

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Rol funcional de la diversidad de los escarabajos peloteros (Coleoptera: Scarabaeidae:
Scarabaeinae) en el bosque lluvioso amazónico de Yasuní

Disertación previa a la obtención del título de Licenciado en
Ciencias Biológicas

CARLOS F. CARPIO C.

Quito, 2011

CERTIFICACIÓN

Certifico que la disertación de la Licenciatura en Ciencias Biológicas del candidato, Carlos Francisco Carpio Coba ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas, por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Dr. Olivier Dangles

Director de la disertación

Quito, 1 de abril de 2010

*A la memoria de
mis abuelos
Aníbal y Elvira.*

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a mis padres y hermanas, por su amor y apoyo incondicional a lo largo de toda mi vida. Por ser verdadero ejemplo de vida y por siempre tratar de comprenderme.

Quiero agradecer a Olivier Dangles por su guía y amistad, por haberme permitido colaborar en sus proyectos, y por haberme ayudado a crecer como profesional y como persona.

Quiero agradecer a Álvaro Barragán por su amistad franca y sincera a lo largo de todos estos años, y por haberme invitado a colaborar con él años atrás, lo que me permitió vincularme nuevamente a la universidad y que finalmente me animara a terminar la carrera de biología.

Quiero agradecer a Andrés Calero quién me ayudó de una manera dedicada y entusiasta en el trabajo de campo durante el estudio de la extensión del efecto de borde provocado por la carretera. También a Carolina Martínez que me ayudó con el procesamiento de la información.

Quiero agradecer a los estudiantes de las promociones 2009 y 2010 de la Maestría en Biología de la Conservación y a los estudiantes de biología de las promociones 2007 y

2008 de la PUCE que me ayudaron el trabajo de campo en el experimento del rol funcional.

Quiero agradecer a todos los amigos del Museo QCAZ-Invertebrados que de una manera franca y desinteresada me han dado su amistad y apoyo durante estos años.

Y finalmente a todos aquellos verdaderos amigos que he podido hacer a lo largo de estas casi ya dos décadas que siempre me han brindado su apoyo, y claro no puedo dejar de mencionar a Jaime Jaramillo quien siempre me aconsejó que no podía dejar esta puerta sin cerrar.

TABLA DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS	v
TABLA DE CONTENIDOS	vii
LISTA DE FIGURAS	ix
LISTA DE TABLAS	xi
LISTA DE ANEXOS	xii
1. RESUMEN	13
2. ABSTRACT	14
3. INTRODUCCIÓN	15
3.1 EFECTO DE BORDE	15
3.2 BIODIVERSIDAD – FUNCIONAMIENTO DEL ECOSISTEMA	17
3.3 ESCARABAJOS PELOTEROS	20
3.4 JUSTIFICACIÓN DEL ESTUDIO	24
3.5 OBJETIVOS	26
4. MATERIALES Y MÉTODOS	27
4.1 DIVERSIDAD DE LOS ESCARABAJOS PELOTEROS	27
4.2 ESTUDIO DE LA EXTENSIÓN DEL EFECTO DE BORDE	28
4.2.1 ÁREA DE ESTUDIO	28
4.2.2 DISEÑO DEL EXPERIMETO	30
4.2.2.1 ESTUDIO DE LOS PARÁMETROS FÍSICO – QUÍMICOS.....	30
4.2.2.2 ESTUDIO DE LA COMUNIDAD DE ESCARABAJOS	30
4.2.3 ANALISIS DE DATOS	31
4.2.3.1 ESTUDIO DE LOS PARÁMETROS FÍSICO QUÍMICOS	31

4.2.3.2 ESTUDIO DE LA COMUNIDAD DE LOS COPRÓFAGOS.....	32
4.3 ESTUDIO DEL ROL FUNCIONAL DE LOS PELOTeros	34
4.3.1 ÁREA DE ESTUDIO	34
4.3.2 DISEÑO DEL EXPERIMETO	34
4.3.3 ANALISIS DE DATOS	35
5. RESULTADOS	37
5.1 DIVERSIDAD DE LOS PELOTeros EN EL YASUNÍ	37
5.2 ESTUDIO DEL EFECTO DE BORDE EN YASUNÍ	38
5.2.1 ESTUDIO DE LOS PARÁMETROS FÍSICO QUÍMICOS	38
5.2.2 ESTUDIO DE LA COMUNIDAD DE LOS COPROFAGOS	39
5.3 ESTUDIO DEL ROL FUNCIONAL DE LOS PELOTeros	40
6. DISCUSIÓN	42
6.1 DIVERSIDAD DE LOS PELOTeros EN EL YASUNÍ	42
6.2 ESTUDIO DEL EFECTO DE BORDE EN YASUNÍ	43
6.3 ESTUDIO DEL ROL FUNCIONAL DE LOS PELOTeros	46
6.4 RECOMENDACIONES	48
7. LITERATURA CITADA	49
8. FIGURAS	62
9. TABLAS	78
10. ANEXOS	91

LISTA DE FIGURAS

1.	Ubicación del experimento del efecto de borde	63
2.	Área de estudio del experimento del rol funcional de los peloteros	64
3.	Variación de la temperatura y de la humedad relativa en función del tiempo	65
4.	Diagrama de caja y bigotes de la temperatura en función de la distancia al borde de la carretera	66
5.	Diagrama de caja y bigotes de la humedad relativa en función de la distancia al borde de la carretera	67
6.	Diagrama de caja y bigotes de la humedad del suelo en función de la distancia al borde de la carretera	68
7.	Análisis de escala no métrico multidimensional de los gremios de los peloteros de los tres transectos y de las diferentes distancias a la carretera	69
8.	Proporción de especies raras en función de la distancia a la carretera	70
9.	Porcentaje de contribución, basado separadamente en los datos de biomasa y abundancia, de las especies individuales de escarabajos peloteros a diferentes distancias a la carretera en el transecto del Km 3	71
10.	Porcentaje de contribución, basado separadamente en los datos de biomasa y abundancia, de las especies individuales de escarabajos peloteros a diferentes distancias a la carretera en el transecto del Km 5	72
11.	Porcentaje de contribución, basado separadamente en los datos de biomasa y abundancia, de las especies individuales de escarabajos peloteros a diferentes distancias a la carretera en el transecto del Km 7	73
12.	Diagrama de caja y bigotes de las especies de escarabajos peloteros grandes encontradas a diferentes distancias al borde de la carretera	74

13. Proporción de escarabajos peloteros cavadores y rodadores encontrados a diferentes distancias de la carretera 75
14. Velocidad de enterramiento por parte del gremio de escarabajos coprofagos según las diferentes mallas 76
15. Velocidad de enterramiento por parte del gremio de escarabajos necrofagos según las diferentes mallas 77

LISTA DE TABLAS

1. Lista de especies de escarabajos peloteros colectados en Yasuní durante el estudio de efecto de borde 79
2. Lista de tribus y especies de escarabajos peloteros (Scarabaeinae) de Yasuní y sus características 80
3. Análisis de varianza de la temperatura, la humedad relativa y la humedad del suelo en los tres transectos y a lo largo del gradiente longitudinal 82
4. Correlaciones de la temperatura, la humedad relativa y la humedad del suelo en función de la distancia en los tres transectos 83
5. Correlaciones del índice de Shannon, la equitatividad, la biomasa, la abundancia y la riqueza de los gremios de los escarabajos peloteros en función de la distancia en los tres transectos 84
6. Análisis de varianza de la velocidad de enterramiento por parte de los escarabajos peloteros coprófagos en las diferentes mallas y en las tres fechas 86
7. Prueba de significación de la velocidad de enterramiento por parte de los escarabajos peloteros coprófagos en las diferentes mallas 87
8. Análisis de varianza de la velocidad de enterramiento por parte de los escarabajos peloteros necrófagos en las diferentes mallas y en las tres fechas 88
9. Prueba de significación de la velocidad de enterramiento por parte de los escarabajos peloteros necrófagos en las diferentes mallas 89
10. Prueba de significación de la velocidad de enterramiento por parte de los escarabajos peloteros coprófagos en las diferentes fechas 90

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Trampa de caída con cebo suspendido	92
Anexo 2. Detalle de los cinco tipos de malla usados	93
Anexo 3. Esquema de la disposición de una parte del experimento de rol funcional	94
Anexo 4. Peso seco de las muestras de suelo del Km 3	95
Anexo 5. Peso seco de las muestras de suelo del Km 5	96
Anexo 6. Peso seco de las muestras de suelo del Km 7	97
Anexo 7. Lista de especies raras de escarabajos peloteros	98

1. RESUMEN

Los cambios de uso de suelo provocados por el hombre como la deforestación, la agricultura, la construcción de carreteras, entre otros, por lo general ejercen efectos negativos sobre la biodiversidad, lo que hace apremiante conocer los procesos que ocurren en los ecosistemas y cómo estos cambios pueden afectarlos. Se ha visto que una de las principales causas de fragmentación en la Amazonía es la construcción de carreteras y también sabemos que hay mayor efecto de borde en los bosque neotropicales que en los bosques templados. En este estudio quisimos averiguar la extensión del efecto de borde provocado por una vía, construida hace 15 años al interior de la Reserva de la Biosfera Yasuní (uno de los sitios más megadiversos del planeta), sobre la comunidad de los escarabajos peloteros y cuál sería el impacto sobre el funcionamiento de los ecosistemas por la posible pérdida de especies de esta importante comunidad de insectos. Para estudiar la extensión del efecto de borde se trabajó en el gradiente longitudinal de tres transectos que se internaban hasta 1 km en el bosque en donde se estudio el posible impacto de la vía sobre la comunidad de peloteros. Para estudiar el rol funcional de los escarabajos peloteros hicimos un experimento de exclusión mediante el cual les restringíamos el acceso al recurso, a la comunidad de escarabajos coprófagos y a la comunidad de escarabajos necrófagos. Encontramos que la construcción de una carretera *per se* no tiene un efecto sobre la biodiversidad, y que esto va a depender de la conjunción con otras variables. En cuanto al rol funcional de los peloteros hemos visto que cuando se van retirando especies grandes y medianas hay una pérdida de eficiencia para el ecosistema.

Palabras clave: Efecto de borde, experimentos de exclusión, peloteros, rol funcional, Scarabaeinae, Yasuní.

2. ABSTRACT

Biodiversity is strongly affected by human induced land use changes, like deforestation, agriculture and road construction. It is thus, urgent to understand ecosystem processes and how these are affected by those changes. Road construction constitutes one of the main causes of fragmentation in the Amazon region. Neotropical forests, like those of the Amazonia, are more affected by edge effects than temperate forests. In this study we were interested in the degree of edge effects produced by a road, constructed 15 years ago inside the Yasuni Biosphere Reserve (one of the most biodiverse places in the planet), on the dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) community. We also wanted to know how loss of species from this community would impact ecosystem functioning. To answer our first question, we assessed road impact on dung beetle communities along the altitudinal gradients of three transects that went from the road to up to 1km into the forest. For our second question, we designed exclusion experiments where we restricted access to resource to the coprophagous and necrophagous beetle communities. We found that road construction alone has no effect on biodiversity. Its impact in fact depends on its interaction with other variables. Our results also showed that excluding large and small species from the communities reduced ecosystem efficiency.

Key words: Dung beetles, exclusion experiments, edge effect, functional role, Scarabaeinae, Yasuní.

3. INTRODUCCIÓN

Imágenes satelitales confirman que la deforestación y fragmentación del bosque debida al uso de la tierra promovido por los seres humanos ya está en marcha en la Amazonía (INPE, 2005) y que probablemente continuará en el futuro (Sohares-Filho *et al.*, 2006; Laurance *et al.*, 2001), y que debido a sus consecuencias ecológicas negativas (Ostfeld y LoGuidice, 2003), implicará que la Amazonía en el siglo XXI puede ser más vulnerable de lo que los modelos lo asumen (Perz *et al.*, 2008; Betts, *et al.*, 2008). Las alteraciones antropogénicas como la fragmentación están alterando la biodiversidad rápidamente (Larsen *et al.*, 2007; Ostfeld y LoGuidice, 2003) lo que provoca problemas en el funcionamiento del ecosistema (Naeem *et al.*, 2009). A continuación vamos a ver una revisión de: (a) el efecto de borde producido al ocurrir un proceso de fragmentación; (b) biodiversidad y funcionamiento del ecosistema (c) los artrópodos y los escarabajos peloteros, estos últimos, grupo bioindicador escogido para realizar este estudio.

3.1 EFECTO DE BORDE

La fragmentación del bosque es el reemplazo de grandes áreas de floresta nativa por otros ecosistemas dejando aislados parches de selva, con perjudiciales consecuencias para la mayoría de la biota del bosque nativo. Adicionalmente, la fragmentación del bosque expone a los organismos que permanecen en el parche a las diferentes condiciones de los ecosistemas circundantes, a lo que se ha denominado “efecto de borde” (Murcia, 1995). El término “efecto de borde” fue primero usado por ecólogos de vida salvaje para explicar la

riqueza particular de un juego de bordes entre dos ecosistemas (Leopold, 1933). Más recientemente, los efectos de borde han sido caracterizados como el resultado de interacciones entre dos ecosistemas adyacentes, cuando los dos están separados por una transición abrupta (Murcia, 1995). El concepto comprende un amplio rango de procesos que ocurren en el borde (Angelstam, 1992), pero se refiere particularmente a su influencia en el flujo de energía, nutrientes y especies, a través de efectos mutuos de ecosistemas adyacentes resultando en un cambio de la composición de las especies, estructura y procesos ecológicos en el borde (Murcia, 1995; Laurance *et al.*, 2001), a más de alterar gradientes físicos (Laurance, 2001).

Históricamente las áreas alrededor de los fragmentos de bosque han sido caracterizadas como matrices uniformemente inutilizables, la composición de las cuales es asumida como menos importante que las características del fragmento. Solo recientemente ha empezado a ser valorado, principalmente en el contexto de evaluar la eficacia del corredor para conectar los fragmentos (Dunn y Danoff-Burg, 2007).

Las principales causas que inducen la fragmentación y por ende los bordes, en los bosques Amazónicos son la deforestación y la construcción de las carreteras (Laurance, 2009; Betts, *et al.*, 2008). Las carreteras son una característica predominante y en incremento en la mayoría de los ecosistemas (Trouwbulak *et al.*, 2000) y son la causa más común de la fragmentación de los bosques (Perz *et al.*, 2008; Dunn y Danoff-Burg, 2007). Las carreteras de cualquier tipo ocasionan siete efectos generales: mortalidad causada por la construcción de la carretera, mortalidad debida a la colisión con vehículos, modificación en

la conducta animal, alteración del ambiente físico, alteración del ambiente químico, dispersión de especies exóticas e incremento en el uso por los humanos (Troumbulak *et al.*, 2000). Se ha definido que los efectos de borde están compuestos de dos componentes complementarios y estadísticamente definibles: magnitud (el grado de las diferencias en los valores de respuesta entre el parche y la matriz interior) y la alcance (la distancia durante la cual la diferencia en los valores de respuesta pueden ser detectados).

3.2 BIODIVERSIDAD – FUNCIONAMIENTO DEL ECOSISTEMA

Las actividades humanas han estado y están continuamente cambiando el ambiente a escalas local y global (Hooper *et al.*, 2005). Dentro de los cambios globales provocados por el hombre, tenemos cambios de los ciclos biogeoquímicos tales como: la elevada presencia de CO₂ y otros gases que promueven el efecto invernadero; el elevado consumo de agua; cambios en la carga de nutrientes; cambios en la intensidad y uso del suelo; una mayor dispersión de especies invasivas generalmente de manera negativa (Chapin *et al.*, 2000). Todos estos cambios influyen sobre la diversidad de las especies. Con la tasa de extinción de especies incrementándose rápidamente, existe un creciente interés en determinar cómo la pérdida de biodiversidad podría alterar la velocidad de los procesos ecológicos que son vitales para el funcionamiento de los ecosistemas, y por lo tanto, para los servicios entregados a los humanos tal como la provisión de productos (alimentos, combustibles, material genético); servicios culturales (espirituales, estéticos, el ecoturismo); soporte de servicios (formación del suelo, fotosíntesis, ciclo del agua); y regulación de servicios (regulación de la calidad del aire, regulación del clima, regulación hidrológica). (Naeem *et al.*, 2009; Millenium Ecosystem Assessment, 2005; Cardinale *et al.*, 2000).

La emergencia del paradigma de la relación de la biodiversidad y funcionamiento del ecosistema ocurrió cuando la preocupación relacionada a los cambios ambientales empezaron a ganar impulso y al mismo tiempo cuando hubo más conciencia pública de los impactos generales que las actividades humanas tienen sobre la biosfera, pero esta idea solo ha sido parcialmente insertada en la arena política (Naeem *et al.*, 2009).

El vínculo entre biodiversidad y funcionamiento del ecosistema está relativamente bien establecido, revelando generalmente un efecto positivo de la diversidad de las especies sobre el funcionamiento del ecosistema (Cardinale *et al.*, 2006; Hooper *et al.*, 2005). Sin embargo, existe un creciente interés por entender las consecuencias que los cambios provocados por las actividades humanas puedan tener sobre importantes funciones del ecosistema provistos por la biodiversidad (Naeem y Wright, 2003).

Biodiversidad y funcionamiento del ecosistema son difíciles de definir y cuantificar por lo tanto, el trazado de sus trayectorias en una gráfica bivariada del funcionamiento del ecosistema contra un gradiente en la biodiversidad resulta difícil de interpretar (Naeem *et al.*, 2009). Sin embargo, según Loreau *et al.* (2002) tres clases de hipótesis de la relación biodiversidad – funcionamiento pueden ser identificadas:

- (a) Especies que son principalmente redundantes, comprenden especies que son al menos parcialmente sustituibles. Trayectorias hipotéticas en las cuales la mayor porción es insensible a la variación en la biodiversidad. Implica que la pérdida de

especies es compensada por otras especies o que la adición de dichas especies no aporta nada nuevo al sistema.

- (b) Especies que son principalmente singulares, comprenden especies que hacen contribuciones únicas al funcionamiento del ecosistema. Trayectoria hipotética en la cual la pendiente es predominantemente positiva o negativa. Implica que las especies contribuyen de una manera única al funcionamiento del ecosistema.
- (c) En donde los impactos de las especies son dependientes del contexto y por tanto idiosincráticos o impredecibles; implica que las especies hacen diferentes contribuciones al ecosistema dependiendo de factores extrínsecos e intrínsecos. Trayectoria hipotética que exhibe una variedad de diferentes pendientes durante diferentes porciones de su trayectoria.

Muchos de estos trabajos experimentales han sido conducidos en comunidades ensambladas sintéticamente involucrando una manipulación directa de la diversidad, principalmente con comunidades de plantas y bajos niveles de diversidad, usualmente menos de 10 especies en la diversidad de los tratamientos (Cardinale, 2006; Finn, 2001). Y, aunque estos experimentos nos han ayudado a entender mejor el vínculo entre el cambio de la biodiversidad y el funcionamiento del ecosistema (Duffy, 2009), hay muchos investigadores que piensan que no reflejan precisamente las respuestas de las comunidades naturales a los cambios en la diversidad, porque la composición y la abundancia están determinados por los diseños experimentales más que por una representación de la estructura de la comunidad real (Jiang *et al.*, 2009; Larsen, 2005). En consecuencia,

experimentos con comunidades reales y ecosistemas reales son requeridos (Loreau *et al.*, 2001).

3.3 ESCARABAJOS PELOTEROS

Los invertebrados constituyen la mayoría de la biodiversidad conocida en la tierra y dominan virtualmente cada ecosistema en términos de riqueza de especies, biomasa animal y funciones ecológicas críticas (Spector, 2006). Adicionalmente, los invertebrados son afectados fuertemente y más rápidamente que otros taxones por los cambios que sufre el paisaje, aunque ellos menudo han sido pasados por alto en los estudios de perturbación (Dunn, 2004; Samways, 1993). Como componentes abundantes y diversos en la mayoría de los ecosistemas, los insectos son piezas claves en muchos procesos del ecosistema y su pérdida puede tener efectos en cascada negativos en todas las comunidades (Coleman y Hendrix, 2000).

Muchos artrópodos indicadores responden a los cambios ambientales más rápidamente que vertebrados indicadores y no todos los taxa de artrópodos son efectivos como indicadores y las calidades de los indicadores pueden variar dependiendo de su uso con fines de inventario o monitoreo (Kremen *et al.*, 1993).

