



Universidad
del Atlántico

CÓDIGO: FOR-DO-109

VERSIÓN: 0

FECHA: 03/06/2020

**AUTORIZACIÓN DE LOS AUTORES PARA LA CONSULTA, LA
REPRODUCCIÓN PARCIAL O TOTAL, Y PUBLICACIÓN ELECTRÓNICA DEL
TEXTO COMPLETO**

Puerto Colombia, 23 de Septiembre de 2020

Señores

DEPARTAMENTO DE BIBLIOTECAS

Universidad del Atlántico

Asunto: Autorización Trabajo de Grado

Cordial saludo,

Yo, **MARIO JOSE CHARRIS SOLANO**, identificado(a) con **C.C. No. 8.604.799** de **REPELÓN**, autor(a) del trabajo de grado titulado **ESTIMACION DE BIOMASA DE ESCARABAJOS COPRONECRÓFAGOS (COLEOPTERA: ESCARABAEINAE) A PARTIR DE MEDIDAS MORFOMETRICAS** presentado y aprobado en el año **2020** como requisito para optar al título Profesional de **BIÓLOGO**; autorizo al Departamento de Bibliotecas de la Universidad del Atlántico para que, con fines académicos, la producción académica, literaria, intelectual de la Universidad del Atlántico sea divulgada a nivel nacional e internacional a través de la visibilidad de su contenido de la siguiente manera:

- Los usuarios del Departamento de Bibliotecas de la Universidad del Atlántico pueden consultar el contenido de este trabajo de grado en la página Web institucional, en el Repositorio Digital y en las redes de información del país y del exterior, con las cuales tenga convenio la Universidad del Atlántico.
- Permitir consulta, reproducción y citación a los usuarios interesados en el contenido de este trabajo, para todos los usos que tengan finalidad académica, ya sea en formato CD-ROM o digital desde Internet, Intranet, etc., y en general para cualquier formato conocido o por conocer.

Esto de conformidad con lo establecido en el artículo 30 de la Ley 23 de 1982 y el artículo 11 de la Decisión Andina 351 de 1993, "Los derechos morales sobre el trabajo son propiedad de los autores", los cuales son irrenunciables, imprescriptibles, inembargables e inalienables.

Atentamente,

Firma 
MARIO JOSE CHARRIS SOLANO
C.C. No. 8.604.799 de REPELÓN

DECLARACIÓN DE AUSENCIA DE PLAGIO EN TRABAJO ACADÉMICO PARA GRADO


Este documento debe ser diligenciado de manera clara y completa, sin tachaduras o enmendaduras y las firmas consignadas deben corresponder al (los) autor (es) identificado en el mismo.

Puerto Colombia, **23 de Septiembre de 2020**

Una vez obtenido el visto bueno del director del trabajo y los evaluadores, presento al **Departamento de Bibliotecas** el resultado académico de mi formación profesional o posgradual. Asimismo, declaro y entiendo lo siguiente:

- El trabajo académico es original y se realizó sin violar o usurpar derechos de autor de terceros, en consecuencia, la obra es de mi exclusiva autoría y detento la titularidad sobre la misma.
- Asumo total responsabilidad por el contenido del trabajo académico.
- Eximo a la Universidad del Atlántico, quien actúa como un tercero de buena fe, contra cualquier daño o perjuicio originado en la reclamación de los derechos de este documento, por parte de terceros.
- Las fuentes citadas han sido debidamente referenciadas en el mismo.
- El (los) autor (es) declara (n) que conoce (n) lo consignado en el trabajo académico debido a que contribuyeron en su elaboración y aprobaron esta versión adjunta.

Título del trabajo académico:	ESTIMACION DE BIOMASA DE ESCARABAJOS COPRONECRÓFAGOS (COLEOPTERA: ESCARABAEINAE) A PARTIR DE MEDIDAS MORFOMETRICAS
Programa académico:	BIOLOGÍA

Firma de Autor 1:							
Nombres y Apellidos:	MARIO JOSE CHARRIS SOLANO						
Documento de Identificación:	CC	X	CE	PA	Número:	8.604.799	
Nacionalidad:					Lugar de residencia:		
Dirección de residencia:							
Teléfono:					Celular:		



FORMULARIO DESCRIPTIVO DEL TRABAJO DE GRADO

TÍTULO COMPLETO DEL TRABAJO DE GRADO	ESTIMACIÓN DE BIOMASA DE ESCARABAJOS COPRONECRÓFAGOS (COLEOPTERA: ESCARABAEINAE) A PARTIR DE MEDIDAS MORFOMETRICAS
AUTOR	MARIO JOSE CHARRIS SOLANO
DIRECTOR (A)	JEISON MANUEL BARRAZA MENDEZ
CO-DIRECTOR (A)	NEIS JOSÉ MARTINEZ HERNANDEZ
JURADOS	SEBASTIÁN VILLADA BEDOYA CARLOS GARCÍA ALZATE
TRABAJO DE GRADO PARA OPTAR AL TÍTULO DE	BIÓLOGO
PROGRAMA	BIOLOGÍA
PREGRADO / POSTGRADO	PREGRADO
FACULTAD	CIENCIAS BÁSICAS
SEDE INSTITUCIONAL	SEDE PUERTO COLOMBIA
AÑO DE PRESENTACIÓN DEL TRABAJO DE GRADO	2020
NÚMERO DE PÁGINAS	49
TIPO DE ILUSTRACIONES	TABLAS, GRÁFICOS Y DIAGRAMAS, FOTOGRAFÍAS
MATERIAL ANEXO (VÍDEO, AUDIO, MULTIMEDIA O PRODUCCIÓN ELECTRÓNICA)	NO APLICA
PREMIO O RECONOMIENTO	NO APLICA

**ESTIMACIÓN DE BIOMASA DE ESCARABAJOS COPRONECRÓFAGOS
(COLEOPTERA: SCARABAEINAE) A PARTIR DE MEDIDAS
MORFOMÉTRICAS**



MARIO JOSÉ CHARRIS SOLANO

**UNIVERSIDAD DEL ATLÁNTICO
FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
PUERTO COLOMBIA, ATLÁNTICO**

2020

**ESTIMACIÓN DE BIOMASA DE ESCARABAJOS COPRONECRÓFAGOS
(COLEOPTERA: SCARABAEINAE) A PARTIR DE MEDIDAS
MORFOMÉTRICAS**

Mario Jose Charris Solano

Informe final como requisito parcial para optar al título de Biólogo

Director:

M.Sc. Jeison Manuel Barraza Méndez.

Co-Director:

Candidato Phd. Neis José Martínez Hernández.

UNIVERSIDAD DEL ATLÁNTICO
FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
PUERTO COLOMBIA – ATLÁNTICO

2020

NOTA DE APROBACIÓN

El trabajo de grado titulado: “ESTIMACIÓN DE BIOMASA DE ESCARABAJOS COPRONECRÓFAGOS (COLEOPTERA: SCARABAEINAE) A PARTIR DE MEDIDAS MORFOMÉTRICAS”, presentado por el estudiante Mario Jose Charris Solano como requisito parcial para optar al título de Biólogo, fue evaluado y calificado por los evaluadores como:

Director

Codirector

Secretario Académico

DEDICATORIA

A todos los y las estudiantes, profesores y trabajadores de la universidad del Atlántico, que durante siete décadas han luchado por mantener pública nuestra amada institución.

A ellos y ellas esté trabajo.

¡Universidad del Atlántico ni cerrada ni privatizada!

AGRADECIMIENTOS

A las y los miembros del semillero de investigación de insectos terrestres NEOPTERA, gracias por sus consejos y ayuda.

A mis directores de trabajo de grado Jeison Barraza Méndez y Neis Martínez Hernández, gracias por guiarme en la toma de decisiones acertadas para el desarrollo de este trabajo, por facilitar los equipos, instrumentos y parte de las muestras con que se realizó esta investigación, pero sobre todo por su paciencia y comprensión. Muchas gracias amigos.

Agradezco a mi madre Somalia Solano Oliveros por alentarme siempre a seguir en este propósito a pesar de las adversidades, a mi tía Vilma Solano Oliveros que, con su ejemplo de tesón, lucha y excelencia académica, inspiró mi decisión de estudiar y terminar una carrera universitaria. Un agradecimiento especial para el señor Lucas Urueta que desinteresadamente facilitó espacios e instrumentos propios, que ayudaron a realizar este trabajo.

A María José Vera Valdivieso por su acompañamiento espiritual y sentimental y por su gran aporte como correctora de estilo, *t'estimo molt estimada meva*.

Finalmente quiero agradecer a la decanatura de Ciencias Básicas y a la coordinación del programa de Biología de la Universidad del Atlántico por estar siempre atentos y facilitar todo lo necesario para el desarrollo de mi carrera y presentación de mi trabajo de grado.

TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN.....	X
1 INTRODUCCIÓN	1
2 MARCO TEÓRICO.....	3
2.1 Orden Coleóptera, Familia Scarabaeidae, Subfamilia Scarabaeinae.....	3
2.2 Principales géneros de escarabajos coprófagos, presentes en el Caribe colombiano	4
2.2.1 Género <i>Coprophanæus</i> D’Olsoufieff, 1924	4
2.2.2 Género <i>Diabroctis</i> Gistel, 1857	4
2.2.3 Género <i>Deltochilum</i> Eschscholtz 1822	4
2.2.4 Género <i>Dichotomius</i> Hope 1838.....	5
2.2.5 Género <i>Phanaeus</i> MacLeay 1819	5
2.2.6 Género <i>Canthon</i> Hoffmannsegg 1817	5
2.2.7 Género <i>Onthophagus</i> Latreille 1802.....	6
2.2.8 Género <i>Uroxys</i> Westwood 1842.....	6
2.3 ¿Qué es la biomasa, y sus potenciales usos en problemas ecológicos?.....	6
2.4 Importancia del tamaño de las especies como rasgo ecológico en estudios naturales.....	7
2.5 Uso de medidas morfométricas lineales	7
2.6 Uso de la Regresión lineal múltiple.....	8
2.6.1 ¿Qué son los coeficientes de determinación múltiple?	8
2.6.2 ¿Qué es la colinealidad y cuales problemas genera?	8
3 MARCO DE REFERENCIA.....	9
4 PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN	11
5 HIPOTESIS.....	11
6 OBJETIVOS.....	11
6.1 General	11
6.2 Específicos.....	11
7 MATERIALES Y MÉTODOS	12
7.1 Uso de especímenes de escarabajos coprófagos.....	12

7.1.1 Especímenes utilizados de la colección biológica	12
7.1.2 Especímenes colectados en campo	Error! Bookmark not defined. 2
7.2 Clasificación y medición de especímenes	13
7.3 Determinación de peso seco de escarabajos coprófagos	14
7.4 Obtención de variables morfométricas de escarabajos coprófagos tomados de colección biológica	14
7.5 Análisis de datos.....	14
7.5.1 Verificación de idoneidad de muestras de colección biológica almacenadas en alcohol por un año.....	15
7.5.2 Análisis para selección de variables morfométricas	15
7.5.3 Construcción de modelos de ecuaciones de regresión lineal con variables morfométricas	16
7.5.4 Criterios de selección de variables para construcción de modelos de ecuación ...	16
8 RESULTADOS.....	17
8.1 Idoneidad de muestras almacenadas en alcohol durante un año para estimación de biomasa	17
8.2 Clasificación por tamaños y medición de especímenes de escarabajos copronecrófagos tomados de colección biológica	17
8.3 Selección de medidas corporales lineales como variables estimadoras de biomasa tomadas a escarabajos copronecrófagos de colección biológica	20
8.4 Construcción y ajuste de modelos de ecuaciones de regresión lineal con datos transformados a Log_{10} para los especímenes de escarabajos copronecrófagos tomados de colección biológica	20
8.5 Porcentaje de explicación de las mediciones morfométricas como variables estimadoras de la biomasa.....	22
8.6 Cálculo de biomasa a través de ecuaciones resultantes para datos transformados y no transformados	22
9 DISCUSIÓN.....	24
10 CONCLUSIONES	29
11 RECOMENDACIONES	30
13 BIBLIOGRAFÍA.....	31
12 MATERIAL SUPLEMENTARIO.....	43
14 ANEXOS.....	45
14.1 Anexo 1. Prueba de normalidad Shapiro-Wilk.....	45

14.2 Anexo 2. Tabla. Analisis de colinealidad a traves de coeficiente de correlación de Spearman`s rs con intervalo de confianza de 95% para muestra total	46
14.3 Anexo 3. Tabla. Ecuaciones con datos transformados y no transformados para el cálculo de biomasa	47

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Partes del cuerpo de escarabajos copronecrófagos (*Coprophanaeus gamezi*)
(a) vista dorsal (b) Vista ventral.....3
- Figura 2.** Diseño de trampa “*pitfall*” utilizada para los muestreos (tomado de Siado, 2020).....13
- Figura 3.** Especimen de *Canthon septenmaculatus* con las medidas morfométricas tomadas como variables para la estimación de biomasa: (a) Largo del cuerpo, (b) Ancho del pronoto, (c) Largo del pronoto, (d) largo del élitro, (e) ancho del élitro, (f) alto del cuerpo, (g) largo del fémur anterior, (h) largo del fémur medio, (i) largo del fémur posterior, (j) Ancho del abdomen, (K) Largo del abdomen.....15
- Figura 4.** Comparación de peso seco por especies de muestras de colección biológica con almacenamiento en alcohol por un año vs muestras almacenadas de menos de 15 días a través de barras de error con intervalo de confianza de 95%. Donde a) *Diabroctis cadmus*, b) *Coprophanaeus gamezi*, c) *Deltochilum guildingii*, d) *Phanaeus hermes*, e) *Dichotomius agenor*, f) *Canthon septenmaculatus*, g) *Ontophagus acuminatus*, h) *Uroxys deavilai*, i) *Canthonjuvencus*.....18

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Especies utilizadas de escarabajos coprófagos y clasificación según el tamaño de las mismas.....	13
Tabla 2. Mediciones de variables morfométricas en milímetros y peso seco en gramos. Se muestran los estadísticos donde: Máximos y mínimos (Max, Min), Media (μ) Desviaciones estándar (D.E) y numero de muestra es (n).....	19
Tabla 3. Autovalores, varianza total, varianza acumulada y coeficientes de correlación de los cuatro primeros componentes principales (PC), para la muestra total de escarabajos copronecrófagos de colección biológica.....	21
Tabla 4. Ajuste de modelos de regresión. Se presentan los coeficientes de determinación múltiple ajustado y nivel de significancia de los modelos de regresión lineal generados a partir de las variables que cumplían los criterios de selección para el total de la muestra y para los grupos de tamaño de los escarabajos coprófagos.....	21
Tabla 5. Modelos de muestra general y grupos de tamaño con variables morfométricas transformadas a Log_{10} donde: Coeficientes (Coef), Error Estándar (E.S), Prueba t (t) p Valor (p), Coeficiente de determinación múltiple (R^2).....	23

RESUMEN

El generar métodos que permitan obtener información ecológica relevante a través de parámetros como la biomasa y que además minimicen el impacto de los muestreos se convierte en una estrategia importante para las poblaciones de escarabajos coprófagos. Teniendo en cuenta esto, para determinar cuáles medidas morfométricas estiman la biomasa en escarabajos, se tomaron diez individuos de nueve especies de muestras conservadas en alcohol durante un año, obteniendo sus pesos secos, los cuales fueron comparados con pesos secos de otra muestra de igual número de individuos conservados por un periodo de 15 días, determinando en primera medida, que el almacenamiento en alcohol no produjo pérdida significativa de biomasa en las muestras conservadas por un año. Seguidamente, se tomaron las medidas morfométricas, largo del cuerpo, ancho y largo del pronoto, ancho y largo de élitro, alto del cuerpo, ancho y largo del abdomen, largo de fémur anterior, medio y posterior, aplicando un análisis de componentes principales, y por medio de regresión lineal múltiple y del método de eliminación de variables (*Backward Stepwise*), partiendo de los criterios de: significancia $P < 0.05$ y mayores coeficientes de determinación (R^2), se obtuvieron como variables predictoras: alto del cuerpo, ancho del pronoto y largo del fémur anterior, todas con $R^2 = 0,97$ para la muestra total. De igual forma por grupos de tamaño: ancho del pronoto con $R^2 = 0,74$ y largo del fémur anterior con $R^2 = 0,76$ para grandes; largo del élitro con $R^2 = 0,77$ y largo del fémur medio con $R^2 = 0,67$ para medianos; alto del cuerpo con $R^2 = 0,88$ para pequeños. Estos resultados sugieren que, por cada grupo de tamaño hay variables morfométricas específicas que estiman la biomasa, generando datos en forma particionada y que por tanto la biomasa puede brindar más información como indicativo de abundancia relativa y disponibilidad de recursos para escarabajos coprófagos.

