

ESTUDIO DE BIOGEOGRAFÍA DE ISLAS EN AGROECOSISTEMAS DE BANANO MEDIANTE EL USO DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS COMO BIOINDICADORES ECOLÓGICOS

D. Pereira y B. Kohlmann¹

Universidad EARTH
Las Mercedes de Guácimo, Limón, Costa Rica

Recibido 28 de noviembre 2011. Aceptado 14 de abril 2012.

RESUMEN

La producción de alimentos a nivel mundial ha tenido un incremento significativo congruente al crecimiento demográfico, esto ha hecho extenderse cada vez más la frontera agrícola. Dicha expansión conduce a la intensificación productiva de los agroecosistemas existentes y al cambio de uso de suelo en sitios no intervenidos. Las repercusiones ecológicas ocasionadas por la homogenización de las tierras y la utilización de aditivos sintéticos en agroecosistemas de banano son evidentes cuando se estudia la dinámica de la biodiversidad en dichos lugares. La bioindicación ambiental permite reconocer y caracterizar organismos específicos de cada ecosistema y correlacionar su presencia con características particulares del sitio. El estudio realizado busca comprobar la teoría de biogeografía de islas mediante el uso de escarabajos coprófagos como bioindicadores ecológicos. La biogeografía intenta documentar y comprender los patrones espaciales de la biodiversidad. En este caso contribuye a comprender qué rol tienen el clima, la topografía y las interacciones entre organismos para determinar la distribución de determinada especie. Fue posible identificar a especies como *Canthon moniliatus*, *Eurysternus mexicanus*, *Scatimus ovatus* y *Phanaeus pyrois* como indicadores de agroecosistemas cuyo manejo es orgánico y en donde hay mayor diversidad de especies, contrario a esto se identificaron a *C. cyanellus* y *Onthophagus marginicolis* como indicadores de agroecosistemas con manejo convencional. El estudio no logra comprobar la teoría de biogeografía de islas mediante las regresiones realizadas, pero se evidencia la necesidad de mantener y establecer corredores biológicos cercanos a sistemas agrícolas para la conservación de la biodiversidad.

Palabras clave: banano, biogeografía de islas, bioindicadores, *Scarabaeidae*, escarabajos coprófagos.

ABSTRACT

Food production worldwide has increased according to demographic growth, which has caused the agricultural frontier to expand. This enlargement is linked with the intensification of the existing agro-ecosystems and the change of soil use in undisturbed areas. The ecological impact caused by the homogenization of land use and the employment of synthetic additives in banana plantations is related to the study of biodiversity dynamics in these places. Environmental bio-indication allows recognizing and characterizing specific organisms in ecosystems and correlating their presence with particular characteristics of each site. This study seeks to test the theory of island biogeography by using dung beetles as ecological bioindicators. Biogeography aims to document and understand spatial patterns of biodiversity, in this case it helps to

¹ Contacto: Bert Kohlmann (bkohlman@earth.ac.cr)

understand what role do climate, topography and interactions between organisms have in order to determine the distribution of particular species. *Canthon moniliatus*, *Eurysternus mexicanus*, *Scatimus ovatus* and *Phanaeus pyrois* were identified as indicators of an organic agro-ecosystem management, where a great diversity of species was found; contrary to this, *C. cyanellus* and *Onthophagus marginicolis* were identified as indicators of agro-ecosystems with a conventional management. This study could not prove the theory of island biogeography on the base of regressions that were calculated, but the maintenance of biological corridors near agricultural systems for the conservation of biodiversity became evident.

Key words: banana, island biogeography, bioindicators, *Scarabaeidae*, dung beetles.

INTRODUCCIÓN

La bioindicación ambiental se ha convertido en una herramienta de gran validez para percibir el comportamiento de distintos ecosistemas. Su utilización permite reconocer variantes más acordes a todas las interacciones ecológicas involucradas, sin limitar el estudio ambiental a las mediciones instantáneas de determinada característica física o biológica. Se obtiene una perspectiva dinámica del estado del ecosistema en estudio debido a que se utilizan comunidades vivas como indicadores. En aguas se han reconocido gran diversidad de especies macroinvertebradas que determinan cualidades de su entorno hídrico (Domínguez y Madrid, 2009). Por otra parte, en ecosistemas terrestres, se ha preferido el uso de bioindicadores que permitan una fácil recolección e identificación, por ello los escarabajos coprófagos son de las especies más utilizadas debido a su gran distribución ecológica y amplio reconocimiento de especies, tanto de hábitat, como de comportamiento. Es posible reconocer la degradación ambiental en distintos grados, tomando como referencia ecosistemas naturales estables o muy degradados; como posiciones extremas (Solís, 2006).

Los escarabajos coprófagos han sido ampliamente utilizados como bioindicadores ambientales debido a que son componente funcionales presentes en gran diversidad de ecosistemas. Estos insectos, de la familia *Scarabaeidae*, han sido estudiados desde hace más de una década, por lo que su taxonomía es bien conocida y clara (Villareal *et al.*, 2004). Muchas especies de escarabajos tienden a especializarse en un rango altitudinal, climático y tipo de ecosistema. Con ello la identificación de determinados individuos presentes en un sitio en específico permite caracterizar dicho lugar de acuerdo al conocimiento del hábitat del espécimen encontrado. Estos insectos son muy sensibles a los cambios del hábitat por lo que es posible encontrar diferenciación específica en ecosistemas similares.

Ante la necesidad de interpretar los esquemas poblacionales que determinadas comunidades bióticas presentan en variados ecosistemas, es necesario recurrir a la biogeografía. Esta ciencia intenta documentar y comprender los patrones espaciales de la biodiversidad; en este caso contribuye a comprender qué rol tienen el clima, la topografía y las interacciones entre organismos para delimitar la distribución de determinada especie (Brown y Lomolino, 1998). La interpretación de cada uno de los factores que influyen en la distribución de las especies conlleva a la consideración de infinidad de variables: sin embargo, se han utilizado ampliamente el comportamiento de las especies que habitan en una isla como referencia para la explicación del comportamiento de especies continentales. Con respecto a este capítulo de la biogeografía, MacArthur y Wilson (1969) desarrollaron la teoría del equilibrio que postula una relación entre la riqueza de especies en una isla con respecto a su tamaño y aislamiento espacial. El número de especies en una isla representa un equilibrio dinámico entre tasas opuestas de inmigración y

extinción, dos procesos recurrentes que mantienen la riqueza de especies relativamente constante pese a cambios en su composición. Para un ecosistema de tamaño fijo, el número de especies que posee será relativamente constante y mayor que el de un ecosistema de menor tamaño.