Un taxa focal ideal de invertebrados debe poseer un conjunto de características raramente encontradas en un solo taxa (Spector, 2006; Halffter y Favila, 1993). Muchos grupos de invertebrados se muestran como prometedores taxas focales a causa de su abundancia,

especialización del hábitat, respuesta a pequeña escala en la heterogeneidad del hábitat (Larsen *et al.*, 2008; Braschler y Baur, 2005.) e importancia en el funcionamiento de los ecosistemas (Larsen *et al.*, 2005; Didhan *et al.*, 1998).

Los escarabajos peloteros (Scarabaeidae: Scarabaeinae) han sido repetidamente propuestos como un grupo útil para inventarios de biodiversidad, monitoreo y para examinar las interacciones entre los disturbios antropogénicos y la estructura de la comunidad (Gardner *et al.*, 2008; Spector, 2006; Finn, 2001; Favila y Halfpeter, 1997). Ellos poseen todas las características de un taxón focal ideal: son susceptibles de muestreo estandarizado, taxonómicamente accesibles, distribución geográfica amplia, muestran un rango de respuestas a cambios ambientales o perturbaciones, tienen una importancia ecológica y económica, muestran correlación con otros taxa (Gardner *et al.*, 2008; Larsen y Forsyth, 2005; Spector, 2006); así tenemos que han sido usados en investigación ecológica y análisis de biodiversidad en todo el mundo (Larsen, 2011; Tregidgo *et al.*, 2010; Carpio *et al.*, 2009; Radke *et al.*, 2008; Larsen *et al.*, 2007; Nichols *et al.*, 2007). Además, la ecología de estos escarabajos asociados al excremento y a la carroña está restringida por el ambiente mucho más en los bosques tropicales que en otros biomas (Hanski, 1989).

Los escarabajos peloteros comprenden aproximadamente unas 5000 especies, la mayoría encontradas en el trópico. En toda América encontramos unos 70 géneros que contienen alrededor de unas 1267 especies. Estos organismos cumplen un rol clave dentro de los ecosistemas forestales en el proceso de remover residuos e incorporarlos al ciclo de

nutrientes (Slade *et al.*, 2007; Mittal, 1993), son dispersores secundarios de semillas (Andresen, 2002) y ayudan a suprimir parásitos de vertebrados (Mathison y Ditrich, 1999).

Los escarabajos peloteros utilizan una gran variedad de recursos alimenticios, en donde el excremento de mamíferos es el principal recurso y seguido en importancia por la carroña (Camberfort y Hanski, 1991), otros recursos de menor importancia que han sido reportados son heces de iguana y *Boa constrictor* (Young, 1981), excremento de pájaro y guano (Mathews, 1962; Martínez, 1952), excremento producido por gasterópodos (Martínez, 1959), frutas maduras y podridas (Camberfort y Hanski, 1991; Peck y Forsyth, 1982), hongos (Halffter y Mathews, 1966), pilas de escombros de hojas cortadas por hormigas (Camberfort y Hanski, 1991), camarón podrido (Checa, com. pers.) y milipodos vivos (Larsen, 2006; Halffter y Mathews, 1966).

Los escarabajos peloteros localizan sus recursos por olores (Hanski, 1989). Los escarabajos peloteros han desarrollado técnicas de forrajeo especializadas para rápidamente localizar y utilizar los recursos alimenticios. Las especies de escarabajos pequeños por lo general perchan a una cierta distancia del suelo a la espera de detectar algún olor y los escarabajos grandes localizan los olores durante vuelos de excursión (Camberfort y Hanski, 1991).

La agregación y la temporalidad son las características clave de los microhabitats de excremento y carroña. La agregación y la temporalidad tienen importantes consecuencias más allá del nivel de población al contribuir en la variación en la composición de las

especies y tiempo de los eventos en piezas simples de excremento y carroña. (Hanski, 1989) La tasa de aprovechamiento de excremento y carroña por escarabajos y por insectos en general puede ser esperado que sea excepcionalmente alta en bosques tropicales, debido a la continua alta temperatura y a la suficiente humedad (Cambefort y Hanski, 1991). Por otra parte, la falta de una marcada estacionalidad en muchos bosques tropicales permite una reproducción continua, y excluye la adaptación estacional como un medio de coexistencia (Cambefort y Hanski, 1991; Peck y Forsyth, 1982; Hanski y Kuusela, 1980).

La característica biológica más llamativa de los escarabajos peloteros es su comportamiento durante la crianza, que a menudo involucra la creación de parejas bisexuales por ciertos períodos de tiempo, la construcción de uno o más nidos en el suelo y el tiempo consumido en el costoso cuidado parental (Cambefort y Hanski, 1991).

Los escarabajos peloteros son agrupados en dos gremios de acuerdo a la estrategia de apropiación del recurso, los rodadores y los cavadores (Doube, 1990). Los rodadores ruedan bolas formadas por el recurso alimenticio y la entierran lejos de la pila original de donde proviene el recurso (Cambefort y Hanski, 1991). Dependiendo de la especie, las bolas son rodadas por los machos, las hembras o ambos en cooperación. El tamaño de la bola puede depender de si es una bola para alimentar a un adulto o es una bola para la crianza (Halfpter y Matthews, 1966). Los cavadores hacen sus madrigueras directamente abajo o a un lado del recurso alimenticio y la mayoría del tiempo ellos completan el nido antes de transportar el recurso a su interior (Hanski, 1989).

Por otra parte, se los puede agrupar en diferentes grupos funcionales, usando el método de relocalización del alimento (rodadores y no rodadores), alimentación (coprófagos, necrófagos y generalistas) y actividad diaria (nocturnos y diurnos) (Halfter y Favila, 1993)

3.4 JUSTIFICACIÓN DEL ESTUDIO

Por todas las características antes mencionadas los escarabajos peloteros nos dan una oportunidad para probar la hipótesis de la complementariedad en este grupo y un lugar interesante para estudiar a este grupo es el bosque tropical húmedo de Yasuní, ya que: (1) se conoce las especies de escarabajos peloteros que están presentes en este sector (Carpio *et al.*, 2009), (2) se pueden encontrar hasta 70 especies en una sola parcela de un Km², lo que hace pensar que para coexistir deben usar el recurso de manera diferente (así, es interesante saber si ciertas especies tienen un papel similar o si todas tienen un nicho trófico diferente), (3) en el Parque Nacional Yasuní estas comunidades de insectos están sujetas a ciertas alteraciones del hábitat tal como la fragmentación del bosque y posibles efectos de borde provocados por la construcción de la carretera hace 15 años atrás.

Adicionalmente, si numerosos estudios sobre el rol funcional de la biodiversidad fueron hechos durante los últimos 15 años en las zonas templadas, principalmente en Europa y América del Norte (Balvanera *et al.*, 2006; Hooper *et al.*, 2005; Jonsson *et al.*, 2002; Vaughn y Hakenkamp, 2001; Sieman, 1998), son escasos los estudios que abordan esta temática en la zona tropical (Dangles *et al.*, 2011). Sin embargo, las zonas tropicales albergan ecosistemas que tienen a la vez, la mayor concentración de biodiversidad de la Tierra (noción de “puntos calientes” o “hotspots”; Gingsberg, 1999; Meyers, 1988) y la

mayor presencia de amenazas. De hecho, muchos de los puntos calientes están en países con bosque tropical húmedo, pero estas naciones también enfrentan graves problemas socioeconómicos que causan grandes pérdidas y degradación del hábitat (Kerr y Burkey, 2002). Ecuador es uno de los países que se encuentra dentro de este grupo y tampoco escapa a los problemas generados por el hombre (Dangles *et al.*, 2009). Así tenemos que, el continente con la mayor pérdida neta de área de bosque entre 2000 y 2005 fue América del Sur, que sufrió una pérdida neta de bosque de alrededor de 4.3 millones de ha/año y dentro de este continente el país con la mayor tasa de deforestación fue Ecuador (Mosandl *et al.*, 2008). De acuerdo al modelo predictivo de Koopowitz *et al.* (1994), en Ecuador, la conversión del hábitat causada por la deforestación conduciría a tasas de extinción de especies con rangos que están arriba de las 63 especies/año. Si bien están documentadas algunas extinciones en el país (Dangles *et al.*, 2009) no se sabe nada sobre sus consecuencias funcionales.

En este contexto, parece interesante estudiar cuál sería la extensión del efecto de borde en la comunidad de los escarabajos peloteros, provocado por la construcción de una carretera de tierra construida hace 15 años, de hecho, varios estudios han propuesto que existe una sensibilidad de las especies de peloteros a los disturbios antropogénicos según su tamaño corporal, siendo los más grandes los más propensos a procesos de extinción (Nichols *et al.*, 2007; Smith y Knapp, 2003). Y debido a que en la naturaleza existe una estrecha relación entre biodiversidad y funcionamiento del ecosistema (Naeem *et al.*, 2009), es interesante analizar el posible efecto en el proceso de reciclaje de la materia orgánica que acarrearía la desaparición de una o varias de las 70 especies de peloteros existentes en el bosque tropical lluvioso de Yasuní.

3.5 OBJETIVOS

- Registrar la diversidad de los escarabajos peloteros del bosque tropical lluvioso de Yasuní.
- Estudiar la extensión del efecto de borde sobre la comunidad de escarabajos peloteros producida por una carretera construida hace 15 años en el bosque tropical lluvioso de Yasuní.
- Estudiar de la función ecológica de los escarabajos peloteros en Yasuní.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 DIVERSIDAD DE LOS ESCARABAJOS PELOTEROS EN LA YASUNÍ

Aunque pasados por alto y desestimados, los triviales problemas de taxonomía pueden generar procesos parecidos a una cascada que afecten hipótesis e ideas, que pronto se conviertan en profundos problemas prácticos que afecten nuestro conocimiento sobre la naturaleza, así como estructura del ecosistema y funcionamiento (Bortolus, 2008). Al clasificar las muestras de invertebrados hasta el nivel de especie se puede requerir de una gran inversión de tiempo y pericia taxonómica (Krell, 2004), debido a esto, algunos investigadores han tratado de utilizar otros niveles superiores al de la especie como son el de la familia, el grupo trófico o el tamaño del cuerpo. Sin embargo investigaciones recientes han demostrado que cuando se trabajan con datos que provienen de un nivel superior al de la especie, estos no tienen la sensibilidad requerida para detectar las más sutiles formas de cambio ambiental (Gimbacher *et al.*, 2008).

Por lo mencionado anteriormente, es necesario conocer bien la comunidad con la que se va a trabajar. Para conocer mejor la diversidad de los escarabajos peloteros de Yasuní se procedió primero a revisar la colección de referencia que existe en el Museo QCAZ sección entomología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Los datos contenidos en las etiquetas se ingresaron en una base de datos en ACCESS (Microsoft, 2003). Para completar el registro se adicionaron las especies que fueron colectados durante el estudio del efecto de borde en Yasuní.

El material colectado fue montado, etiquetado e identificado. Para la identificación de los especímenes se usaron claves taxonómicas (Howden y Young, 1981, Jessop, 1985; Edmonds, 1994; Génier, 1996; Arnaud, 1997; Cook, 1998; Medina y Lopera, 2001) y se consultó la colección de referencia de Scarabaeinae del Museo QCAZ de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, posteriormente los individuos fueron ingresados a una base de datos en ACCESS (Microsoft, 2003).

4.2 ESTUDIO DE LA EXTENSIÓN DEL EFECTO DE BORDE SOBRE LA COMUNIDAD DE ESCARABAJOS PELOTEROS DE YASUNÍ.

4.2.1 ÁREA DE ESTUDIO

El estudio fue realizado en la Estación Científica Yasuní (76° 24' 1,8" W; 0° 40' 16,7" S) que se encuentra dentro del Parque Nacional Yasuní y está localizada en la Amazonía del Ecuador, provincia de Orellana, en la ribera derecha del Río Tiputini medio, a poca distancia de su confluencia con el Río Tivacuno (www.yasuni.ec). El Parque Nacional Yasuní y la Reserva Étnica Waorani cubren un área aproximada de 1.6 millones de hectáreas (Burnham, 2002). El clima es húmedo tropical, con precipitación anual que excede los 2 400 mm y una temperatura media anual de 26 °C y una humedad relativa que entre 56 y 96 % (Burnham, 2002; Balslev *et al.*, 1987).

El área tiene una vegetación rica en especies, tiene un bosque tropical lluvioso denso con un dosel que alcanza los 30 o 35 m de altura y árboles emergentes de más de 50 m (Neil *et al.*, 1994). El área está regada por numerosos ríos de aguas negras y blancas, lo que unido a

las variaciones locales de suelo, clima y relieve determinan que haya distintos tipos de vegetación, que localmente se clasifican como bosque de tierra firme, bosque estacionalmente inundado por aguas blancas o varzeas, bosque permanentemente inundado por aguas negras o igapó y bosque pantanoso o moretal (MA, 2002).

Las carreteras han traído consigo graves problemas de colonización en la Reserva de la Biosfera Yasuní, especialmente en la zona de amortiguamiento al oeste, a través de la Vía Auca, y en menor medida en el noroeste del Parque Nacional Yasuní, a través de la Vía Maxus. Ambas carreteras son de tierra, tienen alrededor de 20 m en la mayor parte de su trazado incluido los bordes de pasto que están entre la vía y el bosque propiamente dicho; las carreteras fueron construidas para darle facilidades a las empresas petroleras que operan en el área (Jorgenson y Copolillo, 2003). El estudio se llevó a cabo en la carretera NPF – Tivacuno en los Kms 3, 5 y 7; en un área comprendida en las coordenadas UTM: 0341630, 9922996 y 0341673, 9922297 para el transecto del Km 3; 0342325, 9923786 y 0341673, 9922297 para el transecto del Km 5; 0345410, 9924778 y 0346326, 9924324 para el transecto del Km 7.

Para el estudio de los parámetros físico – químicos y para el estudio de la comunidad de escarabajos peloteros se ubicaron tres transectos longitudinales (en los kilómetros tres, cinco y siete), cada uno, a lo largo de un gradiente que va desde el borde de la vía hasta un kilómetro hacia el interior del bosque (Figura 1).

4.2.2 DISEÑO DEL EXPERIMENTO

4.2.2.1 Estudio de los parámetros físico - químicos

Con el fin de evaluar la posible variación de la temperatura y de la humedad relativa se ubicaron data loggers HOBO U23-001 temp/RH (ONSET, Pocasset, Massachusetts, USA) a lo largo del gradiente longitudinal de los tres transectos. Se ubicaron los data loggers a los 4, 16, 32, 75, 125, 250, 375, 500, 750 y 1000 m, y se los dejó por un período de 24 horas.

Para conocer la humedad del suelo, en los tres transectos se tomaron muestras de suelo a los 4, 16, 32, 75, 125, 250, 375, 500, 750 y 1000 m. Para esto, se tomaron 10 submuestras de aproximadamente 100 gr de tierra por submuestra. Cada muestra se recogió en una funda que fue acompañada por su etiqueta respectiva. En el laboratorio de la estación se procedió a pesar y registrar el peso de cada una de las muestras (Anexos 4, 5 y 6). Posteriormente las muestras fueron llevadas a Quito, donde se procedió a secar a 60 °C por un período de 24 horas cada una de las muestras.

4.2.2.2 Estudio de la comunidad de escarabajos coprófagos

El estudio de la comunidad de escarabajos peloteros se lo hizo en los mismos transectos que se usaron para el estudio de los análisis físicos – químicos. En cada transecto se ubicaron diez trampas modelo CSS (Cebo-Suspendido-Superficie). Las trampas fueron ubicadas a lo largo de los transectos longitudinales a los 4, 16, 32, 75, 125, 250, 375, 500, 750 y 1000 m de la vía. Cada trampa estuvo constituida por dos vasos plásticos de 16 oz (473 cc), enterrados en el suelo de tal manera que el borde de estos quedo al ras del suelo.

El vaso superior fue llenado hasta la mitad de su capacidad con agua y se colocó una pequeña cantidad de detergente para reducir la tensión superficial; como cebo se utilizó 35 gr de excremento humano, que fue envuelto en gasa y permaneció suspendido a 5 cm de la boca del vaso (Anexo 1). Los cebos fueron reemplazados cada 48 horas. Las trampas permanecieron en el campo por un período de 96 horas. Los individuos fueron retirados de las trampas cada 48 horas.

Luego de cada colecta se realizó un trabajo de laboratorio en las instalaciones de la Estación Científica Yasuní, en donde se hizo una limpieza preliminar del material colectado, reemplazando las fundas plásticas, las etiquetas, por otras nuevas. Los especímenes colectados fueron preservados en alcohol al 75% y llevados a Quito para su posterior procesamiento.

4.2.3 ANALISIS DE DATOS

4.2.3.1 Estudio de los parámetros físico químicos

Se hizo diagramas de caja y bigote, para los tres transectos, para el análisis de la temperatura, de la humedad relativa y de la humedad del suelo en función de la distancia al borde. Se utilizó el programa GRAPHER 4 (Golden Software, Colorado, EEUU).

Para comprobar la relación entre los factores abióticos y la distancia a la vía se hizo correlaciones múltiples de los datos de la distancia a la vía, la temperatura, la humedad relativa y la humedad del suelo, aplicando el coeficiente de correlación de Spearman. Para analizar los datos abióticos en los tres transectos y en las diferentes distancias a la

carretera se hizo un ANOVA de una vía. Para estos análisis se utilizó el SPSS 15.0. Se calculó el nuevo alpha utilizando la corrección de Bonferroni.

4.2.3.2 Estudio de la comunidad de escarabajos coprófagos

Para determinar la relación entre los gremios de escarabajos peloteros y la distancia a la vía, se hizo correlaciones múltiples de los datos de abundancia, riqueza, índice de Shannon y equitatividad de los escarabajos peloteros, aplicando el coeficiente de correlación de Spearman. También se hizo un ANOVA para determinar la diferencia entre los transectos y los diferentes bióticos en el gradiente longitudinal. Para el análisis se utilizó el SPSS 15.0. Se calculó el nuevo alpha utilizando la corrección de Bonferroni.

Se llevó a cabo un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) para examinar los patrones de similitud biológica de los gremios de escarabajos peloteros (grupo de especies) entre transectos y las diferentes distancias a la vía. Un test de ANOSIM también fue realizado. El método Euclidiano fue usado como medida de similitud. Los datos de abundancia fueron transformados con $\ln(x+1)$. Todos los análisis fueron hechos usando el PAST (Paleontological statistics, versión 1.82b).

Se hizo una gráfica para analizar la presencia de especies raras en los gremios en las diferentes distancias a la carretera para los tres transectos, debido a que las especies raras son una característica importante en las muestras de invertebrados en el bosque tropical lluvioso (Novotny y Basset, 2000).

Para determinar la existencia de un patrón en los gremios de escarabajos peloteros colectados a las diferentes distancias con relación a la carretera, se siguieron las recomendaciones de Radtke *et al.* (2008) y se hicieron los siguientes análisis: (a) se

graficó el porcentaje de contribución, basado separadamente en los datos de abundancia y biomasa para detectar diferencias en el peso analítico de especies individuales hacia patrones de estructura de la comunidad (b) se hizo un diagrama de caja y bigotes de las especies grandes en función de la distancia a la carretera, en donde se consideró especies grandes a las especies que medían más de 27 mm; (c) se hizo una grafica de la proporción de cavadores y rodadores en función de la distancia a la vía para los tres transectos.

4.3 ESTUDIO DEL ROL FUNCIONAL DE LA DIVERSIDAD DE PELOTEROS EN YASUNÍ

4.3.1 ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en un área del bosque que está en los alrededores de la Estación Científica Yasuní. El experimento se estableció en los alrededores del sendero Ceiba (Figura 2).

4.3.2 DISEÑO DEL EXPERIMENTO

Para explorar el rol funcional de las especies de peloteros que se encuentran en Yasuní se armó un experimento en el cual se simuló la pérdida de especies, situación que podría afectar el proceso de reciclaje de la materia orgánica en la naturaleza. Para hacer esto, se impidió el acceso de algunas especies a un recurso (“corpo” o “necro”), con la ayuda de unas mallas de criba diferente con las que se controló el ingreso según el tamaño de la especie de pelotero. Este tipo de experimento de exclusión permitió medir la tasa de enterramiento del recurso teniendo como referente un posible escenario que se podría presentar en la realidad, como es la desaparición de ciertas especies por actividades humanas, así tenemos, que varios estudios han demostrado que los escarabajos grandes son funcionalmente más eficientes y que el tamaño medio de los escarabajos peloteros decrece cuando decrece el área del bosque, debido a que estos son más propensos a la extinción (Larsen *et al.*, 2008; Andresen 2003).