Palabras claves: peso seco, almacenamiento, ancho, largo, alto, grande, mediano, pequeño

1. INTRODUCCIÓN

En el Caribe colombiano se han realizado estudios en escarabajos coprófagos en diferentes tópicos, los cuales incluyen: composición y estructura de las comunidades (Noriega *et al.*, 2007; Barraza *et al.*, 2010; Rangel & Martínez, 2017; Martínez *et al.*, 2018; Rangel *et al.*, 2016a; 2016b; Medina *et al.*, 2018), aspectos de su ecología trófica (Rangel *et al.*, 2012), periodicidad, variación espacial y temporal (Rangel *et al.*, 2018; Ortega *et al.*, 2018), entre otros. Sin embargo, en investigaciones como las mencionadas anteriormente no se incluye la medición de la biomasa, aunque la implementación de esta les daría una mejor interpretación a los resultados obtenidos, al mostrar como la variación de la biomasa indica los efectos que cambios ambientales como por ejemplo la fragmentación de los bosques puede tener sobre la abundancia, ensamblajes y las funciones ecológicas que realizan estos escarabajos (Horgan, 2005; Larsen *et al.*, 2005; Nichols *et al.*, 2007).

El obviar la medición de la biomasa puede obedecer a las dificultades que se presentan al adelantar los procedimientos técnicos y logísticos que esto conlleva, como por ejemplo el secado de los insectos, pues estos pueden quebrarse con facilidad. Además, el peso seco es difícil de obtener para los especímenes pequeños y para su obtención *in situ* ya que, en condiciones de campo, equipos como muflas y balanzas son muy difíciles de utilizar (Radtke, 2007). De igual forma, la estimación de la biomasa representa un paso más en la metodología, la cual no es fácil llevar a cabo debido a que involucra más procedimientos en la fase de laboratorio de los estudios. Sin embargo, en los trabajos que se incluye el cálculo de la misma, han amainado estas complejidades utilizando métodos como: promediar el peso seco de todos los individuos de cada especie (Amezquita *et al.*, 1999; Horgan, 2008; Campos & Hernández, 2015), secado del total de muestra de escarabajos (Díaz *et al.*, 2010), o estimación a través de mediciones volumétricas (Ciborowski, 1983; Spector & Ayzama, 2003), obteniendo nuevos aportes en sus resultados y nuevas visiones acerca de los mismos.

Dentro de estos métodos, las medidas morfométricas lineales han sido utilizadas como una alternativa para la estimación del peso seco, tomando como variables el largo del cuerpo (Lobo, 1993; Feer, 2013), así como también el largo del pronoto, el largo del élitro o el alto del abdomen (Radtke, 2005). De igual forma se han empleado otras medidas morfométricas como rasgos funcionales tales como el área de las alas, el ancho

de las patas traseras o el ancho del pronoto, obteniendo resultados de alta correlación con la biomasa en relación con especies clasificadas en grupos de tamaño grande y pequeño, siendo el ancho del pronoto la medición que indica de mejor manera su ocurrencia en especies de escarabajos coprófagos (Barnes, 2014). Todos estos procedimientos pueden ser una herramienta para explicar la disponibilidad de recursos (Nichols *et al.*, 2007), la ocurrencia de especies de escarabajos en determinadas épocas del año entre otros. Esto debido a que la biomasa es indicativa de dichos aspectos (Arellano, 2004).

A parte de todo esto, se debe mencionar que para la obtención de datos en las investigaciones mencionadas anteriormente por lo general se utilizan métodos como la utilización de trampas de caída con líquido letal, los efectos en sí de estos métodos de captura no se han tenido en cuenta sobre las poblaciones de estudio. Como alternativa a esto se utilizan las trampas no letales cuya principal ventaja es que se reduce la mortalidad a causa del muestreo, al eliminar el alcohol y otros preservantes tradicionalmente utilizados para la captura y conservación de los especímenes, permitiendo su cuantificación, marcaje y posterior liberación. (Escobar & Chacón de Ulloa, 2000). Es por esto, que para investigaciones en ecología de este grupo de organismo, el uso de métodos con los cuales se acceda a datos como por ejemplo de biomasa, de manera confiable, que impacte de manera mínima en las poblaciones naturales de los ecosistemas es una gran alternativa, teniendo en cuenta que los mismos enfrentan graves amenazas producto de la expansión de las fronteras agrícolas, minería extensiva, urbanización de predios, construcción de ciudades, tala y quema de bosques para extracción de madera, entre otros (Miles *et al.*, 2006; Portillo & Sánchez, 2010). Debido a todo lo anterior, en el presente trabajo se propuso como objetivo analizar la variación de la biomasa de escarabajos copronecrófagos a partir de variables morfométricas partiendo de un número de muestra pequeño por especie como método de acceso a información ecológica.

2. MARCO TEÓRICO

2.1 Orden Coleóptera, Familia Scarabaeidae, Subfamilia Scarabaeinae.

Los escarabajos coprófagos son un grupo de insectos tropicales que pertenecen a la familia Scarabaeidae, subfamilia Scarabaeinae (Morón, 2004), la cual comprende unas 6,000 especies que conforman hasta el momento 12 tribus y 234 géneros. Comparten, entre otras características, el uso de heces y materia orgánica en descomposición como recurso alimenticio, además de la forma del cuerpo un tanto convexa, parte anterior grande que aloja los músculos de las patas y las alas, y tibias dentadas y flexibles (Davis *et al.*, 2002; Scholtz *et al.*, 2009).

Entre ellos existen diferencias ecológicas y etológicas que explican la gran diversidad de especies en los ecosistemas tropicales, tales como la forma de reubicación de alimentos y nidificación (Halffter & Edmonds, 1982), lo cual los clasifica como: cavadores, rodadores, y residentes (Davis, 1996). De acuerdo a su actividad diaria, se incluyen especies nocturnas, crepusculares y diurnas (Hernández, 2002; Martelo *et al.*, 2016). Del mismo modo, según su preferencia de alimentos, aparecen las especies coprófagas, necrófagas y con preferencias mixtas o copronecrófagos (Hanski & Koskela, 1977; Giller & Doube, 1989; Giller & Doube, 1994; Halffter *et al.*, 1992, Horgan & Fuentes, 2005).

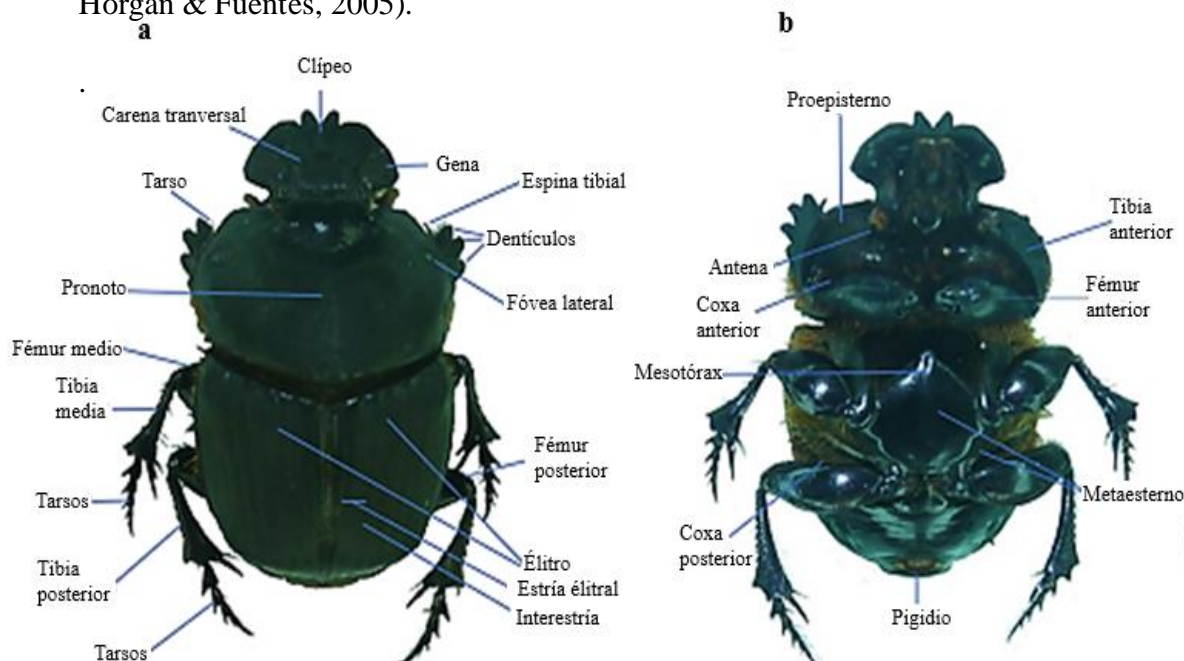


Figura 1. Partes del cuerpo de un escarabajo copronecrofago *Coprophanaeus gamezi*: (a) vista dorsal, (b) vista ventral (imágenes propias)

2.2 Principales géneros de escarabajos coprófagos, presentes en el Caribe colombiano.

2.2.1 Género *Coproghanaeus* Olsoufieff 1924

Contiene cerca de 40 especies, distribuidas desde el sur de Estados Unidos hasta el centro de Argentina. La mayoría de sus representantes se encuentran en el centro de Suramérica, especialmente en la región amazónica (Edmonds, 2008; Edmonds & Zidek, 2010). Son escarabajos de longitud corporal de 14 a 28 mm, de cuerpo robusto, generalmente de coloración oscura con reflejos muy llamativos verde o púrpura metálicos. Presentan el clípeo con dos dentículos agudos muy marcados y ojos prominentes. Son muy activos durante el crepúsculo y la noche, y se encuentran especialmente en bosques de tierras bajas (Cultid *et al.*, 2012).

2.2.2 Género *Diabroctis* Gistel 1857

Las especies de este género pueden ser reconocidas por su gran tamaño, coloración verde a amarilla metalizada, presencia de una carina cilíndrica transversal localizada anteriormente al proceso cefálico (con cuernos en el macho), y el protarsus presente en la hembra. El dimorfismo sexual está bien desarrollado en la especie. Además de los cuernos, que forman el proceso cefálico, los machos de *Diabroctis* tienen un pronoto excavado anteriormente con un proceso pronotal agrandado (Edmonds, 1972, Valois *et al.* 2016, Valois 2018). Este género incluye tres especies: *D. mimas* (Linnaeus, 1758), *D. cadmus* (Harold, 1867) y *D. mirabilis* (Harold, 1877). (Valois *et al.*, 2016)

2.2.3 Género *Deltochilum* Eschscholtz 1822

Son escarabajos del Nuevo Mundo, con 84 especies descritas, agrupadas en 9 subgéneros (Lane, 1946) de los cuales en Colombia se han registrado especies de los subgéneros Calhyboma, Hybomidium, Telhyboma, Euhyboma y Deltochilum s.str. (Vulcano & Pereira, 1964; Medina *et al.*, 2001) este género posee especies que van desde tamaños pequeños hasta tamaños grandes con una longitud corporal de 10-35 mm; presentan clípeo con dos o cuatro dientes; élitro con carena humeral, normalmente por lo menos una, a menudo dos, carenas adicionales entre la carena humeral y la pseudoepipleura; carenas en el ápice del élitro en las interestrías tres a siete, en diferentes disposiciones, las especies de este género son típicamente rodadoras de bolas de excremento o carroña (Howden & Young, 1981; Gonzales *et al.*, 2009; Francois, 2012).

2.2.4 Género *Dichotomius* Hope 1838

Las 150 especies descritas del género *Dichotomius* son exclusivas del Nuevo Mundo. De hábitos alimenticios generalistas (Cambefort, 1991; Génier, 2000), se caracterizan por su marcado dimorfismo sexual que se acentúa en forma de cuernos y tubérculos cefálicos y pronotales en los machos, así como también por su forma ovalada, mesoesterno amplio, su coloración oscura y por las estriaciones que exhiben en los élitros (Cultid *et al.*, 2012; Sarmiento & Amat, 2014; Villada & Cultid, 2017). Además, presentan la coxa de la pata trasera en posición anterior, muestran seis segmentos abdominales fácilmente identificables y coxas medias, separadas por una distancia mayor al ancho fémur medio (Medina, 2013).

2.2.5 Género *Phanaeus* MacLeay 1819

Se tiene un registro de 51 especies que se distribuyen desde el sur de Estados Unidos hasta el norte de Argentina. El grupo incluye una parte importante de la fauna neotropical de escarabajos del estiércol, preferencialmente coprófagos (Edmonds, 1994). Este género se destaca por su elaborado comportamiento, colores y cuernos (Price & May, 2009). Son escarabajos cuyo tamaño oscila entre 13 y 20 mm, color variable, de aspecto lustroso e iridiscente. Presentan clipeo con dos dentículos y margen anterior del pronoto interrumpido detrás de los ojos (Cultid *et al.*, 2012; Kohlmann *et al.*, 2018).

2.2.6 Género *Canthon* Hoffmannsegg 1817

Género al cual pertenecen especies de tamaño mediano, de 4.0 a 14 mm, que se caracterizan por clipeo marginado anteriormente, con dos o cuatro dientes, con frente y vértice sin tubérculos, y áreas dorsales oculares delimitadas lateralmente en un canto casi completo. Asimismo, tienen la parte posterior del vértice con una impresión marginal completa y pronoto sin impresiones basales marginales, márgenes pronotales laterales angulares o arqueados, mesoesternón corto y transverso, sutura meso metaesternal pareja y muy débilmente arqueada. El élitro tiene nueve estrías como máximo, que son normalmente obsoletas o faltan; presentan protibias truncadas oblicuamente, con tres dientes externos, tibia posterior fina, sin expandirse obviamente hacia el ápice, segmentos tarsales aplanados, triangulares o trapezoides, y uñas tarsales

débiles o moderadamente curvas edentadas (Howden & Young, 1981; Solís & Kohlmann, 2002).

2.2.7 Género *Onthophagus* Latreille 1802

De distribución mundial, incluye cerca de 2.000 especies descritas, la diversidad de este género se acentúa en la región oriental del planeta donde es muy rica, comparable solo con la diversidad de la región de África tropical.

Son escarabajos de longitud de 4 a 8 mm. Es común que los machos presenten cuernos en la cabeza y una proyección en el clípeo hacia adelante en forma de punta no aguda. Las hembras no tienen el clípeo proyectado ni cuernos, pero sí dos carinas transversales en la cabeza, dando una apariencia bilobulada. Se encuentran tanto en ambientes intervenidos como en bosques conservados (Kohlmann & Solís, 2001).

2.2.8 Género *Uroxys* Westwood 1842

Hasta la fecha se han descrito 65 especies de este género, la gran mayoría provenientes de Suramérica (Solís & Kohlmann, 2013). Se caracterizan por su tamaño pequeño, de 3 a 11 mm, dorso aplanado, coloración oscura, generalmente negros, cuerpo liso y lustroso, clípeo con dos o cuatro dentículos, tibiae medias y posteriores con tubérculos, y patas anteriores alargadas en los machos y cortas en las hembras (Cultid *et al.*, 2012).