Fundamentado bajo la postulación de biogeografía de islas, en el presente estudio se pretenden delimitar ecosistemas relativamente aislados y estudiar el comportamiento poblacional de las especies de escarabajos coprófagos con respecto a la edad y área de los sitios de estudio. Anteriormente, Granados (2007) estudió estos escarabajos con el fin de determinar qué especies pueden servir de referencia clara para la bioindicación ambiental; sin embargo, los factores no considerados del entorno impiden obtener conclusiones evidentes sobre ésta. Para el presente caso se busca, mediante la identificación de agroecosistemas aislados y con características similares, la validez de la teoría postulada por MacArthur y Wilson (1969).

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se realizó partiendo del mes de junio hasta el mes de setiembre del año 2011. Se escogieron siete agroecosistemas ubicados dentro del campus de la Universidad EARTH, la cual se encuentra en Las Mercedes de Guácimo, Limón, Costa Rica, entre las coordenadas latitud $10^{\circ}11'$ y $10^{\circ}15'$ Norte y longitud $83^{\circ}40'$ y $83^{\circ} 55'$ Oeste. Las áreas de muestreo se encuentran ubicadas dentro de los distintos bloques productivos de banano comercial de la universidad; además, dos sitios de producción de banano, uno orgánico y el otro en abandono. La información meteorológica del sitio muestra que posee una precipitación promedio anual de 3380 mm y una humedad relativa promedio de 88 % (Universidad EARTH, 2011). En el estudio se procuraron realizar los muestreos, tanto en meses secos (junio, agosto y septiembre) como lluviosos (julio) (Figura 1).

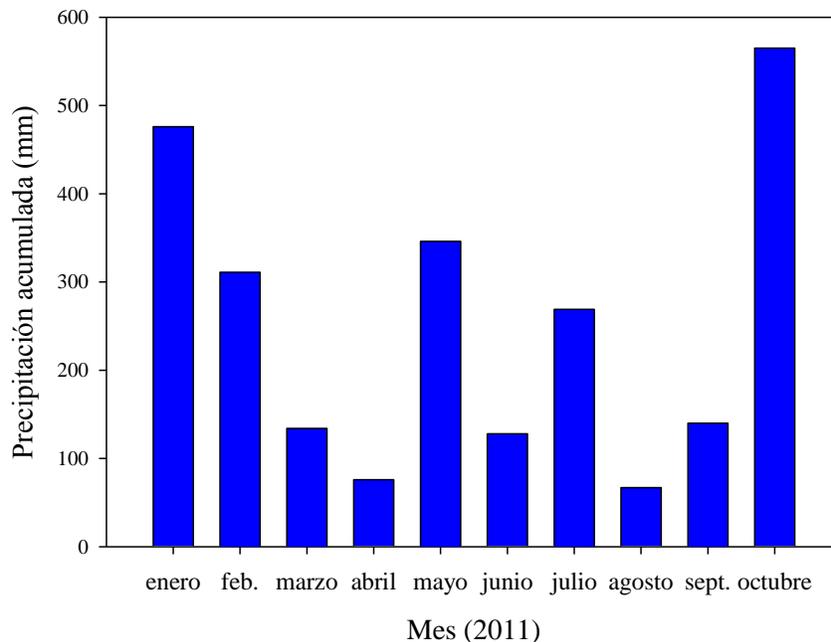


Figura 1. Precipitación acumulada mensual (2011).

Los sitios muestreados representaron toda el área de banano, principalmente comercial, que posee la universidad dentro de su campus (Figura 2). Para efectos del proyecto se separó el área del estudio según los bloques ya establecidos para el manejo agrícola del cultivo (Cuadro 1).



Figura 2. Foto aérea del campus de la Universidad EARTH indicando los sitios de muestreo.

Cuadro 1. Datos particulares de los sitios de muestreo.

Lugar	Área (ha)	Edad (años)
1. Banano en abandono (Finca Orgánica, FIO)	2	3
2. Bloque 4 (B4)	37,21	40
3. Bloque 1 (B1)	122,65	40



Lugar	Área (ha)	Edad (años)	
4. Banano Orgánico (BO)	3	4	
5. Bloque 5 (B5)	96,85	40	
6. Bloque 2 (B2)	22	0,8	
7. Bloque 3 (B3)	44,34	1	

Tres de los siete lugares donde se realizó el muestreo presentaron la misma edad; ello se debe a que en un inicio la mayor parte del área de la universidad estaba ocupada por una gran plantación de banano. Se trata de una de las plantaciones más viejas de país; sin embargo se está buscando darle una renovación, por lo que se presentan los bloques 2 y 3, en donde recientemente se cambió la plantación completa. Los bloques 1, 2, 3, 4, y 5 son agroecosistemas manejados de forma similar para la producción comercial de banano. Esto indica que la utilización de agroquímicos suele ser parecida en cada uno de esos sitios muestreados, así como las prácticas culturales. La principal diferencia recae en el entorno que rodea cada uno de las plantaciones, además de su tamaño y edades diferentes. En el caso del bloque 3, éste es el que se encuentra con mayor aislamiento espacial de los demás bloques, aparte de que se encuentra ubicado muy cerca de un bosque primario intervenido. En el caso del bloque 5, a pesar de encontrarse muy cercano al bloque 2, se ha aislado de este otro debido a la presencia del río Dos Novillos que separa

ambos agroecosistemas. El bloque 2 presenta plantas de banano en sus primeras fases de crecimiento, por lo que la sombra y cobertura del suelo contrastan con el estado observable del bloque 5 (Cuadro 1).

Para la evaluación contrastante de agroecosistemas manejados de forma diferente, se eligieron dos sitios, uno que presentan condiciones de abandono por más de tres años, y otro que está manejado de forma orgánica, sin el uso de agroquímicos y con la inclusión de prácticas agroecológicas y cultivo intercalado (Cuadro 1). E esta plantación comparte su área con líneas intercaladas de cacao (*Theobroma cacao* L.), cratilia (*Cratylia argentea* (Desv.) Kuntze), laurel (*Laurus nobilis* L.), poró (*Erythrina poeppigiana* (Walp.) O.F. Cook), pilón (*Hieronyma alchorneoides* L.) y flemingia (*Flemingia* sp.).

