



**UNIVERSIDAD TECNOLÓGICA
INDOAMERICANA
DIRECCIÓN DE POSGRADO**

MAESTRÍA EN BIODIVERSIDAD Y CAMBIO CLIMÁTICO

TEMA:

EFECTOS DE LA INTERVENCIÓN DEL BOSQUE EN LA DIFERENCIACIÓN FENOTÍPICA DE *Dichotomius problematicus* (COLEOPTERA: SCARABAEIDAE) EN EL PARQUE NACIONAL PODOCARPUS PARA CATEGORIZAR SU ESTADO DE CONSERVACIÓN.

Trabajo de investigación previo a la obtención del título de Magister en Biodiversidad y Cambio Climático.

Autor

Adolfo Gilberto Chamba Carrillo

Tutor

MSc. Diego Stalin Marín Armijos

QUITO – ECUADOR

2021

**AUTORIZACIÓN POR PARTE DEL AUTOR PARA LA CONSULTA,
REPRODUCCIÓN PARCIAL O TOTAL, Y PUBLICACIÓN
ELECTRÓNICA DEL TRABAJO DE TÍTULACIÓN**

Yo, Adolfo Gilberto Chamba Carrillo, declaro ser autor del Trabajo de Investigación con el nombre **“Efectos de la intervención del bosque en la diferenciación fenotípica de *Dichotomius problematicus* (Coleoptera: Scarabaeidae) en el Parque Nacional Podocarpus para Categorizar su Estado de Conservación”**, como requisito para optar al grado de **Magister en Biodiversidad y Cambio Climático** autorizo al Sistema de Bibliotecas de la Universidad Tecnológica Indoamérica, para que con fines netamente académicos divulgue esta obra a través del Repositorio Digital Institucional (RDI-UTI).

Los usuarios del RDI-UTI podrán consultar el contenido de este trabajo en las redes de información del país y del exterior, con las cuales la Universidad tenga convenios. La Universidad Tecnológica Indoamérica no se hace responsable por el plagio o copia del contenido parcial o total de este trabajo.

Del mismo modo, acepto que los Derechos de Autor, Morales y Patrimoniales, sobre esta obra, serán compartidos entre mi persona y la Universidad Tecnológica Indoamérica, y que no tramitaré la publicación de esta obra en ningún otro medio, sin autorización expresa de la misma. En caso de que exista el potencial de generación de beneficios económicos o patentes, producto de este trabajo, acepto que se deberán firmar convenios específicos adicionales, donde se acuerden los términos de adjudicación de dichos beneficios.

Para constancia de esta autorización, en la ciudad de Quito a los 10 días del mes de mayo de 2021, firmo conforme:

Autor: Adolfo Gilberto Chamba Carrillo

Firma:

Número de Cédula: 1104870538

Dirección: Loja, Loja, Parroquia Cristo Rey, Ciudadela del Chofer Las Pitás

Correo Electrónico: adolf.cham@gmail.com

Teléfono: 0992469860

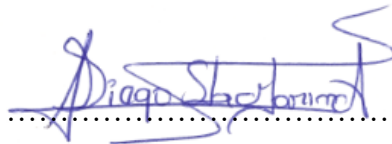
APROBACIÓN DEL TUTOR

En mi calidad de Tutor del Trabajo de Titulación “**EFFECTOS DE LA INTERVENCIÓN DEL BOSQUE EN LA DIFERENCIACIÓN FENOTÍPICA DE *Dichotomius problematicus* (COLEPTERA: SCARABAEIDAE) EN EL PARQUE NACIONAL PODOCARPUS PARA CATEGORIZAR SU ESTADO DE CONSERVACIÓN**”, presentado por Adolfo Gilberto Chamba Carrillo, para optar por el Título Magister en Biodiversidad y Cambio Climático,

CERTIFICO

Que dicho trabajo de investigación ha sido revisado en todas sus partes y considero que reúne los requisitos y méritos suficientes para ser sometido a la presentación pública y evaluación por parte del Tribunal Examinador que se designe.

Loja, 27 de mayo del 2021



MSc Diego Stalin Marín Armijos

DECLARACIÓN DE AUTENTICIDAD

Quien suscribe, declaro que los contenidos y los resultados obtenidos en el presente trabajo de investigación, como requerimiento previo para la obtención del Título de **Magister en Biodiversidad y Cambio Climático** son absolutamente originales, auténticos y personales y de exclusiva responsabilidad legal y académica del autor

Quito, 27 de mayo del 2021



.....

Adolfo Gilberto Chamba Carrillo

1104870538

APROBACIÓN TRIBUNAL

El trabajo de Titulación, ha sido revisado, aprobado y autorizada su impresión y empastado, sobre el Tema: **“EFECTOS DE LA INTERVENCIÓN DEL BOSQUE EN LA DIFERENCIACIÓN FENOTÍPICA DE *Dichotomius problematicus* (COLEOPTERA: SCARABAEIDAE) EN EL PARQUE NACIONAL PODOCARPUS PARA CATEGORIZAR SU ESTADO DE CONSERVACIÓN”**, previo a la obtención del Título de **Magister en Biodiversidad y Cambio Climático**, reúne los requisitos de fondo y forma para que el estudiante pueda presentarse a la sustentación del trabajo de titulación.

Quito, 27 de mayo del 2021



Ph.D. David Donoso Vargas

PRESIDENTE DEL TRIBUNAL



Ph.D. Pablo Sebastián Padrón Martínez

EXAMINADOR

DEDICATORIA

Esta tesis se la dedico a Dios quién supo guiarme por el buen camino, darme fuerzas para seguir adelante y no desmayar en los problemas que se presentaban, enseñándome a encarar las adversidades sin perder nunca la dignidad ni desfallecer en el intento.

A mi familia quienes por ellos soy lo que soy. Para mi padre: Gilberto por su apoyo y protección desde el Cielo, a mi mamá, María Dolores Carrillo que siempre ha estado conmigo en todo momento y me ha servido de ejemplo de lucha y de vida. A mis hermanas: Verónica, y Karina por estar siempre presentes, acompañándome para poderme realizar,

Y finalmente a todos mis amigos que me motivaron a ser cada día una mejor persona y a prepararme para ser un mejor profesional.

AGRADECIMIENTO

En primer lugar, quiero agradecer a Dios, por brindarme la salud y el razonamiento que me permitieron concluir con éxito una etapa más de mi vida. A la Universidad Tecnología Indoamérica, por brindarme todos los conocimientos e infraestructura para el desarrollo como profesional. A la Maestría en Biodiversidad y Cambio Climático quien me abrió las puertas para terminar mis estudios y brindo los conocimientos necesarios para culminar esta etapa de desarrollo profesional.

También un agradecimiento muy especial al departamento de Entomología, de la Universidad Técnica partícula de Loja por brindarme el apoyo en la toma de muestras, en especial a MSc. Diego Stalin Marín Armijos, por permitirme realizar mi estudio y por brindarme su experiencia y me impulsó y motivó a cada instante en la realización del proyecto.

A mi padre y madre por estar siempre ahí cuando los necesitaba y a mis hermanas gracias por el apoyo en este recorrido. A mis amigos, Paola Pulupa, Janina Orellana, Verónica Collaguazo, Alejandra Martínez y Pedro Vaca, por sus risas y el apoyo durante nuestra formación. Y perdón por aquellos que me olvide nombrarlos pero que los tengo presente.

ÍNDICE DE CONTENIDO

AUTORIZACIÓN POR PARTE DEL AUTOR PARA LA CONSULTA, REPRODUCCIÓN PARCIAL O TOTAL, Y PUBLICACIÓN ELECTRÓNICA DEL TRABAJO DE TÍTULACIÓN	ii
APROBACIÓN DEL TUTOR.....	iii
DECLARACIÓN DE AUTENTICIDAD.....	iv
APROBACIÓN TRIBUNAL	v
DEDICATORIA	vi
AGRADECIMIENTO	vii
ÍNDICE DE TABLAS	xii
ÍNDICE DE FIGURAS.....	xiii
RESUMEN EJECUTIVO	xi
ABSTRACT.....	xii
CAPÍTULO I.....	1
INTRODUCCION.....	1
Objetivos	5
Hipótesis.....	5
CAPÍTULO II	6
MATERIALES Y METODOS	6
Área de Estudio.....	6
Diseño y Colección de Datos en Campo.....	8
Análisis de Datos	11
CAPÍTULO III.....	14
RESULTADOS	14
CAPÍTULO IV.....	21
DISCUSIÓN.....	21
CAPÍTULO V	25
CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	25
BILBIOGRAFIA	27
ANEXOS	38
Anexo 1: Análisis de los 13 rasgos morfológicos medidos en las dos variables Hábitat y Dimorfismo sexual.	38
Anexo 2: Tabla de datos de las medidas morfométricas.	42

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Datos obtenidos de las mediciones morfológicas, para los 13 rasgos estudiados, tanto en bosques, pastizales, hembras y machos.....	14
Tabla 2: Análisis de pca, con los componentes pc1 y pc2.....	17
Tabla 3: Análisis GLM y Chi test de los rasgos morfológicos en función del Hábitat (Bosque y Pastizal) y Dimorfismo Sexual (Macho y Hembra).de las variables medidas en <i>Dichotomius problematicus</i>	17
Tabla 4: Base de datos obtenida durante el estudio, medidas dadas en milímetros (mm).....	42

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1:** Ubicación geográfica de la zona de estudio, sector Bombuscaro (bosque) y el sector Timbara (pastizal) dentro del parque nacional Podocarpus... 8
- Figura 2:** Medidas tomadas en *Dichotomius problematicus*, especie usada durante el estudio. 10
- Figura 3 :** Medidas tomadas para el cálculo de esfericidad en *Dichotomius problematicus*, especie usada durante el estudio..... 11
- Figura 4:** Análisis de componentes principales (pc1 vs pc2; 66.44% de varianza explicada acumulada) de las variables morfológicas medidas en *dichotomius problematicus*. 16
- Figura 5.** Escalamiento multidimensional no métrico (nmDS) basado en nueve rasgos morfológicos de *D. problematicus* de acuerdo al hábitat y dimorfismo sexual en un bosque húmedo tropical en el sur del Ecuador. El polígono con triángulos negros representa el bosque y el polígono con triángulos vacíos representan el pastizal. El polígono con los círculos negros representa los machos y los círculos vacíos representan a las hembras. 15
- Figura 6:** Análisis de los rasgos medidos frente al dimorfismo sexual (macho y hembra) y el tipo de hábitat bosque y pastizal (BI y BNI respectivamente), con las medidas de largo de cabeza (HL) y ancho de cabeza (HW). 38
- Figura 7:** Análisis de los rasgos medidos frente al dimorfismo sexual (macho y hembra) y el tipo de hábitat bosque y pastizal (bi y bni respectivamente), con las medidas de largo de protono (PL) y ancho de protono (PW). 39
- Figura 8 :**Análisis de los rasgos medidos frente al dimorfismo sexual (macho y hembra) y el tipo de hábitat bosque y pastizal (BI y BNI respectivamente), con las medidas de alto del protono (PH) y largo de los élitros (EL). 39
- Figura 9:**Análisis de los rasgos medidos frente al dimorfismo sexual (macho y hembra) y el tipo de hábitat bosque y pastizal (BI y BNI respectivamente), con las medidas de largo de protibia (pTL) y ancho de protibia (pTW). 40
- Figura 10:** Análisis de los rasgos medidos frente al dimorfismo sexual (macho y hembra) y el tipo de hábitat bosque y pastizal (BI y BNI respectivamente), con las medidas de largo metatibia (mTL) y largo total (L)..... 40
- Figura 11:** Análisis de los rasgos medidos frente al dimorfismo sexual (macho y hembra) y el tipo de hábitat bosque y pastizal (BI y BNI respectivamente), con las medidas de ancho de élitros (I) y ancho de élitros (S)..... 41

Figura 12: Análisis de los rasgos medidos frente al dimorfismo sexual (macho y hembra) y el tipo de hábitat bosque y pastizal (BI y BNI respectivamente), medida de esfericidad (Esfc)..... 41

UNIVERSIDAD TECNOLÓGICA INDOAMÉRICA
DIRECCION DE POSGRAGO
MAESTRÍA EN BIODIVERSIDAD Y CAMBIO CLIMATICO

TEMA: “EFECTOS DE LA INTERVENCIÓN DEL BOSQUE EN LA DIFERENCIACIÓN FENOTÍPICA DE *Dichotomius problematicus* (COLEOPTERA: SCARABAEIDAE) EN EL PARQUE NACIONAL PODOCARPUS PARA CATEGORIZAR SU ESTADO DE CONSERVACIÓN”

AUTOR: Adolfo Gilberto Chamba Carrillo
TUTOR: MSc. Diego Stalin Marín Armijos

RESUMEN EJECUTIVO

Las perturbaciones antropogénicas han ejercido una fuerte presión sobre los ecosistemas, dando como resultado la pérdida o desplazamiento de las especies. Los escarabajos coprófagos, son utilizados como indicadores de cambios ambientales, estos responden a estos cambios de diferentes maneras. El estudio se centra en determinar si existe un efecto en los rasgos morfológicos de *Dichotomius problematicus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) entre los individuos presentes en ecosistemas con diferente grado de perturbación, el estudio se realizó en un bosque conservado Parque Nacional Podocarpus y un pastizal en la zona de amortiguamiento sector Timbra. Se analizaron un total de 269 individuos los cuales fueron medidos para determinar los rasgos morfológicos y se evaluó si existieron cambios en el dimorfismo sexual. Los resultados mostraron que existen diferencias fenotípicas significativas en relación al tipo de bosque, dando como resultado que morfológicamente los individuos presentes en pastizales sean de mayor tamaño en relación a los individuos presentes en los bosques. En el caso del dimorfismo sexual no se encontró muchos rasgos morfológicos diferentes. Estos cambios morfológicos podrían demostrar una alta plasticidad fenotípica ante las presiones ambientales y antropogénicas de *D. problematicus*, dando como resultado una adaptación a las zonas alteradas, con lo cual pueden aprovechar de mejor manera los recursos presentes.

Palabras claves: Fenotipos, rasgos morfológicos, intervención, morfología, plasticidad fenotípica.

UNIVERSIDAD TECNOLÓGICA INDOAMÉRICA
DIRECCION DE POSGRADO
MAESTRÍA EN BIODIVERSIDAD Y CAMBIO CLIMATICO

THEME: “EFFECTS OF FOREST INTERVENTION ON THE PHENOTYPIC DIFFERENTIATION OF *Dichotomius problematicus* (COLEOPTERA: SCARABAEIDAE) IN THE PODOCARPUS NATIONAL PARK TO CATEGORIZE ITS CONSERVATION STATUS”

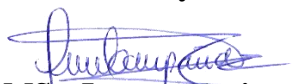
AUTHOR: Adolfo Gilberto Chamba Carrillo
TUTOR: MSc. Diego Stalin Marín Armijos

ABSTRACT

Anthropogenic disturbances have exerted strong pressure on ecosystems, resulting in the loss or displacement of species. Dung beetles are used as indicators of environmental changes; they respond to these changes in different ways. The study focuses on determining whether there is an effect on the morphological traits of *Dichotomius problematicus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) among individuals present in ecosystems with different degrees of disturbance, the study was carried out in a conserved forest in Podocarpus National Park and a grassland in the buffer zone in Timbra area. A total of 269 individuals were analyzed, which were measured to determine morphological traits and it was evaluated if there were changes in sexual dimorphism. The results showed that there are significant phenotypic differences in relation to the type of forest, resulting in morphologically the individuals present in grasslands being larger in size in relation to the individuals present in the forests. In the case of sexual dimorphism, not many different morphological features were found. These morphological changes could demonstrate a high phenotypic plasticity in the face of environmental and anthropogenic pressures of *D. problematicus*, resulting in an adaptation to the altered areas, with which they can make better use of the present resources.

Keywords: Phenotypes, morphological traits, intervention, morphology, phenotypic plasticity.

Translated by:



MSc. Lorena Espinosa F.

CAPÍTULO I

INTRODUCCION

El presente proyecto está dentro de la línea de investigación Biodiversidad y Biogeografía.

Las actividades antropogénicas han alterado bruscamente a los ecosistemas del planeta y a la biodiversidad que albergan (Kinnison, Hendry, y Stockwell, 2007; Markl et al., 2012; Cárdenas et al., 2017). Los cambios en el uso de suelo para fines agropecuarios, zonas urbanas y zonas de producción son algunos de los factores más importantes en las alteraciones en los ecosistemas terrestres (Burbano, 2016). De hecho, a finales del siglo XX se determinó una pérdida del 40% en la flora nativa a nivel mundial, y aumentó en un 30% las áreas agrícolas en la superficie terrestre (Hooper et al., 2012).

La deforestación y fragmentación en Ecuador ha sido reportada en un 0.74%. Para el periodo 2008 – 2016 las provincias con mayor deforestación fueron: Manabí, Guayas, Sucumbíos y Zamora Chinchipe (MAE, 2017). En el caso de Zamora Chinchipe las actividades como la expansión de la frontera agrícola, minería y el crecimiento urbano han llevado a los bosques Montanos del Sur a una elevada deforestación (Tapia-Armijos et al., 2015; MAE, 2017). Una de las principales actividades que ha reducido la cobertura vegetal es la tala ilegal de los bosques, de acuerdo con el Programa Nacional de Reforestación (2017), Zamora Chinchipe posee una tasa de deforestación neta anual de 9.91%, afectando la biodiversidad local a múltiples escalas, desde el nivel genético hasta el nivel poblacional (Schoener, 2011; Larrea y Arroyo, 2017;). Se ha demostrado que la sustitución del hábitat causada por las actividades antrópicas altera gravemente la demografía de las poblaciones de plantas y animales (Lindenmayer, Laurance, y Franklin, 2012; Ripple et al., 2015), la riqueza y composición de las comunidades y, desde una perspectiva funcional, las interacciones ecológicas y el funcionamiento del ecosistema (Laurance et al., 2002; Larsen, Williams, y Kremen, 2005; Gómez-Cifuentes et al., 2017).