Al interior del cuadrante de 360 m x 160 m se ubicaron 10 líneas separadas entre sí cada 40 metros. Se restringió progresivamente el acceso de los peloteros al recurso mediante el uso de cinco tipos de mallas de diferente tamaño de criba (Anexo 2). En cada línea se ubicó

aleatoriamente los cinco tipos de mallas, con una separación de 40 m entre malla y malla, de tal manera que en todo el cuadrante se colocaron 50 mallas (Anexo 3).

Para estudiar al gremio de los escarabajos necrófagos se utilizó como cebo o recurso, atún, que debió pasar por un período previo de 8 días de descomposición. El atún se pesó previamente (45.36 ± 0.5 gr.) para cada una de las mallas y luego se procedió a colocar en el centro de las mallas; se lo dejó por un tiempo de 50 horas, con períodos de revisión de 3, 18, y 50 horas. Para el estudio del gremio de los escarabajos coprófagos se usó como cebo o recurso, excremento humano fresco (8.5 ± 0.5 gr. por malla), que se ubicó en el centro de las mallas y se lo dejó por un lapso de 21 horas, con periodos de revisión de 1, 2, 3, 7 y 21 horas. Durante los períodos de revisión se hizo una evaluación visual y se registró el porcentaje de atún o excremento que aún quedaba debajo de cada una de las mallas.

Este experimento se repitió en tres fechas diferentes, en octubre de 2009, abril de 2010 y octubre de 2010.

4.3.3 ANALISIS DE DATOS

Se hizo un diagrama de caja y bigotes para graficar los datos de la velocidad de enterramiento según los diferentes tipos de malla, para las tres fechas en que se realizó el experimento y para los dos tipos de recurso. Se pudo observar que a las siete horas la mayor parte del recurso ya había sido removido de la mayoría de las mallas por el gremio de los escarabajos coprófagos, mientras que a las veinte y un horas fue removido la mayor parte del recurso por parte del gremio de los escarabajos necrófagos. Para obtener la velocidad de enterramiento dividimos el peso del sobrante del recurso de cada una de las unidades experimentales a las siete horas o las veinte y un horas, según fuera el caso, para

esas mismas horas respectivamente. Se utilizó el programa GRAPHER 4 (Golden Software, Colorado, EEUU).

También se hizo un ANOVA para determinar la diferencia entre las tres fechas y la velocidad de enterramiento para los diferentes tipos de mallas, para los dos tipos de recurso. Para el análisis se utilizó el SPSS 15.0.

5. RESULTADOS

5.1 DIVERSIDAD DE LOS ESCARABAJOS PELOTEROS EN EL YASUNÍ

En la colección del Museo QCAZ – Invertebrados existen aproximadamente 1000 individuos determinados que han sido recolectados en Yasuní desde 1995. Los especímenes de la colección han sido recolectados mediante: colectas manuales; con trampa de intersección; con trampas pitfall en las cuales se ha usado como cebo excremento humano, carroña de atún y carroña de pollo. En la determinación de las especies han trabajado principalmente Bruce Gill y Fernando Vaz-de-Mello; y en menor medida Patrick Arnaud, Francois Genier, Trod Larsen y Tom Smith.

Durante el estudio del efecto de borde se colectaron 2427 especímenes durante seis días de muestreo. Cinco especies *Canthon aequinoctialis*, *Deltochilum oberbengeri*, *Eurysternus caribaeus*, *Eurysternus velutinus* y *Onthophagus haematopus*, representan el 51% de todos los individuos colectados. Se registraron 12 singletons: *Ateuchus* (1), *Coprophanaeus* (1), siendo *Canthidium* (7 singletons) y *Onthophagus* (3 singletons) los que mayor cantidad presentaron (Tabla 1).

En total se ha registrado para Yasuní 67 especies pertenecientes a 17 géneros y a 6 tribus (*Ateuchini*, *Canthonini*, *Dichotomiini*, *Eurysternini*, *Onthophagini* y *Phanaeini*). El 39% de las especies presentes son cavadoras nocturnas (26), el 33% son cavadoras diurnas (22), el 15% son rodadoras diurnas (9) y el 13% son rodadoras nocturnas (10). Los géneros que presentan la mayor cantidad de especies son: *Onthophagus*, 12 especies; *Canthidium*, 9

especies; y *Deltochilum*, 7 especies. El 49% de las especies registradas están como morfoespecies. (Tabla 2).

5.2 ESTUDIO DEL EFECTO DE BORDE EN YASUNÍ

5.2.1 ESTUDIO DE LOS PARÁMETROS FÍSICO QUÍMICOS

Los datos abióticos nos muestran que existe una gran heterogeneidad en el bosque de Yasuní, así tenemos que el ANOVA nos arroja como resultado, el que hay diferencias significativas entre los transectos, tanto para los datos de temperatura (ANOVA: $F = 16.81$, 2df, $p = 0.000$; Figura 3), los datos humedad relativa (ANOVA: $F = 7.06$, 2df, $p = 0.005$; Figura 3) y los datos humedad del suelo (ANOVA: $F = 5.73$, 2df, $p = 0.012$; Tabla 3).

Además, encontramos diferencias significativas en los datos físicos tomados en el gradiente longitudinal a diferentes distancias en los tres transectos, tanto para los datos de temperatura (ANOVA: $F = 4.1$, 2df, $p = .005$; Figura 4); humedad relativa (ANOVA: $F = 6.2$, 2df, $p = 0.001$; Figura 5) y humedad del suelo (ANOVA: $F = 2.35$, 2df, $p = 0.059$; Figura 6).

Adicionalmente, cabe destacar que en ninguno de los transectos longitudinales se encontró una correlación entre la temperatura y la distancia a la vía. Ni una correlación entre la humedad relativa y al borde de la vía. Ni tampoco una correlación entre la humedad del suelo y la distancia a la vía (Tabla 4).

Sin embargo se observa que en general, en los tres transectos, la mayor variación de temperatura se observa en el punto de muestreo que está más cercano a la vía (Fig. 4). Lo mismo se registró para la humedad relativa (Fig. 5) y para la humedad del suelo (Fig. 6).

5.2.2 ESTUDIO DE LA COMUNIDAD DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS

No se encontró una correlación entre la distancia a la vía y la abundancia de los escarabajos peloteros, ni con la riqueza de los escarabajos, ni con la biomasa de los peloteros, ni la equitatividad de los peloteros, ni tampoco con el índice de Shannon de los escarabajos peloteros (Tabla 5).

El análisis NMDS mostró que no hay diferencias entre los gremios de escarabajos peloteros de los tres transectos estudiados, el Stres fue de 0.1926 lo que nos indica que hay un buen ajuste de los datos y el ANOSIM reflejó que los gremios de los tres transectos son muy similares (ANOSIM, R: 0.1908, $p = 0.0029$; Figura 7A).

Mientras que el análisis NMDS mostró que hay diferencias entre el gremio de escarabajos ubicados del punto de muestreo más cercano a la vía con relación al resto de los puntos muestreados. El Stres fue de 0.1754 y nos indica que el existe un buen ajuste de los datos. El ANOSIM mostró que los gremios de escarabajos peloteros de los puntos muestreados a diferentes distancias a la vía son muy similares (ANOSIM, R: 0.2189, $p = 0.0142$; Figura 7B).

Otro aspecto interesante de analizar era el de las especies raras, pero no se observa ninguna relación entre la proporción de especies raras y la distancia a la carretera para ninguno de los tres transectos (Figura 8).

Como era de esperarse no podíamos perder de vista el análisis de los gremios de peloteros basado en la abundancia de las especies y la biomasa estimada de las especies, sin embargo, observamos que estos producen patrones similares entre los gremios de escarabajos peloteros a las diferentes distancias a la carretera. En todos los casos, las especies de peloteros de cuerpos grandes e intermedios son los que más contribuyen a los patrones basados en los datos de biomasa y abundancia en los tres transectos (Figura 9, 10 y 11).

Tampoco se observa relación alguna entre las especies grandes (aquellas que tienen más de 27 mm de longitud) y la distancia a la carretera para ninguno de los tres transectos (Figura 12).

Finalmente, el último análisis que nos debió arrojar alguna evidencia en cuanto al cambio en la proporción de cavadores y rodadores de los gremios de escarabajos peloteros en relación con la distancia a la carretera, también fue negativo para los tres transectos (Figura 13).

5.3 ESTUDIO DEL ROL FUNCIONAL DE LA DIVERSIDAD DE PELOTEROS EN YASUNÍ

Nosotros estudiamos la velocidad de enterramiento del recurso (coprófago o necrófago) con respecto a la riqueza del gremio de escarabajos peloteros presentes en Yasuní.

En lo que al gremio de escarabajos coprófagos se refiere podemos ver que la velocidad de enterramiento va decreciendo conforme se va reduciendo el número de especies que tienen acceso al recurso (Figura 14). Se encontraron diferencias significativas con relación a las mallas, es decir con relación a la riqueza de especies (Tabla 6; $df= 4$; $F= 12.013$; $p= 0.02$), pero no para las fechas en que se realizó el experimento. Encontramos que hay claras diferencias en la velocidad de enterramiento entre las mallas que permiten el ingreso de la mayor cantidad de especies, entre estas las especies grandes y medianas; y las mallas que permiten el ingreso de las especies pequeñas, en estas últimas la velocidad de enterramiento es menor (Tabla 7).

En cuanto al gremio de escarabajos necrófagos observamos una tendencia similar a la observada con los escarabajos coprófagos (Figura 15), pero con la diferencia de que en las tres últimas mallas esta tendencia no está muy definida. Encontramos diferencias significativas en la velocidad de enterramiento con relación a las fechas en las que se realizó el experimento (Tabla 8; $df= 2$; $F= 7.48$; $p= 0.017$). Con la prueba de Turkey observamos que con respecto a la velocidad de enterramiento vemos que se forman dos grupos, aquel en donde están las especies que pueden entrar a las mallas de cribado mediano y pequeño, y las especies que pueden entrar a las mallas de cribado grande; y el otro grupo formado solo por las especies pequeñas (Tabla 9). En relación a las fechas del experimento, con la prueba de Turkey observamos que en un grupo están los datos obtenidos en abril de 2009 y en otro grupo están los datos que se obtuvieron en abril de 2010 y octubre de 2010 (Tabla 10).

6. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

6.1 DIVERSIDAD DE LOS ESCARABAJOS PELOTEROS EN EL YASUNÍ

Yasuní posee una gran biodiversidad que debe ser conservada, y esto es cierto también para los escarabajos peloteros aunque falta bastante por trabajar en la taxonomía del grupo.

En este estudio fueron recolectadas 67 especies, número muy similar a las a las 69 especies registradas en Chisruisla, Ecuador (Carpio *et al.*, 2010); las 63 especies de Manaus, Brasil (Feer y Pincebourde, 2005); las 87 especies del bosque de Taï y (Cambefort y Walter, 1991); las 83 especies de la reserva de Makoku, Gabon (Cambefort y Walter, 1991) lo que nos muestra la gran diversidad existente en esta reserva natural.

A pesar de la gran diversidad encontrada es lamentable el gran número de morfoespecies registradas para Yasuní, aunque Hanski (1991) ya mencionó que en la América tropical muchos grupos de escarabajos peloteros están todavía pobremente conocidos a nivel taxonómico, especialmente los géneros con especies que son predominantemente pequeñas, tales como *Ateuchus*, *Canthidium* y *Uroxys* (Cambefort y Hanski, 1991) y también hay que considerar que que el número de especialistas taxónomos es cada vez más reducido (Godfray, 2002).

Un aspecto que llama la atención es el hecho de que a pesar de existir una gran riqueza de especies, el mayor peso, en cuanto a la abundancia se concentre en solo cinco especies (*Deltochilum oberbengeri*: 117 individuos, *Eurysternus caribaeus*: 416 individuos, *Eurysternus confusus*: 167 individuos, *Eurysternus velutinus*: 237 individuos,

Onthophagus haematopus: 254 individuos); resultado similar al encontrado en el estudio realizado en Chiruisla (Carpio *et al.*, 2010), en donde el peso se concentró en seis especies. Esto posiblemente, sería el reflejo de que efectivamente los escarabajos peloteros son más propensos a regirse por el modelo de la dinámica poblacional de varianza-covarianza que por la dinámica de la lotería. (Cambefort y Hanski, 1991).

6.2 ESTUDIO DEL EFECTO DE BORDE EN YASUNÍ

Con respecto a la extensión del efecto de borde, hemos visto que la construcción de una carretera no tiene *per se* un efecto sobre la biodiversidad de los peloteros que a la vez son bioindicadores del estado de los mamíferos (Gardner *et al.*, 2008), este va a depender de otras variables como son la estructura del borde, la composición de la matriz y principalmente uso del suelo derivado de la apertura de la vía.

Aunque son bien conocidos los impactos negativos que producen las carreteras en la integridad biótica de los ecosistemas acuáticos y terrestres (Forman *et al.*, 2002; Trombulak y Frissell, 2000; Spellberg, 1998), y que los insectos son altamente susceptibles a los efectos adversos de la fragmentación del bosque (Didham *et al.*, 1996). En este estudio no pudimos detectar ninguna respuesta en cuanto a la penetración del efecto de borde y correspondiente efecto sobre el gremio de los escarabajos peloteros.

El análisis de los datos fue abordado desde diferentes frentes. Así tenemos que, se analizó la abundancia, la riqueza, la diversidad y la equitatividad de los escarabajos peloteros y no encontramos ningún patrón. En otras ocasiones esto ha sido explicado por el hecho de que se sabe que puede haber un recambio de las especies de escarabajos peloteros, unas especies desaparecen y otras especies exóticas se establecen (Gollan *et al.*, 2010; Estrada y

Coates Estrada, 2002); esto puede provocar que los resultados no sean consistentes y que haya discrepancia en los resultados obtenidos por un investigador o por otro (Radtke *et al.*, 2008). Pero en este caso particular, la fragmentación del bosque fue producida por una vía de tierra y no por deforestación para cambiar el uso del suelo, la matriz resulta muy pequeña para separar dos ecosistemas similares no dando las facilidades necesarias para la colonización por parte de especies invasivas.

Luego, tampoco encontramos un patrón al hacer un análisis de las especies raras, a pesar de que sabemos que estas son buenas indicadoras de la perturbación causada por los humanos (Maurer *et al.*, 1999). Lo mismo ocurrió con otros análisis más finos, como los propuestos por Ratke *et al.* (2008). Sin embargo, los datos abióticos son consistentes con los datos bióticos, no encontramos ningún patrón que nos muestre alguna correlación con la extensión del efecto de borde; a pesar que se sabe que hay una alta intercorrelación entre los factores abióticos y la distancia de penetración del borde (Didham, 1999).

Por otra parte, estos resultados concuerdan con los resultados obtenidos en Chiruisla (Carpio *et al.*, 2010) en donde no se observó ningún efecto de la vía, sobre el gremio de escarabajos peloteros hasta los 100 m al interior del bosque. A pesar de que existe una diferencia de 15 años en lo que respecta a la apertura de la vía entre Yasuní y Chiruisla. En ambos casos esto lo podríamos explicar por: a) el hecho de que en los dos sitios de estudio la carretera era controlada por una petrolera que restringe el libre acceso y obliga a los autos a ir a menos de 40 km/h, las bajas velocidades ayudan a proteger a los animales de vida silvestre (Forman *et al.*, 2003); b) la vía, en los dos sitios es de lastre o tierra que se sabe que causa menos impacto que una vía de pavimento (Dunn y Danoff-Burg, 2007); c)

en los dos sitios habían poca actividad humana de tipo productivo y de alto impacto como: agricultura, ganadería o deforestación.

Un aspecto que no habíamos tomado en cuenta al estudiar la penetración del efecto de borde, fue el de la estructura del efecto de borde, que tiene que ver con la estructura de la vegetación que se forma en el borde y que se va a constituir en una zona de amortiguamiento del bosque interior, mientras más densa es la vegetación del bosque secundario se habla de un borde cerrado. Los estudios han mostrado que los efectos de un borde cerrado de bosque continuo son más similares a los de un bosque primario y tienen las más bajas distancias de penetración para la mayoría de las variables (Didham, 1999).

Por otra parte, el poco cambio del uso del suelo pudo permitir que en este sector de la Reserva Yasuní, haya existido una regeneración del gremio de escarabajos peloteros que ya ha sido reportada en la Amazonia en otras ocasiones (Quintero y Halffter, 2009; Quintero y Roslin, 2005), gracias principalmente a la alta conectividad del paisaje, que facilita el movimiento de los animales y el flujo ecológico, que como se sabe permite: a) que muchos organismos multihabitat regularmente se muevan a través el paisaje hacia diferentes tipos de hábitats para cubrir sus necesidades diariamente y durante su tiempo de vida, y b) permite repoblar áreas que han sufrido declinación de la población local y extinciones (Forman *et al.*, 2003).

Adicionalmente, los datos obtenidos nos muestran que hay una gran heterogeneidad en el bosque, y esto concuerda con otros resultados que hablan de la gran heterogeneidad que existe en el bosque tropical lluvioso (Quintero y Halffter, 2009; Gardner, 2008). Otro aspecto que no hay que pasar por alto es el de la presencia de una buena representación de

especies grandes de escarabajos peloteros (7 especies), la presencia de varias especies raras de peloteros (11 especies) y la no decreciente proporción de escarabajos peloteros cavadores en relación los rodadores, estos son aspectos que señalan el buen estado del bosque (Radtke, 2008).

Finalmente, cabe destacar que este estudio indica una situación particular para un sitio específico del bosque de la Reserva Yasuní; situación que ya era percibida desde hace algún tiempo atrás (Albacete *et al.*, 2004), y que continuará mientras se siga manteniendo las condiciones actuales: control de la carretera por parte de la petrolera y poca actividad productiva de los Woranis, es decir poco cambio del uso del suelo; que es lo que en gran medida ha ayudado a que la fragmentación actual del bosque sea mínima. Si este estudio hubiese sido llevado a cabo en el sector de Pompeya Norte en donde se encuentran asentadas comunidades quichuas que son responsables del cambio del uso de suelo de grandes áreas del bosque de seguro encontraremos otros resultados.

6.3 ESTUDIO DEL ROL FUNCIONAL DE LA DIVERSIDAD DE PELOTEROS EN YASUNÍ

En lo que al rol funcional de los escarabajos peloteros hemos visto que cuando todos los grupos funcionales tienen acceso al recurso la velocidad de descomposición es mayor, pero que cuando se van retirando las especies grandes y medianas hay una pérdida de eficiencia para el ecosistema.

En comunidades que son naturalmente desensambladas en respuesta a los disturbios antropogénicos se ha encontrado que cambian no solo en la riqueza de especies, sino

también en la abundancia y composición (Larsen *et al.*, 2005). Cambios en la comunidad de escarabajos peloteros se sabe puede provocar serias consecuencias en el funcionamiento del ecosistema de los sistemas de bosque tropicales, en términos en reciclaje de nutrientes y regeneración del bosque (Slade *et al.*, 2007; Kremen *et al.*, 2002). Además se ha determinado que los escarabajos peloteros no desaparecen al azar de los sitios disturbados (Larsen *et al.*, 2005).

Nuestro estudio concuerda con los resultados obtenidos por otros autores que trabajaron con escarabajos peloteros; vemos que las especies grandes son funcionalmente más eficientes que las especies pequeñas (Larsen *et al.*, 2005; Andresen, 2003). También al perderse las especies más grandes las especies más pequeñas y menos eficientes no podrían cubrir completamente el rol de las especies perdidas; algo similar encontró Andresen (2002), quien concluyó que las especies pequeñas parecen tener poco efecto en la remoción de excremento y semillas.