Se siguió la metodología de captura y recolección de escarabajos propuesta por Villareal *et al.* (2004), con las modificaciones hechas por Granados (2007), en donde se trazó un transecto de 30 m en cada sitio de muestreo. En cada transecto se colocaron cuatro trampas de caída a nivel del suelo, separadas 10 m entre sí. Las trampas llevan un cebo de estiércol de cerdo, el cual se coloca en el fondo de un recipiente enterrado (con la boca a nivel de suelo) en cada punto de muestreo en el transecto. Las trampas permanecen activas durante 24 horas, protegidas contra la lluvia y la exposición directa al sol con hojas de la plantación, luego son recolectados los escarabajos capturados (Figura 3). Los muestreos se realizaron una vez al mes, la segunda semana de cada mes a partir de junio. Los escarabajos recolectados se extraen del estiércol utilizado como cebo y se conservan en alcohol al 70 % para su posterior identificación.



Figura 3. Trampa de caída con estiércol tapada con hojas de banano.

Para la identificación de los escarabajos recolectados se utilizaron las monografías de algunos géneros de escarabajos de Costa Rica desarrolladas por Kohlmann y Solís (1997; 2001; 2006), Solís y Kohlmann (2002; 2004), Edmonds (1994), Arnaud (2002), Matthews (1962), Génier (2009) y Génier y Kohlmann (2003). Las especies recolectadas se describen en Anexo 1.

Para el análisis de los datos recolectados se realizó una regresión lineal simple con el fin de evidenciar la correlación entre el variable número de especies con la edad y tamaño de los ecosistemas seleccionados. Además se eligió realizar un análisis de componentes principales con el fin de combinar las variables en función del número de especies de cada sitio para encontrar

índices (componentes principales, CP) con máxima varianza. Cada CP aporta información para comprender los patrones de variabilidad. Al obtener las dos principales componentes del análisis se ordenaron gráficamente en un plano utilizando como ejes las dos primeras CP, con el fin de explicar el mayor porcentaje de variabilidad total. A este gráfico se sobrepuso un biplot de análisis que contribuye a indicar la tendencia de la variación asociada a las especies del estudio (Bilzarini *et al.*, 2005).

Por otra parte se realizó un análisis de conglomerados con el fin de encontrar grupos similares dentro de los sitios estudiados. Para este análisis se seleccionó la distancia Euclídea y el método de agrupamiento Ward debido a que éste es más conservador (no maximiza, ni minimiza diferencias en el hiperespacio) y utiliza distancias promedio. Los conglomerados se presentan en un dendograma donde se agrupan aquellas localidades de muestreo con una alta similitud. Para realizar estos análisis se utilizó el programa InfoStat versión 2011 (Di Rienzo *et al.*, 2011).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En los cuatro muestreos, se recolectaron en total 3766 individuos, distribuidos en 9 géneros y 17 especies de escarabajos coprófagos. La predominancia de individuos en todos los sitios la presentaron las especies *D. annae* y *O. acuminatus* quienes han estado presentes en la mayoría de las muestras tomadas (Cuadro 2). Seguido a éstos, *O. batesi* estuvo presente en todos los sitios muestreados, pero en menor cantidad. La presencia de *Aphodius lividus* recolectado en el último muestreo realizado en el bloque 2 es su única aparición registrada. Según Morón (2000), ésta especie es característica en ambientes muy perturbados, por lo que su presencia en el bloque 2 evidencia que este ecosistema ha tenido grandes alteraciones y su proceso de establecimiento ecológico se encuentra en comienzo. En el presente estudio no se ha contabilizado su captura debido a que es una especie de la familia *Aphodiidae*, además de ser una especie invasora.

Cuadro 2. Recuento total de individuos recolectados durante el periodo de estudio.

Especie	Número de individuos por sitio						
	B1	B2	B3	B4	B5	B.O	FIO
<i>Dichotomius annae</i>	81	44	23	33	74	50	127
<i>Copris incertus</i>	1	2	0	3	0	1	3
<i>Copris laeviceps</i>	0	2	0	2	0	20	17
<i>Canthon cyanellus</i>	23	179	0	9	30	1	5
<i>Canthon aequinoctialis</i>	5	0	0	1	0	12	18
<i>Canthon moniliatus</i>	0	0	0	0	0	2	10
<i>Onthophagus acuminatus</i>	256	101	504	253	359	789	535
<i>Onthophagus batesi</i>	5	1	3	10	19	23	8
<i>Onthophagus praecellens</i>	0	0	0	2	0	0	1
<i>Eurysternus plebejus</i>	0	0	0	2	0	10	0
<i>Copris lugubris</i>	1	0	6	1	0	12	3
<i>Onthophagus marginicollis</i>	5	13	4	0	7	1	0
<i>Eurysternus mexicanus</i>	1	0	0	1	0	4	22
<i>Onthophagus coccineus</i>	2	0	4	0	0	8	6
<i>Canthidium ardens</i>	0	0	0	0	1	0	1
<i>Phanaeus pyrois</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Scatimus ovatus</i>	0	0	0	0	0	0	3

Especie	Número de individuos por sitio						
	B1	B2	B3	B4	B5	B.O	FIO
<i>Aphodius lividus</i>	0	1	0	0	0	0	0
Total número de especies	10	8	6	11	6	13	15

Según la teoría de biogeografía de islas, el comportamiento de la diversidad de especies varía según el tamaño y edad de la isla (MacArthur y Wilson, 1969). Para el proyecto se buscó comprobar este planteamiento mediante la selección de agroecosistemas, cuyo manejo particular puede generar un comportamiento similar al estudiado en islas. Para este análisis se utilizó el número total de especies en los cuatro muestreos (Cuadro 2). Sin embargo, la tendencia marcada por el número de especies relativo al área de cada sitio presentó un valor de $p < 0.25$, lo cual significa que no existe correlación estadística lineal (Figura 4).

