



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales Departamento de Ecología, Genética y
Evolución

**Influencia de la estacionalidad en la respuesta al disturbio
antrópico: diversidad taxonómica y funcional de escarabajos
estercoleros en bosques subtropicales**

Tesis presentada para optar al título de Doctora de la Universidad de Buenos Aires en el
área Ciencias Biológicas

Celeste Beatriz Guerra Alonso

Directora: María Isabel Bellocq

Director Adjunto: Gustavo Andrés Zurita

Consejera de estudios: María Busch

Lugar de trabajo: Instituto de Biología Subtropical-Nodo Puerto Iguazú-Conicet-UNaM

Fecha de defensa: 27/02/2020

Influencia de la estacionalidad en la respuesta al disturbio antrópico: diversidad taxonómica y funcional de escarabajos estercoleros en bosques subtropicales

RESUMEN

El filtrado ambiental es el mecanismo principal en el proceso de formación de ensamblajes en los ambientes disturbados; el disturbio antrópico modifica los filtros ambientales que afectan a su vez a las comunidades biológicas (riqueza y estructura) en los diferentes biomas. El objetivo general de esta tesis es evaluar la influencia de factores locales y regionales (y su interacción) como determinantes de la respuesta a la ganadería (diversidad taxonómica y funcional) de los ensamblajes de escarabajos estercoleros en bosques subtropicales de Argentina. Como hipótesis general se propone que la respuesta de las comunidades de escarabajos estercoleros a la ganadería depende de la similitud ambiental entre los ambientes nativos y disturbados determinada por la interacción de factores que actúan a escala regional y local (mayor similitud ambiental menor efecto de la ganadería). A partir de esta hipótesis se espera un mayor efecto en la diversidad taxonómica y funcional en regiones donde la ganadería genera un mayor contraste en las condiciones ambientales con el bosque nativo. A su vez, dentro de cada región, se esperan mayores cambios en las comunidades en sistemas ganaderos que impliquen mayor contraste con el bosque nativo (pasturas abiertas vs. sistemas silvopastoriles). Para estudiar y comparar la diversidad de escarabajos estercoleros en áreas ganaderas de bosques con diferente estacionalidad en las precipitaciones, se seleccionaron tres bosques subtropicales de Argentina: el Bosque Atlántico, el Chaco Húmedo y el Chaco Seco. Se comparó la diversidad taxonómica y funcional entre ambientes dentro de cada región y entre regiones y se relacionaron con los cambios en las condiciones ambientales. En las dos regiones con baja estacionalidad de precipitaciones (el Chaco Húmedo y el Bosque Atlántico) la diversidad de escarabajos estercoleros en áreas abiertas de ganado difirió marcadamente del bosque nativo y del sistema silvopastoril; en contraste, en la región que muestra la mayor estacionalidad en precipitaciones (Chaco Seco) las diferencias en diversidad no fueron evidentes. En cuanto a las variables ambientales, tanto en el Chaco Húmedo como en el Bosque

Atlántico, las pasturas presentan baja cobertura de la vegetación y mayor temperatura a nivel del suelo en comparación con el bosque nativo, mientras que en el Chaco Seco las condiciones ambientales entre el ambiente nativo y las áreas ganaderas fueron similares. En conclusión, la respuesta de los ensamblajes de escarabajos estercoleros al manejo ganadero es contexto dependiente; los factores que actúan a escala local y regional interactúan para producir diferentes patrones espaciales de respuesta de los ensamblajes a los usos de la tierra en función del contexto regional.

Palabras claves: bosques subtropicales, diversidad funcional, diversidad taxonómica, filtrado ambiental, ganadería, similitud ambiental, sistemas silvopastoriles.

Influence of seasonality on the response to anthropic disturbance: taxonomic and functional diversity of dung beetles in subtropical forests.

ABSTRACT

Environmental filtering is the primary mechanism in the process of communities' assemblage in disturbed environments. Anthropic disturbances modify the condition of environmental filters that affect richness and composition of biological communities in different biomes. The general objective of this thesis was to evaluate the influence of local and regional factors (and their interaction) as the determinants of the taxonomic and functional response to livestock management of dung beetle assemblages in subtropical forests of Argentina. As a general hypothesis, I proposed that the response of dung beetle communities to livestock depends on the environmental similarity between native and disturbed environments determined by the interaction of factors acting on a regional and local scale (the greater the environmental similarity, the lesser the effect of livestock). From this hypothesis, I expected a greater effect on the taxonomic and the functional diversity in regions where livestock management generates a stronger contrast in environmental conditions with the native forest. In turn, within each region, I expected stronger changes in assemblages in livestock systems that imply higher contrast with the native forest (open pastures vs. silvopastoral systems). To study and compare the diversity of dung beetles in livestock areas of forests with different seasonality, I sampled three subtropical forests of Argentina: the Atlantic Forest, the Humid Chaco and the Dry Chaco. Taxonomic and functional diversity among environments (native forest, open pastures and silvopastoral systems) within each region and among regions was compared and related to changes in environmental

conditions. In the two regions with low rainfall seasonality (the Humid Chaco and the Atlantic Forest) the diversity of dung beetles in open pastures strongly differed from the native forest and the silvopastoral system; in contrast, in the region with the greatest rainfall seasonality (Dry Chaco) differences in diversity were not evident. Regarding environmental variables, in both the Humid Chaco and the Atlantic Forest pastures showed higher contrast in vegetation structure and microclimatic conditions compared to the native forest, while in the Dry Chaco the environmental conditions among native environment and the cattle areas were more similar. In conclusion, the response of copro-necrophagous beetle assemblages to livestock management cannot be generalized for all biomes; factors acting at local and regional scales interact to produce different spatial patterns of diversity response to land uses depending on the regional context.

Keywords: environmental filtering, environmental similarity, functional diversity, livestock, silvopastoral systems, subtropical forests, taxonomic diversity.

AGRADECIMIENTOS

A mi madre, Norma, gracias Mami por estar siempre, en los momentos más desesperantes al poner un toque de calma, una solución o simplemente un gran voto de confianza en mi, además de MUCHA, pero MUCHA oración, paciencia y amor. A *María*, mi otra Madre, por su guía y protección en todo momento.

A mis directores Malé y Gustavo, que sin conocerme casi, hace 5 años atrás aceptaron dirigirme y apoyarme en este doctorado. A Malé por su apoyo constante, por enseñarme a plantearme preguntas interesantes, por marcarme siempre el norte, y por darme un espacio en el ECOMA, esta demás decir que me hubiera gustado que haya podido ver esta tesis finalizada. La voy a extrañar mucho y recordar siempre. A Gustavo infinitas gracias por ayudarme en esta etapa tanto en el campo como en lo académico, a aconsejarme siempre sobre todo en momentos de dudas, y muchas pero muchas gracias por la paciencia. La ayuda, consejos, enseñanzas y apoyo de ambos fueron fundamentales para llegar a buen término con esta tesis. Muchas gracias a ambos por todo!

Al Instituto de Biología Subtropical (IBS) nodo Iguazú, de la Universidad Nacional de Misiones y el CONICET, por haberme dado el lugar de trabajo en Puerto Iguazú. A la Universidad de Buenos Aires por brindarme la oportunidad de hacer la carrera de doctorado de calidad y gratuita. Al CONICET por haberme otorgado la beca doctoral. Y a todos los compañeros y amigos del CeIBA/ IBS por haber compartido esta etapa conmigo. Muchísimas gracias también a los jurados que se interesaron y accedieron a evaluar mi trabajo.

Al ECOMA, por ser ese grupo de compañeros y amigos que todo el mundo debería tener cuando estas haciendo un doctorado y cuando no, también. Gracias a todos por ayudarme con los trámites en la facultad, por los consejos, por la buena onda y alegría que siempre tienen y contagian. A Caro Ramos, Santi Santoandré, Pame Pairo, Caro Pinto, Anahí Vaccaro, Martín y Flor gracias a todos por el apoyo en cada paso del doctorado, y a la distancia en momentos tristes.

A Caro Pinto y su mamá Rosana por darme un espacio en su casa en varias ocasiones. A Ludmila Bubica amiga de San Juan por brindarme también un lugar en su casa varias veces que fui a Buenos Aires. A Juan Pablo, amigo de San Juan por darme una mano con las traducciones en inglés.

Al Dr. Fernando Vaz-de-Mello por ayudarme con las identificaciones de escarabajos y por compartir su vasto conocimiento sobre ellos.

Al GEFUCE, en especial a Ana Munévar, Andrés Gómez y Natalia Vespa por su ayuda en el campo, por sus clases de manejo durante las campañas en Misiones y por las varias sacadas de la camioneta del barro y sobre todo por su amistad, compañía y consejos. A Santi Velazco por mostrarme que siempre se puede saber más de R.

A mi hermano Julio, a Juan Morales, a Fernando Folleto y Agustín Solari por acompañarme al Chaco, donde el sol calienta mucho y la lluvia llega poco. Por las tortas fritas, los asados y los pozos para las trampas de caída. No solo soportaron el calor, las garrapatas, la falta de agua, los muchos km de caminatas, una camioneta quedada en el barro, sino que además lo hicieron con muy buen humor y una predisposición que no se encuentra en cualquier lado. A Gaby Sánchez, amiga de San Juan por su ayuda en

Formosa, gracias por dejar ducharme en tu casa, después de 9 días sin tocar un baño y gracias por la cama y los rosquitos!!!

A los chacreros de Misiones y dueños de estancias en el Chaco y Formosa que me permitieron muestrear en sus campos.

A todos aquellos que donaron cebos (caca), esta tesis no podría haberse hecho sin sus aportes diarios, meses antes de cada campaña, Anahí, Gustavo, Geno, Andrés, Ana, Naty V, Amalia, Julio, Fernando, Juan, Agustín y los míos también.

Finalmente a mi familia, a mis padres Julio y Norma, por darme la oportunidad de estudiar, a mis hermanos Daniela, Marcelo, Ana, Julio y Jesús y mis sobrinos, Pía, Álvaro, Isa, Pauli, Esteban, Guadi y Ángeles por acompañarme a la distancia y esperarme siempre en San Juan y recargarme de energías y cariño. A Lucas por hacerme reír y llenarme de momentos lindos, por su amor, compañía y sobre todo por brindarme contención en momentos difíciles y de muchos nervios en los últimos años de esta etapa. Nada de esto sería lindo, ni tendría sentido si no estuvieran ustedes a mi lado.

A mi Mamá

A Malé

ÍNDICE

RESUMEN.....	2
ABSTRACT	4
AGRADECIMIENTOS	6
CAPITULO I. MARCO TEÓRICO, OBJETIVOS E HIPÓTESIS	12
Ganadería y biodiversidad	12
Biodiversidad y conservación: el rol de las escalas	14
Componentes de la diversidad: desde una perspectiva taxonómica a una funcional	15
Filtrado ambiental y Disturbio Antrópico	17
Modelo de estudio: los escarabajos copro-necrófagos	20
Objetivos e Hipótesis	22
Esquema de la tesis	23
CAPITULO II. ÁREA DE ESTUDIO Y METODOS GENERALES	25
Área general de estudio	25
Caracterización de las regiones	25
Diseño experimental y de muestreo general	31
Colecta de escarabajos copro-necrófagos	33
Caracterización ambiental local y regional.....	34
Materiales y Métodos	34
Resultados.....	37
CAPITULO III. Estacionalidad y disturbio antrópico: efectos del remplazo del bosque nativo por ganadería sobre los ensambles taxonómicos de escarabajos copro-necrófagos	42
Introducción.....	42
Objetivos, hipótesis y predicciones	44
Materiales y Métodos	45
Análisis de datos	45
Resultados	51
Discusión.....	60

CAPITULO IV. Estacionalidad y disturbio antrópico: efectos del remplazo del bosque nativo por ganadería en la diversidad funcional de escarabajos copro-necrófagos	67
Introducción.....	67
Objetivos, hipótesis y predicciones	70
Materiales y Métodos	71
Caracterización de rasgos funcionales morfométricos	71
Análisis de datos	74
Resultados	78
Discusión.....	86
CAPITULO V. Especies y comunidades indicadoras de bosques y sistemas ganaderos según el bioma a escala local y regional.....	94
Introducción.....	94
Objetivo.....	96
Análisis de datos	96
Resultados	97
Discusión.....	102
CAPITULO VI. CONCLUSIONES	106
REFERENCIAS	109
APÉNDICES	135

CAPITULO I. MARCO TEÓRICO, OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Ganadería y biodiversidad

A escala global, el aumento de las áreas agrícolas constituye una de las principales causas de pérdida y fragmentación de los ecosistemas naturales (Sala *et al.* 2000, CBD 2010). Este proceso de degradación y reemplazo de los ecosistemas naturales conduce, generalmente, a una marcada pérdida de especies en las comunidades biológicas y cambios en su composición (Sala *et al.* 2000, Foley *et al.* 2005, Barnosky 2008, Ehrlich y Pringle 2008, Vignieri 2014) y tiende a homogeneizar la composición de las especies a través de las diferentes regiones (Edwards *et al.* 2015). Teniendo en cuenta el rol de la biodiversidad en el funcionamiento de los ecosistemas, tales como, la promoción de la producción de biomasa y la polinización (van del Plas, 2019), estos cambios comprometen, a su vez, la persistencia y la productividad futura de los ecosistemas naturales y antropogénicos (Vitousek *et al.* 1997, Baron *et al.* 2000, Chapin III *et al.* 2000, Cardinale *et al.* 2012, Hooper *et al.* 2012). En particular, el reemplazo del bosque nativo por áreas para ganadería es una de las principales causas de la crisis de la biodiversidad mundial (Firbank *et al.* 2007, Laurance *et al.* 2014).

La ganadería, a nivel global, constituye uno de los principales usos de la tierra, ocupando más de un cuarto de la superficie total del planeta (Steinfeld *et al.* 1997, 2006, Herrero *et al.* 2010, 2015, Robinson *et al.* 2014). Esta actividad tiene un impacto directo en la estructura, la composición y el funcionamiento de los ecosistemas, afectando tanto a las poblaciones y comunidades vegetales como animales (Eldridge *et al.* 2016). En este contexto de crisis global de biodiversidad, el desarrollo de sistemas ganaderos con mayor sustentabilidad ambiental es una prioridad en regiones de alta diversidad

biológica como las áreas tropicales y subtropicales (Herrero *et al.* 2010, Herrero y Thornton 2013, Salton *et al.* 2014).

Ante las tasas alarmantes de conversión de bosques tropicales y subtropicales en tierra destinadas a la agricultura, los sistemas agroforestales surgen como una modalidad alternativa de uso de la tierra con mayor potencial para el manejo y la conservación de la biodiversidad en ecosistemas de alta diversidad (McNeely y Schroth 2006, Bhagwat *et al.* 2008). Los sistemas agroforestales pueden clasificarse según sean predominantemente forestales con algún uso agrícola (por ejemplo ganadería) o agrícolas con la introducción de árboles (Sinclair 1999 citado por McAdam *et al.* 2008). Al retener algunos componentes del bosque nativo, los sistemas agroforestales mantienen un mayor porcentaje de la biodiversidad nativa en comparación con sistemas de monocultivo o pasturas, aunque no llegan a ser sustitutos de los ambientes naturales (McNeely y Schroth 2006, Neita y Escobar 2012).

Los árboles en los sistemas agroforestales amortiguan la variabilidad diaria y estacional de la temperatura del aire y del suelo (Moreno Marcos *et al.* 2007) y juegan un papel destacado en el proceso de fertilización del suelo, ya que las raíces aportan nutrientes de mayores profundidades para la vegetación herbácea (Young 2007). Por otro lado, la mineralización neta es más alta debajo del dosel que más allá de la cobertura del dosel (Gallardo *et al.* 2000). Como resultado, los suelos debajo de la copa de los árboles son más ricos en materia orgánica y nutrientes (Moreno *et al.* 2013). Estudios realizados mostraron una mayor riqueza y abundancia de especies al pasar de pastizales abiertos a condiciones agroforestales para varios taxones tales como, escarabajos carábidos y otros artrópodos (Burgess 1999), aves y murciélagos (Fischer *et al.* 2010).

De esta manera, si bien los sistemas agroforestales no reemplazan los bosques nativos, brindan refugio a especies nativas con cierta tolerancia a los disturbios, reducen la tasa de transformación de los entornos naturales y favorecen la conectividad funcional al actuar como corredores biológicos entre remanentes de ambientes naturales. Asimismo, los sistemas agroforestales proporcionan funciones y servicios ecosistémicos importantes, tales como secuestro de carbono, preservación de la calidad del agua, conservación de la biodiversidad, control de la desertificación, preservación del suelo, entre otros (Jose 2009).

Biodiversidad y conservación: el rol de las escalas

La conservación de la biodiversidad requiere la integración de estudios a diferentes escalas; desde una escala local, a regional (Poiani *et al.* 2000, Gonthier *et al.* 2014). A escala local, los estudios se enfocan en entender el rol de los filtros ambientales y las interacciones como determinantes de la abundancia de las poblaciones y la estructura de las comunidades (Lebrija-Trejos *et al.* 2010). Por otro lado, a mayor escala, se requieren estudios enfocados en los patrones regionales y en los potenciales mecanismos que influyen estos patrones (Wiens 1989, Gering *et al.* 2003, Lindenmayer *et al.* 2006, Cabeza *et al.* 2010,). A su vez, ambas escalas (local x regional) interactúan para determinar la respuesta de las comunidades a las perturbaciones humanas (Fillooy *et al.* 2010, 2018, Corbelli *et al.* 2015, Santoandré *et al.* 2019).

A escala local los patrones de respuesta de las comunidades a la sustitución de los bosques por áreas de ganado han sido bien descritas y las recomendaciones de conservación son claras para diferentes taxones, por ejemplo, la conservación de la

cobertura de dosel o la implementación de cortafuegos verdes (Stern *et al.* 2002, Nanni 2015, Giménez Gómez *et al.* 2018a). Sin embargo, los estudios que se centran en las escalas regionales son escasos (Barragán *et al.* 2014, Torres *et al.* 2014, Alvarado *et al.* 2018b). Todavía más escasos son los estudios que analizan, de manera simultánea, ambas escalas y la interacción de los factores que actúan en cada una, como determinante de los patrones de diversidad en áreas disturbadas. En este contexto, este trabajo es el primero en estudiar los efectos de la ganadería sobre patrones de diversidad biológica en el contexto de diferentes biomas de bosques subtropicales.

Componentes de la diversidad: desde una perspectiva taxonómica a una funcional

En la actualidad, muchos estudios de los patrones de diversidad ya no se limitan a la perspectiva taxonómica (riqueza, abundancia y composición de especies), sino que se han ampliado para comprender los cambios funcionales dentro y entre comunidades. La diversidad funcional se define como el valor e intervalo de los atributos de los organismos que influyen en el funcionamiento de un ecosistema (Tilman 2001). Para evaluar la diversidad funcional de una comunidad es necesario identificar los rasgos funcionales de las especies que la componen (Petchey *et al.* 2004). Estos rasgos pueden ser características morfológicas, fisiológicas y/o fenológicas medibles a nivel individual relacionados con el desempeño de los organismos (crecimiento, reproducción y supervivencia) para vivir en un ambiente determinado (rasgos respuesta) o en los efectos de dicho organismo sobre el funcionamiento del ecosistema (rasgos de efecto) (Lavorel y Garnier 2002, Violle *et al.* 2007). A su vez, los rasgos funcionales pueden estar relacionados con los procesos ecosistémicos (flujos de materia y energía), la

estabilidad de los ecosistemas (resistencia y resiliencia), las interacciones biológicas (intra e interespecíficas) y/o la modificación del hábitat (Hooper *et al.* 2005, Villéger *et al.* 2010, Meynard *et al.* 2011). El uso de rasgos funcionales basados en rasgos proporciona una manera poderosa de detectar los mecanismos de ensamblado de las comunidades (Kraft y Ackerly 2010), es decir la serie de mecanismos que determinan la estructura de las comunidades.

De esta manera, la diversidad funcional puede explicar la variación en el funcionamiento de los ecosistemas incluso cuando la riqueza de especies no lo hace (Cadotte *et al.* 2011). A su vez, los usos de la tierra pueden afectar la diversidad funcional de las comunidades de manera que no necesariamente se refleja en la diversidad taxonómica (Flynn *et al.* 2009). En un contexto de cambios ambientales rápidos y pérdida de biodiversidad, es esencial predecir los cambios en la composición de las especies y en el funcionamiento de los ecosistemas desde el nivel local al global (McGill *et al.* 2015, Rosenfeld 2002).

La diversidad biológica, tanto taxonómica como funcional, puede describirse a diferentes escalas, desde las comunidades locales hasta los gradientes regionales (Vinson y Hawkins 1998, Poiani *et al.* 2000, Hortal *et al.* 2010, Messier *et al.* 2010, Carmona *et al.* 2016). A gran escala los factores abióticos determinan los patrones de diversidad mientras que, a escala local, los factores bióticos tienen una mayor importancia estructurando las comunidades (Hortal *et al.* 2010).

Filtrado ambiental y Disturbio Antrópico

El proceso de formación de ensamble de una comunidad, consta de tres mecanismos secuenciales discretos que filtran un conjunto de especies residentes potenciales (“conjunto regional”). Uno de los procesos es debido a la capacidad de dispersión de las especies, un individuo/especie puede estar ausente de un sitio debido a su limitación de dispersión, luego las condiciones ambientales (el filtrado ambiental sensu stricto) determinarán si la especie puede establecerse o no en función de sus requerimientos de nicho, Finalmente cuando una especie logra llegar y puede persistir, debe soportar las interacciones bióticas con otras especies (competencia, predación, etc) (Kraft *et al.* 2015, Cadotte y Tucker 2017).

En estudios observacionales, si bien no se puede asegurar si la ausencia de una determinada especie en un sitio no pueda asegurarse que sea debido al efecto del filtrado ambiental o de otro mecanismo actuando en conjunto (limitaciones en la dispersión o interacciones negativas con otras especies), pero la presencia de una especie en un sitio si demuestra que la misma puede tolerar esas condiciones ambientales (Cadotte y Tucker 2017). Una interpretación del filtrado ambiental es que, si el fenotipo refleja la tolerancia a condiciones abióticas particulares, entonces se observarán similitudes fenotípicas en las especies co-ocurrentes cuando el filtrado ambiental estructura los ensamblajes locales. Por lo que, Cadotte y Tucker (2017) sostienen que los datos de observación siguen siendo informativos siempre que incluyan datos sobre las condiciones ambientales subyacentes y las correlaciones entre los rasgos fisiológicos y el medio ambiente validan los cambios de composición.

Si bien el filtrado ambiental ha sido objeto de varias discusiones recientes (Kraft *et al.* 2015, Cadotte y Tucker 2017), en esta tesis se lo propone como el mecanismo formador de ensamblajes que está por detrás del disturbio como principal causa de los cambios ambientales a escala local. El filtrado ambiental proporciona un marco teórico para entender, junto a las interacciones bióticas interespecíficas, los mecanismos de ensamblado de las comunidades (Keddy 1992, Kraft *et al.* 2015, Cadotte y Tucker 2017). El filtrado ambiental puede definirse *sensu stricto*, en ausencia de interacciones bióticas, como las condiciones ambientales y recursos que excluyen especies con límites fisiológicos o ecológicos (dados por los rasgos funcionales que expresan su nicho ecológico fundamental) que impiden que se establezcan o persistan en un determinado lugar (Kraft *et al.* 2015). De esta manera, a escala local, los factores abióticos actúan como filtros ambientales (Kraft *et al.* 2015). Estos filtros ecológicos están generalmente estructurados jerárquicamente y en las comunidades locales seleccionan un subconjunto de especies del pool regional que comparten rasgos funcionales (Keddy 1992, Pärtel *et al.* 1996, Harrison y Cornell 2008, Cornwell y Ackerly 2009, Guisan y Rahbek 2011).

A una mayor escala, la temperatura y las precipitaciones también actúan como filtros ecológicos, influyendo en los patrones regionales de diversidad (Diaz *et al.* 1998, Hawkins *et al.* 2003). La relación de las variables climáticas con los patrones taxonómicos de diversidad a esta escala ha sido descrita para muchos taxones, incluyendo plantas terrestres (O'Brien, 1998), vertebrados (Andrews y O'Brien 2000, Rahbek y Graves 2001, Dambros *et al.* 2015), insectos (Hawkins *et al.* 2003, Kerr *et al.* 1998), invertebrados acuáticos (Beaugrand y Reid 2003), peces (Hiddink y Ter

Hofstede 2008), patógenos humanos (Guernier *et al.* 2004, Jones *et al.* 2008) y corales (Fraser y Currie 1996, McClanahan *et al.* 2007), entre muchos otros. A esta escala también se estudió la relación de las variables climáticas con los patrones regionales de diversidad funcional de plantas (de Bello *et al.* 2006), insectos (Reymond *et al.* 2013) y mamíferos (Safi *et al.* 2011). En particular, estudios previos en áreas tropicales y subtropicales mostraron que el régimen de precipitaciones (particularmente la estacionalidad de las precipitaciones) es usualmente el factor predictivo más fuerte de los patrones regionales de diversidad (O'Brien 1993, Clinebell *et al.* 1995, Rahbek y Graves 2001, Hawkins *et al.* 2003, Peng *et al.* 2013).

La perturbación humana de los ecosistemas naturales puede actuar como un filtro ecológico a través de cambios en las condiciones ambientales (por ejemplo, eliminando directamente las especies residentes de las comunidades locales) o como un proceso que influye en la intensidad de otros filtros ecológicos (por ejemplo, alterando la disponibilidad de recursos) (Temperton *et al.* 2004, Myers y Harms 2009, Mayfield *et al.* 2010). Estudios previos mostraron que la respuesta de las poblaciones y comunidades a las perturbaciones humanas depende de la similitud entre el hábitat nativo y el hábitat disturbado (Filloy *et al.* 2018, Santoandré *et al.* 2019) ya que aquellos usos de la tierra que preservan la estructura del hábitat natural suelen preservar las condiciones de los filtros ecológicos (recursos o condiciones abióticas). Como consecuencia de esto, usos de la tierra que preservan el estado de los filtros ecológicos tienden a mantener la diversidad nativa de especies, mientras que los usos de la tierra que modifican fuertemente las condiciones de los filtros suelen favorecer principalmente a las especies extrarregionales o invasoras con diferentes requerimientos

ecológicos (Didham *et al.* 2007, Tscharrntke *et al.* 2008, Filloy *et al.* 2010, Corbelli *et al.* 2015, Filloy *et al.* 2018).

Mientras que, a escala local, diferentes usos de la tierra dentro de una región pueden ser vistos como un gradiente de aptitud para las especies nativas (Zurita y Bellocq 2012), la historia biogeográfica de las especies determina su nicho ecológico y, consecuentemente, su capacidad para establecerse en un contexto regional particular (Normand *et al.* 2009, Bartlett *et al.* 2012, Corbelli *et al.* 2015). De esta manera el contexto regional influye sobre la respuesta de las especies al disturbio a escala local. En este trabajo, se propone a las condiciones ambientales generadas por el disturbio, que operan a escala local, como mecanismo de filtrado ambiental en la formación de ensamblajes, que dependerá a su vez, de la similitud ambiental entre los ambientes naturales y disturbados generados por el contexto regional.

Modelo de estudio: los escarabajos copro-necrófagos

Los escarabajos copro-necrófagos, o estercoleros, de la subfamilia *Scarabaeinae* (*Coleóptera: Scarabaeidae*) son ampliamente usados como un taxón focal en estudios ecológicos debido a su alta diversidad, rangos de distribución amplios, sensibilidad al disturbio humano e importante rol en el funcionamiento de los ecosistemas (Spector 2006, Gardner *et al.* 2008b).

Una de las particularidades de este taxón es el proceso de relocalización de las heces que realizan para ser usado como sustrato de nidificación y para la construcción de nidos para alimentación de las crías. De acuerdo con el patrón de relocalización de las heces, los escarabajos copro-necrófagos pueden subdividirse en tres grupos: a) paracópridos o cavadores, b) telecópridos o rodadores y c) endocópridos o residentes. Los paracópridos cavan túneles en el suelo debajo del excremento y llevan fragmentos de estiércol a los extremos ciegos de esos túneles, donde los empaquetan en masas de crías (Halfpter y Edmonds 1982). Los telecópridos forman una bola con un trozo del excremento y, antes de enterrarlo, lo trasladan a cierta distancia haciéndolo rodar con sus patas traseras. Los endocópridos separan una porción del excremento y construyen su nido dentro o inmediatamente por debajo de las heces (Simmons y Ridsdill-Smith 2011).

En los ecosistemas terrestres, los escarabajos copro-necrófagos, a través de sus actividades de consumo y reubicación de estiércol, contribuyen significativamente a los procesos ecológicos del ciclo de los nutrientes, la bioturbación, la polinización y la dispersión de semillas (Andresen 2002, 2003, Losey y Vaughan 2006, Nichols *et al.* 2008). Estos procesos son de vital importancia en muchos ecosistemas, especialmente en sabanas y bosques tropicales (Hanski y Cambefort 1991), así como también en áreas pastoreadas por el ganado, donde la actividad de los escarabajos copro-necrófagos conduce a la disminución de poblaciones de plagas y parásitos presentes en las heces (Scholtz *et al.* 2011).

Objetivos e Hipótesis

El objetivo general de esta tesis es evaluar la influencia de factores locales y regionales (y su interacción) como determinantes de la respuesta a la ganadería (diversidad taxonómica y funcional) de los ensambles de escarabajos copro-necrófagos en tres bosques subtropicales de Argentina (Bosque Atlántico, Chaco Húmedo y Chaco Seco).

Los objetivos particulares que se desprenden del objetivo general son los siguientes:

- 1) Describir y comparar las condiciones ambientales entre usos ganaderos en las tres diferentes regiones (Capítulo II).
- 2) Describir la diversidad taxonómica de escarabajos copro-necrófagos en los tres bosques subtropicales (Capítulo III).
- 3) Describir la diversidad funcional (a partir de rasgos morfológicos) de escarabajos copro-necrófagos en los tres bosques (Capítulo IV).
- 4) Comparar la diversidad alfa y beta taxonómica y funcional de escarabajos copro-necrófagos en bosques nativos y áreas ganaderas en los tres contextos regionales diferenciados, principalmente, por los patrones de precipitación (tanto estacionalidad como cantidad total) (Capítulo III y IV).
- 5) Explorar el rol de los factores ambientales como determinantes de la respuesta de los ensambles a la ganadería escala local y regional (Capítulo III y IV).
- 6) Identificar las especies indicadoras y detectoras de cada ambiente en cada región y sistema de manejo ganadero (Capítulo V).
- 7) Conclusiones Generales (Capítulo VI).

Como hipótesis general de trabajo se propone que la respuesta de las comunidades de escarabajos copro-necrófagos a la ganadería depende de la similitud ambiental entre los ambientes nativos y disturbados determinada por la interacción de factores que actúan a escala regional y local (mayor similitud ambiental menor efecto de la ganadería). En esta tesis se define a la *similitud ambiental* como la semejanza en las condiciones ambientales (clima, condiciones microclimáticas y estructura de la vegetación) entre el ambiente natural (bosque nativo) y las áreas bajo uso ganadero. A partir de esta hipótesis se espera un mayor efecto de la ganadería (cambios en diversidad taxonómica y funcional) en regiones donde este uso de la tierra genere un mayor contraste en las condiciones ambientales con el bosque nativo (menor similitud ambiental). A su vez, dentro de cada región, se esperan mayores cambios en las comunidades en sistemas ganaderos que impliquen mayor contraste con el bosque nativo (pasturas abiertas vs. sistemas silvopastoriles).

Esquema de la tesis

Esta tesis se estructura en seis capítulos. En el primer capítulo se desarrolla la introducción general, donde se presenta el marco teórico común para todos los capítulos (mecanismos de ensamblado de comunidades y patrones regionales de diversidad), la hipótesis general, el objetivo general y los objetivos particulares. En el segundo capítulo se describe el área de estudio (regiones y sistemas ganaderos), el diseño experimental y de muestreo de escarabajos y variables ambientales y se describen y comparan los ambientes en función de sus características ambientales (Objetivo particular 1). Los capítulos tres, cuatro y cinco presentan sus propios objetivos, hipótesis, introducción y análisis de los datos. En el tercer y cuarto capítulo se analizan las diferencias entre tipos

de hábitats y regiones en relación con la diversidad alfa y beta taxonómica y funcional (Objetivo particular 2,3 y 4) y sus factores determinantes (Objetivo particular 5). En el quinto capítulo se identifican las especies indicadoras para cada ambiente y región (Objetivo particular 6). Finalmente, en el sexto capítulo se elaboran las conclusiones y recomendaciones de manejo para los diferentes sistemas ganaderos en función de las regiones (Objetivo particular 7).

CAPITULO II. ÁREA DE ESTUDIO Y METODOS GENERALES

Área general de estudio

Para estudiar y comparar la diversidad de escarabajos copro-necrófagos en áreas ganaderas de bosques con diferente estacionalidad en las precipitaciones, se seleccionaron tres bosques subtropicales de Argentina: el Bosque Atlántico del Alto Paraná (norte de Misiones), el Chaco Húmedo (noreste de Formosa y Chaco) y el Chaco Seco (noreste de Santiago del Estero). Estas regiones se encuentran clasificadas como bosques secos neotropicales estacionales de América del Sur (SNDFD en Prado 2000) (Figura 2.1). Las áreas de muestreo en cada región se ubicaron en una latitud similar (entre 25°58 'S - 26°48 'S), mostraron patrones similares de temperatura y difieren, principalmente, en la cantidad total y el patrón estacional de precipitaciones (Morello y Adámoli 1967, Cabrera 1976, Burkart *et al.* 1999, Oliveira-Filho y Fontes 2000, Brown 2006, Kottek *et al.* 2006). Para una descripción detallada ver Tabla 2.1.

Caracterización de las regiones

Bosque Atlántico del Alto Paraná

La región del Bosque Atlántico está caracterizada por un clima cálido templado, con una temperatura media anual de 20°C. Las precipitaciones están distribuidas a lo largo de todo el año y varían de 1600 mm a 2000 mm. La vegetación presenta una densa cobertura arbórea conformada por 4-5 estratos vegetales: tres estratos arbóreos, un estrato de bambúseas y arbustos, un estrato herbáceo y un estrato muscinal. Además, hay uno o más estratos de epífitas y un estrato de lianas (Cabrera 1976, Burkart *et al.* 1999, Oliveira-Filho y Fontes 2000, Kottek *et al.* 2006). El estrato superior de la selva

lo forman árboles de 20 a 30 m de altura entre los que se destacan especies como el guatambú blanco (*Balfourodendron riedelianum*), el laurel negro (*Nectandra saligna*), la cancharana (*Cabralea oblongifolia*), el cedro (*Cedrela fissilis*), el ibirá-peré (*Apuleia leiocarpa*), el anchico colorado (*Parapiptadenia rigida*), el incienso (*Myrocarpus frondosus*), el palo rosa (*Aspidosperma polyneuron*) y palmito (*Euterpe edulis*), lapacho (*Tabebuia impetiginosa*) y lapacho amarillo (*Tabebuia pulcherrima*). Entre los árboles medianos, cuyas copas forman un segundo estrato, se destacan el aguay (*Chrysophyllum gonocarpum*), el alecrin (*Holocalyx balansae*), el laurel amarillo (*Nectandra lanceolata*), el loro blanco (*Bastardiopsis densiflora*), el peteribí (*Cordia trichotoma*), entre otros. Un tercer estrato arbóreo de poca altura lo forman el cocú (*Allophylus edulis*), el maricá (*Mimosa bimucronata*), el guatatumba (*Gasearia sylvestris*), el lecherón (*Sebastiania brasiliensis*) y muchos otros. A su vez, en este estrato aparecen varias especies de helechos arborescentes (Cabrera 1976).