La intervención antrópica conduce con frecuencia a extinciones locales o globales de especies (Bessega, et al., 2017). Sin embargo, se ha demostrado que algunas especies de plantas e insectos son capaces de persistir en paisajes perturbados, al menos a corto plazo, y explotar hábitats alterados creados por el hombre (Zurita, Pe'er, y Bellocq, 2017). Las poblaciones silvestres de organismos resilientes pueden responder a los cambios ambientales de mejor manera (Eloy de Amorim et al., 2017), es decir adaptarse a los cambios de forma rápida (Saetre et al., 2017), desde cambios en su fisiología, hasta cambios rápidos fenotípicos provocados por alteraciones genéticas y/o plasticidad (Raine et al., 2018).

Entre las especies que se consideran poco resilientes a paisajes perturbados por el ser humano se encuentran los escarabajos coprófagos. Los ensamblajes de escarabajos son altamente sensibles a la alteración del hábitat (Gardner et al., 2011; Gómez-Cifuentes et al., 2017). La riqueza de coprófagos es directamente proporcional al tipo de hábitat, en bosques montanos va descendiendo un 25% aproximadamente mientras más alterado está el hábitat (Hendry, Farrugia, y Kinnison, 2008; Scholtz et al., 2009). Las respuestas a nivel de comunidad frente a los cambios en el hábitat han sido documentadas ampliamente en este grupo taxonómico (Larsen, Lopera, y Forsyth, 2008; Carpio et al., 2009; Nichols et al., 2013; Domínguez, Marín-Armijos y Ruiz, 2015; González y Jibram, 2015; Silva et al., 2019; Carrión-Paladines et al., 2021), a nivel intraespecífico existen muy pocos estudios de las posibles respuestas fenotípicas a las perturbaciones humanas (Alves y Hernández, 2017; Raine et al., 2018, Soto et al., 2019).

Los escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) son considerados componentes importantes en los ecosistemas tropicales y subtropicales (Merrick y Smith, 2004; Scholtz et al., 2009; Barragán et al., 2014; Chamorro et al., 2019). Participan en procesos ecológicos claves como por ejemplo el control biológico de parásitos en heces, contribuyen al reciclaje de nutrientes reincorporando la materia orgánica al suelo. Además de favorecer la aeración y fertilización del suelo son dispersores secundarios de semillas incrementado el banco de semillas en el suelo (Nichols et al., 2008; Noriega et al., 2015; Alves y Hernández, 2017).

Una propiedad importante de las poblaciones de coprófagos es su coexistencia en diferentes hábitats sean estas zonas alteradas y no alteradas, lo que los convierte en especies versátiles para el estudio de los diferentes patrones de distribución (Kinnison y Hairston Jr, 2007; Cultid-Medina, 2015). Debido a su alta sensibilidad a los cambios y a las perturbaciones antropogénicas, los coprófagos son ampliamente utilizados como bioindicadores para monitorear a corto y largo plazo el estado de conservación de los ecosistemas (Carpio et al., 2009; Noriega et al., 2015; Pizano et al., 2014; Raine et al., 2018; Noriega et al., 2021). Los coprófagos se pueden considerar desde especies generalistas, las cuales aprovechan los recursos necesarios para su supervivencia, a especies especialistas las cuales necesitan recursos específicos para su supervivencia, los especialistas se ven más afectadas por las alteraciones ambientales (Martínez et al., 2009). Los escarabajos ocupan hábitats diferentes según los factores limitantes como el clima, altitud, el tipo de excremento, las características del suelo tanto por el tipo de nidificación o relocalización del alimento y el tipo de vegetación para su movilización (Lobo et al., 2007; Domínguez et al., 2015).

Existen varias especies dentro de la subfamilia Scarabaeinae, que se han reportado en hábitats alterados y no alterados, además varias especies se han adaptado a los cambios en su entorno, una especie característica de estos hábitats es *Dichotomius problematicus*, la cual se puede encontrar desde bosques primarios hasta zonas con actividades humanas sobre todo zonas ganaderas (Sarmiento-Garcés y Amat-García, 2009). *D. problematicus* se distribuye desde las zonas bajas de la Amazonía de Perú, Ecuador y llega hasta Colombia, habita hasta los 1700 m, principalmente en ambientes boscosos (Sarmiento y Amat-García, 2009). Para Ecuador ha sido reportada en las provincias de Loja, Morona Santiago, Napo, Pastaza, Sucumbíos, Tungurahua, Zamora Chinchipe distribuyéndose desde los 800 m hasta los 2600 m (Chamorro et al., 2018).

Las mediciones morfológicas en insectos son usadas como indicadores de interacción de un organismo con el medio ambiente, y con las funciones que realizan en los hábitats (Hernández et al., 2019; Soto et al., 2019), en coprófagos se usan mediciones como masa corporal, tamaño, antenas, biomasa, tamaño de patas

traseras entre otros rasgos morfológicos (Bregman, Sekercioglu, y Tobias, 2014; Raine et al., 2018; Hernández et al., 2019). A nivel de alimentación también se ven reflejadas adaptaciones morfológicas y fisiológicas, ya que estos pueden detectar, trasladar, enterrar y remover el alimento, el cual los ha llevado a adaptarse a las condiciones adversas de los ecosistemas (Cantor, 2019). En el estudio de Ariza, (2019), se detallan cambios morfológicos de adaptación en el tamaño de la cabeza, cambio en la forma del clipeo, cambios en la forma del cuerpo, y en las patas lo que ha permitido de los coprófagos aprovechen el estiércol de los mamíferos.

Las mediciones morfológicas nos permiten determinar un nivel de impacto o cambio a nivel intraespecífico, en varias especies de coprófagos frente a los impactos tanto naturales (deslaves, lluvias, barreras geográficas) como antrópicos (deforestación, erosión del suelo, frontera agrícola) (Mouillot et al., 2013; Hamer et al., 2015). Además, se suele usar el estudio de rasgos funcionales para poder determinar el grado de adaptación o vulnerabilidad de coprófagos frente a futuros disturbios o cambios en sus hábitats (Laliberte et al., 2010).

En este ámbito y con el fin de contribuir con información de las respuestas fenotípicas de los escarabajos coprófagos a ambientes perturbados, el presente estudio se propone responder la siguiente pregunta: ¿Existe un efecto de la conversión del bosque a pastizal en los rasgos morfológicos de escarabajos coprófagos?

Basados en los escarabajos coprófagos como bioindicadores, en el presente trabajo se desarrollará en determinar el efecto en el fenotipo, la plasticidad fenotípica y los efectos en las comunidades de *Dichotomius problematicus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) y en el ecosistema que habitan.

Objetivos

Objetivo General

Evaluar el efecto de la conversión del bosque sobre la diferenciación fenotípica de una especie de escarabajo coprófago *Dichotomius problematicus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un bosque húmedo tropical del sur del Ecuador.

Objetivos Específicos

- Determinar el efecto de la conversión del bosque a pastizal en los rasgos morfológicos y dimorfismo sexual de *Dichotomius problematicus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae).

Hipótesis

El uso del suelo moldea e influye sobre los rasgos morfológicos de insectos coprófagos en los ecosistemas tropicales.

CAPÍTULO II

MATERIALES Y METODOS

Área de Estudio

El estudio se desarrolló en el Parque Nacional Podocarpus (PNP) ubicado entre las provincias de Zamora Chinchipe y Loja (en una relación 85% y 15% respectivamente) al sur del Ecuador continental (Gardner et al., 2011). Es considerada una zona megadiversa por su alto grado de endemismo y por el número de especies que alberga, en parte justificada por su ubicación estratégica en la depresión de Huancabamba, una de las barreras más importantes en los Andes en la distribución de especies en el sentido norte sur (Ordóñez-Delgado, 2011).

El PNP se encuentra en un rango altitudinal desde los 900 a 1 600 m s.n.m. Tiene una extensión de 146.280 hectáreas. Los ambientes geográficos del parque han permitido que se convierta en un ecosistema que alberga un elevado número de especies debido al clima, ya que influyen dos corrientes bioclimáticas, la primera proveniente de la Amazonía la que posee humedad y la segunda desde el Pacífico la que provee de los vientos secos desde el Norte del Perú (Ordóñez-Delgado, 2011; León-Yáñez, 2012).

Con el fin de cumplir con los objetivos propuestos, el estudio se centra específicamente en los remantes de bosques del Parque Nacional Podocarpus, clasificado por el MAE (2013), como bosques Siempreverde Montano del Sur de la Cordillera Oriental de los Andes. Para lo cual se seleccionaron dos tipos de hábitat:

1) **Bosque:** ubicado en el sector Bombuscarso, dentro del Parque Nacional Podocarpus en la ciudad de Zamora (UTM: 72500 sur y 9545000 oeste). Al ubicarse a 950 m., posee una temperatura de 18 a 25 °C, se caracteriza por poseer dos épocas, una época de sequía (desde agosto hasta octubre) y otra época húmeda (desde noviembre hasta julio). Dentro de la clasificación de bosques es considerado como un bosque Siempreverde Montano del Sur de la Cordillera Oriental de los Andes (Ontaneda, 2015).

2) **Pastizal:** se encuentra ubicado en la parroquia Timbara (UTM: 7333333 sur y 9554168 oeste) entre los 700 a 1400 m. Se ubica en el cantón Zamora, dentro de la carretera Troncal Amazónica. Posee una superficie de 12.750,61 hectáreas, de las cuales la mayoría son áreas de producción pecuaria (ganadería extensiva) y otra parte son usadas para producción agrícola o de subsistencia. Esta zona posee un alto grado de intervención antrópica, debido a las actividades agropecuarias y al avance de la frontera agrícola (Ontaneda, 2015).

MAPA DE LA ZONA DE ESTUDIO

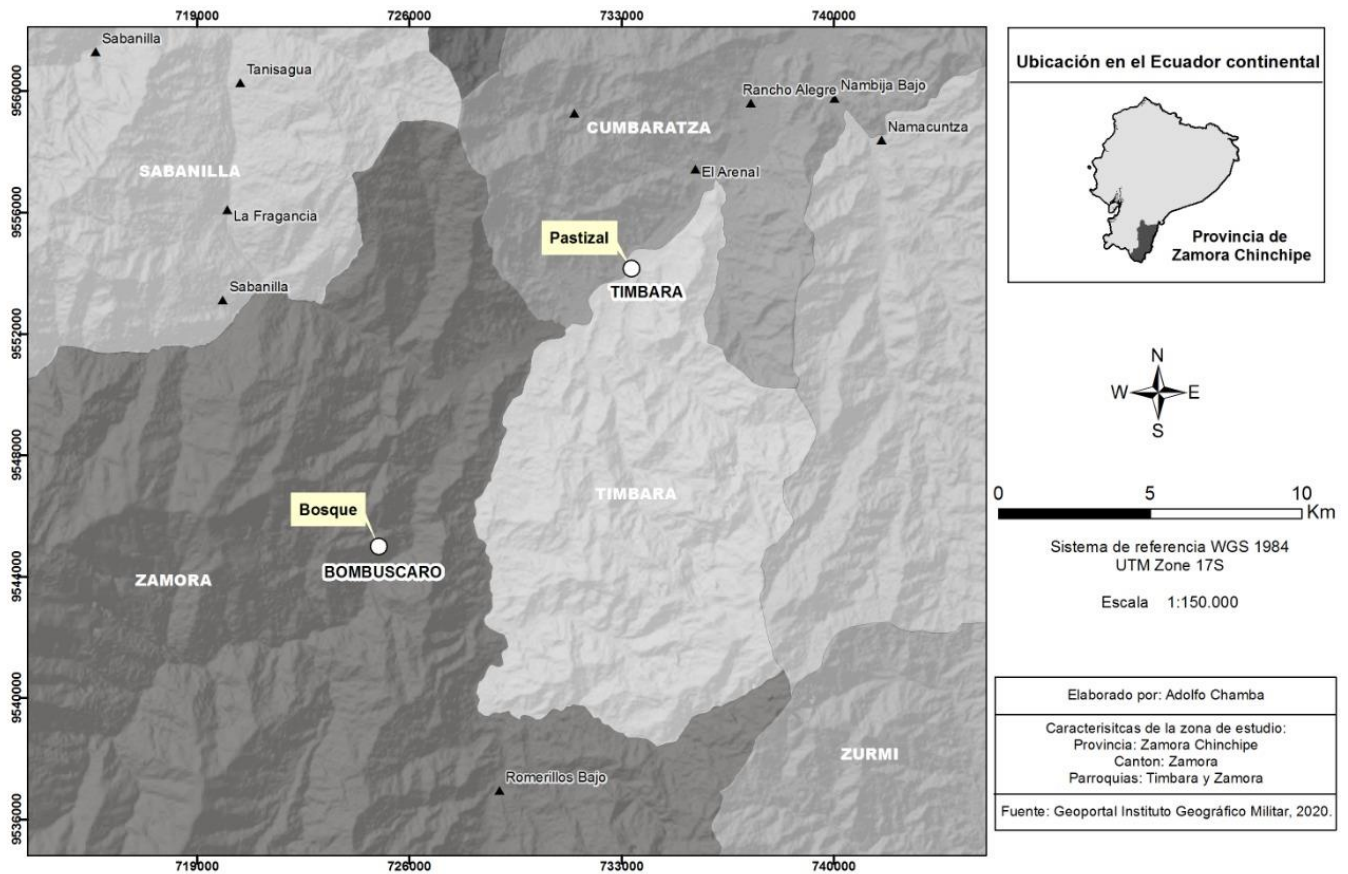


Figura 1: Ubicación geográfica de la zona de estudio, sector Bombuscaro (Bosque) y el sector Timbara (Pastizal) dentro del Parque Nacional Podocarpus.

Diseño y Colección de Datos en Campo

Muestreo

Los muestreos fueron realizados mensualmente (1 muestreo por mes) de noviembre de 2013 a abril de 2014, para lo cual se utilizaron trampas de caída (pit-fall). Estas fueron cebadas con 15 gramos aproximadamente de heces de cerdo, y recolectadas después de 48 horas. En cada tipo de hábitat se ubicaron 20 puntos de muestro, cada punto separado a una distancia 50 m (Larsen y Forsyth 2005), en cada punto se instalaron cuatro trampas formando un cuadrado de 1 m x 1 m. Las muestras recuperadas fueron dispuestas en alcohol al 80 % e identificados al nivel taxonómico más específico a través de claves taxonómicas (Chamorro et al., 2018).

Las muestras fueron depositadas en la Colección de Insectos del Sur del Ecuador (CISEC-MUTPL) de la Universidad Técnica Particular de Loja.

Especie de estudio

Dichotomius problematicus (Luederwaldt, 1924)

El género *Dichotomius* consta de aproximadamente 160 especies válidas que se distribuyen por América (Sarmiento-Garcés, y Amat-García, 2009). Sin embargo, la mayor diversidad de *Dichotomius* ocurre en Brasil. Las especies que componen el género se dividen en cuatro subgéneros (*Dichotomius*, *Homocanthonides*, *Selenocopris* y *Luederwaldtinia*). Actualmente, *Dichotomius* está siendo revisado por F. Vaz-de-Mello. Por tanto, se puede cambiar el número de especies válidas y la estructura interna del género. Para esta especie específicamente, la revisión en curso puede sugerir que se trata de una subespecie, por lo que es probable que la verificación taxonómica cambie la evaluación actual (Vaz-de-Mello et al. 2014).

Dichotomius problematicus ha sido evaluado dentro de la categoría de la UICN con Datos Insuficientes (DD) (Vaz-de-Mello, et al., 2014). Hay una falta de conocimiento ecológico o poblacional específico sobre esta especie. Se necesitan más investigaciones para la verificación taxonómica del estado de su especie o subespecie y para hacer una evaluación más informada basada en su distribución, dinámica de población y patrones de historia de vida (Medina et al., 2006).

Esta especie ha sido reportada en Loja (Piscobamba), Morona Santiago, Napo, Pastaza, Sucumbíos, Tungurahua, Zamora Chinchipe en Ecuador (Chamorro et al., 2018); Meta y Guaviare en Colombia (Celi et al., 2004); y de localidades desconocidas en Perú (Medina et al., 2006). Se la considera una especie nativa de Colombia, Ecuador y Perú. Dado que hay pocos datos ecológicos disponibles, actualmente es imposible evaluar si se ve afectada por alguna amenaza (Vaz-de-Mello et al. 2014).

Medición morfométrica

Para determinar las diferencias fenotípicas de *Dichotomius problematicus* se midieron todos los individuos colectados, de un total de 269 individuos (47 en Bosque y 222 en Pastizal), se seleccionó el 100% de los datos ya que el estudio trata de determinar diferencias fenotípicas en cada tipo de hábitat, y no de la estructura o el ensamblaje de la comunidad. Para medir los rasgos morfológicos se utilizó un estereoscopio Olympus SZ61 con medida ocular micrométrica, cada individuo fue medido cinco veces para poder evitar errores en las mediciones, las medidas fueron en milímetros (mm), los rasgos morfológicos medidos fueron : ancho de cabeza (HL), largo de cabeza (HW), ancho pronoto (PL), largo pronoto (PW), alto pronoto (PH), largo élitros (EL), largo protibia (pTL), ancho protibia (pTW), largo metatibia (mTL), largo total (L), ancho élitros (I) y alto élitros (S) (Soto et al., 2019) (Figura 2, 3). Además, los individuos fueron sexados, para la cual se utilizó la forma del espolón tibial y/o los genitales (Medina et al., 2003).