2.3 ¿Que es la biomasa, y sus potenciales usos en problemas ecológicos?

La biomasa se define como la cantidad de materia viva por unidad de área horizontal o de volumen que hay en un lugar determinado. O sea, el peso de los individuos vivos que hay en un lugar del ecosistema en un momento dado (Malacalza, 2013) también es el peso anhidro de los organismos vivos (Brower *et al.*, 1990), lo cual viene a ser 2,4 veces el peso que representa el carbono presente en los organismos (Margaleff, 1982).

Por otra parte, la estimación de biomasa se hace a través de muestras de la comunidad o de la población a las cuales se les determina su peso, el cual puede tomarse como peso húmedo o peso seco, y los resultados se expresan en mg/l o kg/m², etc. La estimación en peso seco se realiza para estandarizar los resultados, eliminando el agua que varía mucho según el grado de hidratación de diferentes tejidos en los diferentes organismos (Malacalza, 2013). Al medir la biomasa esta indica la disponibilidad de recursos, la presencia o ausencia de organismos y, por consiguiente, sus abundancias. Lo cual es explicado por la teoría neutral de Hubell (2001), donde la dinámica metabólica de un sistema es igual a cero debido a que en estado estable, la tasa total de uso de recursos

por parte de los organismos es igual a la tasa de suministro de recursos limitados (Morgan *et al.*, 2009) por tanto es un parámetro utilizado para obtener información sobre la funcionalidad ecológica de los organismos.

2.4 Importancia del tamaño de las especies como rasgo ecológico en estudios naturales.

En los animales el tamaño es un rasgo ecológico importante que está relacionado e interviene en un alto rango de aspectos como la regulación del metabolismo, fisiología de cada individuo, así como también des aspectos ecológicos como en el intercambio energético, en la abundancia de las especies, tasa de producción, probabilidad de supervivencia y la probabilidad de dispersión (Peters, 1983; Barton *et al.*, Gows *et al.*, 2011).

En los escarabajos coprófagos el tamaño corporal entre otros aspectos es importante ecológicamente en su rol como bioindicadores ya que, la presencia o ausencia de especies clasificadas como grandes, medianos o pequeños, denota al mismo tiempo la ausencia o presencia de mamíferos los cuales producen en su mayoría el estiércol que es el recurso alimenticio de los escarabajos, la tasa de descomposición del estiércol que es importante en el ciclo de renovación de nutrientes del suelo también es explicada por las tallas de especies de los escarabajos, además de procesos como la bioturbación, remoción y aireación del suelo, traducido todo esto en datos que muestran el estado de conservación del ecosistema. (Klein, 1989; Halffter *et al.*, 1992; Davis, 1996; Spector & Ayzama, 2003; Scheffler, 2005; Diaz, 2010; Braga *et al.*, 2013; Braga *et al.*, 2018).

2.5 Uso de medidas morfométricas lineales.

La morfometría tradicional utiliza las distancias lineales entre dos puntos anatómicos para, a partir de un conjunto de mediciones (variables continuas), obtener nuevas variables que describen la conformación de una estructura biológica (Jaramillo, 2014). A partir de la década de 1930, estadísticos como Pearson y Fisher desarrollaron métodos de análisis. Luego, los especialistas en biometría, con el objetivo de describir patrones de variación morfológicos intra e intergrupales, comenzaron a utilizar los análisis estadísticos multivariados como análisis de componentes principales, de variables canónicas, función discriminante a grupos de variables cuantitativas, como largo, ancho, alto y ángulos. Este enfoque es actualmente conocido en biometría como “morfometría

multivariada” (Marcus, 1990; Rohlf & Marcus, 1993; Adams *et al.*, 2004). En algunos animales, como por ejemplo los peces óseos, hay mediciones definidas como longitud total, longitud estándar y altura máxima (Gonzales *et al.*, 2005). En escarabajos coprófagos aún no hay mediciones establecidas, aunque la más utilizada es el largo del cuerpo para clasificarlos por tamaño y para estimar su biomasa (Gowing & Recher, 1984; Jarosik, 1989).

2.6 Uso de la Regresión lineal múltiple.

Los modelos de regresión lineal son utilizados en trabajos de ecología de artrópodos y de escarabajos para estimaciones con variables que pueden ser desde parámetros ambientales hasta medidas morfométricas (Radtke, 2007; Sohlström *et al.*, 2018). Por definición en el modelo de regresión lineal múltiple se supone que la función de regresión que relaciona la variable dependiente con las variables independientes es lineal.

Para realizar un análisis de regresión lineal múltiple se hacen las siguientes consideraciones sobre los datos: a) Linealidad: b) Homocedasticidad c) Independencia: d) Normalidad e) Las variables explicativas se obtienen sin errores de medida. f) El modelo depende de parámetros, g) Ninguna de las variables explicativas x es combinación lineal de las otras (colinealidad) (López, 1998; Rojo, 2007).

2.6.1 ¿Que son los coeficientes de determinación múltiple?

El coeficiente de determinación representa la proporción de varianza de Y explicada por las variables implicadas en el modelo de regresión ajustado a los datos (X en el modelo de regresión lineal simple). En cuanto que una razón, este coeficiente oscilará siempre entre 0 y 1, de modo que cuanto más próximo sea R^2 a 1, indicará mejor bondad de ajuste del modelo de regresión a la distribución conjunta de las variables (Rojo, 2007; De la Fuente, 2011).

2.6.2 ¿Que es la colinealidad y cuales problemas genera?

La colinealidad es un problema del análisis de regresión que consiste en que los predictores del modelo están relacionados, constituyendo una combinación lineal (Peña, 1987). Cuando se utiliza una matriz de variables se habla de multicolinealidad, la cual implica la existencia de una dependencia lineal entre las variables regresoras, trayendo consigo problemas de no estimación única de los parámetros y , por lo tanto, una falsa

relación entre las variables explicativas y la variable respuesta (Guerrero & Melo, 2017).

Para la corrección de este problema se plantean el uso de análisis como: regresión sobre componentes principales o análisis de la matriz de correlaciones entre las variables exploratorias, entre otros.

3. MARCO DE REFERENCIA

La biomasa es definida como la cantidad de materia viva por unidad de área horizontal o de volumen que hay en un lugar determinado, es el peso de los individuos vivos o el peso seco de estos, que hay en un lugar del ecosistema en un momento dado (Malacalza 2013). La biomasa se puede estimar en artrópodos a través de medidas lineales como por ejemplo largo y ancho total del cuerpo (Peck & Forsyth, 1982; Gowing & Recher, 1984, Gruner 2003 Horgan 2005, Larsen *et al.* 2005, Jarošik 1989, Ganihar, 1997; Mroczynski & Daliga, 2016). También con medidas como el largo del cuerpo y el ancho de la cápsula cefálica los cuales son útiles como variables predictoras en una amplia gama de taxones y sus etapas de vida (Johnston & Cunjak, 1999). Para las especies neotropicales de la subfamilia *Scarabaeinae* la longitud pronoto-élitro, alto del abdomen, largo y ancho del élitro, han sido utilizadas como variables estimadoras de la biomasa (Ractke, 2004; 2005), haciendo uso de la transformación logarítmica de los valores de las variables para generar modelos de regresión lineal general, regresión múltiple, o también utilizando ecuaciones de funciones de poder o modelos de ruta (Lobo, 1993; Ratke, 2006; Feer, 2013; Barnes 2014).

En los resultados de algunos de estos estudios donde se estima la biomasa de los escarabajos coprófagos a menudo se incluye la clasificación por grupos de tamaño según su masa corporal o según su longitud total, agrupándolos de dos maneras, como grandes y pequeños (Larsen *et al.*, 2008; Diaz *et al.*, 2009; Hernández *et al.*, 2011) o grandes medianos y pequeños (Campos, 2013; Uribe & Vallejo, 2013; da Silva & Medina 2015). En estas investigaciones estas clasificaciones no solo fueron importantes como una medida morfométrica para tener un dato anatómico sino como un rasgo ecológico que permitió evaluar problemas como la extinción local de especies, el uso de ambientes con diferentes grados de intervención antrópica, competencia de especie entre comunidades, ensamblaje de especies, descripción para la clasificación

taxonómica y en procesos dependientes de la escala espacial como la estructuración de meta comunidades de escarabajos coprófagos. Además de estos aspectos que conforman las comunidades de escarabajos otros estudios han documentado como el tamaño corporal influye sobre la biomasa total de estos organismos y se relaciona con la estructura del enlace trófico (Boudreau *et al.*, 1991; Brose *et al.*, 2006; Riede *et al.*, 2011; Rall *et al.*, 2012; Kalinkat *et al.*, 2013).

De igual forma en Colombia, estos aspectos ecológicos de los escarabajos coprófagos son de los más estudiados para este grupo de organismos (Amat *et al.*, 1997; Barraza *et al.*, 2010; Noriega *et al.*, 2016; Rangel & Martínez, 2017; Medina *et al.*, 2018; Rangel *et al.*, 2018; Ortega *et al.*, 2019). Sin embargo, en pocos trabajos se incluye o explora la medición de la biomasa o su estimación indirecta como lo puede ser a través de medidas morfométricas como herramienta para analizar la abundancia y funciones ecológicas de los escarabajos coprófagos (Amézquita, 1999; Montes, 2010; Noriega *et al.*, 2012, Poveda, 2017; Montes *et al.*, 2019).

4. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN

¿Cuáles son las medidas morfométricas de escarabajos coprófagos, que pueden ser utilizadas como un método fiable para obtener valores de biomasa?

5. HIPÓTESIS

Las medidas morfométricas son variables predictoras que sirven para estimar el peso seco en escarabajos copronecrófagos teniendo en cuenta el tamaño.

6. OBJETIVOS

6.1 GENERAL

- Analizar la variación de la biomasa de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) a partir de variables morfométricas como método de acceso a información ecológica.

6.2 ESPECÍFICOS

- Determinar la biomasa de escarabajos copronecrófagos de una muestra general y según grupos tamaño, a partir de variables morfométricas
- Generar modelos de ecuaciones de regresión lineal a partir de medidas morfométricas de escarabajos agrupados según tamaño como factor que explica la variación de la biomasa.
- Establecer cuales medidas morfométricas actúan como variables predictoras adecuadas del peso seco en escarabajos copronecrófagos agrupados según su tamaño.

7. MATERIALES Y MÉTODOS

Para el desarrollo del trabajo se utilizaron dos grupos de muestras, unas tomadas de la colección biológica de especímenes almacenados por un año en alcohol (2012-2013), producto de investigaciones propias del grupo de investigación, a las cuales, se les determinó el peso seco y, además, se les tomaron las medidas morfométricas en mayo de 2013. El segundo grupo constó de especímenes capturados en campo en 2018 directamente para esta investigación, a las cuales solo se les tomó el peso seco con el fin de determinar si en las primeras el periodo de almacenamiento en alcohol por el periodo de un año afectaba la determinación de la biomasa o, por el contrario, si este tiempo de almacenamiento no afectaba la obtención de la misma.

7.1 Uso de especímenes de escarabajos coprófagos.

7.1.1 Especímenes utilizados de la colección biológica: los individuos conservados en alcohol al 96% por periodo de un año (2012 a 2013), fueron donados por el semillero de investigación NEOPTERA y son producto de muestreos adelantados en la hacienda “El Palomar” (10°45'30.7"N 75°09'38.2"W), ubicada en el municipio de Piojó, departamento del Atlántico. Bajo el proyecto de investigación de COLCIENCIAS: “RELEVO SUCESIONAL EN LA COLONIZACIÓN DEL RECURSO ALIMENTICIO POR LOS ESCARABAJOS COPRÓFAGOS (COLEÓPTERA: SCARABAEINAE) EN DOS FRAGMENTOS DE BOSQUE SECO TROPICAL EN LA COSTA CARIBE COLOMBIANA”, bajo la Convocatoria Nacional 525-2011, Programa Jóvenes Investigadores e Innovadores “Virginia Gutiérrez de Pineda”.

7.1.2 Especímenes colectados en campo: entre abril y Julio de 2018. Se realizaron tres muestreos en la misma hacienda, donde se ubicó un transecto lineal de 400m y se marcaron puntos distanciados 50m (Halffter *et al.*, 1993; Spector & Ayzama, 2003). En cada uno se instaló una trampa de caída “pitfall”, la cual consiste en un vaso de capacidad de 400ml, al cual se le adicionó una solución jabonosa hasta la mitad y fue cebado con 30g de excremento humano envuelto en gasas, el cual se amarró a una varilla en forma de L invertida para dejarlo suspendido a 6cm de la boca del vaso (Figura. 2). Las trampas permanecieron en campo durante 72 horas y las muestras fueron conservadas en alcohol al 96% por un periodo de 15 días.



Figura. 2. Diseño de trampa "pitfall" modificada utilizada para los muestreos (tomado de Siado, 2020)

7.2 Clasificación y medición de especímenes

De las especies conservadas por un año se tomaron diez individuos para un total de 90 especímenes, pertenecientes a nueve especies representativas del bosque seco tropical del Caribe colombiano. Posteriormente, a cada individuo se le estableció la longitud total del cuerpo midiendo desde el margen anterior de la cabeza hasta el borde posterior del abdomen (Uribe & Vallejo, 2013; Campos *et al.*, 2013). Las mediciones se realizaron con un Vernier Calibrador digital pie de rey seis pulgadas (Modelo RM813 Ubermann), lo cual permitió clasificar a los escarabajos como grandes (>20mm), medianos (10-20-mm) y pequeños (< 10mm) (tabla 1).

Tabla 1. Especies utilizadas de escarabajos coprófagos y clasificación según el tamaño de las mismas.

Espece	Largo promedio del cuerpo (mm)	Tamaño
<i>Coprophanæus gamezi</i>	29,303	Grande
<i>Deltochilum guildingii</i>	25,154	Grande
<i>Diabroctis cadmus</i>	26,646	Grande
<i>Canthon septenmaculatus</i>	11,376	Mediano
<i>Phanaeus hermes</i>	15,847	Mediano
<i>Dichotomius agenor</i>	17,338	Mediano
<i>Ontophagus acuminatus</i>	6,709	Pequeño
<i>Uroxys deavilay</i>	3,905	Pequeño
<i>Canthon juvenicus</i>	3,881	Pequeño

7.3 Determinación del peso seco en los especímenes de escarabajos copronecrófagos

Los especímenes fueron introducidos en un desecador de vidrio de 600mm con sílica gel durante 72 horas para eliminar el alcohol en el cual fueron preservados y evitar la absorción de humedad circundante (Gefen *et al.*, 2006) Este procedimiento se efectuó tanto en las muestras tomadas de la colección como en las colectadas en campo.

Los pesos secos de los especímenes de colección y los colectados en campo se obtuvieron tomando diez individuos por cada una de las especies tanto para la colección biológica como para las recolectadas en campo. Es decir, se tomaron 90 individuos por cada grupo de muestra. Los individuos fueron llevados a un horno mufla a 120°C durante 48 horas para eliminar los líquidos corporales y posteriormente fueron pesados por separado en una balanza analítica (Díaz *et al.*, 2010), modelo *Ohaus Adventurer* de 220g (precisión ± 0.0000).

7.4 Obtención de variables morfométricas de escarabajos copronecrófagos tomados de colección biológica.

Las mediciones fueron hechas solo a los escarabajos de las muestras conservadas por un año en alcohol a través de un estereoscopio Leica M 125C, utilizando la cámara fotográfica de este equipo, con la herramienta de medición lineal calibrada en milímetros (mm). Las mediciones que se tuvieron en cuenta fueron las siguientes: largo del cuerpo, largo del pronoto, ancho del pronoto, largo del élitro, Ancho del élitro, alto del cuerpo, largo del fémur anterior , medio y posterior, largo del abdomen y ancho del abdomen (ver figura 3); algunas de las cuales han sido utilizadas en la determinación de la biomasa en varios grupos de artrópodos (Jarošik, 1989; Lobo, 1993; López *et al.*, 1996; Ganihar, 1997; Johnston & Cunjak, 1999; Radtke, 2007; Sohlström *et al.*, 2018) (figura 3).