Parte de la superficie de la provincia de Misiones está cubierta por bosque nativo (en grandes áreas protegidas y pequeños fragmentos) y plantaciones comerciales de pino (*Pinus* spp.), araucaria (*Araucaria angustifolia*) y eucalipto (*Eucalyptus* spp.). Además, se encuentran cultivos de yerba mate (*Ilex paraguariensis*), maíz (*Zea mays*), mandioca (*Manihot esculenta*) y pasturas para ganado (*Brachiaria* sp. *Axonopus* sp.). Si bien la ganadería es una actividad que abarca pocas hectáreas en comparación con las otras regiones, en los últimos años ha crecido rápidamente y en la actualidad cuenta con cerca de 400 mil cabezas, abarcando una superficie aproximada de 350.000 ha (10% de la superficie provincial) (Censo 2019, Secretaria de Gobierno de Agroindustria de la Nación). La ganadería se desarrolla tanto en sistemas en pasturas a cielo abierto

(potreros) como en sistemas silvopastoriles de plantaciones forestales y en menor medida bajo monte nativo.

Chaco Húmedo

La región del Chaco Húmedo se caracteriza por un clima cálido, templado, con una temperatura media anual de 22 °C y temperaturas absolutas que pueden alcanzar máximos de más de 40 °C en verano y bajo cero en invierno. Las precipitaciones son altamente estacionales, con un período de lluvias en primavera-verano (octubre a abril) y una estación seca en invierno (junio a agosto) (Brown 2006). Las precipitaciones siguen un gradiente longitudinal de este a oeste, con registros máximos en el este que superan los 1.300 mm, disminuyendo a 750 mm en el oeste. A nivel regional, la vegetación es muy heterogénea, formando un complejo mosaico de bosques, praderas y humedales (Morello y Adámoli 1967, Cabrera 1976).

La comunidad clímax son los bosques de quebracho colorado (*Schinopsis balansae*) que alcanza los 25 m de altura y de quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*) con una altura de 20 m. Otras especies arbóreas importantes en esta comunidad son: el guayacán (*Caesalpinia paraguariensis*), la espina corona (*Gleditsia amorphoides*), el urunday (*Astronium balansae*), el ibirá-pitá (*Ruprechtia laxiflora*), el lapacho negro (*Tabebuia ipe*), el itin (*Prosopis kuntzei*) y otras. Como especies arbóreas secundarias pueden mencionarse el mistol (*Zizyphus mistol*), el algarrobo blanco (*Prosopis alba*), el algarrobo negro (*Prosopis nigra*), el tatané (*Pithecellobium scalare*), el saucillo (*Acanthosyris falcata*), el toro-ratai (*Tabebuia nodosa*), el ibirá-catú (*Phyllostylon rhamnoides*), el ibirá-niná (*Bumelia obtusifolia*), el churqui (*Acacia caven*), el aguay (*Chrysophyllum gonocarpum*), el chañar (*Geoffroea decorticans*), *Lithraea molleoides*,

Schinus sps., *Celtis* sps., y otros. Los arbustos son muy abundantes, especialmente cuando existe sobreexplotación ganadera, y forman matorrales impenetrables (Cabrera 1976), a veces llamados localmente "fachinales".

Con la fuerte valorización del precio de los campos pampeanos (principalmente como consecuencia de las altas cotizaciones de la soja), se intensificó la migración de la ganadería hacia las provincias del norte, en particular hacia la región del Chaco húmedo (Valenzuela de Mari 2002, Adámoli *et al.* 2011, Piquer-Rodríguez, *et al.* 2018). Desde 1977 al 2010 el porcentaje de superficie transformado a ganadería en el Chaco húmedo fue del 13,2% correspondiente a las escasas tierras "altas" o no inundables potencialmente agrícolas (Adámoli *et al.* 2011). El Chaco húmedo, concentra la mayor cantidad de cabezas del norte argentino, con una existencia superior a los 15.000.000 de animales (Oliva, 2019), se cultiva principalmente *Brachiarias* sp., *Setaria* sp. y *Panicum* sp. como especies forrajeras (comunicación personal con Rosneer B. INTA). Por otro lado, solo el 2,42% de la superficie del Chaco Húmedo se encuentra protegida (Burkart 2006). La escasa disponibilidad de tierras altas, aptas para la agricultura, ha limitado la expansión agrícola; esta misma limitación de espacios aptos genera, a su vez, disputas entre la conservación de estos ambientes remanentes (con sus bosques en galería) y su apertura como tierras productivas (Ginzburg y Adámoli 2005).

Chaco Seco

La región del Chaco Seco se caracteriza por un clima cálido templado, con áreas que presentan las máximas temperaturas absolutas del continente. La temperatura media




anual varía desde los 23°C hasta los 18°C y las precipitaciones entre 500 y 700 mm anuales con una alta estacionalidad (estivales). El tipo de vegetación característico es el bosque xerófilo (Cabrera 1976, Burkart *et al.* 1999), representado por extensas planicies de bosques secos con predominio de quebracho colorado santiagueño (*Schinopsis lorentzii*), quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*), palo santo (*Bulnesia sarmientoi*) y mistol (*Ziziphus mistol*); con árboles de dosel de una altura aproximada de 18 a 20 m. El estrato arbustivo es denso y está compuesto por individuos de 1 a 10 m de altura, entre los cuales dominan *Capparis retusa*, *Acacia praecox*, *Celtis pallida*, *Achatocarpus praecox* y *Schinus polygamus* (Tálamo y Caziani 2003). Estos bosques están atravesados en algunas zonas por paleo-cauces, que en la actualidad se presentan como pastizales naturales (Ocaranza 1979; citado por Tálamo y Caziani 2003).

Entre 1988 y 2002 la superficie cultivada en el Chaco Seco argentino se incrementó un 67 %, y el número de cabezas aumentó en un 193 % (Paolasso *et al.* 2012).

Tradicionalmente el Chaco Seco constituyó un área ganadera marginal en el contexto nacional, caracterizándose por el desarrollo de una ganadería extensiva en muchos casos destinada al autoconsumo. Sin embargo, durante la década de 1990, aun cuando siguió vigente ese tipo de explotación ganadera, se produjo un proceso de modernización de la ganadería, ligado al uso de especies forrajeras. La deforestación en el Chaco Seco no sólo se debe a la expansión de la frontera agrícola, sino también a un proceso de degradación de los bosques producido por la población local, debido a la producción de carbón de leña y a la ganadería extensiva en el monte con el sistema de puestos (Paolasso *et al.* 2012). Se cultiva principalmente Gatton Panic (*Panicum máximum* cv.

Gatton), *Panicum coloratum*, *Cenchrus ciliaris* como especies forrajeras (comunicación personal con Rosneer B. INTA).

Tabla 2.1: Descripción ambiental de las tres regiones donde se llevaron a cabo los muestreos en la parte subtropical de Argentina.

			 Quiroga, 2013
	Bosque Atlántico	Chaco Húmedo	Chaco Seco
Clima	Cálido templado	Cálido templado	Cálido templado
Temperatura °C (promedio anual)	20°C	22°C	23°C
Precipitaciones (mm anuales)	1.600-2.000	750-1.300	500-700
Estacionalidad de las precipitaciones	Baja	Media- Concentrada en primavera-verano (Octubre-Abril)	Alta-Concentrada en primavera- verano (Octubre- Abril)
Vegetación	Homogénea, cobertura de dosel densa	Altamente heterogéneo, formando un mosaico complejo de bosques, pastizales, praderas y humedales.	Mosaico de bosques xéricos y pastizales

Diseño experimental y de muestreo general

Cada región fue muestreada en dos años consecutivos (2015-2017) en primavera (entre octubre y diciembre), época del año con la mayor actividad de escarabajos copro-necrófagos en la región (Hernández y Vaz-de-Mello 2009, deSiquiera Neves *et al.* 2010).

En el Bosque Atlántico, los muestreos se realizaron en el centro-norte de la provincia de Misiones (entre 25°58'2" S, 54°17'22" W y 26°36'32" S, 54°41'43" W) durante la primavera de 2015 (13-20 de octubre) y 2016 (12 de diciembre a 19 de diciembre) en el Parque Nacional Iguazú, Parque Provincial Urugua-i, la Reserva Privada San Jorge y establecimientos ganaderos de los alrededores (Figura 2.1a).

En el Chaco Húmedo, se realizaron muestreos en dos áreas separadas por 150 km: zona norte, ubicada en la provincia de Formosa (entre 25°59'24.2 "S, 58°10'48" W y 25°57'33.6 "S, 58°11'27.1" W) y la zona sur localizada en la provincia del Chaco en el Parque Nacional Chaco y sus alrededores (entre 26°46'52.7 "S, 59°37'2.8" W y 26°50'6.6 "S, 59°36'17.6" W) (figuras 2.1b y c). Los muestreos de la zona norte se realizaron durante la primavera de 2015 (del 29 de octubre al 6 de noviembre) y los muestreos de la zona sur se realizaron durante la primavera de 2016 (10-18 de noviembre). No hubo diferencias en temperatura (temperatura media) entre años y zona, pero si hubo diferencias en precipitaciones, sin embargo las diferencias entre áreas del Chaco húmedo fueron mucho menores al compararlas con Misiones y el Chaco Seco.

En el Chaco Seco, los muestreos se realizaron en el Parque Nacional Copo y en establecimientos ganaderos cercanos al parque ($25^{\circ}44'52.8''\text{S}$, $61^{\circ}43'33.6''\text{W}$ y $26^{\circ}11'11.4''\text{S}$, $61^{\circ}42'19.6''\text{W}$) (Figura 2.1d). Los muestreos se realizaron durante la primavera de 2016 (31 de octubre al 7 de noviembre) y 2017 (9-17 de octubre).

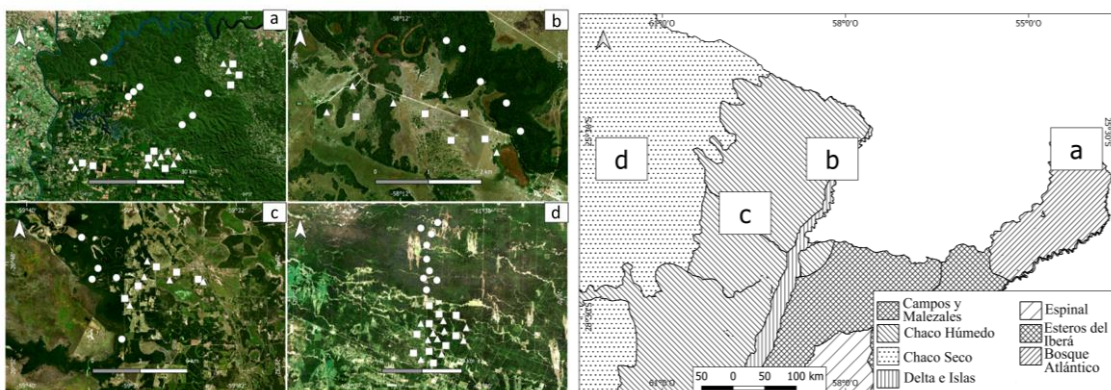


Figura 2.1: Áreas de muestreo en tres bosques subtropicales del norte argentino (figura de la derecha): a. Bosque Atlántico, b y c. Chaco húmedo, d. Chaco seco. En la figura detallada (izquierda), se indican los bosques nativos (círculos), sistemas silvopastoriles (triángulos) y pasturas (cuadrados).

En cada área de muestreo de cada región (a, b, c y d de la Figura 2.1), se seleccionaron cinco réplicas de los tres ambientes en estudio: 1) bosque nativo sin ganado (BN) (Figura 2.2), 2) bosques nativos con ganado (sistema silvopastoril, SS) (Figura 2.3), y 3) pasturas con ganado (pasturas, PA) (Figura 2.4). Los sitios muestreados de pasturas, son sitios cultivados por especies forrajeras implantadas sin embargo estos sitios una vez sembrados pueden ser remplazados por especies espontáneas de pastizal de manera

sucesional luego del disturbio. Las réplicas dentro de cada área de muestreo estaban separadas por al menos 1.000 m para asegurar su independencia.



Figura 2.2: Fotografía de sitios de bosque nativo sin ganado en las distintas regiones. a: Bosque Atlántico, b: Chaco Húmedo y c: Chaco Seco

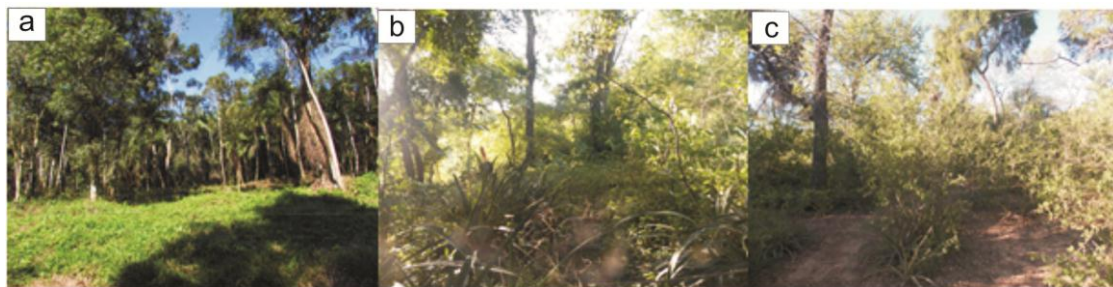


Figura 2.3: Fotografía de sitios de sistemas silvopastoriles con monte nativo en las distintas regiones. a: Bosque Atlántico, b: Chaco Húmedo y c: Chaco Seco.

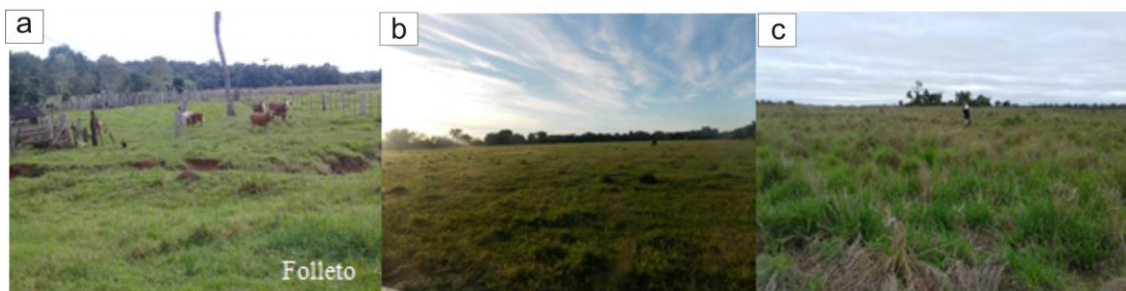


Figura 2.4: Fotografía de sitios con pasturas con ganado en las distintas regiones. a: Bosque Atlántico, b: Chaco Húmedo y c: Chaco Seco.

Colecta de escarabajos copro-necrófagos

Para la colecta de los escarabajos copro-necrófagos en cada réplica se instalaron 10 trampas de caída separadas por 50 m (tres regiones x dos años x tres hábitats x cinco

réplicas x 10 trampas = 900 trampas). Las trampas dentro de cada sitio de muestreo (10) se consideraron submuestras y se sumaron para el análisis de datos (Salomão y Iannuzzi 2015). Las trampas consistían en un recipiente de plástico (12 cm de diámetro y 20 cm de profundidad) llenas con 200 ml de agua, detergente neutro y sal para evitar la descomposición de los individuos, sin interferir con la atracción. Las trampas se cebaron de manera intercalada con aproximadamente 20 g de heces humanas y carne en descomposición (cinco trampas con cada cebo) para atraer especies de escarabajos coprófagos y necrófagos (Gardner *et al.* 2008a, Larsen *et al.* 2006).

Se colectaron los escarabajos y el cebo se renovó cada 48 h en tres períodos consecutivos (8 días de muestreo en cada área). Las especies se determinaron a través de la consulta con especialistas, el uso de claves taxonómicas (Vaz-de-Mello 2011) y comparación con una colección de referencia de la región. Los individuos recolectados fueron depositados en la colección de *Scarabaeidae* del Instituto de Biología Subtropical - Iguazú (IBSI Sca), Misiones, Argentina.

Caracterización ambiental local y regional

Materiales y Métodos

A escala local, para describir la estructura de la vegetación, se establecieron tres sub-parcelas de 5 x 15 m en cada réplica de cada tipo de hábitat y región (tres regiones x tres ambientes x cinco réplicas x tres subparcelas = 135 sub-parcelas). En cada sub-parcela,

se estimaron cuatro variables en función de una escala de cobertura de abundancia (0-100%) siguiendo la escala de abundancia-dominancia de Braun-Blanquet (1979): 1) suelo desnudo, 2) vegetación herbácea, 3) vegetación de arbustos y 4) cobertura de dosel. Además, para determinar el contenido de hojarasca en el suelo, se colectaron tres sub-muestras de hojarasca de un cuadrante de 50 x 50 cm dentro de la parcela, se secaron en una estufa durante 72 horas a 70°C y luego se pesaron.

A su vez, en cada réplica se instalaron sensores automáticos al abrigo (HOBO U23002) para registrar la temperatura y la humedad relativa del aire cada cinco minutos a nivel del suelo durante todo el período de muestreo (8 días). Luego, se promedió la temperatura y la humedad para obtener un único valor por sitio. Se calculó la amplitud térmica restando la temperatura diaria mínima a la máxima. Finalmente, se calculó el promedio de la temperatura máxima diaria.

A escala regional, para cada réplica de cada uso de suelo y región, se seleccionaron tres variables bioclimáticas del conjunto de datos de WorldClim (Fick y Hijmans 2017) ampliamente usado en estudios regionales (Aadhar y Mishra 2017, Cardoso *et al.* 2017, Cruaud *et al.* 2018): 1) BIO1 = Temperatura media anual, 2) BIO2 = rango diurno promedio (promedio de la temperatura mensual (temperatura máxima - temperatura mínima)) y 3) BIO15 = estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación). Las variables representan un promedio para el período 1970-2000 con una resolución espacial de 30 segundos (~ 1 km²) (Xu y Hutchinson 2011, Fick y Hijmans 2017).

Análisis de datos

Para analizar las variaciones en las variables ambientales medidas, tanto a escala regional como local, entre los biomas y ambientes se realizó para cada variable un modelo lineal mixto (GLMM) y comparaciones post-hoc de Tukey. En este análisis tanto el área (sectores de muestreo en cada región) como el año de muestreo (2015-2016-2017) se agruparon en un único factor y se incluyeron como variable aleatoria, esto se llevo a cabo para evitar un número alto de grados de libertad. Las variables medidas a escala regional (temperatura media anual, rango diurno promedio de temperatura y estacionalidad de la precipitación) se compararon entre biomas (Bosques Atlántico, Chaco Húmedo y Chaco Seco). Las variables medidas a escala local, tanto de vegetación (cobertura del dosel, herbáceas, arbustos, suelo desnudo y peso de hojarasca) como de micro-clima (humedad relativa, temperatura media, temperatura máxima y amplitud térmica) se compararon entre los ambientes (factor fijo) dentro de cada región. Las variables rango promedio diurno de temperatura, temperatura máxima, humedad relativa, cobertura de herbáceas y contenido de hojarasca siguieron una distribución gamma, las demás siguieron una distribución gaussiana. La normalidad y la homoscedasticidad se verificaron para cada modelo utilizando valores residuales vs. valores predichos y gráficos de QQ de residuos para el modelo. Los modelos GLMM se realizaron en el software R (R Core Team 2017) utilizando la función *lme* para distribuciones gaussianas del paquete *nlme* (Pinheiro *et al.* 2006) y *glmer* para distribuciones gamma del paquete *lme4* (Bates *et al.* 2015). Las comparaciones post hoc de Tukey se realizaron con la función *glht* del paquete *multcomp* (Hothorn *et al.* 2007); el r^2 se estimó utilizando la función *r2beta* del paquete *r2glmm* (Jaeger 2017).

Resultados

La comparación de las variables climáticas regionales mostró diferencias consistentes entre los biomas, principalmente en la estacionalidad de las precipitaciones (Figura 2.5 Tabla 2.2). El Bosque Atlántico presenta menor temperatura media anual, mientras que el Chaco Húmedo y el Chaco Seco presentan una mayor y similar temperatura media anual. Por otro lado, el Bosque Atlántico y el Chaco Húmedo presentan menor y similar rango diurno de temperatura, mientras que el Chaco Seco presentó un rango de temperatura diaria mayor. Finalmente, el Bosque Atlántico presenta la menor estacionalidad y el Chaco Seco la mayor estacionalidad mientras que el Chaco Húmedo presenta una estacionalidad intermedia (Figura 2.5, Tabla 2.2).

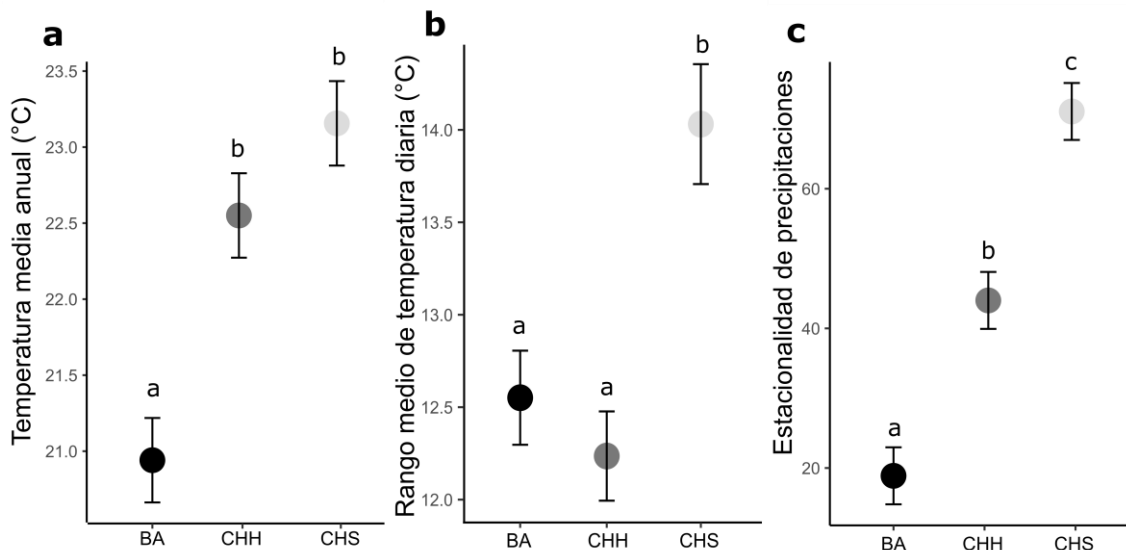


Figura 2.5 Comparación de variables climáticas regionales. a: Temperatura media anual, b: Rango medio de temperatura diaria y c: Estacionalidad de precipitaciones. Análisis a posteriori de los GLMM. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$). BA: Bosque Atlántico, CHH: Chaco Húmedo, CHS: Chaco Seco.

Al igual que para las variables climáticas, la comparación de las variables de temperatura y humedad a escala local mostró diferencias consistentes entre los biomas y los ambientes (Figura 2.6 a, b, c y d, Tabla 2.2). La amplitud térmica, la temperatura

máxima y temperatura media en el Bosque Atlántico y Chaco Húmedo fueron mayores en las pasturas en relación con los bosques nativos y sistemas silvopastoriles, los cuales no presentaron diferencias entre sí. Por otro lado, en el Chaco Seco no se observaron diferencias entre ambientes (Figura 2.6 a, b y c). La humedad relativa fue mayor en el Bosque Atlántico y el Chaco Húmedo, y dentro de cada uno de ellos fue mayor en los bosques nativos y menor en las pasturas, siendo los sistemas silvopastoriles una situación intermedia. Al igual que la temperatura, en el Chaco Seco la humedad relativa fue menor y no difirió entre ambientes (Figura 2.6 d).

El porcentaje de dosel, arbustos y contenido de hojarasca fueron menores en las pasturas de las tres regiones que en los ambientes de bosque nativo y sistemas silvopastoriles (Figura 2.6 e, f, i). El porcentaje de herbáceas fue menor en las pasturas del Bosque Atlántico y el Chaco Húmedo en comparación con el bosque nativo y los sistemas silvopastoriles, en el Chaco Seco no hubo diferencias entre los ambientes (Figura 2.6 g). Por último, el porcentaje de suelo desnudo para el Chaco Seco y el Chaco Húmedo fue mayor en los bosques nativos y sistemas silvopastoriles y menor en las pasturas, mientras que para el Bosque Atlántico no hubo diferencias entre ambientes. (Figura 2.6 h).

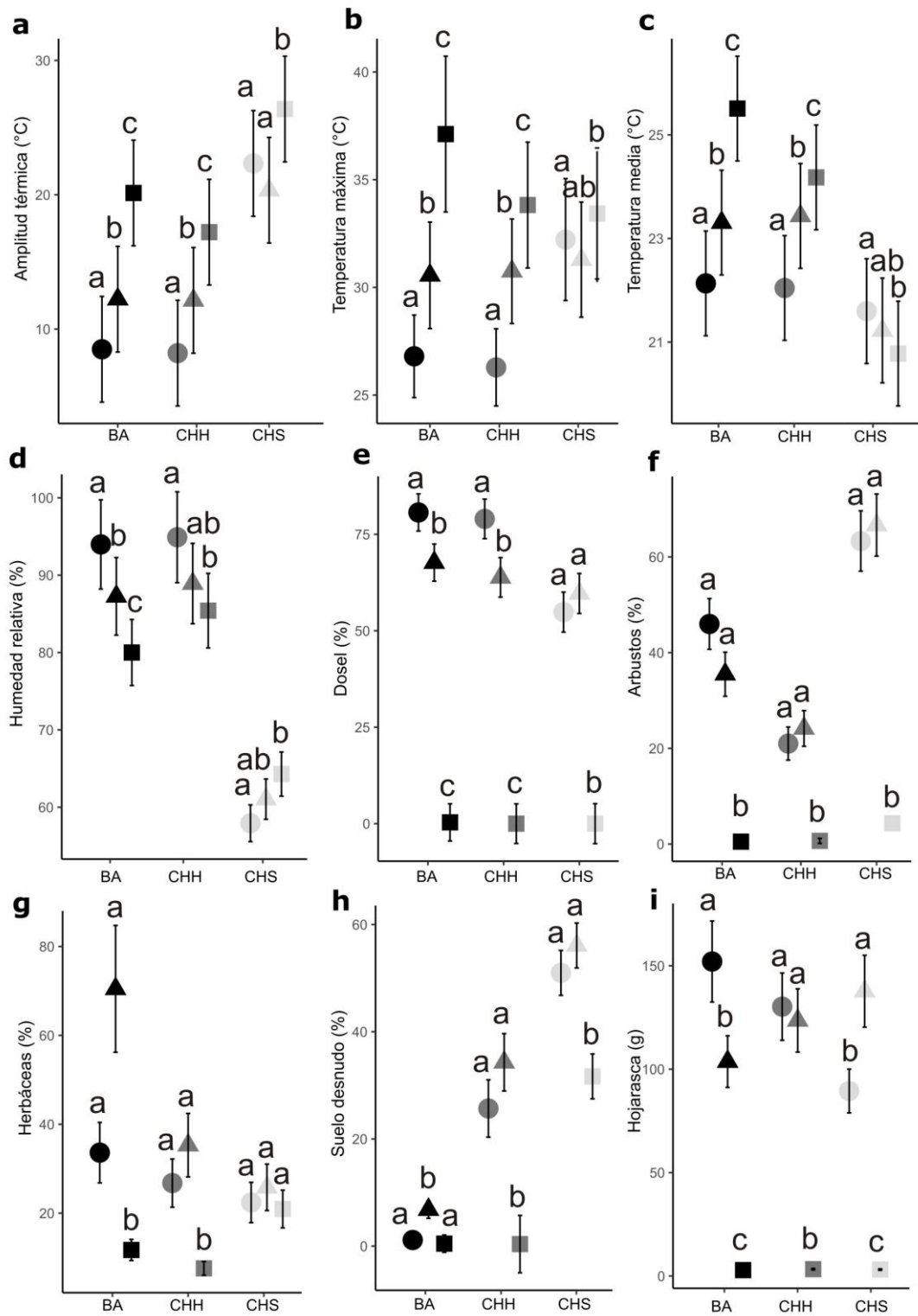


Figura 2.6: Comparación de variables climáticas locales según el bioma y los ambientes. Análisis a posteriori de los GLMM. Círculos: Bosque nativo, Triángulos: Sistema silvopastoril, Cuadrados: Pasturas. BA: Bosque Atlántico, CHH: Chaco Húmedo, CHS: Chaco Seco. Las diferencias estadísticas del Test a posteriori son entre ambientes dentro de cada región. Bigotes indican error estándar.

Tabla 2.2: Estadísticos de los modelos lineales generales para cada variable ambiental. * p <0,05, área y año: porcentaje de varianza explicado por el efecto aleatorio.

	F_{región} (g.l.)	F_{ambiente} (g.l.)	F_{región*ambiente} (g.l.)	r²	Área y año (%)
Regionales					
Temperatura media anual (°C)	16,99*(2)	-	-	0,679	25,9
Rango de Temperatura diurno promedio (°C)	22,96*(2)	-	-	0,555	0,05
Estacionalidad de las precipitaciones	40,92*(2)	-	-	0,998	57,66
Locales					
Amplitud térmica (°C)	2,21(2)	86,16*(4)	7,26*(4)	0,812	82,08
Humedad relativa (%)	40,69*(2)	16,08*(2)	40,37*(4)	0,884	0,01
Temperatura media (°C)	1,72(2)	44,33*(2)	29,49*(4)	0,793	82,5
Temperatura máxima (°C)	0,35(2)	172,01*(2)	82,42*(4)	0,706	0,04
Hojarasca (g)	0,507*(2)	224,72*(2)	13,35*(4)	0,995	0,01
Arbustos (%)	18,82*(2)	152,49*(2)	14,67*(4)	0,901	0,01
Suelo desnudo (%)	133,95*(2)	14,07*(2)	6,16*(4)	0,793	0,33
Herbáceas (%)	9,06*(2)	20,36*(2)	15,51*(4)	0,562	0,001
Dosel (%)	1,79(2)	688,78*(2)	7,20*(4)	0,929	30,6

Conclusión

El objetivo de este capítulo fue realizar una descripción y comparación de las condiciones ambientales entre áreas de manejo ganadero y el bosque nativo en tres bosques subtropicales de Argentina. Los resultados principales muestran que a escala de variables climáticas regionales (temperatura y precipitaciones) el Chaco Húmedo y el Bosque Atlántico son similares entre si y diferentes al Chaco Seco. En particular, el Chaco seco se diferenció por una marcada estacionalidad de las precipitaciones, lo cual

valida uno de los supuestos del diseño experimental (mayor estacionalidad en el Chaco seco y menor en el bosque Atlántico y el Chaco húmedo).

A su vez en las regiones húmedas y con menor estacionalidad de las precipitaciones (Bosque Atlántico y Chaco Húmedo) el uso ganadero, modifica fuertemente las condiciones ambientales, tanto de microclima como de estructura de la vegetación, principalmente en los ambientes de pasturas. Por otro lado, en la región más seca y con mayor estacionalidad en las precipitaciones (Chaco Seco) el disturbio ganadero modifica algunas características de la estructura de la vegetación pero no el microclima.

Por otro lado, contrario a lo que se esperaba, la temperatura media de los sitios en el Chaco Seco fue menor comparado con las regiones mas húmedas del Bosque Atlántico y el Chaco Húmedo. Esto probablemente se deba a que las variables climáticas fueron medidas en diferentes años en el BA y el CHH respecto del CHS.

En general, los resultados de este capítulo muestran que la región con mayor estacionalidad de las precipitaciones (Chaco Seco) presentó una mayor similitud ambiental entre las áreas ganaderas y el bosque nativo (propuesto como premisa de la hipótesis general) y las regiones con menor estacionalidad de las precipitaciones (Bosque Atlántico y Chaco Húmedo) presentaron una menor similitud ambiental entre los ambientes nativos y disturbados.

CAPITULO III. Estacionalidad y disturbio antrópico: efectos del remplazo del bosque nativo por ganadería sobre los ensamblajes taxonómicos de escarabajos copro-necrófagos

INTRODUCCIÓN

El reemplazo de bosques nativos por diferentes usos afecta la diversidad de las comunidades biológicas (Sala *et al.* 2000, Kehoe *et al.* 2017). En particular, la sustitución del bosque nativo por pastizales abiertos para el pastoreo de ganado genera una reducción en la diversidad taxonómica (riqueza de especies) de los escarabajos copro-necrófagos (Barragán *et al.* 2014, Gómez-Cifuentes *et al.* 2017, Alvarado *et al.* 2018a).

A escala local, estudios recientes muestran que las áreas ganaderas que preservan el dosel del bosque (particularmente de árboles nativos) preservan total o parcialmente la diversidad nativa de los escarabajos copro-necrófagos en los ecosistemas forestales (Halffter y Arellano 2002, Gómez-Cifuentes *et al.* 2018, Alvarado *et al.* 2018a; Giménez Gómez *et al.* 2018b; Guerra Alonso *et al.* 2019). Los sistemas ganaderos que preservan el dosel también preservan las condiciones microclimáticas y parte de la estructura de la vegetación del bosque nativo (Gómez-Cifuentes *et al.* 2018, Guerra Alonso *et al.* 2019). La cobertura de dosel tiene una influencia indirecta sobre los escarabajos copro-necrófagos a través del mantenimiento de las condiciones microclimáticas del suelo y del sotobosque (temperatura y humedad) (Davis *et al.* 2002, Halffter y Arellano 2002). Por el contrario, en temperaturas ambientales altas, las especies corren el riesgo de sobrecalentarse si no cuentan con mecanismos eficientes para disipar cualquier exceso de calor producido. En escarabajos copro-necrófagos la temperatura máxima durante el vuelo es de aproximadamente 42°C (Verdú y Lobo,

2008), muy cerca de la temperatura de choque térmico (45-47 °C) (Davis *et al.* 2002, Halffter y Arellano 2002, Chown y Nicholson 2004, Verdú *et al.* 2006). Teniendo en cuenta que los escarabajos copro-necrófagos de bosque se caracterizan por una baja tolerancia a condiciones microclimáticas extremas (Lobo *et al.* 1998, Davis *et al.* 2000, Duncan y Byrne 2000, Verdú *et al.* 2006, Nichols *et al.* 2007, Navarrete y Halffter 2008, Chown *et al.* 2011), y baja capacidad termorregulatorias (Verdú *et al.* 2006) las perturbaciones que alteran las condiciones microclimáticas afectan directamente a las especies de bosque (Davis *et al.* 2000, Duncan y Byrne 2000, Chown 2001, Nichols *et al.* 2007).

A escala regional, el clima es uno de los principales factores que afecta a la diversidad alfa (riqueza y abundancia de especies) y beta (cambios en composición y estructura de especies) de especies de escarabajos copro-necrófagos (Labidi *et al.* 2012). Las regiones más húmedas tienen una mayor diversidad mientras que las regiones áridas tienen los valores más bajos de diversidad taxonómica (Labidi *et al.* 2012). En particular, en las regiones xéricas, la estacionalidad de las precipitaciones es usualmente el factor predictivo más fuerte de los patrones regionales de diversidad (deCastro-Arazola *et al.* 2018). Si bien se han descrito los patrones locales de respuesta de las comunidades a la sustitución de los bosques por áreas de ganado en los escarabajos copro-necrófagos, los estudios que se centran en las escalas regionales son escasos (Barragán *et al.* 2014, Alvarado *et al.* 2018b), y no dan cuenta del efecto de la interacción de los factores que actúan a escalas regionales y locales. La conservación de la biodiversidad a gran escala requiere estudios centrados en los patrones regionales y los mecanismos potenciales que influyen en estos patrones de diversidad (Wiens 1989, Gering *et al.* 2003, Lindenmayer *et al.* 2006, Cabeza *et al.* 2010). Además, los factores que actúan a escala regional

podrían interactuar con los factores que actúan a la escala local para determinar la respuesta de las comunidades a las perturbaciones humanas (Filloy *et al.* 2010, Corbelli *et al.* 2015).

Como se expuso en el Capítulo I el filtrado ambiental es el mecanismo por el cual se formarían los ensamblajes en los ambientes disturbados, a partir del pool regional. Y que la respuesta de los ensamblajes de escarabajos copro-necrófagos al disturbio estaría determinada por la interacción de las condiciones ambientales locales y regionales.