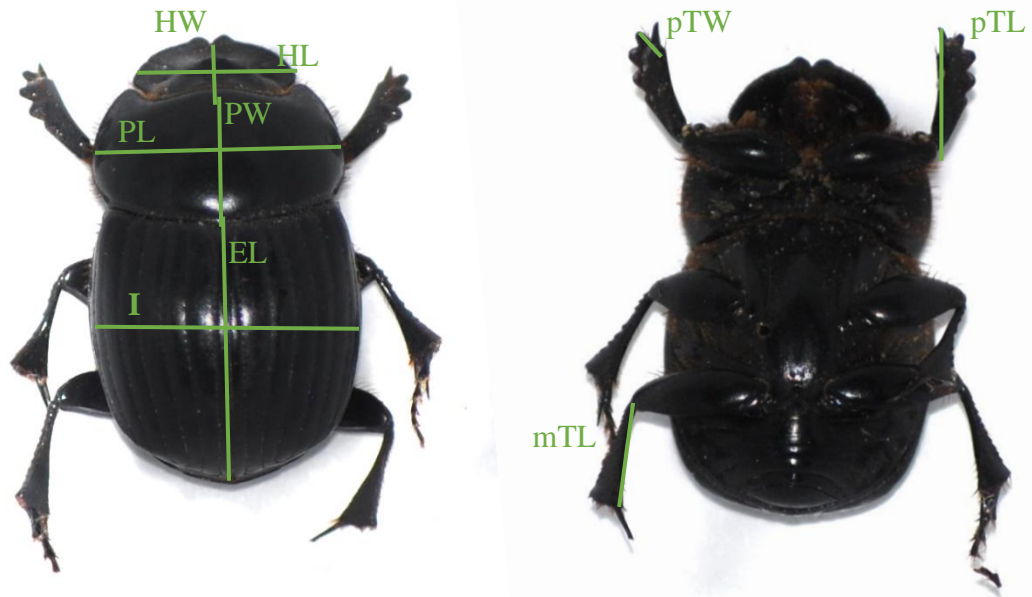


Figura 2: Rasgos morfológicos registrados en *Dichotomius problematicus*.

Foto: Autor

También se determinó la esfericidad de proyección máxima de cada individuo a través de la fórmula sugerida por Sneed y Folk (1958) (Figura 3) (Soto, et al., 2019):

$$\text{Esfericidad} = (S^2 / LI)^{1/3}$$

Donde:

L= longitud total del cuerpo (eje largo)

I = ancho elytra (eje intermedio)

S= grosor del cuerpo (eje).

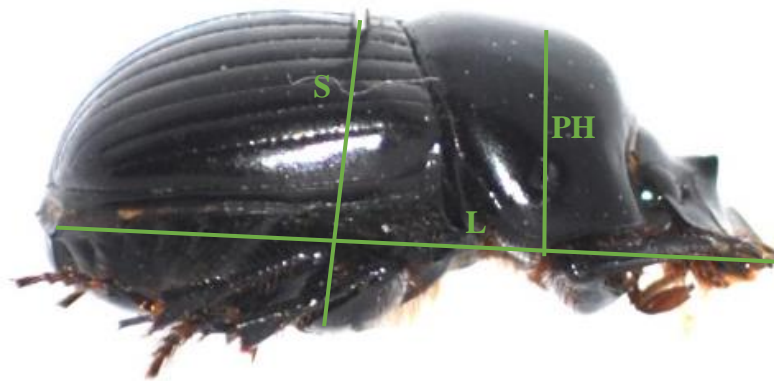


Figura 3 : Medidas tomadas para el cálculo de esfericidad en *Dichotomius problematicus*.

Foto: Autor

Análisis de Datos

Para evaluar la influencia del uso del suelo (Bosque, Pastizal) y el dimorfismo sexual (Macho, Hembra) en los rasgos morfológicos de los individuos se realizó un análisis exploratorio a través del Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS) con el fin de determinar el agrupamiento de dichos rasgos en función del tipo de hábitat y el dimorfismo sexual a través de la función metaMDS del paquete

Vegan. Previamente a este análisis se estandarizaron los datos con la función `decostand` del paquete `Vegan` (R Core Team, 2019).

La ventaja de NMDS en comparación con otras técnicas, es que esta ordena los datos en relación a rasgos de distancia, y tiende a alinear la relación entre las distancias biológicas y ambientales. Este método se usa dentro de la ecología con el fin de analizar datos de comunidades biológicas dando como resultado una matriz Sitios por Especies. Basado en el índice de disparidad Jaccard, en el cual se mide la similitud entre las muestras y es definido como el tamaño de la intersección dividido para el tamaño en la unión en los conjuntos de muestras a ser examinados (López-González y Sánchez, R, 2010).

Luego se realizó un análisis de varianza Permutacional (PERMANOVA) con la función `adonis` del paquete `Vegan` con la finalidad de comparar las diferencias entre grupos formados en el NMDS según hábitat y dimorfismo sexual. Este análisis se describe como una partición geométrica de variación multivariante en el espacio de una medida de disimilitud elegida de acuerdo con un diseño ANOVA dado, con valores de p obtenidos mediante técnicas de permutación sin distribución apropiadas. El PERMANOVA se usa para la partición formal de datos multivariados en respuesta a diseños experimentales complejos en una amplia variedad de contextos: puede haber más variables de respuesta que unidades de muestreo, los datos pueden ser muy anormales, inflados en cero, ordinales o cualitativos. Este tipo de análisis es usado en estudios ecológicos, donde las variables generalmente consisten en conteos de abundancias (o porcentaje de cobertura, frecuencias o biomasa) para una gran cantidad de especies en relación a los diferentes escenarios en los que se pueden desarrollar (Anderson, M., 2014).

Adicionalmente, se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA), con la finalidad de evaluar los rasgos morfológicos que mejor explican las diferencias entre los usos del suelo y dimorfismo sexual. Previamente los datos fueron estandarizados para garantizar la uniformidad de los mismos. El PCA nos permite resumir en vectores ortogonales (es decir, independientes), la variabilidad representada en un conjunto con las variables analizadas. Esta técnica estadística

permite sintetizar la información y reducir la dimensión (número de variables). Es decir, ante un banco de datos con muchas variables, el objetivo será reducir a un número menor la cantidad de información disponible. Los nuevos componentes principales o factores serán la combinación lineal de las variables originales, y serán independientes entre sí (Cayuela, 2014).

Finalmente, se establecerá el nivel de significancia en cada uno de los rasgos morfológicos en relación a dos variables explicativas: 1) uso del suelo (Bosque, Pastizal) y 2) dimorfismo sexual (Macho, Hembra) para lo cual se utilizó un Modelo Lineal Generalizado (GLM), a través de la función `glm` con una distribución Gaussiana con la función de enlace "identity". Los GLM fueron calculados con el paquete estadístico MASS.

Adicionalmente, se realizó un test de chi cuadrado para poder evaluar la significancia de las variables explicativas: hábitat y dimorfismo sexual. Los análisis se ejecutaron con ayuda del programa estadístico R (R Core Team, 2019).

CAPÍTULO III

RESULTADOS

En total se midieron 269 individuos (47 para Bosque y 222 en Pastizal) (Anexo 2). Los valores en relación al tipo de hábitat y dimorfismo sexual son similares, sin embargo, el largo total (L) presenta el mayor valor tanto para Bosque y Pastizal, y entre Hembras y Machos (Tabla 1). El valor del coeficiente de variación (CV) es menor al 20 % lo que indica una menor dispersión en los datos medidos (Tabla 1).

Tabla 1. Valores promedio y el coeficiente de variación (CV) de los rasgos morfológicos de *Dichotomius problematicus* en Bosque, Pastizal y en relación a su dimorfismo sexual (Hembras y Machos).

Rasgos morfológicos	Usos del suelo				Dimorfismo sexual			
	Pastizal		Bosque		Hembras		Machos	
	Promedio	CV	Promedio	CV	Promedio	CV	Promedio	CV
HL	3.38 ± 0.24	7.05	3.85 ± 0.54	13.96	3.46 ± 0.36	10.39	3.46 ± 0.36	10.44
HW	5.91 ± 0.42	7.13	5.74 ± 0.51	8.93	5.88 ± 0.44	7.52	5.88 ± 0.44	7.55
PL	5.27 ± 0.44	8.26	4.92 ± 0.34	6.94	5.21 ± 0.44	8.44	5.21 ± 0.44	8.42
PW	8.89 ± 0.71	7.94	8.48 ± 0.72	8.53	8.82 ± 0.72	8.22	8.82 ± 0.73	8.24
PH	5.15 ± 0.59	11.44	4.63 ± 0.74	15.90	5.06 ± 0.65	12.80	5.06 ± 0.64	12.65
EL	8.01 ± 0.58	7.23	8.23 ± 0.63	7.66	8.05 ± 0.59	7.36	8.05 ± 0.60	7.39
pTL	3.77 ± 0.40	10.57	3.54 ± 0.49	13.90	3.73 ± 0.42	11.39	3.73 ± 0.43	11.43
pTW	1.39 ± 0.17	12.19	1.34 ± 0.27	19.81	1.38 ± 0.19	13.75	1.38 ± 0.19	13.75
mTL	4.04 ± 0.23	5.59	4.06 ± 0.47	11.54	4.05 ± 0.28	6.98	4.05 ± 0.28	6.96
L	16.66 ± 0.87	5.22	17.00 ± 1.15	6.74	16.72 ± 0.93	5.57	16.72 ± 0.93	5.59
I	9.41 ± 0.65	6.91	9.36 ± 0.74	7.89	9.40 ± 0.67	7.08	9.40 ± 0.67	7.11
S	7.18 ± 0.59	8.23	6.40 ± 0.66	10.26	7.04 ± 0.67	9.51	7.04 ± 0.66	9.42
Esfc	0.11 ± 0.008	7.66	0.09 ± 0.01	16.86	0.10 ± 0.01	12.35	0.10 ± 0.01	12.16

En relación al tipo de hábitat el NMDS (estrés = 0.2) y el PERMANOVA separaron a los individuos ($F = 16.53$, $r^2 = 0.055$, $p < 0.001$). Mientras que para el dimorfismo sexual no presentaron diferencias ($F = 0.523$, $r^2 = 0.002$, $p = 0.690$) al igual que la interacción entre Hábitat x Dimorfismo sexual ($F = 0.5797$, $r^2 = 0.002$, $p = 0.583$). El ordenamiento del NMDS muestra que los datos están completamente solapados dentro de la variable dimorfismos sexual. Sin embargo, en el

ordenamiento NMDS relacionado al hábitat se encuentran datos parcialmente solapados, en especial dentro de pastizal (Figura 4). Estos patrones demuestran que existen mayores diferencias morfológicas asociadas al hábitat que al dimorfismo sexual. Sin embargo, el efecto significativo del hábitat (Tabla 3) indica diferencias en ciertas características morfológicas, en especial en la esfericidad, lo cual se ve reflejada en los datos (Tabla 3).

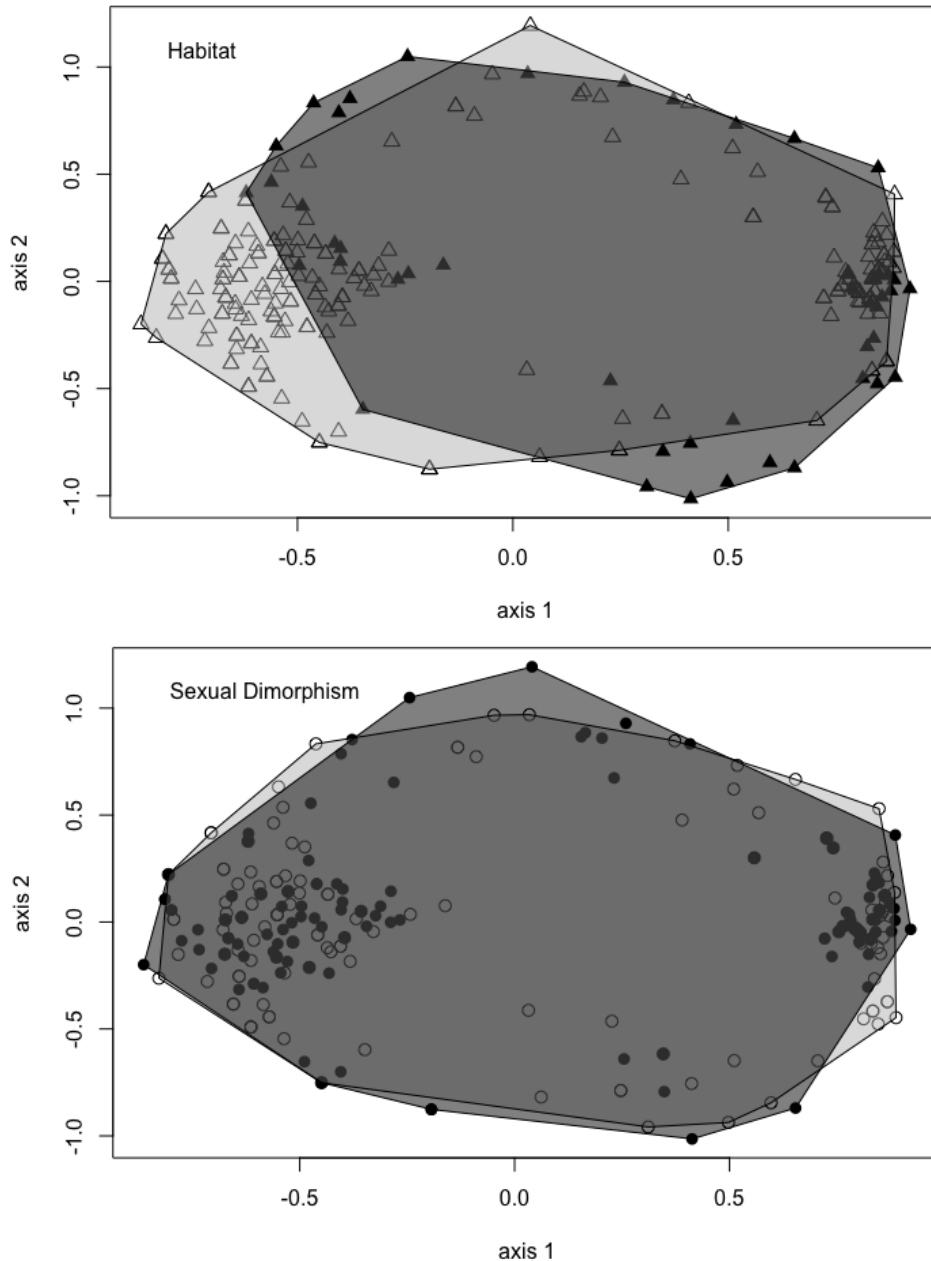


Figura 4. Escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) basado en nueve rasgos morfológicos de *D. problematicus* de acuerdo al hábitat y dimorfismo sexual en un bosque húmedo tropical en el sur del Ecuador. El polígono con triángulos negros representa el

Bosque y el polígono con triángulos vacíos representan el Pastizal. El polígono con los círculos negros representa los machos y los círculos vacíos representan a las hembras.

De acuerdo al Análisis de Componentes Principales (PCA), de las 15 variables utilizadas, el largo total (L), Ancho de élitros (I), Ancho de protono (PW), Alto de élitros (S), Esfericidad (Esfc) y Hábitat (Hab) explican la mayor variabilidad (PC1 = 39.7 % y PC2 = 16.2 %) (Figura 5, Tabla 2). El Dimorfismo Sexual (Sexo) es la variable que menos explica la variabilidad.

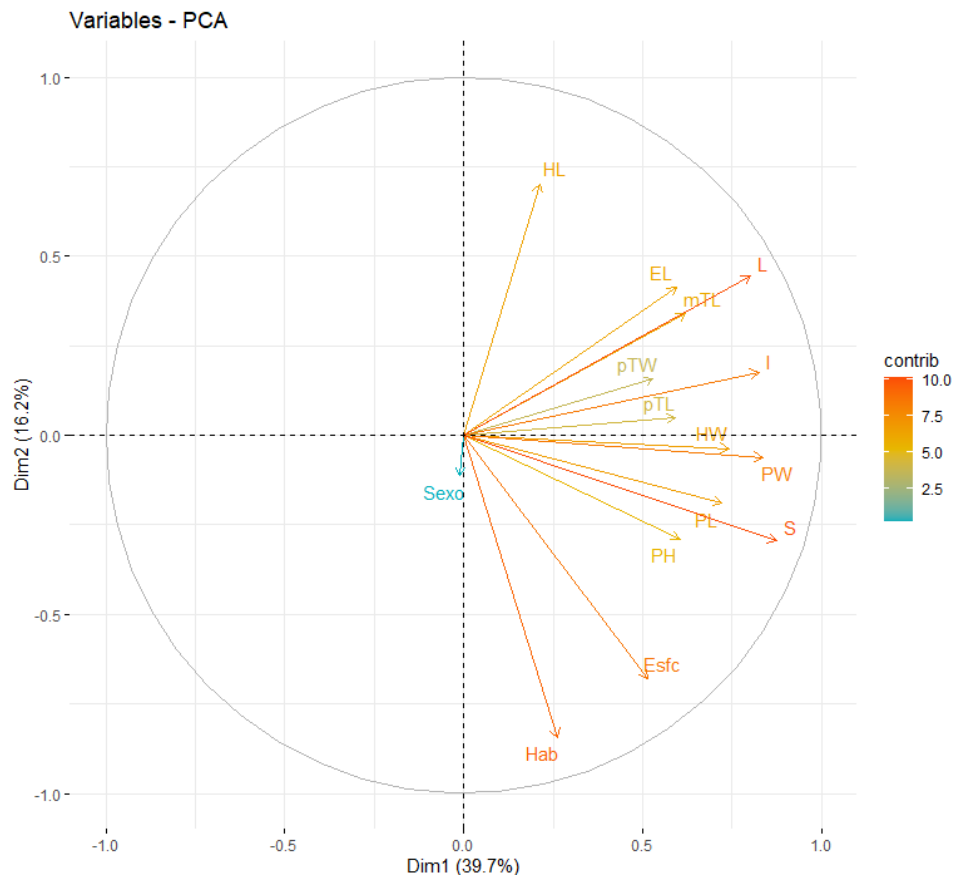


Figura 5: Análisis de componentes principales de 15 variables registradas en relación a *Dichotomius problematicus*.

