

UNIVERSIDAD REGIONAL AMAZÓNICA IKIAM

FACULTAD DE CIENCIAS DE LA VIDA

CARRERA INGENIERÍA EN ECOSISTEMAS

**EFECTO DE LA DEGRADACIÓN DEL ECOSISTEMA RIPARIO
SOBRE LA COMUNIDAD DE ESCARABAJOS PELOTEROS
(COLEOPTERA:SCARABAEINAE) EN LA AMAZONÍA
ECUATORIANA**

Proyecto de investigación previo a la obtención del título de:

INGENIERO EN ECOSISTEMAS

AUTOR: KEVIN JONIER MERIZALDE TORO

TUTOR: PhD. JORGE EMILIO CELI SANGURIMA

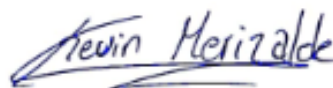
COTUTORA: PhD. SILVIA ALEJANDRA LLERENA GORDILLO

DECLARACIÓN DE DERECHO DE AUTOR, AUTENCIDAD Y RESPONSABILIDAD

Yo, KEVIN JONIER MERIZALDE TORO, con documento de identidad N°2200122030, declaro que los resultados obtenidos en la investigación que presento en este documento final, previo a la obtención del título de Ingeniería en Ecosistemas, son absolutamente inéditos, originales, auténticos y personales.

En virtud de lo cual, el contenido, criterios, opiniones, resultados, análisis, interpretaciones, conclusiones, recomendaciones y todos los demás aspectos vertidos en la presente investigación son de mi autoría y de mi absoluta responsabilidad.

Tena, 12 de septiembre de 2023



Kevin Jonier Merizalde Toro
2200122030

AUTORIZACIÓN DE PUBLICACIÓN EN EL REPOSITORIO INSTITUCIONAL

Yo, KEVIN JONIER MERIZALDE TORO, con documento de identidad N°2200122030, en calidad de autor y titular de los derechos morales y patrimoniales del trabajo de titulación: EFECTO DE LA DEGRADACIÓN DEL ECOSISTEMA RIPARIO SOBRE LA COMUNIDAD DE ESCARABAJOS PELOTEROS (COLEOPTERA:SCARABAEINAE) EN LA AMAZONÍA ECUATORIANA. de conformidad con el Art. 114 del CÓDIGO ORGÁNICO DE LA ECONOMÍA SOCIAL DE LOS CONOCIMIENTOS, CREATIVIDAD E INNOVACIÓN, reconozco a favor de la Universidad Regional Amazónica Ikiam una licencia gratuita, intransferible y no exclusiva para el uso no comercial de la obra, con fines estrictamente académicos.

Así mismo autorizo a la Universidad Regional Amazónica Ikiam para que realice la publicación de este trabajo de titulación en el Repositorio Institucional de conformidad a lo dispuesto en el Art. 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior.

Tena, 12 de septiembre de 2023



Kevin Jonier Merizalde Toro
2200122030

CERTIFICADO DE DIRECCIÓN DE TRABAJO DE INTEGRACIÓN CURRICULAR

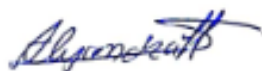
Certifico que el Trabajo de Integración Curricular Titulado: EFECTO DE LA DEGRADACIÓN DEL ECOSISTEMA RIPARIO SOBRE LA COMUNIDAD DE ESCARABAJOS PELOTEROS (COLEOPTERA:SCARABAEINAE) EN LA AMAZONÍA ECUATORIANA, en la modalidad: artículo, fue realizado por: Kevin Jonier Merizalde Toro, bajo mi dirección.

El mismo ha sido revisado en su totalidad y analizado por la herramienta de verificación de similitud de contenido; por lo tanto, cumple con los requisitos teóricos, científicos, técnicos, metodológicos y legales establecidos por la Universidad Regional Amazónica Ikiam, para su entrega y defensa.

Tena, 12 de septiembre de 2023



Jorge Emilio Celi Sangurima
1102662010



Silvia Alejandra Llerena Gordillo
1715410625

DEDICATORIA

Este trabajo lo dedico a mi madre Doris Toro y a mi padre Bladimir Merizalde, quienes han dado todo su cariño y esfuerzo por nuestra familia.

A mis hermanos Jostin, Johannes y Arelys, quienes me impulsan a ser mejor, siendo su guía y modelo a seguir.

A mi tía Mónica Merizalde, quien supo cobijarme como a un hijo desde el primer día de mi vida.

A mis abuelas Luz María Pantoja y Vilma Balcázar, por ese amor incondicional que siempre me han brindado. Y a la memoria de mis abuelos José Toro y Tomás Merizalde.

A todas esas amigas y amigos que han formado parte en este capítulo de mi vida, lleno de goce, tristezas y dramas, que conforman una parte de mí, en especial a: Ivon, Celia, Juddy, Slendy, Damian, Leslie, José, Alejandra, Lisbeth y Shirley.

Y a esa versión más joven de mí, que solía apreciar las maravillas de la vida en nuestro planeta a través de documentales en la TV y que hoy vive, siente y comprende la maravilla de nuestros ecosistemas a través de la ciencia y la investigación.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mis tutores Jorge Celi y Alejandra Llerena, quienes han sido una fuente invaluable de guía, apoyo e inspiración a lo largo de todo el proceso de desarrollo de este proyecto de titulación.

A Evelyn Oña y Andrea Salgado, personal del Laboratorio de Biología de Docentes 1 y el Laboratorio de Geociencias de la Universidad Regional Amazónica Ikiam, quienes facilitaron el desarrollo de mis experimentos.

A mi madre, Doris Toro, y a mi padre, Bladimir Merizalde, también participaron de forma activa en el desarrollo de este proyecto.

A Juddy, Olga, José, Jostin y Karen quienes me acompañaron durante el trabajo de campo y laboratorio.

A los habitantes de Rumipamba en Joya de los Sachas y aquellos finqueros que me brindaron información de la zona y me dieron acceso a sus propiedades durante el trabajo de campo.

A la Universidad de New Hampshire y el proyecto A.W.E.S.O.M.E. (Andean-Amazonian Watershed Experience: Exploring Sustainability of Mountain Ecosystems in Ecuador) quienes financiaron parte de esta investigación.

A la Universidad Regional Amazónica Ikiam y cada uno de los docentes que aportaron en mi formación académica. Que durante estos años me instruyeron para ser un profesional e investigador que estudia, ama y protege la vida.

TABLA DE CONTENIDO

CARÁTULA

DECLARACIÓN DE DERECHO DE AUTOR, AUTENCIDAD Y RESPONSABILIDAD ii

AUTORIZACIÓN DE PUBLICACIÓN EN EL REPOSITORIO INSTITUCIONAL iii

CERTIFICADO DE DIRECCIÓN DE TRABAJO DE INTEGRACIÓN CURRICULAR.. iv

DEDICATORIA v

AGRADECIMIENTOS vi

TABLA DE CONTENIDO vii

INDICE DE TABLAS ix

INDICE DE FIGURAS x

RESUMEN xi

ABSTRACT xii

INTRODUCCIÓN 1

MATERIALES Y MÉTODOS..... 3

Área de estudio 3

Diseño de muestreo 5

Evaluación de la cobertura de dosel..... 7

Análisis de suelo 7

Muestreo e identificación de escarabajos peloteros 7

Análisis de datos 8

RESULTADOS 9

Composición de la comunidad de escarabajos peloteros..... 9

Condiciones ambientales..... 14

Relación entre las comunidades de escarabajos peloteros y las variables
ambientales 15

DISCUSIÓN 17

Composición de la comunidad de escarabajos peloteros..... 17

Condiciones ambientales	20
Relación entre las comunidades de escarabajos peloteros y las variables ambientales	21

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

INDICE DE TABLAS

Tabla 1:	Número de especies por tratamiento y análisis de patrones multinivel para determinar la asociación de las especies con los sitios con sus niveles de significancia (BO=Bosque; RE=Remanente; PA=Pastizal)	9
Tabla 2:	Número de especies por tratamiento y análisis de patrones multinivel para determinar la asociación de las especies con los sitios con sus niveles de significancia (BO=Bosque; RE=Remanente; PA=Pastizal)	13
Tabla 3:	Matriz de correlación de variables ambientales. Variables agrupadas de acuerdo a su grado de correlación según el coeficiente de Pearson	16
Tabla 4:	Selección de modelos bajo el criterio del Índice de Akaike (AIC). Los GLM generados incluye la adición de 1 o más variables y algunas incluyen la interacción	17

INDICE DE FIGURAS

Figura 1:	Ubicación del sitio de estudio y diseño de muestreo establecido en la parroquia Rumipamba, cantón Joya de los Sachas.	4
Figura 2:	Fotografías de los tratamientos establecidos.....	5
Figura 3:	Diseño de muestreo.....	6
Figura 4:	Curvas de acumulación de especies para cada tratamiento.....	11
Figura 5:	Comparación de abundancia, riqueza de especies y diversidad alfa de los sitios.	12
Figura 6:	Diagrama del número de especies compartidas entre los tratamientos.	12
Figura 7:	Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de las comunidades de escarabajos peloteros.....	13
Figura 8:	Distribución de las variables ambientales entre los tratamientos...	14
Figura 9:	Modelos de relación de variables ambientales y de comunidad de escarabajos peloteros.....	17

RESUMEN

Los ecosistemas riparios son entornos que han sido afectados por el cambio de uso de suelo para uso agropecuario en la Amazonía ecuatoriana, y consecuentemente afectan los organismos que lo habitan. Los escarabajos peloteros se utilizan como bioindicadores debido a su sensibilidad a las alteraciones del ecosistema. Por ello, el objetivo de esta investigación fue estudiar las respuestas de las comunidades de escarabajos coprófagos a los cambios en la salud del suelo y la cobertura del dosel en ecosistemas riparios con diferentes niveles de degradación. El muestreo se realizó en Orellana, Ecuador, en octubre de 2022. Seleccionamos 3 tratamientos (Bosque, Remanente y Pastizal) con 11 puntos de muestreo, en cada punto establecimos transectos con trampas pitfall, evaluamos el estado del dosel, medimos la compactación y extraímos muestras de suelo. Durante la fase de laboratorio, registramos los escarabajos y medimos los parámetros físicoquímicos del suelo. Se colectaron 1293 escarabajos pertenecientes a 42 especies, la mayoría encontradas en bosques, aunque con pocas diferencias respecto a las comunidades de los remanentes; mientras que los pastizales presentaron bajos niveles de diversidad. A su vez, no se encontraron muchas diferencias en las condiciones del suelo y la cobertura de dosel entre remanente y bosque, pero sí entre estas y el pastizal. Los modelos lineales generalizados encontraron que la compactación del suelo es la variable que mejor explica las medidas de diversidad. Concluyendo que la transformación de estos ecosistemas tiene efectos en sus componentes y esto a su vez sobre la diversidad de los ecosistemas riparios.

Palabras clave: diversidad de escarabajos peloteros; salud del suelo, cobertura de dosel, ecosistema ripario; Amazonía ecuatoriana

ABSTRACT

Riparian ecosystems are environments that have been affected by land use change to agriculture in the Ecuadorian Amazon, consequently, this affects the organisms that inhabit them. Dung beetles are used as bioindicators due to their sensitivity to ecosystem disturbances. Thus, the objective of this research was to study the responses of dung beetle communities to changes in soil health and canopy cover in riparian ecosystems with different degrees of degradation. Sampling was conducted in Orellana, Ecuador, in October 2022. We selected 3 treatments (Forest, Remnant and Pasture) with 11 sampling points, at each point we established transects with pitfall traps, evaluated the canopy condition, measured soil compaction, and extracted soil samples. During the laboratory phase, we registered dung beetles and measured the physicochemical parameters of the soil. We collected 1293 individuals and 42 species, most of them were found in forests, although with few differences regarding the communities of the remnants; while the grasslands presented low levels of diversity. We did not find many differences in soil conditions and canopy cover between remnant and forest, but there were differences between these and pastures. Generalized linear models showed that soil compaction is the variable that best explains the diversity measures. Concluding that the transformation of these ecosystems has effects on its components and on diversity of riparian ecosystems.