OBJETIVOS, HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

Los objetivos de este capítulo son:

- Describir la diversidad taxonómica de escarabajos copro-necrófagos en tres bosques subtropicales de Argentina (Bosque Atlántico, Chaco Húmedo y Chaco Seco).
- Comparar la respuesta taxonómica (cambios en alfa y beta diversidad) de las comunidades de escarabajos copro-necrófagos a usos similares de la tierra (pastoreo de ganado en pasturas abiertas y bajo bosque nativo) en diferentes contextos regionales diferenciados, principalmente, por los patrones de precipitación (tanto estacionalidad como cantidad total).
- Explorar el rol de los factores ambientales como determinantes de la respuesta de los ensamblajes a la ganadería a escala local y regional.

Bajo la hipótesis de que la respuesta taxonómica de los ensamblajes de escarabajos copro-necrófagos a la ganadería depende de la similitud ambiental entre ambientes nativos y

disturbados, determinada por la interacción de factores que actúan a escala local y regional (mayor similitud ambiental menor efecto de la ganadería) se espera:

1. Menor similitud en diversidad taxonómica entre bosques nativos y áreas ganaderas de las región con menor estacionalidad (Bosque Atlántico y mayor similitud en diversidad taxonómica entre bosques nativos y ambientes disturbados por la ganadería en la región con mayor estacionalidad(Chaco Seco), mientras que el Chaco Húmedo, se espera que presente una situación intermedia. Esto debido a que las áreas con mayor estacionalidad presentan una mayor similitud ambiental entre las áreas ganaderas y el bosque nativo (Capítulo II).
2. Una mayor similitud en estructura (composición y abundancia) de especies entre el bosque nativo y los ambientes disturbados en la región con mayor estacionalidad (Chaco Seco), respecto de la región con menor estacionalidad (Bosque Atlántico) mientras que para el Chaco Húmedo se espera que presente una situación intermedia.

MATERIALES Y MÉTODOS

ANÁLISIS DE DATOS

Para explorar la completitud del esfuerzo de muestreo en cada región y ambiente se estimó, en primer lugar, la cobertura de muestreo SC (Chao y Jost, 2012) utilizando el método iNEXT (Chao *et al.* 2016). Esto permite establecer comparaciones válidas a igual cobertura de muestreo. Luego se caracterizó la diversidad alfa y beta de las comunidades en los diferentes ambientes y regiones.

Patrones de diversidad alfa: factores locales vs. regionales

Para describir y comparar visualmente la estructura de las comunidades de escarabajos copro-necrófagos entre ambientes y regiones, primero se realizaron curvas de rango-abundancia (Whittaker 1965). En segundo lugar, para comparar los patrones de diversidad alfa en ambas escalas y su interacción, se calcularon los tres primeros órdenes de la serie q de Hill (0, 1 y 2) para cada ambiente y región, donde: 1) q_0 representa la riqueza de especies, 2) q_1 la diversidad ponderada por el peso de cada especie de acuerdo a su abundancia proporcional en la muestra, y por lo tanto puede ser interpretado como el número de especies comunes en la comunidad (Jost 2006) y 3) q_2 , la riqueza de especies dominantes (Jost 2010). Para estimar la diversidad alfa se utilizó el paquete *iNEXT* (Chao y Jost 2012, Hsieh *et al.* 2016).

Luego, se realizaron tres modelos lineales mixtos con q_0 , q_1 y q_2 , utilizando la región y el ambiente como factores fijos y la interacción entre ambos factores. El área y el año de muestreo se agruparon en un único factor y se incluyeron como variable aleatoria. En el caso de q_0 (riqueza), se asumió una distribución de errores de Poisson (variable discreta), y se relacionó con el conjunto de variables predictivas (ambiente y región) a través de una función de enlace logarítmico utilizando la función *glmer* del paquete *nlme4* (Bates *et al.* 2015). Para q_1 y q_2 (variables continuas), se asumió una distribución gaussiana de errores con una función de enlace logarítmico utilizando la función *lme* del paquete *nlme* (Pinheiro *et al.* 2006). Finalmente, el modelo fue comparado con el modelo nulo para determinar la significancia de los factores individuales. Se evaluó la normalidad y la homocedasticidad a través de gráficos de residuos vs. predichos y $qqnorm$; en el caso de q_1 y q_2 se modelaron las varianzas a través de $weights=varComb$ ($varPower$ ()); adicionalmente para q_0 se evaluó la sobredispersión.

En el análisis de la diversidad alfa (q_0 , q_1 y q_2), se calculó el índice I de Moran (Moran 1950) como una medida global de autocorrelación espacial para los residuos de los modelos GLMM de regresión (ver Hawkins y Porter 2003). Para esto se utilizó el software SAM v4.0 (Rangel *et al.* 2010). De esta manera se puso a prueba si los residuos tienen un componente espacial. En este análisis se utilizaron once clases de distancia, con un número igual de pares, que maximizan la similitud en el número de observaciones entre clases. Luego, se evaluó la significancia estadística de una desviación de 0 (ningún patrón espacial). Teniendo en cuenta que en ninguno de los tres modelos (q_0 , q_1 y q_2) se observó autocorrelación de los residuos (Figura A1.1 del Apéndice 1), las coordenadas geográficas de los sitios de muestreo no se incluyeron en los análisis GLMMs.

Para explorar el papel de las variables ambientales locales y regionales sobre los patrones de riqueza de especies (q_0), número de especies comunes (q_1) y riqueza de especies dominantes (q_2), primero se realizaron tres análisis de componentes principales (ACP) independientes para reducir el número de variables explicativas. El primer ACP se realizó con la estructura de la vegetación local (cobertura de dosel, de arbustos, de herbáceas, de suelo desnudo y contenido de hojarasca); el segundo con las condiciones microclimáticas locales (amplitud térmica, temperatura y humedad relativa media diaria y temperatura media diaria máxima), y el tercero con el clima regional (temperatura media anual, rango de temperatura diurno medio, estacionalidad de precipitaciones). Luego, se utilizó el primer eje de cada ACP como factores fijos en los modelos GLMMs para explicar los patrones de q_0 , q_1 y q_2 entre ambientes y regiones. Se evaluaron la

normalidad y la homocedasticidad a través de gráficos de residuos vs. predichos y qqnorm, y para q_0 se evaluó la sobredispersión. Para q_1 y q_2 las varianzas fueron modeladas para que el supuesto de homocedasticidad se cumpla. Finalmente, se compararon los modelos con su respectivo modelo nulo para determinar la significancia del modelo. La colinealidad entre el primer eje de cada ACP (variables predictoras del modelo) fue evaluada a través de la función *vif* del paquete *car* (Zuur *et al.* 2010).

Patrones de diversidad beta: factores locales vs. regionales

Para explorar los cambios en estructura (composición y abundancia) de las especies entre ambientes y regiones y la relación con las variables ambientales locales y regionales, primero se evaluó la estructura espacial de la composición de los ensambles de escarabajos copro-necrófagos (C) a través de la partición de la variación. Este análisis explora si la posición en el espacio de los sitios muestreados explica la variación de los datos. Para esto se utilizó el índice de disimilitud Bray-Curtis y se realizó mediante la función *varpart* del paquete *vegan* (Oksanen *et al.* 2017). La partición de la variación discrimina la influencia porcentual de las variables ambientales (locales y regionales) (E) de la de la estructura espacial (S) y la influencia combinada (E|S) (Borcard *et al.* 1992, Peres-Neto *et al.* 2006). Este método estima y pone a prueba el porcentaje de variación (R^2 ajustado) atribuido a cada conjunto único de variables explicativas (geográficas y ambientales); finalmente, se estima la importancia de cada componente mediante pruebas de permutación ($N = 9999$) (Borcard *et al.* 2011).

Teniendo en cuenta que la partición de la variación mostró que la estructura espacial de los datos tuvo sólo una pequeña influencia en la variación en la estructura (composición y abundancia) por especies entre ambientes y regiones (6%) (ver Figura 3.3), al igual que la riqueza, se excluyó la ubicación espacial de los sitios como variable explicativa de la estructura (composición y abundancia) de los ensambles de escarabajos copro-necrófagos.

En segundo lugar, para determinar el efecto de las variables ambientales individuales sobre la estructura (composición y abundancia) de especies de los escarabajos copro-necrófagos, se realizó un db-RDA (análisis de redundancia basado en distancias de Bray-Curtis) (Legendre y Anderson 1999). Se realizó este análisis a través de un ANOVA basado en permutaciones (con 9999 permutaciones) con el paquete *vegan* (Oksanen *et al.* 2017). Este análisis utilizó un procedimiento de selección de variables por pasos para determinar los predictores con la mayor proporción de variación explicada en todos los modelos; este enfoque intenta mejorar los criterios de selección eliminando un término después de cada paso. Por lo tanto, se analizó el impacto de los predictores individuales (variables ambientales) antes y después de tener en cuenta la variación de otros predictores. El modelo más parsimonioso fue seleccionado en base al criterio de información de Akaike (AIC) y probado en un análisis de 9999 permutaciones. De esta manera, se derivaron modelos conservadores que proporcionan información sobre la variación de la composición dividida por diferentes predictores o sus combinaciones. La significación estadística de los modelos se probó en base a 9999 permutaciones. Antes del análisis, las variables ambientales se estandarizaron y se transformaron con raíz cuadrada para reducir el impacto de los valores extremos

atípicos (Clarke y Green 1988). Cuando las variables ambientales exhibieron multicolinealidad ($>0,6$) se seleccionó una de cada par y la otra fue excluida de los análisis, en base a esto, de las 13 variables medidas, se seleccionaron cinco, la estacionalidad de precipitaciones, la amplitud térmica, la temperatura media local, la cobertura de dosel, de arbustos y de herbáceas (Apéndice 2). Finalmente, se evaluó el poder explicativo de la región, el ambiente y la interacción entre los factores en los grupos formados por db-RDA a través de un análisis permutacional multivariado de varianza (PERMANOVA), utilizando la función *adonis* del paquete *vegan* (Oksanen *et al.* 2017). Los análisis estadísticos se realizaron en el software R (R Core Team 2017).

Finalmente, para explorar los mecanismos que explican las diferencias en la estructura (composición y abundancia) de especies entre el bosque nativo y las áreas ganaderas (SS y PA) se estimó la diversidad beta taxonómica, por medio del índice de disimilitud de Jaccard con datos de abundancia (β_{total}) entre todas las combinaciones de regiones y ambientes, el que se descompuso en sus dos componentes: 1) reemplazo de especies (β_{repl}) y diferencias de riqueza de especies (β_{rich}). La sustitución de especies en un sitio por diferentes especies en otro sitio resulta en el reemplazo de especies, mientras que la pérdida (o ganancia) de especies resulta en diferencias de riqueza entre sitios (Carvalho *et al.* 2012). La descomposición de la disimilitud se llevó a cabo con el paquete *BAT* (Cardoso *et al.* 2015). La diferencia entre el bosque nativo (BN) y las áreas ganaderas (SS y PA) para la disimilitud y sus componentes se evaluó mediante modelos lineales generalizados mixtos, utilizando la región y el ambiente como factores fijos, y el año y área de muestreo como factores aleatorios. Para β_{total} y β_{rich} se asumió

una distribución normal y para β_{repl} se asumió una distribución gamma, y se utilizaron los paquetes *nlme* y *lme4* respectivamente.

RESULTADOS

El número total de individuos colectados en todos los ambientes (Bosque Nativo BN, Sistema Silvopastoril-SS, Pasturas Abiertas-PA) y regiones (Bosque Atlántico, Chaco húmedo y seco) fue de 44.101, pertenecientes a 109 especies, de las cuales 50 especies fueron colectadas en el Bosque Atlántico, 55 en el Chaco Húmedo y 46 en el Chaco Seco (Apéndice 3). La cobertura de muestreo fue superior a 0,98 en todos los ambientes, lo que demuestra que el esfuerzo de muestreo fue suficiente para capturar la mayoría de las especies para cada uso en cada año (Apéndice 3).

En el bosque nativo y en los sistemas silvopastoriles del Bosque Atlántico y el Chaco Húmedo la especie más capturada fue *Canthon quinquemaculatus* mientras que en el bosque del Chaco Seco fue *Deltochilum variolosum*. En esta última región, *Onthophagus* aff. *hircus* fue la especie más capturada en los sistemas silvopastoriles. En las pasturas, *Eutrichilum hirsutum* y *Dicotomius nisus* fueron las especies más capturadas en el bosque Atlántico, *Deltochilum elongatum* en el Chaco húmedo y *Malagoniella puncticollis* en el Chaco Seco (Figure 3.1, Apéndice 3).

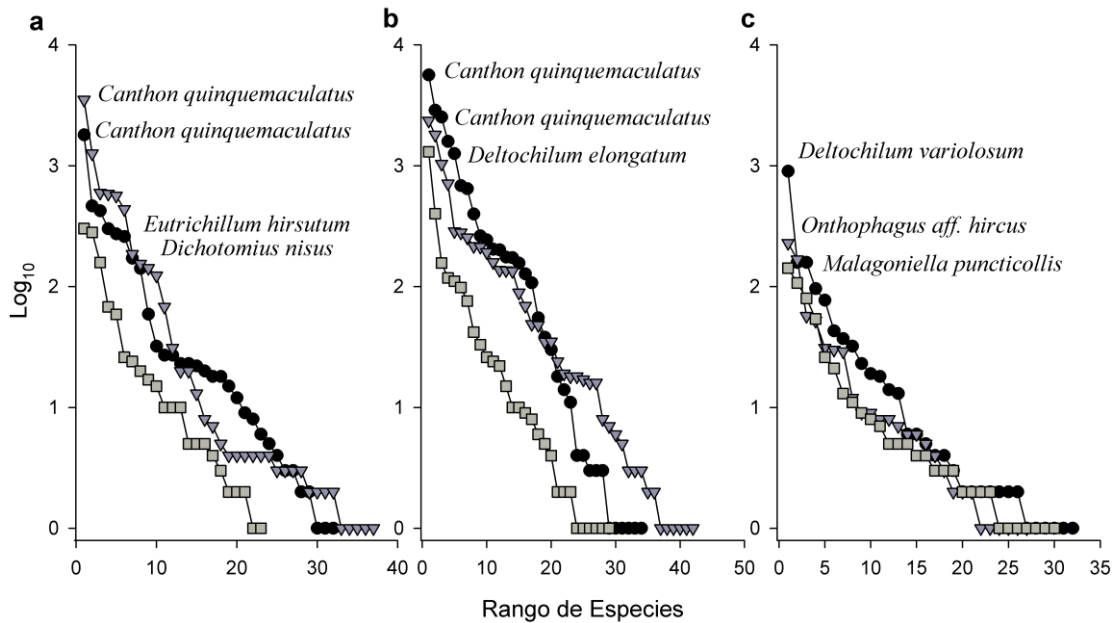


Figura 3.1: Curvas de rango-abundancia de escarabajos copro-necrófagos en el bosque nativo y dos sistemas ganaderos (silvopastoril y pasturas) en tres bosques subtropicales de Argentina. a: Bosque Atlántico, b: el Chaco Húmedo y c: Chaco Seco. Bosque nativo se representa con círculos negros, sistema silvopastoril con triángulos y pasturas con cuadrados.

Patrones de diversidad alfa: factores locales vs. regionales

Basado en el análisis de GLMM, la riqueza (q_0) de escarabajos copro-necrófagos difirió entre ambientes, regiones, y se encontró una interacción significativa entre ambos factores (Tabla 3.1, Apéndice 4). La riqueza fue similar en BN y SS y menor en PA en el Bosque Atlántico y el Chaco Húmedo y similar entre los tres ambientes del Chaco Seco (Figura 3.2). En el caso del número de especies comunes (q_1), el ambiente (pero no la región) y la interacción entre la región y el ambiente fue significativa (Tabla 3.1, Apéndice 4). En el Chaco Húmedo el número de especies comunes fue menor en el PA que en el BN y SS (Figura 3.2). En el caso del número de especies dominantes (q_2), sólo la interacción entre factores fue significativa (Tabla 3.1, Apéndice 4): q_2 fue similar entre ambientes en el Bosque Atlántico mientras que en el Chaco Húmedo q_2

fue mayor en el BN y SS que en el PA. Finalmente, en el Chaco Seco, el q1 y q2 no difirieron entre ambientes (Figura 3.2).

Tabla 3.1: Comparación (basada en el análisis del GLMM) de la diversidad alfa (serie Hill) entre bosques nativos y dos sistemas ganaderos diferentes en bosques subtropicales de Argentina. R²: coeficiente de determinación, g.l.: grados de libertad.

Números de Hill		g.l.	F/ χ^2	p
Q0	R ² =0.691	8	$\chi^2 = 80,77$	<0,0001
	Región	2	$\chi^2 = 6,23$	0,043
	Ambiente	2	$\chi^2 = 52,46$	0,0001
	Región x Ambiente	4	$\chi^2 = 15,96$	0,003
Q1	R ² =0.402	12	logLik = -168,13	<0,0001
	Región	2	F = 0,24	0,802
	Ambiente	2	F = 4,11	0,020
	Región x Ambiente	4	F = 9,61	<0,0001
Q2	R ² =0.294	12	logLik = -156,51	<0,0001
	Región	2	F = 0,15	0,866
	Ambiente	2	F = 1,92	0,153
	Región x Ambiente	4	F = 8,04	0.0001

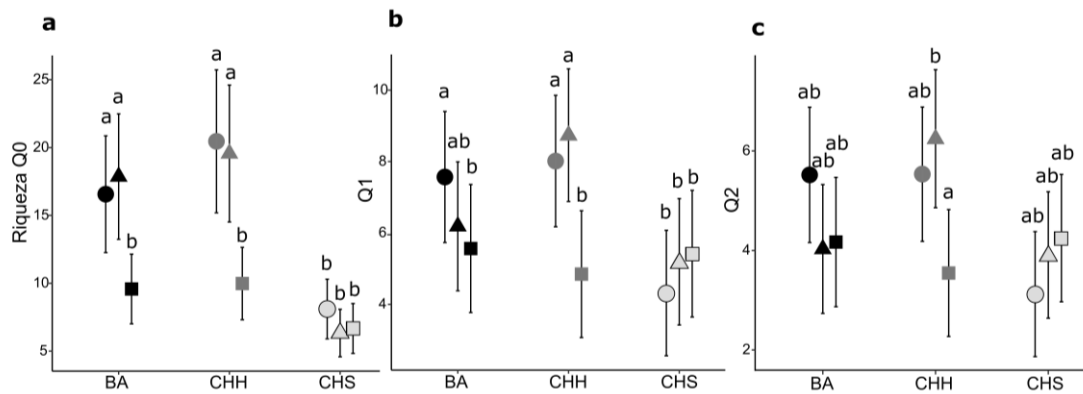


Figura 3.2: a: Riqueza (q_0), b: número de especies comunes (q_1) y c: número de especies dominantes (q_2) de ensambles de escarabajos copro-necrófagos en bosques nativos y sistemas ganaderos de tres bosques subtropicales de Argentina. BA: Bosque Atlántico, CHH: Chaco Húmedo, CHS: Chaco Seco. Círculos: bosque nativo, triángulos: sistemas silvopastoriles, cuadrados: pasturas. Diferentes letras dentro de cada región indican diferencias significativas ($p < 0,05$), bigotes: error estándar.

El primer eje de los tres ACP realizados para reducir el número de variables explicativas con 1) la estructura de la vegetación local 2) las condiciones microclimáticas locales y 3) las condiciones climáticas regionales, explicó más del 50% de la variación en los tres casos (Apéndice 5). El análisis del GLMM usando este primer eje explicó el 35,6% de la variación en la riqueza de especies (q_0) y mostró que la riqueza de escarabajos copro-necrófagos se explica principalmente por la estructura de la vegetación local ($\chi^2 = 19,6$, $p < 0,001$), mientras que las condiciones microclimáticas locales y el clima regional no tuvieron influencia ($\chi^2 = 0,76$ y $0,004$, respectivamente, $p > 0,1$ en ambos casos). Para q_1 (numero de especies comunes) el modelo explicó el 14,4% de la variación, y se explicó (al igual que q_0) principalmente por la estructura de la vegetación local ($F = 5,26$, $p < 0,001$), mientras que las condiciones de microclima y el clima regional no tuvieron influencia ($F = 2,54$ y $0,03$, respectivamente, $p > 0,1$ en ambos casos). Para q_2 (número de especies abundantes) el modelo explicó el 9% de la variación, y ninguna de las

variables propuestas fue significativa (Vegetación: $F = 0,44$, $p = 0,537$; Condiciones microclimáticas: $F = 2.12$, $p = 0,149$; Clima regional: $F = 0,03$, $p = 0,868$).

Patrones de diversidad beta: factores locales vs. regionales

De acuerdo con la partición de la variación, el 35% (y el 24% después del control por la estructura espacial) de la variación observada en la estructura (composición y abundancia) de los ensambles de escarabajos copro-necrófagos entre ambientes y regiones se explicó por variables ambientales, mientras que la estructura espacial explicó el 17% (6% después del control por variables ambientales) (Figura 3.3; Tabla 3.2). La influencia combinada de las variables ambientales y la ubicación espacial de los sitios explicaron el 11% de la variación, mientras que el 59% de la variación no fue explicada por el modelo (residuos).

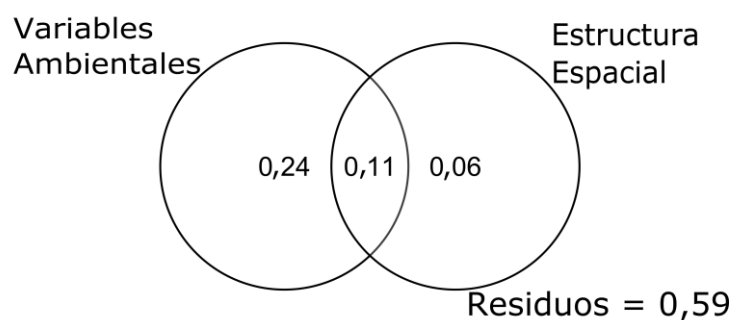


Figura 3.3: Influencia (proporción de la varianza explicada) de las variables ambientales y estructura espacial que explican los patrones de estructura (composición y abundancia) de los ensambles de escarabajos copro-necrófagos entre el bosque nativo, los sistemas silvopastoriles y las pasturas en tres bosques subtropicales de Argentina (Bosque Atlántico y Chaco Húmedo y Seco).

Tabla 3.2: Influencia de variables ambientales y ubicación especial de los sitios en un análisis de partición de la variación sobre patrones espaciales de composición y

abundancia de escarabajos copro-necrófagos en tres bosques subtropicales de Argentina (Bosque Atlántico, Chaco Húmedo y Chaco Seco).

	g.l.	R² Aj	F	p
Ambiente	6	0,35	8,93	0,001
Ubicación espacial	2	0,17	10,07	0,001
Ambas	8	0,41		
Ambiente Ubicación espacial	6	0,24	6,8	0,001
Ubicación espacial Ambiente	2	0,06	5,21	0,001
Residuos		0,59		

El primer eje del análisis db-RDA (C~E) explicó el 42% de los cambios en la estructura (composición y abundancia) de escarabajo copro-necrófagos entre regiones y ambientes. En este eje, el bosque nativo y los sistemas silvopastoriles del Bosque Atlántico y el Chaco Húmedo formaron un solo grupo y se separaron del Chaco Seco. El segundo eje explicó el 22% de la variación y separó las pasturas del Bosque Atlántico y el Chaco Húmedo del resto de los sitios (Figura 3.4). El análisis de PERMANOVA validó estos grupos ($F_{\text{modelo}} = 10,08$, $R^2 = 0,52$, g.l. = 8, $p = 0,0001$); de acuerdo a la región ($F = 19,62$, $R^2 = 0,23$, g.l. = 2, $p = 0,0001$), los ambientes ($F = 11,37$, $R^2 = 0,13$, g.l. = 2, $p = 0,0001$) y la interacción de ambas variables ($F = 6,12$, $R^2 = 0,15$, g.l. = 4, $p = 0,0001$).

En el análisis db-RDA, las variables ambientales explicaron el 26,8% de los cambios en la estructura (composición y abundancia) de escarabajos copro-necrófagos entre ambientes y regiones del db-RDA (g.l. = 6, $F = 5,04$, $p = 0,0001$); el primer eje se

asoció negativamente al dosel y a la cubierta herbácea y se asoció positivamente a la estacionalidad de las precipitaciones y a la amplitud térmica, mientras que el segundo eje se correlacionó positivamente con la cobertura de arbustos y negativamente con la temperatura media (Tabla 3.3). El BN y los SS en el Bosque Atlántico y el Chaco Húmedo se encuentran caracterizados por una mayor cobertura de dosel y herbáceas y se separaron de los otros hábitats y usos en base a una mayor abundancia relativa de *Canthon quinquemaculatus* ($r = -0,64$), *Coprophanaeus cyanescens* ($r = -0,55$) y *Deltochilum aff. komareki* ($r = -0,53$) (Figura 3.4). Los sitios de PA del bosque Atlántico y del Chaco húmedo se encuentran caracterizados por una temperatura media local más alta y a una mayor abundancia de *Deltochilum elongatum* ($r = -0,26$) y *Dichotomius nesus* ($r = -0,61$). Finalmente, los sitios en el Chaco Seco se encuentran caracterizados por una mayor estacionalidad de las precipitaciones y amplitud térmica y mostraron un aumento en la abundancia de *Deltochilum variolosum* ($r = 0,52$) (Figura 3.4).

Tabla 3.3. Variables ambientales locales (L) y regionales (R) en un análisis db-RDA, explicando los patrones de composición y abundancia de los ensambles de escarabajos copro-necrófagos entre el bosque nativo y dos sistemas ganaderos (silvopastoril y pasturas) en tres bosques subtropicales de Argentina (Bosque Atlántico, Chaco Húmedo y Seco). r^2_{aj} : ajuste del coeficiente de determinación ajustado, d.f.: grados de libertad: 1.

	Corr. eje 1	Corr. eje 2	r² aj	F	p
Estacionalidad de las precipitaciones (R)	0,682	0,494	0,073	8,002	0,002
Cobertura del dosel (L)	-0,579	0,676	0,133	7,101	0,002
Cobertura de arbustos (L)	0,064	0,787	0,162	4,071	0,002
Temperatura promedio (L)	-0,156	-0,611	0,180	2,803	0,002
Amplitud térmica (L)	0,745	-0,029	0,200	3,130	0,002
Cobertura de herbáceas (L)	-0,511	0,323	0,214	2,533	0,002

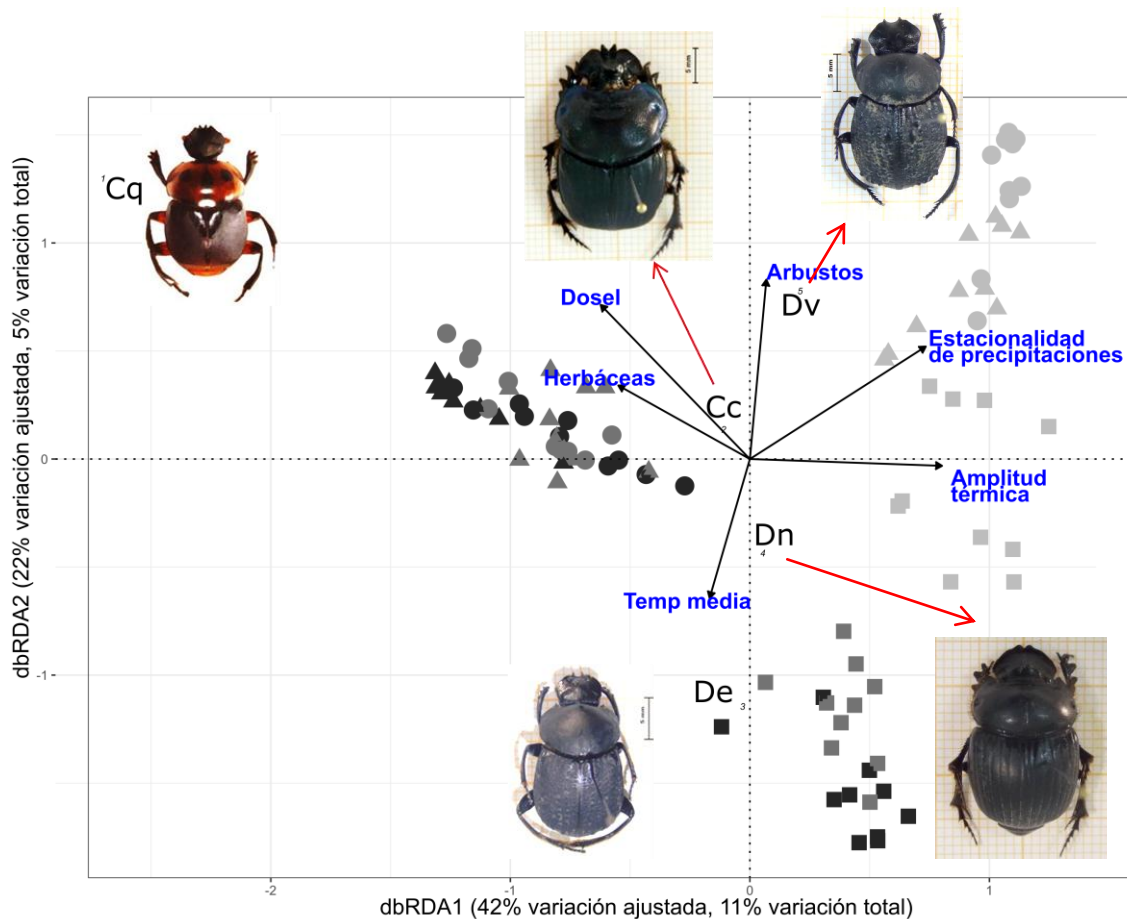


Figura 3.4: Análisis de redundancia basado en la distancia (db-RDA) considerando la composición y abundancia de los ensambles de escarabajos copro-necrófagos en el bosque nativo y dos sistemas ganaderos en los bosques subtropicales de Argentina. Símbolos negros: Bosque Atlántico, símbolos grises: Chaco Húmedo, símbolos blancos: Chaco Seco. Círculos: bosque nativo, triángulos: sistema silvopastoril y cuadrados: pasturas.

Finalmente, la disimilitud (1-índice cuantitativo de Jaccard) en la estructura (composición y abundancia) de especies en los sistemas ganaderos en relación con el bosque nativo fue mayor en los PA que en los SS en el Bosque Atlántico y el Chaco Húmedo pero no en el Chaco Seco (Figura 3.5). La descomposición de la diversidad beta mostró que la disimilitud se asoció principalmente con el componente de diferencias en riqueza, mientras que para el caso del componente de remplazo ninguna de las variables fue significativa (Tabla 3.4, Figura 3.5).

Tabla 3.4: Particionamiento de la diversidad beta entre los ambientes con ganado (pasturas y sistemas silvopastoriles) y el bosque nativo de los bosques subtropicales de Argentina. β_{repl} : componente de reemplazo, β_{rich} : componente de diferencias de riqueza.

	β_{total}		β_{repl}		β_{rich}	
	F	p	χ^2	p	F	p
Región	0,53	0,631	0,67	0,714	0,42	0,692
Ambiente	204,47	<0,001	0,0018	0,966	8,18	0,006
Región*Ambiente	12,16	<0,001	3,89	0,142	3,32	0,044

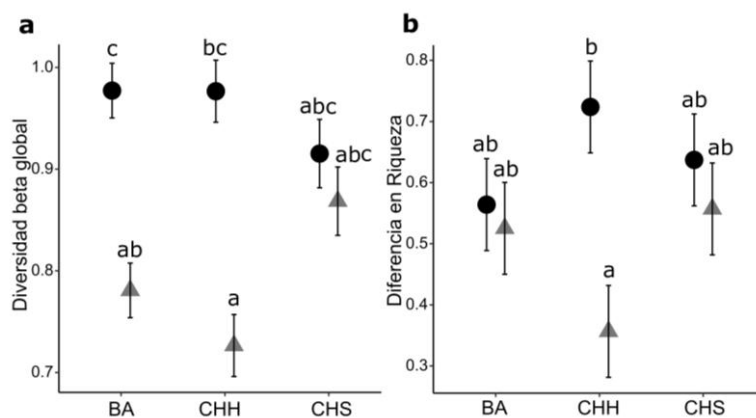


Figura 3.5: Disimilitud basada en la abundancia de escarabajos copro-necrófagos entre las áreas ganaderas y bosque nativo en las tres regiones de Argentina (Bosque Atlántico BN, Chaco Húmedo CHH y Chaco Seco CHS). a: Disimilitud global, b: Diferencia en riqueza. Círculo negro: bosque nativo vs. pasturas, Triángulo Gris: bosque nativo vs. sistema silvopastoril, bigotes: error estándar. Diferentes letras indican diferencias significativas $p < 0,05$.

DISCUSIÓN

En este capítulo se propuso la hipótesis de que la respuesta taxonómica (cambios en diversidad) de los ensamblajes de escarabajos copro-necrófagos al manejo ganadero

depende no sólo de factores que actúan a escala local y regional, sino también de la interacción de los efectos de los factores locales y regionales. A partir de estas hipótesis se esperaba un menor efecto de la ganadería en las regiones con mayor estacionalidad, tanto en riqueza como composición y abundancia de especies. Esto debido a una mayor similitud ambiental entre las áreas ganaderas y el bosque nativo en estos ecosistemas estacionales. Los resultados apoyan la hipótesis dado que la respuesta de los ensamblajes de escarabajos copro-necrófagos a la ganadería fue diferente en cada región. En particular se observó un marcado efecto de la ganadería en las regiones de menor estacionalidad (Bosque Atlántico y Chaco Húmedo) y un menor efecto en el Chaco Seco.

Los estudios previos con escarabajos copro-necrófagos se focalizaron en las consecuencias locales del remplazo de bosques nativos por pasturas para ganado (Halffter y Arellano 2002, Scheffler 2005, Nichols *et al.* 2007, Giraldo *et al.* 2011, Gómez-Cifuentes *et al.* 2017, Alvarado *et al.* 2018a, Giménez Gómez *et al.* 2018a) o sobre la importancia de los factores regionales que determinan los patrones de diversidad de los escarabajos copro-necrófagos (Escobar *et al.* 2007, Nichols *et al.* 2013, Barragán *et al.* 2014, da Silva y Hernández 2014). Éste es el primer estudio que considera la interacción de ambas escalas a través de la comparación de usos similares de la tierra entre diferentes regiones.

Al igual que en estudios anteriores realizados en el bosque Chaqueño Húmedo (Damborsky *et al.* 2015, Guerra Alonso *et al.* 2019) y en el Bosque Atlántico (Filgueiras *et al.* 2015, 2016, Gómez-Cifuentes *et al.* 2017, Giménez Gómez *et al.* 2018b), la sustitución del bosque nativo por pasturas abiertas redujo fuertemente la riqueza de escarabajos copro-necrófagos y modificó la estructura (composición y

abundancia) de las especies; además, en ambas regiones, los sistemas silvopastoriles preservaron la diversidad de los escarabajos copro-necrófagos. En contraste con el Bosque Atlántico y el Chaco Húmedo, los ensambles de escarabajos copro-necrófagos en el Chaco Seco mostraron una respuesta completamente diferente: la diversidad (tanto riqueza como estructura) fue similar entre las pasturas, el bosque nativo y los sistemas silvopastoriles. Si bien este es el primer estudio realizado con este grupo en este ecosistema seco y el primer estudio que compara bosques secos y húmedos estacionales, la respuesta diferencial de los ensambles entre regiones a usos similares de la tierra probablemente refleja diferencias en las condiciones ambientales entre el bosque nativo y las áreas de pastoreo como consecuencia de los patrones climáticos regionales (similitud ambiental).