Tabla 2: Análisis de PCA, con los componentes PC1 y PC2

	PC1	PC2
Hab	0.1072736	-0.5406820
Sexo	-0.0044004	-0.0728034
HL	0.0872492	0.4499626
HW	0.3034658	-0.0235881
PL	0.2954082	-0.1221239
PW	0.3421165	-0.0392407
PH	0.2473472	-0.1858855
EL	0.2433122	0.2649751
pTL	0.2418891	0.0311094
pTW	0.2168368	0.1002190
mTL	0.2537736	0.2169505
L	0.3282800	0.2849528
I	0.3377120	0.1133444
S	0.3577765	-0.1893309
Esfc	0.2105403	-0.4360622

En el análisis de rasgos morfológicos, se observaron diez diferencias morfológicas significativas para hábitat de los 13 rasgos medidos (Tabla 3). Y para dimorfismo sexual se observaron cuatro rasgos morfológicos significativos (Tabla 3). En el hábitat en el caso de los Pastizales se observa cambios en la morfología de Largo de élitros (EL), Ancho de cabeza (HL), Largo de cabeza (HW), Alto de protono (PH), Ancho de protono (PL), Largo de protibia (pTL), Largo de protono (PW), Largo total (L), Alto de elitros (S) y Esfericidad (Esfc), en el caso del dimorfismo sexual se observaron pequeños cambios en los machos para: Largo de metatibia (mTL), Ancho de protono (PL), Ancho de protibia (pTW) y Esfericidad (Esfc) (Tabla 3, Anexo 1).

En estos resultados se puede evidenciar un efecto en los rasgos morfológicos considerable en la conversión de bosque a pastizal sobre los individuos de *D. problematicus* (Tabla 1, 3, Anexo 1).

Tabla 3: Análisis GLM y Chi test de los rasgos morfológicos en función del tipo de hábitat (Bosque y Pastizal) y dimorfismo sexual (Macho y Hembra). de las variables medidas en *Dichotomius problematicus*.

Variable de respuesta	Variable explicativa	Estimador	Error Estándar	t-value	P-value
Largo élitros (EL)	Hábitat + Dimorfismo sexual:				
	(Intercept)	8.017	0.056	142.68	<0.001
	Pastizal	0.263	0.099	2.648	0.009
	Macho	-0.06	0.075	-0.802	0.424
	Chi test:				
	Hábitat				0.007
	Dimorfismo sexual				0.423
Ancho de cabeza (HL)	Hábitat + Dimorfismo sexual:				
	(Intercept)	3.392	0.038	88.678	<0.001
	Pastizal	0.479	0.068	7.097	<0.001
	Macho	-0.003	0.051	-0.051	0.959
	Chi test:				
	Hábitat				<0.001
	Dimorfismo sexual				0.959
Largo de cabeza (HW)	Hábitat + Dimorfismo sexual:				
	(Intercept)	5.905	0.04	146.146	<0.001
	Pastizal	-0.165	0.071	-2.315	0.021
	Macho	0.008	0.054	0.147	0.883
	Chi test:				
	Hábitat				0.02
	Dimorfismo sexual				0.883
Largo metatibia (mTL)	Hábitat + Dimorfismo sexual:				
	(Intercept)	4.079	0.03	136.594	<0.001
	Pastizal	0.02	0.053	0.375	0.708
	Macho	-0.096	0.04	-2.395	0.017
	Chi test:				
	Hábitat				0.576
	Dimorfismo sexual				0.017
Alto protono (PH)	Hábitat + Dimorfismo sexual:				
	(Intercept)	5.114	0.062	83.049	<0.001
	Pastizal	-0.533	0.109	-4.903	<0.001
	Macho	0.111	0.083	1.34	0.182
	Chi test:				
	Hábitat				<0.001

	Dimorfismo sexual				0.18
Ancho protono (PL)	Hábitat + Dimorfismo sexual:				
	(Intercept)	5.201	0.034	154.863	<0.001
	Pastizal	-0.319	0.059	-5.372	<0.001
	Macho	0.102	0.045	2.26	0.025
	Chi test:				
	Hábitat				<0.001
	Dimorfismo sexual				0.024
Largo protibia (pTL)	Hábitat + Dimorfismo sexual:				
	(Intercept)	3.75	0.038	98.12	<0.001
	Pastizal	-0.239	0.067	-3.54	<0.001
	Macho	0.036	0.051	0.7	0.485
	Chi test:				
	Hábitat				<0.001
	Dimorfismo sexual				0.484
Ancho protibia (pTW)	Hábitat + Dimorfismo sexual:				
	(Intercept)	1.431	0.021	67.128	<0.001
	Pastizal	-0.062	0.038	-1.652	0.1
	Macho	-0.071	0.029	-2.492	0.013
	Chi test:				
	Hábitat				0.143
	Dimorfismo sexual				0.013
Largo protono (PW)	Hábitat + Dimorfismo sexual:				
	(Intercept)	8.815	0.07	126.699	<0.001
	Pastizal	-0.459	0.123	-3.736	<0.001
	Macho	0.13	0.093	1.396	0.164
	Chi test:				
	Hábitat				<0.001
	Dimorfismo sexual				0.163
Ancho elitros (I)	Hábitat + Dimorfismo sexual:				
	(Intercept)	9.462	0.074	127.244	<0.001
	Pastizal	-0.089	0.131	-0.674	0.501
	Macho	-0.035	0.1	-0.349	0.727
	Chi test:				
	Hábitat				0.516

Dimorfismo sexual 0.727

Largo total (L)	Hábitat + Dimorfismo sexual:				
	(Intercept)	16.598	0.127	130.454	<0.001
	Pastizal	0.48	0.225	2.136	0.034
	Macho	-0.072	0.171	-0.424	0.672
	Chi test:				
	Hábitat				0.03
	Dimorfismo sexual				0.671
Alto elitros (S)	Hábitat + Dimorfismo sexual:				
	(Intercept)	7.258	0.057	127.617	<0.001
	Pastizal	-0.798	0.1	-7.944	<0.001
	Macho	-0.144	0.076	-1.888	0.06
	Chi test:				
	Hábitat				<0.001
	Dimorfismo sexual				0.059
Esfericidad (Sph)	Hábitat + Dimorfismo sexual:				
	(Intercept)	0.112	0.001	114.344	<0.001
	Pastizal	-0.023	0.002	-13.404	<0.001
	Macho	-0.005	0.001	-3.559	<0.001
	Chi test:				
	Hábitat				<0.001
	Dimorfismo sexual				<0.001

CAPÍTULO IV

DISCUSIÓN

Las especies del género *Dichotomius* se encuentran ampliamente distribuidas y son abundantes en ecosistemas intervenidos por su preferencia por el excremento de herbívoros. Estas zonas intervenidas como pastizales están constituidas principalmente por ganado vacuno, equino y caprino. Por lo cual, los recursos alimenticios están más accesibles y en mayor cantidad en comparación con ecosistemas naturales o poco intervenidos donde existe una mayor competencia por el recurso alimenticio (Andresen, 2008, Carvajal, Villamarín, y Ortega, 2011; Ortega-Martínez et al., 2016; Gómez-Cifuentes et al., 2017; Ortega-Martínez et al., 2021). Es importante resaltar el hecho de que existen pocos estudios de diferenciación morfológica (Silva et al., 2016; Alves et al., 2020), intraespecífica en relación a la conversión del bosque (Alves y Medina Hernández 2017; Soto et al., 2019). Esto a nivel de comunidad ha sido ampliamente estudiado (Bitencourt et al., 2019; Silva et al., 2019; Alves et al., 2020).

En nuestro estudio los individuos de *Dichotomius problematicus* presentan mayor diferencia morfológica en relación al hábitat: largo de la cabeza (HW), largo de pronoto (PW), ancho del pronoto (PL), alto del pronoto (PH), alto de los élitros (S), largo de protibia (pTL) y esfericidad (Esf), lo cual se traduciría en un aumento del tamaño de los individuos. Específicamente para pastizal se encuentran diferencias en relación al largo de los élitros (EL), ancho de cabeza (HL) y largo total (L). Estas respuestas morfológicas están asociadas a la disposición del alimento, en relación a la calidad y cantidad que tienen disponible durante todo su desarrollo. Adicionalmente, los factores ambientales como temperatura, humedad relativa, luz, y factores físicos y químicos del suelo juegan un papel importante en el ajuste de los rasgos morfológicos de las especies de escarabajos coprófagos (Horgan, 2006; Nichols et al. 2008; Sarmiento-Garcés y Amat-García, 2009; Ortega-Martínez et al., 2017; Beiroz, et al. 2019; Ortega-Martínez et al., 2021; Carrión et al., 2021).

Por lo tanto, se puede decir que el uso que se le da a un hábitat tiene un efecto en las variaciones fenotípicas, es decir en los rasgos individuales de las especies. Estos cambios en los rasgos morfológicos hacen que las especies tengan un mayor éxito de adaptación a un hábitat como la esfericidad, estudios han determinado una forma corporal menos esférica (más delgada) permite una mayor tolerancia térmica a temperaturas máximas en hábitats abiertos, esto en relación a la proporción área de superficie corporal/volumen ayuda a la dispersión del calor (Gardner et al. 2011; Saetre 2017). Es el caso en nuestro estudio con los individuos de *D. problematicus* presentes en pastizal. Gardner, et al. (2009) en su estudio determinó que puede variar el tamaño del cuerpo dependiendo de la exposición a la luz y a la temperatura en ambientes alterados. Se puede entender que el aumento en el tamaño corporal intraespecífico puede darse por una respuesta plástica a cambios por las variaciones en los factores ambientales (Gentle y Gosler 2001, Poulin 2011). Varias respuestas adaptativas pueden estar basadas en la plasticidad fenotípica, ya que en algunas especies puede haber una disminución del tamaño corporal debido a la nutrición, como respuesta plástica a los hábitats degradados. Estas variables pueden afectar de manera directa al tamaño corporal, en respuesta a las evidencias a las alteraciones en la calidad del hábitat como la fragmentación y degradación antropogénica (Gienapp, et al., 2008; Soto et al., 2019).

Otros estudios han revelado que existe una tendencia a disminuir el tamaño corporal promedio (Gómez-Cifuentes et al., 2017), en relación a la pérdida de especies de gran tamaño para áreas intervenidas (Barragán et al., 2011). Sin embargo, toda esta información ha sido analizada desde un nivel de comunidades, son pocos los estudios a nivel de poblaciones en donde se demuestre estos cambios y se evidencien en relación a factores externos para explicar una variación fenotípica en la morfología de especies similares en ambientes distintos (Griffiths et al. 2016; Alves y Medina Hernández 2017), una característica clave para entender estos cambios se ve reflejada en la capacidad para enterrar el estiércol la cual va relacionada con el tamaño del insecto (Horgan 2001); en este estudio se ve reflejado que los escarabajos de pastizal son más alargados y menos esféricos (Figura 12, Anexo 2), por lo cual el tamaño corporal a nivel intraespecífico es diferente dentro de *D. problematicus*, lo cual nos puede indicar que esta especie en los pastizales

puede aprovechar de mayor manera el excrementos de herbívoros, aportando considerablemente en los servicios ecosistémicos.

En cuanto al dimorfismo sexual se ha encontrado un efecto morfológico a nivel de las patas en machos sobre el largo metatibial (mTL) y ancho de la protibia (pTW), ya que son más pequeños en relación a las hembras. Únicamente el rasgo morfológico de ancho del pronoto (PL) es mayor en machos. En la mayoría de las especies de escarabajos coprófagos las patas en los machos son más grandes en relación a las patas de las hembras (Soto et al., 2019), lo que les permite remover el estiércol y cavar, en otras especies son las hembras las que realizan esta acción (Daza Romero, 2009), lo que justificaría este incremento de tamaño en nuestro estudio. Estudios realizados sobre morfología determinan que la plasticidad fenotípica puede aportar a rasgos morfológicos (Soto et al., 2019) como en el tamaño de las patas, tamaño de cuerpo esto mediante factores tanto ambientales como antrópicos, lo que infiere para que algunos rasgos se vean modificados presentado una diferencia en el dimorfismo sexual intraespecífico (Favila, 2001; Neita y Escobar, 2012).

En este estudio se determinó que la conversión de Bosque a Pastizal por presiones antrópicas, ejerce una fuerza en los rasgos morfológicos de *D. problematicus*, además en sus funciones ecológicas dentro de este tipo de zonas, según Alves y Medina-Hernández (2017) y Soto et al., (2019) es un resultado de la plasticidad fenotípica de las especies. Estas respuestas de *D. problematicus* a la conversión del bosque a pastizales aportaría a la eficiencia de las funciones ecológicas y servicios que ofrecen estas especies de escarabajos coprófagos, como por ejemplo la dispersión secundaria de semillas, remoción de materia orgánica en descomposición y aireación del suelo (Nichols et al. 2008; Barragán et al., 2011; Alves y Medina-Hernández 2017; Soto et al., 2019). Por lo cual los insectos coprófagos en especial los paracopridos contribuyen a la fertilización del suelo y al reciclamiento de nutrientes en las zonas donde se localizan este tipo de especies (Padilla, et al., 2017; Tonelli, Verdú, y Zunino, 2019), lo que puede llevar a que este tipo de especie a nivel intraespecífico puede aportar con una respuesta positiva en ambientes alterados, con lo cual puede ser utilizada como un bioindicador para

dichas zonas frente a otras especies que no pueden soportar alteraciones y son usadas como bioindicadores para perturbación ambiental (Medina y Rubio, 2006; Martínez, et al., 2009; Alvarado, et al., 2016; Granados, Kohlmann, y Russo, 2010).

CAPÍTULO V

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

- Durante el desarrollo del estudio y con los datos explorados se puede concluir que existen diferencias fenotípicas en relación al hábitat, dando como resultado que el tipo de hábitat influye en los rasgos morfológicos intraespecíficos de *D. problematicus*.
- A nivel de dimorfismos sexual, los machos presentan patas más pequeñas en relación al largo metatibial (mTL) y ancho de la protibia (pTW), con lo cual se puede concluir que existe una variación en los rasgos morfológicos a nivel de machos y hembras.
- Los datos observados nos hacen referencia a una diferenciación morfológica la cual se pueden explicar en parte como la plasticidad fenotípica de esta especie; que le permite hacer cambios fenotípicos de manera rápida para poder enfrentar las presiones ambientales y a los cambios antropogénicos que se dan bruscamente.
- Con este estudio se aporta con conocimiento acerca de las variaciones morfológicas *D. problematicus*, además su desarrollo en Bosque y Pastizales, el cual nos permite entender la adaptación a la disponibilidad de recursos presentes en las zonas alteradas y a la importancia de los paracopridos, así mismo la importancia de la plasticidad fenotípica en especies de rápida adaptación y que pueden adaptarse a los cambios que se están ejerciendo en los Bosques.

Recomendación

- Todos estos datos dan una pequeña información de lo que está pasando en los bosques intervenidos, con lo cual es recomendado replicar el estudio con diferentes especies para poder determinar el impacto en los rasgos morfológicos y posteriormente en los rasgos genéticos.

BILBIOGRAFIA

- Alvarado, J. A. N., Barranco, W., Hernández, J., Hernández, E., Castillo, S., Monroy, D., y García, H. (2016). Estructura estacional del ensamblaje de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en una parcela permanente de bosque seco tropical. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 40(154), 75-83.
- Alves, V. M., Giehl, E. L. H., Lovato, P. E., Vaz-de-Mello, F. Z., Agudelo, M. B., y Hernández, M. I. M. (2020). Dung beetles and the conservation of diversity in an agricultural landscape with maize fields and Atlantic Forest remnants. *Acta Oecologica*, 107, 103598. doi:10.1016/j.actao.2020.103598.
- Alves, V., y Hernández, M. (2017). Morphometric Modifications in *Canthon quinquemaculatus* Castelnau 1840 (Coleoptera: Scarabaeinae): Sublethal Effects of Transgenic Maize? *Insects*, 8(4), 115.
- Anderson, M. J. (2014). Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA). *Wiley statsref: statistics reference online*, 1-15.
- Andresen, E. (2008). Dung beetle assemblages in primary forest and disturbed habitats in a tropical dry forest landscape in western Mexico. *Journal of Insect Conservation*, 12(6), 639-650.
- Ariza, W. C. (2019). Cuantificación de la relación entre diversidad y tasas de remoción del excremento por parte de los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en parches de bosque de galería, San Martín, Meta-Colombia.
- Barragán F, Moreno CE, Escobar F et al (2011) Negative impacts of human land use on dung beetle functional diversity. *PLoS ONE* 6:e17976.
- Barragán F, Moreno CE, Escobar F et al (2014) The impact of grazing on dung beetle diversity depends on both biogeographical and ecological context. *J Biogeogr* 41:1991–2002.