7.5 Análisis de datos

Los datos obtenidos de las mediciones fueron tabulados en hojas de Excel y se importaron al software PAST.3.2. A la matriz generada con los datos de las muestras de colección se le aplicó la prueba de normalidad Shapiro-Will W, obteniendo valores entre 0,7 a 0,9, ($p < 0.05$), lo cual indicó que los datos con los que se trabajó no siguen una distribución normal (Ver anexo 1).

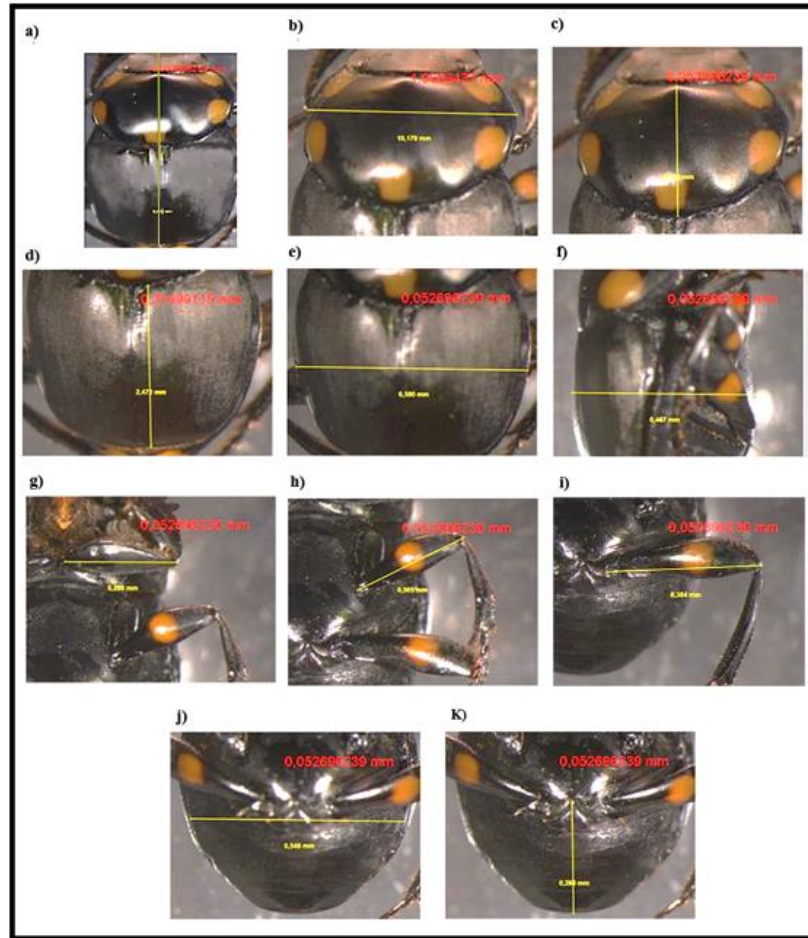


Figura 3. Espécimen de *Cantón septemmaculatus* con las medidas morfométricas tomadas como variables para la estimación de biomasa: (a) Largo del cuerpo, (b) Ancho del pronoto, (c) Largo del pronoto, (d) largo del élitro, (e) ancho del élitro, (f) alto del cuerpo , (g) largo del fémur anterior, (h) largo del fémur medio, (i) largo del fémur posterior , (j) Ancho del abdomen, (K) Largo del abdomen.

7.5.1 Verificación de idoneidad de muestras de colección biológica almacenadas en alcohol por un año.

Para verificar si el efecto del almacenamiento en alcohol por un año podría generar pérdida significativa en los valores de los pesos secos obtenidos para las muestras tomadas de colección biológica en 2013 y utilizadas para desarrollar el presente trabajo. Entre abril y julio de 2018 se colectaron en campo igual número de individuos de las mismas especies los cuales fueron almacenados en alcohol por 15 días, a estos también se les obtuvo el peso seco y se hizo la comparación de la biomasa de las dos muestras implementando barras de error tipo caja y bigote con 95% de intervalo de confianza, siguiendo lo descrito por Cumming *et al.*, (2007).

7.5.2 Análisis para selección de variables morfométricas

Se realizó un análisis de colinealidad a través de las tablas de correlación con coeficiente de Spearman's D, que se utiliza para datos con distribución no paramétrica, a través del cual se pudo determinar cuáles variables eran colineales entre sí. Luego, se implementó un Análisis de Componentes Principales (ACP), aplicando la técnica de Burnaby para corregir el efecto del tamaño sobre la forma del cuerpo de los escarabajos, de este análisis fue tomados los cuatro primeros componentes que aportaron el mayor porcentaje de explicación de la varianza, y dentro de ellos se escogieron las variables que presentaban los mayores coeficientes.

7.5.3 Construcción de modelos de ecuaciones de regresión lineal con variables morfométricas.

Para la generación de los modelos de ecuación, los valores de las variables extraídas del Análisis de Componentes Principales fueron transformados a logaritmo en base 10 (Log_{10}), con el fin de que los datos tuvieran una distribución normal que es la adecuada para la generación de modelos (Lobo, 1993; Radtke, 2007). Posteriormente, se construyó un modelo lineal múltiple con las variables y se implementó el método de generación de ecuaciones "por pasos" hacia atrás (*Backward Stepwise*), según los criterios de selección establecidos.

7.5.4 Criterios de selección de variables para construcción de modelos de ecuación.

Las variables que resultaron adecuadas para los modelos de ecuación fueron seleccionadas teniendo en cuenta los mayores coeficientes de determinación R^2 , los cuales explican el porcentaje de estimación de la biomasa y un $p < 0,05$, del estadístico t . Este procedimiento se aplicó en cuatro niveles, es decir, para todos los tamaños o muestra total **T** ($n=90$), para tamaño grande **G** ($n=30$), tamaño mediano **M** ($n=30$) y tamaño pequeño **P** ($n=30$), con el fin de saber si en cada grupo de tamaño o nivel se puede aplicar el mismo modelo de ecuación o si por el contrario, cada grupo generaba su propio modelo de estimación de biomasa.

8. RESULTADOS

8.1 Idoneidad de muestras almacenadas en alcohol durante un año para estimación de biomasa en escarabajos coprófagos.

A nivel general, se demostró que no existen diferencias significativas entre los dos grupos de donde se obtuvieron las muestras a trabajar, esto por medio del solapamiento de las barras, tal como lo propone Cumming *et al.*, (2007). Lo que significa que, en el presente trabajo, la estimación de la biomasa hecha con muestras almacenadas por un año no es significativamente diferente a la obtenida con muestras frescas o de menos tiempo de almacenamiento, lo cual, valida, el protocolo inicial de trabajo. (Figura 4).

8.2 Clasificación por tamaños y medición de los especímenes de escarabajos copronecrófagos tomados de colección biológica.

De las once variables morfométricas tomadas a los 90 espécimen, dos presentaron valores cercanos entre grupos de tamaño: largo del élitro que en los especímenes grandes tiene un valor mínimo de 9,97 mm, el cual resultó muy cercano al valor máximo de esta variable en los medianos 9,36 mm. Mientras que los especímenes de tamaño mediano mostraron un valor mínimo de largo del pronoto de 3,39 mm, muy cercano al valor máximo de esta medida en los especímenes pequeños, 3,29 mm. Sin embargo, los valores de las medias de todas las medidas morfométricas por tamaño fueron muy diferentes entre sí (ver tabla 2).

Por otro lado, para la muestra total, se presentó que la desviación estándar de la biomasa presentó un valor de 0,2975, siendo este más alto que el de su propia media 0,2347; dejando ver que hay especie con valores de masa corporal que atraviesan el valor medio de todas las especies recolectadas (Griffiths, 2016) (Ver tabla 2). No obstante, en las medidas morfométricas este estadígrafo fue más acorde a la tendencia central de los datos y al calcularlo en los grupos de tamaños donde las medidas morfométrica y pesos son más similares entre individuos y especies, siempre la desviación estándar estuvo por debajo de la media de todas las variables, lo cual permitió agrupar a los especímenes según su tamaño.

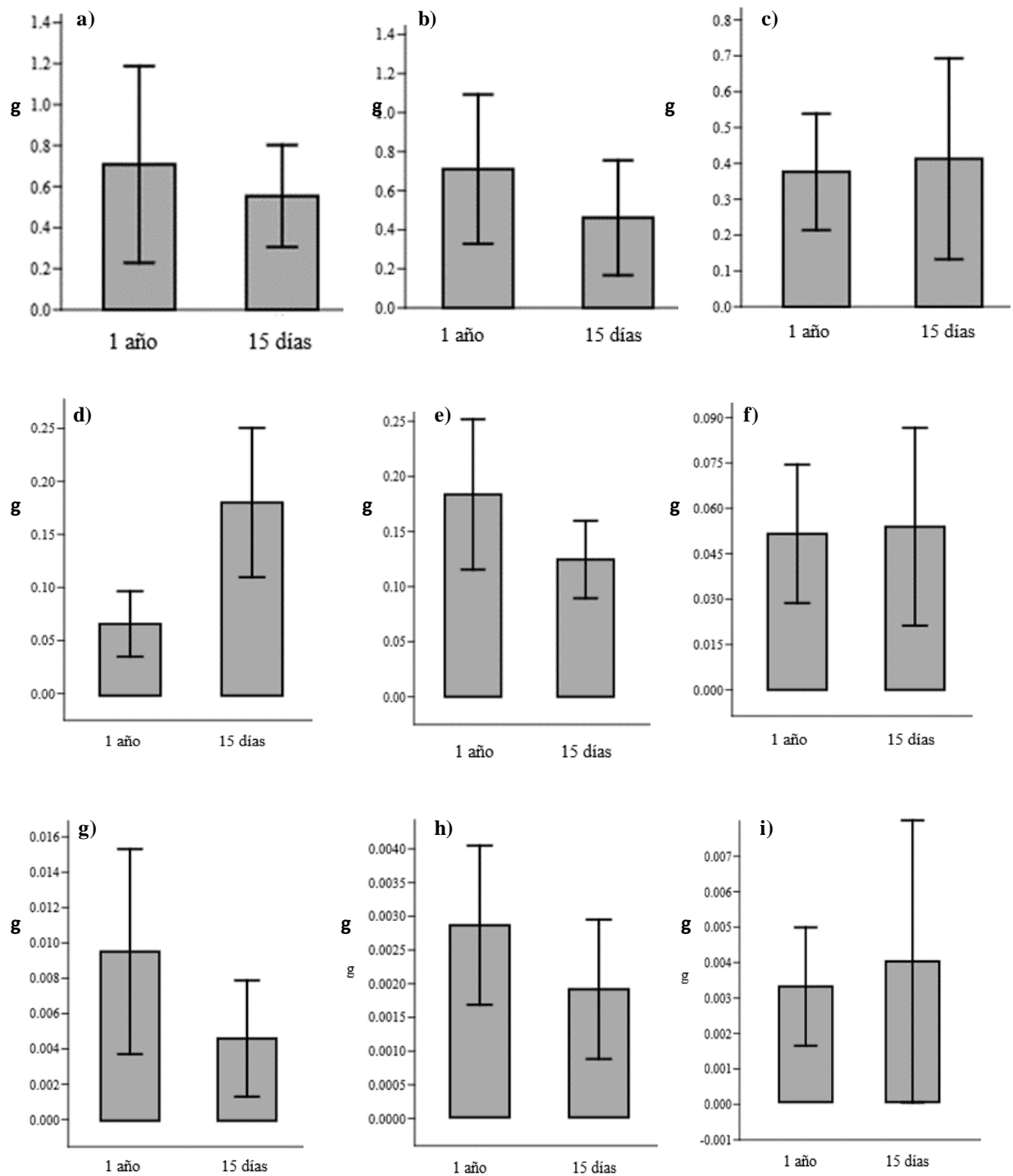


Figura 4. Comparación de peso seco por especies de muestras de colección biológica con almacenamiento en alcohol por un año contra muestras almacenadas durante 15 días, a través de barras de error con intervalo de confianza de 95%, donde a) *Diabroctis cadmus*, b) *Coprophanaeus gamezi*, c) *Deltochilum guildingii*, d) *Phanaeus hermes*, e) *Dichotomius agenor*, f) *Canthon septenmaculatus*, g) *Ontophagus acuminatus*, h) *Uroxys deavilai*, i) *Canthon juvenicus*

Tabla 2. Mediciones de variables morfométricas en milímetros y peso seco en gramos. Se muestran los estadísticos donde: Máximos y mínimos (Max, Min), Media (μ) Desviación estándar es (D.E) y numero de muestra es (n) (Ver Material suplementario)

Tamaño	Estadístico	Peso seco (g)	Largo cuerpo (mm)	Ancho Pronoto (mm)	Largo Pronoto (mm)	Ancho élitro (mm)	Largo de élitro (mm)	Alto cuerpo (mm)	Ancho abdomen (mm)	Largo abdomen (mm)	Largo fémur anterior (mm)	Largo fémur medio (mm)	Largo fémur posterior (mm)
Total	n	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90	90
	μ	0,2347	15.5733	9,38	5,54	9,95	7,22	7,2	8,6	3,08	4,38	3,75	5,02
	(D.E)	0,2975	9.4386	5,81	3,57	6,01	4,27	4,29	5,05	1,75	2,76	2,4	3,23
	Min	0,0019	3.57	2,04	1,04	2,48	1,99	1,71	1,95	0,62	0,81	0,8	0,85
	Max	11,676	32.65	19,79	13,26	19,54	15,96	14,44	17,56	6,51	9,43	9,15	11,71
Grande	n	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30
	μ	0,5981	27.0346	16,41	9,75	17,4	12,32	12,4	14,74	5,01	7,82	6,65	8,92
	(D.E)	0,2407	2.7935	2,2	1,81	1,41	1,89	1,19	1,21	1,03	0,82	1,12	1,37
	Min	0,2518	20.71	12,22	6,83	14,64	9,97	9,64	13,06	3,0	6,17	5,0	7,23
	Max	11,676	32.65	19,79	13,26	19,54	15,96	14,44	17,56	6,51	9,43	9,15	11,71
Mediano	n	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30
	μ	0,1009	14.8536	8,88	5,19	9,34	6,83	6,91	8,34	3,18	3,99	3,51	4,76
	(D.E)	0,0638	2.7954	1,75	1,22	1,61	1,53	1,3	1,37	0,48	0,66	0,48	0,68
	Min	0,0357	9.61	5,86	3,39	6,57	4,81	4,95	5,65	2,33	2,98	2,85	3,3
	Max	0,2603	19.43	11,33	7,57	11,48	9,36	8,78	10,08	4,32	5,08	4,33	5,84
Pequeño	n	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30
	μ	0,0052	4.8316	2,86	1,68	3,13	2,51	2,29	2,73	1,06	1,31	1,09	1,39
	(D.E)	0,0035	1.41521	0,65	0,67	0,64	0,32	0,52	0,61	0,27	0,38	0,28	0,35
	Min	0,0019	3.57	2,04	1,04	2,48	1,99	1,71	1,95	0,62	0,81	0,8	0,85
	Max	0,0147	7.68	4,14	3,29	4,59	3,00	3,54	4,2	1,84	2,13	1,9	2,22

8.3 Selección de medidas corporales lineales como variables estimadoras de biomasa tomadas a escarabajos copronecrófagos de colección biológica.