Las diferencias ambientales (o disimilitud ambiental) entre los ambientes nativos y los usos de la tierra ha sido identificada como uno de los principales predictores de los cambios en las comunidades biológicas tanto a escala local como regional (Filloy *et al.* 2010, Corbelli *et al.* 2015). En particular, estudios previos con escarabajos copro-necrófagos mostraron que los usos de la tierra que preservan las condiciones microclimáticas a nivel del suelo, la vegetación del sotobosque y la estructura del suelo son más utilizados por las especies nativas que los usos de la tierra que cambian drásticamente estas condiciones. (Nichols *et al.* 2007, Giraldo *et al.* 2011, Alvarado *et al.* 2018a, Giménez Gómez *et al.* 2018a, Guerra Alonso *et al.* 2019). En este estudio encontramos que, tanto en el Chaco Húmedo como en el Bosque Atlántico, las pasturas presentan un alto contraste en la estructura de la vegetación y las condiciones microclimáticas en comparación con el bosque nativo, mientras que en el Chaco Seco

las condiciones ambientales entre el ambiente nativo y las áreas con ganado son más similares (Capítulo II). Estas diferencias en las condiciones ambientales podrían explicar la diferente respuesta de las comunidades a la ganadería.

Si bien este es el primer estudio realizado en el Chaco Seco, la respuesta de los ensamblajes de escarabajos copro-necrófagos al pastoreo del ganado fue similar a la observado en otros bosques xerófilos en México (Verdú *et al.* 2007, Rös *et al.* 2012, Barragán *et al.* 2014, Moctezuma *et al.* 2016) y Brasil (Liberal *et al.* 2011). En estos bosques xerófilos, la diversidad de escarabajos copro-necrófagos en las zonas de pastoreo era aún mayor que en la vegetación nativa. Estos bosques secos, al igual que el Chaco seco, presentan una estructura de paisaje heterogénea y compleja, con zonas de arbustos, pastizales y bosques. Milchunas *et al.* (1988), propusieron un modelo que predice que, en ecosistemas semiáridos con una larga historia de pastoreo, un aumento en la presión de pastoreo resulta en una menor pérdida de diversidad de pastos en comparación con ecosistemas más húmedos. Las adaptaciones fisiológicas evolutivas (particularmente la tolerancia al estrés hídrico) en ambientes semiáridos pueden facilitar el uso de pastizales abiertos en áreas de pastoreo por parte de especies nativas (Quiroga *et al.* 2010). Larsen (2012) propuso una idea similar: que las especies en los ecosistemas secos son más tolerantes al cambio de uso de la tierra debido a una rango más amplio de tolerancia fisiológica que evoluciona como respuesta a las fluctuaciones extremas diarias de la temperatura; además, las especies en los ecosistemas xéricos muestran una menor tasa de pérdida de agua durante la respiración, lo que les permite tolerar condiciones extremas (Davis *et al.* 2000, Chown y Davis 2003, Chown *et al.* 2011). En ambientes áridos las especies pueden ocupar nichos ecológicos más amplios

simplemente porque se encuentran en comunidades de baja riqueza donde la competencia interespecífica es más débil. Finalmente, el contraste microclimático entre el hábitat nativo no perturbado y los usos de la tierra parece ser mínimo en el ecosistema seco (Larsen 2012); que a su vez coincide con nuestros resultados en el Chaco seco. Otra argumentación posible sobre la baja riqueza observada en el Chaco Seco, podría ser la consecuencia de un segmento de oferta ambiental mas corto (menos tipos de recursos), al ser mas escasos los recursos, la competencia se puede volver mas intensa o mas importante como factor estructurante de la comunidad y por lo tanto el nicho de las especies podría ser mas estrecho por especialización,

Al igual que en este trabajo, estudios previos llevados a cabo en aves (Allen y O'Connor 2000, Filloy *et al.* 2018) sugieren que los efectos de la modificación del hábitat sobre las condiciones ambientales locales dependen del contexto regional, y que el clima condiciona el tipo y la intensidad de las actividades humanas que una región puede albergar. A su vez, las condiciones climáticas regionales determinan el rango de distribución de los escarabajos copro-necrófagos, tanto en su área de distribución nativa como en áreas de reciente introducción (Duncan *et al.* 2009). Davis *et al.* (2008), realizaron un análisis multiescala en el sudoeste de África, y concluyeron que, a escala regional, la diversidad de escarabajos copro-necrófagos aumenta con la temperatura media anual y las precipitaciones y disminuye con la dureza del suelo; por otro lado, allí la aridez se asoció a conjuntos menos diversos compuestos principalmente por especies activas en condiciones de humedad después de las precipitaciones. Además, en un estudio reciente, Liu *et al.* (2014) determinaron que la abundancia y composición de varios grupos funcionales de escarabajos (herbívoros, depredadores y descomponedores) responden principalmente a factores regionales, de manera

independiente a la intensidad del uso del suelo y el contexto del paisaje.

Adicionalmente, Jacobs *et al.* (2010) mostraron que en los mosaicos de pastizales y bosques de Sudáfrica (con un clima similar al del Chaco seco) los ecotipos de vegetación eran el principal determinante de la composición de las especies, independientemente de los usos actuales de la tierra. A pesar de los pocos estudios que abordan el efecto conjunto de los factores climáticos a escala regional y local, las evidencias de esta tesis sugieren que las condiciones climáticas son las que mejor explican la respuesta de los ensamblajes al uso de la tierra.

En coincidencia con nuestros resultados, de Castro-Arrazola *et al.* (2018), determinaron que a medida que la aridez aumenta, la riqueza disminuye y la composición de especies cambia, principalmente por sustitución o remplazo de especies. Por otro lado, da Silva y Cassenote (2019), determinaron que para el Bosque Atlántico y la Pampa el bioma es el principal factor que causa la disimilitud en la composición de escarabajos copro-necrófagos. Para el Bosque Atlántico, Gómez-Cifuentes *et al.* (2017), determinaron que la disimilitud entre bosques y pasturas se debió principalmente al remplazo de especies, esto coincide con nuestros resultados tanto para el Bosque Atlántico como para las otras dos regiones.

En este capítulo, mostramos que la respuesta de los ensambles de escarabajos copro-necrófago al manejo ganadero no puede generalizarse para todos los biomas ya que la historia biogeográfica de los ensambles podría influir fuertemente en la respuesta a los usos de la tierra. Los factores que actúan a escala local y regional interactúan para

producir diferentes patrones espaciales de respuesta de los ensambles a los usos de la tierra.

CAPITULO IV. Estacionalidad y disturbio antrópico: efectos del remplazo del bosque nativo por ganadería en la diversidad funcional de escarabajos copro-necrófagos

INTRODUCCIÓN

Si bien el concepto de diversidad funcional se ha formalizado hace varios años (Tilman 2001), estudios recientes se han preguntado cómo el disturbio antrópico afecta la diversidad de rasgos funcionales (Carreño-Rocabado *et al.* 2012, Laliberté *et al.* 2013, Audino *et al.* 2014, Gómez-Cifuentes *et al.* 2017). Como se mencionó en el Capítulo I, el mecanismo de filtrado ambiental es el que se propone para explicar la formación de ensamblajes, tanto en su estructura taxonómica como funcional. Los filtros ambientales actuarían sobre los rasgos de las especies, permitiendo el establecimiento y la persistencia de especies con ciertos rasgos y excluyendo otras (Kraft *et al.* 2015).

Los estudios de diversidad funcional complementan los estudios de diversidad taxonómica, ya que incorporan información de las características de las especies, y se enfocan en el entendimiento de los ecosistemas basado en el rol de organismos, más que en su identidad taxonómica e historia evolutiva (Petchey y Gaston 2006, Naeem 2009).

Los análisis de diversidad funcional permiten entender los patrones y procesos ecosistémicos, al asignar directamente un valor numérico a un determinado rol ecológico (Bellwood *et al.* 2004, Petchey y Gaston 2006).

Los usos de la tierra pueden reducir la diversidad funcional de las comunidades animales más allá de los cambios en la riqueza de especies por sí sola (Flynn *et al.* 2009). El disturbio puede aumentar la redundancia debido a que más especies se

empaquetan en un volumen constante de espacio funcional (Mouillot *et al.* 2013). Este aumento en la redundancia puede causar disminuciones en la divergencia y aumento de la equitatividad funcional (proporción de las especies y sus abundancias, con los rasgos más extremos y regularidad en la distribución de las especies y sus abundancias en el espacio funcional) (Mouillot *et al.* 2013).

Por otro lado, es necesario cuantificar y predecir la estructura funcional de la comunidad en un contexto de disturbio para anticipar la pérdida potencial de los servicios de los ecosistemas asociados con las amenazas a la biodiversidad (Cardinale *et al.* 2012). En el caso de los animales, la descripción funcional basada en rasgos eco-morfológicos toma en cuenta la relación entre la forma, el desempeño y la ecología de los organismos (Bellwood *et al.* 2002, Dumay 2004). Uno de los principales métodos para el estudio de la diversidad funcional consiste en agrupar a las especies en conjuntos discretos de acuerdo con la similitud de sus rasgos funcionales, también llamados grupos funcionales (Tilman *et al.* 1997). Sin embargo, la clasificación de especies en grupos funcionales tiene ciertas limitantes: depende de los rasgos que se hayan elegido de manera arbitraria, no puede detectar cambios ontogenéticos, no es sensible a los cambios en la ecología alimentaria o el uso del hábitat, parte del supuesto de que la variación interespecífica es mayor que la variación intraespecífica y supone una equivalencia funcional dentro de los grupos (Rosenfeld 2002, Hubbell 2005, Hoinghaus *et al.* 2007). Esto es particularmente relevante, ya que bajo diferentes supuestos una especie puede estar agrupada en uno u otro grupo funcional, lo que podría modificar completamente las interpretaciones ecológicas (Dumay *et al.* 2004). Clasificar especies en grupos funcionales es un método común para aproximarse a la diversidad funcional. Sin embargo, en los últimos años se han realizado importantes

esfuerzos con el objetivo de medir la diversidad funcional per se en una escala continua. En este contexto, se ha propuesto que una aproximación robusta para analizar la diversidad funcional consiste en evaluar la distribución de las especies y sus abundancias en un espacio funcional multidimensional por medio de índices funcionales (Córdova-Tapia y Zambrano 2015). A su vez, el uso de rasgos morfométricos para el cálculo de índices funcionales proporciona información importante sobre la respuesta de una comunidad a las perturbaciones u otros cambios en el hábitat (Santoandré *et al.* 2019).

En esta tesis, para el caso del cálculo de la diversidad funcional se utilizaron tres índices funcionales que indican la cantidad de espacio funcional ocupado y su distribución, es decir se evalúa si existen partes dentro del espacio funcional que estén más ocupadas que otras. Por un lado, la riqueza funcional (F_{rich}, Villéger *et al.* 2008) engloba todos los rasgos y sus valores dentro del espacio funcional sin tener en cuenta la proporción de éstos en la comunidad estudiada. Por otro lado, la equitatividad funcional (F_{even}, Villéger *et al.* 2008) mide el nivel de regularidad de la comunidad funcional; este índice reparte la distribución de las abundancias dentro del espacio funcional. Finalmente, la dispersión funcional (F_{disp}, Laliberté y Legendre 2010) es la distancia media de todas las especies al centroide del espacio funcional teniendo en cuenta las abundancias relativas. Describe el grado de heterogeneidad de los rasgos funcionales de una comunidad y aumenta con el incremento del número de procesos ecológicos ya que estos producen una mayor diferenciación del ecosistema.

El estudio de los escarabajos copro-necrófagos a través de la diversidad funcional es una buena manera de entender los efectos del uso de la tierra en los procesos de los

ecosistemas. El efecto de los usos de la tierra como la ganadería sobre diferentes medidas de diversidad funcional pertenecientes a comunidades de escarabajos copro-necrófagos de bosques han sido evaluados por varios autores (Barragán *et al.* 2011, Audino *et al.* 2014, Gómez-Cifuentes *et al.* 2017), sin embargo, no hay estudios que evalúen cómo esta respuesta a la ganadería varía con el bioma (regiones con diferentes condiciones climáticas).

OBJETIVOS, HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

Los objetivos de este capítulo son:

-Describir la diversidad funcional de escarabajos copro-necrófagos a partir de rasgos morfológicos y relocalización del alimento en tres bosques subtropicales de Argentina.

-Comparar la respuesta funcional de las comunidades de escarabajos copro-necrófagos a usos similares de la tierra (pasturas abiertas y sistemas silvopastoriles) en diferentes contextos regionales diferenciados, principalmente, por los patrones de precipitación (tanto estacionalidad como cantidad total).

-Explorar el rol de los factores ambientales que actúan a escala local y regional, como determinantes de la respuesta funcional de los ensambles de escarabajos copro-necrófagos a la ganadería.

En forma similar a la hipótesis planteada en el capítulo anterior, en este capítulo se propone la hipótesis de que la respuesta funcional de los ensambles de escarabajos copro-necrófagos a la ganadería depende de la similitud ambiental entre ambientes nativos y disturbados determinada por la interacción de factores que actúan a escala

local y regional (mayor similitud ambiental menor efecto de la ganadería). A partir de esto se espera:

1. Menor diversidad alfa funcional (en relación con el bosque nativo) en áreas ganaderas de la región con menor estacionalidad (Bosque Atlántico) en relación con el bosque más estacional (Chaco Seco), y el Chaco Húmedo en una situación intermedia.
2. Una mayor similitud en estructura funcional entre el bosque nativo y los ambientes disturbados en las regiones con mayor estacionalidad.
3. Una mayor diversidad funcional beta entre ambientes nativos y áreas ganaderas de las regiones con menor estacionalidad.

MATERIALES Y MÉTODOS

Caracterización de rasgos funcionales morfométricos

Los ejemplares que se utilizaron para la toma de medidas morfométricas fueron extraídos de los distintos muestreos realizados en los tres ambientes de las tres regiones. Teniendo en cuenta el dimorfismo sexual de este taxón, para cada región se seleccionaron de 3 a 10 hembras de cada especie. Se seleccionaron aquellas especies con un total de individuos colectados mayor a 3. En total se midieron individuos hembras de 71 especies. Para el Bosque Atlántico se fotografiaron y midieron 127 individuos de 25 especies, 216 individuos de 38 especies para el Chaco Húmedo y para el Chaco Seco 97 individuos de 23 especies.

Cada individuo fue fotografiado en vistas dorsal, ventral y lateral (Figura 4.1) utilizando una lupa LEICA EZ4 D y el software LASEZ (Leica Application Suite) versión 3.3.0. Una vez tomadas las imágenes se utilizó el programa imageJ versión 1.49 (Rasband 2009) para estimar los rasgos.

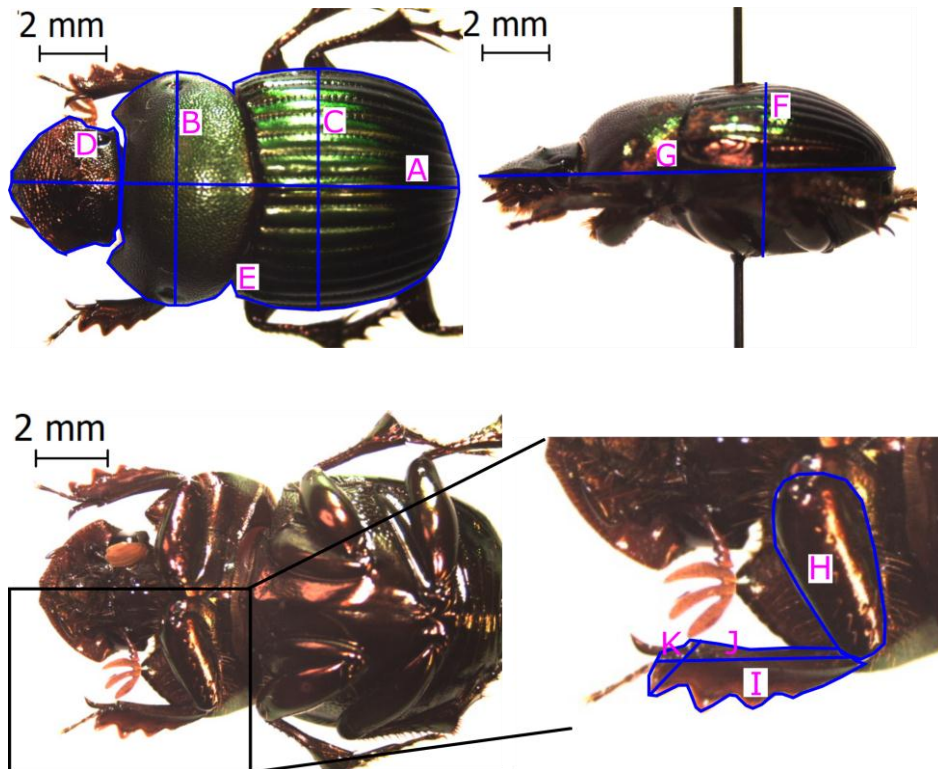


Figura 4.1: Vista Dorsal, Vista lateral y Vista ventral. A: Longitud total, B: Ancho del pronoto, C: Ancho de los élitros, D: Área de la cabeza, E: Área del cuerpo, F: Profundidad, G: Longitud lateral, H: Área del fémur, I: Área de la tibia anterior, J: Longitud de la tibia anterior, K: Ancho del diente mayor de la tibia anterior

Para caracterizar la morfología funcional, se procedió a medir los siguientes rasgos morfológicos en los individuos fotografiados (Figura 4.1): área corporal, área de la cabeza, ancho del pronoto, área del fémur anterior, área de la tibia anterior, longitud de la tibia anterior y ancho del diente mayor de la tibia anterior. El área del cuerpo se

utilizó como estimador del tamaño corporal y representó la variable independiente para evaluar las relaciones alométricas con los rasgos restantes. Además, se caracterizó la forma general del cuerpo en términos de la máxima esfericidad de proyección (Sneed y Folk 1958):

Esfericidad = $(S^2/LI)^{1/3}$, donde L es la longitud total del cuerpo (eje largo), I es la anchura del élitro (eje intermedio) y S es el espesor del cuerpo (eje corto) (Figura 4.1).

El área de la cabeza, el ancho del pronoto y la esfericidad pueden influir en la capacidad de penetración del sustrato (suelo y recursos alimenticios) (Evans y Forsythe 1985). El tamaño de las patas anteriores y sus partes constitutivas (área del fémur, área de la tibia, longitud de la tibia, ancho de los dientes) y la caracterización de relocalización del alimento (telecópridos, paracópridos y endocópridos) pueden determinar la fuerza de empuje y, en consecuencia, la capacidad de rodar y excavar las bolas, ambas tareas necesarias para la manipulación y anidación de alimentos (Halffter y Edmonds 1982, Evans y Forsythe 1985, Davis 1996, Hernández *et al.* 2011, Inward *et al.* 2011).

La determinación de las medidas de biomasa se realizó por medio de una balanza digital analítica de precisión de 0,0001g marca Denver. La determinación del tipo de relocalización del alimento se realizó mediante búsqueda bibliográfica (Scholtz *et al.* 2011, Vaz-de-Mello 2018).

Análisis de datos

En primer lugar, se realizó un análisis de regresión simple entre cada rasgo y el área del cuerpo para explorar las relaciones alométricas, para cada región y usando las medias de los rasgos de cada especie. El análisis de alometría se basó en la ecuación alométrica convencional $Y = aX^b$, donde Y es cualquier rasgo morfológico (variable dependiente), X es el área corporal (variable independiente), y a y b son los coeficientes alométricos (LaBarbera 1989, Futuyama 2005). Para aquellos rasgos que presentan relaciones alométricas significativas, se extrajeron los residuos de los modelos de regresión simple, para crear nuevos rasgos morfológicos que no dependan del tamaño corporal. Estas variables corregidas (residuos de regresión) se utilizaron luego para comparaciones de uno y varios rasgos.

Para cada sitio muestreado, se calculó la riqueza funcional (Fric), la equitatividad funcional (Feve) (Villéger *et al.* 2008) y la dispersión funcional (Fdis) (Laliberté y Legendre 2010), para esto se utilizó el paquete *FD* (Laliberté *et al.* 2014). Para el cálculo de los índices, la matriz de distancia entre especies basada en cada rasgo fue construida usando las funciones *ldist.ktab* y *dist.ktab* del paquete *ade4*. Estas funciones, basadas en la medida general de distancia de Gower (1971), permiten tratar con rasgos de diferentes tipos estadísticos (cualitativos y cuantitativos) (Pavoine *et al.* 2009). Luego, de manera similar a los análisis de diversidad taxonómica, se realizaron modelos lineales generalizados mixtos para determinar el efecto de la región y el ambiente sobre los índices de diversidad funcional.

Al igual que con la diversidad taxonómica, para evaluar el supuesto de independencia de las observaciones en el análisis GLMM de la diversidad funcional (Fric, Feve y Fdis), se calculó el índice I de Moran (Moran 1950) como una medida global de autocorrelación espacial para los residuos de estos modelos de regresión (ver Hawkins y Porter 2003). Para esto se utilizó el software SAM v4.0 (Rangel *et al.* 2010). De esta manera se puso a prueba si los residuos tienen un componente espacial. Teniendo en cuenta que en ninguno de los tres modelos (Fric, Feve y Fdis) se observó autocorrelación de los residuos (Figura A1.2 del Apéndice 1), la ubicación espacial de los sitios de muestreo no se incluyeron en el análisis del GLMM.

Para explorar el papel de las variables ambientales locales y regionales que explican los patrones de riqueza funcional (Fric), equitatividad funcional (Feve) y dispersión funcional (Fdis), de la misma manera que en el capítulo anterior, primero se realizaron tres análisis de componentes principales (ACP) independientes para reducir el número de variables explicativas con la estructura de la vegetación local (cobertura de dosel, de árboles, de arbustos, de herbáceas, de suelo desnudo y contenido de hojarasca); las condiciones microclimáticas locales (amplitud térmica, temperatura y humedad medias diarias y temperatura media diaria máxima), y con el clima regional (temperatura media anual, rango de temperatura diurno medio, estacionalidad de precipitaciones). Luego, se utilizó el primer eje de cada ACP como factores fijos en los modelos GLMMs para explicar las diferencias en Fric, Feve y Fdis. Se evaluó la normalidad y la homocedasticidad a través de gráficos de residuos vs. predichos y qqnorm. Finalmente, cada modelo se comparó con su respectivo modelo nulo para determinar la significancia de los factores analizados. Se evaluó colinealidad entre el primer eje de cada PCA

(variables predictoras de los modelos) a través de la función *vif* del paquete *car* (Zuur, Ieno, & Elphick, 2010).

Para verificar los cambios en la estructura funcional se calculó la media ponderada por sitio de cada rasgo (CWM) (Lavorel et al., 2008) con la función *functcomp* del paquete *FD* (Laliberté & Legendre, 2010; Laliberté et al., 2014). Para el cálculo, se utilizaron dos matrices, una con la abundancia de individuos de cada especie por sitio (replica), y el otro con los rasgos funcionales de cada especie a partir de las cuales se generó una nueva matriz con los valores de los rasgos por sitio (réplica). A partir de esta nueva matriz, se determinó cuanta variación es explicada por el espacio (coordenadas espaciales) y las variables ambientales por medio de un análisis de partición de la variación con la función *varpart* del paquete *vegan* (Oksanen et al. 2017). Se utilizó la distancia euclideana y se escaló a media cero y varianza uno.

Al igual que para la diversidad taxonómica, la partición de la variación mostró que la estructura espacial de los datos tuvo sólo una pequeña influencia en la variación en la estructura de rasgos entre ambientes y regiones (7%) (ver Figura 4.3), se excluyó la ubicación espacial de los sitios como variable explicativa de la estructura funcional de los ensambles de escarabajos copro-necrófagos. Luego se realizó un RDA para evaluar si el ordenamiento de los sitios según los rasgos funcionales a partir de los CWM se asocia a las variables ambientales. Se realizó este análisis a través de un ANOVA basado en permutaciones (9999 permutaciones restringidas a la región) con el paquete *vegan* (Oksanen et al. 2017). Al igual que en el Capítulo III, este análisis utilizó un procedimiento de selección de variables por pasos para determinar los predictores con la mayor proporción de variación explicada en todos los modelos; antes del análisis, las

variables ambientales se estandarizaron y se transformaron con raíz cuadrada para reducir el impacto de los valores extremos atípicos (Clarke y Green 1988). Cuando las variables ambientales exhibieron multicolinealidad (>0.6) se seleccionó una de cada par y la otra fue excluida de los análisis (Apéndice 2). Finalmente, se evaluó el efecto de la región, el ambiente y la interacción entre los factores en los grupos formados por RDA a través de un análisis permutacional multivariado de varianza (PERMANOVA), utilizando la función *adonis* del paquete *vegan* (Oksanen *et al.* 2017). Los análisis estadísticos se realizaron en el software R (R Core Team 2017).

La disimilitud funcional (diversidad beta funcional) entre las comunidades de escarabajos copro-necrófagos de cada tipo de ambiente disturbado y el grupo de especies registrado en el bosque nativo de cada bioma, se calculó utilizando la matriz de especies y rasgos con el paquete *vegan* (Oksanen *et al.*, 2017). Para esto, primero se calculó una matriz de similitud entre especies utilizando el índice de Gower. Se construyó un dendrograma que presenta la similitud entre especies respecto a los rasgos, utilizando la matriz de similitud y el método de agrupación de a pares no ponderado usando los promedios aritméticos (UPGMA por sus siglas en inglés) (Petchey y Gaston 2002).

Con el dendrograma obtenido y con una matriz de sitios y abundancia de especies se calculó la diversidad beta funcional (β_{total}) y sus componentes (β_{rich} y β_{repl}). La diferencia entre el bosque nativo (BN) y las áreas ganaderas (SS y PA) para cada componente de la disimilitud y la disimilitud total se realizó mediante modelos lineales

generalizados mixtos, utilizando la región y el ambiente como factores fijos y el año y área de muestreo como factores aleatorios. La descomposición de la disimilitud se llevó a cabo con el paquete *BAT* (Cardoso *et al.* 2015). Para β_{total} y β_{rich} se asumió una distribución normal y para β_{repl} se asumió una distribución gamma; se utilizaron los paquetes *nlme* y *lme4* respectivamente.

RESULTADOS

Todos los rasgos morfológicos, excepto la esfericidad, estuvieron positiva y fuertemente relacionados con el área corporal (Apéndice 6). Este resultado apunta a una contribución sustancial de los componentes alométricos a la variación morfológica del conjunto de especies estudiadas (Apéndice 6). En consecuencia, para todas las variables morfológicas (excepto la esfericidad) se utilizaron los residuos de la relación alométrica.

En el caso de la riqueza funcional no se observó una interacción significativa entre factores (ambiente y región). Para el caso del ambiente, se observó una mayor riqueza funcional en los bosques (con y sin ganadería) al compararlo con las pasturas abiertas (Figura 4.2, Tabla 4.1). Para el caso de las regiones, el bosque Atlántico y el Chaco húmedo mostraron mayor y similar riqueza funcional en relación al Chaco seco.

La equitatividad funcional (F_{eve}) no presentó diferencias entre ambientes ni regiones (Tabla 4.1). La dispersión funcional (F_{dis}) en el Bosque Atlántico y el Chaco Húmedo no presentó diferencias entre el bosque nativo y sistemas ganaderos. Finalmente, en el Chaco Seco se observó un patrón contrario, siendo las pasturas el ambiente que presenta

mayor dispersión funcional, los bosques menor dispersión funcional y los sistemas silvopastoriles una situación intermedia (Figura 4.2, Tabla 4.1)

Tabla 4.1: Efecto de la región, el ambiente y su interacción sobre los índices de diversidad funcional, riqueza funcional (Fric), equitatividad funcional (Feve), y dispersión funcional (Fdis).

Índices		g.l.	χ^2	p
Fric		8	40,89	<0,0001
	Región	2	17,66	<0,0001
	Ambiente	2	40,13	<0,0001
	Región x Ambiente	4	7,51	0,111
Feve		8	9,927	0,270
	Región	2	0,47	0,791
	Ambiente	2	4,35	0,114
	Región x Ambiente	4	5,47	0,242
Fdis		8	23,4	0,002
	Región	2	4,73	0,094
	Ambiente	2	0,27	0,873
	Región x Ambiente	4	21,43	0,0002

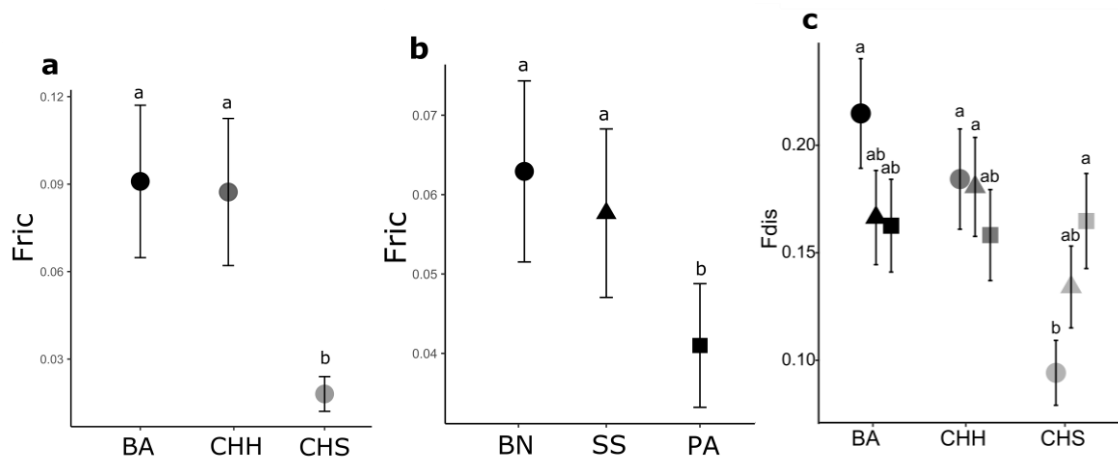


Figura 4.2: a: Riqueza funcional por regiones, b: Riqueza funcional por ambientes y c: dispersión funcional (Fdis) de ensambles de escarabajos copro-necrófagos en bosques nativos y sistemas ganaderos de tres bosques subtropicales de Argentina. Círculos: bosque nativo, triángulos: sistemas silvopastoriles, cuadrados: pasturas. BA: Bosque Atlántico, CHH: Chaco Húmedo, CHS: Chaco Seco. Círculos: bosques nativos, triángulos: sistemas silvopastoriles, cuadrado: pasturas. Diferentes letras indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

El primer eje de los tres ACP realizados para reducir el número de variables explicativas con 1) la estructura de la vegetación local 2) las condiciones microclimáticas locales y 3) las condiciones climáticas regionales, explicó más del 50% de la variación en todos los casos (Apéndice 5). El análisis del GLMM usando este primer eje para Fric mostró que la riqueza funcional de escarabajos copro-necrófagos se explica principalmente por la estructura de la vegetación local ($\chi^2 = 6,23$, $p < 0,012$), mientras que las condiciones microclimáticas locales y el clima regional no tuvieron influencia ($\chi^2 = 0,92$ y $0,45$, respectivamente, $p > 0,1$ en ambos casos). Para Fdis ninguna de las variables ambientales explicó la equitatividad funcional (Vegetación: $\chi^2 = 0,09$, $p = 0,76$; Condiciones microclimáticas: $\chi^2 = 2,68$, $p = 0,10$; Clima regional: $\chi^2 = 1,22$, $p = 0,26$) al igual que para Fdis (Vegetación: $\chi^2 = 0,93$, $p = 0,33$; Condiciones microclimáticas: $\chi^2 = 1,61$, $p = 0,20$; Clima regional: $\chi^2 = 1,37$, $p = 0,24$)

De acuerdo con la partición de la variación, el 32% (y el 20% después del control por la estructura espacial) de la variación observada en la estructura funcional de los ensamblajes de escarabajos copro-necrófagos en los sitios se explicó por variables ambientales, mientras que la estructura espacial explicó el 19% (7% después del control por variables ambientales) (Figura 4.3, Tabla 4.2). La influencia combinada de las variables ambientales y la ubicación espacial de los sitios, explicaron el 12% de la variación, mientras que el 61% de la variación no fue explicada por el modelo (residuos).

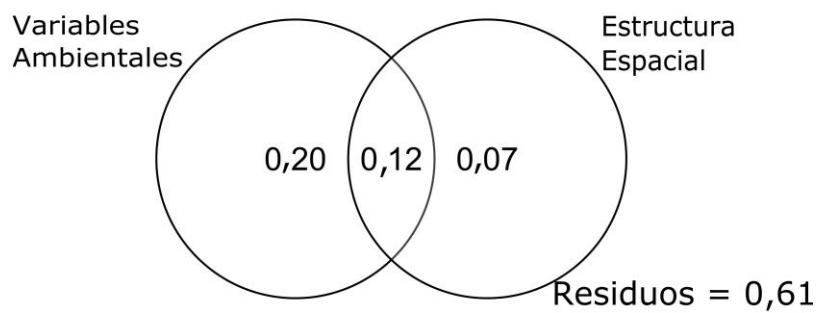


Figura 4.3: Influencia (proporción de la varianza explicada) de las variables ambientales y estructura espacial que explican los patrones de estructura funcional (medias ponderadas a nivel de la comunidad - CWM) de los ensamblajes de escarabajos copro-necrófagos entre el bosque nativo, los sistemas silvopastoriles y los pasturas en tres bosques subtropicales de Argentina (Bosque Atlántico y Chaco Húmedo y Seco).

Tabla 4.2: Partición de la variación (VARPART) para la influencia del espacio (coordenadas) y las variables ambientales sobre la estructura funcional (medias ponderadas a nivel de la comunidad - CWM) de escarabajos copro-necrófagos de los bosques subtropicales del norte de Argentina.

	g.l.	R² Aj	F	p
Ambiente	6	0,32	4,99	0,001
Ubicación espacial	2	0,18	5,86	0,003
Ambas	8	0,38		
Ambiente Ubicación espacial	6	0,20	3,79	0,003
Ubicación espacial Ambiente	2	0,06	2,76	0,068
Residuos		0,61		

El primer eje del análisis de redundancia RDA (C~E) explicó el 52% de los cambios en la estructura (composición y abundancia) funcional de escarabajo copro-necrófagos entre regiones y ambientes. En este eje, el bosque nativo y los sistemas silvopastoriles del Bosque Atlántico y el Chaco Húmedo formaron un solo grupo y se separaron del Chaco Seco. El segundo eje explicó el 21% de la variación y separó las pasturas del Bosque Atlántico y el Chaco Húmedo del resto de los sitios (Figura 3.4). El análisis de PERMANOVA validó estos grupos ($F_{\text{modelo}}=10,84$, $R^2=0,52$, g.l. = 8, $p=0,0001$); de acuerdo a la región ($F=19,03$, $R^2=0,23$, g.l. = 2, $p=0,0001$), los ambientes ($F=4,52$, $R^2=0,05$, g.l. = 2, $p=0,0008$) y la interacción de ambas variables ($F=9,90$, $R^2=0,24$, g.l. = 4, $p=0,0001$).

En el análisis RDA, las variables ambientales explicaron el 36,32% de los cambios en la estructura funcional de escarabajos copro-necrófagos entre sitios del RDA (g.l. = 6, $F=$

7,88, $p = 0,0004$); el primer eje se asoció negativamente a la temperatura media local, al dosel y a la cubierta herbácea y se asoció positivamente a la estacionalidad de las precipitaciones, a la amplitud térmica y a la cobertura de arbustos, mientras que el segundo eje se correlacionó positivamente con la temperatura media y negativamente con las demás variables (Tabla 4.2). El BN y los SS en el Bosque Atlántico y el Chaco Húmedo se caracterizaron principalmente con una mayor cobertura de dosel y herbáceas. Los sitios de PA del Bosque Atlántico se caracterizaron principalmente con una temperatura media local más alta. Finalmente, los sitios en el Chaco Seco, principalmente los sitios de BN y SS, se asociaron a una mayor estacionalidad de las precipitaciones, amplitud térmica y cobertura de arbustos (Figura 4.4).