- Beiroz, W., Vieira, L., y Louzada, J. (2019). Ecological similarity promotes coexistence between taxonomically related dung beetle species. *Acta Oecologica*, 96, 29-34.
- Bessega, C. F., Pometti, C. L., Saidman, B. O., & Vilardi, J. C. (2017). Contribución de estudios genético poblacionales a la conservación de especies nativas de Argentina de interés forestal.
- Bitencourt, B. S., da Silva, P. G., Morato, E. F., y de Lima, Y. G. (2019). Dung beetle responses to successional stages in the Amazon rainforest. *Biodiversity and Conservation*, 28(10), 2745-2761.
- Bregman, T., Sekercioglu, C., y Tobias, J. (2014). Global patterns and predictors of bird species responses to forest fragmentation: Implications for ecosystem function and conservation. *Biological Conservation*, 169, 372–383. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.11.024>
- Burbano, H. (2016). El suelo y su relación con los servicios ecosistémicos y la seguridad alimentaria. *Rev. Cienc. Agr.* 33(2): 117-124. doi: <http://dx.doi.org/10.22267/rcia.163302.58>.
- Cantor, B., & Mejía San Juan, C. F. (2019). Diversidad de escarabajos coprófagos del municipio de San Antonio del Tequendama (Cundinamarca, Colombia) como indicador de la integridad ecológica de sus ecosistemas.
- Cárdenas, R.E.; Donoso, D.A.; Argoti, A.; Dangles, O. (2017). Functional consequences of realistic extinction scenarios in Amazonian soil food webs. *Ecosphere* 8, e01692-32, doi:10.1002/ecs2.1692.
- Carpio, C.; Donoso, D.A.; Ramon, G.; Dangles, O. (2009). Short term response of dung beetle communities to disturbance by road construction in the Ecuadorian Amazon. *Ann De La Société Entomologique De France* N S 45, 455–469, doi:10.1080/00379271.2009.10697629.
- Carrión-Paladines, V.; Fries, A.; Muñoz, A.; Castillo, E.; García-Ruiz, R.; Marín-Armijos, D. (2021). Effects of Land-Use Change on the Community

Structure of the Dung Beetle (Scarabaeinae) in an Altered Ecosystem in Southern Ecuador. *Insects* 12, 306, doi:10.3390/insects12040306.

Carvajal, V., Villamarín, S., & Ortega, A. M. (2011). Escarabajos del Ecuador. Principales géneros. Serie Entomología 1.

Cayuela, L. (2014). Modelos lineales generalizados (GLM). *Materiales de un curso del R del IREC*.

Celi, J., Terneus, E., Torres, J. and Ortega, M. (2004). Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) diversity in an altitudinal gradient in the Cutucú Range, Morona Santiago, Ecuadorian Amazon. *Lyonia* 7(2): 37-52. IUCN. 2014

Chamorro, W., Armijos, D., Granda, V., Vaz-de-Mello, F. (2018). Listado de especies y clave de géneros y subgéneros de escarabajos estercoleros (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) presentes y presuntos para Ecuador *Revista Colombiana de Entomología* 44(1), 72 - 100. <https://dx.doi.org/10.25100/socolen.v44i1.6545>

Chamorro, W., y Marin-Armijos, D. (2019). Scarabaeinae dung beetles from Ecuador: a catalog, nomenclatural acts, and distribution records. *ZooKeys*, 826, 1.

Cultid-Medina CA, Martínez-Quintero BG, Escobar F, de Ulloa PC (2015) Movement and population size of two dung beetle species in an Andean agricultural landscape dominated by sun-grown coffee. *J Insect Conserv* 19:617–626.

Daza Romero, W. F. (2009). Diversidad y abundancia de Coleópteros Coprofagos y Necrofagos en tres tipos de hábitats del bosque Reservado de la Universidad Nacional Agraria de la Selva.

Domínguez, D., Marín-Armijos, D., Ruiz, C. (2015). Structure of Dung Beetle Communities in an Altitudinal Gradient of Neotropical Dry Forest *Neotropical Entomology* 44(1), 40 - 46. <https://dx.doi.org/10.1007/s13744-014-0261-6>.

- Eloy de Amorim ME, Schoener TW, Santoro GRCC et al (2017) Lizards on newly created islands independently and rapidly adapt in morphology and diet. *Proc Natl Acad Sci* 114:8812–8816.
- Favila, M. E. (2001). Historia de vida y comportamiento de un escarabajo necrófago: *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 40(2), 245-278.
- Gardner, J. L., Heinsohn, R., y Joseph, L. (2009). Shifting latitudinal clines in avian body size correlate with global warming in Australian passerines. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1674), 3845-3852.
- Gardner, J. L., Peters, A., Kearney, M. R., Joseph, L., y Heinsohn, R. (2011). Declining body size: a third universal response to warming? *Trends in ecology & evolution*, 26(6), 285-291.
- Gentle, L. K., y Gosler, A. G. (2001). Fat reserves and perceived predation risk in the great tit, *Parus major*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1466), 487-491.
- Gienapp, P., Teplitsky, C., Alho, J. S., Mills, J. A., y Merilä, J. (2008). Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. *Molecular ecology*, 17(1), 167-178.
- Gómez-Cifuentes A, Giménez Gómez VC, Moreno CE, Zurita GA. (2018) Tree retention in cattle ranching systems partially preserves dung beetle diversity and functional groups in the semideciduous Atlantic forest: the role of microclimate and soil conditions. *Basic Appl Ecol* 34:64–74.
- Gómez-Cifuentes A, Munevar A, Gimenez VC et al (2017) Influence of land use on the taxonomic and functional diversity of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in the southern Atlantic forest of Argentina. *J Insect Conserv* 21:147–156.
- González, L., y Jibram, E. (2015). Diversidad de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) de un paisaje fragmentado de uso ganadero en

el Magdalena Medio Antioqueño. Universidad Nacional de Colombia-Sede Medellín,

Granados, J. M., Kohlmann, B., y Russo, R. (2010). Escarabajos del estiércol como bioindicadores del impacto ambiental causado por cultivos en la Región Atlántica de Costa Rica. *Tierra Tropical*, 6(2), 181-189.

Griffiths, H. M., Louzada, J., Bardgett, R. D., y Barlow, J. (2016). Assessing the importance of intraspecific variability in dung beetle functional traits. *PloS one*, 11(3), e0145598.

Hamer, K. C., Newton, R. J., Edwards, F. A., Benedick, S., Bottrell, S. H., y Edwards, D. P. (2015). Impacts of selective logging on insectivorous birds in Borneo: the importance of trophic position, body size and foraging height. *Biological Conservation*, 188, 82-88.

Hendry, A. P., Farrugia, T. J., y Kinnison, M. T. (2008). Human influences on rates of phenotypic change in wild animal populations. *Molecular ecology*, 17(1), 20-29.

Hernández, M.I.M.; Silva, P.G. da; Niero, M.M.; Alves, V.M.; Bogoni, J.A.; Brandl, A.L.; Bugoni, A.; Campos, R.C.; Cond, P.A.; Marcon, C.B.; et al. (2019). Ecological Characteristics of Atlantic Forest Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in the State of Santa Catarina, Southern Brazil. *Coleopt Bulletin* 73, 693–709, doi:10.1649/0010-065x-73.3.693.

Hooper, D. U., Adair, E. C., Cardinale, B. J., Byrnes, J. E., Hungate, B. A., Matulich, K. L., O'Connor, M. I. (2012). A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature*, 486(7401), 105.

Horgan FG (2001) Burial of bovine dung by coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) from horse and cow grazing sites in El Salvador. *Eur J Soil Biol* 37:103–111.

- Horgan, F. G. (2006). Aggregation and coexistence of dung beetles in montane rain forest and deforested sites in central Peru. *Journal of Tropical Ecology*, 22(4), 359-370.
- IUCN Red List of Threatened Species (ver. 2014.1). Available at: www.iucnredlist.org. (Accessed: 14 May 2020).
- Kinnison MT, Hendry AP, Stockwell CA (2007). Contemporary evolution meets conservation biology II: impediments to integration and application. *Ecol Res* 22:947–954.
- Laliberte, E., Wells, J. A., DeClerck, F., Metcalfe, D. J., Catterall, C. P., Queiroz, C., Fraterrigo, J. M. (2010). Land-use intensification reduces functional redundancy and response diversity in plant communities. *Ecology letters*, 13(1), 76-86.
- Larrea Maldonado, C., y Arroyo, L. M. (2017). ¿ Está agotado el periodo petrolero en Ecuador?. Alternativas hacia una sociedad más sustentable y equitativa: un estudio multicriterio. Quito: La Tierra. Universidad Andina Simón Bolívar, Sede Ecuador.
- Larsen TH, Lopera A, Forsyth A (2008) Understanding trait-dependent community disassembly: dung beetles, density functions, and forest fragmentation. *Conserv Biol* 22:1288–1298.
- Larsen TH, Williams NM, Kremen C (2005) Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecol Lett* 8:538–547.
- Larsen, T.H.; Forsyth, A. (2005). Trap Spacing and Transect Design for Dung Beetle Biodiversity Studies1. *Biotropica* 2005, 37, 322–325, doi:10.1111/j.1744-7429.2005.00042.x.
- Laurance WF, Lovejoy T, Vasconcelos H et al (2002) Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conserv Biol* 16:605–618.

- León-Yáñez, S. (2012). Libro rojo de las plantas endémicas del Ecuador: Herbario QCA, Pontificia Universidad Católica del Ecuador.
- Lindenmayer, D. B., Laurance, W. F., y Franklin, J. F. (2012). Global decline in large old trees. *Science*, 338(6112), 1305-1306.
- Lobo, J. M., Baselga, A., Hortal, J., Jiménez-Valverde, A., y Gómez, J. F. (2007). How does the knowledge about the spatial distribution of Iberian dung beetle species accumulate over time? *Diversity and Distributions*, 13(6), 772-780.
- López-González, E., y Sánchez, R. H. (2010). Escalamiento Multidimensional No Métrico. Un ejemplo con R empleando el algoritmo SMACOF. *Estudios sobre educación*, 18, 9-35.
- Markl JS, Schleuning M, Forget PM et al (2012). Meta-analysis of the effects of human disturbance on seed dispersal by animals. *Conserv Biol* 26:1072–1081.
- Martínez, N. J., García, H., Pulido, L. A., Ospino, D., y Harváez, J. C. (2009). Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de la vertiente voroccidental, Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Neotropical Entomology*, 38(6), 708-715.
- Medina, P. V. F., y Rubio, E. C. (2006). Estudio de la fauna de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un Bosque Húmedo Tropical de Colombia. *Entomotropica*, 21(3), 133-143.
- Merrick, M. J., y Smith, R. J. (2004). Temperature regulation in burying beetles (Nicrophorus spp.: Coleoptera: Silphidae): effects of body size, morphology and environmental temperature. *Journal of Experimental Biology*, 207(5), 723-733.
- Ministerio del Ambiente (MAE), (2013). Protocolo Metodológico Mapa de Uso y Cobertura 2013–2014.
- Ministerio del Ambiente (MAE), (2017). Deforestación del Ecuador continental periodo 2014-2016. Quito – Ecuador.

- Mouillot, D., Graham, N. A., Villéger, S., Mason, N. W., y Bellwood, D. R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in ecology & evolution*, 28(3), 167-177.
- Neita, J. C., y Escobar, F. (2012). The potential value of agroforestry to dung beetle diversity in the wet tropical forests of the Pacific lowlands of Colombia. *Agroforestry Systems*, 85(1), 121-131.
- Nichols E, Spector S, Louzada J et al (2008) Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biol Conserv* 141:1461–1474.
- Nichols, E., Uriarte, M., Bunker, D. E., Favila, M. E., Slade, E. M., Vulinec, K., Naeem, S. (2013). Trait-dependent response of dung beetle populations to tropical forest conversion at local and regional scales. *Ecology*, 94(1), 180-189.
- Noriega, J. A., Camero, E., Arias-Buriticá, J., Pardo-Locarno, L. C., Montes, J. M., Acevedo, A. A., Solís, C. (2015). Grado de cobertura del muestreo de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 63(1), 97-125.
- Noriega, J.A.; Santos, A.M.C.; Calatayud, J.; Chozas, S.; Hortal, J. (2021). Short- and long-term temporal changes in the assemblage structure of Amazonian dung beetles. *Oecologia*, 195, 719–736, doi:10.1007/s00442-020-04831-5.
- Ontaneda, G. (2015). Área Biológica (Doctoral dissertation, Universidad Técnica Particular de Loja).
- Ordóñez-Delgado, L. 2011. Caracterización biofísica de los sistemas lacustres del Parque Nacional Podocarpus y Parque Nacional Yacuri, Andes Tropicales del Sur del Ecuador. Ministerio del Ambiente - Regional 7. Loja, Ecuador.
- Ortega-Martínez, I. J., Moreno, C. E., Arellano, L., Castellanos, I., Rosas, F., y Ríos-Díaz, C. L. (2021). The relationship between dung beetle diversity and manure removal in forest and sheep grazed grasslands. *Community Ecology*, 1-11.

- Ortega-Martínez, I.J.; Moreno, C.E.; Escobar, F. (2016). A dirty job: manure removal by dung beetles in both a cattle ranch and laboratory setting. *Entomol Exp Appl* 161, 70–78, doi:10.1111/eea.12488.
- Padilla, J. I. C., Escobar, N. E. I., y Noriega, J. A. (2017). Diversidad y composición del ensamblaje de escarabajos coprófagos (coleoptera: scarabaeinae) en el jardín botánico de Popayán, Cauca-Colombia.
- Pizano, C., González, R., Garcia, H., Isaacs, P., Gonzalez, M., Piñeros, P., y Ramírez, W. (2014). Bosques secos tropicales en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (Bogotá, Colombia). <http://www.humboldt.org.co/es/investigacion/proyectos/enderrollo/item/158-bosques-secos-tropicales-en-colombia>.
- Poulin, R. (2011). *Evolutionary ecology of parasites*. Princeton university press.
- R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Raine EH, Gray CL, Mann DJ, Slade EM (2018) Tropical dung beetle morphological traits predict functional traits and show intraspecific differences across land uses. *Ecol Evol* 8:8686–8696.
- Ripple, W. J., Newsome, T. M., Wolf, C., Dirzo, R., Everatt, K. T., Galetti, M., Lindsey, P. A. (2015). Collapse of the world's largest herbivores. *Science advances*, 1(4), e1400103.
- Saetre CLC, Coleiro C, Austad M et al (2017) Rapid adaptive phenotypic change following colonization of a newly restored habitat. *Nat Commun* 8(14159):1–6.
- Sarmiento-Garcés, R., & Amat-García, G. (2009). Escarabajos del género *Dichotomius* Hope 1838 (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en la amazonía colombiana. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*, 33(127), 285-296.

- Schoener, T. W. (2011). The newest synthesis: understanding the interplay of evolutionary and ecological dynamics. *Science*, 331(6016), 426-429.
- Scholtz, C. H., Davis, A. L. V., y Kryger, U. (2009). *Evolutionary biology and conservation of dung beetles*: Pensoft Sofia-Moscow.
- Silva, P. G., Nunes, C. A., Ferreira, L. F., Braga, R. F., Beiroz, W., Perillo, L. N., y de Siqueira Neves, F. (2019). Patch and landscape effects on forest-dependent dung beetles are masked by matrix-tolerant dung beetles in a mountaintop rainforest archipelago. *Science of the Total Environment*, 651, 1321-1331.
- Silva, R. J., Storck-Tonon, D., y Vaz-de-Mello, F. Z. (2016). Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeinae) persistence in Amazonian forest fragments and adjacent pastures: biogeographic implications for alpha and beta diversity. *Journal of Insect Conservation*, 20(4), 1–16. doi:10.1007/s10841-016-9885-7.
- Sneed ED, Folk RL (1958) Pebbles in the lower Colorado River, Texas a study in particle morphogenesis. *J Geol* 66:114–150.
- Soto, C. S., Giombini, M. I., Gómez, V. C. G., y Zurita, G. A. (2019). Phenotypic differentiation in a resilient dung beetle species induced by forest conversion into cattle pastures. *Evolutionary Ecology*, 33(3), 385-402.
- Tapia-Armijos, M., Homeier, J., Espinosa, C., Leuschner, C., Cruz, M. (2015). Deforestation and Forest Fragmentation in South Ecuador since the 1970s – Losing a Hotspot of Biodiversity PLoS ONE 10(9), e0133701. <https://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0133701>.
- Tonelli, M., Verdú, J. R., & Zunino, M. (2019). Grazing abandonment and dung beetle assemblage composition: reproductive behaviour has something to say. *Ecological Indicators*, 96, 361-367.
- Vaz-de-Mello, F., Larsen, T., Silva, F., Gill, B., Spector, S. y Favila, M. (2014). *Dichotomius problematicus*. In: The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.1. <www.iucnredlist.org>.

Zurita, G. A., Pe'er, G., y Bellocq, M. I. (2017). Bird responses to forest loss are influence by habitat specialization. *Diversity and Distributions*, 23(6), 650-655.

ANEXOS

Anexo 1: Análisis de los 13 rasgos morfológicos medidos en las dos variables Hábitat y Dimorfismo sexual.

Figura 6: Análisis de los rasgos medidos frente al dimorfismo sexual (macho y hembra) y el tipo de hábitat Bosque y Pastizal (BI y BNI respectivamente), con las medidas de Largo de cabeza (HL) y Ancho de Cabeza (HW).

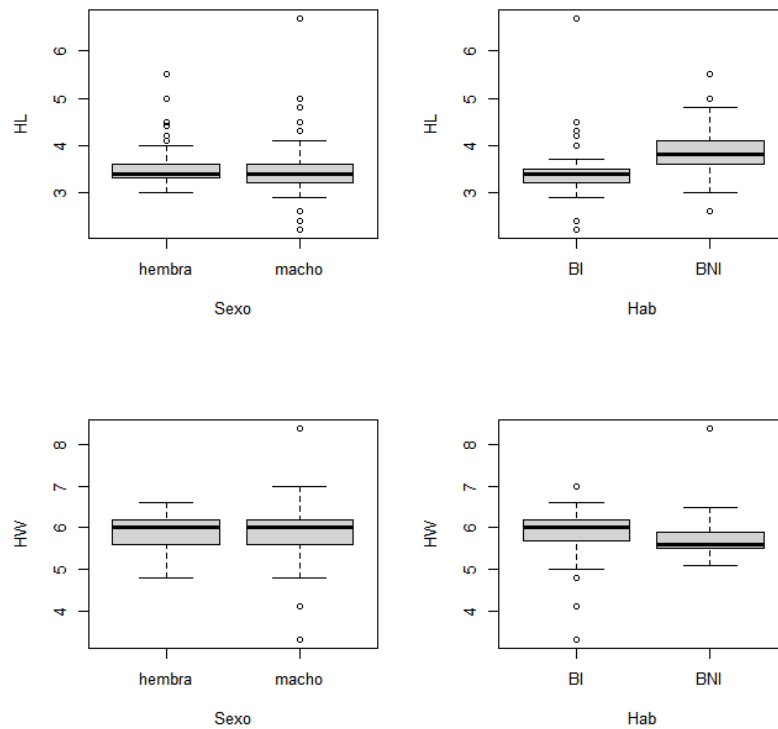


Figura 7: Análisis de los rasgos medidos frente al dimorfismo sexual (macho y hembra) y el tipo de hábitat Bosque y Pastizal (BI y BNI respectivamente), con las medidas de Largo de protono (PL) y Ancho de protono (PW).