Al efectuar el proceso de selección las variables mostraron una alta correlación entre ellas y respecto a la biomasa, con coeficientes por encima de 0,90 y $p < 0.05$ (Ver anexo 2), lo cual supone una condición de cuasi colinealidad como lo encontró Arnold *et al.*, (2017) para la masa corporal y las medidas morfométricas de: longitud y anchura de élitro, y longitud y anchura del pronoto, en otro grupo de escarabajos.

Por otra parte, al realizar el análisis de componentes principales, los cuatro primeros componentes mostraron que las medidas morfométricas tomadas, independientemente del efecto del tamaño sobre su forma, en general explicaron el 78,49% de la variabilidad de los datos. Dentro del primer componente que indicó el 33,39% de la variación, las medidas largo del cuerpo, alto del cuerpo, ancho del pronoto, largo del pronoto, ancho del élitro y ancho del abdomen, aparecen como las que más explicaron la variación de los datos, mientras que el segundo componente con un 26% mostró que largo del élitro y largo del fémur medio y posterior podrían explicar también esta variación, el tercer componente presentó un 10% de la variación, donde el alto del cuerpo es la medida morfométrica que más aporta en este componente. El cuarto componente explicó el 7,6% de la variabilidad, donde ancho del pronoto, ancho del élitro y largo del fémur anterior, son las que más aportan a la variación de los datos. Esto da a entender que a pesar de que las variables están correlacionadas por ser extremidades y estructuras funcionales del cuerpo de los escarabajos, es decir predictores relacionados (Peña, 1987), estas podían ser utilizadas como estimadoras en el modelo de regresión de la biomasa (tabla 3).

8.4 Construcción y ajuste de modelos de ecuaciones de regresión lineal con datos transformados a Log_{10} para los especímenes de escarabajos copronecrófagos tomados de colección biológica.

Partiendo de las variables seleccionadas a través del método de eliminación “por pasos hacia atrás” de la regresión lineal múltiple, se generaron los modelos para la muestra total y los tres grupos de tamaño de donde se escogieron los de mejor ajuste partiendo de sus coeficientes de determinación R^2 ajustados que representaron los porcentajes de explicación más altos de estimación de la biomasa, los cuales resultaron ser significativos con p valores $< 0,001$. Esto dio como resultado que para la muestra total se

obtuvieran tres modelos dispuestos de la siguiente forma: Modelo I con R^2 ajustado = 0,9790 y Modelo II con R^2 ajustado = 0,9789 que representaron ligeramente un mejor ajuste que el del modelo III con R^2 Ajustado = 0,9781. En los grupos de tamaño, para las especies grandes y pequeñas, los modelos obtuvieron igual porcentaje de explicación con R^2 ajustados = 0,88. Por otra parte, para el modelo del tamaño mediano el coeficiente de determinación ajustado fue de $R^2= 0,79$, mostrando así que las medidas morfométricas seleccionadas explicaron la variabilidad de la biomasa en menor o mayor medida dependiendo si era a nivel de muestra total o por grupo de tamaño (tabla 4).

Tabla 3. Autovalores, varianza total, varianza acumulada y coeficientes de correlación de los cuatro primeros componentes principales (PC), para la muestra total de escarabajos copronecrófagos de colección biológica.

	PC 1	PC 2	PC 3	PC 4
Autovalor	4.0079	3.19207	1.3007	0.91815
Varianza total (%)	33.399	26.601	10.839	7.6513
Varianza acumulada (%)	33.399	60.00	70.839	78.4903
Peso seco	-0.43762	-0.23408	0.1473	0.10119
Largo del cuerpo	0.31937	-0.022608	0.28334	-0.63332
Alto del cuerpo	0.30906	0.070484	0.38313	0.14133
Ancho Pronoto	0.3669	-0.24104	0.21978	0.31736
Largo Pronoto	0.3462	-0.29659	-0.054669	-0.38319
Ancho élitro	0.31548	0.24877	0.26339	0.31097
Largo élitro	-0.075262	0.45185	0.26	0.16563
Ancho Abdomen	0.37664	0.17259	-0.13179	0.18786
Largo Abdomen	0.24793	-0.24113	-0.34492	0.082168
Largo de Fémur anterior	0.20225	-0.037837	-0.5623	0.24931
Largo de Fémur medio	-0.012164	0.48033	-0.18398	-0.27206
Largo de Fémur posterior	0.083222	0.45556	-0.27635	-0.13708

Tabla 4. Ajuste de modelos de regresión. Se presentan los coeficientes de determinación múltiple ajustado y nivel de significancia de los modelos de regresión lineal generados a partir de las variables que cumplían los criterios de selección para el total de la muestra y para los grupos tamaño de los escarabajos coprófagos.

Grupo	Modelo	Múltiple R^2 ajustado	p Valor
Total	I	0,97902	3,73E-74
	II	0,9789	4,76E-74
	III	0,97816	2,14E-73
Grande	I	0,8856	2,01E-21
Mediano	I	0,79523	1,92E-10
Pequeño	I	0,88337	8,33E-15

8.5 Porcentaje de explicación de las medidas morfométricas como variables estimadoras de la biomasa.

Los modelos mostraron el porcentaje de estimación de biomasa a través de los R^2 de cada medida morfométrica individual, es así como para la muestra total las medidas alto del cuerpo, ancho del pronoto y largo del fémur anterior estiman el 97% de la biomasa respectivamente. Para especies grandes, ancho del pronoto y largo del fémur anterior estimaron el 74% y 76% cada una, en las especies medianas el peso seco se estimó en un 67% por largo del fémur medio y en un 77% por largo del élitro. Mientras que alto del cuerpo en el grupo de especímenes pequeños calculó el 88% de la biomasa (tabla 5).

8.6 Cálculo de biomasa a través de ecuaciones resultantes para datos transformados y no transformados.

Al calcular la biomasa a través de las ecuaciones de los modelos con variables transformadas a \log_{10} los resultados fueron muy similares en cuanto al peso seco observado y el estimado, tanto para la muestra total como para los grupos de tamaño. El único resultado que presentó una diferencia notable fue el de la muestra total cuya ecuación conformada por ancho del pronoto y largo del fémur anterior, el cual arrojó un valor estimado de -1,5666 resultando ser más grande que el observado -1,2318 (teniendo en cuenta que estos valores se toman como valores absolutos) (tabla 7). Además de esto, este modelo había presentado una ligera diferencia en el ajuste con un R^2 de 0,9781 que resultó ser relativamente menor que el de los otros dos modelos de la muestra total (tabla 4). Sin embargo, se decidió operar su ecuación para observar cómo se comportaban las tres variables en el cálculo de la biomasa.

Por otro lado, para la estimación de la biomasa con ecuaciones con datos no transformados sucedió que para la muestra general al correr el modelo conformado por ancho del pronoto y largo del fémur anterior, esta última variable perdió nivel de significancia. Por tanto, ese modelo no se desarrolló como ecuación. En cambio, en el modelo conformado por alto del cuerpo y largo del fémur anterior, aunque las variables no perdieron significancia, el resultado estimado de la biomasa fue de 1,0999g, resultando ser mucho mayor que el observado (0,2347g). La única ecuación que calculo la biomasa para la muestra total utilizando los datos no transformados fue la que resultó del modelo de ancho del pronoto y alto del cuerpo, dando un resultado de 0,2342g; el cual fue un valor muy cercano a la biomasa observada. Estos inconvenientes no se

presentaron para las ecuaciones generadas a partir de los modelos de los grupos de tamaño, puesto que obtuvieron valores de peso seco estimados muy próximos a los observados para los especímenes grandes (0,597g), para los medianos (0,1006g) y para los pequeños (0,0051g) (Ver anexo 3).

Tabla 5. Modelos de muestra general y grupos de tamaño con variables morfométricas transformadas a Log_{10} donde: Coeficientes (Coef), Error Estándar (E.S), Prueba t (t) p Valor (p), Coeficiente de determinación múltiple (R^2)

Grupo	Modelo N.º	VARIABLES	Coef	Erros Standard	t	p	R ²
	I	Intercepto	-3,1185	0,0891	-34,99	4,95E-53	
		Alto del cuerpo	1,8703	0,323	5,7912	1,09E-07	0,97748
		Largo de Fémur anterior	0,8871	0,3037	2,9207	0,0044477	0,97158
Total	II	Intercepto	-3,4681	0,05321	-65,177	1,25E-75	
		Ancho pronoto	1,299	0,45938	2,8278	0,0058158	0,97711
		Alto del cuerpo	1,4675	0,47496	3,0898	0,0026894	0,97748
	III	Intercepto	-3,2819	0,12533	-26,187	4,97E-43	
		Ancho pronoto	1,854	0,34548	5,3664	6,57E-07	0,97711
		Largo de Fémur anterior	0,84127	0,33593	2,5043	0,014133	0,97158
Grande		Intercepto	-3,6165	0,3013	-12,003	2,47E-12	
		Ancho pronoto	1,3216	0,4459	2,9641	0,0062739	0,74802
		Largo de Fémur anterior	1,9729	0,5848	3,3739	0,0022557	0,76507
Mediano		Intercepto	-3,2274	0,20545	-15,709	4,19E-15	
		Largo de Fémur medio	1,3952	0,62138	2,2453	0,033141	0,67549
		Largo élitro	1,6955	0,38942	4,354	0,000173	0,77375
Pequeño		Intercepto	-3,2971	0,0649	-50,809	4,03E-29	
		Alto del cuerpo	2,6684	0,1796	14,854	8,33E-15	0,88739

9. DISCUSIÓN

Para el presente trabajo la determinación de la biomasa no fue afectada por el almacenamiento de un año en alcohol de las muestras utilizadas, ya que sus pesos secos no fueron muy diferentes a los de muestras con 15 días de almacenamiento, este resultado confirma lo encontrado por trabajos donde se expone que las muestras de invertebrados almacenados en alcohol al 70% pierden de 22% a 60% de su biomasa en un período de 24 horas a 3 meses después de su conservación (Howmiller, 1972; Mills *et al.*, 1982; Leuven *et al.*, 1985; Gaston *et al.*, 1996; Cressa, 1999).

Partiendo del resultado anterior, y con la comprobación de la idoneidad de las muestras, para estimar la biomasa, a partir de un número mínimo de especímenes sacrificados, se tomó una muestra de diez individuos por especie, esta es la cantidad mínima recomendada para obtener resultados adecuados, lo cual ha sido comprobado en otras investigaciones, logrando con este número, resultados significativos con respecto al cálculo de biomasa de estos escarabajos (Arellano, 2004; Amézquita *et al.*, 1999; Feer, 2013).

Por otra parte, para darle mayor soporte a la información teniendo en cuenta los grupos por tamaño (grande, mediano y pequeño), se utilizó un número de 30 individuos para cada grupo siguiendo lo recomendado por Raine *et al.*, (2018). Los cuales, utilizaron igual número para determinar la biomasa de escarabajos coprófagos y asociarla a la extinción local de mamíferos, similar a lo obtenido para esta investigación en cuanto a los porcentajes significativos de estimación de biomasa en los modelos de regresión. Sin embargo, esto no fue homogéneo para todos los grupos de tamaño, teniéndose que para el tamaño mediano arrojó el porcentaje más bajo de estimación, lo que puede ser debido a que como menciona Griffiths (2016), se necesitan entre 35 y 55 individuos por especie para reducir el error estándar promedio de la masa corporal a un 5% de la media total de la muestra, lo que puede estar explicando los resultados del presente trabajo para el grupo de especies de tamaño mediano, con respecto al resto de grupos.

Siguiendo el desarrollo del presente trabajo, y su parte de selección de variables, las medidas morfométricas que resultaron significativas para la estimación de la biomasa fueron el alto del cuerpo, ancho del pronoto, largo del élitro, largo del fémur anterior y largo del fémur medio. El largo total, largo del pronoto y largo del abdomen no cumplieron los criterios de selección, a pesar de que estas han sido utilizadas para

estimar biomasa en otras investigaciones (Jarošik, 1989; Lobo, 1993; Ganihar, 1997; Johnston & Cunjak, 1999; Radtke, 2005). Esto, podría ser explicado debido a que en los trabajos citados las variables se toman directamente suponiendo su efectividad, y no partiendo de un set de mediciones donde se evalúa la colinealidad y se descartan las variables a través de métodos de eliminación como se procedió en el presente trabajo.

En ese orden, las variables morfométricas obtenidas a través de los criterios de selección generaron tres modelos de estimación de biomasa para la muestra total y uno para cada grupo de tamaño; mostrando una explicación de la variabilidad ajustada y significativa de la biomasa que estuvo entre R^2 del 0,97; 0,79 y 0,88; en donde los modelos obtenidos en todos los casos no tuvieron más de dos variables, lo que es similar a lo reportado en cuanto al ajuste de modelos para estimación de biomasa a través del largo y el ancho corporal para el subgrupo de los carábidos y otros grupos de escarabajos (Gruner, 2003; Wardhaugh 2013).

Entrando a la evaluación de la variabilidad de la biomasa por niveles, es decir para la muestra total y grupos de tamaño. Se obtuvo, que para la muestra total la variable alto de cuerpo presentó un porcentaje de estimación del peso seco de 97%, esta variable se parece en la forma de medición a alto del abdomen, la cual en el trabajo realizado por Radtke (2005) registra el 85% de estimación de la biomasa para la muestra total, además la variable alto del cuerpo ha sido recomendada para ser usada en la estimación de masa corporal como adicional al largo del cuerpo la cual conduciría a buenos resultados para escarabajos coprófagos y otros artrópodos (Sohlström *et al.*, 2018), todo esto indica que las medidas morfométricas de alto serían buenas predictoras de la biomasa total y en especial, la variable propuesta como alto del cuerpo en el presente trabajo con respecto a las otras variables, podría tener mejor porcentaje de explicación para el peso seco al nivel de muestra total.

De igual forma el ancho del pronoto fue la otra variable que apareció con porcentaje de 97% de estimación del peso seco para la muestra total, teniendo en cuenta que el ancho promedio del pronoto es una medida que se ha utilizado como rasgo funcional para indicar el tamaño total de los escarabajos y de su masa representada en peso seco (Kotiahio *et al.*, 2003; Barnes *et al.*, 2014). Esto deja ver la estrecha relación que tiene esta variable morfométrica con respecto a la indicación de la biomasa y la

disponibilidad de recursos y el por qué resulta una buena estimadora de la biomasa en esta investigación.

Siguiendo con la tendencia anterior que indica que las medidas de ancho sirven para estimar biomasa en escarabajos coprófagos, y entrando al cálculo de la biomasa en los grupos de tamaños. Para el grupo de especies grandes el ancho del pronoto y largo del fémur anterior hicieron parte de las variables que presentaron niveles de significancia adecuados. Con la variable ancho del pronoto, se estimó la biomasa con un porcentaje de precisión de 74%; lo cual coincide con lo descrito para hábitats en restauración, donde el tamaño del efecto estandarizado del ancho del pronoto promedio ponderado fue relativamente grande con respecto a la cantidad de estiércol eliminado por la comunidad de escarabajos y su biomasa total (Barnes *et al.*, 2014). Por su parte, la variable, largo del fémur, calculó con precisión del 76% la biomasa para las especies grandes, ese nivel de estimación podría deberse a la estrecha relación que guarda con el ancho del pronoto ya que esta se desarrolla en los estadios larvarios a partir de la capsula cefálica donde también se origina el pronoto y el ancho de esta capsula es usado para predecir la biomasa en insectos y en una amplia gama de estadios de vida de artrópodos además, la longitud del fémur anterior equivale más o menos a la mitad del total del ancho del pronoto (*obs. pers.*) mostrando así la capacidad de estimación que puede tener esta parte de la extremidad anterior (Johnston & Cunjak, 1999; Hernández & Martínez, 2003).