Los sitios del Bosque Atlántico y los sitios de bosque nativo y sistemas silvopastoriles del Chaco Húmedo se encuentran caracterizados por especies con mayor área de cabeza, mayor ancho del pronoto, mayor área de la tibia y fémur anterior, y por una mayor frecuencia de especies endocópidas y paracópidas (Figura 4.4). Por otro lado, los sitios del Chaco Seco y las pasturas del Chaco Húmedo se caracterizaron por especies con mayor área del cuerpo, mayor longitud total, mayor biomasa, mayor esfericidad y frecuencia de telecópidos (Figura 4.4).

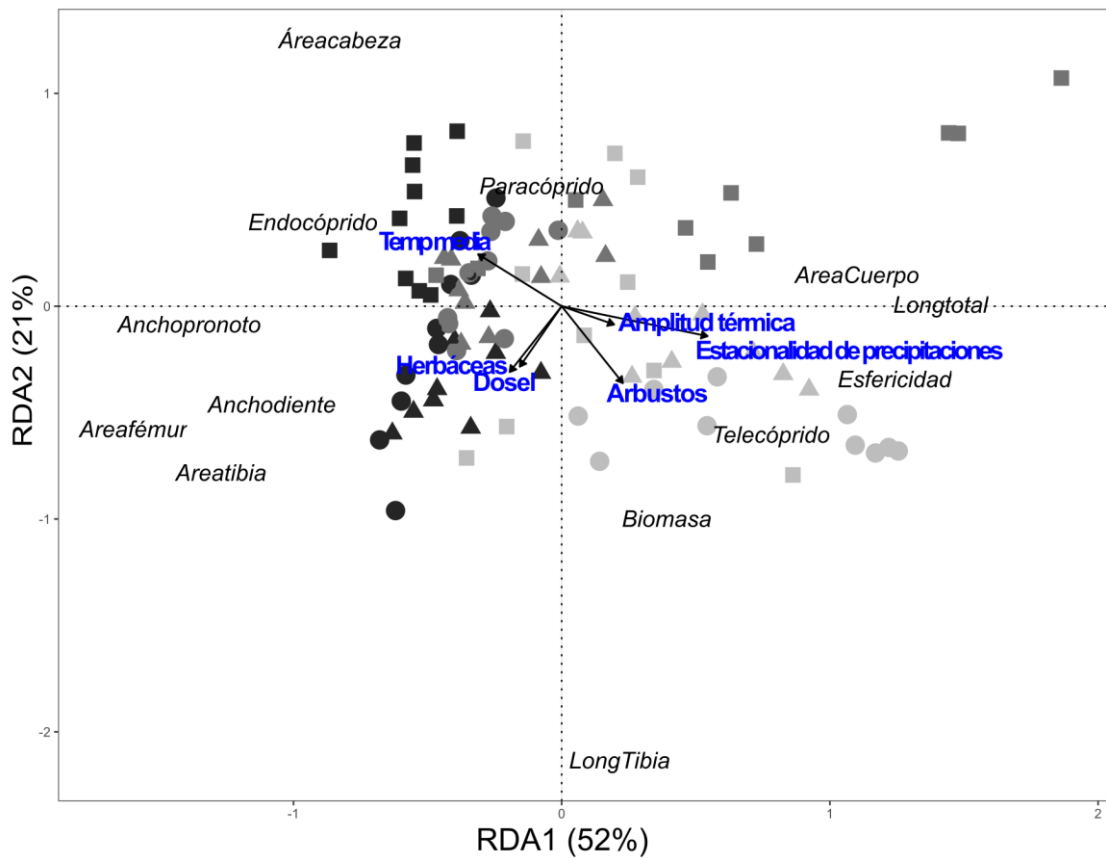


Figura 4.4: Análisis de Redundancia basado en la estructura de rasgos funcionales de los ensambles de escarabajos copro-necrófagos en el bosque nativo y dos sistemas ganaderos en los bosques subtropicales de Argentina. Símbolos negros: Bosque Atlántico, símbolos grises oscuro: Chaco Húmedo, símbolos grises claro: Chaco Seco. Círculos: bosque nativo, Triángulos: sistema silvopastoril y Cuadrados: pasturas.

Tabla 4.2: Rol de las variables ambientales locales (L) y regionales (R) en un análisis RDA, explicando los patrones de estructura funcional de los ensamblajes de escarabajos copro-necrófagos entre el bosque nativo y dos sistemas ganaderos (silvopastoril y pasturas) en tres bosques subtropicales de Argentina (Bosque Atlántico, Chaco Húmedo y Seco). Grados de libertad: 1.

	F	p
Estacionalidad de las precipitaciones (R)	10,96	0,07
Cobertura del dosel (L)	9,58	0,0001
Cobertura de arbustos (L)	7,48	0,0006
Temperatura promedio(L)	3,37	0,09
Amplitud térmica (L)	9,67	0,0001
Cobertura de herbáceas (L)	3,77	0,005

Finalmente, la disimilitud (1-índice cuantitativo de Jaccard) en la diversidad de rasgos funcionales en los sistemas ganaderos en relación con el bosque nativo fue mayor en las PA que en los SS en las tres regiones, sin embargo, no hubo diferencias significativas en el Chaco Seco (Tabla 4.3, Figura 4.5). La descomposición de la diversidad beta funcional mostró que la disimilitud en el Chaco Húmedo se asoció principalmente con el componente de diferencias en riqueza funcional, mientras que para el componente de remplazo ninguna de las variables fue significativa (Tabla 4.3, Figura 4.5). Para las regiones del Bosque Atlántico y el Chaco Seco no hubo diferencias entre el BN y los sistemas ganaderos, mientras que para el Chaco Húmedo la similitud entre el BN y las PA fue mayor que entre el BN y los SS (Figura 4.5).

Tabla 4.3: Particionamiento de la diversidad beta funcional entre los ambientes con ganado (pasturas y sistemas silvopastoriles) y el bosque nativo de los bosques subtropicales de Argentina. β_{repl} : componente de reemplazo, β_{rich} : componente de diferencias de riqueza.

	β_{total}		β_{repl}		β_{rich}	
	F	p	χ^2	p	F	p
Región	0,60	0,602	1,01	0,601	0,17	0,849
Ambiente	104,52	<0,001	0,03	0,855	11,89	0,001
Región*Ambiente	16,89	<0,001	1,37	0,503	3,84	0,027

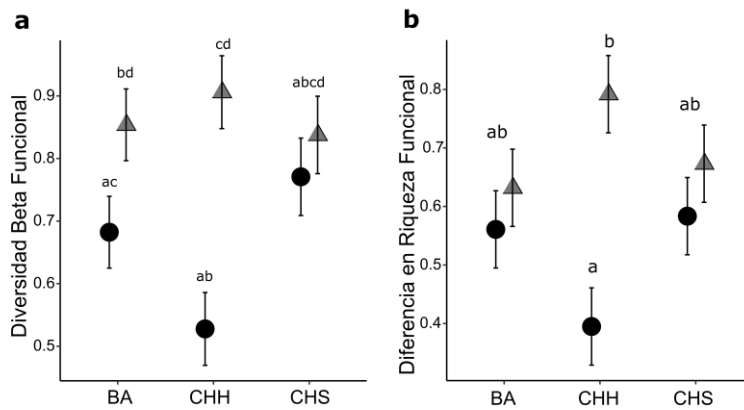


Figura 4.5: Disimilitud de la diversidad beta funcional basada en la abundancia de escarabajos copro-necrófagos entre las áreas ganaderas (pasturas y sistemas silvopastoriles) y el bosque nativo. a: disimilitud global, y b: Diferencias en riqueza funcional en las tres regiones (Bosque Atlántico, Chaco Húmedo y Chaco Seco) de Argentina. Circulo negro: bosque nativo vs. sistema silvopastoril, Triangulo gris: bosque nativo vs. pasturas, bigotes: error estándar. Diferentes letras indican diferencias significativas $p < 0,05$.

DISCUSIÓN

En este capítulo se propuso la hipótesis de que la respuesta funcional de los ensambles de escarabajos copro-necrófagos (al igual que la taxonómica) al manejo ganadero depende no sólo de factores que actúan a escala local y regional, sino también de la

interacción entre ambas escalas. A partir de estas hipótesis se esperaba un menor efecto de la ganadería en las regiones con mayor estacionalidad, tanto en diversidad alfa funcional como en la estructura de rasgos. Los resultados apoyan la hipótesis dado que la respuesta funcional de los ensambles de escarabajos copro-necrófagos a la ganadería fue diferente en cada región, al igual que lo observado con la diversidad taxonómica. En términos generales los patrones de respuesta observados para la diversidad funcional fueron muy similares a los observados para la diversidad taxonómica.

La riqueza funcional de escarabajos copro-necrófagos difiere entre regiones, siendo mayor en el Bosque Atlántico y el Chaco Húmedo y menor en el Chaco Seco, y también difiere entre ambientes, siendo mayor en bosques nativos y sistemas silvopastoriles, y menor en pasturas. Mientras que estudios previos muestran los efectos a escala local del remplazo de los bosques nativos por pasturas para ganado sobre la diversidad funcional de escarabajos copro-necrófagos (Giraldo *et al.* 2011, Gómez-Cifuentes *et al.* 2017) y otros estudios tratan sobre la importancia de los factores regionales que determinan los patrones de diversidad funcional de los escarabajos copro-necrófagos (Correa *et al.* 2019, da Silva y Cassenote 2019, Nichols *et al.* 2013), este es el primer estudio que analiza los efectos de los factores que actúan a ambas escalas a través de la comparación de usos similares de la tierra entre diferentes regiones.

Al igual que en estudios anteriores del Bosque Atlántico y otros ecosistemas húmedos (Audino *et al.* 2014, Gómez-Cifuentes *et al.* 2018), la sustitución del bosque nativo por pasturas abiertas redujo fuertemente la diversidad funcional de escarabajos copro-

necrófagos y modificó la estructura de rasgos de las especies mientras que los sistemas silvopastoriles preservaron la diversidad funcional de los escarabajos copro-necrófagos. A su vez, este es el primer estudio que evalúa diversidad funcional de escarabajos copro-necrófagos en el Chaco Húmedo y en el Chaco Seco.

Al igual que para la diversidad taxonómica, los sistemas silvopastoriles que preservan el dosel nativo mantuvieron la diversidad funcional de escarabajos copro-necrófagos.

Cerrullo et al. (2019) encontraron que Fric y Fdis de escarabajos copro-necrófagos de Borneo en sistemas silvopastoriles que mantienen el dosel son similares a los valores encontrados en los bosques sin disturbio. Estos sistemas, a diferencia de las pasturas, mantienen en gran medida las condiciones microclimáticas y del suelo (Capítulo II), lo que favorecería la persistencia de las especies nativas. Las temperaturas extremas y la estructura simplificada de la vegetación en las áreas abiertas del ganado son probablemente los principales factores que explican las diferencias en diversidad funcional y composición de rasgos, debido a que los escarabajos copro-necrófagos de bosques húmedos se caracterizan por una baja tolerancia a condiciones microclimáticas extremas (Lobo *et al.* 1998, Davis *et al.* 2000, Duncan y Byrne 2000, Verdú *et al.* 2006, Nichols *et al.* 2007, Navarrete y Halffter 2008, Chown *et al.* 2011). Además, otros factores regulados por la cubierta del dosel (como la intensidad de la luz y el calor) pueden influir en los patrones observados de diversidad funcional de los escarabajos copro-necrófagos entre hábitats abiertos y cerrados (Davis *et al.* 2002, Tuff, *et al.* 2016).

Si bien la cubierta del dosel regula la temperatura del suelo en los bosques nativos y los sistemas silvopastoriles, también probablemente la mayor cobertura de hojarasca en estos hábitats (en comparación con los pastizales abiertos) proporcione microhábitats

importantes para los escarabajos de estiércol, como lo han sugerido Hopp *et al.* (2010) para Brasil. Además, una serie de estudios previos mostraron la importancia de la cobertura vegetal para preservar los ensamblajes de escarabajos de estiércol (Davis 1994, Hill 1996, Escobar 1997, Halffter y Arellano 2002).

En contraste con el Bosque Atlántico y el Chaco Húmedo, el ensamble funcional de escarabajos copro-necrófagos en el Chaco Seco mostró una respuesta diferente: la riqueza funcional y la estructura de rasgos funcionales fue similar entre las pasturas, el bosque nativo y los sistemas silvopastoriles. La respuesta diferencial de los ensamblajes funcionales entre regiones a usos similares de la tierra probablemente refleja diferencias en las condiciones ambientales entre el bosque nativo y las áreas de pastoreo como consecuencia de los patrones climáticos regionales.

Como se mencionó previamente, la disimilitud ambiental entre los ambientes nativos y los usos de la tierra ya ha sido identificada como uno de los principales predictores de los cambios en las comunidades biológicas tanto a escala local como regional (Fillooy *et al.* 2010, Corbelli *et al.* 2015). En particular, estudios previos con escarabajos copro-necrófagos mostraron que los usos de la tierra que preservan el dosel presentan mayor diversidad funcional que los usos de la tierra que cambian drásticamente estas condiciones (Gómez-Cifuentes *et al.*, 2017, Gardner *et al.* 2008b). Como se mostró en el Capítulo II, en las regiones más húmedas (Chaco Húmedo y Bosque Atlántico), las pasturas presentan un alto contraste en la estructura de la vegetación y las condiciones microclimáticas en comparación con el bosque nativo, mientras que en el Chaco Seco

las condiciones ambientales entre el ambiente nativo y las áreas con ganado son más similares.

La mayor dispersión funcional en pasturas del Chaco Seco sugiere que el disturbio antrópico genera una mayor heterogeneidad en la distribución del estado de los rasgos funcionales; estos resultados coinciden con otros estudios realizados en bosques xerófilos de México (Barragán *et al.* 2011) y en el Cerrado en Brasil (Correa *et al.* 2019). Al igual que en estos estudios previos, no se encontró evidencia de que la ganadería genere impacto en la diversidad funcional de las comunidades de escarabajos copro-necrófagos en ambientes áridos. Una posible explicación es que el Chaco Seco es una región semiárida poblada por especies que pueden usar áreas abiertas que carecen de vegetación y pueden aprovechar el estiércol adicional que proporciona el ganado. Este patrón de dispersión funcional en el Chaco Seco también podría interpretarse en el marco de la teoría de disturbio intermedio (Connell, 1978). Roxburgh y colaboradores (2004) demostraron que las perturbaciones intermedias pueden permitir la coexistencia de un mayor número de especies a través de procesos de dispersión, recolonización y competencia, que pueden resultar en un incremento de la diversidad (Kadmon y Benjamin, 2006).

La respuesta neutral de Fric y Feve a los efectos de la ganadería en el Chaco Seco, puede resultar del equilibrio entre individuos y especies perdidas y ganadas de un hábitat al adyacente. Esta variación equilibrada puede dar lugar a ensamblajes de bosques y sistemas ganaderos que no difieren en el volumen de su espacio de rasgos funcionales (Fric), o en la regularidad de la distribución de abundancia en rasgos (Feve), independientemente de la identidad de las especies.

Estudios previos en diversidad funcional en aves y hormigas (Corbelli et al., 2015) sugirieron que los efectos de la modificación del hábitat y las condiciones ambientales locales dependen del contexto regional. Acorde a nuestros resultados, Nichols *et al.* (2013), determinaron que las respuestas, en términos de diversidad funcional, al disturbio provocado por el reemplazo del bosque por diferentes usos de la tierra depende del contexto regional. da Silva y Cassenote (2019) determinaron, al igual que en este estudio, que una de las variables ambientales que explica las variaciones de diversidad funcional entre diferentes regiones es la estacionalidad climática. A su vez, Davis *et al.* (2008), evaluaron que ciertos rasgos funcionales, como la capacidad de rodar bolas predomina en regiones más áridas con respecto a regiones mas húmedas, esto coincide con nuestros resultados donde las especies telecópidas fueron características de la región mas seca (Chaco Seco). Además, la alta radiación solar y la baja humedad en las pasturas aumenta la tasa de desecación de los cúmulos de estiércol y materia orgánica, reduciendo la disponibilidad de recursos para las especies que se desarrollan dentro de los cúmulos de estiércol (endocópidos), lo que explica la baja abundancia de este grupo en las pasturas. La ausencia de especies paracópidas en las pasturas podría asociarse con la mayor temperatura y compactación y una menor humedad de suelo en estos ambientes, que conducen a una rápida desecación del estiércol y obstruye la manipulación y el enterramiento del recurso en el mismo (típico de las especies de paracópidas). Por otro lado, los escarabajos telecópidos tienen la capacidad de transferir el alimento a un lugar más adecuado para el entierro y podrían, en consecuencia, ser capaces de persistir en ambientes abiertos (Halfpiter *et al.* 1992, Nervo *et al.* 2014, Campos y Hernández 2015).

Contrario a lo esperado y encontrado por otros autores (Gómez Cifuentes *et al.* 2017), se encontraron especies con rasgos morfológicos asociados a un tamaño grande de cuerpo, esto podría deberse a la capacidad termorregulatoria de ciertas especies (Verdú *et al.* 2012), que le estarían permitiendo hacer uso de ambientes abiertos. Además en las regiones más húmedas (Bosque Atlántico y Chaco Húmedo) se encontraron especies con rasgos morfológicos relacionadas con un tamaño de la parte anterior del cuerpo y también de las patas anteriores mayores, lo que podría estar asociado a la capacidad de hacer túneles de los paracópidos.

La mayor disimilitud entre hábitats nativos y disturbados (en particular con las pasturas) en las regiones con clima húmedo genera una mayor disimilitud funcional entre las comunidades de escarabajos de los bosques nativos y los usos ganaderos que en la región de clima mas seco. Sin embargo, hay pocos estudios hasta la fecha que hayan evaluado los cambios en diversidad funcional en escarabajos copro-necrófagos provocados por la ganadería en diferentes contextos regionales (ver Barragán *et al.* 2011).

En este capítulo, mostramos que al igual que la respuesta taxonómica (Capítulo III) la respuesta funcional de los ensambles de escarabajos copro-necrófago al manejo ganadero no puede generalizarse para todos los biomas. Esto es así porque las respuestas dependen de factores regionales (muy posiblemente el régimen de precipitaciones, entre otros) que interactúan con los disturbios a escala local,

produciendo diferentes patrones espaciales de respuesta de los ensamblajes biológicos a los usos de la tierra.

CAPITULO V. Especies y comunidades indicadoras de bosques y sistemas ganaderos según el bioma a escala local y regional

INTRODUCCIÓN

Una manera complementaria de evaluar el efecto del disturbio antrópico sobre los ensambles de escarabajos copro-necrófagos es identificar las especies indicadoras de cada ambiente para cada bioma. Las especies indicadoras son especies que, debido a sus preferencias de nicho, pueden ser utilizadas como indicadores ecológicos si (a) reflejan el estado biótico o abiótico del medio ambiente; (b) proporcionan evidencia de los impactos del cambio ambiental; o (c) predicen la diversidad de otras especies, taxones o comunidades dentro de un área (McGeoch 1998, Niemi y McDonald 2004). Debido a su valor predictivo, las especies indicadoras son frecuentemente utilizadas en proyectos de conservación y manejo sustentable ya que proporcionan un medio para evaluar a bajo costo los cambios en los ecosistemas (McGeoch y Chown 1998, Hilty y Merenlender 2000, Carignan y Villard 2002, McGeoch *et al.* 2002).

Una de las maneras de identificar de manera cuantitativa las especies indicadoras es por medio del índice del valor indicador (IndVal, Dufrene y Legendre 1997). Este método combina medidas de especificidad de hábitat (patrones de abundancia relativa) y fidelidad de hábitat (patrones de incidencia), y utiliza un procedimiento de aleatorización para probar la utilidad de cada especie como indicadora. Los altos índices de IndVal hacen que las especies indicadoras sean fiables no sólo porque son específicas de una localidad, sino también porque tienen una alta probabilidad de ser

muestreadas en esa localidad durante un monitoreo y evaluación (McGeoch y Chown 1998).

Sin bien las especies indicadoras pueden ser útiles para estudios centrados en el monitoreo de cambios ecológicos, las especies con niveles de especificidad moderada, también llamadas especies detectoras son, en algunas situaciones, más útiles porque tienen diferentes grados de preferencia para varios estados ecológicos o ambientes (McGeoch *et al.* 2002). Es probable que este último grupo de especies (comunidad indicadora) se traslade a las zonas adyacentes más rápidamente en condiciones de hábitat cambiantes que las indicadoras o las especies generalistas (McGeoch *et al.* 2002). Así, las especies detectoras permiten reflejar las preferencias por los distintos hábitats, pero con requisitos menos estrictos en cuanto a las condiciones ambientales que las especies indicadoras (Verdú *et al.* 2011)

Como se mencionó en el Capítulo I, la diversidad de los escarabajos copro-necrófagos han sido considerados en muchos estudios como sustitutos de la diversidad de especies de otros taxones y buenos indicadores de los cambios ambientales (Verdú *et al.* 2000, Numa *et al.* 2009). Se ha demostrado que son indicadores confiables de perturbación en bosques (Lachat *et al.* 2006, Aguilar-Amuchastegui y Henebry 2007, Gardner *et al.* 2008a, 2008b, Barlow *et al.* 2010, Nichols y Gardner 2011). Trabajos sobre escarabajos copro-necrófagos han demostrado la eficacia del IndVal para separar especies que indican diferentes tipos de hábitat y niveles de degradación inducida por el hombre (McGeoch *et al.* 2002, Gardner *et al.* 2008a). Sin embargo, hasta la fecha no hay trabajos que indiquen por medio de este índice cómo responden las especies presentes en bosques subtropicales de Argentina a la ganadería.

OBJETIVO

El objetivo de este capítulo es identificar especies indicadoras y detectoras de bosques nativos y áreas ganaderas en bosques subtropicales del norte de Argentina. De esta manera se espera generar una herramienta que permita monitorear a bajo costo el estado de la biodiversidad de esas comunidades.

ANALISIS DE DATOS

Para identificar las especies indicadoras de cada ambiente en cada bioma se utilizó el método de asignación del Valor de Indicador o IndVal propuesto por Dufrene y Legendre (1997). Los valores del indicador van de 0 (sin indicación) a 1 (indicación perfecta) cuando todos los individuos de una especie se encuentran en un solo hábitat (alta especificidad) y cuando la especie se encuentra en todas las muestras de ese hábitat (alta fidelidad). Esto permite distinguir aquellas especies que tienen la mayor afinidad por los diferentes ambientes presentes en los distintos biomas. Este índice permite identificar a aquellos taxones asociados con mayor peso a los diferentes ambientes dentro de cada bioma. De acuerdo al criterio de Verdú *et al.* (2011), se consideró como especies indicadoras a aquellas con $\text{IndVal} \geq 0,7$ ($p < 0,05$), y especies detectoras a aquellas con IndVal entre 0,5 y 0,7 ($p < 0,05$). Todos los análisis de significancia estadística se realizaron con 1.000 iteraciones aleatorias.

RESULTADOS

Entre las 109 especies presentes en las tres regiones estudiadas (Capítulo III), el análisis de especies indicadoras reveló 70 especies que están asociadas a las regiones de los bosques subtropicales y a los usos ganaderos estudiados.

Para el Bosque Atlántico, la especie asociada (detectora) a toda la región, tanto en bosques nativos como a los ambientes disturbados estudiados fue *Onthophagus aff. buculus*. En esta región, para el bosque nativo tres especies resultaron indicadoras, *O. catharinensis*, *Deltochilum brasiliense* y *D. morbillosum* y dos especies detectoras *Canthidium dispar* y *Scybalocanthon nigriceps*. Además, se encontraron dos especies detectoras de sistemas silvopastoriles y dos de pasturas (Tabla 5.1). En esta región, las especies asociadas a más de un tipo de uso fueron: cinco especies indicadoras y una detectora que se asocian tanto al bosque nativo como a los sistemas silvopastoriles y dos especies asociadas, una indicadora y otra detectora, tanto a los SS como a las pasturas (Tabla 5.1).

Tabla 5.1: Especies indicadoras y detectoras del Bosque Atlántico, en bosque nativos y usos ganaderos.

Especie	Ambiente nativo y usos de la tierra	IndVal	p
<i>Onthophagus aff. buculus</i>	Bosque Nativo, S. Silvopastoril, Pasturas	0,55	0,012
<i>Onthophagus catherinensis</i>	Bosque Nativo	0,94	0,001
<i>Deltochilum brasiliense</i>	Bosque Nativo	0,8	0,001
<i>Deltochilum morbillosum</i>	Bosque Nativo	0,71	0,001
<i>Canthidium dispar</i>	Bosque Nativo	0,66	0,001
<i>Scybalocanthon nicriceps</i>	Bosque Nativo	0,55	0,01
<i>Eurysternus paralellus</i>	Bosque Nativo, S. Silvopastoril	1	0,001
<i>Coprophanaeus saphirinus</i>	Bosque Nativo, S. Silvopastoril	1	0,001
<i>Dichotomius sericeus</i>	Bosque Nativo, S. Silvopastoril	0,94	0,001
<i>Dichotomius depressicollis</i>	Bosque Nativo, S. Silvopastoril	0,78	0,001
<i>Deltochilum furcatum</i>	Bosque Nativo, S. Silvopastoril	0,71	0,001
<i>Dichotomius mormon</i>	Bosque Nativo, S. Silvopastoril	0,71	0,001
<i>Uroxys dilaticollis</i>	Bosque Nativo, S. Silvopastoril	0,55	0,007
<i>Deltochilum icaroides</i>	S. Silvopastoril	0,59	0,005
<i>Canthidium cavifrons</i>	S. Silvopastoril	0,55	0,009
<i>Canthon aff. mutabilis</i>	Pasturas	0,69	0,002
<i>Onthophagus buculus</i>	Pasturas	0,55	0,009
<i>Eutrichillum hirsutum</i>	S. Silvopastoril, Pasturas	0,93	0,001
<i>Canthidium bituberculatum</i>	S. Silvopastoril, Pasturas	0,55	0,003

Para el Chaco Húmedo, la especie indicadora de toda la región, tanto en bosques nativos como para los ambientes disturbados estudiados fue *D. elongatum*. Se encontró una especie indicadora y una especie detectora de bosque nativo, dos especies indicadoras de sistemas silvopastoriles y en los ambientes de pasturas se encontraron dos especies

indicadoras y cinco especies detectoras (Tabla 5.2). Las especies asociadas a más de un tipo de ambiente fueron: seis especies asociadas (cinco indicadoras y una asociada) tanto al bosque nativo como a los sistemas silvopastoriles y una especie indicadora de los SS y las pasturas (Tabla 5.2).

Tabla 5.2: Especies indicadoras y detectoras del Chaco Húmedo, en bosque nativos y usos ganaderos.

Especie	Ambiente nativo y usos de la tierra	IndVal	p
<i>Deltochilum elongatum</i>	Bosque Nativo, S. Silvopastoril, Pasturas	0,98	0,001
<i>Canthidium cuprinum</i>	Bosque Nativo	0,8	0,001
<i>Canthon chiriguano</i>	Bosque Nativo	0,69	0,001
<i>Anisocanthon</i> sp	Bosque Nativo, S. Silvopastoril	1	0,001
<i>Dichotomius carbonarius</i>	Bosque Nativo, S. Silvopastoril	0,98	0,001
<i>Onthophagus</i> aff <i>aeneus</i>	Bosque Nativo, S. Silvopastoril	0,98	0,001
<i>Eurysternus aeneus</i>	Bosque Nativo, S. Silvopastoril	0,97	0,001
<i>Canthon unicolor</i>	Bosque Nativo, S. Silvopastoril	0,96	0,001
<i>Canthon</i> aff <i>chalybaeus</i>	Bosque Nativo, S. Silvopastoril	0,5	0,032
<i>Pseudocanthon xanthurus</i>	Bosque Nativo, S. Silvopastoril	0,99	0,001
<i>Trichillidium quadridens</i>	Bosque Nativo, S. Silvopastoril	0,9	0,001
<i>Canthon</i> aff. <i>muticus</i>	Bosque Nativo, S. Silvopastoril	0,55	0,013
<i>Canthon daguerrei</i>	S. Silvopastoril, Pasturas	0,71	0,001
<i>Canthon bispinus</i>	Pasturas	0,87	0,001
<i>Gromphas inermis</i>	Pasturas	0,84	0,001
<i>Canthon</i> aff. <i>lituratus</i>	Pasturas	0,63	0,002
<i>Canthon podagricus</i>	Pasturas	0,63	0,002
<i>Canthon ornatus</i>	Pasturas	0,55	0,01
<i>Canthon</i> sp. 4	Pasturas	0,55	0,014
<i>Bolbites onitoides</i>	Pasturas	0,54	0,014

Para el Chaco Seco, tres especies se asociaron a todos los ambientes estudiados, tanto en bosques nativos como ambientes disturbados (una indicadora y dos detectoras). En cuanto a los ambientes nativos y usos ganaderos, solo hubo 3 especies asociadas al bosque nativo, *Canthon bipuntatus* como especie indicadora y *Dichotomius bitiensis* y *Trichillum sp.* como especies detectoras (Tabla 5.3). Las especies asociadas a más de un ambiente fueron: dos especies asociadas tanto al bosque nativo como a los sistemas silvopastoriles y una especie asociada tanto a los SS y a las pasturas (Tabla 5.3).

Tabla 5.3: Especies indicadoras y detectoras del Chaco Seco, en bosque nativos y usos ganaderos.

Especie	Ambiente nativo y usos de la tierra	IndVal	p
<i>Deltochilum variolosum</i>	Bosque Nativo, S. Silvopastoril, Pasturas	0,96	0,001
<i>Dichotomius fornicatus</i>	Bosque Nativo, S. Silvopastoril, Pasturas	0,55	0,009
<i>Canthon sp. 5</i>	Bosque Nativo, S. Silvopastoril, Pasturas	0,52	0,008
<i>Canthon bipuntatus</i>	Bosque Nativo	0,75	0,001
<i>Dichotomius bitiensis</i>	Bosque Nativo	0,63	0,001
<i>Trichillum sp.</i>	Bosque Nativo	0,55	0,013
<i>Canthidium breve</i>	Bosque Nativo, S. Silvopastoril	0,75	0,001
<i>Canthon sp. 6</i>	Bosque Nativo, S. Silvopastoril	0,62	0,002
<i>Vulcanocanthon sp.</i>	S. Silvopastoril, Pasturas	0,57	0,002
<i>Malagoniella puncticollis</i>	Bosque Nativo, Pasturas	0,84	0,001
<i>Canthon sp. 2</i>	Bosque Nativo, Pasturas	0,52	0,011

Finalmente, se detectaron especies que agrupan ambientes independientes de la región.

Ontherus sulcator es una especie que se encuentra en los bosques nativos y sistemas silvopastoriles del Chaco Húmedo, pero también está presente en las pasturas abiertas con ganado del Bosques Atlántico (Figura 5.1). *Canthon quinquemaculatus* y

Coprophanaeus cyanescens se encontraron en los bosques nativos y sistemas silvopastoriles del Bosque Atlántico y el Chaco Húmedo (Figura 5.1).

Digitonthophagus gazella se encontró como especie detectora de los ambientes de pasturas del Chaco Húmedo y el Chaco Seco. *Trichillum externepunctatum* se encontró como especie detectora en los tres ambientes del Chaco Seco y además en las pasturas para ganado del Bosque Atlántico y el Chaco Húmedo. *Dichotomius nisus* fue una especie indicadora de las pasturas presentes en los tres bosques subtropicales (Figura 5.1).

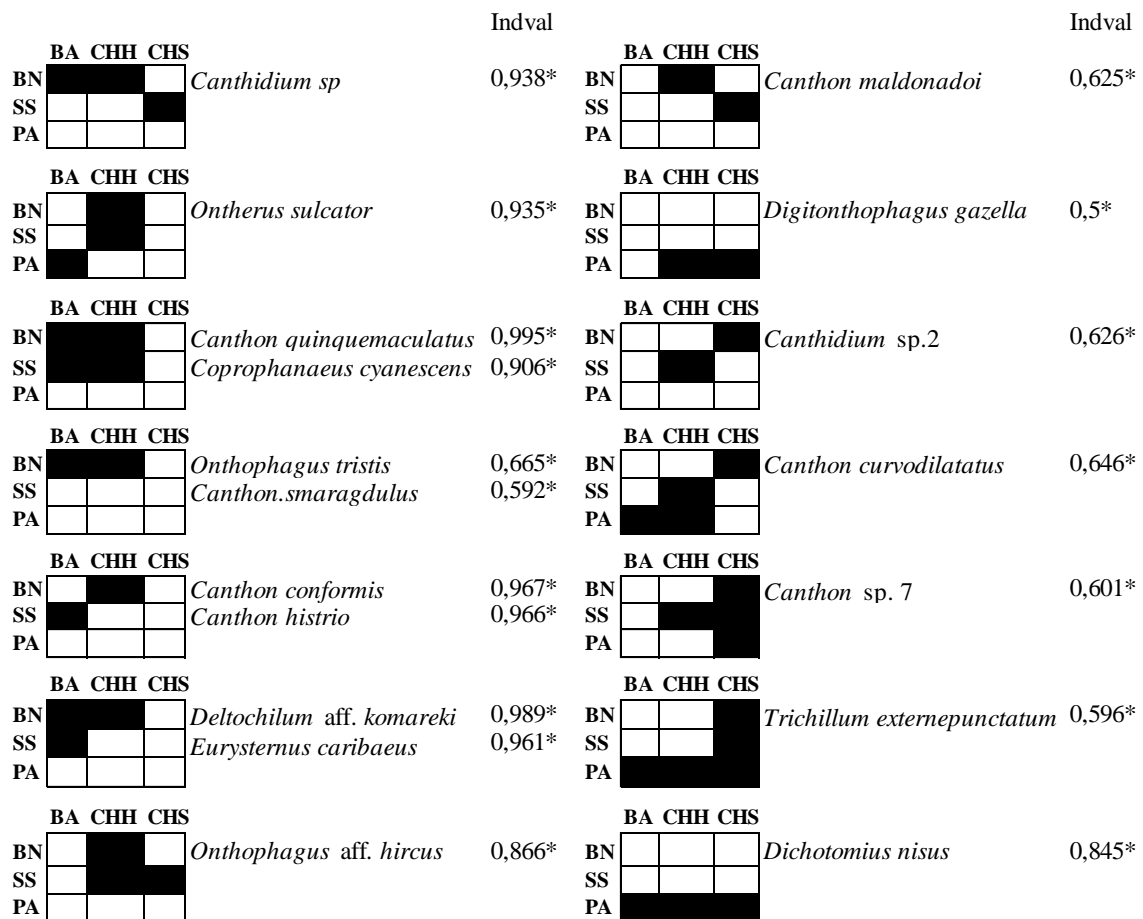


Figura 5.1: Especies indicadoras de más de dos ambientes en diferentes regiones, BA: Bosque Atlántico, CHH: Chaco Húmedo, CHS: Chaco Seco. BN: bosque nativo, SS: sistema silvopastoril, PA: pasturas. * significancia p valor < 0,05.

DISCUSION

Los resultados sugieren la existencia de diversas especies indicadoras y detectoras que podrían ser una herramienta útil para la detección de cambios ambientales producto del remplazo del bosque nativo en los bosques subtropicales del norte de Argentina.

En el Bosque Atlántico y en el Chaco Húmedo no se encontraron especies que sean a la vez indicadoras del Bosque nativo y pasturas, sin embargo para el Chaco Seco se encontró a *Malagoniella puncticollis*, en Brasil esta especie, se ha registrado en ambientes abiertos y en ambientes de bosques (Correa *et al.* 2016, Vaz-de-Mello *et al.* 2017).

Canthon quinquemaculatus y *Coprophanaeus cyanescens* fueron las especies indicadoras del bosque nativo y de los sistemas silvopastoriles del Bosque Atlántico y del Chaco Húmedo. Estas especies han sido registradas por otros autores en los mismos ambientes (Ibarra-Polesel *et al.* 2015, Gómez-Cifuentes *et al.* 2017, Giménez Gómez *et al.* 2018a,b); sin embargo, también se han registrado en otros ambientes más abiertos de Sudamérica como Cerrado, Pantanal y Sabanas (Correa *et al.* 2016, Vaz-de-Mello *et al.* 2017). *Canthon quinquemaculatus* se distribuye en los bosques presentes desde Perú hasta Argentina, (Medina *et al.* 2003, da Silva *et al.* 2012) y *Coprophanaeus cyanescens* se encuentra en zonas boscosas de Argentina, Brasil, Paraguay y Bolivia, en bosques tantos secos como húmedos (Hamel-Leigue *et al.*, 2009).

