan, B; Louman, B; Delgado, D. 2000. Patrones de respuesta de Scarabaeinae a las actividades de manejo en bosque naturales tropicales. Revista Forestal Centroamericana, (30):40-45.
- Begon, M; Townsend, CR; Harper, JL. 2006. Ecology: from individuals to ecosystems. Fourth edition published. Blackwell publishing. USA
- Brown, JH. 1995. Macroecology. University of Chicago Press, Chicago

- Bustos–Gómez, L; Lopera–Toro, A. 2003. Preferencia por cebo de los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de un remanente de bosque seco tropical al norte del Tolima (Colombia). En *Escarabeidos de Latinoamérica: estado del conocimiento*. G.Onore, P. Reyes-Castillo & M. Zunino (comp.). m3m: Monografías Tercer Milenio vol. 3, SEA, Zaragoza: 59 – 65.
- Cano, E. 1994. *Deltochilum valgum acropyge* Bates: habits and distribution. *Coleopterists Bulletin*, (52):174–178.
- Céspedes, MV. 2006. Diseño de una red ecológica de conservación entre la Reserva de Biosfera La Amistad y las áreas protegidas del Área de Conservación Osa, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE.164p.
- Colwell, RK; Coddington, J. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, (345): 101-118.
- Colwell, RK. 2005. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples, v. 7.5.0. Disponible en: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Díaz, A. 1997. Ecología y comportamiento de escarabajos rodadores del estiércol (Scarabaeidae: Scarabaeinae) de selvas y pastizales en los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México, México D.F., México.
- Escobar, F. 2000. Diversidad y distribución de los escarabajos del estiércol (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia. En *Hacia un proyecto CYTED PARA EL Inventario y Estimación de la Diversidad Entomológica en Iberoamérica: PRIBES 2000*. Martín-Piera, F; Morrone, J.J; Melic, A. (eds.). m3m – Monografías Tercer Milenio, vol. 1, Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA), Zaragoza, 326 p.
- Escobar, F. 2003 Feeding Habits and Distributional Records of 11 Species of Neotropical Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, 57(2):131–132.
- Escobar, F; Lobo, JM; Halffter, G. 2005. Altitudinal variation of dung beetle assemblages in the Colombian Andes. *Global Ecol. Biogeography*, 14: 337 - 347.
- Escobar, F; Lobo, JM; Halffter, G. 2006. Assessing the origin of Neotropical mountains dung beetle assemblages (Scarabaeidae: Scarabaeinae): the comparative influence of vertical and horizontal colonization. *J. Biogeogr*, (33): 1793 - 1803.

- Escobar, F; Halffter, G; Arellano, L. 2007. From forest to pasture: an evaluation of the influence of environment and biogeography on the structure of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages along three altitudinal gradients in the Neotropical region. *Ecography*, (30): 193 – 208.
- Estrada, A; Coates-Estrada, R. 1991. Howling monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, (7): 459–474.
- Estrada, A; Halffter, G; Coates-Estrada, R; Meritt, D. 1993. Dung beetles attracted to mammalian herbivore (*Alouatta palliata* Gray) and omnivore (*Nasua narica* Linneaus) dung in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 9: 45–54.
- Favila, ME; Halffter, G. 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta. Zool. Mex.* (n.s) 72:1-25.
- Génier, F; Kohlmann, B. 2003. Revision of the Neotropical dung beetle genera *Scatimus* Erichson and *Scatrichus* gen. nov. (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *FABRERIES*, 28(2) 57 - 111
- González – Maya, F; Mata – Lorenzen, J. 2008. Dung-beetles (Coleoptera:Scarabaeidae) from the Zona Protectora Las Tablas, Talamanca, Costa Rica. *Check List*, 4(4): 458–463
- Halffter, G; Mathews, G. 1966. The Natural History of Dung Beetles of the Subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeinae) *Fol. Entomol. Mex*, 12-14: 1 -312.
- Halffter, G. 1991. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomol. Mex*, (82): 195-238.
- Halffter, G; Favila, ME. 1993. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera), and animal group for analyzing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rain forest and modified landscaped. *Biology International*. 27:15-21.
- Halffter, G; Arellano, L. 2002. Response of dung beetle diversity to human-induced changes in a tropical landscape. *BIOTROPICA*: 34 (1):144-154.
- Hanski, I; Cambefort, Y. 1991. *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 481 p.

- Harvey, CA; González, J; Sánchez, V. 2003. Cómo involucrar a la población local en el monitoreo de la biodiversidad? Ideas de Talamanca, Costa Rica. *Agroforestería en las Américas (CATIE)*, 10. (37-38):18-23.
- Harvey, CA; González, J; Somarriba, E. 2006. Dung beetle and terrestrial mammal diversity in forest, indigenous agroforestry system and plantain monocultures in Talamanca, Costa Rica. *Biodiversity and Conservation*, (15): 555 – 585.
- Howden, MF; Young, OP. 1981. Panamanian Scarabaeinae: Taxonomy, Distribution and Habitats (Coleoptera, Scarabaeidae) *Contr. Amer. Entomol. Ins.*, (18): 1-204.
- InfoStat (2008). InfoStat, versión 2008. Manual del Usuario. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba. Primera Edición, Editorial Brujas Argentina.
- ITCR (Instituto Tecnológico de Costa Rica). 2004. Atlas digital de Costa Rica. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Escuela de Ingeniería Forestal, Laboratorio de Información Geográfica, Cartago, CR.
- Jessop, L. 1985. An identification guide to Eurysternine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Natural History*, (19): 1087 – 1111.
- Jiménez- Valverde, A; Hortal, J. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*, 8 (31) 151 – 161.
- Kohlmann, B; Solis, 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.
- Kohlmann, B; Solis, A; Ortwin, E; 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, TH; Forsyth, A. 2005. Trap Spacing and Transect Design for Dung Beetle Biodiversity Studies. *Biotropica*, 37(2): 322–325.
- Lobo, JM; Halffter, G. 2000. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): a comparative study. *Annals of the entomological Society of America*, 93 (1): 115 -126.

- Lobo, JM; Veiga, CM. 1990. Interés ecológico y económico de la fauna coprófaga en pastos de uso ganadero. *Ecología*, (4): 313-331.
- Magurran, AE. 1989. *Diversidad Ecológica y su Medida*. Ediciones Vedral. Barcelona, España. 200 p.
- McCune, B; Mefford, MJ. 1999. *Multivariate Analysis of Ecological Data Version 4.25 (PC-ORD)*. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A
- McCune, B; Grace, JB. 2002. *Analysis of Ecological Communities. Software Design*, Gleneden Beach, Oregon, USA. 300 p.
- McGeoch, MA; Van Rensburg, B; 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.
- Medina, C; Lopera-Toro, A; Vítolo, A; Gill, B. 2001. Escarabajos Coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia. *Biota Colombiana* 2 (2): 131-144.
- Moreno, CE. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad. M&T–Manuales y Tesis SEA*, vol.1. Zaragoza, 84 p.
- Morón, MA. 2004. *Escarabajos 200 millones de años de evolución*. Instituto de Ecología, A.C. y Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza, España. 204p.
- Pulido, LA; Riveros, R; Gast, F; Hildebrand, P. 2003. Escarabajos coprófagos (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae) del Parque Nacional Natural la Serranía de Chiribiquete, Caquetá, Colombia. Parte I. En *Escarabajos de Latinoamérica: estado del conocimiento*. Comp. G. Onore, P. Reyes-Castillo & M. Zunino. m3m: Monografías Tercer Milenio, SEA, Zaragoza, (3): 51–58.
- Quintero, I. S. 1998. *Composición, diversidad y preferencias por recursos alimenticios en una comunidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un bosque de selva amazónica en Leticia Amazonas, Colombia*. Tesis de grado, Departamento de Biología. Universidad Pedagógica Nacional.
- Quintero, I; Roslini, T. 2005. Rapid recovery of dung beetle communities following habitat fragmentation in central amazonia. *Ecology*, 86(12) 3303 – 3311.
- Rosenzweig, ML. 1992. Species Diversity Gradients: We Know More and Less Than We Thought. *Journal of Mammalogy*, 73(4): 715 – 730.

- Schiffler, G. 2003. Fatores determinantes da riqueza local de espécies de Scarabaeidae (Insecta: Coleoptera) em fragmentos de floresta estacional semidecídua. Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia, área de concentração em Entomologia, para a obtenção do título de “Mestre”.
- Solís, A; Gormley L; Hernández, B. sf. Diversidad biológica en El Refugio Nacional de Vida Silvestre Mixto Maquenque, Costa Rica, indicada por escarabajos coprófagos (Coleoptera; Scarabaeinae).
- Solis, A; Kohlmann, B. 2002 El género *Canthon* en Costa Rica. *Giornale Italiano di Entomologia*, (10):1-68.
- Spector, S; Forsyth A. 1998. Indicator taxa for biodiversity assessment in the vanishing tropics. *Conserv. Biol. Series*, (1): 181–209.
- Spector, S; Ayzama S. 2003. Rapid turnover and edge effects in dung beetle assemblages (Scarabaeidae) at a Bolivian Neotropical forest-savanna ecotone. *Biotropica*, (35): 394–404.
- Suatunce, P; Somarriba, E; Harvey, C; Finegan, B. 2004 Diversidad de escarabajos estercoleros en el bosque y en cacaotales con diferente estructura y composición florística en Talamanca, Costa Rica. *Agroforestería en las Américas (CATIE)*, (41-42): 37-42
- Terborgh, J. 1971. Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology*, 52(1):23-40.
- Vázquez Morera, A. 1991. Suelos. Capítulo 5 en: *Historia Natural de Costa Rica*. Janzen Daniel (ed).
- Vulinec K. 2000. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae), monkeys, and conservation in Amazonia. *Florida Entomologist*, 83(3): 229 – 241.
- Willig, MR; Kaufman, DM; Stevens RD.2003. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, (34):273-309.

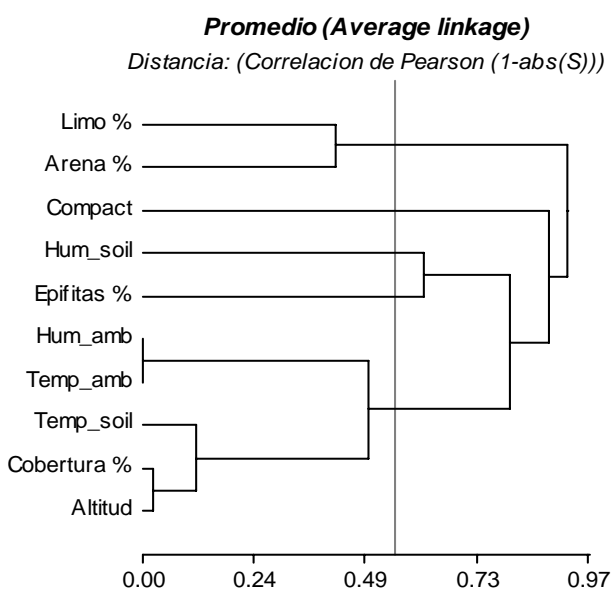
ANEXOS

Anexo 1. Lista de especies de escarabajos coprófagos para la zona de estudio, y ensamblajes definidos.