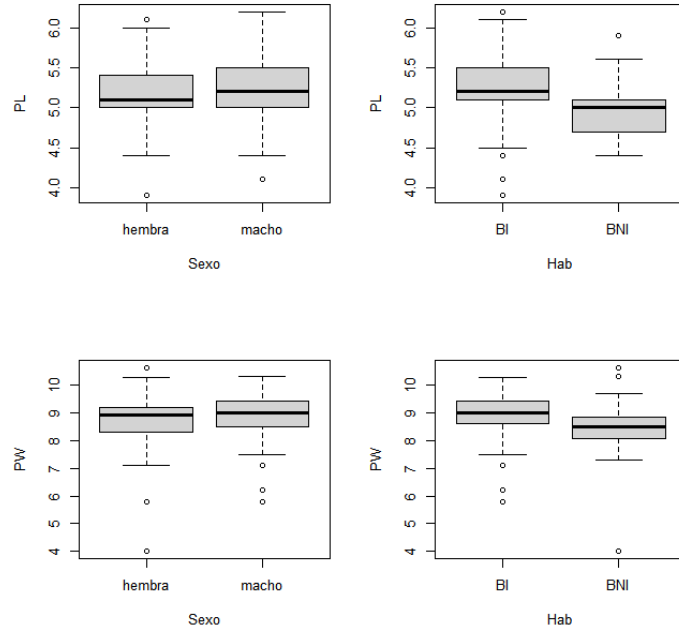


Figura 8: Análisis de los rasgos medidos frente al dimorfismo sexual (macho y hembra) y el tipo de hábitat Bosque y Pastizal (BI y BNI respectivamente), con las medidas de Alto del protono (PH) y Largo de los élitros (EL).

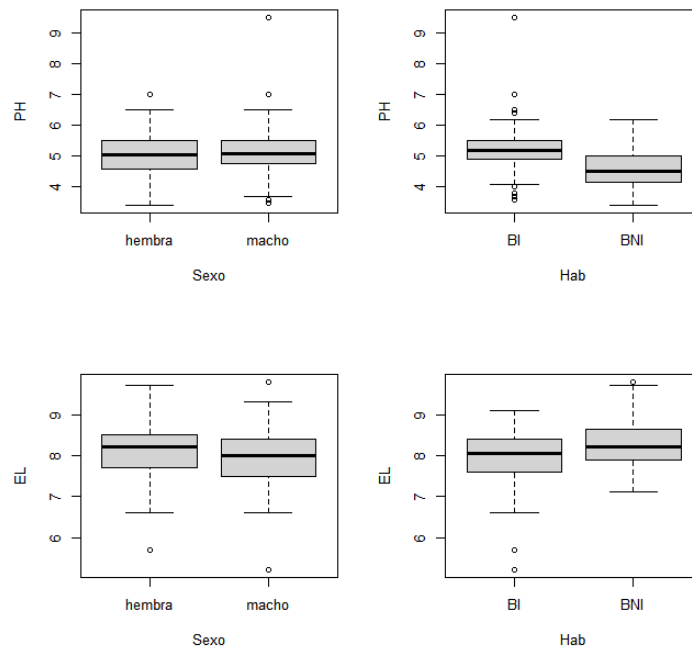


Figura 9: Análisis de los rasgos medidos frente al dimorfismo sexual (macho y hembra) y el tipo de hábitat Bosque y Pastizal (BI y BNI respectivamente), con las medidas de Largo de protibia (pTL) y Ancho de protibia (pTW).

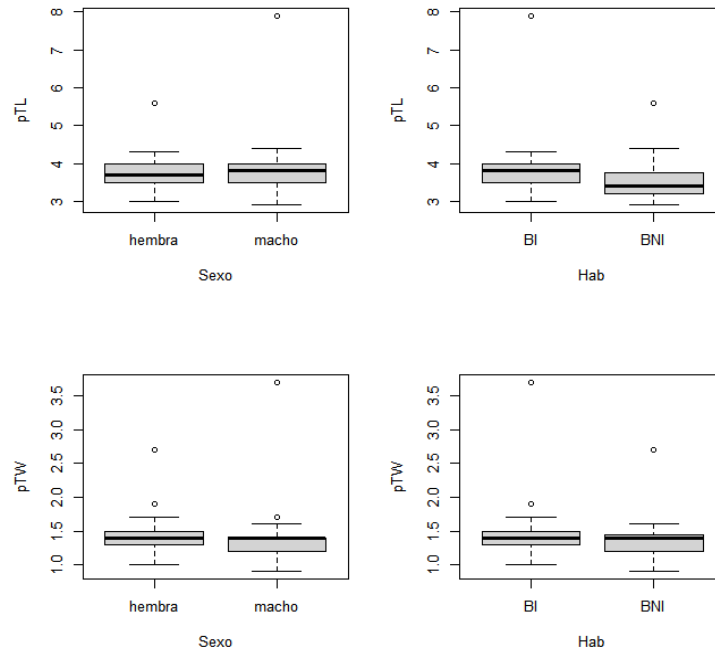


Figura 10: Análisis de los rasgos medidos frente al dimorfismo sexual (macho y hembra) y el tipo de hábitat Bosque y Pastizal (BI y BNI respectivamente), con las medidas de Largo metatibia (mTL) y Largo total (L).

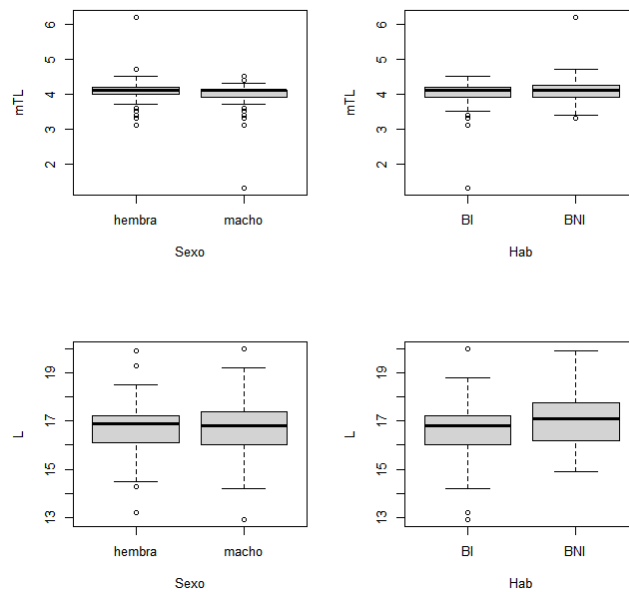


Figura 11: Análisis de los rasgos medidos frente al dimorfismo sexual (macho y hembra) y el tipo de hábitat Bosque y Pastizal (BI y BNI respectivamente), con las medidas de Ancho de elitros (I) y Ancho de elitros (S)

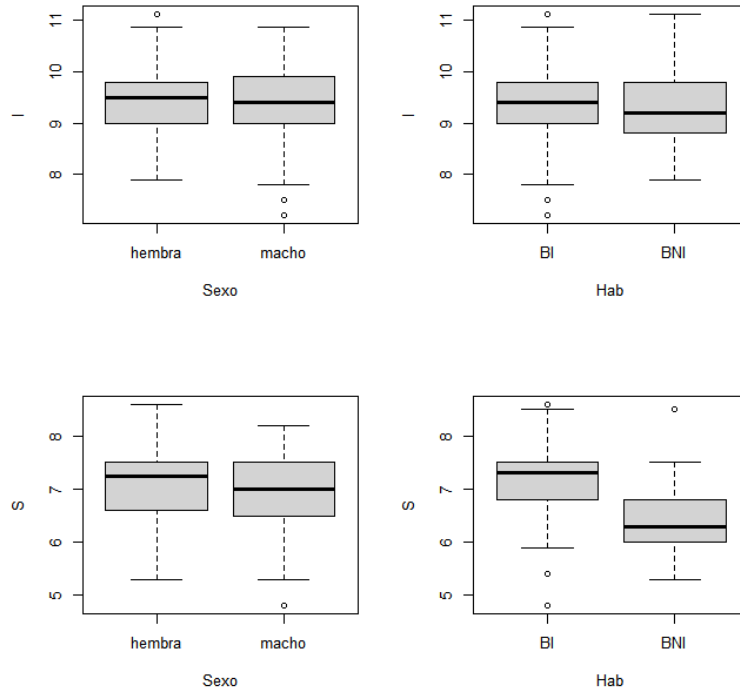
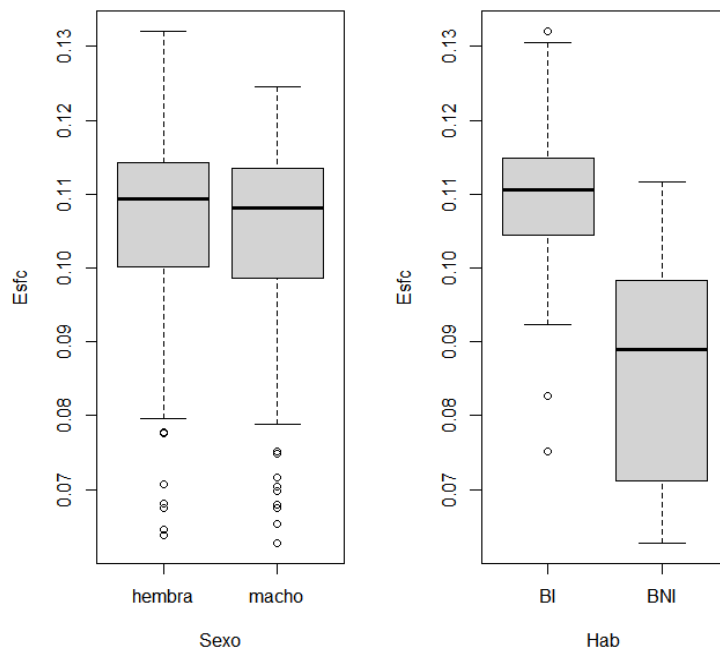


Figura 12: Análisis de los rasgos medidos frente al dimorfismo sexual (macho y hembra) y el tipo de hábitat Bosque y Pastizal (BI y BNI respectivamente), medidad de esfericidad (Esfc)



Anexo 2: Tabla de datos de las medidas morfométricas.

Tabla 4: Base de datos obtenida durante el estudio, medidas dadas en milímetros (mm)

Tipo de hábitat	Sexo	HL	HW	PL	PW	PH	EL	pTL	pTW	mTL	L	I	S	Esfc
Bosque	hembra	3.200	5.500	4.400	8.000	3.400	8.300	4.100	1.100	3.500	15.900	9.000	5.500	0.0705
Bosque	macho	3.600	5.700	5.000	8.100	3.600	8.600	4.200	1.000	4.300	17.200	9.000	5.600	0.0675
Bosque	macho	3.200	5.400	4.400	8.000	3.500	8.800	3.800	1.200	4.200	16.400	9.200	5.600	0.0693
Bosque	macho	4.100	6.100	4.900	9.700	5.200	9.300	4.000	1.400	4.500	18.300	10.375	6.700	0.0788
Bosque	hembra	3.600	5.800	4.800	8.300	3.700	8.700	3.800	1.200	4.000	17.100	9.800	6.000	0.0716
Bosque	macho	2.600	5.500	4.700	8.400	4.400	8.100	2.900	1.100	3.600	15.400	8.700	5.900	0.0866
Bosque	hembra	3.700	5.300	4.500	8.100	4.500	7.100	3.100	1.200	4.000	15.300	8.800	5.600	0.0776
Bosque	macho	2.600	5.100	4.400	7.800	3.900	7.900	3.200	1.100	3.500	14.900	8.400	5.300	0.0748
Bosque	hembra	5.000	6.000	5.200	8.500	6.200	9.100	3.000	1.300	4.000	19.300	9.100	6.400	0.0777
Bosque	hembra	3.600	5.600	4.900	8.100	4.700	7.500	3.400	1.200	3.400	16.000	8.600	5.300	0.0680
Bosque	hembra	3.700	5.800	4.900	9.000	4.000	9.100	5.600	2.700	6.200	17.700	9.800	5.800	0.0646
Bosque	macho	3.500	5.600	4.600	8.100	3.500	8.200	3.000	1.200	4.000	16.300	9.100	5.500	0.0680
Bosque	macho	4.700	5.700	5.000	9.100	3.600	9.200	3.600	1.400	4.100	18.900	10.625	6.200	0.0638
Bosque	hembra	3.800	6.100	4.500	9.100	5.300	8.800	3.700	1.400	4.000	17.100	10.300	7.300	0.1009
Bosque	hembra	4.200	5.100	4.800	8.500	4.800	8.100	3.400	1.500	3.700	17.100	9.200	6.800	0.0980
Bosque	hembra	4.500	5.600	5.000	8.000	4.300	8.600	3.100	1.100	4.200	18.100	9.120	6.750	0.0920
Bosque	hembra	4.100	6.000	5.400	8.500	5.000	9.000	3.500	1.400	4.100	18.500	10.500	6.100	0.0639
Bosque	macho	3.800	5.400	4.700	7.500	5.000	7.900	3.400	1.100	3.800	16.400	8.600	6.200	0.0908
Bosque	macho	3.900	5.400	5.000	8.100	5.900	9.200	3.100	1.400	4.100	18.100	9.800	6.600	0.0819
Bosque	hembra	4.100	5.400	5.100	8.000	5.000	8.500	3.500	1.200	4.000	17.700	8.900	6.300	0.0840

Tipo de hábitat	Sexo	HL	HW	PL	PW	PH	EL	pTL	pTW	mTL	L	I	S	Esfc
Bosque	hembra	5.500	6.300	4.700	10.625	6.200	9.700	4.100	1.500	4.700	19.900	11.125	8.500	0.1088
Bosque	hembra	4.000	5.500	5.000	8.100	5.200	8.100	3.200	1.400	4.300	17.100	8.600	6.400	0.0928
Bosque	macho	3.700	8.400	5.100	8.100	5.600	7.500	3.400	1.300	4.000	16.300	8.800	6.000	0.0837
Bosque	hembra	4.000	5.500	4.400	7.300	4.300	7.300	3.000	1.300	3.600	15.700	7.900	6.000	0.0968
Bosque	macho	3.800	5.300	4.400	7.600	5.000	7.500	3.100	1.000	3.500	15.700	8.100	6.100	0.0975
Bosque	hembra	4.000	5.800	5.200	8.500	4.700	8.200	3.300	1.200	4.200	17.400	9.100	6.500	0.0889
Bosque	hembra	3.400	5.600	4.700	7.800	4.100	7.700	3.100	1.500	3.400	15.800	9.000	6.900	0.1116
Bosque	hembra	3.500	5.400	5.000	7.400	5.000	7.100	3.200	1.000	3.300	15.600	8.600	6.100	0.0925
Bosque	macho	3.800	5.600	4.500	7.900	4.500	7.500	3.200	0.900	3.300	15.800	8.700	6.100	0.0902
Bosque	hembra	3.500	5.600	5.100	8.700	5.700	7.900	3.400	1.500	4.100	16.500	9.400	7.100	0.1083
Bosque	hembra	3.400	5.500	4.500	7.900	4.200	8.200	3.400	1.400	4.100	16.100	8.700	6.000	0.0857
Bosque	macho	4.500	6.200	5.400	9.600	4.700	8.000	4.100	1.600	4.300	17.900	10.250	6.200	0.0698
Bosque	hembra	4.400	5.100	5.100	9.100	4.900	8.300	3.100	1.400	3.500	17.800	9.600	7.500	0.1097
Bosque	macho	3.600	5.900	5.000	8.900	5.000	8.400	3.800	1.400	4.200	17.000	9.400	7.000	0.1022
Bosque	hembra	3.600	5.900	5.100	8.400	4.500	8.300	3.600	1.500	4.300	17.000	9.200	6.800	0.0986
Bosque	hembra	4.000	6.100	5.000	8.800	4.800	8.500	3.700	1.500	4.000	17.500	9.600	7.500	0.1116
Bosque	hembra	3.600	5.600	4.900	7.900	4.500	8.100	3.200	1.400	4.300	16.600	8.800	6.700	0.1024
Bosque	macho	3.600	5.700	5.100	8.600	4.500	8.000	3.200	1.500	4.500	16.700	10.375	6.100	0.0716
Bosque	macho	4.800	6.500	5.900	10.300	5.100	8.500	4.000	1.600	4.400	19.200	10.625	7.500	0.0919
Bosque	hembra	3.800	5.400	4.600	8.100	3.400	7.100	3.200	1.200	4.100	15.500	10.375	6.200	0.0797
Bosque	hembra	3.800	5.700	5.100	8.500	4.500	8.700	3.300	1.300	4.200	17.600	9.200	6.600	0.0897
Bosque	hembra	4.200	5.700	5.000	8.500	4.300	7.700	3.700	1.300	4.300	16.900	9.500	7.000	0.1017
Bosque	macho	3.700	5.900	5.000	8.900	4.100	7.200	3.900	1.500	4.200	15.900	9.500	6.700	0.0991
Bosque	macho	4.300	6.000	5.600	9.700	5.200	8.000	4.400	1.500	4.100	17.900	10.500	6.300	0.0704