De manera similar, para el grupo mediano largo del élitro fue una de las variables que permitió estimar el peso seco, esta es una medida robusta que se puede determinar con precisión y automáticamente mediante análisis de imagen según lo descrito por Bojj (1994). Esta variable funcionó como indicativo del total del tamaño en la estimación de la biomasa para el trabajo de Gruner (2003), mientras que en el trabajo de Radtke (2007) el largo del élitro no fue tomado por separado sino combinado con el largo del pronoto para medir longitud total de los escarabajos y como estimadora de peso seco, el presente trabajo muestra que esta variable tomada individualmente para las especies medianas resulta indicativa de la biomasa con un valor importante.

En este mismo grupo de tamaño, la variable, largo del fémur medio, resulto ser la otra variable estimadora con un porcentaje importante, no obstante que esta medida no ha sido utilizada como estimadora de biomasa. La medida morfométrica más parecida es el

largo de las patas traseras, la cual ha sido utilizadas como variable estimativa de largo del cuerpo, siendo una medida morfométrica robusta para evaluar la dispersión de escarabajos coprófagos de los gremios cavadores y rodadores en distintos usos del suelo (Barnes *et al.*, 2014). La robustez de la morfología de la pata trasera como variable estimadora del largo del cuerpo podría estar indicando el por qué en el presente trabajo, una parte de la pata media tomada como largo del fémur medio, estimó la biomasa en el grupo de tamaño mediano, con un resultando significativo. Esto podría deberse a que las variables fémur medio y el largo del élitro, se originan en el mismo segmento corporal, el metatórax, donde existen músculos que pueden representar un alto porcentaje del peso de estos organismos (Chapman, 2013).

Finalmente, para las tres especies agrupadas en la categoría de tamaño pequeño, la variable alto del cuerpo fue la única que estimó la biomasa, con un porcentaje del 88%; siendo esta una de las variables que también explicó la biomasa para la muestra total. Su efectividad como estimadora del atributo de la biomasa podría responder a que en esta parte del cuerpo se originan los élitros, las alas, y las patas medias, y se concentran muchos músculos que hacen posible que estas estructuras cumplan funciones como el desplazamiento por tierra y por aire (Chapman, 2013). El alto porcentaje de estimación de esta variable tanto en la muestra general como para el grupo pequeño, se podría explicar por el promedio de las diferencias interespecíficas que existen entre las especies pequeñas; ya que estas pueden ser responsables de entre el 94% y el 96% de la variabilidad de la masa corporal y de medidas lineales longitudinales en modelos de estimación (Griffiths, 2016). Entonces, al hacer la estimación por grupos, los especímenes de tamaño pequeño, son los que menos variación inter especie presentan con respecto a esta medida morfométrica, mientras que los tamaños grandes y medianos tienen más variación respecto al alto del cuerpo y por tanto no se presenta estimación significativa.

Todo lo mencionado anteriormente mostró que en escarabajos coprófagos los porcentajes de estimación de la biomasa a través de variables morfométricas presentaron variaciones dependiendo del nivel en que se hicieron, es decir muestra total o grupos de tamaño, a diferencia de estimaciones de biomasa hechas a través de dos únicas variables como largo y ancho del cuerpo para muestra total en coleópteros (Wardhaugh, 2013). En este trabajo, las variables morfométricas estimadoras fueron

casi que específicas dependiendo del grupo de tamaño, partiendo de variables morfométricas que en algunos casos coincidieron con las partes del cuerpo que para escarabajos coprófagos midió Griffiths (2016), en forma de volumen del pronoto, área de la pata delantera, y la longitud de la pata trasera, las cuales son rasgos no plásticos en los escarabajos adultos, confirmándose así unas de las medidas encontradas como predictores adecuados en este trabajo y mostrando que las otras tal vez tengan esta condición. Además, exhibiendo que la relación alométrica que se presenta entre especies de largo de cuerpo similar y las partes del cuerpo medidas (Peters & Wassenberg, 1983; Gouws *et al.*, 2011), puede regular la variabilidad inter específica de los grupos de tamaño y por tanto se producen los porcentajes de estimación de la biomasa encontrados.

10. CONCLUSIONES

- El tiempo de almacenamiento en alcohol de muestras de escarabajos, no tiene un efecto significativo en el peso seco y por tanto no afecta la efectividad de la estimación de las variables morfométricas. Es decir, que a través de muestras conservadas en alcohol (al menos en las muestras con un año de guardadas) se pueden determinar, variables de los especímenes, tales como, la biomasa y, por consiguiente, aspectos o funciones ecológicas del año o temporada en que fueron recolectadas.
- Según el tamaño del cuerpo de los escarabajos existen variables específicas que estiman la biomasa con valores entre el 79% y por encima de 90%, principalmente a través de las variables ancho del pronoto, largo del élitro y alto del cuerpo, lo cual además confirma que las medidas morfométricas son adecuadas para el cálculo de este parámetro en las comunidades de escarabajos coprófagos.
- La estimación de biomasa de escarabajos coprófagos se puede efectuar per medio de ecuaciones generadas a partir de modelos de una o dos variables morfométricas. Sin embargo, para efectos de la practicidad del cálculo del peso seco se puede optar por generar ecuaciones con las variables que menos dificultad revistan al momento de medirlas en campo, partiendo de un número pequeño de individuos recolectados y de esta manera disminuir los impactos sobre las poblaciones de estos organismos.

11. RECOMENDACIONES

- Dada lo significativo de los resultados y considerando que hasta ahora se desconoce el efecto que tienen las técnicas de colecta sobre las poblaciones naturales de escarabajos coprófagos, recomendamos, utilizar el uso de las medidas morfométricas en el campo y el uso de trampas "pittfall", no letales o en caso de esto no ser posible en campo, sacrificar un número mínimo de individuos que posteriormente permitan la toma de medidas en un espacio más cómodo y adecuado para la tarea.
- Dados los resultados positivos obtenidos en esta investigación, se recomienda la extrapolación de esta toma de medidas en otros grupos de escarabajos, los cuales también utilizan muestreo letal a la hora de coleccionar los especímenes, lo cual dependiendo de sus resultados pueden resultar siendo también una alternativa viable y así, evitar el impacto sobre las poblaciones naturales.
- Se sugiere que las medidas morfométricas que en este trabajo sirvieron como indicadores de la biomasa por grupos de tamaño sean probadas a nivel de especie con un tamaño de muestra mayor o igual a 30 individuos.
- Finalmente, y teniendo en cuenta los resultados obtenidos en esta investigación se invita a los entes encargados de mantener y propugnar por los espacios creados para la investigación como lo son los museos biológicos, a mantener el apoyo para estos y a los estudiantes a conocer que elementos y/o especímenes se encuentran entre los mismos, ya que como se puede ver, se pueden responder muchas preguntas desde el rigor científico con las muestras contenidas en estos espacios, lo cual resulta en un ahorro de costos para los estudiantes y un aporte al conocimiento de nuestra fauna.

12. BIBLIOGRAFIA

- AMAT G, LOPERA A, MEZQUITA S. 1997. Patrones de distribución de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en relicto de bosque altoandino, Cordillera Oriental de Colombia. *Caldasia*, 19(1-2): 191-204.
- AMEZQUITA S, FORSYTH A., LOPERA A, & CAMACHO A. 1999. Comparación de la composición y riqueza de especies de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en remanentes de bosque de la Orinoquia colombiana. *Acta zoológica colombiana* Vol. 76 p. 113-126
- ARNETT R H JR, THOMAS M C. 2000. Archostemata, Myxophaga, Adephaga, Polyphaga: Staphyliniformia. Boca Raton, FL: CRC Press *American Beetles*. Volume 1.
- ARNOLD P, PHILLIP C, & WHITE C. 2017. Functional traits in red flour beetles: the dispersal phenotype is associated with leg length but not body size nor metabolic rate *Functional Ecology*, 31, 653–661.
- ARELLANO L, FAVILA M. E & HUERTA C. 2004. Diversity of dung and carrion beetles in a disturbed Mexican tropical montane cloud forest and on shade coffee plantations. *Biodiversity and Conservation* p. 1–15.
- ARELLANO L, FAVILA M, & HUERTA C. 2005. Diversity of dung and carrion beetles in a disturbed Mexican tropical montane cloud forest and on shade coffee plantations. *Biodiversity and Conservation*. Vol. 14 p. 601–615
- BARNES A, EMBERSON R, KRELL F, DIDHAM R. 2014. The Role of Species Traits in Mediating Functional Recovery during Matrix Restoration. *PLOS ONE Journal* p. 1-19.
- BARRAZA J, MONTES J, MARTINEZ N, & DELOYA C. 2010. Ensamblaje de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) del Bosque Tropical Seco, Bahía Concha, Santa Marta, Colombia. *Revista Colombiana de Entomología*. Vol. 36 p. 285-291.
- BARRAZA J. 2014. Patrones de actividad diaria y segregación ecológica en relación al recurso en escarabajos copronecrófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae), en un paisaje de bosque seco tropical en la costa caribe colombiana. (tesis de maestría) Instituto Venezolano De Investigaciones Científicas.

- BARTON P, GIBB H, MANNING A, LINDENMAYER D, CUNNINGHAMS S. 2011. Morphological traits as predictors of diet and microhabitat use in a diverse beetle assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 102 p. 301–310.
- BOOIJ K, NIJS L, HEIJERMAN TH, JORRITSMA I, LOCK C, NOORLANDER J. 1994. Size and weight of carabid beetles: ecological applications. *Proc, Exper, & Appl, Entomol, N.E.V Amsterdam*. Vol. 5. p. 93-98.
- BOUDREAU P, DICKIE L, KERR S. 1991. Body-size Spectra of Production and Biomass as System-level Indicators of Ecological Dynamics. *J. theor. Biol*, 152 p. 329-339
- BRAGA R, KORASAKI V, ANDRESEN E, LOUZADA J. 2013. Dung Beetle Community and Functions along a Habitat Disturbance Gradient in the Amazon: A Rapid Assessment of Ecological Functions Associated to Biodiversity. *PLOS ONE* | www.plosone.org. Vol. 8.
- BROSE U, WILLIAMS R, MARTINEZ N. 2006. Allometric scaling enhances stability in complex food webs. *Ecology Letters*. 9: p. 1228–1236 .
- BUSTOS L, LOPERA A. 2003. Preferencia por cebo de los escarabajos coprofagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de un remanente de bosque seco tropical al norte del Tolima (Colombia). *Monografías Tercer Milenio* vol. 3 p. 59–65.
- BYK A, PIĘTKA J. 2018. Dung beetles and their role in the nature. *Edukacja biologiczna i środowiskowa* Vol. 1, p. 17-26.
- CAMPOS R, MEDINA H. 2013. Dung beetle assemblages (Coleoptera, Scarabaeinae) in Atlantic forest fragments in southern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* Vol. 57 p. 47–54
- 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](#) Vol 49, p. 216-227.
- CIBOROWSKI J. 1983. A simple volumetric instrument to estimate biomass of fluid preserved invertebrates. *The Canadian Entomologist*. Vol. 115, p. 427–430.
- CHAPMAN R. 2013. *The insects structure and function*. Cambridge University Press p 961. ISBN 978-0-521-11389-2.
- CRESSA C. 1999. Dry mass estimation of tropical aquatic insects using different short-term preservation methods. *Review of Biol. Trop.* Vol. 47, p.143–149

- CULTID C, LOBO J, MEDINA C, GONZÁLEZ F, ESCOBAR F, CHACÓN P. 2012. Escarabajos coprófagos (Scarabaeinae) del Eje Cafetero: guía para el estudio ecológico. p. 197 ISBN: 978-958-98927-5-6.
- CUMMING G, FIDLER F, VAUX D. 2007. Error bars in experimental biology. *The Journal of Cell Biology*, Vol. 177, No. 1.
- DA SILVA P, MEDINA M. 2015. Scale-Dependence of Processes Structuring Dung Beetle Metacommunities Using Functional Diversity and Community Deconstruction Approaches. *PLOS ONE journal*. pone.0123030, p. 1-29.
- DAVIS A. 1996. Community organization of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): Differences in body size and functional group structure between habitats. Vol. 34 p. 258-275.
- DAVIS A, SCHOLTZ C, PHILIPST. 2002. Historical biogeography of Scarabaeine dung beetles. *Journal of Biogeography*, 29 p. 1217–1256.
- DAVIS A, SCHOLTZ C, SOLE C. 2016. Biogeographical and co-evolutionary origins of scarabaeine dung beetles: Mesozoic vicariance versus Cenozoic dispersal and dinosaur versus mammal dung. *Biological Journal of the Linnean Society*, Vol. 120, p. 258–273.
- DÍAZ A, GALANTE E, & FAVILA M. 2010. The effect of the landscape matrix on the distribution of dung and carrion beetles in a fragmented tropical rain forest. *Journal of Insect Science*: Vol. 10 p 81.
- DEL VALLE J, GUERRA W. 2012. La Multicolinealidad en modelos de Regresión Lineal Múltiple. *Revista Ciencias Técnicas Agropecuarias* Vol. 21, 4, p. 80-83
- EDMONDS W. 1972. Comparative skeletal morphology, systematic and evolution of the phanaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *The University of Kansas Science Bulletin* Vol. 49, p. 731-874
- EDMONDS, W. 1994. Revision of *Phanaeus* MacLeay, a New World genus of scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Natural History Museum of Los Angeles County Contributions in Science* Vol. 443 p. 1-105.
- EDMONDS, W. 2008. A new species of *Coproghanaeus* (Coleoptera: Scarabaeidae) from Bolivia. *Zootaxa* Vol. 1723, p. 42-46.
- EDMONDS W, ZIDEK J. 2010. A taxonomic review of the neotropical genus *Coproghanaeus* Olsoufieff, 1924 (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Insecta Mundi*, p. 0129: 1-111

- ESCOBAR F. 2000. Diversidad de coleopteros coprofagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un mosaico de hábitats en la reserva natural Nukak, Guaviare, Colombia. Acta zool. Mex. Vol. 79 p. 103- 121.
- ESCOBAR F, CHACÓN P. 2000. Distribución espacial y temporal en un gradiente de sucesión de la fauna de coleópteros coprófagos (Scarabaeinae, Aphodiinae) en un bosque tropical montano, Nariño – Colombia. Rev. Biol. Trop. Vol. 48, p. 961-975.
- FEER F. 2013. Variations in dung beetles assemblages (Coleoptera: Scarabaeidae) within two rain forest habitats in French Guiana. Revista de Biología Tropical, Vol. 61 p. 753-768.
- FEER F, PINCEBOURDE S. 2005. Diel flight activity and ecological segregation within an assemblage of tropical forest dung and carrion beetles. Journal of Tropical Ecology Vol 21 p 2130.
- GANIHAR S. 1997. Biomass estimates of terrestrial arthropods based on body length. J. Biosci., Vol. 22 p. 219-224.
- GASTON G, BARTLETT J, MCALLISTER A, HEARD R. 1996. Biomass variations of estuarine macrobenthos preserved in ethanol and formalin. Estuaries. Vol 19, p. 674– 679.
- GREENSTONE M, HULTSCH A, MORGAN C. 1985. Effects of method and time of preservation on volumetric mass estimates of spiders (Araneae). J. Arachnol. Vol 13 406–408.
- GEFEN E, MARLON A, GIBBS A. 2006. Selection for desiccation resistance in adult *Drosophila melanogaster* affects larval development and metabolite accumulation. The Journal of Experimental Biology 209, p. 3293-3300.
- GONZÁLEZ A, DÍAZ E, SORIA M, RODILES R. 2005. Análisis morfométrico de los peces del grupo labialis, género *Profundulus* (Cyprinodontiformes: Profundulidae), en Chiapas, México. Revista Mexicana de Biodiversidad Vol. 76, p. 55- 61.
- GONZÁLEZ A, MOLANO F, MEDINA C. 2009. Los subgéneros *Calhyboma*, *Hybomidium* y *Telhyboma* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: *Deltochilum*) en Colombia. Revista Colombiana de Entomología. Vol. 35 p. 253-274
- GOUWS J, GASTON K, CHOWN S. 2011. Intraspecific Body Size Frequency Distributions of Insects. PLOS ONE Vol 6, p. 1-8 www.plosone.org