Especie	Ensamblaje			
	Generalista	Altitudes bajas	Altitudes medias	Altitudes altas
<i>Canthidium ardens</i>	X		X	X
<i>Canthidium aurifex</i>	X			
<i>Canthidium centrale</i>	X			X
<i>Canthidium haroldi</i>	X	X	X	X
<i>Canthidium perceptibile</i>	X		X	X
<i>Canthidium tuberifrons</i>	X		X	X
<i>Canthon aequinoctialis</i>	X	X	X	X
<i>Canthon moniliatus</i>	X	X	X	
<i>Canthon vazquezae</i>				X
<i>Copris incertus</i>	X			
<i>Copris tridentatus</i>		X		
<i>Coprophanaeus chiriquensis</i>				X
<i>Coprophanaeus pecki</i>	X	X	X	X
<i>Coprophanaeus solisi</i>			X	X
<i>Deltochilum gibbosum</i>	X			
<i>Deltochilum mexicanum</i>				X
<i>Deltochilum parile</i>			X	
<i>Deltochilum pseudoparile</i>	X	X		
<i>Dichotomius amicitiae</i>				X
<i>Dichotomius agenor</i>	X			
<i>Dichotomius femoratus</i>		X		
<i>Dichotomius rodrigo</i>		X		
<i>Dichotomius satanas</i>	X	X	X	X
<i>Eurysternus caribaeus</i>	X	X		
<i>Eurysternus foedus</i>	X	X		
<i>Eurysternus magnus</i>			X	
<i>Eurysternus mexicanus</i>	X			
<i>Eurysternus plebejus</i>	X	X	X	
<i>Eurysternus velutinus</i>	X		X	X
<i>Megathoposoma candezei</i>		X		
<i>Ontherus pseudodidymus</i>			X	X
<i>Onthophagus acuminatus</i>	X	X	X	X
<i>Onthophagus coriaceoumbrosus</i>	X	X		
<i>Onthophagus coscineus</i>			X	X
<i>Onthophagus crinitus</i>	X			
<i>Onthophagus incensus</i>	X		X	
<i>Onthophagus nyctopus</i>	X		X	X
<i>Onthophagus orphnoides</i>				X

<i>Onthophagus praecellens</i>	X	X	X	
<i>Onthophagus propraecellens</i>	X			
<i>Pedaridium pilosum</i>	X		X	
<i>Phanaeus pyrois</i>	X	X	X	X
<i>Scatimus erinnyos</i>	X	X	X	X
<i>Sulcophanaeus noctis</i>	X	X	X	
<i>Sulcophanaeus velutinus</i>			X	
<i>Uroxys depressifrons</i>			X	X
<i>Uroxys nebulinus</i>	X		X	X

Anexo 2. Análisis de conglomerados con método Encadenamiento promedio (Average Linkage) y distancia de correlación de Pearson, con línea de corte 0.55, con el fin de identificar variables ambientales relacionadas y evitar efecto de colinealidad.



Anexo 3. Correlaciones de Pearson entre variables ambientales y la comunidad de escarabajos coprófagos.

Variables	N		S	
	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
Altitud	-0.18000	0.30000	-0.05000	0.78000
Epifitas %	-0.03000	0.87000	0.03000	0.88000
Temperatura ambiental	-0.00160	0.99000	0.05000	0.78000
Humedad ambiental	-0.00160	0.99000	0.05000	0.78000
Temperatura de suelo	0.16000	0.34000	-0.05000	0.75000
Compactación	0.15000	0.39000	0.02000	0.91000
Humedad de suelo	0.01000	0.94000	0.03000	0.87000
Cobertura %	0.09000	0.59000	0.11000	0.53000
Arena %	-0.19000	0.27000	-0.03000	0.87000
Limo %	0.96000	0.00000	0.57000	0.00029
Arcilla %	0.50000	0.00210	0.99000	0.00000

5 ARTÍCULO 2

EFFECTO POTENCIAL DEL CAMBIO CLIMÁTICO SOBRE LA DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS (COLEOPTERA:SCARABAEIDAE:SCARABAEINAE) EN UN PAISAJE FRAGMENTADO AL SUR DE COSTA RICA.

Resumen

Predecir cuales son los efectos del cambio climático sobre la biodiversidad ha sido objeto de estudio en los últimos años. En este trabajo se realizó la modelación de nicho ecológico y distribución potencial de especies de escarabajos coprófagos para un paisaje fragmentado de carácter altitudinal ubicado al Sur de Costa Rica, en dos escenarios de cambio climático para el año 2020. Se generaron hipótesis de distribución potencial para 42 especies de escarabajos registradas en la región, los resultados sugieren que las poblaciones de escarabajos asociadas a áreas de bajas altitudes serán las más afectadas ya que los mayores porcentajes de recambio se presentarán en estas zonas lo cual podría sugerir un movimiento de especies de zonas bajas hacia zonas altas. Ya que no se tuvo en cuenta variabilidad climática en la modelación como, frentes fríos, fenómeno del niño y otros eventos climáticos tempestivos se debe tener cautela con la interpretación de la información que se genere de esta investigación, sin dejar de lado que es una herramienta útil para la toma de decisiones frente al calentamiento global y su efecto sobre la biodiversidad.

Palabras claves: Cambio climático, modelos de nicho ecológico, escarabajos coprófagos

5.1 Introducción

El cambio climático global es una variable más que se suma a las amenazas de la biodiversidad. Investigaciones sobre el efecto del cambio climático en la biodiversidad se ha incrementado en la última década (Parmesan 1996, Peterson *et al.* 2002, Pearson y Dawson 2003, Thuiller 2004, Hannah y Lovejoy 2005, Araujo 2007), observándose cambios en la fisiología, fenología y distribución de especies, cambios atribuidos a recientes tendencias de incremento en la temperatura y disminución en la precipitación (Hannah *et al.* 2005).

El grupo de Expertos sobre el Cambio Climático advierte que según las estimaciones más optimistas relativas al calentamiento en el siglo XXI se prevé un aumento de entre 1.8 a 4.0°C, el cual podría acrecentar aún más la pérdida de biodiversidad, la degradación de la tierra, bosques y agua dulce; este efecto del cambio global, al influir en procesos ecológicos y funcionales, también influye en los servicios ecosistémicos que aportan los bosques al bienestar humano, alterando procesos naturales de los ecosistemas (IPCC 2002).

El conocer la distribución de las especies y sus causas contribuye con argumentos más consistentes en el trabajo de conservación de la biodiversidad (Brown 1995). Estudiar los patrones de distribución con respecto a factores ambientales con grupos biológicos focales, que se utilizan como herramienta en trabajos de conservación y biodiversidad dentro de escenarios de cambio climático, puede aportar a la toma de decisiones sobre el manejo de la biodiversidad a largo plazo. Recientemente los modelos de distribución de especies se han consolidado como una herramienta en taxonomía, ecología, biogeografía, evolución y más recientemente se aplican en modelaciones del impacto del cambio climático y el diseño de estrategias de mitigación y adaptación tendientes a la conservación de los ecosistemas que albergan las especies (Brown 1984, Guisan y Zimmerman 2000, Guisan y Thuiller 2005, Sánchez-Cordero y Martínez Meyer 2000, Peterson *et al.* 2002, Navarro *et al.* 2003, Graham *et al.* 2004, Soberón y Peterson 2005).

El creciente interés en predecir distribuciones geográficas de las especies ha generado el desarrollo y aplicación de diferentes técnicas que tiene como fundamento el concepto de nicho ecológico, donde combinando variables ambientales con registros de presencia de una especie dada se generan hipótesis de distribución potencial ya sea en periodos actuales o en escenarios de cambio, sugiriendo posibles áreas de presencia y patrones de distribución (Graham *et al.* 2004, Elith *et al.* 2006). El Algoritmo Genético para Predicción de conjunto de reglas GARP, es una técnica computacional basada en programas de inteligencia artificial, que infiere un nicho ecológico con base en algoritmos computacionales, en un ambiente de aprendizaje de tal manera que genera nichos ecológicos potenciales (Stockwell 1999, Stockwell y Peters 1999).

Efectos del cambio climático sobre la distribución de especies ha sido abordado por diversos autores y enfocados principalmente a aves, mariposas y vegetación en zonas templadas (Pearson *et al.* 2002, Pearson y Dawson 2003, Thuiller 2003, Anciaës y Peterson 2005, Araujo *et al.* 2005 Beaumont *et al.* 2005, Thuiller *et al.* 2005, White y Kerr 2006). Para Latinoamérica incluida Costa Rica no han sido muy extensos los estudios realizados al respecto y han sido enfocados principalmente hacia ecosistemas, plantas aves y anfibios (Peterson *et al.* 2002, Pounds et al. 1999, Karmalkar *et al.* 2008).

La zona de estudio se ubica en un área de especial interés ya que alberga una alta biodiversidad de Costa Rica, se encuentra en inmediaciones del principal remanente de bosque lluvioso tropical en toda la vertiente del Pacífico de América Central en la Península de Osa y sus zonas adyacentes, el cual es identificado como el bosque lluvioso primario más extenso en Costa Rica ubicado en el Parque Internacional La Amistad junto con el (Céspedes 2006).

De acuerdo a los argumentos anteriores, se plantea como propósito de este estudio, evaluar el efecto potencial de cambio climático sobre las especies en un paisaje fragmentado ubicado al sur de Costa Rica, utilizando como grupo indicador los escarabajos coprófagos, y de esta manera responder la siguiente pregunta de investigación ¿Cuáles serán los efectos del cambio climático en la distribución potencial futura de las especies de escarabajos coprófagos?

5.2 Materiales y Métodos

5.2.1 Descripción del área de estudio

El área de estudio se localiza en la zona sur de Costa Rica, entre las Áreas de Conservación Osa (ACOSA) y La Amistad Pacífico (ACLA-P), en una red ecológica de conectividad propuesta por Céspedes (2006), entre las coordenadas 08°39'25.1"N 083°10'14.4"W y 08°59'38.6"N 082°58'15.8"W, el rango altitudinal de la región va desde el nivel del mar hasta los 1800 msnm (Figura 15).