Tipo de hábitat	Sexo	HL	HW	PL	PW	PH	EL	pTL	pTW	mTL	L	I	S	Esfc
Bosque	hembra	4.100	5.700	5.200	8.100	4.200	8.700	3.500	1.400	4.100	18.000	8.900	6.800	0.0962
Bosque	hembra	3.800	5.500	4.900	8.500	3.700	8.500	3.600	1.400	4.500	17.200	9.200	7.000	0.1032
Bosque	macho	3.200	6.400	5.600	9.700	6.000	8.000	4.200	1.400	4.100	16.800	9.900	5.800	0.0674
Pastizal	macho	4.000	5.800	5.000	8.600	4.300	7.300	3.600	1.300	3.900	16.300	8.900	6.400	0.0941
Pastizal	macho	4.000	5.900	5.700	9.400	5.600	7.500	3.900	1.000	4.100	17.200	9.400	7.500	0.1160
Pastizal	hembra	4.200	6.200	5.100	9.600	5.000	8.300	4.000	1.500	4.100	17.600	9.000	6.900	0.1002
Pastizal	macho	3.500	6.000	5.300	9.000	5.400	7.900	3.700	1.600	4.000	16.700	9.600	7.200	0.1078
Pastizal	hembra	3.600	5.400	4.900	7.900	4.500	7.200	3.500	1.500	4.000	15.700	9.000	6.800	0.1091
Pastizal	macho	4.000	6.200	5.600	9.500	4.900	7.000	4.300	1.600	4.200	16.600	9.800	7.200	0.1062
Pastizal	macho	3.600	5.800	5.300	8.700	6.500	8.000	3.500	1.400	3.900	16.900	9.200	7.000	0.1051
Pastizal	hembra	4.000	6.100	5.400	9.200	4.600	8.300	4.300	1.900	4.500	17.700	9.700	7.400	0.1063
Pastizal	macho	3.500	5.500	4.600	8.100	4.500	8.000	3.500	1.300	3.600	16.100	8.700	6.500	0.1005
Pastizal	hembra	3.300	5.100	3.900	7.600	3.600	7.100	3.000	1.400	3.800	14.300	8.400	6.400	0.1137
Pastizal	macho	4.300	6.100	6.000	9.200	5.600	7.200	4.000	1.300	4.200	17.500	9.800	7.500	0.1093
Pastizal	macho	3.300	6.300	6.000	9.400	5.500	8.400	4.100	1.400	4.000	17.700	9.700	7.500	0.1092
Pastizal	macho	3.600	5.600	5.000	8.000	5.200	7.600	3.400	1.200	3.400	16.200	8.900	6.800	0.1069
Pastizal	macho	3.300	6.100	5.600	9.600	5.400	8.900	3.900	1.500	4.000	17.800	10.125	7.900	0.1154
Pastizal	hembra	3.600	5.600	4.700	8.400	4.600	8.300	3.700	1.600	4.100	16.600	9.400	7.400	0.1170
Pastizal	macho	3.600	6.100	5.900	9.300	5.800	7.400	4.000	1.400	4.100	16.900	9.400	7.200	0.1088
Pastizal	macho	3.300	6.000	5.000	9.100	4.400	8.100	4.000	1.500	4.000	16.400	9.200	7.000	0.1083
Pastizal	hembra	3.300	6.000	5.400	9.000	5.500	8.500	3.800	1.500	4.100	17.200	9.900	7.700	0.1161
Pastizal	hembra	3.400	6.100	5.100	9.100	5.200	8.600	3.800	1.700	4.000	17.100	9.600	7.500	0.1142
Pastizal	macho	3.300	6.200	5.800	9.500	5.200	7.900	3.700	1.300	4.000	17.000	10.125	7.800	0.1178
Pastizal	macho	3.500	6.300	5.700	9.700	6.200	8.800	4.000	1.600	4.400	18.000	10.000	7.900	0.1156

Tipo de hábitat	Sexo	HL	HW	PL	PW	PH	EL	pTL	pTW	mTL	L	I	S	Esfc
Pastizal	macho	3.700	6.100	5.400	9.100	5.600	7.700	4.000	1.400	4.100	16.800	9.500	7.400	0.1144
Pastizal	hembra	3.300	6.100	5.100	9.000	4.900	8.500	3.600	1.400	4.100	16.900	9.600	7.500	0.1156
Pastizal	hembra	3.300	5.600	5.000	8.300	5.200	7.600	3.400	1.000	3.900	15.900	9.000	6.500	0.0984
Pastizal	macho	3.300	5.800	5.300	8.700	5.500	7.300	3.600	1.400	3.800	15.900	9.300	6.700	0.1012
Pastizal	macho	3.500	5.700	5.300	8.700	4.600	7.600	3.600	1.300	4.100	16.400	9.300	7.000	0.1071
Pastizal	macho	3.700	6.000	5.400	9.100	5.200	6.900	3.700	1.300	4.100	16.000	9.400	7.200	0.1149
Pastizal	macho	3.500	5.500	4.800	8.400	4.500	7.300	3.600	1.400	4.100	15.600	8.600	6.300	0.0986
Pastizal	hembra	3.500	5.700	5.200	8.600	5.000	7.300	3.500	1.500	4.200	16.000	8.900	6.500	0.0989
Pastizal	hembra	3.200	5.700	4.700	8.500	4.300	7.800	3.400	1.400	4.100	15.700	9.200	6.500	0.0975
Pastizal	hembra	3.300	5.900	5.100	8.900	4.900	8.000	4.000	1.700	4.200	16.400	9.500	7.300	0.1140
Pastizal	macho	3.400	6.100	5.500	9.500	5.400	8.200	3.900	1.400	4.000	17.100	9.600	7.400	0.1112
Pastizal	hembra	3.500	5.800	5.100	8.500	4.800	7.400	3.800	1.600	3.800	16.000	9.200	6.800	0.1047
Pastizal	hembra	3.100	6.300	6.000	9.800	5.100	8.200	3.900	1.300	4.200	17.300	10.125	7.900	0.1188
Pastizal	hembra	3.400	5.400	4.900	8.000	4.900	6.900	3.300	1.500	3.900	15.200	8.500	6.400	0.1057
Pastizal	hembra	3.400	6.400	5.700	9.700	5.600	8.800	4.200	1.300	4.400	17.900	10.250	8.200	0.1222
Pastizal	macho	3.600	6.000	5.500	9.200	5.300	8.500	4.000	1.400	4.100	17.600	9.500	7.500	0.1121
Pastizal	hembra	3.400	6.000	5.400	8.600	7.000	8.600	3.900	1.500	4.000	17.400	9.600	7.500	0.1122
Pastizal	hembra	3.400	6.000	5.200	9.000	5.100	8.500	3.500	1.300	4.200	17.100	9.600	7.500	0.1142
Pastizal	hembra	3.600	5.900	5.000	8.300	4.100	8.300	3.700	1.500	4.200	16.900	8.800	6.600	0.0976
Pastizal	hembra	3.600	6.200	5.500	9.000	4.900	8.200	4.000	1.600	4.100	17.300	9.500	7.500	0.1141
Pastizal	macho	3.400	5.500	4.800	8.100	4.900	8.000	3.400	1.100	3.300	16.200	8.900	6.900	0.1101
Pastizal	macho	3.400	6.200	5.800	9.600	5.500	8.200	4.100	1.400	4.000	17.400	9.900	7.500	0.1088
Pastizal	macho	3.100	6.000	8.600	9.500	6.400	7.800	3.800	1.400	3.900	19.500	10.250	7.600	0.0963
Pastizal	macho	2.900	5.100	4.700	8.100	5.000	7.600	4.000	1.000	3.400	15.200	7.500	6.000	0.1053

Tipo de hábitat	Sexo	HL	HW	PL	PW	PH	EL	pTL	pTW	mTL	L	I	S	Esfc
Pastizal	hembra	3.300	6.000	5.200	9.200	5.500	8.600	3.600	1.400	3.900	17.100	9.300	7.300	0.1117
Pastizal	hembra	3.400	5.700	4.600	8.000	3.800	8.300	3.600	1.300	4.200	16.300	9.000	6.900	0.1082
Pastizal	hembra	3.400	6.400	5.800	9.800	5.000	7.700	4.200	1.600	4.400	16.900	10.625	8.100	0.1218
Pastizal	hembra	3.200	6.200	5.000	9.400	5.500	9.100	4.000	1.500	4.300	17.300	9.600	7.500	0.1129
Pastizal	macho	3.500	5.900	5.200	8.600	4.500	7.300	3.700	1.200	3.900	16.000	9.000	7.000	0.1134
Pastizal	macho	3.400	5.200	4.700	7.900	4.500	7.400	3.300	1.300	3.800	15.500	8.400	6.200	0.0984
Pastizal	hembra	3.600	6.300	5.400	9.100	6.000	7.000	4.000	1.400	3.800	16.000	8.900	6.500	0.0989
Pastizal	macho	3.400	6.100	5.200	9.100	4.800	8.100	3.800	1.300	4.100	16.700	9.600	7.500	0.1170
Pastizal	hembra	3.300	6.200	5.200	9.000	5.700	7.900	3.600	1.500	4.300	16.400	10.875	7.600	0.1080
Pastizal	hembra	3.200	6.200	5.400	9.200	5.400	7.600	4.000	1.400	4.000	16.200	9.800	7.000	0.1029
Pastizal	macho	3.200	6.200	5.100	9.500	5.400	8.800	4.000	1.400	4.100	17.100	9.700	7.600	0.1161
Pastizal	macho	3.200	5.800	5.300	9.000	4.400	8.300	3.700	1.400	3.900	16.800	10.500	7.500	0.1063
Pastizal	macho	3.300	5.500	5.000	8.000	5.000	7.000	3.500	1.100	3.800	15.300	7.800	5.900	0.0972
Pastizal	macho	3.400	6.100	5.200	9.400	5.400	9.100	4.000	1.300	4.300	17.700	9.600	7.100	0.0989
Pastizal	macho	3.200	6.000	5.500	9.000	5.000	8.400	4.000	1.200	4.100	17.100	9.000	6.900	0.1031
Pastizal	macho	3.200	6.200	5.200	9.300	5.300	8.600	4.000	1.100	4.000	17.000	10.500	7.900	0.1165
Pastizal	hembra	3.400	5.100	4.500	7.700	5.300	6.600	3.400	1.200	3.800	14.500	8.700	6.000	0.0951
Pastizal	hembra	3.600	6.200	5.500	9.200	5.400	8.500	4.200	1.500	4.100	17.600	10.000	8.300	0.1305
Pastizal	macho	3.500	6.100	5.300	9.400	5.400	8.000	4.000	1.500	4.000	16.800	9.300	7.300	0.1137
Pastizal	hembra	3.300	5.100	5.100	7.800	4.100	7.500	3.000	1.000	3.900	15.900	8.500	6.500	0.1042
Pastizal	macho	3.700	6.200	4.900	9.900	6.000	9.000	4.000	1.400	4.200	17.600	10.250	7.400	0.1012
Pastizal	macho	3.400	5.600	5.300	8.600	4.600	7.500	4.100	1.300	4.000	16.200	9.000	7.000	0.1120
Pastizal	macho	3.200	5.200	4.600	7.500	4.200	8.000	3.200	1.000	3.500	15.800	7.800	6.000	0.0974
Pastizal	hembra	3.300	6.100	5.100	8.900	5.200	8.200	3.800	1.600	4.100	16.600	9.500	7.500	0.1189

Tipo de hábitat	Sexo	HL	HW	PL	PW	PH	EL	pTL	pTW	mTL	L	I	S	Esfc
Pastizal	hembra	3.400	6.000	5.500	9.200	5.100	8.500	3.800	1.400	4.100	17.400	9.700	7.000	0.0968
Pastizal	macho	3.200	6.200	5.400	9.300	5.700	8.800	3.600	1.200	4.200	17.400	9.900	7.500	0.1088
Pastizal	macho	3.000	5.500	5.200	8.500	4.600	7.800	3.500	1.100	3.800	16.000	9.000	6.600	0.1008
Pastizal	macho	3.600	6.400	5.900	9.700	6.500	8.000	4.200	1.500	4.100	17.500	10.375	8.000	0.1175
Pastizal	macho	3.400	5.700	5.200	8.700	5.000	8.300	3.900	1.400	4.000	16.900	9.000	7.000	0.1074
Pastizal	macho	3.100	6.000	5.100	9.000	5.000	8.200	3.900	1.200	3.900	16.400	9.400	7.100	0.1090
Pastizal	macho	4.500	6.400	5.800	9.800	6.400	8.500	4.000	1.500	4.200	18.800	10.125	8.000	0.1121
Pastizal	macho	3.400	6.000	5.200	9.200	5.100	8.000	4.000	1.400	4.200	16.600	9.400	7.200	0.1107
Pastizal	macho	3.300	6.400	5.300	9.500	5.500	9.000	4.000	1.300	4.300	17.600	10.000	7.600	0.1094
Pastizal	hembra	3.300	6.200	5.500	9.300	5.200	8.500	3.600	1.600	4.000	17.300	9.900	7.800	0.1184
Pastizal	hembra	3.200	6.300	5.700	9.500	5.200	7.200	3.900	1.500	4.400	16.100	10.625	7.800	0.1186
Pastizal	hembra	3.100	5.400	5.100	8.600	5.200	8.000	4.000	1.300	4.100	16.200	9.300	6.900	0.1053
Pastizal	macho	3.200	6.200	4.900	9.500	5.800	9.000	4.000	1.600	4.200	17.100	10.125	7.600	0.1112
Pastizal	hembra	3.000	5.200	4.400	7.700	4.600	7.500	3.100	1.100	3.500	14.900	8.400	6.000	0.0959
Pastizal	hembra	3.400	6.400	5.500	9.800	5.000	8.300	4.100	1.500	4.500	17.200	11.125	8.600	0.1288
Pastizal	hembra	3.200	6.200	4.900	9.500	5.800	9.000	4.000	1.600	4.200	17.100	10.125	7.600	0.1112
Pastizal	macho	3.200	5.500	5.000	8.400	4.900	7.400	3.600	1.300	3.800	15.600	9.300	6.600	0.1001
Pastizal	hembra	3.200	6.600	5.000	8.300	4.600	7.900	3.900	1.200	3.600	16.100	9.000	6.600	0.1002
Pastizal	hembra	3.200	5.400	5.300	9.000	4.100	8.000	3.900	1.600	4.200	16.500	9.400	7.400	0.1177
Pastizal	macho	3.600	6.500	6.100	9.800	5.000	8.200	4.200	1.600	4.300	17.900	10.375	8.000	0.1149
Pastizal	macho	3.000	5.700	5.200	8.700	5.000	7.600	3.600	1.400	4.100	15.800	9.200	7.200	0.1189
Pastizal	hembra	3.500	6.100	5.200	9.200	5.500	8.500	3.900	1.600	4.200	17.200	9.800	7.600	0.1142
Pastizal	hembra	3.200	5.800	4.600	8.300	5.300	7.500	3.900	1.400	3.900	15.300	9.200	6.500	0.1001
Pastizal	hembra	3.400	6.100	5.800	9.500	5.000	7.800	4.000	1.600	4.100	17.000	10.250	7.600	0.1105

Tipo de hábitat	Sexo	HL	HW	PL	PW	PH	EL	pTL	pTW	mTL	L	I	S	Esfc
Pastizal	hembra	3.600	5.700	5.200	8.600	4.900	7.600	3.500	1.400	4.000	16.400	8.900	7.400	0.1251
Pastizal	hembra	3.400	5.300	4.700	8.000	4.000	7.400	3.500	1.300	3.900	15.500	8.500	6.500	0.1069
Pastizal	hembra	3.500	5.900	5.000	8.600	5.200	6.900	3.700	1.200	4.000	15.400	9.200	6.900	0.1120
Pastizal	macho	3.200	6.000	5.400	9.000	5.000	7.900	3.200	1.400	4.000	16.500	9.400	7.200	0.1114
Pastizal	hembra	3.200	5.800	5.100	8.600	4.500	8.100	4.100	1.500	4.000	16.400	9.100	7.000	0.1094
Pastizal	hembra	3.500	6.000	5.300	8.800	5.100	8.200	3.600	1.500	4.100	17.000	9.500	7.500	0.1161
Pastizal	macho	3.600	6.500	6.100	9.800	5.000	8.200	4.200	1.600	4.300	17.900	10.375	8.000	0.1149
Pastizal	hembra	3.300	6.200	5.500	9.300	4.800	8.400	3.600	1.700	4.300	17.200	10.000	7.700	0.1149
Pastizal	hembra	3.400	6.100	5.500	9.400	4.700	8.300	4.000	1.400	4.300	17.200	9.600	7.600	0.1166
Pastizal	hembra	3.500	6.500	5.600	9.600	5.200	8.400	4.200	1.900	4.400	17.500	10.750	7.500	0.0997
Pastizal	macho	3.000	5.600	5.500	8.900	4.600	7.400	3.500	1.400	3.800	15.900	9.000	6.800	0.1077
Pastizal	hembra	3.300	5.500	4.500	8.200	4.000	8.100	3.600	1.500	3.800	15.900	8.800	7.000	0.1167
Pastizal	hembra	4.000	6.000	5.100	9.000	4.500	8.000	4.000	1.500	4.400	17.100	9.700	7.500	0.1130
Pastizal	hembra	3.300	6.000	5.200	9.100	5.500	8.300	3.600	1.200	4.500	16.800	9.700	7.500	0.1151
Pastizal	hembra	3.100	6.100	5.300	9.200	5.500	8.800	4.000	1.500	4.200	17.200	10.000	7.700	0.1149
Pastizal	hembra	3.500	6.000	5.400	8.900	5.500	7.800	3.900	1.600	4.100	16.700	9.800	7.500	0.1146
Pastizal	macho	3.400	6.000	5.600	9.500	6.000	8.000	4.000	1.400	4.100	17.000	10.250	7.700	0.1134
Pastizal	hembra	3.200	5.700	5.000	8.700	5.100	8.000	3.700	1.700	4.100	16.200	9.300	7.000	0.1084
Pastizal	macho	3.300	6.000	5.500	9.000	5.000	8.000	4.000	1.300	4.100	16.800	9.200	7.300	0.1149
Pastizal	hembra	3.500	6.400	5.400	9.400	5.200	9.100	4.100	1.400	4.400	18.000	9.800	7.700	0.1120
Pastizal	macho	3.500	5.300	5.100	8.700	4.600	8.000	3.400	1.300	3.900	16.600	9.100	7.000	0.1081
Pastizal	hembra	3.400	5.800	5.100	5.800	4.500	8.100	3.500	1.300	4.200	16.600	9.000	7.000	0.1093
Pastizal	hembra	3.100	5.400	4.600	8.200	5.200	7.600	3.500	1.600	3.800	15.300	8.700	7.000	0.1227
Pastizal	hembra	3.300	6.000	5.100	9.200	6.400	8.200	3.900	1.400	4.200	16.600	10.000	7.500	0.1130