Además observamos que hay mayor competencia por el recurso necro que por el recurso copro. Los escarabajos tuvieron que competir con hormigas y termitas. El grupo que llegaba primero al recurso lo colonizaba. Cuando llegaban las termitas procedían a enterrar el recurso y nunca se observó ninguna interacción entre termitas, hormigas y escarabajos peloteros. Fue posible ver interacción entre hormigas pequeñas y escarabajos peloteros, pero no entre hormigas grandes y escarabajos peloteros. Sin embargo, en la mayoría de las unidades experimentales los primeros en llegar fueron los peloteros tanto para el recurso copro como para el recurso necro.

Por otra parte, la diferencia entre los datos obtenidos en la velocidad de enterramiento de los escarabajos necrófagos en las tres fechas en que se realizó el experimento posiblemente se deba a que el nivel de precipitación fue mayor durante la primera fecha en que se realizó el experimento en comparación con las dos fechas siguientes.

6.4 RECOMENDACIONES

- Se recomienda retornar el material enviado para identificación en los años 90 para disminuir la cantidad de morfoespecies existentes y mejorar la calidad de la colección de referencia de Scarabaeinae del Museo QCAZ.
- Se recomienda hacer un estudio similar en el sector de la vía Auca, cerca de Pompeya norte para comparar con los resultados obtenidos en este sector.
- Se recomienda hacer llegar este estudio al Ministerio de Ambiente para que lo tome en cuenta a la hora de diseñar políticas al interior de las reservas naturales que ya han sido sometidas a disturbios antropogénicos.

7. LITERATURA CITADA

- Andresen, E. 2003. Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. *Ecography* 26(1): 87–97.
- Andresen, E. 2002. Dung beetles in a Central Amazonian rainforest and their ecological role as secondary seed dispersers. *Ecological Entomology* 27: 257–270.
- Angelstam, P. 1992. Conservation of communities –the importance of edges and landscape mosaic structure. En Hansson, L. (Ed.) *Ecological principles and Nature Conservation*. Elsevier Applied Science, London, United Kingdom.
- Arnaud, P. 1997. Description de nouvelles espèces du Genre *Coprophanæus* Ols. *Besoiro* 4: 4-8.
- Balslev, H., Luteyn, J., Øllgaard, B. 1987. Composition and structure of adjacent unflooded and floodplain forest in Amazonian Ecuador. *Opera Botanica* 92: 37 - 57.
- Balvanera, P., Pfisterer, A., Buchmann, N., He, J., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., Schmid, B. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9: 1146-1156.

- Braschler, B., Baur, V. 2005. Experimental small-scale grassland fragmentation alters competitive interactions among ant species. *Oecologia* 143: 291 – 300.
- Betts, R., Malhi, Y., Roberts J. 2008. The future of the Amazon: new perspectives ecosystem and social sciences. *Philosophical Transactions B The Royal Society* 363: 1729-1735.
- Bortolus, A., 2008. Error Cascades in the Biological Sciences: The Unwanted Consequences of Using Bad Taxonomy in Ecology. *AMBIO: A Journal of the Human Environment* 37(2):114-118.
- Burnham, R. 2002. Dominance, diversity and distribution of lianas in Yasuní, Ecuador: who is on top?. *Journal of Tropical Ecology* 18: 845-864.
- Cambefort, Y., Hanski, I. 1991. *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton New Jersey, USA.
- Cardinale, B., Srivastava, D., Duffy, J., Wright, J., Downing, A., Sankaran, M. 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* 443: 989–992.
- Cardinale, B., Nelson, K., Palmer, M. 2000. Linking species diversity to the functioning of ecosystems: on the importance of environmental context. *Oikos* 91: 175–183.

- Carpio, C., Donoso, D., Ramón, G., Dangles, O. 2009. Short term response of dung beetle communities to disturbance by road construction in the Ecuadorian Amazon. *Annales de la Société Entomologique de France* 45(4): 455-469.
- Chapin III, E., Zavaleta, E., Eviner, V., Naylor, R., Vitousek, P., Reynolds, H., Hooper, D., Lavorel, S., Sala, O., Hobbie, S., Mack, M., Díaz, S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234- 242.
- Coleman, D., Hendrix, P. 2000. Invertebrates as webmasters in ecosystems. CABI Publishing, Wallingford, USA.
- Colwell, R. 2006. Estimates: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples, Version 7•5. User's GUIDE and Application. <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Cook, J. 1998. A revision of the neotropical genus *Bdelyrus* Harold (Coleoptera: Scarabaeidae) *The Canadian Entomologist* 130: 631-689.
- Dangles, O., Nowicki, F., Mena, B. 2009. Biota Maxima – Ecuador biodiverso. – PUCE-IRD. Quito, Ecuador.
- Didiham, R., 1999. Edge Structure Determines the Magnitude of Changes in Microclimate and Vegetation Structure in Tropical Forest Fragments. *Biotropica* 31(1): 17-30.
- Dunn, R. 2004. Modern insect extinctions, the neglected majority. *Conservation Biology* 19: 1030.

- Doube, B. 1990. A functional classification for analysis of the structure of dung beetle assemblages. *Ecological Entomology* 15: 371-383.
- Duffy, J. 2009. Why biodiversity is important to the functioning of real-world ecosystems. *Frontiers in Ecology and Environmental* 7(8): 437-444.
- Edmonds, W. 1994. Revisions of *Phanaeus* MacLeay, a new world genus of Scarabaeinae dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Contributions in Science National History Museum of Los Angeles County* 443: 1-105.
- Favila, M., Halffter, G. 1997 Indicator groups for measuring biodiversity. *Acta Zoológica Mexicana* 72: 1-25.
- Finn, J. 2001. Ephemeral resource patches as model systems for diversity–function experiments. *Oikos* 92: 363-366.
- Forman R., Sperling, D., Bissonette, J., Clevenger, A., Cutshall, C., Dale, V., Fahrig, L., France, R., Goldman, C., Heanue, K., Jones, J., Swanson, F., Turrentine, T., Winter, T. 2003. *Road ecology: science and solutions*. Island Press, Washington, USA.
- Gardner, T., Barlow, J., Araujo, I., Avila-Pires, T., Bonaldo, A., Costa, J., Esposito, M., Ferreira, L., Hawes, J., Hernandez, M., Hoogmoed, M., Leite, R., Lo-Man-Hung, N., Malcolm, J., Martins, M., Mestre, L., Miranda-Santos, R., Overal, W., Parry, L., Peters,

- S., Ribeiro-Junior, M., da Silva, M., da Silva Motta, C., Peres, C. 2008. The cost-effectiveness of biodiversity surveys in tropical forests. *Ecology Letters* 11: 139–150.
- Grimbacher, P., Catterall, C., Kitching, R. 2008. Detecting the effects of environmental change above the species level with beetles in a fragmented tropical rainforest landscape. *Ecological Entomology* 33: 66–79.
- Ginsberg, J. 1999. Global conservation priorities. *Conservation Biology* 13: 1-5.
- Génier, F. 1996. A revision of the neotropical genus *Ontherus* Erichson (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Memories of the Entomological Society of Canada* 170: 1-169.
- Godfray H. 2002. Challenges for taxonomy. *Nature* 417: 17-19.
- Halfpfter, G., Matthews, E. 1966 The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana* 12-14: 1- 312.
- Halfpfter, G., Favila, M. 1993. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera): an animal group for analysing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rain forest and modified landscapes. *Biology International* 27: 15-21.
- Hanski, I. 1991. Dung beetles in tropical American forests. En: Cambefort, Y., Hanski, I. (Eds.) *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton New Jersey, USA.

- Hanski, I. 1989. Dung beetles. En: Lieth, H., Werger, M. (Eds). Tropical rain forest ecosystems. Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam, Netherlands.
- Hanski, I., Kuusela, S. 1980. The structure of carrion fly communities: differences in breeding seasons. *Journal of Animal Ecology* 17: 185-190.
- Hooper, D., Chapin III, F., Ewel, J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J., Lodge, D., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A., Vandermeer, J., Wardle, D. 2005. Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge. *Ecological Monographs* 75(1): 3-35.
- Horgan, 2005. Effects of deforestation on diversity biomass and function of dung beetles on the eastern slope of the Peruvian Andes. *Forest Ecology and Management* 216: 117-133.
- Howden, H., Young, O. 1981. Panamanian Scarabaeinae: taxonomy, distribution, and habits (Coleoptera, Scarabaeidae) *Contributions of the American Entomological Institute* 18(1): 1-204.
- INPE 2005 Monitoramento da Floresta Amazonia Brasileira por Satelite: Projeto PRODES. Ver: www.obt.inpe.br/prodes/
- Jessop, L. 1985. An identification guide to Eurysternine dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). *Journal of Natural History* 19: 1087-1111.

- Jiang, L., Wan, S., Li, L. 2009. Species diversity and productivity: why do results of diversity-manipulation experiments differ from natural patterns? *Journal of Ecology* 97: 603–608.
- Jonsson, M., Dangles, O., Malmqvist, B., Guerold, F. 2002. Simulating species loss following perturbation: assessing the effects on process rates. *Proceedings of the Royal Society of London, Ser. B: Biological Sciences* 269: 1047–1052.
- Jorgenson, J., Copolillo, P. 2003. Análisis de amenazas como una herramienta para la conservación del Yasuní en Ecuador. En: Polanco-Ochoa, R (Ed.) *Manejo de fauna silvestre en Amazonía y Latinoamérica. Selección de trabajos V Congreso Internacional CITES. Fundación Natura. Bogotá, Colombia.*
- Kerr, J., Burkey, T. 2002. Endemism, diversity, and the threat of tropical moist forest extinctions. *Biodiversity and Conservation* 11: 695-704.
- Koopowitz, H., Thornhill, H. y Andersen M. 1994. A general stochastic model for the prediction of biodiversity losses based on habitat conversion. *Conservation Biology* 8 (2): 425-438.
- Kremen, C., Colwell, R., Erwin, T., Murphy, D., Noss, R., Sanjayan, R. 1993. Terrestrial arthropod assemblages: their use in conservation planning. *Conservation Biology* 7: 796-808.

- Krell, F. 2004. Parataxonomy vs. taxonomy in biodiversity studies: pitfalls and applicability of “morphospecies” sorting. *Biodiversity and Conservation* 13: 795-812.
- Larsen, T. 2011. Upslope Range Shifts of Andean Dung Beetles in Response to Deforestation: Compounding and Confounding Effects of Microclimatic Change. *Biotropica* 43(2): 1-8.
- Larsen, T., Lopera, A., Forsyth, A. 2008. Understanding trait dependent community disassembly: Dung beetles, density, functions, and forest fragmentation. *Conservation Biology* 22(5): 1288-1298.
- Larsen, T., Lopera, A., Forsyth A., 2006. Extreme Trophic and Habitat Specialization by Peruvian Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin* 60(4):315-324.
- Larsen, T., Williams, N., Kremen, C. 2005. Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology Letters* 8: 538-547.
- Larsen, T., Forsyth, A. 2005. Trap spacing and transect design for dung beetle biodiversity studies. *Biotropica* 37(2): 322-325.
- Laurance, W., Goosem, M., Susan Laurance, S. 2009. Impacts of roads and linear clearings on tropical forests. *Trends in Ecology & Evolution* 24(12): 659-669.

- Laurance W., Lovejoy T., Vasconcelos H., Bruna E., Didham R., Stouffer P., Gascon, C., Bierregaard, R., Laurance, S., Sampaio, E. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology* 16: 605–618.
- Leopold, A. 1933. *Game Management*. Charles Scribner press, New York, USA.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P. 2002. *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and perspectives*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Loreau, M., Hector, A. 2001. Partitioning selection and complementary in biodiversity experiments. *Nature* 412: 72-76.
- MAE, 1999. *Plan de manejo estratégico del Parque Nacional Yasuní*. Ministerio del Ambiente de la República del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Martínez, A. 1952. Scarabaeidae nuevos o poco conocidos. *Misión de Estudios de Patología Región Argentina* 81-82: 53-118.
- Martínez, A. 1959. Catálogo de los Scarabaeidae argentinos (Coleoptera). *Revista del Museo de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia* 5: 1-126
- Matthews, E. 1962. A revisión of the genus *Copris* Müller of the Western Hemisphere (Coleoptera: Scarabaeidae). *Entomologica Americana* 41: 1-139.

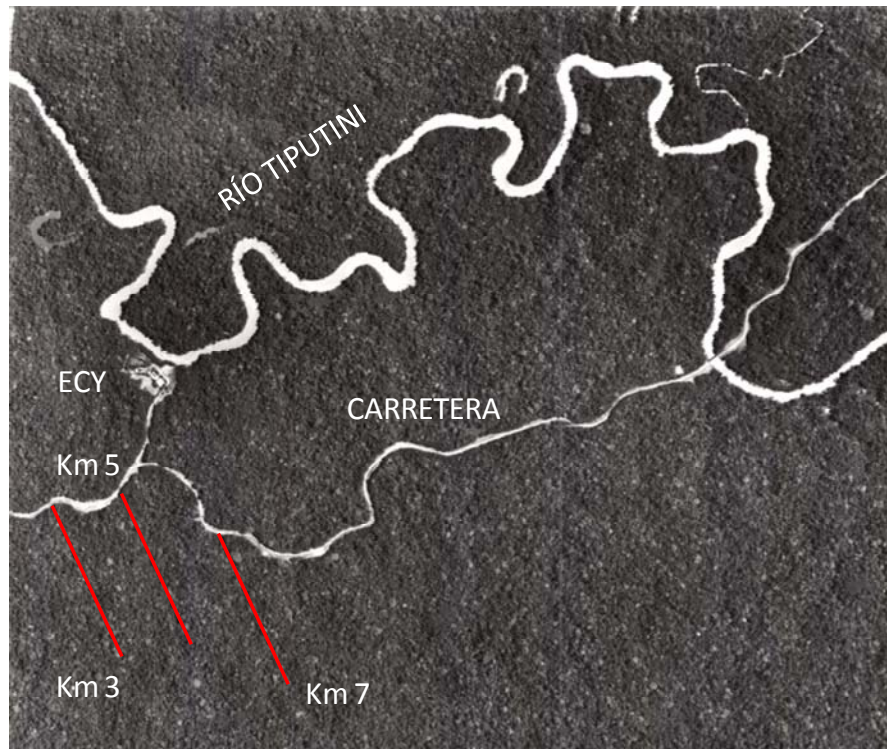
- Mathison, B., Ditrich, O. 1999. The fate of *Cryptosporidium parvum* oocysts ingested by dung beetles and their possible role in the dissemination of cryptosporidiosis. *Journal of parasitology* 85: 678-681.
- Maurer, D., Gerlinger, T., Robertson, G. 1999. Rare species as bioindicators in marine monitoring. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 98(3): 91-102.
- Medina, C., Lopera, A. 2001. Clave ilustrada para la identificación de géneros de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de Colombia. *Caldasia* 22(2): 299-315.
- Millenium Ecosystem Assessment. 2005. *Ecosystems and Human Well-Being: Biodiversity Synthesis Report*. Island Press, Washington, D.C., USA.
- Mittal, I. 1993. Natural manuring and soil conditioning by dung beetles. *Tropical Ecology* 34: 150-159.
- Mosandl, R., Günter, S., Stimm, B., Weber, M. 2008. Ecuador Suffers the Highest Deforestation Rate in South America. En: Beck, E., Kottke, I., Bendix, J., Makeschin, F., Mosandl, R. (Eds.) *Gradients in a Tropical Mountain Ecosystem of Ecuador*. Springer 148, New York, USA.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Tree* 10(2): 58-62.

- Myers, N., Mittermeier, R., Mittermeier, C., da Fonseca, G., Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Naeem, S., Bunker D., Hector A., Loreau, M., Perrings, Ch. 2009. *Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing: An Ecological and Economic Perspective*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Naeem, S., Wright, P. 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters* 6: 567 – 579.
- Neill, D., Aulestia, M., Dik, A. 1994. Flora del parque nacional Yasunfy de la Reserva Etnica Huaorani, cantones Orellana y Aguarico, provincia del Napo, Ecuador. Herbario Nacional del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Nichols, E., Larsen, T., Spector, S., Davis, A.L., Escobar, F., Favila, M., Vulinec, K., The Scarabaeinae Research Network. 2007. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation* 137: 1-19.
- Novotny, V., Basset, Y. 2000. Rare species in communities of tropical insect herbivores: pondering the mystery of singletons. *Oikos* 89: 564–572.
- Ostfeld, R., LoGiudice K. 2003. Community disassembly, biodiversity loss, and the erosion of an ecosystem service. *Ecology* 84:1421–1427.

- Peck, S., Forsyth, A. 1982. Composition, structure, and comparative behavior in a guild of Ecuadorian rain forest dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Canadian Journal of Zoology* 60(7): 1624-1634.
- Perz, S., Brillhante, S., Brown, F., Caldas, M., Ikeda, S., Mendoza, E., Reis, V., Reyes, J., Rojas, D., Schmink, M., Souza, C., Walker, R. 2008. Road building, land use and climate change: prospects for environmental governance in the Amazon. *Philosophical Transactions B, The Royal Society* 363: 1889–1895.
- Radtke M., da Fonseca C., Williamson G. 2008. Forest fragments size effects on dung beetle communities?. *Biological conservation* 141: 613-614.
- Samways, M. 1993. Insects in biodiversity conservation: some perspectives and directives. *Biodiversity and Conservation* 2: 258- 282.
- Slade, E., Mann, D., Villanueva, J., Lewis, O., 2007. Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. *Journal of Animal Ecology* 76: 1094-1104.
- Smith, M., Knapp, A. 2003. Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss. *Ecology Letters* 6: 509–517.
- Soares-Filho, B. S. et al. 2006 Modelling conservation in the Amazon Basin. *Nature* 440: 520–523.

- Spector, S. 2006. Scarabaeinae Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): An Invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. *The Coleopterists Bulletin* 5: 71-83.
- Trombulak, S., Frissell, C. 2000. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conservation Biology* 14: 18-30.
- Tregidgo, D., Qie, L., Barlow, J., Sodhi, N., Lim, S. 2010. Vertical stratification responses of an arboreal dung beetle species to tropical forest fragmentation. *Biotropica* 42: 521–525.
- Vaughn, C., Hakenkamp, C. 2001. The functional role of burrowing bivalves in freshwater ecosystems. *Freshwater Biology* 46: 1431-1446.
- Young, O. 1981. The attraction of neotropical Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) to reptile and amphibian fecal material. *Coleopterists Bulletin* 35: 345-348.

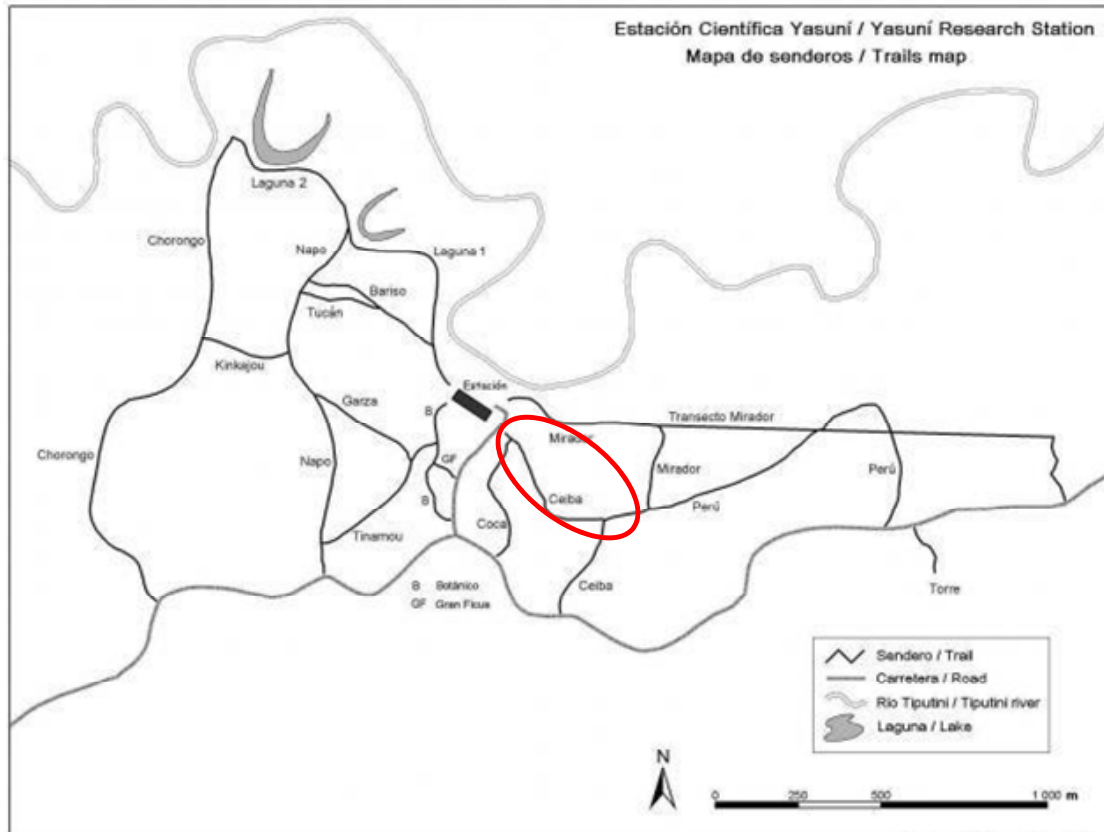
8. FIGURAS



Fuente: Estación Científica Yasuní

Escala: 1: 200000

Figura 1. Foto aérea en el que se indica la ubicación del experimento en el que se analizó la extensión del efecto de borde causado por la construcción de la vía (transectos longitudinales usados para el experimento en líneas de color rojo).