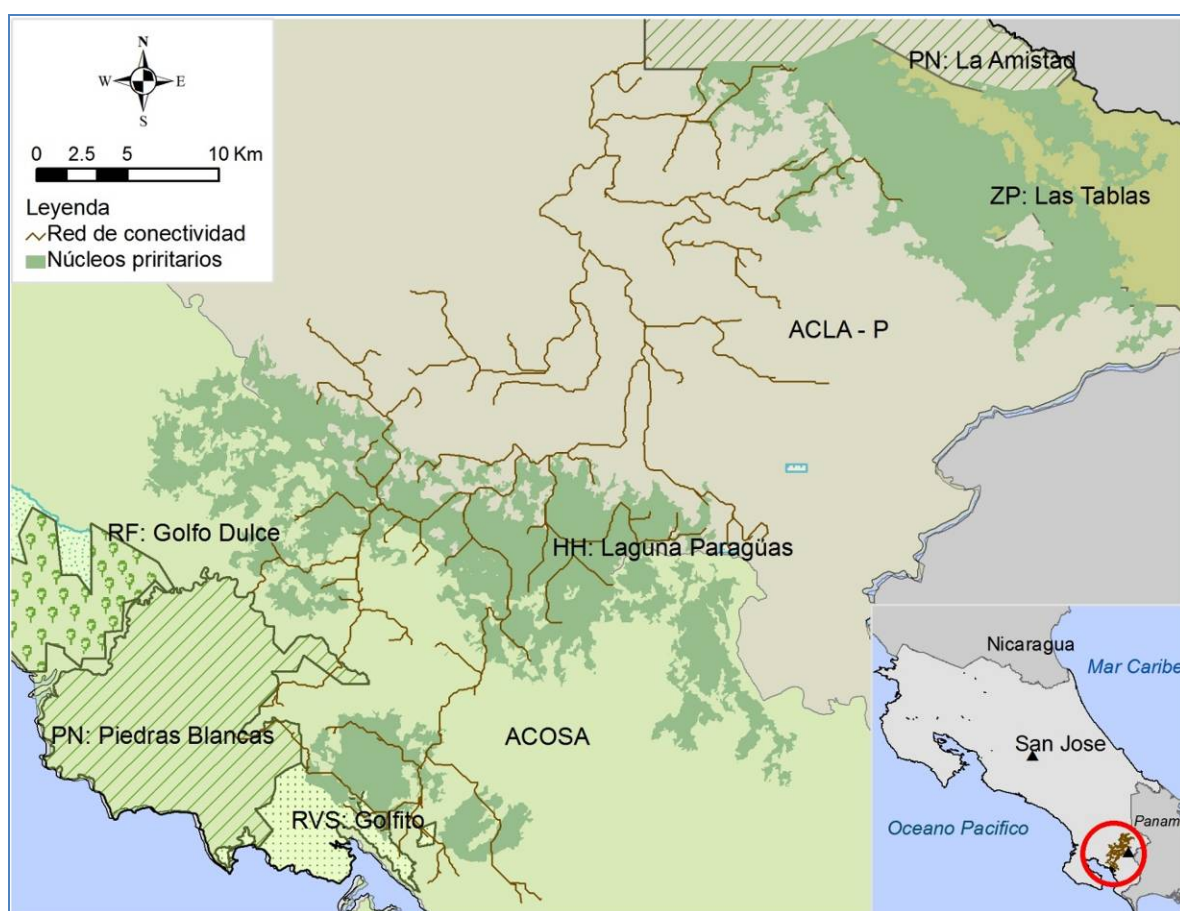


Figura 15. Localización área de estudio. ACLA – P: Área de conservación Pacífico la Amistad; ACOSA: Área de Conservación OSA. PN: Parque Nacional; RF: Reserva Forestal; RVS: Refugio de Vida Silvestre; ZP: Zona Protectora.

De acuerdo al Atlas de Costa Rica (ITCR 2004) en el área de estudio se encuentran representadas 8 zonas de vida que corresponden a Bosque muy húmedo tropical, Bosque muy húmedo premontano transición a basal, Bosque muy húmedo tropical transición a premontano, Bosque muy húmedo premontano, Bosque muy húmedo premontano transición a pluvial, Bosque muy húmedo montano bajo, Bosque pluvial premontano, Bosque pluvial montano bajo. El paisaje se establece como fragmentado (paisaje que mantiene entre 10 y 60% de cobertura forestal), de acuerdo a la clasificación de McIntyre y Hobbs (1999), debido a que mantiene aproximadamente un 31 % de bosque; por otro lado, los principales usos de suelo presentes en la región son: Bosque, Charrales y tacotales, plantaciones, café, palma de aceite, pastos, cultivos anuales y cultivos de piña (Céspedes 2006).

5.2.2 *Proyección de la fauna de Scarabaeinae*

Para modelar la distribución potencial futura de de los escarabajos coprófagos, se planteó generar hipótesis de distribución potencial a partir de datos de presencia de las especies registradas para la región y, conjuntos de datos ambientales representados en mapas digitales actuales para luego proyectarlas en escenarios de cambio climático, con base en la metodología de modelación planteada por Peterson *et al.* 2002.

Para definir las especies sobre las cuales se debían realizar las proyecciones, se llevo acabo una evaluación ecológica rápida entre los meses de abril a julio del año 2008, en 36 bosques distribuidos a lo largo de la red de conectividad desde los 0msnm hasta los 1500 msnm (Figura 16), obteniendo un total de 47 especies de Scarabaeinae para la red (Anexo 3).

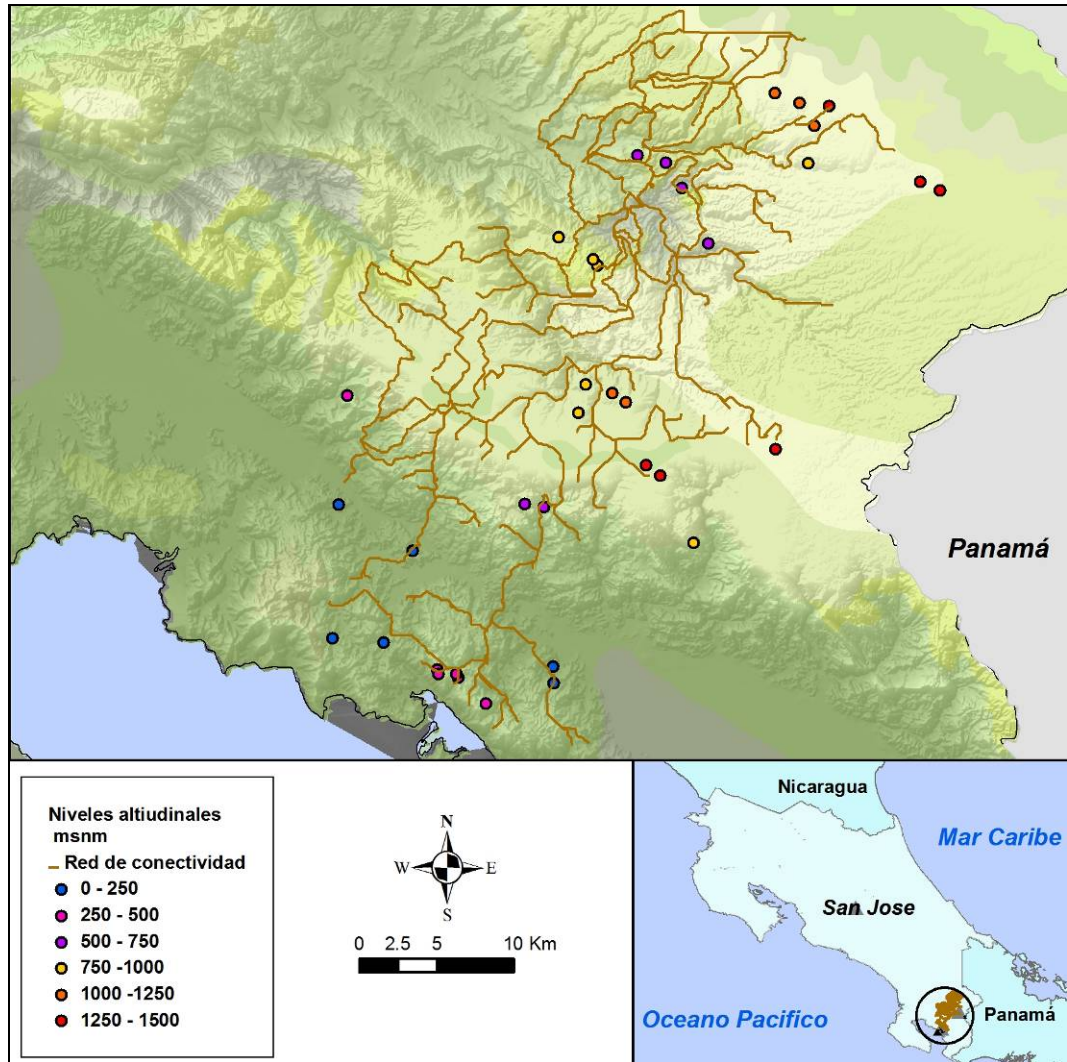


Figura 16. Bosques donde se realizó la Evaluación ecológica rápida para identificar las especies de Scarabaeinae a modelar.

5.2.3 Insumos de la modelación

- a) Registros de ocurrencia: Información de ocurrencia de las 47 especies de Scarabaeinae registradas para la red de conectividad (Anexo 1), la cual fue obtenida a partir de la evaluación ecológica mencionada arriba junto con, información de la base de datos *Atta* del Instituto Nacional de Biodiversidad de Costa Rica (INBIO), la cual contenía información nacional y 15 años de muestreo, se trabajo con un total de 2555 registros de observación. Esta información fue transformada a Shapefile utilizando ArcGIS 9.2, para luego ser cargada en la herramienta de modelación Desktop-GARP.

b) Variables ambientales, las variables ambientales incluidas en la modelación fueron:

- Grids de promedios anuales de temperatura y precipitación actual y futura
- Pendiente
- Modelo de elevación general para Costa Rica (Imbach 2004)
- Zonas de vida actuales y futuras (Jiménez 2009)

c) Las capas de Temperatura y precipitación actual fueron obtenidas de la base de datos mundial WorldClim (<http://www.worldclim.org/bioclim.htm>), cuentan con una resolución espacial de 1Km² (Hijmans *et al.* 2005). Para las capas actuales se utilizaron promedios anuales para el periodo 1950 – 2000 derivados interpolaciones de una base global de estaciones meteorológicas. Las capas futuras se obtuvieron a partir de promedios de temperatura y precipitación para dos escenarios de cambio climático, uno optimista (B2) y uno pesimista (A2) para el año 2020, los cuales fueron derivados Modelos Generales de Circulación (GMC), el modelo utilizado fue CCM3 en un escenario 2 x CO₂, desarrollado por Bala Govindasamy and Phil Duffy de los laboratorios nacionales de Lawrence-Livermore (Disponibles en: <http://www.worldclim.org/climchange.html>).

Los estos escenarios representan un cambio o tendencia ya sea en un contexto demográfico, social, económico, tecnológico y ambiental, contextos que están directamente relacionados con las fuerzas determinantes demográficas, económicas y tecnológicas de las emisiones de gases de efecto invernadero generadas por las actividades humanas.

El escenario A2 asume un 1% de aumento de CO₂ al año -1 sin considerar efectos de sulfatos de aerosol, mientras que B2, asume un 0,5% de aumento de CO₂ al año -1 y no considera efectos de a sulfatos de aerosol (Anciães y Peterson 2006).

5.2.4 Modelos de Nicho ecológico

Los modelos de nicho ecológico, se desarrollaron mediante la utilización de una herramienta computacional basada en programas de inteligencia artificial, la cual, infiere un nicho ecológico con base en algoritmos computacionales, en un ambiente de aprendizaje (Stockwell 1999, Stockwell y Peters 1999). El Algoritmo Genético para Predicción de conjunto de reglas (GARP, disponible en: <http://www.nhm.ku.edu/desktopgarp/Download.html>), extrapola las asociaciones entre los puntos de ocurrencia y el conjunto de datos ambientales para identificar áreas de presencia sobre un mapa, áreas que son ecológicamente similares a aquellas donde se encuentra la especie (Soberón y Peterson 2005).

La modelación de Nichos ecológicos se llevó a cabo, para 42 de las 47 especies de Scarabaeinae registradas para la zona, ya que se excluyeron cinco especies que contaban con menos de 10 registros de observación; el proceso de modelación se llevo acabo a nivel nacional con puntos de presencia para toda Costa Rica. Posteriormente se realizó el análisis y validación directamente en el paisaje estudiado. .