- GÉNIER FRANÇOIS. 2012. A new species and notes on the subgenus *Deltochilum* (*Deltochilum*) Eschscholtz, 1822 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: *Deltochilini*). *Zootaxa*. 25–36, p. 25-36.
- GILLER P, DOUBE B. (1989) Experimental analysis of inter and intraspecific competition in dung beetle communities. *Journal of Animal Ecology*. Vol 58, p. 129-142.
- GILLER P, DOUBE B. (1994) Spatial and temporal co-occurrence of competitors in Southern African dung beetle communities. *Journal of Animal Ecology*. Vol 63, p. 629-643
- GRIFFITHS H, LOUZADA J, BARDGETT R, BARLOW J. 2016. Assessing the Importance of Intraspecific Variability in Dung Beetle Functional Traits. *PLOS ONE* p. 1-14. www.plosone.org
- GOWING G, RECHER H. 1984. Length- weight relationships for invertebrates from forests in south-eastern New South Wales. *Australian Journal of Ecology*. Vol 9, p. 5-8
- HALFFTER G, EDMONDS W. 1982. The nesting behavior of dung beetles (*Scarabaeinae*). An ecological and evolutive approach. Instituto de Ecología, Mexico.
- HALFFTER G, FAVILA M, & HALFFTER V. 1992. Comparative studies on the structure of scarab guild in tropical rain forests and derived ecosystems. *Folia Entomologica Mexicana*. Vol 84 p. 131–156.
- HANSKI I, KOSKELA H. 1977. Niche relations among dung-inhabiting beetles. *Oecologia*. Vol 28 p. 203-231.
- HANSKI I, CAMBEFORT Y. 1991. *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton p 463. ISBN: 9780691634593.
- HERNÁNDEZ M. 2002. The night and day of dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) in the Serra do Japi, Brazil: elytra colour related to daily activity. *Revista Brasileira de Entomologia* Vol. 46 p. 597-600.
- HERNÁNDEZ G, MARTÍNEZ I. 2003. Desarrollo larval de *Canthon cyanellus cyanellus* Leconte, 1859 (coleoptera: scarabaeidae) *Acta Zoológica Mexicana* Vol. 85 p. 185 - 200
- HERNANDEZ M, MONTEIRO L, FAVILA M. 2011. The role of body size and shape in understanding competitive interactions within a community of Neotropical dung beetles *Journal of Insect Science*: Vol. 11, p. 1-14.

- HORGAN F. 2005. Effects of deforestation on diversity, biomass and function of dung beetles on the eastern slopes of the Peruvian Andes. *Forest Ecology and Management*, Vol. 216, p. 117-133.
- HORGAN F, FUENTES R. 2005. Asymmetrical competition between Neotropical dung beetles and its consequences for assemblage structure. *Ecological Entomology* Vol. 30, p. 182-193.
- HORGAN F. 2008. Dung beetle assemblages in forests and pastures of El Salvador: a functional comparison. *Biodiversity Conservation*, Vol. 17 p. 2961-2978.
- HUBBELL S, 2006. Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology*, 87 p. 1387–1398.
- HOWDEN H, YOUNG O. 1981. Panamanian *scarabaeinae*: taxonomy, distribution, and habits (*Coleoptera*, *Scarabaeidae*) *Contr. Am. Ent. Inst.* Vol. 18 p. 1:204
- HOWMILLER R. 1972. Effects of preservatives on weights of some common macrobenthic invertebrates. *Trans. Amer. Fish. Soc.* Vol 4 p 743–746.
- JARAMILLO N. 2014. Morfometría geométrica: principios teóricos y métodos de empleo. <https://www.researchgate.net/publication/237522938>
- JAROŠÍK V. 1989. MASS vs. length relationship for carabid beetles (Col., Carabidae). *Pedobiologia*. Vol 33 p. 87–90.
- JOHNSTON T & CUNJAK R. 1999. Dry mass±length relationships for benthic insects: a review with new data from Catamaran Brook, New Brunswick, Canada. *Freshwater Biology*. 41, p. 653-674
- KALINKATG, SCHNEIDER F, DIGEL C, GUILL C, RALL B, BROSE U. 2013. Body masses, functional responses and predator-prey stability. *Ecology Letters*
- KLEIBER M. 1932. Body size and metabolism. *Hilgardia*, Vol 6, p. 315–351.
- KLEIN C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia. *Ecology*. Vol. 6 p. 1715–1725.
- KOHLMANN B, SOLÍS-BLANCO A. 2001. El género *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica. *Giornale Italiano di Entomologia*. Vol. 9 p 159–261.
- KOHLMANN B, ARRIAGA A, RÖS M. 2018. Dung beetle vicariant speciation in the mountains of Oaxaca, Mexico, with a description of a new species of *Phanaeus* (Coleoptera, Geotrupidae, Scarabaeidae). *ZooKeys* 743 p. 67–93.

- KOTIAHO J, SIMMONS L, HUNT J, TOMKINS J. 2003. Males influence maternal effects that promote sexual selection: a quantitative genetic experiment with dung beetles *Onthophagus Taurus*. *The american naturalist* vol. 161, p. 852-859
- LARSEN T, LOPERA A, FORSYTH A. 2008. Understanding Trait-Dependent Community Disassembly: Dung Beetles, Density Functions, and Forest Fragmentation. *Conservation Biology*, Volume 22, p. 1288–1298.
- LARSEN T, WILLIAMS N, KREMEN C. 2005. Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology Letters*. Vol. 8 p. 538 – 547.
- LEUVEN R, BROCK E, VAN DRUTEN H. 1985. Effects of preservation on dry - and ash-free dry weight biomass of some common aquatic macroinvertebrates. *Hydrobiologia*. 127, p. 151–159.
- LOBO J, 1993. Estimation of dung beetle biomass (Coleoptera: Scarabaeidae). *Eur. J. Entomol.* 90 p. 235-238.
- LÓPEZ E. 1998. Tratamiento de la colinealidad en regresión múltiple. *Psicothema*. Vol. 10 p. 491-507.
- MARGALEF, R. 1974. *Ecología*. Editorial Omega. Barcelona, España, p. 951.
- MARTELO F, ANDRIOLLI F, BEZERRA DE SOUZA T, DODONOV P, RIBEIRO M. 2016. Edge and land use effects on dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in Brazilian cerrado vegetation. *J Insect Conserv.* Vol 20 p. 957–970
- MARTÍNEZ P, ZURITA A, ORTEGA J, MORENO E. 2018. Populations and assemblages living on the edge: dung beetles responses to forests-pasture ecotones. *PeerJ* <https://peerj.com/>
- MARTÍNEZ N, CAÑAS L, RANGEL J, BARRAZA J, MONTES J, BLANCO O. 2010. Coleópteros coprófagos (scarabaeidae: scarabaeinae) en un fragmento de bosque seco tropical en el departamento del atlántico, Colombia. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle*. Vol.11 p. 21-30,
- MARTINEZ B, CULTID C, RUDAS J. 2013. Método para marcar escarabajos coprófagos (coleoptera: scarabaeinae) y su implementación en los andes de Colombia. *Acta Zool. Mex.* p. 448-451.

- MCGILL B, ENQUIST B, WEIHER E, WESTOBY M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* Vol.21 No.4, p.178-185
- MEDINA C, GONZÁLEZ A, CÉSAR J. 2018. Caracterización preliminar de escarabajos coprófagos y fitófagos (Coleoptera: Scarabaeidae, Melolonthidae) del bosque seco de la serranía de la Macuira, Alta Guajira, Colombia. *Cuadernos de Biodiversidad* Vol. 54, p. 28-40.
- MILES L, NEWTON A, DEFRIES R, RAVILIOUS C, MAY I, BLYTH S, KAPOS V, GORDON J. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*. Vol 3, p. 491-505.
- MILLS E, PITTMAN K, MUNROE B. 1982. Effect of preservation on the weight of marine benthic invertebrates. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. Vol. 39, p. 221– 224.
- MONTES J. 2010. Efecto de borde en ensamblajes de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en fragmentos de bosque en el nordeste antioqueño, Colombia. Universidad Nacional De Colombia, Facultad De Ciencias.
- MONTES J, ORTEGA O, ESPINOSA Y. 2019. Efecto de borde en ensamblajes de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en fragmentos de bosque de un paisaje andino. *Caldasia* 41, p. 380-391
- MORGAN S, WHITE E, BROWN J. 2009. Changes in a tropical forest support metabolic zero-sum dynamic. *Ecol Lett*. Vol. 12, p. 507–515.
- NERVO B, TOCCO C, CAPRIO E, PALESTRINI C, ROLANDO A. 2014. The Effects of Body Mass on Dung Removal Efficiency in Dung Beetles. *PLOS ONE* Vol. 9, p. 1-9. www.plosone.org.
- NICHOLS E, LARSEN T, SPECTOR, S, DAVIS, A, 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, p. 1–19.
- NICHOLS E, SPECTOR S, LOUZADA J, LARSEN T, AMEZQUITA S, FAVILA M. 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation* 141, p.1461-1474.

- NICHOLS E, URIARTE M, PERES C, LOUZADA J, BRAGA R, SCHIFFLER G, ENDO W, SPECTOR S. 2013. Human-Induced Trophic Cascades along the Fecal Detritus Pathway. PLOS ONE Vol.8, p. 110
- NICHOLS L, GARNERD T. 2011. Dung Beetles as a Candidate Study Taxonomin Applied Biodiversity Conservation. <https://www.researchgate.net/>
- NORIEGA J, REALPE E, FAGUA G. 2007. Diversidad de escarabajos coprófagos (coleoptera: scarabaeidae) en un bosque de galería con tres estadios de alteración. *universitas scientiarum Revista de la Facultad de Ciencias Edición especial I*, Vol. 12, p 51-63.
- NORIEGA J, PALACIO J, MONROY D, VALENCIA E. 2012. Estructura de un ensamblaje de escarabajos coprófagos (coleoptera: scarabaeinae) en tres sitios con diferente uso del suelo en Antioquia, Colombia. *Actual Biol* 34, p. 43-54.
- NORIEGA J, BARRANCO W, HERNÁNDEZ J, HERNÁNDEZ E, CASTILLO S, MONROY D, GARCÍA H. 2016. Estructura estacional del ensamblaje de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en una parcela permanente de bosque seco tropical. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.* 40, p. 75-83.
- ORTEGA C, NAVAS G, NORIEGA J. 2019. Estacionalidad del ensamblaje de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) del jardín botánico de Cartagena “Guillermo Piñeres” Bolívar-Colombia. *Caldasia* Vol 4, p. 124-138.
- PECK S, FORSYTH A. 1982. Composition, structure, and competitive behaviour in a guild of Ecuadorian rain forest dung beetles (Coleoptera; Scarabaeidae) *Canadian Journal of Zoology* Vol. 60, p. 1624–1634.
- PESSÔA M, IZZO T, VAZ-DE-MELLO F. 2017. Assemblage and functional categorization of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) from the Pantanal. *PeerJ*, p. 1-19 <https://peerj.com/>.
- PETERS R. 1983. *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge University Press. p. 325. 0-52128886-X
- PETERS R, WASSENBERG K. 1983. The effect of body size on animal abundances *Oecologia* Berlin. 60, p. 89-96.
- PRICE D, MAY M. 2009. Behavioral ecology of phanaeus dung beetles (coleoptera: scarabaeidae): review and new observations. *Acta Zoológica Mexicana* Vol. 25 p. 211-238

- POVEDA D. 2017. Influencia de las practicas agricolas sobre la comunidad de coleopteros (scarabaeidae, carabidae y staphylinidae) y percepciones ambientales de la conservación en la vereda el verjón - cerros orientales de Bogotá, Colombia. Universidad de Ciencias Aplicadas y Ambientales U.D.C.A Facultad de Ciencias Ambientales Programa de Maestria. Bogota D.C.
- PURMANA S, MANUWOTO S, NOERDJITO W, TSCHARNTKE T, SCHULTZE C. 2010. Diversity and body size of dung beetles attracted to different dung types along a tropical land-use gradient in Sulawesi, Indonesia. *Journal of Tropical Ecology* Vol. 26, p.53–65
- QIE L, LEE T M, SODHI N S, LIM S, 2011. Dung beetle assemblages on tropical land-bridge islands: small island effect and vulnerable species. *Journal of Biogeography* Vol 38, p. 792–804.
- RAINE E H, MIKICH S B, LEWIS O T, RIORDAN P, VAZ-DE-MELLO F Z, SLADE M. 2018. Extinctions of interactions: quantifying a dung beetle–mammal network. www.esajournals.org Vol. 9, p. 1-15.
- RADTKE M. 2007. Tropical pyramids: dung beetle richness, abundance, and biomass. (tesis doctoral) Arizona State university.
- RADTKE M, WILLIAMSON G. 2005. Volume and Linear Measurements as Predictors of Dung Beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) Biomass. *Annals of the Entomological Society of America*, Vol.98, p. 548-551.
- RADTKE M, DA FONSECA C, & WILLIAMSON G. 2007. The Old and Young Amazon: Dung Beetle Biomass, Abundance, and Species Diversity. *Biotropica* Vol. 39, p.725-730.
- RALL B, BROSE U, HARTVIG M, KALINKAT G, SCHWARZMU F, OLIVERA L, PESTIC V, PETCHEY O. 2012. Universal temperature and body-mass scaling of feeding rates *Phil. Trans. R. Soc. B* 367, p. 2923–2934
- RANGEL J, BLANCO O, GUTIÉRREZ P, MARTÍNEZ J. 2012. Coleópteros coprófagos (Scarabaeidae:Scarabaeinae) asociados a excrementos de mamíferos de la Reserva Natu-ral Luriza (RNL), Departamento del Atlántico, Colombia. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* Vol. 50, p. 409–419.
- RANGEL J, BLANCO O, MARTÍNEZ J. 2016. Escarabajos copronecrófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en diferentes usos del suelo en la Reserva Campesina la Montaña (RCM) en el departamento del Atlántico, Colombia. *Boletín Científico*

- Centro de Museos Museo de Historia Natural de la Universidad de Caldas Vol. 20, p 78–97.
- RANGEL J, HERNÁNDEZ N, GUTIÉRREZ B, GUTIÉRREZ L, BORJA R. 2016. Efecto del tamaño de la ronda hidráulica sobre las comunidades de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en la cuenca media y baja del río César, Colombia. *Entomotropica*, p 31109–130.
- RANGEL J, SOLANO J, MARTÍNEZ N, 2018. Variación temporal y vertical de los escarabajos coprófagos (scarabaeidae: scarabaeinae) en dos fragmentos de bosque seco tropical en el departamento del atlántico-colombia. *Boletín Científico Museos de Historia Natural* Vol. 22, p. 179-198.
- RANGEL J, MARTÍNEZ N. 2017. Comparación de los ensamblajes de escarabajos copronecrófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) entre fragmentos de bosque seco tropical y la matriz adyacente en el departamento del Atlántico-Colombia. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, p. 389-401.
- RIEDE J, BROSE U, EBENMAN B, JACOB U, THOMPSON R, COLIN R. TOWNSEND R, JONSSON T, 2011. Stepping in Eltons footprints: a general scaling model for body masses and trophic levels across ecosystems. *Ecology Letters*. Vol. 14 p. 169–178
- RIVERA J. 2017. Patrones de diversidad de escarabajos copronecrófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en la Reserva de Biosfera Selva El Ocote, México (Tesis de maestría) El Colegio De La Frontera Sur.
- REICHLE D. 1968. Relation of body size to food intake, oxygen consumption, and trace element metabolism in forest floor arthropods. *Ecology* Vol, 49. 538–542
- ROJO M. 2007. Regresión lineal múltiple. Instituto de Economía y Geografía Madrid. www.cchs.csic.es.
- SARMIENTO R, AMAT G. 2014. escarabajos del género *dichotomius* hope 1838 (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en Colombia. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Naturales. In press Bogotá, p. 135
- SCHEFFLER P. 2005. Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) diversity and community structure across three disturbance regimes in eastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* p. 9-19
- SIADO A. 2020. Diversidad de escarabajos coprófagos (scarabaeidae: scarabaeinae) asociadas a diferentes tipos de cobertura del suelo (fragmento de bosque, aguacate,