Fuente: www.yasuni.ec

Figura 2. Área de estudio en la que se estableció el experimento del rol funcional de los escarabajos peloteros (resaltada en color rojo).

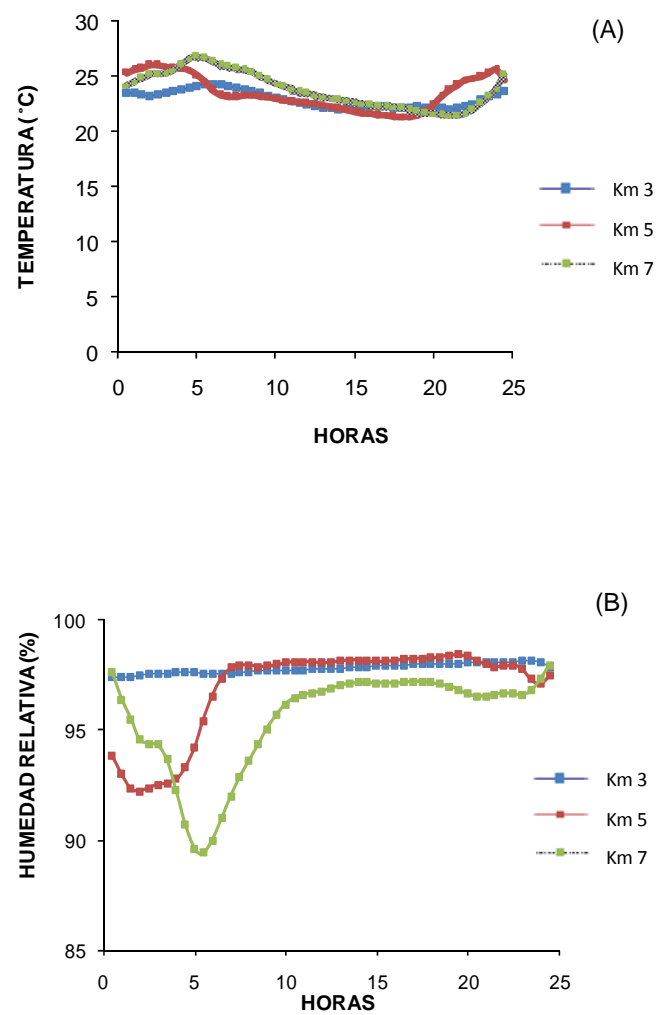


Figura 3. Variación de la (A) temperatura y de la (B) Humedad relativa en función del tiempo en los 3 transectos estudiados.

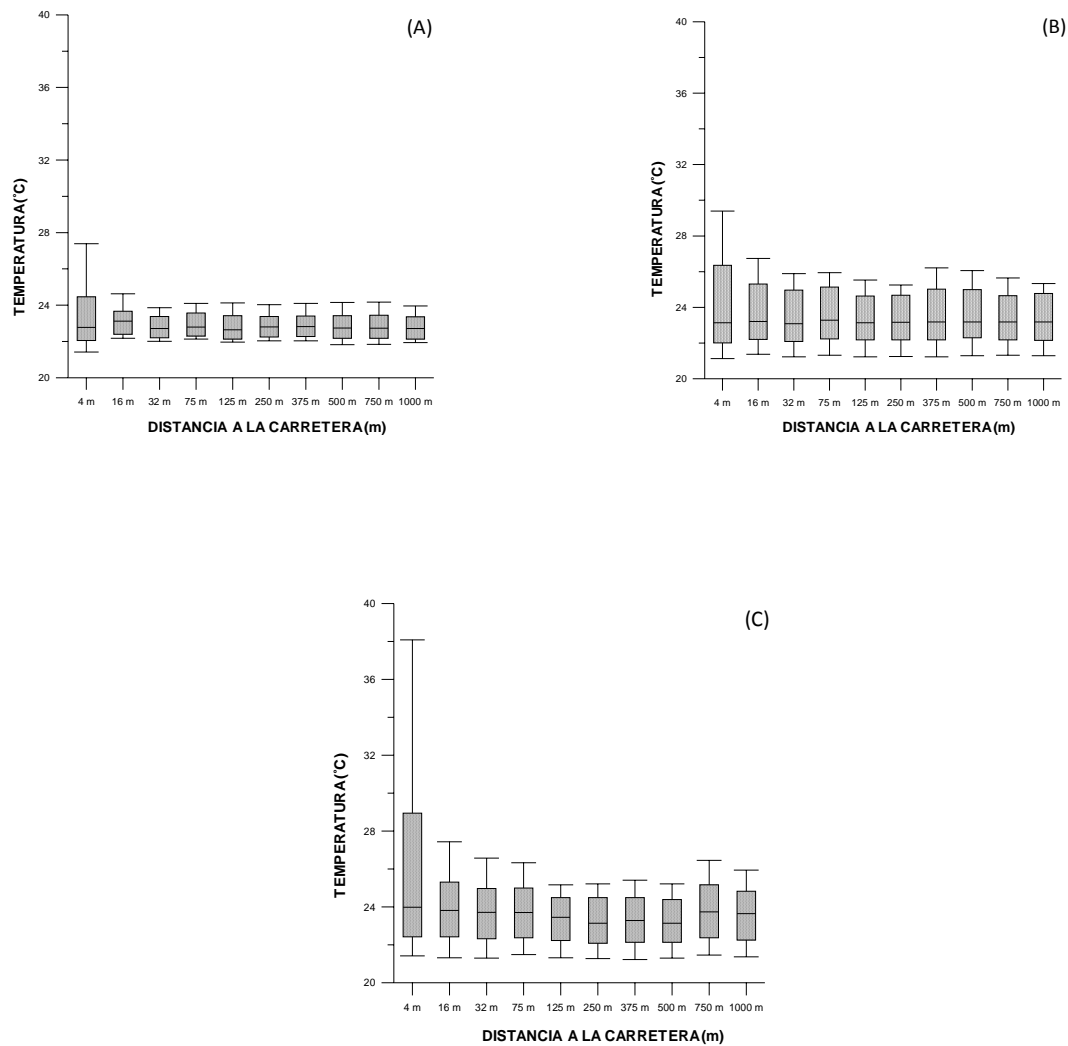


Figura 4. Diagrama de caja y bigotes de la temperatura en función de la distancia al borde de la carretera para los tres transectos (A) Km 3, (B) Km 5 y (C) Km 7.

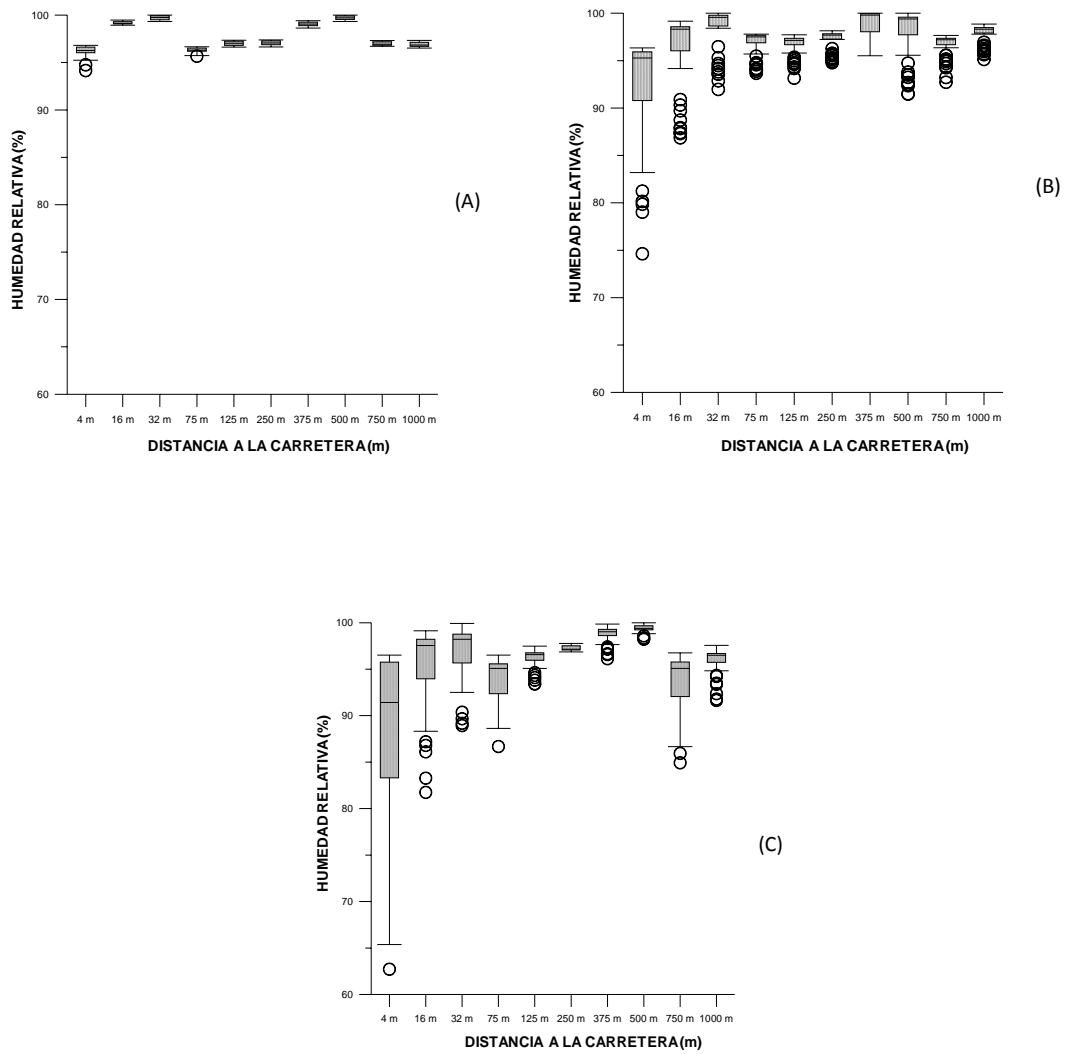


Figura 5. Diagrama de caja y bigotes de la humedad relativa del ambiente en función de la distancia al borde de la carretera para los tres transectos (A) Km 3, (B) Km 5 y (C) Km 7.

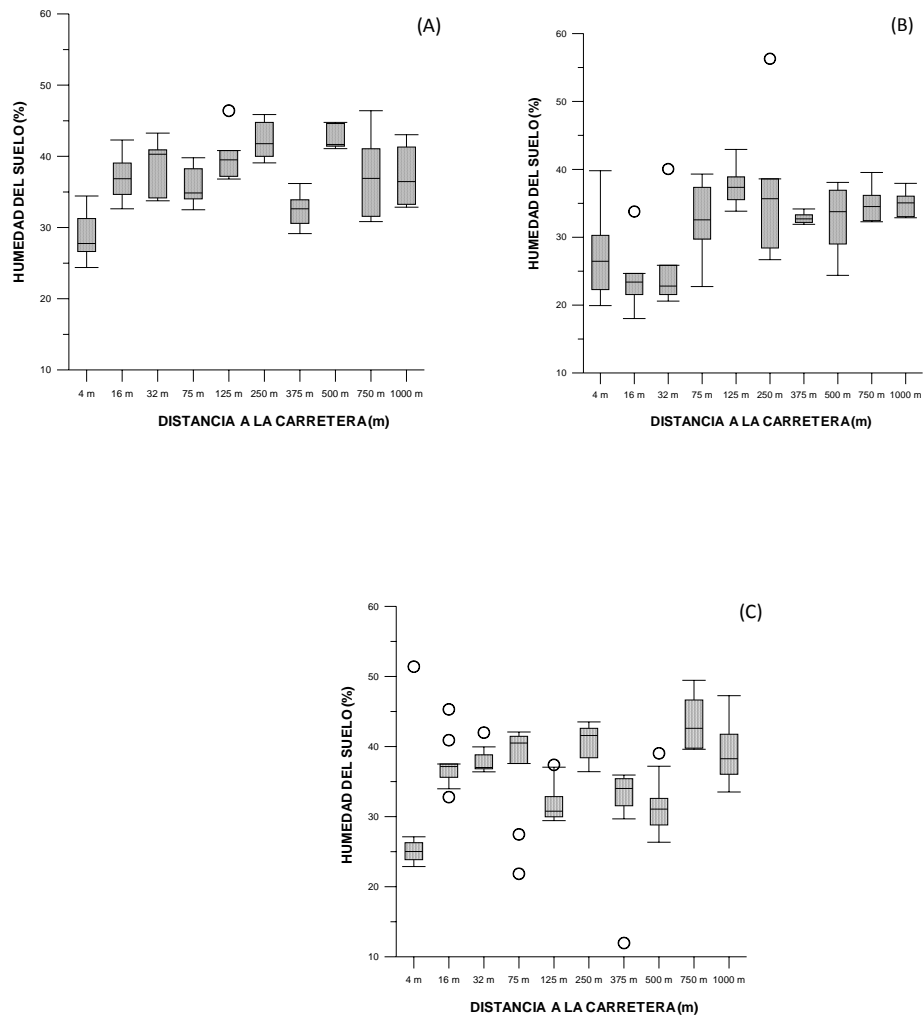


Figura 6. Diagrama de caja y bigotes de la humedad del suelo en función de la distancia al borde de la carretera para los tres transectos (A) Km 3, (B) Km 5 y (C) Km 7.

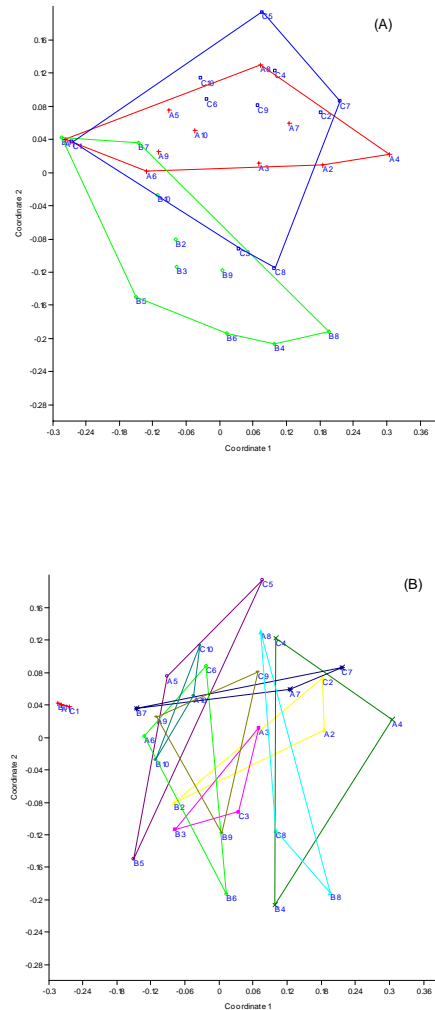


Figura 7. Análisis de escala no métrica multidimensional (NMDS) de los gremios de escarabajos peloteros(A) de los tres transectos estudiados (rojo= Km 3, verde= Km 5, azul= Km 7) y (B) de las diferentes distancias a la carretera (4m= rojo claro, 16m= amarillo, 32m= púrpura, 75m= verde oscuro, 125m= rojo oscuro, 250m= verde claro, 375m= azul, 500m= celeste, 750m= verde amarillo, 1000m= verde azulado). Los polígonos o triángulos contienen todos los puntos (A= Km 3; B= Km 5; C= Km 7; A1, B1, C1= 4 m de la vía; A10, B10, C10= 1000 m de la vía).

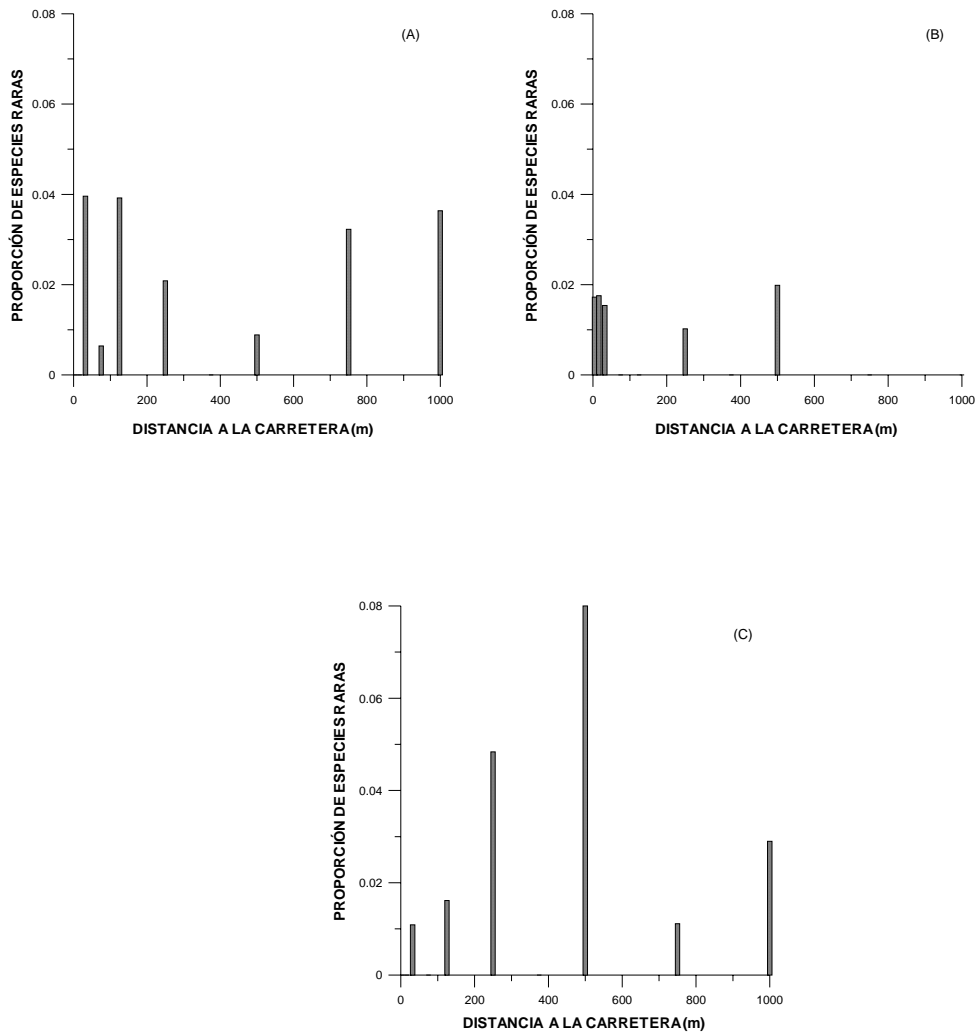


Figura 8. Proporción de especies raras en función de la distancia a la carretera de los transectos ubicados en (A) Km 3, (B) Km 5 y (C) Km 7. Para detalle del número de especies raras ver el Anexo 7.