Las capas ambientales utilizadas fueron remuestreadas a una escala de 100 m, esta medida se tomo teniendo cuenta la extensión del paisaje estudiado, utilizando la extensión para ArcView 3.3, *Garpdataset*, con el fin de crear el conjunto de datos que seria utilizado en la modelación y que, este, estuviera en la misma resolución espacial y, a su vez transformarlo en formato ASCII grid, como lo requiere GARP, este procedimiento fue llevado tanto para las capas ambientales actuales como para las capas futuras.

El principio de esta técnica es encontrar una solución a un problema mediante un proceso iterativo de selección, evaluación, prueba, incorporación o rechazo. Un método es seleccionado regresiones logísticas y reglas bioclimáticas para luego aplicarlo a unos datos de entrenamiento del modelo (training data), y así crear una regla; las reglas pueden evolucionar por diferentes medios (truncación, puntos de cambio, cruzamiento entre reglas) para una máxima capacidad predictiva. La exactitud predictiva es luego evaluada sobre una base de 1250 puntos remuestreados de unos datos de prueba y 1250 puntos muestreados

aleatoriamente de la región de estudio en su totalidad. El cambio en la exactitud de la predicción de una iteración a la siguiente es usado para evaluar si una regla en particular debería ser incorporada dentro del modelo, y el algoritmo se ejecuta un mínimo de 1000 veces o hasta convergencia (Peterson 2003).

Con el fin de verificar la exactitud del modelo se siguió la metodología planteada por Anderson *et al.* 2003, la cual se basa en identificar errores de omisión (no tener en cuenta en la modelación áreas donde ha sido registrada una especie) y errores de comisión (áreas de sobre - predicción), por lo que se definieron parámetros de medidas de omisión extrínsecas (Extrinsic omission measure), umbrales de omisión suavizados con un 20 % de distribución (Omission threshold soft), un máximo de 20 modelos bajo umbrales de omisión duros, y un máximo de 50 modelos para cada especie, con cinco mejores modelos de distribución (bestsubsets), los cuales fueron sumados en AcGis 9.2, identificando las zonas con mayor pseudo - probabilidad de presencia, de tal manera que se combinan e igualan los modelos que predicen presencia en cada celda (Anderson *et al.* 2003, Cirelli 2006).

Finalmente, los modelos de nicho ecológico fueron construidos y validados con base en registros actuales y condiciones ambientales actuales, una vez realizado este procedimiento, su conjunto de reglas fue proyectado en los escenarios de cambio (escenarios de emisiones) seleccionados

5.2.5 Riqueza de especies

Se tomó como medida de riqueza de especies, la suma de los mapas de modelos resultantes para cada especie. Este procedimiento se llevo a cabo tanto para la distribución potencial actual como para las predicciones futuras.

5.2.6 Recambio de especies

Se evaluó el recambio de especies para cada escenario de cambio climático, teniendo en cuenta factores de colonización (áreas potenciales a ser ocupadas por n especies) y extirpación local (áreas de pérdida de especies), adoptando la metodología de Peterson *et al.* 2002, los cuales evaluaron los patrones geográficos en estos cambios, bajo el supuesto de áreas contiguas de dispersión. Tanto las colonizaciones (C) como las extirpaciones locales (E), se evaluaron para cada especie y se promediaron con la suma de los mapas, de esta manera, se sumaron los cambios de distribución a través de la fauna entera de Scarabaeinae. Para luego medir el porcentaje esperado del recambio, mediante la aplicación de la siguiente fórmula: $100(E+C)/(S + C)$.

5.3 Resultados

Se generaron 42 modelos de nicho ecológico correspondientes a las especies presentes en la red de conectividad, con una significancia del 95 % ($P \leq 0.005$), lo cual sugiere un alto nivel de confianza para las predicciones realizadas de, distribuciones geográficas potenciales, y cambios evidenciados en este trabajo.

Las hipótesis de distribución para las especies sugirieron cambios en la distribución de las especies con pérdidas de poblaciones en las zonas más bajas y cercanas a la costa (Figura 17).

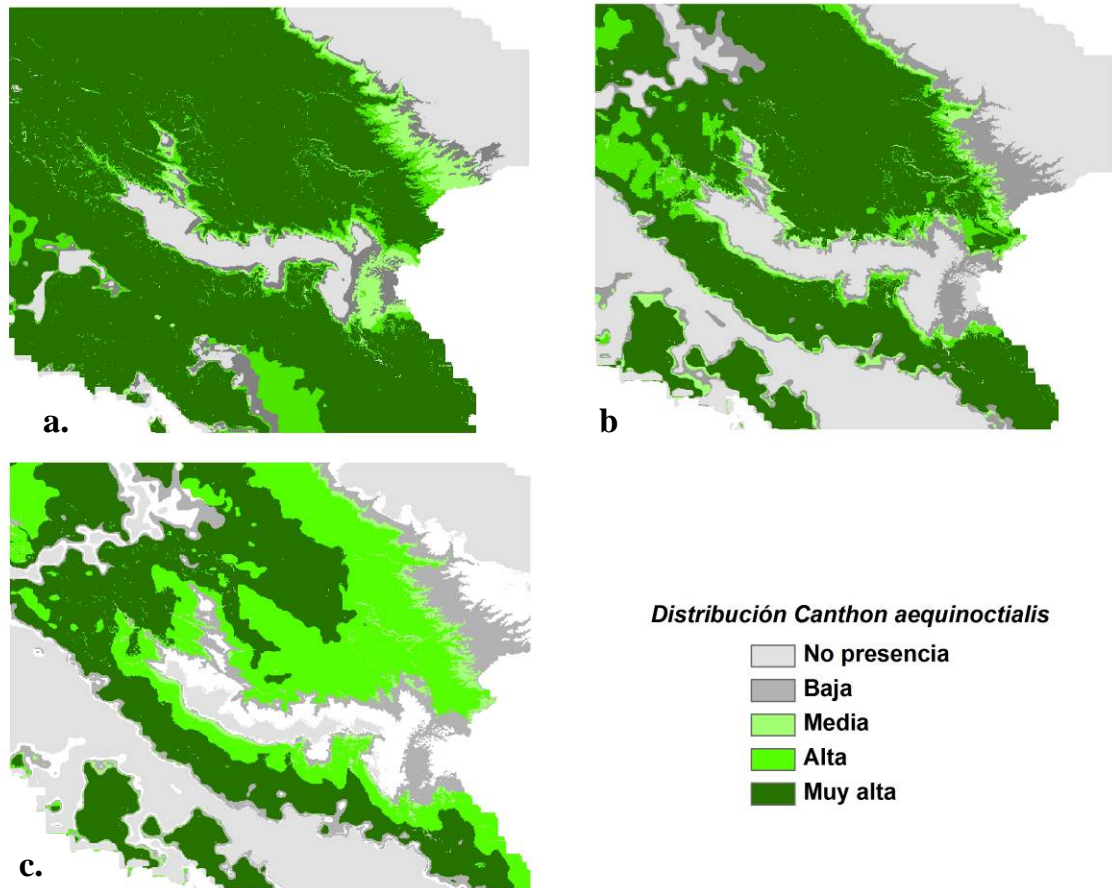


Figura 17. Hipótesis de distribución potencial para *Canthon aequinoctialis* en dos escenarios de cambio climático para el año 2020, en un paisaje del Sur de Costa Rica. a. Distribución potencial actual, b. Distribución potencial escenario B2, c. Distribución potencial escenario A2.

El cálculo de cambio de área se realizó para el escenario optimista (B2), este cálculo sugirió que habría más pérdida de áreas habitables que ganancias o colonizaciones para la mayoría de las especies (Anexo 4); de las 42 especies modeladas, se observó que solamente dos podría estar colonizando nuevas áreas: *Onthophagus crinitus* y *Dichotomius agenor*, y que presumiblemente podrían colonizar nichos en un 3.1% del área total o un 13.9% respectivamente y, las dos cambiarían su distribución con respecto a las zonas de vida en las que actualmente se encuentran, bosque muy húmedo tropical (bmh-T) y bosque húmedo tropical (bh-T) a bosque muy húmedo tropical (bmh-T) (Anexo 4).

Por otro lado, se observaron pérdidas de área superiores al 10 % sobre el área total de la red, así mismo se observó un acomodamiento con respecto a las zonas de vida, puesto que se presentan reducción de distribución o, movimientos de una zona a otra, se notan casos como el de *Onthophagus coscineus*, *Onthophagus acuminatus*, que actualmente se encuentra en cuatro zonas de vida para la modelación de Jiménez 2009 y, la predicción establece que esta especie se presentara en dos zonas de vida (Anexo 4).

5.3.1 Riqueza potencial

La modelación de riqueza (S) actual, predijo una amplia distribución a lo largo de la zona de estudio, principalmente en las zonas intermedias de la red; por otro lado, se observó una tendencia de disminución de S en los escenarios de cambio climático evaluados, observándose que la mayor proporción de pérdida de áreas habitables se presentó en el escenario A2 ; así mismo, se observó que la menor disminución de S se presentó en el escenario B2, y a su vez, que las zonas de bajas altitudes cercanas a la costa, fueron las zonas con mayor disminución en la riqueza de especies (Figura 18).