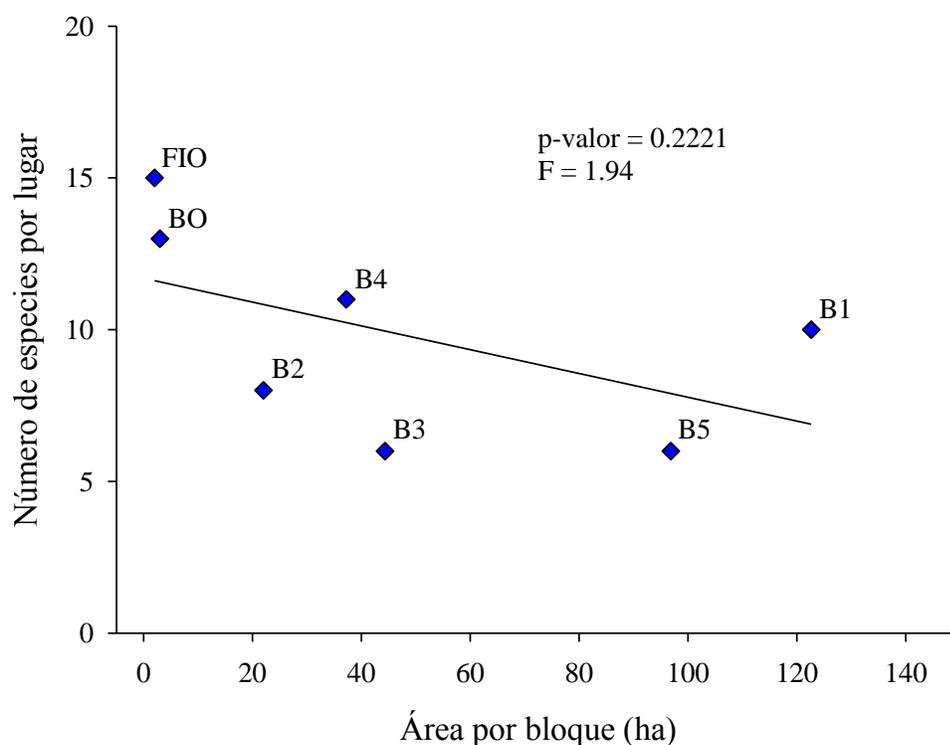


Figura 4. Regresión lineal correlacionando el número de especies según área de la plantación.

Al analizar el comportamiento del número de especies según la edad de las plantaciones, no fue posible observar correlación estadística, debido al valor de $p < 0,70$ (Figura 5). El análisis de regresión lineal indica que para los agroecosistemas analizados la variable de número de especies no depende de la edad de cada sitio, con lo que la teoría de biogeografía de islas no se cumple en este caso. Este resultado induce a pensar que será necesario realizar más mediciones utilizando mayor diversidad de sitios con edades diferentes.

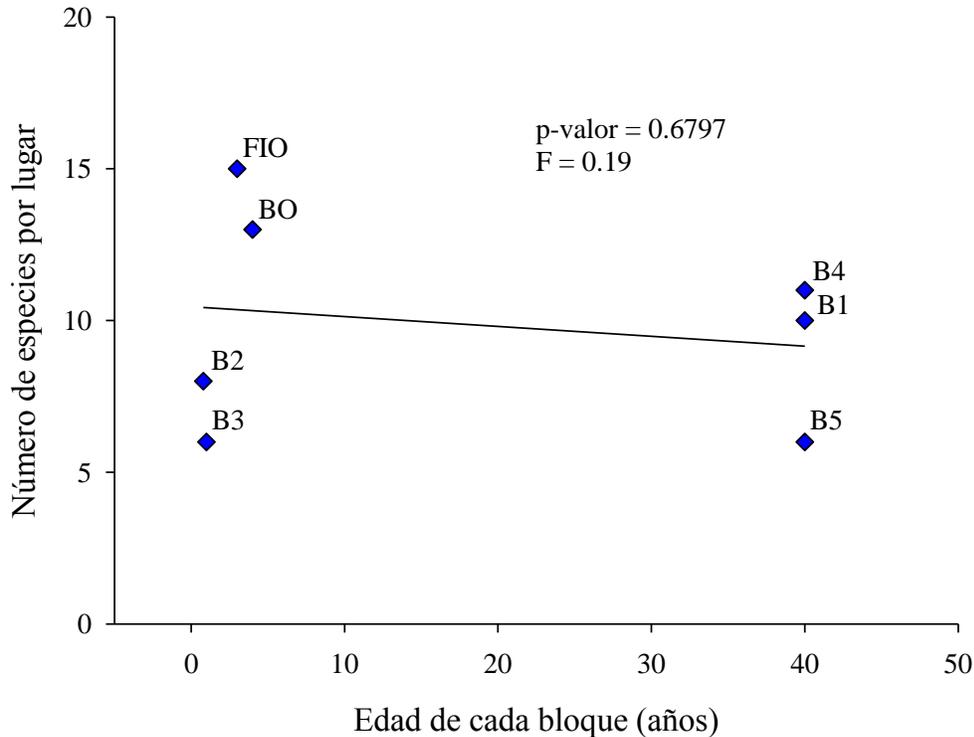


Figura 5. Regresión lineal correlacionando el número de especies según edad de la plantación.

Para evaluar la capacidad de los escarabajos coprófagos de actuar como bioindicadores de variantes ecológicas se realizó un análisis de conglomerados en base al número de individuos por especie para poder determinar interrelaciones. El dendrograma obtenido (Figura 6) indica que utilizando la distancia Euclídea y el método de agrupamiento de Ward se obtienen dos grandes grupos. Esta primera agrupación separa por un lado aquellos agroecosistemas con manejo diferenciado (orgánico) y por otro los bloques con manejo convencional. Dentro del primer grupo se incluye interesantemente también el bloque 3, cuyo manejo agrícola es convencional al igual que los demás bloques comerciales. El agrupamiento indica alguna relación entre las características del ecosistema del banano orgánico y del banano en abandono con el bloque 3, generada a partir de la presencia de determinadas especies en esos sitios. La aparición de este bloque dentro del grupo junto con el banano en abandono y el banano orgánico puede deberse a su proximidad del bosque primario intervenido (reserva forestal Escalera de Mono). Es posible que algunas de las especies indicadoras del bosque estén cruzando la frontera del mismo y se trasladen y colonicen al bloque de banano más cercano para habitar. Este evento, debido a que la presencia de espacios naturales no perturbados dentro de agroecosistemas, puede contribuir a aumentar la biodiversidad del sitio y de esta forma fomentar a conservación de especies.