Keywords: dung beetle diversity; soil health, canopy cover, riparian forest; Ecuadorian amazon

INTRODUCCIÓN

Las zonas riparias son ecosistemas con formaciones vegetales establecidas en las orillas de los ríos. Estas constituyen un hábitat para interacciones entre el medio terrestre y acuático, ofrecen refugio a la fauna y funcionan como corredores biológicos, además de regular flujos de agua, configurar la geomorfología y calidad del agua del río, entre otros servicios ecosistémicos [1–3]. La riqueza de la flora de estos entornos en ecosistemas tropicales promueve la diversidad de microhábitats y la conectividad a través de ecosistemas fragmentados [4,5]; esto los convierte en reservorios de biodiversidad al hospedar especies de vertebrados, invertebrados y microorganismos [2,3,6,7].

La Amazonía ecuatoriana en general atraviesa procesos de deforestación y fragmentación del paisaje. Las 6 provincias amazónicas del Ecuador estiman una pérdida de cobertura arbórea de 490 kha entre 2002 y 2022 [8], lo que corresponde al 4.22% de su extensión. Estas pérdidas están asociadas al manejo de sistemas de cultivo extensivo, ganadería, extracción de madera, urbanización y minería. Las zonas riparias no están exentas de estas amenazas y sus funciones y servicios ecosistémicos están siendo afectados. Resultando en márgenes de los ríos inestables, agua de mala calidad, menor secuestro y liberación de carbono del suelo y de los humedales, y en algunos casos con aumento de plagas en los cultivos por ausencia de controladores biológicos [5,9].

El deterioro de estos ecosistemas riparios puede ser evaluado a partir de sus componentes abióticos que están vinculados a perturbaciones naturales o antrópicas [9]. El suelo es un indicador del estado del bosque para estas evaluaciones, puesto que es un medio en que se intercambia materia y energía [10]. Este responde a los cambios que hay en el resto de componentes del ecosistema, por medio de variaciones en su acidez, conductividad, contenido de materia orgánica, disponibilidad de nutrientes o compactación [11,12]. Otros indicadores como la estratificación del bosque y la forma del dosel son elementos que intervienen en la regulación del microclima y la variabilidad de hábitats en el bosque lo cual influye en el desplazamiento de especies más sensibles [13,14].

En este contexto de degradación del bosque ripario por intervenciones humanas, los escarabajos peloteros (Coleoptera: Scarabaeinae) son un grupo taxonómico usado para

evaluar el estado de conservación de un ecosistema [15]. A menudo son empleados en evaluaciones ambientales y programas de monitoreo debido a la versatilidad que tienen a la hora de estudiarlos e interpretar los resultados [16–18]. Los escarabajos peloteros son una subfamilia de coleópteros copronecrófagos que se especializan en el reciclaje de nutrientes de materia en descomposición. En Ecuador, se registran 202 especies y 33 géneros según la última revisión hecha en 2019 [19].

El uso de los escarabajos peloteros como bioindicadores se debe a la sensibilidad que presentan ante los disturbios en el ambiente [15]. Estos dependen de variables, como la fragmentación del paisaje, presencia y diversidad de mastofauna, la estacionalidad y la resiliencia de cada especie frente a la transformación del hábitat [20–23]. La deforestación o degradación del bosque tiene efectos directos en la diversidad de escarabajos reduciendo la abundancia y la riqueza de especies y por ende afectando sus funciones ecológicas [24]. Algunas especies pueden presentar variaciones morfométricas como adaptación a las transformaciones del ambiente, por ejemplo, poblaciones de *Dichotomius problematicus* que habitan los pastizales no son tan alargados como los del bosque [25]. Pero no existen muchos estudios acerca de cómo el estado del suelo condiciona a los escarabajos peloteros. Algunas investigaciones relacionan respuestas de escarabajos peloteros a la compactación del suelo como resultado de actividades agropecuarias [26,27]; pero otros parámetros como la proporción de arcillas, humedad o la materia orgánica del suelo no han sido investigados. En general, los estudios acerca de escarabajos peloteros y el suelo se centran en los servicios ecosistémicos y su función ecológica, ya sea acerca de remoción fecal o el mejoramiento de la hidrología del suelo [28–30].

A pesar de que en los últimos años se han ampliado los estudios sobre la ecología de los escarabajos peloteros y su respuesta a la degradación del ecosistema [21,28,31], no existe suficiente información acerca de la relación entre determinados indicadores de salud del bosque y las comunidades de estos escarabajos. Dado que las condiciones de suelo y la cobertura de dosel son indicadores de salud del bosque y las comunidades de escarabajos responden al estado del mismo se espera encontrar una correlación entre estas variables. Por ello, este estudio tiene como objetivo evaluar las respuestas de las comunidades de escarabajos peloteros a las condiciones del suelo y la cobertura de dosel en ecosistemas riparios con distintos niveles de degradación. Para esto se determinaron las diferencias que presentan estos ecosistemas riparios en las condiciones de suelo, la cobertura de dosel y las comunidades de escarabajos

peloteros, y posteriormente se evaluó la relación que existe entre las variables ambientales y las comunidades de escarabajos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio se localiza cerca de La Joya de los Sachas, Orellana, en la cuenca alta del Río Jivino Rojo. Los sitios de muestreo están ubicados en las coordenadas 00° 7' 22.2" S, 76° 59' 7.2" O a una elevación de 320 m.s.n.m. sin variaciones marcadas en el relieve (Fig. 1). El ecosistema está clasificado como Bosque Siempreverde de Tierras Bajas del Napo-Curaray [32], tiene un clima húmedo tropical con un promedio de precipitaciones mensual de entre 150 a 350 mm y un rango de temperatura anual promedio que oscila entre los 26 y 27.5°C [33].

Esta pertenece a la parroquia rural Rumipamba, la cual está habitada por alrededor de 2000 personas distribuidas en pequeñas villas o casas aisladas. La mayor parte de sus habitantes son granjeros que basan su economía en la producción agrícola y ganadera dentro de sus propiedades. Esto ha llevado a una transformación del paisaje: los bosques primarios se han reducido a un 23% de la cobertura original mientras que los pastizales para ganado vacuno ocupan actualmente el 55% de la superficie de la división política [34].

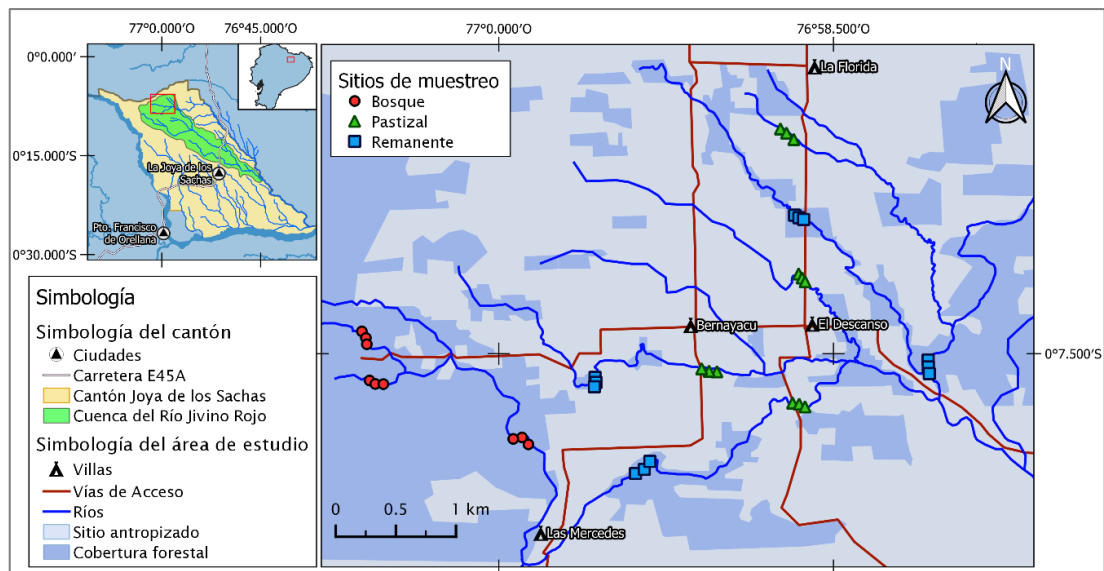


Figura 1: Ubicación del sitio de estudio y diseño de muestreo establecido en la parroquia Rumipamba, cantón Joya de los Sachas.

Realizado por: Kevin Merizalde, 2023.

Para este estudio los tratamientos fueron delimitados de acuerdo a las condiciones del hábitat (Fig. 2), estos se describen como:

Bosque: Bosque nativo poco o nada intervenido con exuberante vegetación, con una extensión aproximada de 150 Km². Se ubica en la parte alta de la cuenca y recarga los afluentes que conforman el Río Jivino Rojo. Posee arroyos pequeños, algunos efímeros durante la temporada seca, que tienen un valle poco pronunciado no superior a los 3 metros con respecto a la meseta.

Pastizal: Son secciones de la zona riparia con muy poca o nula cobertura arbórea y predominio de hierbas y gramíneas dispuestas para el forrajeo de ganado vacuno. Se extienden a través de la pendiente del valle y la meseta, según los límites de la propiedad. Los valles tienen entre 20 y 30 metros de desnivel con respecto a la meseta y una pendiente que varía entre 30° y 45°.

Remanente: Son remanentes de bosque nativo con intervención moderada, resultantes del proceso de fragmentación. Está conformado por planicies de inundación y el valle del río que en conjunto se extienden entre 50 y 100 m a cada lado del río. Estos se prolongan paralelos a los ríos con algunas secciones discontinuas o más angostas, y están rodeados de pastizales y plantaciones de cacao, maíz o palma aceitera. La morfología del valle es similar a la de los pastizales.

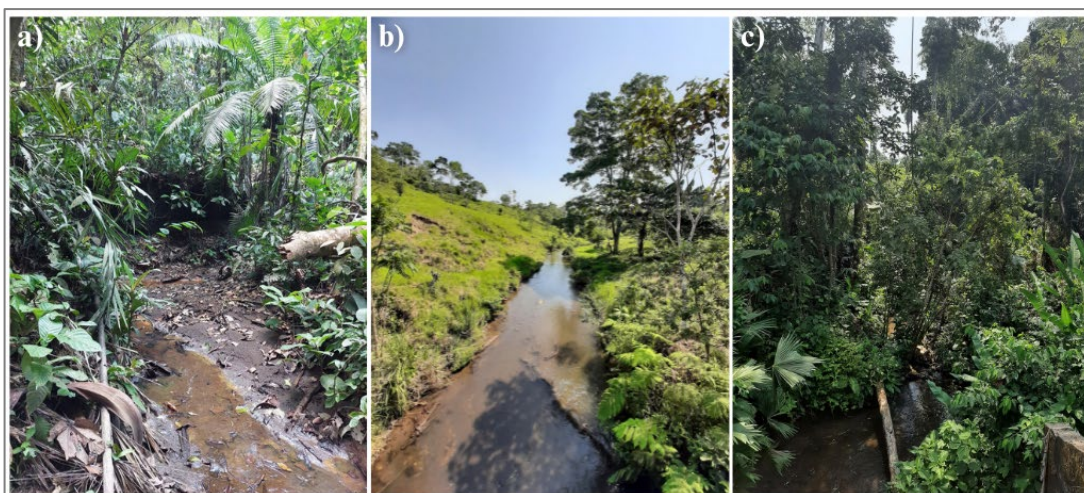


Figura 2: Fotografías de los tratamientos establecidos. a) Bosque continuo, b) Pastizal, c) Remanente de bosque.