- cacao y palmas) en san jacinto-bolívar. Universidad del Atlántico (tesis de pregrado). p. 57
- SLADE E, BURHANUDDIN I, CALIMAN J, FOSTER W, NAIM M, PRAWURISUKARTS, NADDON J, TURNER E, MANN J. 2014. Can cattle grazing immature oil palm increase biodiversity and ecosystem service provision? *The Planter*. Vol. 90, p. 655-665.
- SOHLSTRÖM E, MARIAN L, BARNES A, HANEDA N, SCHEU S, RALL B, BROSE U, JOCHUM M. 2018. Applying generalized allometric regressions to predict live body mass of tropical and temperate arthropods. *Ecology and Evolution*. Vol. 8 P. 12737–12749.
- SOLIS A, KOHLMANN B. 2002. El género *Canthon* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica. *Giornale Italiano di Entomologia*. Vol 10, p. 1-68
- SPECTOR S. 2006. Scarabaeine dung beetles (coleoptera: scarabaeidae: scarabaeinae): an invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. *The coleopterists bulletin, monograph*. 5:71–83.
- SPECTOR S, AYZAMA S. 2003. Rapid turnover and edge effects in dung beetle assemblages (Scarabaeidae) at a Bolivian neotropical forest-savanna ecotone. *Biotropica* 35 p. 394-404
- URIBE M, VALLEJO L. 2013. Diversidad de escarabajos carabidae y scarabaeidae de un bosque tropical en el Magdalena medio colombiano. *bol.cient.mus.hist.nat.* 17 p. 174 – 196.
- VALOIS M, HARADAB L, VAZ-DE-MELLOC F, SILVAB F. 2018. Synopsis of the genus *Diabroctis* Gistel, 1857 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) with a new species description. *Insect Systematics & Evolution*. p. 29
- VALOIS M, HARADA L, VAZ-DE-MELLO F, Z SILVA F. 2016. Sinopse do gênero *Diabroctis* Gistel, 1857 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) com a descrição de uma nova espécie. *Resumen XI Reunión Latinoamericana de Scarabaeoidología* (16 – 21 de octubre de 2016), Lavras, M. G. Brasil.
- VILLADA S, CULTID C. 2017. Estructura poblacional de dos especies de *Dichotomius* hope, 1838 (coleoptera: scarabaeinae) en un paisaje cafetero de los andes occidentales de Colombia, Risaralda. *boletin.cientifico de museo de historia natural*. 2, p. 188-198.
- VIOLLE V. MONDY C, HOFFMANN L, MULLER S. 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology* 98 p. 1134–1140.

WARDHAUGH C. (2013). Estimation of biomass from body length and width for tropical rainforest canopy invertebrates. *Australian Journal of Entomology*, 52, 291-298.

12. MATERIAL SUPLEMENTARIO

Mediciones morfométricas en milímetros y peso seco en gramos, donde: máximo y mínimo es (Max, Min), Media es (μ), Desviación estándar es (D.E) y numero de muestras es (n)

Especie	Estadígrafo	peso seco	Largo cuerpo	Alto cuerpo	ancho pronoto	largo pronoto	ancho élitro	largo élitro	ancho abdomen	largo abdomen	largo fémur anterior	Largo fémur medio	largo fémur posterior
<i>Diabroctis cadmus</i>	n	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
	μ	0.70796	26.647	12.275	17.242	10.149	17.465	11.542	14.942	5.55	8.294	5.844	7.94
	D.E	0.244627	1.798444	0.970558	1.329677	0.8968891	1.391085	0.6793265	1.320545	0.3734821	0.7902348	0.6249658	0.4413112
	Min	0.3108	23.72	11	15.09	8.79	15.25	10.63	13.06	5.00	7.32	5.05	7.38
	Max	1.1676	30.09	14.17	19.57	11.5	19.44	12.41	17	6.04	9.43	6.73	8.52
<i>Coprophanaeus Gamezi</i>	n	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
	μ	0.71021	29.303	13.285	18.034	11.399	17.875	10.804	14.744	5.55	8.068	6.231	8.168
	D.E	0.195011	2.556643	0.9833192	1.5623	1.161909	1.537554	0.6841735	1.373691	0.5896892	0.6684443	0.6425721	0.5632012
	Min	0.4498	25.59	11.38	15	9.54	14.75	9.97	13.32	4.3	7.21	5.00	7.23
	Max	1.0333	32.65	14.44	19.79	13.26	19.54	11.86	17.56	6.51	8.78	6.79	8.91
<i>Diltochilum guildingui</i>	n	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
	μ	0.37624	25.154	11.64	13.954	7.691	16.837	14.628	14.549	3.925	7.104	7.89	10.659
	D.E	0.082810	2.358079	1.076094	1.027004	0.6927153	1.242409	1.220435	0.991659	0.9922505	0.4810452	0.7702958	0.7497177
	Min	0.2518	20.71	9.64	12.22	6.83	14.64	12.85	13.09	3.00	6.17	6.68	9.54
	Max	0.5311	27.77	13.41	15.5	8.65	18.7	15.96	16.09	5.48	7.87	9.15	11.71
<i>Phanaeus Hermes</i>	n	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
	μ	0.06761	15.847	7.151	9.616	6.556	9.891	6.37	9.051	3.604	4.101	3.255	4.661
	D.E	0.015747	1.270224	0.5503423	0.688399	0.619914	0.684178	0.6998095	0.715641	0.5249169	0.6061802	0.393651	0.5471228
	Min	0.0413	14.24	6	8.33	5.46	8.67	5.49	7.92	2.86	3.24	2.85	3.94
	Max	0.0944	18.14	7.89	10.56	7.57	10.99	7.16	10.08	4.32	5.08	4.13	5.83

Material suplementario. Continuación.

	n	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
	μ	0.1836	17.338	8.267	10.395	5.157	10.846	8.72	9.375	3.122	4.558	4.047	5.472
<i>Dichotomios agenor</i>	D.E	0.03480	1.251717	0.3887316	0.623952	0.4352534	0.462126	0.7404353	0.436380	0.2240436	0.3274073	0.2160787	0.2505461
	Min.	0.1447	15.6	7.64	9.52	4.32	10.22	6.71	8.45	2.71	4.02	3.58	5.07
	Max	0.2603	19.43	8.78	11.33	5.72	11.48	9.36	9.99	3.57	5.07	4.33	5.84
	n	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
	μ	0.05158	11.376	5.315	6.627	3.849	7.285	5.415	6.598	2.806	3.323	3.236	4.161
<i>Canthon septenmaculatus</i>	D.E	0.011679	0.7794471	0.2676752	0.441413	0.3585914	0.419874	0.3048224	0.504596	0.2209676	0.2494015	0.266091	0.3996512
	Min	0.0357	9.61	4.95	5.86	3.39	6.57	4.81	5.65	2.33	2.98	2.85	3.3
	Max	0.0731	12.15	5.72	7.17	4.46	7.88	5.86	7.48	3.07	3.78	3.61	4.58
	n	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
	μ	0.00957	6.709	2.957	3.687	2.533	3.885	2.767	3.466	1.372	1.782	1.413	1.781
<i>Ontophagus acuminatus</i>	D.E	0.002958	0.6801871	0.3446109	0.375412	0.4794221	0.585951	0.1549946	0.382279	0.2211485	0.2104915	0.2666271	0.246912
	Min	0.0063	5.53	2.45	3.11	2.03	2.69	2.54	3.03	1.11	1.52	1.04	1.46
	Max	0.0147	7.68	3.54	4.14	3.29	4.59	3.00	4.2	1.84	2.13	1.9	2.22
	n	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
	μ	0.00285	3.905	1.884	2.297	1.143	2.667	2.66	2.145	0.832	0.978	0.952	1.066
<i>Uroxys deavilay</i>	D.E	0.00060	0.1841044	0.1133529	0.149000	0.0871843	0.109041	0.1338324	0.148117	0.1301964	0.1475579	0.104222	0.0974337
	Min	0.0019	3.66	1.71	2.04	1.04	2.48	2.44	1.95	0.62	0.81	0.8	0.85
	Max	0.0037	4.22	2.08	2.48	1.33	2.84	2.82	2.38	1.03	1.24	1.11	1.17
	n	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
	μ	0.00326	3.881	2.026	2.59	1.37	2.836	2.104	2.594	0.992	1.181	0.91	1.317
<i>Canthon juvenus</i>	D.E	0.00085	0.28769	0.0611374	0.123017	0.2063977	0.121124	0.0995768	0.194890	0.0717712	0.1019204	0.06616478	0.1736567
	Min	0.002	3.57	1.92	2.37	1.07	2.63	1.99	2.31	0.81	1.03	0.83	1.07
	Max	0.0046	4.38	2.09	2.78	1.76	2.98	2.28	2.85	1.07	1.3	1.04	1.62

13. ANEXOS

Anexo 1. Análisis de normalidad para variables

Variable	Shapiro-Wilk W	p(normal)
peso seco	0,7825	3,28E-10
largo cuerpo	0,9066	8,08E-06
alto cuerpo	0,9065	8,01E-06
ancho Pronoto	0,9283	9,58E-05
largo pronoto	0,8832	7,75E-07
ancho élitro	0,9095	1,11E-05
largo élitro	0,8988	3,57E-06
ancho abdomen	0,9004	4,24E-06
largo abdomen	0,9162	2,33E-05
largo fémur anterior	0,9052	6,95E-06
largo fémur medio	0,919	3,20E-05
largo fémur posterior	0,9191	3,24E-05

Anexo 2. Medidas morfométricas con coeficiente de correlación de Spearman's r_s con intervalo de confianza de 95% para muestra total

Variables	peso seco	largo cuerpo	alto cuerpo	ancho pronoto	largo Pronoto	ancho élitro	largo élitro	ancho abdomen	largo abdomen	largo fémur anterior	largo fémur medio	largo fémur posterior
peso seco		3.95E-55	1.41E-57	1.30E-60	9.46E-49	2.75E-56	2.11E-37	1.93E-48	3.68E-40	1.24E-58	2.21E-41	1.15E-41
largo cuerpo	0.96886		3.11E-58	6.45E-64	7.59E-59	1.04E-64	5.68E-41	7.79E-56	4.30E-41	6.20E-57	4.68E-45	9.75E-45
ancho cuerpo	0.97265	0.97358		1.70E-66	7.94E-53	1.19E-63	3.28E-38	1.35E-58	9.10E-41	5.39E-59	4.17E-43	6.42E-46
ancho pronoto	0.97671	0.98045	0.98294		1.34E-65	6.18E-73	5.84E-36	6.74E-59	1.28E-48	4.54E-71	2.26E-40	6.59E-43
largo pronoto	0.95624	0.97443	0.9648	0.98211		4.67E-54	2.02E-31	6.70E-51	2.33E-49	5.14E-54	2.93E-34	1.35E-36
ancho élitro	0.97071	0.98125	0.98017	0.98785	0.96703		1.27E-41	6.05E-65	4.41E-41	7.08E-66	2.31E-48	4.63E-50
largo élitro	0.91931	0.93352	0.92278	0.91269	0.8879	0.93582		1.25E-41	2.18E-27	1.12E-38	1.75E-54	1.79E-50
ancho abdomen	0.95551	0.97	0.97409	0.9745	0.96099	0.98148	0.93584		4.27E-41	1.23E-57	6.26E-46	1.64E-50
largo abdomen	0.93054	0.93396	0.93278	0.95593	0.95765	0.93392	0.85953	0.93397		3.44E-45	5.18E-28	1.85E-29
largo fémur anterior	0.97414	0.9717	0.97463	0.98659	0.96695	0.98237	0.92472	0.97273	0.94704		1.17E-41	1.58E-44
largo fémur medio	0.93498	0.94666	0.94076	0.93133	0.90415	0.95533	0.96777	0.94911	0.86439	0.93595		5.11E-63
largo fémur posterior	0.93597	0.94574	0.94908	0.94012	0.91567	0.9592	0.96009	0.96017	0.87496	0.94513	0.97949	

Anexo 3. Ecuaciones con datos transformados y no transformados para el cálculo de biomasa

	Ecuación	Ecuaciones con valores transformados	Resultado
	$\text{Log}_{10} P.S = \beta_{(AC0, LFA0)} + \beta_{(AC)} \times \text{Log}_{10}(A.C) + \beta_{(LFA)} \times \text{Log}_{10}(LFA) + \xi$	$-1,2318 = -3,1185 + 1,8703(0,7576) + 0,8871(0,5294)$	-1,232
T	$\text{Log}_{10} P.S = \beta_{(AP0, AC0)} + \beta_{(AP)} \times \text{Log}_{10}(A.P) + \beta_{(AP0, AC0)} \times \text{Log}_{10}(AC) + \xi$	$-1,2318 = -3,4681 + 1,299(0,8655) + 1,4675(0,7576)$	-1,2322
	$\text{Log}_{10} P.S = \beta_{(AP0, LFA0)} + \beta_{(AP)} \times \text{Log}_{10}(AP) + \beta_{(LFA0)} \times \text{Log}_{10}(LFA) + \xi$	$-1,2318 = -3,6165 + 1,854(0,8655) + 0,8412(0,5294)$	-1,5666
G	$\text{Log}_{10} P.S = \beta_{(AP0, LFA0)} + \beta_{(AP)} \times \text{Log}_{10}(AP) + \beta_{(AP0, LFA0)} \times \text{Log}_{10}(LFA) + \xi$	$-0,2579 = -3,6165 + 1,3216(1,2112) + 1,9729(0,8909)$	-0,2582
M	$\text{Log}_{10} P.S = \beta_{(LFM0, LE0)} + \beta_{(LFM)} \times \text{Log}_{10}(LFM) + \beta_{(LE)} \times \text{Log}_{10}(LE) + \xi$	$-1,0735 = -3,2274 + 1,3952(0,5416) + 1,6955(0,8245)$	-1,0739
P	$\text{Log}_{10} P.S = \beta_{(AC)} + \beta_{(AC)} \times \text{Log}_{10}(AC) + \xi$	$-2,3640 = -3,2971 + 2,6684(0,3496)$	-2,3595
	Ecuación	Ecuaciones con valores no transformados	Resultado
	$P.S = \beta_{(AC0, LFM0)} + \beta_{(AC)}(AC) + \beta_{(LFM)}(LFM) + \xi$	$0,2347 = -0,1608 - 0,06011(7,2) + 0,1892(4,3765)$	1,0999
T	$P.S = \beta_{(AP0, AC0)} + \beta_{(AP)}(A.P) + \beta_{(AP0, AC0)}(AC) + \xi$	$0,2347 = -0,1721 + 0,0959(9,38) - 0,0685(7,2)$	0,2342
G	$P.S = \beta_{(AP0, LFA0)} + \beta_{(AP)}(AP) + \beta_{(AP0, LFA0)}(LFA) + \xi$	$0,5981 = -1,3721 + 0,0347(16,41) + 0,1790(7,82)$	0,597
M	$P.S = \beta_{(LFM0, LE0)} + \beta_{(LFM)}(LFM) + \beta_{(LE)}(LE) + \xi$	$0,10093 = -0,23597 + 0,0534(3,5126) + 0,0218(6,835)$	0,1006
P	$P.S = \beta_{(AC0)} + \beta_{(AC)}(AC) + \xi$	$0,0052 = -0,0097 + 0,0065(2,28)$	0,0051