Deltochilum variolosum fue encontrado asociado con hábitats nativos y disturbados del Chaco Seco. Esta especie ha sido previamente registrada en ambientes disturbados por la tala y el pastoreo en el bosque semiárido del Chaco (Molina *et al.* 1999). Por otro

lado, *Dichotomius nesus* es una especie detectora de ambientes de pasturas para ganado en los tres bosques subtropicales estudiados; esta especie es nativa de la diagonal seca de Sudamérica (Vaz de Mello, comunicación personal) y se alimenta principalmente de estiércol de ganado vacuno (Louzada y Carvalho E Silva 2009).

Trichillum externepunctatum fue encontrada en los ambientes de pasturas de los tres bosques subtropicales y además en los ambientes de bosques y sistema silvopastoril del Chaco Seco. Esta especie se encuentra presente en las áreas savánicas de la diagonal contigua de Sudamérica, y pasturas en áreas originalmente boscosas del bosque Atlántico y sur de amazonia (Koller *et al.* 2007, Louzada *et al.* 2007), su distribución se extiende desde las Sierra de Córdoba hasta la costa noreste de Brasil (Vaz de Mello, comunicación personal).

Digitonthophagus gazella es una especie detectora de las pasturas para ganado tanto en el Chaco Húmedo como en el Chaco Seco. Esta especie es originaria de África y la India y ha sido introducida en diversas regiones del planeta para el control biológico de plagas asociadas a las heces de ganado, y se encuentra naturalizada en varios países del continente americano. *D. gazella* es una especie exitosa y eficiente debido a que cada hembra puede producir aproximadamente 100 descendientes durante su vida (Blume y Aga 1978, citado en Rivera y Wolff 2007), aunado a una sorprendente tasa de dispersión de 50 a 130 km/año (Hanski y Cambefort 1991). Esta especie se establece fácilmente en zonas bajas con poco o ningún tipo de vegetación, altas temperaturas y algunos periodos de lluvia al año (Rivera y Wolff 2007), condiciones similares a las presentes en los ambientes de pasturas del Chaco Húmedo y Chaco Seco. Si bien, la competencia con otras especies y su impacto en la comunidad de escarabajos no han sido suficientemente documentadas, no existe todavía evidencia inequívoca de un efecto

negativo sobre las comunidades naturales. En praderas y pastizales norteamericanos se ha observado que algunas especies exóticas (incluyendo *D. gazella*) han ido adquiriendo un rol dominante a lo largo de los años, en detrimento de otras especies nativas de climas templados (Howden y Scholtz 1986, Young 2007). Igualmente se ha reportado entre las especies más abundantes en algunas localidades agropecuarias de México y Brasil (Aidar *et al.* 2000, Anduaga 2004) y en regiones áridas pobres en especies nativas (Lobo y Montes de Oca 1997). Esta especie exótica, al igual que varias especies nativas generalistas, invade sitios que han sido previamente alterados, en los que puede dominar en una comunidad pobre en especies, una comunidad que por lo tanto no puede explotar completamente los recursos nuevos (estiércol del ganado), pero en Brasil se ha mostrado que tiene un efecto limitado en hábitats inalterados con comunidades diversas de escarabajos adaptadas a la fauna de vertebrados nativos (Vieira *et al.* 2008). Probablemente la presencia o ausencia de *D. gazella* tiene un impacto menor sobre la diversidad de escarabajos copro-necrófagos, al que ya tiene la modificación del uso de la tierra que hace posible su presencia en primer lugar (Ferrer-París 2014).

La atención que ha recibido *D. gazella* ha puesto en evidencia que existen todavía muchos vacíos en el conocimiento sobre los escarabajos coprófagos neotropicales. Un mejor conocimiento de la biología y ecología de las especies nativas como por ejemplo la cantidad de materia orgánica enterrada por especies nativa presentes en las pasturas tales como *Dichotomius nisus*, esto podría tener una aplicación directa en las actividades ganaderas y ofrecer alternativas al uso de especies exóticas. El presente estudio es el primero en Argentina que puede determinar la presencia de ciertas especies indicadoras y detectoras de ambientes disturbados por la ganadería. De esta manera los escarabajos

copro-necrófagos podrían contribuir al monitoreo de los cambios en el uso de la tierra en los ambientes naturales.

CAPITULO VI. CONCLUSIONES

Los resultados de este trabajo apoyan el supuesto del filtrado ambiental como mecanismo de ensamblado de las comunidades, que promueve la selección no aleatoria de especies y rasgos. El uso simultáneo de métricas taxonómicas y funcionales para evaluar el mecanismo de ensamblado propuesto (filtrado ambiental) puede ayudar a entender y predecir las consecuencias del disturbio antrópico.

Si bien, se esperaba una respuesta gradual de los copro-necrófagos al disturbio, siguiendo los cambios en las condiciones ambientales, se observó una respuesta de tipo umbral, a partir de ciertas condiciones climáticas dadas principalmente por la estacionalidad de las precipitaciones la respuesta al disturbio cambia. Los ensambles de escarabajos copro-necrófagos del Chaco Húmedo, contrario a lo que se esperaba, respondieron de manera similar a los ensambles del Bosque Atlántico. En dichas regiones húmedas, el alto contraste ambiental entre los bosques nativos y los usos ganaderos (principalmente las pasturas), se observaron marcados cambios en la diversidad y abundancia de los ensambles. A su vez también en las regiones húmedas se esperaba que la respuesta a los sistemas silvopastoriles fuera intermedia, sin embargo, los ensambles fueron similares a los observados en el bosque nativo.

Por otro lado, este estudio puso en evidencia la importancia en los bosques húmedos del dosel nativo en los sistemas ganaderos para conservar la diversidad taxonómica y funcional de escarabajos copro-necrófagos. Por otro lado, en el Chaco Seco, la

diversidad tanto taxonómica como funcional no parece verse afectada por la pérdida del dosel nativo, lo que puede deberse a que las especies presentan rasgos que le permitan hacer uso de ambientes abiertos. Si bien los resultados sugieren un bajo impacto de la ganadería en esta región, son necesarios estudios complementarios con otros grupos biológicos para diseñar recomendaciones de manejo que contribuyan a sostener la diversidad biológica.

Estudios sobre especies indicadoras como los escarabajos copro-necrófagos que proporcionan servicios importantes para el ecosistema son importantes para generar una línea de base para las políticas de conservación, que pueden ayudar a proteger los bosques subtropicales de Argentina y mantener la productividad de los sistemas ganaderos. Por otro lado, haber detectado una especie invasora como *D. gazella* en los ambientes de pasturas del Chaco Húmedo y Chaco Seco, da alerta de su posible paso hacia los bosques nativos o de su potencial para desplazar especies nativas, por lo cual es importante llevar a cabo futuros monitoreos en las regiones.

Esta tesis contribuye a la creciente evidencia que sugiere que los rasgos intrínsecos de las especies no influyen en la respuesta de los organismos al cambio ambiental de forma aislada, sino más bien cuando se combinan con las características del hábitat y la historia biogeográfica (Angert *et al.* 2011, Pocock 2011, Cowlishaw *et al.* 2009, Nichols *et al.* 2013). La identificación de dicha dependencia del contexto es particularmente crucial si los resultados de los estudios comparativos se van a incorporar en la toma de decisiones y políticas de conservación (Cardillo y Meijaard 2012).

Desde una perspectiva económica y de conservación, y considerando el papel central de los escarabajos copro-necrófagos en el ciclo de la materia orgánica en las zonas ganaderas, se debería considerar el contexto regional para evaluar el impacto de los usos humanos de la tierra en la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas.

Además, nuestros resultados muestran que, en ecosistemas secos, los escarabajos copro-necrófagos están probablemente pre-adaptados a las condiciones ambientales impuestas por la ganadería, o bien que los efectos de la ganadería son menos intensos en estas regiones, mientras que en ecosistemas húmedos la ganadería tiene un fuerte impacto en las comunidades de estos organismos.

REFERENCIAS

- Aadhar, S., & Mishra, V. (2017). High-resolution near real-time drought monitoring in South Asia. *Scientific Data*, 4, 170145.
- Adámoli, J., Ginzburg, R. & Torrella, S. (2011). *Escenarios productivos y ambientales del Chaco Argentino: 1977-2010*. Buenos Aires, Argentina: FCEN-UBA y Fundación Producir Conservando.
- Aguilar-Amuchastegui, N. & Henebry, G. M. (2007). Assessing sustainability indicators for tropical forests: Spatio-temporal heterogeneity, logging intensity, and dung beetle communities. *Forest Ecology and Management*, 253, 56–67.
- Aidar, T., Koller, W. W., Rodrigues, S. R., Corrêa, A. M., Silva, J. C. C. da, Balta, O. dos S., et al. (2000). Besouros coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) coletados em Aquidauana, MS, Brasil. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 29, 817–820.
- Allen, A. P. & O'Connor, R. J. (2000). Interactive effects of land use and other factors on regional bird distributions. *Journal of Biogeography*, 27(4), 889–900.
- Alvarado, F., Andrade, E. R., Santos, B. A., Prescott, G., Souza, G. & Escobar, F. (2018a). Forest cover is more important than farmland heterogeneity and livestock intensification for the retention of dung beetle phylogenetic diversity. *Ecological Indicators*, 93, 524–532.
- Alvarado, F., Escobar, F., Williams, D. R., Arroyo-Rodríguez, V. & Escobar-Hernández, F. (2018b). The role of livestock intensification and landscape structure in maintaining tropical biodiversity. *Journal of Applied Ecology*, 55, 185–194.
- Andresen, E. (2002). Dung beetles in a Central Amazonian rainforest and their ecological role as secondary seed dispersers. *Ecological Entomology*, 27, 257–270.
- Andresen, E. (2003). Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. *Ecography*, 26, 87–97.
- Andrews, P. & O'Brien, E. M. (2000). Climate, vegetation, and predictable gradients in mammal species richness in southern Africa. *Journal of Zoology*, 251, 205–231.
- Anduaga, S. (2004). Impact of the Activity of Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) Inhabiting Pasture Land in Durango, Mexico. *Environmental Entomology*, 33, 1306–1312.

- Angert, A. L., Crozier, L. G., Rissler, L. J., Gilman, S. E., Tewksbury, J. J., & Chuncó, A. J. (2011). Do species' traits predict recent shifts at expanding range edges?: Traits and range shifts. *Ecology Letters*, 14, 677–689.
- Audino, L. D., Louzada, J. & Comita, L. (2014). Dung beetles as indicators of tropical forest restoration success: Is it possible to recover species and functional diversity? *Biological Conservation*, 169, 248–257.
- Barlow, J., Louzada, J., Parry, L., Hernández, M. I. M., Hawes, J., Peres, C. A., *et al.* (2010). Improving the design and management of forest strips in human-dominated tropical landscapes: A field test on Amazonian dung beetles: Dung beetles in Amazonian forest strips. *Journal of Applied Ecology*, 47, 779–788.
- Barnosky, A. D. (2008). Megafauna biomass tradeoff as a driver of Quaternary and future extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 11543–11548.
- Baron, J. S., Rueth, H. M., Wolfe, A. M., Nydick, K. R., Allstott, E. J., Minear, J. T., & Moraska, B. (2000). Ecosystem Responses to Nitrogen Deposition in the Colorado Front Range. *Ecosystems*, 3, 352–368.
- Barragán, F., Moreno, C. E., Escobar, F., Bueno-Villegas, J., & Halffter, G. (2014). The impact of grazing on dung beetle diversity depends on both biogeographical and ecological context. *Journal of Biogeography*, 41, 1991–2002.
- Barragán, F., Moreno, C. E., Escobar, F., Halffter, G. & Navarrete, D. (2011). Negative Impacts of Human Land Use on Dung Beetle Functional Diversity. *PLoS ONE*, 6, e17976.
- Bartlett, M. K., Scoffoni, C. & Sack, L. (2012). The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: A global meta-analysis: Drivers of plant drought tolerance. *Ecology Letters*, 15, 393–405.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1–48.
- Beaugrand, G., & Reid, P. C. (2003). Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. *Global Change Biology*, 9, 801–817.
- Bellwood, D.R., Wainwright, P.C., Fulton, C.J. & Hoey, A. (2002). Assembly rules and functional groups at global biogeographical scales. *Functional Ecology*, 16, 557-562.

- Bellwood, D. R., Hughes, T. P., Folke, C. & Nyström, M. (2004). Confronting the coral reef crisis. *Nature*, 429, 827–833.
- Bhagwat, S. A., Willis, K. J., Birks, H. J. B. & Whittaker, R. J. (2008). Agroforestry: A refuge for tropical biodiversity? *Trends in Ecology y Evolution*, 23, 261–267.
- Blume, R. R. & Aga, A. (1978). Onthophagus gazella: Progress of experimental releases in South Texas. *Folia Entomológica Mexicana*, 39, 190-19. Citado en Rivera, C. & Wolff, M. (2007). Digitonthophagus gazella (Coleoptera: Scarabaeidae): distribución en América y dos nuevos registros para Colombia. *Revista Colombiana de Entomología*, 33, 190-192
- Borcard, D., Gillet, F. & Legendre, P. (2011). *Numerical ecology with R*. New York: Springer.
- Borcard, D., Legendre, P. & Drapeau, P. (1992). Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. *Ecology*, 73, 1045–1055.
- Braun-Blanquet, J. (1979). Phytosociology. Basis for the study of plant communities. *Madrid: H. Blume ed*, 820.
- Brown, A. D. (2006). *La situación ambiental Argentina 2005*. Buenos Aires, Argentina: Fundación Vida Silvestre Argentina.
- Burgess, P. J. (1999). Effects of agroforestry on farm biodiversity in the UK. *Scottish Forestry*, 53, 24–27.
- Burkart, R. (2006). Las áreas protegidas de la Argentina. *La situación ambiental argentina*, 399–404.
- Burkart, R., Barbaro, N. O., Sanchez, R. O. & Gomez, A. D. (1999). *Eco-Regiones de la Argentina*. Presidencia de la Nación Secretaria de Recursos Naturales y Desarrollo Sustentable Administración de Parques Nacionales.
- Cabeza, M., Arponen, A., Jäättelä, L., Kujala, H., van Teeffelen, A. & Hanski, I. (2010). Conservation planning with insects at three different spatial scales. *Ecography*, 33, 54–63.
- Cabrera, A. (1976). *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Ganadería* (Segunda Edición). Buenos Aires, Argentina: Acme.
- Cadotte, M. W., Carscadden, K. & Mirotnick, N. (2011). Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services: Functional diversity in ecology and conservation. *Journal of Applied Ecology*, 48, 1079–1087.

- Cadotte, M. W. & Tucker, C. M. (2017). Should Environmental Filtering be Abandoned? *Trends in Ecology y Evolution*, 32, 429–437.
- Campos, R. & Hernández, M. (2015) Changes in the dynamics of functional groups in communities of dung beetles in Atlantic forest fragments adjacent to transgenic maize crops. *Ecological Indicators*, 49, 216–227.
- Cardillo, M. & Meijaard, E. (2012). Are comparative studies of extinction risk useful for conservation? *Trends in Ecology y Evolution*, 27, 167–171.
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., *et al.* (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486, 59–67.
- Cardoso, P., Crespo, L., Silva, I., Borges, P. & Boieiro, M. (2017). Species conservation profiles of endemic spiders (Araneae) from Madeira and Selvagens archipelagos, Portugal. *Biodiversity Data Journal*, 5, e20810.
- Cardoso, P., Rigal, F., & Carvalho, J. C. (2015). BAT - Biodiversity Assessment Tools, an R package for the measurement and estimation of alpha and beta taxon, phylogenetic and functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 6, 232–236.
- Carignan, V., & Villard, M.-A. (2002). Selecting Indicator Species to Monitor Ecological Integrity: A Review. *Environmental Monitoring and Assessment*, 78, 45–61.
- Carmona, C. P., de Bello, F., Mason, N. W. H., & Lepš, J. (2016). Traits Without Borders: Integrating Functional Diversity Across Scales. *Trends in Ecology y Evolution*, 31, 382–394.
- Carreño-Rocabado, G., Peña-Claros, M., Bongers, F., Alarcón, A., Licona, J.C., & Poorter, L. (2012). Effects of disturbance intensity on species and functional diversity in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 100, 1453–1463.
- Carvalho, J. C., Cardoso, P. & Gomes, P. (2012). Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns: Partitioning beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 760–771.
- CBD, 2010. Global biodiversity outlook 3. In Montreal, Canada: Secretariat of the Convention on Biological Diversity. (<http://gbo3.cbd.int/>) Phil. Trans. R. Soc. B (Vol. 9).

- Censo 2019, stock bovino, Secretaria de Agroindustria de la Nación <
<https://datos.magyp.gob.ar/>>. marzo de 2020.
- Cerullo, G. R., Edwards, F. A., Mills, S. C. & Edwards, D. P. (2019). Tropical forest subjected to intensive post-logging silviculture maintains functionally diverse dung beetle communities. *Forest Ecology and Management*, 444, 318–326.
- Chao, A., Chiu, C. H. & Jost, L. (2016). Statistical challenges of evaluating diversity patterns across environmental gradients in mega-diverse communities. *Journal of Vegetation Science*, 27, 437–438.
- Chao, A. & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93, 2533–2547.
- Chapin III, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., *et al.* (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 234–242.
- Chown, S. L. (2001). Physiological variation in insects: Hierarchical levels and implications. *Journal of Insect Physiology*, 47, 649–660.
- Chown, S. L. & Davis, A. L. V. (2003). Discontinuous gas exchange and the significance of respiratory water loss in scarabaeine beetles. *Journal of Experimental Biology*, 206, 3547–3556.
- Chown, S.L. & Nicholson, S.W. 2004, Insect Physiological Ecology: Mechanisms and Patterns. Chown, S.L., Nicholson, S.W. (Eds.), *Oxford University Press, Oxford*, 115.
- Chown, S. L., Sørensen, J. G. & Terblanche, J. S. (2011). Water loss in insects: An environmental change perspective. *Journal of Insect Physiology*, 57, 1070–1084.
- Clarke, K. R. & Green, R. H. (1988). Statistical design and analysis for a ‘biological effects’ study. *Marine Ecology Progress Series*, 46, 213–226.
- Clinebell, R. R., Phillips, O. L., Gentry, A. H., Stark, N. & Zuuring, H. (1995). Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. *Biodiversity and Conservation*, 4, 56–90.
- Connell, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science*, 199, 1302–1310.

- Corbelli, J. M., Zurita, G. A., Filloy, J., Galvis, J. P., Vespa, N. I. & Bellocq, I. (2015). Integrating taxonomic, functional and phylogenetic beta diversities: Interactive effects with the biome and land use across taxa. *PLoS ONE*, 10(5).
- Córdova-Tapia, F. & Zambrano, L. (2015). La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Ecosistemas*, 24,78-87.
- Cornwell, W. K. & Ackerly, D. D. (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79, 109–126.
- Correa, C. M. A., Braga, R. F., Puker, A. & Korasaki, V. (2019). Patterns of taxonomic and functional diversity of dung beetles in a human-modified variegated landscape in Brazilian Cerrado. *Journal of Insect Conservation*, 23, 89–99.
- Correa, C. M. A., Puker, A., Korasaki, V., Ferreira, K. R. & Abot, A. R. (2016). Attractiveness of baits to dung beetles in Brazilian savanna and exotic pasturelands: Feeding preference in dung beetles. *Entomological Science*, 19, 112–123.
- Cowlishaw, G., Pettifor, R. A. & Isaac, N. J. B. (2009). High variability in patterns of population decline: The importance of local processes in species extinctions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 63–69.
- Cruaud, A., Gonzalez, A.-A., Godefroid, M., Nidelet, S., Streito, J.-C., Thuillier, J.-M., et al. (2018). Using insects to detect, monitor and predict the distribution of *Xylella fastidiosa*: A case study in Corsica. *Scientific Reports*, 8(1).
- da Silva, P. G. & Hernández Medina, M. I. (2014). Local and regional effects on community structure of dung beetles in a mainland-island scenario. *PLoS ONE*, 9(10), e111883.
- da Silva, P. G., Vaz-de, F. & Di Mare, R. A. (2012). Attractiveness of Different Bait to the Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) in Forest Fragments in Extreme Southern Brazil. *Zoological Studies*, 51, 429–441.
- da Silva, P. G. & Cassenote, S. (2019). Environmental drivers of species composition and functional diversity of dung beetles along the Atlantic Forest-Pampa transition zone. *Austral Ecology*, 44, 786-799.
- Damborsky, M. P., Alvarez Bohle, M. C., Ibarra Polesel, M. G., Porcel, E. A. & Fontana, J. L. (2015). Spatial and temporal variation of dung beetle assemblages

- in a fragmented landscape at eastern Humid Chaco. *Neotropical Entomology*, 44, 30–39.
- Dambros, C. S., Cáceres, N. C., Magnus, L. & Gotelli, N. J. (2015). Effects of neutrality, geometric constraints, climate, and habitat quality on species richness and composition of Atlantic Forest small-mammals: Distribution of small-mammal assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, 24, 1084–1093.
- Davis, A. L. V. (1996). Community organization of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): differences in body size and functional group structure between habitats. *African Journal of Ecology*, 34, 258–275.
- Davis, A. L. V. (1994). Habitat fragmentation in southern Africa and distributional response patterns in five specialist or generalist dung beetle families (Coleoptera). *African Journal of Ecology*, 32, 192–207.
- Davis, A. L. V., Scholtz, C. H. & Philips, T. K. (2002). Historical biogeography of scarabaeine dung beetles. *Journal of Biogeography*, 29, 1217–1256.
- Davis, A. L. V., Van Aarde, R. J., Scholtz, C. H. & Delpont, J. H. (2002). Increasing representation of localized dung beetles across a chronosequence of regenerating vegetation and natural dune forest in South Africa. *Global Ecology*, 11, 191–209.
- Davis, A. L. V., Chown, S. L., McGeoch, M. A. & Scholtz, C. H. (2000). A comparative analysis of metabolic rate in six *Scarabaeus* species (Coleoptera: Scarabaeidae) from southern Africa: further caveats when inferring adaptation. *Journal of Insect Physiology*, 46, 553–562.
- Davis, A. L. V., Scholtz, C. H. & Deschodt, C. (2008). Multi-scale determinants of dung beetle assemblage structure across abiotic gradients of the Kalahari-Nama Karoo ecotone, South Africa. *Journal of Biogeography*, 35, 1465–1480.
- de Bello, F., Lepš, J. & Sebastià, M.-T. (2006). Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. *Ecography*, 29, 801–810.
- de Siqueira Neves, F., Hugo Fonseca Oliveira, V., Marcos do Espírito-Santo, M., Zagury Vaz-de-Mello, F., Louzada, J., Sanchez-Azofeifa, A., & Wilson Fernandes, G. (2010). Successional and Seasonal Changes in a Community of Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in a Brazilian Tropical Dry Forest. *Natureza y Conservação*, 8, 160–164.

- deCastro-Arrazola, I., Hortal, J., Moretti, M. & Sánchez-Piñero, F. (2018). Spatial and temporal variations of aridity shape dung beetle assemblages towards the Sahara desert. *PeerJ*, 6, e5210.
- Diaz, S., Cabido, M., & Casanoves, F. (1998). Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 9, 113–122.
- Didham, R., Tylianakis, J., Gemmill, N., Rand, T. & Ewers, R. (2007). Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. *Trends in Ecology y Evolution*, 22, 489–496.
- Dufrene, M. & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67, 22.
- Dumay, O., Tari, P.S., Tomasini, J.A. & Mouillot D. (2004). Functional groups of lagoon fish species in Languedoc Roussillon, southern France. *Journal of Fish Biology* 64, 970-983.
- Duncan, F. D. & Byrne, M. J. (2000). Discontinuous gas exchange in dung beetles: Patterns and ecological implications. *Oecologia*, 122, 452–458.
- Duncan, R. P., Cassey, P. & Blackburn, T. M. (2009). Do climate envelope models transfer? A manipulative test using dung beetle introductions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 1449–1457.
- Edwards, D. P., Gilroy, J. J., Thomas, G. H., Uribe, C. A. M. & Haugaasen, T. (2015). Land-sparing agriculture best protects avian phylogenetic diversity. *Current Biology*, 25, 2384–2391.
- Ehrlich, P. R. & Pringle, R. M. (2008). Where does biodiversity go from here? A grim business-as-usual forecast and a hopeful portfolio of partial solutions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(Supplement 1), 11579–11586.
- Eldridge, D. J., Poore, A. G. B., Ruiz-Colmenero, M., Letnic, M. & Soliveres, S. (2016). Ecosystem structure, function, and composition in rangelands are negatively affected by livestock grazing. *Ecological Applications*, 26, 1273–1283.
- Escobar, F. (1997). Estudio de la comunidad de coleopteros coprofagos (Scarabaeidae) en un remanente de bosque seco al norte del Tolima, Colombia. *Caldasia*, 19, 419–430.

- Escobar, F., Halffter, G. & Arellano, L. (2007). From forest to pasture: An evaluation of the influence of environment and biogeography on the structure of beetle (Scarabaeinae) assemblages along three altitudinal gradients in the Neotropical region. *Ecography*, 30, 193–208.
- Evans, M. E. G. & Forsythe, T. G. (1985). Feeding mechanisms, and their variation in form, of some adult ground-beetles (Coleoptera: Caraboidea). *Journal of Zoology*, 206, 113–143.
- Ferrer-París, J. R. (2014). El escarabajo estercolero africano, *Digitonthophagus gazella*, (Coleoptera: Scarabaeidae) en la región Neotropical, ¿beneficioso o perjudicial? *Boletín de la Red Latinoamericana para el Estudio de Especies Invasoras*, 4(1), 9.
- Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas: new climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37, 4302–4315.
- Filgueiras, B. K. C., Tabarelli, M., Leal, I. R., Vaz-de-Mello, F. Z. & Iannuzzi, L. (2015). Dung beetle persistence in human-modified landscapes: Combining indicator species with anthropogenic land use and fragmentation-related effects. *Ecological Indicators*, 55, 65–73.
- Filgueiras, B. K. C., Tabarelli, M., Leal, I. R., Vaz-de-Mello, F. Z., Peres, C. A. & Iannuzzi, L. (2016). Spatial replacement of dung beetles in edge-affected habitats: Biotic homogenization or divergence in fragmented tropical forest landscapes? *Diversity and Distributions*, 22, 400–409.
- Filloy, J., Zurita, G. A., Corbelli, J. M. & Bellocq, M. I. (2010). On the similarity among bird communities: Testing the influence of distance and land use. *Acta Oecologica*, 36, 333–338.
- Filloy, J., Zurita, G. A. & Bellocq, M. I. (2018). Bird Diversity in Urban Ecosystems: The Role of the Biome and Land Use Along Urbanization Gradients. *Ecosystems*, 22, 213–227.
- Firbank, L. G., Petit, S., Smart, S., Blain, A. & Fuller, R. J. (2007). Assessing the impacts of agricultural intensification on biodiversity: A British perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363, 777–787.

- Fischer, J., Stott, J., & Law, B. S. (2010). The disproportionate value of scattered trees. *Biological Conservation*, 143, 1564–1567.
- Flynn, D. F. B., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B. T., Lin, B. B., ... DeClerck, F. (2009). Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters*, 12, 22–33.
- Foley, J., De Fries, J., Gregory, A. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., ... Snyder, P. K. (2005). Global Consequences of Land Use. *Science*, 309, 570–574.
- Fraser, R. H., & Currie, D. J. (1996). The Species Richness-Energy Hypothesis in a System Where Historical Factors Are Thought to Prevail: Coral Reefs. *The American Naturalist*, 148, 138–159.
- Futuyma, D. J. (2005). *Evolution*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc.
- Gallardo, A., Rodriguez-Saucedo, J. J., Covelo, F., & Fernandez-Ales, R. (2000). Soil nitrogen heterogeneity in a Dehesa ecosystem. *Plant and Soil*, 222, 71–82.
- Gardner, T. A., Barlow, J., Araujo, I. S., Ávila-Pires, T. C., Bonaldo, A. B., Costa, J. E., ... Peres, C. A. (2008a). The cost-effectiveness of biodiversity surveys in tropical forests: Cost-effectiveness of biodiversity surveys. *Ecology Letters*, 11, 139–150.
- Gardner, T. A., Hernández, M. I. M., Barlow, J. & Peres, C. A. (2008a). Understanding the biodiversity consequences of habitat change: The value of secondary and plantation forests for neotropical dung beetles: Land-use change and tropical forest dung beetles. *Journal of Applied Ecology*, 45, 883–893.
- Gering, J. C., Crist, T. O. & Veech, J. A. (2003). Additive Partitioning of Species Diversity across Multiple Spatial Scales: Implications for Regional Conservation of Biodiversity. *Conservation Biology*, 17, 488–499.
- Giménez Gómez, V. C., Verdú, J. R., Guerra Alonso, C. B. & Zurita, G. A. (2018a). Relationship between land uses and diversity of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in the southern Atlantic forest of Argentina: Which are the key factors? *Biodiversity and Conservation*, 27, 3201–3213.
- Giménez Gómez, V. C., Verdú, J. R., Gómez-Cifuentes, A., Vaz-de-Mello, F. Z., y Zurita, G. A. (2018b). Influence of land use on the trophic niche overlap of dung beetles in the semideciduous Atlantic forest of Argentina. *Insect Conservation and Diversity*, 11, 554–564.

- Ginzburg, R., y Adámoli, J. (2005). *Situación ambiental en el Chaco Húmedo* (Vol. 5). Situación Ambiental Argentina.
- Giraldo, C., Escobar, F., Chará, J. D., y Calle, Z. (2011). The adoption of silvopastoral systems promotes the recovery of ecological processes regulated by dung beetles in the Colombian Andes. *Insect Conservation and Diversity*, 4, 115–122.
- Gómez-Cifuentes, A., Giménez Gómez, V. C., Moreno, C. E., y Zurita, G. A. (2018). Tree retention in cattle ranching systems partially preserves dung beetle diversity and functional groups in the semideciduous Atlantic forest: The role of microclimate and soil conditions. *Basic and Applied Ecology*, 34, 64–74.
- Gómez-Cifuentes, A., Munevar, A., Gimenez, V. C., Gatti, M. G. & Zurita, G. A. (2017). Influence of land use on the taxonomic and functional diversity of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in the southern Atlantic forest of Argentina. *Journal of Insect Conservation*, 21, 147–156.
- Gonthier, D. J., Ennis, K. K., Farinas, S., Hsieh, H.-Y., Iverson, A. L., Batary, P., ... Perfecto, I. (2014). Biodiversity conservation in agriculture requires a multi-scale approach. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281, 20141358–20141358.
- Gower, J. C. (1971). A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*, 27, 857.
- Guernier, V., Hochberg, M. E. & Guégan, J.-F. (2004). Ecology Drives the Worldwide Distribution of Human Diseases. *PLoS Biology*, 2(6), e141.
- Guerra Alonso, C. B., Zurita, G. A. & Belloq, M. I. (2019). Livestock areas with canopy cover sustain dung beetle diversity in the humid subtropical Chaco forest. *Insect Conservation and Diversity*, 12, 296–308.
- Guisan, A. & Rahbek, C. (2011). SESAM - a new framework integrating macroecological and species distribution models for predicting spatio-temporal patterns of species assemblages: Predicting spatio-temporal patterns of species assemblages. *Journal of Biogeography*, 38, 1433–1444.
- Halfpter, G., & Arellano, L. (2002). Response of Dung Beetle Diversity to Human-Induced Changes in a Tropical Landscape. *Biotropica*, 34, 144–154.
- Halfpter, G., & Edmonds, W. D. (1982). *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae): An ecological and evolutive approach*. México: Instituto de Ecología.

- Halffter G., Favila, E. & Halffter, V. (1992) A comparative study of the structure of the scarab guild in Mexican tropical rain forests and derived ecosystems. *Folia Entomol Mex*, 84,131–156.
- Hamel-Leigue, A. C., Herzog, S. K., Mann, D. J., Larsen, T. H., Gill, D., Edmonds, W. D., y Spector, S. (2009). Distribución e historia natural de escarabajos copronecrófagos de la tribu Phanaeini (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en Bolivia. *Kempffiana*, 5, 43–95.
- Hanski, I. & Cambefort, Y. (Eds.). (1991). *Dung beetle ecology*. Princeton, N.J: Princeton University Press.
- Harrison, S., y Cornell, H. (2008). Toward a better understanding of the regional causes of local community richness. *Ecology Letters*, 11, 969–979.
- Hawkins, B. A., Field, R., Cornell, H. V., Currie, D. J., Guégan, J.-F., Kaufman, D. M., ... Turner, J. R. G. (2003). Energy, water and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84, 3105–3117.
- Hawkins, B. A., & Porter, E. E. (2003). Water-energy balance and the geographic pattern of species richness of western Palearctic butterflies. *Ecological Entomology*, 28, 678–686.
- Hernández Medina, M. I., Monteiro, L. R., & Favila, M. E. (2011). The Role of Body Size and Shape in Understanding Competitive Interactions within a Community of Neotropical Dung Beetles. *Journal of Insect Science*, 11, 1–14.
- Hernández Medina, M. I. & Vaz-de-Mello, F. Z. (2009). Seasonal and spatial species richness variation of dung beetle (Coleoptera, Scarabaeidae) in the Atlantic Forest of southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 7.
- Herrero, M. & Thornton, P. K. (2013). Livestock and global change: Emerging issues for sustainable food systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110, 20878–20881.
- Herrero, M., Thornton, P. K., Notenbaert, A. M., Wood, S., Msangi, S., Freeman, H. A., ... Rosegrant, M. (2010). Smart Investments in Sustainable Food Production: Revisiting Mixed Crop-Livestock Systems. *Science*, 327, 822–825.
- Herrero, M., Wirsenius, S., Henderson, B., Rigolot, C., Thornton, P., Havlík, P., ... Gerber, P. J. (2015). Livestock and the Environment: What Have We Learned in the Past Decade? *Annual Review of Environment and Resources*, 40, 177–202.