Realizado por: Kevin Merizalde, 2023.

Diseño de muestreo

Nuestro enfoque primero se centró en identificar posibles diferencias entre los tratamientos con respecto a las comunidades de escarabajos y las variables ambientales. Para ello, empleamos medidas como la abundancia, riqueza de especies y la diversidad alfa de escarabajos peloteros, como indicadores de la composición de sus comunidades. Y registramos datos relacionados con las propiedades fisicoquímicas del suelo, tales como el pH, la conductividad (CES), la densidad aparente, contenido de materia orgánica (COS) y compactación, junto con la cobertura del dosel, que incluyó la densidad y altura del mismo. Posteriormente nuestro enfoque consistió en evaluar las posibles diferencias entre los tratamientos para luego determinar el efecto que tienen las variables ambientales sobre la comunidad de escarabajos peloteros. Con ello logramos entender las diferencias iniciales de las variables entre los tratamientos y el posterior efecto de las variables ambientales en las comunidades.

Para ello, durante la primera semana de octubre de 2022 se realizó un único muestreo. Durante este periodo se extrajeron muestras de suelo y se establecieron las trampas pitfall en cada sitio para retirarlas tras 48 horas y colocarlas en un sitio distinto. Establecimos 11 sitios de muestreo, distribuidos en 3 sitios de Bosque, 4 de Pastizal y 4 de Remanente. Estos sitios los delimitamos como secciones de 100 metros paralelas al río separados a más de 500 metros entre sí (Fig. 1). Cada sitio consta de 3 réplicas o puntos de muestreo de escarabajos y de evaluación de variables ambientales,

dispuestos en intervalos de 50 metros y que suman un total de 33 puntos (Fig. 3). Estos puntos garantizaron la continuidad en el uso del suelo en un radio de 50 metros a su alrededor, reduciendo así la influencia de escarabajos provenientes de áreas circundantes y evitando el solapamiento de trampas [35,36].

Cada punto incluye una trampa pitfall para escarabajos como centroide ubicada entre 5 y 10 metros de la orilla del río. Las variables ambientales son evaluadas en una parcela circular de 5 metros de radio con respecto a la trampa de escarabajos. En ella se estimó la densidad y altura del dosel, se midió la compactación del suelo, y se extrajo muestras de suelo (Fig. 3). El registro fotográfico, descripciones, fechas, horas y coordenadas fueron anotados en un proyecto de Epicollect5 a través de un smartphone [37].

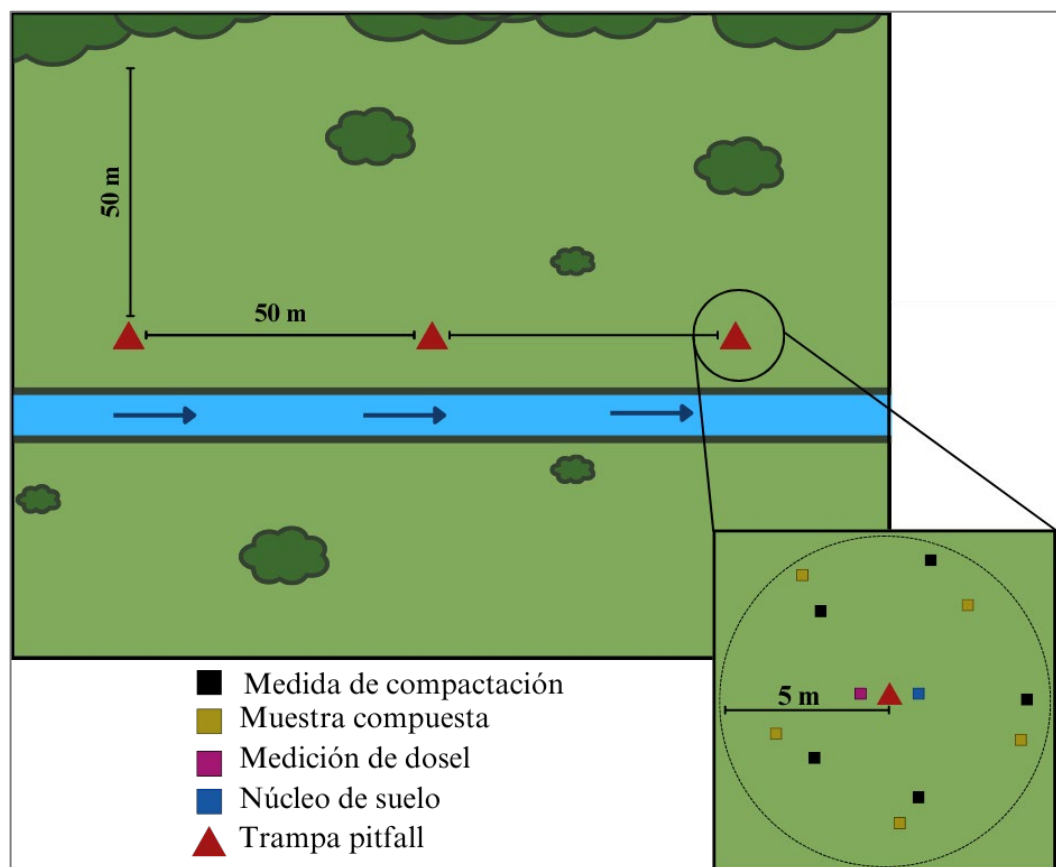


Figura 3: Diseño de muestreo. Espaciado de transectos (sitios), extracción de muestras y evaluación de parámetros ambientales.

Realizado por: Kevin Merizalde, 2023.

Evaluación de la cobertura de dosel

El estado de la cobertura de dosel es un indicador del estado de conservación del bosque y la capacidad del mismo para mantener las condiciones del microhábitat [13]. Para estimar la densidad del dosel usamos Canopy Capture [38], esta es una aplicación que calcula la densidad de dosel en tiempo real a través de fotografías tomadas con un smartphone [39]. La altura del dosel se midió con un distanciómetro láser Nikon apuntando la copa de los árboles.

Análisis de suelo

En el campo se extrajeron muestras y se evaluó la compactación del suelo en cada sitio con sus 3 respectivas réplicas (33 puntos). Para estimar la compactación se empleó un medidor de compactación AgraTronix, se hicieron 5 mediciones hasta los 20 cm de profundidad y se registró la media de las mismas. Para evaluar las propiedades fisicoquímicas del suelo se siguieron protocolos de laboratorio [40–42]. Esta metodología requiere 0.5 kg de una muestra de los primeros 20 cm de suelo y un núcleo de suelo de 5 cm tomado a 10 cm de profundidad. El núcleo de suelo se seca, pesa y mide su volumen para determinar su densidad aparente, mientras que para determinar el pH y la conductividad eléctrica se preparan suspensiones en proporciones 1:2 y se miden los parámetros con un medidor HANNA HI98129 - HI98130. Por último, se deshidrata y calcina una porción de la muestra para calcular el contenido de materia orgánica.

Muestreo e identificación de escarabajos peloteros

Para el muestreo de los escarabajos peloteros se utilizaron trampas pitfall cebadas con heces humanas. Consiste en un vaso plástico de un litro enterrado a nivel del suelo en el que se agregan 500 mL de una solución de agua, sal y detergente. El cebo consiste en 50 g de heces humanas envueltas en una gasa de algodón que se suspende sobre el vaso y se cubre con una hoja grande para proteger de la lluvia. Las trampas se revisaron tras 48 h, los especímenes recolectados fueron guardados en bolsas de nylon y preservados en alcohol al 70% [15]. Durante la fase de laboratorio se llevó a cabo la limpieza, montaje y etiquetado de los individuos para su posterior identificación. Las especies fueron identificadas usando claves taxonómicas, investigaciones de revisión taxonómica de especies, un conjunto de datos almacenados en la web y una colección

de referencia [43–47]. Los individuos que no pudieron ser identificados a nivel de especie se registraron como morfotipos a nivel de género o indicando su afinidad (Aff.) a una especie.

La recolección de escarabajos se llevó a cabo bajo el contrato marco establecido con el Ministerio de Ambiente y Transición Ecológica (MAATE-DBI-CM-2021-0177). Las muestras curadas serán enviadas al Museo QCAZ de la Pontificia Universidad Católica de Quito.

Análisis de datos

Con los datos recopilados, se crearon 2 matrices: una matriz de conteo de especies de escarabajos peloteros y otra con las variables ambientales del dosel (altura y densidad de la copa) y del suelo (pH, conductividad eléctrica, carbono orgánico, densidad aparente, compactación) en relación a las 11 muestras. Se realizaron cálculos para determinar la abundancia, la riqueza de especies y el índice de diversidad de Shannon-Wiener (diversidad alfa). Luego se evaluó, evaluamos el esfuerzo de muestreo y comparamos la riqueza de especies encontradas en cada tratamiento mediante una curva de acumulación.

La significancia estadística entre los tratamientos se determinó a través de análisis de varianza (ANOVA), seguido de las pruebas post hoc (Test de Tukey HSD) a un nivel de significancia de 5%. Se sometieron al contraste las variables dependientes (abundancia, riqueza de especies y diversidad alfa de escarabajos peloteros) y las variables ambientales o independientes (pH, conductividad eléctrica, carbono orgánico del suelo, compactación, densidad aparente, densidad del dosel y altura del dosel).

Para comprender la variabilidad en la composición de las especies entre los tratamientos, utilizamos tanto índices cualitativos (Índice de Whittaker) como cuantitativos (Distancias de Bray-Curtis). Calculamos los promedios de estos índices para identificar las diferencias en la composición de especies que hay entre los tratamientos y entre los sitios de un mismo tratamiento. Luego utilizamos la matriz de abundancias para llevar a cabo un análisis de patrones multinivel mediante 9999 permutaciones, con el propósito de discernir las posibles asociaciones de las especies con diferentes tratamientos. A continuación, aplicamos una transformación logarítmica

$\log(x+1)$ a la matriz de abundancias para llevar a cabo un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) basado en las distancias de Bray-Curtis.

Para evaluar el efecto de las variables ambientales sobre las comunidades de escarabajos peloteros, utilizamos modelos lineales generalizados (GLM). En este proceso se removieron aquellas variables ambientales correlacionadas que podrían generar multicolinealidad en el modelo. Con ello nos quedamos con la conductividad eléctrica, carbono orgánico y compactación del suelo como nuestras variables predictoras. Los modelos seleccionados se ajustan a la distribución de error gamma según la naturaleza de los datos. Seleccionamos los modelos más adecuados según el índice de Akaike (AIC). A partir de estos modelos pudimos determinar cuáles variables predictoras influyen sobre las respuestas observadas en la abundancia, riqueza de especie y diversidad alfa. Todos estos análisis estadísticos fueron desarrollados a través del software R versión 4.2.0 [48].