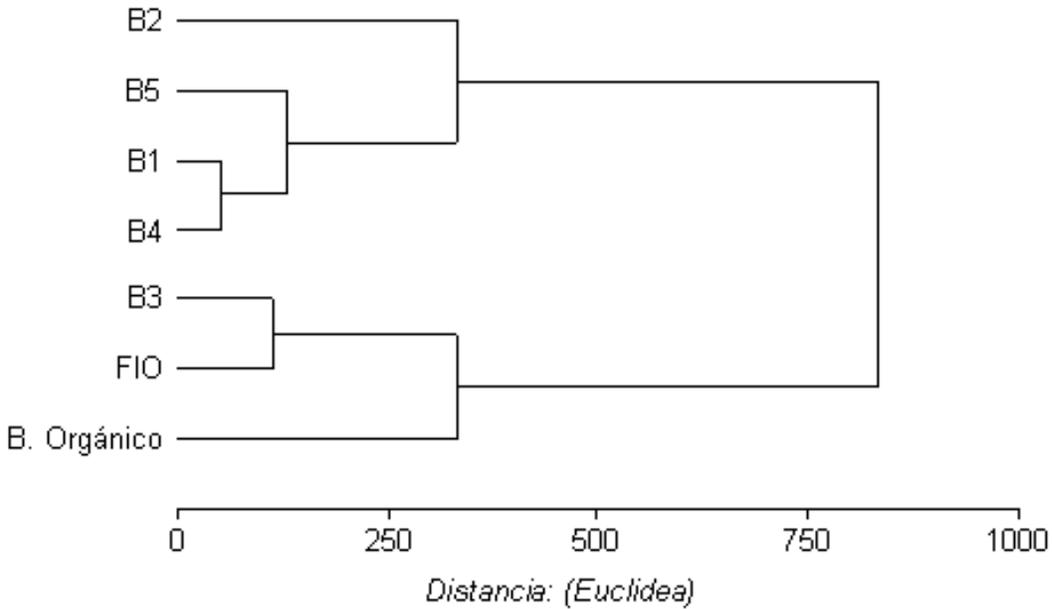


Figura 6. Dendrograma obtenido mediante un análisis de conglomerados (*cluster*) con la distancia Euclídea y el método de agrupamiento de Ward para los sitios muestrados.

Al utilizar bioindicadores ecológicos, es de esperarse que dichos organismos sean capaces de discriminar cambios en su ecosistema de un punto al otro (Domínguez y Madrid, 2009). Para observar esa capacidad de discriminación en los escarabajos coprófagos recolectados, se realizó un ordenamiento con los dos primeros componentes principales, según número de individuos por especie por sitio. El ordenamiento explicó un 73.2 % de la variabilidad total por el primer plano factorial (CP1 y CP2) (Figura 7). El CP1 que explica el 46.3 % de la variación total hace referencia al manejo diferenciado de la plantación en términos de orgánico o convencional. De tal manera, fue posible destacar ciertas especies que se orientan hacia un ecosistema con menos perturbación agrícola, como lo son *O.coccineus*, *O. batesi*, *O. acuminatus* y *E. plebejus*. En otra sección, se destacó la presencia de *O. moniliatus*, *E. mexicanus*, *S. ovatus* y *P. pyrois* como indicadores de agroecosistemas cuyo manejo es orgánico y en donde hay mayor diversidad de especies cultivadas. En contraparte se tuvo el área hacia donde se inclinan *C. cyanellus* y *O. marginicolis* para indicar claramente un manejo convencional del agroecosistema. Aisladamente se presentó el bloque 3, sin ningún indicador particular.

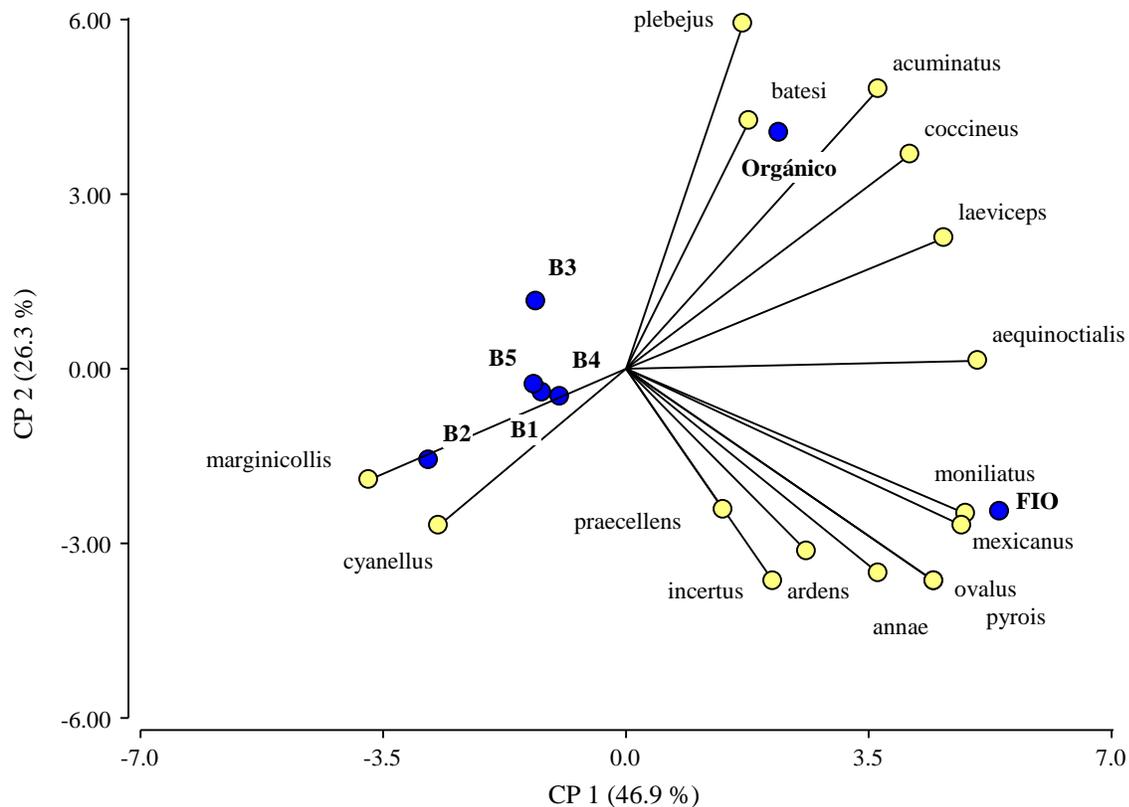


Figura 7. Ordenamiento de los sitios de muestro, biplot sobrepuesto a los dos primeros componentes principales.

CONCLUSIONES

El estudio no logra comprobar la teoría de biogeografía de islas mediante las regresiones realizadas. Serán necesarios estudios posteriores que incluyan mayor variedad de sitios de estudio, tanto en edad como en tamaño. El seguimiento individual dado al bloque 4 supone una correspondencia en el número de especies con el área; sin embargo, no fue posible determinar ninguna relación estadística válida que afirme dicho planteamiento.

El agrupamiento obtenido mediante un análisis de conglomerados (*cluster*) con la distancia Euclídea y el método de agrupamiento de Ward para los sitios muestreados evidenció la necesidad de corredores biológicos cercanos a los sistemas agrícolas. La importancia de mantener áreas reforestadas y sin perturbación recae en que el número de especies incrementará con el paso del tiempo. Contrario a lo que sucede cuando se reducen áreas vegetales, lo cual tiene implicaciones sobre la biodiversidad.