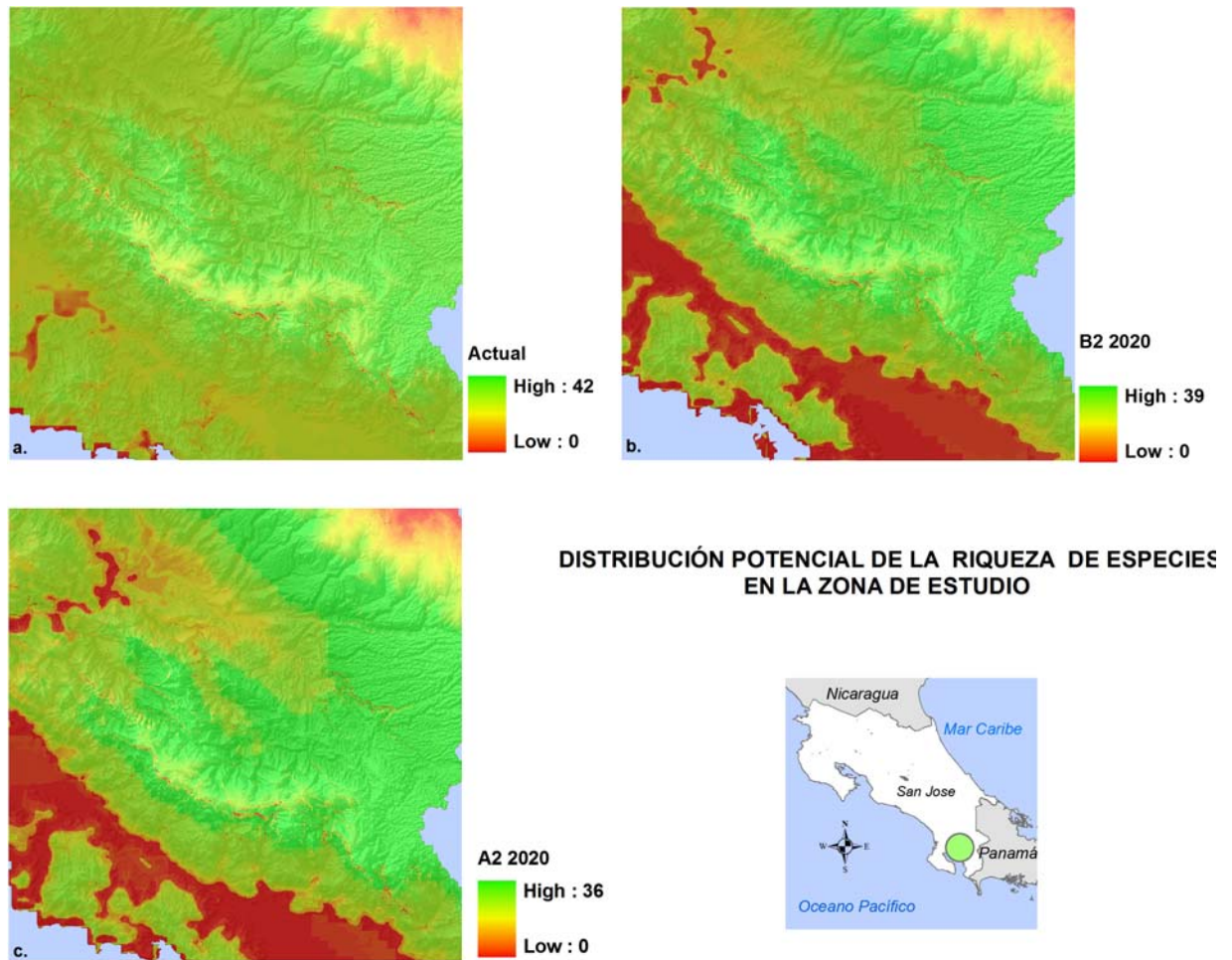


Figura 18. Promedios de riqueza potencial de especies (S) de Scarabaeinae en la zona de estudio. a. Distribución potencial actual; b. Distribución potencial escenario B2; c. Distribución potencial escenario A2.

5.3.2 Distribución potencial y variables ambientales

Al contrastar cada una de las predicciones de escenarios junto con las variables ambientales incluidas en la misma, se observó que los cambios en la distribución se encontraban relacionados con el aumento de la variable temperatura o la disminución de la variable precipitación, obteniéndose reducción de áreas con condiciones apropiadas para el establecimiento de especies de Scarabaeinae en la zona.

Por otro lado, es posible que la redistribución de las zonas de vida influya en el reacomodamiento de las especies de Scarabaeinae en la red de conectividad; se notó que zona de vida bmh-P es la zona que, alberga más especies de Scarabaeinae a lo largo de los diferentes escenarios en sus remanentes (Figura 19).

Escenario actual

Las zonas de mayor temperatura así como de precipitación en la región, se presentan en las áreas de altitudes más bajas (Figura 5 a, b, c), al igual que una alta riqueza y buena representatividad de especies de la región; por otro lado, se observa que la zona de vida que alberga más especies es el bosque muy húmedo premontano (bmh-P) (Figura 19).

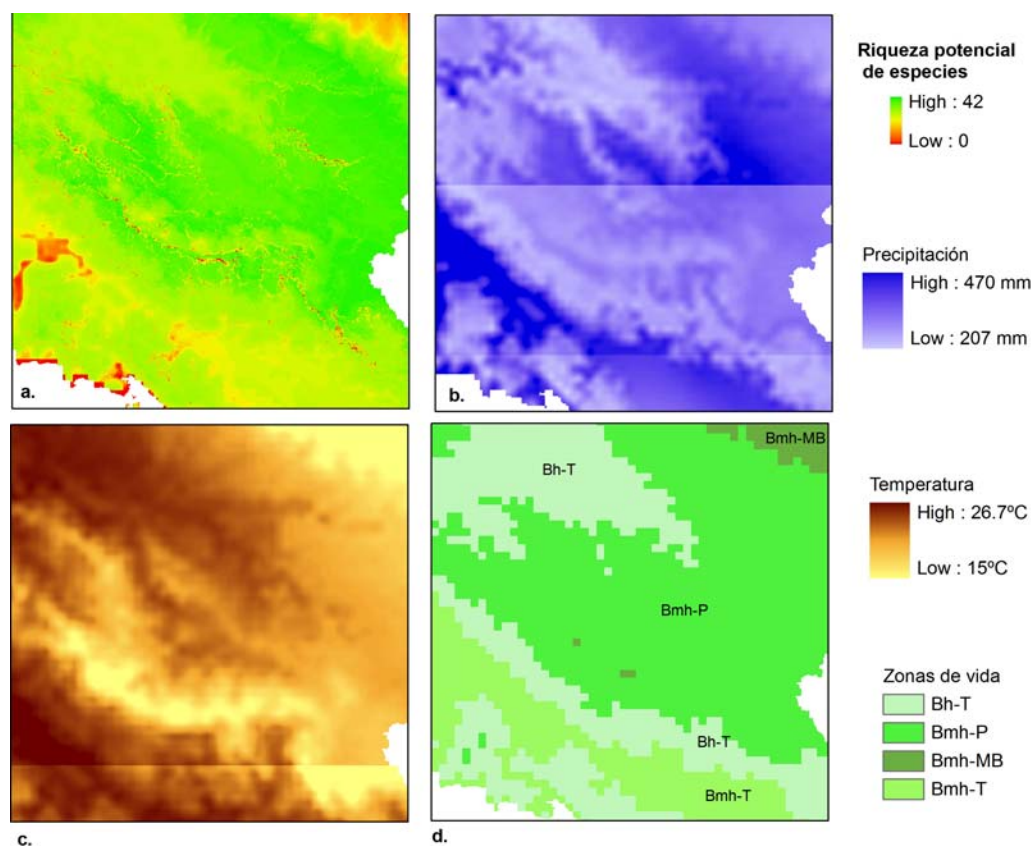


Figura 19. Promedios de riqueza potencial de especies (S) de Scarabaeinae en la zona de estudio. a. Distribución potencial actual; b. Distribución potencial escenario B2; c. Distribución potencial escenario A2.

Escenario A2

Para este escenario se observan cambios en la distribución de la riqueza, notándose que la precipitación disminuye al menos 42 mm en las regiones de mayor precipitación y 25mm en las zonas de menor precipitación y, la temperatura aumenta más en zonas bajas y de mayor precipitación mientras que disminuye en menor medida con respecto a las zonas altas, en las zonas del rango más bajo de temperatura y menor precipitación (Figura 6 a, b, c); con respecto a las zonas de vida se observa que disminuye el bosque muy húmedo premontano (bmh-P) y aumenta de área el bosque húmedo tropical (bh-T) y desaparece el bosque muy húmedo montano bajo (bmh-MB), a pesar de que el bmh-P disminuye en área continua manteniendo la mayor riqueza potencial de especies (Figura 20).

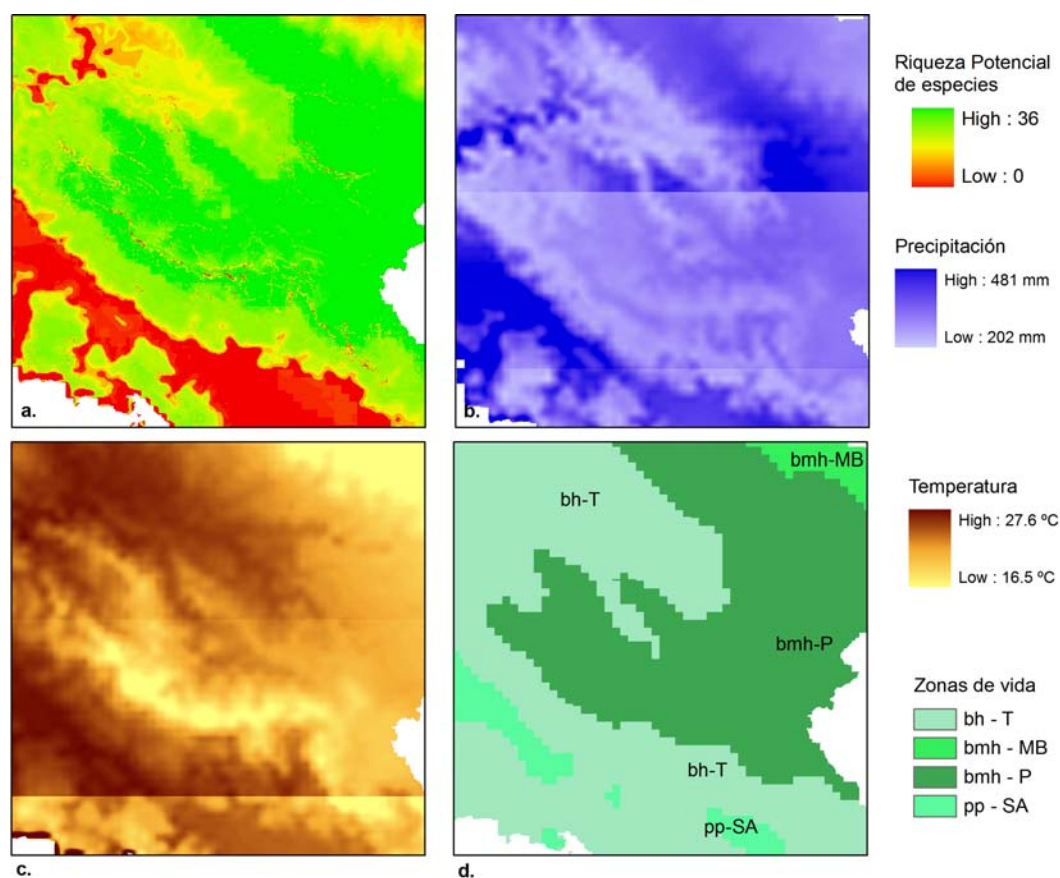


Figura 20. Distribución de *S* de Scarabaeinae para el escenario A2_2020 en la Zona de estudio **b**. Rangos de precipitación; **c**. Temperatura **d**. Zonas de vida.

Escenario B2

Los cambios observados para este escenario son menos severos que en el A2, La reducción en la precipitación es de 20 mm ~ en las áreas de mayor precipitación, mientras que en las zonas de menor precipitación es de 13 mm, la temperatura aumenta en menor medida, igualmente se observa que la mayor pérdida de especies podría darse en las zonas más bajas de la red y con mayores rangos de precipitación y temperatura (Figura 8 a, b, c); para las zonas de vida se nota que podría desaparecer para la región el bosque muy húmedo montano bajo (bmh-MB), que el bosque muy húmedo premontano pierdo poca área y que sigue albergando la mayor riqueza de especies para la red, mientras que el bosque muy húmedo tropical (bh-T), aumenta su extensión pero no logra mantener una alta riqueza de especies de escarabajos (Figura 21).