RESULTADOS

Composición de la comunidad de escarabajos peloteros

En todo el estudio se recolectaron en total 1293 individuos que pertenecen a 42 especies y morfoespecies (Tabla 1). Según las curvas de acumulación (Fig. 4), el número de especies podría ser mayor en los tratamientos de Remanente y Bosque dado que sus curvas no se estabilizaron. De las 42 especies encontradas, 19 mostraron asociación con alguno de los tratamientos según el análisis de patrones multinivel (method=r.g.).

Tabla 1: Número de especies por tratamiento y análisis de patrones multinivel para determinar la asociación de las especies con los sitios con sus niveles de significancia (BO=Bosque; RE=Remanente; PA=Pastizal).

Especies	Asociación	Remanente	Pastizal	Bosque	Suma
<i>Canthon sp1</i>	-	1			1
<i>Canthon sp2</i>	-	2			2
<i>Canthon fulgidus</i>	BO **			8	8
<i>Canthon luteicollis</i>	-	11		9	20
<i>Coprophanaeus telamon</i>	BO **	1		8	9

<i>Deltochilum orbignyi amazonicum</i>	BO ***	3		13	16
<i>Deltochilum batesi</i>	-	1		2	3
<i>Deltochilum carinatum</i>	BO **	1		7	8
<i>Deltochilum crenulipes</i>	BO *	36		55	91
<i>Deltochilum orbiculare</i>	-			1	1
<i>Dichotomius boreus</i>	-			4	4
<i>Dichotomius mamillatus</i>	-	64		26	90
<i>Dichotomius ohausi</i>	BO+RE *	35	3	15	53
<i>Dichotomius podalirius</i>	-	10		13	23
<i>Dichotomius problematicus</i>	-	1		1	2
<i>Dichotomius sp1</i>	-			1	1
<i>Eurysternus caribaeus</i>	BO ***	21		133	154
<i>Eurysternus cayennensis</i>	BO **	3		10	13
<i>Eurysternus foedus</i>	-	3		7	10
<i>Eurysternus hamaticollis</i>	BO ***	22		140	162
<i>Eurysternus hypocrita</i>	-	5		10	15
<i>Eurysternus lanuginosus</i>	-	7		7	14
<i>Eurysternus plebejus</i>	-	27		5	32
<i>Eurysternus vastiorum</i>	BO *	7		11	18
<i>Eurysternus wittmerorum</i>	BO *	1		7	8
<i>Malagoniella astyanax</i>	-	1		1	2
<i>Ontherus aff. appendiculatus</i>	-	1		3	4
<i>Ontherus diabolicus</i>	-	1			1
<i>Ontherus laminifer</i>	-	1		1	2
<i>Ontherus pubens</i>	PA **	17	67	15	99
<i>Onthophagus marginicollis</i>	PA **	4	16	2	22
<i>Onthophagus rubrescense</i>	BO **	31	3	81	115
<i>Onthophagus sp1</i>	-	2	12	1	15
<i>Onthophagus xanthomerus</i>	RE ***	81	7	1	89
<i>Oxysternon conspicillatum</i>	BO ***			10	10
<i>Oxysternon silenus smaragdinum</i>	-	17		11	28
<i>Scatimus sp1</i>	-	1		1	2

<i>Scybalocanthos sp1</i>	RE **	9		9
<i>Sylvicanthos proseni</i>	BO **	24	103	127
<i>Uroxys sp1</i>	-		2	2
<i>Uroxys sp2</i>	RE *	7		7
<i>Uroxys sp3</i>	-	1		1
Suma total		460	108	725
Riqueza de especies		36	6	42

Realizado por: Kevin Merizalde, 2023.

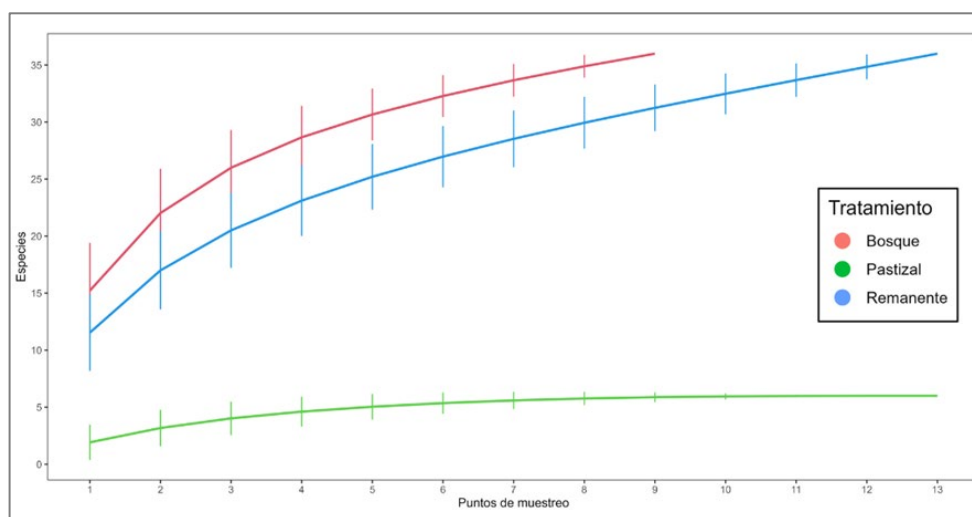


Figura 4: Curvas de acumulación de especies para cada tratamiento. Los puntos de muestreo (submuestra) representan las trampas de escarabajos clasificadas por su tratamiento y la acumulación de especies.

Realizado por: Kevin Merizalde, 2023.

Al evaluar las diferencias que presentan los tratamientos en su abundancia, riqueza de especies y diversidad alfa encontramos que las muestras de Bosque presentaron las cifras más altas, seguidas de Remanente y por último Pastizal. A través del ANOVA se determinó que los tratamientos presentaron diferencias en su abundancia ($p=0.02$), riqueza de especies ($p=6.6e-5$) y diversidad alfa ($p=0.002$) (Fig. 5). Según el test de Tukey HSD, no existieron diferencias significativas entre Bosque-Remanente en ninguna de las 3 variables, pero si hubo diferencias entre Bosque-Pastizal en todas las variables. Las comparaciones entre Remanente-Pastizal presentaron diferencias en la riqueza de especies ($p=0.0001$) y la diversidad alfa ($p=0.003$), pero no en su abundancia ($p=0.345$). La distribución de estas especies es un aspecto relevante. Se observaron 6 especies en los tres tratamientos, mientras que 24 especies se encontraron tanto en el bosque como en el remanente. Además, tanto el bosque como el remanente tienen 6 especies exclusivas (Fig. 6).

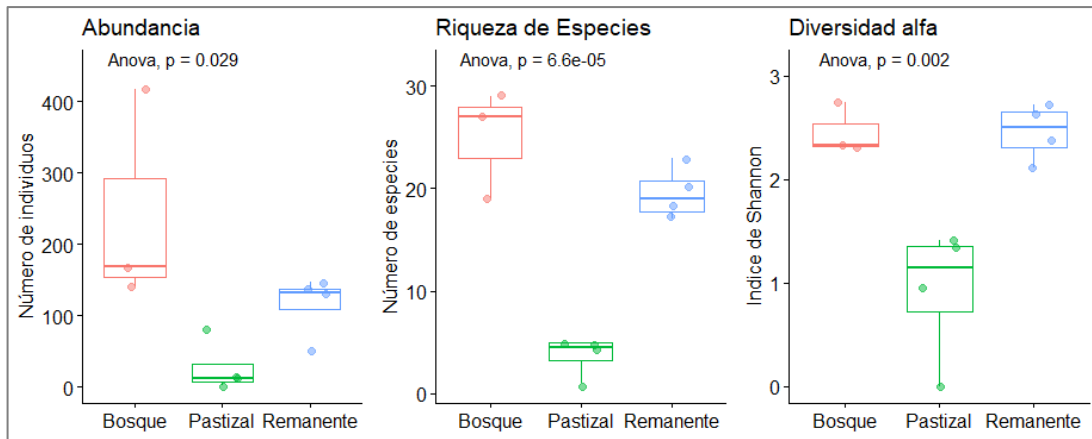


Figura 5: Comparación de abundancia, riqueza de especies y diversidad alfa de los sitios.
Realizado por: Kevin Merizalde, 2023.

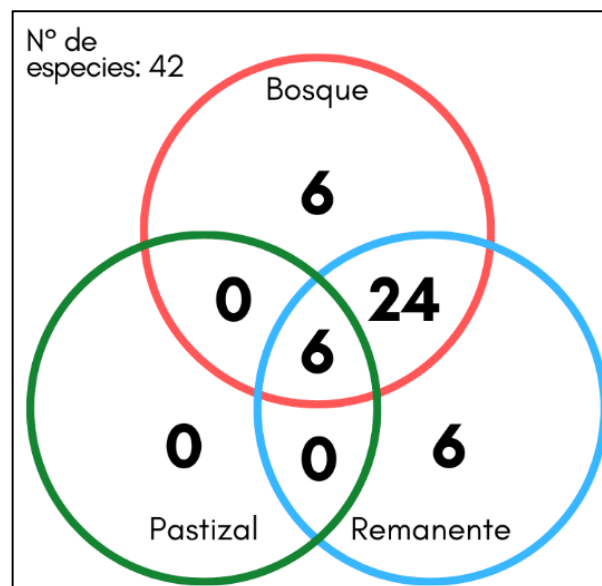


Figura 6: Diagrama del número de especies compartidas entre los tratamientos.
Realizado por: Kevin Merizalde, 2023.

Los índices de diversidad-beta de la tabla 2 permiten estudiar la variación de la composición de cada sitio, y señalan diferencias altas y moderadas entre los tratamientos. El índice de Bray-Curtis señala diferencias más altas que el índice de Whittaker ya que toma en cuenta las abundancias por sitio, lo que aumenta la disimilitud entre estos. El índice de Whittaker, permite distinguir la uniformidad de especies entre los sitios al evaluar presencia/ausencia; es por eso que los sitios del mismo tratamiento tienen cifras bajas, a excepción de la prueba de Remanente, que señala una variabilidad entre sitios más alta (0.64) que los otros 2 tratamientos.

Tabla 2. Promedio de índices de diversidad-beta (Whittaker y Bray-Curtis) para determinar las diferencias cualitativas y cuantitativas por cada sitio de muestreo.

		Bosque	Pastizal	Remanente
WHITTAKER (W)	Bosque	0.33	-	-
	Pastizal	0.88	0.20	-
	Remanente	0.60	0.78	0.64
BRAY CURTIS (B-C)	Bosque	0.53	-	-
	Pastizal	0.95	0.73	-
	Remanente	0.69	0.88	0.61

Realizado por: Kevin Merizalde, 2023.

La representación del análisis NMDS (Fig. 7) presenta diferencias al generar 2 clústeres, en donde los sitios de Remanente y Bosque se agrupan y excluyen las trampas de Pastizal. El stress es bajo (0.0444), lo que indica que hay un buen grado de ajuste en la representación. El conglomerado de la izquierda consta de las muestras de Remanente y Bosque que están bastante próximas y señala similitud entre ellas y el de la derecha incluye las muestras de Pastizal de forma más dispersa.