Los sitios con manejo no convencional difieren a los demás sitios debido a que presentan mayor número de especies, aparte de poseer mayor cantidad de especies con potencial de bioindicación. En esto último, es posible coincidir con lo expuesto por Granados (2007), en que *P. pyrois*, *S. ovatus* y *C. monilliatius* son indicadores de ecosistemas perturbados y en proceso de recuperación. Misma tendencia que marca *E. mexicanus* y *E. plebejus*, ya mencionado de igual forma por Granados (2007).

AGRADECIMIENTOS

Este estudio se pudo realizar gracias al financiamiento brindado por la Administración Académica y la Unidad de Investigación de la Universidad EARTH, Guácimo, Costa Rica.

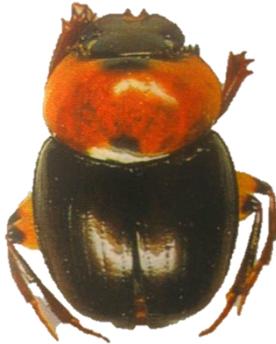
LITERATURA CITADA

- Arnaud, P. 2002. *Les coléoptères du Monde : Phanaeini*. Canterbury (UK) : Hillside Books. 151 p. ISBN 1-903237-11-4.
- Balzarini, M.; Bruno, C.; Arroyo, A. 2005. *Análisis de ensayos agrícolas multiambientales: ejemplos en Info-Gen*. Córdoba (AR) : Universidad Nacional de Córdoba. 141 p. ISBN 987-05-0349-7.
- Brown, J. y Lomolino, M. 1998. *Biogeography*. 2da ed. Massachusetts (US) : Sinauer Associates. 692 p. ISBN 0-87893-073-6.
- Coleoptera Poloniae Database. 2010. *Information System about Beetles of Poland: Aphodius (Liothorax) lividus* [World Wide Web]. Varsovia (PO) : Universitas Varsoviensis. 2011 [Noviembre 2011]. Disponibilidad : <<http://goo.gl/nPTIW>>.
- Di Rienzo JA.; Casanoves F.; Balzarini MG.; González L.; Tablada M. y Robledo, CW. *InfoStat versión 2011*. InfoStat: software estadístico [programa de cómputo]. Versión 2011. Córdoba (AR) : Universidad Nacional de Córdoba. Grupo InfoStat. Disponible para descarga en el *World Wide Web*: <<http://www.infostat.com.ar>>.
- Domínguez, O. y Madrid, E. 2009. *Evaluación de aguas a partir de bioindicadores*. [Proyecto de Graduación Lic. Ing. Agr.]. Guácimo (CR) : Universidad EARTH. 43 p.
- Edmonds, WD. 1994. *Contributions in science: revision of Phanaeus Macleay, a new genus of Scarabaeinae dung beetles* (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). Kansas (US) : Allen Press. 443 p.
- Génier, F. 2009. *Le genre Eurysternus Dalman, 1824* (Scarabaeidae : Scarabaeinae : Oniticellini), *revision taxonomique et clés de détermination illustrées*. Sofia (BG) : Pensoft Publishers. 430 p. Pensoft Series Faunistica, no 85. ISBN 978-954-642-472-3.
- Génier, F. y Kohlmann, B. 2003. Revision of neotropical dung beetle genera *Scatimus*. Erichson and *Scatrichus* gen.nov. (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Faberies*, vol. 28, no. 2, p. 57-112.
- Granados, J. 2007. *Escarabajos del estiércol como bioindicadores del impacto ambiental causado por cultivos en la región atlántica de Costa Rica*. [Proyecto de Graduación Lic. Ing. Agr.]. Guácimo (CR) : Universidad EARTH. 72 p.
- Kohlmann, B. y Solís, Á. 1997. El género *Dichotomius* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica. *Giornale Italiano di Entomologia*, vol. 8, no. 47, p. 343-382.
- Kohlmann, B. y Solís, Á. 2001. El género *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica. *Giornale Italiano di Entomologia*, vol. 9, no. 49, p. 159 -261.
- Kohlmann, B. y Solís, Á. 2006. El género *Canthidium* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Norteamérica. *Giornale Italiano di Entomologia*, vol 11, no. 53, p. 235-295.

- MacArthur, R. y Wilson, E. 1969. *The theory of island biogeography*. 1a ed. New Jersey (US) : Princeton University Press. 200 p.
- Morón, M. 2000. *Atlas de los Coleoptera Scarabaeoidea de México* [en línea]. Segunda parte. México (MX) : Instituto de Ecología. 46 p. Informe final SNIB-CONABIO proyecto no. K005. Disponibilidad en Internet: <<http://goo.gl/xStur>>.
- Morón, M. A. 2003. *Atlas de los escarabajos de México. Coleoptera: Lamellicornia*. Barcelona (ES) : Argania Editio. 211 p.
- Matthews, R. 1962. A revision of the genus *Copris* Müller of the Western Hemisphere (*Coleoptera: Scarabaeidae*). *Entomologica Americana*, vol. 41, p. 44-56.
- Solís, Á. y Kohlmann, B. 2002. El género *Canthon* (*Coleoptera: Scarabaeidae*) en Costa Rica. *Giornale Italiano di Entomología*, vol. 10, no. 50. p. 1-68.
- Solís, Á. y Kohlmann, B. 2004. El género *Canthidium* (*Coleoptera: Scarabaeidae*) en Costa Rica. *Giornale Italiano di Entomologia*, vol. 11, no 52, p. 1-73.
- Solís, Á. 2006. Building Nicaraguan and Costa Rican capacity in biodiversity conservation: *Protocolos de muestreo de escarabajos coprófagos para ser usados como indicadores ecológicos en la zona norte de Costa Rica* [en línea]. Costa Rica : Darwin Initiative [consultado 11 octubre 2011]. Descripción de Especies. Disponible en el Internet: <http://darwin.bangor.ac.uk/beetles_es.html>.
- Universidad EARTH, 2011. *Base de datos climáticos* [documento en Excel]. Guácimo (CR). Actualizado mensualmente.
- Villareal, H.; Álvarez, M.; Córdoba, S.; Escobar, F.; Fagua, G.; Gast, F.; Mendoza, H.; Ospina, M. y Umaña AM. 2004. *Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad*. Bogotá (CO) : Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Programa de Inventarios de Biodiversidad. 236 p. ISBN 8151-32-5.