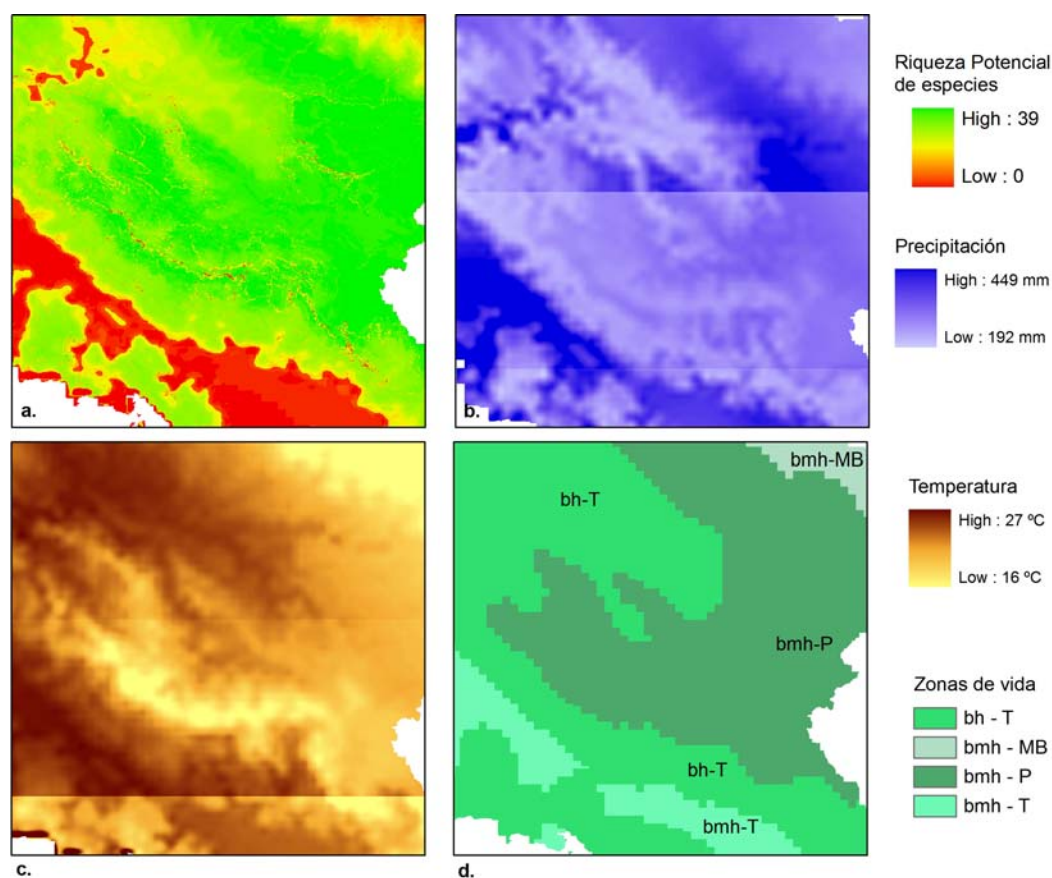
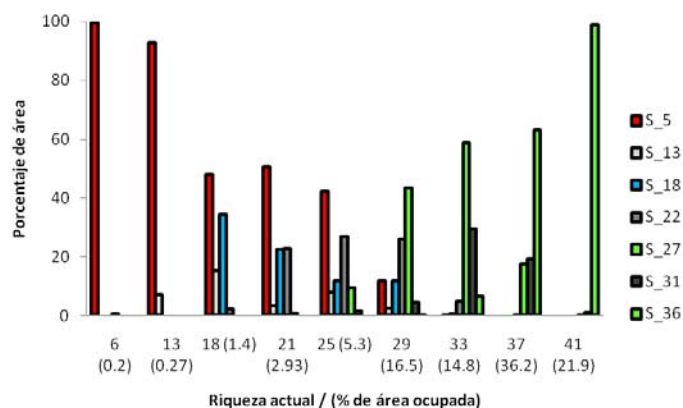


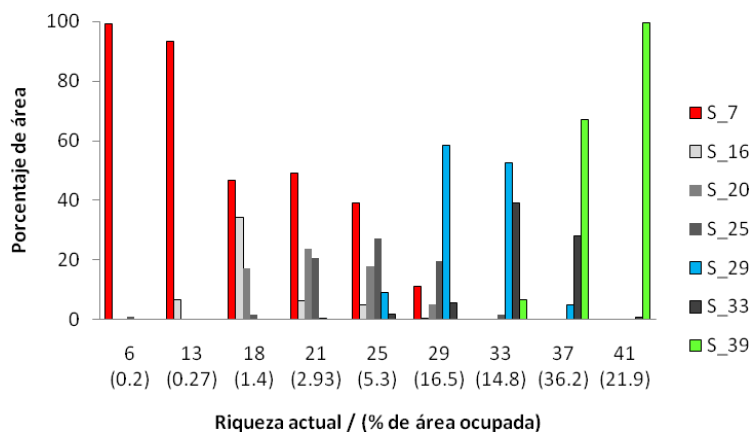
Figura 21. Distribución de *S* de Scarabaeinae para el escenario B2_2020 en la Zona de estudio **b**. Rangos de precipitación; **c**. Temperatura **d**. Zonas de vida..

5.3.3 Cambios de la distribución de riqueza de especies con respecto al área

Con respecto a la riqueza de especies se observó que disminuye en los diferentes escenarios. Se notaron áreas que contienen una riqueza de 33 especies actualmente y que en el escenario A2 un 60% de esta podría ver reducida su riqueza a 27 especies; sin embargo se notó un leve resultado de incremento en el escenario B2 en pequeñas áreas que suman el 0.2% del total de la área de estudio, actualmente albergan seis especies y para este escenario podrían tener un incremento o ganancia en su riqueza de una especie para el 100% de esta área (Figura 22).



a.



b.

Figura 22. Cambio en área de la Riqueza de especies (S) a través de los escenarios de cambio climático. **a.** Riqueza actual vs. escenario A2-2020; **b.** Riqueza actual vs. escenario B2-2020. El área de influencia de zona de estudio es de 70414 ha.

5.3.4 Recambio de especies

El cálculo de predicción de colonización, indicó que un máximo de 18 especies y un mínimo de una a cuatro especies podrían colonizar áreas en las condiciones climáticas futuras (Figura 23); mientras que el cálculo de extirpaciones locales arrojó valores mucho más altos, evidenciándose áreas con más pérdidas de especies que ganancias encontrándose valores entre 8 y 38 especies desaparecidas localmente.

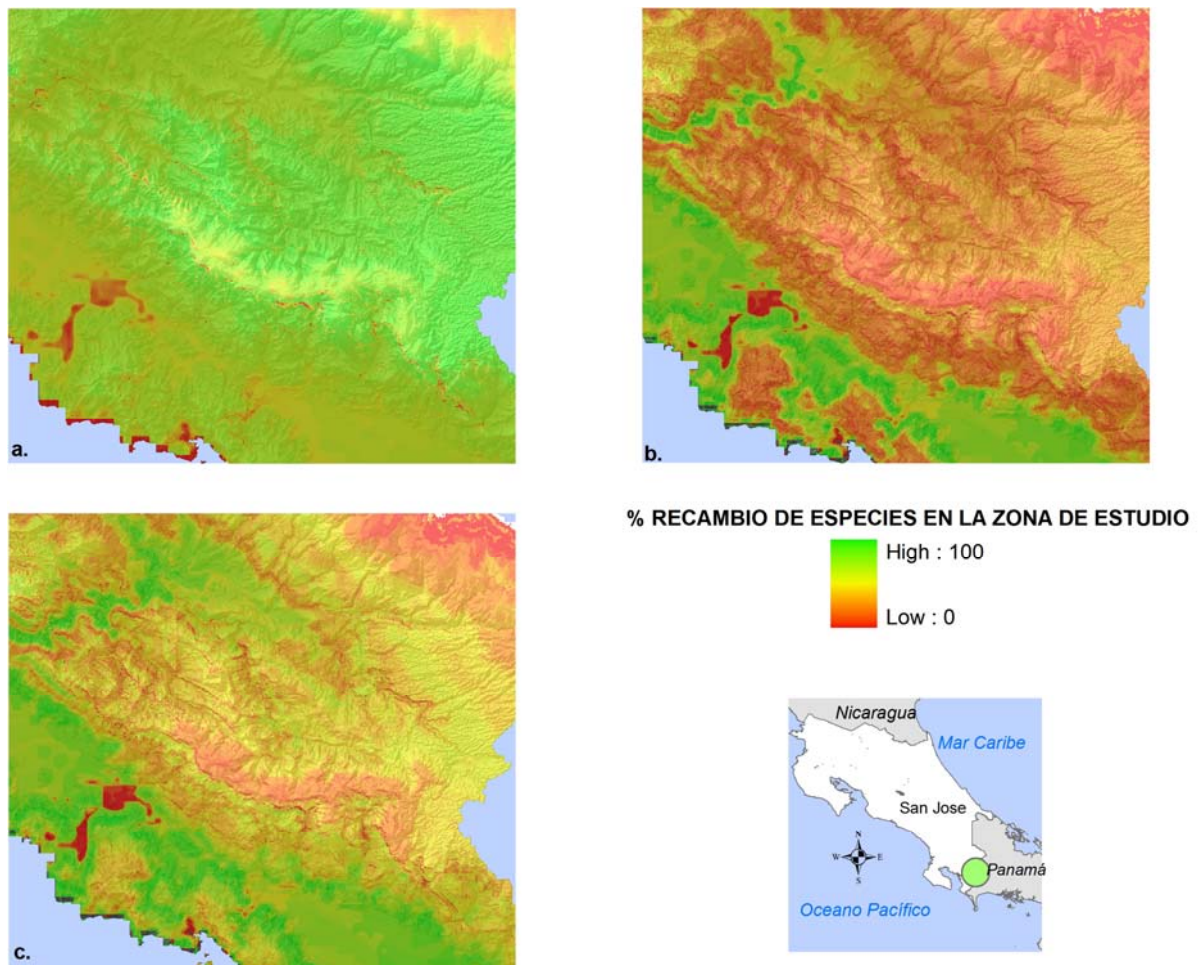


Figura 23. Recambio de especies de Scarabaeinae en la zona de estudio, para el periodo 2020 **a.** Riqueza potencial actual (nivel 5 (37 - 42); **b.** Recambio escenario B2, **c.** Recambio escenario A2.

Finalmente, se observó un alto recambio de especies a lo largo de la red para los diferentes escenarios, con mayor porcentaje de cambio en la región baja de la red en zonas cercanas a la costa, entre el 60 y 100%, los valores más altos de recambio se presentaron en el escenario A2 (Figura).

5.4 Discusión

A pesar de que Costa Rica es uno de los países de Latinoamérica que mejor conoce la fauna de Scarabaeinae, aun faltan regiones como parte del pacifico sur por realizar profundos estudios y caracterizaciones del grupo (Kohlmann *et al.* 2007); es así que, estudios como el presente pueden aportar en ampliar el conocimiento de la distribución de especies del grupo, mediante la identificación de posibles áreas que por diferentes causas no han podido ser estudiadas y que más adelante podrían ser corroboradas en campo a partir de los resultado aquí presentados.

Por otro lado, es importante resaltar que para este estudio no se tuvo en cuenta variabilidad climática como: frentes fríos, fenómeno del niño o similares, y cambios en los hábitats por fragmentación o intervenciones antrópicas, que podrían afectar de alguna manera la distribución y procesos ecológicos de las poblaciones biológicas en un momento dado; así mismo, las condiciones biogeográficas y de historia natural se asumieron a partir de la bibliografía y el criterio de expertos, por lo tanto, las interpretaciones presentadas en este documento se deben asumir con cautela, más como herramientas predictivas que pueden funcionar, como un punto de partida argumentado con respecto a la toma de decisiones, estrategias y medidas de conservación, para contrarrestar los efectos de un cambio climático alterado, sobre la biodiversidad en la zona.