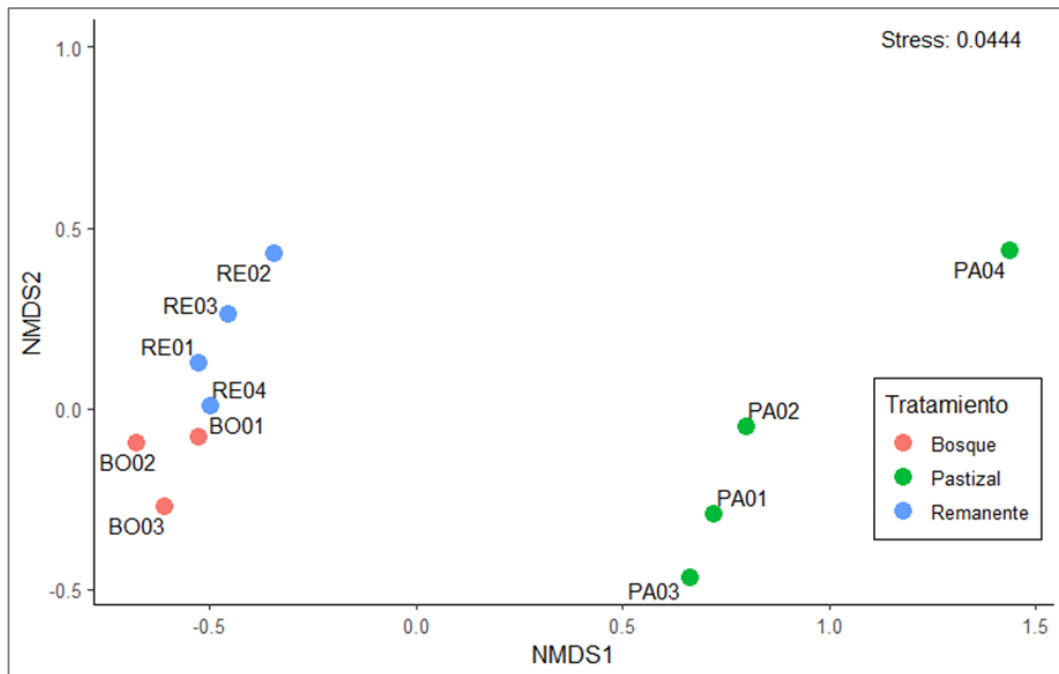


Figura 7: Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de las comunidades de escarabajos peloter.

Realizado por: Kevin Merizalde, 2023.

Condiciones ambientales

Los tratamientos presentaron diferencias en 5 de las 7 variables ambientales evaluadas (Fig. 8). No se identificaron diferencias estadísticamente significativas entre los grupos en términos de conductividad eléctrica ($p=0.13$) y contenido de carbono orgánico ($p=0.19$). Por el contrario, se observaron diferencias en el pH ($p=1.6e-03$), donde el bosque presentó un pH más ácido ($\bar{X}=5.47$; $\sigma=0.15$) en comparación con los demás tratamientos. Los pastizales exhibieron valores superiores que lo diferencian de los otros tratamientos en relación con la compactación del suelo ($\bar{X}=201$; $\sigma=21.35$) y la densidad aparente ($\bar{X}=1.17$; $\sigma=0.11$), mientras que los otros dos tratamientos no mostraron diferencias mutuas. En otro orden de ideas, las discrepancias en la densidad ($p=1.2e-07$) y la altura del dosel ($p=3.2e-04$) se originaron debido a los valores bajos registrados en los pastizales para la densidad ($\bar{X}=7$; $\sigma=9.45$) y la altura del dosel ($\bar{X}=1.94$; $\sigma=1.23$).

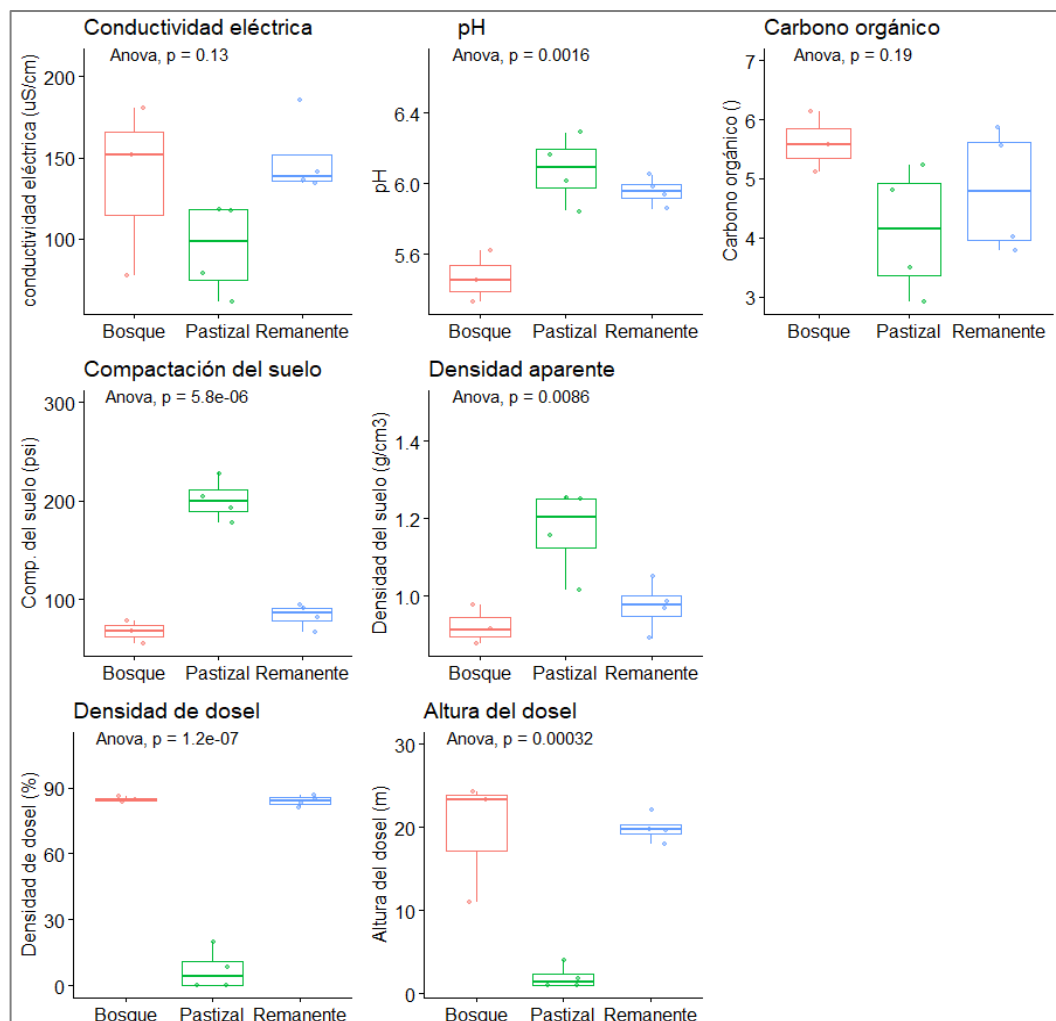


Figura 8: Distribución de las variables ambientales entre los tratamientos. El análisis de varianza señala que existen diferencias entre los tratamientos en todas las variables con excepción de la conductividad eléctrica y el carbono orgánico.

Realizado por: Kevin Merizalde. 2023

Relación entre las comunidades de escarabajos peloteros y las variables ambientales

Para desarrollar el modelo lineal generalizado, inicialmente se construyó una matriz de correlaciones basada en el coeficiente de correlación de Pearson entre las variables ambientales (Tabla 3). Esta señala que la variable compactación está correlacionada con densidad aparente del suelo ($r=0.83$), densidad de dosel ($r= -0.95$) y altura de dosel ($r= -0.91$). El pH y carbono orgánico del suelo (COS) tienen una correlación moderada ($r=-0.58$), mientras la conductividad eléctrica (CES) no parece relacionarse con alguno de los 2 grupos generados.

Tabla 3. Matriz de correlación de variables ambientales. Variables agrupadas de acuerdo a su grado de correlación según el coeficiente de Pearson. COS= Carbono orgánico del suelo; CES = Conductividad eléctrica del suelo

	CE	pH	CO	Compac- tación	Densidad aparente	Densidad de dosel	Altura de dosel
CE	1.00	-0.23	0.38	-0.57	-0.71	0.61	0.78
pH	-0.23	1.00	-0.58	0.59	0.65	-0.58	-0.46
CO	0.38	-0.58	1.00	-0.45	-0.67	0.42	0.39
Compactación	-0.57	0.59	-0.45	1.00	0.83	-0.95	-0.91
Densidad aparente	-0.71	0.65	-0.67	0.83	1.00	-0.76	-0.78
Densidad de dosel	0.61	-0.58	0.42	-0.95	-0.76	1.00	0.92
Altura de dosel	0.78	-0.46	0.39	-0.91	-0.78	0.92	1.00

Realizado por: Kevin Merizalde, 2023.

Con las variables independientes seleccionadas, generamos varios modelos con el objetivo de encontrar el mejor ajuste posible para las variables dependientes (abundancia, riqueza de especies y diversidad alfa) (Tabla 4). Encontramos que las 3 variables seleccionadas tienen efecto sobre la abundancia: compactación ($z=-15.614$, $p<0.001$), el COS ($z=5.718$, $p<0.001$) y la CES ($z= 4.138$, $p<0.001$) son los predictores que generan el modelo con mejor ajuste para explicar la abundancia con distribución de error Poisson. El modelo que explica la riqueza de especies solo toma la compactación como variable predictora ($z=-6.864$, $p<0.001$) y también tiene una distribución de error Poisson. Al igual que el modelo de la diversidad alfa, que solo toma la compactación de suelo ($z=3.166$, $p=0.011$) pero con una distribución de error gamma y una

transformación de $x+0.01$ para evitar los valores nulos. Los modelos que explican la riqueza de especies y diversidad alfa se representaron a través de un gráfico de dispersión (Fig. 9). Estos modelos explican la respuesta de la riqueza de especies y la diversidad alfa a la compactación del suelo. La abundancia es explicada por un modelo que tiene a la compactación, carbono orgánico y conductividad eléctrica del suelo como predictores y no pueden ser representados en un gráfico de 2 dimensiones.

Tabla 4. Selección de modelos bajo el criterio del Índice de Akaike (AIC). Los GLM generados incluye la adición de 1 o más variables y algunas incluyen la interacción. COS= Carbono orgánico del suelo; CES = Conductividad eléctrica del suelo

Fórmula	AIC
Abundancia	
abundancia ~ compactación	424.38
abundancia ~ compactación + CO	390.13
abundancia ~ compactación * CO	391.75
abundancia ~ compactación + CO + CE	374.46
abundancia ~ compactación + CO * CE	376.46
Riqueza de especies	
especies ~ compactación	55.72
especies ~ compactación + CO	56.38
especies ~ compactación * CO	57.64
especies ~ compactación + CO + CE	57.46
especies ~ compactación + CO * CE	59.28
Diversidad alfa	
diversidad ~ compactación	38.55
diversidad ~ compactación + CO	40.51
diversidad ~ compactación * CO	41.75
diversidad ~ compactación + CO + CE	42.29
diversidad ~ compactación + CO * CE	44.17

Realizado por: Kevin Merizalde, 2023.