Tipo de hábitat	Sexo	HL	HW	PL	PW	PH	EL	pTL	pTW	mTL	L	I	S	Esfc
Pastizal	hembra	3.300	5.200	4.700	8.000	5.000	7.100	3.600	1.500	3.700	15.100	8.200	6.300	0.1068
Pastizal	macho	3.200	5.900	5.500	9.200	5.000	7.400	3.700	1.500	4.200	16.100	9.300	7.000	0.1091
Pastizal	macho	3.000	5.600	5.200	8.600	5.000	8.300	3.700	1.300	3.800	16.500	9.000	7.000	0.1100
Pastizal	hembra	3.100	5.700	5.000	8.700	5.200	8.000	3.700	1.500	4.100	16.100	9.200	7.200	0.1167
Pastizal	macho	2.900	5.000	4.500	7.600	5.500	7.200	3.500	1.200	3.800	14.600	8.100	6.000	0.1015
Pastizal	macho	3.100	5.700	5.500	8.700	5.500	7.600	3.500	1.200	3.500	16.200	9.300	7.500	0.1245
Pastizal	hembra	3.300	6.000	5.200	9.100	5.500	8.300	3.600	1.200	4.500	16.800	9.700	7.500	0.1151
Pastizal	hembra	3.500	6.200	6.100	10.250	7.000	7.500	4.100	1.300	4.000	17.100	10.250	8.000	0.1217
Pastizal	macho	3.000	5.400	5.200	8.000	5.500	7.400	3.300	1.200	3.600	15.600	8.500	6.500	0.1062
Pastizal	hembra	3.400	6.100	5.300	9.300	5.500	8.000	4.000	1.600	4.200	16.700	9.800	7.600	0.1176
Pastizal	hembra	3.400	6.000	5.200	9.000	5.000	8.000	3.500	1.400	4.000	16.600	9.500	7.500	0.1189
Pastizal	hembra	3.400	6.000	5.200	9.100	5.500	8.400	3.600	1.200	4.500	17.000	9.800	7.500	0.1125
Pastizal	macho	3.500	6.100	5.300	9.200	5.300	8.200	3.600	1.200	4.500	17.000	9.600	7.400	0.1118
Pastizal	hembra	3.000	6.000	5.200	9.100	5.500	8.300	3.400	1.300	4.000	16.500	9.200	7.000	0.1076
Pastizal	macho	3.000	6.000	5.000	9.100	5.500	8.100	3.200	1.400	4.100	16.100	8.700	6.400	0.0975
Pastizal	macho	3.000	6.000	5.000	9.100	5.500	8.000	3.200	1.400	4.100	16.000	8.400	6.100	0.0923
Pastizal	macho	3.000	6.000	5.100	9.100	5.500	8.100	3.200	1.300	4.100	16.200	8.300	6.400	0.1015
Pastizal	hembra	3.300	6.200	5.200	9.300	5.600	8.400	3.300	1.200	4.200	16.900	9.700	7.400	0.1113
Pastizal	macho	3.400	6.000	5.400	9.100	5.500	8.600	3.400	1.400	4.200	17.400	9.000	6.800	0.0984
Pastizal	macho	3.400	6.100	5.200	9.000	5.700	8.400	4.000	1.600	4.200	17.000	9.400	7.200	0.1081
Pastizal	hembra	3.300	6.200	5.400	9.400	5.500	8.300	4.000	1.500	4.200	17.000	9.800	7.500	0.1125
Pastizal	macho	3.500	6.300	5.500	9.600	5.200	8.500	3.900	1.600	4.100	17.500	9.400	7.500	0.1140
Pastizal	hembra	3.600	6.300	6.000	9.600	5.700	8.600	3.800	1.400	4.000	18.200	9.100	7.500	0.1132
Pastizal	macho	3.200	6.100	5.200	9.100	5.400	8.400	3.800	1.400	4.100	16.800	9.900	7.600	0.1158

Tipo de hábitat	Sexo	HL	HW	PL	PW	PH	EL	pTL	pTW	mTL	L	I	S	Esfc
Pastizal	macho	3.500	6.400	5.900	9.700	5.400	8.600	3.800	1.600	4.100	18.000	9.900	7.600	0.1080
Pastizal	macho	3.400	6.500	5.600	9.400	5.500	8.300	3.900	1.400	4.000	17.300	9.900	7.500	0.1095
Pastizal	hembra	3.200	6.100	5.300	9.000	5.100	8.200	3.800	1.300	4.000	16.700	9.700	7.400	0.1127
Pastizal	macho	3.500	7.000	5.500	9.700	5.400	8.400	3.800	1.200	3.900	17.400	10.250	8.000	0.1196
Pastizal	hembra	3.300	6.200	5.400	9.400	5.500	8.300	4.000	1.500	4.200	17.000	9.800	7.500	0.1125
Pastizal	macho	3.400	6.200	5.500	9.200	5.500	8.400	3.800	1.400	4.000	17.300	9.900	7.500	0.1095
Pastizal	hembra	3.200	6.100	5.500	9.300	5.500	8.200	3.800	1.200	4.000	16.900	9.800	7.500	0.1132
Pastizal	macho	3.500	7.000	5.800	9.800	6.000	8.700	4.100	1.600	4.100	18.000	10.000	8.000	0.1185
Pastizal	hembra	3.200	5.700	5.000	8.700	5.100	8.000	3.700	1.700	4.100	16.200	9.300	7.000	0.1084
Pastizal	macho	3.300	6.000	5.500	9.000	5.000	8.000	4.000	1.300	4.100	16.800	9.200	7.300	0.1149
Pastizal	hembra	3.500	6.400	5.400	9.400	5.200	9.100	4.100	1.400	4.400	18.000	9.800	7.700	0.1120
Pastizal	macho	3.500	5.300	5.100	8.700	4.600	8.000	3.400	1.300	3.900	16.600	9.100	7.000	0.1081
Pastizal	hembra	3.400	5.800	5.100	5.800	4.500	8.100	3.500	1.300	4.200	16.600	9.000	7.000	0.1093
Pastizal	hembra	3.300	6.200	5.400	9.400	5.500	8.300	4.000	1.500	4.200	17.000	9.800	7.500	0.1125
Pastizal	macho	3.000	6.200	5.200	9.400	5.500	7.800	3.400	1.200	3.800	16.000	8.600	6.400	0.0992
Pastizal	macho	3.700	6.000	5.400	9.100	5.200	6.900	3.700	1.300	4.100	16.000	9.400	7.200	0.1149
Pastizal	macho	3.500	5.500	4.800	8.400	4.500	7.300	3.600	1.400	4.100	15.600	8.600	6.300	0.0986
Pastizal	macho	3.500	5.700	5.200	8.600	5.000	7.300	3.500	1.500	4.200	16.000	8.900	6.500	0.0989
Pastizal	macho	3.200	5.700	4.700	8.500	4.300	7.800	3.400	1.400	4.100	15.700	9.200	6.500	0.0975
Pastizal	hembra	3.500	5.900	5.600	8.900	4.900	8.700	4.000	1.700	4.200	17.800	10.250	8.500	0.1320
Pastizal	macho	3.400	6.100	5.500	9.500	5.400	8.200	3.900	1.400	4.000	17.100	9.600	7.400	0.1112
Pastizal	macho	3.500	5.800	5.100	8.500	4.800	7.400	3.800	1.600	3.800	16.000	9.200	6.800	0.1047
Pastizal	macho	3.100	6.300	6.000	9.800	5.100	8.200	3.900	1.300	4.200	17.300	10.125	7.900	0.1188
Pastizal	hembra	3.400	5.400	4.900	8.000	4.900	6.900	3.300	1.500	3.900	15.200	8.500	6.400	0.1057

Tipo de hábitat	Sexo	HL	HW	PL	PW	PH	EL	pTL	pTW	mTL	L	I	S	Esfc
Pastizal	macho	3.400	6.400	5.700	9.700	5.600	8.800	4.200	1.300	4.400	17.900	10.250	8.200	0.1222
Pastizal	hembra	3.600	6.000	5.500	9.200	5.300	8.500	4.000	1.400	4.100	17.600	9.500	7.500	0.1121
Pastizal	macho	3.400	6.000	5.400	8.600	7.000	8.600	3.900	1.500	4.000	17.400	9.600	7.500	0.1122
Pastizal	hembra	3.400	6.000	5.200	9.000	5.100	8.500	3.500	1.300	4.200	17.100	9.600	7.500	0.1142
Pastizal	hembra	3.600	5.900	5.000	8.300	4.100	8.300	3.700	1.500	4.200	16.900	8.800	6.600	0.0976
Pastizal	macho	3.600	6.200	5.500	9.000	4.900	8.200	4.000	1.600	4.100	17.300	9.500	7.500	0.1141
Pastizal	macho	3.400	5.500	4.800	8.100	4.900	8.000	3.400	1.100	3.300	16.200	8.900	6.900	0.1101
Pastizal	hembra	3.400	6.200	5.800	9.600	5.500	8.200	4.100	1.400	4.000	17.400	9.900	7.500	0.1088
Pastizal	hembra	3.100	6.400	5.900	9.800	6.400	8.000	4.000	1.400	3.900	17.000	7.900	6.400	0.1017
Pastizal	hembra	3.000	4.800	4.500	7.100	4.000	5.700	3.000	1.000	3.100	13.200	8.900	5.400	0.0827
Pastizal	hembra	3.300	6.000	5.200	9.200	5.500	8.600	3.600	1.400	3.900	17.100	9.300	7.300	0.1117
Pastizal	hembra	3.400	5.700	4.600	8.000	3.800	8.300	3.600	1.300	4.200	16.300	9.000	6.900	0.1082
Pastizal	hembra	3.400	6.400	5.800	9.800	5.000	7.700	4.200	1.600	4.400	16.900	10.625	8.100	0.1218
Pastizal	hembra	3.200	6.200	5.000	9.400	5.500	9.100	4.000	1.500	4.300	17.300	9.600	7.500	0.1129
Pastizal	macho	3.500	5.900	5.200	8.600	4.500	7.300	3.700	1.200	3.900	16.000	9.000	7.000	0.1134
Pastizal	hembra	3.400	5.200	4.700	7.900	4.500	7.400	3.300	1.300	3.800	15.500	8.400	6.200	0.0984
Pastizal	macho	3.600	3.300	6.200	5.800	5.200	9.500	7.900	1.300	3.700	19.300	10.125	7.200	0.0884
Pastizal	macho	3.700	6.100	5.200	9.100	4.800	8.100	3.800	1.300	4.100	17.000	9.600	7.500	0.1149
Pastizal	hembra	3.300	6.200	5.200	9.000	5.700	7.900	3.600	1.500	4.300	16.400	10.875	7.600	0.1080
Pastizal	hembra	3.200	6.200	5.400	9.200	5.400	7.600	4.000	1.400	4.000	16.200	9.800	7.000	0.1029
Pastizal	macho	3.200	6.200	5.100	9.500	5.400	8.800	4.000	1.400	4.100	17.100	9.700	7.600	0.1161
Pastizal	hembra	3.200	5.800	5.300	9.000	4.400	8.300	3.700	1.400	3.900	16.800	10.500	7.500	0.1063
Pastizal	macho	3.300	5.500	5.000	8.000	5.000	7.000	3.500	1.100	3.800	15.300	7.800	5.900	0.0972
Pastizal	macho	2.400	4.100	4.600	6.200	3.700	7.200	3.400	1.100	3.700	14.200	7.200	4.800	0.0751

Tipo de hábitat	Sexo	HL	HW	PL	PW	PH	EL	pTL	pTW	mTL	L	I	S	Esfc
Pastizal	macho	3.200	6.000	5.500	9.000	5.000	8.400	4.000	1.200	4.100	17.100	9.000	6.900	0.1031
Pastizal	hembra	3.200	6.200	5.200	9.300	5.300	8.600	4.000	1.100	4.000	17.000	10.500	7.900	0.1165
Pastizal	hembra	3.400	5.100	4.500	7.700	5.300	6.600	3.400	1.200	3.800	14.500	8.700	6.000	0.0951
Pastizal	hembra	3.600	6.200	5.500	9.200	5.400	8.500	4.200	1.500	4.100	17.600	10.000	8.300	0.1305
Pastizal	hembra	3.500	6.100	5.300	9.400	5.400	8.000	4.000	1.500	4.000	16.800	9.300	7.300	0.1137
Pastizal	macho	3.300	5.100	5.100	7.800	4.100	7.500	3.000	1.000	3.900	15.900	8.500	6.500	0.1042
Pastizal	macho	3.700	6.200	4.900	9.900	6.000	9.000	4.000	1.400	4.200	17.600	10.250	7.400	0.1012
Pastizal	macho	3.400	5.600	5.300	8.600	4.600	7.500	4.100	1.300	4.000	16.200	9.000	7.000	0.1120
Pastizal	macho	3.200	5.200	4.600	7.500	4.200	8.000	3.200	1.000	3.500	15.800	7.800	6.000	0.0974
Pastizal	hembra	3.300	6.100	5.100	8.900	5.200	8.200	3.800	1.600	4.100	16.600	9.500	7.500	0.1189
Pastizal	macho	3.400	6.000	5.500	9.200	5.100	8.500	3.800	1.400	4.100	17.400	9.700	7.000	0.0968
Pastizal	macho	3.200	6.200	5.400	9.300	5.700	8.800	3.600	1.200	4.200	17.400	9.900	7.500	0.1088
Pastizal	hembra	3.000	5.500	5.200	8.500	4.600	7.800	3.500	1.100	3.800	16.000	9.000	6.600	0.1008
Pastizal	hembra	3.600	6.400	5.900	9.700	6.500	8.000	4.200	1.500	4.100	17.500	10.375	8.000	0.1175
Pastizal	hembra	3.400	5.700	5.200	8.700	5.000	8.300	3.900	1.400	4.000	16.900	9.000	7.000	0.1074
Pastizal	hembra	3.300	6.100	5.100	9.000	4.900	8.500	3.600	1.400	4.100	16.900	9.600	7.500	0.1156
Pastizal	macho	3.300	5.600	5.000	8.300	5.200	7.600	3.400	1.000	3.900	15.900	9.000	6.500	0.0984
Pastizal	hembra	3.300	5.800	5.300	8.700	5.500	7.300	3.600	1.400	3.800	15.900	9.300	6.700	0.1012
Pastizal	hembra	3.500	5.700	5.300	8.700	4.600	7.600	3.600	1.300	4.100	16.400	9.300	7.000	0.1071
Pastizal	macho	3.700	6.000	5.400	9.100	5.200	6.900	3.700	1.300	4.100	16.000	9.400	7.200	0.1149
Pastizal	hembra	3.500	5.500	4.800	8.400	4.500	7.300	3.600	1.400	4.100	15.600	8.600	6.300	0.0986
Pastizal	macho	3.500	5.700	5.200	8.600	5.000	7.300	3.500	1.500	4.200	16.000	8.900	6.500	0.0989
Pastizal	macho	3.200	5.700	4.700	8.500	4.300	7.800	3.400	1.400	4.100	15.700	9.200	6.500	0.0975
Pastizal	macho	3.300	5.900	5.100	8.900	4.900	8.000	4.000	1.700	4.200	16.400	9.500	7.300	0.1140

Tipo de hábitat	Sexo	HL	HW	PL	PW	PH	EL	pTL	pTW	mTL	L	I	S	Esfc
Pastizal	macho	3.400	6.100	5.500	9.500	5.400	8.200	3.900	1.400	4.000	17.100	9.600	7.400	0.1112
Pastizal	hembra	3.500	5.800	5.100	8.500	4.800	7.400	3.800	1.600	3.800	16.000	9.200	6.800	0.1047
Pastizal	macho	3.100	6.300	6.000	9.800	5.100	8.200	3.900	1.300	4.200	17.300	10.000	7.900	0.1203
Pastizal	macho	3.400	5.400	4.900	8.000	4.900	6.900	3.300	1.500	3.900	15.200	8.500	6.400	0.1057
Pastizal	macho	3.400	6.400	5.700	9.700	5.600	8.800	4.200	1.300	4.400	17.900	10.250	8.200	0.1222
Pastizal	macho	3.600	6.000	5.500	9.200	5.300	8.500	4.000	1.400	4.100	17.600	9.500	7.500	0.1121
Pastizal	macho	3.400	6.000	5.400	8.600	7.000	8.600	3.900	1.500	4.000	17.400	9.600	7.500	0.1122
Pastizal	hembra	3.400	6.000	5.200	9.000	5.100	8.500	3.500	1.300	4.200	17.100	9.600	7.500	0.1142
Pastizal	hembra	3.500	6.100	5.700	9.200	6.100	7.700	4.000	1.300	4.200	16.900	9.700	8.000	0.1301

Variables: Ancho de cabeza (HL), Largo de cabeza (HW), Ancho pronoto (PL), Largo pronoto (PW), Alto pronoto (PH), Largo élitros (EL), Largo protibia (pTL), Ancho protibia (pTW), Largo metatibia (mTL), Largo total (L), Ancho élitros (I), Alto élitros (S) y Esfericidad (Esfc).