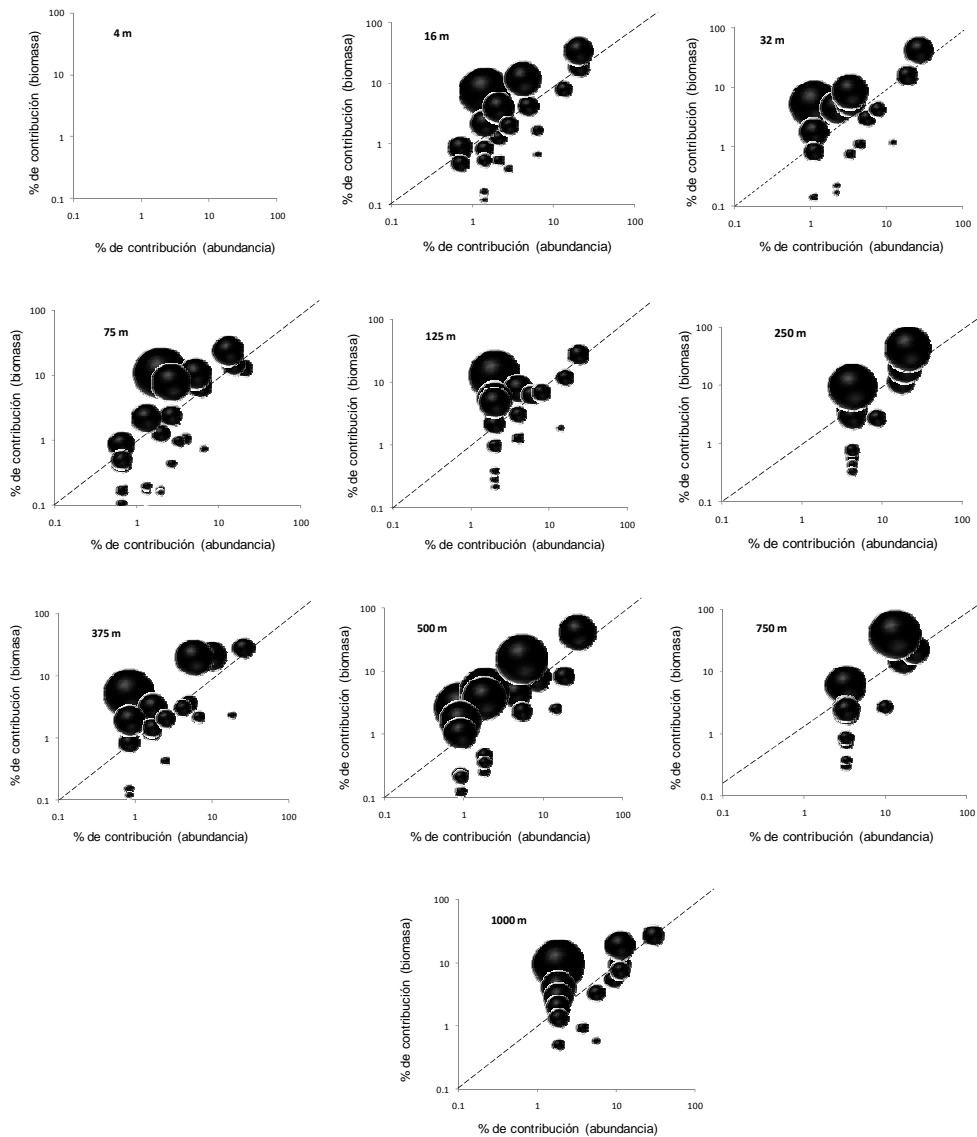


Figura 9. Porcentaje de contribución, basado separadamente en los datos de biomasa y abundancia, de las especies individuales de escarabajos peloteros a diferentes distancias a la carretera en el transecto del Km 3. Las especies están representadas por círculos negros, las cuales están escaladas por diferencias en la masa promedio del cuerpo. Ambos ejes están log-transformados. Las especies en la esquina superior derecha es el que más contribuye al modelo. La línea diagonal entrecortada identifica la posición de las especies que contribuyen con igual peso al análisis basado en ambos conjuntos de datos.

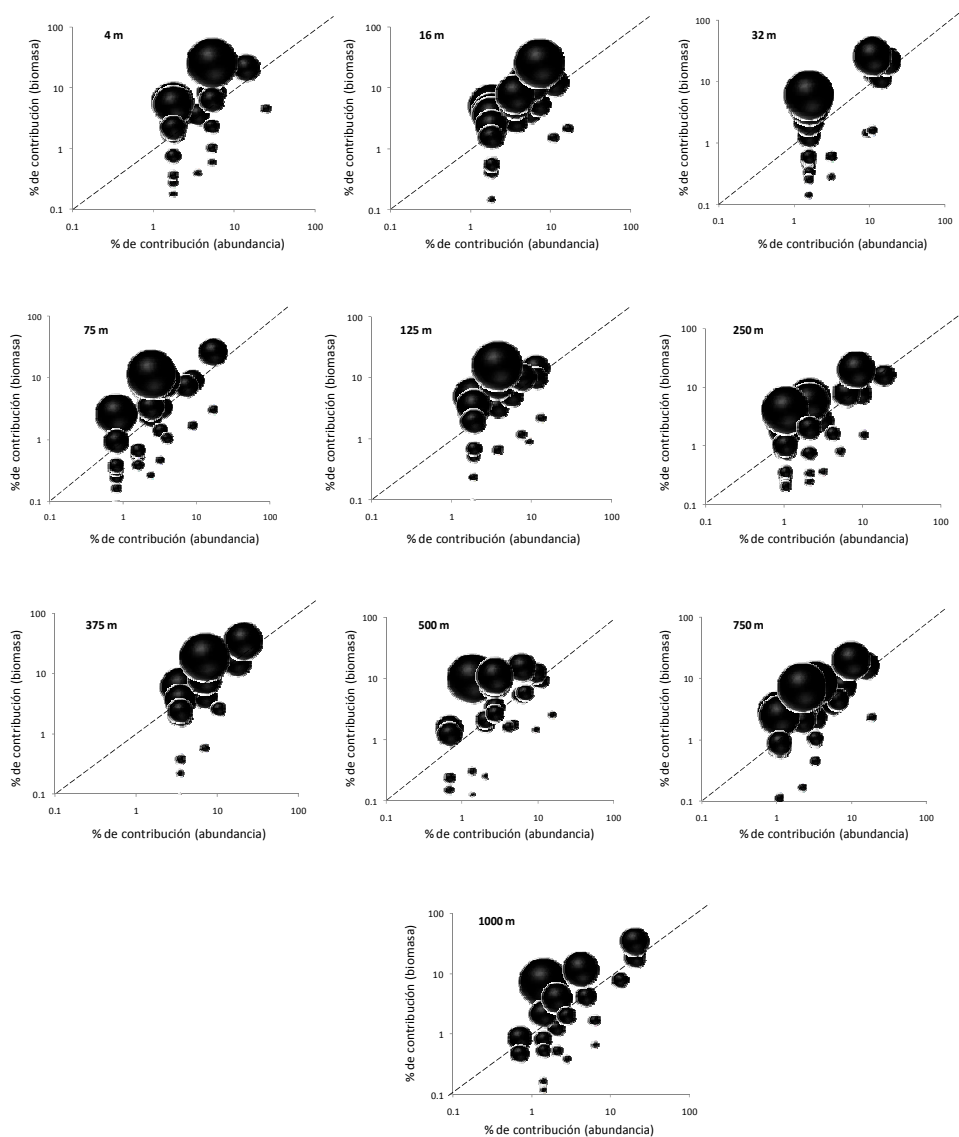


Figura 10. Porcentaje de contribución, basado separadamente en los datos de biomasa y abundancia, de las especies individuales de escarabajos peloteros a diferentes distancias a la carretera en el transecto del Km 5. Las especies están representadas por círculos negros, las cuales están escaladas por diferencias en la masa promedio del cuerpo. Ambos ejes están log-transformados. Las especies en la esquina superior derecha es el que más contribuye al modelo. La línea diagonal entrecortada identifica la posición de las especies que contribuyen con igual peso al análisis basado en ambos conjuntos de datos.

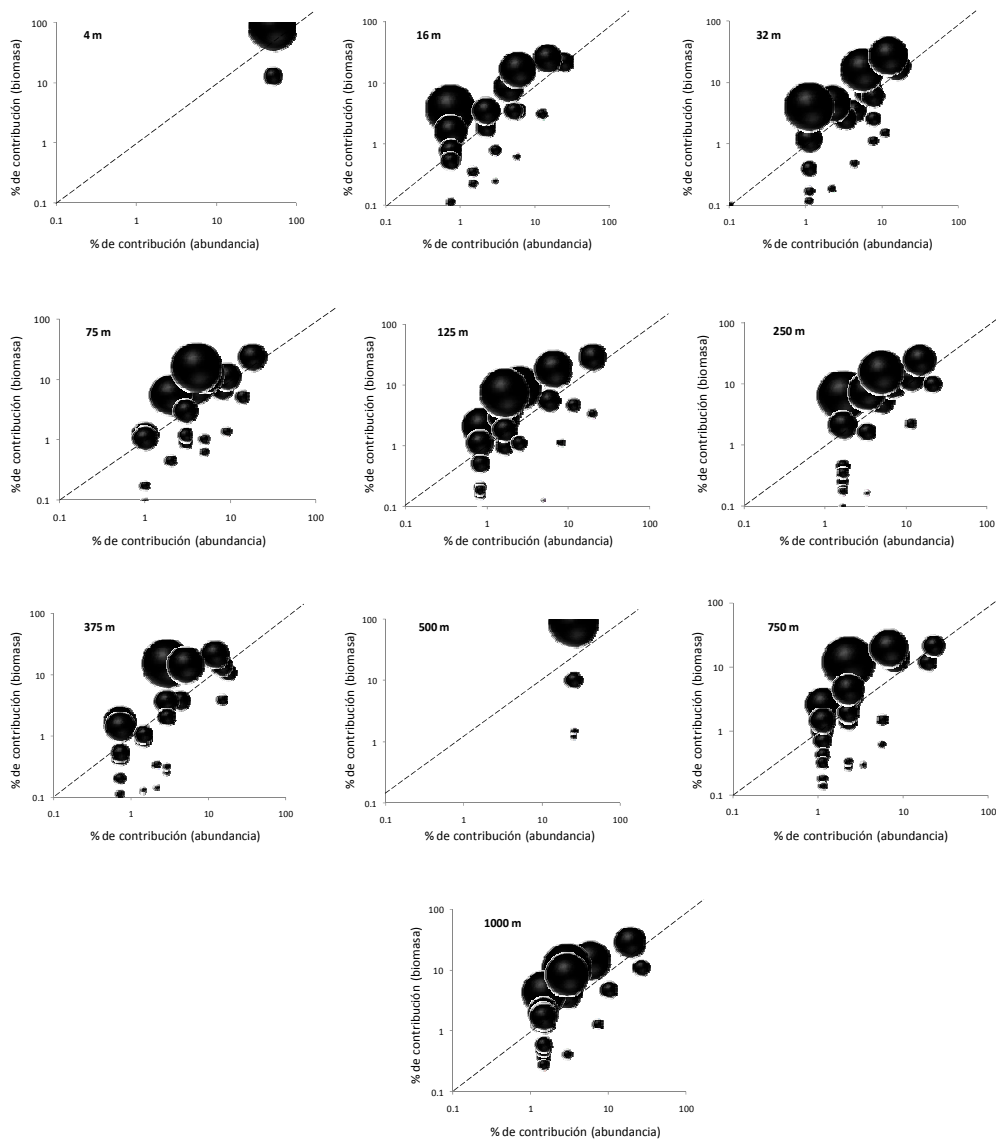


Figura 11. Porcentaje de contribución, basado separadamente en los datos de biomasa y abundancia, de las especies individuales de escarabajos peloteros a diferentes distancias a la carretera en el transecto del Km 7. Las especies están representadas por círculos negros, las cuales están escaladas por diferencias en la masa promedio del cuerpo. Ambos ejes están log-transformados. Las especies en la esquina superior derecha es el que más contribuye al modelo. La línea diagonal entrecortada identifica la posición de las especies que contribuyen con igual peso al análisis basado en ambos conjuntos de datos.

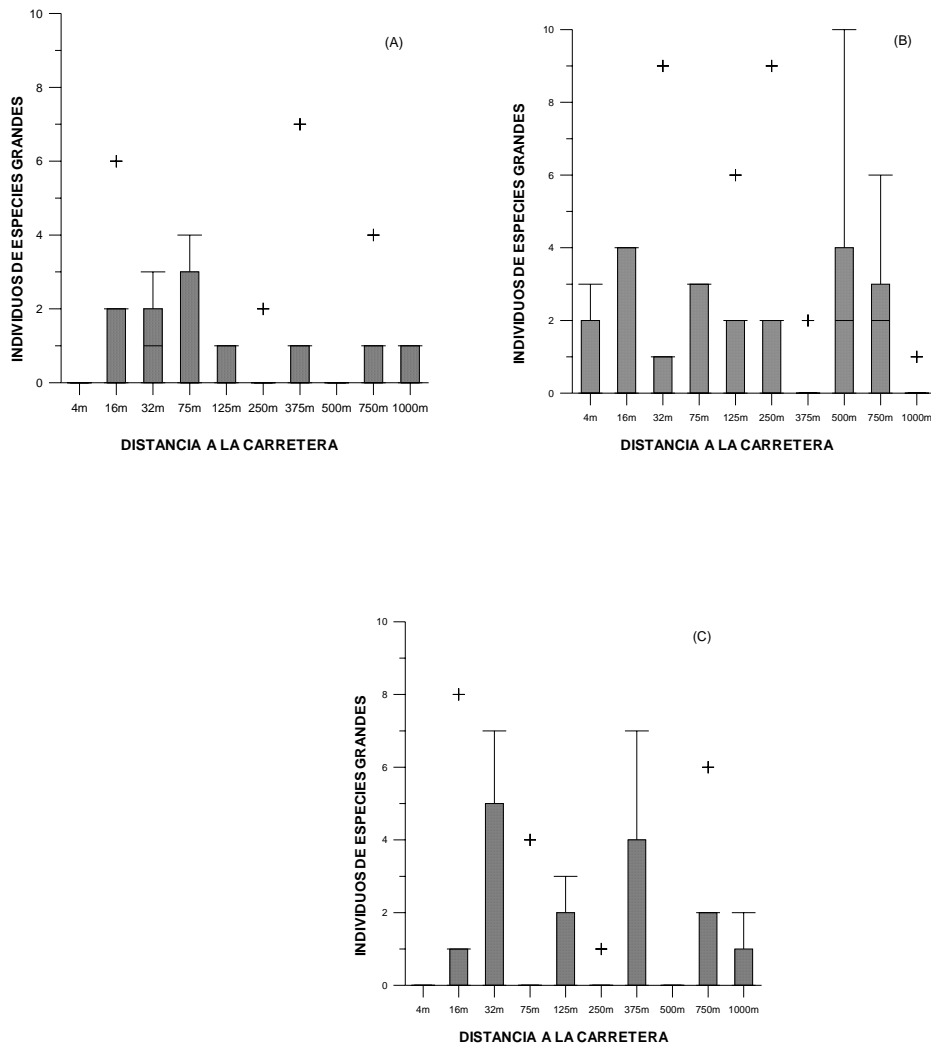


Figura 12. Diagrama de caja y bigotes de las especies de escarabajos peloteros grandes encontradas a diferentes distancias al borde de la carretera para los tres transectos (A) Km 3, (B) Km 5 y (C) km 7

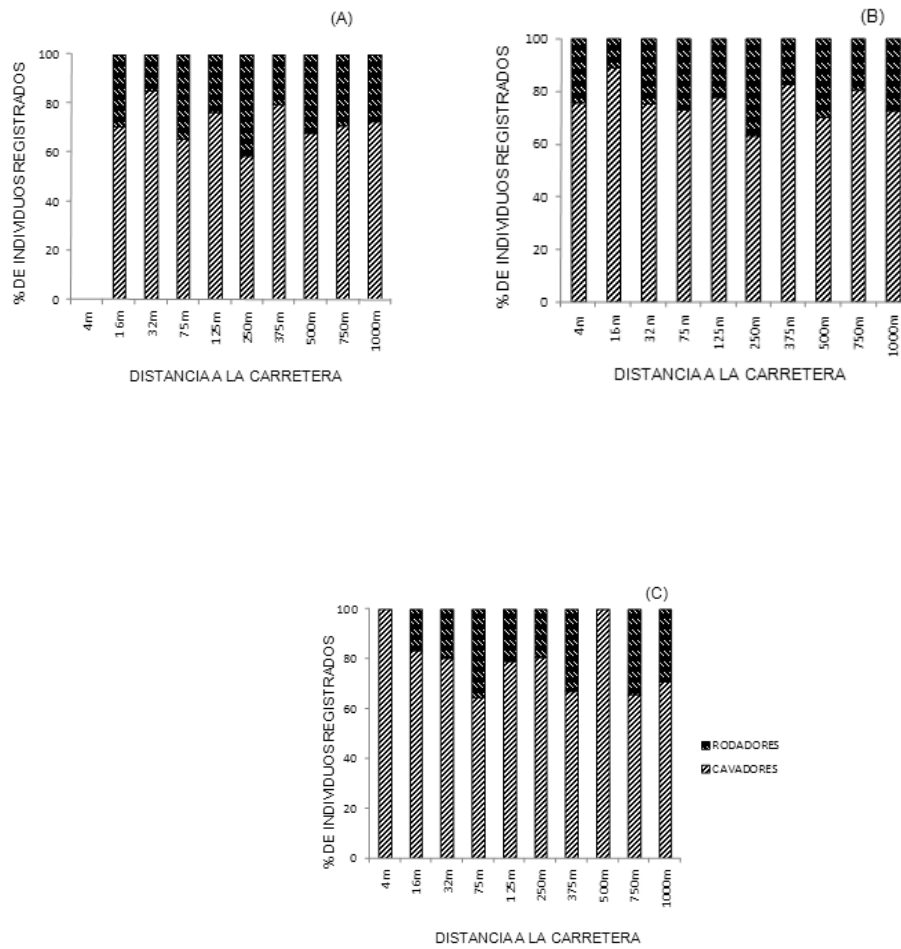


Figura 13. Proporción de escarabajos peloteros cavadores y rodadores encontrados a diferentes distancias de la carretera para los tres transectos (A) Km 3, (B) Km 5 y (C) Km 7.

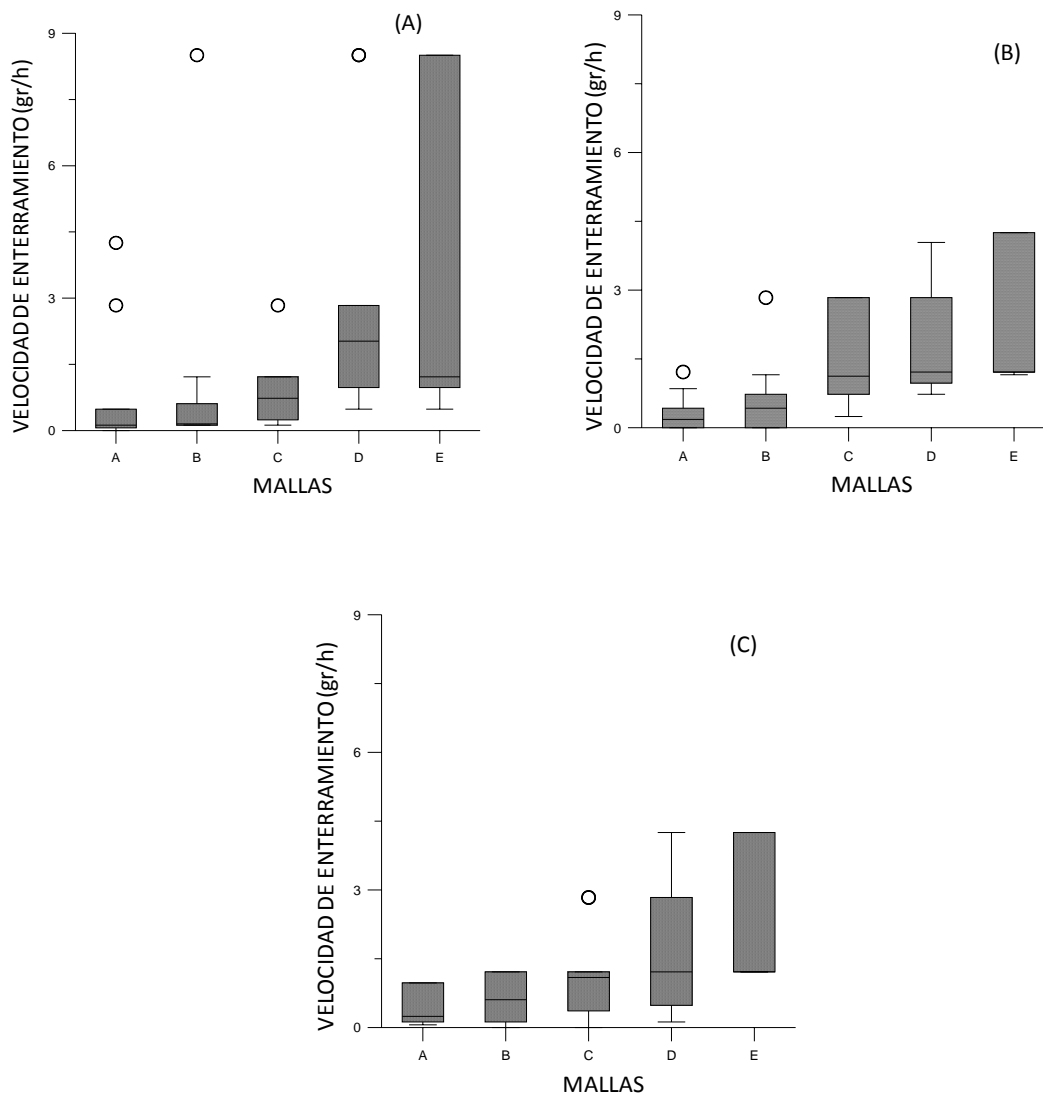


Figura 14. Velocidad de enterramiento por parte del gremio de escarabajos coprófagos según las diferentes mallas (A: no entra ningún pelotero y E: entran todos) y en las tres diferentes fechas: (A) octubre de 2009, (B) abril de 2010 y (C) octubre de 2010.