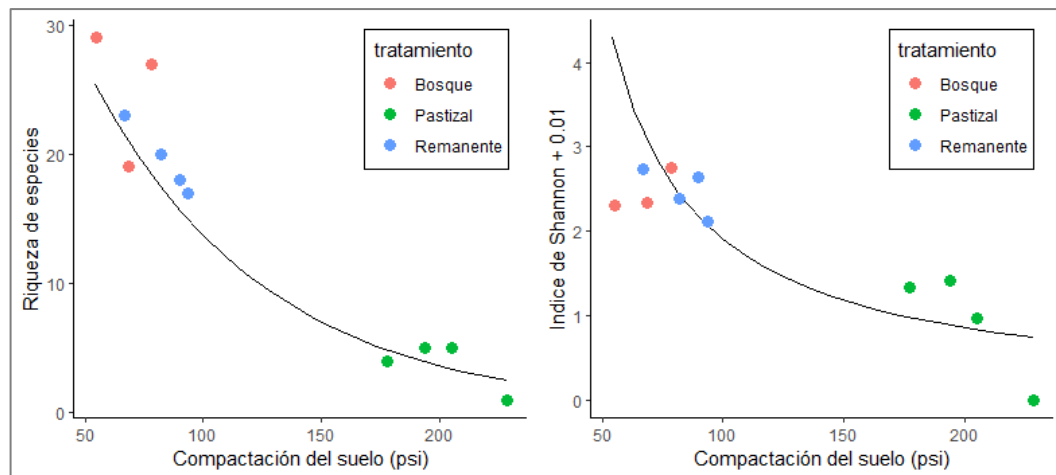


Figura 9: Modelos de relación de variables ambientales y de comunidad de escarabajos peloteros.

Realizado por: Kevin Merizalde, 2023

DISCUSIÓN

Composición de la comunidad de escarabajos peloteros

En nuestro estudio se encontraron 33 especies y 9 morfoespecies de las 202 que registra el Ecuador [19]. Esta es una cifra significativa, considerando que investigaciones recientes, cercanas al área de estudio, han encontrado entre 69 y 37 especies en zonas mejor preservadas y con un mayor esfuerzo de muestreo [17,49–51]. Nuestro resultado se favoreció por ejecutar el muestreo durante la temporada seca (octubre), lo que favorece la abundancia y riqueza de especies durante los muestreos [51]; esto también pudo haber favorecido la diferenciación en los tratamientos en cuanto a la diversidad alfa. Las altas temperaturas y baja humedad generan escenarios más hostiles en los pastizales [52], desplazando todos los individuos hacia las zonas con mejor cobertura. Las diferencias encontradas en la abundancia y riqueza de especies de los tratamientos están asociadas al grado de conservación del hábitat. Un bosque preservado y con una amplia extensión preserva la funcionalidad del ecosistema en todos sus componentes, lo que favorece a las comunidades de escarabajos [53]. Mientras tanto los remanentes presentan un deterioro determinado por la fragmentación, pero mantienen algunas condiciones del bosque; por ello no presentan diferencias en cuanto a la riqueza de especies, pero sí en la abundancia relativa de estas. Esta reducción en el número de individuos se puede vincular con la fragmentación del paisaje y la pérdida de continuidad

en su hábitat, que reduce los recursos disponibles para las poblaciones de escarabajos[54]. Por último, los escasos registros que presentan los pastizales pueden estar asociados a la pérdida total del hábitat y el desplazamiento de los mismos a otros remanentes.

El no haber encontrado diferencias en la riqueza de especies del bosque con respecto al remanente se puede asociar al esfuerzo de muestreo. Las curvas de acumulación (Fig. 4) indican que con un mayor esfuerzo de muestreo se pueden encontrar más especies en el bosque. Las diferencias también se harían evidentes en su biomasa o en rasgos funcionales como el tamaño [25], que también son respuestas a las variaciones en sus hábitats.

La tasa de recambio de especies también habla de la estructura de estas comunidades. Los sitios de Remanente presentan diferencias entre sus comunidades ($W=0.64$; $B-C=0.61$), que son comparables al grado de disimilitud que tienen con sitios de Bosque ($W=0.60$; $B-C=0.69$). Se espera que los sitios de un mismo tratamiento presenten índices bajos debido a que comparten condiciones similares, sin embargo los índices de este tratamiento están arriba de 0.6. Esto se asocia con la capacidad que tienen los remanentes para albergar especies generalistas de hábitats adyacentes [55] y que estos están suficientemente distanciados para tener una composición distinta. De este modo, los remanentes no solo presentan índices de diversidad alfa moderados sino también presentan distintas comunidades de escarabajos entre sí.

La diversidad encontrada en los bosques está directamente vinculada con el nivel de conservación y funcionalidad del mismo. Estudios en la región han demostrado cómo el estado de conservación o remediación del bosque influyen directamente en las comunidades de escarabajos [51]. Este ambiente se ve favorecido por las condiciones del hábitat y la disponibilidad de alimento que está fuertemente asociado a la presencia de mastofauna [20]. Es así que durante el muestreo se divisó una manada de monos numerosa, huellas de agutí y excavaciones de armadillos, esto provee evidencia de poblaciones de mamíferos medianos. En este tratamiento destaca la abundancia de *Eurysternus caribaeus*, *Eurysternus hamaticollis* y *Sylvicanthon proseni*, esta última tiene hábito de rodador y este gremio ha visto vinculado con poblaciones de monos [56]. Se encontraron varios individuos de *E.caribaeus* y *E.hamaticollis* en una inspección rápida a las excretas del ganado en pastizales próximos al bosque continuo, estos son de tipo especies hospedadoras, es decir que habitan dentro del excremento; por lo que

es posible que las poblaciones en realidad se están viendo favorecidas por los recursos del bosque y del [55].

Diversas investigaciones señalan la importancia de los remanentes como albergues y conectores en paisajes antropizados. Estudios en la isla Borneo han encontrado que especies no generalistas de escarabajos peloteros necesitan estos remanentes para desplazarse [4,57] y que tales comportamientos son determinados por microclimas menos cálidos, producto de la vegetación remanente. En nuestro estudio encontramos mayor abundancia de los géneros *Dichotomius* y *Onthophagus*. *Dichotomius* es un género del grupo de los excavadores de hábito nocturno, con especies que miden entre 9-37 mm [44]; las especies nocturnas tienen la facilidad para desplazarse en entornos de cobertura discontinua durante la noche y refugiarse durante el día. Estos entornos van a ser dominados por especies ecológicamente generalistas y que se adaptan fácilmente a distintos escenarios [44], por lo que pueden estar tomando ventaja a diferencia de la competencia en el bosque nativo. Estos patrones pueden presentarse en las demás especies, aunque no hay suficiente información de estas especies para establecer tal causa como certeza.

La baja biodiversidad en los pastizales y el efecto que tiene la producción de ganado vacuno es un tema que ha sido ampliamente estudiado. Estos ambientes con poca o nula cobertura arbórea, suelos compactados, alimento limitado a las excretas del ganado y en algunos casos contaminados por antibióticos, repercuten en la comunidad de escarabajos [58–60]. Solo algunas especies de escarabajos han sido introducidos en otras regiones áridas para acelerar la descomposición de las excretas del ganado en ambientes secos[61,62], lo que habla de su tolerancia a las condiciones de un pastizal. En nuestro estudio se registraron algunas especies de *Ontherus*, que al tener hábito nocturno, se puede vincular con su capacidad de desplazamiento entre parches.

Las comunidades de escarabajos peloteros responden a la transformación de su entorno tanto en la riqueza de especies como en la abundancia relativa de estas. Bosques y remanentes presentan condiciones favorables para los escarabajos, aunque el segundo ya se ve afectado por la fragmentación. A pesar de ser una zona altamente antropizada, estos remanentes presentan un nivel de diversidad moderado y aparentemente están funcionando como albergue de especies generalistas que se desplazan entre distintos hábitats. Mientras los pastizales son prueba de lo estériles que pueden ser los ecosistemas en donde no se maneja de forma apropiada los recursos.

Estos indicadores no solo representan la comunidad de escarabajos sino también otros elementos que conforman el ecosistema e interactúan entre sí.

Condiciones ambientales

El cambio de uso de suelo también presenta respuestas en las condiciones abióticas, tales como cambios en los parámetros fisicoquímicos del suelo y la cobertura de dosel. Los suelos de nuestra zona de estudio son descritos como inceptisoles arcillosos y arenosos, de color rojizo, con baja fertilidad y fuertemente ácidos[63]. La acumulación de materia orgánica condiciona las propiedades del suelo, su descomposición genera ácidos orgánicos, los cuales reducen el pH, a la vez que mejora la conductividad eléctrica del suelo al modificar la capacidad de retención del agua [64]. La elevada precipitación de las zonas tropicales también condiciona el suelo mediante la lixiviación de iones y la retención de humedad que acelera la descomposición de materia orgánica [65]. Esto explica las lecturas obtenidas de las muestras de suelo del bosque continuo (Fig. 8), que sirve como tratamiento de control para nuestro estudio. A estas condiciones se suma la casi nula compactación del suelo, dado que no hay ningún proceso que afecte la integridad física de este. Al igual que el mantenimiento de la cobertura de dosel, el cual se preserva debido a que no existe aprovechamiento maderable en el bosque y está debidamente estratificado y con un dosel moderadamente cerrado, estos resultados son indicadores de un bosque en buenas condiciones y sirven como referencia para contrastar con los otros tratamientos.

Los remanentes no presentan diferencias significativas con el bosque continuo, lo cual puede estar asociado a un buen nivel de conservación. Tienen cifras de compactación bajas, al igual que una cobertura de dosel similar a la del bosque. El carbono orgánico en el suelo es, en promedio, inferior al del bosque, aunque representa diferencias significativas, similar al patrón encontrado con la conductividad eléctrica. Sin embargo, el pH es menos ácido, esto puede estar relacionado a las cifras más bajas del carbono orgánico u otras variables que no fueron revisadas en este estudio. Aspectos como la morfología del río, la forma del valle, pendiente del terreno, o el régimen de inundación del río son otros factores que podrían afectar el ciclado del carbono en los ecosistemas riparios [66].

Los pastizales presentan diferencias significativas en cada variable y estas se asocian con el deterioro que tienen estos ambientes. La eliminación de casi cualquier tipo de

vegetación maderable reduce la cobertura casi a cero, con ciertas excepciones en las que se mantienen rastrojos o vegetación herbácea. La compactación está determinada por la erosión del suelo causada por la pérdida de la cobertura vegetal y el pastoreo del ganado [67], llevando el suelo a condiciones extremas para varias formas de vida. El lavado de la capa de materia orgánica y exposición del suelo arcilloso reduce en algunos sitios el porcentaje de materia orgánica, y consecuentemente reduce la acidez del suelo y la conductividad [64]. A pesar de ser entornos altamente antropizados, estos no presentan una mayor conductividad debido a que no se emplean fertilizantes para los pastizales y no existen afloramientos naturales que puedan incrementar la salinidad. Estos indicadores señalan condiciones hostiles para flora y fauna, desplazando la diversidad de estos entornos.

Las condiciones del suelo y el dosel también responden al nivel de deterioro del ecosistema al igual que las comunidades de escarabajos. Aparentemente, los parámetros físico químicos del suelo están vinculados con la cantidad de materia orgánica que estos almacenan, y responden a la erosión que presentan los pastizales. A pesar que las variables de cobertura de dosel presentan diferencias significativas, no se encontraron sistemas intermedios como los de uso silvopastoril o rastrojos, que pudieran proveer más información. A pesar de ello, las variables seleccionadas proveen evidencias de la transformación del ecosistema.

Relación entre las comunidades de escarabajos peloteros y las variables ambientales

La compactación del suelo es una de las variables que más influye en las comunidades de escarabajos peloteros. Está correlacionada con la densidad aparente del suelo, la altura y densidad de dosel, los cuales son indicadores que dependen netamente de la estructura del bosque y el grado de intervención humana que tienen. El carbono orgánico del suelo y la conductividad eléctrica también influyen en el modelo que explica la abundancia pero no muestran relación con las demás variables de las comunidades de escarabajos.