Los resultados de este trabajo evidenciaron un cambio en la distribución de especies de escarabajos, los principales cambios se presentaron en las zonas bajas de la región, estos cambios se evidencian principalmente en desaparición de poblaciones de especies presentes en estas zonas, hecho que probablemente puede deberse a que el desplazamiento horizontal de las

especies no es favorecido por el fuerte efecto de las variaciones ambientales en estas zonas, Parmesan en 1996 planteó que las poblaciones de especies de zonas bajas, podrían tender ser más vulnerables a los efectos del calentamiento global, y por lo tanto habría una tendencia de movimiento hacia los polos o hacia zonas elevadas altitudinalmente.

Los cambios de área son tanto en pérdida como de ganancia, y estos dependerán mucho de la ecología, capacidad de dispersión y adaptación de las especies lo cual determinará la expansión o la reducción de área de distribución (Peterson *et al.* 2001). Diez especies perderían entre el 10% y el 18.9% del área de distribución, y en la mayoría de los casos reducirían su distribución en las área de zonas de vida, disminuyendo su presencia entre dos y tres zonas de vida dependiendo de la especie (Anexo 2); por otro lado la mayoría de estas especies están asociadas a sitios muy húmedos y de bajura con los mayores rangos de precipitación (Figura 5b).

Estudios de patrones de distribución de escarabajos con respecto a la altitud concluyen que a medida que aumenta la elevación disminuye la riqueza y diversidad de Scarabaeinae, por lo tanto se presenta un recambio de especies reflejándose en un reemplazamiento de especies o de niveles supra específicos géneros y subfamilia, siendo poco probable que especies de zonas bajas colonicen o amplíen su distribución hacia altitudes superiores en el Neotrópico actualmente (Lobo y Halffer 2000, Escobar 2000, 2006, 2007). Sin embargo al cambiar las condiciones ambientales en los escenarios de cambio, es posible que zonas elevadas altitudinalmente presenten las condiciones más adecuadas para especies de zonas bajas adaptadas a temperaturas altas y así éstas puedan desplazarse altitudinalmente

Se observó que solamente dos especies podrían tener opciones de colonizar nuevas áreas, sin embargo, esta colonización se da en áreas que son contiguas y muy cercanas a su distribución actual, sugiriendo que el rango de dispersión de las poblaciones es de cortas distancias; *Onthophagus crinitus*, esta especie se ha colectado en bosques desde altitudes muy bajas 35msnm~ hasta los 1756msnm en Costa Rica, desde Guanacaste hasta el pacífico sur, alimentándose de diferentes fuentes de alimento como: excremento de mono congo, caballo, danta y humanos (Kohlmann y Solís 2001), está asociada a bosques húmedos a muy húmedos,

que son los hábitats más abundantes de la región y los que se van a lograr mantener, por lo que se podría sugerir que las poblaciones de esta especie del pacífico sur podrían adecuarse a los cambios. Con respecto a la segunda especie *Dichotomius agenor* aunque no se ha encontrado en tantas fuentes de alimento con *O. crinitus*, se establece muy bien en pastizales y áreas abiertas de bajura de la zona húmeda de Costa Rica asociados a las zonas de vida Bosque muy húmedo premontano y Bosque húmedo Tropical (Kohlmann y Solís 1997).

Los altos valores de recambio de las especies en las zonas bajas de la red, sugiere que las especies de estas zonas van a desplazarse, adaptarse o extinguirse localmente. Los escarabajos coprófagos son sensibles a los cambios ambientales, ya sea por efectos directo de fragmentación y reducción de sus hábitats, o para este caso un cambio ambiental directo y que definitivamente esta modificando sus hábitats y podría sugerir un fuerte impacto en las comunidades de estos insectos. Sin embargo la característica altitudinal de la región podría posibilitar el desplazamiento de las especies a zonas a las que se podrían acondicionar eventualmente.

Por último, se recalca que esta es una herramienta de predicción, que esta generando nichos ecológicos fundamentales y, faltaría profundizar y analizar otras dimensiones ecológicas o antrópicas como, interacciones con otras especies ya sea competencias, mutualismo o proveedores de alimento; y modelación de cambios de usos de suelo, lo cual podría cambiar los arreglos del paisaje donde se encuentran las especies y así alterar posibles rutas que les permitirán desplazarse para responder a los cambios que se vienen.

5.5 Conclusiones

- Estamos enfrentándonos a un nuevo cambio climático alterado que es inevitable, como consecuencia de las actividades humanas y que a su vez esta afectando la biodiversidad de manera inminente, reflejando en la reducción de poblaciones naturales sensibles que pueden proporcionar servicios ambientales al hombre.
- Herramientas predictivas como el GARP, aunque no incluyan todos los factores que determinan el establecimiento y distribución de las especies biológicas, son de gran utilidad

para empezar a tener elementos que pueden aportar en la toma de decisiones para enfrentar y amortiguar los cambios que se estarían presentando en los sistemas naturales.

- Utilizar grupos “focales” y muy conocidos para este tipo de trabajos, puede ser muy útil, ya que la información de historia natural, comportamiento y cambios evolutivos pueden facilitar el análisis y arrojar mayor información en las técnicas de modelamiento de nichos ecológicos.
- El carácter altitudinal de la región podría facilitar el desplazamiento de las poblaciones de escarabajos de zonas bajas a zonas un poco más altas con condiciones cercanas a sus requerimientos.

5.6 Bibliografía

- Anciañes, M; Peterson, AT. 2006. Climate change effects on neotropical manakin diversity based on ecological niche modeling. *The Condor* 108:778–791.
- Anderson, R; Lew, D; AT, Peterson. 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological modeling*, (162): 211-232.
- Beaumont, LJ; Hughes, L; Poulsen, M. 2005. Predicting species distributions: use of climatic parameters in BIOCLIM and its impact on predictions of species' current and future distributions. *Ecological Modeling*, (186):250–269.
- Collinge, SK. 2000. Effects of grassland fragmentation on insect species loss, colonization, and movement patterns. *Ecology*, (81):2211-2226.
- Carroll, SS; Pearson, DL. 1998. The effects of scale and sample size on the accuracy of spatial predictions of tiger beetle (Cicindelidae) species richness. *Ecography*, (21):401-414.
- Céspedes, MV. 2006. Diseño de una red ecológica de conservación entre la Reserva de Biosfera La Amistad y las áreas protegidas del Área de Conservación Osa, Costa Rica. Tesis Mag. Sc. Turrialba, CR, CATIE.164p.
- Cirelli - Villanova, V. 2006. Restauración ecológica en la Cuenca Apatlaco - Tembembe. Estudio de caso: Modelado de la distribución de la nutria de río, *Lontra longicaudis annectens*. Tesis Mag. Sc. México, MX, UNAM.142p.

- Díaz, A. 1997. Ecología y comportamiento de escarabajos rodadores del estiércol (Scarabaeidae: Scarabaeinae) de selvas y pastizales en los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México, México D.F.
- Escobar, F. 2004. Diversity and composition of dung beetles (Scarabaeinae) assemblages in a heterogeneous Andean landscape. *Trop. Zool*, (17): 123 -136.
- Escobar, F; Halffter, G; Arellano, L. 2007. From forest to pasture: an evaluation of the influence of environment and biogeography on the structure of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages along three altitudinal gradients in the Neotropical region. *Ecography*, (30): 193 – 208
- Escobar, F; Lobo, J.M; Halffter, G. 2006. Assessing the origin of Neotropical mountains dung beetle assemblages (Scarabaeidae: Scarabaeinae): the comparative influence of vertical and horizontal colonization. *J. Biogeogr*, (33): 1793 - 1803.
- Escobar, F; Lobo, JM; Halffter, G. 2005. Altitudinal variation of dung beetle assemblages in the Colombian Andes. *Global Ecol. Biogeography*, (14): 337-347.
- Favila, M. E. & G. Halffter. 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta. Zool. Mex*, (72):1-25.
- Graham, CH; Ferrier, S; Huettman, F; Moritz, C; Peterson, AT. 2004 New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends Ecol. Evol*, (19): 497–503.
- Guisan, A; Zimmermann, NE. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Model*, (135): 147–186.
- Guisan, A; Thuiller, W. 2005 Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, (8): 993–1009.
- Hanky, I; Cambefort, Y. (Eds). 1991. *Dung Beetles Ecology*. Princeton University Press. Princeton New Jersey. U.S.A.
- Hannah, L; Lovejoy TE; Schneider, SH. 2005. Biodiversity and climate change in context. In: Lovejoy T E y Hannah L. (Eds) 2005. *Climate Change and Biodiversity*. Yale University Press New Haven y London.
- Hijmans, RJ; Cameron, SE; Parra, JL; Jones, PG; Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas international. *Journal of climatology*, (25): 1965–1978.

- IPCC (Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático). 2000. Resumen para responsables de políticas Escenarios de emisiones. 27p.(Informe especial del grupo de trabajo III del IPCC). Consultado 11 dic. 2007. Disponible en: <http://www.ipcc.ch/pdf/special-reports/spm/sres-sp.pdf>
- IPCC (Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático). 2002. Cambio climático y biodiversidad. Gitay, H; Suárez, A; Watson, RT. y Dokken, DJ. eds. 85 p. (Documento técnico V del IPCC). Consultado 11 dic. 2007. Disponible en: http://www.ipcc.ch/pub/tpbiodiv_s.pdf
- ITCR (Instituto Tecnológico de Costa Rica). 2004. Atlas digital de Costa Rica. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Escuela de Ingeniería Forestal, Laboratorio de Información Geográfica, Cartago, CR.
- Kohlmann, B; Solís, A. 1997. El género *Dichotomius* (Coleoptera:Scarabaeidae) en Costa Rica. *G.it.Ent*, (8): 343-382 p.
- Kohlmann, B; Solís, A. 2001. El género *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica. *Giornale Italiano di Entomologia*, (49): 159-261p.
- Kohlmann, B; Solís, A; Ortwin, E; Soto, X; Russo, R. 2007 Biodiversity, conservation, and hotspot atlas of Costa Rica: a dung beetle perspective (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Zootaxa*, (1457): 1- 34.
- Lobo, JM; Veiga, CM. 1990. Interés ecológico y económico de la fauna coprófaga en pastos de uso ganadero. *Ecología*, (4): 313-331.
- Morrison, M; Marcot, G; Mannan, W. 1992. Wild-life habitat relationships. Concepts and applications. The Univ of Wisconsin Press. Wisconsin USA. 343p.
- Navarro, AG; AT, Peterson; Yoshinori, J; Nakazawa, U; Liebig-Fossas, I. 2003. Colecciones Biológicas, modelaje de nichos ecológicos y los estudios de la biodiversidad. En: Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía Juan J. Morrone, Jorge Llorente Bousquets Ed.(s). México. UNAM, Facultad de Ciencias. 2003. VI, 307 P.
- Morón, MA. 2004. Escarabajos. 200 millones de años de evolución. Instituto de Ecología. A. C. y Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza (Segunda edición).
- Parnesan, 2000. Climate and species range. *Nature* (382): 765 – 766.
- Pearson, RG; Dawson, TP; Berry, PM; Harrison, PA. 2002. SPECIES: A Spatial Evaluation of Climate Impact on the Envelope of Species. *Ecological Modeling*, (154): 289–300