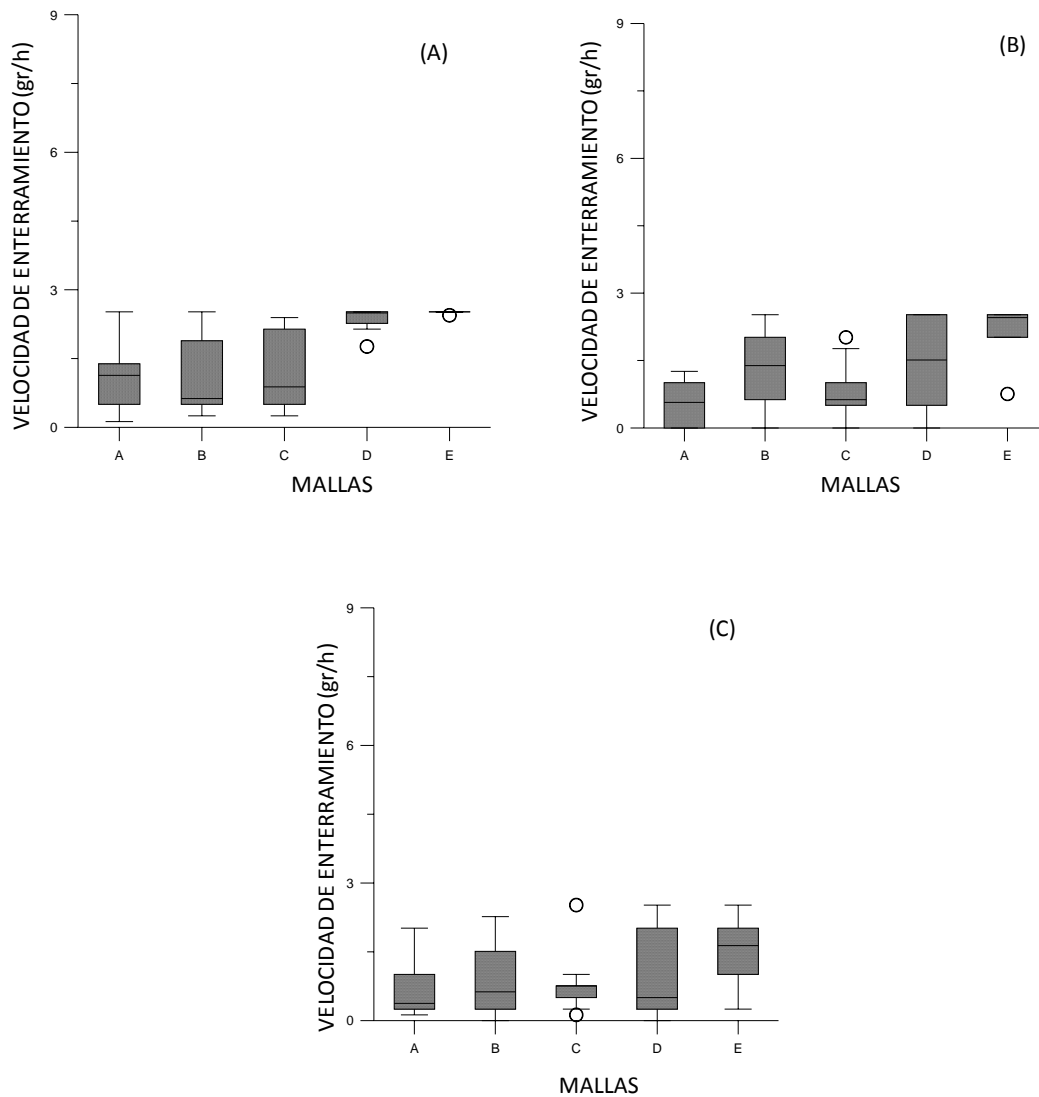


Figura 15. Velocidad de enterramiento por parte del gremio de escarabajos necrófagos según las diferentes mallas (A: no entra ningún pelotero y E: entran todos) y en las tres diferentes fechas: (A) octubre de 2009, (B) abril de 2010 y (C) octubre de 2010.

9. TABLAS

Tabla 1. Lista de especies de escarabajos peloteros (Scarabaeinae) colectados en Yasuní durante el estudio de efecto de borde. (A= Km 3; B= Km 5; C= Km 7; A1, B1, C1= 4 m de la vía; A10, B10, C10= 1000 m de la vía).

	A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8	A9	A10	B1	B2	B3	B4	B5	B6	B7	B8	B9	B10	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9	C10
Ateuchus sp. 1		2	2	3	1	2																								
Ateuchus sp. 2		1		1					1														1	7					2	
Ateuchus sp. 3																														1
Canthidium sp. 1												1		1	1															
Canthidium sp. 2												1																		
Canthidium sp. 3																													1	
Canthidium sp. 4													1																	
Canthidium sp. 5																			1											
Canthidium sp. 6																										1				
Canthidium sp. 7			1		1		1					2		1		1		2				1								
Canthidium sp. 8																		1												
Canthidium sp. 10												1																		
Canthon aequinoctialis	19	5	31	8	8	6	9	1	5	2	3		11	2	1	1	16	1				8	4	8	7	3	25	17	1	
Canthon fulgidus				1	2	2					1	2		4	3	18	2	9	5	1			3					1		
Canthon luteicollis	2	2	3	1	2	1	2	1						4		2	2	3		3		4	4	5	10	1	4	3	2	
Canthon sp. 1			1	1		1	2											2				2		2			1	1	1	
Canthon sp. 4											1							1	1									2		
Coprophaneus sp. 1											1		1							1							1			
Coprophaneus callegarii																	1													
Deltochilum amazonicum		2	1	3	1		1				1								2				1					4	2	
Deltochilum carinatum												1														2			2	4
Deltochilum oberbengeri	7	8	4	1	2	1	1	5	6	8	1	8	3	6	6		4	7	7			3	6	9	1	4	6	1	2	
Deltochilum orbiculare			1																											
Deltochilum sp. 3									1				1	2	1									3						1
Deltochilum sp. 4									1		1		1	2	1	1		1												1
Dichotomius boreus																							1					1		1
Dichotomius forestriatus	3	7	3	2		5	5	1	3	1		1	9		3		3	3	1				3			7	2	1	1	
Dichotomius lucasi	2				2				1		2	4	9	3	6	9		10	6	1				7				2	1	
Dichotomius mamillatus		2		1						1	1				2		4	3				1	5		3		1		2	
Dichotomius ohausi		1						1			1				1	1	1			2	2				2				1	
Dichotomius podalirius	2		2	2		2	2		1		1				2	1		1	2				3	2		1				
Dichotomius problematicus				1										3	2				2											
Dichotomius sp. 1			9							1					1	1	1			1					2					
Dichotomius sp. 2	1		1					2				2			1	1	2	1						4		2	4		1	
Dichotomius sp. 4		1		3		1	1				1			3	2				2	1			1	1	1				2	1
Dichotomius sp. 5									1			1	1										1							
Dichotomius sp. 6				1												1	1			1	1		1				1			
Eurysternus caribaeus	30	17	23	12	9	31	30	7	16	3	6	11	21	4	6	5	14	14	4			33	14	18	24	9	21	1	20	13
Eurysternus cayennensis	1	1	2									2	2	1			1	2	1				1			1	1	3		
Eurysternus confusus	3	3	6	2		8	6	3	2	3	1	1	4		2	3	7	3	1			17	7	14	14	13	21	5	18	
Eurysternus foedus											1	1			1								2							
Eurysternus hamaticollis	3	3	8	1	2	1					1	3	1	1		2						1	4	6	2		1		2	
Eurysternus hirtellus				2							3	1	1	3	5				1	2			1	2	1					
Eurysternus inflexus	2		2					2							1	2	2					3		1	1	1	1		1	
Eurysternus vastiorum																														
Eurysternus velutinus	29	24	20		10	12	6	1	6	1	2	7	4		8	6	9	9	10			20	11	5	8	3	17	7	2	
Ontherus diabolicus	2			1																						1				
Ontherus sp. 1																										2				1
Onthophagus haematopus	9	11	10	7		22	16	1	3	14	9	7	21	4	10		14	17	5	1		8	10	9	24	7	4	1	5	5
Onthophagus sp. 13	1	1				3	2	1				1			1					1			1	3	6	2	3	1	4	1
Onthophagus sp. 5				2											1												1			
Onthophagus sp. 6			1								1								1											
Onthophagus sp. 7			1																1					1						
Onthophagus sp. 8				1																										
Onthophagus sp. 9																														1
Onthophagus sp. 11							1					1						1								2	2			1
Onthophagus sp. 12					1																									
Oxysternon conspicillatum	6	3	4			7		4			3	4	1	3	2	1	2	4	2				8	1	4	2		7	6	
Oxysternon silenus	4					2		1	1	1													1	1	1		2		1	
Phanaeus haroldi	1			4		3	1	1	6	3	1			1	1	2		4	1			7		3	2		4		1	
Scatimun sp.	1								1						1															
Scatimun sp. 1				1																										1
Scybalocanthon pygidialis	9	4	5		4	8	20		1				1	1		4	1	6	3			4	1	3	3	2	1	1	7	
Sybalocanthon sp. 1				4		2	1	1						1	5		1		1				1		1		3			
Sylbicanthon sp. 2						1					1	1	1	2											1	1			2	
Sylbicanthon sp. 7																														1
Syvicanthon bridarollii	4	1	2			3	1						2			1	1							5	1				2	
# de individuos	0	146	101	156	51	48	123	113	31	55	58	57	65	127	54	98	31	151	93	44	2	138	92	102	124	62	142	4	90	69
# de especies	0	25	23	28	19	13	23	22	16	16	23	25	21	28	21	29	16	30	25	16	2	27	21	21	27	19	26	4	24	23

Tabla 2. Lista de tribus y especies de escarabajos peloteros (Scarabaeinae) de Yasuní y sus características.

Tribu	Especie	Cavadores	Rodadores	Nocturnos	Diurnos
Ateuchini	<i>Ateuchus murrayi</i> (Harold, 1868)	X		X	
	<i>Ateuchus scatimoides</i> (Balthasar, 1939)	X		X	
	<i>Ateuchus sp.1</i>	X		X	
	<i>Ateuchus sp.2</i>	X		X	
	<i>Ateuchus sp.3</i>	X		X	
	<i>Canthidium haroldi</i> (Preudhome de Borre, 1886)	X		X	
	<i>Canthidium sp.1</i>	X		X	
	<i>Canthidium sp.2</i>	X		X	
	<i>Canthidium sp.3</i>	X		X	
	<i>Canthidium sp.4</i>	X		X	
	<i>Canthidium sp.5</i>	X		X	
	<i>Canthidium sp.6</i>	X		X	
	<i>Canthidium sp.7</i>	X		X	
	<i>Canthidium sp.8</i>	X		X	
	<i>Uroxys sp.1</i>	X			
Canthonini	<i>Canthon aequinoctialis</i> (Harold, 1868)		X		X
	<i>Canthon luteicollis</i> (Erichson, 1847)		X		X
	<i>Canthon brunneus</i> (Schmidt, 1922)		X		X
	<i>Canthon sp.1</i>		X		X
	<i>Canthon sp.2</i>		X		X
	<i>Deltochilum carinatum</i> (Westwood, 1837)		X	X	
	<i>Deltochilum amazonicum</i> (Bates, 1887)		X	X	
	<i>Deltochilum orbiculare</i> (Lansberge, 1874)		X	X	
	<i>Deltochilum oberbengeri</i> (Balthasar 1939)		X	X	
	<i>Deltochilum sp.1</i>		X	X	
	<i>Deltochilum sp.2</i>		X	X	
	<i>Deltochilum sp.3</i>		X	X	
	<i>Malagoniella astyanax</i> (Olivier, 1789)		X		X
	<i>Scybalocanthon sp.1</i>		X		X
	<i>Scybalocanthon pygidialis</i> (Schmidt, 1922)		X		X
	<i>Sylvicanthon sp.1</i>		X		X
	<i>Sylvicanthon sp.2</i>		X		X
Dichotomiini	<i>Bdelyrus sp.1</i>	X		X	
	<i>Dichotomius fortistriatus</i> (Luederwaldt, 1923)	X		X	

	<i>Dichotomius globulus</i> (Felsche, 1901)	X		X	
	<i>Dichotomius lucasi</i>	X		X	
	<i>Dichotomius prietoi</i> (Martínez & Martínez, 1982)	X		X	
	<i>Dichotomius mamillatus</i> (Felsche, 1901)	X		X	
	<i>Dichotomius ohausi</i> (Luederwaldt, 1922)	X		X	
	<i>Dichotomius</i> sp.1	X		X	
	<i>Ontherus diabolicus</i> (Genier, 1996)	X		X	
	<i>Scatimus strandi</i> (Balthasar 1939)	X			X
	<i>Scatimus</i> sp.1	X			X
	<i>Scatimus</i> sp.2	X			X
Eurysternini	<i>Eurysternus caribaeus</i> (Herbst, 1789)	X			X
	<i>Eurysternus confusus</i> (Jessop, 1985)	X			X
	<i>Eurysternus hamaticollis</i> (Balthasar, 1939)	X		X	
	<i>Eurysternus inflexus</i> (Germar, 1824)	X		X	
	<i>Eurysternus vastiorum</i> (Martínez, 1988)	X			X
	<i>Eurysternus velutinus</i> (Bates, 1887)	X			X
Onthophagini	<i>Onthophagus haematopus</i> (Harold, 1875)	X			X
	<i>Onthophagus acuminatus</i> (Harold, 1880)	X			X
	<i>Onthophagus</i> sp.1	X			X
	<i>Onthophagus</i> sp.2	X			X
	<i>Onthophagus</i> sp.3	X			X
	<i>Onthophagus</i> sp.4	X			X
	<i>Onthophagus</i> sp.5	X			X
	<i>Onthophagus</i> sp.6	X			X
	<i>Onthophagus</i> sp.7	X			X
	<i>Onthophagus</i> sp.8	X			X
	<i>Onthophagus</i> sp.9	X			X
	<i>Onthophagus</i> sp.10	X			X
Phanaeini	<i>Coprophanaeus telamon</i> (Erichson, 1847)		X	X	
	<i>Coprophanaeus callegarii</i> (Arnaud, 2002)		X	X	
	<i>Oxystemon conspicillatum</i> (Weber, 1801)	X			X
	<i>Oxystemon silenus</i> (Castelnau, 1840)	X			X
	<i>Phanaeus chalcomelas</i> (Perty, 1830)	X			X
	# de especies	48	19	35	32

Tabla 3. Análisis de varianza de la temperatura, la humedad relativa y la humedad del suelo en los tres transectos y a lo largo del gradiente longitudinal.

Tests of Between-Subjects Effects

Variable dependiente: **TEMPERATURA**

Source		Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Intercept	Hypothesis	803727.266	1	803727.266	36165.417	.000
	Error	200.013	9	22.224(a)		
TRANSECTO	Hypothesis	181.852	2	90.926	16.815	.000
	Error	97.333	18	5.407(b)		
DISTANC	Hypothesis	200.013	9	22.224	4.110	.005
	Error	97.333	18	5.407(b)		
KM * DISTANC	Hypothesis	97.333	18	5.407	2.316	.001
	Error	3361.570	1440	2.334(c)		

Variable dependiente: **HUMEDAD R ELATIVA**

Source		Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Intercept	Hypothesis	13759295.636	1	13759295.636	23926.990	.000
	Error	5175.480	9	575.053(a)		
TRANSECTO	Hypothesis	1309.772	2	654.886	7.068	.005
	Error	1667.711	18	92.651(b)		
DISTANC	Hypothesis	5175.480	9	575.053	6.207	.001
	Error	1667.711	18	92.651(b)		
KM * DISTANC	Hypothesis	1667.711	18	92.651	13.332	.000
	Error	10006.993	1440	6.949(c)		

Variable dependiente: **HUMEDAD DEL SUELO**

Source		Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Intercept	Hypothesis	754618.751	1	754618.751	3747.893	.000
	Error	1812.103	9	201.345(a)		
TRANSECTO	Hypothesis	988.590	2	494.295	5.773	.012
	Error	1541.203	18	85.622(b)		
DISTANC	Hypothesis	1812.103	9	201.345	2.352	.059
	Error	1541.203	18	85.622(b)		
KM * DISTANC	Hypothesis	1541.203	18	85.622	3.572	.000
	Error	3595.649	150	23.971(c)		

Tabla 4. Correlaciones de la temperatura, la humedad relativa y la humedad del suelo en función de la distancia en los tres transectos (Con el ajuste de Bonferroni la correlación es significativa a 0.00416).

Km 3

			Distancia	Temperatura	HR	Hs
Spearman's rho	Distancia	Correlation Coefficient	1.000	-.600	.006	-.382
		Sig. (2-tailed)	.	.067	.987	.276
		N	10	10	10	10
	Temperatura	Correlation Coefficient	-.600	1.000	-.309	.624
		Sig. (2-tailed)	.067	.	.385	.054
		N	10	10	10	10
	HR	Correlation Coefficient	.006	-.309	1.000	-.527
		Sig. (2-tailed)	.987	.385	.	.117
		N	10	10	10	10
	Hs	Correlation Coefficient	-.382	.624	-.527	1.000
		Sig. (2-tailed)	.276	.054	.117	.
		N	10	10	10	10

Km 5

			Distancia	Temperatura	HR	Hs
Spearman's rho	Distancia	Correlation Coefficient	1.000	-.673(*)	.442	-.648(*)
		Sig. (2-tailed)	.	.033	.200	.043
		N	10	10	10	10
	Temperatura	Correlation Coefficient	-.673(*)	1.000	-.345	.818(**)
		Sig. (2-tailed)	.033	.	.328	.004
		N	10	10	10	10
	HR	Correlation Coefficient	.442	-.345	1.000	-.139
		Sig. (2-tailed)	.200	.328	.	.701
		N	10	10	10	10
	Hs	Correlation Coefficient	-.648(*)	.818(**)	-.139	1.000
		Sig. (2-tailed)	.043	.004	.701	.
		N	10	10	10	10

Km 7

			Distancia	Temperatura	HR	Hs
Spearman's rho	Distancia	Correlation Coefficient	1.000	-.552	.345	-.406
		Sig. (2-tailed)	.	.098	.328	.244
		N	10	10	10	10
	Temperatura	Correlation Coefficient	-.552	1.000	-.915(**)	-.018
		Sig. (2-tailed)	.098	.	.000	.960
		N	10	10	10	10
	HR	Correlation Coefficient	.345	-.915(**)	1.000	.115
		Sig. (2-tailed)	.328	.000	.	.751
		N	10	10	10	10
	Hs	Correlation Coefficient	-.406	-.018	.115	1.000
		Sig. (2-tailed)	.244	.960	.751	.
		N	10	10	10	10

Tabla 5. Correlaciones del índice de Shannon, la equitatividad, la biomasa, la abundancia y la riqueza de los gremios de los escarabajos peloteros en función de la distancia en los tres transectos (Con el ajuste de Bonferroni la correlación es significativa a 0.0017).