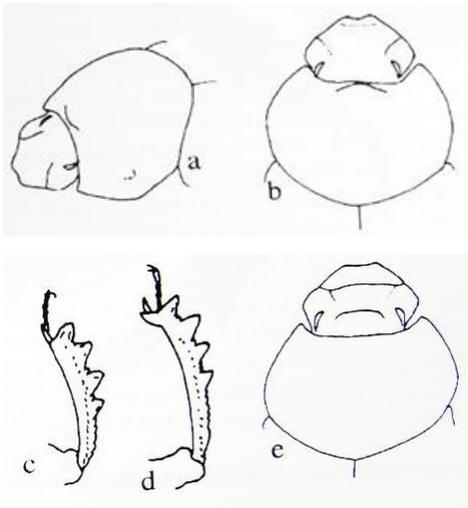
ANEXO 1. IDENTIFICACIÓN DE LOS SCARABAEIDAE

Scarabaeidae	Descripción
<p data-bbox="188 369 516 401"><i>Canthidium ardens</i> Bates</p> 	<p data-bbox="675 369 1425 768">Es una especie pequeña del género <i>Canthidium</i>. Presenta un ámbito desde México, Guatemala, Honduras, Nicaragua, Costa Rica, hasta Panamá. En Costa Rica se ha encontrado en todas las regiones, desde el nivel del mar, hasta los 2000 metros en ambas vertientes, a excepción de Guanacaste. Además, ha sido capturada durante todos los meses del año utilizando trampas de foso con excrementos humanos como cebo durante el día. Se ha recolectado en zonas húmedas y muy húmedas, puede ausentarse en meses sin lluvia (Kohlmann y Solís, 2006; Solís y Kohlmann, 2004;).</p>
<p data-bbox="188 831 586 863"><i>Canthon aequinoctialis</i> Harold</p> 	<p data-bbox="675 831 1425 1262">Se ha encontrado en Belice, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia, Brasil, Ecuador y Perú. En Costa Rica se ha recolectado utilizando excretas humanas, sobre el suelo y bajo troncos, además se ha recolectado con excretas de caballo y con trampas de intercepción de vuelo. Posee hábitos principalmente nocturnos. Especie de tierras bajas y calientes, puede encontrarse en zonas con estacionalidad marcada o sin ésta. Se encuentra en gran abundancia en los bosques y áreas semialteradas de las tierras bajo los 800 msnm en el Atlántico y bajo los 900 msnm en el Pacífico. Se ha encontrado en durante todo el año (Solís y Kohlmann, 2002).</p>
<p data-bbox="188 1304 545 1335"><i>Canthon cyanellus</i> LeConte</p> 	<p data-bbox="675 1304 1435 1734">De acuerdo a Solís y Kohlmann (2002), esta especie posee un ámbito desde Estados Unidos, México, Guatemala, Honduras, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Trinidad, Colombia, Venezuela, Brasil, Ecuador hasta el Perú. Esta especie se ha recolectado en Costa Rica en trampas de foso con cebo de excrementos humanos y con carroña dentro del bosque seco. Posee aparente tolerancia ambiental, distribuyéndose tanto donde hay o no estacionalidad. En estudios realizados en Panamá esta especie se clasifica como diurna y de vuelo relativamente lento. Ha sido recolectada desde los 0 msnm hasta 1500 msnm durante todos los meses del año.</p>

Scarabaeidae	Descripción
<p data-bbox="186 279 521 310"><i>Canthon moniliatus</i> Bates</p> 	<p data-bbox="673 279 1430 709">Se ha encontrado en Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Brasil, Perú y Bolivia. Los ejemplares recolectados en Costa Rica han sido capturados en vuelo, en el suelo, bajo troncos, en excrementos humanos, en la vegetación baja y en frutos podridos. Por su parte Solís y Kohlmann (2002), reportan haber capturado especímenes en trampas de foso con cebo de excrementos humanos. En Costa Rica se ha encontrado asociada a bosques húmedos o muy húmedos y donde puede o no haber estacionalidad marcada. Sus hábitos son diurnos y se encuentra abundantemente en el bosque. Se ha localizado desde el nivel del mar hasta cerca de los 1000 msnm durante todos los meses del año.</p>
<p data-bbox="186 747 444 779"><i>Copris incertus</i> Say</p>   <p data-bbox="448 1157 548 1182">(Pronoto)</p>	<p data-bbox="673 747 1430 1150">Posee una amplia distribución y aparece con predominio en poblaciones aisladas desde el noreste de Sudamérica hasta México. Se ha visto representada en diferentes localidades al norte de Veracruz y Yucatán en altitudes desde los 150 msnm hasta 1360 msnm. En Costa Rica, en las cercanías del río Reventazón fue recolectado en asocio con <i>C. laeviceps</i>. Esta especie fue introducida en algunas de las islas del Pacífico con el fin de reducir la cantidad de excretas de vaca expuesta en potreros. Se logró su establecimiento en Hawái, Samoa del Oeste y Nueva Zelanda. Posee hábitos nocturnos (Matthews, 1962).</p>
<p data-bbox="186 1215 500 1247"><i>Copris laeviceps</i> Harold</p> 	<p data-bbox="673 1215 1430 1398">Ha sido recolectado en las cercanías del río Reventazón en Costa Rica utilizando excretas de caballo y con excretas humanas. Tiene actividad durante todo el año y sus hábitos pueden ser tanto diurnos como nocturnos (Matthews, 1962; Morón, 2003).</p>

Scarabaeidae	Descripción
<p data-bbox="186 279 540 315"><i>Copris lugubris</i> Bohemann</p> 	<p data-bbox="673 279 1430 495">Su distribución va desde Panamá hasta el norte de México. Ha sido recolectado hasta los 1500 msnm utilizando excretas de vaca, trampas con banano, en aguacates y carroña. En Centroamérica presenta actividad durante todo el año y es característica su preferencia por la luz (Matthews, 1962; Solís, 2006).</p>
<p data-bbox="186 741 607 810"><i>Dichotomius annae</i> Kohlmann y Solís</p> 	<p data-bbox="673 741 1430 1031">Esta especie se encuentra distribuida desde Costa Rica hasta el sur de México, en altitud no mayor a los 2000 msnm. Es altamente tolerante a factores climáticos y de perturbación, habiéndose recolectado tanto en épocas secas o lluviosas. Presenta hábitos nocturnos, su predominancia es de bosque, sin embargo suele encontrarse también en pastizales o potreros en busca de excrementos de caballo o de vaca (Kohlmann y Solís, 1997).</p>
<p data-bbox="186 1241 586 1276"><i>Eurysternus mexicanus</i> Harold</p> 	<p data-bbox="673 1241 1430 1493">Según Génier (2009), esta especie posee un hábitat preferencialmente en el bosque que en espacios abiertos, se caracteriza por encontrarse mayormente en ambientes húmedos que secos. Ha sido exitosamente recolectada todo el año utilizando trampas de foso con estiércol humano, de cerdo, de vaca y de caballo. Se distribuye desde México hasta la Guayana.</p>