La compactación del suelo está determinada por el tipo de suelo, vegetación predominante, la humedad, fauna edáfica [68]. Este afecta directamente las comunidades de escarabajos al generar una barrera física y limitar el ingreso de los escarabajos que suelen reposar en los primeros 10 cm de suelo. Los suelos compactados también restringen la llegada de otros organismos que se ven limitados

por sus capacidades físicas. Dado que estos mismos organismos forman parte del proceso de bioturbación, los suelos entran en un ciclo de esterilidad que se retroalimenta continuamente. Además, la variable está ligada a la densidad aparente del suelo dado que el aumento de la densidad del suelo es resultado de la compactación del mismo. Estos procesos de degradación son los que eventualmente dejan estériles los suelos y desplazan poblaciones de artrópodos en general.

La altura y densidad de dosel también presentan coeficientes de correlación altos con respecto a la compactación. Aunque la distribución de estas variables no sea la apropiada para explicar la relación existente, hay estudios que describen cómo la cobertura de dosel aumenta la diversidad de escarabajos y mejora sus funciones ecológicas [69]. El empleo de sistemas silvopastoriles, que pueden manejar uno y varios estratos en el dosel, supone un punto intermedio entre los pastizales y el bosque, lo cual reduce la esterilidad biológica en estos entornos y trae efectos positivos para la diversidad de escarabajos.

Las demás variables como el carbono orgánico, el pH y la conductividad eléctrica solo presentaron significancia estadística con respecto a la abundancia. Es probable que sean variables que no tienen un efecto directo sobre la ecología de las comunidades de escarabajos, ya sea en su ciclo reproductivo o alimentación. Además que estos parámetros fueron evaluados a 20 cm de profundidad, y algunas especies alcanzan mayores profundidades para reproducirse [70]. Visto desde el punto de vista de los servicios ecosistémicos, la incorporación de materia orgánica por parte de los escarabajos en el suelo modifica sus parámetros, pero existen otros factores como el tipo de suelo, tipos de vegetación, clima, humedad y actividad microbiana que tienen mayor influencia [26]. Si bien estas variables tienen algunas diferencias con respecto al uso de suelo, no parecen estar fuertemente relacionadas con la diversidad de escarabajos.

En conclusión, la relación más importante encontrada entre las variables ambientales propuestas y las comunidades de escarabajos yace en la compactación del suelo y las variables que se le correlacionan. Si bien encontramos patrones que responden al nivel de disturbio de estos ecosistemas tanto en las variables ambientales como de escarabajos, estos no parecen estar afectando de manera significativa o directa a las comunidades de escarabajos. Determinamos que los bosques nativos son esenciales para la conservación de la diversidad de escarabajos y que los remanentes preservan

una gran parte de esta diversidad como un reservorio. Las diferencias yacen en sus abundancias y la proporción de especies. Por otro lado, el deterioro que generan los pastizales remarca diferencias significativas en las variables ambientales y la diversidad de los escarabajos como prueba directa de la esterilidad de estos entornos. Y aunque no se hayan determinado relaciones directas entre todas las variables, las transformaciones del hábitat están presentes y están afectando las comunidades.

En este estudio mostramos cómo la degradación de los ecosistemas riparios a causa del cambio de uso de suelo se hace evidente en los componentes abióticos del mismo y la fauna que depende de estos hábitats. Además de presentar evidencia de la degradación, explica parcialmente cómo se ven afectadas las comunidades de escarabajos por variables ambientales que no han sido muy estudiadas, lo que mejora la comprensión de la ecología de estos insectos en el neotrópico. Al determinar que estas variables poseen poca dependencia o no están muy relacionadas, provee una vista completa del estado del ecosistema y refuerza las evaluaciones ambientales multidisciplinarias. Al no estar tan asociadas, estas variables permiten ampliar el panorama a la hora de determinar el estado de un ecosistema. Estos resultados también proveen una línea base para mejorar los planes de manejo de recursos en paisajes antropizados y planes de protección hídrica en la región. Parte de la literatura revisada previamente señala los beneficios que poseen los sistemas silvopastoriles a la hora de mitigar los efectos que producen la ganadería y el manejo inapropiado de los recursos. Con ello resalta la necesidad de generar alternativas frente al cambio global y la pérdida de diversidad en el mundo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Wantzen KM, Yule CM, Tockner K, Junk WJ. 7 - Riparian Wetlands of Tropical Streams. In: Dudgeon D, editor. *Tropical Stream Ecology*. London: Academic Press; 2008. pp. 199–217. doi:10.1016/B978-012088449-0.50009-1
2. Lees AC, Peres CA. Conservation Value of Remnant Riparian Forest Corridors of Varying Quality for Amazonian Birds and Mammals. *Conservation Biology*. 2008;22: 439–449. doi:10.1111/j.1523-1739.2007.00870.x
3. Şekercioğlu ÇH, Loarie SR, Oviedo-Brenes F, Mendenhall CD, Daily GC, Ehrlich PR. Tropical countryside riparian corridors provide critical habitat and connectivity for seed-dispersing forest birds in a fragmented landscape. *J Ornithol*. 2015;156: 343–353. doi:10.1007/s10336-015-1299-x
4. Williamson J, Slade EM, Luke SH, Swinfield T, Chung AYC, Coomes DA, et al. Riparian buffers act as microclimatic refugia in oil palm landscapes. Louzada J, editor. *J Appl Ecol*. 2021;58: 431–442. doi:10.1111/1365-2664.13784
5. Luke SH, Slade EM, Gray CL, Annammala KV, Drewer J, Williamson J, et al. Riparian buffers in tropical agriculture: Scientific support, effectiveness and directions for policy. Siqueira T, editor. *J Appl Ecol*. 2019;56: 85–92. doi:10.1111/1365-2664.13280
6. Corrêa MRJ, Bellagamba YM, Magalhães AP de, Martins JPV, Cruz AJ do R, Kozovitz AR, et al. Microhabitat structure and food availability modelling a small mammal assemblage in restored riparian forest remnants. *Mammalia*. 2018;82: 315–327. doi:10.1515/mammalia-2017-0026
7. Zimbres B, Peres CA, Penido G, Machado RB. Thresholds of riparian forest use by terrestrial mammals in a fragmented Amazonian deforestation frontier. *Biodivers Conserv*. 2018;27: 2815–2836. doi:10.1007/s10531-018-1571-5
8. University of Maryland, World Resources Institute. Global primary Forest Loss. In: Global Forest Watch [Internet]. 2 Jul 2023 [cited 2 Jul 2023]. Available: www.globalforestwatch.org.
9. Ramião JP, Cássio F, Pascoal C. Riparian land use and stream habitat regulate water quality. *Limnologia*. 2020;82: 125762. doi:10.1016/j.limno.2020.125762
10. Morin RS, United States Forest Service. Forest ecosystem health indicators. United States Department of Agriculture, Forest Service. 2020; 25.
11. Page-Dumroese DS, Sanchez FG, Udawatta RP, Perry C (Hobie), Gonzalez G. Soil health assessment of forest soils [Chapter 6]. In: Karlen, Douglas L; Stott, Diane E; Mikha, Maysoon M, eds *Approaches to Soil Health Analysis (First Edition, Vol 1) Soil Health Series*, Soils Science Society of America p 100-138. 2021;1: 100–138. doi:10.2136/soilhealth.vol1
12. Islam KR, Weil RR. Land use effects on soil quality in a tropical forest ecosystem of Bangladesh. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 2000;79: 9–16. doi:10.1016/S0167-8809(99)00145-0
13. Keppel G, Anderson S, Williams C, Kleindorfer S, O'Connell C. Microhabitats and canopy cover moderate high summer temperatures in a fragmented Mediterranean landscape. Silva LCR, editor. *PLoS ONE*. 2017;12: e0183106. doi:10.1371/journal.pone.0183106
14. Fornoff F, Staab M, Zhu C-D, Klein A-M. Multi-trophic communities re-establish with canopy cover and microclimate in a subtropical forest biodiversity experiment. *Oecologia*. 2021;196: 289–301. doi:10.1007/s00442-021-04921-y
15. Celi J, Davalos A. Manual de monitoreo. Los escarabajos peloteros como indicadores de la calidad ambiental. 1st ed. EcoCiencia; 2001.
16. Carrión-Paladines V, Fries A, Muñoz A, Castillo E, García-Ruiz R, Marín-Armijos D. Effects of Land-Use Change on the Community Structure of the Dung Beetle (Scarabaeinae) in an Altered Ecosystem in Southern Ecuador. *Insects*. 2021;12: 306. doi:10.3390/insects12040306
17. Carpio C, Donoso DA, Ramón G, Dangles O. Short term response of dung beetle communities to disturbance by road construction in the Ecuadorian Amazon. *Annales de la Société entomologique*

de France (NS). 2013;45: 455–469. doi:10.1080/00379271.2009.10697629

18. Domínguez D, Marín-Armijos D, Ruiz C. Structure of Dung Beetle Communities in an Altitudinal Gradient of Neotropical Dry Forest. *Neotrop Entomol.* 2015;44: 40–46. doi:10.1007/s13744-014-0261-6
19. Chamorro W, Armijos DM, Asenjo A, Vaz-De-Mello FZ. Scarabaeinae dung beetles from Ecuador: a catalog, nomenclatural acts, and distribution records. *ZooKeys* 826: 1–343. 2019;826: 1–343. doi:10.3897/ZOOKEYS.826.26488
20. Bogoni JA, da Silva PG, Peres CA. Co-declining mammal–dung beetle faunas throughout the Atlantic Forest biome of South America. *Ecography.* 2019;42: 1803–1818. doi:10.1111/ecog.04670
21. Giménez Gómez VC, Verdú JR, Guerra Alonso CB, Zurita GA. Relationship between land uses and diversity of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in the southern Atlantic forest of Argentina: which are the key factors? *Biodivers Conserv.* 2018;27: 3201–3213. doi:10.1007/s10531-018-1597-8
22. Nichols E, Larsen T, Spector S, Davis, A.L., Escobar, F., Favola, M., et al. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. *Bio Con.* 2007;137: 1–19. doi:https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.01.023
23. Correa CMA, da Silva PG, Puker A, Gil RL, Ferreira KR. Rainfall seasonality drives the spatiotemporal patterns of dung beetles in Amazonian forests in the arc of deforestation. *J Insect Conserv.* 2021;25: 453–463. doi:10.1007/s10841-021-00313-y
24. López-Bedoya P, Bohada-Murillo M, Ángel-Vallejo MC, Dorneles Audino L, Davis ALV, Geoff Gurr, et al. Primary forest loss and degradation reduces biodiversity and ecosystem functioning: A global meta-analysis using dung beetles as an indicator taxon. *J Appl Ecol.* 2022;59: 1572–1585. doi:https://doi.org/10.1111/1365-2664.14167
25. Marín-Armijos D, Chamba-Carrillo A, Pedersen KM. Morphometric changes on dung beetle *Dichotomius problematicus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) related to conversion of forest into grassland: A case of study in the Ecuadorian Amazonia. *Ecology and Evolution.* 2023;13: e9831. doi:10.1002/ece3.9831
26. Ma L, Weeraratne N, Gurusinghe S, Aktar J, Haque KMS, Eberbach P, et al. Dung Beetle Activity Is Soil-Type-Dependent and Modulates Pasture Growth and Associated Soil Microbiome. *Agronomy.* 2023;13: 325. doi:10.3390/agronomy13020325
27. Farias PM de, Hernández MIM. Dung Beetles Associated with Agroecosystems of Southern Brazil: Relationship with Soil Properties. *Rev Bras Ciênc Solo.* 2017;41. doi:10.1590/18069657rbcS20160248
28. Noriega JA, March-Salas M, Castillo S, García-Q H, Hortal J, Santos AMC. Human perturbations reduce dung beetle diversity and dung removal ecosystem function. *Biotropica.* 2021;53: 753–766. doi:10.1111/btp.12953
29. Keller N, van Meerveld I, Ghazoul J, Chiew LY, Philipson CD, Godoong E, et al. Dung beetles as hydrological engineers: effects of tunnelling on soil infiltration. *Ecological Entomology.* 2022;47: 84–94. doi:10.1111/een.13094
30. Jargalsaikhan P, Altangerel G, Enkhchimeg T, Aibek U, Bayartogtokh B. Variation in Dung Removal Rates by Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) in a Temperate, Dry Steppe Ecosystem. *Diversity.* 2023;15: 91. doi:10.3390/d15010091
31. deCastro-Arrazola I, Andrew NR, Berg MP, Curtsdotter A, Lumaret J-P, Menéndez R, et al. A trait-based framework for dung beetle functional ecology. *Journal of Animal Ecology.* 2023;92: 44–65. doi:10.1111/1365-2656.13829
32. Juan Guevara, Nigel Pitman, Hugo Mogollón, Carlos Cerón, Walter Palacios, PMV. Sector Napo-Curaray en: Sistema de Clasificación de los Ecosistemas del Ecuador Continental. Sistema de Clasificación de los Ecosistemas del Ecuador Continental. Quito, Ecuador: Ministerio del Ambiente del Ecuador; 2013. pp. 178–180.