Km 3

			Distancia	Shannon	Equitatividad	Biomasa	Abundancia	Riqueza
Spearman's rho	Distancia	Correlation Coefficient	1.000	.479	.233	-.139	-.091	-.207
		Sig. (2-tailed)	.	.162	.546	.701	.803	.565
		N	10	10	9	10	10	10
Shannon	Shannon	Correlation Coefficient	.479	1.000	-.283	.321	.370	.268
		Sig. (2-tailed)	.162	.	.460	.365	.293	.454
		N	10	10	9	10	10	10
Equitatividad	Equitatividad	Correlation Coefficient	.233	-.283	1.000	-.417	-.383	-.160
		Sig. (2-tailed)	.546	.460	.	.265	.308	.682
		N	9	9	9	9	9	9
Biomasa	Biomasa	Correlation Coefficient	-.139	.321	-.417	1.000	.976(**)	.921(**)
		Sig. (2-tailed)	.701	.365	.265	.	.000	.000
		N	10	10	9	10	10	10
Abundancia	Abundancia	Correlation Coefficient	-.091	.370	-.383	.976(**)	1.000	.939(**)
		Sig. (2-tailed)	.803	.293	.308	.000	.	.000
		N	10	10	9	10	10	10
Riqueza	Riqueza	Correlation Coefficient	-.207	.268	-.160	.921(**)	.939(**)	1.000
		Sig. (2-tailed)	.565	.454	.682	.000	.000	.
		N	10	10	9	10	10	10

Km 5

			Distancia	Shannon	Equitatividad	Biomasa	Abundancia	Riqueza
Spearman's rho	Distancia	Correlation Coefficient	1.000	.079	-.200	.479	-.030	-.080
		Sig. (2-tailed)	.	.829	.580	.162	.934	.827
		N	10	10	10	10	10	10
Shannon	Shannon	Correlation Coefficient	.079	1.000	-.442	.758(*)	.673(*)	.838(**)
		Sig. (2-tailed)	.829	.	.200	.011	.033	.002
		N	10	10	10	10	10	10
Equitatividad	Equitatividad	Correlation Coefficient	-.200	-.442	1.000	-.539	-.673(*)	-.416
		Sig. (2-tailed)	.580	.200	.	.108	.033	.232
		N	10	10	10	10	10	10
Biomasa	Biomasa	Correlation Coefficient	.479	.758(*)	-.539	1.000	.661(*)	.728(*)
		Sig. (2-tailed)	.162	.011	.108	.	.038	.017
		N	10	10	10	10	10	10
Abundancia	Abundancia	Correlation Coefficient	-.030	.673(*)	-.673(*)	.661(*)	1.000	.905(**)
		Sig. (2-tailed)	.934	.033	.033	.038	.	.000
		N	10	10	10	10	10	10
Riqueza	Riqueza	Correlation Coefficient	-.080	.838(**)	-.416	.728(*)	.905(**)	1.000
		Sig. (2-tailed)	.827	.002	.232	.017	.000	.
		N	10	10	10	10	10	10

Tabla 5 (continuación). Correlaciones del índice de Shannon, la equitatividad, la biomasa, la abundancia y la riqueza de los gremios de los escarabajos peloteros en función de la distancia en los tres transectos (Con el ajuste de Bonferroni la correlación es significativa a 0.0017).

Km 7

			Distancia	Shannon	Equitatividad	Biomasa	Abundancia	Riqueza
Spearman's rho	Distancia	Correlation Coefficient	1.000	.139	-.273	-.018	-.103	.116
		Sig. (2-tailed)	.	.701	.446	.960	.777	.750
		N	10	10	10	10	10	10
Shannon	Shannon	Correlation Coefficient	.139	1.000	.297	.345	.261	-.006
		Sig. (2-tailed)	.701	.	.405	.328	.467	.987
		N	10	10	10	10	10	10
Equitatividad	Equitatividad	Correlation Coefficient	-.273	.297	1.000	-.600	-.648(*)	-.878(**)
		Sig. (2-tailed)	.446	.405	.	.067	.043	.001
		N	10	10	10	10	10	10
Biomasa	Biomasa	Correlation Coefficient	-.018	.345	-.600	1.000	.964(**)	.817(**)
		Sig. (2-tailed)	.960	.328	.067	.	.000	.004
		N	10	10	10	10	10	10
Abundancia	Abundancia	Correlation Coefficient	-.103	.261	-.648(*)	.964(**)	1.000	.860(**)
		Sig. (2-tailed)	.777	.467	.043	.000	.	.001
		N	10	10	10	10	10	10
Riqueza	Riqueza	Correlation Coefficient	.116	-.006	-.878(**)	.817(**)	.860(**)	1.000
		Sig. (2-tailed)	.750	.987	.001	.004	.001	.
		N	10	10	10	10	10	10

Tabla 6. Análisis de varianza de la velocidad de enterramiento por parte de los escarabajos peloteros coprófagos en las diferentes mallas y en las tres fechas en que se realizó el experimento ($P < 0.05$; repeticiones= 10; $n = 50$).

Tests of Between-Subjects Effects

Dependent Variable: K

Source		Type III Sum of Squares	df	Mean Square	F	Sig.
Intercept	Hypothesis	336.783	1	336.783	40.079	.024
	Error	16.806	2	8.403(a)		
MALLA	Hypothesis	110.948	4	27.737	12.013	.002
	Error	18.472	8	2.309(b)		
FECHA	Hypothesis	16.806	2	8.403	3.639	.075
	Error	18.472	8	2.309(b)		
MALLA *	Hypothesis	18.472	8	2.309	.766	.633
FECHA	Error	406.783	135	3.013(c)		

a MS(FECHA)

b MS(MALLA * FECHA)

c MS(Error)

Tabla 7. Prueba de significación de la velocidad de enterramiento por parte de los escarabajos peloteros coprófagos en las diferentes mallas (Turkey; $P < 0.05$; repeticiones= 10; $n = 50$).

Tukey HSD

MALLA	N	Subset		
	1	2	3	1
1.00	30	.5441		
2.00	30	.8093		
3.00	30	1.1745	1.1745	
4.00	30		2.1130	2.1130
5.00	30			2.8512
Sig.		.624	.229	.470

Means for groups in homogeneous subsets are displayed.

Based on Type III Sum of Squares

The error term is Mean Square(Error) = 3.013.

a Uses Harmonic Mean Sample Size = 30.000.

b Alpha = .05.

Tabla 8. Análisis de varianza de la velocidad de enterramiento por parte de los escarabajos peloteros necrofagos en las diferentes mallas y en las tres fechas en que se realizó el experimento ($P < 0.05$; repeticiones= 10; $n = 50$).

Tests of Between-Subjects Effects

Dependent Variable: K

Source		Type III Sum of Squares	Df	Mean Square	F	Sig.
Intercept	Hypothesis	249.058	1	249.058	28.950	.006
	Error	34.412	4	8.603(a)		
FECHA	Hypothesis	11.746	2	5.873	7.048	.017
	Error	6.667	8	.833(b)		
MALLA	Hypothesis	34.412	4	8.603	10.324	.003
	Error	6.667	8	.833(b)		
FECHA *	Hypothesis	6.667	8	.833	1.569	.140
MALLA	Error	71.722	135	.531(c)		

a MS(MALLA)

b MS(FECHA * MALLA)

c MS(Error)

Tabla 9. Prueba de significación de la velocidad de enterramiento por parte de los escarabajos peloteros necrofagos en las diferentes mallas (Turkey; $P < 0.05$; repeticiones= 10; $n = 50$).

Tukey HSD

MALLA	N	Subset	
		1	2
1.00	30	.7896	
3.00	30	.9131	
2.00	30	1.0668	
4.00	30		1.6052
5.00	30		2.0681
Sig.		.582	.106

Means for groups in homogeneous subsets are displayed.

Based on Type III Sum of Squares

The error term is Mean Square(Error) = .531.

a Uses Harmonic Mean Sample Size = 30.000.

b Alpha = .05.

Tabla 10. Prueba de significación de la velocidad de enterramiento por parte de los escarabajos peloteros coprófagos en las diferentes fechas (Turkey; $P < 0.05$; repeticiones= 10; $n = 50$).

Tukey HSD

FECHA	N	Subset	
		1	2
3.00	50	.9677	
2.00	50	1.2484	
1.00	50		1.6496
Sig.		.135	1.000

Means for groups in homogeneous subsets are displayed.

Based on Type III Sum of Squares

The error term is Mean Square(Error) = .531.

a Uses Harmonic Mean Sample Size = 50.000.

b Alpha = .05.

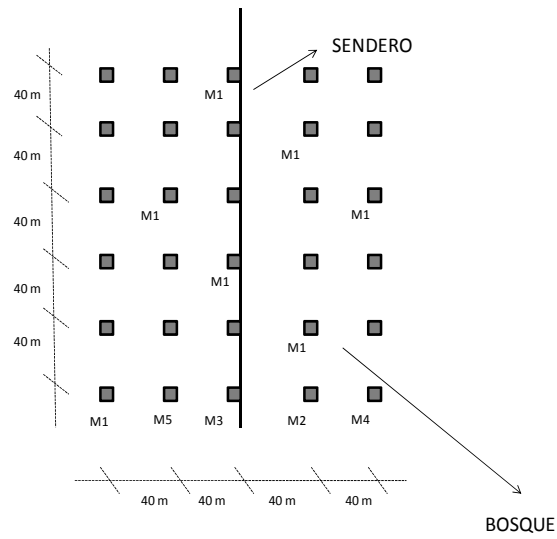
10. ANEXOS



Anexo 1. Trampa de caída con cebo suspendido.

Anexo 2. Detalle de los cinco tipos de malla usados.

CODIGO	TAMAÑO	CRIBA
M1	malla plástica de 1m x 1m	0,5 mm de criba
M2	malla plástica de 1m x 1m	5 mm de criba
M3	malla plástica de 1m x 1m	8 mm de criba
M4	malla plástica de 1m x 1m	12 mm de criba
M5	malla plástica de 1m x 1m	25 mm de criba



Anexo 3. Esquema de la disposición de una parte del experimento de rol funcional. Las mallas (M1 – M5), están ubicadas a los lados del sendero.

Anexo 4. Peso seco de las 10 muestras de suelo tomadas en el gradiente longitudinal en el Km 3.

Peso húmedo

4 m	16 m	32 m	75 m	125 m	250 m	375 m	500 m	750 m	1000 m
56.4017	90.5739	142.0526	67.7253	82.508	79.4206	89.349	97.9426	77.8187	116.8911
99.8756	76.0672	111.2083	97.3593	117.8325	79.3818	108.0673	84.2085	134.7673	88.0123
111.1363	105.5451	74.423	92.8262	93.7027	101.1693	112.3905	81.6241	83.9271	108.2631
124.5044	106.9306	105.1041	90.1555	129.57	117.1198	121.5054	92.0683	124.6784	79.4822
81.2427	103.3371	67.628	102.7242	112.658	74.8455	80.1182	90.398	87.6367	103.9234
111.6761	102.8395	113.496	102.0692	82.9361	90.7007	80.2885	65.07	101.7758	107.016
64.181	73.4946	70.6041	56.4207	73.3322	58.4202	76.8048	67.4866	54.5825	83.8144
71.0144	58.5656	68.2812	67.1201	72.865	46.2129	87.1145	59.5138	54.9712	54.9372
91.6143	49.664	59.3653	64.2868	78.7016	73.9102	69.403	71.4657	72.8006	43.4838
56.6027	67.6315	69.8786	69.3564	98.0108	81.9573	71.6494	71.3853	44.3904	77.5877

Peso seco

4 m	16 m	32 m	75 m	125 m	250 m	375 m	500 m	750 m	1000 m
38.7698	59.182	81.7303	43.8768	44.2166	48.3714	62.0124	57.1057	41.6981	75.5545
71.3203	46.3536	66.9231	60.1143	70.3579	43.8434	71.4434	49.1578	92.2136	59.0984
84.0443	66.8638	45.8459	60.7863	58.858	60.707	75.1186	45.0937	50.1739	72.2469
91.3458	72.0453	70.6695	54.2695	81.8681	69.616	82.5258	54.2363	86.2206	49.6575
59.3799	59.6422	46.0599	67.7727	69.0468	40.518	56.7689	50.0834	51.6628	60.9978
73.23	66.8638	68.7448	68.8885	49.0905	51.697	51.2425	38.0981	67.5942	60.9567
60.2774	25.9588	37.968	40.017	43.458	40.5498	60.6747	48.2202	42.9019	49.3445
54.6387	52.8003	47.0856	38.3531	63.8218	49.0325	56.4744	48.0311	32.9545	55.4027
46.7724	46.1994	44.5906	40.9214	51.3477	33.8982	53.9989	36.2785	33.1072	31.9953
54.2188	34.6031	39.6054	39.1131	48.9204	28.4645	58.3198	48.4368	38.8372	25.185

Anexo 5. Peso seco de las 10 muestras de suelo tomadas en el gradiente longitudinal en el Km 5.

Peso húmedo

4 m	16 m	32 m	75 m	125 m	250 m	375 m	500 m	750 m	1000 m
134.7541	105.0916	111.2226	88.0446	65.4209	61.6139	64.5876	72.9775	68.1751	55.4332
121.1909	112.3533	87.7766	65.5716	57.2598	60.9757	59.9061	63.7797	69.2753	77.1303
94.3888	77.37	101.2317	85.3494	93.1883	81.9727	62.6292	71.5329	65.0139	79.8529
139.5096	100.6073	101.3732	81.3949	67.7556	99.4828	70.789	84.83	46.5176	72.4162
117.7947	98.9568	108.3728	71.7167	94.8973	79.653	62.4937	70.396	66.7272	83.171
87.7242	93	116.318	72.7593	51.9753	73.373	58.3678	61.5174	63.4415	62.2619
94.3888	105.0916	101.2226	60.9757	65.5716	59.9061	46.5176	79.8529	46.5176	79.8529
139.5096	112.3533	87.7766	81.9727	85.3494	62.6292	66.7272	72.4162	66.7272	72.4162
117.7947	77.37	101.2357	99.4828	81.3949	70.789	63.4415	83.171	63.4415	83.171
87.7242	100.6073	101.3732	79.653	71.7167	62.4937	70.396	62.2619	66.7272	62.2619

Peso seco

4 m	16 m	32 m	75 m	125 m	250 m	375 m	500 m	750 m	1000 m
107.9039	69.5867	84.9661	53.4623	42.1763	48.9139	43.4371	48.0358	45.044	35.4855
94.1898	92.1307	52.6199	50.6751	36.5704	43.6492	39.9632	39.4947	46.8009	49.3205
56.8334	59.6209	79.422	53.4623	61.6594	60.097	42.4745	47.6668	39.3122	53.6011
106.2584	76.6377	75.1582	57.1922	38.6598	43.4736	47.6764	53.4981	30.1879	44.9433
83.5379	74.5515	86.0608	43.5292	58.0093	48.9139	42.5628	49.9809	42.5928	55.7025
61.1715	72.9619	90.7101	48.9381	31.9357	48.0841	38.4233	46.5242	42.9591	41.0069
56.8334	59.6209	79.422	53.4623	42.1763	43.6492	43.4371	48.0358	45.044	35.4855
106.2584	76.6377	75.1582	57.1922	36.5704	59.097	39.9632	39.4947	46.8009	49.3205
83.5379	74.5515	86.0608	43.5292	61.6594	43.4736	42.4745	47.6668	39.3122	53.6011
61.1715	73.9619	90.7101	48.9381	38.6598	47.9139	47.6764	53.4981	30.1879	44.9433

Anexo 6. Peso seco de las 10 muestras de suelo tomadas en el gradiente longitudinal en el Km 7.

Peso húmedo

4 m	16 m	32 m	75 m	125 m	250 m	375 m	500 m	750 m	1000 m
77.9466	41.6588	60.3275	65.1845	109.1251	82.206	89.3906	51.8092	61.6127	76.823
80.0571	41.4796	63.2483	68.377	69.4132	70.6422	89.4939	60.7388	51.3381	35.6829
71.7779	78.5657	74.0423	64.988	91.1149	86.82	87.0983	68.7617	72.5381	79.96
64.181	73.4946	70.6041	56.4207	73.3322	58.4202	76.8048	67.4866	54.5825	83.8144
71.0144	58.5656	68.2812	67.1201	72.865	46.2129	87.1145	59.5138	54.9712	54.9372
91.6143	49.664	59.3653	64.2868	78.7016	73.9102	69.403	71.4657	72.8006	43.4838
56.6027	67.6315	69.8786	69.3564	98.0108	81.9573	71.6494	71.3853	44.3904	77.5877
99.9491	64.1393	55.6211	60.0371	92.2608	72.6123	92.3013	69.0642	58.7803	67.2614
100.3889	62.567	85.1928	66.6933	89.369	82.2659	48.6423	63.8577	55.1233	64.7775
62.1947	87.9599	77.3511	68.179	100.0933	57.004	53.5031	69.0541	59.4318	58.2284

Peso seco

4 m	16 m	32 m	75 m	125 m	250 m	375 m	500 m	750 m	1000 m
58.5474	26.1799	38.0867	38.1517	76.1138	46.4262	57.6333	42.1323	29.0831	18.8169
60.2774	25.9588	37.968	40.017	43.458	40.5498	60.6747	48.2202	42.9019	49.3445
54.6387	52.8003	47.0856	38.3531	63.8218	49.0325	56.4744	48.0311	32.9545	55.4027
46.7724	46.1994	44.5906	40.9214	51.3477	33.8982	53.9989	36.2785	33.1072	31.9953
54.2188	34.6031	39.6054	39.1131	48.9204	28.4645	58.3198	48.4368	38.8372	25.185
44.5165	27.1597	36.3838	38.5381	49.529	42.4665	46.2696	44.8372	22.4378	51.5738
41.7384	42.7701	43.9735	42.1577	67.5518	52.1112	59.1156	50.8743	30.4792	39.2204
77.081	40.0786	35.1516	37.4726	62.2198	42.7074	31.6107	43.0283	30.0694	41.4161
75.1223	40.273	52.1207	52.1207	62.1376	49.2457	47.1001	49.3161	35.8041	35.9587
45.8503	58.0784	48.7572	39.4874	70.6202	35.4254	35.4791	35.8041	47.5359	41.4161

Anexo 7. Lista de especies raras de escarabajos peloterros (Scarabaeinae) colectados en Yasuní durante el estudio de efecto de borde. (A= Km 3; B= Km 5; C= Km 7; A1, B1, C1= 4 m de la vía; A10, B10, C10= 1000 m de la vía).

	A1	A2	A3	A4	A5	A6	A7	A8	A9	A10	B1	B2	B3	B4	B5	B6	B7	B8	B9	B10	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9	C10	
Ateuchus sp. 3																															1
Canthidium sp. 2											1																				
Canthidium sp. 3																													1		
Canthidium sp. 4													1																		
Canthidium sp. 5																		1													
Canthidium sp. 6																										1					
Canthidium sp. 8																			1												
Canthidium sp. 10												1																			
Coprophanæus sp. 1										1																	1				
Coprophanæus callegarii																	1														
Deltochilum amazonicum				1																											
Deltochilum carinatum											1																				
Deltochilum orbiculare				1																											
Deltochilum sp. 4										1																					
Dichotomius problematicus						1																									
Dichotomius sp. 6					1																										
Ontherus diabolicus																										1					
Onthophagus sp. 5																												1			
Onthophagus sp. 6				1																											
Onthophagus sp. 7				1															1					1							
Onthophagus sp. 8						1																									
Onthophagus sp. 9																												1			
Onthophagus sp. 11										1																					1
Onthophagus sp. 12							1																								
Sylbicanthon sp. 7																															1
# de especies raras	0	0	4	1	2	1	0	1	1	2	1	1	1	0	0	1	0	3	0	0	0	0	1	0	2	3	0	1	1	2	
# de individuos	0	146	101	156	51	48	123	113	31	55	58	57	65	127	54	98	31	151	93	44	2	138	92	102	124	62	142	4	90	69	