- Hiddink, J. G. & Ter Hofstede, R. (2008). Climate induced increases in species richness of marine fishes. *Global Change Biology*, 14, 453–460.
- Hill, C. (1996). Habitat specificity and food preferences of an assemblage of tropical Australian dung beetles. *Journal of Tropical Ecology*, 12, 449–460.
- Hilty, J. & Merenlender, A. (2000). Faunal indicator taxa selection for monitoring ecosystem health. *Biological Conservation*, 92, 185–197.
- Hoeinghaus, D.J., Winemiller, K.O., Birnbaum J.S. (2007). Local and regional determinants of stream fish assemblages structure: inferences based on taxonomic vs. functional groups. *Journal of Biogeography*, 34, 324 - 338.
- Hooper, D. U., Chapin, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., *et al.* (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3–35.
- Hooper, D. U., Adair, E. C., Cardinale, B. J., Byrnes, J. E. K., Hungate, B. A., Matulich, K. L., *et al.* (2012). A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature*, 486, 105–108.
- Hopp, P. W., Ottermanns, R., Caron, E., Meyer, S. & Roß-Nickoll, M. (2010). Recovery of litter inhabiting beetle assemblages during forest regeneration in the Atlantic forest of Southern Brazil. *Insect Conservation and Diversity*, 3, 103–113.
- Hortal, J., Roura-Pascual, N., Sanders, N. J. & Rahbek, C. (2010). Understanding (insect) species distributions across spatial scales. *Ecography*, 33, 51–53.
- Hothorn, T., Bretz, F. & Wetsfall, P. (2007). *The multcomp Package: Simultaneous inference for general linear hypotheses*.
- Howden, H. F. & Scholtz, C. H. (1986). Changes in a Texas Dung Beetle Community between 1975 and 1985 (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 40, 313–316.
- Hsieh, T. C., Ma, K. H. & Chao, A. (2016). iNEXT: An R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 1451–1456.
- Hubbell, S.P. (2005). Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology*, 19, 166-172.
- Ibarra-Polesel, M. G., Damborsky, M. P., & Porcel, E. (2015). Escarabajos copronecrófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) de la Reserva Natural Educativa

- Colonia Benítez, Chaco, Argentina. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86, 744–753.
- Inward, D. J. G., Davies, R. G., Pergande, C., Denham, A. J., & Vogler, A. P. (2011). Local and regional ecological morphology of dung beetle assemblages across four biogeographic regions: Ecological morphology of dung beetle assemblages. *Journal of Biogeography*, 38, 1668–1682.
- Jacobs, C. T., Scholtz, C. H., Escobar, F. & Davis, A. L. V. (2010). How might intensification of farming influence dung beetle diversity (Coleoptera: Scarabaeidae) in Maputo Special Reserve (Mozambique)? *Journal of Insect Conservation*, 14, 389–399.
- Jaeger, B. (2017). *Package r2glmm: Computes R squared for mixed (multilevel) models*.
- Jones, K. E., Patel, N. G., Levy, M. A., Storeygard, A., Balk, D., Gittleman, J. L. & Daszak, P. (2008). Global trends in emerging infectious diseases. *Nature*, 451, 990–993.
- Jose, S. (2009). Agroforestry for ecosystem services and environmental benefits: An overview. *Agroforestry Systems*, 76, 1–10.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113, 363–375.
- Jost, L. (2010). The Relation between Evenness and Diversity. *Diversity*, 2, 207–232.
- Kadmon, R. & Benjamini, Y. (2006). Effects of productivity and disturbance on species richness: a neutral model. *Am. Nat.*, 167, 939–94.
- Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: Two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3, 157–164.
- Kehoe, L., Senf, C., Meyer, C., Gerstner, K., Kreft, H., & Kuemmerle, T. (2017). Agriculture rivals biomes in predicting global species richness. *Ecography*, 40, 1118–1128.
- Kerr, J. T., Vincent, R. & Currie, D. J. (1998). Lepidopteran richness patterns in North America. *Écoscience*, 5, 448–453.
- Koller, W. W., Gomes, A., Rodrigues, S. R. & Goiozo, P. F. I. (2007). Scarabaeidae e Aphodiidae coprófagos em pastagens cultivadas em área do cerrado sul-matogrossense. *Revista Brasileira de Zoociências*, 9, 81–93.
- Kottek, M., J. Grieser, C. Beck, B. Rudolf, & F. Rubel, 2006: World Map of Köppen-Geiger Climate Classification updated. *Meteorol. Z.*, 15, 259–263

- Kraft, N. J. B. & Ackerly, D. D. (2010). Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs*, 80, 401–422.
- Kraft, N. J. B., Adler, P. B., Godoy, O., James, E. C., Fuller, S. & Levine, J. M. (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 29, 592–599.
- LaBarbera, M. (1989). Analyzing body size as a factor in ecology and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 97–117.
- Labidi, I., Errouissi, F. & Nouira, S. (2012). Spatial and Temporal Variation in Species Composition, Diversity, and Structure of Mediterranean Dung Beetle Assemblages (Coleoptera: Scarabaeidae) Across a Bioclimatic Gradient. *Environmental Entomology*, 41, 785–801.
- Lachat, T., Nagel, P., Cakpo, Y., Attignon, S., Goergen, G., Sinsin, B. & Peveling, R. (2006). Dead wood and saproxylic beetle assemblages in a semi-deciduous forest in Southern Benin. *Forest Ecology and Management*, 225, 27–38.
- Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299–305.
- Laliberté, E., Legendre, P., & Shipley, B. (2014). *Package “FD”. Measuring functional diversity (FD) from multiple traits, and other tools for functional ecology.*
- Laliberté, E., Norton, D. A. & Scott, D. (2013). Contrasting effects of productivity and disturbance on plant functional diversity at local and metacommunity scales. *Journal of Vegetation Science*, 24, 834–842.
- Larsen, T. H. (2012). Upslope range shifts of andean dung beetles in response to deforestation: Compounding and confounding effects of microclimatic change: dung beetles shift upslope with land-use. *Biotropica*, 44, 82–89.
- Larsen, T. H., Lopera, A. & Forsyth, A. (2006). Extreme trophic and habitat specialization by peruvian dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 60, 315–324.
- Laurance, W. F., Sayer, J. & Cassman, K. G. (2014). Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends in Ecology y Evolution*, 29, 107–116.
- Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16, 545–556.

- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N. S. G., Garden, D., Dorrough, J., ... Bonis, A. (2008). Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Functional Ecology*, 22, 134–147.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E. A., Meave, J. A., Bongers, F. & Poorter, L. (2010). Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*, 91, 386–398.
- Legendre, P. & Anderson, M. J. (1999). Distance-based redundancy analysis: Testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecological Monographs*, 69, 1–24.
- Liberal, C. N., Farias, Â. M. I. de, Meiado, M. V., Filgueiras, B. K. C. & Iannuzzi, L. (2011). How habitat change and rainfall affect dung beetle diversity in caatinga, a brazilian semi-arid ecosystem. *Journal of Insect Science*, 11, 1-114.
- Lindenmayer, D. B., Franklin, J. F. & Fischer, J. (2006). General management principles and a checklist of strategies to guide forest biodiversity conservation. *Biological Conservation*, 131, 433–445.
- Liu, Y., Rothenwöhler, C., Scherber, C., Batáry, P., Elek, Z., Steckel, J., ... Westphal, C. (2014). Functional beetle diversity in managed grasslands: Effects of region, landscape context and land use intensity. *Landscape Ecology*, 29, 529–540.
- Lobo, J. M., Lumaret, J.-P. & Jay-Robert, P. (1998). Sampling dung beetles in the french mediterranean area: Effects of abiotic factors and farm practices. *Pedobiología*, 42, 252-266.
- Lobo, J. M. & Montes de Oca, E. (1997). Spatial microdistribution of two introduced dung beetle species. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 71, 17–32.
- Losey, J. E. & Vaughan, M. (2006). The economic value of ecological services provided by insects. *BioScience*, 56, 311.
- Louzada, J. N. C. & Carvalho E Silva, P. R. (2009). Utilisation of introduced Brazilian pastures ecosystems by native dung beetles: Diversity patterns and resource use. *Insect Conservation and Diversity*, 2, 45–52.
- Louzada, J. N. C., Lopes, F. S. & Vaz-de-Mello, F. Z. (2007). Structure and composition of a dung beetle community (Coleoptera, Scarabaeinae) in a small forest patch from Brazilian Pantanal. *Revista Brasileira de Zoociências*, 9, 199–203.

- Mayfield, M. M., Bonser, S. P., Morgan, J. W., Aubin, I., McNamara, S. & Vesk, P. A. (2010). What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. *Global Ecology and Biogeography*, *19*, 423–431.
- McAdam, J. H., Burgess, P. J., Graves, A. R., Rigueiro-Rodríguez, A. & Mosquera-Losada, M. R. (2008). Classifications and functions of agroforestry systems in Europe. En A. Rigueiro-Rodríguez, J. McAdam, y M. R. Mosquera-Losada (Eds.), *Agroforestry in Europe* (Vol. 6, pp. 21–41).
- McClanahan, T. R., Ateweberhan, M., Muhando, C. A., Maina, J. & Mohammed, M. S. (2007). Effects of climate and seawater temperature variation on coral bleaching and mortality. *Ecological Monographs*, *77*, 503–525.
- McGeoch, M. (1998). The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Reviews*, *70*, 359–360.
- McGeoch, M. A., Van Rensburg, B. J. & Botes, A. (2002). The verification and application of bioindicators: A case study of dung beetles in a savanna ecosystem: Identifying and verifying bioindicators. *Journal of Applied Ecology*, *39*, 661–672.
- McGeoch, M. & Chown, S. L. (1998). Scaling up the value of bioindicators. *Tree*, *13*, 46–47.
- McGill, B. J., Dornelas, M., Gotelli, N. J. & Magurran, A. E. (2015). Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. *Trends in Ecology y Evolution*, *30*, 104–113.
- McNeely, J. A., & Schroth, G. (2006). Agroforestry and biodiversity conservation – traditional practices, present dynamics, and lessons for the future. *Biodiversity and Conservation*, *15*, 549–554.
- Medina, C. A., Scholtz, C. H. & Gill, B. D. (2003). Morphological variation and systematics of *Canthon Hoffmanssegg 1817*, and related genera of new world *Canthonini* dung beetles (Coleoptera, Scarabaeinae). *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, *50*, 23–68.
- Messier, J., McGill, B. J. & Lechowicz, M. J. (2010). How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology: How do traits vary across ecological scales? *Ecology Letters*, *13*, 838–848.

- Meynard, C. N., Devictor, V., Mouillot, D., Thuiller, W., Jiguet, F. & Mouquet, N. (2011). Beyond taxonomic diversity patterns: How do α , β and γ components of bird functional and phylogenetic diversity respond to environmental gradients across France?: Multiple facets of diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 893–903.
- Milchunas, D. G., Sala, O. G. & Lauenroth, W. K. (1988). A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure.pdf. *The American Naturalist*, 132, 87–106.
- Moctezuma, V., Halffter, G. & Escobar, F. (2016). Response of copronecrophagous beetle communities to habitat disturbance in two mountains of the Mexican Transition Zone: Influence of historical and ecological factors. *Journal of Insect Conservation*, 20, 945–956.
- Molina, S. I., Valladares, G. R., Gardner, S. & Cabido, M. R. (1999). The effects of logging and grazing on the insect community associated with a semi-arid chaco forest in central Argentina. *Journal of Arid Environments*, 42, 29–42.
- Moran, P. A. P. (1950). Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika*, 37, 17–23.
- Morello, J. & Adámoli, J. (1967). Vegetación y ambiente del nordeste del Chaco Argentino:(guía de viaje, tramo Resistencia-Puerto Pilcomayo). Estación Experimental Agropecuaria Colonia Benítez.
- Moreno, G., Bartolomé, J., Gea-izquierdo, G. & Cañelas, I. (2013). *Overstory-Understory Relationships*. New York: In: Campos, P.; Huntsinger, L.; Oviedo, J.L.; Starrs, P.F.; Diaz, M.; Standiford, R.B.; Montero, G. (Eds.). Mediterranean Oak Woodland Working LandscapesSpringer.
- Moreno Marcos, G., Obrador, J. J., García, E., Cubera, E., Montero, M. J., Pulido, F. & Dupraz, C. (2007). Driving competitive and facilitative interactions in oak dehesas through management practices. *Agroforestry Systems*, 70, 25–40.
- Mouillot, D., Graham, N. A. J., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Bellwood, D. R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 28, 167–177.
- Myers, J. A. & Harms, K. E. (2009). Seed arrival, ecological filters, and plant species richness: A meta-analysis. *Ecology Letters*, 12, 1250–1260.

- Naeem, S. (Ed.). (2009). Biodiversity, ecosystem functioning, and human wellbeing: An ecological and economic perspective. Oxford ; New York: Oxford University Press.
- Nanni, A. S. (2015). Dissimilar responses of the Gray brocket deer (*Mazama gouazoubira*), Crab-eating fox (*Cerdocyon thous*) and Pampas fox (*Lycalopex gymnocercus*) to livestock frequency in subtropical forests of NW Argentina. *Mammalian Biology*, 80, 260–264.
- Navarrete, D. & Halffter, G. (2008). Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) diversity in continuous forest, forest fragments and cattle pastures in a landscape of Chiapas, Mexico: the effects of anthropogenic changes. *Biodiversity and Conservation*, 17, 2869–2898.
- Neita, J. C. & Escobar, F. (2012). The potential value of agroforestry to dung beetle diversity in the wet tropical forests of the Pacific lowlands of Colombia. *Agroforestry Systems*, 85, 121–131.
- Nervo, B., Tocco, C., Caprio, E., Palestini, C. & Rolando, A. (2014) The effects of body mass on dung removal efficiency in dung beetles. *PLoS One*, 9:e107699.
- Nichols, E., Larsen, T., Spector, S., Davis, a. L., Escobar, F., Favila, M. & Vulinec, K. (2007). Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation*, 137, 1–19.
- Nichols, E. S. & Gardner, T. A. (2011). Dung beetles as a candidate study taxon in applied biodiversity conservation research. En L. W. Simmons y T. J. Ridsdill-Smith (Eds.), *Ecology and Evolution of Dung Beetles* (pp. 267–291).
- Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezcua, S. & Favila, M. E. (2008). Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, 141, 1461–1474.
- Nichols, E., Uriarte, M., Bunker, D. E., Favila, M. E., Slade, E. M., Vulinec, K., ... Spector, S. H. (2013). Trait-dependent response of dung beetle populations to tropical forest conversion at local and regional scales. *Ecology*, 94, 180–189.
- Niemi, G. J., & McDonald, M. E. (2004). Application of ecological indicators. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 89–111.
- Normand, S., Treier, U. A., Randin, C., Vittoz, P., Guisan, A., & Svenning, J.-C. (2009). Importance of abiotic stress as a range-limit determinant for European

- plants: Insights from species responses to climatic gradients. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 437–449.
- Numa, C., Verdú, J. R., Sánchez, A. & Galante, E. (2009). Effect of landscape structure on the spatial distribution of Mediterranean dung beetle diversity. *Diversity and Distributions*, 15, 489–501.
- O'Brien, E. (1998). Water-energy dynamics, climate, and prediction of woody plant species richness: An interim general model. *Journal of Biogeography*, 25, 379–398.
- O'Brien, E. M. (1993). Climatic gradients in woody plant species richness: Towards an explanation based on an analysis of Southern Africa's woody flora. *Journal of Biogeography*, 20, 181-198.
- Ocaranza, A.O., 1979. Estudios de suelos. Area: “Canal de Dios” (Provincia Santiago del Estero). Proyecto NOA Hídrico. Desarrollo de los recursos hídricos del noroeste. Segunda Fase. INCYTH. CFI, Subsecretaría de Recursos Hídricos. Programa de las Naciones Unidas para el desarrollo. Citado en Tálamo y Caziani (2003). Variation in woody vegetation among sites with different disturbance histories in the Argentine Chaco. *Forest Ecology and Management*, 184, 79-92.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., Mcglinn, D., ... Szoecs, E. (2017). *vegan: Community Ecology Package* [R package version 2.4-3.]. Recuperado de <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>>5th November 2018.
- Oliva, G. Manejo de pastizales naturales en Argentina. (2019). *XXV Reunión del Grupo Técnico Regional del Cono Sur en mejoramiento y utilización de los recursos forrajeros del área Tropical y Subtropical – Grupo Campos UFSM / Universidade Federal de Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil.*
- Oliveira-Filho, A. T. & Fontes, M. A. L. (2000). Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica*, 32, 793-81018.
- Paolasso, P., Krapovickas, J. & Gasparri, N. I. (2012). Deforestación, expansión agropecuaria y dinámica demográfica en el Chaco Seco Argentino durante la década de los noventa. *Latin American Research Review*, 47, 35–63.

- Pärtel, M., Zobel, M., Zobel, K., van der Maarel, E. & Partel, M. (1996). The species pool and its relation to species richness: Evidence from estonian plant communities. *Oikos*, 75, 111.
- Pavoine, S., Vallet, J., Dufour, A.-B., Gachet, S. & Daniel, H. (2009). On the challenge of treating various types of variables: Application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos*, 118, 391–402.
- Peng, S., Piao, S., Shen, Z., Ciais, P., Sun, Z., Chen, S., ... Chen, A. (2013). Precipitation amount, seasonality and frequency regulate carbon cycling of a semi-arid grassland ecosystem in Inner Mongolia, China: A modeling analysis. *Agricultural and Forest Meteorology*, 178, 46–55.
- Peres-Neto, P. R., Legendre, P., Dray, S. & Borcard, D. (2006). Variation partitioning of species data matrices: Estimation and comparison of fractions. *Ecology*, 87, 2614–2625.
- Petchey, O. L. & Gaston, K. J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5, 402–411.
- Petchey, O. L. & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9, 741–758.
- Petchey, O. L., Hector, A. & Gaston, K. J. (2004). How do different measures of functional diversity perform? *Ecology*, 85, 847–857.
- Pinheiro, J., Bates, D., Saikat, D. & Deepayan, S. (2006). *The nlme Package: Linear and nonlinear mixed effects models. R package version, 3(0)*.
- Piquer-Rodríguez, M., Butsic, V., Gärtner, P., Macchi, L., Baumann, M., Pizarro, G. G., et al. (2018). Drivers of agricultural land-use change in the Argentine Pampas and Chaco regions. *Applied geography*, 91, 111-122.
- Pocock, M. J. O. (2011). Can traits predict species' vulnerability? A test with farmland passerines in two continents. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 1532–1538.
- Poiani, K. A., Richter, B. D., Anderson, M. G. & Richter, H. E. (2000). Biodiversity conservation at multiple scales: Functional sites, landscapes, and networks. *BioScience*, 50, 133-146.
- Prado, D. E. (2000). Seasonally dry forests of tropical South America: From forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinburgh Journal of Botany*, 57, 437–461.

- Quiroga, V. (2013). Ecología y conservación del yaguararé (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*) en el chaco semiárido argentino: su relación con la disponibilidad de presas y la presencia humana en la región. Universidad Nacional de Córdoba, 217 pp.
- Quiroga, R. E., Golluscio, R. A., Blanco, L. J. & Fernández, R. J. F. (2010). Aridity and grazing as convergent selective forces: An experiment with an Arid Chaco bunchgrass. *Ecological Applications*, 20, 1876-1889.
- R Core Team. (2017). *R: A Language and Environment for Statistical Computing* [R, R Software]. Recuperado de <https://www.R-project.org/>
- Rahbek, C. & Graves, G. R. (2001). Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98, 4534–4539.
- Rangel, T. F., Diniz-Filho, J. A. F. & Bini, L. M. (2010). SAM: A comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography*, 33, 46–50.
- Rasband, W. (2009). *Image J*. USA: National Institutes of Health.
- Reymond, A., Purcell, J., Cherix, D., Guisan, A. & Pellissier, L. (2013). Functional diversity decreases with temperature in high elevation ant fauna: Functional diversity in high elevation ant. *Ecological Entomology*, 38, 364–373.
- Rivera, C. & Wolff, M. (2007). Digitonthophagus gazella (Coleoptera: Scarabaeidae): Distribución en América y dos nuevos registros para Colombia. *Revista Colombiana de Entomología*, 33, 190–192.
- Robinson, T. P., Wint, G. R. W., Conchedda, G., Van Boeckel, T. P., Ercoli, V., Palamara, E., *et al.* (2014). Mapping the global distribution of livestock. *PLoS ONE*, 9, e96084.
- Rös, M., Escobar, F. & Halffter, G. (2012). How dung beetles respond to a human-modified variegated landscape in Mexican cloud forest: A study of biodiversity integrating ecological and biogeographical perspectives: Dung beetle response to a human-modified variegated landscape. *Diversity and Distributions*, 18, 377–389.
- Rosenfeld, J. (2002). Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98, 156–162.

- Roxburgh, S. H., K. Shea, & J. B. Wilson. (2004). The intermediate disturbance hypothesis: Patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology*, 85, 359–371.
- Safi, K., Cianciaruso, M. V., Loyola, R. D., Brito, D., Armour-Marshall, K. & Diniz-Filho, J. A. F. (2011). Understanding global patterns of mammalian functional and phylogenetic diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366, 2536–2544.
- Sala, O. E. Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., *et al.* (2000). Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science*, 287, 1770–1774.
- Salomão, R. P. & Iannuzzi, L. (2015). Dung beetle (Coleoptera, Scarabaeidae) assemblage of a highly fragmented landscape of Atlantic forest: From small to the largest fragments of northeastern Brazilian region. *Revista Brasileira de Entomologia*, 59, 126–131.
- Salton, J. C., Mercante, F. M., Tomazi, M., Zanatta, J. A., Concenço, G., Silva, W. M. & Retore, M. (2014). Integrated crop-livestock system in tropical Brazil: Toward a sustainable production system. *Agriculture, Ecosystems y Environment*, 190, 70–79.
- Santoandré, S., Filloy, J., Zurita, G. A. & Bellocq, M. I. (2019). Ant taxonomic and functional diversity show differential response to plantation age in two contrasting biomes. *Forest Ecology and Management*, 437, 304–313.
- Scheffler, P. Y. (2005). Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) diversity and community structure across three disturbance regimes in eastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 21, 9–19.
- Scholtz, C. H., Davis, A. L. V. & Kryger, U. (2011). *Evolutionary biology and conservation of dung beetles*. Sofia; London: Pensoft, 567pp.
- Simmons, L. W. & Ridsdill-Smith, J. (2011). Reproductive competition and its impact on the evolution and ecology of dung beetles. En L. W. Simmons y T. J. Ridsdill-Smith (Eds.), *Ecology and Evolution of Dung Beetles* (pp. 1–20).
- Sneed, E. D. & Folk, R. L. (1958). Pebbles in the Lower Colorado River, Texas a study in particle morphogenesis. *The Journal of Geology*, 66, 114–150.

- Spector, S. (2006). Scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): An invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. *The Coleopterists Bulletin*, 60, 71–83.
- Steinfeld, H., de Haan, C. & Blackburn, H. (1997). Livestock—Environment Interactions. *WRENmedia Fressingfield, Eye, Suffolk, IP21 5SA, United Kingdom*, 88.
- Steinfeld, H., Gerber, P. J., Wassenaar, T. D., Castel, V., Rosales, M. & de Haan, C. (2006). Livestock's long shadow: Environmental issues and options. Roma, Italia: Food y Agriculture Org.
- Stern, M., Quesada, M. & Stoner, K. E. (2002). Changes in composition and structure of a tropical dry forest following intermittent cattle grazing. *Revista de Biología Tropical*, 50(3/4), 1012–1034.
- Táلامo, A. & Caziani, S. M. (2003). Variation in woody vegetation among sites with different disturbance histories in the Argentine Chaco. *Forest Ecology and Management*, 184, 79–92.
- Temperton, V., Hobbs, R. J., Nuttle, T. & Halle, S. (2004). Assembly Rules and Restoration Ecology. Bridging the gap between theory and practice. Island Press.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., Siemann, E. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277, 1300-1302.
- Tilman, D. (2001). Functional diversity. *Encyclopedia of biodiversity*, 3, 109–120.
- Torres, R., Gasparri, N. I., Blendinger, P. G. & Grau, H. R. (2014). Land-use and land-cover effects on regional biodiversity distribution in a subtropical dry forest: A hierarchical integrative multi-taxa study. *Regional Environmental Change*, 14, 1549–1561.
- Tscharntke, T., Sekercioglu, C. H., Dietsch, T. V., Sodhi, N. S., Hoehn, P. & Tylianakis, J. M. (2008). Landscape constraints on functional diversity of birds and insects in tropical agroecosystems. *Ecology*, 89, 944–951.
- Tuff, K. T., Tuff, T. & Davies, K. F. (2016). A framework for integrating thermal biology into fragmentation research. *Ecology Letters*, 19, 361–374.

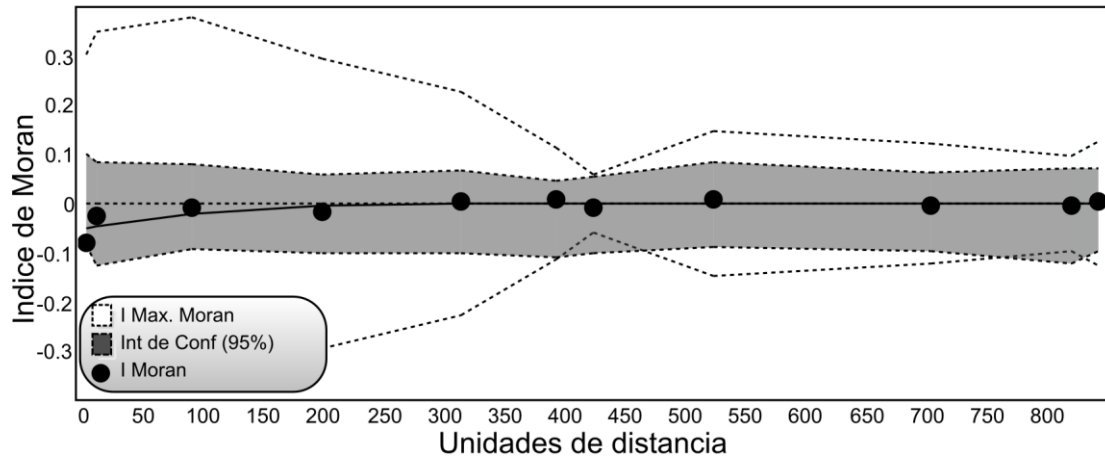
- Valenzuela de Mari, C. O. (2002). Ganadería vacuna en el espacio chaco-formoseño argentino. Una síntesis geográfica de su desarrollo en el siglo XX. *Revista Geográfica*, 132, 91–122.
- van der Plas, F. (2019). Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities. *Biological Reviews*, 94, 1220-1245.
- Vaz-de-Mello, F. (2018). Scarabaeidae in Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. Recuperado el 30 de octubre de 2018, de Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil website: <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/128171>
- Vaz-de-Mello, F. Z. (2011). A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae of the New World (Coleoptera: Scarabaeidae). Auckland: Magnolia Press.
- Vaz-de-Mello, F. Z., Bavutti, L. L. O., Flechtmann, C. A. H., Puker, A., & Correa, C. M. A. (2017). Lista de espécies dos Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae) do Estado de Mato Grosso do Sul, Brasil. *Iheringia. Série Zoologia*, 107.
- Verdú, J. R., Alba-Tercedor, J., & Jiménez-Manrique, M. (2012). Evidence of different thermoregulatory mechanisms between two sympatric *Scarabaeus* species Using infrared thermography and micro-computer tomography. *PLoS ONE*, 7, e33914.
- Verdú, J. R., Crespo, M. B. & Galante, E. (2000). Conservation strategy of a nature reserve in Mediterranean ecosystems: The effects of protection from grazing on biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, 9, 1707–1721.
- Verdú, J. R., Moreno, C. E., Sánchez-Rojas, G., Numa, C., Galante, E. & Halffter, G. (2007). Grazing promotes dung beetle diversity in the xeric landscape of a Mexican Biosphere Reserve. *Biological Conservation*, 140, 308–317.
- Verdú, J. R., Numa, C. & Hernández-Cuba, O. (2011). The influence of landscape structure on ants and dung beetles diversity in a Mediterranean savanna—Forest ecosystem. *Ecological Indicators*, 11, 831–839.
- Verdú, J.R., Arellano, L. & Numa, C. (2006). Thermoregulation in endothermic dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): Effect of body size and ecophysiological constraints in flight. *Journal of Insect Physiology*, 52, 854–860.
- Vieira, L., Louzada, J. N. C. & Spector, S. (2008). Effects of Degradation and Replacement of Southern Brazilian Coastal Sandy Vegetation on the Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Biotropica*, 40, 719–727.
- Vignieri, S. (2014). Vanishing fauna. *Science*, 345, 392–395.

- Villéger, S., Mason, N. W. H. & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290–2301.
- Villéger, S., Miranda, J. R., Hernández, D. F. & Mouillot, D. (2010). Contrasting changes in taxonomic vs. Functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, 20, 1512–1522.
- Vinson, M. R. & Hawkins, C. P. (1998). Biodiversity of stream insects: Variation at local, basin, and regional scales. *Annual Review of Entomology*, 43, 271–293.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892.
- Vitousek, P. M., Aber, J. D., Howarth, R. W., Likens, G. E., Matson, P. A., Schindler, D. W., *et al.* (1997). Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. *Ecological Applications*, 7, 737–750.
- Whittaker, R. J. (1965). Dominance and diversity in land plant communities: Numerical relations of species express the importance of competition in community function and evolution. *Science*, 147, 250–260.
- Wiens, J. A. (1989). Spatial Scaling in Ecology. *Functional Ecology*, 3, 385-397.
- Wu, B. S., Lee, J. Thompson, K. M., Walker, V. K., Moyes, C. D., & Robertson, M. (2002). Anoxia induces thermotolerance in the locust flight system. *Journal of Experimental Biology*, 205, 815-827.
- Xu, T. & Hutchinson, M. (2011). Anuclim version 6.1 user guide. *The Australian National University, Fenner School of Environment and Society, Canberra*, 90.
- Young, O. P. (2007). Relationships between an introduced and two native dung beetle species (Coleoptera: Scarabaeidae) in Georgia. *Southeastern Naturalist*, 6, 491–504.
- Zurita, G. A. & Bellocq, M. I. (2012). Bird assemblages in anthropogenic habitats: identifying a suitability gradient for native species in the Atlantic Forest. *Biotropica*, 44, 412-419.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N. & Elphick, C. S. (2010). A protocol for data exploration to avoid common statistical problems: Data exploration. *Methods in Ecology and Evolution*, 1, 3–14.

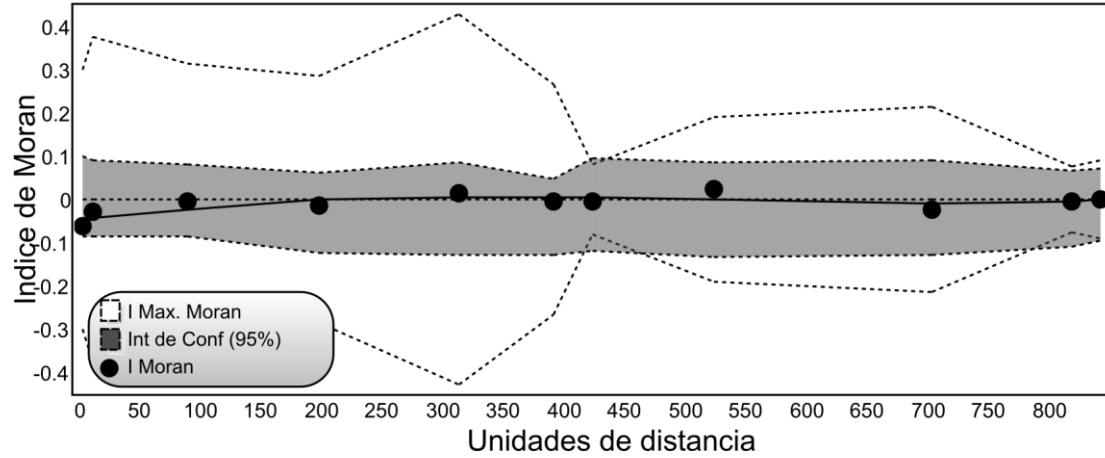
APÉNDICES

Apéndice 1: Autocorrelogramas para evaluar autocorrelación espacial en los modelos GLMM de q0, q1, q2, Fric, Feve y Fdis.

q0



q1



q2

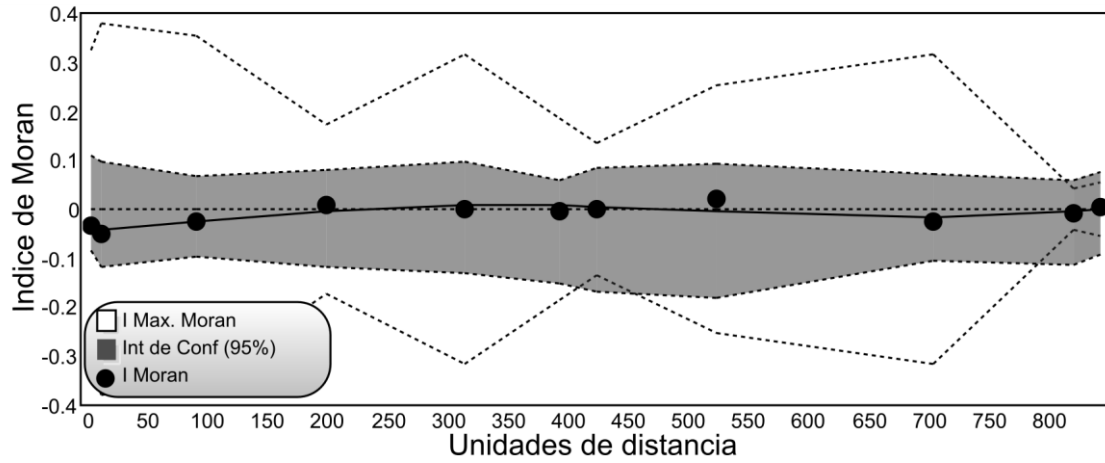
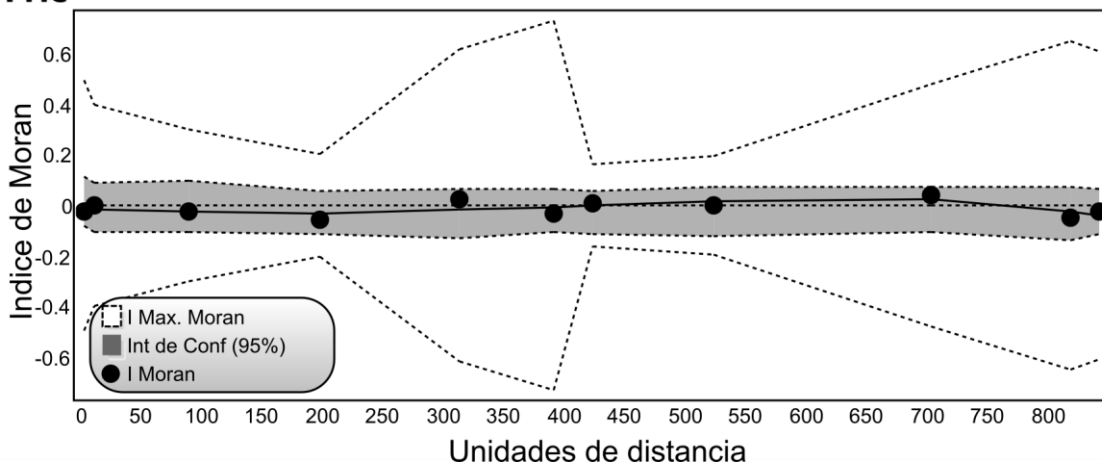


Figura A2.1: Autocorrelogramas que muestran el índice de autocorrelación espacial de Moran para los valores de q0, q1 y q2 de los residuos del modelo. La significación fue probada usando 9999 permutaciones. Los círculos negros indican una correlación no significativa.

Fric



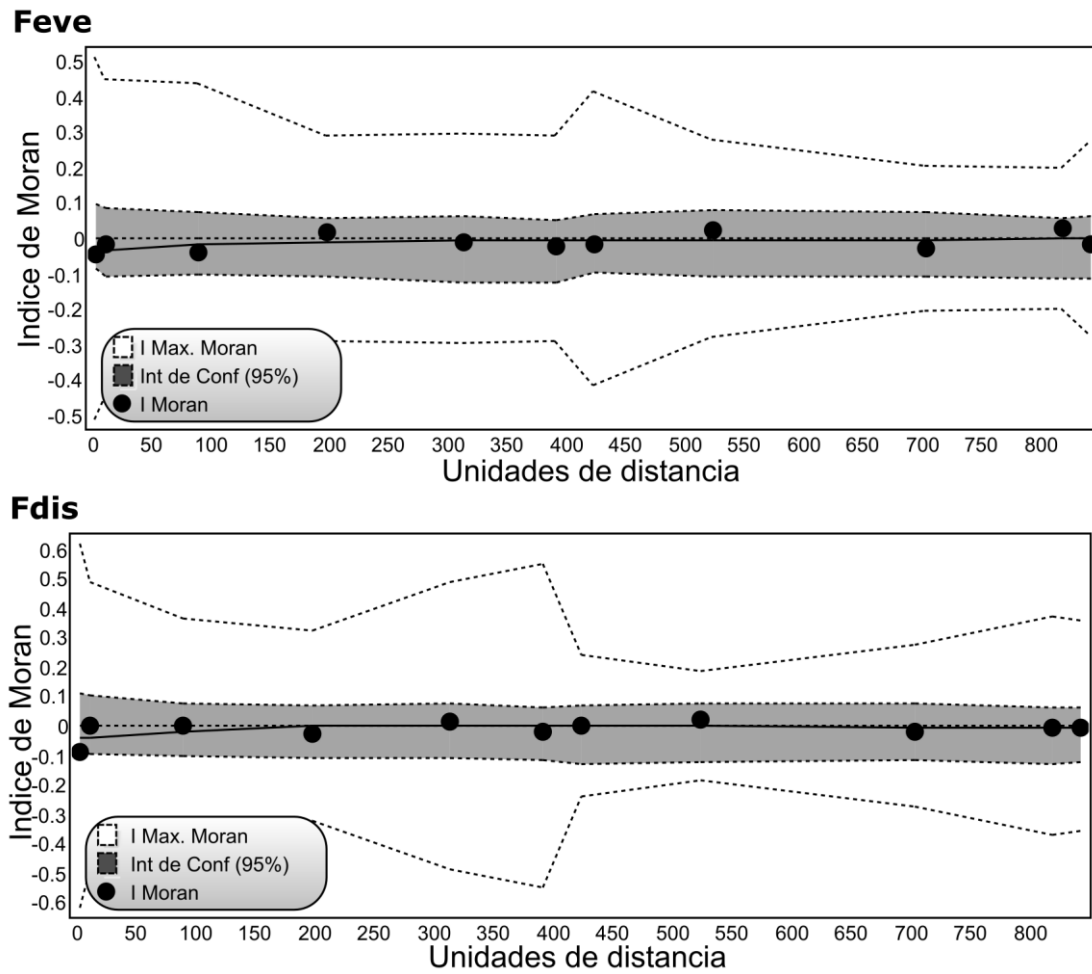


Figura A2.2: Autocorrelogramas que muestran el índice de autocorrelación espacial de Moran para los valores de Fric, Feve y Fdis de los residuos del modelo. La significación fue probada usando 9999 permutaciones. Los círculos negros indican una correlación no significativa.