Scarabaeidae	Descripción
<p data-bbox="186 281 557 315"><i>Eurysternus plebejus</i> Harold</p> 	<p data-bbox="678 281 1429 606">Génier (2009) indica que esta especie ha sido capturada durante todos los meses del año utilizando trampas de intercepción de vuelo y trampas de fosa con excrementos humanos como cebo. Se ha capturado desde el nivel del mar hasta los 2000 m, con mención a un espécimen recolectado a 3800 msnm en Bolivia. Por otra parte, Solís (2006) indica que muestra comportamiento diurno y ha respondido favorablemente a cebos con carroña de tepezcuintle, rata, perezoso, y oso hormiguero.</p>
<p data-bbox="186 743 613 777"><i>Onthophagus acuminatus</i> Harold</p> 	<p data-bbox="678 743 1429 1068">Especie recolectada en México, Costa Rica, Panamá, Colombia y Ecuador. Se encuentra distribuida abundantemente en las tierras bajas de Costa Rica, desde el nivel del mar hasta los 1250 m de elevación. Presenta una aparente alta tolerancia ambiental, se le ha encontrado en áreas que van desde subhúmedas secas a muy húmedas y con o sin estacionalidad. Se ha recolectado durante todos los meses del año y presenta un comportamiento diurno (Kohlmann y Solís, 2001).</p>
<p data-bbox="186 1205 586 1270"><i>Onthophagus batesi</i> Howden y Cartwright</p> 	<p data-bbox="678 1205 1429 1488">Su distribución abarca Estados Unidos, México, Belice, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica y Panamá. Abunda desde el nivel del mar hasta cerca de los 1500 msnm. Esta especie ha sido capturada utilizando excremento humano y de vaca en sitios abiertos. Presenta una aparente tolerancia ambiental, se le ha recolectado en áreas que van desde subhúmedas secas a muy húmedas y con o sin estacionalidad (Kohlmann y Solís, 2001; Solís, 2006).</p>

Scarabaeidae	Descripción
<p data-bbox="188 279 574 310"><i>Onthophagus coccineus</i> Bates</p> 	<p data-bbox="675 279 1437 642">Especie distribuida en bosques tropicales húmedos a baja altura, tanto en el pacífico como en el Atlántico. Se ha recolectado todos los meses del año a altura hasta los 1250 msnm pero prefiere las zonas bajas. Se distribuye desde Costa Rica hacia el sur hasta Sur América. Ha sido capturada dentro del bosque utilizando trampa de foso con excrementos humanos como cebo, también se ha encontrado en excrementos de perro, mono Congo, saíno y danta. Es una especie diurna con principal actividad alrededor del mediodía (Kohlmann y Solís, 2001).</p> <p data-bbox="675 659 1437 779">a. Cabeza y protórax en vista lateral de macho muy desarrollado. b. Cabeza y protórax en vista dorsal de macho muy desarrollado. c. Tibia anterior de hembra. d. tibia anterior de macho. e. Cabeza y protórax en vista dorsal de hembra.</p>
<p data-bbox="188 867 639 898"><i>Onthophagus marginicollis</i> Harold</p> 	<p data-bbox="675 867 1437 1125">De acuerdo a Kohlmann y Solís (2001), esta especie ha sido recolectada en excrementos de caballo, vaca, y humanos. Es una especie de áreas abiertas como potreros y bosques secundarios abiertos, y su distribución muy posiblemente se ha extendido con la deforestación (Solís, 2006). Se distribuye desde México y Centroamérica hasta Sudamérica en Colombia, Guayana, Brasil y Perú.</p>
<p data-bbox="188 1329 597 1360"><i>Onthophagus praecellens</i> Bates</p> 	<p data-bbox="675 1329 1437 1734">Especie con ámbito en Guatemala, Costa Rica, Panamá, Trinidad y Colombia. Muy común en Costa Rica tanto dentro como fuera del bosque natural, presente desde el nivel del mar hasta al menos los 1500 m de elevación. Presenta una aparente tolerancia ambiental, encontrándose tanto en ambientes subhúmedos secos como muy húmedos donde puede haber o no estacionalidad. Se ha capturado todos los meses del año utilizando trampas con excrementos de humano y con carroña de gran diversidad de animales silvestres (Kohlmann y Solís, 2001; Solís, 2006).</p>

Scarabaeidae	Descripción
<p data-bbox="186 279 483 312"><i>Phanaeus pyrois</i> Bates</p> 	<p data-bbox="677 279 1430 495">Edmonds (1994) indica que esta especie es un coprófago grande, pero que algunas veces ha sido colectada en carroña y frutos en descomposición. Se capturado utilizando excrementos de humano como cebo en trampa de fosa. Ha sido capturada en Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia y Ecuador.</p>
<p data-bbox="186 653 493 686"><i>Scatimus ovatus</i> Harold</p> 	<p data-bbox="677 653 1430 831">Génier y Kohlmann (2003) describen esta especie como nocturna, distribuida desde el norte de México hasta el norte de Colombia. Ha sido capturada en el bosque utilizando trampas de foso con excremento humano como cebo.</p>
<p data-bbox="186 1115 558 1184"><i>Aphodius (Liothorax) lividus</i> (Olivier, 1789)</p> 	<p data-bbox="677 1115 1430 1692">Según la base de datos de Coleoptera Poloniae (2010) esta especie es de origen Póntico – Mediterránea, se encuentra en Europa Central en las áreas de pastizales. Su distribución no ha sido investigada a fondo ya que se confunde con otras especies relacionadas. Esta especie habita en tierras bajas y de montaña. Se ha recolectado exitosamente en cebos secos, sobre todo en los excrementos de caballo; posee hábitos diurnos. Invadió Norteamérica durante la colonización de la misma por los ingleses, quienes la introdujeron en el lastre de tierra y piedra que traían en sus barcos, descargaban en la zona de Newfoundland, para después dedicarse a la pesca del bacalao y regresar a Inglaterra. Desde ahí ha comenzado a expandirse hacia el sur en el último centenar de años, y Costa Rica representa en este momento su punta de avanzada. Es una especie que invade terrenos perturbados.</p>