- Pearson, RG; Dawson, TP. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful?. *Global Ecology & Biogeography*, (12): 361–371
- Peterson, AT. 2003. Projected climate change effects on Rocky Mountain and Great Plains birds: generalities of biodiversity consequences. *Global Change Biology*, (9): 647-655p.
- Peterson, AT; Ortega, MA; Bartley, J; Sánchez-Cordero, V; Soberón, J; Buddemeier, RH; Stockwell, DR. 2002 Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature*, (416): 626-629.
- Pounds, JA; Michael, P; Fogden, L; Campbell, JH. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, (398): 611 - 615.
- Sánchez-Cordero, V; E, Martínez-Meyer. 2000. Museum specimen data predict crop damage by tropical rodents. *Proc. Natl. Acad. Sci*, (97): 7074–7077.
- Soberón, J; Peterson, AT. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, (2): 1-10 p.
- Stockwell, DRB. 1999. Machine learning methods for ecological applications: Genetic Algorithms II. *Species Distribution Modeling*, chapter 5:123-144.
- Stockwell, D; Peters, D. 1999. The GARP modeling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *int. j. geographical information science*, 13(2): 143 -158.
- Thuiller, W. 2003. BIOMOD – optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology*, (9): 1353–1362.
- Thuiller, W; Lavorel, S; Araujo MB; Sykes, MT; Prentice, IC. 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *PNAS*, 102(23): 8245-8250.
- White, P; Kerr, JT. 2006. Contrasting spatial and temporal global change impacts on butterfly species richness during the 20th century. *Ecography*, (29): 908-918.

ANEXOS

Anexo 4. Cambios de distribución de área más afectada por los efectos del Cambio climático para el escenario b2_2020, en la red de conectividad Amistosa. Zonas de vida: Actual (a) tomado de Jiménez 2009; Actual (b) distribución de Scarabaeinae para zonas vida establecido por Kolhmann et al. 2007, Escenario modelado por Jiménez 2008. *bmh-T*: Bosque muy húmedo tropical; *bh-T*: Bosque húmedo Tropical *bmh-P*,: Bosque muy húmedo premontano; *bmh-MB*: bosque muy húmedo montano bajo.

Especie	Registros observados	Área de distribución actual (ha)	Área de distribución escenario b2_2020 (ha)	% de cambio de área (perdida o colonización)	Zonas de vida actual (Jiménez 2009)	Zonas de vida escenario b2_2020 (Jiménez 2009)	Zonas de vida Atlas de CR 2004, Distribución (Kohlmann et al. 2007)
<i>Dichotomius rodrigo</i>	8	62085	41967	27.5	bmh-P, bh-T	bmh-P, bh-T	bh-T
<i>Onthophagus coscineus</i>	31	65606	51941	18.9	bmh-P, bh-T, bmh-T, bmh-MB	bmh-P, bh-T	bmh-T, bh-T
<i>Dichotomius amicitiae</i>	15	58000	47980	14.0	bmh-P, bmh-MB, bmh-T	bmh-P, bmh-T	bh-T
<i>Deltochilum parile</i>	42	42583	32508	13.9	bmh-P, bmh-MB	bmh-P	bmh-T
<i>Deltochilum mexicanum</i>	96	34141	24525	13.2	bmh-P	bmh-P	bmh-MB
<i>Eurysternus magnus</i>	56	31459	22551	12.2	bmh-P	bmh-P	bmh-P
<i>Canthon aequinoctialis</i>	138	58292	49497	11.8	bmh-P, bh-T, bmh-T	bmh-P, bh-T	bh-T, bmh-T
<i>Uroxys depressifrons</i>	76	53230	45399	11.0	bmh-P	bmh-P	
<i>Onthophagus acuminatus</i>	99	62247	54846	10.5	bmh-P, bh-T, bmh-T, bmh-MB	bh-T, bmh-P	bmh-P, bh-T
<i>Coprophanaeus pecki</i>	30	72126	65597	9.4	bmh-P, bh-T, bmh-T, bmh-MB	bmh-P, bh-T	bmh-T, bh-T
<i>Eurysternus mexicanus</i>	67	70684	64239	9.3	bmh-P, bh-T, bmh-T, bmh-MB	bmh-P, bh-T	bmh-T, bh-T
<i>Eurysternus velutinus</i>	17	65562	59366	8.9	bmh-P, bh-T, bmh-P	bmh-P, bh-T	bh-T
<i>Deltochilum pseudoparile</i>	74	66927	61021	8.5	bmh-P, bh-	bmh-P, bh-T, bmh-	bmh-T, bh-T

Especie	Registros observados	Área de distribución actual (ha)	Área de distribución escenario b2_2020 (ha)	% de cambio de área (perdida o colonización)	Zonas de vida actual (Jiménez 2009)	Zonas de vida escenario b2_2020 (Jiménez 2009)	Zonas de vida Atlas de CR 2004, Distribución (Kohlmann <i>et al.</i> 2007)
					T,bmh-T,bmh-MB	T	
<i>Deltochilum gibossum</i>	47	66450	60620	8.5	bmh-P, bh-T,bmh-T,bmh-MB	bmh-P, bmh-T	bh-T
<i>Canthon vazquezae</i>	26	27857	21938	8.1	bmh-P	bmh-P	bmh-P
<i>Scatimus erinnyos</i>	37	70945	65538	7.9	bmh-P, bmh-T, bh-T	bmh-P, bh-T	bmh-T, bh-T
<i>Eurysternus plebejus</i>	92	63288	57850	7.9	bmh-P, bmh-T, bmh-P	bmh-P, bh-T	bmh-T
<i>Pedaridium pilosum</i>	53	71792	67032	7.1	bmh-P, bmh-T, bmh-P, bh-T,bmh-T,bmh-MB	bmh-P, bh-T	bmh-T, bh-T
<i>Canthon moniliatus</i>	93	72981	68268	7.0	bmh-P, bh-T,bmh-T,bmh-MB	bmh-P, bh-T	bmh-T, bh-T
<i>Dichotomius satanas</i>	129	72732	68066	7.0	bmh-P, bh-T,bmh-T,bmh-MB	bmh-P, bh-T	bmh-P, bh-T,bmh-T,bmh-MB
<i>Eursyternus caribaeus</i>	74	74092	69420	7.0	bmh-P, bh-T,bmh-T,bmh-MB	bmh-P, bh-T	bmh-T, bh-T
<i>Dichotomius femoratus</i>	2	40567	35763	6.8	bmh-P	bmh-P	
<i>Sulcophanaeus velutinus</i>	56	36287	31583	6.6	bmh-P	bmh-P	bmh-T
<i>Onthophagus nyctopus</i>	68	66334	62072	6.3	bmh-P, bmh-T, bh-T	bmh-P, bh-T	bmh-T, bh-T
<i>Megathoposoma candezei</i>	27	73560	69418	6.3	bmh-P, bh-T,bmh-T,bmh-MB	bmh-P, bh-T, bmh-T	bh-T
<i>Phanaeus pyrois</i>	98	73013	68933	6.1	bmh-P, bmh-T	bmh-P, bh-T	bmh-P, bmh-T, bh,T
<i>Canthidium centrale</i>	81	72874	68960	6.0	bmh-P, bh-	bmh-P, bh-T	bmh-T, bh-T

Espece	Registros observados	Área de distribución actual (ha)	Área de distribución escenario b2_2020 (ha)	% de cambio de área (perdida o colonización)	Zonas de vida actual (Jiménez 2009)	Zonas de vida escenario b2_2020 (Jiménez 2009)	Zonas de vida Atlas de CR 2004, Distribución (Kohlmann <i>et al.</i> 2007)
<i>Canthidium ardens</i>	131	72077	67664	5.8	T,bmh-T,bmh-MB bmh-P, bh-T,bmh-T,bmh-MB	bmh-P, bh-T	bmh-P, bmh-T, bh-T
<i>Onthophagus coriaceoumbrosus</i>	30	42192	38672	5.1	bmh-P, bmh-T, bh-T	bh-T, bmh-P	bh-T
<i>Canthidium haroldi</i>	109	69128	65902	5.0	bmh-P, bh-T,bmh-T,bmh-MB	bmh-P, bh-T	bmh-T, bh-T
<i>Eursytermus foedus</i>	19	60617	57391	4.9	bmh-P, bh-T, T,bmh-T,bmh-MB	bmh-P, bh-T	bh-T, bmh-T
<i>Sulcophanaeus noctis</i>	30	70938	68096	4.6	bmh-P	bmh-P, bh-T	bh-T
<i>Ontherus pseudodidymus</i>	110	51335	48304	4.5	bmh-P	bmh-P	bmh-P, bh-T
<i>Canthidium aurifex</i>	35	21279	18519	3.7	bmh-T, bh-T	bh-T	bh-T
<i>Uroxys nebulinus</i>	44	50369	48141	3.5	bmh-P	bmh-P, bh-T	
<i>Canthidium tuberifrons</i>	62	52190	49954	3.4	bmh-P	bmh-P	bh-T
<i>Onthophagus praecellens</i>	84	68914	66929	3.3	bmh-P, bmh-T, bmh-P	bmh-P, bh-T	bmh-P, bmh-T, bh-T
<i>Onthophagus incensus</i>	103	51572	49483	3.3	bmh-P, bh-T,bmh-T,bmh-MB	bmh-P	bmh-MB, bmh-P
<i>Coproghanaeus solisi</i>	8	50889	49291	2.6	bmh-P, bh-T, T,bmh-T,bmh-MB	bmh-P, bh-T	bh-T
<i>Canthidium perceptibile</i>	22	49889	48826	1.8	bmh-P	bmh-P	
<i>Onthophagus propraecellens</i>	26	16104	14940	1.7	bmh-MB, bmh-P	bmh-P	bmh-MB
<i>Coproghanaeus chiriquensis</i>	21	23639	22535	1.6	bmh-P	bmh-P, bh-T	

Espece	Registros observados	Área de distribución actual (ha)	Área de distribución escenario b2_2020 (ha)	% de cambio de área (perdida o colonización)	Zonas de vida actual (Jiménez 2009)	Zonas de vida escenario b2_2020 (Jiménez 2009)	Zonas de vida Atlas de CR 2004, Distribución (Kohlmann <i>et al.</i> 2007)
<i>Copris incertus</i>	48	63498	63417	0.7	bmh-P, bh-T, bmh-T bmh-P, bmh-	bmh-P, bh-T	bh-T
<i>Onthophagus orphnoides</i>	5	18085	18683	-0.6	MB	bmh-P	bmh-MB
<i>Onthophagus crinitus</i>	21	13856	16267	-3.1	bmh-P, bh-T	bh-T	bmh-T
<i>Dichotomius agenor</i>	11	18656	29114	-13.9	bmh-P, bh-T	bh-T, bmh-P	bmh-T
<i>Copris tridentatus</i>	4	33035	45114	-15.9	bmh-P	bmh-P, bh-T	