Apéndice 2: Correlación de las variables ambientales, medidas en los ambientes dentro de cada región. Las variables resaltadas en color azul son aquellas que se seleccionaron para los análisis, con una correlación entre si < a 0,6.

	Temperatura media anual	Rango diurno de temperatura	Estacionalidad de las precipitaciones	Amplitud térmica	Humedad relativa	Temperatura media	Temperatura máxima	Hojarasca	Suelo desnudo	Dosel	Arbustos	Herbáceas
Temperatura media anual	1,00	0,45	0,81	0,28	-0,38	-0,39	0,06	-0,06	0,58	-0,12	0,10	-0,28
Rango diurno de temperatura	0,45	1,00	0,83	0,69	-0,80	-0,46	0,38	-0,14	0,65	-0,21	0,33	-0,10
Estacionalidad de las precipitaciones	0,81	0,83	1,00	0,54	-0,66	-0,53	0,22	-0,05	0,73	-0,13	0,29	-0,27
Amplitud térmica	0,28	0,69	0,54	1,00	-0,85	0,16	0,88	-0,49	0,27	-0,60	-0,08	-0,26
Humedad relativa	-0,38	-0,80	-0,66	-0,85	1,00	0,07	-0,66	0,19	-0,53	0,30	-0,26	0,19
Temperatura media	-0,39	-0,46	-0,53	0,16	0,07	1,00	0,53	-0,28	-0,47	-0,36	-0,44	-0,03
Temperatura máxima	0,06	0,38	0,22	0,88	-0,66	0,53	1,00	-0,52	0,04	-0,64	-0,24	-0,19
Hojarasca	-0,06	-0,14	-0,05	-0,49	0,19	-0,28	-0,52	1,00	0,27	0,81	0,60	0,28
Suelo desnudo	0,58	0,65	0,73	0,27	-0,53	-0,47	0,04	0,27	1,00	0,23	0,53	-0,03
Dosel	-0,12	-0,21	-0,13	-0,60	0,30	-0,36	-0,64	0,81	0,23	1,00	0,64	0,37
Arbustos	0,10	0,33	0,29	-0,08	-0,26	-0,44	-0,24	0,60	0,53	0,64	1,00	0,21
Herbáceas	-0,28	-0,10	-0,27	-0,26	0,19	-0,03	-0,19	0,28	-0,03	0,37	0,21	1,00

Apéndice 3: Número de individuos capturados y riqueza de escarabajos copro-necrófagos en el bosque nativo y dos sistemas ganaderos en los bosques subtropicales de Argentina. N: número total de individuos colectados, S. obs: número de especies, SC: estimador de cobertura de muestreo, BN: bosque nativo, SS: sistema silvopastoril, PA: pasturas.

Especies	Bosque Atlántico						Chaco Húmedo						Chaco seco					
	2015			2016			2015			2016			2016			2017		
	BN	SS	PA	BN	SS	PA	BN	SS	PA	BN	SS	PA	BN	SS	PA	BN	SS	PA
<i>Anisocanthon</i> sp.	-	-	-	-	-	-	X	X	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ateuchus robustus</i>	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ateuchus</i> sp.	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-
<i>Atheucus ovalis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-
<i>Bolbites onitoides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	X	-	-	X	-	-	-
<i>Canthidium aff. trinodosum</i>	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Canthidium bituberculatum</i>	-	X	X	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Canthidium boquermani</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-
<i>Canthidium breve</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	X	X	X	X	X	-
<i>Canthidium cavifrons</i>	-	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

<i>Canthidium cuprinum</i>	-	-	-	-	-	-	X	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Canthidium dispar</i>	X	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Canthidium hyla</i>	X	X	X	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Canthidium lucidum</i>	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Canthidium nobile</i>	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Canthidium prasinum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-
<i>Canthidium</i> sp. 1	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Canthidium</i> sp. 2	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	X	-	X	-	-	X	X	-
<i>Canthidium</i> sp. 2	X	X	-	X	X	-	X	X	X	X	X	-	X	-	-	-	-	-
<i>Canthon aff. chalybaeus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Canthon aff. lituratus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Canthon aff. mutabilis</i>	-	-	X	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Canthon aff. muticus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-

<i>Canthon aff. piluliformis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-
<i>Canthon aff. podagricus</i>	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Canthon bipuntatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	-	X	-
<i>Canthon bispinus</i>	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Canthon chiriguano</i>	-	X	-	-	X	-	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Canthon conformis</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Canthon curvodilatatus</i>	-	-	X	-	-	-	X	X	-	-	X	X	X	X	X	-	-	-	-
<i>Canthon daguerrei</i>	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Canthon denticulatus</i>	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Canthon deplanatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-
<i>Canthon histrio</i>	X	X	-	X	X	X	X	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Canthon lituratus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-
<i>Canthon</i>	-	-	-	-	-	-	X	-	X	X	X	-	-	X	X	X	-	-	-

<i>maldonadoi</i>																		
<i>Canthon ornatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Canthon podagricus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Canthon pseudoforcipatus</i>	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-
<i>Canthon quinquemaculatus</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	-	X	-	-	X	-
<i>Canthon smaragdulus</i>	X	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Canthon</i> sp. 1	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-
<i>Canthon</i> sp. 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-	-	-
<i>Canthon</i> sp. 3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-
<i>Canthon</i> sp. 4	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Canthon</i> sp. 5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-	-	-
<i>Canthon</i> sp. 6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-	-	-
<i>Canthon</i> sp. 7	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-	X	X	X	-	X	-
<i>Canthon unicolor</i>	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	X	-	X	X	X	-	-	-
<i>Chalcocopris hesperus</i>	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

<i>Coprophanaeus bonariensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	X	-	X	-
<i>Coprophanaeus cyanescens</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	-	-	-	-	-
<i>Coprophanaeus milon</i>	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-
<i>Coprophanaeus saphirinus</i>	X	X	-	X	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Deltochilum aff. komareki</i>	X	X	X	X	X	X	X	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Deltochilum brasiliense</i>	X	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Deltochilum elongatum</i>	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	X	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Deltochilum furcatum</i>	X	X	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Deltochilum icaroides</i>	X	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Deltochilum morbillosum</i>	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Deltochilum pseudoicarus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	X	-	-	-	-	-	-
<i>Deltochilum</i>	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

<i>sculpturatum</i>																		
<i>Deltochilum valgum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Deltochilum variolosum</i>	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	X	X	X	X	X	X	X
<i>Dichotomius aff. bicuspis</i>	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dichotomius bitiensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-
<i>Dichotomius carbonarius</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	-
<i>Dichotomius depressicollis</i>	X	X	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dichotomius fornicatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-	-	-
<i>Dichotomius micans</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-	-	-
<i>Dichotomius mormon</i>	X	X	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dichotomius nisus</i>	-	X	X	-	-	X	-	-	X	-	X	-	X	X	X	X	-	X
<i>Dichotomius nobilis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-

<i>Dichotomius sericeus</i>	x	x	x	x	x	-	-	-	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-
<i>Digitonthophagus gazella</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	x	-	-	x	-	-	-
<i>Eurysternus aeneus</i>	-	-	x	-	x	-	x	x	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eurysternus caribaeus</i>	x	x	-	x	x	-	x	x	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eurysternus howdeni</i>	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eurysternus paralellus</i>	x	x	x	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eutrichillum hirsutum</i>	x	x	x	x	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gromphas inermis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	x	-	-	-	-	-	-
<i>Malagoniella punctatostrigatus</i>	-	-	-	-	-	-	x	-	-	x	x	x	x	-	-	-	-	-
<i>Malagoniella puncticollis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	x	x	-	x
<i>Martinezidium galileoae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-

<i>Nunoidium argentinum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-
<i>Ontherus apendiculatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-
<i>Ontherus erosioides</i>	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ontherus sulcator</i>	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-
<i>Onthophagus aff. buculus</i>	X	X	X	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Onthophagus aff. hircus</i>	-	-	-	-	-	-	X	X	-	X	X	-	X	X	X	X	X	X
<i>Onthophagus buculus</i>	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Onthophagus catherinensis</i>	X	X	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Onthophagus sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-
<i>Onthophagus sp. 1</i>	-	-	-	-	-	-	X	X	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Onthophagus tristis</i>	X	X	X	X	X	-	X	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Phanaeus splendidulus</i>	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

<i>Pseudocanthon xanthurus</i>	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Scybalocanthon nicriceps</i>	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sulcophanaeus menelas</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-
<i>Trichillidium quadridens</i>	-	-	-	-	-	-	X	X	-	X	X	-	-	X	-	-	-	-	-
<i>Trichillum epipleuralis</i>	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trichillum hesper</i>	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trichillum externepunctatum</i>	-	-	X	-	-	X	-	-	X	-	X	-	X	X	X	-	-	-	-
<i>Trichillum</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-
<i>Trichillum</i> sp. 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Uroxys dilaticollis</i>	X	X	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Uroxys</i> sp.	X	X	-	X	X	-	-	X	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-
<i>Uroxys</i> sp. 1	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Vulcanocanthon</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-	-	-	-

n	2.624	2.648	379	1.542	5.120	651	2.815	2.726	523	14.584	5.681	1.964	999	388	415	636	296	110
S. obs	31	30	16	27	31	20	26	31	23	29	29	15	30	25	30	10	8	5
SC	0,9977	0,9977	0,9974	0,9961	0,9988	0,9923	0,9989	0,9978	0,9924	0,9996	0,9996	0,9975	0,994	0,9846	0,9832	0,9921	0,9933	0,9818

Apéndice 4: Modelos lineales generalizados mixtos seleccionados por pruebas de hipótesis para la diversidad alfa q_0 , q_1 y q_2

Q0: ~región*ambiente+ (1|provano), control=glmerControl(optimizer="bobyqa"), data=Data, family=poisson)

Modelo lineal generalizado mixto ajustado por máxima verosimilitud (aproximación de Laplace) [glmerMod]

Familia: poisson (log)

Formula: Q0 ~ región * ambiente + (1 | provano)

Control: glmerControl (optimizer = "bobyqa")

AIC	BIC	logLik	Devianza	df.resid
491,7	516,7	-235,9	471,7	80

Residuos escalados:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-1,8216	-0,6853	-0,1231	0,5812	2,1728

Efectos aleatorios:

Groups Name	Varianza	Dev.Est.
-------------	----------	----------

provano	0,1229	0,3506
(Intercepto)		

Numero de observaciones: 90, grupos: provano, 6

Efectos fijos:

	Estimador	Error Est.	z value	p
(Intercepto)	2,8072	0,2597	10,808	2,00E-16
Región chaco húmedo	0,2112	0,3658	0,578	0,5635
Región chaco seco	-0,7149	0,3755	-1,904	0,0569
Ambiente pastura	-0,5476	0,1281	-4,276	1,91E-05
Ambiente silvopastoril	0,0754	0,1076	0,7	0,4836
Región chaco húmedo:ambiente pastura	-0,1702	0,1768	-0,963	0,3357
Región chaco seco:ambiente pastura	0,3527	0,1985	1,777	0,0756
Región chaco húmedo:ambiente silvopastoril	-0,1203	0,1468	-0,819	0,4125
Región chaco seco:ambiente silvopastoril	-0,3223	0,1878	-1,716	0,0861

Correlación de efectos fijos:

(Intr)	rchh	rchs	habp	habs	rchh:habp	rchs:habp	rchh:habs
--------	------	------	------	------	-----------	-----------	-----------

reginchchmd	-0,71							
regionchcsc	-0,692	0,491						
ambientptrr	-0,181	0,128	0,125					
ambntslvpst	-0,215	0,153	0,149	0,436				
rgnchchmd:mbntp	0,131	-0,168	-0,091	-0,724	-0,316			
rgnchcsc:mbntp	0,117	-0,083	-0,22	-0,645	-0,281	0,467		
rgnchchmd:mbnts	0,158	-0,203	-0,109	-0,32	-0,733	0,419	0,206	
rgnchcsc:mbnts	0,123	-0,088	-0,233	-0,25	-0,573	0,181	0,44	0,42

Q1 ~ región+ambiente+región*ambiente, random= ~1 | provano,

weights=varComb(varPower)

Modelo lineal de efectos mixtos ajustado por REML

AIC	BIC	logLik
360,2616	388,995	-168,1308

Efectos aleatorios: Formula: ~1 | provano

	(Intercepto)	Residuos
DevEst:	2,439214	0,389463

Combinación de funciones de varianza:

Estructura: Power of variance covariate

Fórmula: ~fitted(.)

Estimaciones de parámetros: power 0,8054957

Efectos fijos: Q1 ~ región + ambiente + región * ambiente

	Valor	Error Est.	d.f.	t-value	p
(Intercepto)	7,566761	1,8357716	78	4,121842	0,0001
Región chaco húmedo	0,446822	2,5996756	3	0,171876	0,8745
Región chaco seco	-3,250459	2,5414947	3	-1,278956	0,2909
Ambiente pastura	-2,003399	0,7974169	78	-2,512361	0,0141
Ambiente silvopastoril	-1,381095	0,8250641	78	-1,673924	0,0982
Región chaco húmedo:ambiente pastura	-1,164539	1,0969725	78	-1,061593	0,2917
Región chaco seco:ambiente pastura	3,105746	0,9176455	78	3,384473	0,0011
Región chaco húmedo:ambiente silvopastoril	2,106435	1,2476029	78	1,688386	0,0953
Región chaco seco:ambiente silvopastoril	2,257071	0,9332711	78	2,418451	0,0179

Correlación:

	(Intr)	rchh	rchs	ambt	ambs	rch:ambp	rchs:ambtp	rch:ambs
Región chaco húmedo	-0,706							
Región chaco seco	-0,722	0,51						

Ambiente pastura	-0,27	0,191	0,195					
Ambiente silvopastoril	-0,261	0,184	0,188	0,601				
Región chaco húmedo:ambiente pastura	0,196	-0,279	-0,142	0,727	0,437			
Región chaco seco:ambiente pastura	0,235	-0,166	-0,201	0,869	0,522	0,632		
Región chaco húmedo:ambiente silvopastoril	0,173	-0,247	-0,125	0,397	0,661	0,584	0,345	
Región chaco seco:ambiente silvopastoril	0,231	-0,163	-0,197	0,531	0,884	0,386	0,541	0,585

Residuos estandarizados dentro del grupo:

Min	Q1	Med	Q3	Max
-1,99740607	-0,60327424	-0,03245662	0,72238038	2,10243646

Número de Observaciones: 90

Número de Grupos: 6

Q2 ~ región+ambiente+región*ambiente, random= ~1 | provano, data = Data, weights=varComb(varPower)

Modelo lineal de efectos mixtos ajustado por REML

AIC	BIC	logLik
337,0267	365,7601	-156,5134

Efectos aleatorios: Formula: ~1 | provano

	(Intercepto)	Residuos
StdDev:	1,731647	0,2919212

Combinación de funciones de varianza:

Estructura: Power of variance covariate

Fórmula: ~fitted(.)

Estimaciones de parámetros: power 1,088165

Efectos fijos: Emperical ~ región + ambiente + región * ambiente

	Valor	Error Est.	d.f.	t-value	p
(Intercept)	5,518842	1,3601678	78	4,057472	0,0001
Región chaco húmedo	0,013161	1,9164445	3	0,006867	0,995
Región chaco seco	-2,39661	1,8513728	3	-1,294504	0,2861
Ambiente pastura	-1,349972	0,7356723	78	-1,835018	0,0703
Ambiente silvopastoril	-1,489683	0,7263563	78	-2,050899	0,0436
Región chaco húmedo:ambiente pastura	-0,63595	0,9758725	78	-0,651673	0,5165
Region chaco seco:ambiente pastura	2,476334	0,8245113	78	3,003396	0,0036

Región chaco húmedo:ambientesilvopastoril	2,203969	1,1196113	78	1,968513	0,0526
Región chaco seco:ambientesilvopastoril	2,276752	0,7987795	78	2,850289	0,0056

Correlación:

	(Intr)	rgchh	rgchs	ambp	ambs	rgch:mbnp	rchs:mbntp	rch:mbnts
Región chaco húmedo	-0,71							
Región chaco seco	-0,735	0,521						
Ambiente pastura	-0,351	0,249	0,258					
Ambiente silvopastoril	-0,355	0,252	0,261	0,656				
Region chaco húmedo:ambiente pasturas	0,264	-0,35	-0,194	0,754	0,495			
Región chaco seco:ambiente pasturas	0,313	-0,222	-0,255	0,892	0,586	0,673		
Región chaco húmedo:ambiente silvopastoril	0,23	-0,309	-0,169	0,426	0,649	0,604	0,38	
Región chaco seco:ambiente silvopastoril	0,323	-0,229	-0,261	0,597	0,909	0,45	0,58	0,59

Residuos estandarizados dentro del grupo:

Min	Q1	Med	Q3	Max
-1.83713129	-0,66898201	0,01960092	0,59838827	2,2031543

Número de Observaciones: 90

Número de grupos: 6

Apéndice 5: Análisis de los principales componentes del clima, la vegetación y las condiciones microclimáticas.

Autovalores y su contribución a las correlaciones

Importancia de componentes:

Clima

	PC1	PC2	PC3
Desviación estándar	1,15	0,73	0,21
Eigenvalue	2,408	0,5472	0,04482
Proporción explicada	0,8027	0,1824	0,01494
Proporción acumulada	0,8027	0,9851	1

Valor de los loadings para cada componente:

	PC1	PC2	PC3
Temperatura media anual °C	0,5427072	0,71823249	0,4354434
Rango medio de temperatura diaria °C	0,5489138	-0,69569181	0,4633643
Estacionalidad de precipitaciones	0,6357377	-0,01245023	-0,7718047

Condiciones microclimáticas

	PC1	PC2	PC3	PC4
Desviación estándar	1,6351	1,0678	0,3858	0,1931
Eigenvalue	2,6736	1,1402	0,14886	0,037273

Proporcion explicada	0,6684	0,2851	0,03721	0,009318
Proporcion acumulada	0,6684	0,9535	0,99068	1

Valor de los loadings para cada componente:

	PC1	PC2	PC3	PC4
Amplitud térmica	0,5885704	-0,1705617	0,3944965	- 0,6847379
Humedad Relativa %	- 0,5187645	0,4183134	0,7347219	- 0,1268113
Temperatura media local °C	0,2168475	0,8635614	- 0,3814446	- 0,2484732
Temperatura máxima °C	0,5809005	0,2240187	0,3988186	0,6732859

Vegetación

	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6
Desviación estándar	1,8762	1,0653	0,8442	0,57561	0,49229	0,2427
Eigenvalue	3,52	1,1348	0,7126	0,33132	0,24235	0,058905
Proporcion explicada	0,5867	0,1891	0,1188	0,05522	0,04039	0,009817
Proporcion acumulada	0,5867	0,7758	0,8946	0,94979	0,99018	1

	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6
Hojarasca	-0,4605054	0,05631048	-0,2633807	0,58453103	- 0,59652119	0,1337179
Suelo desnudo	-0,2321943	-0,72024913	0,4751063	0,36491312	0,26140178	0,01041998
Dosel	-0,496174	0,15697346	-0,232419	0,04443209	0,38114489	-0,72657175
Arbustos	-0,4374312	-0,30173949	0,1181602	-0,70277162	-	-0,08347316

					0,45032175	
Herbáceas	-0,2262312	0,58872765	0,7720794	0,05320538	-	0,00822261
					0,05669354	

Apéndice 6

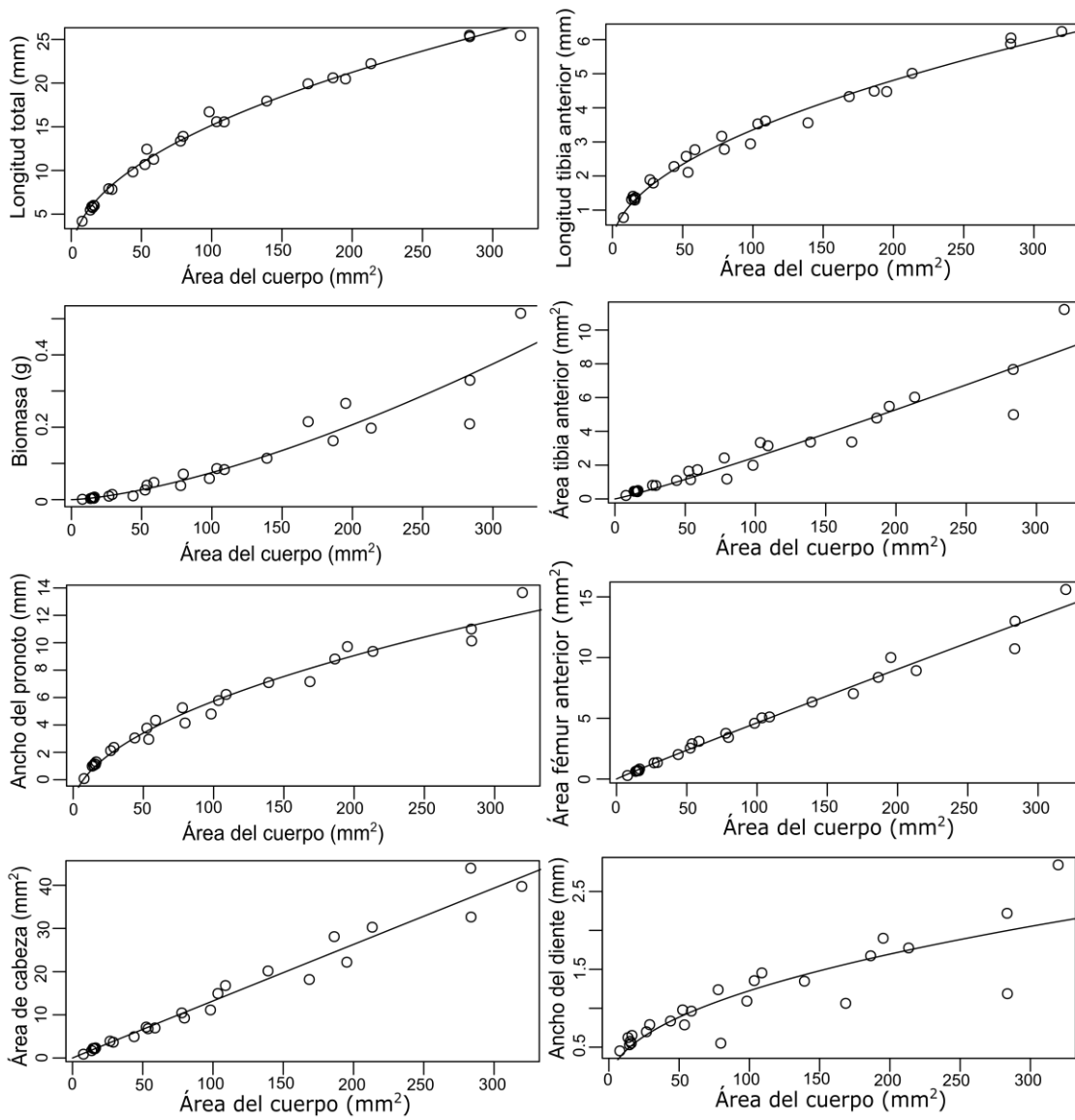


Figura A6.1: Relación alométrica de los rasgos morfométricos y biomasa de hembras de escarabajos copro-necrófagos del Bosque Atlántico.

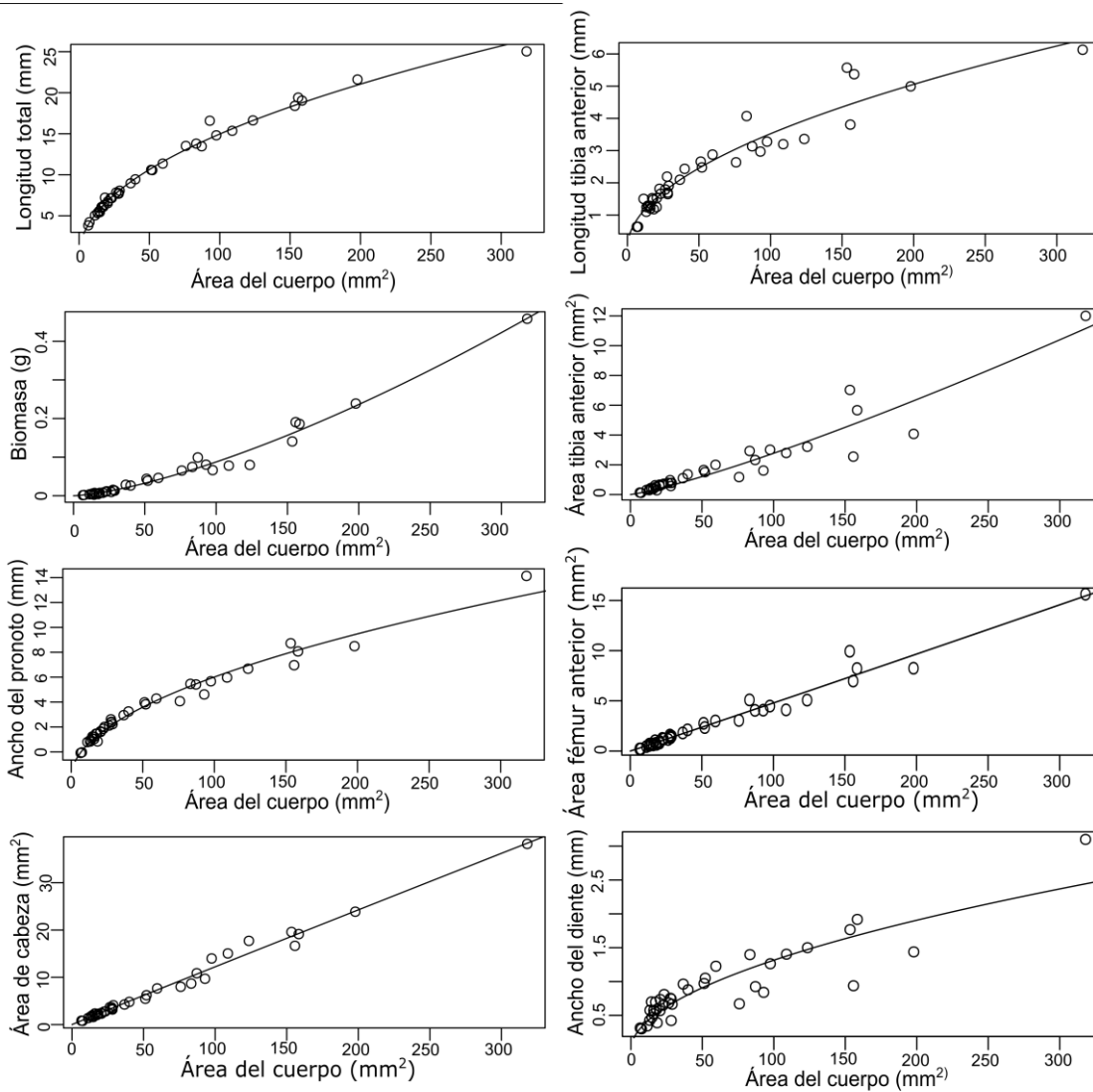


Figura A6.2: Relación alométrica de los rasgos morfométricos y biomasa de hembras de escarabajos copro-necrófagos del Chaco Húmedo.

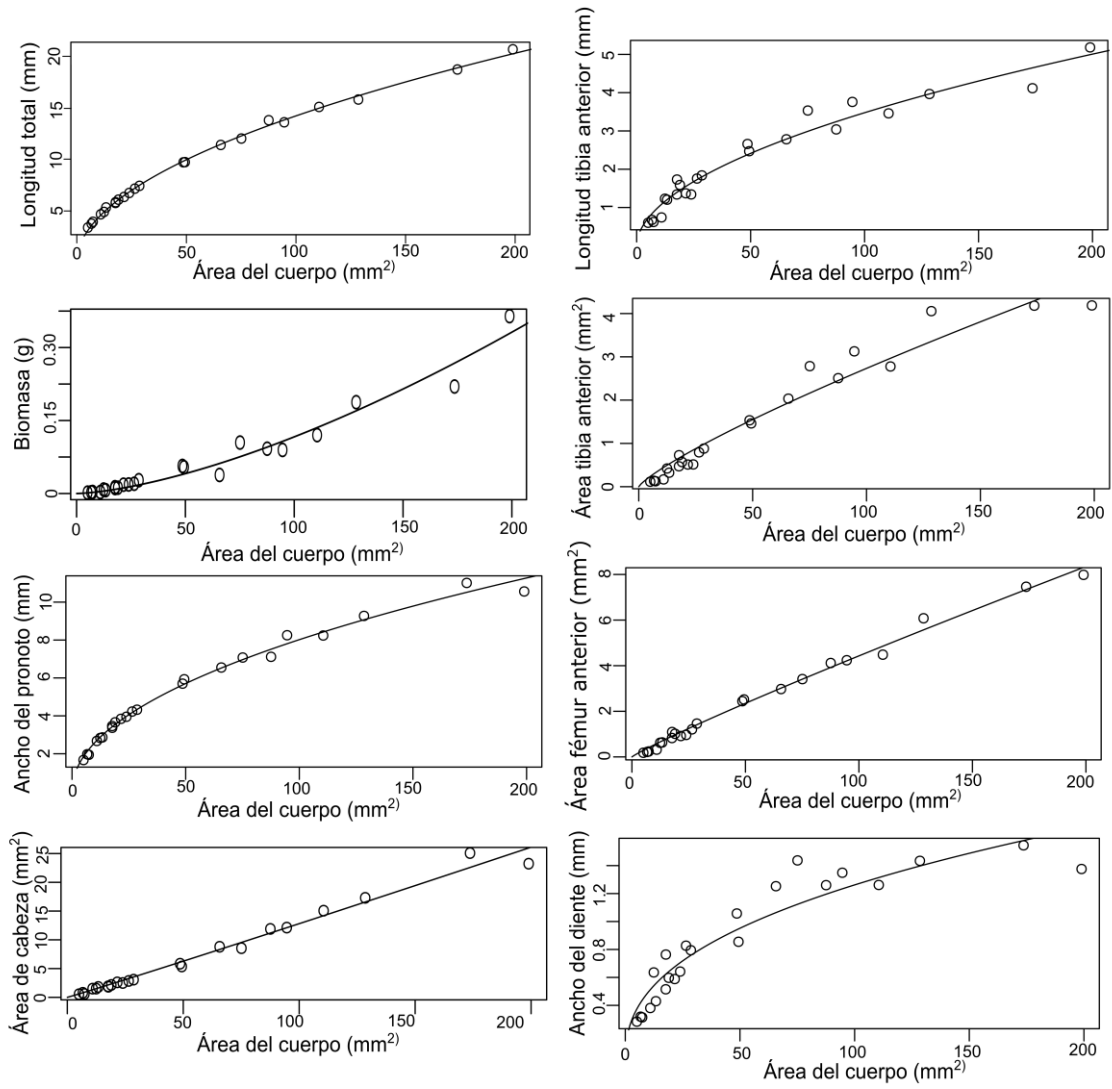


Figura A6.3: Relación alométrica de los rasgos morfométricos y biomasa de hembras de escarabajos copro-necrófagos del Chaco Seco.

Tabla A6.2: Relaciones alométricas entre el área del cuerpo y biomasa y demás variables morfológicas del Bosque Atlántico. (* indica $p < 0,05$).

	Parámetros	Estimadores	Error Estándar	t
Longitud total	b	0,485	0,010	48,41*
	a	1,625	0,083	19,68*
Biomasa	b	1,466	0,166	8,838*
	a	0,00009	0,00008	1,091
Ancho del pronoto	b	0,517	0,020	25,44*
	a	0,716	0,074	9,65*
Área de cabeza	b	0,993	0,058	17,23*
	a	0,137	0,042	3,218*
Longitud tibia anterior	b	0,518	0,016	32,12*
	a	0,309	0,025	12,15*
Área tibia anterior	b	1,098	0,109	10,036*
	a	0,016	0,009	1,684
Ancho del diente	b	0,469	0,063	7,479*
	a	0,141	0,045	3,154*
Área fémur anterior	b	0,966	0,041	23,545*
	a	0,054	0,012	4,529*
Esfericidad	b	-0,003	0,016	-0,213
	a	0,309	0,021	14,872*

Tabla A6.2: Relaciones alométricas entre el área del cuerpo y biomasa y demás variables morfológicas del Chaco Húmedo. (* indica $p < 0,05$).

	Parámetros	Estimadores	Error Estándar	t
Longitud total	b	0,492	0,008	60,79*
	a	1,549	0,058	26,66*
Biomasa	b	1,432	0,038	37,431*
	a	0,00012	0,00002	4,844*
Ancho del pronoto	b	0,520	0,014	36,02*
	a	0,731	0,049	14,85*
Área de cabeza	b	0,988	0,022	45,601*
	a	0,129	0,014	8,958*
Longitud tibia anterior	b	0,521	0,026	20,248*
	a	0,319	0,038	8,315*
Área tibia anterior	b	1,204	0,082	14,717*
	a	0,011	0,005	2,312*
Ancho del diente	b	0,535	0,045	11,94*
	a	0,112	0,024	4,756*
Área fémur anterior	b	1,013	0,037	27,063*
	a	0,045	0,009	5,165*
Esfericidad	b	0,004	0,015	0,262
	a	0,296	0,017	17,873*

Tabla A6.3: Relaciones alométricas entre el área del cuerpo y biomasa y demás variables morfológicas del Chaco Seco. (* indica $p < 0,05$).

	Parámetros	Estimadores	Error Estándar	t
Longitud total	b	0,516	0,006	93,27*
	a	1,379	0,034	39,99*
Biomasa	b	1,510	0,101	15,008*
	a	0,00007	0,00004	1,967*
Ancho del pronoto	b	0,491	0,011	44,61*
	a	0,835	0,041	20,21*
Área de cabeza	b	1,027	0,040	25,668*
	a	0,113	0,022	5,099*
Longitud tibia anterior	b	0,526	0,026	19,899*
	a	0,308	0,037	8,339*
Área tibia anterior	b	0,818	0,054	15,216*
	a	0,063	0,016	3,883*
Ancho del diente	b	0,407	0,034	12,03*
	a	0,194	0,029	6,748*
Área fémur anterior	b	0,915	0,024	38,625*
	a	0,066	0,008	8,716*
Esfericidad	b	-0,013	0,018	-0,744
	a	0,340	0,022	15,506*