33. GAD Municipal La Joya de los Sachas. Plan de desarrollo y ordenamiento territorial del cantón La Joya de los Sachas 2019-2023. GAD Municipal La Joya de los Sachas; 2020. Available: <https://munjoyasachas.gob.ec/index.php/canton/2013-05-10-16-33-47>
34. Gobierno Autónomo Parroquial de Rumipamba. Actualización del Plan de Desarrollo y Ordenamiento Territorial 2014-2019 Gobierno Autónomo Parroquial de Rumipamba. 2015. Available: http://app.sni.gob.ec/sni-link/sni/PORTAL_SNI/data_sigad_plus/sigadplusdocumentofinal/2260002240001_PDOT%20RUMI PAMBA%202015%20-%202019_22-06-2016_23-40-13.pdf
35. Larsen TH, Forsyth A. Trap Spacing and Transect Design for Dung Beetle Biodiversity Studies1. *Biotropica*. 2005;37: 322–325. doi:10.1111/j.1744-7429.2005.00042.x
36. Mora-Aguilar EF, Arriaga-Jiménez A, Correa CMA, Da Silva PG, Korasaki V, López-Bedoya PA, et al. Toward a standardized methodology for sampling dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in the Neotropics: A critical review. *Front Ecol Evol*. 2023;11: 1096208. doi:10.3389/fevo.2023.1096208
37. Centre for Genomic Pathogen Surveillance. Epicollect5. 2022 [cited 14 Jun 2022]. Available: <https://five.epicollect.net/>
38. Nikhil Patel. CanopyCapture. ApkOnline; 2018. Available: <https://nikp29.github.io/CanopyCapture/>
39. Lusk CH. A field test of forest canopy structure measurements with the CanopyCapture smartphone application. *PeerJ*. 2022;10: e13450. doi:10.7717/peerj.13450
40. Zagal E, Sadzawka R. A. PROTOCOLO DE MÉTODOS DE ANÁLISIS PARA SUELOS Y LODOS. Universidad de Concepción Facultad de de Agronomía Chillán. [cited 8 Jul 2022]. Available: <https://docplayer.es/16451644-Protocolo-de-metodos-de-analisis-para-suelos-y-lodos-universidad-de-concepcion-facultad-de-de-agronomia-chillan-erick-zagal-1-angelica-sadzawka-r-2.html>
41. Flores Delgadillo L. Manual de Procedimientos Analíticos Laboratorio de Física de Suelos. Universidad Nacional Autónoma de México: Instituto de Geología; 2010. Available: <https://docplayer.es/6383660-Manual-de-procedimientos-analiticos-fisica-de-suelos.html>
42. Cock JH, Alvarez DM, Estrada M. RASTA Rapid Soil and Terrain Assessment: Guía práctica para la caracterización del suelo y del terreno. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT); Corporación BIOTEC. Cali, Colombia: Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT); 2010. Available: <https://hdl.handle.net/10568/69682>
43. Chamorro W, Marín-Armijos D, Granda V, Vaz-de-Mello FZ. Listado de especies y clave de géneros y subgéneros de escarabajos estercoleros (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) presentes y presuntos para Ecuador. *Revista Colombiana de Entomología*. 2018;44: 72–100. doi:10.25100/socolen.v44i1.6545
44. Sarmiento-Garcés R, Amat-García G. Escarabajos del género *Dichotomius* Hope 1838 (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en Colombia. Instituto de Ciencias Naturales-Facultad de Ciencias Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia: ARFO editores; 2014. doi:10.13140/2.1.4692.9926
45. Gatty CA, Grández RVE, Peña PEP. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en bosques sobre arena blanca de la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, en la Amazonía peruana. *Ciencia Amazónica (Iquitos)*. 2020;8: 53–70. doi:10.22386/ca.v8i1.280
46. Génier F. Le genre *Eurysternus* Dalman, 1824 (Scarabaeidae: Scarabaeinae: Oniticellini), révision taxonomique et clés de détermination illustrées. *Pensoft*; 2009. doi:10.13140/RG.2.1.1627.9129
47. Scratchpads. Scarabaeinae dung beetles. <https://scarabaeinae.myspecies.info/>; Scratchpads; 2015. doi:10.15468/TCGU1G
48. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing.; 2016. Available: <https://www.r-project.org/>
49. Espinoza VR, Noriega JA. Diversity of the dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in an altitudinal gradient in the east slope of los Andes, Napo province, Ecuador. *Neotropical Biodiversity*. 2018;4:

50. Chamorro WR, Gallo FO, Delgado S, Enríquez SI, Guasumba V, López-Iborra G. Los escarabajos estercoleros (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) del Bosque Protector Oglán Alto, Pastaza, Ecuador. *Biota Colombiana*. 2019;20: 34–49. doi:10.21068/C2019.V20N01A03
51. Pozo-Rivera WE, Quiloango-Chimarro C, Paredes X, Landívar M, Chiriboga C, Hidalgo D, et al. Response of dung beetle diversity to remediation of soil ecosystems in the Ecuadorian Amazon. *PeerJ*. 2023;11: e14975. doi:10.7717/peerj.14975
52. Righi CA, Sandoval Rodríguez C, Ferreira ENL, Godoy WAC, Cognato AI. Microclimatic Conditions for Dung Beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) Occurrence: Land Use System as a Determining Factor. *Environmental Entomology*. 2018;47: 1420–1430. doi:10.1093/ee/nvy163
53. Bicknell JE, Phelps SP, Davies RG, Mann DJ, Struebig MJ, Davies ZG. Dung beetles as indicators for rapid impact assessments: Evaluating best practice forestry in the neotropics. *Ecological Indicators*. 2014;43: 154–161. doi:10.1016/j.ecolind.2014.02.030
54. Rivera JD, da Silva PG, Favila ME. Landscape effects on taxonomic and functional diversity of dung beetle assemblages in a highly fragmented tropical forest. *Forest Ecology and Management*. 2021;496: 119390. doi:10.1016/j.foreco.2021.119390
55. Silva RJ, Storck-Tonon D, Vaz-de-Mello FZ. Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeinae) persistence in Amazonian forest fragments and adjacent pastures: biogeographic implications for alpha and beta diversity. *J Insect Conserv*. 2016;20: 549–564. doi:10.1007/s10841-016-9885-7
56. Estrada A, Halffter G, Coates-Estrada R, Meritt DA. Dung beetles attracted to mammalian herbivore (*Alouatta palliata*) and omnivore (*Nasua narica*) dung in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 1993;9: 45–54. doi:10.1017/S0266467400006933
57. Gray REJ, Rodriguez LF, Lewis OT, Chung AYC, Ovaskainen O, Slade EM. Movement of forest-dependent dung beetles through riparian buffers in Bornean oil palm plantations. *Journal of Applied Ecology*. 2022;59: 238–250. doi:10.1111/1365-2664.14049
58. Martínez LJ, Zinck JA. Temporal variation of soil compaction and deterioration of soil quality in pasture areas of Colombian Amazonia. *Soil and Tillage Research*. 2004;75: 3–18. doi:10.1016/j.still.2002.12.001
59. Tovar HL, Correa CMA, Lumaret J-P, López-Bedoya PA, Navarro B, Tovar V, et al. Effect of Antiparasitic Management of Cattle on the Diversity and Functional Structure of Dung Beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) Assemblages in the Colombian Caribbean. *Diversity*. 2023;15: 555. doi:10.3390/d15040555
60. Verdú JR, Lobo JM, Sánchez-Piñero F, Gallego B, Numa C, Lumaret J-P, et al. Ivermectin residues disrupt dung beetle diversity, soil properties and ecosystem functioning: An interdisciplinary field study. *Science of The Total Environment*. 2018;618: 219–228. doi:10.1016/j.scitotenv.2017.10.331
61. Dadour IR, Cook DF, Neesam C. Dispersal of dung containing ivermectin in the field by *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bulletin of Entomological Research*. 1999;89: 119–123. doi:10.1017/S000748539900019X
62. Doube BM, Macqueen A, Ridsdill-Smith TJ, Weir TA. CHAPTER 15. Native and Introduced Dung Beetles in Australia. CHAPTER 15 Native and Introduced Dung Beetles in Australia. Princeton University Press; 2014. pp. 255–278. doi:10.1515/9781400862092.255
63. Díaz A. Caracterización de los suelos de la Amazonía ecuatoriana. La Joya de los Sachas, Ecuador: INIAP, Estación Experimental Central de la Amazonía; 2018. Available: <http://repositorio.iniap.gob.ec/handle/41000/5446>
64. Bot A, Benites J. The importance of soil organic matter: key to drought-resistant soil and sustained food production. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations; 2005.
65. Zhao Z, Liu G, Liu Q, Huang C, Li H, Wu C. Distribution Characteristics and Seasonal Variation of Soil Nutrients in the Mun River Basin, Thailand. *IJERPH*. 2018;15: 1818. doi:10.3390/ijerph15091818

66. Zhang Q, Wang Z, Yao Y, Kong W, Zhao Z, Shao M, et al. Effects of slope morphology and position on soil nutrients after deforestation in the hilly loess region of China. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 2021;321: 107615. doi:10.1016/j.agee.2021.107615
67. Jie C, Jing-zhang C, Man-zhi T, Zi-tong G. Soil degradation: a global problem endangering sustainable development. *J Geogr Sci*. 2002;12: 243–252. doi:10.1007/BF02837480
68. Batey T. Soil compaction and soil management – a review. *Soil Use and Management*. 2009;25: 335–345. doi:10.1111/j.1475-2743.2009.00236.x
69. Gómez-Cifuentes A, Vespa N, Semmartín M, Zurita G. Canopy cover is a key factor to preserve the ecological functions of dung beetles in the southern Atlantic Forest. *Applied Soil Ecology*. 2020;154: 103652. doi:10.1016/j.apsoil.2020.103652
70. Gregory N, Gómez A, Oliveira TMF de S, Nichols E. Big dung beetles dig deeper: trait-based consequences for faecal parasite transmission. *International Journal for Parasitology*. 2015;45: 101–105. doi:10.1016/j.ijpara.2014.10.006